

L'Héritabilité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'expériences

Par A. NANSON

Station de Recherches des Eaux et Forêts

Groenendaal-Hoeilaart (Belgique)

(Reçu pour la publication en août 1968)

Introduction

Le but de cet article est de revoir brièvement certaines notions de génétique quantitative et de tenter de les adapter à quelques types d'expériences couramment rencontrés en génétique forestière.

Nous cherchons avant tout à mettre en évidence la motivation des notions et des formules fût-ce au prix d'explications quelque peu laborieuses.

Nous pensons en effet qu'il est dangereux d'appliquer telles quelles et sans esprit critique des notions et des formules de la génétique quantitative qui ont d'ailleurs été principalement conçues par des généticiens le plus souvent préoccupés de la sélection dans le règne animal.

Les situations rencontrées en amélioration des plantes et spécialement des espèces forestières ne sont certes pas sans analogie, mais elles peuvent néanmoins différer sensiblement.

Le premier chapitre est consacré à la révision de la notion d'héritabilité et à son expression dans divers types d'expériences.

Le second a trait à une des conséquences les plus importantes de l'établissement de l'héritabilité, à savoir la détermination du gain d'origine génétique.

Le troisième donne quelques exemples d'application.

I. — L'héritabilité

I.1. — Le concept

Un des problèmes principaux qui préoccupe les chercheurs chargés de l'amélioration est de connaître la part de la variabilité du matériel qu'il s'étudient qui est reproductive. Chez les plantes, la reproduction peut avoir lieu par voie générative (graines) ou par voie végétative (bouquets). Cette part reproductive est appelée «héritabilité», car elle est en somme une mesure du degré d'hérédité.

On considère classiquement que la part reproductive par voie végétative est l'*«héritabilité au sens large»* tandis que la part reproductive par voie générative est l'*«héritabilité au sens strict»*.

Envisageons un matériel génétique constitué d'un ensemble d'éléments génétiques¹⁾ disposés dans une expérience comparative située elle-même dans un milieu général donné (macrosite).

Pour une caractéristique quelconque de chaque élément (hauteur, volume, etc.) on peut attribuer une «valeur phénotypique» (*P*). On peut considérer que cette dernière est composée elle-même d'une valeur génotypique (*G*), qui

¹⁾ D'après notre définition (NANSON, 1965) l'élément génétique est l'unité de base soumise au test et sur laquelle on désire être renseigné. L'élément peut donc désigner une variété, une provenance (ou origine), une descendance maternelle (half-sib) ou biparentale (full-sib), un clone, etc. Il est composé d'un, ou plus souvent de plusieurs individus, dont on ne considère cependant que l'ensemble (production totale) ou des caractéristiques moyennes (hauteur moyenne).

correspond à la valeur moyenne de l'élément dans le macrosite considéré, et d'une «déviation environnementale» (*E*) dans laquelle sont comprises les fluctuations accidentelles du milieu à l'intérieur de l'expérience (entre microsites) les erreurs de mesures et d'échantillonnage, les interactions génotype \times fluctuations accidentelles, et d'une façon générale tout ce qui n'est pas attribuable à la valeur génotypique. On a donc:

$$P = G + E,$$

avec $m_E = 0$, de sorte que $m_P = m_G$ (*m* désigne la moyenne de la population d'éléments).

Remarquons que suivant la conception classique, la valeur génotypique n'est reproductive que par voie végétative.

La valeur génotypique peut aussi se décomposer de la façon suivante en parties considérées comme indépendantes:

$$G = A + D + I,$$

où *A* est la «valeur d'amélioration» ou «valeur génétique», ou valeur en tant que géniteur c'est-à-dire la fraction transmissible à la descendance par voie générative dans un système de reproduction donné, *D* est la «déviation de dominance» due à l'ensemble des effets de dominance entre gènes homologues, et *I* est la «déviation d'épitaxis» due aux interactions entre couples de gènes homologues.

Des lors, la «variance phénotypique» inter-éléments peut se décomposer algébriquement de la façon suivante:

$$\sigma^2 P = \sigma^2 (P - m_P) = \sigma^2 [(G - m_G) + (E)] = \sigma^2 G + \sigma^2 E \\ + 2 \text{COV}(G, E).$$

De même, du fait que *A*, *D* et *I* sont indépendants, $\sigma^2 P = \sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I + \sigma^2 E + 2 \text{COV}(G, E)$.

L'héritabilité au sens large et l'héritabilité au sens restreint sont définies respectivement comme suit:

$$h^2_G = \sigma^2_G / \sigma^2_P \text{ et } h^2_A = \sigma^2_A / \sigma^2_P. \quad *)$$

L'héritabilité au sens restreint exprime donc bien la part de la variabilité totale qui est reproductive à la génération suivante par voie générative dans un système de reproduction donné.

Suivant la conception classique, l'héritabilité au sens large exprime de même la part de la variabilité totale qui est reproductive à la génération suivante par voie végétative.

Nous pensons que cette conception est trop restrictive et nous proposons de la généraliser.

A notre avis, l'héritabilité au sens large exprime — et cela semble évident — la part de la variabilité totale qui est reproductive par voie quelconque pour autant que chaque élément génétique reste identique à lui-même. Ce cas a lieu bien entendu dans un test comparatif de clones de peuplier qui peuvent être reproduits par boutures

^{*)} Pour plus de clarté et de concision nous appellerons h^2_G l'*«héritabilité génotypique»* et h^2_A l'*«héritabilité génétique»*.

venant soit des arbres du test, soit des souches-mères originelles. Il a lieu aussi pour les provenances ou origines qui, bien qu'à reproduction générative, peuvent être en principe réutilisées indéfiniment identiques, soit par croisements panmictiques successifs entre individus de la même provenance soit par retour aux populations initiales. Il en est de même des descendances maternelles ou biparentales: il suffit que le schéma de croisement soit reproductible. C'est aussi le cas des lignées pures ou de «variétés» qui, bien qu'à reproduction générative restent en principe inchangées au cours des générations. Certains cas spéciaux de reproduction tels que l'apomixie peuvent aussi rentrer dans cette catégorie.

Nous avons déjà eu l'occasion de soutenir cette thèse dans des publications antérieures (NANSON, 1967 c, 1968 b).

1.2. — Mode de détermination

L'hérédibilité génotypique peut être estimée entre autres à partir d'expériences qui respectent certaines conditions telles que la répétition et la mise au hasard des éléments.

En effet, du fait de la mise au hasard (randomisation), il n'y a pas en moyenne de corrélation entre E et G de sorte que la variance phénotypique peut se décomposer comme suit:

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

Les composantes σ^2_G et σ^2_E peuvent ainsi être estimées à partir de l'analyse de la variance dont l'intérêt dépasse désormais celui du simple test d'hypothèses.

Nous considérons qu'il y a une mesure par parcelle (exemple: volume du bois) ou une valeur moyenne par parcelle (exemple: hauteur moyenne). Rappelons à ce propos qu'il est maintenant bien établi que la production totale en bois par unité de surface, ainsi d'ailleurs que la hauteur, sont dans de larges limites indépendantes de la densité du peuplement, et donc du traitement (éclaircies) et de la concurrence; par ailleurs, cette production totale est liée à la hauteur par une relation très étroite (relation d'allométrie).

L'hérédibilité qui intéresse le généticien est avant tout celle qui a trait aux valeurs moyennes par élément et non à la valeur de chaque parcelle. On ne reproduit en effet pas des parcelles mais bien des éléments génétiques. Les valeurs phénotypiques et génotypiques ainsi que les déviations environnementales ne concerneront donc dans ce qui suit que des moyennes de r répétitions par élément (à la limite r peut être égal à l'unité).

Cette dernière distinction est importante à considérer car elle consacre une différence supplémentaire très fréquente entre la sélection des animaux et celle des végétaux. Chez les premiers, l'unité de base est généralement l'individu (cfr. HANSON, 1963). En outre, ces individus ne peuvent évidemment se reproduire que générativement et le produit d'un croisement ou d'un ensemble de croisements n'est souvent pas reproductible identiquement car les géniteurs ont généralement disparu avant que leur produit ait été testé. Même si ce produit était reproductible, il serait d'un faible intérêt car le nombre de descendants en faisant partie est forcément limité (quelques dizaines maximum?). Enfin, ce nombre très réduit d'individus par élément peut rendre les erreurs d'échantillonnage très élevées, au point que l'identité de l'élément génétique dans l'expérience comparative et à l'utilisation peut devenir sujette à caution.

Chez les arbres forestiers au contraire, les géniteurs sélectionnés sur la base de tests de descendances peuvent

être maintenus en vie indéfiniment et sans difficulté par greffe ou par bouture et le nombre de leurs descendants issus de graines est en principe sans limite. Dans la sélection des animaux, on ne peut donc guère employer que l'hérédibilité au sens restreint appliquée à des individus et non à des moyennes. Remarquons que cette conclusion s'applique aussi à la sélection massale des arbres en peuplement d'après leur phénotype en vue de créer un verger clonal.

Notons enfin que l'hérédibilité est un paramètre propre à l'expérience considérée et éventuellement au stade de développement des plantes qui en font partie. L'hérédibilité est en effet une mesure de la précision de l'expérience puisqu'elle nous informe du degré de concordance entre les valeurs observées (phénotypiques) et les valeurs vraies (génotypiques). Elle dépend donc dans une certaine mesure de l'expérimentateur qui peut l'augmenter par le choix judicieux d'un schéma expérimental adéquat et un soin accru dans l'installation.

La variance σ^2_G peut contenir certains effets non strictement génotypiques mais qui sont la plupart du temps transmis avec le génotype, tels que certains effets de conditionnement (climat de maturation des graines, effet matrinel, etc.). Nous pensons que ces effets de conditionnement sont labiles et qu'ils disparaissent peu à peu au point de s'estomper complètement après quelques années.

Cette question a été étudiée par PEARCE (1965) qui montre, sur la base d'une longue expérience, que l'effet de conditionnement du milieu de la pépinière sur des plants de pommier (*Malus sp.*) disparaît après que ces plants, replantés dans un nouveau milieu, aient atteint un diamètre égal au triple environ du diamètre à la plantation. Pour des plants forestiers, cela équivaudrait à moins de 5 ans.

Cependant, même s'ils ne disparaissent pas complètement, ces effets ne seraient pas gênants du point de vue pratique puisqu'ils sont en général liés au génotype considéré et donc reproductible avec lui. Si ce n'est pas le cas, l'hérédibilité génotypique devient la «répétabilité» telle qu'elle est définie par KEMPTHORNE (1957) et FALCONER (1960).

Dans les divers types d'expérience qui suivent, on ne considère que le modèle complètement aléatoire. Cela signifie que les divers facteurs (éléments, blocs, etc.) sont considérés choisis au hasard parmi un ensemble possible (population au sens statistique). Les paramètres dérivés des analyses sont ainsi des estimations des paramètres de l'ensemble considéré.

I.2.1. — Expériences complètement au hasard («fully randomized experiment»)

a) Nombre égal de répétitions

Supposons n éléments répétés chacun r fois avec mise au hasard des éléments dans les parcelles d'un champ d'expérience.

Chaque observation par parcelle est une variable aléatoire X_{ij} qui peut être considérée comme étant égale à la somme de la moyenne générale (m) dans le macrosite considéré, d'une déviation due au i^e élément génétique (γ_i avec $i=1 \dots n$) et d'un résidu constitué par tout ce qui n'est pas attribuable au facteur élément (ϵ_{ij} avec $j=1 \dots r$). On a donc le modèle mathématique:

$$X_{ij} = m + \gamma_i + \epsilon_{ij}.$$

On suppose que les distributions sont au moins approximativement normales que γ et ϵ sont indépendants et que ϵ est distribué N³) ($0, \sigma_\epsilon$), ce qui implique l'hypothèse d'éga-

³) N signifie distribution normale.

lité des variances intra-éléments. Cette dernière hypothèse peut être testée au moyen des tests de HARTLEY et BARTLEY (cfr. DAGNELIE, 1970). Remarquons que ces hypothèses correspondent à celles qui sont nécessaires pour que l'analyse de la variance puisse être réalisée valablement.

La variance de la population de \mathbf{X} (variance phénotypique) est donc égale à:

$$\sigma^2_P = \sigma^2_X = \sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon$$

et la variance génotypique inter-élément est égale à: $\sigma^2_G = \sigma^2_\gamma$. La part de la variance phénotypique attribuable au facteur élément est donc de: $\sigma^2_\gamma / (\sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon)$; cette valeur est l'héritabilité génotypique appliquée aux valeurs de \mathbf{X} .

Mais ce qu'il est intéressant de connaître est la part prise par σ^2_γ dans la variance phénotypique des moyennes par éléments, car c'est à partir de ces moyennes que la sélection est réalisée. Il faut donc déterminer

$$\sigma^2_{\bar{\mathbf{X}}_i}.$$

Première méthode:

Le procédé le plus simple mais le plus grossier est sans doute de calculer directement une estimation de cette variance à partir des valeurs numériques observées des moyennes par éléments:

$$\sigma^2_P = \hat{\sigma}^2(\bar{\mathbf{X}}_i) = \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{\mathbf{X}}_i - \bar{\mathbf{X}}_{..})^2}{n-1}$$

Deuxième méthode:

Elle consiste à partir du modèle. Pour des expériences avec n éléments répétés r fois, on a:⁴⁾

$$E_s(\bar{\mathbf{X}}_i) = m + \gamma_i + (\sum_{j=1}^r \varepsilon_{ij}) / r = m + \gamma_i + \bar{\varepsilon}_i, \text{ d'où}$$

$$\sigma^2_P = \sigma^2(\bar{\mathbf{X}}_i) = \sigma^2_\gamma + \sigma^2(\bar{\varepsilon}_i) = \sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon / r, \text{ car on sait que si}$$

$$\bar{\mathbf{X}} = (\sum_{i=1}^r \bar{\mathbf{X}}_i) / r, \text{ on a: } \sigma^2_{\bar{\mathbf{X}}} = \sigma^2_X / r.$$

Par conséquent, l'héritabilité génotypique sur les moyennes d'éléments dans l'expérience complètement au hasard s'écrit:

$$\boxed{h^2_G = \frac{\sigma^2_\gamma}{\sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon / r}} \quad (1)$$

Les paramètres σ^2_γ et σ^2_ϵ peuvent être facilement estimés à partir du tableau d'analyse de la variance suivant.

Source de variation	DL	CM	F calc.	E_s (CM)
Éléments	$n-1$	A	A/B	$\sigma^2_\epsilon + r\sigma^2_\gamma$
Résidu	$n(r-1)$	B		σ^2_ϵ
Total	$nr-1$			

On a en effet $\sigma^2_\epsilon = B$ et $\sigma^2_\gamma = (A - B) / r$.

On peut aussi calculer directement l'héritabilité par:

$$h^2_G = \frac{(A - B)}{A}$$

Troisième méthode:

Remarquons à partir du tableau que:

$$\sigma^2_\epsilon + r\sigma^2_\gamma = E_s(A) = E_s\left[\frac{1}{n-1}\left(\frac{\sum_{i=1}^n X_{i.}^2}{r} - \frac{X_{..}^2}{nr}\right)\right],$$

⁴⁾ Pour éviter toute confusion avec E (déviation environnementale) nous désignons par E_s l'espérance mathématique ou valeur attendue («Expected value»).

or ce dernier membre est égal à:

$$\begin{aligned} E_s\left[\frac{r}{n-1}\left(\frac{\sum_{i=1}^n X_{i.}^2}{r^2} - \frac{nX_{..}^2}{n^2r^2}\right)\right] &= \\ &= E_s\left[\frac{r}{n-1}\left(\frac{\sum_{i=1}^n \bar{X}_{i.}^2 - n\bar{X}_{..}^2}{r^2}\right)\right] \\ &= E_s\left[\frac{r}{n-1}\left(\frac{\sum_{i=1}^n \bar{X}_{i.}^2 - 2\sum_{i=1}^n \bar{X}_{i.} \bar{X}_{..} + \sum_{i=1}^n \bar{X}_{..}^2}{r^2}\right)\right] \\ &= E_s\left[r \sum_{i=1}^n \frac{(\bar{X}_{i.} - \bar{X}_{..})^2}{n-1}\right] = r\sigma^2_P. \end{aligned}$$

C'est-à-dire égal à r fois la variance estimée inter-éléments.

On a donc:

$$\sigma^2_P = \sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon / r = A / r$$

Par conséquent, une troisième méthode fort expéditive de détermination de σ^2_P relative aux moyennes consiste donc à diviser les composantes de variances correspondant à E(CM) inter-éléments par le nombre de valeurs (ici r) contribuant au calcul des moyennes des éléments sur lesquelles est effectuée la sélection. Ces composantes sont données pour les expériences les plus courantes par certains ouvrages de statistique mathématique.

Ce procédé paraît être le plus simple et le plus général.

b) Nombre inégal de répétitions

Si l'emploi d'un même nombre de répétitions est recommandable, il n'est pas toujours réalisable. En outre, les expériences anciennes qui fournissent actuellement les résultats les plus précieux à cause de leur âge sont souvent inégalement répétées, soit dès le départ, soit à la suite d'accidents. Il serait donc utile d'en tirer le meilleur parti.

Soit n éléments à tester avec r_i répétitions pour chacun d'eux.

On a le tableau suivant avec une valeur moyenne pondérée de $r_i : r_o = \frac{1}{n-1} (r_i - \sum_i r_i^2 / n)$ (SNEDECOR, 1962).

Source de variation	DL	CM	F calc.	E_s (CM)
Éléments	$n-1$	A	A/B	$\sigma^2_\epsilon + r_o \sigma^2_\gamma$
Résidu	$r - n$	B		σ^2_ϵ
Total	$r - 1$			

L'héritabilité génotypique sur les moyennes par élément peut être estimée globalement par:

$$h^2_G = \frac{\sigma^2_\gamma}{\sigma^2_\gamma + \sigma^2_\epsilon / r_o} = \frac{A - B}{A} \quad (2)$$

c) Pas de répétitions (sauf pour un ou plusieurs éléments)

Ce type d'expérience, généralement non recommandable, est courant dans les expériences anciennes.

On considère que la variance phénotypique (σ^2_π) peut être estimée par la variance estimée entre des valeurs moyennes de chaque élément, c'est à dire d'une seule parcelle pour les éléments non répétés et de r_i parcelles pour les éléments répétés.

On doit admettre l'hypothèse d'égalité des variances intra-éléments, sans pouvoir nécessairement la tester comme dans le cas précédents. La variance σ^2_ϵ peut dès lors être estimée à partir de la variance inter-parcelles des éléments répétés. S'il en existe plusieurs, une analyse de la variance à un critère de classification fournit une estima-

tion de σ_{ϵ}^2 (cfr. tableau I.2.1.—a).

On a dès lors:

$$\begin{aligned}\sigma_{\gamma}^2 &= \sigma_{\pi}^2 - \sigma_{\epsilon}^2, \text{ d'où} \\ h^2_G &= \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\pi}^2\end{aligned}\quad (3)$$

Cette héritabilité ne s'applique plus ici à des valeurs moyennes mais aux valeurs par parcelle. Pour les témoins répétés, on peut prendre la valeur moyenne et la considérer comme une valeur par parcelle.

Remarquons que la précision dans l'estimation de l'héritabilité génotypique décroît de la formule (1) à la formule (3).

I.2.2. — Expériences en blocs complets («Randomized blocks»)

On a le modèle:

$$X_{ij} = m + \gamma_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

où m est la moyenne générale, γ_i est la composante du i^e élément ($i = 1, \dots, n$), β_j est la composante de j^e bloc ($j = 1, \dots, r$) et ε_{ij} est l'erreur aléatoire affectant la ij^e parcelle avec $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{\epsilon}^2)$.

La valeur attendue des carrés moyens inter-éléments est donnée par le tableau d'analyse de la variance:

$$E_s = \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{X}_i - \bar{X}_{..})^2}{n-1} = \sigma_{\epsilon}^2 / r + \sigma_{\gamma}^2,$$

Par conséquent:

$$h^2_G = \frac{\sigma_{\gamma}^2}{\sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\epsilon}^2 / r} = \frac{A - C}{A} \quad (4)$$

On est donc ramené au cas précédent; remarquons cependant que par rapport à la mise complète au hasard, la disposition en blocs est de nature à réduire l'erreur résiduelle et par conséquent à accroître l'héritabilité.

Les composantes de variance peuvent être facilement calculées à partir du tableau d'analyse: $\sigma_{\epsilon}^2 = C$ et $\sigma_{\gamma}^2 = \frac{1}{r}(A - C)$

Source de variation	DL	CM	F calc.	E_s (CM)
Eléments	$n-1$	A	A/C	$\sigma_{\epsilon}^2 + r\sigma_{\gamma}^2$
Blocs	$r-1$	B	B/C	$\sigma_{\epsilon}^2 + n\sigma_{\beta}^2$
Résidu	$(n-1)(r-1)$	C		σ_{ϵ}^2
Total	$nr-1$			

Source de variation	DL	E_s (CM)							
		σ_{ϵ}^2	$\sigma_{\gamma\lambda\tau}^2$	$\sigma_{\gamma\lambda}^2$	$\sigma_{\gamma\tau}^2$	$\sigma_{\lambda\tau}^2$	σ_{γ}^2	σ_{λ}^2	σ_{τ}^2
E Elément	$n-1$	1	r	tr	lr		ltr		
L Lieu	$l-1$	1	r	tr		nr		ntr	
T Temps	$t-1$	1	r		lr	nr			nlr
E \times L	$(n-1)(l-1)$	1	r	tr					
E \times T	$(n-1)(t-1)$	1	r		lr				
L \times T	$(l-1)(t-1)$	1	r			nr			
E \times L \times T	$(n-1)(l-1)(t-1)$	1	r						
Résidu	$nlt(r-1)$	1							
Total	$nlt(r-1)$								

Comme précédemment, on peut démontrer facilement qu'au niveau élément:

$$\frac{1}{n-1} \left(\sum_{i=1}^n \frac{X_{i...}^2}{l} - \frac{X_{...}^2}{nl} \right) = ltr \sum_{i=1}^n \frac{(\bar{X}_{i...} - \bar{X}_{...})^2}{n-1}$$

Les deux premiers membres de la formule (4) ont été mentionnés par LANGNER et STERN (1964) sans néanmoins que leurs auteurs les justifient. Ces derniers et STERN (1967) l'emploient comme un moyen de mesurer la précision d'une expérience.

I.2.3. — Expériences en carré latin («Latin square»)

On a le modèle:

$$X_{ij(k)} = m + \gamma_i + \alpha_j + \beta_{(k)} + \varepsilon_{ij(k)},$$

où γ_i est la composante du i^e élément; α_j et $\beta_{(k)}$ sont les composantes des 2 autres facteurs; $\varepsilon_{ij(k)}$ est l'erreur aléatoire affectant la $ij(k)^e$ parcelle avec $\varepsilon_{ij(k)} \sim N(0, \sigma_{\epsilon}^2)$ et $i, j, k = 1, \dots, r$.

Comme dans le cas précédent on a:

$$\hat{\delta}_P^2 = \hat{\sigma}^2 = A/r, \text{ et:}$$

$$\bar{X}_{..}$$

$$h^2_G = \frac{\sigma_{\gamma}^2}{\sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\epsilon}^2 / r} = \frac{A - D}{A} \quad (5)$$

Les composantes de variance peuvent être dérivées du tableau d'analyse de la variance.

Source de variation	DL	CM	F calc.	E_s (CM)
Eléments	$r-1$	A	A/D	$\sigma_{\epsilon}^2 + r\sigma_{\gamma}^2$
Colonnes	$r-1$	B	B/D	$\sigma_{\epsilon}^2 + r\sigma_{\alpha}^2$
Lignes	$r-1$	C	C/D	$\sigma_{\epsilon}^2 + r\sigma_{\beta}^2$
Résidu	$(r-1)(r-2)$	D		σ_{ϵ}^2
Total	r^2-1			

I.2.4. — Expériences répétées dans le temps et dans l'espace (modèle croisé)

On a le modèle:

$$\begin{aligned}X_{ijkp} &= m + \gamma_i + \lambda_j + \tau_k + (\gamma\lambda)_{ij} \\ &\quad + (\gamma\tau)_{ik} + (\lambda\tau)_{jk} + (\gamma\lambda\tau)_{ijk} + \varepsilon_{ijkp}\end{aligned}$$

où, γ_i est la composante du i^e élément ($i = 1, \dots, n$), λ_j est la composante du j^e lieu ($j = 1, \dots, l$), τ_k est la composante de la k^e année d'installation ($k = 1, \dots, t$) et ε_{ijkp} est la composante aléatoire de la p^e parcelle ($p = 1, \dots, r$) du i^e élément dans le j^e lieu, installée la k^e année. Les autres composantes sont les interactions du premier et deuxième ordre.

On a le tableau d'analyse de la variance suivant. Pour simplifier l'écriture, ne figurent dans la troisième colonne que les coefficients se rapportant aux variances situées en tête.

c'est à dire que le carré moyen est égal à ltr fois la variance estimée inter-éléments.

Pour obtenir la valeur attendue de cette variance estimée, il suffit donc de diviser l'expression $E(CM)$ corres-

pondante par ltr qui est le nombre de valeurs sur lequel est calculée la moyenne de chaque élément.

On a ainsi la formule générale:

$$h^2_G = \frac{\sigma^2_\gamma}{\sigma^2_\gamma + \frac{\sigma^2_{(\gamma\lambda)}}{1} + \frac{\sigma^2_{(yt)}}{t} + \frac{\sigma^2_{(\lambda t)}}{lt} + \frac{\sigma^2_\epsilon}{ltr}} \quad (6)$$

Cette héritabilité exprime la part de la variance entre les moyennes des éléments testés dans divers lieux et à divers moments qui est transmissible ou reproductible en moyenne dans l'ensemble de la population de milieux dont ces lieux et de ces moments sont des échantillons.

Remarquons que l'interaction lieu \times temps n'intervient pas dans l'héritabilité.

D'autrepart, s'il n'y a pas d'interaction, la formule (6) se ramène aux formules (1), (4) ou (5) pour un nombre de répétitions égales à ltr. L'héritabilité s'accroît donc quand les interactions diminuent.

Contrairement aux plantes agricoles chez lesquelles les récoltes sont annuelles, les mesures de productivité (volume, hauteur) chez les espèces forestières ont généralement lieu sur les sujets assez âgés qui ont donc intégré des fluctuations plus ou moins aléatoires des climats de nombreuses années. On a donc des raisons de penser que les interactions du facteur temps (t) avec les autres facteurs sont souvent réduites et probablement négligeables.

Si tel est bien le cas, et si en conséquence on fait $t = 1$, la formule devient:

$$h^2_G = \sigma^2_\gamma / [\sigma^2_\gamma + \sigma^2_{(\gamma\lambda)} / 1 + \sigma^2_\epsilon / ltr] \quad (7)$$

Cette formule a été signalée par STERN (1967).

Notons aussi que h^2_G peut être augmentée par la multiplication des expériences dans l'espace et éventuellement dans le temps. Ce gain de précision peut être surtout important si le nombre d'expériences est accru en fonction du facteur qui montre la plus forte interaction avec le génotype. En effet, si les interactions sont faibles une seule expérience avec suffisamment de répétitions peut donner presque autant d'information sur la part reproductible dans l'ensemble des milieux envisagés que toute une série d'expériences.

Les connaissances sur l'importance des inter-actions génotype \times lieu par rapport à la variabilité totale sont encore fort réduites en génétique forestière. KING (1965) a montré qu'elle est faible pour la croissance (inférieure à 7% de la variance totale) pour des dispositifs comparatifs de provenances de *Pinus silvestris* dispersés dans une vaste région des Etats-Unis. Nous arrivons par déduction à des résultats similaires en Belgique dans deux milieux écologiquement fort différents pour des provenances de *Picea abies* (NANSON, 1964). Dans une étude plus systématique portant sur la croissance dans huit dispositifs de l'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938), il apparaît que la concordance des résultats est bonne à l'intérieur d'une zone européenne limitée au nord par le 60^e degré de latitude, et située en dessous de 1.000 m d'altitude environ en Europe centrale (NANSON, 1968 a).

Il est probable cependant comme le fait remarquer KING (1965) que l'interaction s'accroisse quand la variabilité génotypique inter-éléments diminue.

Si néanmoins il s'avère que les interactions sont considérables (exemple: entre basse et haute montagne), il convient de tenter de regrouper les tests en groupes spatiaux plus homogènes à l'intérieur desquels les interactions deviennent d'un poids réduit. L'héritabilité établie pour les moyennes de chaque groupe en sera alors fortement aug-

mentée ainsi que le gain génotypique correspondant pour chaque groupe (et donc pour l'ensemble des groupes). Il y aura ainsi une liste d'éléments sélectionnés différente pour chaque groupe. A la limite, il y aurait une liste différente pour chaque expérience, et même pour chaque bloc de chaque expérience! Cependant des impératifs d'ordre pratique militent fortement en faveur de listes s'appliquant chacune à un territoire suffisamment étendu. L'approche de ces problèmes pourrait se faire dans l'esprit de la recherche opérationnelle comme le préconise NAMKOONG (1969).

I.2.5. — Expériences suivant le modèle hiérarchisé

Une expérience courante en génétique forestière est celle du test comparatif de descendances maternelles («Half-sibs») prises au hasard dans divers peuplements (ou origines), ces derniers étant eux-mêmes pris au hasard dans l'ensemble des peuplements possibles dans une région donnée. Le test est réalisé dans un milieu donné (macrosite) et est donc valable pour ce dernier.

On a le modèle:

$$\mathbf{x}_{ijk} = m + \alpha_i + \beta_{ij} + \epsilon_{ijk},$$

où, m est la moyenne générale, α_i est la composante du i^e peuplement ($i = 1 \dots a$), β_{ij} est la composante de la j^e descendance dans le i^e peuplement ($j = 1 \dots b$) et ϵ_{ijk} est la composante de l'erreur associée à la k^e parcelle de la ij^e descendance ($k = 1 \dots r$). On suppose que ϵ est $N(0, \sigma_\epsilon)$, ce qui implique l'égalité des variances intra-descendances, que β est $N(0, \sigma_\beta)$, ce qui implique l'égalité des variances inter-descendances dans divers peuplements, et que α , β et ϵ sont indépendants.

On peut se demander quelle est la valeur de h^2_G relative (a) aux moyennes des peuplements, (b) aux moyennes des descendances quel que soit le peuplement, et (c) aux moyennes des descendances considérées à l'intérieur d'un peuplement.

a) Peuplements

Par application du raisonnement de la deuxième méthode, on a: $P = \bar{X}_{i..} = m + \alpha_i + \beta_{ij} / b + \epsilon_{i..} / br$, d'où:
 $\sigma^2_P = \sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta / b + \sigma^2_\epsilon / br$.

Remarquons qu'on obtient le même résultat par la troisième méthode en divisant E(CM) relatif au peuplement par le nombre de valeurs (br) à partir desquelles est établie la moyenne de chaque élément. On a donc:

$$h^2_G = \sigma^2_\alpha / (\sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta / b + \sigma^2_\epsilon / br) \quad (8)$$

Cette valeur représente donc la part de la variance totale des moyennes des peuplements qui est reproductible.

b) Descendances (quel que soit le peuplement)

On a: $P = \bar{X}_{ij.} = m + \alpha_i + \beta_{ij} + \epsilon_{ij.} / r$
D'où: $\sigma^2_P = \sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta + \sigma^2_\epsilon / r$

D'autrepart, la variance génotypique inter-descendances est égale à $\sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta$. On a donc:

$$h^2_G = \frac{\sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta}{\sigma^2_\alpha + \sigma^2_\beta + \sigma^2_\epsilon / r} \quad (9)$$

c) Descendances dans un peuplement

On a dans le peuplement i:

$P = \bar{X}_{j..} = m + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{j..} / r = m' + \beta_j + \epsilon_{j..} / r$
et: $\sigma^2_P = \sigma^2_\beta + \sigma^2_\epsilon / r$, d'où:
 $h^2_G = \sigma^2_\beta / (\sigma^2_\beta + \sigma^2_\epsilon / r)$ (10)

On est ainsi ramené aux formules (1), (4) et (5).

Les composantes de variance des formules ci-dessus peuvent être dérivées du tableau d'analyse de la variance.

Source de variation	DL	CM	F calc.	E_s (CM)
Peuplements	a — 1	A	A/B	$\sigma_e^2 + r\sigma_\beta^2 + rb\sigma_a^2$
Descendances	a (b — 1)	B	A/C	$\sigma_e^2 + r\sigma_\beta^2$
Répétitions	ab (r — 1)	C		σ_e^2
Total		abr — 1		

En cas d'effectifs inégaux, les coefficients des variances de E_s (CM) peuvent être déterminés exactement (ex. KEMPTHORNE, 1957). L'inégalité de ces coefficients rend cependant le test A/B inexact et rend difficile l'estimation des variances. Etant donné d'autre part l'importance de l'erreur d'échantillonnage de ces variances, SNEDECOR (1962, sect. 10.17) propose une approximation satisfaisante en déterminant r et rb par la formule mentionnée ci-dessus au I.2.1.b. Quand l'inégalité des effectifs n'est pas très grande, les valeurs moyennes de r et de rb peuvent même être utilisées sans grande erreur (FALCONER, 1960).

I.2.6. — Divers

Il existe évidemment d'autres types d'expériences combinant les précédentes avec analyse de variance suivant des modèles partiellement hiérarchisés et croisés, balancés ou non, dont le nombre de variantes est pratiquement illimité.

Dans chaque cas il importe d'établir le tableau des espérances mathématiques des carrés moyens et de l'analyser dans l'esprit des méthodes précédemment mentionnées, en particulier la troisième.

Des traités de statistique mathématique fournissent des tableaux d'espérances pour les cas les plus communs (DAGNELIE, 1969-70; SNEDECOR, 1962).

II. — Le gain d'origine génétique

A notre sens, le gain d'origine génétique est le gain génotypique et/ou le gain génétique.

II.1. — Le gain génotypique

II.1.1. — La notion

Selon nous «le gain génotypique est le gain qu'on obtientrait en moyenne si on utilisait dans le milieu de l'expérience comparative les génotypes (ou éléments) sélectionnés à partir des indications de cette expérience».

Il est intuitif que le gain génotypique dépend de la sévérité de sélection, de la variabilité du matériel génétique et de la précision de l'expérience.

En effet, plus le matériel est variable et plus la sélection est sévère, plus la différence entre la moyenne observée des éléments sélectionnés et celle des éléments testés est grande, donc plus le gain peut être élevé. Cette différence s'appelle la «différentielle de sélection en valeur métrique» (S); on pourrait aussi l'appeler «gain apparent» ou «gain phénotypique» (ΔP). D'autrepart, plus l'expérience est imprécise, plus le classement des valeurs observées (P) s'écarte du classement des valeurs génotypiques (G) et plus la sélection devient inefficace.

Il est évident qu'en moyenne, le gain génotypique (ΔG) sera égal au gain apparent (ΔP ou S) multiplié par le coefficient de régression des valeurs génotypiques G sur les valeurs phénotypiques (P) (cfr. figure 1):

$$\Delta G = b_{G/P} \Delta P$$

Or, $\Delta P = i\sigma_P$, où i est la différentielle de sélection⁵⁾ en valeurs réduites (0, 1) et σ_P , l'écart-type phénotypique.

⁵⁾ des tables de i existent pour la distribution normale (NANSON, 1967 b).

D'où

$$\Delta G = i b_{G/P} \sigma_P$$

(11)

C'est à notre avis la formule fondamentale du gain génotypique.

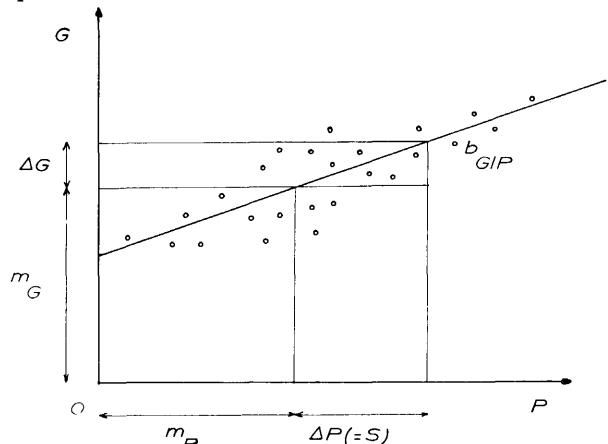


Figure 1. — Régression des valeurs génotypiques (G) sur les valeurs phénotypiques (P).

II.1.2. — Divers modes d'expression

On a:

$$\begin{aligned} b_{G/P} &= \text{COV}(G, P) / \sigma_P^2 = E_s(G, G + E) / \sigma_P^2 \\ &= E_s(G^2, GE) / \sigma_P^2 = E_s(G^2) / \sigma_P^2 = \sigma_G^2 / \sigma_P^2 \\ &= h_G^2, \text{ car } E_s(GE) = 0 \end{aligned}$$

du fait que G et E ne sont pas corrélés.

D'où

$$\Delta G = i h_G^2 \sigma_P$$

(12)

Le gain génotypique dépend donc bien de la sévérité de sélection qui entraîne une différentielle de sélection plus ou moins élevée (i), de l'héritabilité génotypique (h_G^2) ou de la précision de l'expérience, et de la variabilité phénotypique (σ_P). Cette formule est sans doute la plus utile. On doit rappeler cependant qu'elle n'est valable que si G et E ne sont pas corrélés, ce qui est fréquemment perdu de vue.

On peut encore l'écrire de la façon suivante:

$$\Delta G = i h_G \sigma_G$$

(13)

car: $\Delta G = i (\sigma_G^2 / \sigma_P^2) \sigma_P = i (\sigma_G / \sigma_P) \sigma_G = i h_G \sigma_G$,

ou:

$$\Delta G = i r_{G,P} \sigma_G$$

(14)

car $r_{G,P} = \text{COV}(G, P) / \sigma_G \sigma_P = \sigma_G / \sigma_P = \sigma_G / \sigma_P = h_G$

Remarquons que dans ce dernier cas, P peut représenter un «prédicteur» quelconque qui peut être:

- 1^o les valeurs phénotypiques de la caractéristique envisagée,
- 2^o les valeurs phénotypiques d'une caractéristique quelconque:
 - au même stade de développement,
 - à un stade moins avancé (test précoces) (cfr. NANSON, 1967 c),
 - à un stade quelconque dans une autre expérience,
- 3^o un index combinant plusieurs caractéristiques.

De (12) (13) (14), on a aussi:

$$\Delta G = i h_G r_{G,P} \sigma_P$$

(15)

et

$$\Delta G = i r_{G,P}^2 \sigma_P$$

(16)

Des formules analogues mais non identiques car ne considérant que le gain génétique et l'héritabilité au sens strict sont dispersées dans plusieurs ouvrages de génétique quantitative (LERNER, 1950, 1958; FALCONER, 1960; LE Roy, 1960).

D'autre part, du fait que $m_P = m_G$, on peut exprimer le gain génotypique en valeur relative. Si $CV = \sigma_P / m_P$ désigne le coefficient de variation phénotypique, on a:

$$\boxed{\begin{aligned} \Delta G_{\text{rel.}} &= i h^2_G CV = i b_{G/P} CV \\ i h_G r_{G,P} CV &= i r^2_{G,P} CV \end{aligned}} \quad (17)$$

II.1.3. — Modalités d'application

Le calcul du gain génotypique est basée sur un nombre restreint d'hypothèses généralement fort plausibles.

1^o Il s'agit tout d'abord des hypothèses relatives à la conduite correcte de l'analyse de la variance à savoir: l'indépendance des composantes des valeurs phénotypiques (X_{ijk}), les distributions au moins approximativement normales, l'égalité des variances aux niveaux inférieurs au niveau génotypique considéré (répétitions, arbres / peuplements, etc.).

L'indépendance des composantes ne soulève pas de problèmes s'il y a «randomisation» et/ou échantillonnage au hasard. Les distributions approximativement normales sont d'après notre expérience très fréquentes. Leur légère assymétrie n'entraîne qu'une faible sur-estimation ou sous-estimation du gain génotypique suivant que la queue de l'assymétrie est à gauche ou à droite. Enfin, l'égalité des variances est souvent vérifiée; dans le cas contraire, il semble qu'on puisse utiliser la variance moyenne en tant qu'approximation.

2^o La reproductibilité effective des éléments génétiques doit être assurée. Cette hypothèse est en réalité implicite et inhérente à toute expérience comparative. Il importe que lors de l'utilisation pratique, les échantillons d'éléments soient identiques, aux erreurs d'échantillonnage près, à ceux qui sont testés; cela implique qu'ils soient issus des mêmes géniteurs, ou du même ensemble de géniteurs, se croisant suivant le même système de reproduction. D'autre part, remarquons qu'étant donné le grand nombre d'individus constituant chaque échantillon d'un élément, l'erreur aléatoire d'échantillonnage paraît généralement négligeable.

3^o Le gain génotypique calculé est évidemment relatif au stade de développement considéré. Nous avons étudié l'évolution au cours du temps de la variabilité phénotypique absolue et relative dans de nombreuses expériences (NANSON, 1968 a), ce qui permet de prévoir l'évolution des gains.

4^o Le gain est calculé par rapport à la moyenne générale des éléments considérés. Il est parfois utile de le calculer par rapport à un élément de référence précédemment employé. Le gain génotypique réalisé diminuera ou augmentera par rapport au gain génotypique calculé suivant que l'élément de référence sera supérieur ou inférieur à la moyenne générale.

5^o On suppose un même taux d'utilisation des éléments sélectionnés. Si tel n'est pas le cas, le gain génotypique réalisé sera inférieur ou supérieur au gain génotypique calculé suivant que la moyenne pondérée des éléments sélectionnés réellement utilisés sera inférieure ou supérieure à la moyenne non pondérée correspondante.

Il apparaît donc de ces considérations que les hypothèses de base sont généralement fort plausibles. Mais s'il arrive que certaines hypothèses ne sont pas entièrement remplies, il est toujours possible de réaliser les calculs. Ces derniers

doivent cependant être interprétés en fonction des écarts de la réalité avec les hypothèses.

II.2. — Le gain génétique (descendances maternelles)

Soit un test comparatif des descendances maternelles («half-sibs») dont les arbres-mères sont extraits au hasard d'une population (peuplement) panmictique.

Le gain résultant de l'utilisation des graines issues des arbres pollinisés librement correspondants aux descendances les meilleures est le gain génotypique:

$$\Delta G = i h^2_G \sigma_P = i h_G \sigma_G$$

Un verger à graines clonal constitué à partir de ces arbres considérés comme les meilleurs donnerait une descendance procurant au même stade de développement et dans le même milieu que celui de l'expérience comparative un «gain génétique» égal au double du «gain génotypique» précédent.

En effet, ni la sévérité de sélection, ni la précision de l'expérience n'ont changé. Mais l'écart-type entre les valeurs génotypiques des moyennes par descendance (σ_G) doit être remplacé par l'écart-type entre les valeurs d'amélioration des arbres-mères (σ_A).

Or la valeur génotypique de la moyenne de la descendance d'un arbre donné est égal à peu de chose près⁶⁾ à la moitié de la valeur d'amélioration de cet arbre, puisque cette descendance est en principe le résultat du croisement au hasard de l'arbre considéré avec tous les autres, c'est-à-dire avec l'arbre moyen dont la valeur d'amélioration exprimée en écart à la moyenne est nulle. On a donc:

$$\gamma_i = a_i/2, \text{ d'où } \sigma_{\gamma_i}^2 = \sigma_a^2/4 \text{ ou } \sigma_A^2 = 4\sigma_G^2 \text{ et} \\ \Delta A = i h_G (2\sigma_G) = 2\Delta G$$

Remarquons que la détermination du gain génétique implique, par rapport à celle du gain génotypique, la réalisation de l'hypothèse supplémentaire de la pannixie.

II.3. — Gain combiné

Soit une expérience comparative de descendances maternelles issues de plusieurs peuplements suivant les modalités du schéma hiérarchisé (*chap. I.2.5. —*).

Bien que ce ne soit pas la seule procédure possible, on peut envisager la suivante: d'abord la sélection de la meilleure provenance (peuplement) ensuite la sélection des meilleurs arbres dans cette dernière en vue de constituer un verger à graines clonal.

Dans la première phase on a:

$$\Delta G_1 = i_1 h^2_{G1} \sigma_{P1} \text{ où } h^2_{G1} \text{ et } \sigma_{P1} \text{ sont obtenus par la formule (8).}$$

Dans la seconde on a:

$$\Delta A = 2\Delta G_2 = 2i_2 h^2_{G2} \sigma_{P2} \text{ où } h^2_{G2} \text{ et } \sigma_{P2} \text{ sont obtenus par la formule (10).}$$

Le gain combiné est donc:

$$\Delta G = \Delta G_1 + 2\Delta G_2.$$

III. — Exemples d'application

III.1. — Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938) (Belgique)

III.1.1. — Dispositif de Belle-Etoile

21 origines y sont en comparaison (cfr. NANSON, 1964). Seules les origines n° 8 (Pförtten) et n° 14 (Val di Fiemme) comportent respectivement 6 et 2 répétitions.

⁶⁾ On démontre que cette valeur contient un quart de l'interaction entre valeur d'amélioration, d'où $\sigma_{\gamma_i}^2 = \sigma_A^2/4 + \sigma_{AA}^2/16$. Cette interaction AA qui n'est d'ailleurs qu'une fraction de l'interaction épistatique est probablement faible (FALCONER, 1960). A fortiori $\sigma_{AA}^2/16$ est probablement négligeable.

Prenons par exemple la production totale en bois à 25 ans comme caractéristique à étudier (m^3/ha).

Si pour les origines n° 8 et n° 14 on prend les valeurs moyennes des 6 et 2 parcelles, la variance estimée interprovenances est de 2.802,2. L'analyse de la variance à un critère de classification, réalisée pour les origines n° 8 et n° 14 donne $\hat{\sigma}_e^2 = 99,8$, donc $\hat{\sigma}_{\text{g}}^2 = 2.802,2 - 99,8 = 2.702,4$. Dès lors: $h_{\text{g}}^2 = 2.702,4/2.802,2 = 0,96$ ce qui est considérable.

Cette héritabilité génotypique s'applique aux valeurs par parcelles.

Si on sait que la moyenne générale est de 164,6 m^3 , et l'écart-type 53 m^3 , on a un coefficient de variation de 32%. Supposons qu'on sélectionne les trois meilleures provenances sur les 21 : $i = 1,49$ (cfr. NANSON, 1967 b).

Par la formule (12) on a le gain génotypique par rapport à la moyenne générale de:

$$\Delta G = (1,49)(0,96)(53) = 76 \text{ m}^3, \text{ soit } 46\% \text{ en plus.}$$

Par rapport à l'origine n° 18 (Obervellach 900 m) supposée représenter les origines couramment utilisées en Belgique et dont la différentielle de sélection calculée est de $(178,2 - 164,6)/53 = 0,26$, on a un i réel de $1,49 - 0,26 = 1,23$, et donc $\Delta G = (1,23)(0,96)(53) = 63 \text{ m}^3$ soit 35% en plus.

Si on réalisait de même un test de 100 provenances prises au hasard, la sélection des 5 meilleures ($i = 2,06$) donnerait probablement:

$$\Delta G = (2,06 - 0,26)(0,96)(53) = 92 \text{ m}^3 \text{ soit } 52\% \text{ en plus de l'origine n° 18.}$$

En suivant la même méthode on obtiendrait des valeurs de $h_{\text{g}}^2 = 0,88$ pour la hauteur de 5 dominants par parcelles, de 0,95 pour la hauteur de 10 arbres pris au hasard par parcelle, de 0,96 pour le diamètre moyen par parcelle, de 0,93 pour la surface terrière, et de 1,0 pour le débourrement! Ce dernier fait confirme la haute héritabilité de cette caractéristique (cfr. LANGNER et STERN, 1964; STERN, 1967).

III.1.2. — Dispositif de Saint-Hubert

Il s'agit ici d'un dispositif classique en 5 blocs complets. L'analyse de la variance suivante est effectuée à partir des hauteurs moyennes de 10 dominants par parcelle à 25 ans. Elle concerne les 16 origines entièrement répétées dans les 5 blocs.

Source de variation	DL	CM	F calc.	E (CM)
Origine	15	3,047	10,58***	$\sigma_e^2 + 5\sigma_\beta^2$
Blocs	4	2,232	7,75***	$\sigma_e^2 + 16\sigma_\beta^2$
Résidu	60	0,288		σ_e^2
Total	79			

On a: $\sigma_e^2 = 0,288$ et $\sigma_\beta^2 = (3,047 - 0,288)/5 = 0,552$, $\sigma_P^2 = 0,552 + 0,288/5 = 0,609$; contrôle: $\sigma_P^2 = 3,047/5 = 0,609$.

On a aussi $\sigma_P = 0,78$.

D'où $h_{\text{g}}^2 = 0,552/0,609 = 0,91$, ou plus simplement: $h_{\text{g}}^2 = (3,047 - 0,288)/3,047 = 0,91$.

Si on avait sélectionné la provenance apparemment la meilleure, on aurait en moyenne ($a = 1/16$, d'où $i = 1,76$) $\Delta G = (1,76)(0,91)(0,78) = 1,25 \text{ m}$ soit 14% de la moyenne générale (8,97 m).

Par rapport à l'origine n° 18, on aurait $i_{18} = (9,11 - 8,97)/0,78 = 0,18$, d'où $\Delta G = (1,76 - 0,18)(0,91)(0,78) = 1,12$

m, soit 12% de la valeur phénotypique de cette origine.

Remarquons que le gain sur la production totale en volume doit être à peu près égal au double de ce chiffre (NANSON, 1964, 1968 b).

III.2. — Test de descendances maternelles de *Pinus nigra* cv. Koekelare

19 descendances maternelles du peuplement H₁ de Koekelare ont été installées en pépinière suivant un dispositif en quatre blocs complets. L'analyse de la variance sur les hauteurs moyennes par parcelle à 2 ans (S₁R₁) est donnée dans le tableau suivant:

Source de variation	DL	CM	F calc.	E (CM)
Descendances	18	2,7108	9,98***	$\sigma_e^2 + 4\sigma_\gamma^2$
Blocs	3	0,6305	2,32 NS	$\sigma_e^2 + 19\sigma_\beta^2$
Résidu	54	0,2715		σ_e^2
Total	75			

On a comme précédemment, $\sigma_e^2 = 0,2715$; $\sigma_G^2 = 0,6098$; $\sigma_P^2 = 0,6777$; $\sigma_P = 0,8232$ et $h_{\text{g}}^2 = 0,90$ avec $\bar{X}_{..} = 7,94 \text{ cm}$.

La sélection par exemple des 4 descendances phénotypiquement meilleures entraîne $i = 1,30$ et $\Delta G = (1,30)(0,90)(0,82) = 0,96 \text{ cm}$ soit 12,1% de la moyenne générale.

La descendance d'un verger constitué au moyen des arbres-mères correspondants aboutirait à un gain génétique de $\Delta A = 2\Delta G = 1,92 \text{ cm}$ soit de 24,2%, s'il y a panmixie.

IV. — Conclusions

1) L'héritabilité génotypique (ou héritabilité au sens large) peut-être utilisée pour le calcul du gain génotypique chaque fois que les éléments génétiques (ou variétés) peuvent être reproduits et utilisés identiques à eux-mêmes. Cette reproduction peut se faire non seulement par voie végétative, ce qui est admis, mais aussi par voie générative.

2) Le calcul de l'héritabilité dans les expériences forestières doit concerner les valeurs moyennes des éléments. On reproduit en effet des éléments et non des parcelles, et ce sont les valeurs moyennes des éléments qui constituent les critères de la sélection.

3) Les formules utilisées pour la sélection des animaux s'adressent généralement à des individus qui ne peuvent pas être reproduits identiques et non à des populations reproductibles identiquement; elles doivent donc être adaptées aux expériences comparatives des plantes et spécialement des espèces forestières.

4) La variance génotypique inter-éléments peut être dérivée du tableau des expérances mathématiques de l'analyse de la variance. La variance phénotypique correspondante relative aux valeurs moyennes peut être obtenue de plusieurs façons.

La plus simple est peut-être de calculer numériquement la variance estimée entre moyennes.

Une autre manière consiste à déterminer les composantes de la valeur attendue à partir du modèle mathématique.

La plus expéditive revient à diviser la valeur attendue du carré moyen au niveau élément par le nombre de valeurs sur lequel est calculé chaque moyenne (d'élément). La valeur attendue est fournie par des ouvrages de statistique pour les expériences les plus courantes.

L'application de ces méthodes permet d'établir les formules de h_{g}^2 pour diverses expériences (formules numérotées dans le texte).

5) On démontre que l'héritabilité génotypique permet de calculer le gain génotypique. Ce dernier est le gain qu'on obtiendrait en moyenne si on utilisait dans le milieu du test comparatif les génotypes (éléments) sélectionnés à partir des indications de ce test. Le gain génotypique peut aussi s'exprimer suivant les diverses formules présentées.

6) Les hypothèses de bases sur lesquelles reposent les formules sont généralement très plausibles et proches des conditions réelles de l'amélioration.

7) Le gain génétique consécutif au croisement panmictique des géniteurs dont la descendance maternelle «half-sib» a été testée dans une expérience comparative peut être estimée à partir du gain génotypique. Il est égal au double de ce dernier.

8) Les exemples donnés montrent la facilité de calcul de l'héritabilité génotypique et du gain génotypique à partir de données fournies par l'analyse d'expériences comparatives courantes. Les gains obtenus s'avèrent en général considérables.

Remerciements

Nous remercions vivement Monsieur Pierre DAGNELIE, Professeur de Statistique Mathématique à la Faculté des Sciences agronomiques à Gembloux, qui a bien voulu relire notre manuscrit et nous a fait part de remarques très précieuses.

Résumé

Cet article revoit certaines notions de génétique quantitative et tente de les adapter à quelques types d'expériences couramment rencontrés en génétique forestière.

Diverses formules de calcul de l'«héritabilité génotypique» (héritabilité au sens large) sont établies et discutées pour ces divers types d'expériences.

L'héritabilité génotypique permet de déterminer le «gain génotypique» qui est défini et exprimé au moyen de diverses formules. Les conditions d'application sont discutées. Dans le cas du test de descendances maternelles, le «gain génétique» peut être dérivé du gain génotypique.

Quelques exemples illustrent les modes de calcul et montrent que les gains peuvent s'avérer considérables.

Summary

This paper reviews some concepts of quantitative genetics and tries to fit them to some experimental designs currently met in forest genetics.

Various formulas of "genotypic heritability" (broad sense heritability) are established and discussed for these designs.

Genotypic heritability allows the determination of "genotypic gain" which is defined and expressed by means of different formulas. Application conditions are discussed. In the case of a half-sib progeny test, the "genetic gain" may be derived from the genotypic gain.

Some examples illustrate the computation process and show that obtained gains can be high.

Références bibliographiques

- DAGNELIE, P.: Cycles d'exposés sur les méthodes statistiques et leurs applications agronomiques. Notes inédites, Gembloux (1960). — DAGNELIE, P.: Théorie et méthodes statistiques. Duculot, Gembloux, vol. I, II, 378 pp., 451 pp. (1969, 1970). — FALCONER, D.: Introduction to quantitative genetics. Oliver & Boyd, Edinburgh and London, 365 pp. (1960). — HANSON, W. D.: Heritability. Statistical Genetics and Plant breeding, Symposium, North Carolina State College, Raleigh, Publ. no. 982, 125—140 (1963). — KEMPTHORNE, O.: An Introduction to Genetic Statistics. J. Wiley, New York, 545 pp. (1957). — KING, J. P.: Seed sources × environment interactions in Scotch Pine. I. Height growth. II. Needle length and color. *Silvae Genetica* 14, 105—115, 141—148 (1965). — LANGNER, W., und STERN, K.: Untersuchungen über den Austriebstermin von Fichten und dessen Beziehungen zu anderen Merkmalen. Allg. Forst- u. Jagdz. 135, 53—60 (1964). — LE ROY, H.: Statistische Methoden der Populationsgenetik. Birkhäuser, Basel, 397 pp. (1960). — LERNER, I. M.: Population genetics and animal improvement. Cambridge Univ. Press, 342 pp. (1950). — LERNER, I. M.: The genetic basis of selection. J. Wiley, New York, 298 pp. (1958). — LUSH, J. L.: Animal breeding plans. Iowa State College Press, 3rd Ed., 443 pp. (1945). — NAMKONG, G.: Problems of multiple trait breeding. FO—FTB—69, Washington, 7/4, 5pp.—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, n° 28—40 pp. (1964). — NANSON, A.: Contribution à l'étude de la valeur des tests précoce. I.—Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938). Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. E, n° 1,60 pp (1965). — NANSON, A.: Contribution à l'étude de la valeur des tests précoce. II.—Expérience internationale sur l'origine des graines du pin sylvestre (1906). Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. E, n° 2, 42 pp. (1967 a). — NANSON, A.: Tables de la différentielle de sélection dans la distribution normale (0,1). Biométrie-Praximétrie 8, 40—51 (1967 b). — NANSON, A.: Modèle théorique pour l'étude des tests précoce. Biométrie-Praximétrie 8, 84—107 (1967 c). — NANSON, A.: La valeur des tests précoce dans la sélection des arbres forestiers, en particulier au point de vue de la croissance. Diss. Doctorat, Gembloux, 242 pp. (1968 a). — NANSON, A.: Perspectives d'amélioration en première génération par sélection des provenances. *Silvae Genetica* 17, 130—132 (1968 b). — PEARCE, S. C.: Statistical techniques in fruit tree research. Biométrie-Praximétrie 6, 79—92 (1965). — SNEDECOR, G. W.: Statistical methods. Iowa State Univ. Press, Ames, USA, 5th Ed., 534 pp. (1962). — STERN, K.: Population genetics as a basis for selection; heritability, combined ability and progeny testing. FAO/FORGEN — 63, 2a—0, Stockholm (1963). — STERN, K.: Design, layout, and analysis of provenance experiments. IUFRO Kongress, München 1967, Sect. 22, 685—697 (1967). — STERN, K., and HATTEMER, H. H.: Problems involved in some models of selection in forest tree breeding. *Silvae Genetica* 13, 27—32 (1964).