

- H. J., BÜCHER, Th., CZOK, R., GARBADE, H. K., MEYER-ARENDE, E., et PFLEIDERER, G.: Diphosphofructose Aldolase. Phosphoglyceraldehyde-Dehydrogenase und Pyruvat-Kinase aus Kaninchenmuskulatur in einem Arbeitsgang. Z. Naturforsch. 8 b, 555 (1953). — (5) BOGDANOV, P. L.: New method of vegetative propagation of poplars. Proc. Central Sci. Inv. Inst. Forestry 1, 27 (1936). — (6) CARDINI, C. E., LELDIR, L. F., et CHIRIBOGA, J.: The biosynthesis of sucrose. J. Biol. Chem. 214, 149 (1955). — (7) CERLETTI, P.: Aspetti biochimici dell'innesto e della incompatibilità nelle piante. La Ricerca Scientifica 7, 921 (1960). — (8) CIAMPI, C.: Studio anatomico su innesti di Conifere. Innesti omoplastici ed autoplastici di *Pinus pinea* L., considerazioni sulla importanza della tecnica di innesto. Atti delle Giornate di Studio su la Propagazione delle Specie Legnose, p. 498, Pisa (1964). — (9) CIAMPI, C.: Anatomical investigations on Pine grafts. Rapport transmis au VIe Congrès Mondial Forestier de Madrid (1966). (10) DORMLING, I.: Anatomical and Histological Examinations of the Union of Scion and Stock in Grafts of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST.). Studia Forest. Suecica, Nr. 13 (1963). — (11) FIRENZUOLI, A. M., VANNI, P., et MASTRONUZZI, E.: USO del Tween 80 nell'estrazione di proteine vegetali. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 42, 456 (1966). — (12) FIRENZUOLI, A. M., VANNI, P., et MASTRONUZZI, E.: Riattivazione con PVP e Tween 80 di deidrogenasi inibite con estratto di corteccia di *Pinus pinea*. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 42, fasc. 2 b, n° 112 extr. (1966). — (13) FIRENZUOLI, A. M., YANNI, P., et MASTRONUZZI, E.: Livelli enzimatici durante la germinazione e la ripresa vegetativa in *Pinus pinea* e *Pinus pinaster*. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 42, 453 (1966). — (14) FIRENZUOLI, A. M., VANNI, P., MASTRONUZZI, E., et GUERRITORE, A.: The effect of some aromatic compounds on pure enzymes and subsequent reactivation by PVP and Tween 80 (en cours d'elaboration). — (15) FRANCINI, E.: Ecologia comparata di *Pinus halepensis* MILL., *Pinus pinaster* SOL. e *Pinus pinea* L. sulla base del comportamento del gametofito femminile. Ann. Acc. It. Sci. for. VII, 107 (1958). — (16) GARAVEL, M.: Enquete sur le comportement du noyer noir d'Amérique en tant que porte-greffe des variétés de noyers indigènes. Revue for. franç. 1954, no. 6, 217. — (17) GIBBS, M.: Triosephosphate dehydrogenase and glucose-6-phosphate dehydrogenase in the pea plant. Nature 170, 164 (1952). — (18) GOLDSTEIN, J. L., et SWAIN, T.: The inhibition of enzymes by tannins. Phytochem. 4, 185 (1965). — (19) GUERRITORE, A., FIRENZUOLI, A. M., FARNARARO, M., VANNI, P., et BACCARI, V.: Quadro comparativo di livelli enzimatici in alcune conifere. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 40, 1997 (1964). — (20) GUERRITORE, A., FIRENZUOLI, A. M., FARNARARO, M., et BACCARI, V.: USO del polivinilpirrolidone nell'estrazione delle proteine vegetali. Boll. Soc. It. Biol. Sper. 41, 483 (1965). — (21) HAGEMAN, R. H., et ARNON, D. I.: Changes in glyceraldehyde-phosphate dehydrogenase during the life cycle of a green plant. Arch. Biochem. Biophys. 57, 421 (1955). — (22) HARTMANN, H. T., et KESTER, D. E.: Plant propagation. Prentice-Hall, inc. Englewood Cliffs, N. J. (1960). — (23) HASEGAWA, M., TAKAYAMA, T., et SHIROYA, T.: The carbohydrates contained in seeds. Kagaku (Science) 21, 593 (1951). — (24) HEIMBURGER, C.: Report on poplar hybridization II, 1937 and 1938. Forestry Chron. 16, 149 (1940). — (25) HERRMANN, S.: Heteroplastische Transplantationen bei Holzpflanzen. Naturwiss., Berlin, 1951, p. 101. — (26) HERRERO, J.: Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. Journ. Hort. Sci. 26, 186 (1951). — (27) HERRERO, J.: Incompatibilidad entre patron e injerto. III. Comparacion de sintomas producidos por incompatibilidad y por el anillado del tronco. Ann. Est. Exp. Aula Dei 26, 186 (1956). — (28) BÜCHER, Th., LUH, W., et PETTE, D.: Einfache und zusammengesetzte optische Tests mit Pyridinnucleotiden. Handbuch der Physiologie und Pathologie-chemischen Analyse. F. HOPPE-SEYLER und H. THIERFELDER. Springer, Heidelberg. Band 6, p. 292 (1964). — (29) JACOBS, S.: Determination of Nitrogen in protein by means of indanetrione hydrate. Nature 183, 262 (1959). — (30) LAUNAY, J.: Etude physiologique et histologique du greffage chez «*Pinus pinaster*» SOLAND. Mem. Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux, 8e ser., IV, 145 (1964). — (31) MAGINI, E.: Esperienze sull'innesto all'aperto del Pino domestico. Atti delle giornate di studio su la Propagazione delle Specie Legnose, p. 508, Pisa (1964). — (32) MAGINI, E.: Grafting umbrella pine (*Pinus pinea* L.) in the open. Rapport transmis au VIe Congrès Mondial Forestier de Madrid (1966). — (33) MONTGOMERY, H. B. Q.: A field of measures designed for the control of the bacterial canker of Victoria plum trees. Ann. Rept. East Malling Res. Sta., A 16, 53 (1943). — (34) MOSSE, B.: Symptoms of incompatibility induced in a peach by ring grafting with an incompatible rootstock variety. Ann. Rept. East Malling Res. Sta., 1954, 76 (1955). — (35) MOSSE, B., et GARNER, R. J.: Growth and structural changes induced in plum by an additional scion. Jour. Hort. Sci. 29, 12 (1954). — (36) NIENSTAEDT, H., CECI, F. C., MERGEN, F., WANG, CHI-WU, and ZAK, B.: Vegetative propagation in forest genetics research and practice. J. Forestry 11, 826 (1958). — (37) RESEMBERG, L. L., et ARNON, D. I.: The preparation and properties of a new glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase from photosynthetic tissues. J. Biol. Chem. 217, 361 (1955). — (38) SAN PIETRO, A., et BLACK, C. C.: Enzymology of energy conversion in photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 16, 155 (1965). — (39) SKINNER, H. T.: Propagation of oaks. Amer. Nurseryman 98, 10 (1953). — (40) SKINNER, H. T.: Grafting still top method for vegetative propagation of oaks. Florist Exchange, 121 (13), 28 (1953). — (41) STANLEY, R. G.: Krebs cycle activity of mitochondria from endosperm of sugar pine seed (*Pinus lambertiana* Dougl.). Plant Physiol. 32, 409 (1957). — (42) STANLEY, R. G., et CONN, E. C.: Enzyme activity of mitochondria from germinating seedlings of sugar pine (*Pinus lambertiana* Dougl.). Plant Physiol. 32, 412 (1957). — (43) ZANOBINI, A., VANNI, P., MASTRONUZZI, E., FIRENZUOLI, A. M., et RAMPONI, G.: Use of Tween 80 in ferredoxin extraction from Gymnosperms. Phytochem. 6, in press (1967). — (44) ZOBEL, B., BARBER, J., BROWN, C., et PERRY, T. O.: Seed orchards. Their concept and management. Jour. Forestry 11, 825 (1958).

## Perspectives d'amelioration en première génération par sélection des provenances

Par A. NANSON

Station de Recherches des Eaux et Forêts  
Groenendaal-Hoeilaart (Belgique)

L'estimation des gains probables résultant de la sélection et de l'utilisation des meilleures provenances d'une espèce donnée est un problème d'un intérêt évident. La présente note lui est consacrée.

### I. — Revision de certaines notions de génétique quantitative

Supposons que nous ayons un test de provenances installé dans un milieu doné. Chaque «élément génétique»<sup>1)</sup> (ici provenance) a une production moyenne mesurable (exemple:

<sup>1)</sup> Suivant notre définition (NANSON, 1965), l'élément génétique est l'unité de base soumise au test. Il peut donc désigner une provenance (ou origine), une descendance «half-sib», une descendance «full-sib», un clone, etc.

m<sup>3</sup> de bois) que nous appellerons: «valeur phénotypique» (P). Cette valeur apparente n'est qu'une image déformée de la vraie valeur (genotypique), par suite de variations locales du milieu à l'intérieur du test, d'erreurs de mesures, etc. On peut admettre que:

$$P = G + E,$$

où: P = valeur phénotypique, G = valeur genotypique, et E = déviation environnementale. Cette dernière est telle que la somme pour tous les éléments génétiques du test est nulle:

$$SE = 0.$$

Il en résulte que  $P = G$ .

Signalons que la valeur genotypique peut elle-même se décomposer en valeur d'amelioration (A) qui est transmis-

sible générativement à la descendance, en déviation de dominance (D), et en déviation épistatique (I), de sorte que:

$$G = A + D + I$$

On a aussi:

$$\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_E + 2 \text{COV}(G, E),$$

ou, s'il n'y a pas de corrélation entre G et E (exemple: structure de test avec randomisation):

$$\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_E.$$

Classiquement, l'«héritabilité au sens large» ( $h^2_{hs}$ ) et «l'héritabilité au sens strict» ( $h^2_{ns}$ ) sont définies respectivement comme suit:

$$h^2_{hs} = \sigma^2_G / \sigma^2_P, \text{ et } h^2_{ns} = \sigma^2_A / \sigma^2_P.$$

On montre que ce que nous appellerons «gain génétique» et «gain génotypique» sont respectivement égaux à  $\Delta A = i h^2_{ns} \sigma_P$  et  $\Delta G = i h^2_{hs} \sigma_P$ , dans lesquelles équations,  $i$  désigne la différentielle de sélection en valeurs réduites (0,1) et  $\sigma_P$ , l'écart-type phénotypique inter-éléments.

Suivant la conception classique, le gain génétique, qui est fonction de l'héritabilité au sens strict, ne s'applique donc qu'au cas de la reproduction générative (graines) et le gain génotypique, qui est fonction de l'héritabilité au sens large, qu'au cas de la reproduction végétative (boutures).

Nous pensons que cette conception est abusive parce que trop restrictive en ce qui concerne le gain génotypique.

Reprenons le problème à la base. Le gain génotypique s'écrit dans notre notation:

$$\Delta G = i h^2_G \sigma_P \quad (1)$$

Il correspond au gain qu'on obtiendrait en moyenne à la génération suivante et dans le même milieu sur des valeurs «vraies» (G) en sélectionnant à partir des valeurs «apparentes» (P) fournies par le test.

Ce cas aurait lieu par exemple si on avait affaire à des clones de peuplier sélectionnés d'après les résultats d'un test comparatif.  $\Delta G$  serait en effet le gain obtenu en moyenne à la génération suivant celle du test par suite de la multiplication (en proportions égales) des clones sélectionnés, au moyen de boutures prises sur des arbres du test ou sur les pieds-mères initiaux.

Il suffit donc pour que l'on puisse parler de gain génotypique, que chacun des éléments génétiques sélectionnés (ici clones) puisse être reproduit identique à lui-même. Cela a lieu bien entendu dans le cas de la reproduction végétative. Mais, et ceci est à notre connaissance une conception nouvelle, cela a lieu aussi dans le cas de la reproduction générative chaque fois qu'il est possible de réutiliser le même élément génétique.

Or, les provenances, les descendance «half-sib» ou «full-sib» etc. peuvent être en principe fournies indéfiniment identiques à elles-mêmes.

Par conséquent, on peut appliquer valablement la formule des gains génotypiques au test de provenances, qui est le cas qui nous préoccupe dans cet article.<sup>3)</sup>

## II. — Mode de calcul des gains

On peut désirer connaître le gain génotypique absolu (formule 1), mais aussi et peut-être surtout le gain relatif.

Du fait que par définition  $\bar{G} = \bar{P}$ , la formule (1) peut-être transformée comme suit:  $\Delta G / \bar{G} = (i h^2_G \sigma_P) / \bar{P}$  soit:

$$\Delta G \text{ rel} = i h^2_G \text{ CV} \quad (2)$$

où CV est le coefficient de variation phénotypique inter-éléments.

<sup>3)</sup> Nous préférons par soucis d'unité et de clarté remplacer  $h^2_{hs}$  et  $h^2_{ns}$  par  $h^2_G$  et  $h^2_A$ .

<sup>3)</sup> Nous aurons l'occasion de revenir sur les autres cas dans une publication ultérieure.

C'est cette dernière formule plus expressive que nous envisagerons.

Il faut donc connaître,  $i$ ,  $h^2_G$  et CV.

Dans le cas de la distribution normale, on démontre que  $i = z/a$ , où  $z$  = l'ordonnée au point de troncature de la courbe de densité de probabilité normale réduite (0,1) et  $a$  est la proportion d'éléments sélectionnés. FALCONER (1960, p. 193) présente un graphique donnant directement  $i$  pour un  $a$  donné. Nous avons d'autre part établi des tables de  $i$  (NANSON, 1967).

HATTEMER (1963) fournit entre autres un tableau résumé d'estimations publiées de l'héritabilité au sens large sur la hauteur dans diverses expériences. On y remarque que les héritabilités se situent en général à un niveau variant de 0,6 à 0,9. Nous avons obtenu des résultats analogues dans un certain nombre d'expériences. Pour fixer les idées nous admettrons une héritabilité  $h^2_G = 0,75$ .

En ce qui concerne les coefficients de variation inter-éléments, nous ne connaissons guère de résultats publiés. Nous les emprunterons à quelques expériences personnelles publiées (NANSON, 1965 et 1967).

## III. — Exemples

### (a) Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938) — Dispositif de Belle-Etoile (125 m.)

On admet que les provenances (ou origines) présentes dans cette expérience sont prélevées au hasard dans l'aire de dispersion de l'épicéa. Cette hypothèse n'est probablement pas rigoureusement exacte, mais l'examen de la carte de dispersion (cfr. NANSON, 1964) montre que l'approximation ne doit pas être mauvaise. Dès lors, l'écart-type estimé inter-provenances ( $\sigma^1 = \sqrt{\frac{n}{n-1}} s$ , où  $s$  est l'écart-type de l'échantillon) et le coefficient de variation correspondant (CV) donnent une idée de la variabilité de l'ensemble des provenances possibles.

Le coefficient de variation estimé de la production totale (peuplement restant + éclaircies) est d'environ:  $CV^1 = 33\%$ .

Si sur les vingt origines, on en sélectionnait les trois meilleures ( $a = 15\%$ ) et si on les utilisait pour le reboisement dans le même milieu, on aurait en moyenne à 25 ans:

$$\Delta G \text{ rel} = (1,5) (0,75) (33) = 37\%.$$

Grâce à un test plus grand comprenant par exemple 100 provenances, la sélection des 5 meilleures ( $a = 5\%$ ) donnerait probablement en moyenne:

$$\Delta G \text{ rel} = (2,1) (0,75) (33) = 52\%.$$

A la suite d'un test très vaste, tel que celui qui est présentement réalisé à l'échelle internationale en Suède et en Allemagne (1.500 provenances), la sélection des dix meilleures ( $a = 0,67\%$ ) donnerait probablement:

$$\Delta G \text{ rel} = (2,8) (0,75) (33) = 69\%.$$

La dimension d'un tel test paraît difficile à dépasser pratiquement. Aussi, cette limite semble constituer un ordre de grandeur du gain maximum en production totale à 25 ans réalisable en première génération chez l'épicéa à la suite de la sélection de provenances.

Il peut être intéressant de comparer ces chiffres à ceux obtenus sur les hauteurs moyennes des dominants au même âge ( $CV^1 = 16\%$ ). On obtient respectivement des valeurs de  $\Delta G \text{ rel}$  de 18, 25 et 34% qui sont inférieures aux précédentes dans un rapport égal à celui du coefficient de variation de la hauteur sur le coefficient de variation de la production totale. Or ce rapport est approximativement égal à l'exposant de la relation d'allométrie  $V = bH^a$  (TEISSIER, 1948) qui oscille en général aux environs de  $a = 2$ .

Donc, comme nous l'avons déjà signalé (NANSON, 1965), le gain sur la production totale est chez l'épicéa à peu près égal au double du gain sur les hauteurs.

(b) *Expérience internationale sur l'origine des graines de pin sylvestre (1906 et 1938) — Divers dispositifs belges (125—450 m)*

Le coefficient de variation estimé de la hauteur, pondéré par le nombre d'origines présentes dans chaque dispositif (trois en 1906; un seul, mais mieux fourni de 1938), est égal vers 25—30 ans à:  $CV^1 \approx 20\%$ .

On aurait donc respectivement pour les trois cas envisagés précédemment  $\Delta G \text{ rel.} = 22, 32 \text{ et } 42\%$ .

Pour les hauteurs vers 40—50 ans (expériences de 1906 seulement où la variabilité est plus faible), on obtient le même:  $CV^1 \approx 9\%$ , soit  $\Delta G \text{ rel.} = 10, 14 \text{ et } 19\%$ .

Pour la production totale, au même âge et dans les mêmes expériences, on a  $CV^1 \approx 28\%$ , soit respectivement:  $\Delta G \text{ rel.} = 32, 44 \text{ et } 59\%$ .

#### IV. — Discussion

a) Les paramètres  $h^2_G$  et CV peuvent varier suivant de multiples facteurs tels que le milieu d'expérience, le schéma statistique, les soins apportés, le nombre d'éléments testés, les caractéristiques étudiées (production totale, hauteur, etc.).

Les valeurs vraies des gains peuvent donc être sur-estimées ou bien sous-estimées.

b) Le gain calculé est celui qui est consécutif à l'alternative: sélection, vis-à-vis de l'alternative: absence de sélection avec prise des origines au hasard. Si par ailleurs l'approvisionnement d'un pays est traditionnellement assuré par un groupe d'origines plutôt que par un autre, le gain réalisé diminuera ou augmentera par rapport au gain calculé suivant que le groupe sera supérieur ou inférieur à la moyenne générale.

c) Dans le calcul des gains, on suppose que le taux d'utilisation de chaque origine sélectionnée est le même. Si tel n'est pas le cas, le gain effectif sera inférieur ou supérieur au gain calculé suivant que les origines sélectionnées les plus utilisées seront inférieures ou supérieures à la moyenne des origines sélectionnées.

d) Pour des raisons de facilité, on admet la normalité des distributions. D'après notre expérience, les distributions approximativement normales sont très fréquentes. Bien sûr, elles présentent souvent une légère assymétrie. Ce fait n'entraîne cependant qu'une légère sur-estimation, ou sous-estimation du gain réel suivant que la queue de l'assymétrie est à gauche ou à droite.

e) Les formules proposées fournissent seulement les gains en première génération. Le calcul des gains au cours des générations ultérieures se heurte à de nombreuses difficultés. Il est nécessaire de prendre en considération la consanguinité, la viabilité des descendances, etc., et en général de faire intervenir un nombre respectable d'hypothèses dont certaines paraissent peu réalistes. Divers aspects de ce problème ont été étudiés par STERN (1962).

En résumé, les chiffres donnés constituent des ordres de grandeur globaux. Ils peuvent probablement varier de quel-

ques dizaines de pour-cent suivant les situations particulières.

#### V. — Conclusions

a) Dans le cas des tests de provenances, il est possible de calculer le gain génotypique en première génération à partir de l'héritabilité au sens large suivant la formule:  $\Delta G = i h^2_G \sigma_P$ . Cette formule ne nécessite aucune hypothèse bien particulière.

b) Le gain génotypique relatif peut être calculé aisément à partir de la formule:  $\Delta G \text{ rel.} = i h^2_G CV$ .

c) Chez *Picea abies*, des gains de production totale à 25 ans de l'ordre de 35 à 70% sont possibles, moyennant un effort plus ou moins grand. Chez *Pinus silvestris*, les chiffres correspondants à 40—50 ans sont de l'ordre de 30 à 60%.

d) Le gain sur la production totale est supérieur à celui sur la hauteur d'environ deux fois chez *Picea abies* et d'environ trois fois chez *Pinus silvestris*.

#### Résumé

On montre que l'héritabilité au sens large peut être utilisée pour le calcul des gains génotypiques en première génération par sélection des provenances. Des formules du gain absolu et relatif sont données, discutées et appliquées à quelques exemples relatifs à l'épicéa et au pin sylvestre. Des gains sur la production totale de l'ordre de 30 à 70% sont dans le domaine des possibilités. Les gains sur la production totale sont deux à trois fois supérieurs à ceux relatifs à la hauteur.

#### Summary

It is shown that broad sense heritability may be used for the computation of genotypic gain in first generation from provenance selection. Formula of absolute and relative gain are given, discussed and applied to some examples concerning Norway Spruce and Scotch Pine. Gains on total production of about 30 to 70% are possible. Gains on total production are from twice to three times superior to those on height.

#### Références bibliographiques

- FALCONER, D. S.: Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1960, 365 p. — HATTEMER, H. H.: Estimates of heritability published in forest tree breeding research. FAO/FORGEN 63, 2 a/3, 14 p. (1963). — LERNER, M.: The genetic basis of selection. J. Wiley, New York, 1958, 298 p. — NANSON, A.: Données complémentaires au sujet de l'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa en Belgique. Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. B, no. 28, 40 p. (1964). — NANSON, A.: Contribution à l'étude des tests précoces. I. — Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938). Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. E, no. 1, 60 p. (1965). — NANSON, A.: Contribution à l'étude des tests précoces. II. — Expérience internationale sur l'origine des graines de pin sylvestre (1906). Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. E, no. 2, 42 p. (1967). — NANSON, A.: Tables de la différentielle de sélection dans la distribution normale (0,1). Biométrie — Praximétrie 8, no. 1, p. 40—51 (1967). — STERN, K.: Preliminary estimates of the genetic structure of two sympatric populations of birches as determined by random effects and natural selection. Proc. 9th Northeastern Tree Improv. Conf., Syracuse, N. Y., U. S. A., 1962, p. 25—34. — TEISSIER, G.: La relation d'allométrie: sa signification statistique et biologique. Biometrics 4, Nr. 1, p. 14—53 (1948).