



HAL
open science

Gains génétiques attendus après sélection sur index en seconde génération d'amélioration du Pin maritime

Charles-Eric Durel

► **To cite this version:**

Charles-Eric Durel. Gains génétiques attendus après sélection sur index en seconde génération d'amélioration du Pin maritime. *Revue forestière française*, 1992, 44 (4), pp.341-355. 10.4267/2042/26331 . hal-03443803

HAL Id: hal-03443803

<https://hal.science/hal-03443803>

Submitted on 23 Nov 2021

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.

biologie et forêt

GAINS GÉNÉTIQUES ATTENDUS APRÈS SÉLECTION SUR INDEX EN SECONDE GÉNÉRATION D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME

C.-E. DUREL

Le Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. est une espèce forestière de première importance au niveau national : 1,4 million d'hectares de surface boisée et environ 15 000 hectares de reboisement annuel lui confèrent la place de premier résineux français. Le massif forestier aquitain représente à lui seul environ 1 million d'hectares.

Les premières études concernant des caractéristiques génétiques du Pin maritime ont été lancées avant la Seconde Guerre mondiale (Oudin, 1938, sur le gemmage). En 1955, Guinaudeau a étudié les possibilités de sélection pour la production de résine. Puis Bouvarel (1960) a analysé les capacités de résistance au froid de différentes provenances. Enfin, dès 1960, avant la création du Département des Recherches forestières de l'INRA, G. Illy a pris l'initiative du lancement d'un important programme d'amélioration génétique de cette espèce à la Station de Recherches forestières de Bordeaux. Ce programme a été repris par l'INRA et étendu à partir de 1970 par Ph. Baradat.

Un travail de thèse s'inscrivant dans le cadre de ce programme d'amélioration a été effectué entre 1987 et 1990 (Durel, 1990), et une partie des résultats obtenus sont présentés dans cet article.

Le programme d'amélioration du Pin maritime a débuté par une première phase de sélection phénotypique en forêt d'arbres remarquables pour leur vigueur et leur forme (phase initialement limitée au Massif landais et à la forêt de la Coubre en Charente-Maritime). Une seconde phase de sélection phénotypique a porté sur l'état phytosanitaire et la densité du bois. 550 arbres non apparentés formant la population d'amélioration de génération G0 ont ainsi été retenus. La



Photo 1 (à gauche) Mesure de hauteur à l'aide d'une perche dans un dispositif de test de l'INRA. La hauteur totale de l'arbre est utilisée comme critère de sélection pour l'amélioration génétique de la vigueur.

Photo 2 (à droite) Peuplement de Pin maritime âgé d'une soixantaine d'années. L'arbre de gauche du second plan présente un défaut de rectitude du tronc manifeste. Pour l'amélioration génétique de ce caractère, c'est l'écart à la verticalité basale du tronc qui est utilisé comme critère de sélection.

Il est à noter que les arbres de cette parcelle ont été gemmés (pour la récolte de résine), d'où les bourrelets de cicatrisation de l'écorce à la base du tronc.

Photos INRA-Pierrat

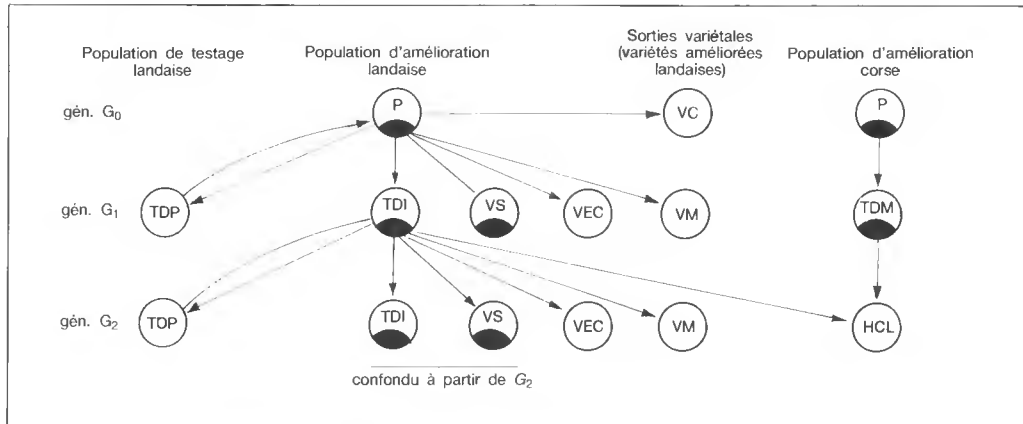
stratégie choisie pour gérer cette population a été le système de la sélection récurrente intra-population ⁽¹⁾, avec comme principaux objectifs l'amélioration de la vigueur et de la rectitude du tronc (figure 1, p. 343 et photographies 1 et 2, ci-dessus).

Des tests de descendance maternelles, puis de familles obtenues par croisements contrôlés biparentaux entre arbres G0, ont donc été installés : ils constituent la génération G1. Une phase de sélection combinée ⁽²⁾ sur index multi-caractères (principalement vigueur-forme-densité du bois) y

(1) Sélection récurrente intra-population : méthode d'amélioration génétique d'une population caractérisée par l'accumulation de cycles de sélection suivie d'intercroisements des individus sélectionnés.

(2) Sélection combinée : méthode de sélection basée sur le calcul d'une note (index) attribuée à chaque arbre du test, qui prend en compte à la fois la valeur moyenne de la famille à laquelle l'arbre appartient, et sa valeur individuelle (on l'appelle encore « sélection combinée individu-famille »).

Figure 1 SCHEMA D'AMELIORATION SIMPLIFIE DU PIN MARITIME (d'après Baradat, 1986)

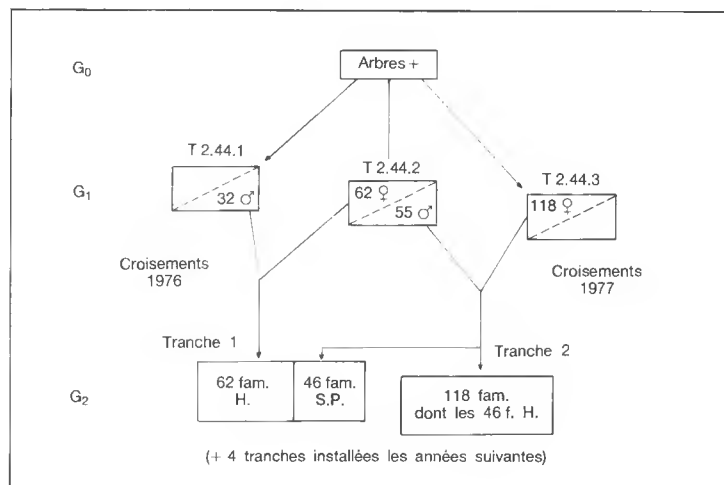


P = peuplement ; VC = verger de clones ; TDP = test de descendance polycross ; TDI = test de descendance de plein-frères ; VS = verger de semis ; VEC = verger d'équivalents-clones ; VM = variété multiclonale ; TDM = test maternel ; HCL = hybrides corses × landais.

◐ = sélection sous-population.

a été menée avec un double objectif : la sélection d'individus pour constituer la population d'amélioration G₁ (2 000 individus G₁), et la transformation de certains tests en vergers à graines de familles (seuls les arbres sélectionnés dans le test sont maintenus après la dernière éclaircie, et leur intercroisement produit une variété améliorée de première génération) (figure 1, ci-dessus). Les arbres G₁ retenus ont ensuite été utilisés comme parents dans des plans de croisements hiérarchiques. Les familles obtenues, qui constituent la génération G₂, sont installées à Malente (Gironde) dans un « test de descendance - verger à graines », dont les deux premières tranches (sur six) ont fait l'objet de cette étude (figure 2, ci-dessous). En effet, le dispositif de Malente a été installé en six étapes successives, correspondant aux six tranches, de 1979-1980 à 1986. Chaque tranche contient des familles différentes, avec parfois certaines redondances.

Figure 2
SCHEMA REPRESENTANT
LA GENEALOGIE
DES FAMILLES PRESENTES
DANS LES TRANCHES
1 ET 2
DU TEST DE MALENTE



H. = Structure hiérarchique (2 mères/père)
S.P. = Structure « single pair »

Après une première phase d'analyse consacrée à l'estimation des paramètres génétiques en génération G2 (Durel, 1990), une phase de sélection combinée sur index bi-caractères a été menée. Comme en génération G1, la sélection a poursuivi deux objectifs : aménagement du dispositif en verger à graines et sélection d'individus pour le passage à la génération suivante. Ces deux procédures de sélection et les gains génétiques attendus qui leur correspondent sont présentés dans cet article.

Les mesures effectuées à l'âge de 9 ans sur les caractères « hauteur totale » (HT) et « écart à la verticalité basale du tronc » (EV) permettent de construire, pour chaque arbre du dispositif, un index de sélection. Les deux procédures de sélection précédemment citées ont donc été effectuées à cet âge en parallèle. Un progrès génétique effectif devrait être réalisé pour ces mêmes caractères à l'âge adulte, du fait des bonnes corrélations génétiques juvénile-adulte qui ont pu être observées : corrélation génétique entre hauteur à 9 ans et hauteur à 22 ans : $r \approx 0,7$ dans un test de descendance G1 (Kremer, non publié).

DEUX TYPES DE SÉLECTION PRATIQUÉS

Sélection en vue de l'aménagement du dispositif de Malente en verger à graines

Il s'agit là du premier objectif poursuivi : à l'intérieur du dispositif de Malente, les futurs arbres du verger sont sélectionnés et repérés sur le terrain de manière définitive avant la première éclaircie. Ils seront les seuls arbres restants après la dernière éclaircie génétique et produiront donc la graine récoltée.

Ce type de verger est donc appelé « verger à graines de semis » puisque les arbres constituant le verger sont issus de semis et non de greffage comme c'est le cas pour des vergers à graines de clones.

L'aménagement définitif du test de Malente en verger à graines est facilité par l'utilisation de parcelles unitaires mono-arbres, et par la mise en place du dispositif suivant un plan généré automatiquement par ordinateur à l'aide de programmes spécialisés (Baradat, 1989). Ces programmes permettent de minimiser l'apparementement entre arbres voisins.

La structure familiale du dispositif de test rend possible des croisements entre arbres apparentés : plein-frères, demi-frères, demi-cousins (un seul grand-parent en commun). La sélection combinée individu-famille, utilisée pour aménager le test en verger à graines, peut favoriser encore de tels croisements en réduisant le nombre de familles représentées et en déséquilibrant les effectifs familiaux : les meilleures familles sont fortement représentées, les familles moyennes plus faiblement, et les mauvaises familles peuvent être totalement éliminées.

Le calcul de la probabilité d'apparition de graines consanguines suivant les différents niveaux de consanguinité possibles (Durel, 1990) fournit un outil de décision et d'orientation quant au type de sélection à pratiquer : l'objectif est bien sûr de minimiser la proportion de graines consanguines. Une sélection intra-famille (sélection des meilleurs arbres à l'intérieur d'une famille, et cela pour chaque famille) est par exemple plus favorable à cet objectif qu'une sélection familiale (sélection faite entre les familles). Mais la solution adoptée doit aussi prendre en compte simultanément le progrès génétique réalisé qui doit être maximum.

Il est à noter que la consanguinité existe aussi dans les peuplements naturels, et qu'elle n'est pas une caractéristique des seuls vergers à graines. En effet, avec l'accumulation de générations sur un même site, des arbres voisins peuvent être apparentés et donner de la graine consanguine par croisement. De plus, par le simple phénomène de l'autofécondation (arbre se croisant avec lui-même), une certaine proportion de graines sont consanguines. Dans un

peuplement naturel dunaire, Baradat et Marpeau-Bezard (1988) trouvent un coefficient de consanguinité moyen : $F \approx 0,3$, mais avec un taux d'autofécondation très faible (entre 0 et 5 %). En peuplement artificiel, Baradat *et al.* (1984) trouvent un taux d'autofécondation de 13 % à 8 ans (peuplement de 2 500 tiges/ha) et Letrilliart (1984) obtient une valeur de 5,5 % à 14 ans (1 200 tiges/ha). Le taux d'autofécondation semble donc diminuer avec l'âge.

Après la dernière éclaircie génétique, la répartition spatiale des « arbres de place » doit être aussi homogène que possible afin de favoriser l'accroissement en volume des houppiers et ainsi augmenter la fructification. De plus, une densité homogène est favorable à une meilleure stabilité du peuplement dans son ensemble face à des coups de vent violents. Enfin, la répartition des différents génotypes sur le terrain doit minimiser les risques de croisements entre arbres apparentés : en particulier, deux individus d'une même famille ne doivent pas se situer dans un voisinage trop proche. L'absence d'apparementement recherché pour les arbres d'un même micro-bloc lors de la mise en place du dispositif y contribue dans une certaine mesure.

Ces contraintes de répartition spatiale des individus sont prises en compte lors de la désignation finale des arbres de place sur le terrain.

● Synthèse

Les objectifs visés lors de l'aménagement du dispositif de Malente en verger à graines sont donc :

- un gain génétique maximum sur les deux caractères « hauteur » et « écart à la verticalité »,
- un apparementement minimal entre les arbres retenus, afin de minimiser la proportion de graines consanguines,
- une répartition spatiale des arbres sur le terrain aussi homogène que possible et un apparementement minimal des arbres voisins.

Sélection pour constituer la population d'amélioration G2

Ce second objectif est relatif à la gestion du programme d'amélioration du Pin maritime : la stratégie de sélection choisie étant la sélection récurrente intra-population (cf. note ⁽¹⁾, p. 342), il est nécessaire d'effectuer une phase de sélection parmi l'ensemble des individus de la génération G2 pour ne retenir qu'un groupe d'individus de bonne valeur génétique. Ces individus serviront de parents pour les croisements permettant le passage à la génération G3 ; ils constituent donc la population d'amélioration de génération G2.

La sélection pratiquée ne doit pas être trop sévère pour conserver une variabilité génétique suffisante et un apparementement entre individus aussi faible que possible afin d'éviter la création de consanguinité en croisement.

Le dispositif de Malente rassemble tous les individus de génération G2 dont le pedigree est connu. D'autres dispositifs de test constitués d'arbres de même génération existent, mais ils forment la population de testage des arbres G1, et les arbres G2 y sont issus de plans de croisements polycross ⁽³⁾ à pères non-individualisés (cf. figure 1, p. 343). Afin de contrôler le pedigree des arbres au cours des cycles de sélection à venir, la sélection d'individus pour constituer la population d'amélioration G2 n'est donc faite que dans le seul dispositif de Malente.

(3) Plan de croisements polycross : plan de croisements entre des arbres pris en tant que mères et un mélange pollinique de plusieurs pères (20 à 30 par exemple) ; les pères sont donc non-individualisés. Ce plan permet de tester la valeur moyenne en croisement des arbres-mères, encore appelée « aptitude générale à la combinaison » (« AGC »).

Initialement, un objectif de sélection de 300 clones par tranche était poursuivi. Le dispositif de Malente comprenant 6 tranches, l'effectif total de la population d'amélioration G2 aurait donc été d'environ 1 800 clones. Cependant, pour réduire les apparentements, la règle empirique de limiter à 5 le nombre maximum d'individus par famille a été adoptée, comme dans la génération G1. En conséquence, suivant le nombre de familles présentes dans chaque tranche du dispositif, un effectif variable d'individus est retenu. Nous présentons dans cette étude les résultats relatifs aux deux premières tranches.

Les critères de sélection sont ici encore la hauteur et l'écart à la verticalité basale du tronc : mêmes caractères que pour la sélection des arbres de place du verger. Par contre, les individus retenus ne sont pas nécessairement les mêmes dans les deux types de sélection.

Une fois ce second type de sélection effectué, les arbres G2 obtenus doivent être rapidement greffés dans un parc à clones puisque la première éclaircie génétique doit être faite dans le dispositif de Malente pour son aménagement définitif en verger à graines. Cette éclaircie peut, en effet, éliminer certains arbres qui sont retenus pour le second objectif de sélection mais pas pour le premier.

● Synthèse

En constituant la population d'amélioration G2, nous poursuivons donc les objectifs suivants :

- assurer un gain génétique conséquent par rapport à la population d'amélioration G1,
- conserver une variabilité génétique suffisante dans la population G2,
- permettre des croisements non consanguins pour les tests de descendance et le passage à la génération G3.

Au regard des trois objectifs présentés ci-dessus, la sélection intra-famille (à l'intérieur des familles) peut sembler la plus adaptée. Cependant, une telle méthode de sélection ne conduit pas à un gain génétique élevé lorsque les héritabilités des caractères utilisés sont faibles comme dans le cas présent.

Par ailleurs, d'autres méthodes de sélection (massale ⁽⁴⁾, combinée, familiale ⁽⁵⁾) peuvent maximiser le gain génétique cumulé en fonction du terme fixé comme objectif, surtout si celui-ci correspond à un faible nombre de générations (Verrier, 1989).

Ainsi, la méthode de sélection employée dans cette application se décompose en deux étapes : une sélection des meilleures familles (avec éventuellement des contraintes sur la représentativité génétique de celles-ci), puis une sélection des meilleurs individus dans chaque famille retenue (5 au maximum).

MÉTHODE D'ESTIMATION DE LA VALEUR ADDITIVE DES INDIVIDUS DES TRANCHES 1 ET 2 DU DISPOSITIF DE MALENTE

Les méthodes développées en génétique quantitative (en particulier la régression géno-phénotypique) permettent d'estimer la valeur génétique additive des individus sur la base de leur valeur propre et des valeurs propres de leurs apparentés (utilisation de la structure familiale plein-frère et demi-frère du dispositif de test — Baradat, 1982). Cette valeur génétique additive représente

(4) Sélection massale : méthode de sélection ne se basant que sur la valeur observée (phénotype) de chaque individu (sans prendre en compte la valeur des autres individus de la même famille, ou de la même unité génétique).

(5) Sélection familiale : sélection pratiquée au niveau des valeurs familiales seules (pas de sélection au niveau individuel à l'intérieur des familles).

la part de la valeur génétique totale d'un arbre qui est transmissible à la descendance. La sélection ne se base donc que sur cette valeur puisque le gain génétique obtenu n'est exploité qu'au niveau de la descendance (graine produite par le verger = génération $n + 1$).

La valeur génétique additive est estimée conjointement sur tous les caractères considérés (ici hauteur et écart à la verticalité basale du tronc). En appliquant la théorie des index (Rouvier, 1969), une pondération est recherchée entre les caractères pour réaliser le meilleur compromis de gains génétiques sur chaque caractère.

Tranche 2

Pour tous les arbres de la tranche 2, un index bi-caractères de sélection combinée individu-famille a donc été construit. Les coefficients de pondération appliqués aux deux caractères « hauteur totale » et « écart à la verticalité basale du tronc » ont été choisis de manière à assurer pour chaque caractère une proportion de gain génétique maximum équivalente [ce gain génétique maximum est obtenu lorsque le coefficient de pondération du caractère considéré est non nul (1 par exemple) alors que celui de l'autre caractère est nul].

Il convient de préciser que, pour le caractère d'écart à la verticalité, le but est de sélectionner des arbres aussi droits que possible, donc ayant une valeur de cet écart la plus faible possible : le coefficient attribué à ce caractère est donc négatif (contre-sélection sur ce caractère).

Tranche 1

Pour les arbres de la tranche 1 et sur le caractère de hauteur, l'analyse de variance préalable a fourni une estimation très faible (non significativement différente de 0) pour la variance additive et l'héritabilité des individus issus des croisements de 1976 (« C76 ») (cf. figure 2, p. 343). Une réduction de la variabilité génétique, mais plus probablement une trop forte hétérogénéité du terrain qui masquerait les effets génétiques, peuvent être à l'origine de ce résultat. Or, ces deux paramètres génétiques sont nécessaires pour estimer la valeur génétique additive des individus pour le caractère de hauteur, ce qui devient donc impossible ici.

Pour les individus issus des croisements de 1977 (« C77 »), les héritabilités obtenues sur les deux caractères sont par contre de valeurs faibles mais non nulles.

Une première solution aurait pu consister à ne sélectionner que sur le seul caractère d'écart à la verticalité parmi les individus C76, et sur les deux caractères (ou sur le seul caractère de hauteur) parmi les individus C77. Mais des classes de graines différentes quant à leur gain génétique et non identifiables auraient alors été créées en fonction des croisements entre individus C76 ou C77 retenus après sélection.

Une seconde solution a alors été choisie : en utilisant l'information provenant d'un test clonal qui regroupait tous les parents G1 des individus C76 de la tranche 1 de Malente, une régression de la valeur additive moyenne des familles G2 a été faite sur ces valeurs clonales des parents, pour un caractère d'accroissement en hauteur sur 8 ans (régression sur la valeur clonale du parent moyen). Une estimation de la valeur génétique familiale pour ce caractère d'accroissement en hauteur (voisin d'une hauteur totale) a donc été obtenue pour chaque famille.

Pour le caractère d'écart à la verticalité, la valeur génétique additive a été évaluée de la même manière que celle des individus de la tranche 2 (prédiction combinée individu-famille).

Un index de sélection a ensuite été construit pour tous les individus C76 en combinant la valeur génétique additive familiale sur la hauteur et la valeur génétique additive individuelle sur l'écart à la verticalité (choix d'une pondération optimale sur les deux caractères).

Les individus C77 de la tranche 1 ont été traités comme ceux de la tranche 2.

GAINS GÉNÉTIQUES ATTENDUS APRÈS SÉLECTION**Verger à graines**

Il s'agit donc ici des résultats du premier type de sélection pratiqué, c'est-à-dire de l'aménagement du dispositif en verger à graines, en appliquant un système d'éclaircie qui ne maintient à terme sur le terrain que les arbres sélectionnés.

● *Tranche 1*

2 999 individus ont été sélectionnés dans la première tranche (soit 1 725 arbres C76 et 1 274 arbres C77). Cet effectif correspond à un taux de sélection de 20 % environ.

Les gains génétiques relatifs⁽⁶⁾ attendus après sélection et transmis à la descendance par intercroisements sont présentés dans le tableau I.

Tableau I **Résultats des procédures de sélection pratiquées dans les tranches 1 et 2 du dispositif de Malente pour leur aménagement définitif en verger à graines**

	Tranche 1	Tranche 2
Effectif retenu	2 999	3 072
Proportion d'individus retenus	20 %	16 %
Gain génétique relatif : hauteur	+ 3,6 %	+ 5,6 %
(proportion de g.g.r. maximum)	(77 %)	(83 %)
Gain génétique relatif : écart à la verticalité	- 15,6 %	- 20,4 %
(proportion de g.g.r. maximum)	(65 %)	(83 %)
Probabilité de croisements entre individus non apparentés	88,2 %	89,8 %

(g.g.r. : gain génétique relatif, cf. note (6), ci-dessous).

Le gain génétique attendu sur la croissance en volume peut être estimé à partir du gain sur la hauteur (HT) en multipliant ce dernier par trois (Baradat, communication personnelle). Cette observation est à mettre en lien avec le fait que le volume peut s'exprimer en fonction d'une puissance cubique de la hauteur. Le gain génétique relatif sur le volume à 9 ans est donc de l'ordre de + 10 % à + 11 %.

Le gain génétique relatif sur la rectitude du tronc est de l'ordre de + 15 % à + 16 % (signe opposé au gain génétique relatif sur l'écart à la verticalité basale du tronc : EV).

En l'absence d'autofécondation et de pollution par du pollen extérieur au verger, et compte tenu des pedigrees d'une part et de certaines hypothèses sur la floraison et les lois de croisement dans le verger d'autre part, la probabilité de croisement entre arbres non apparentés a été estimée à 88 % environ (Durel, 1990).

● *Tranche 2*

Dans la seconde tranche, la mortalité ayant été moins forte, les 3 076 arbres retenus ne correspondent qu'à 16 % de l'effectif total. Les gains génétiques relatifs attendus sont alors plus

(6) Gain génétique relatif : le gain génétique correspond à l'écart entre la valeur génétique additive moyenne des arbres sélectionnés (ou de leurs descendants en intercroisement) et la valeur génétique additive moyenne de l'ensemble des arbres de la population de départ (sans sélection) ; cet écart rapporté à la seconde valeur correspond au gain génétique relatif.

élevés : + 5,6 % sur la hauteur (soit environ + 17 % sur le volume) et - 20,4 % sur l'écart à la verticalité basale (soit + 20,4 % sur la rectitude du tronc) (tableau I, p. 348).

● *Consanguinité dans la graine produite*

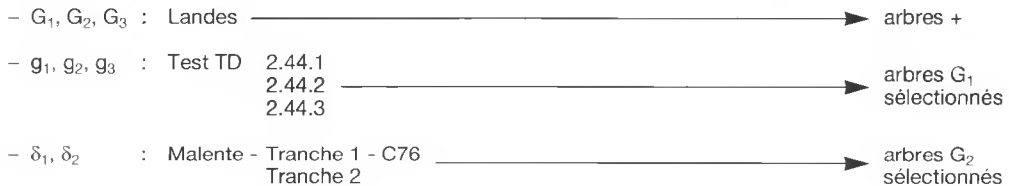
Il est remarquable de constater que la sélection ne provoque pas une forte augmentation des apparentements entre arbres de place du verger : dans les deux tranches, près de 90 % des croisements potentiels devraient fournir de la graine non consanguine (tableau I, p. 348).

Une procédure de sélection intra-famille stricte aurait encore minimisé les risques de consanguinité : par simulation de cette procédure dans la tranche 2, il apparaît que près de 93 % des croisements auraient alors fourni de la graine non consanguine, et que moins de 1 % des croisements auraient lieu entre plein-frères. Mais la chute du gain génétique relatif (seulement + 1,4 % sur la hauteur et - 5 % sur l'écart à la verticalité basale, soit une réduction des trois quarts par rapport à la solution adoptée au tableau I) a condamné cette procédure.

● *Expression du gain génétique relativement à la population landaise non améliorée*

Les gains génétiques relatifs présentés jusqu'ici sont exprimés relativement à la population dans laquelle les individus sont sélectionnés, c'est-à-dire la génération G2 présente à Malente. Pour que le gain génétique attendu dans la variété produite à Malente puisse être comparé à celui d'autres variétés de générations différentes, il est nécessaire de l'exprimer relativement à une même base génétique de référence : la population landaise, qui n'a pas subi de phase d'amélioration génétique.

La figure 3 (p. 350) montre les trois étapes de sélection opérées depuis la population landaise (à chaque sélection, les gains génétiques relatifs sont précisés entre parenthèse) :



Le gain génétique attendu à Malente, exprimé relativement à la population landaise non améliorée, peut être calculé suivant la formule des « intérêts composés » (Durel, 1990). Pour la tranche 2 par exemple, la formule est la suivante :

$$\Delta G (\text{Tr. 2}) = 1/2 \cdot (1 + \delta_2) \cdot [(1 + g_2) \cdot (1 + G_2) + (1 + g_3) \cdot (1 + G_3)] - 1$$

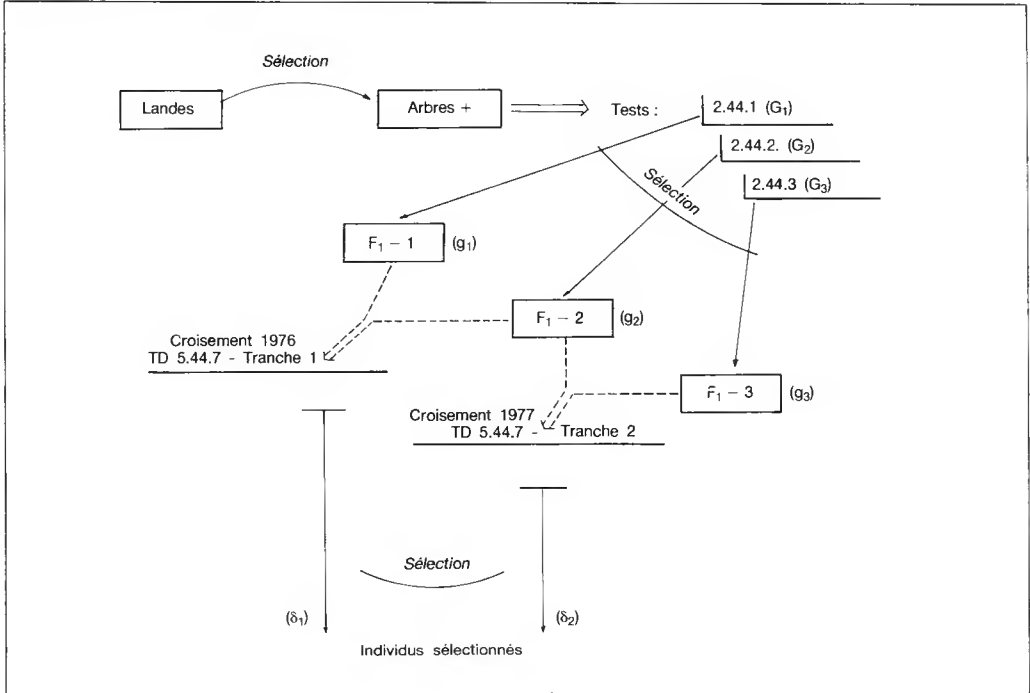
Les gains génétiques relatifs (G_i, g_i, delta_i) étant connus, ou estimés pour certains cas, les estimations des gains génétiques attendus à Malente relativement à la population landaise sont présentées dans le tableau II.

Tableau II **Estimation des gains génétiques attendus dans les deux premières tranches du verger à graines de Malente relativement à la population landaise non améliorée**

	ΔG (tranche 1)	ΔG (tranche 2)
Hauteur.....	+ 10,1 % - + 11,8 %	+ 12,4 % - + 14,1 %
(Volume)	de + 30 % à + 35 %	de + 37 % à + 42 %
Écart à la verticalité	- 21,0 %	- 28,4 %

Figure 3
**REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES TROIS ÉTAPES SUCCESSIVES DE SÉLECTION
 DEPUIS LA FORÊT LANDAISE
 JUSQU'À LA TRANSFORMATION DU TEST TD 5.44.7 DE MALENTE EN VERGER À GRAINES**

Les gains génétiques relatifs (G_i , g_i , δ_i) sont précisés entre parenthèses



Pour la hauteur, compte tenu de l'incertitude sur l'efficacité de la sélection phénotypique en forêt (valeurs des gains G_i), une fourchette de valeurs est proposée.

Population d'amélioration G2

Il s'agit ici des résultats du second type de sélection pratiqué visant à retenir les individus qui constitueront la population d'amélioration G2. Des croisements entre ces individus permettront le passage à la génération suivante.

Tableau III **Gain génétique relatif et pourcentage de réduction de la variance des valeurs additives estimées, pour les caractères hauteur et écart à la verticalité, à l'issue des sélections dans les tranches 1 et 2 du dispositif de Malente en vue de la création de la population d'amélioration G2**

	Tranche 1 - C76		Tranche 2	
	Gain génétique relatif	Réduction de σ_A^2 (%)	Gain génétique relatif	Réduction de σ_A^2 (%)
HT	+ 2,2 %	- 50 %	+ 4,9 %	- 48 %
EV	- 17,5 %	- 64 %	- 13,4 %	- 50 %

● *Tranche 1*

La sélection familiale pratiquée a permis de retenir 32 familles parmi les 62 familles C76 (index familial ≥ 0). Les cinq meilleurs individus par famille sont sélectionnés, soit 160 individus au total. Les gains génétiques relatifs attendus sont assez peu élevés (tableau III, p. 350) ; pourtant la variance des valeurs additives estimées est assez fortement réduite par cette sélection : réduction de 50 % à 60 % environ, pour les caractères de hauteur et d'écart à la verticalité.

Cette sélection entraîne la « perte » de 16 arbres + sur les 51 représentés au départ : il n'y a donc plus de descendants de ces 16 arbres + parmi les 160 individus sélectionnés. De la même manière, 9 pères et 30 mères (de génération G1) ne sont plus représentés.

● *Tranche 2*

Lors de la sélection familiale, une contrainte a été appliquée : garder au minimum une famille descendant de chaque arbre + dans la limite d'un index familial supérieur à $-0,5$ environ (en valeur centrée-réduite). Toutes les familles dont l'index moyen est positif sont ainsi retenues. Les quatre meilleurs index de chaque famille sont sélectionnés (parfois seulement les trois meilleurs).

Au total, 282 individus répartis dans 73 familles sont retenus. Les gains génétiques sont présentés dans le tableau III (p. 350). La réduction de la variance des valeurs additives estimées est d'environ 50 % pour les deux caractères.

Cette sélection entraîne la perte de 7 arbres + sur les 73 de départ. De même, 11 pères et 45 mères (G1) ne sont plus représentés.

Il est important de préciser que les gains génétiques présentés dans le tableau III ne sont exprimés que relativement à la génération G2. Celle-ci étant issue d'une phase de croisements aléatoires (hormis la structure hiérarchique) entre des individus appartenant à la génération G1, on peut donc considérer que les gains génétiques annoncés expriment le progrès génétique à attendre entre les populations d'amélioration G1 et G2. Le calcul du gain génétique relativement à la population landaise non améliorée n'a pas été calculé dans ce cas.

● *Mise en commun des deux tranches*

La population d'amélioration G2 sera constituée *in fine* de tous les individus sélectionnés à cette fin dans les six tranches du dispositif de Malente. Pour les deux premières tranches, 442 arbres G2 sont donc sélectionnés et vont être rapidement greffés en parc à clones.

Les mères de la tranche 1 étant issues du même test (TD 2.44.2) que les pères de la tranche 2 (figure 2, p. 343), un certain nombre d'arbres + « perdus » par la sélection dans la première tranche sont représentés par des descendants dans la seconde tranche. En définitive, sur l'ensemble des deux tranches, seuls 14 arbres + sont donc vraiment perdus sur les 102 de départ (« perdus » : c'est-à-dire non représentés par des descendants dans la population d'amélioration G2). La variabilité génétique des 442 individus G2 retenus doit donc rester encore assez élevée.

Le calcul des probabilités des différents niveaux d'apparentement observables entre deux individus quelconques parmi les 442 arbres donne les résultats suivants :

P (plein-frères) = 0,75 %

P (demi-cousins) = 3,37 %

P (demi-frères) = 0,74 %

P (apparentement nul) = 95,14 %

Sur l'ensemble des individus, le coefficient de parenté moyen reste très faible : $\Phi \approx 0,004$. La sélection dans les quatre autres tranches du test de Malente devrait encore faire baisser la valeur de ce coefficient.

DISCUSSION

Comparaison du verger de Malente avec les autres vergers

La comparaison des gains génétiques présentés ici avec ceux réalisés ou attendus dans les autres vergers à graines montre que le verger de Malente devrait se situer entre les vergers à graines de semis de première génération — comme ceux de Cabanac, Lavercantière et Sore — et les vergers polycross F1 ⁽⁷⁾ (encore appelés vergers d'équivalents-clones — Baradat, 1987b) installés sur trois sites distincts à partir de 1987 et pour lesquels sont attendus des gains génétiques de 50 % pour le volume et de 40 % pour la rectitude.

Les tests de descendance polycross G2 des individus de la population d'amélioration G1 devraient bientôt permettre de retenir un petit nombre d'arbres à forte aptitude générale à la combinaison. En utilisant ceux-ci dans un plan de croisements adéquat, leur descendance permettra de mettre en place un futur verger polycross F2 (ou plutôt G2) produisant de la graine G3 de valeur génétique encore supérieure à celle produite par le verger polycross F1 (Baradat et Marpeau-Bezard, 1988).

Extrapolation des gains génétiques en peuplement

Les gains génétiques sont ici estimés pour un âge de 9 ans. L'extrapolation de ces gains pour les arbres adultes en peuplement dépend du caractère affine des courbes de croissance en volume des peuplements issus de graine améliorée ou non améliorée (Baradat, 1987a). L'auteur montre comment un écart par rapport à cette hypothèse surestime ou sous-estime le gain génétique relatif sur le volume pour un âge supérieur à 10 ans (figure 4, p. 353).

Le type de sylviculture influence aussi les gains génétiques réalisés à la fois sur la rectitude du fût (par le travail du sol, le drainage, le mode d'installation des plants, qui jouent sur l'enracinement et donc sur l'ancrage de l'arbre) et sur la croissance en volume (par la densité d'installation et le régime des éclaircies qui modifient la concurrence et le coefficient de forme du fût).

Enfin, la traduction des gains génétiques en terme économique est différente suivant que l'on considère le volume ou la rectitude du fût (Baradat, 1987a) : pour le volume, le gain génétique peut être directement traduit en terme financier du fait de l'absence de corrélation génétique défavorable entre la hauteur (prédicteur) et la rectitude du tronc ou la densité du bois.

Par contre, un gain génétique sur la rectitude du tronc est difficilement traduisible en terme économique, comme l'a montré une étude du CEMAGREF (Chollet, 1986) du fait des techniques de sciage très adaptées au produit actuel et valorisant d'abord le bois sans nœud. L'écart à la verticalité apparaît comme un caractère à seuil qu'il est pratiquement inutile d'améliorer en dessous d'une certaine valeur, mais qui devient très dépréciateur au-delà. L'influence relative des trois types de landes (sèche, mésophile ou humide) est alors à considérer, les peuplements étant plus instables (arbre plus flexueux) en milieu plus humide.

Importance de la consanguinité dans la graine produite

En utilisant une méthode analogue à celle décrite par Baradat et Letrillart (1987), une estimation de la probabilité des différents niveaux possibles de consanguinité dans la graine produite par le verger a été effectuée (Durel, 1990).

(7) Verger polycross : il s'agit d'un nouveau type de verger à graines, différent des vergers à graines de clones. À partir d'un nombre limité de très bons génotypes sélectionnés, on construit un plan de croisement polycross dont les graines, puis les plants, sont directement installés sur le terrain (avec large espacement), et c'est l'intercroisement de ces arbres qui produit la graine améliorée. Celle-ci est donc de génération $n + 2$ par rapport à la génération n des génotypes sélectionnés. Le verger polycross F1 correspond donc à l'installation de la graine de génération G1 obtenue par un plan de croisement polycross entre une trentaine d'arbres + (G0) sélectionnés sur la valeur de leur descendance en test.

Figure 4

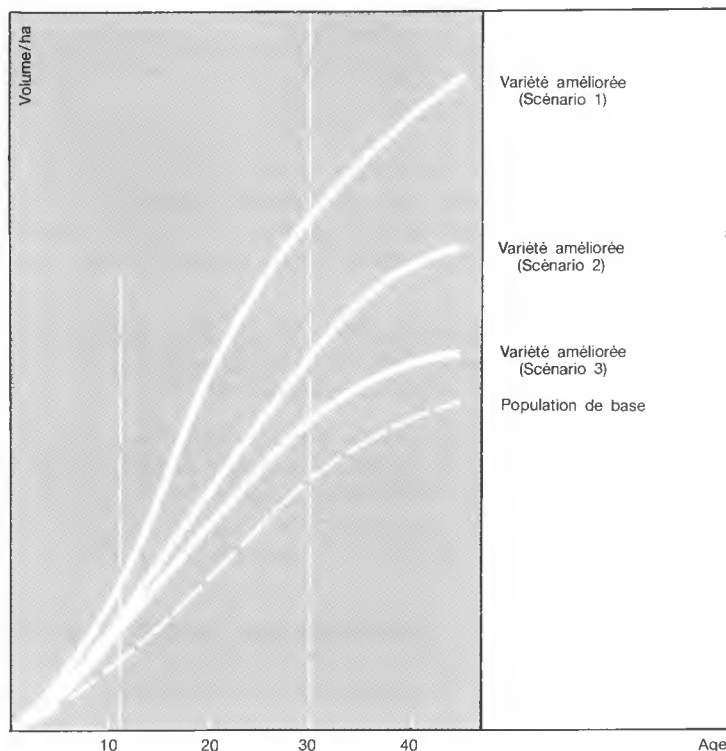
**SCÉNARIOS POSSIBLES
CONCERNANT LES COURBES
DE CROISSANCE EN VOLUME
DE LA POPULATION DE BASE
ET DE VARIÉTÉS AMÉLIORÉES :**

Scénario 1 : gain génétique relatif à 30 ans sous-estimé par gain génétique relatif à 11 ans ;

Scénario 2 : gains génétiques relatifs à 11 ans et 30 ans approximativement égaux ;

Scénario 3 : gain génétique relatif à 30 ans sur-estimé par gain génétique relatif à 11 ans.

(d'après Baradat, 1987-b)



Nous ne rapportons ici que la probabilité relative à des croisements entre individus non apparentés produisant donc de la graine non consanguine.

Avec une valeur de cette probabilité estimée à 90 % environ, la consanguinité n'apparaît pas comme un risque majeur de dépréciation de la valeur génétique de la variété créée. Par contre, s'il apparaissait une forte proportion de graines consanguines, cela entraînerait un « manque à gagner » au niveau du progrès génétique du fait de la dépression de consanguinité qui réduirait la vigueur moyenne (dépression maximale d'environ 25 % sur la hauteur — Jouve, 1983).

Dans l'hypothèse d'un taux d'autofécondation négligeable à l'âge adulte (Baradat et Marpeau-Bezard, 1988), le niveau de consanguinité maximum étant ici de $F = 1/4$ (croisement entre pleines-sœurs) et celle-ci n'apparaissant qu'en faible fréquence, le progrès génétique attendu ne doit pas être révisé à la baisse. De plus, on peut s'attendre à ce qu'une partie des graines consanguines fournissent en pépinière des plants chétifs, voire déficients chlorophylliens ou nains, qui seront alors éliminés à ce stade (gènes létaux ou sub-létaux récessifs s'exprimant à l'état homozygote et de manière précoce).

Pollution du verger par du pollen extérieur

Une étude faite par Letrilliart (1984) sur un test de descendance G1 âgé de 14 ans a fourni une estimation du taux de pollution par du pollen extérieur au test : $t = 0,27$. Cette valeur assez élevée est probablement relative aux conditions de l'expérimentation. Néanmoins, elle indique que des croisements entre arbres de peuplements voisins peuvent avoir lieu avec une fréquence non négligeable.

Letrilliart montre aussi que le rayon du groupe d'interpollinisation préférentielle est de 15 m environ. Sur des arbres de 8 ans, ce rayon n'est que de 10 m (Baradat *et al.*, 1984). Dans un verger à graines de 30 ans, il pourrait être de 25 m environ (Baradat et Marpeau-Bezard, 1988).

Pour le verger de Malente, situé dans le Massif landais, on peut craindre qu'une pollution par du pollen extérieur ait lieu. Celle-ci risque de provoquer une réduction importante du gain génétique puisque les peuplements environnants sont issus de graines non améliorées (niveau génétique de base de la population landaise). L'âge et la situation de ces peuplements interviennent directement dans l'ampleur du taux de pollution (hauteur moyenne supérieure ou inférieure à celle du verger, et orientation relativement à la direction des vents dominants durant la période de pollinisation).

Actuellement, les peuplements situés à l'ouest et au sud du verger sont adultes et devraient passer en coupe rase avant la période de pleine production du verger. Ceci est donc favorable à une moindre pollution de celui-ci à cette période.

Pour l'avenir, il est important d'avoir conscience que plus le progrès génétique sera élevé, plus le décalage entre la valeur génétique des futurs vergers et celle des peuplements avoisinants non améliorés sera grand, et donc plus la réduction (en valeur absolue) du gain génétique sera forte pour un même taux de pollution du verger par du pollen extérieur : avec $t = 20\%$ par exemple, un gain génétique de $+10\%$ sera réduit à $+9\%$, alors qu'un gain de $+50\%$ sera réduit à $+45\%$.

L'isolement du verger sera donc d'autant plus important à considérer.

CONCLUSIONS

Comme nous l'avons présenté dans cette étude, le dispositif de Malente, qui rassemble l'ensemble des individus de génération G2 ayant un pedigree connu, permet à la fois une sélection combinée pour retenir les arbres « de place » du futur verger à graines, et une sélection familiale puis intra-famille pour constituer la population d'amélioration G2.

Les deux types de sélection peuvent être effectués dès l'âge de 9 ans avant la première éclaircie, ce qui maximise le progrès génétique par unité de temps et de coût : un seul dispositif regroupe donc la population de test, la population d'amélioration, et la population de production de graines.

Grâce à la structure en familles de plein-frères et de demi-frères, une sélection sur descendance des pères G1 et des familles est aussi possible (sélection de type « backward », c'est-à-dire « en arrière » par rapport à la génération G2 testée). Mais les tests d'individus G1 sur descendance polycross G2 permettent une estimation beaucoup plus fiable de l'aptitude générale à la combinaison (AGC : valeur moyenne en croisement d'un génotype ; cf. note⁽³⁾, p. 345).

Comme nous l'avons précisé, le verger de Malente devrait fournir un gain génétique de valeur intermédiaire entre les vergers de semis F1 déjà en production et les vergers polycross F1 en phase d'installation.

La mise en place successive de ces vergers (un futur verger polycross F2 est prévu pour les années 2001-2004) s'applique favorablement à la situation actuelle et future des besoins en graines de Pin maritime pour la France, sans oublier l'étranger. En effet, la succession des sorties variétales à court, moyen et long terme permet des gains génétiques croissants et se recouvrant au niveau de leur durée de vie (Baradat et Marpeau-Bezard, 1988) : l'absence de saturation du marché des graines et plants améliorés dans un avenir prévisible explique ce choix

de recouvrement de la durée de vie des vergers. Ce choix est conforté si l'on considère l'exportation du matériel amélioré hors du massif aquitain. Cela nécessitera néanmoins la mise en place d'un certain nombre d'essais multistationnels dans toutes les zones d'utilisation potentielle pour évaluer, en particulier, l'importance des interactions génotype-milieu.

C.-E. DUREL
Laboratoire de Génétique
et Amélioration des Arbres forestiers
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
PIERROTON
33610 CESTAS

BIBLIOGRAPHIE

- BARADAT (Ph.). — Amélioration génétique des arbres forestiers. Éléments méthodologiques. — Bordeaux : INRA - Laboratoire de Génétique et Amélioration des Arbres forestiers, 1989. — 204 p. (Document interne).
- BARADAT (Ph.). — Génétique quantitative. Modèles statistiques et génétiques de base. — Fascicule 1. — Bordeaux : INRA - Laboratoire de Génétique et Amélioration des Arbres forestiers, 1982. — 204 p. (Document interne).
- BARADAT (Ph.). — Pin maritime. — *Revue forestière française*, vol. XXXVIII, n° spécial « Amélioration génétique des Arbres forestiers », 1986, pp. 121-124.
- BARADAT (Ph.). — Méthode d'évaluation de la consanguinité chez les plants issus de vergers à graines de semis de première génération. III - Les vergers d'équivalents-clones. — *Silvae genetica*, vol. 36, 1987a, pp. 134-144.
- BARADAT (Ph.). — Mode d'évaluation et valeur des gains génétiques à attendre des vergers à graines d'équivalents-clones de Pin maritime. — Bordeaux : INRA - Laboratoire de Génétique et Amélioration des Arbres forestiers, 1987b (Document interne).
- BARADAT (Ph.), LETRILLIART (M.). — Méthode d'évaluation de la consanguinité chez les plants issus de vergers à graines de semis de première génération. I - Vergers à graines de plein-frères. — *Silvae genetica*, vol. 36, 1987, pp. 115-125.
- BARADAT (Ph.), MARPEAU (A.), BERNARD-DAGAN (C.). — Les Terpènes du Pin maritime, aspects biologiques et génétiques. VI - Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écarts à la panmixie dans un verger à graines de semis. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 41, 1984, pp. 107-134.
- BARADAT (Ph.), MARPEAU-BEZARD (A.). — Le Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. - Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. — Université de Bordeaux I, 1988. — 445 p. (Thèse collective).
- BOUVAREL (P.). — Note sur la résistance au froid de quelques provenances de Pin maritime. — *Revue forestière française*, vol. 12, n° 12, 1960, pp. 495-508.
- CHOLLET (F.). — Étude de l'incidence du défaut de verticalité basale sur la valeur économique des produits pour le Pin maritime de race landaise. — CEMAGREF, 1986. — 57 p. (Document interne).
- DUREL (C.-E.). — Paramètres génétiques et sélection en deuxième génération d'amélioration du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. — Paris-Grignon : Institut national agronomique, 1990. — 205 p. (Thèse).
- GUINAUDEAU (J.). — Où en est la génétique du Pin maritime ? — *Bulletin technique Agriculture Gironde*, 1955, pp. 19-23.
- JOUVE (Ph.). — Étude de la dépression de consanguinité chez le Pin maritime. — Rennes : ENSA, 1983 (Mémoire de DAA, Amélioration des Plantes).
- LETRILLIART (M.). — Étude des lois de croisement chez le Pin maritime. — Nogent-sur-Vernisson : ENITEF, 1984 (Mémoire de 3^e année ENITEF).
- UDIN (A.). — Étude sur le gemmage des Pins en France. — *Annales de la Station de Recherches et Expériences forestières*, Nancy, n° 7, 1938, pp. 167-291.
- ROUVIER (R.). — Contribution à l'étude des index sur plusieurs caractères. — Paris : Faculté des Sciences, 1969 (Thèse de 3^e cycle).
- VERRIER (E.). — Prédiction de l'évolution de la variance génétique dans les populations animales d'effectif limité soumises à sélection. — Paris-Grignon : Institut national agronomique, 1989. — 259 p. (Thèse).