Principes de l'analyse de la fertilité femelle chez l'hybride F1 de palmier à huile *Elaeis melanococca* x *Elaeis guineensis* et chez les espèces parentales. Modèle probabiliste et interprétation biologique

Luc Baudouin, Jacques Schwendiman, Philippe de Reffye, Pierre Pallares

► To cite this version:

Luc Baudouin, Jacques Schwendiman, Philippe de Reffye, Pierre Pallares. Principes de l'analyse de la fertilité femelle chez l'hybride F1 de palmier à huile *Elaeis melanococca* x *Elaeis guineensis* et chez les espèces parentales. Modèle probabiliste et interprétation biologique. *Agronomie*, 1984, 4 (9), pp.861-869. hal-00884707

HAL Id: hal-00884707

<https://hal.science/hal-00884707>

Submitted on 1 Jan 1984

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Principes de l'analyse de la fertilité femelle chez l'hybride F₁ de palmier à huile *Elaeis melanococca* × *Elaeis guineensis* et chez les espèces parentales. Modèle probabiliste et interprétation biologique

Luc BAUDOUIN, Jacques SCHWENDIMAN & Philippe DE REFFYE

avec la collaboration technique de Pierre PALLARES

GERDAT, Laboratoires de Cytogénétique et d'Informatique, avenue du Val-de-Montferrand, B.P. 5035, F 34032 Montpellier Cedex

RÉSUMÉ

L'examen de l'état des sacs embryonnaires dans des échantillons de jeunes fruits de palmier à huile a conduit à l'élaboration d'un modèle probabiliste de la fertilité dans le genre *Elaeis*. Celle-ci dépend de deux paramètres : P₁, probabilité pour un ovule de former un sac embryonnaire normal, et P₂, probabilité de sa fécondation. Un troisième paramètre R, dit de compétition, tient compte des avortements de sacs embryonnaires normaux survenant en raison de la présence d'un ovule déjà fécondé dans une fleur. Les prévisions de ce modèle sont en accord avec les observations effectuées chez l'hybride F₁ *Elaeis melanococca* × *Elaeis guineensis* comme chez les espèces parentales.

SUMMARY

Principles of analysis of female fertility in F₁ oil-palm hybrids Elaeis melanococca × Elaeis guineensis and in the parental species. Probabilistic model and biological interpretation.

An examination of the state of embryo sacs in samples of young fruits of oil-palm allowed the development of a probabilistic model of fertility in the genus *Elaeis*. Fertility was found to depend on two parameters : P₁, probability for an ovule to give a normal embryo sac, and P₂ its probability to be fertilized. A third parameter R, namely competition, took into account abortions of normal embryo sacs occurring because another ovule has already been fertilized in the flower. The predictions of this model were in agreement with the observations made in the F₁ hybrid *Elaeis melanococca* × *E. guineensis*, as in the parental species.

I. INTRODUCTION

L'hybridation entre le palmier à huile, *Elaeis guineensis* Jacq., originaire d'Afrique, et l'espèce américaine *E. melanococca* Gaert. peut offrir un vaste champ d'application dans le domaine de l'amélioration. Ainsi, MEUNIER & BOUTIN (1975) soulignent que la croissance lente du stipe de l'hybride de 1^{re} génération réduit le coût de récolte des régimes ; MEUNIER *et*

al. (1976) rapportent l'existence de résistances vis-à-vis de diverses pourritures et de tolérances à divers insectes et champignons. De plus, la richesse de l'huile en acides gras insaturés est d'un intérêt indéniable.

Par contre, des facteurs de stérilité, qui se traduisent en particulier par une diminution du pourcentage de fruits normaux sur les régimes, confèrent à l'hybride un rendement parfois défectueux, avec d'importantes fluctuations selon les combinaisons

parentales. Une étude cytologique portant essentiellement sur les fleurs femelles avait permis de constater l'anormalité d'une fraction importante de sacs embryonnaires le jour de l'anthèse ce qui expliquait en partie la stérilité (SCHWENDIMAN *et al.*, 1982). Trente jours après l'anthèse, diverses catégories florales selon les états possibles des sacs embryonnaires (noués, normaux non développés ou indifférenciés) avaient été reconnues (SCHWENDIMAN *et al.*, 1983).

Une étude génétique de la stérilité de l'hybride doit tenter de mettre en évidence les processus qui conduisent à la formation des divers types de fruits rencontrés en tenant compte de leurs proportions. La démarche qui sera suivie, utilisant l'élaboration d'un modèle mathématique, a donc pour objet de formuler des hypothèses quant aux processus possibles et, par ce moyen, de déterminer les paramètres nécessaires et suffisants pour expliquer l'ensemble des observations. Un modèle qui y parvient sera accepté, si le pourcentage de rejet est compatible avec le niveau choisi pour le test statistique.

Nous nous sommes inspirés des travaux de DE REFFYE (1975, 1978) sur la fertilité du caféier et du cacaoyer. Les hypothèses fondamentales que nous conserverons ici sont que, d'une part, chaque ovule d'une même fleur exécute indépendamment son propre programme génétique et que, d'autre part, il est soumis au sein de cette fleur à un environnement identique.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

En plus des 2 parents, 2 combinaisons F_1 ont été examinées : *E. melanococca* du Brésil croisé par 2 écotypes de *E. guineensis*, l'un originaire de la station I.R.H.O. de La Mé (Côte-d'Ivoire) et dénommé « hybride Brésil $\times$ La Mé », l'autre originaire de Yangambi (Zaire) et dit « hybride Brésil $\times$ Yangambi ». Les échantillons comprenaient selon les cas 50 à 200 fruits prélevés sur 5 arbres *E. guineensis*, 7 arbres *E. melanococca* et 33 plantes hybrides F_1 .

Une étude parallèle a aussi été faite sur 162 arbres représentant les 9 combinaisons réalisables entre 3 origines d'*E. melanococca* (San Alberto et Monteria en Colombie, avec l'écotype brésilien) et 3 origines d'*E. guineensis* (La Mé, Yangambi et Nifor au Nigeria). Dans ce cas, un seul épillet (soit environ 21 fruits) ayant été prélevé par régime et donc par arbre, il a fallu regrouper les échantillons.

Pour décrire la séquence des événements, la méthode utilisée consistait, à l'aide de coupes transversales, à suivre l'évolution des sacs embryonnaires sur des échantillons de fleurs ou de fruits prélevés à divers stades de maturité sur des régimes en pollinisation assistée. La concordance entre les observations échelonnées dans le temps et la mise au point d'une technique rapide d'analyse ont abouti à retenir comme date la plus favorable celle de 30 j après l'anthèse : il est encore possible de reconstituer l'état antérieur de la fleur examinée, tout en présupposant de ce qu'elle deviendra.

Dans le genre *Elaeis*, chaque fleur possède (sauf accident) 3 ovules. Le jour de l'anthèse, on constate qu'une certaine proportion d'ovules comporte un sac embryonnaire très anormalement constitué, totalement inapte à la fécondation, que nous dénommons indifférencié. En ne considérant donc que l'alternative sac embryonnaire normal (O) ou indifférencié (•), on distinguera 4 catégories de fleurs, selon qu'elles possèdent 0, 1, 2 ou 3 sacs embryonnaires normaux :

X = • • •
Y = O • •
Z = O O •
T = O O O

Trente jours après l'anthèse, les sacs embryonnaires se présentent selon 3 états :

- — ceux qui étaient indifférenciés et qui le demeurent ;
- — ceux qui étaient normaux, mais dont le développement a échoué, qu'il s'agisse d'un échec à la fécondation ou d'un avortement plus ou moins précoce. Selon les fleurs, ils apparaissent sous forme d'une cavité circulaire ou aplatie ;
- — ceux qui étaient normaux, ont été fécondés et ont, en conséquence, déjà pris un volume considérable ; leur cavité est remplie d'un albumen liquide. Des observations ultérieures ont montré qu'un tel sac embryonnaire donnera généralement un fruit noué avec amande et embryon, même si ce dernier apparaît fréquemment de constitution anormale.

La combinaison de ces divers sacs embryonnaires dans une fleur à 3 ovules permet de prévoir les 10 catégories suivantes et effectivement rencontrées (SCHWENDIMAN *et al.*, 1983).

Pour tester les modèles, des programmes établis sur micro-ordinateur ont permis les calculs des paramètres de chaque échantillon observé, de l'incertitude due à l'échantillonnage sur ces paramètres, des répartitions espérées et la simulation d'échantillons aléatoires. Pour les analyses d'échantillons regroupés, la procédure schématisée tableau 1 a été utilisée.

TABLEAU 1

Principe du test d'hypothèse avec regroupement des observations.
Principle of the test of hypothesis with cumulated data.

III. RÉSULTATS

A. La formation du sac embryonnaire

On admet qu'au cours du processus de formation des sacs embryonnaires, *il n'existe pas d'interactions entre ovules au sein d'une fleur*. La probabilité d'évolution normale pour un sac embryonnaire est P_1 , celle d'un sac embryonnaire indifférencié est $1 - P_1$. La fréquence des 4 catégories florales rencontrées le jour de l'anthèse doit correspondre à la loi binomiale dont la fonction génératrice est :

$$G(S) = [P_1 + (1 - P_1) S]^3$$

avec les probabilités d'états suivantes :

$$P(X) = (1 - P_1)^3$$

$$P(Y) = 3 P_1 (1 - P_1)^2$$

$$P(Z) = 3 P_1^2 (1 - P_1)$$

$$P(T) = P_1^3$$

Le paramètre P_1 peut être estimé par la méthode du maximum de vraisemblance. La probabilité d'obtenir la distribution observée avec une loi binomiale de paramètre P_1 (fonction de vraisemblance) est, à une constante près :

$$P = K[(1 - P_1)^3]^X \cdot [3(1 - P_1)^2 P_1]^Y \cdot [3(1 - P_1) P_1^2]^Z \cdot [P_1^3]^T$$

qui atteint un maximum si

$$\frac{d \log P}{d P_1} = 0$$

d'où l'estimation :

$$P_1 = \frac{3T + 2Z + Y}{3N} \text{ de variance } V(P_1) = \frac{P_1(1 - P_1)}{3N}$$

avec $N = X + Y + Z + T$.

Cet estimateur n'est autre que la fréquence observée de sacs embryonnaires normaux et il est alors facile, à partir de l'observation d'un échantillon (de fleurs ou de fruits), de calculer les fréquences attendues. Quelques exemples apparaissent sur le tableau 2.

L'examen d'un grand nombre d'échantillons de fleurs provenant d'origines variées montre systématiquement un excellent accord entre les distributions observées et calculées, et ce quelle que soit la valeur P_1 . On peut donc accepter l'hypothèse selon laquelle les 3 sacs embryonnaires d'une même fleur se développent indépendamment. La seule information nécessaire et suffisante pour décrire un échantillon de fleurs est la valeur P_1 .

Deux grands groupes de combinaisons ont été constatée : d'une part, celui des hybrides *E. melanococca* Brésil $\times$ *E. guineensis* où P_1 est voisin de 0,50. D'autre part, les autres combinaisons, où le parent *E. melanococca* provient de Colombie, qui présentent un P_1 entre 0,25 et 0,30. L'origine du parent *E. guineensis* n'est pas discriminante. Au sein des espèces parentales, les valeurs de P_1 sont proches de l'unité, avec comme valeurs extrêmes 0,75 et 0,95 (BAUDOUIN, 1983).

B. Evolution du sac embryonnaire estimée 30 jours après l'anthèse

Comme précédemment, nous allons supposer qu'il n'existe pas d'interaction entre les ovules d'une même fleur au cours de leur développement. Pour un *sac embryonnaire normal*, la probabilité de réussir son développement (donc de nouer est P_2), celle d'échouer est $1 - P_2$. Le calcul des fréquences espérées pour chaque catégorie de fruits s'obtient par le développement de la loi binomiale (n, P_2), appliquée au nombre de sacs noués, où n est le nombre de sacs embryonnaires normaux d'une fleur.

TABLEAU 2
Tests de l'indépendance entre sacs embryonnaires d'une même fleur.
Tests of independence between embryo sacs in the same flower.

Echantillons	Catégorie de fleurs					Paramètres
		X	Y	Z	T	P ₁
Exemple n° 1 (94 fleurs)	O	14	35	37	8	0,472 ± 0,051
Arbre I 24-9-2	C	13,9	37,1	33,1	9,9	
Hyb. Brésil × La Mé						
Exemple n° 2 (72 fleurs)	O	50	20	2	0	0,111 ± 0,042
Arbre I 24-15-14	C	50,6	18,9	2,4	0,1	
Hyb. Brésil × La Mé						
Exemple n° 3 (221 fleurs)	O	3	22	100	96	0,769 ± 0,032
Arbre I 65-34-3	C	2,7	27,2	90,5	100,6	
<i>E. melanococca</i>						
Exemple n° 4 (52 fleurs)	O	0	2	19	31	0,853 ± 0,056
Arbre I 01-11-38	C	0,2	2,8	16,8	31,1	
<i>E. guineensis</i>						
O = distribution observée		C = distribution calculée				

Catégories de fruits en J₃₀

- A = ● ● ● P_A = (1 - P₁)³
B = ○ ● ● P_B = 3 P₁(1 - P₁)² × (1 - P₂)
C = ● ● ● P_C = 3 P₁(1 - P₁)² × P₂
D = ○ ○ ● P_D = 3 P₁²(1 - P₁) × (1 - P₂)²
E = ● ○ ● P_E = 3 P₁²(1 - P₁) × 2 P₂(1 - P₂)
F = ● ● ● P_F = 3 P₁²(1 - P₁) × P₂²
G = ○ ○ ○ P_G = P₁³ × (1 - P₂)³
H = ● ○ ○ P_H = P₁³ × 3 P₂(1 - P₂)²
I = ● ● ○ P_I = P₁³ × 3 P₂²(1 - P₂)
J = ● ● ● P_J = P₁³ × P₂³

Le nombre de sacs embryonnaires respectivement indifférenciés, normaux non développés et normaux noués, suit une loi multinomiale de paramètres (3, (1 - P₁), P₁(1 - P₂), P₁ P₂).
L'estimation de P₁ et de P₂ par la méthode du maximum de vraisemblances est :

$$P_1 = \frac{3(G + H + I + J) + 2(D + E + F) + B + C}{3 N}$$

où N = A + B + C + D + E + F + G + H + I + J
avec une variance :

$$VP_1 = \frac{P_1(1 - P_1)}{3 N}$$

et :

$$P_2 = \frac{3 J + 2(F + I) + C + E + H}{3(G + H + I + J) + 2(D + E + F) + (B + C)}$$

avec une variance :

$$VP_2 = \frac{P_2(1 - P_2)}{3 NP_1}$$

Quelques exemples d'ajustement sont présentés sur le tableau 3.

L'accord entre les distributions espérées et observées est correct tant que le produit P₁ P₂ reste faible (exemples 5 et 6, tabl. 3). Par contre, lorsque ce produit est relativement élevé, on note une divergence entre les prévisions du modèle et les observations (exemples 7 et 8, tabl. 3). La fréquence attendue de l'ensemble des catégories F, I et J (fruits à 2 ou 3 amandes) est alors plus élevée que l'effectif observé, tandis que l'inverse s'observe pour les catégories E et H (fruits à une amande).

Ce résultat, montrant qu'il n'y a pas indépendance, nous a amenés à la formulation d'hypothèses impliquant l'existence de relations entre les sacs embryonnaires d'une fleur. Les conséquences de ces hypothèses sont traduites en termes de probabilité, permettant le calcul des effectifs théoriques qui sont comparés aux valeurs observées. La dernière étape consiste à reproduire par simulation des échantillons de fruits selon le modèle proposé.

Deux modèles, parmi ceux qui ont été testés, impliquent qu'il existe chez le palmier un mécanisme qui limite le nombre de fruits à 2 ou 3 amandes au profit de ceux à une seule amande. Dans certaines fleurs, qui « auraient dû » (selon le modèle multinomial) appartenir à ces catégories, les ovules surnuméraires avortent immédiatement ou ne sont pas fécondés. C'est ce phénomène que nous appellerons *compétition* entre ovules.

1. Premier modèle

Il suppose qu'à un stade précoce de son développement, un sac embryonnaire fécondé peut empêcher la réussite de fécondations plus tardives. Cette inhibition est efficace avec une probabilité R. L'ensemble des séquences d'événements susceptibles de se dérouler est schématisé à la figure 1. Les fréquences espérées des

TABLEAU 3

Echantillons		Catégories de fruits										Paramètres	
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	P ₁	P ₂
Exemple n° 5 (94 fleurs)	O	28	29	15	9	11	1	1	0	0	0	0,316 ± 0,054	0,314 ± 0,096
Arbre I 24-20-3	C	30,1	28,6	13,1	9,0	8,3	1,9	1,0	1,6	0,6	0,1		
Hybride Brésil × La Mé													
Exemple n° 6 (122 fleurs)	O	8	25	5	49	7	0	22	6	0	0	0,617 ± 0,050	0,080 ± 0,035
Arbre I 24-6-3	C	6,8	30,9	2,2	46,4	6,7	0,2	23,3	5,1	0,4	0,0		
Hybride Brésil × La Mé													
Exemple n° 7 (88 fleurs)	O	0	1	0	4	18	3	12	44	6	0	0,898 ± 0,037	0,338 ± 0,060
Arbre I 65-12-12	C	0,1	1,6	0,8	9,5	9,7	2,5	18,5	28,3	14,4	2,5		
<i>E. melanococca</i> Brésil													
Exemple n° 8 (52 fleurs)	O	0	1	1	5	9	5	2	23	5	1	0,853 ± 0,056	0,421 ± 0,134
Arbre I 01-11-38	C	0,2	1,7	1,2	5,6	8,1	3,0	6,3	13,6	9,9	2,4		
<i>E. guineensis</i> La Mé													

O = distribution observée
C = distribution calculée

Figure 1
Calcul des probabilités selon le premier modèle de compétition.
Calculated probabilities according to first competition model.

— Tous les événements composant une séquence donnée étant par hypothèse indépendants, la probabilité de sa réalisation est égale au produit des probabilités des événements qui la composent.

La somme des probabilités des différentes séquences qui aboutissent à une catégorie de fruits donnée représente alors la fréquence espérée de cette dernière (car 2 séquences différentes s'excluent mutuellement).

Les calculs des probabilités correspondant à chaque catégorie de fruits apparaissent sur le tableau 4.

On constate ainsi que :

- si $R = 0$ (pas de compétition), on retrouve le modèle multinomial,

— plus R augmente, plus les effectifs des catégories de fruits à albumen multiple (F, I, J) diminuent et ce, au profit des catégories à un seul albumen (E et H),

- si $R = 1$, tous les fruits noués sont à un seul albumen,

— bien entendu, les catégories sans albumen ne sont pas affectées par la valeur du paramètre R .

Le calcul des paramètres s'effectue comme précédemment par la méthode du maximum de vraisemblance.

L'estimation de P_1 reste inchangée. Quant à P_2 et R , ils ne peuvent être estimés indépendamment, mais on sait qu'ils sont solution du système :

$$\begin{cases} \frac{\partial \text{Log } P}{\partial P_2} = 0 \\ \frac{\partial \text{Log } P}{\partial R} = 0 \end{cases}$$

où P est la fonction de vraisemblance de l'échantillon

TABLEAU 4

Probabilités des 10 catégories de fruits selon les deux modèles proposés.
 Probabilities for the 10 fruit categories according to both proposed models.

Premier modèle	Deuxième modèle
A = • • • $P_A = (1 - P_1)^3$	$P_A = (1 - P_1)^3$
B = ○ • • $P_B = 3 P_1(1 - P_1)^2 \times (1 - P_2)$	$P_B = 3 P_1(1 - P_1)^2 \times (1 - P_2)$
C = • • • $P_C = 3 P_1(1 - P_1)^2 \times P_2$	$P_C = 3 P_1(1 - P_1)^2 \times P_2$
D = ○ ○ • $P_D = 3 P_1^2(1 - P_1) \times (1 - P_2)^2$	$P_D = 3 P_1^2(1 - P_1) \times (1 - P_2)^2$
E = • ○ • $P_E = 3 P_1^2(1 - P_1) \times [2 P_2(1 - P_2) + R P_2^2]$	$P_E = 3 P_1^2(1 - P_1) \times P_2(2 - 2 P_2 + R P_2)$
F = • • • $P_F = 3 P_1^2(1 - P_1) \times (P_2^2 - R P_2^2)$	$P_F = 3 P_1^2(1 - P_1) \times P_2^2(1 - R)$
G = ○ ○ ○ $P_G = P_1^3 \times (1 - P_2)^3$	$P_G = P_1^3 \times (1 - P_2)^3$
H = • ○ ○ $P_H = P_1^3 \times [3 P_2(1 - P_2)^2 + R P_2^2(4 - R + P_2(R - 3))]$	$P_H = P_1^3 \times P_2[3 + 3 P_2(R - 2) - P_2^2(2 R - 3)]$
I = • • ○ $P_I = P_1^3 \times [3 P_2^2(1 - P_2) + R P_2^2(R - 4 + P_2(5 - 2 R))]$	$P_I = P_1^3 \times 3 P_2^2(1 - P_2)(1 - R)$
J = • • • $P_J = P_1^3 \times [P_2^3 + R P_2^3(R - 2)]$	$P_J = P_1^3 \times P_2^3(1 - R)$

observé. Ce type d'opérations se résoud numériquement sur un ordinateur. Soit :

$$\begin{cases} \frac{C + E + H + 2(F + I) + 3 J}{P_1} - \frac{B + 2 D + 3 G}{1 - P_1} + \frac{EX'(P_2)}{X} + \frac{HY'(P_2)}{Y} + \frac{IZ'(P_2)}{Z} = 0 \\ \frac{F + I + 2 J}{(1 - R)} + \frac{EX'(R)}{X} + \frac{HY'(R)}{Y} + \frac{IZ'(R)}{Z} = 0 \end{cases}$$

avec

$$X = 2 - 2 P_2 + R P_2$$

$$Y = 3 - P_2(R^2 - 4 R + 6) + P_2^2(R^2 - 3 R + 3)$$

$$Z = (1 - P_2)(3 - 2 R) + R$$

$X'(P_2)$ est la dérivée de X par rapport à P_2 .

2. Second modèle

Ici, R représente la fraction de chacune des 3 catégories F , I et J qui sont atteintes par la compétition et vont en conséquence contribuer à augmenter respectivement les classes E et H . On suppose que *cette fraction est la même* pour les 3 catégories concernées (fig. 2). On remarquera la similitude avec le modèle

dit de « dérivation » développé sur le caféier par DE REFFYE (1975) où il conduit à l'échec de la fécondation de tous les ovules d'une fleur, alors qu'ici il agit au profit des fruits à une seule amande.

Le calcul des fréquences espérées, déduit aisément du modèle multinomial, apparaît sur le tableau 4. Les effectifs des catégories H et E sont augmentés par un apport de fruits provenant des catégories I et J , d'une part, F , d'autre part. La seule différence avec le 1^{er} modèle tient dans l'équilibre des classes H , I et J . Toutes les remarques faites au sujet du 1^{er} modèle s'appliquent ici.

L'estimation des paramètres se fait par le procédé déjà décrit, et ici P_2 et R sont solution du système :

$$\begin{cases} \frac{C + E + H + 2(F + I) + 3 J}{P_2} - \frac{B + I + 2 D + 3 G}{1 - P_2} + \frac{EU'(P_2)}{U} + \frac{HV'(P_2)}{V} = 0 \\ \frac{F + I + J}{1 - R} + \frac{EU'(R)}{U} + \frac{HV'(R)}{V} = 0 \end{cases}$$

$$\text{avec } \begin{aligned} U &= 2 - 2 P_2 + R P_2 \\ V &= 3 + 3 P_2(R - 2) - P_2^2(2 R - 3) \end{aligned}$$

IV. DISCUSSION

A. Comparaison des deux modèles

L'observation d'un nombre important d'échantillons nous a permis de constater que :

— Les 2 modèles fournissent des résultats similaires

tant en ce qui concerne les estimations de P_1 et de P_2 que pour les fréquences espérées ;

— Ces dernières sont en accord avec les observations, comme l'indiquent les résultats du test X^2 .

Quelques comparaisons sont présentées sur le tableau 5.

Fondamentalement, les 2 modèles proposés rendent compte d'un même processus qui est la compétition,

TABLEAU 5
Comparaisons des résultats obtenus selon les deux modèles proposés.
Comparisons of data obtained according to both proposed models.

Echantillons	Catégories de fruits											Paramètres		
												Test		
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J		P ₁	P ₂	R
Arbre I 01-11-38 (52 fleurs) <i>E. guineensis</i> (La Mé × La Mé)	O	0	1	1	5	9	5	2	23	5	1			
	C _I	0,2	1,3	1,6	3,3	10,9	2,5	2,8	21,4	6,7	1,3	X ² = 5,03	0,555 ± 0,126	0,514 ± 0,248
	C _{II}	0,2	1,3	1,6	3,5	11,0	2,3	3,1	20,8	6,0	2,4	X ² = 8,35	0,543 ± 0,122	0,543 ± 0,257
Arbre I 65-12-12 (90 fleurs) <i>E. melanococca</i> Brésil	O	0	1	0	4	18	3	12	44	6	0			
	C _I	0,1	1,3	1,1	6,3	14,0	1,4	9,9	46,7	6,5	0,6	X ² = 6,26	0,461 ± 0,087	0,695 ± 0,186
	C _{II}	0,1	1,3	1,1	6,5	14,0	1,3	10,5	45,6	6,0	1,7	X ² = 7,83	0,452 ± 0,085	0,720 ± 0,180
Arbre I 24-21-19 (113 fleurs) Hybride Brésil × La Mé	O	14	29	17	17	20	1	6	9	0	0			
	C _I	14,8	28,9	14,1	18,8	22,3	0,7	4,1	9,0	0,4	0,0	X ² = 2,47	0,329 ± 0,078	0,852 ± 0,280
	C _{II}	14,8	28,9	14,1	18,8	22,3	0,6	4,1	9,0	0,4	0,1	X ² = 2,65	0,329 ± 0,078	0,866 ± 0,260
Arbre I 24-6-14 (110 fleurs) <i>E. guineensis</i> (La Mé × Deli)	O	0	0	0	7	5	0	49	45	3	1			
	C _I	0,0	0,3	0,1	7,0	4,0	0,2	48,7	45,4	4,2	0,2	X ² = 4,47	0,210 ± 0,050	0,530 ± 0,360
	C _{II}	0,0	0,3	0,1	6,9	4,0	0,2	48,3	46,3	3,6	0,3	X ² = 2,41	0,211 ± 0,050	0,657 ± 0,335
O = valeurs observées												C _I et C _{II} = valeurs calculées selon les premier ou second modèles

Figure 2
Calcul des probabilités selon le second modèle de compétition.
Calculated probabilities according to second competition model.

mais en partant de niveaux d'organisation différents. On est en droit d'attendre une plus grande précision d'un modèle qui, comme le 1^{er}, pose des hypothèses sur les relations entre ovules d'une même fleur, que du 2^e qui se contente de prendre en compte le déficit global constaté en fruits à 2 ou 3 amandes. Cependant, nous venons de voir que ce gain de précision est illusoire, et ce pour 2 raisons :

— L'expression mathématique des fréquences espérées diffère peu d'un modèle à l'autre.

— La précision obtenue sur l'estimation de R , ou en d'autres termes, la quantité d'information apportée par les observations sur la compétition, est faible.

Il paraît donc plus judicieux de retenir le 2^e modèle, dans la mesure où :

— Avec des hypothèses moins contraignantes et donc de portée plus générale, il décrit les observations avec la même précision qu'un modèle au niveau ovulaire.

— C'est le plus simple qu'on puisse concevoir, aussi bien par ses hypothèses que par sa formulation mathématique.

B. Comparaison avec le modèle multinomial

Si l'on se reporte aux tableaux 3 et 5, on note par exemple que, pour les arbres I 65-12-12 et I 01-11-38, la valeur de P_2 calculée à partir du modèle multinomial est plus faible que celle obtenue par le 2^e modèle (respectivement 0,338 et 0,421 contre 0,452 et 0,543).

En effet, certains avortements de sacs embryonnaires normaux sont provoqués non par la stérilité, mais par une tendance naturelle existant chez le palmier à huile à produire de préférence des graines à une seule amande. Cette tendance, mesurée par le paramètre R , est indépendante de la stérilité. L'utilisation d'un modèle inadapté aurait donc conduit à sous-estimer la fertilité de l'arbre étudié.

C. Fluctuations du paramètre P_2

La majorité des valeurs de P_2 observées chez les hybrides se situe entre 0 et 0,40, avec une moyenne de 0,181. La gamme de variations dans les espèces parentales est entre 0,24 et 0,60 ; dans ce cadre intraspécifique, on s'attendait plutôt à rencontrer des valeurs proches de 1, alors qu'elles restent relativement faibles. Ce résultat nous a amenés à rechercher si les valeurs observées sont représentatives du potentiel génétique d'un arbre ou si les facteurs environnementaux ne viennent pas le réduire. Pour un certain nombre d'arbres, P_2 a été calculé sur 2 régimes échelonnés dans le temps. On a ainsi constaté que, contrairement à P_1 , il n'y a pas de corrélation entre les valeurs successives de P_2 . Ce paramètre apparaît comme la résultante d'une combinaison de facteurs génétiques et environnementaux, l'influence de ces derniers semblant prépondérante (BAUDOUIN, 1983).

V. CONCLUSIONS

A l'aide d'hypothèses simples, on peut rendre compte des proportions relatives des diverses catégories de fruits rencontrées 30 j après l'anthèse. Nous avons montré (SCHWENDIMAN *et al.*, 1983) l'analogie entre les observations à cette date et l'examen du régime parvenu à maturité, du moins pour ce qui concerne les fruits noués (nous avons fait abstraction des fruits parthénocarpiques rouges qui peuvent dans certains cas représenter un appoint de rendement très conséquent).

Ces hypothèses supposent que dans une fleur :

— La formation d'un sac embryonnaire se déroule d'une façon autonome, sans interaction avec les autres ovules de la fleur ;

— Un phénomène de compétition, entre sacs embryonnaires fécondés, conduit à réduire la fréquence des fruits à 2 ou 3 amandes.

Trois paramètres permettent une description suffisante du régime :

— P_1 : taux de réussite de la formation d'un sac embryonnaire normal,

— P_2 : taux de réussite de la fécondation et du développement d'un sac embryonnaire normal,

— R : efficacité de la compétition.

Ce dernier n'a pas d'incidence sur la fertilité : il reflète la tendance naturelle, plus ou moins accentuée du palmier à huile, à n'avoir que des fruits à une seule amande.

Cette tendance devient la règle ($R = 1$) chez le cocotier (*Cocos nucifera*), espèce voisine, dont les noix n'ont qu'une seule amande.

La fertilité du palmier à huile peut s'exprimer par la probabilité pour un ovule de donner une amande, en l'absence de compétition, c'est-à-dire par le produit $P_1 P_2$. Le taux de nouaison n'est fonction que de ce seul produit et vaut :

$$Q = 1 - (1 - P_1 P_2)^3 .$$

Un autre point essentiel porte sur les fruits parthénocarpiques rouges, présents en quantités très variables selon les croisements réalisés, mais qui n'entrent jusqu'ici dans aucun schéma prévisionnel.

Reçu le 11 juillet 1983.

Accepté le 18 mai 1984.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baudouin L., 1983. *Etude de la fertilité de l'hybride interspécifique de palmier à huile* *Elaeis melanococca* Gaert. $\times$ *Elaeis guineensis* Jacq. Thèse Doct. Ing., Université Paris XI, 122 p.

De Reffye P., 1975. *Formulation mathématique des facteurs de la fertilité dans le genre Coffea*. Thèse 3^e cycle, Université Paris XI, 75 p.

De Reffye P., Parvais J. P., Mossu G., Lucas P., 1978. Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation. *Café-Cacao-Thé*, XXII (4), 251-274.

Meunier J., Boutin D., 1975. L'*Elaeis melanococca* et l'hybride *Elaeis melanococca* $\times$ *Elaeis guineensis*. Premières données. *Oléagineux*, 30 (1), 5-8.

Meunier J., Vallejo G., Boutin D., 1976. L'hybride *E. melanococca* $\times$ *Elaeis guineensis* et son amélioration. Un nouvel avenir pour le palmier à huile. *Oléagineux*, 31 (12), 519-529.

Schwendiman J., Pallares P., Amblard P., 1982. Premiers examens des accidents de fertilité chez l'hybride interspécifique de palmier à huile *Elaeis melanococca* $\times$ *Elaeis guineensis*. *Oléagineux*, 37 (7), 331-340.

Schwendiman J., Pallares P., Amblard P., Baudouin L., 1983. Analyse de la fertilité durant l'évolution des régimes chez l'hybride interspécifique *Elaeis melanococca* $\times$ *Elaeis guineensis*. *Oléagineux*, 38 (7), 411-420.