

Estimation de la valeur des clones de palmier à huile

J. MEUNIER (1), L. BAUDOIN (2), B. NOUY (1) et J. M. NOIRET (1)

Résumé. — Les clones de palmier à huile qui seront distribués aux planteurs seront le résultat de deux étapes successives de sélection. En premier lieu, le clonage des meilleurs individus des essais génétiques conduira à une amélioration du rendement de 10 à 15 p. 100 par rapport au matériel sexué, actuellement commercialisé. Puis, le test de ces clones en champ permettra de ne retenir que les meilleurs d'entre eux. L'étude de leur distribution montre qu'un progrès d'au moins 30 p. 100 sera réalisé par les plus performants.

INTRODUCTION

Plus de 10 ans après l'obtention des premières plantules de palmier à huile par culture *in vitro*, le moment est proche où certains laboratoires vont s'engager dans la production industrielle de clones.

Aujourd'hui plusieurs dizaines de clones sont plantés en essais et des arbres sont régulièrement choisis pour être soumis au clonage. Ce processus de création est appelé à devenir continu mais, dans l'attente de résultats expérimentaux, la valeur réelle des clones produits ou à produire demeure imprécise. Plus exactement, si tous s'accordent à garantir un certain progrès grâce au clonage des meilleurs individus, certaines questions demeurent quant à l'ampleur et à la valeur exacte de ce progrès : 30 p. 100 pour Hardon *et al.* [1982], 12 p. 100 pour Soh [1986].

Si l'on dispose d'un procédé de multiplication conforme (nous admettons cette hypothèse ici), le principal problème, en effet, consiste à choisir correctement les candidats au clonage, sachant que les caractères sur lesquels on veut sélectionner les arbres sont fortement influencés par l'environnement même si certaines techniques statistiques, comme le lissage, permettent d'en réduire les effets [Baudouin, 1987].

Ceci est le cas pour le rendement en huile chez le palmier, et le sélectionneur qui dispose d'une population améliorée doit se poser plusieurs questions avant de choisir ses têtes de clones : sachant que le meilleur arbre sur le terrain ne donnera pas forcément le meilleur clone, combien faut-il retenir d'arbres pour avoir de bonnes chances de produire le meilleur clone ? Quelle sera alors la valeur moyenne de ces clones, celle du meilleur ?

Pour des moyens en laboratoire et en champs donnés, les réponses dépendent essentiellement d'une donnée génétique : l'héritabilité au sens large, qui représente la part de la valeur observée de l'arbre due à sa valeur génétique.

Nous verrons dans cet article comment estimer cette valeur dans quelques exemples, et les conséquences que l'on peut en tirer pour le choix des arbres à cloner.

I. — ESTIMATION DE L'HÉRITABILITÉ

Dans le schéma d'amélioration du palmier à huile par sélection récurrente réciproque, utilisé par l'IRHO, un type d'essai couramment planté est l'essai de « deuxième cycle » qui peut représenter par la formule $(A_1 \times A_2) \times (B_1 \times B_2)$. A_1 et A_2 d'une part, B_1 et B_2 d'autre part sont des arbres qui peuvent être identiques (autofécondations), il s'agit alors de l'amélioration d'un croisement $A \times B$.

Lorsque $A_1 = A_2$ et $B_1 \neq B_2$ ou $A_1 \neq A_2$ et $B_1 = B_2$, on procède à l'amélioration d'un croisement 3 voies. Si $A_1 \neq A_2$ et $B_1 \neq B_2$, il s'agit de l'amélioration d'un hybride double.

Dans tous les cas, les membres des deux familles $A_1 \times A_2$ et $B_1 \times B_2$ sont croisés entre eux, les géniteurs étant choisis et appariés au hasard. On obtient donc une population hybride composée d'un certain nombre de familles de plein-frères.

Dans de tels essais, en l'absence de déséquilibre de linkage, la variance génétique de la population hybride est $V_G = V_{AD} + V_{AT} + V_D + \dots$ [Stuber and Cockerham, 1966] où V_{AD} et V_{AT} représentent les variabilités génétiques additives dues aux parents A (*dura*) et B (*tenera/pisifera*), V_D la variabilité liée à la dominance, les effets d'épistasie étant négligés.

Si l'on prend comme référence cette population hybride (le nombre d'individus par croisement étant suffisamment grand), on retrouve les expressions classiques des héritabilités au sens large :

— au niveau individuel :

$$H^2 = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_{AD} + V_{AT} + V_D}{V_T}$$

— au niveau familial :

$$H_f^2 = \frac{\frac{1}{2}(V_{AD} + V_{AT}) + \frac{1}{4}V_D}{\frac{1}{2}(V_{AD} + V_{AT}) + \frac{1}{4}V_D + V_{LC}}$$

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

(2) Station d'Aek Kwasan, P.O. Box 254, Medan (Indonésie).

(on peut admettre que $H^2_{\text{F}} \neq 1$ si la variance due à l'environnement commun aux individus d'un même croisement, V_{EC} est nulle) ;

— au niveau intra-famille :

$$H^2_{\text{W}} = \frac{\frac{1}{2}(V_{\text{AD}} + V_{\text{AT}}) + \frac{3}{4}V_{\text{D}}}{\frac{1}{2}(V_{\text{AD}} + V_{\text{AT}}) + \frac{3}{4}V_{\text{D}} + V_{\text{E}}}$$

Le calcul de ces héritabilités se fait généralement à partir d'essais comportant certaines structures familiales (hiérarchiques, factorielles,...). Dans les essais réalisés sans structure spéciale, il est aussi possible d'obtenir une évaluation indirecte des héritabilités au sens large.

En effet, on connaît :

— la variance phénotypique :

$$V_{\text{P}} = V_{\text{AD}} + V_{\text{AT}} + V_{\text{D}} + V_{\text{EC}} + V_{\text{E}}$$

— la variance entre croisements :

$$\sigma_{\text{B}}^2 = \frac{1}{2}(V_{\text{AD}} + V_{\text{AT}}) + \frac{1}{4}V_{\text{D}}$$

— la variance intra-croisement :

$$\sigma_{\text{W}}^2 = \frac{1}{2}(V_{\text{AD}} + V_{\text{AT}}) + \frac{3}{4}V_{\text{D}} + V_{\text{E}}$$

On peut donc obtenir des bornes inférieures et supérieures des héritabilités individuelles et intra-famille de la façon suivante :

$$2 \frac{\sigma_{\text{B}}^2}{V_{\text{P}}} \leq H^2 \leq 4 \frac{\sigma_{\text{B}}^2}{V_{\text{P}}} \quad \text{et} \quad \frac{\sigma_{\text{B}}^2}{\sigma_{\text{W}}^2} \leq H^2_{\text{W}} \leq 3 \frac{\sigma_{\text{B}}^2}{\sigma_{\text{W}}^2}$$

Remarquons que ces relations ne s'appliquent que lorsque les populations parentales sont en équilibre de Hardy-Weinberg. Ceci est vrai lorsque les parents sont issus des arbres A et B par autofécondation. Cette condition n'est plus réalisée lorsque les géniteurs sont des plein-frères issus d'un croisement et, dans ce cas, l'utilisation de leurs descendances comme population de référence conduit à sous-estimer les héritabilités. Cette sous-estimation est d'autant plus importante que le croisement a été réalisé entre deux géniteurs génétiquement différents.

Les résultats de quelques essais sont indiqués au tableau I.

Les héritabilités intra-famille, voisines d'un essai à l'autre, sont très faibles pour la production totale de régimes. Etant donné qu'une technique telle que celle du lissage, permet pratiquement de doubler l'héritabilité de ce

caractère [Baudouin, 1987], on peut estimer que l'héritabilité utilisable au niveau intra-famille se situe entre 15 et 30 p. 100 dans ces essais. L'héritabilité de la production d'huile n'a pas été calculée ici, les premiers résultats indiquent qu'elle est du même ordre de grandeur, comparable aux résultats obtenus par Soh [1986].

II. — VALEUR DES CLONES

Connaissant l'héritabilité au sens large et le coefficient de variation pour un caractère sur lequel on veut sélectionner dans une population, il est facile de calculer la réponse à la sélection ou le progrès que l'on peut espérer réaliser.

Il est toutefois important, à ce point, de distinguer entre le gain moyen dû à l'ensemble des clones créés à partir des arbres sélectionnés d'une part, et la valeur des meilleurs de ces clones d'autre part.

Valeur moyenne des clones.

La valeur moyenne des clones peut être calculée à partir de la formule de Falconer [1960] :

$$R \% = i \cdot CV \cdot H^2,$$

où : R est le progrès exprimé en pourcentage par rapport à la moyenne de départ,

i : l'intensité de sélection,

et H^2 : l'héritabilité au sens large.

Le tableau II donne le progrès génétique pour un caractère donc le CV intra-croisement est de 20 p. 100 en moyenne, en fonction de l'échantillon d'arbres choisis et de l'héritabilité.

Ce progrès est inversement proportionnel au pourcentage d'arbres choisis. Ceci veut dire que, dans un premier temps, on a intérêt à ne diffuser que les clones issus des 5 p. 100 meilleurs arbres avant le test en champ.

TABLEAU II. — Progrès génétique moyen de la production de clones
(Mean genetic progress of clone yield)

H ²	Pourcentages d'arbres choisis (% of trees chosen)		
	20	10	5
0,2	5,6	7	8
0,3	8,4	10,5	12
0,4	11,2	14	16
0,5	14	18,5	20

TABLEAU I. — Estimations des héritabilités individuelles et intra-familles pour le poids total de régimes à Aek Kwasan
(Estimation of individual and within-family heritability for total bunch weight at Aek Kwassan) Indonesia

Essai (Trial)	Matériel (Material)	Age observé (observed)	σ_{B}^2	V _p	σ_{W}^2	H ²		H ² W	
						min.	max.	min.	max.
AK-GP 2	D10D self (autofécondé) × L2T self (autofécondé)	6-11	3,87	49	45	0,16	0,32	0,09	0,26
AK-GP 12	D115D self (autofécondé) × L2T self (autofécondé)	6-8	7,08	108	101	0,13	0,26	0,07	0,21
AK-GP 6	(L404D × D10D) × L2T self (autofécondé)	6-10	6,05	119	113	0,10	0,20	0,05	0,16
AK-GP 8	(D5D × D3D) × L2T self (autofécondé)	6-10	3,58	100	96	0,07	0,14	0,04	0,11

σ_{B}^2 = variance croisements (Between cross variance) ; V_p = variance phénotypique (Phenotypic variance) ; σ_{W}^2 = variance résiduelle (Within-cross variance) ; H² et H²W = héritabilités au sens large individuelle et intra-famille (Individual and within-family broad sense heritability).

Dans ce cas, en accord avec Soh [1986], le progrès moyen pour le rendement ($H^2 = 15$ à 30 p. 100) peut apparaître relativement faible : 6 à 12 p. 100 par rapport à la moyenne du croisement. Toutefois, ce progrès s'ajoutera à celui obtenu en sélectionnant les meilleures familles dans l'essai qui, dans certains cas, sera plus important : 10 à 30 p. 100 selon les essais [Gascon *et al.*, 1987].

Valeur des meilleurs clones.

Les clones créés seront plantés en essais comparatifs afin de sélectionner et de ne diffuser que les meilleurs : c'est donc le progrès réalisé par ces clones supérieurs qui nous intéresse.

Ce progrès est obtenu en calculant la réponse à la sélection en deux étapes dans une population [Wricke and Weber, 1986].

D'une façon plus pratique, Simmonds [1985] a tabulé la proportion d'individus retenus après deux stades de sélection successifs, connaissant la corrélation entre les arbres de départ et les clones correspondants.

Nous avons transformé cette table en abaque permettant de déterminer la proportion de clones dont la valeur génotypique dépasse une valeur donnée, exprimée par rapport à la moyenne de la population de départ. La corrélation entre arbres à cloner et clones est alors la racine carrée de l'héritabilité. La figure 1 représente cet abaque pour 2 taux de sélection (10 et 20 p. 100) et pour 3 héréritabilités (0,1 ; 0,3 et 0,5) pour un caractère dont le coefficient de variation est de 20 p. 100.

On voit que, pour une héréritabilité de 0,1, la probabilité de trouver des clones supérieurs de 15 p. 100 au croisement de départ est peu élevée (2 p. 100 des arbres parmi les 20 p. 100 sélectionnés, c'est-à-dire 1 arbre sur 50 retenus). Cependant, cette probabilité augmente rapidement avec

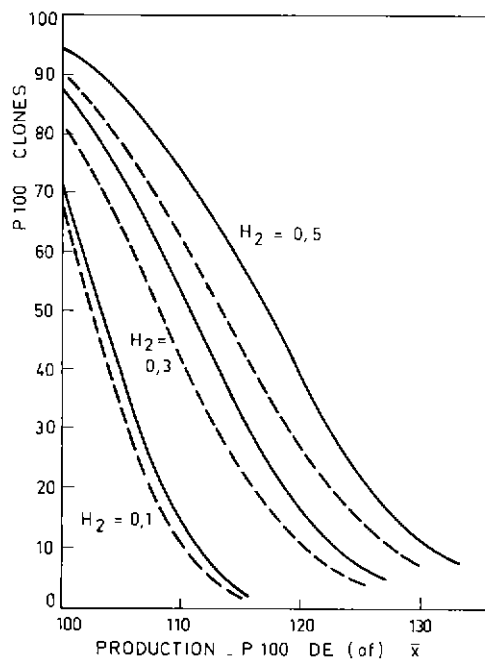


FIG. 1. — Proportion de clones dépassant une valeur donnée ; pour 3 valeurs de l'héritabilité (H^2) et 2 taux de sélection initiaux (Proportion of clones exceeding a given value ; for 3 heritability values — H^2 — and 2 initial selection rates)

— Taux de sélection (Selection rate) . ——— 10 p. 100.
 - - - - - 20 p. 100.

l'héritabilité et pour $H^2 = 0,3$, valeur que l'on peut raisonnablement atteindre après lissage pour le rendement, 11 p. 100 des clones dépasseront la moyenne d'au moins 20 p. 100 (Fig. 2).

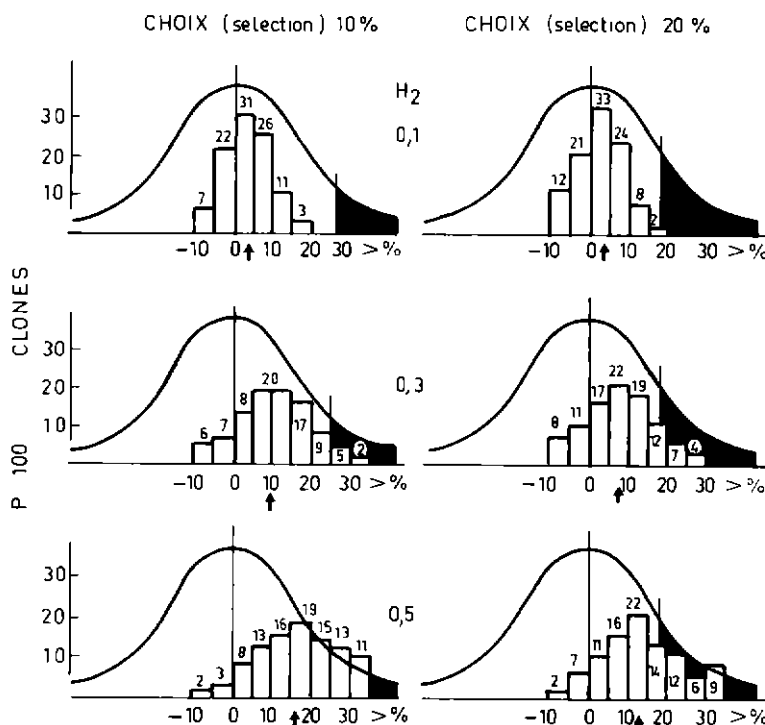


FIG. 2. — Distribution théorique des clones obtenus en choisissant 10 et 20 p. 100 des arbres dans un croisement ($CV = 20$ p. 100) (Theoretical distribution of clones obtained by choosing 10 and 20 p. 100 of the trees in a cross — $CV = 20$ p. 100 —)

• La courbe représente les valeurs observées de la population de départ, la zone en noir, la population clonée. L'histogramme montre la valeur réelle des clones, la moyenne est marquée par la flèche

(The curve represents the values observed for the original population, the dark area, the cloned population. The histogram shows the real value of clones, the mean of which is marked by the arrow).

Etant donné la variabilité des croisements dans lesquels on choisit actuellement les arbres à cloner, les meilleurs clones apporteront vraisemblablement un progrès génétique compris entre 20 et 30 p. 100 pour la production, ce qui est considérable et plus que ce qui est obtenu au cours d'un cycle de sélection. Pour cela, il est nécessaire de cloner suffisamment d'arbres par croisement pour retenir les meilleurs.

DISCUSSION-CONCLUSION

Nos résultats confirment ceux de Soh [1986] en ce qui concerne l'héritabilité du rendement et le progrès moyen obtenu par clonage ; ils sont nettement plus optimistes pour le progrès que l'on peut attendre en utilisant les meilleurs clones. Par rapport au matériel végétal actuellement en production dans les plantations, un progrès de 30 p. 100 semble pouvoir être atteint relativement facilement à court terme. Le schéma d'amélioration utilisé et le réseau d'essais génétiques mis en place par l'IRHO nous permettent d'envisager ce chiffre concrètement.

Prenons comme exemple le croisement D115D × L2T comme type de matériel fourni aux planteurs depuis une douzaine d'années, auquel nous attribuons l'indice 100 pour le rendement :

- le clonage des 5 p. 100 meilleurs arbres de ce croisement assure un progrès moyen de 12 p. 100 (indice 112) ;
- le test des clones issus des 20 p. 100 meilleurs arbres conduit dans une deuxième étape à ne retenir que les 2 ou 3 meilleurs clones (indice 120-125) ;
- entre-temps un essai comme AK-GP 12 (amélioration de D115D × L2T) permet, en choisissant les meilleurs croisements de cet essai, un progrès (réalisé) de 12-15 p. 100. De ces croisements, les meilleurs arbres fournissent des clones (indice 125-130) dont les meilleurs se situent entre 130 et 140 p. 100 du matériel actuel. Ce processus revient à choisir les têtes de clone non plus parmi 70-

100 arbres d'un croisement mais parmi 1 200 arbres du même croisement dans lequel on a artificiellement créé une nouvelle partition intra- et inter-familles.

Les chiffres présentés ici sont des valeurs moyennes qui peuvent être soumises à certaines fluctuations suivant les cas. On peut noter cependant qu'une grande confiance peut être apportée au chiffre de 8-12 p. 100 comme progrès moyen : des études de simulations semblent en effet indiquer que ce progrès est sous-estimé dans le cas d'héritabilité faible et de forte pression de sélection [Kung, 1977]. Quant aux meilleurs clones, leur supériorité réelle dépendra fortement du CV intra-croisement qui peut varier du simple au double selon les croisements. En outre, les essais d'amélioration d'hybrides 3 voies et d'hybrides doubles, exploitant les recombinaisons entre arbres, nous laissent déjà entrevoir des progrès plus importants que ceux de notre exemple.

On pourra remarquer que la moyenne des clones issus du croisement de départ aura à peu près la même valeur que les semences produites après les résultats du deuxième cycle. Une différence importante est que le clonage des arbres est immédiat alors que la reproduction d'un croisement par graine suppose que les autofécondations des parents de ce croisement soient disponibles et exploitables, ce qui demande souvent beaucoup de temps.

De même, les meilleurs clones du croisement de départ auront sensiblement la même valeur que la moyenne des clones du deuxième cycle. Ceci préfigure la composition du matériel clonal qui sera livré et qui comportera un mélange de clones de plusieurs générations, mélange qui sera amélioré régulièrement en fonction des résultats des essais génétiques et des tests clonaux.

Enfin, si notre objectif était de montrer qu'un progrès important pourra être réalisé sur un caractère peu héritable comme le rendement, il ne faut pas oublier qu'à cet avantage pourront s'ajouter d'autres caractéristiques favorables de croissance, de qualité ou de résistance, plus faciles à sélectionner.

RÉFÉRENCES

- [1] BAUDOIN L., ASMADY et NOIRET J. M. (1987). — Importance des facteurs de l'environnement dans le choix des têtes de clones chez le palmier à huile « 1987 International Oil Palm/Palm Oil Conferences, Progress and Prospects », 23 juin-1^{er} juillet 1987 Kuala Lumpur, et *Oléagineux*, 42, N° 7 (bilingue fr.-angl.), p. 263-269.
- [2] FALCONER D. S. (1960). — Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press Company. New York, 365 p.
- [3] GASCON J. P., LE GUEN V., NOUY B., ASMADY et KAMGA F. (1987). — Résultats d'essais de second cycle de sélection réciproque chez le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq. « 1987 International Oil Palm/Palm Oil Conferences, Progress and Prospects », 23 juin-1^{er} juillet 1987 Kuala Lumpur, et *Oléagineux* (1988), 43, N° 1 (bilingue fr.-angl.), p. 1-7.
- [4] HARDON J. J., CORLEY R. H. V. and LEE C. H. (1982). — Breeding and selection for vegetative propagation in the oil palm. In : *Improvement of vegetatively propagated plants*. Proc. 8th Long Ashton Symp.
- [5] KUNG F. H. (1977). — Errors in predicting gain from mass selection. In : *Proc. of the International Conference on Quantitative Genetics* E. Pollak, O. Kempthorne and T. B. Bailey, Jr., Eds. Iowa State Univ. Press/Ames.
- [6] SIMMONDS N. W. (1985). — Two-stage selection strategy in plant breeding. *Heredity*, 55, p. 393-399.
- [7] SOH A. C. (1986). — Expected yield increase with selected oil palm clones from current D × P seedling materials and its implications on clonal propagation, breeding and ortet selection. *Oléagineux*, 41, N° 2, p. 51-56.
- [8] STUBER C. W. and COCKERHAM C. C. (1966). — Gene effects and variances in hybrid populations. *Genetics*, 54, p. 1279-1286.
- [9] WRICKE G. and WEBER W. E. (1986). — *Quantitative genetics and selection in Plant Breeding*. Walter de Gruyter, Berlin, 406 p.

SUMMARY

The expected value of oil palm clones.

J. MEUNIER, L. BAUDOIN, B. NOUY and J. M. NOIRET,
Oléagineux, 1988, 43, N° 5, p. 195-200.

The oil palm clones that will be distributed to growers will be the result of two successive selection stages. Firstly, cloning of the best individuals in genetic trials will lead to 10-15 p. 100 improvement in yields compared to the sexually produced material currently marketed. Then, testing these clones in the field will make it possible to keep only the best ones. The study of their distribution shows that at least 30 p. 100 progress will be obtained with those clones offering the best performance.

RESUMEN

Estimado del valor de los clones de palma africana.

J. MEUNIER, L. BAUDOIN, B. NOUY y J. M. NOIRET,
Oléagineux, 1988, 43, N° 5, p. 195-200

Los clones de palma africana que se distribuirán a los cultivadores resultarán de dos sucesivas de selección. En primer lugar, la reproducción clonal de los mejores individuos de las pruebas genéticas conducirá a mejorar el rendimiento en un 10 a un 15 p. 100 en relación al material proveniente de semillas, que está siendo comercializado en la actualidad. Luego la prueba en el campo de estos clones permitirá escoger sólo los mejores. El estudio de su distribución muestra que los clones de rendimiento más alto proporcionarán una mejora de éste de un 30 p. 100 por lo menos.

The expected value of oil palm clones

J. MEUNIER (1), L. BAUDOIN (2), B. NOUY (1) and J. M. NOIRET (1)

INTRODUCTION

More than 10 years after the first oil palm plantlets were obtained through *in vitro* culture the moment is approaching when certain laboratories are going to enter upon commercial clone production.

Today, several dozen clones are planted in trials and trees are regularly chosen to undergo cloning. This creation process is destined to become continuous, but until experimental results are known, the actual value of the clones produced will remain uncertain. More precisely, although all concur in the belief that cloning the best individuals will provide a certain amount of progress, questions remain as to the extent and the actual value of this progress : 30 p. 100 for Hardon *et al.* [1982] and 12 p. 100 for Soh [1986].

Even with a true-to-type propagation process available (this hypothesis is taken to be true here), the main problem lies, in fact, in correctly choosing ortets, in the knowledge that the characters on which tree selection is based are greatly affected by the environment, despite the fact that certain statistical techniques, such as smoothing, make it possible to reduce these effects [Baudouin, 1987].

Such is the case for oil yield in the oil palm and a breeder who has an improved population has to pose several questions before choosing his ortets : knowing that the best tree on the site will not necessarily give the best clone, how many trees have to be used to ensure a good chance of producing the best clone ? What, then, will be the mean value of these clones and the value of the best one ?

For limited means in the laboratory and in the field, the reply basically depends on an item of genetic data : broad sense heritability, which represents the share of a tree's observed value which is due to its genetic value.

A few examples will be given in this paper to show how to estimate this value and its consequences in the choice of ortets.

1. — ESTIMATE OF HERITABILITY

In the reciprocal recurrent selection method used by the IRHO in oil palm improvement, a type of trial commonly planted is the « second cycle » trial, which can be represented by the formula $(A_1 \times A_2) \times (B_1 \times B_2)$, where A_1 and A_2 on the one hand and B_1 and B_2 on the other are trees which may be identical (selfs), in which case it involves the improvement of an $A \times B$ cross.

When $A_1 = A_2$ and $B_1 \neq B_2$ or $A_1 \neq A_2$ and $B_1 = B_2$, the improvement of a 3-way cross is involved. If $A_1 \neq A_2$ and $B_1 \neq B_2$, the improvement of a double hybrid is involved.

In all cases, the members of the two families $A_1 \times A_2$ and $B_1 \times B_2$ are crossed with each other, with the parents randomly selected and paired. A hybrid population is thus obtained which is made up of a certain number of full sib families.

In such trials and with the assumption of linkage equilibrium, the genetic variance of the hybrid population is $V_G = V_{AD} + V_{AT} + V_D + \text{etc}$ [Stuber and Cockerham, 1966] where V_{AD} and V_{AT} represent the additive genetic variability due to parents A (*dura*) and B (*tenera/pisifera*) and V_D the variability linked to dominance, with epistasis effects not taken into account.

If this hybrid population is taken as a reference, the classic expression of broad sense heritability is found at :

— individual level :

$$H^2 = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_{AD} + V_{AT} + V_D}{V_T}$$

— family level :

$$H_F^2 = \frac{1/2(V_{AD} + V_{AT}) + 1/4 V_D}{1/2(V_{AD} + V_{AT}) + 1/4 V_D + V_{EC}}$$

(it can be taken that $H_F^2 \approx 1$ if the common environmental variance of different families V_{EC} is nil) ;

— within-family level :

$$H_W^2 = \frac{1/2(V_{AD} + V_{AT}) + 3/4 V_D}{1/2(V_{AD} + V_{AT}) + 3/4 V_D + V_E}$$

The calculation of these heritability values is usually done using trials containing certain family structures (nested and factorial designs, etc.). In trials without a special structure, it is also possible to obtain an indirect estimate of broad sense heritability.

In effect, the following are known :

— phenotypic variance :

$$V_P = V_{AD} + V_{AT} + V_D + V_{EC} + V_E,$$

— variance between crosses :

$$\sigma_B^2 = \frac{1}{2} (V_{AD} + V_{AT}) + \frac{1}{4} V_D.$$

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

(2) Aek Kwasan Station, P.O. Box 254, Medan (Indonesia)

— within-cross variance :

$$\sigma_w^2 = \frac{1}{2} (V_{AD} + V_{AT}) + \frac{3}{4} V_D + V_E.$$

It is therefore possible to obtain upper and lower limits for individual and within-family heritabilities, as follows :

$$2 \frac{\sigma_B^2}{V_P} \leq H^2 \leq 4 \frac{\sigma_B^2}{V_P} \quad \text{and} \quad \frac{\sigma_B^2}{\sigma_w^2} \leq H_w^2 \leq 3 \frac{\sigma_B^2}{\sigma_w^2}.$$

It should be noted that these relations only apply when the parent populations are in a Hardy-Weinberg equilibrium. This is so when the parents come from trees A and B through selfing. This condition is no longer satisfied when parents are full sibs from a cross and, in this case, the use of their progenies as a reference population leads to heritability being underestimated. This underestimation is all the more greater if the cross has been carried out between two genetically different parents.

The results of a few trials are given in table I.

Within-family heritability values which are similar from one trial to the next are very low for total bunch production. Given that a technique such as smoothing makes it possible to practically double the heritability of this character [Baudouin, 1987], it can be estimated that the usable broad sense heritability of within-family deviations is around 15 and 30 p. 100 in these trials. Oil production heritability has not been calculated here, though initial results indicate that it is about the same, comparable to the results obtained by Soh [1986].

II. — VALUE OF CLONES

Once the broad sense heritability and the coefficient of variation are known for a character on which selection from a population is to be based, it is easy to calculate response to selection or the progress which can be expected.

Nonetheless, it is important at this point to distinguish between the mean gain due to all the clones created from selected trees on the one hand and the value of the best clones on the other.

Mean value of clones.

The average value of clones can be calculated using the Falconer [1960] formula :

$$R \% = i. CV. H^2,$$

where : R : is progress expressed as a percentage compared to the original mean,

i : is the selection intensity,

and H^2 : is broad sense heritability.

Table II gives the genetic progress for a character whose intra-cross CV is 20 p. 100 on average, depending on the sample of trees chosen and on heritability.

This progress is inversely proportional to the percentage of trees chosen. This means that, initially, it is advisable only to make widely available those clones which come from the top 5 p. 100 of mother-trees before field trials.

In this case and in agreement with Soh [1986], the mean progress for yield ($H^2 = 15$ to 30 p. 100) may seem relatively low : 6 to 12 p. 100 compared to the mean for the cross. Nonetheless, this progress will be added to that obtained through the selection of the best families in the trial, which, in certain cases, will be greater : 10 to 30 p. 100 depending on the trials [Gascon *et al.*, 1987].

Value of the best clones.

The clones created will be planted in comparative trials, to ensure that only the best will be selected and distributed : it is therefore the progress made by these superior clones which is of interest to us.

This progress is found by calculating the response after two-step selection in a population [Wricke and Weber, 1986].

More practically, Simmonds [1985] set down in table form the proportion of individuals kept after successive selection stages, knowing the correlation existing between the original trees and the corresponding clones.

We have transformed this table into a graph which makes it possible to determine the proportion of clones whose genotypic

value exceeds a given value expressed in comparison to the mean of the original population. The correlation between ortets and clones is then the square root of broad sense heritability. Figure 1 shows this graph for 2 selection rates (10 and 20 p. 100) and for 3 heritability values (0.1, 0.3 and 0.5) for a character whose coefficient of variation is 20 p. 100.

It can be seen that for a heritability of 0.1, the probability of finding clones 15 p. 100 superior to the original cross is not very high (2 p. 100 out of the 20 p. 100 of trees selected, i.e. 1 out of every 50 trees kept).

However, this probability rapidly increases with heritability and for $H^2 = 0.3$, a value which can reasonably be reached for yield after smoothing, 11 p. 100 of the clones will exceed the mean by at least 20 p. 100 (Fig. 2).

Given the variability of the crosses from which ortets are currently selected, the best clones will probably provide genetic progress of between 20 and 30 p. 100 for production, which is considerable and greater than that obtained during a selection cycle. To ensure this, a sufficient number of trees need to be cloned per cross so that the best ones can be kept.

DISCUSSION-CONCLUSION

Our results confirm those obtained by Soh [1986] as regards yield heritability and the mean progress obtained through cloning ; they are distinctly more optimistic for the progress that can be expected through the use of the best clones. Compared to the planting material currently bearing in plantations, it would seem that 30 p. 100 progress can be attained quite easily in the short term. The improvement scheme used and the genetic trials network set up by the IRHO make it possible to actually reach this figure.

Let us take example of the cross D115D \times L2T as the type of planting material supplied to growers for the last twelve or so years, to which we attribute the index 100 for yield :

— cloning the best 5 p. 100 of the trees from this cross ensures a mean progress of 12 p. 100 (index 112) ;

— testing the clones from the best 20 p. 100 of the trees leads, in the second stage, to only the 2 or 3 best clones being kept (index 120-125) ;

— meanwhile, a trial such as AK-GP 12 (improvement of D115D \times L2T) enables progress of 12-15 p. 100 (actually obtained) by choosing the best crosses from this trial. Out of these crosses, the best trees supply clones (index 125-130), the best of which will be between 130 and 140 p. 100 of current planting material. This process amounts to choosing the ortets, no longer from the 70-100 trees in a cross, but from the 1,200 trees of the same cross, in which a new within and between-family partition has been artificially created.

The figures given here are mean values which may be subject to certain fluctuations depending on the case. It can be seen, however, that considerable confidence can be placed in the 8-12 p. 100 figure for mean progress : in effect, simulation studies seem to indicate that this progress is underestimated in the case of low heritability and low selection proportion [Kung, 1977]. As far as the best clones are concerned, their actual superiority will greatly depend on the within-cross CV, which may double depending on the crosses. Furthermore, 3-way hybrid and double hybrid improvement trials exploiting recombinations between trees provide a glimpse of greater progress than that indicated in our example.

It can be noted that the mean of the clones obtained from the initial cross will be about the same value as that for seeds produced after the results of the second cycle. An important difference is that tree cloning is immediate, whereas for the production of a cross from seed, the selfs of the parents of this cross have to be available and exploitable, which often takes a great deal of time.

Likewise, the best clones from the initial cross will distinctly have the same value as the mean of the second cycle clones. This provides a prior idea of the planting material that will be delivered, which will comprise a mix of clones from several generations, a mix which will be regularly improved upon in accordance with the results of genetic trials and clonal tests.

Finally, whilst our aim was to demonstrate that considerable progress can be made on a character with low heritability, such as yield, it should not be forgotten that other favourable characteristics specific to growth, quality or resistance, which are easier to select, could be added to this advantage.