

Premiers résultats de l'étude du polymorphisme des polyphénols foliaires du cocotier

M. JAY (1), R. BOURDEIX (2), F. POTIER (3), C. SANSLAVILLE (4)

Résumé. — L'étude de la variabilité génétique du cocotier *Cocos nucifera* L. s'avère indispensable pour optimiser les méthodologies de sélection. Cet article expose les premiers résultats de l'analyse du polymorphisme des polyphénols foliaires de cocotiers issus de diverses origines. Les analyses multivariées révèlent trois groupes qui se superposent à des zones géographiques Pacifique, Extrême-Orient et Afrique. Les caractéristiques intermédiaires des cocotiers grands de l'Océan Indien confirment que la dissémination a suivi un chemin passant par l'Extrême-Orient, l'Inde et l'Afrique. Les nains présents en Afrique ont été introduits d'Extrême-Orient ou du Pacifique à une période récente. Tous les nains verts testés et le nain rouge de Polynésie semblent originaires d'Extrême-Orient, alors que les autres nains, y compris ceux de Malaisie, seraient originaires du Pacifique. Les nains autogames montrent une variabilité intra-écotype faible ; les grands, allogames, sont en général moins homogènes. L'analyse révèle l'existence d'une variabilité non négligeable entre les différents écotypes nains, variabilité qui peut être utilisée dans les programmes de sélection. L'utilisation d'une analyse préalable du polymorphisme polyphénolique dans le cadre d'une prospection est envisagée.

INTRODUCTION

L'origine du cocotier a fait l'objet d'une polémique qui a duré plus d'un siècle [1]. A l'heure actuelle, les hypothèses retenues situent le centre d'origine dans une large zone comprenant le sud-est asiatique [2] et l'ouest du Pacifique [3].

Il existe deux types de cocotiers, les Grands et les Nains. La cocoteraie mondiale se compose à plus de 95 p. cent d'écotypes Grands. Les Nains, répandus dans toute la zone intertropicale, sont toujours associés aux activités et habitations humaines. De nombreux écotypes Nains présentent des caractéristiques communes : autogamie préférentielle (les Grands sont préférentiellement allogames [4], faible croissance en hauteur, cicatrices foliaires serrées, feuilles courtes, petites noix, précocité, émission rapide de régimes. Bien que diverses hypothèses aient été émises [5, 6, 7], l'origine et le déterminisme génétique du nanisme restent inconnus. Certains programmes d'amélioration sont en partie basés sur l'utilisation d'hybrides Nain \times Grand [8, 9].

Les études de la variabilité du cocotier sont essentiellement portées sur des analyses morphophénologiques [3, 10, 11, 12, 13, 14, 15]. Les caractéristiques les plus étudiées sont les composantes du fruit, qui ont très probablement été sélectionnées par l'homme ; cette sélection biaise en partie l'évaluation de la variabilité génétique. La plupart des autres caractéristiques morphologiques mettent essentiellement en évidence des dichotomies entre écotypes Nains et Grands. Les analyses morphophénologiques ne permettent donc qu'une évaluation partielle de la variabilité génétique.

La première étude électrophorétique réalisée sur des extraits polliniques de cocotier [16] s'est heurtée à des difficultés techniques : de nombreux systèmes enzymatiques se sont révélés monomorphes ou peu actifs, ou n'ont pu être séparés de façon satisfaisante. Les résultats de l'analyse de

quatre systèmes enzymatiques mettent en évidence un polymorphisme extrêmement faible qui confirme l'existence de fortes dérives génétiques mais limite la puissance d'analyse de la méthode.

L'étude de la diversité génétique du cocotier s'avère indispensable pour orienter les stratégies de sélection [17]. L'analyse du polymorphisme des polyphénols foliaires par Chromatographie Liquide Haute Performance permet une approche originale de cette diversité [18]. Cet article expose le résultat des premières analyses effectuées sur le cocotier.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — Matériel végétal et mode de prélèvement.

Les échantillons foliaires ont été prélevés sur 171 individus appartenant à 32 écotypes présents dans la collection de la station Marc Delorme (Côte d'Ivoire). Le tableau I présente la liste de ces écotypes et de leur provenance, ainsi que le nombre d'individus analysés pour chacun d'entre eux.

Les prélèvements foliaires ont été réalisés sur la feuille n° 14 selon la numérotation de Frémond *et al.* [19], pendant les mois de février et mars 1987. 15 grammes de matière fraîche par arbre furent prélevés sur les folioles médianes à 10 cm du rachis de la feuille. Les fragments de folioles ont été nettoyés à l'aide d'un chiffon imbibé d'eau puis séchés dans une étuve thermostatée (37° C + 1° C) pendant un délai variant entre 48 et 72 heures. Chaque échantillon a été conditionné dans un sachet plastique hermétiquement fermé, et conservé à l'abri de la lumière avant expédition. Les analyses chromatographiques ont été réalisées par M. Jay à Lyon (France).

B. — Analyse de l'expression phénolique.

1. — Préparation des extraits.

Environ un gramme de matière sèche foliaire est soumis à extraction O-méthanol (5-5 v/v) pendant 24 heures à température ambiante. L'extrait est récupéré par filtration, évaporé à sec sous pression réduite et repris par l'eau bouillante. de cette solution les composés phénoliques

(1) Professeur au laboratoire de biologie micromoléculaire et phytochimie, Université Claude Bernard Lyon-1, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, Lyon (France).

(2) Généticien IRHO-CIRAD, B P 5035, 34032 Montpellier cedex (France).

(3) Généticien IRHO-CIRAD, B P 5035, 34032 Montpellier cedex (France).

(4) Chercheur au laboratoire de biologie micromoléculaire et phytochimie, Université Claude Bernard Lyon-1, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, Lyon (France).

TABLEAU I. — Liste des écotypes étudiés
(List of ecotypes studied)

Sigle (Initials)	Type	Provenance (Geographical origin)	Groupe géographique (Geographical group)	Nombre d'individus testés (Nbr. of individuals tested)
GOA (WAT)	Grand (Tall)	Côte d'Ivoire	Afrique (Africa)	5
GOA Oui (WAT)	« «	Ouidah, Bénin	« «	6
GOA aka (WAT)	« «	Pl Akabo, Côte d'Ivoire	« «	5
GCA (CAT)	« «	Cameroun (Cameroon)	« «	5
GMZ (MZT)	« «	Mozambique	« «	5
GCO (COT)	« «	Comores (Comoro Islands)	Océan Indien (Indian Ocean)	5
GND2 (NDT2)	« «	Adaman, Inde (India)	« «	5
GND7 (NDT7)	« «	Laccadive, Inde	« «	5
GND8 (NDT8)	« «	Laccadive, Inde	« «	5
GCB7 (GBT7)	« «	Cambodge (Cambodia)	Extrême-Orient (Far East)	5
GML (MLT)	« «	Malaisie (Malaysia)	« «	5
GTN (TNT)	« «	Tagnanan, Philippines	« «	5
GVT (VTT)	« «	Vanuatu	Pacifique (Pacific)	5
GPY1 (PYT1)	« «	Tahiti, Polynésie (Polynesia)	« «	5
GPY2 (PYT2)	« «	Rangiroa, Polynésie	« «	6
GTG (TGT)	« «	Tonga	« «	5
GRT (RTT)	« «	Rotuma, Fidji	« «	5
GRL (RLT)	« «	Rennel (Rennell)	« «	5
GPA (PAT)	« «	Panama	Amérique (America)	6
NJG (GYD)	Nain jaune (Yellow Dwarf)	Ghana	Afrique (Africa)	6
NRC (CRD)	Nain rouge (Red Dwarf)	Cameroun (Cameroon)	« «	5
NVE (EGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Guinée équatoriale (Equatorial Guinea)	« «	5
NVS (SGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Sri Lanka, Inde (India)	Océan Indien (Indian Ocean)	
NJM (MYD)	Nain jaune (Yellow Dwarf)	Malaisie (Malaysia)	Extrême-Orient (Far East)	
NRM (MRD)	Nain rouge (Red Dwarf)	Malaisie	« «	6
NVT (TGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Thaïlande	« «	6
NVP tac (PGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Tacunan, Philippines	« «	6
NVP cat (PGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Catigan, Philippines	« «	5
NVP pil (PGD)	Nain vert (Green Dwarf)	Pilpog, Philippines	« «	6
NNL (NLD)	Nain (Dwarf)	Fidji (Niu Leka)	Pacifique (Pacific)	6
NBN (NBD)	Nain Brun (Brown Dwarf)	Nouvelle-Guinée (New Guinea)	« «	5
NRY (VRD)	Nain rouge (Red Dwarf)	Vanuatu	« «	5

hydrosolubles sont extraits à l'aide du n-butanol. L'extrait butanohque réduit à sec est repris par le méthanol pour le traitement chromatographique.

2. — Analyse chromatographique.

Celle-ci est réalisée sur un équipement haute pression de marque KONTRON et développée sur une colonne nucléosil C18, 5 microns, 250 × 4 mm de la société française de chromatographie. Un tel système permet de détecter 16 pics ou informations chromatographiques majeures correspondant chacune soit à une molécule, soit à quelques molécules de fortes affinités structurales. Le système d'élution est un gradient d'acétonitrile dans l'eau en présence de 2 % d'acide acétique. La détection spectrophotométrique se base sur une longueur d'onde d'absorption de 328 nm.

Traitement des données.

Les données de base ont été transformées en pourcentages

en divisant pour chaque profil individuel la hauteur de chaque pic par la somme des hauteurs des 16 pics. Cette pondération permet de faire abstraction de la quantité totale de polyphénols par individu, qui varierait selon l'environnement et l'échantillonnage.

Le traitement statistique des données (réalisé par C. Sanlaville) consiste en une analyse en composantes principales normée portant sur l'ensemble des individus analysés et trois analyses discriminantes utilisant les critères de classification suivants :

- Nain et Grand : deux classes.
- Ecotypes : 32 classes.
- Origine des écotypes grands : 5 classes.

L'interprétation des résultats a été réalisée par R. Bourdeix et F. Potier.

II. — RÉSULTATS

Le but de cette étude est essentiellement de caractériser la variabilité entre écotypes. Cependant, avec quelques réserves méthodologiques, les analyses permettent quelques remarques sur la variabilité intra-populations.

A. — Variabilité entre écotypes.

Les analyses portent sur la mesure de 16 pics suffisamment individualisés sur l'ensemble des échantillons, et correspondant à des composés stables. La figure 1 présente les plans (1, 2) et (1, 3) d'une Analyse en Composantes Principales normée (ACPn). Ces deux plans représentent 71 p. cent de la variabilité. L'ensemble des points forme un nuage assez homogène de forme circulaire. Il n'apparaît pas d'emblée de groupes distincts. Cependant, en affectant certaines de leurs caractéristiques aux individus (Grand/Nain, ou origine géographique) des regroupements nets apparaissent.

1. — Opposition Grand/Nain.

L'ACPn permet de mettre en évidence une répartition particulière des nains. Sur le plan (1, 2), les individus Grands sont répartis sur la totalité du nuage, alors que les nains se localisent dans le demi-cercle situé sous la droite tracée, à l'exception de trois individus appartenant à l'écotype NNL. Ce Nain se distingue des autres par ses caractéristiques morphologiques originales et son régime de reproduction préférentiellement allogame.

L'analyse discriminante présentée en figure 2 permet une séparation très nette entre écotypes Nains et Grands. Seuls 19 individus sur 171 montrent un comportement atypique de leur groupe : certains individus Grands issus d'écotypes variés se comportent comme des Nains : GND2, GML, GPY2, GTN, GRL, GPY1, GOA, GPA, un individu NNL se comporte comme un Grand.

La plupart des Nains présentent donc des caractéristiques communes qui les différencient nettement des Grands ; les analyses morphologiques et polyphénologiques concordent sur ce point.

2. — Classement par écotypes.

La première étude consiste en une analyse discriminante par écotypes ; cette analyse réalisée sur les données individuelles privilégie les différences entre écotypes aux dépens de la variabilité intra-écotype. La figure 3 situe les moyennes par écotypes sur le plan (1, 2) de l'analyse.

La classification dans cette analyse n'est pas basée sur les groupes géographiques : l'image obtenue permet cependant une interprétation selon ce dernier critère. On retiendra les cinq groupes utilisés pour la classification de la collection de la station Marc Delorme : Pacifique, Extrême-Orient, Océan indien, Afrique et Amérique, le dernier groupe étant représenté par un seul écotype.

Parmi les écotypes Grands, la représentation permet de visualiser trois groupes distincts correspondant au Pacifique, à l'Extrême-Orient et à l'Afrique. Les écotypes de l'Océan indien se répartissent entre les groupes Africain et Extrême-Orient. Cette position intermédiaire s'explique géographiquement. L'archipel des Comores, s'il se trouve dans l'océan Indien, reste plus proche du Mozambique que de l'Inde ce qui explique la proximité entre GCO et GMZ. A l'opposé, les îles Andaman, d'où est originaire le GND2, sont relativement proches de la Thaïlande, porte de l'Extrême-Orient. Les caractéristiques variables et intermédiaires des cocotiers

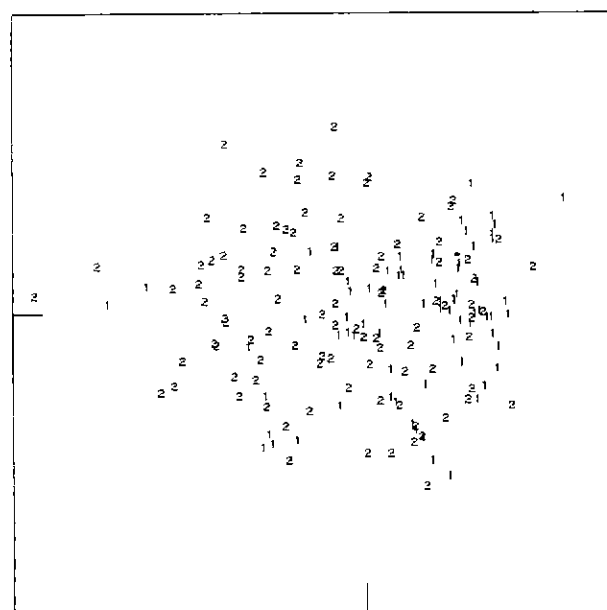
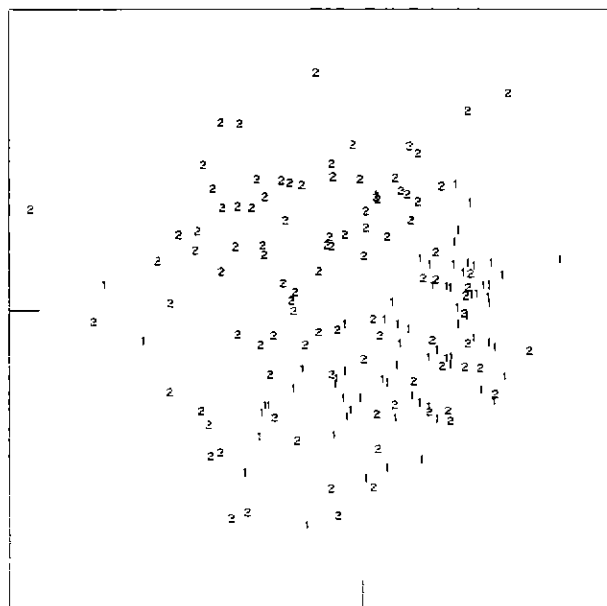


FIG 1 — Analyse en Composantes Principales normée de l'ensemble des individus (Plan 1, 2 et 1, 3) (*Standardized analysis of principal components for all the individuals*).

1 = Individus Grands (*Tall Individuals*),
2 = Individus Nains (*Dwarf Individuals*)

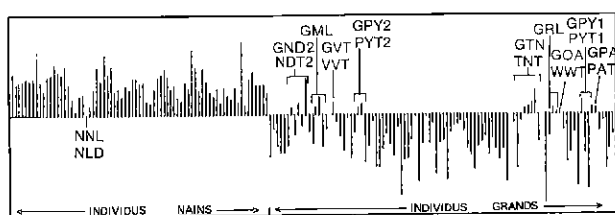
de l'Océan indien incitent à penser que la dissémination a suivi un chemin passant par l'Extrême-Orient, l'Inde et l'Afrique.

Bien que la répartition Nain/Grand ne soit pas dichotomique, les Nains se situent presque tous dans la moitié gauche du plan (1, 2). Le centre et la partie droite de la figure contiennent uniquement des écotypes Grands, originaires d'Afrique ou de l'Océan indien. Ceci suggère que l'introduction des Nains en Afrique est récente. Certains points corroborent très précisément des hypothèses historiques : Les Nains Jaunes du Ghana et de Malaisie sont à proximité l'un de l'autre (plan 1, 2), ce qui confirme l'hypothèse déjà ancienne que le Nain Jaune fut introduit de Malaisie en Afrique pendant l'empire colonial anglais. Le Nain Rouge du Cameroun est isolé parmi les écotypes du Pacifique (plan

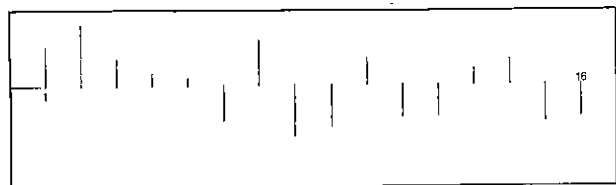
1, 2); ce nain aurait été introduit des îles Carolines au Cameroun au cours du siècle dernier [10].

Sur le plan (1, 2) de l'A.D. tous les nains verts apparaissent groupés : Sri Lanka, Thaïlande, Philippines et Guinée Equatoriale. On sait que ce dernier, planté récemment en Afrique, provenait du Brésil [11]; sans doute a-t-il été antérieurement introduit au Brésil à partir d'Extrême-Orient. Le Nain Vert de Sri Lanka résulte probablement d'une introduction des Philippines ou de Thaïlande. La position excentrée du Nain Rouge de Polynésie par rapport aux autres écotypes du Pacifique reste à interpréter. Ce Nain Rouge ne serait pas originaire de Polynésie et aurait été importé d'Extrême-Orient.

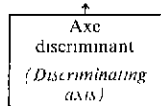
Représentation des individus selon l'axe le plus discriminant (*Representation of individuals according to most discriminating*)



Niveau de représentation des pics polyphénoliques impliqués dans l'analyse (*Level of representation of the polyphenolic peaks involved in the analysis*)



Caractéristiques des Nains (*Dwarf characteristics*)



Caractéristiques des Grands (*Tall characteristics*)

FIG 2 — Analyse discriminante de l'ensemble des individus selon le critère Nain ou Grand (Plan 1, 2 et 1, 3) (*Discriminant analysis of all the individuals according to dwarf or tall criteria*)

3. — Classement selon l'origine géographique.

L'analyse discriminante présentée en figure 4 a été réalisée en fonction de l'origine géographique des individus Grands ; les Nains, considérés comme des individus supplémentaires, n'interviennent pas dans l'analyse. Cette méthode a pour but de caractériser les différents écotypes Nains en fonction de l'origine des écotypes Grands.

L'image obtenue (plan 1, 2) confirme les conclusions précédemment émises sur la dissémination des écotypes Grands de l'Extrême-Orient jusqu'en Afrique.

La superposition des écotypes Nains montre que ceux-ci couvrent une zone relativement importante : les Nains Verts et le Nain Rouge de Polynésie viendraient d'Extrême-Orient alors que tous les autres Nains (NBN, NNL, NRC, NJG, NJM, NRM) viendraient plutôt du Pacifique.

B. — Variabilité intra-écotype.

1. — Réserves méthodologiques.

Le faible nombre d'individus testés par écotype (5 ou 6) ne

permet que des estimations peu précises de la variabilité intra-population.

D'autre part, au niveau individuel, l'analyse ne permet pas de dissocier la variabilité génétique de la variabilité aléatoire. Cette dernière peut avoir deux causes distinctes :

- la répétabilité de la méthode sur un même échantillon,
- la variation due à l'environnement : deux individus génétiquement semblables et plantés dans des conditions de milieu différentes fourniraient-ils des profils phénoliques superposables ? Chez certaines espèces, la variation due au milieu n'est pas négligeable (20, 21).

2. — Quelques résultats.

Malgré ces sources d'imprécision, un certain nombre de points corroborent des observations et des hypothèses antérieures.

La figure 5 montre la répartition des individus pour chaque écotype séparément sur le plan (1, 2) de l'analyse en composantes principales normée. D'une façon générale, on note une variabilité intra-écotype plus forte chez les Grands que chez les Nains, comme le laissait présager leurs modes de reproduction respectifs (allogames et autogames). Le Nain de Niu-Leka, seul Nain étudié qui soit allogame, se comporte plutôt comme un Grand à cet égard.

L'hétérogénéité des écotypes grands semble variable : certains écotypes apparaissent très homogènes, comme les GMZ, GCA, GML, GRL. Les écotypes les plus hétérogènes (GCB7, GPY1, NNL) sont originaires du Pacifique et d'Extrême-Orient. Bien que le plan (1, 2) ne représente qu'une fraction (48 %) de la variabilité totale, ces éléments tendraient à confirmer que le centre d'origine se situe dans l'une de ces deux zones.

III. — DISCUSSION

A. — Le problème du centre d'origine.

Si l'analyse des polyphénols foliaires établit de façon très précise un certain nombre d'appariements entre écotypes, elle ne permet pas à l'heure actuelle de situer le centre d'origine du cocotier. La plus forte variabilité intra-écotype constatée en Extrême-Orient et dans le Pacifique apporte un argument supplémentaire pour situer l'origine du cocotier dans l'une de ces deux zones. Le test d'un plus grand nombre d'écotypes permettra peut-être une meilleure précision. Cependant le mode particulier de dissémination du cocotier pourrait expliquer la difficulté à localiser le centre d'origine.

Deux mécanismes sont intervenus dans la dissémination du cocotier : flottaison des noix au gré des courants marins et, plus tardivement, voyages et migrations humaines [22, 3]. Les modes de dissémination du cocotier ont modelé la structure génétique des populations : le mode de dissémination naturel — par de multiples effets fondateurs induisant des dérives génétiques — devrait aboutir à une mosaïque d'écotypes bien différenciés, présentant des degrés de consanguinité variables mais élevés, et répartis selon des gradients géographiques. L'action humaine se combine à la dissémination naturelle de façon indissociable : des écotypes situés aux antipodes peuvent, par le jeu des migrations humaines, s'avérer apparentés. La quasi-totalité de la cocoteraie mondiale résulte de plantations : l'homme omniprésent récolte, plante et sélectionne. Les formes sélectionnées conservent l'aptitude à se disséminer spontanément. Un équilibre dynamique se crée, incluant des effets fondateurs successifs, des introductions multiples, des introgressions entre formes naturelles et sélectionnées, des sélections primaires et secondaires... Il en résulte une structure de la diversité apparemment complexe.

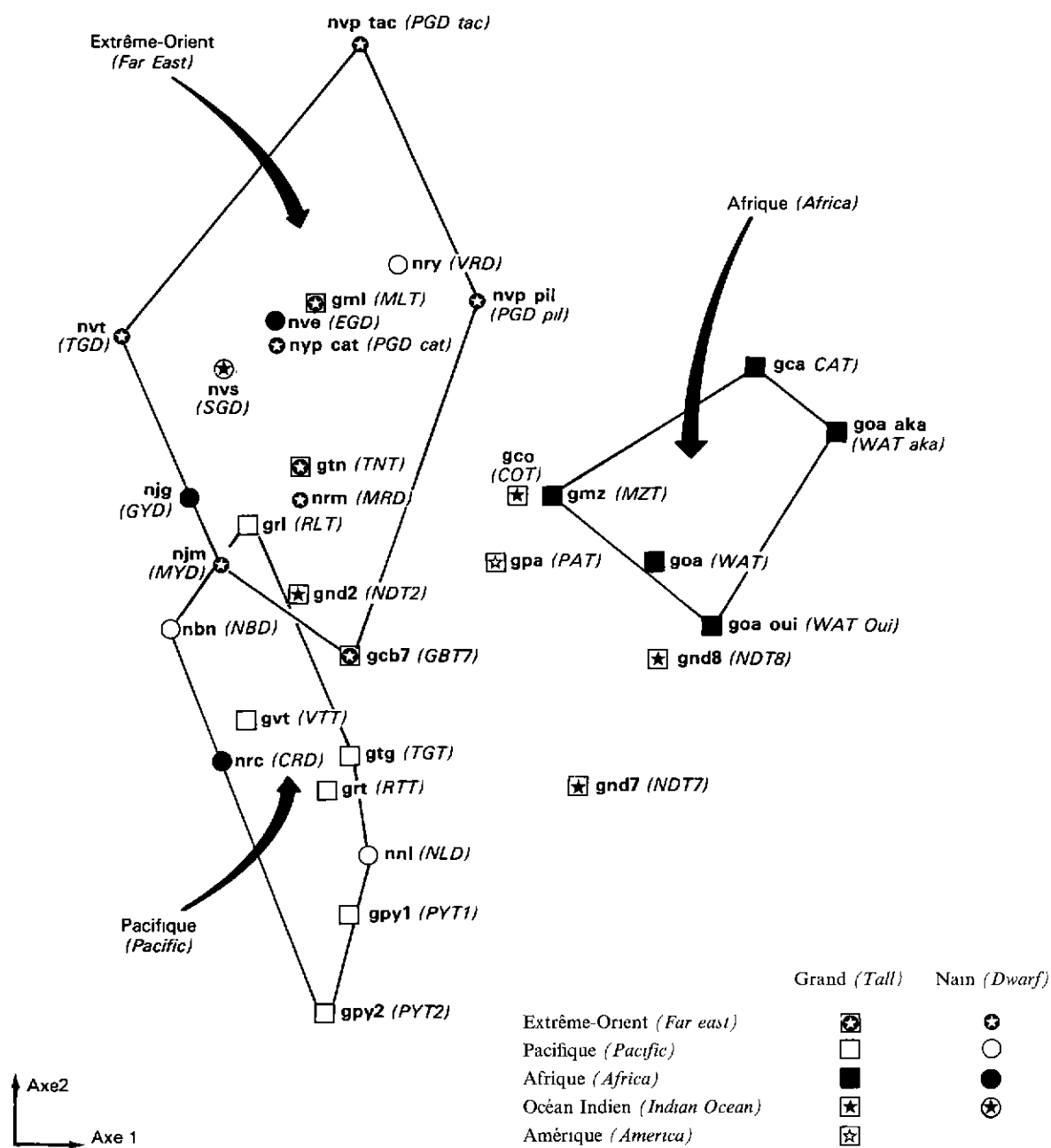


FIG. 3. — Analyse discriminante de l'ensemble des individus selon le critère « écotype » (Plan 1, 2) (Discriminant analysis of all the individuals according to the « ecotype » criterion).

Harries [3] a proposé un modèle de la dissémination des cocotiers grands qui repose sur l'existence de deux types :

— *Niu Kafa*, qui se caractérise par des fruits longs, anguleux, d'environ 15 cm de diamètre et à forte proportion de bourre,

— *Niu Vai*, à fruits plus sphériques, d'environ 25 cm de diamètre, et à faible pourcentage de bourre.

Le type *Niu Kafa* serait ancestral, et résulterait d'une évolution due à la dissémination par voie marine. Le type *Niu Vai* aurait été sélectionné et disséminé ultérieurement par l'homme. Des introgressions locales entre cocotiers *Niu Kafa* (présents avant l'arrivée de l'homme) et *Niu Vai* (importés par l'homme) aurait abouti à la diversité actuelle

Ni les analyses morphophénologiques, ni l'étude des polymorphismes enzymatiques et polyphénoliques ne permettent

de situer précisément le centre d'origine du cocotier. Harlan [23] a introduit la notion de *non-centre* pour décrire les confrontations *spontanées-cultivées* entretenues tout au long d'étendues considérables. Le modèle de dissémination et de diversification du cocotier proposé par Harries [3] repose sur de multiples introgressions locales entre types *sauvages* et types *sélectionnés*. La notion de *non-centre* pourrait s'intégrer dans ce modèle.

B. — Le nanisme chez le cocotier.

L'analyse des polyphénols foliaires montre que les écotypes nains africains et l'unique nain sud-américain testé (NVE, provenant du Brésil) sont plus apparentés aux Grands du Pacifique et d'Extrême-Orient qu'à ceux d'Afri-

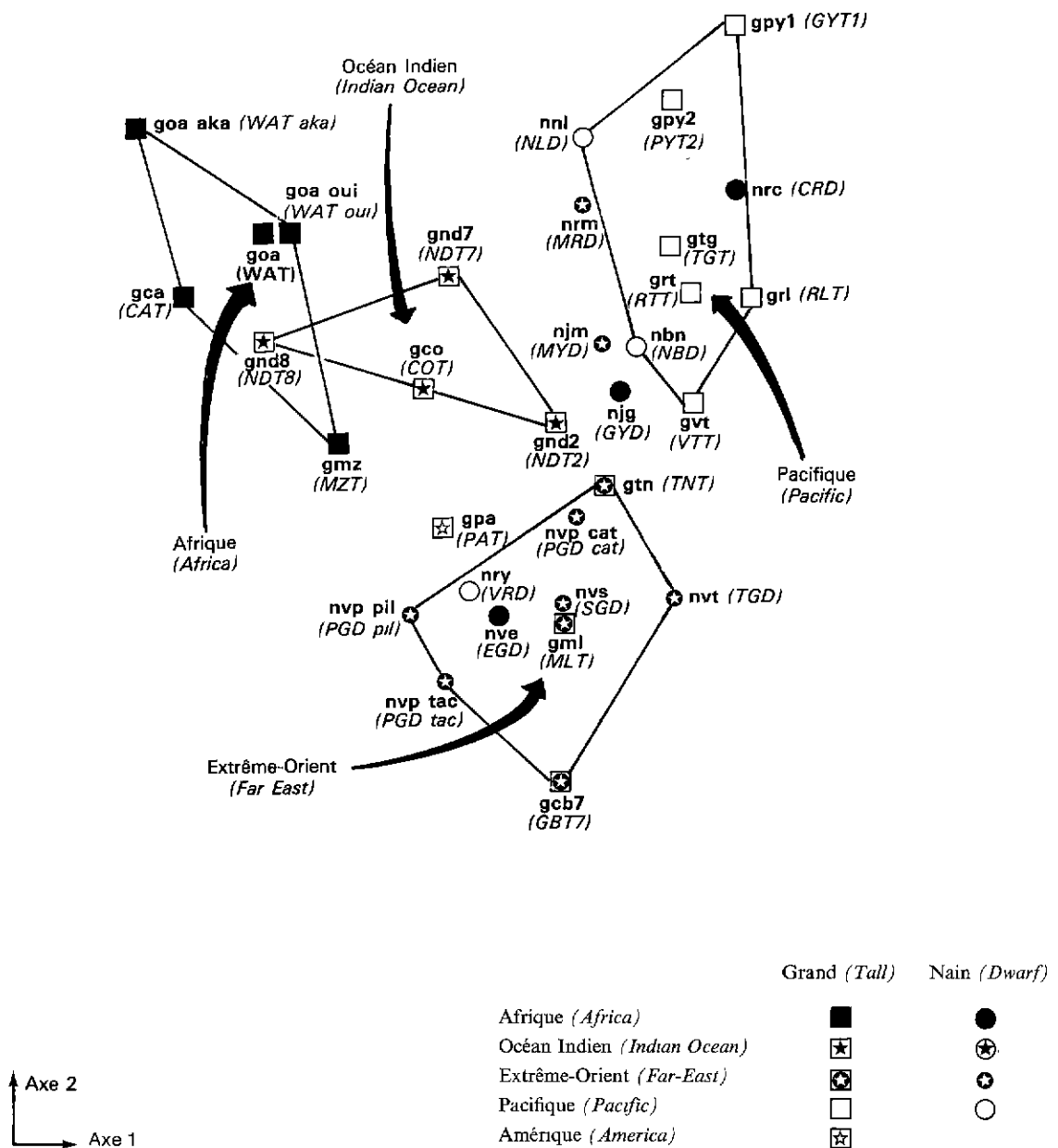


FIG. 4. — Analyse discriminante des individus grands selon l'origine géographique (Plan 1, 2) (*Discriminant analysis of all the individuals based on geographic origin*)

Les nains représentés comme individus supplémentaires n'interviennent pas dans l'analyse statistique (*The dwarfs are represented as additional individuals and are not included in the statistical analysis*)

que. Les tests d'hybridation ont mis en évidence que les croisements entre les nains africains (NJG, NRC) et le Grand Ouest Africain montraient une forte vigueur hybride [8] ; il existe peut-être une liaison entre ces deux faits.

On observe une relation entre mode de reproduction et variabilité intra-écotype : les Nains autogames se distinguent par leur homogénéité. Les effets fondateurs successifs ont probablement induit une perte de variabilité *intra* plus importante chez les formes autogames.

Tous les Nains Verts testés et le Nain Rouge de Polynésie semblent originaires d'Extrême-Orient, alors que les autres Nains, y compris ceux de Malaisie, seraient originaires du Pacifique. Cette partition des Nains en deux groupes est originale, et ne recoupe aucune information préalablement établie. Elle demande à être confirmée par des analyses

supplémentaires. Quoiqu'il en soit, l'analyse révèle l'existence d'une variabilité importante entre les différents écotypes Nains. Ce dernier élément conduit à formuler deux hypothèses alternatives sur l'origine du nanisme :

— si le nanisme provient d'une origine unique et a été disséminé par l'homme, il faut admettre que des introgressions avec les écotypes grands locaux ont provoqué une diversification des écotypes nains,

— selon la seconde hypothèse, plusieurs formes de nanisme seraient apparues de façon indépendante à des époques et des lieux différents, et auraient été conservées et disséminées par l'homme.

L'analyse complémentaire d'autres écotypes Nains et Grands issus de diverses origines devrait permettre d'améliorer la compréhension du nanisme. Cependant l'existence

d'une variabilité importante entre écotypes Nains permet, dès à présent, d'orienter l'amélioration des hybrides Nain × Grand [24]. L'une des méthodes possibles consiste à tester des individus issus de recombinaisons entre Nains (hybrides doubles entre quatre écotypes nains par exemple) pour leur aptitude à la combinaison avec les Grands. Cette optique n'exclut pas, bien au contraire, de sélectionner parallèlement les Grands en fonction de l'aptitude à la combinaison avec les Nains.

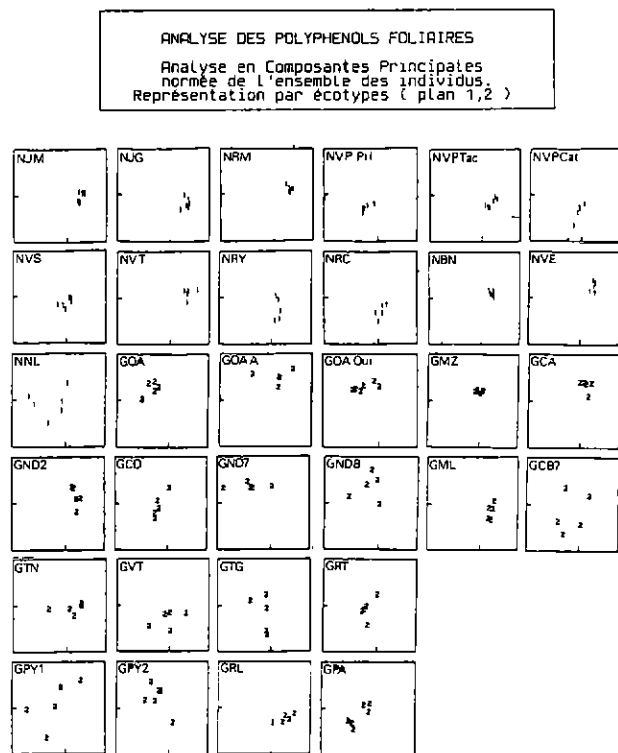


FIG 5 — Analyse des polyphénols foliaires. Analyse en Composantes Principales normée de l'ensemble des individus. Représentation par écotypes (Plan 1, 2) (Analysis of leaf polyphenols. Analysis of the standardized principal components of all the individuals. Representation according to ecotype - plan 1,2).

CONCLUSION

L'analyse des polyphénols foliaires permet une approche originale et performante de la variabilité génétique du cocotier *Cocos nucifera* L. Il existe une variabilité polyphénolique entre les différents écotypes et, à des degrés variables selon le mode de reproduction, au sein de chaque écotype. L'image de la variabilité confirme les hypothèses émises sur la dissémination des cocotiers grands, qui a suivi un chemin passant par l'Extrême-Orient, l'Océan indien et l'Afrique.

L'analyse apporte la confirmation que les écotypes nains furent introduits en Afrique pendant les empires coloniaux. Certains nains seraient originaires d'Extrême-Orient, d'autres du Pacifique. L'étude ne permet pas de préciser l'origine et l'histoire botanique du nanisme mais montre que la variabilité entre écotypes nains, bien qu'inférieure à celle des grands, reste importante; cette constatation permettra d'orienter les stratégies de sélection [23].

Le cocotier est une plante pérenne à cycle long. Les évaluations morphophénologiques exigent souvent des mesures étalées sur plusieurs années. Un des avantages de l'analyse du polymorphisme polyphénolique est sa rapidité. Nous envisageons d'utiliser cette technique dans le cadre d'une prospection organisée dans le Pacifique; l'étude préalable du polymorphisme polyphénolique devrait considérablement accroître l'efficacité de la prospection. Des expériences préliminaires visant à confirmer la stabilité des profils polyphénoliques d'un même matériel dans des écologies différentes s'avèrent cependant indispensables.

Remerciements. Nous remercions J. P. Le Saint et Y. P. N'cho, généticiens de la station IRHO Marc Delorme (Côte d'Ivoire) qui ont planifié et effectué les prélèvements de matériel végétal.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] PURSEGLOVE J. W. (1972) — Tropical crops. Monocotyledons 2. Coconut, p 440-478. London: Longmans.
- [2] CANDOLLE A. de (1955). — Coconut Palm (*Cocos nucifera*) Linnaeus. *Ceylon Cocon. J.*, 6, 3-4, p. 112-115
- [3] HARRIES H. C. (1978) — Evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *Bot. Rev.*, 44, p 265-320.
- [4] SANGARE A, LE SAINT J. P et NUCE de LAMOTHE M de (1978). — Les phases mâles et femelles de l'inflorescence du cocotier. Influence sur le mode de reproduction (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 33, n° 12, p 609-617
- [5] MENON K. V. P and PANDALAI K. M (1958) — The coconut Palm a monograph. Indian Central Coconut Committee
- [6] HALDANE J B S (1958) cité par SWAMINATHAN et NAMBIAR (1961).
- [7] SWAMINATHAN M. S, NAMBIAR M C (1961) — Cytology and origin of the dwarf coconut palm. *Nature*, 4797, p 85-86.
- [8] NUCE de LAMOTHE M de (1980) — Premier bilan de douze années de recherches génétiques sur le cocotier en Côte d'Ivoire (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, 35, n° 3, p 131-144.
- [9] NUCE de LAMOTHE M de et ROGNON F (1986) — Cocotiers hybrides ou cocotiers Grands, un choix basé sur des résultats *Oléagineux*, 41, n° 12, p 549-555
- [10] NUCE de LAMOTHE M de et ROGNON F (1977) — Les cocotiers Nains à Port Bouet (Côte d'Ivoire) I. Nain Jaune Ghana, Nain Rouge Malaisie, Nain Vert Guinée Equatoriale et Nain Rouge Cameroun (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, 32, n° 8-9, p 367-375.
- [11] NUCE de LAMOTHE M de et WUIDART W (1979). — Les cocotiers Grands à Port Bouet (Côte d'Ivoire) 1. Grand Ouest Africain, Grand de Mozambique, Grand de Polynésie, Grand de Malaisie (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, 34, n° 7, p. 339-349.
- [12] NUCE de LAMOTHE M de et WUIDART W (1981). — Les cocotiers Grands à Port Bouet (Côte d'Ivoire) 2. Grand Rennell, Grand Salomon, Grand Thaïlande, Grand Nouvelles-Hébrides (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 36, n° 7, p 353-365
- [13] LE SAINT J. P. et NUCE de LAMOTHE M de et SANGARE A. (1983) — Les cocotiers nains à Port Bouet (Côte d'Ivoire). II. Nain Vert Sri Lanka et Complément d'information sur les Nains Jaune et Rouge Malaisie, Nain Vert Guinée Equatoriale, Nain Rouge Cameroun (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 38, n° 11, p 595-606
- [14] SANGARE A. LE SAINT J. P., NUCE de LAMOTHE M de (1984) — Les cocotiers Grands à Port Bouet (Côte d'Ivoire) 3. Grand Cambodge, Grand Tonga, Grand Rotuma (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 39, n° 4, p 205-215.
- [15] N'CHO Y. P., LE SAINT J. P., SANGARE A (1988). — Les cocotiers Nains à Port Bouet (Côte d'Ivoire) 3. Nain Brun Nouvelle-Guinée, Nain Vert Thaïlande, Nain Rouge Polynésie (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 43, n° 2, p 55-66
- [16] BENOIT H et GHESQUIERE M (1984) — Electrophorèse, compte-rendu cocotier. Rapport interne IRHO-CIRAD, France.
- [17] NUCE de LAMOTHE M. de et WUIDART W. (1982) — L'observation des caractéristiques de développement végétatif, de floraison et de production chez le cocotier (bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, 37, n° 6, p. 291-300

- [18] HORY J P (1989) — Chimiotaxonomie et organisation génétique dans le genre *Musa*. Thèse de doctorat, Université de Paris XI-Orsay, France.
- [19] FREMOND Y, ZILLER R. et NUCE de LAMOTHE M de (1966). — Le cocotier. Edition G. P. Maisonneuve et Larose, France, 267 pages.
- [20] LEBRETON P., MENERET G. (1964). — Eléments de chimiotaxonomie botanique I. Généralités, notion d'espèce biochimique, cas des flavonoides chez *Humulus lupulus L.*, *Bull de la Soc bot. Fr.*, 111, n° 1-2, p 70-80
- [21] SANSLAVILLE C, JAY M., GUIARD J (1987). — Utilisation du modèle linéaire de l'analyse de variance à deux facteurs contrôlés avec interaction pour l'analyse de la variabilité du métabolisme phénolique de lignées de tournesol *Informations techniques du CETIOM*, 101, p 30-46.
- [22] CHILD R (1974) — Coconuts. Longman, London. deuxième édition
- [23] HARLAN JR - in ' *Genetic resources in plants -their exploration and conservation*. Franquel and Bennet ed. Blackwell Scientific Publ Oxford 19-32.
- [24] BOURDEIX R. (1989). — Méthodologie de sélection chez le cocotier, *Cocos nucifera L.* Etude théorique et pratique optimisation des stratégies d'amélioration *A paraitre*. Thèse de doctorat, Université Paris XI-Orsay, France

SUMMARY

Initial results from the study on the polymorphism of coconut leaf polyphenols.

M. JAY, R. BOURDEIX, F. POTIER, C. SANSLAVILLE, *Oléagineux*, 1989, 44, n° 3, p. 151-161.

The study of genetic variability in coconut *Cocos nucifera L.* is indispensable for optimizing selection methods. This article gives the initial results obtained from analysis of the polymorphism of coconut leaf polyphenols obtained from various origins. Multivariate analyses reveal three groups which correspond to geographical zones: the Pacific, the Far East and Africa. The intermediate characteristics of tall coconuts from the Indian Ocean confirm that dissemination followed a path through the Far East, India and Africa. The dwarfs existing in Africa were introduced from the Far East or the Pacific within recent times. All the green dwarfs tested and the Polynesia Red Dwarf seem to originate from the Far East, whereas the other dwarfs, including those from Malaysia, would appear to originate from the Pacific. Autogamous dwarfs reveal low within-ecotype variability; allogamous tall are generally less homogeneous. The analysis reveals the existence of considerable variability between the different dwarf ecotypes, which can be used in selection programmes. The use of prior polyphenolic polymorphism analysis is considered in the context of prospecting operations.

RESUMEN

Primeros resultados del estudio del polimorfismo de polifenoles foliares del cocotero.

M. JAY, R. BOURDEIX, F. POTIER, C. SANSLAVILLE, *Oléagineux*, 1989, 44, N° 3, p 151-161.

El estudio de la variabilidad genética del cocotero *Cocos nucifera L.* resulta indispensable para optimizar las metodologías de mejoramiento. Este artículo da a conocer los primeros resultados del análisis del polimorfismo de polifenoles foliares de cocoteros procedentes de varios orígenes. Los análisis de varias variedades muestran tres grupos que se superponen con áreas geográficas: el Pacífico, el Lejano Oriente y el África. Las características intermedias de los cocoteros grandes del Océano Índico confirman que la diseminación siguió un camino que pasó por el Extremo Oriente, la India y el África.

Los enanos presentes en el África se introdujeron desde el Lejano Oriente o el Pacífico en una época reciente. Todos los enanos verdes que se probaron y el Enano Rojo de Polinesia parecen oriundos del Lejano Oriente, cuando los otros enanos, incluso los de Malasia, serían oriundos del Pacífico. Los enanos autógamos muestran una variabilidad intraecotipo reducida; los grandes alógamos son menos homogéneos por lo general. El análisis muestra la existencia de una gran variabilidad entre los varios ecotipos enanos, pudiendo utilizarse esta variabilidad en los programas de mejoramiento. Se considera utilizar un análisis previo del polimorfismo polifenólico dentro de una prospección.

Initial results from the study on the polymorphism of coconut leaf polyphenols

M. JAY (1), R. BOURDEIX (2), F. POTIER (3), C. SANSLAVILLE (4)

INTRODUCTION

The origin of the coconut palm has been the subject of polemic for

more than a century [1]. Currently accepted hypotheses place the centre of its origins in a wide zone including Southeast Asia [2] and the Western Pacific [3].

(1) Professor at the Micromolecular Biology and Phytochemistry Laboratory, Université Claude Bernard Lyon-1, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, Lyon (France)

(2) Geneticist, IRHO-CIRAD, B P 5035, 34032 Montpellier cedex (France).

(3) Geneticist, IRHO-CIRAD, B P 5035, 34032 Montpellier cedex (France)

(4) Researcher at the Micromolecular Biology and Phytochemistry Laboratory, Université Claude Bernard Lyon-1, 43, boulevard du 11-Novembre-1918 Lyon (France).

There are two types of coconut palm, the Talls and the Dwarfs. More than 95 p. cent of the world's coconut groves are made up of tall ecotypes. The Dwarfs, which are found throughout the inter-tropical zone are always associated with human activities and settlements. Numerous Dwarf ecotypes reveal common characteristics : preferential autogamy (Talls are preferentially allogamous [4]), slow vertical growth, tightly packed leaf scars, short leaves, small nuts, precocity, rapid bunch emission, etc. Whilst various hypotheses have been put forward [5, 6, 7], the origin and the genetic determinism of dwarfism remains unknown. Certain improvement programmes are partly based on the use of Dwarf × Tall hybrids [8, 9].

Coconut variability studies have basically involved morpho-phenological analyses [3, 10, 11, 12, 13, 14, 15]. The most studied characteristics are the fruit components, which have most probably been selected by man ; this selection partly leads to bias in assessing genetic variability. Most of the other morphological characteristics basically bring out dichotomies between Dwarf and Tall ecotypes. Morpho-phenological analyses therefore only enable partial evaluation of genetic variability.

The first electrophoresis study carried out on coconut pollen extracts [16] came up against technical difficulties : numerous enzymatic systems proved to be monomorphic or not very active, or could not be satisfactorily separated. The results from an analysis of four enzymatic systems reveal extremely low polymorphism, which confirms the existence of strong genetic drift, but limits the scope of this method for analysis.

The study of genetic diversity in coconut proves to be indispensable for optimizing selection methods [17]. Analysis of the polymorphism of leaf polyphenols using High Performance Liquid Chromatography provides an original approach to the study of this diversity [18]. This article gives the results of the first analyses carried out on coconut.

I. — MATERIAL AND METHODS

A. — Planting material and sampling method.

Leaf samples were taken from 171 individuals belonging to 32 ecotypes in the Marc Delorme Station collection (Côte d'Ivoire). Table I gives the list of these ecotypes and their geographical origin, along with the number of individuals analyzed for each of them.

The leaf samples were taken from leaf n° 14 in accordance with the numbering by Frémond *et al.* [19] in February and March 1987. Samples comprising 15 grams of fresh material were taken per palm from the median leaflets, 10 cm from the leaf rachis. The leaflet fragments were cleaned using a cloth soaked in water, then dried in a thermostatically controlled oven ($37^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$) for between 48 and 72 hours. Each sample was packed in a hermetically sealed plastic bag and kept in a sheltered place away from light before dispatch. Chromatographic analyses were carried out by M. Jay in Lyon (France).

B. — Analysis of phenolic expression.

1. — Preparation of extracts.

Around one gram of dried leaf material undergoes O-methanol extraction (5-5 v/v) for 24 hours at ambient temperature. The extract is recovered by filtration, evaporated until dry under reduced pressure and reconstituted in boiling water, the water-soluble phenolic compounds are extracted from this solution using n-butanol. The dried butanol extract is reconstituted in methanol for chromatographic processing.

2. — Chromatographic analysis.

This was carried out on KONTRON type high pressure equipment and developed on a French Chromatography Company nucleosil C18, 5 micrometer, 250×4 mm column. Such a system makes it possible to detect 16 peaks or major items of chromatographic information, each corresponding to a molecule or a few molecules of strong structural affinity. The elution system was an acetonitrile gradient in water in the presence of 2 p. 100 acetic acid. Spectrophotometric detection was based on an absorption wavelength of 328 nm.

Data Processing.

The basic data were converted into percentages, for each individual profile, by dividing the height of each peak by the sum of the heights of the 16 peaks. This weighting made it possible to disregard

the total quantity of polyphenols per individual, which would have varied depending on the environment and sampling.

Statistical processing of the data (carried out by C. Sanlaville) consisted of a standardized analysis of principal components, covering all the individuals analyzed, along with three discriminant analyses using the following classification criteria

- Dwarf and Tall : two categories,
- ecotypes : 32 categories,
- origin of Tall ecotypes : 5 categories.

The results were interpreted by R. Bourdeix and F. Potier.

II. — RESULTS

The purpose of this study was basically to characterize variability between ecotypes. However, subject to a few methodological reservations, the analyses make it possible to make a few statements about within-population variability.

A. — Variability between ecotypes.

Analyses involve the measurement of 16 sufficiently individualized peaks from the entire sample, corresponding to stable components. Figure 1 shows the plans (1, 2) and (1, 3) of a standardized principal components analysis (sPCA). These two plans represent 71 p. 100 of the variability. All the points form quite a homogeneous circular cluster. No distinct groups stand out right away. However, if certain of their characteristics are attributed to individuals (Tall/Dwarf, or geographical origins) clear groups become apparent.

1. — Tall/Dwarf opposition.

The sPCA reveals distribution specific to Dwarfs. In plan (1, 2) the Tall individuals are spread throughout the entire cluster, whereas the Dwarfs are concentrated in the half circle beneath the curve traced, apart from the three individuals belonging to the NLD ecotype. This Dwarf is distinct from the others through its original morphological characteristics and its preferentially allogamous reproduction method.

The discriminant analysis shown in figure 2 makes it possible to distinguish very clearly between Dwarf and Tall ecotypes. Only 19 out of 171 individuals reveal a performance which is atypical of their group : certain Tall individuals obtained from varied ecotypes act like Dwarfs : NDT2, MLT, PYT2, TNT, RLT, PYT1, WAT, PAT and one NLD individual acts like a Tall.

Most of the Dwarfs therefore have common characteristics which distinguish them clearly from the Talls : morpho-phenological and polyphenolic analyses agree on this point.

2. — Classification according to ecotypes.

The first study consists of a discriminant analysis according to ecotypes ; this analysis, which was carried out on individual data, gives preference to the difference between ecotypes at the expense of within-ecotype variability. Figure 3 positions the means per ecotype on plan (1, 2) of the analysis.

Classification in this analysis is not based on geographical groups ; however, the image obtained enables interpretation according to this latter criterion. The five groups used for classifying the collection at the Marc Delorme station will be adopted : Pacific, Far East, Indian Ocean, Africa and America, the latter group being represented by a single ecotype.

Within the Tall ecotypes, the representation brings out three distinct groups corresponding to the Pacific, the Far East and Africa. The Indian Ocean ecotypes are divided up between the African and Far Eastern groups. This intermediate position can be explained geographically. The Comoro archipelago, whilst in the Indian Ocean, remains closer to Mozambique than to India, which explains the proximity between COT and MZT. At the other side, the Andaman Islands, where the NDT2 originates from, are relatively close to Thailand, the gateway to the Far East. The variable and intermediate characteristics of coconuts from the Indian Ocean suggest that dissemination followed a path passing through the Far East, India and Africa.

Although Dwarf/Tall distribution is not dichotomous, the Dwarfs are almost all to be found in the left-hand half of plan (1, 2). The centre and the right-hand half of the figure only contain tall ecotypes that originate from Africa or the Indian Ocean. This suggests that the introduction of Dwarfs into Africa is recent. Certain points provide very precise corroboration of historical hypotheses : the Yellow Dwarfs from Ghana and Malaysia are close to each other

(plan 1, 2), which confirms the already old hypothesis that the yellow Dwarf was introduced into Africa from Malaysia during the British Empire. The Cameroon Red Dwarf is isolated among the Pacific ecotypes (plan 1, 2); this Dwarf would seem to have been introduced into Cameroon from the Caroline Islands during the last century [10].

In plan (1, 2) of the DA, all the Green Dwarfs appear to be grouped together: Sri Lanka, Thailand, Philippines and Equatorial Guinea. It is known that this latter Dwarf, which has recently been planted in Africa, came from Brazil [11]; no doubt it was introduced earlier into Brazil from the Far East. The Sri Lanka Green Dwarf probably results from an introduction from the Philippines or Thailand. The eccentric position of the Polynesia Red Dwarf, compared to the other Pacific ecotypes, remains to be interpreted. This Red Dwarf would seem not to originate from Polynesia and would appear to have been imported from the Far East.

3. — Classification according to geographical origin.

The discriminant analysis in figure 4 was carried out according to the geographical origin of the tall individuals, the Dwarfs, which were considered as additional individuals, are not included in the analysis. The purpose of this method is to characterize the different Dwarf ecotypes according to the origins of the tall ecotypes.

The image obtained (plan 1, 2) confirms the conclusions previously expressed regarding dissemination of Tall ecotypes from the Far East as far as Africa

Superposition of Dwarf ecotypes shows that these latter coconuts cover a relatively large zone: the Green Dwarfs and the Polynesia Red Dwarf would seem to come from the Far East, whereas the other Dwarfs (NBD, NLD, CRD, GYD, MYD, MRD) appear to come from the Pacific.

B. — Within — ecotype variability.

1. — Methodological reservations.

The small number of individuals tested per ecotype (5 or 6) only enables rather inaccurate estimates of within-population variability to be made

In addition, at individual level, analysis does not make it possible to disassociate genetic variability from random variability. This latter variability may have two distinct causes:

- repeatability of the method on the same sample,
- variation due to the environment: would two genetically similar individuals planted in different environmental conditions give rise to superposable phenolic profiles? In certain species, variation due to the environment is considerable [20, 21].

2. — A few results.

Despite these sources of inaccuracy, a certain number of points corroborate previous observations and hypotheses

Figure 5 shows the distribution of individuals for each ecotype separately on plan (1, 2) of the standardized principle components analysis. Generally speaking, stronger within-ecotype variability can be seen in Talls than in Dwarfs, as suggested by their respective reproduction methods (allogamous and autogamous). The Nieu-Leka Dwarf, the only allogamous Dwarf studied, reacts rather like a Tall in this respect

The heterogeneity of tall ecotypes seems to be variable: certain ecotypes seem to be very homogeneous, such as the MZT, CAT, MLT and RLT. The most heterogeneous ecotypes (CBT7, PYT1, NLD) originate from the Pacific and the Far East. Whilst plan (1, 2) only represents a fraction (48 p. 100) of total variability, these elements would tend to confirm that the centre of origin is in one of these two zones.

III. — DISCUSSION

A. — The centre of origin issue.

Whilst analysis of leaf polyphenols very precisely establishes a certain number of relations between ecotypes, it does not make it possible, for the time being, to pinpoint the coconut palm's centre of origin. The higher within-ecotype variability seen in the Far East and the Pacific provides a further argument to support the suggestion that the coconut palm originates from one of these two zones. Testing a larger number of ecotypes may lead to greater accuracy.

However, the mode of dissemination peculiar to coconut could explain the difficulty in locating its centre of origin.

Two mechanisms were involved in dissemination of the coconut palm: floating nuts transported by sea currents and, later, man's travels and migrations [21, 3]. Coconut palm dissemination methods have modelled the genetic structure of populations: natural dissemination — through multiple foundation effects inducing genetic drift — should lead to a mosaic of well differentiated ecotypes, with variable but high degrees of inbreeding, distributed in accordance with geographical gradients. Human intervention combines indissociably with natural dissemination; ecotypes located at antipodes from each other may prove to be related, through the effects of human migration. Virtually all the world's coconut groves come from plantings: omnipresent man harvests, plants and selects. The selected forms retain their ability to spread spontaneously. A dynamic balance is established, including successive foundation effects, multiple introductions, introgression between natural and selected forms, primary and secondary selections, etc. This leads to a structure within the apparently complex diversity

Harries [3] proposed a model for the dissemination of tall coconuts, which is based on the existence of two types:

— *Niu Kafa*, which is characterized by long, angular fruits about 15 cm in diameter, with a high proportion of husk,

— *Niu Vai*, with more spherical fruits around 25 cm in diameter and a low percentage of husk.

In theory, the *Niu Kafa* type is ancestral and results from evolution due to dissemination by the sea, the *Niu Vai* type being selected and disseminated thereafter by man. Local introgressions between *Niu Kafa* (which existed before man arrived on the scene) and *Niu Vai* coconuts (imported by man) would have led to the current diversity.

Neither morphological analyses, nor the study of enzymatic and polyphenolic polymorphism make it possible to define the coconut palm's centre of origin accurately. Harlan [22] introduced the concept of a *non-centre*, in order to describe *wild-cultivated* confrontations maintained over considerable periods of time. The coconut dissemination and diversification model proposed by Harries [3] is based on multiple local introgressions between *wild* types and *selected* types. The *non-centre* concept could be integrated into this model.

B. — Dwarfism in the coconut palm.

Analysis of leaf polyphenols shows that the African Dwarf ecotypes and the sole South American Dwarf tested (EGD from Brazil) are related more to the Talls of the Pacific and the Far East than to those of Africa. Hybridization tests have revealed that crosses between African Dwarfs (GYD, CRD) and the West African Tall presented strong hybrid vigour [8]; perhaps there is a link between these two facts.

A relationship is seen between the reproduction method and within-ecotype variability: autogamous Dwarfs are distinguishable by their homogeneity. Successive foundation effects have probably induced a greater loss of *within variability* in the autogamous forms.

All the Green Dwarfs tested and the Polynesia Red Dwarf seem to originate from the Far East, whereas the other Dwarfs, including those from Malaysia appear to originate from the Pacific. This division of Dwarfs into two groups is original and does not overlap with any previously established information. It needs to be confirmed through further analyses. Whatever the case, analysis reveals the existence of relatively important variability between the different Dwarf ecotypes. This latter element leads to two alternative hypotheses being drawn up concerning the origin of dwarfism:

— if dwarfism comes from a unique origin and was disseminated by man, it has to be accepted that introgressions with local tall ecotypes have led to the diversification of Dwarf ecotypes,

— according to the second hypothesis, several forms of dwarfism would seem to have appeared independently at different times and in different places, and would seem to have been maintained and disseminated by man.

Additional analysis of other Dwarf and Tall ecotypes from various origins should make it possible to acquire a better understanding of dwarfism. However, the existence of considerable variability between Dwarf ecotypes already makes it possible to orient Dwarf × Tall hybrid improvement [24]. One possible method consists in testing the individuals obtained from recombinations between Dwarfs (double hybrids between four Dwarf ecotypes, for example) for their combining ability with Talls. This approach far from excludes parallel selection of Talls depending on their combining ability with Dwarfs.

CONCLUSION

The analysis of leaf polyphenols provides an original and effective approach in the study of genetic variability in the coconut palm, *Cocos nucifera* L. There exists polyphenolic variability between the different ecotypes and, to varying degrees, within each ecotype depending on the reproduction method. The variability image confirms the hypotheses put forward regarding tall coconut dissemination, which followed a path through the Far East, the Indian Ocean and Africa.

Analysis provides confirmation that Dwarf ecotypes were introduced into Africa during the period of colonial empires. Certain Dwarfs would appear to originate from the Far East, others from the Pacific. The study does not make it possible to specify the origin and botanical history of dwarfism, but shows that variability between Dwarf ecotypes, though lower than in the Talls, remains

substantial, this observation will enable orientation of selection strategies [23].

The coconut palm is a long-cycle perennial plant. Morphophenological evaluations often require measurements to be taken over several years. One of the advantages of polyphenolic polymorphism is its speed. We intend using this technique in connection with prospection work organized in the Pacific. prior study of polyphenolic polymorphism should considerably increase prospecting efficiency. However, preliminary experiments aimed at confirming stability of the polyphenolic profiles of the same material in different ecologies prove to be indispensable.

Acknowledgements. — *We should like to thank J. P. Le Saint and Y. P. N'cho, geneticists at the IRHO Marc Delorme Station (Côte d'Ivoire), who arranged for an took planting material samples.*



Convoyeurs à bandes DENIS

30, 50, 100, 200 t/h
et plus
selon produits

DISTR. SOMAG

DENIS

28160 BROU Tél: 37.47.05.08 Telex: 760 789 T.Fax: 37.47.07.22

PRIMEGA