

théorique. L'utilité du couplage, la même année, de plusieurs plans de croisement différents utilisant les mêmes parents ne peut qu'accentuer cette nécessité de compromis. En ce qui concerne la réalisation des éclaircies génétiques en verger nous nous sommes placés implicitement dans le cas où un calcul d'index définitif pouvait être fait dès avant la première éclaircie (ce qui est le cas chez le Pin maritime où les corrélations génétiques jeune-adulte le permettent). Chez d'autres espèces, dans la mesure où plusieurs calculs d'index devraient être réalisés après éclaircie, il est évident que la conservation à chaque étape d'un nombre suffisant de parents F0 sera le souci majeur du gestionnaire (nécessité de pouvoir à chaque étape estimer des paramètres génétiques fiables). C'est pourquoi le présent article ne prétend pas livrer des recettes toutes faites mais fournir quelques éléments de décision parmi d'autres. Un autre éclairage sous l'angle de la réduction de la base génétique dans un programme de sélection récurrente (modification de fréquence génique et probabilité de fixation d'un allèle) est donné par KANG (1980, 1983) en ce qui concerne les plans de croisements "single pair", factoriel et diallèle. Toutefois, l'extrême simplification du modèle utilisé (un seul locus) rend difficiles les applications pratiques. Le concept de coefficient de consanguinité utilisé par notre travail présente l'avantage de reposer sur une large base expérimentale et de ne pas faire intervenir d'hypothèse sur le nombre de gènes impliqués dans le contrôle des caractères pris en compte dans un programme d'amélioration.

Bibliographie

ARBEZ, M., BARADAT, Ph., MAUGE, J. P., MILLIER, C. et BADIA, J.: Some problems related to use of selection indices in forest tree breeding. Proceedings of the IUFRO Joint Meeting on Population and Ecological Genetics Breeding Theory and Progeny Testing, Stockholm, 1974, (1974). — BARADAT, Ph.: Sélection combinée multicaractère chez le Pin maritime. Divers modèles d'index de sélection utilisés. C.R. 104ème Congrès des Sociétés savantes, Fasc. 2, p. 299—314, (1979). — BARADAT, Ph., ILLY, G., MAUGE, J. P. et MENDIBOURE, P.: Sélection pour plusieurs caractères sur indices. Programme de calcul. Application à la conduite des vergers à

graines, tests de descendances. Rapport annuel de l'Association Forêt-cellulose, p. 46—69, (1970). — BARADAT, Ph., ILLY, G., MAUGE, J. P. et MENDIBOURE, P.: Conception et réalisation d'un verger à graines test de descendances de Pin maritime. Rapport annuel de l'Association Forêt-cellulose, p. 16—42, (1970). — BARADAT, Ph., MARPEAU, A. et BERNARD-DAGAN, C.: Les terpènes de Pin maritime, aspects biologiques et génétiques. VI. Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écart à la panmixie dans un verger à graines de semis. Ann. Sci. Forest. 41 (2): 107—134, (1984). — BELL, G. D. et FLETCHER, A. M.: Computer organised orchard layout (cool) based on the permuted neighbourhood design concept. Silvae Genetica 27: 223—225, (1978). — CHRISTOPHE, C.: Stratégies de sélection sur indices à partir de plusieurs populations. Annales Amélior. Plantes 29 (3): 227—246, (1979). — DRYSON, W. G. et FREEMAN, G. H.: Seed orchard designs for sites with a constant prevailing wind. Silvae Genetica 17: 12—15, (1968). — FOWLER, D. P.: Effects of inbreeding in Red Pine, *Pinus resinosa* Ait. IV. Comparison with other northeastern *Pinus* species. Silvae Genetica 14: 76—81, (1965). — GIERTYCH, M. M.: Systematic layouts for seed orchards. Silvae Genetica 14: 91—94, (1964). — JOUVE, Ph.: Etude de la dépression de consanguinité chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Comparison de descendances d'arbres "plus" en autofécondation ou en croisement. Mémoire de D.A.A. "Amélioration des Plantes". E.N.S.A. Rennes, (1985). — KANG, H.: Limits of artificial selection under unbalanced mating systems. Theor. Appl. Genet. 58: 181—191, (1980). — KANG, H.: Limits of artificial selection under balanced mating systems with family selection. Silvae Genetica 32: 188—195, (1983). — LETRITI-LIART, M.: Etude des lois de croisement chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Estimation de trois facteurs d'écart à la panmixie dans un test de descendance de 14 ans. Mémoire de fin d'Etudes à l'E.N.I.T.E.F., (1984). — MÜLLER-STARK, G.: Reproductive systems in conifer seed orchards. I. Mating probabilities in a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. Silvae Genetica 31: 168—197, (1982). — NAMKOONG, G. et ROBERTS, J. H.: Choosing mating designs to efficiently estimate genetic variance components for trees. I. Sampling errors of standard analysis of variance estimators. Silvae Genetica 23: 43—53, (1974). — O'REILLY, C., PARKER, W. H. et BARKER, J. E.: Effect of pollination period and strobili number on random mating in a clonal seed orchard of *Picea mariana*. Silvae Genetica 23: 135—138, (1982). — SORENSEN, F. C. et MILES, R. S.: Self pollination effects on Douglas Fir and Ponderosa Pine seeds and seedlings. Silvae Genetica 23: 135—138, (1974). — WANG, C. W., PERRY, T. O. et JOHNSON, A. G.: Pollen dispersion of slash pine (*Pinus elliottii*) with special reference to seed orchard management. Silvae Genetica 9: 78—86, (1960). — WILCOX, M. O.: Inbreeding depression and genetic variances estimated from self and cross-pollinated families of *Pinus radiata*. Silvae Genetica 32: 89—96, (1982).

Méthode d'Evaluation de la Consanguinité chez les Plants issus des Vergers à Graines de Semis de Première Génération

II. Vergers à Graines de Demi-Frères

Par Ph. BARADAT*

(Reçu le 26 Juin 1985)

Résumé

Des formules sont établies qui permettent de calculer les paramètres de consanguinité des plants F2 produits par des vergers à graines de semis de demi-frères de première génération:

- . Proportion de descendants ayant des coefficients de consanguinité de 0, 1/8, 1/4, 1/2 ou 3/4.
- . Coefficient de consanguinité moyen.

Sont passés successivement en revue les différents cas de vergers de demi-frères issus de pollinisation libre ou contrôlée.

* Ph. BARADAT, I.N.R.A., Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers, Pierrotot, 33610 Cestas, France.

Mots-clés: Consanguinité, vergers à graines, polycross.

Summary

Formulae are established to compute consanguinity parameters of F2 plants produced by F1 half-sibs seedling seed orchards:

- . Proportion of offspring with inbreeding coefficient of 0, 1/8, 1/4, 1/2 or 3/4,
- . Average inbreeding coefficient.

Examined situations cover the cases of the different categories of half-sibs seed-orchards from open or controlled pollination.

Key words: inbreeding, seed orchards, genetic gain.

Zusammenfassung

Formeln werden entwickelt um Inzucht-Parameter für die F2-Nachkommen von F1-Halbgeschwister-Sämlings-Samenplantagen zu berechnen.

- Das Verhältnis der Nachkommenschaften mit Inzuchtkoeffizienten war 0, 1/8, 1/4, 1/2 oder 3/4.
- Der Inzuchtkoeffizient war durchschnittlich.
- Die untersuchten Situationen deckten sich mit verschiedenen Fällen der Halbgeschwister-Samenplantagen auf freier Abblüte oder aus kontrollierten Kreuzungen.

Une grande partie de l'approche méthodologique utilisée pour les vergers de familles de plein-frères restera valable et nous nous appuierons sur les résultats obtenus (BARADAT et LETRILLIART, 1987).

Les vergers à graines de semis de familles de demi-frères sont le plus souvent constitués de descendance maternelles appartenant à la même provenance ou à des provenances différentes. C'est par exemple le cas, en France, pour le Pin laricio de Corse ou aux Etats-Unis pour *Pinus palustris*. Un type de verger de demi-frères qui mériterait un certain développement dans beaucoup de programmes d'Amélioration, comme alternative beaucoup moins coûteuse et plus "robuste" aux vergers à graines de clones est le verger à graines de familles de demi-frères obtenues par "polycross" d'un groupe de clones sélectionnés sur test de descendance, le mélange de pollen utilisé provenant de ces mêmes clones. On peut à priori constituer ce deuxième type de verger polycross de 5 façons différentes:

- (a) En séparant les NO clones sélectionnés en 2 groupes disjoints:
 - . N1 "pères" qui fourniront le mélange pollinique
 - . N2 "mères" qui, pollinisées avec le mélange de pollen des N2 pères, donneront N2 familles de "demi-frères". Nous désignerons ce type comme "verger polycross 1".
- (b) En utilisant l'ensemble de NO clones comme pères (contribution au mélange de pollen) et comme mères: nous appellerons cette catégorie "verger polycross 2".
- (c) Une variante du cas précédent est obtenue en éliminant dans le lot de pollen utilisé pour chaque mère, le pollen provenant du clone maternel, ceci pour empêcher la possibilité d'autofécondation: nous l'appellerons "verger polycross 3".
- (d) On peut combiner les types (a) et (b) en utilisant l'ensemble de NO clones sélectionnés comme mères, mais en ne retenant comme pères qu'un sous-ensemble N1 < NO de clones très sélectionnés, ceci pour augmenter le gain génétique. Ce type sera désigné comme "Verger polycross 4".
- (e) Selon le principe mis en oeuvre en (c), il est possible, pour empêcher les autofécondations, d'éliminer dans le mélange de pollen utilisé par les familles de demi-frères de la catégorie (d), le père correspondant à chaque mère pollinisée, dans la mesure où la mère est incluse dans le groupe des N1 clones très sélectionnés. Nous appelerons cette dernière catégorie "verger polycross 5".

Nous regrouperons ces 5 types de vergers polycross sous l'appellation globale "vergers d'équivalents-clones", indiquant par là qu'ils peuvent se substituer à un verger à graines de clones classique comme moyen de sortie variéta-

le utilisant des clones testés sur descendance dans un schéma de sélection récurrente. Un prochain article fera le point sur l'intérêt et la composition optimale de ces vergers à graines. Les hypothèses de base sur lesquelles seront calculées les probabilités des diverses situations d'ascendance des plants F2 produits par les vergers de demi-frères sont les mêmes que celles que nous avons examinées pour les vergers de plein-frères. Il faut toutefois noter que, pour les vergers de demi-frères composés de descendance maternelles, l'hypothèse d'absence de lien de parenté et de consanguinité initiale au niveau des parents FO peut dans certains cas être mise en défaut: nous aurons l'occasion d'étudier ce problème dans le cas général des vergers de semis de génération avancée, car il doit être rapidement résolu pour la gestion optimale des vergers de 2ème génération de Pin maritime. Par ailleurs, si les descendance maternelles appartiennent à des provenances d'origine géographique très différente, des décalages phénologiques importants entre provenances peuvent augmenter sensiblement la fréquence des croisements consanguins par rapport aux prévisions.

1. Schémas d'ascendance possibles pour des plants issus de vergers de semis de demi-frères F1

La Figure 1 présente les 6 situations nouvelles possibles que l'on peut rencontrer dans l'ascendance de plants issus de vergers de demi-frères, par rapport à celles qui existent dans le cas des vergers de plein-frères: elles sont référencées par E6—E11. Ces situations font intervenir au moins une famille F1 issue d'autofécondation. Les coefficients de consanguinité possibles en F2 vont de 0 à 0,75. En ce qui concerne les 5 situations rencontrées dans les vergers de semis de plein-frères, on se reportera à BARADAT et LETRILLIART, 1987 (situations E1 E5).

2. Etablissement des formules générales

2.1. Cas du verger polycross de type 2

La Figure 2 donne, dans le cas du verger polycross 2 où l'ensemble des situations E1 E11 sont possibles, leurs conditions de réalisation en prenant en compte le taux de pollution par du pollen sauvage, t, et le taux d'autofécondation, s.

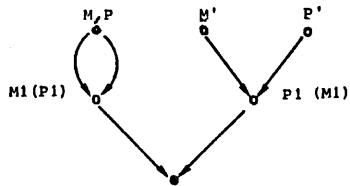
Formellement les combinaisons réalisées par ce type de verger représentent une table diallèle complète avec croisements réciproques et autofécondations. La seule différence par rapport à un ensemble de familles de plein-frères issues d'un tel plan de croisements est que seuls sont connus les effectifs n_{ij} des familles de demi-frères de mère commune. Les effectifs des familles de demi-frères de père commun, n_{ii} , des familles de plein-frères issus d'autofécondation, n_{jj} , d'allofécondation de la mère j par le pollen i, n_{ij} , ou de la mère i par le pollen j, n_{ji} ($j \neq i$) sont estimés par leurs espérances:

$$\begin{aligned} n_{ii} &= N\alpha_i q_i \\ n_{jj} &= N\alpha_j q_j \\ n_{ii} &= n_{.i} \alpha_i q_i \\ n_{jj} &= n_{.j} \alpha_j q_j \\ n_{ij} &= n_{.j} \alpha_i q_i \\ n_{ji} &= n_{.i} \alpha_j q_j \end{aligned}$$

Le premier indice est l'indice paternel et le deuxième l'indice maternel. N désigne toujours le nombre total d'in-

E6 : Croisement entre 2 non-apparentés dont l'un est issu d'une famille "self". ($F = 0$)
 $M \equiv P O M' O P'$

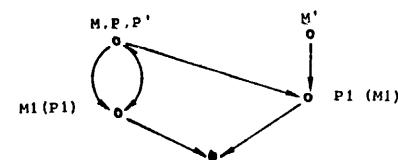
Cross between two unrelated individuals one of them belonging to a selfed family.



E7 : Croisement entre 2 demi-frères de père commun dont l'un est issu d'une famille "self". ($F = 0, 25$)

E7 : Croisement entre 2 demi-frères de père commun dont l'un est issu de famille "self". ($F = 0, 25$)
 $M \equiv P \equiv P' O M'$

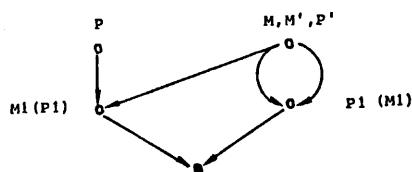
Cross between two half-sibs from common father one of them belonging to a selfed family.



E8 : Croisement entre 2 demi-frères de mère commune dont l'un est issu de famille "self". ($F = 0, 25$)

$$M \equiv M' \equiv P' O P$$

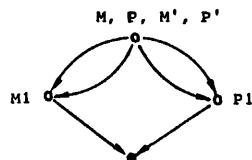
Cross between two half-sibs from a common mother one of them belonging to a selfed family.



E10 : Croisement entre 2 plein-frères issus de la même famille "self" ($F = 0, 5$)

$$M \equiv P \equiv M' \equiv P'$$

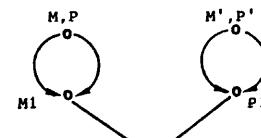
Cross between two full-sibs from the same selfed family.



E9 : Croisement entre 2 non apparentés issus chacun d'une famille "self" ($F = 0$)

$$M \equiv P O M' \equiv P'$$

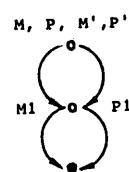
Cross between two unrelated individuals belonging both to a selfed family.



E11 : Autofécondation d'un individu issu d'une famille "self" ($F = 0, 75$).

$$M \equiv P \equiv M' \equiv P', M1 \equiv P1$$

Selfing of one individual from a selfed family.

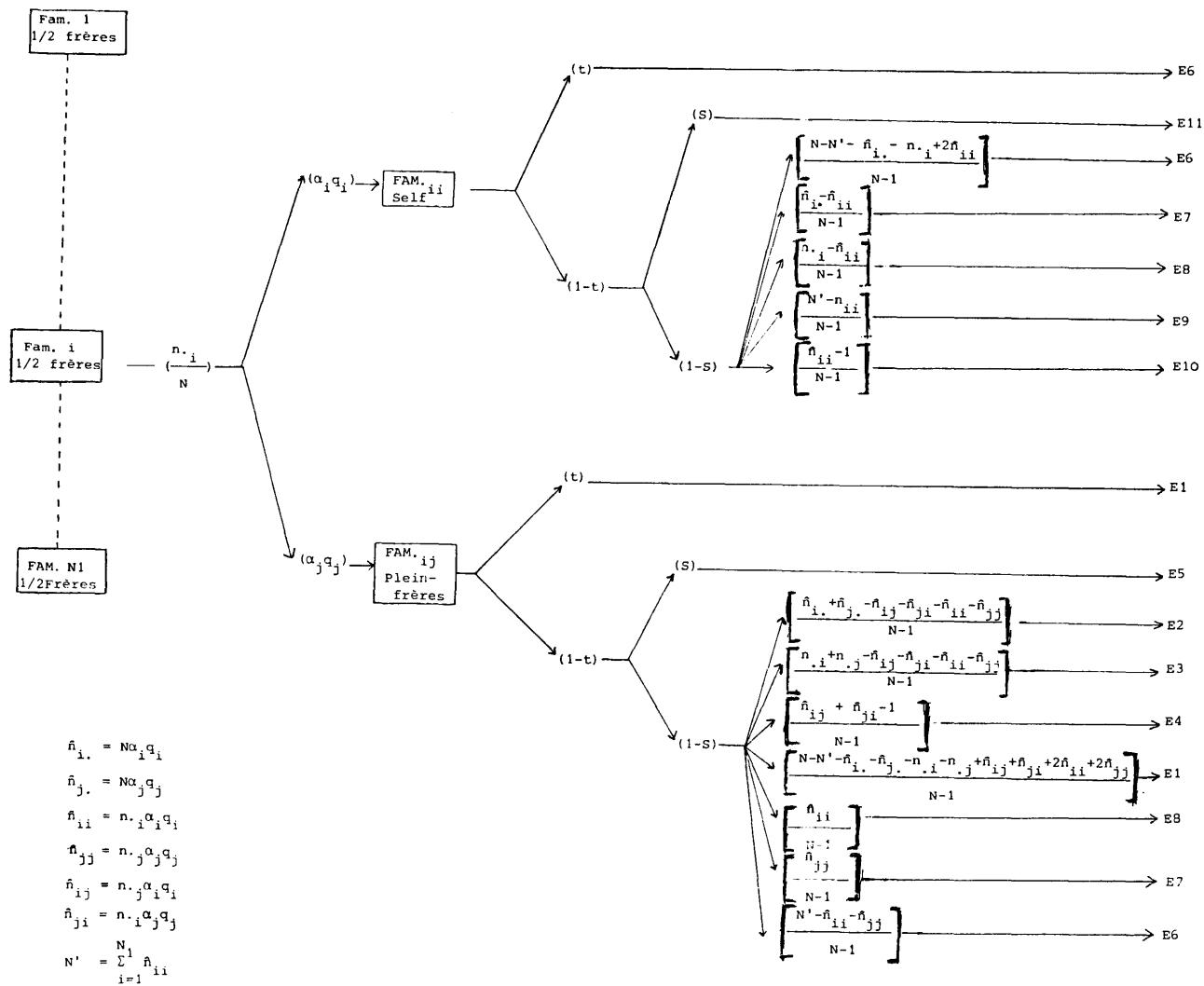


\equiv : identité entre 2 grands-parents ou parents (M, M', P, P', ou M1, P1)
 \circ : non-identité

\equiv : identity between 2 grand-parents or parents
 \circ : non identity

N.B. Les événements E6, E7 et E8 peuvent chacun être obtenus de deux façons différentes, en permutant les parents M1 et P1.

Figure 1. — Généalogies faisant intervenir au moins un parent F1 issu d'autofécondation chez un descendant F2 issu d'un verger à graines de semis de demi-frères F1.
Genealogies with at least one F1 parent from selfed family for a F1 seedling seed orchard of half-sibs.



Entre parenthèses ou entre crochets sont données les probabilités élémentaires de chaque étape.
Between brackets or between braces are given elementary probabilities of each step.

Figure 2. — Conditions de réalisation des évènements E1 E11 dans le cas du polycross de type 2 avec inégalité de proportions des différents pollens FO "utiles" et possibilité d'autofécondation et de pollution par du pollen sauvage au stade F1.
Possibility of realization of E1 E11 events in the case of a type 2 polycross with inequality of proportions of the different effective Fo pollens and with selfing and background pollination at F1 stage.

dividus F1, α_i ou α_j sont les pouvoirs fécondants du i ème ou du j ème pollen et q_i ou q_j leurs proportions respectives dans le mélange; N_1 est le nombre de parents. Cette formulation n'implique donc pas d'égalité de pouvoir fécondant des différents pollens FO, mais simplement une valeur uniforme de ce pouvoir fécondant en cas d'autofécondation ou d'allofécondation et, implicitement, une égalité de probabilité de survie, en F1, des plants consanguins ou non consanguins.

Pour simplifier les calculs, nous poserons que N' est l'effectif estimé des individus F1 issus d'autofécondation:

$$N' = \sum_{i=1}^{N_1} n_{ii}$$

A partir des effectifs connus ou estimés, la démarche pour le calcul des probabilités $P_1 = \text{Prob}(E1) \dots P_{11} = \text{Prob}(E11)$ est la même que dans le cas des vergers de familles de plein-frères. Ces probabilités sont données dans le tableau 1 avec leurs valeurs asymptotiques pour

N grand et des effectifs constants par famille de plein-frères. Ce tableau donne également les probabilités totales des situations qui conduisent à la même valeur du coefficient de consanguinité ($F = 0, 1/8, 1/4, 1/2, 3/4$).

2.2 Généralisation aux autres catégories de vergers de demi-frères

Nous venons donc de montrer que la méthode de calcul applicable aux vergers de demi-frères est la même que celle utilisée pour les vergers de plein frères représentant les mêmes combinaisons parentales: il suffit de remplacer les effectifs connus de familles de plein-frères par leurs estimations.

Les modes de calcul à utiliser pour les catégories de vergers polycross autres que le type 2 sont donc établis: pour le polycross de type 1, c'est le modèle factoriel qui s'applique, pour le type 3, le modèle du demi-diallèle. En ce qui concerne les types 4 et 5, les calculs peuvent être conduits en paramétrant les valeurs α_i et q_i des différents pères

Tableau 1. — Formules de calcul de P₁ P₁₁ dans le cas d'un verger de familles polycross et avec autofécondations en FO (type 2). Computing formulae of P₁ P₁₁ in the case of a polycross seed orchard where fathers and mothers are identical and with selfing in FO (type 2).

Probabilité/Evénement	Formule générale (effectif/famille de plein-frère variable)	Formule asymptotique (effectif/famille grande et constante)
P ₁ : F = 0	$\frac{t}{N} \cdot \frac{(N-N')}{N(N-1)} + \frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[(N-N') \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j=1}^{N1} (n_{i,j} + n_{j,i}) + 2 \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{i,i} + n_{j,j}) \right]$	$\frac{t(N1-1)}{N1} + \frac{(1-t)(1-S)(N1-1)(N1-2)}{N1^3}$
P ₂ : F = 0,125	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j} + n_{i,i}) \right]$	$\frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)(N1-2)}{N1^3}$
P ₃ : F = 0,125	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j} + n_{i,i}) \right]$	$\frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)(N1-2)}{N1^3}$
P ₄ : F = 0,25	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - N + N' \right]$	$\frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3}$
P ₅ : F = 0,5	$\frac{(1-t)S}{N} \cdot \frac{(N-N')}{N}$	$\frac{(1-t)S(N1-1)}{N1}$
P ₆ : F = 0	$\frac{EN'}{N} + \frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[2N' \cdot (N-N') - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) + 2 \sum_{i=1}^{N1} n_{i,i}^2 \right]$	$\frac{t}{N1} + \frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)(N1-2)}{N1^3}$
P ₇ : F = 0,25	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,j} + n_{j,i}) \right]$	$\frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3}$
P ₈ : F = 0,25	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,j} + n_{j,i}) \right]$	$\frac{2(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3}$
P ₉ : F = 0	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - N + N' \right]$	$\frac{(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3}$
P ₁₀ : F = 0,5	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - N + N' \right]$	$\frac{(1-t)(1-S)}{N1^3}$
P ₁₁ : F = 0,75	$\frac{(1-t)SN'}{N}$	$\frac{(1-t)S}{N1}$
P'1 (E1 JE6UE9) : F = 0	$t + \frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N^2 + \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j=1}^{N1} n_{i,j} (n_{i,j} + n_{j,i}) + \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{i,i} + n_{j,j}) \right]$	$t + \frac{(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3} \left[(N1-1)(N1-2)+1 \right]$
P'2 (E2UE3) : F = 0,125	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j} + n_{i,i}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{i,i} + n_{j,j}) \right]$	$\frac{4(1-t)(1-S)(N1-1)(N1-2)}{N1^3}$
P'3 (E4UE7UE8) : F = 0,25	$\frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[N1 \cdot N1 \cdot \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,i} + n_{j,j} + n_{i,i}) - \sum_{i=1}^{N1} \sum_{j \neq i=1}^N n_{i,j} (n_{i,j} + n_{j,i} + n_{i,i}) \right]$	$\frac{6(1-t)(1-S)(N1-1)}{N1^3}$
P'4 (E5UE10) : F = 0,5	$\frac{(1-t)S(N-N')}{N} + \frac{(1-t)(1-S)}{N(N-1)} \left[\sum_{i=1}^{N1} n_{i,i}^2 - N' \right]$	$\frac{(1-t)S(N1-1)}{N1} + \frac{(1-t)(1-S)}{N1^3}$
P'5 (E11) : F = 0,75	$\frac{(1-t)S}{N}$	

(avec la valeur 0 lorsqu'un père est absent). Toutefois l'établissement des formules asymptotiques nécessite de redéfinir les conditions de réalisation de E1 E11 en combinant les modèles diallèle (croisements à l'intérieur du sous-ensemble commun de pères et de mères) et factoriel (croisements entre pères de ce sous-ensemble et mères "supplémentaires"). Nous n'étudierons en détail que les vergers polycross de type 4 car nous montrerons dans le 3ème chapitre que l'élimination des autofécondations entre parents FO ne conduit pas à une réduction de la consanguinité en F2.

En ce qui concerne les vergers à graines de descendances maternelles, c'est bien évidemment le modèle hiérarchique qui s'applique, mais inversé par rapport au schéma habituel (mère en niveau 1): ceci dans la mesure où les environnements polliniques peuvent être considérés comme distincts d'un arbre-mère à l'autre. Le problème est alors de déterminer le nombre de pollinisateurs qui interviennent dans la fécondation de chaque arbre-mère et leurs contributions respectives; pratiquement on sera le plus souvent conduit à considérer les nombres de familles de plein-frères, N2, comme très grands et à poser:

$$\frac{1}{N^2} \approx 0$$

2.3. Etude particulière du verger polycross de type 4

Soit NO le nombre de mères FO et $N1 < NO$, le sous-ensemble de pères FO correspondant à une intensité de sélection plus forte.

La Figure 3 représente les différentes possibilités de pollinisation pour une mère F1 issue d'une mère FO appartenant ou n'appartenant pas au sous-ensemble des N1 pères.

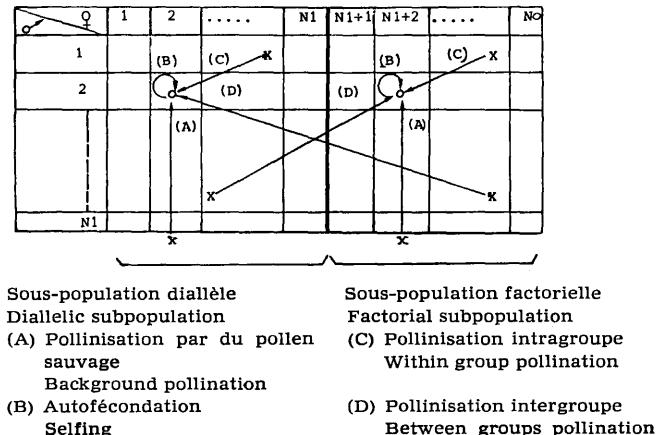


Figure 3. — Possibilités de pollinisation d'une mère F1 issue d'une mère FO appartenant ou n'appartenant pas au sous-ensemble des N1 pères, dans le cas d'un verger polycross de type 4.

Possibilities of pollination of a F1 mother from a FO mother who belongs or who doesn't belong to the subset of N1 fathers, in the case of a type 4 polycross seed orchard.

Obtre les pollinisations par du pollen sauvage ou les autofécondations, peuvent exister dans chaque cas des croisements "intra-groupe", entre individus issus du même groupe de mères (mères incluses dans le groupe des N1 pères ou mères "supplémentaires") ou "inter-groupes", le pollinisateur étant issu de l'autre groupe de mères FO.

L'ensemble de ces croisements combinent deux sous-populations F1:

- . une sous-population de structure diallelique, issue des mères 1 à N1,
 - . une sous-population de structure factorielle, issue des mères N1 + 1 à NO.

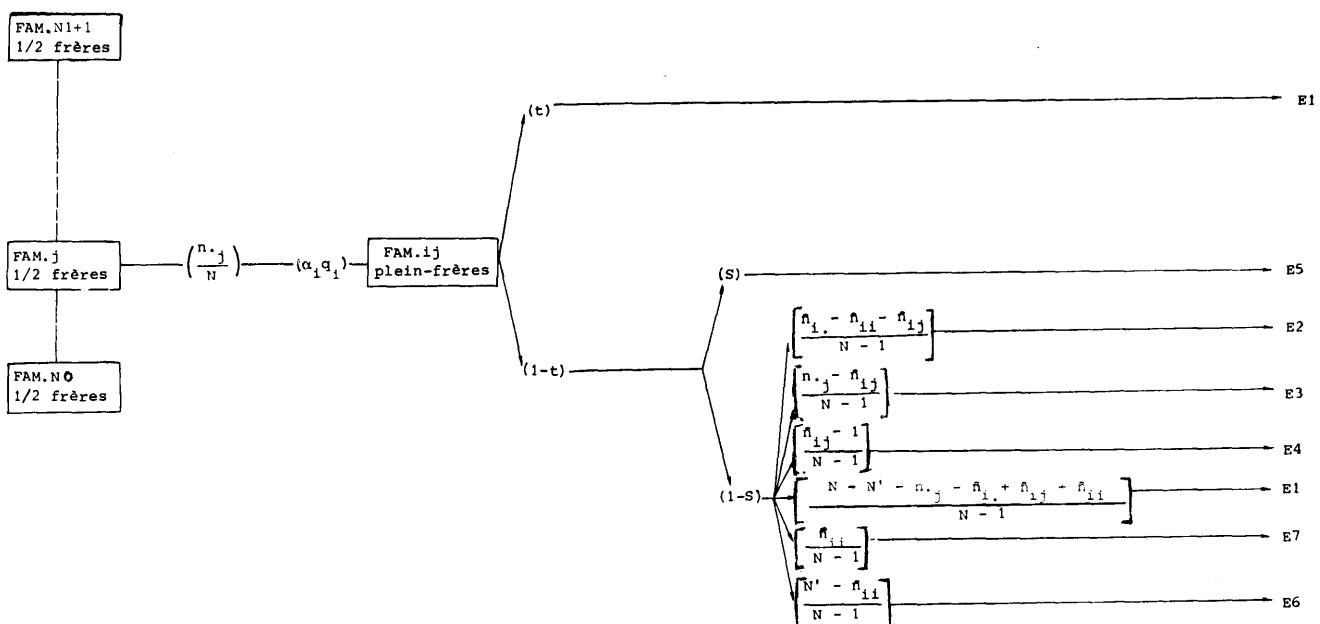


Figure 4. -- Conditions de réalisation des événements E1 E7 dans le cas d'une mère F1 appartenant à la sous-population factuelle d'un polycross de type 4, avec irrégularité de proportion des différents pollens FO "utiles" et possibilité d'autofécondation et de pollution par du pollen sauvage au stade F1 ($NO \geq j > N1$).

Possibilities of realization of E1 E7 events in the case of a F1 mother belonging to the factorial subpopulation of a type 4 poly-cross with inequality of proportions of the different effective FO pollens and with selfing and background pollination at F1 stage
 $(NO \geq j > N1)$.

Tableau 2. — Formules de calcul de P₁ P₁₁ dans le cas d'un verger polycros où les pères sont un sous-ensemble des mères et avec autofécondations en FO (type 4). Computing formulae of P₁ P₁₁ in the case of a polycross seed orchard where fathers are a subsample of mothers and with selfing in FO (type 4).

Probabilité/Événement Probability/Event	Formule générale (effectif/famille de plein-frères variable) General formula (variable size of full-sib family)	Formule asymptotique (effectif/famille grand et constante). Asymptotic formula (family size great and constant).
P ₁ : F = 0	$\frac{t \cdot (N-N')}{N} + \frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ (N - N')^2 + \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + 2 \sum_{j \neq i} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) - \sum_{j \neq i} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j \neq i+1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$\frac{t \cdot (N-N)}{N \cdot (N-1)} + \frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1) \cdot [N \cdot (N-1) - N1]}{N \cdot N1 \cdot N2}$
P ₂ : F = 0, 125	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{(N \cdot N1-2) \cdot (N-2)} \cdot N1 \cdot N2$
P ₃ : F = 0, 125	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{(N \cdot N1-4) \cdot (N1-1)} \cdot N1 \cdot N2$
P ₄ : F = 0, 25	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1+N2-2)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₅ : F = 0, 5	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot (N-N')}{N}$	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot (N1-N)}{N \cdot (N-1)}$
P ₆ : F = 0	$\frac{Nt'}{N} + \frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ 2N' \cdot (N - N') - \sum_{i=1}^{N1} (\bar{n}_{ii} + \bar{n}_{ii} \cdot \bar{n}_{ii}) - \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j \neq i} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] + \sum_{i=1}^{N1} \bar{n}_{ii}^2 \right\}$	$\frac{t}{N \cdot (N-2)} \cdot \frac{2 \cdot (1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot N1 \cdot N2}$
P ₇ : F = 0, 25	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j \neq i} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right] \right\}$	$\frac{2 \cdot (1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₈ : F = 0, 25	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left[\sum_{i=1}^{N1} \left(\bar{n}_{ii} + \bar{n}_{ii} \cdot \bar{n}_{ii} - \bar{n}_{ii} \cdot \bar{n}_{ii} \right) + \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j \neq i} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] + N'$	$\frac{2 \cdot (1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₉ : F = 0	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left[N' \cdot 2 - \frac{N1}{\sum_{i=1}^{N1} \bar{n}_{ii}} \right]$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₁₀ : F = 0, 5	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left[\frac{N1}{\sum_{i=1}^{N1} \bar{n}_{ii}} \cdot 2 - N' \right]$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₁₁ : F = 0, 75	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot N'}{N}$	$\frac{(1-t) \cdot S}{N \cdot (N-2)}$
P ₁ (E1UE6UE9) : F = 0	$t + \frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ N^2 - \sum_{i=1}^{N1} (\bar{n}_{ii} + \bar{n}_{ii} \cdot \bar{n}_{ii}) + \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$t + \frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot (N1-1) \cdot [N \cdot (N-2) - N1 + 1]}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₂ (E2UE3) : F = 0, 125	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - 2\bar{n}_{ij} \cdot 2\bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - 2\bar{n}_{ij} \cdot 2\bar{n}_{ij}) \right] \right\}$	$\frac{(1-t) \cdot (1-S) \cdot [N \cdot (N1+N2-5) + N1 \cdot (N1-7) + 3]}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₃ (E4UE7UE5) : F = 0, 25	$\frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left\{ \sum_{i=1}^{N1} \left[\sum_{j=1}^{N1} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - 2\bar{n}_{ij} \cdot 2\bar{n}_{ij}) + \sum_{j=N1+1}^{N2} (\bar{n}_{ij} + \bar{n}_{ij} \cdot \bar{n}_{ij} - 2\bar{n}_{ij} \cdot 2\bar{n}_{ij}) \right] - N \cdot N' + N'' \right\}$	$\frac{2 \cdot (N1+N2-2)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₄ (E5UE10) : F = 0, 5	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot (N-N')}{N} + \frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N \cdot (N-1)} \left[\sum_{i=1}^{N1} \bar{n}_{ii}^2 - N' \right]$	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot (N1-1)}{N \cdot (N-1)} + \frac{(1-t) \cdot (1-S)}{N1 \cdot N2} \cdot \frac{1}{2}$
P ₅ (E11) : F = 0, 75	$\frac{(1-t) \cdot S \cdot N'}{N}$	$\frac{(1-t) \cdot S}{N \cdot (N-2)}$

La Figure 4 donne les conditions de réalisation des événements E1 E7, les seuls possibles, pour une mère appartenant à la sous-population factorielle. En ce qui concerne la sous-population diallelique, les événements possibles et leurs conditions de réalisation sont exactement les mêmes que ceux présentés sur la Figure 2.

Pour simplifier les calculs nous poserons que N'' est l'effectif estimé des individus appartenant à la sous-population factorielle:

$$N'' = \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=N_1+1}^{N_0} n_{ij}$$

Le Tableau 2 donne les formules de calcul des probabilités P_1 P_{11} établies en combinant les probabilités élémentaires données par les Figures 2 et 4. Naturellement, dans le cas où le nombre de pères est identique au nombre de mères ($N_1 = N_0$), on retrouve les formules du Tableau 1.

Si l'on a besoin d'utiliser les formules du Tableau 2 dans le cas où les mères sont un sous-ensemble des pères (par exemple à la suite de l'échec de certains croisements), il suffit naturellement de redéfinir N_0 comme le nombre de pères et N_1 comme le nombre de mères. Il convient également, dans ce cas, pour la réécriture des formules génératrices,

de tenir compte du fait que ce sont les effectifs n_{ii} et n_{jj} qui sont estimés et non plus les n_i et n_j (puisque le premier indice devient l'indice maternel). Les formules asymptotiques n'ont pas à être recalculées bien que les rôles respectifs des pères et des mères ne soient pas symétriques.

Par ailleurs, les formules générales du Tableau 2 permettent de calculer les probabilités de chaque classe de coefficient de consanguinité correspondant à un verger polycross de type 5. Il suffit de poser $n_{ii} = n_{jj} = 0$ puisque ce type de verger exclut les parents F1 issus d'autofécondation. On obtient alors les valeurs asymptotiques suivantes:

$$P'1 = t + \frac{(1-t)(1-s)}{N_1(N_0-1)^2} \left\{ N_0 [N_0(N_1-1) - 4N_1 + 5] - N_1(N_1-6) - 6 \right\}$$

$$P'2 = \frac{(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)(N_0+N_1-4)}{N_1(N_0-1)^2}$$

$$P'3 = \frac{(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)}{N_1(N_0-1)^2}$$

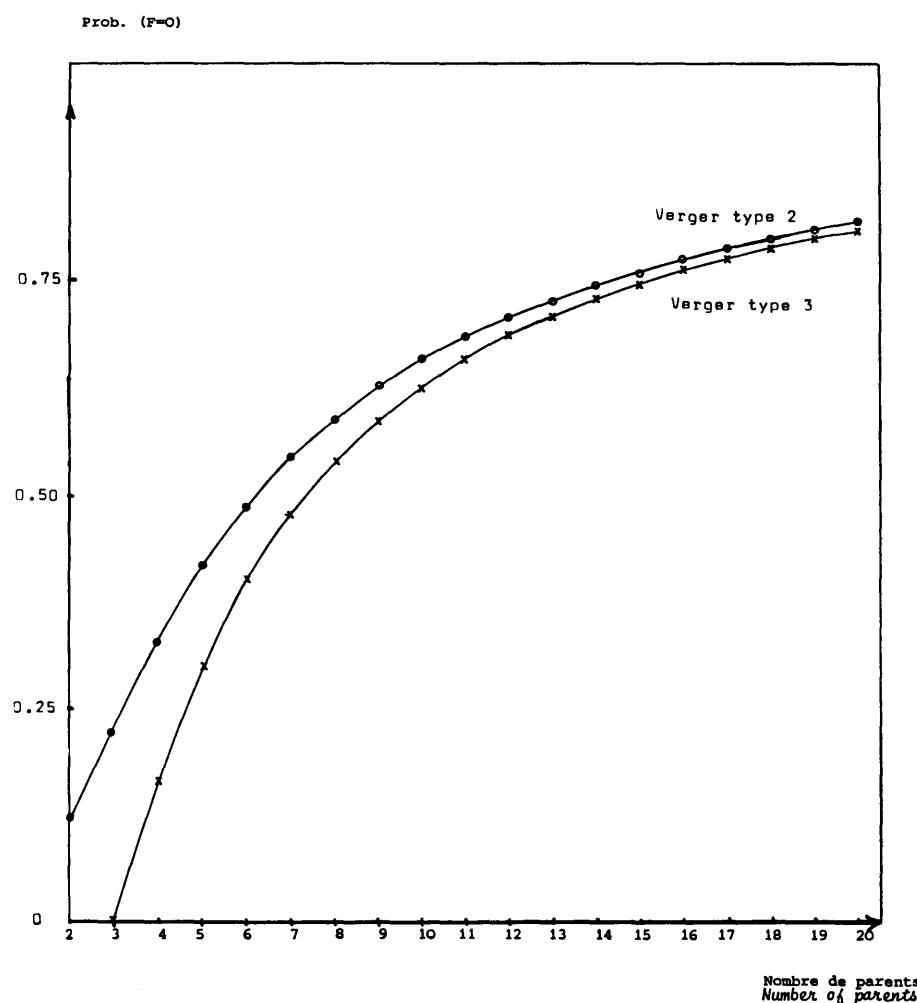


Figure 5. — Evaluation de Prob ($F = 0$) en fonction du nombre de clones parents pour les vergers polycross de types 2 (avec autofécondation) et 3 (sans autofécondation).

Evaluation of Prob ($F = 0$) in relation with number of parents for type 2 polycross seed orchards (with selfing) and type 3 (without selfing).

Comme pour les vergers de types 1 et 3, on a dans ce cas:

$$P'4 = (1-t)S \quad \text{et} \quad P'S = 0$$

Dans la mise au point que nous ferons sur les vergers d'équivalents-clones, la prise en compte des polycross de types 3 et 5 sera utile afin d'estimer la robustesse vis à vis du handicap des parents F1 issus d'autofécondation pour ce qui est du taux de survie et de la fécondité.

3. Exemple d'application pratique

Comme illustration, nous comparerons à l'aide des formules asymptotiques, les paramètres de consanguinité de vergers à graines polycross de types 2 et 3, pour un nombre de clones FO allant de 2 à 20.

Nous utiliserons les formules du *Tableau 1* de cet article pour le verger polycross 2 et celles du *Tableau 1* de BARADAT et LETRILLIART (1987) (diallèle) pour le verger polycross 3. Les taux de pollution et d'autofécondation seront supposés nuls.

La *Figure 5* présente en fonction du nombre de clones, l'évolution comparée de Prob ($F = 0$) qui est le paramètre de consanguinité le plus important. On voit que, paradoxalement, la suppression des autofécondations dans le verger de type 3 n'a pas réduit, mais au contraire augmenté la consanguinité en F2. Cela est dû au fait qu'avec un nombre limité de parents les situations E6 et E9 qui conduisent toutes deux à une valeur de $F = 0$ augmentent les possibilités de "choix" entre parents F1 sans lien de parenté entre eux. Les vergers à graines de types 3 et 5 ne présentent donc en réalité aucun intérêt pratique surtout si l'on songe que la réalisation des croisements est compliquée par la manipulation de N1 lots de pollen au lieu d'un seul.

Conclusion

Ce deuxième article consacré à l'évaluation des paramètres de consanguinité en verger à graines de semis permet donc de traiter tous les cas de figures concernant les vergers de demi-frères. La principale difficulté d'application des formules qui y sont développées réside dans l'imprécision ou l'absence d'estimations des différences de pouvoir fécondant des différents lots de pollens ainsi que dans la variation éventuelle de ce pouvoir fécondant suivant que le pollen est utilisé en autofécondation ou en allogéfondation. Par ailleurs, divers phénomènes tels que la compétition zygotique, en cas de formation d'embryons multiples dans un même ovule, peuvent désavantager certains génotypes et, en particulier, ceux qui ont un coefficient de consanguinité non nul. Enfin il est évident que la probabilité de survie des différents plants F2 issus de l'interpollinisation des parents F1 n'est pas indépendante du coefficient de consanguinité mais une fonction décroissante de ce paramètre.

Il faut cependant noter que ces facteurs, s'ils peuvent diminuer la production d'un verger à graines en terme de nombre de graines pleines, de graines viables, ou de pourcentage de survie des plants qui en sont issus, tendent à diminuer le niveau de consanguinité des peuplements constitués à partir de graines améliorées.

Il en résulte que l'utilisation des formules élaborées dans ces deux articles revient à estimer des valeurs maximales des paramètres de consanguinité, les valeurs réelles

pouvant être sensiblement inférieures. Ceci est d'autant plus vrai que la pollution par du pollen extérieur et l'inter-pollinisation entre différentes tranches de verger à graines issues de parents différents tendent également à abaisser le niveau moyen de consanguinité de la graine produite.

Une mise au point de synthèse tentera de développer, à partir de bases expérimentales obtenues en particulier sur *Pinus sylvestris* et *P. radiata* des formules qui cernent de plus près la réalité biologique.

Bibliographie

- ARBEZ, M., BARADAT, Ph., MAUGE, J. P., MILLIER, C. et BADIA, J.: Some problems related to use of selection indices in forest tree breeding. Proceedings of the IUFRO Joint Meeting on Population and Ecological Genetics Breeding Theory and Progeny Testing. Stockholm, 1974, (1974). — BARADAT, Ph.: Sélection combinée multicaractère chez le Pin maritime. Divers modèles d'index de sélection utilisés. C. R. 104ème Congrès des Sociétés savantes, Fasc. 2. p 299—315, (1979). — BARADAT, Ph., ILLY, G., MAUGE, J. P. et MENDIBOURNE, P.: Sélection pour plusieurs caractères sur indices. Programme de calcul. Application à la conduite des vergers à graines, tests de descendances. Rapport annuel de l'Association Forêt-cellulose. p. 46—69, (1970). — BARADAT, Ph., ILLY, G., MAUGE, J. P. et MENDIBOURNE, P.: Conception et réalisation d'un verger à graines test de descendances de Pin maritime. Rapport annuel de l'Association Forêt-cellulose. p. 16—42, (1970). — BARADAT, Ph., MARPEAU, A. et BERNARD-DAGAN, C.: Les terpènes de Pin maritime, aspects biologiques et génétiques. VI. Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écart à la panmixie dans un verger à graines de semis. Ann. Sci. Forest. 41 (2): 107—134, (1984). — BARADAT, Ph. et LETRILLIART, M.: Méthode d'Evaluation de la Consanguinité chez les Plantes issus des Vergers à Graines de Semis de Première Génération. I. Vergers à Graines de Plein Frères. Silvae Genetica 36: 115—125, (1987). — BELL, G. D. et FLETCHER, A. M.: Computer organised orchard layout (cool) based on the permuted neighbourhood design concept. Silvae Genetica 27: 223—225, (1978). — CHRISTOPHE, C.: Stratégies de sélection sur indices à partir de plusieurs population. Annales Amélior. Plantes 29 (3): 227—246, (1979). — DYSON, W. G. et FREEMAN, G. H.: Seed orchard designs for sites with a constant prevailing wind. Silvae Genetica 17: 12—15, (1968). — FOWLER, D. P.: Effects of inbreeding in Red Pine, *Pinus resinosa* Ait. IV. Comparison with other northeastern *Pinus* species. Silvae Genetica 14: 76—81, (1965). — GIERTYCH, M. M.: Systematic lay-outs for seed orchards. Silvae Genetica 14: 91—94, (1964). — JOUVE, Ph.: Etude de la dépression de consanguinité chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Comparaison de descendances d'arbres "plus" en autofécondation ou en croisement. Mémoire de D.A.A. "Amélioration des Plantes". E.N.S.A. Rennes, (1983). — KANG, H.: Limits of artificial selection under unbalanced mating systems. Theor. Appl. Genet. 58: 181—191, (1980). — KANG, H.: Limits of artificial selection under balanced mating systems with family selection. Silvae Genetica 32: 188—195, (1983). — LETRILLIART, M.: Etude des lois de croisement chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Estimation de trois facteurs d'écart à la panmixie dans un test de descendance de 14 ans. Mémoire de fin d'Etudes à l'E.N.I.T.E.F., (1984). — MÜLLER-STARCK, G.: Reproductive systems in conifer seed orchards. I. Mating probabilities in a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. Silvae Genetica 31, 168—197, (1982). — NAMKOONG, G. et ROBERDS, J. H.: Choosing mating designs to efficiently estimate genetic variance components for trees. I. Sampling errors of standard analysis of variance estimators. Silvae Genetica 23: 43—53, (1974). — O'REILLY, C., PARKER, W. H. et BARKER, J. E.: Effect of pollination period and strobili number on random mating in a clonal seed orchard of *Picea mariana*. Silvae Genetica 23: 135—138, (1982). — SORENSEN, F. C. et MILES, R. S.: Self pollination effects on Douglas Fir and Ponderosa Pine seeds and seedlings. Silvae Genetica 23: 135—138, (1974). — WANG, C. W., PERRY, T. O. et JOHNSON, A. G.: Pollen dispersion of slash pine (*Pinus elliottii*) with special reference to seed orchard management. Silvae Genetica 9: 78—86, (1960). — WILCOX, M. O.: Inbreeding depression and genetic variances estimated from self and cross-pollinated families of *Pinus radiata*. Silvae Genetica 32: 89—96, (1982).