

# Effacité de la sélection massale sur les composantes du rendement chez le cocotier

R. BOURDEIX (1)

**Résumé.** — Cet article propose une synthèse permettant d'apprécier chez le cocotier l'efficacité de trois variantes de la sélection massale : fécondation libre, autofécondation ou intercroisement. La sélection en fécondation libre, fréquemment utilisée, a fourni des résultats divergents. Une simulation montre qu'en situation de prospection, la réponse à la sélection reste faible, excepté lorsque celle-ci porte sur le coprah par noix. Dans ce dernier cas, on induit une chute du rendement et du nombre de noix. Les forts taux de sélection qu'il faudrait appliquer pour obtenir une amélioration substantielle sont incompatibles avec une vulgarisation de semences à grande échelle. L'autofécondation provoque une dépression de consanguinité sans accroître l'homogénéité de production. La méthode, qui diffère la production de semences d'une génération, apparaît inadaptée au cas du cocotier. L'intercroisement permet la production de semences de pollinisation assistée en effectuant une sélection très sévère sur les pollinisateurs. Il constitue le régime de reproduction le plus efficace. Paradoxalement, il a été peu employé. L'utilisation d'un témoin, issu de deux cycles de sélection massale dont l'un en intercroisement, semble indiquer que l'efficacité de la méthode reste très inférieure aux tests d'hybrides entre écotypes.

## INTRODUCTION

Toutes les stations de recherches impliquées dans l'amélioration du cocotier ont utilisé la sélection massale. Le démarrage d'un programme de sélection du cocotier se caractérise en effet par une période minimale de dix ans pendant laquelle aucun résultat expérimental n'est disponible. Force était donc de diffuser le seul matériel susceptible de présenter un avantage génétique, c'est-à-dire des noix récoltées sur des cocotiers locaux haut producteurs. Il a donc paru intéressant de réaliser *a posteriori* une synthèse des résultats permettant de juger de l'efficacité de la méthode.

Les critères de sélection sont le plus souvent le rendement exprimé en coprah par arbre ou l'une de ses composantes : nombre de noix et coprah par noix. Quelques auteurs ont inclus diverses caractéristiques végétatives et reproductives ; le succès de certains programmes dépend en priorité de la résistance à un pathogène. La présente étude se limite à l'estimation de l'efficacité de la sélection massale sur le rendement et ses composantes.

### *Les trois variantes de la sélection massale :*

— la sélection massale en fécondation libre a été la plus utilisée. L'avantage de la méthode réside dans sa grande simplicité : les noix de semences sont prélevées sur les arbres présentant à un instant ou pendant une période donnée des caractéristiques attrayantes. Les descendants issus de fécondation libre constituent la base d'une population améliorée qui subira ainsi plusieurs cycles de sélection ;

— il existe cependant deux autres variantes de la sélection massale, qui consistent soit à autoféconder les arbres retenus, soit à les intercroiser. Ces méthodes, plus lourdes car elles exigent un contrôle des fécondations, furent moins fréquemment employées.

Pour chacune de ces trois variantes, cet article propose, après un bref rappel des bases théoriques déterminant leur efficacité, une synthèse des résultats expérimentaux pouvant apporter quelques enseignements.

## I. — LA SÉLECTION MASSALE EN FÉCONDATION LIBRE

Etant donné qu'en fécondation libre le parent mâle n'est pas contrôlé, la sélection ne porte donc que sur la moitié des effets additifs. Certains perfectionnements peuvent être apportés, si la parcelle est isolée de toute source extérieure de pollen. Il est possible de castrer ou de couper les arbres présentant des caractéristiques défavorables dans le but d'améliorer la qualité du nuage pollinique [20]. Ainsi, dès la première génération, les fécondations libres n'ont lieu qu'entre arbres sélectionnés. Néanmoins cette méthode n'a, à notre connaissance, jamais été utilisée de façon systématique.

### 1. — Revue bibliographique.

L'efficacité de la sélection massale des arbres-mères basée sur les caractéristiques de production a, dans le cas du cocotier, été longtemps sujette à polémique. Si nombre de programmes de ce type ont été entrepris à travers le monde, peu d'expériences possèdent un dispositif statistique qui permette de juger de l'efficacité de la méthode.

Les expérimentations débutèrent en 1937 avec la mise en place du dispositif connu sous le nom de « carré latin de Ceylan » qui comparait les quatre combinaisons suivantes :

- sélection des arbres-mères ou non,
- sélection des plants en pépinière ou non.

Vingt ans après, il s'avéra que si la sélection en pépinière permettait un gain de l'ordre de 10 p. 100, la sélection massale avait été totalement inefficace. Harland [4] conclut que le caractère de haute production n'était pas transmissible, et proposa plusieurs autres méthodes de sélection, jugées mieux adaptées au cocotier.

Cependant l'examen détaillé du protocole de l'expérience [18] lui enleva toute crédibilité : les arbres haut et bas producteurs avaient été sélectionnés dans deux provinces différentes et n'appartenaient donc pas à la même population. En outre, la durée d'observation des arbres-mères était trop courte et certains arbres classés comme

(1) Département Sélection IRHO-CIRAD, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France).

faibles producteurs apparurent quelques années plus tard plutôt bons.

Ce constat marqua un regain d'intérêt pour la sélection massale, qui fut soutenu par la première publication des estimations d'héritabilité chez le cocotier. En 1961, Liyanage et Sakai, après des calculs basés sur l'analyse de variance de la descendance de 9 cocotiers exceptionnellement producteurs, concluent que la sélection massale sur le coprah/noix et le rendement doit être très efficace [5].

Cette même année, une étude de la descendance de 37 arbres haut producteurs [13] aboutit à l'absence de relation entre la valeur de l'arbre-mère et les caractéristiques en pépinière des descendants : diamètre au collet et nombre de feuilles, corrélées au rendement. Les auteurs concluent que le phénotype d'un individu ne donne pas un index efficace de son génotype.

Ces deux études utilisent une population de base asymétrique, puisqu'il s'agit des meilleurs arbres de la population d'origine. La réponse à la sélection de l'échantillon retenu ne peut donc être extrapolée à l'intégralité de la population.

La première étude portant sur une population complète fut réalisée sur l'écotype Grand de Ceylan [6]. Elle montra que la sélection des 5 p. 100 meilleurs parmi 104 arbres entraînait une augmentation de 14,4 p. 100 du rendement de la descendance. Cependant, la rigueur de cette sélection limite considérablement le potentiel de production de semences : la moyenne annuelle des individus choisis n'excède pas 200 noix/arbre ; la sélection en pépinière élimine environ 40 p. 100 des semences. Dans ces conditions, pour un taux de sélection de 5 p. 100, un hectare de « champs semenciers » permet la plantation annuelle de 6 ha. Ce faible coefficient de multiplication est incompatible avec une gestion rationnelle des structures de production.

La répartition en cinq classes de production d'une population de Grands des Philippines [17] mit en évidence qu'il n'existait pas de corrélation entre la production des parents et celles des descendants.

Après des calculs d'héritabilité basés sur diverses expériences, Meunier *et al.* [9] observent dans un certain nombre de cas que si le nombre de noix et le coprah/noix présentent — pris séparément — une bonne héritabilité, ce n'est pas le cas de leur résultante, le coprah/arbre, du fait de la forte corrélation négative existant entre nombre de noix et coprah/noix.

## 2. — Une nouvelle étude : efficacité de la méthode en situation de prospection.

Une étude réalisée à l'aide de données recueillies à la station Marc-Delorme (Côte d'Ivoire) permet de simuler un cycle de sélection massale en fécondation libre dans un contexte de prospection.

### a) Matériel et méthode.

Lors des premières introductions de Grands Ouest Africains sur la station Marc-Delorme, 600 arbres de la Plantation J. Mensah furent pris en observation sans considération de leur valeur individuelle. Cette plantation se situe en bord de mer près de la station Marc-Delorme ; seuls les arbres situés près d'habitations ou dégagés sur un ou plusieurs côtés furent éliminés pour limiter les hétérogénéités de milieu. Les arbres furent observés individuellement de 1952 à 1954.

En 1954, la parcelle S10 fut plantée sur la station en prélevant deux ou trois noix de fécondation libre sur chacun des 600 géniteurs. Le dispositif expérimental est une randomisation totale. L'étude a porté sur un échantillon aléatoire de 600 arbres issus de 401 cocotiers de la Plantation J. Mensah.

Aux 401 arbres-mères correspondent 401 moyennes de descendants, calculées sur un à trois arbres. Nous disposons ainsi de 401 couples (arbre-mères, moyenne de descendants) pour les caractéristiques suivantes :

— nombre de noix annuel : moyennes 1952-1954 (10-12 ans) pour les arbres-mères, 1960-1971 (6-17 ans) pour les descendants ;

— coprah/noix : estimé par le poids moyen de la noix débourrée multiplié par le facteur 0,32 (échantillonnage d'environ 50 noix/arbre) ;

— coprah/arbre annuel : produit des deux paramètres précédents.

### b) Résultats.

Les données permettent d'évaluer les gains réalisés selon différents taux de sélection et de calculer des estimations d'héritabilité à partir de régression entre parents et descendants.

#### Comparaison des deux populations :

— le tableau I résume les caractéristiques de production des deux populations. Les coefficients de variation du nombre de noix et du coprah/arbre ont été calculés sur la base minimale de trois campagnes (10 à 12 ans) pour obte-

TABLEAU I. — Caractéristiques de production de 2 populations de cocotiers

(Production characteristics for 2 coconut populations)

		Coprah/noix (Copra/nut)	Nombre de noix (Nbr. of nuts)	Coprah/arbre (Copra/tree)
<b>Arbres-mères (Mother-trees)</b>				
Plantation J. Mensah	moyenne (mean) C.V.	165,2 0,13	64,7 0,49	10,8 0,52
<b>Parcelle (Plot) S10</b>				
600 arbres tirés au hasard (trees chosen at random)	moyenne (mean) C.V.	196,9 0,13	72,3 0,25	14,2 0,26

C.V. : Coefficient de (of) variation.

nir des valeurs comparables. En effet, plus la période d'observation est longue, plus la variabilité apparente de la population diminue.

Les coefficients de variation du nombre de noix et du coprah/arbre sont deux fois plus élevés dans la population parentale. La différence est due à une plus grande hétérogénéité de milieu : proximité de la mer qui induit souvent des gradients de production et absence de fumure qui aurait pour conséquence d'augmenter la variabilité du nombre de noix.

#### Gain en fonction des taux de sélection :

— un couple a été éliminé au hasard pour ramener l'effectif de la population à 400 et obtenir ainsi des taux de sélection variant de 5 p. 100 en 5 p. 100. Le tableau II présente les réponses aux trois sélections portant respectivement sur le nombre de noix, les coprah/noix et /arbre.

La sélection sur l'une de ces composantes modifie la valeur de la population pour les autres : ainsi, celle sur le coprah/noix, qui est la caractéristique la plus héritable, induit une perte sur le nombre de noix et le coprah/arbre.

Ceci peut s'expliquer par la corrélation négative ( $r = -0,11^{**}$ ) entre nombre de noix et coprah/noix. Seule la sélection sur le coprah/arbre permet d'obtenir simultanément un gain sur les trois paramètres. La sélection sur le nombre de noix augmente le rendement de façon pratiquement équivalente à une sélection directe sur le coprah/arbre (6,4 p. 100 contre 7 p. 100 pour 5 p. 100 des arbres retenus). À l'exception du coprah/noix, la réponse à la sélection demeure relativement faible.

#### Estimation des héritabilités :

L'analyse des régressions présentées dans la figure 1 permet d'estimer les héritabilités et leurs intervalles de confiance au seuil de 5 p. 100 :

- coprah/noix :  $h^2 = 0,73 \pm 0,21$ ,
- nombre de noix :  $h^2 = 0,16 \pm 0,10$ ,
- coprah/arbre :  $h^2 = 0,13 \pm 0,11$ .

Ces valeurs confirment que le coprah/noix est une caractéristique très héritable. En ce qui concerne le nombre de noix et le coprah/arbre la conclusion se limite au fait que

TABLEAU II. — Progrès génétique en fonction du taux de sélection sur une population de Grands Ouest Africains  
(Genetic progress depending on selection rate in a West African Tall population)

Sélection sur le coprah/noix (Selection according to copra/nut)			
Pourcentage d'arbres retenus (p. 100 of trees chosen)	Progrès sur le coprah par noix (Progress on copra/nut) p. 100	Perte sur (Loss in)	
		Coprah par arbre (Copra/tree) p. 100	Nombre de noix (Nbr. of nuts) p. 100
5	13,0	- 3,4	- 13,5
10	8,1	- 2,1	- 9,7
15	6,2	- 2,3	- 7,8
25	4,3	- 0,2	- 4,3
50	2,5	0,8	- 1,3

Sélection sur le nombre de noix (Selection according to number of nuts)			
	Progrès sur (Progress on)		Perte sur le coprah/noix (Loss in copra/nut) p. 100
	Nombre de noix (Nbr. of nuts) p. 100	Coprah par arbre (Copra/tree) p. 100	
5	8,9	6,4	- 1,9
10	5,5	3,6	- 1,3
15	6,0	4,5	- 1,0
25	3,2	1,4	- 1,4
50	3,2	2,1	- 0,9

Sélection sur le coprah/arbre (Selection according to copra/tree)			
	Progrès sur (Progress on)		
	Coprah par arbre (Copra/tree) p. 100	Nombre de noix (Nbr. of nuts) p. 100	Coprah/noix (Copra/nut) p. 100
5	7,0	4,9	2,4
10	3,7	2,7	1,6
15	3,9	2,9	1,5
25	3,4	3,7	0,0
50	2,8	2,9	- 0,1

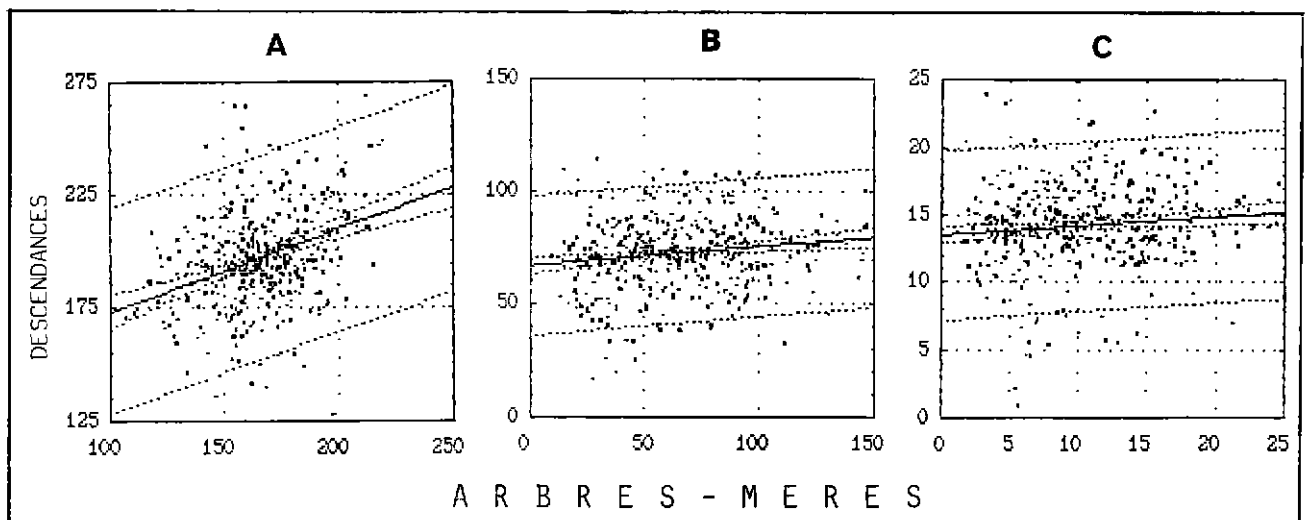


FIG. 1. — Droites de régression parent/descendants (*Parent/progeny regression lines*)  
 [A] : Coprah/noix (*Copra/nut*) (g) — [B] : Nombre de noix (*Nbr. of nuts*) — [C] : Coprah/arbre (*Copra/tree*) (kg).

ces deux paramètres présentent une héritabilité significativement non nulle. En effet, la taille des intervalles de confiance, qui traduit une importante dispersion des points autour des droites de régression, empêche toute comparaison précise des estimations.

### c) Discussion.

La réponse à la sélection semble très inférieure à celle obtenue à Ceylan [6]. Outre les écarts dus à la dualité des populations étudiées, deux facteurs liés aux modalités d'expérimentation méritent d'être examinés :

— *qualité du terrain* : les mesures parentales ont été réalisées sur une plantation villageoise qui n'a reçu aucune fumure. Néanmoins le choix des arbres a été réalisé avec beaucoup de soins (élimination des arbres en situation exceptionnelle). Par ailleurs le terrain est plat et homogène, la plantation régulière, en lignes ;

— *durée d'observation* : le nombre de noix des arbres-mères a été estimé sur une période de trois ans. Le nombre impair d'années peut amener à sélectionner des arbres alternatifs ayant beaucoup produit les première et troisième années.

La variabilité plus importante de la population parentale incite à penser que la réponse à la sélection aurait été supérieure si les arbres-mères avaient été plantés, comme leurs descendants, dans des parcelles expérimentales où l'homogénéité du milieu est mieux contrôlée. Cependant, les conditions de mesures sur la Plantation Mensah correspondent à celles d'une prospection menée dans d'excellentes conditions.

### 3. — En conclusion.

L'étude de la sélection massale en fécondation libre sur le rendement se caractérise par nombre de résultats divergents. La disparité des réponses pourrait trouver son origine dans l'hypothèse suivante : le régime de reproduction des écotypes Grands présente une particularité qui peut réduire l'efficacité de la sélection. Bien que ceux-ci soient préférentiellement allogames, la probabilité d'autofécondation augmente avec le rythme d'émission des inflorescences.

La réceptivité des fleurs femelles de l'inflorescence N peut alors coïncider avec l'anthèse de l'inflorescence N+1. Or le rythme d'émission des inflorescences est fortement corrélé avec la production de noix. Les arbres haut producteurs auraient une tendance à l'autogamie plus marquée.

La dépression de consanguinité induite par l'autofécondation limiterait alors le gain obtenu par sélection. En fait la cinétique est un peu plus complexe puisque la production d'inflorescences au cours de l'année n'est pas régulière. En Inde, Patel [16] a noté qu'en novembre les possibilités d'autofécondation étaient inexistantes alors qu'en avril 75 p. 100 des arbres présentaient des recouvrements entre inflorescences autorisant l'autofécondation. Par conséquent selon la période de récolte des noix de fécondation libre, le résultat de la sélection serait différent.

Dans les cas les plus favorables, la sélection massale en fécondation libre est efficace : 14,4 p. 100 de gain en premier cycle pour 5 p. 100 des arbres retenus. Cependant, « s'il existe une réponse à la sélection des arbres/mères, l'augmentation de rendement n'est pas suffisamment rapide » [Liyanage, 1972, 8]. Le taux de sélection nécessaire pour obtenir une amélioration limite considérablement la capacité de production de semences.

Les simulations montrent qu'une sélection massale dans le cadre d'une prospection est peu efficace. En outre, le but essentiel de la prospection reste de réunir la plus grande variabilité possible ; une sélection sévère risque de restreindre cette diversité. Plutôt que de réaliser une évaluation longue et coûteuse sur le terrain, mieux vaut choisir les arbres sur l'aspect général, en éliminant simplement les faibles producteurs. En particulier, toute sélection portant uniquement sur le coprah/noix est à proscrire car elle induit une perte à la fois sur le nombre de noix et sur le coprah/arbre.

## II. — LA SÉLECTION MASSALE EN AUTOFÉCONDATION

L'obtention de lignées pures chez le cocotier reste une perspective à long terme qui, selon le mot de Charles [1] « would discourage the most ardent ». Les quatre générations nécessaires à la création de structure homozygotes à 95 p. 100 représentent entre 25 et 60 ans selon la méthode

d'évaluation des géniteurs. Une telle durée implique la vulgarisation de semences partiellement hétérozygotes.

Comparée à la fécondation libre, la sélection massale en autofécondation maximise l'utilisation à court terme de la composante génétique additive. Néanmoins, elle ne permet pas de recombinaison génique entre individus. Comme il est peu probable qu'un des arbres possède dès le départ tous les meilleurs gènes, les chances de trouver les recombinaisons les plus favorables sont alors réduites. L'existence d'une dépression de consanguinité et d'une perte homéostatique liée à l'homozygote pourrait limiter l'efficacité de la méthode.

### 1. — Dépression de consanguinité.

Les études disponibles sur le cocotier ne concernent qu'une seule génération d'autofécondation (A.F.). D'une façon générale, celle-ci induit une dépression de consanguinité chez les écotypes Grands.

La comparaison des descendance en A.F. et en fécondation libre [F.L.] de dix-huit écotypes Grands a montré que, dans la plupart des cas, l'autofécondation induit une diminution de la vigueur, du nombre de noix et du coprah/noix [12]. Cependant, l'intensité de la dépression varie d'un écotpe à l'autre. Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où coexistent chez le cocotier divers régimes de reproduction, intermédiaires entre autogamie et allogamie strictes. La dispersion du cocotier s'est accompagnée d'effets fondateurs qui ont créé des isolats naturellement consanguins et induit des dérivés génétiques. Il est probable que les écotypes qui supportent bien la consanguinité sont ceux qui ont déjà subi une consanguinité naturelle. Ces mêmes écotypes auraient une variabilité restreinte, et des possibilités d'amélioration intra-populations réduites.

En étudiant le comportement cytologique des A.F. de ces écotypes, Nambiar *et al.* [11] ont mis en évidence que l'autofécondation induisait dans la plupart des cas une augmentation des aberrations chromosomiques et du pourcentage de stérilité du pollen. Pour trois écotypes Grands, ce phénomène s'accompagnait d'une réduction de la fréquence des chiasmas, qui traduit une diminution de la fréquence des recombinaisons.

Satyabalan [19], en analysant les descendance en F.L. et en A.F. de 14 cocotiers Grands haut producteurs de la côte Ouest indienne, a mis en évidence une dépression de consanguinité de 22,2 p. 100 pour le nombre de noix moyen des deux objets. Il semble qu'il existe des différences de comportement d'un géniteur à l'autre : dans certaines descendance, les A.F. sont supérieures d'un tiers aux F.L. et dans d'autres les A.F. produisent moins du tiers que les F.L.

Liyanage [6] a étudié les descendance en A.F. et F.L. de 17 cocotiers Grands de Ceylan non sélectionnés ; les données présentées permettent de calculer des dépressions de consanguinité moyennes et leurs intervalles de confiance à 95 p. 100 :

- nombre de feuilles à 48 mois : 13,8 p. 100 ± 6,0,
- précocité de floraison : 8,5 p. 100 ± 6,4.

Le premier essai génétique mis en place à la station Marc-Delorme comparait, entre autres objets, les descendance en A.F. et en fécondations croisées de 50 Grands Ouest Africains. Le dispositif expérimental se compose de trois répétitions de cinq blocs. Les parcelles élémentaires comprennent 20 arbres, l'effectif par objet et par répétition est donc de 100.

Des raisons techniques ont entravé l'exploitation rigoureuse de la première répétition. Le tableau III regroupe les résultats observés sur les deux autres. Pour tous les paramètres observés, excepté le coprah/noix, les moyennes des

TABLEAU III. — Mesure de la dépression de consanguinité sur une population de Grands Ouest Africains  
(Measurement of inbreeding depression in a West African Tall population)

	PB GC 1.2 Plantation 1965 (Planting)			PB GC 1.3 Plantation 1967 (Planting)		
	GOA A.F. (1) (WAT self)	GOA F.A. (2) (WAT H.P.)	D.C. (ID) (3) p. 100	GOA A.F. (WAT self)	GOA F.A. (WAT H.P.)	D.C. ID p. 100
Nombre de noix (Nbr. of nuts) 8-12 ans (Years)	71**	80	11,3	79**	98	19,4
Nombre de régimes (Nbr. of bunches) 8-12 ans (Years)	—	—	—	9,8**	11,1	11,7
Coprah/noix (Copra/nut) (g) 7-11 ans (Years)	215	237	9,3	215	213	0
Coprah/arbre (Copra/tree) (kg)	15,2**	19,0	20,0	16,9**	20,8	18,7
Pourcentage de floraison (Flowering percentage)						
55 mois après plantation (55 months after planting)	8	18	—	—	—	—
58 mois après plantation (58 months after planting)	—	—	—	9	22	—
Nombre de folioles (Nbr. of leaflets)						
29 mois après plantation (29 months after planting)	74,8	80,8	7,4	—	—	—
27 mois après plantation (27 months after planting)	—	—	—	60,1	68,9	12,8

(1) GOA F.A. : Témoin Grand Ouest-Africain issu d'intercroisements (West African Tall control from intercrossing)

(2) GOA A.F. : Autofécondation des géniteurs du témoin (Selfing of control parent).

(3) D.C. : Dépression de consanguinité (inbreeding depression).

(\*\*) : Significativement inférieur au témoin au seuil de 1 p. 100 (Significantly lower than the control at 1 p. 100 threshold).

autofécondations sont inférieures à celle des intercroisements. La dépression de consanguinité touche particulièrement le coprah/arbre (19,3 p. 100), le nombre de noix (15,4 p. 100), le nombre de régimes (11,7 p. 100) et la précocité de floraison. Le fait qu'elle épargne le coprah/noix s'explique par la nature triploïde de ce tissu ; le flux de gènes apporté par le pollen restaure une hétérozygotie qui limite la dépression de consanguinité. On peut penser aussi que l'antagonisme C/N-nombre de noix a joué ; la réduction du nombre de noix aurait pu accroître le coprah/noix.

## 2. — Perte homéostatique.

Ohler [15] souligne que l'effet de dépression induit sur le rendement par l'autofécondation pourrait être compensé par une plus grande uniformité de production. L'homogénéisation des génotypes devrait se traduire par une plus grande homogénéité des phénotypes. Si cela est vrai pour des caractères à déterminisme simple, il s'avère que d'une façon générale les lignées pures issues de plantes allogames ont une homéostasie beaucoup moins bonne que les plantes hétérozygotes, et sont aussi variables que des populations [2]. Dans le cas du cocotier, où coexistent des écotypes autogames, allogames et intermédiaires, la situation est sans doute plus complexe.

Les écotypes Nains autogames, du fait de leur homozygotie, sont en général plus homogènes que les Grands ; dans une parcelle plantée d'arbres d'un même écotyle Nain, la production, estimée sur la moyenne de plusieurs années, varie peu d'un arbre à l'autre. Néanmoins les Nains sont considérés comme « moins rustiques et résistant mal à la sécheresse » [20]. De plus, la fluctuation saisonnière de production est beaucoup plus importante chez les Nains que chez les Grands. Il est difficile de distinguer si ces caractéristiques sont attribuables au nanisme ou à l'organisation génétique qui découle de l'autogamie. Si la seconde hypothèse est la bonne, la faible homéostasie liée aux structures homozygotes se traduirait par une perte de rusticité et par une alternativité de production plus marquée. Cette hypothèse est renforcée par le comportement du seul écotyle Grand autogame (King Coconut du Sri Lanka) qui présente lui aussi une alternativité marquée [Mahindapala, *comm. pers.*]. La régularité de production est sans doute une des principales conséquences de l'homéostasie chez les plantes pérennes.

L'estimation des coefficients de variations des descendance de quatorze cocotiers Grands [17] montre que pour le nombre de noix, les autofécondations sont au moins aussi variables que les fécondations libres. Dans ce cas, l'autofécondation a induit une diminution de la production sans réduire la variabilité phénotypique.

## 3. — Une méthode inadaptée au cocotier.

On observe chez la plupart des écotypes Grands une dépression de consanguinité qui traduit l'existence d'un effet d'hétérosis. La perte de vigueur induite par l'autofécondation limite considérablement l'efficacité de la sélection massale. La chute rapide de la variabilité diminue la probabilité des recombinaisons favorables sans améliorer de façon sensible l'homogénéité de production chez les écotypes Grands.

De plus, il est impossible d'assurer une production de semences à grande échelle en utilisant la fécondation artificielle. Le rendement de cette technique, estimé à partir des

75 000 fécondations réalisées à la Station Marc-Delorme en huit ans et sur plus de vingt écotypes, est de 2,2 noix/régime. La seule solution semble donc de planter les autofécondations dans des champs semenciers et d'attendre leur entrée en production pour commencer la vulgarisation. Un délai supplémentaire d'une génération reste inévitable. La sélection massale en autofécondation est donc une méthode qui apparaît mal adaptée au cocotier.

## III. — LA SÉLECTION MASSALE EN INTERCROISEMENT

Le principe est de sélectionner des géniteurs sur la base de leurs performances phénotypiques et de les intercroiser. Divers plans de croisements peuvent être utilisés : paires indépendantes, croisements de type factoriel, mais ils se justifient essentiellement par l'analyse des descendance. Dans le cadre de la sélection massale nous n'en considérons qu'un : celui où un ensemble d'arbres-mères est fécondé par le pollen en mélange de plusieurs pollinisateurs.

En fécondation libre, chaque arbre-mère transmet à sa descendance la moitié des effets génétiques additifs, l'autre étant due à l'ensemble de la population. En intercroisement, c'est cette seconde partie des effets additifs qui est « enrichie » puisqu'elle provient d'une sous-population sélectionnée. Vingt à trente arbres-mères peuvent être fécondés avec le pollen d'un seul géniteur, ce qui permet une sélection beaucoup plus sévère : il est concevable de retenir 20 p. 100 des arbres-mères et d'appliquer un taux de sélection inférieur à 1 p. 100 sur les pollinisateurs.

Du fait de cet avantage, l'intercroisement constitue le régime de reproduction le plus efficace dans le cadre de la sélection massale. Si le passage d'un cycle à l'autre exige l'emploi de la fécondation artificielle, il est possible de produire des semences en utilisant la technique de pollinisation assistée [14]. L'intensité de sélection des arbres-mères peut être différente pour la sélection et pour la production de semences, ce qui permet, en retenant un plus grand nombre d'arbres-mères, d'augmenter le potentiel de production.

### *Comparaison avec les tests d'hybrides entre écotypes :*

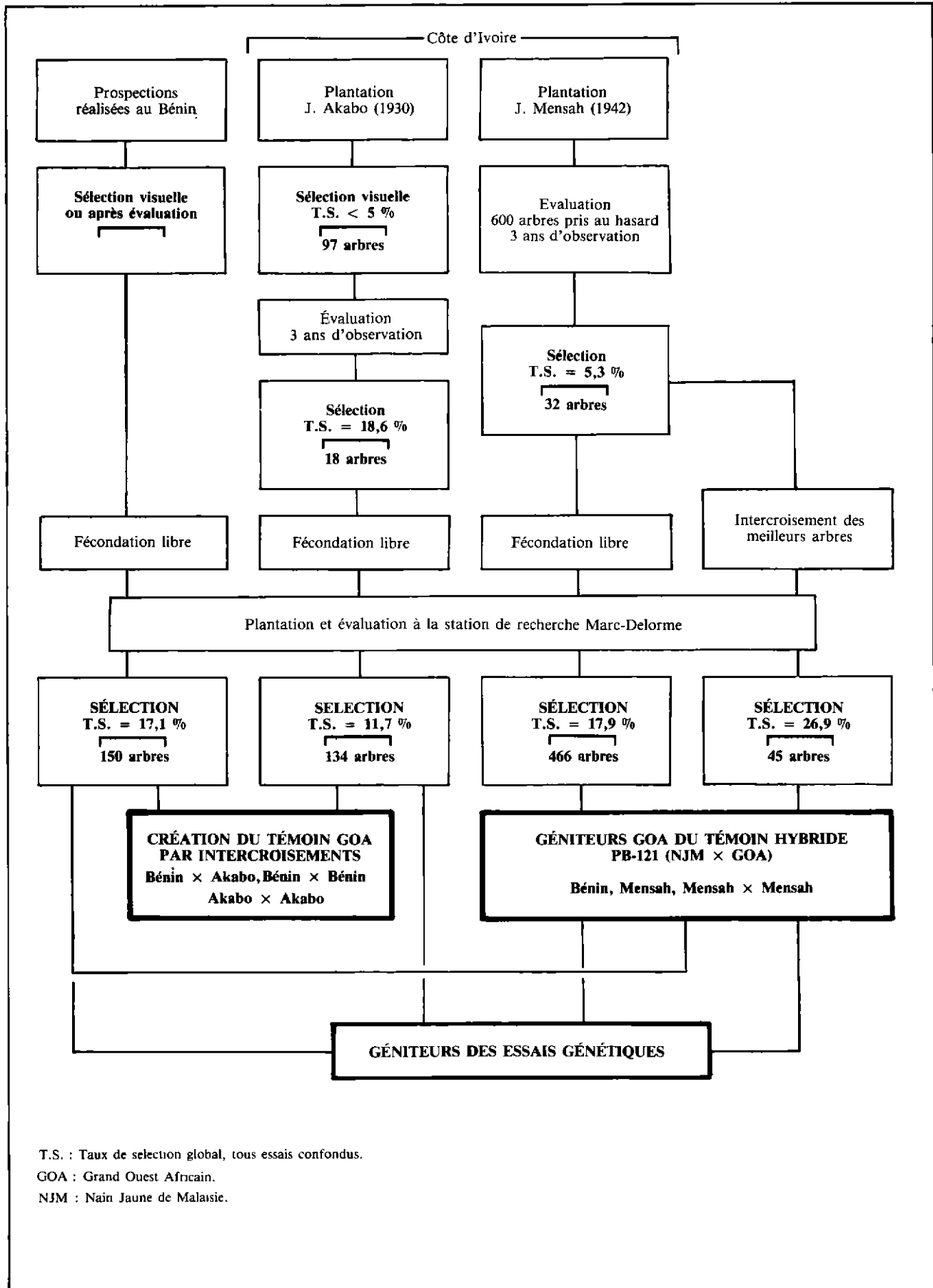
La sélection massale en fécondation contrôlée n'a, à notre connaissance, jamais été évaluée de façon systématique chez le cocotier. Elle a été employée à la Station Marc-Delorme, mais nous ne disposons pas de population de référence qui permette de juger directement de son efficacité.

La figure 2 montre les étapes successives de la sélection massale effectuée sur les Grands Ouest Africains entre 1948 et 1965. Cet écotyle s'avère l'un des plus productifs (sinon le meilleur) des 53 écotypes en collection à la Station Marc-Delorme. Il est impossible de dire si cette supériorité résulte de la sélection ou de la valeur intrinsèque de la population.

Le premier cycle est basé essentiellement sur la fécondation libre, bien que quelques intercroisements aient été effectués lors des prospections. Un des témoins génétiques utilisés en Côte d'Ivoire, constitués de Grands Ouest Africains, a subi un cycle supplémentaire de sélection massale en intercroisement.

Ce témoin a été employé dans les essais d'aptitude à la combinaison entre écotypes mis en place avant 1977 à la

FIG 2. — Organigramme de la sélection massive sur le Grand Ouest Africain depuis 1948.



T.S. : Taux de sélection global, tous essais confondus.  
 GOA : Grand Ouest Africain.  
 NJM : Nain Jaune de Malaisie.

Station Marc-Delorme. Il peut être comparé à 35 hybrides Grand × Grand et Nain × Grand issus de treize écotypes différents. Seuls cinq hybrides ne sont pas significativement supérieurs au témoin (au seuil de 5 p. 100) ; aucun ne lui est inférieur. En moyenne les hybrides ont montré un rendement supérieur de plus de 65 p. 100. Quatre d'entre eux ont produit plus du double. L'effet d'hétérosis entre écotypes est variable mais globalement très net. Les méthodes basées sur l'exploitation de ce phénomène semblent nettement plus performantes.

## CONCLUSION

Cette étude permet de classer les trois variantes de la sélection massale selon un ordre croissant d'efficacité : sélection en autofécondation, en fécondation libre et en intercroisement.

Les deux premières méthodes n'offrent qu'un intérêt très limité : l'autofécondation induit une baisse de rendement sans accroître de façon sensible l'homogénéité de production. La fécondation libre aboutit à des résultats très variables, sans doute liés à l'absence de contrôle de l'origine du pollen. Dans les cas les plus favorables, la sélection drastique, nécessaire pour obtenir une amélioration, réduit fortement le potentiel de production de semences. Le seul avantage de cette méthode résulte de sa facilité de mise en œuvre ; elle constitue donc une solution de dernier recours.

La sélection massale en intercroisement paraît beaucoup plus efficace car elle autorise un choix sévère des pollinisateurs tout en conservant un fort potentiel de production de semences. Aucun résultat expérimental ne permet d'estimer le progrès génétique à réaliser. Cependant, une population résultant de deux cycles de sélection massale, dont l'un en intercroisement, présente une production très inférieure à la plupart des hybrides. Les méthodes basées sur l'exploitation de l'hétérosis entre écotypes garantissent un progrès génétique plus rapide.

Les diverses variantes de la sélection massale ont été présentées comme des méthodes à part entière, dont la finalité était la production de semences. Il est concevable de les utiliser pour améliorer séparément deux populations, dans l'optique de créer par la suite des hybrides entre populations améliorées. En d'autres termes ceci revient à effectuer une sélection sur la valeur propre des populations dans le but d'augmenter leur valeur en croisement. D'une façon générale, il semble que chez les plantes dont l'amélioration est récente, les corrélations entre valeur propre et valeur en combinaison restent faibles. L'exemple du palmier à huile [3] suggère que sélectionner sur le rendement séparément dans deux populations complémentaires peut aboutir à contre-sélectionner la performance de l'hybride. A l'opposé, sur maïs, Moll *et al.* [10] ont montré qu'à court terme, une double sélection intrapopulation était aussi efficace à court terme qu'une sélection réciproque. La méthode présente donc un certain risque, qu'il est difficile de quantifier dans le cas du cocotier.

## RÉFÉRENCES

- [1] CHARLES A. E. (1961). — Selection and breeding of the coconut palm. *Trop. Agriculture Trin.*, 38, N° 4, p. 283-296.
- [2] DEMARLY Y. (1977). — *Génétique et amélioration des plantes*. Masson éd. France
- [3] GASCON J. P., NOIRET J. M., BENARD G. (1966). — Contribution à l'étude de l'hérédité de la production de régimes d'*Elaeis guineensis* Jacq. *Oléagineux*, 21, N° 11, p. 657-661.
- [4] HARLAND S. C. (1957). — The improvement of the coconut palm by breeding and selection. *Bulletin Coconut Research Institute*, 15, p. 1-14.
- [5] LIYANAGE D. V., SAKAI K. I. (1961). — Heritabilities of certain yield characters of the coconut palm. *Journal of genetics*, 57, p. 245-252.
- [6] LIYANAGE D. V. (1967). — Identification of genotype of coconut suitable for breeding. *Expl Agric.*, 3, N° 3, p. 205-210
- [7] LIYANAGE D. V. (1969). — Effect of inbreeding on some characters of the coconut palm. *Ceylon Coconut quarterly*, 20, N° 4, p. 161-167.
- [8] LIYANAGE D. V. (1972). — Production of improved coconut seed by hybridisation. *Oléagineux*, 27, N° 12, p. 597-599.
- [9] MEUNIER J., SANGARÉ A., LE SAINT J. P., BONNOT F. (1984). — Analyse génétique des caractères du rendement chez quelques hybrides de cocotier *Cocos nucifera* L. (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 39, N° 12, p. 581-586
- [10] MOLL R. H., STUBER C. W. (1971). — Comparison of response of alternative selection procedure initiated with two populations of maize. *Crop Science*, 11, p. 706-711.
- [11] NAMBIAR M. G., THANKAMMA PILLAI P. K., VIJAYA KUMAR G. (1970). — Cytological behaviour of first inbred generation of coconut. *Ind. J. Genet.*, 30, N° 3, p. 744-752
- [12] NINAN C. A., PANDALAI K. M. (1961). — Recent trend in coconut breeding in India. In : *First meeting of the FAO Technical Working Party on Coconut Production. Protection and Processing*, Trivandrum.
- [13] NINAN C. A., PANKAJAKSHAN A. S. (1961). — Progeny studies in coconut. I. — Relationship between parent yield and seedling characters of progeny with special reference to open pollinated and hybrid progenies of West Coast Talls and its bearing on the concept of prepotency in coconut. *Indian Coconut J.*, 16, p. 100-109
- [14] NUCÉ de LAMOTHE M. de, ROGNON F. (1972). — La production de semences hybrides chez le cocotier par pollinisation assistée (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, 27, N° 11, p. 539-544.
- [15] OHLER J. G. (1984). — *Coconut : tree of life*. FAO plant production and protection paper, 57.
- [16] PATEL J. S. (1938). — *The coconut : a monograph*. Government Press, Madras, India
- [17] SANTOS G. A., CARPIO C. B., ILAGAN M. C. *et al.* (1980). — Evaluation of various yield groups and their progenies PCA *Agric. Res.-1980 Ann. Rept.*, Philippines, p. 46-49.
- [18] SAKAI K. I. (1960). — Method of breeding of coconut palm. A comment of « The improvement of coconut palm by breeding and selection of Dr. S. C. Harland ». *Trop. Agriculturist*, Ceylon, 116, p. 185-189.
- [19] SATYABALAN K., LAKSHMANACHAR M. S. (1960). — Coconut breeding : effects of some breeding procedure. *Indian Coconut J.*, 8, N° 3, p. 113-115.
- [20] ZILLER R. (1962). — La sélection du cocotier dans le monde. *Oléagineux*, 17, N° 11, p. 837-846.



## SUMMARY

**Effectiveness of mass selection based on yield components in coconut.**R. BOURDEIX, *Oléagineux*, 1988, 43, N° 7, p. 283-295.

This article proposes an overview making it possible to assess the effectiveness in coconut of three mass selection variants : open pollination, selfing and intercrossing. Selection by open pollination, which is frequently used, has led to divergent results. Simulation shows that in a prospecting situation, response to selection remains low, except when copra/nut is involved. In this latter case, a fall in yields and the number of nuts is induced. The high selection rates it would be necessary to apply to obtain a substantial improvement are incompatible with seed extension on a large scale. Selfing leads to inbreeding depression, without increasing production homogeneity. The method which involves deferring seed production by a generation seems unadapted to coconut. Intercrossing enables seed production from assisted pollination, by carrying out very strict pollinator palm selection. This constitutes the most effective reproduction method. Paradoxically, it has been little used. The use of a control, obtained from two mass selection cycles, one involving intercrossing, seems to indicate that the effectiveness of this method remains much less than hybrid tests between ecotypes.

## RESUMEN

**Eficacia de la selección masal en los componentes del rendimiento, en el cocotero.**R. BOURDEIX, *Oléagineux*, 1988, 43, N° 7, p. 283-295.

En el presente artículo se propone una síntesis que permite apreciar en el cocotero la eficacia de tres variantes de la selección masal que son : la fecundación libre, la autofecundación y el intercrucamiento. La selección en fecundación libre, que se utiliza a menudo, dió, resultados divergentes. Una simulación muestra que en una situación de prospección, la respuesta a la selección sigue siendo poco acentuada, excepto cuando se refiere a la copra por nuez, en cuyo caso se induce una caída del rendimiento y del número de nueces. Los porcentajes altos de selección que deberían aplicarse para conseguir una mejora considerable no son compatibles con una difusión de semillas en gran escala. La autofecundación produce una depresión de consanguinidad sin incremento alguno en la homogeneidad de producción. El método, que aplaza la producción de semillas en una generación, no parece adaptado al caso del cocotero. El intercrucamiento permite producir semillas de polinización asistida realizando una selección muy severa en los polinizadores. Es el régimen de reproducción más eficaz, y sin embargo, no se usó mucho, lo cual parece una paradoja. El uso de un testigo, producido por dos ciclos de selección masal, de los cuales uno en intercrucamiento, parece indicar que la eficacia del método sigue siendo muy inferior a las pruebas de híbridos entre ecotipos.

## Effectiveness of mass selection based on yield components in coconut

R. BOURDEIX (1)

## INTRODUCTION

All the research stations involved in coconut improvement have used mass selection. The launching of a coconut selection programme is characterized by a minimum period of ten years during which no experimental results are available. It was therefore necessary to distribute only the material likely to offer genetic advantages, i.e. nuts harvested from high-yielding local Tall varieties. It thus seemed worthwhile to draw up a retrospective summary of results so as to be able to judge how effective the method is.

The selection criteria are usually yield expressed in copra/tree or one of its components : number of nuts and copra/nut. A few authors have included various plant growth and reproductive characteristics ; the success of certain programmes primarily depends on resistance to a pathogen. This study is limited to an estimation as to the effectiveness of mass selection based on yield and its components.

*The three mass selection variants :*

— mass selection using open pollination is the most used method. Its advantage lies in its great simplicity : seednuts are taken from trees with attractive characteristics at a given moment or over a given period. The progenies from open pollination constitute the basis of an improved population which will then undergo several selection cycles ;

— however, two other variants of mass selection also exist ; these consist either in selfing the trees used, or intercrossing them. These methods, which are more complex, since pollination has to be controlled, have been less frequently used.

After a brief reminder of the theoretical bases determining the effectiveness of the three variants, this article proposes, for each of them, a summary of experimental results that may provide a few lessons.

## I. — MASS SELECTION USING OPEN POLLINATION

Given that the male parent is not controlled in open pollination, breeding only involves half of the additive effects. Certain improvements can be made if the plot is isolated from all outside sources of pollen. It is possible to castrate or fell trees with unfavourable characteristics with a view to improving the quality of the pollen-laden cloud [20]. Thus, from the first generation onwards, open pollination only takes place between selected trees. Nonetheless, as far as we know, this method has never been used systematically.

## 1. — Bibliographical review.

The effectiveness of mass selecting mother-trees based on production characteristics has long been the subject of much contention in the case of coconut. Although numerous programmes of this type have been undertaken throughout the world, few experiments involve a statistical design which enables the effectiveness of the method to be judged.

Experiments began in 1937, with the setting up of a statistical design known as the « Ceylon Latin Square », which compared the following four combinations :

- selection of mother-trees or not,
- culling of seedlings in the nursery or not.

Twenty years later, it was seen that although culling in the nursery makes it possible to obtain a gain of around 10 p. 100, mass selection had been totally ineffective. Harland [4] concluded that the high yield character was not transmissible and proposed several other breeding methods judged better adapted to coconut.

Nonetheless, detailed examination of the experiment protocol [18] stripped him of all credibility : high and low yielding trees had been selected from two different provinces and did not therefore belong to the same population. In addition, the duration

(1) IRHO-CIRAD Breeding Division, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France).

of mother-tree observations was too short and certain trees classed as low yielders turned out to be rather good yielders a few years later.

This observation led to renewed interest in mass selection, which was backed up by the first publication of heritability estimations in coconut. In 1961, after calculations based on the analysis of variance of the progenies from 9 exceptionally high-yielding coconuts, Liyanage and Sakai concluded that mass selection for copra/nut and yields ought to be very effective [5].

The same year, a study made of the progenies from 37 high-yielding trees [13] concluded on the absence of any relationship between the value of the mother-tree and the characteristics of the progenies in the nursery : girth and number of leaves correlated with yields. The authors concluded that the phenotype of an individual does not provide an adequate indication of its genotype.

These two studies use an asymmetrical basic population, since they are the best trees of the original population. The response to selection of the sample used cannot, therefore, be extrapolated to the population as a whole.

The first study, which involved a complete population, was undertaken on the Ceylon Tall ecotype [6]. It showed that selecting the best 5 p. 100 out of 104 trees led to a 14.4 p. 100 yield increase in the progeny. However, the strictness of this selection considerably limits seed production potential : the annual mean of the individuals chosen does not exceed 200 nuts per tree ; culling in the nursery eliminates around 40 p. 100 of the seeds. Under these conditions, for a 5 p. 100 selection rate, a hectare of « seed gardens » enables 6 ha to be planted per year. This low coefficient of multiplication is incompatible with rational management of production structures.

Dividing a Philippine Tall population into 5 production categories [17] shows that there is no correlation between the production of parents and that of their progenies.

After heritability calculations based on various experiments, Meunier *et al.* [9] observed, in a certain number of cases, that although the number of nuts and copra/nut, taken separately, present good heritability, this is not the case of their resultant — copra/tree — due to the high negative correlation existing between the number of nuts and copra/nut.

## 2. — A further study : effectiveness of the method under prospecting conditions.

A study carried out using data gathered at the Marc-Delorme station (Côte d'Ivoire) makes it possible to simulate an open pollination mass selection cycle in a prospecting context.

### a) Material and method.

When the West African Tall was first introduced at the Marc Delorme station, 600 trees from the J. Mensah plantation were placed under observation without taking into account their individual value. This plantation is located along the coast near the Marc Delorme station ; only those trees near housing or open on one or more sides were eliminated to limit environmental heterogeneity. The trees were observed individually from 1952 to 1954.

In 1954, plot S10 was planted at the station by taking two or three open pollinated nuts from each of the 600 parents. The plot was planted in a totally randomised experimental design. The study involved a random sample of 600 trees from 401 coconuts of the J. Mensah plantation.

To the 401 mother-trees there correspond 401 progeny means, calculated from one to three trees. We thus have 401 couples (mother-trees, progeny means) for the following characteristics :

- number of nuts/yr : 1952-1954 means (10-12 yrs) for the mother-trees, 1960-1971 means (6-17 yrs) for the progenies ;
- copra/nut : estimated from the mean weight of the husked nut multiplied by a factor of 0.32 (around 50 nuts sampled per tree) ;
- annual copra/nut : product of the previous two parameters.

### b) Results.

The data obtained make it possible to assess the gains made depending on different selection rates and to calculate heritability estimates based on regression between parents and progenies.

#### Comparison of the two populations :

— table I summarizes the production characteristics for the two populations. The coefficients of variation for the number of

nuts and for copra/tree were calculated on a basis of at least 3 campaigns (10 to 12 yrs), so as to obtain comparable values. In fact, the longer the observation period, the more the apparent variability of the population diminishes.

The coefficients of variation for the number of nuts and copra/nut are twice as high in the parent population. The difference is due to greater environmental heterogeneity : proximity of the sea which often induces production gradients, and the absence of fertilizers which would seem to result in increased variability of the number of nuts.

#### Gain depending on selection rate :

— a couple was eliminated at random to bring the population down to a total of 400, thereby arriving at selection rates varying in 5 p. 100 steps. Table II shows the response to three types of selection involving the number of nuts, copra/nut and copra/tree respectively.

Selection based on one of these components modifies the value of the population for the others : hence selection according to copra/nut, which is the most heritable characteristic, induces a loss in the number of nuts and copra/tree. This can be explained by the negative correlation ( $r = -0.11^{**}$ ) between the number of nuts and copra/nut. Only selection based on copra/tree enables a simultaneous gain to be had for all three parameters. Selection according to the number of nuts increases yields in virtually the same way as direct selection for copra/tree (6.4 p. 100 as opposed to 7 p. 100 for 5 p. 100 of trees chosen). With the exception of copra/nut, response to selection remains relatively low.

#### Estimation of heritability :

The analysis of regression in figure 1 enables an estimate to be made of heritability values and their confidence intervals at 5 p. 100 :

- copra/nut :  $h^2 = 0.73 \pm 0.21$ ,
- number of nuts :  $h^2 = 0.16 \pm 0.10$ ,
- copra/tree :  $h^2 = 0.13 \pm 0.11$ .

These values confirm that copra/nut is a very heritable characteristic. As regards the number of nuts and copra/tree, the conclusion is limited to the fact that these two parameters present significantly non-nil heritability. In fact, the size of the confidence intervals, which leads to considerable dispersal of the plotted points around the regression lines, prevents any accurate comparison of estimations.

### c) Discussion.

Response to selection seems to be much lower than that obtained in Sri Lanka [6]. In addition to the deviation arising from the duality of the populations studied, two factors associated with experimentation methods are worth examining :

— *land quality* : parent measurements were carried out on a smallholding which had received no fertilization. Nonetheless the trees were chosen very carefully (elimination of trees outside normal situations). In addition, the site was flat and uniform and planting was regular, in rows ;

— *length of observations* : the number of mother-tree nuts was estimated over a period of 3 years. The odd number of years can lead to the selection of alternate trees with high yields in the first and third years.

The greater variability of the parent population suggests that response to selection would have been greater if the mother-trees had been planted like their progenies, in experimental plots where environmental homogeneity is controlled better. However, the measuring conditions at the Mensah plantation correspond to those of prospecting under excellent conditions.

## 3. — Conclusion.

The study of how open pollination mass selection effects yields is characterized by numerous divergent results. Response disparity could be explained by the following hypothesis : the reproduction system of Tall ecotypes has a peculiarity which may reduce the effectiveness of selection. Although the latter are mostly allogamous, the probability of selfing increases in line with the rate of inflorescence emission. The receptivity of female flowers in the inflorescence,  $N$ , may then coincide with the anthesis of inflorescence  $N+1$ . The rate of inflorescence emission is highly

correlated with nut production. High-yielding trees would seem to tend towards more marked autogamy.

The inbreeding depression induced by selfing would then appear to limit the gain obtained through selection. However, the kinetics involved are a little more complex, since inflorescence production is not regular throughout the year. In India, Patel [16] noted that selfing possibilities were inexistent in November, whereas in April 75 p. 100 of trees reveal inflorescence overlapping, thereby enabling selfing. Consequently, the selection result would be different depending on when the open pollinated nuts were harvested.

In the most favourable cases, open pollination mass selection is effective : a 14.4 p. 100 gain in the first cycle for 5 p. 100 of trees chosen. However, « although there exists mother-tree response to selection, yield increases are not rapid enough » [Liyanaage, 1972, 8]. The selection rate required for obtaining an improvement considerably limits seed production capacity.

Simulations show that mass selection is not very effective in a prospecting context. In addition, the main aim of prospecting operations is to combine the greatest possible amount of variability ; strict selection is likely to restrict this variability. Rather than making a long and costly evaluation in the field, it is better to choose trees according to their general appearance and simply eliminate low yielders. In particular, any selection concentrating solely on copra/nut should be discarded, since it induces at the same time a loss in the number of nuts and in copra/tree.

## II. — MASS SELECTION INVOLVING SELFING

Obtaining pure coconut lines remains a long-term prospect, which, according to Charles [1] « would discourage the most ardent ». The four generations required to create 95 p. 100 homozygous structures represents 25 to 60 years, depending on the parent evaluation method. Such a long time implies the extension of partially heterozygous seeds.

Compared to open pollination, mass selection through selfing maximizes the short-term use of the additive genetic component. Nonetheless, it does not enable genic recombination between individuals. As it is not very probable that one of the trees has all the best genes from the outset, the chances of finding the most favourable recombinants are reduced. The existence of inbreeding depression and homeostatic loss linked to homozygosity could limit the effectiveness of the method.

### 1. — Inbreeding depression.

The studies available on coconut only involve a single selfing generation (Selfs). Generally speaking, selfing induces inbreeding depression in Tall ecotypes.

Comparison of the progenies obtained from the selfing and open pollination (O.P.) of 18 Tall ecotypes has shown that, in most cases, selfing induces a drop in vigour, number of nuts and copra/nut [12]. However, depression intensity varies from one ecotype to the next. This result is not surprising in that various reproduction systems coexist in coconut, which fall between strict autogamy and strict allogamy. The dispersal of coconut was accompanied by founding effects, which created naturally inbred isolates and induced genetic derivatives. It is probable that the ecotypes that withstand inbreeding well are those which have already undergone natural inbreeding. These same ecotypes would appear to have restricted variability and reduced within-population improvement possibilities.

On studying the cytological behaviour of the selfs of these ecotypes, Nambiar *et al.* [11] discovered that, in most cases, selfing induced an increase in chromosomal aberrations and in the percentage of pollen sterility. For three Tall ecotypes, this phenomenon was accompanied by a reduction in chiasma frequency, which corresponds to a reduction in recombination frequency.

On analyzing the O.P. and selfed progeny of 14 high-yielding coconuts of the Indian Ocean West Coast, Satyabalan [19] detected 22.2 p. 100 inbreeding depression for the mean number of nuts of two treatments. It seems that there exist differences in performance from one parent to the next : in certain progenies, the Selfs are superior to the O.P.s by a third and in the others the Selfs produce less than a third of that produced by the O.P.s.

Liyanaage [6] studied the selfed and the open pollinated progenies of 17 non-selected Ceylon Talls ; the data given enable calculation of mean inbreeding depression values and their intervals of confidence at 95 p. 100 :

- number of leaves at 48 months : 13.8 p. 100  $\pm$  6.0,
- flowering precocity : 8.5 p. 100  $\pm$  6.4.

The first genetic trial set up at the Marc-Delorme station compared, among other treatments, the selfed and open pollinated progenies of 50 West African Tall coconuts. The experimental design consisted of three replications of five blocks. The elementary plots contained 20 trees and there were therefore 100 trees per treatment and per replication.

Technical reasons interfered with the in-depth exploitation of the first replication. Table III contains the results observed for the other two. For all the parameters observed except copra/nut, selfing mean values are lower than those for intercrossing. Inbreeding depression particularly effects copra/tree (19.3 p. 100), number of nuts (15.4 p. 100), number of bunches (11.7 p. 100) and flowering precocity. The fact that it spares copra/nut can be explained by the triploid nature of this tissue ; the flow of genes brought by the pollen restores heterozygosity which limits inbreeding depression. It can also be thought that copra/nut-number of nuts antagonism also played a role ; the reduction in the number of nuts could have increased the copra/nut.

### 2. — Homeostatic loss.

Ohler [15] emphasises that the depression effect induced in yields by selfing could be compensated for by more uniform production. Genotype homogenization should lead to greater phenotype homogeneity. Whilst this is true for single determinism characters, it turns out that, generally speaking, the homeostasis of pure lines from allogamous plants is no where near as good as that of heterozygous plants and that these pure lines are as variable as populations [2]. For coconut, where autogamous, allogamous and intermediate ecotypes coexist, the situation is certainly more complex.

Autogamous Dwarf ecotypes are usually more homogeneous than Talls, because of their homozygosity ; in a plot planted with trees of the same Dwarf ecotype, production estimated from the mean of several years varies little from one tree to another. However, Dwarfs are said to be « less hardy and not very resistant to drought » [20]. Moreover, seasonal fluctuations in production are much greater in Dwarfs than in Talls. It is difficult to distinguish whether these characteristics are due to dwarfism or to the genetic organization resulting from autogamy. If the second hypothesis is the right one, the poor homeostasis associated with homozygous structures would result in a loss of hardiness and more marked alternation in production. This hypothesis is backed up by the performance of the only autogamous Tall ecotype (King Coconut of Sri Lanka) which also reveals marked alternation in production [Mahindapala, *pers. comm.*]. Production regularity is, without a doubt, one of the main consequences of homeostasis in perennial plants.

Estimation of the coefficients of variation for the progenies of 14 Tall coconuts [17] shows that for the number of nuts, selfs are at least as variable as open pollinated coconuts. In this case, selfing induced lower yields without reducing phenotypic variability.

### 3. — Method unadapted to coconut.

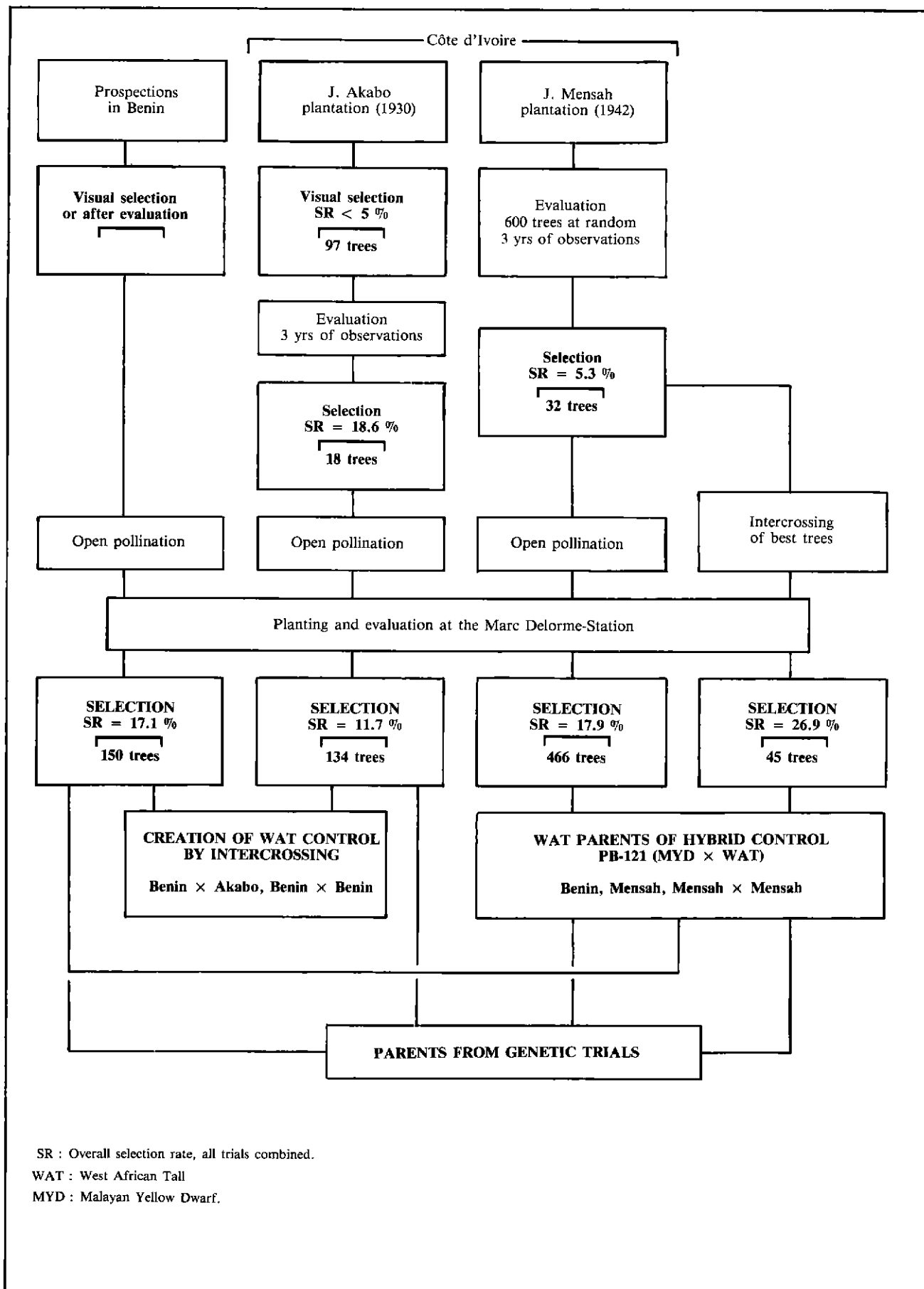
Inbreeding depression is seen in most Tall ecotypes, which reveals the existence of a heterosis effect. The loss of vigour induced by selfing considerably limits mass selection effectiveness. The rapid drop in variability reduces the probability of suitable recombinations without significantly improving production homogeneity in Tall ecotypes.

Moreover, it is possible to ensure large-scale seed production by using hand pollination. The yield from this technique, which was estimated from 75,000 pollinations carried out at the Marc Delorme Station over eight years on more than 20 ecotypes is 2.2 nuts/bunch. The only solution therefore seems to be to plant selfs in seed gardens and wait for them to start bearing so as to begin extension work. An additional delay of one generation remains inevitable. Mass selection by selfing would therefore seem to be poorly adapted to coconut.

## III. — MASS SELECTION BY INTERCROSSING

The principle involved is to select parents based on their phenotypic performance and to cross them between each other.

FIG 2. — Flow chart for mass selection on West African Tall since 1948.



Various crossing plans can be used : independent pairs, factorial type crosses, though these are normally justified by analyzing progenies. In the context of mass selection, only one is considered here — the one where a set of mother-trees is fertilized by a mixture of pollen from several pollinator palms.

With open pollination, each mother-tree transmits half of its additive genetic effects to its progeny, the other half being due to the population as a whole. With intercrossing, it is this second part of additive effects that is « enriched », since it comes from a selected sub-population. Twenty to thirty mother-trees can be fertilized with the pollen of a single male parent, which enables much stricter selection : it is envisageable to choose 20 p. 100 of the mother-trees and apply a selection rate for pollinator palms of under 1 p. 100.

Given this advantage, intercrossing represents the most effective reproduction system in a mass selection context. Whilst passing from one cycle to the next requires hand pollination to be used, it is possible to produce seeds by applying the assisted pollination technique [14]. Mother-tree selection intensity may be different for selection and for seed production, which makes it possible to increase production potential by adopting a greater number of mother-trees.

#### *Composition with hybrid tests between ecotypes :*

As far as we know, mass selection by controlled pollination has never been systematically evaluated on coconut. It has been used at the Marc Delorme station, but we have no reference population enabling direct judgement of its effectiveness.

Figure 2 indicates the successive stages involved in the mass selection carried out on West African Talls from 1948 to 1965. This ecotype proves to be one of the higher yielders (if not the highest) out of the fifty-three ecotypes in the collection at the Marc Delorme station. It is impossible to say whether this superiority results from selection or from the population's intrinsic value.

The first cycle is mainly based on open pollination, though a few intercrosses were carried out during prospecting operations. One of the genetic controls used in Côte d'Ivoire, made up of West African Talls, underwent an additional mass selection cycle involving intercrossing.

This control was used in between-ecotype combining ability trials set up before 1977 at the Marc Delorme station. It can be compared to 35 Tall × Tall and Dwarf × Tall hybrids from 13 different ecotypes. Only five hybrids are not significantly superior to the control (5 p. 100 threshold) and none is inferior to it. On

average, hybrids have produced 65 p. 100 higher yields. Four of them produced more than double. The heterosis effect between ecotypes is variable, but very clear on the whole. The methods based on exploitation of this phenomenon seem to be clearly more effective.

#### CONCLUSION

This study makes it possible to categorize the three mass selection variants in increasing order of effectiveness : selection through selfing, through open pollination and through intercrossing.

The first two methods are of only very limited interest : selfing induces a drop in yields without significantly increasing production homogeneity. Open pollination gives very variable results, no doubt linked to the lack of pollen origin control. In the most favourable cases, the drastic selection necessary for obtaining improvement considerably reduces seed production potential. The only advantage offered by this method is that it is easy to use ; it can therefore be used as a last resort.

Mass selection through intercrossing appears to be much more effective, since it enables strict choice of pollinator palms, whilst retaining high seed production potential. No experimental result makes it possible to assess the genetic progress to be made. However, a population arising from two mass selection cycles, one of which involved intercrossing, give yields much lower than those of most hybrids. Methods based on the exploitation of between-ecotype heterosis guarantee faster genetic progress.

The various mass selection variants have been presented as complete methods, whose final target was seed production. It is conceivable to use them for improving two populations separately, with a view to the subsequent creation of hybrids between improved populations. In other terms, this comes back to carrying out selection based on the intrinsic values of populations in the aim of improving their crossing value. Generally speaking, it seems that in plants whose improvement is recent, correlations between intrinsic value and value after combination remain low. The example of the oil palm [3] suggests that selection according to yields, separately in complementary populations, may lead to counter-selection of hybrid performance. On the other hand, with maize, Moll *et al.* [10] showed that double within-population selection was as effective in the short term as reciprocal selection. This method therefore involves a certain amount of risk, which is difficult to quantify for coconut. □

**AVEZ-VOUS PENSÉ À VOUS RÉABONNER ?**

**HAVE YOU REMEMBERED TO RENEW YOUR SUBSCRIPTION ?**

**NO SE OLVIDE DE RENOVAR LA SUSCRIPCIÓN A NUESTRA REVISTA**