

Les phases mâles et femelles de l'inflorescence de cocotier

Influence sur le mode de reproduction

A. SANGARE (1), F. ROGNON (1) et M. de NUCÉ de LAMOTHE (2)

Résumé. — L'étude de biologie florale commencée à Port-Bouët en 1970 porte sur 18 variétés ou types d'hybrides. Elle a permis de classer les cocotiers en 4 types selon leur mode de reproduction probable. Si l'autogamie des Nains, à quelques exceptions près, fait peu de doute, en revanche le caractère strictement allogame des cocotiers Grands semble dépendre des conditions écologiques : de grandes possibilités d'autofécondation existent entre inflorescences successives d'un même arbre surtout lorsque les conditions écologiques favorisent l'augmentation du nombre annuel de régimes. Ces résultats font déconseiller la recherche d'arbres pré-potents par la comparaison de leurs descendants par fécondation libre et préférer les méthodes assurant une bonne estimation de l'aptitude à la combinaison par l'utilisation contrôlée de pollinisateur connus.

I. — INTRODUCTION

Une bonne connaissance de la biologie florale et du mode de reproduction est indispensable pour la conduite des programmes d'amélioration et de production des semences.

Dans un article paru en 1975, Rognon [1] donnait les premiers résultats d'une étude de biologie florale entreprise sur la station de Port-Bouët en Côte-d'Ivoire. Il classait les cocotiers en quatre groupes selon leur mode de reproduction et, comme Whitehead [2], soulignait l'importance que l'autofécondation pouvait prendre parfois chez les cocotiers de type « Grand ».

De nouveaux résultats ayant été acquis depuis cette époque, le présent article a pour but de compléter les données antérieures (3) et d'examiner les conséquences de ces études pour le choix des méthodes de sélection et des techniques à utiliser.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude de biologie florale commencée en 1970 à Port-Bouët porte sur le déroulement de la floraison, la viabilité du pollen et la compétition pollinique.

Le premier point sera seul traité ici, durée et succession des phases mâles et femelles, ainsi que les conséquences pour l'amélioration du cocotier.

Les types de cocotiers étudiés comprennent :

- 5 populations de cocotiers Grands : Grand Ouest Africain (GOA), Grand Rennell (GRL), Grand de Polynésie (GPY), Grand de Malaisie (GML) et Grand des Nouvelles-Hébrides (GNH) ;

- 6 populations de cocotiers nains : Nain Jaune du Ghana (NJG) (4), Nain Rouge du Cameroun (NRC),

Nain Rouge de Malaisie (NRM), Nain Vert Equatorial (NVE), Nain Vert du Brésil (NVB), Nain Vert de Sri Lanka (NVS) ;

— 7 types d'hybrides :

Nain Jaune Ghana × Grand Ouest Africain (NJG × GOA),

Nain Jaune Ghana × Nain Vert Equatorial (NJG × NVE),

Nain Jaune Ghana × Nain Rouge Cameroun (NJG × NRC),

Nain Rouge Malaisie × Nain Vert Equatorial (NRM × NVE),

hybride NJG × GOA autofécondé (HNJ A. F.),

hybride NRC × GOA autofécondé (HNR A. F.),

hybride NJG × GOA croisé avec hybride NRC × GOA (NHJ × HNR).

Une importance particulière a été accordée à la légitimité des populations étudiées qui sont celles utilisées dans les programmes de recherches de la Station. Sur 25 arbres de chacune d'elles, les inflorescences sont observées tous les deux jours.

La phase mâle dure de l'ouverture de la spathe à la chute de la dernière fleur mâle. La phase femelle dure de la réceptivité de la première fleur femelle (stigmates largement ouverts) à la fin de réceptivité de la dernière fleur (stigmates roses bruns).

Pour chacune des populations étudiées, les observations durent deux ans. L'hybride NJG × GOA est observé depuis le début de l'étude (8 ans) ; il sert de témoin pour comparer les types observés à des époques différentes et il permet d'évaluer les variations inter-annuelles.

Pour chaque type de cocotier, toutes les inflorescences ouvertes dans le mois sont enregistrées à leur date d'ouverture. Les durées moyennes mensuelles des phases mâles et femelles et de leur succession sont ensuite calculées à partir des données de chaque inflorescence pour le type considéré. Les moyennes annuelles sont établies à partir des douze moyennes mensuelles. Les calculs des valeurs individuelles et les études de variabilité sont actuellement en cours.

(1) Service Sélection, I. R. H. O., Station de Port-Bouët (Côte-d'Ivoire).

(2) Département Sélection de l'I. R. H. O., Station de Port-Bouët (Côte-d'Ivoire).

(3) De plus, cet article reprend l'essentiel des résultats publiés en 1976 afin de rectifier plusieurs erreurs d'impression qui en déformaient, voire inversaient, le sens.

(4) Type Malaisie.

III. — RÉSULTATS

(Tableau I et Fig. 1.)

1. — Durée des phases.***La phase mâle.***

Dans les conditions de Port-Bouët, la durée moyenne de la phase mâle varie peu d'un type de cocotier à l'autre (19,5 à 22,7 jours). Son début, comme l'article précédent le signale, est déterminé avec précision car l'ouverture de la spathe coïncide avec l'émission du pollen chez tous les types observés (exceptionnellement sur Rennell l'ouverture de la première fleur mâle peut se produire quelques heures après la déhiscence de la spathe). La fin de la phase mâle en revanche, telle que nous l'avons définie pour la commodité des observations, est toujours postérieure à la fin de l'émission du pollen ; celui-ci est expulsé des sacs polliniques peu

avant ou au moment de l'ouverture de la fleur mâle [Patel, 3] qui persistera encore un ou deux jours sur l'inflorescence en se desséchant avant de tomber.

La phase femelle.

La durée moyenne de la phase femelle varie du simple (4,7 j) au triple (15,2 j) parmi les populations étudiées.

Les données du tableau I permettent de classer ces populations en deux groupes selon la durée moyenne de la phase femelle :

— populations à phase femelle longue : durée supérieure à 13 j ; ce groupe ne comprend que des Nains : NVS, NJG, NRM et NRC ;

— populations à phase femelle courte : durée inférieure à 8 j ; ce groupe comprend tous les Grands : GOA, GRL, GPY, GML, GNH ainsi que les Nains Verts, Equatorial et Brésil.

TABLEAU I. — Durée (jours) et succession des phases mâle et femelle ; valeurs moyennes pour différentes populations
(Length — days — and succession of male and female phases ; mean values for different populations)

Population	Période et durée d'observation (Period and length of observation)	Durée phases (Length of phases)		Intervalle entre (Interval between)		Types
		Mâle	Femelle (fem.)	Phases	Inflorescences	
GOA (WAT)	1 ^{re} (1 st) population Fév. (Feb.) 1970-Jan. 1972 2 ans (years)	20,6	4,7	2,1	2,3	I
	2 ^e (2 nd) population Juil. (July) 1977-Juin (June) 1978 1 an (year)	21,8	6,2	1,8	— 6,6	II
GRL (RLT)	Jan. 1974-Déc. 1976 3 ans (years)	21,6	6,1	1,8	— 4,6	II
GPY (PYT)	Sept. 1973-Août (Aug.) 1975 2 ans (years)	21,9	6,4	0,6	— 6,7	II
GML (MT)	Sept. 1975-Août (Aug.) 1977 2 ans (years)	22,7	6,9	0,7	— 6,1	II
GNH (NHT)	Juin (June) 1976-Mai (May) 1978 2 ans (years)	20,6	6,3	1,5	— 4,9	II
NVS (SGD)	Juil. (July) 1976-Juin (June) 1978 2 ans (years)	22,1	14,5	— 12,0	9,6	III
NJG (GYD)	Mars (March) 1973-Fév. (Feb.) 1975 2 ans (years)	20,9	13,4	— 15,0	1,6	III
NRC (CRD)	Mars (March) 1973-Fév. (Feb.) 1975 2 ans (years)	19,5	14,2	— 16,6	6,0	III
NJG. × NRC (GYD × CRD)	Sept. 1973-Août (Aug.) 1975 2 ans (years)	20,9	15,2	— 16,4	3,1	III
NRM (MRD)	Sept. 1973-Août (Aug.) 1975 2 ans (years)	20,5	13,4	— 14,3	3,1	III
NRM × NVE (MRD × EGD)	Oct. 1976-Sept. 1978 2 ans (years)	20,8	8,1	— 4,1	0,1	III
NVE (EGD)	Jan. 1974-Déc. 1975 2 ans (years)	22,6	6,9	— 3,7	— 3,7	IV
NJG × NVE (GYD × EGD)	Oct. 1976-Sept. 1978 2 ans (years)	21,4	8,2	— 4,5	— 1,5	IV
NVB (BGD)	Sept. 1973-Août (Aug.) 1974 1 an (year)	22,2	7,9	— 4,8	— 1,5	IV
NJG × GOA (GYD × WAT)	Jan. 1970-Déc. 1977 8 ans (years)	21,9	5,9	— 1,4	— 3,0	IV
HNR × HNR (HRD × HRD)	Jan. 1975-Déc. 1977 3 ans (years)	22,7	9,3	— 3,8	— 2,4	IV
HNJ — A. F. (HYD — self)	Jan. 1975-Déc. 1977 3 ans (years)	21,6	8,3	— 2,6	— 5,4	IV
HNJ × HNR (HYD × HRD)	Jan. 1975-Déc. 1977 3 ans (years)	21,8	8,6	— 3,3	— 4,2	IV

En ce qui concerne les hybrides, il faut distinguer, suivant les combinaisons :

— les hybrides entre deux parents de même groupe se comportent de la même façon que leurs parents. Ceci est vérifié pour le NJG × NRC (phase longue) et semble vrai pour le GOA × GRL (phase courte) non représenté dans cette étude ;

— les hybrides entre deux parents de groupes différents présentent un comportement proche de celui du parent à phase courte NRM × NVE (8,1 j), NJG × NVE (8,2 j), NJG × GOA (5,9 j).

Quant aux croisements F2, ils présentent une certaine disjonction. Par exemple, dans l'autofécondation de l'hybride NJG × GOA, les 25 arbres observés se répartissent ainsi :

Durée de la phase femelle (en jours) ..	5-7	7-10	10-13	plus de 13
Nombre de descendants	10	11	2	2

Chez les populations où la phase femelle est longue, elle commence quelques jours après l'ouverture de la spathe (2,9 j chez le NRC, 5,9 chez le NJG).

Chez les populations où la phase femelle est courte, elle commence plus tard (22,7 j chez le GOA 1^{re} population, 22,5 chez le GPY, 18,9 chez le NVE).

2. — Recouvrement des phases sur la même inflorescence.

Le recouvrement des phases mâle et femelle d'une même inflorescence est en moyenne :

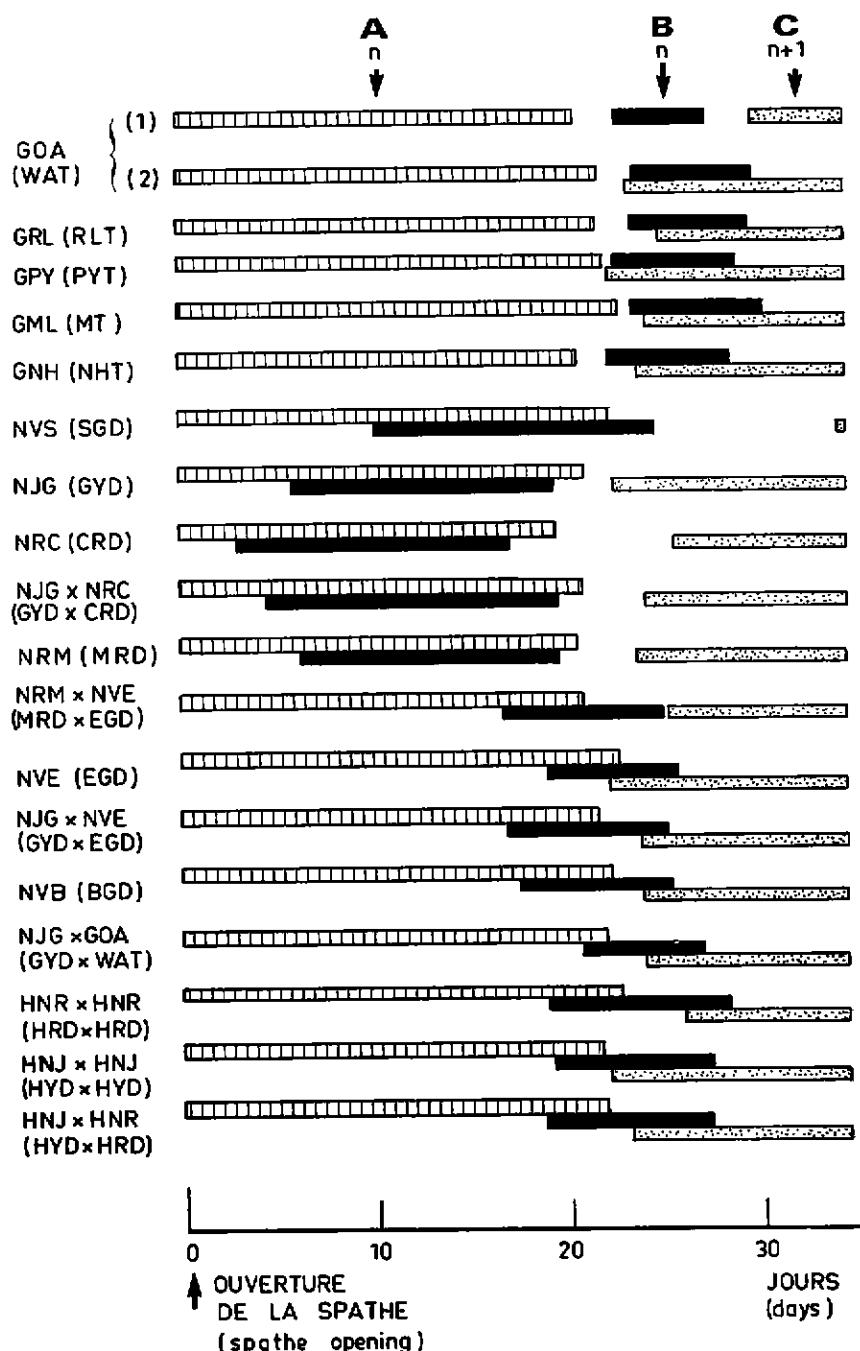


FIG. 1. — Durée et succession des phases mâle et femelle chez diverses variétés de cocotiers. (Length and succession of male and female phases in different coconut varieties)

A = Phase mâle (male phase). Inflorescence n.

B = Phase femelle (female phase). Inflorescence n.

C = Phase mâle (male phase). Inflorescence n+1.

- inexistant chez les Grands,
- partiel chez NVB, NVE et ses hybrides avec NJG et NRM, les hybrides NJG × GOA, HNR × HNJ, HNJ A. F., HNR A. F.,
- total ou très important chez les NJG, NRC, NRM, NJG × NRC et le NVS.

Il existe parfois chez les cocotiers Grands un très léger recouvrement des phases mâle et femelle de la même inflorescence. Whitehead [2] a observé 11 et 21 p. 100 d'inflorescences manifestant ce caractère sur Grands Jamaïque et San Blas (1) mais le recouvrement n'excédait 24 h que pour 2 à 3 p. 100 des inflorescences. Le tableau II donne les valeurs observées à Port-Bouët ; comme à la Jamaïque, le recouvrement n'affecte que peu d'inflorescences et pour une faible durée sauf pour 2,1 p. 100 des inflorescences de Polynésie.

Etant donné les restrictions faites au § III-1 concernant la définition de la phase mâle, il est vraisemblable que ce recouvrement ne concerne pratiquement pas la phase d'émission de pollen.

Exceptionnellement, il arrive que la phase mâle des Nains Jaunes ou Rouges s'achève un ou deux jours avant la phase femelle.

3. — Recouvrement des phases entre inflorescences successives.

Le recouvrement de la phase femelle d'une inflorescence par la phase mâle de l'inflorescence suivante est en moyenne :

- inexistant chez les Nains Jaunes et Rouges, l'hybride NJG × NRC et le Nain Vert Sri Lanka. La dernière fleur femelle est postréceptive 17,1 j après l'ouverture de la spathe pour le NRC, et 19,7 j pour

(1) Actuellement désigné sous le nom de Panama.

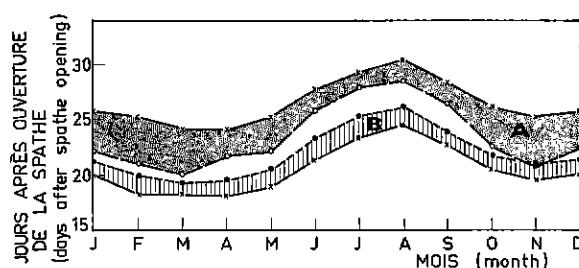
TABLEAU II. — Pourcentage d'inflorescences présentant un recouvrement de la phase femelle par la phase mâle sur la même inflorescence chez GPY, GML, GRL et GOA
(Percentage of inflorescences where the male and female phases overlap on the same inflorescence, in the PYT, MT, RLT and WAT)

Inflorescences observées (observed)	R (*) < 2 jours (days)		R (*) = 2 jours (days)		R (*) > 2 jours (days)		Total (p. 100)	
	Total	p. 100	Total	p. 100	Total	p. 100		
GPY (PYT)	805	61	7,6	36	4,5	17	2,1	14,2
GML (MT)	765	33	4,3	55	7,2	4	0,5	12,0
GRL (RLT)	1 050	42	4,0	11	1,0	3	0,3	5,3
GOA (WAT)	360	0	0	1	0,3	0	0	0,3

(*) Recouvrement (*Overlapping*).

TABLEAU III. — Durée et succession des phases mâle et femelle chez NJG × GOA (jours) ; variations interannuelles
(Length and succession of male and female phases in GYD × WAT — days ; interannual variations)

Phases	Moyenne (Mean) 8 ans (years)	1970 1971 1972 1973 1974 1975 1976 1977									
		— mâle	21,9	20,3	20,3	21,9	20,9	22,6	23,0	23,5	22,7
— femelle (female)	5,9		5,3	5,1	5,9	5,2	6,9	6,0	6,4	6,9	
Intervalle entre — phases inflorescences (interval between — inflorescences)		— 1,4	— 0,4	— 0,6	— 1,6	— 1,5	— 2,3	— 1,4	— 1,6	— 1,7	
		— 3,0	— 1,7	— 0,7	— 2,6	— 1,9	— 5,6	— 3,5	— 5,0	— 2,9	



cences est influencé par la vitesse d'émission des inflorescences. Il est maximal pendant la saison chaude, minimal pendant la saison sèche et froide de juillet à septembre. Ce recouvrement est rare chez les Nains Jaunes et Rouges et lorsqu'il se produit c'est toujours en saison chaude. Il peut alors être complet.

IV. — DISCUSSION

Si l'on se limite à l'observation de l'inflorescence, on peut classer les cocotiers en trois catégories :

— populations à phase femelle courte sans recouvrement par la phase mâle,

— populations à phase femelle longue, complètement recouverte par la phase mâle de la même inflorescence,

— populations à phase femelle courte avec recouvrement partiel par la phase mâle. Ce dernier type est aisément obtenu par le croisement entre les deux types précédents mais concerne également deux des populations de Nains Verts.

Ces caractéristiques sont directement liées à la structure génétique de la plante. La première catégorie

est génétiquement allogame, la seconde génétiquement autogame, la troisième allie les deux régimes.

Si l'on considère maintenant le recouvrement de la phase femelle d'une inflorescence par la phase mâle de l'inflorescence suivante, la classification ci-dessus doit être complétée dans le sens d'un accroissement des possibilités d'autogamie.

On obtient au total quatre classes par subdivision de la première catégorie (Fig. 3) :

— Classe I : phase femelle courte sans recouvrement ni par la phase mâle de la même inflorescence ni par celle de l'inflorescence suivante, c'est l'allogamie stricte (GOA 1^{re} population) ;

— Classe II : phase femelle courte sans recouvrement par la phase mâle de la même inflorescence mais avec un recouvrement important ou total par la phase mâle de l'inflorescence suivante, c'est l'autogamie indirecte (GOA 2^e population, GRL, GPY, GML, GNH) ;

— Classe III : phase femelle longue complètement recouverte par la phase mâle de la même inflorescence avec ou sans recouvrement par la phase mâle de l'inflorescence suivante, c'est l'autogamie directe (NJG, NRC, NRM, NJG × NRC, NVS) ;

— Classe IV : phase femelle courte avec recouvrement à la fois par la phase mâle de la même inflorescence et celle de l'inflorescence suivante, c'est l'autogamie semi-directe (NVB, NVE, NJG × NVE, NJG × GOA). On peut même observer un recouvrement simultané par les deux phases mâles d'une partie de la phase femelle.

Le recouvrement par la phase mâle de l'inflorescence suivante dépend fortement du nombre annuel d'in-

▲ FIG. 2. — Variations saisonnières des durées de phases mâle et femelle. Recouvrements chez l'hybride NJ × GOA (moyenne : 8 ans) (seasonal variations in length of male and female phases. Overlapping in the hybrid YD × WAT — mean : 8 years).

●---● fin de la phase mâle (end of male phase),

×—× début et fin de la phase femelle (beginning and end of female phase),

○—○ début de la phase mâle, inflorescence suivante (start of male phase, following inflorescence).

A = recouvrement avec l'inflorescence suivante (overlapping with the following inflorescence),

B = recouvrement avec la même inflorescence (overlapping with the same inflorescence).

FIG. 3. — Durée et succession des phases mâle et femelle ; types de cocotiers (Length and succession of male and female phases ; types of coconut).

TYPE I : GOA 1^{re} POPULATION (WAT, 1st population)



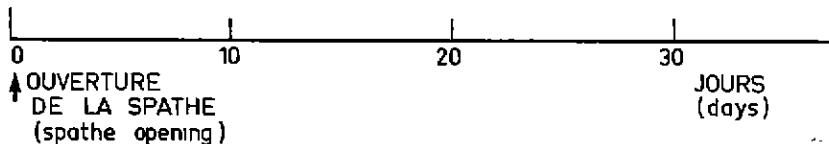
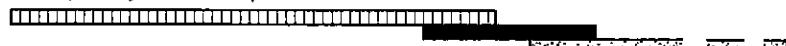
TYPE II : GOA 2^{ème} (2nd) POPULATION (WAT), GRL, GPY, GML, GNH (WAT, RLT, PYT, MT, NHT)



TYPE III : NJG, NRC, NRM, NJG × NRC, NVS, (GYD, CRD, MRD, GYDxCRD, SGD)



TYPE IV : NVE, NVB, NJG × NVE, NJG × GOA (EGD, BGD, GYDxEGD, GYDxWAT)



PHASE MALE (male phase)
INFLORESCENCE n

PHASE FEMELLE (female phase)
INFLORESCENCE n

DÉBUT PHASE MALE (start)
INFLORESCENCE n+1

florescences qui est influencé par les conditions du milieu.

L'observation de deux populations de GOA dans des conditions différentes (localisation et années d'observation) montre qu'un même type de cocotiers peut être classé en catégorie I ou II selon l'environnement dans lequel il est observé.

Il n'est pas possible à partir de ces seuls résultats de prouver qu'il y a réellement autogamie chez les cocotiers Grands mais il faut souligner l'existence de plusieurs caractères propres à la favoriser :

— aucun phénomène d'autoincompatibilité n'a jamais été mis en évidence à Port-Bouët sur des milliers d'autofécondations,

— bien que séparées dans l'espace, deux inflorescences successives d'un même arbre sont beaucoup plus proches l'une de l'autre qu'elles ne le sont des inflorescences des autres arbres ;

— l'émission de pollen est rapide et abondante dès l'ouverture de la spathe (34 p. 100 des fleurs mâles de GOA ouvertes avant la fin du 6^e jour à Port-Bouët contre moins de 7 p. 100 dans les 6 derniers jours de la phase mâle [4]). Un recouvrement en début de phase mâle a donc beaucoup plus de chance d'être efficace qu'un recouvrement en fin de phase,

— les fourmis qui visitent beaucoup les fleurs mâles et femelles se déplacent peu d'un arbre à l'autre mais facilement d'une inflorescence à une autre inflorescence d'un même arbre.

Une certaine autogamie est donc possible chez les cocotiers Grands et il est vraisemblable que le taux d'autogamie est d'autant plus élevé que les conditions écologiques sont plus favorables (augmentation du nombre de régimes). Des observations plus précises seraient nécessaires pour déterminer la valeur réelle de ce taux et ses conséquences sur la structure des populations de cocotiers.

V. — INTÉRÊT DE CES ÉTUDES ET APPLICATIONS

Le choix d'une méthode de sélection dépend du mode de reproduction et de la structure des populations.

Chez le cocotier la comparaison de fécondations libres a été, et est encore, très utilisée pour la recherche d'arbres prépotents ». Cette méthode, dont la simpli-

cité ne compense pas une information limitée à l'« aptitude générale à la combinaison » (effets additifs), apparaît d'autant moins adaptée au cocotier qu'une meilleure connaissance de sa biologie florale conduit à contester son allogamie et à admettre un mode de reproduction intermédiaire entre l'allogamie et l'autogamie. Elle conduit en effet à comparer des descendances comportant des proportions variables d'individus issus d'autofécondations.

Il y a là une raison supplémentaire d'adopter des méthodes assurant une bonne aptitude à la combinaison grâce à l'utilisation bien contrôlée de polliniseurs connus.

La connaissance du mode de reproduction est importante également dans la prospection de matériel végétal. Suivant l'objectif on déterminera l'échantillon à prélever et l'époque de récolte. Ainsi sur des cocotiers Grands pas très bien isolés on récoltera à l'époque de forte production sur les arbres ayant le plus grand nombre de régimes (chance d'autofécondation augmentée). Ce sera aussi le cas si l'on cherche des caractères particuliers comme la résistance à une maladie. Sur Nains Jaunes et Rouges on évitera de récolter les noix de l'extrême du régime.

L'étude réalisée à Port-Bouët a déjà permis de perfectionner les techniques de fécondation artificielle et d'accroître, surtout sur Nain, les garanties de légitimité (date et durée de pose des sacs d'isolement, date et nombre de pollinisation, etc.). On en trouvera le détail dans un article à paraître prochainement [de Nucé, Rognon, Wuidart].

CONCLUSION

L'étude dont les résultats font l'objet du présent article ne permet pas de déterminer, même de façon approximative, le taux d'autogamie ou d'allogamie des cocotiers. Elle a montré qu'il existait de grandes possibilités d'autofécondation y compris chez le cocotier Grand, réputé allogame. Certaines études en cours, en particulier celles sur la compétition pollinique et l'observation des descendances d'autofécondation, devraient apporter des précisions sur le mode de reproduction. Dès maintenant, les résultats paraissent cependant suffisants pour insister sur l'utilisation des méthodes assurant une bonne estimation de l'aptitude à la combinaison dans les programmes d'amélioration du cocotier.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ROGNON F. (1975). — Biologie florale du cocotier. Durée et succession des phases mâles et femelles chez divers types de cocotiers, 4^e Session de la F. A. O., Jamaïque, 1975 et *Oléagineux* (1976), **31**, p. 13-18.
- [2] WHITEHEAD R. A. (1965). — The flowering of *Cocos nucifera* Lin. in Jamaica. *Trop. Agr. Trin.*, **42**, p. 19-29.
- [3] PATEL J. S. (1938). — The Coconut-A monograph. Madras Govt press, 313 p.
- [4] ROGNON F., de NUCÉ de LAMOTHE M. (1978). — Récolte et conditionnement du pollen pour la pollinisation des champs semenciers de cocotiers. *Oléagineux*, **33**, p. 17-23.

SUMMARY

Male and female Phases in the Inflorescence of the Coconut. Influence on Mode of Reproduction.
A. SANGARÉ, F. ROGNON and M. de NUCÉ de LAMOTHE,
Oléagineux, 1978, **33**, N° 12, p. 609-617.

The study of floral biology begun at Port-Bouet in 1970 deals with 18 varieties or types of hybrids. It has made possible the classification of coconut palms into four types according to their probable mode of reproduction. With a few exceptions, the self-fertilization of dwarfs is fairly certain, but the strictly allogamous character of the tall seems to depend upon ecological conditions : great possibilities for self-pollination exist between the successive inflorescences of a tree, especially when ecological conditions favour the increase in the annual number of bunches. These results discourage research on prepotent trees through comparison of their progenies by open pollination, and indicate methods which insure a good estimation of combining ability through controlled use of known pollinators.

RESUMEN

Las fases masculinas y femeninas de la inflorescencia de cocotero. Influencia en el modo de reproducción.
A. SANGARE, F. ROGNON y M. de NUCÉ de LAMOTHE,
Oléagineux, 1978, **33**, N° 12, p. 609-617.

El estudio de biología floral iniciado en Port-Bouët en 1970 se refiere a 18 variedades o tipos de híbridos. Permitió clasificar los cocoteros en 4 tipos según el modo de reproducción probable. Si bien la autogamia de enanos ofrece poca duda, con algunas excepciones, en cambio el carácter estrictamente alógamo de cocoteros grandes depende al parecer de las condiciones ecológicas : existen amplias posibilidades de autofecundación entre inflorescencias sucesivas de un mismo árbol, especialmente cuando las condiciones ecológicas favorecen el aumento del número anual de racimos. Por esos resultados, no es de aconsejar la búsqueda de árboles prepotentes mediante la comparación de sus descendientes por fecundación libre, sino que son preferibles los métodos que permiten una buena estimación de la aptitud combinatoria mediante el uso controlado de polinizadores conocidos.

Male and female Phases in the Inflorescence of the Coconut Influence on Mode of Reproduction

A. SANGARE (1), F. ROGNON (1), M. de NUCÉ de LAMOTHE (2)

I.— INTRODUCTION

A thorough knowledge of the floral biology and mode of reproduction is indispensable to the management of improvement and seed production programmes.

In an article which appeared in 1975, Rognon [1] gave the first results of a study on floral biology undertaken at the Port-Bouet station in the Ivory Coast. He classified coconuts in four groups according to their mode of reproduction, and, like Whitehead [2], stressed the importance that self-pollination could sometimes have in coconuts of the « Tall » type.

Since new results have been acquired since that time, the aim of this article is to supplement the earlier data (3) and to examine the consequences of these studies in the choice of plant-breeding methods and the techniques to be used.

II.— MATERIAL AND METHODS

The study of floral biology begun in 1970 at Port-Bouet embraces flowering, the viability of pollen, and pollen competition.

Only the first point will be treated here — the length and succession of the male and female phases, and their consequences in the improvement of coconut.

The types of coconut studied include :

— 5 populations of tall coconuts : West African Tall (WAT), Rennell Tall (RLT), Polynesian Tall (PYT), Malayan Tall (MLT), and New Hebrides Tall (NHT) ;

— 6 populations of dwarf coconuts : Ghana Yellow Dwarf (GYD) (4), Cameroon Red Dwarf (CRD), Malayan Red Dwarf (MRD), Equatorial Green Dwarf (EGD), Brazilian Green Dwarf (BGD), Sri Lanka Green Dwarf (SGD) ;

— 7 hybrid types :

Ghana Yellow Dwarf × West African Tall (GYD × WAT), Ghana Yellow Dwarf × Equatorial Green Dwarf (GYD × EGD),

Ghana Yellow Dwarf × Cameroon Red Dwarf (GYD × CRD),

(1) Selection Service, I. R. H. O. Station, Port-Bouet (Ivory Coast).

(2) Coconut Breeding Department, I. R. H. O. Port-Bouet (Ivory Coast).

(3) Also, this article will rectify several printing errors in the 1976 article which changed, and even reversed, the meaning of the results.

(4) Malasian type.

Malayan Red Dwarf × Equatorial Green Dwarf (MRD × EGD),
hybrid GYD × WAT selfed (HYD self),
hybrid GRD × WAT selfed (HRD Self),
GYD × WAT crossed with GRD × WAT (HYD × HRD).

Particular importance was attached to the legitimacy of the populations studied, which were those used in the research programmes of the station. The inflorescences of 25 trees from each population were observed every two days.

The male phase lasts from the opening of the spathe to the falling of the last male flower. The female phase lasts from the beginning of receptivity in the first female flower (stigmas wide open) to the end of receptivity in the last flower (stigmas brownish pink).

For each of the populations studied, the observations last 2 years. The hybrid GYD × WAT has been observed since the study began (8 years); it serves as a control in comparing the types observed at different periods and makes it possible to appraise inter-annual variations.

For each type of coconut, all of the inflorescences which open during the month are recorded on the day on which they open. The average monthly length of the male and female phases and their succession are then calculated from the data on each inflorescence for the type under consideration. Annual averages are calculated from the twelve monthly averages. Calculations of individual values and variability studies are now under way.

III.— RESULTS

(Table I and Fig. 1.)

1.— Length of the phases.

The male phase.

Under Port-Bouet conditions, the average length of the male phase varies little from one type of coconut to the other (19.5-22.7 days). As the preceding article stated, its beginning is precisely marked, as the opening of the spathe coincides with the emission of pollen in all types observed (exceptionally in the Rennell, the opening of the first male flower can occur a few hours after the dehiscence of the spathe). On the other hand, the end of the male phase, as we have defined it for the convenience of our observations, always comes after the end of pollen emission ; the pollen is expelled from the pollen-sac a little before, or at the same time as, the opening of the male flower [Patel, 3], which remains for one to two days on the inflorescence, drying, before it falls.

The female phase.

The average duration of the female phase varies in triple proportion (4.7-15.2 days) in the populations studied.

The data in table I make it possible to classify the populations in two groups according to the **average** length of the female phase :

- populations with long female phases (over 13 days) ; this group includes only dwarfs : SGD, GYD, MRD, and CRD ;

- populations with short female phases (under 8 days) ; this group includes all the Talls : WAT, RLT, PYT, MLT, NHT, plus the Equatorial and Brazilian Green Dwarfs.

The hybrids must be distinguished according to the combination :

- hybrids between two parents of the same group behave in the same way as their parents. This is verified in the case of the GYD × CRD (long phase) and appears to be true of the WAT × RLT (short phase) which is not represented in this study ;

- hybrids between two parents of different groups closely resemble the parent with the shorter phase, MRD × EGD (8.1 days), GYD × EGD (8.2), GYD × WAT (5.9).

F2 crosses present a certain disjunction. For example, in the self of the hybrid GYD × WAT, the 25 trees observed fell into the following pattern :

Length of female phase (in days)	5-7	7-10	10-13	over 13
Number of progenies.....	10	11	2	2

In populations where the female phase is long, it begins a few days after the opening of the spathe (2.9 days in the CRD, 5.9 days in the GYD).

In populations where the female phase is short, it begins later (22.7 days in the first WAT population, 22.5 in the PYT, 18.9 in the EGD).

2. — Overlapping of phases in the same inflorescence.

Overlapping of male and female phases in the same inflorescence is on the average

- non-existent among the Talls,

- partial in the BGD, EGD and its hybrids with GYD and MRD, the hybrids GYD × WAT, HRD × HYD, HYD Self, and HRD Self,

- total or very wide in the GYD, CRD, MRD, GYD × CRD and the SGD.

Sometimes in Tall coconuts there is a slight overlapping of the male and female phases of the same inflorescence.

Whitehead [2] observed 11 p. 100 and 21 p. 100 of the inflorescences manifesting this character in Jamaican and San Blas (1) Talls, but overlapping exceeded 24 hours in only 2-3 p. 100 of the inflorescences. Table II gives the values observed in Port-Bouet ; as in Jamaica, overlapping affected few inflorescences and for a short length of time, except in 2.1 p. 100 of the Polynesian inflorescences.

Given the reserves made in paragraph III, 1 concerning the definition of the male phase, it is likely that this overlapping virtually does not concern the pollen emission phase.

Exceptionally, it happens that the male phase in Yellow or Red Dwarf's terminates one to two days before the female phase.

3. — Overlapping of phases between successive inflorescences.

Overlapping of the female phase of one inflorescence and the male phase of the following inflorescence is on the average :

- non-existent in Yellow and Red Dwarfs, the GYD × CRD hybrid, and the Sri Lanka Green Dwarf. The last female flower is postreceptive 17.1 days after the opening of the spathe in the CRD and 19.7 days in the GYD. Overlapping of phases in successive inflorescences will occur only if the number of inflorescences emitted per year is more than 21 in the CRD and more than 18.5 in the GYD. This happens only during certain years and in a few individual GYD's,

- partial or infrequent in the BGD, EGD, in EGD hybrids, and in the GYD × WAT hybrid,

- total or frequent in the Talls, with the exception of the first WAT population observed in 1970-72 in which this type of overlapping appeared to occur infrequently.

4. — Seasonal and annual variations.

Table III gives interannual variations in various characters in the GYD × WAT hybrid over a period of 8 years. Overlapping between phases in the same inflorescence varies between — 0.4 days and — 2.3 days. The overlapping of the

female phase with the male phase of the following inflorescence varies between — 0.7 days and — 5.6.

Throughout a given year, the length of the male and female phases varies with the season. The male phase is short in March-April (the hot season) and long in August (cool season). The female phase is short between September and November, and long in June (the rainy season) (Fig. 2).

Overlapping of phases in the same inflorescence is little influenced by the season. In the Dwarfs it is always total, and in the Talls the end of the male phase varies parallel with the beginning of the female phase. It must be noted, however, that it is especially during the hot season that we find inflorescences of the Talls overlapping slightly.

Last, overlapping of phases between inflorescences is influenced by the speed of emission of the inflorescences. It is maximum during the hot season, minimum during the cold, dry season in July-September. This overlapping is rare in the Yellow and Red Dwarfs, and when it occurs it is always during the hot season. It may then be total.

IV. — DISCUSSION

By limiting oneself to observation of the inflorescence, one can classify coconuts in three categories :

- populations with short female phases and no overlapping with the male phase,

- populations with long female phases, completely overlapping with the male phase of the same inflorescence,

- populations with short female phases and partial overlapping with the male phase. This type is easily obtained by crossing the two preceding ones, but the characterization applies equally to two of the populations of Green Dwarfs.

These characteristics are directly linked with the genetic structure of the plant. The first category is genetically allogamous, the second genetically autogamous, and the third combines the two systems.

If we now consider the overlapping of the female phase with the male phase of the following inflorescence, the above classification must be completed in the sense of greater possibilities of autogamy.

Four classifications are obtained by subdivision of the first category (Fig. 3) :

- I : Short female phase with no overlapping with the male phase of the same inflorescence or the following one : strict allogamy (1st population WAT) ;

- II : Short female phase with no overlapping with the male phase of the same inflorescence, but with a wide or total overlapping with the male phase of the following inflorescence : indirect autogamy (2nd population WAT, RLT, PYT, MLT, HGD) ;

- III : Long female phase completely covered by the male phase of the same inflorescence, with or without overlapping with the male phase of the following inflorescence : direct allogamy (GYD, CRD, MRD, GYD × CRD, SGD) ;

- IV : Short female phase with overlapping with both the male phase of the same inflorescence and that of the following one ; semi-direct autogamy (BGD, EGD, GYD × EGD, GYD × WAT). One can even observe a simultaneous overlapping by the two male phases of part of the female phase.

Overlapping with the male phase of the following inflorescence depends heavily on the annual number of inflorescences, which in turn is influenced by environmental conditions.

Observation of two WAT populations under different conditions (location and years of observation) showed that one type of coconut may be classified under category I or II depending upon the environment in which it is observed.

From these data only it is not possible to prove that there is real autogamy in the Tall coconuts, but certain characters which favour it must be stressed :

- no autoincompatibility phenomenon has ever been shown in Port-Bouet among the thousands of selfings,

- although separated in space, two successive inflorescences on the same tree are much closer to each other than they are to the inflorescences of other trees,

- pollen emission is rapid and abundant as from the opening of the spathe (34 p. 100 of the male flowers in the WAT are open before the end of the 6th day in Port-Bouet, as against less than 7 p. 100 in the last 6 days of the male phase [4]. An overlap at the beginning of the male phase thus has a greater chance of being effective than one at the end of the phase,

- ants which visit many male and female flowers seldom go from one tree to another, but often go from one inflorescence to another on the same tree.

A certain autogamy is thus possible in the Tall coconuts, and it is likely that the autogamy rate is all the higher in that the ecological conditions are more favourable (increase in the number of bunches). More precise observations would be necessary in order to determine the real value of these rates, and its consequences on the structure of the coconut populations.

(1) Now known as Panama.

V.— INTEREST AND APPLICATIONS OF THESE STUDIES

The choice of a method of plant breeding depends upon the mode of reproduction and the structure of the population.

Comparison of open pollinations in the coconut has been and continues to be used often in research on « prepotent » trees. This method, the simplicity of which does not compensate for information limited to general combining ability (additive effects), appears all the more ill adapted to the coconut, in that a better knowledge of its floral biology leads to questioning its allogamy and accepting a mode of reproduction somewhere between allogamy and autogamy. It has led, in fact, to comparing progenies including variable proportions of individuals issued from selfing.

This constitutes a supplementary reason for adopting methods which insure good combining ability thanks to the closely controlled use of known pollinators.

Knowledge of the mode of reproduction is also important in prospecting planting material. Samples to be taken and the time of harvesting are determined according to the objective. Thus in Tall coconuts which are not very well isolated, harvesting will take place at the time when the trees are at peak production, and have the largest number of bunches (increased chances of selfing). This would also be the case where particu-

lar characters are sought, such as resistance to a disease. In Yellow and Red Dwarfs one would avoid harvesting the nuts at the extremity of the bunch.

The study undertaken at Port-Bouet had already made it possible to perfect the techniques of artificial pollination and to increase, especially in the Dwarfs, the guarantees of legitimacy (date and duration of isolation bags, date and number of pollination, etc.). Details will be given in an article set to appear shortly [de Nucé, Rognon, Wuidart].

CONCLUSION

The study whose results are given in the present article does not permit the determination of the rates of autogamy or allogamy in coconuts, even to an approximate degree. It shows that great possibilities for self-pollination exist in the Tall coconut, which was supposed to be allogamous. Certain studies in process, particularly those on pollen competition and the observation of descendants through self-pollination, should afford precise data on the mode of reproduction. At the present time, however, results appear to be sufficiently conclusive to insist on the use of methods insuring good estimation of combining ability in the programmes of coconut improvement.