

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

III. Application à l'Optimisation d'une Alternative Economique aux Vergers à Graines de Clones d'Elite: les Vergers d'Equivalents-Clones

Par PH. BARADAT*)

(Reçu le 26 Juin 1985)

Résumé

Les propriétés de vergers à graines polycross constitués à partir de clones testés sur descendance sont étudiées. On montre que le verger polycross de type 4, établi à partir de clones utilisés comme mères, pollinisés par un sous-ensemble de pères plus sélectionnés, est un moyen idéal de sortie variétale. Il se révèle supérieur à tous points de vue au classique verger à graines de clones d'élite. Un critère est fourni pour optimiser la structure de ce type de verger en fonction des objectifs poursuivis.

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

Summary

Properties of polycross seed orchards, from progeny tested clones are studied. It is shown that the best kind is type 4 where clones used as female parents are pollinated by a subsample of more selected fathers. This kind of orchard is an ideal mean of varietal output. It is superior for every aspect to classical elite clonal seed orchard. A criterion is supplied for optimization of structure of this orchard to fulfill the aim of the breeder.

Key words: inbreeding, seed orchards, genetic gain, polycross.

Zusammenfassung

Es wurden die Eigenheiten von Polycross-Samenplantagen aus Nachkommenschaften getesterter Klone untersucht, wobei gezeigt wird, daß die beste Sorte Typ 4 ist, bei dem Klone, die als weibliche Eltern benutzt werden, mit einer Untergruppe von mehreren selektierten Vätern bestäubt werden. Diese Art der Plantage ist ein ideales Mittel für die Variation der Ausbeute. Sie ist in jeder Hinsicht den klassischen Eliteklon-Samenplantagen überlegen. Damit ist ein Kriterium für die Optimierung der Struktur dieser Samenplantagen gegeben, welches dem Ziel des Züchters entspricht.

Les programmes d'Amélioration génétique d'espèces forestières distinguent classiquement, comme sorties variétales utilisant la reproduction sexuée, deux types de vergers à graines:

- les vergers à graines de semis.
- les vergers à graines de clones.

Ces derniers, dans la mesure où ils sont constitués de clones testés sur descendance (clones d'"élite"), présentent de multiples avantages:

- sûreté de la sélection individuelle de chaque génotype, basée sur la performance d'une descendance nombreuse, éventuellement installée sur plusieurs stations.

- indépendance entre lieu d'installation du verger et zone d'utilisation de la graine améliorée: on peut choisir le site d'installation pour obtenir des conditions optimales de fructification et la plus grande facilité de récolte.

- possibilité de prendre, dès la mise en place des copies végétatives, toutes dispositions favorisant la précocité et l'abondance de la floraison ainsi que la facilité de récolte des cônes (dans le cas d'une espèce résineuse): forts espacements, taille, fertilisation, etc...

Par contre, ces vergers à graines, habituellement constitués de clones greffés, présentent un certain nombre d'inconvénients:

- le coût de mise en place et de suivi des greffes est élevé et, par ailleurs, la cadence du greffage et le nombre de greffeurs disponibles constituent un goulet d'étranglement important. Il en résulte que l'on ne peut, dans la plupart des cas, réaliser rapidement de très grandes surfaces de vergers à graines de clones.

- la survie et le développement des greffes sont généralement inférieurs à celui d'arbres francs de pied.

- dans la mesure où une forte intensité de sélection, portant éventuellement sur des critères multiples, réduit le nombre de clones représentés dans un verger à graines, des écarts phénologiques importants peuvent exister. Ils favorisent les écarts à la panmixie et, en particulier, l'autofécondation.

- une autre conséquence du faible nombre de génotypes représentés est que, par suite de la disparition plus ou moins complète de clones peu résistants à certaines maladies cryptogamiques ou aux attaques d'insectes, la base génétique de la production du verger puisse devenir trop étroite.

Pour pallier ces inconvénients, nous proposons de remplacer la sortie variétale utilisant les clones testés sur descendance par un nouveau mode de diffusion du progrès génétique utilisant non pas ces clones, mais leurs descendants obtenus par pollinisation contrôlée. Nous désignerons ce type de verger à graines constitué de descendants d'arbres testés sur descendance par le terme "Verger à graines d'équivalents-clones".

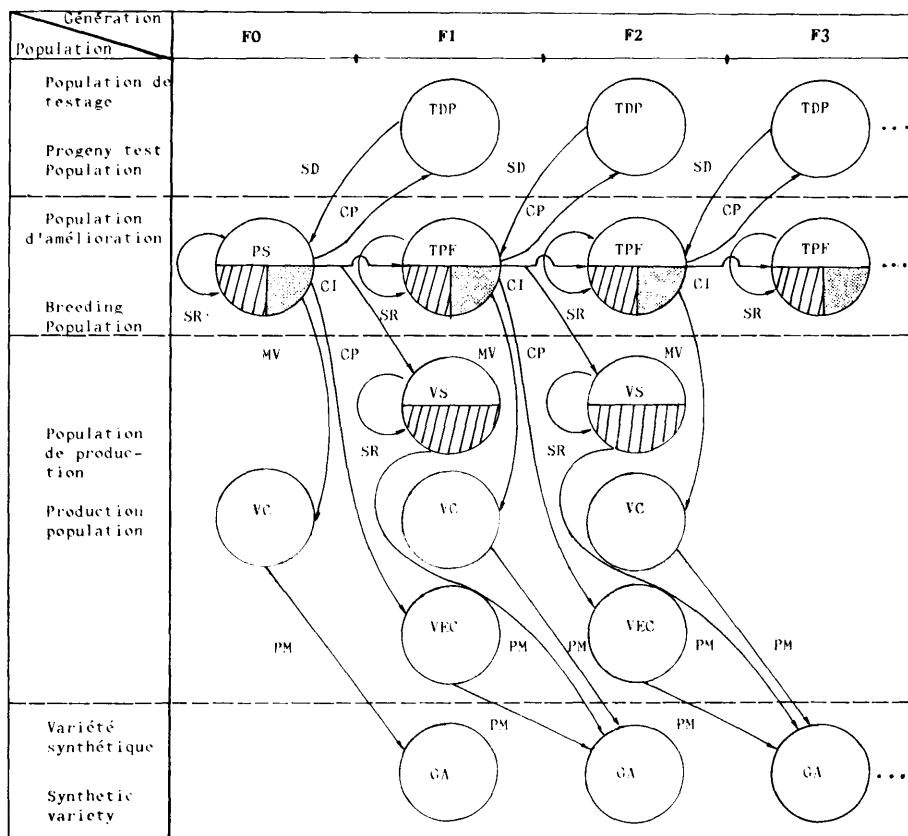
Nous essaierons de définir, en utilisant les résultats du précédent article (BARADAT, 1987), la façon la plus efficace de réaliser ces vergers à graines. Nous ne reviendrons pas sur le fait, déjà établi, que le polycross constitue le mode d'obtention le plus adéquat pour le matériel à planter en verger.

Nous donnerons simplement des critères objectifs de choix parmi les 5 types de polycross envisageables.

1. Place des Vergers à Graines d'Equivalents-Clones dans un Programme d'Amélioration Génétique

Nous envisagerons un programme d'Amélioration génétique par sélection récurrente sur plusieurs générations dont nous donnerons simplement l'ossature. Le schéma d'un tel programme est donné par la Figure 1. Pour des raisons de simplicité, nous n'avons notamment pas in

*) PH. BARADAT, INRA, Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers, Pierroton, 33610 Cestas, France.



Légende

TDP = Test de descendance polycross	Polycross progeny test
SD = Sélection sur test de descendance	Selection on progeny test basis
PS = Peuplements sélectionnés	Selected stands
SR = Sélection réflexive (par exemple combinée)	Reflexive selection (combined for instance)
CI = Croisements à pères individualisés	Crosses with individualized fathers
CP = Croisements polycross	Polycross crosses
TPF = Test de familles de plein-frères	Full-sibs test
MV = Multiplication végétative	Vegetative multiplication
VS = Verger à graines de semis	Seedling seed orchard
VC = Verger de clones d'élite	Elite clonal seed orchard
VEC = Verger d'équivalents-clones	Clonal equivalent seed orchard
PM = Panmixie	Panmixy
GA = Graine améliorée	Improved seed

Figure 1. — Schéma d'un programme de sélection récurrente situant les vergers d'équivalents-clones par rapport au autres types de vergers.

Diagram of a recurrent selection program which exhibits the place of clonal equivalent seed orchards relatively to other kinds of orchards.

troduit la multiplication végétative en tant que moyen de test de la valeur génétique totale, ou de diffusion commerciale du matériel amélioré. Nous ne discuterons ici que l'amélioration génétique pour les valeurs génétiques additives.

Le verger d'équivalents-clones utilise, comme le verger à graines de clones d'élite classique, l'information d'une population de testage extérieure que nous considérons ici comme constituée de familles de demi-frères issues de polycross (bien d'autres variantes sont évidemment possibles, utilisant des descendances maternelles ou des familles de plein-frères). La seule différence tient dans l'opérateur de multiplication des génotypes sélectionnés sur test de descendance (croisement polycross au lieu de multiplication végétative).

Par ailleurs, la différence avec le verger à graines de semis conventionnel (réalisé ici à partir de familles de plein-frères), réside dans le fait que ce dernier utilise un

mode de sélection réflexif (à partir des informations produites par le verger lui-même), qui se traduit par une série d'éclaircies génétiques. Dans les cercles qui figurent la population d'amélioration ou les vergers à graines de semis, l'étape de sélection réflexive est représentée par la moitié inférieure (sous-ensemble d'individus sélectionnés). Dans le cas de la population d'amélioration, le quart inférieur droit indique la superposition à la sélection réflexive d'une sélection sur test de descendance. Ceci conduit bien sûr à un sous-ensemble plus réduit d'individus répondant à deux critères de sélection successifs. Les opérateurs "croisements polycross" et "croisements individuels" utilisent naturellement les individus sélectionnés au cours de la première étape.

2. Propriétés Biologiques et Génétiques

Les hypothèses de base selon lesquelles sont calculés les paramètres de consanguinité ont été précisées dans le pré-

céder article. Soulignons que la prise en compte des différences de faculté germinative des lots de pollen et de graines permet de se rapprocher des conditions idéales. Par ailleurs, la robustesse des caractéristiques de la descendance du verger vis-à-vis de la plus faible probabilité de survie des plants issus d'autofécondation, au stade de la constitution du verger ou de sa production, sera discutée dans le 3ème chapitre.

2.1 Gain génétique attendu

Consanguinité à part, il est bien évident que le gain génétique attendu pour les effets génétiques additifs sera le même que pour un verger à graines de clones d'élite réalisé à partir des mêmes parents. Nous montrerons même qu'une super-sélection des pères permet de dépasser ce gain génétique.

Il faut toutefois souligner le point suivant: jusqu'à la production de graines, le brassage génique aura été fait sur deux générations au lieu d'une seule. La conséquence en sera une augmentation de la diversité génétique (des combinaisons génotypiques irréalisables à la première génération peuvent apparaître à la deuxième). Cette caractéristique ne peut qu'être favorable du point de vue de l'adaptation des plants issus du verger à des problèmes phytosanitaires imprévisibles, non pris en compte au moment de la sélection.

Par ailleurs sera réduite l'incidence d'éventuels écarts à la panmixie.

2.2 Comportement au niveau des lois de croisements

Pour ce qui est des causes phénologiques des écarts à la panmixie, la structure du verger à graines polycross est, sans aucun doute, plus favorable que celle d'un verger de clones.

En effet, à l'intérieur des familles de demi-frères, subsiste la plus grande partie de la variabilité génétique et le spectre de répartition de la précocité et de l'abondance des floraisons mâle et femelle sera beaucoup plus étalé qu'à l'intérieur d'un clone où seuls des facteurs environnementaux entreront en jeu. Par ailleurs, même si un verger à graines de clones à base génétique réduite est strictement panmictique, les interfécondations entre ramets d'un même clone auront la même conséquence que des autofécondations "intra-ramet": un coefficient de consanguinité de 1/2 dans la descendance (ou davantage si le clone est lui-même consanguin).

2.3 Stabilité du pool génique en cas de forte mortalité

Ce point a déjà été évoqué en introduction. Il est particulièrement important.

Un verger à graines de clones d'élite est constitué à partir d'un nombre limité de clones (ce qui est une nécessité pour réaliser un gain génétique important). Il peut donc voir la qualité de sa production très réduite si une mortalité différentielle supprime totalement ou en grande partie les greffes d'un certain nombre de clones: la base génétique de la graine produite deviendra alors trop étroite et les écarts à la panmixie pourront être très importants.

Par contre, dans le cas d'un verger d'équivalents-clones, l'"effet-tampon" lié à sa structure génétique jouera à plein. Il est donc fort improbable que la contribution de certains parents puisse être plus ou moins totalement supprimée.

Ces caractéristiques valent pour toutes les catégories de polycross dont nous allons maintenant comparer les inté-

rets respectifs du double point de vue des paramètres de consanguinité et du gain génétique réalisable.

3. Choix du Type de Verger d'Equivalents-Clones le Plus Performant

3.1 Rappel des différentes catégories possibles

La liste ci-dessous ne fait que rappeler la classification établie dans BARADAT (1987).

- (a) Type 1: N0 mères pollinisées avec un mélange de pollen de N1 pères, les groupes de mères et de pères étant disjoints. Cette catégorie a une structure factorielle au niveau des familles de plein-frères élémentaires représentées au sein des familles de demi-frères.
- (b) Type 2: N1 mères pollinisées avec le mélange de pollen correspondant aux mêmes N1 pères. Le mélange de pollen, unique, entraîne des autofécondations. Schéma diallèle complet.
- (c) Type 3: N1 mères, chacune pollinisée avec le mélange des N1-1 pollens correspondant aux autres parents (type 2 modifié). C'est un schéma en demi-diallèle.
- (d) Type 4: N0 mères chacune pollinisée avec un lot unique composé de pollen représentant un sous-ensemble N1 < N0 de pères choisis avec une intensité de sélection plus grande. L'unicité du mélange autorise à l'intérieur des familles de demi-frères N1 familles de plein-frères issues d'autofécondation. C'est un schéma mixte diallèle complet - factoriel.
- (d) Type 5: N0 mères chacune pollinisée avec le mélange des N1 pollens si la mère n'est pas incluse parmi les N1 pères, ou des N1-1 pollens correspondant aux autres parents si elle est incluse dans le groupe de pères (type 4 modifié). C'est un schéma mixte, demi-diallèle - factoriel.

3.2 Comparaison des paramètres de consanguinité correspondant aux cinq types de polycross et aux vergers à graines de clones

Les paramètres de consanguinité correspondant à la descendance de 2ème génération des vergers des types 1 à 5 ont été calculés à partir des formules présentées dans BARADAT et LETRILLIART (1987) et BARADAT (1987). Elles sont regroupées dans le Tableau 1. Par souci d'homogénéité, les symboles N0 et N1 désignant respectivement les nombres de pères et de mères remplacent systématiquement les symboles N0, N1 et N2 utilisés dans les articles précités. Par ailleurs, aucune confusion n'étant possible, les symboles P1 P5 remplacent P'1 P'5 utilisés dans BARADAT (1987) et désignent toujours les probabilités totales des situations qui conduisent à des coefficients de consanguinité respectivement de 0, 0,125, 0,25, 0,50 et 0,75. Le Tableau 1 indique également les probabilités P1 et P4 correspondant à un verger à graines de clones, obtenues en suivant la même démarche que pour un verger issu d'un plan de croisement "single pair".

Nous supposerons, ce qui est vrai dans la plupart des cas, que les taux d'autofécondation individuels et de contamination par du pollen sauvage sont négligeables.

Tableau 1. — Probabilités asymptotiques des différentes classes de coefficients de consanguinité chez les descendants F2 des cinq types de vergers polycross et les descendants F1 de vergers de clones non apparentés.
 Asymptotic probabilities of the different values for inbreeding coefficients within the F2 progeny from the five kinds of polycross seed orchards and the F1 progeny from clonal seed orchards (unrelated clones).

	P1 (F=0)	P2 (F=0,125)	P3 (F=0,25)	P4 (F=0,5)	P5 (F=0,75)
Polycross TYPE 1	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)(N_0-1)(N_1-1)}{N_0 N_1}$	$\frac{(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)}{N_0 N_1}$	$\frac{(1-t)(1-s)}{N_0 N_1}$	$(1-t)s$	0
Polycross TYPE 2	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)(N_1-1)(N_1-2)+1}{N_1^3}$	$\frac{4(1-t)(1-s)(N_1-1)(N_1-2)}{N_1^3}$	$\frac{6(1-t)(1-s)(N_1-1)}{N_1^3}$	$\frac{(1-t)s(N_1-1)+(1-t)(1-s)}{N_1^3}$	$\frac{(1-t)s}{N_1}$
Polycross TYPE 3	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)(N_1-2)(N_1-3)}{N_1(N_1-1)}$	$\frac{4(1-t)(1-s)(N_1-2)}{N_1(N_1-1)}$	$\frac{2(1-t)(1-s)}{N_1(N_1-1)}$	$(1-t)s$	0
Polycross TYPE 4	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)(N_1-1)[N_0(N_0-2)-N_1+3]}{N_1 N_0^2}$	$\frac{(1-t)(1-s)[N_0(2N_1+N_0-5)+N_1(N_1-7)+8]}{N_1 N_0^2}$	$\frac{3(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)}{N_1 N_0^2}$	$\frac{(1-t)s(N_0-1)+(1-t)(1-s)}{N_1 N_0^2}$	$\frac{(1-t)s}{N_0}$
Polycross TYPE 5	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)[N_0(N_0(N_1-1)+4N_1+5)-N_1(N_1-6)-8]}{N_1(N_0-1)^2}$	$\frac{(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)(N_0+N_1-4)}{N_1(N_0-1)^2}$	$\frac{(1-t)(1-s)(N_0+N_1-2)}{N_1(N_0-1)^2}$	$(1-t)s$	0
CLONES	$t \cdot \frac{(1-t)(1-s)(N_1-1)}{N_1}$	0	0	$(1-t)s + \frac{(1-t)(1-s)}{N_1}$	0

s = taux d'autofécondation

t = taux de pollinisation du pollen sauvage

N₀ = nombre de mères

N₁ = nombre de pères ou de parents dans le cas des vergers de types 2 et 3 ou des vergers de clones.

s = selfing rate

t = rate of background pollination

N₀ = number of mothers

N₁ = number of fathers or of parents in the case of types 2 and 3 polycross seed orchards or of clonal seed orchards.

3.2.1 Comparaison entre vergers polycross à structure dialèles (type 2 et 3) et vergers de clones

Les Figures 2, 3 et 4 donnent, pour les vergers polycross de type 2 et 3 et les vergers de clones, l'évolution en fonction du nombre de clones, des probabilités des classes de consanguinité :

P1 (F = 0), P2 (F = 0,125), P3 (F = 0,25), P4 (F = 0,50).

La 5ème catégorie (F = 0,75) n'est possible que si le taux d'autofécondation individuel, s, n'est pas nul.

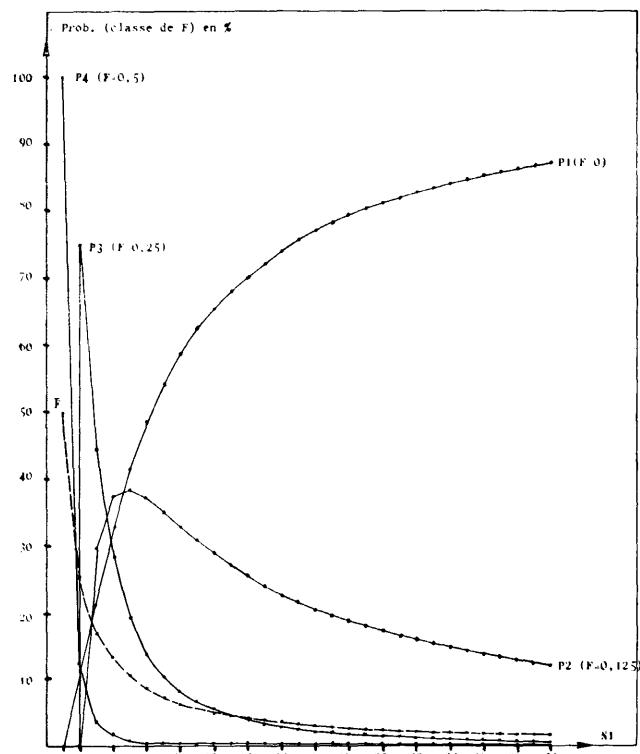


Figure 2. — Evolution des 4 probabilités P1 P4 et du coefficient de consanguinité moyen, \bar{F} , dans la descendance F2 d'un verger polycross de type 2, en fonction du nombre de parents, N1. Evolution of the 4 probabilities P1 P4 and of the average inbreeding coefficient, \bar{F} , within the F2 progeny of a type 2 polycross seed orchard, as a function of the number of parents, N1.

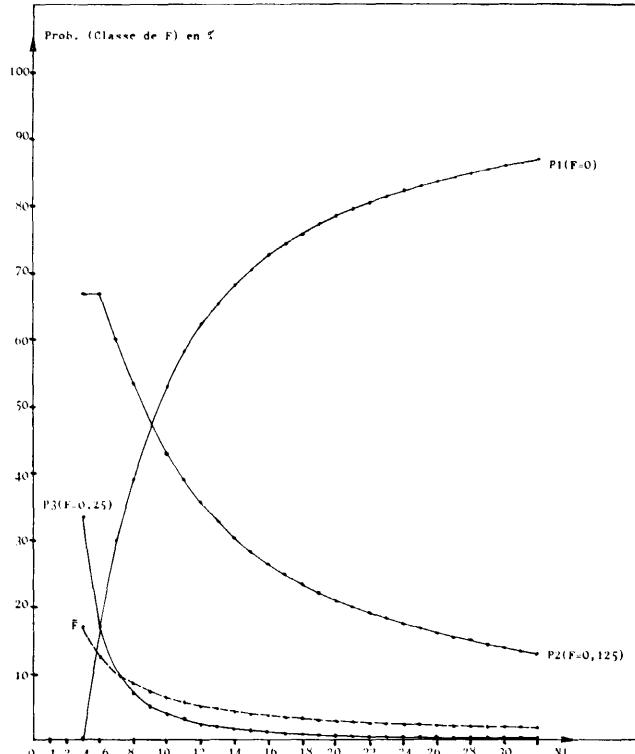


Figure 3. — Evolution des 3 probabilités P1 P3 et du coefficient de consanguinité moyen \bar{F} , dans la descendance F2 d'un verger polycross de type 3, en fonction du nombre de parents, N1. Evolution of the 3 probabilities P1 P3 and of average inbreeding coefficient, \bar{F} , within the F2 progeny of a type 3 polycross seed orchard, as a function of the number of parents, N1.

\bar{F} est pratiquement nul en cas de panmixie stricte où sa valeur serait égale à $1/N$, N étant le nombre d'arbres installés dans le verger. Par ailleurs, P4 vaut 0 dans le cas du verger polycross de type 3, puisque la valeur de F correspondante ne peut être obtenue qu'en présence d'autofécondation. Enfin, les vergers de clones, ne peuvent pro-

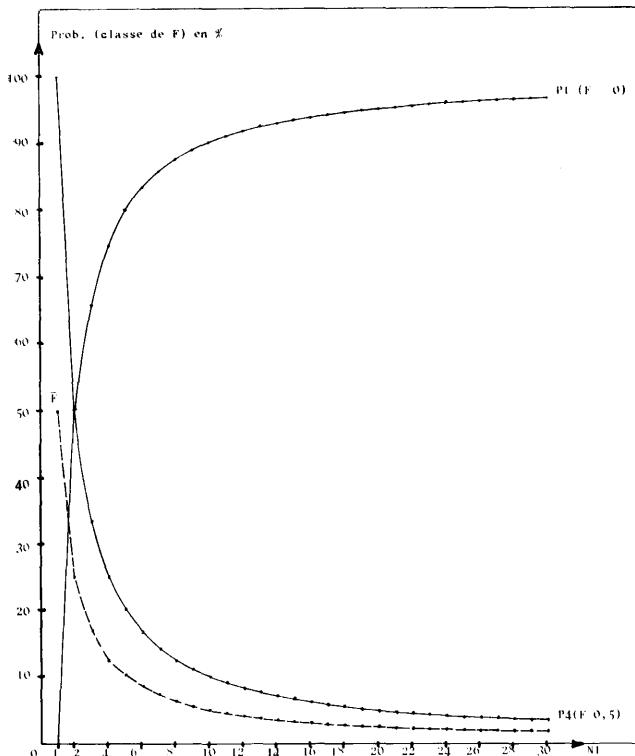


Figure 4. — Evolution de P1, P4 et du coefficient de consanguinité moyen \bar{F} dans la descendance F1 d'un verger à graines de clones F0 non apparentés, en fonction du nombre de clones, N1.

Evolution of P1, P4, and of the average inbreeding coefficient \bar{F} within the F1 progeny of a F0 clonal seed orchard (unrelated clones) as a function of number of clones, N1.

duire que les catégories 1 et 4. L'évolution du coefficient de consanguinité moyen:

$$\bar{F} = \sum_{i=1}^4 P_i F_i$$

est également reportée.

On constate que, pour le paramètre de consanguinité le plus important, P1, le verger de clones présente un net avantage, pour un faible nombre de parents, vis-à-vis du verger polycross le plus performant à ce point de vue (type 2). Par contre, cet avantage diminue rapidement lorsque le nombre de clones, N1, augmente: il passe de 24,3% lorsque N1 = 10 à 9,34% seulement lorsque N1 = 30.

D'une façon générale, le Tableau 1 permet de chiffrer cette différence à:

$$(1) D(P1) = \frac{N1-1}{N1} \left[1 - \frac{(N1-1)(N1-2)}{N1^2} + 1 \right]$$

Rappelons que cet avantage des vergers de clones a toute chance d'être théorique dans la plupart des cas étant donnée la fragilité de ce type de verger vis-à-vis des écarts à la panmixie.

Si l'on considère l'évolution du coefficient de consanguinité moyen, \bar{F} , on constate qu'elle est identique pour les 2 types de vergers polycross et le verger à graines de clones. La comparaison des Figures 2 et 3 permet de conclure que les caractéristiques de la production d'un verger de type 2 seront très peu affectées par une moins grande fertilité des parents issus d'autofécondation ou une moindre viabilité de leur descendance: le type 2 évoluerait alors vers le type

3 avec une valeur de P1 très peu modifiée, dès que le nombre de parents est de l'ordre d'une dizaine au moins.

Une première différence avec le type 3 est une valeur de P4 non nulle (mais qui tend rapidement vers 0 lorsque le nombre de parents augmente). Une deuxième différence réside dans les fréquences, en deuxième génération, des deux catégories d'individus consanguins provenant de croisement entre demi-frères issus tous deux de famille non "self" ($F = 0,125$) et entre plein-frères ou demi-frères dont l'un est issu de famille self ($F = 0,25$).

La fréquence des individus à $F = 0,125$ est diminuée dans le verger de type 2, tandis que celle de la catégorie à $F = 0,25$ est augmentée.

Ce phénomène est aisément explicable par l'existence, dans les schémas d'ascendance des plants provenant de ce type de verger, des événements E7 et E8 (BARADAT, 1987) faisant intervenir tous deux un parent issu d'autofécondation. Cette différence de fréquences n'est pas un handicap pour le verger de type 2 puisque d'une part le coefficient de consanguinité moyen est le même que dans la descendance du verger de type 3, et que, d'autre part, elle n'entraîne pas, bien au contraire, une réduction de la probabilité d'absence de consanguinité, P1.

Par la suite nous considérons uniquement ce dernier paramètre pour le choix des schémas de polycross optimaux: cf BARADAT et LETRILLIART (1987) pour la justification de ce point de vue.

3.2.2 Evaluation de l'intérêt du polycross à structure factorielle (type 1)

Nous allons d'abord rechercher quelle est, pour un nombre de parents $N0 + N1$ donné, la répartition la plus favorable entre le nombre de mères, $N0$, et le nombre de pères, $N1$. Dans une deuxième phase, nous comparerons cette structure avec les polycross de types 2 et 3 réalisés à partir du même nombre de parents. Le critère à optimiser sera le paramètre P1, comme cela vient d'être indiqué.

Posons: $N0 = X$, $N1 = Y$ et $X + Y = C$

La probabilité P1 du Tableau 1 correspondant au polycross de type 1 peut s'exprimer en fonction de X et C par:

$$(2) P1 = \frac{(C-1)(C-X-1)}{X(C-X)}$$

La dérivée de P1 par rapport à X est donnée après simplification par:

$$(3) \frac{dP1}{dX} = \frac{(C-1)(C-2X)}{X^2(C-X)^2}$$

On a donc une valeur maximum de P1, à C constant, donnée par:

$$(4) (C-1)(C-2X) = 0$$

Soit, pour $C > 1$:

$$(5) X = \frac{C}{2}$$

Il existe donc un maximum de P1 pour $N0 = N1$, soit pour un schéma factoriel parfaitement Carré.

Nous allons maintenant comparer, à nombre de parents constant, la valeur de P1 entre descendants de vergers polycross de type 1 d'une part et de types 2 et 3 d'autre part.

La Figure 5 donne l'évolution des 3 probabilités P1, P2 et P3 et du coefficient de consanguinité moyen, dans la descendance d'un verger polycross de type 1 "carré" ($N0 = N1$), en fonction du nombre total de parents ($2N1$). En ce qui concerne la probabilité P1, le polycross de type 1 montre une valeur intermédiaire entre le type 2 et le type 3.

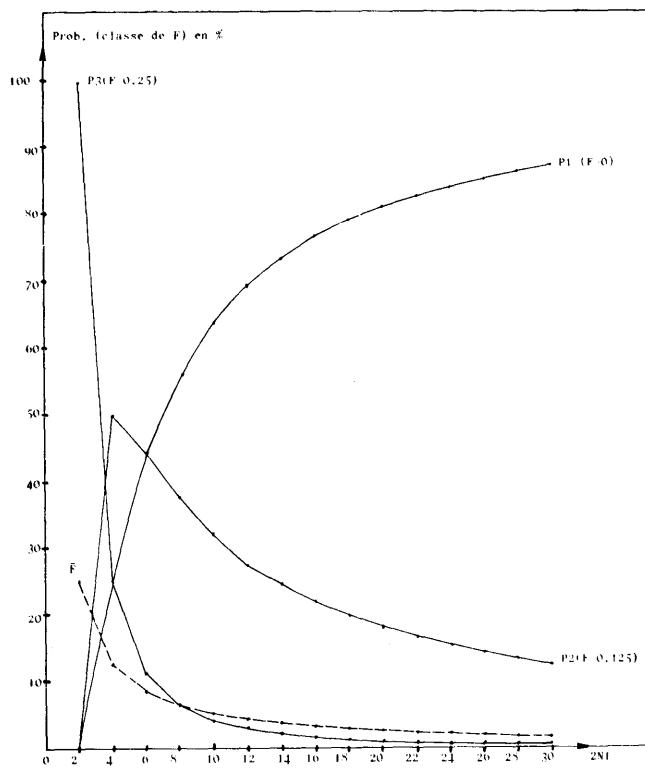


Figure 5. — Evolution des 3 probabilités $P_1 \dots P_3$ et du coefficient de consanguinité moyen, \bar{F} , dans la descendance F_2 d'un verger polycross de type 1 carré ($N_0 = N_1$), en fonction du nombre total de parents (2 N_1).

Evolution of the 3 probabilities $P_1 \dots P_3$ and of the average inbreeding coefficient, \bar{F} , within the F_2 progeny of a square type 1 polycross seed orchard ($N_0 = N_1$) as a function of the total number of parents (2 N_1).

Pour ce qui est du coefficient de consanguinité moyen, les valeurs sont parfaitement superposables.

Comparé au polycross de type 3, le plus voisin puisqu'il exclut les parents issus d'autofécondation, le type 1 montre une fréquence plus faible de descendants présentant une valeur de $F = 0,125$ et, en contrepartie, une fréquence supérieure pour la catégorie à $F = 0,25$. Le type 1 favorise donc les croisements entre plein-frères et réduit celle des croisements entre demi-frères.

Sur le plan pratique, les 3 types de polycross de configuration "carrée" sont donc à peu près équivalents, bien que l'on puisse les classer par ordre de valeur décroissante et sur le critère du paramètre P_1 selon la séquence: type 2, type 1, type 3.

3.3 Intérêt de la super-sélection d'un sous-ensemble de pères dans un verger polycross à structure factorielle ou diallelique: vergers de types 1, 4 et 5

La démarche adoptée sera la suivante:

Dans un premier temps nous déterminerons la structure optimale, à nombre total de parents fixé, des vergers de type 4 et 5, vis-à-vis de la proportion de descendants non consanguins (paramètre P_1).

Dans un deuxième temps, nous évaluerons la robustesse de ces deux types de vergers ainsi que du type 1, pour ce qui est du paramètre P_1 , lorsque l'on réduit le nombre de pères de façon importante.

Les implications de l'évolution de P_1 en fonction du nombre de pères seront examinées dans un troisième

temps, sous l'angle de l'optimisation du gain génétique apporté par les vergers d'équivalents-clones.

3.3.1 Recherche de la structure optimale du verger polycross de type 4

En fonction de la contrainte adoptée, la démarche présentée en 3.2.2 doit être modifiée de la façon suivante:

Le nombre total de parents est donné par le nombre de mères, N_0 , et non plus par la somme $N_0 + N_1$. On a donc:

$$N_0 = C$$

$$N_1 = C - X$$

La formule du Tableau 1 qui donne P_1 dans le cas d'un polycross de type 4 se réécrit donc:

$$(6) P_1 = \frac{(C-X-1) [C(C-2) - C+X+3]}{C^2(C-X)}$$

Lorsque $N_1 = N_0$, $X = 0$ et la probabilité P_1 devient:

$$(7) P_1(0) = \frac{C^3 - 4C^2 + 6C - 3}{C^3}$$

Examinons maintenant le changement de P_1 lorsque, pour N_0 fixé, on fait $N_1 = N_0 - 1$.

On a, dans ce cas, $X = 1$, ce qui donne:

$$(8) P_1(1) = \frac{C^3 - 5C^2 + 10C - 8}{C^2(C-1)}$$

Dans le cas d'une réduction de 2 du nombre de pères ($N_1 = N_0 - 2$, $X = 2$), on obtient de la même façon:

$$(9) P_1(2) = \frac{C^3 - 6C^2 + 14C - 15}{C^2(C-2)}$$

Calculons maintenant les deux différences:

$$(10) D_1 = P_1(1) - P_1(0)$$

$$(11) D_2 = P_1(2) - P_1(0)$$

Tableau 2. — Evolution des pourcentages d'individus sans consanguinité dans la descendance d'un verger polycross de type 4 en fonction du nombre de mères, N_0 et de la différence entre nombre de mères et nombre de pères ($N_0 - N_1$).

Evolution of percentage of non inbred individuals within the progeny of a type 4 polycross seed orchard, as a function of number of mothers, N_0 and of the difference between number of mothers and number of fathers ($N_0 - N_1$).

$N_0 \setminus N_0 - N_1$	2	1	0
3	0	22,222	22,222
4	28,125	33,333	32,312
5	40,000	42,000	41,600
6	47,916	48,888	48,611
7	53,877	54,421	54,227
8	58,593	58,928	58,789
9	62,433	62,654	62,551
10	65,625	65,777	65,700
11	68,319	68,429	68,369
12	70,625	70,707	70,559
13	72,619	72,682	72,544
14	74,362	74,411	74,380
15	75,897	75,936	75,911
16	77,260	77,291	77,270
17	78,477	78,503	78,485
18	79,571	79,593	79,578
19	80,560	80,578	80,565
20	81,458	81,473	81,462
21	82,277	82,290	82,280
22	83,026	83,038	83,029
23	83,715	83,725	83,718
24	84,351	84,359	84,353
25	84,939	84,946	84,940
26	85,464	85,491	85,485
27	85,991	85,997	85,992
28	86,464	86,470	86,465
29	86,907	86,911	86,908
30	87,321	87,325	87,322

Il vient:

$$(12) \quad D1 = \frac{C - 3}{C^3(C-1)}$$

et

$$(13) \quad D2 = \frac{-1}{C^3(C-2)}$$

On constate immédiatement que:

$$D1 > 0 \text{ si } C > 3 \text{ et } D1 = 0 \text{ si } C = 3$$

$$D2 < 0 \text{ lorsqu'il est défini } (C \geq 3)$$

On réduit donc, par rapport à la configuration "carrée", la proportion des descendants consanguins en diminuant le nombre de pères d'une unité:

$$N1 \text{ optimum} = N0 - 1 \quad (N0 > 3)$$

Toutefois, comme le montre la formule (12), la réduction de la proportion de consanguins n'est sensible que pour un faible nombre de mères. Dès que celui-ci augmente, cette

réduction tend rapidement vers $\frac{1}{N0^2}$

Le Tableau 2 donne l'évolution de $P1^{(0)}$, $P1^{(1)}$ et $P1^{(2)}$ pour un nombre de mères allant de 3 à 30 (probabilités exprimées en pourcentages).

3.3.2 Recherche de la structure optimale, à nombre total de parents fixé, de vergers polycross de type 5

En adoptant une démarche analogue, on trouve pour le verger polycross de type 5 les résultats suivants:

$$N1 \text{ optimum} = N0 - 2 \quad (N0 = 3)$$

$$N1 \text{ optimum} = N0 - 2 \text{ et } N0 - 3 \quad (N0 > 3)$$

Comme le montre le Tableau 3, ces deux optimums entraînent une réduction de $P1^{(0)}$ qui s'amenuise rapidement lorsque $N1$ augmente.

3.3.3 Etude de la robustesse des vergers polycross de types 1, 4 et 5 vis-à-vis de la réduction du nombre de pères

Tableau 3. — Evolution des pourcentages d'individus non consanguins dans la descendance d'un verger polycross de type 5 en fonction du nombre de mères, $N0$, et de la différence entre nombre de mères et nombre de pères ($N0 - N1$).

Evolution of percentage of non inbred individuals within the progeny of a type 5 polycross seed orchard, as a function of number of mothers, $N0$, and of the difference between number of mothers and number of fathers ($N0 - N1$).

$N0 \setminus N0 - N1$	3	2	1	0
3	-	50.000	25.000	0
4	33,333	33,333	33,333	16,666
5	37,500	37,500	34,375	30,000
6	44,000	44,000	42,400	40,000
7	50,000	50,000	49,074	47,619
8	55,102	55,102	54,518	53,571
9	59,375	59,375	58,984	58,333
10	62,962	62,962	62,688	62,222
11	66,000	66,000	65,800	65,454
12	68,595	68,595	68,444	68,181
13	70,833	70,833	70,717	70,512
14	72,781	72,781	72,690	72,527
15	74,489	74,489	74,416	74,285
16	76,000	76,000	75,940	75,833
17	77,343	77,343	77,294	77,205
18	78,546	78,546	78,506	78,431
19	79,529	79,529	79,595	79,532
20	80,509	80,609	80,580	80,526
21	81,500	81,500	81,475	81,428
22	82,312	82,312	82,291	82,251
23	83,057	83,057	83,039	83,003
24	83,742	83,742	83,726	83,595
25	84,375	84,375	84,360	84,333
26	84,960	84,960	84,947	84,923
27	85,502	85,502	85,491	85,470
28	86,008	86,008	85,998	85,978
29	86,479	86,479	86,470	86,453
30	86,920	86,920	86,912	86,896

La recherche d'une valeur optimale de la proportion de descendants non consanguins se révèle, au vu des Tableaux 2 et 3, assez académique pour un nombre raisonnable de mères. Il est par contre très intéressant de chiffrer l'incidence de la réduction du nombre de pères, pour un nombre de mères donné, sur l'évolution du paramètre $P1$. Deux applications pratiques se dégagent immédiatement:

— Caractérisation des risques encourus, pour un polycross de configuration donnée, en cas de faible pouvoir fécondants de certains pollens.

— Augmentation du gain génétique obtenu sur la fraction non consanguine de la descendance, en maintenant cette fraction à un niveau acceptable.

Les Figures 6 et 7 représentent, pour les deux types de vergers, la variation de $P1$, pour des effectifs de mères allant de 5 à 30, en fonction du nombre de pères.

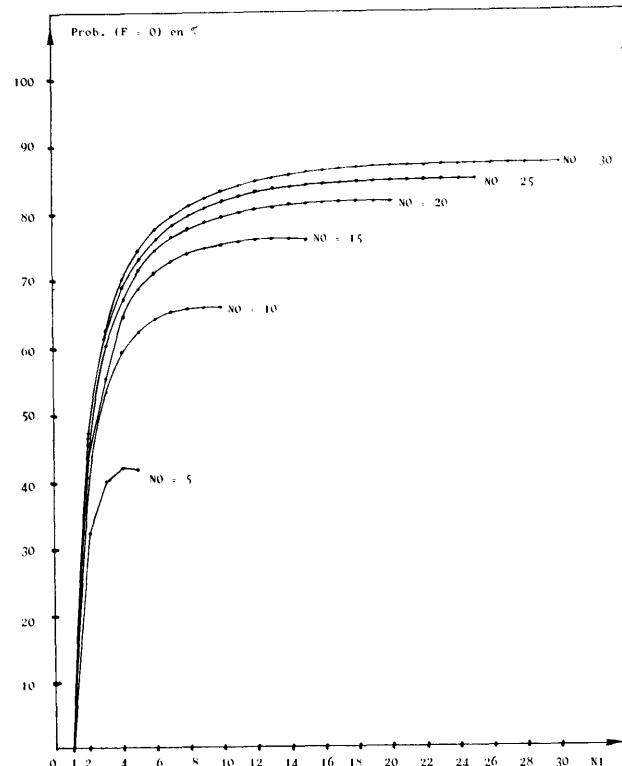


Figure 6. — Evolution de la probabilité d'un coefficient de consanguinité nul, $P1$, dans la descendance $F2$ d'un verger polycross de type 4 en fonction des nombres de parents ♀ ($N0$) et ♂ ($N1$). Evolution of probability of a zero inbreeding coefficient, $P1$, within the $F2$ progeny of a type 4 polycross seed orchard as a function of numbers of ♀ parents ($N0$) and ♂ parents ($N1$).

On constate que l'augmentation de consanguinité résultant d'une réduction de 50% du nombre de pères devient tout-à-fait négligeable dès que le nombre de mères est de l'ordre d'une dizaine. Elle devient par exemple infime pour $N0 = 30$, cas de figure où l'on passe, dans le cas du verger de type 4, d'une valeur optimale de $P1$ de 87,325% ($N1 = 29$) à 85,866% pour $N1 = 15$. En ce qui concerne le polycross de type 5, on passe d'un optimum de 86,920% ($N1 = 27$ ou 28) à 85,683 pour $N1 = 15$.

Les vergers d'équivalents-clones sont donc très robustes vis-à-vis des déficiences éventuelles dans les facultés germinatives de certains pollens.

La Figure 8 présente l'évolution du paramètre $P1$, dans le cas d'un verger polycross de structure factorielle (type 1)

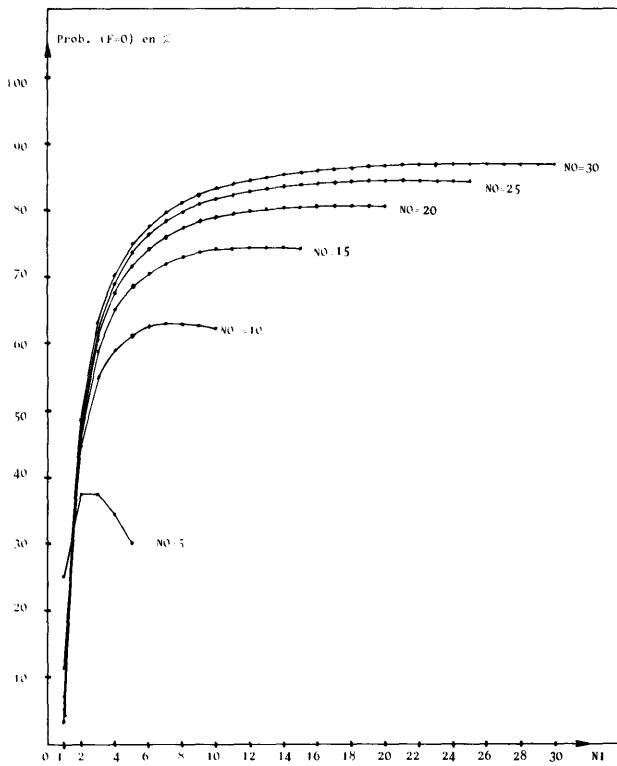


Figure 7. — Evolution de la probabilité d'un coefficient de consanguinité nul, P_1 , dans la descendance F_2 d'un verger polycross de type 5 en fonction des nombres de parents ♀ (N_0) et ♂ (N_1).
Evolution of probability of a zero inbreeding coefficient P_1 , within the F_2 progeny of a type 5 polycross seed orchard as a function of numbers of ♀ parents (N_0) and ♂ parents (N_1).

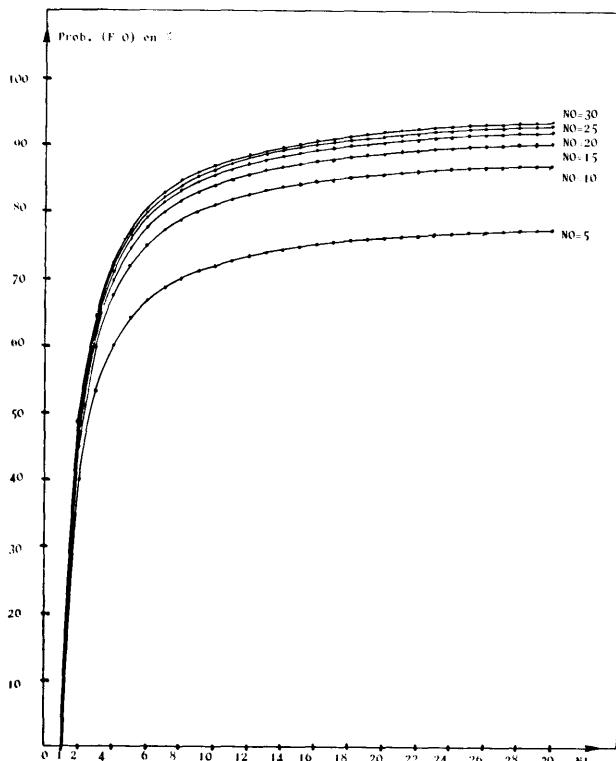


Figure 8. — Evolution de la probabilité d'un coefficient de consanguinité nul, P_1 , dans la descendance F_2 d'un verger polycross de type 1 en fonction des nombres de parents ♀ (N_0) et ♂ (N_1).
Evolution of probability of a zero inbreeding coefficient, P_1 , within the F_2 progeny of a type 1 polycross seed orchard as a function of numbers of ♀ parents (N_0) and ♂ parents (N_1).

pour les mêmes nombres de mères et de pères que dans l'exemple précédent.

On constate, à nombre total de parents constant, des résultats intermédiaires entre les vergers de types 4 et 5, aussi bien pour la valeur optimale de P_1 ($N_0 = N_1$) que pour une rectangulaire équivalente ($N_1 = N_0/2$).

Pour $N_0 + N_1 = 30$, on a par exemple $P_1 = 87,111\%$ avec $N_0 = N_1 = 15$ et $P_1 = 85,500\%$ avec $N_0 = 20$ et $N_1 = 10$, valeurs à comparer avec les résultats donnés ci-dessus.

Sur le strict plan du pourcentage de descendants non consanguins, les vergers polycross de types 1, 4 et 5 sont donc équivalents dans la pratique. Toutefois, comme le type 5 se classe en dernière position pour une difficulté de réalisation nettement supérieure (manipulation de $N_1 + 1$ lots de pollen), on le considérera comme dépourvu de tout intérêt.

3.3.4 Essai d'optimisation de la structure d'un verger d'équivalents-clones pour associer un gain génétique maximum et un niveau de consanguinité acceptable

Nous avons vu que rien, en pratique, ne permet de dépasser les vergers polycross de configuration rectangulaire de type 1 (factoriel) et de type 4 (diallèle), à nombre égal de parents, sur le plan de la proportion de descendance consanguine.

En est-il de même en ce qui concerne le gain génétique réalisable sur la fraction non consanguine de la descendance?

Pour les deux types de vergers, le gain génétique sur un jeu de q caractères sélectionnés sera donné par:

$$(14) [\Delta A] = \frac{1}{2} ([\Delta A_0] + [\Delta A_1])$$

où $[\Delta A_0]$ et $[\Delta A_1]$ désignent les vecteurs de gains génétiques réalisés respectivement sur les mères et sur les pères pour les valeurs génétiques additives. On suppose, bien sûr, que tous les pères et toutes les mères contribuent également à la descendance de 2ème génération.

On a par ailleurs:

$$(15) [\Delta A_0] = i_0 \sigma_C [b A/C]$$

Où i_0 est l'intensité de sélection correspondant au groupe des N_0 mères, σ_C l'écart-type du critère de sélection, C , et $[b A/C]$ le vecteur des coefficients de régression des valeurs génétiques additives de chaque caractère sur le critère de sélection.

Symétriquement, on a pour le groupe des N_1 pères:

$$(16) [\Delta A_1] = i_1 \sigma_C [b A/C]$$

Nous supposons que la sélection a été faite en une seule étape et non pas en niveaux indépendants (dans cette deuxième éventualité, le raisonnement resterait toutefois le même et les conclusions seraient identiques).

Maximiser $[\Delta A]$ revient donc à maximiser le critère équivalent:

$$(17) \bar{i} = \frac{1}{2} (i_0 + i_1)$$

Une différence apparaît d'emblée entre les vergers de types 1 et 4:

Dans le premier cas, pour un groupe de parents sélectionnés donné, augmenter i_0 reviendra à diminuer i_1 (corrélation négative entre les deux paramètres).

Par contre, dans le deuxième cas, l'augmentation de i_1 par réduction du groupe des N_1 pères n'affectera pas la va-

leur de i_0 qui est constante (indépendance entre les deux paramètres).

Il en résulte qu'une super-sélection de pères produit toujours une augmentation de gain génétique plus importante chez les descendants d'un polycross de type 4 que chez ceux d'un polycross de type 1 (à nombre total de parents et rectangularité équivalents).

En effet, soit i l'intensité de sélection globale correspondant au nombre total de parents sélectionnés pour réaliser le polycross.

En cas de polycross rectangulaire par sélection comme pères du groupe de parents les plus performants, on aura:

- pour les polycross de type 1, $i_0 < i$ et $i_1 > i$
- pour les polycross de type 4, $i_0 = i$ et $i_1 > i$

ce qui démontre la propriété énoncée ci-dessus.

Le polycross de type 1 de configuration rectangulaire n'a donc, comparé au type 4, aucun intérêt pratique. Il présente en outre le désavantage de réduire la diversité génétique de la descendance pour un pool de parents donné. Nous allons donc consacrer notre recherche d'optimisation exclusivement au type 4.

Il est immédiat, dans ce cas, que le supplément relatif de gain génétique apporté par une super-sélection des pères, d'intensité i , est donné par:

$$(18) \Delta R = \frac{i_1 - i_0}{2i_0}$$

Il est donc très simple de chiffrer l'intérêt d'une réduction du nombre de pères dans toutes les situations: on tracera en fonction du nombre de pères les courbes donnant l'évolution du paramètre P_1 et de ΔR et l'on choisira le maximum d'une fonction économique $F(P_1, \Delta R)$.

Nous proposons d'utiliser comme fonction économique le produit du gain génétique sur la fraction non consanguine de la descendance du verger par l'importance de cette fraction. Nous appellerons cette fonction "rendement génétique du verger" et la désignerons par RG . On a:

$$(19) RG = P_1 (1 + \Delta R) = P_1 \frac{i_1 + i_0}{2i_0}$$

Le gain génétique est bien entendu exprimé en valeur relative (base 1 pour la structure carrée).

La signification concrète du paramètre RG est évidente: c'est une prédiction de la plus-value assurée par la réduction du nombre de pères dans la quantité et la qualité génétique de la graine améliorée non consanguine produite.

Dans ce calcul, on considère la fraction consanguine de la production du verger comme destinée à fournir des arbres de "bourrage" qui disparaîtront dès les premières éclaircies, contribuant pour une part négligeable à la rentabilisation du boisement.

Une valeur supérieure à 100 de ce paramètre (si on l'estime en pourcentage) indique que la super-sélection des pères a plus que compensé la diminution de la valeur de P_1 en terme de performance du matériel végétal non consanguin de 2ème génération.

La valeur 100 du rendement génétique correspond à un point de compensation où tout se passe comme si l'on obtenait le même gain génétique moyen que la configuration carrée, sur la fraction non consanguine de la population de 2ème génération. Celle-ci représenterait la totalité de la production du verger.

En fait, interprété dynamiquement, ce point de compensation est déjà une "surcompensation" puisque la performance moyenne pour la vigueur sera répartie inégalement

entre les "arbres de place" qui atteindront une éclaircie d'ordre élevé et les arbres consanguins qui disparaîtront rapidement. Donc, une telle valeur garantit l'intérêt de la réduction du nombre de pères (passage du polycross de type 2 au polycross de type 4).

La Figure 9 donne un exemple d'optimisation de la rectangularité d'un verger polycross de type 4 comprenant 30 parents obtenus par sélection sur test de descendance à partir d'une population de base de 200 clones testés.

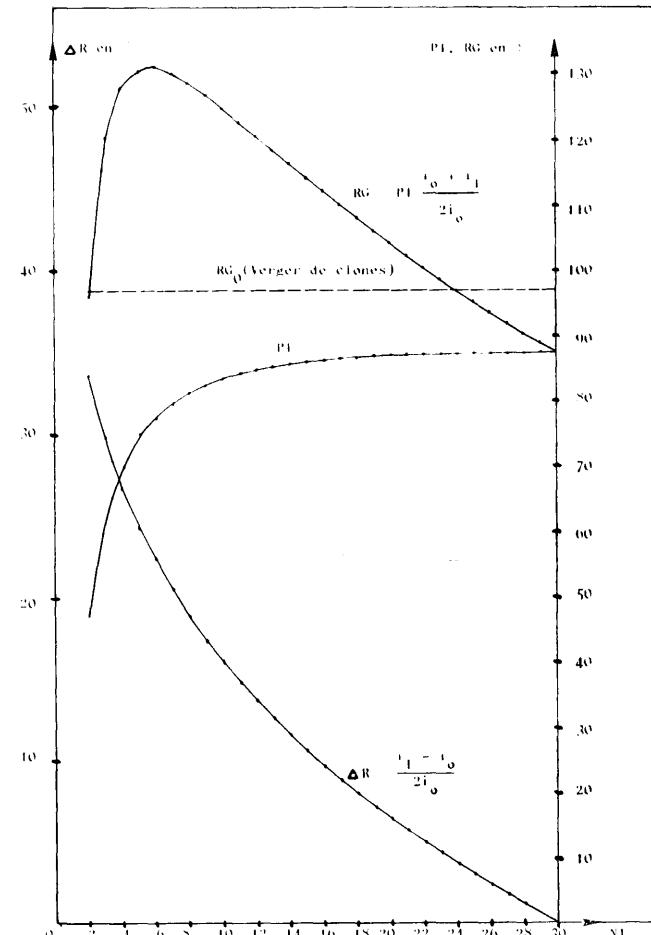


Figure 9. — Evolution en fonction du nombre de pères, N_1 , du supplément relatif de gain génétique, ΔR , du paramètre P_1 et du rendement génétique RG , dans la descendance d'un verger polycross de type 4 constitué à partir de 30 parents sélectionnés parmi 200 clones testés sur descendance.

Evolution as a function of number of fathers, N_1 , of the relative increase of genetic gain, ΔR , the P_1 parameter and genetic return, RG within the progeny of a type 4 polycross orchard built from 30 parents selected among 200 progeny tested clones.

On constate que le rendement génétique RG , qui est par définition égal à P_1 lorsque $N_1 = N_0$, atteint le point de compensation pour $N_1 = 22$. Le maximum est atteint pour $N_1 = 6$ ($RG = 130,82$).

Une stratégie raisonnable consisterait à choisir une valeur de RG légèrement sub-optimale pour concilier un fort rendement génétique avec une variabilité suffisante de la descendance:

par exemple, pour $N_1 = 10$, on a $RG = 124,53$.

Sur la Figure 9 est reporté le rendement génétique d'un verger à graines de clones d'élite composé avec les 30 mêmes clones. On voit que son rendement génétique est dépassé par la descendance du verger d'équivalents-clones dès que $N_1 < 24$ (dans la réalité, comme cela a été dit, de

probables écarts importants à la panmixie risquent d'handi-caper encore davantage le verger à graines de clones).

Il apparaît donc clairement que dans sa forme optimisée (type 4 à plus ou moins forte rectangulaire), le verger à graines d'équivalents-clones est plus performant que le verger à graines de clones d'élite auquel il devrait se substituer dans de nombreux programmes d'amélioration: il constitue un moyen de sortie variétal idéal, à la fois optimum sur le plan du gain génétique et très économique sur celui de la mise en oeuvre.

4. Modalités de Réalisation

La principale raison d'être du verger d'équivalents-clones, outre sa robustesse vis-à-vis des facteurs d'écart à la panmixie, est son faible prix de revient. Ceci est lié à sa facilité d'installation et au faible nombre de plants utilisés. Par ailleurs, il est souhaitable de trouver un bon compromis entre précocité de production des graines et quantité de graines produites à l'hectare à complète maturité. Il faut également chercher à égaliser les contributions des parents F0 dans la constitution de la population de production F1.

Pour remplir ces objectifs, les conditions suivantes seront réalisées.

4.1 Au stade de la production du matériel du verger

On réalisera un polycross de type 4 optimisé sur le critère du rendement génétique. Pour éviter de trop grands écarts de contribution des différents pères il serait souhaitable de réaliser des tests de la faculté germinative des différents pollens avant d'effectuer le mélange unique. En cas de différences importantes dans la valeur de ce paramètre, la quantité de pollen de chaque père dans le mélange sera alors établie de façon inversement proportionnelle à sa faculté germinative.

4.2 Au stade de la préparation du matériel végétal (plants issus des croisements polycross)

Au même titre que l'identification des lots de pollen est coûteuse au stade de la réalisation des croisements, l'identification des familles de demi-frères, au stade de l'élevage en pépinière, est une source de frais supplémentaires. Il importe donc de l'éviter. Pour cela, il suffit d'élever un mélange de plants unique dont on essayera d'équilibrer la composition en terme d'effectif par famille de demi-frères. A cette fin, on procédera avec les graines comme au stade 4.1 pour le pollen: des analyses de faculté germinative préalables permettront de doser chaque famille de demi-frères de façon inversement proportionnelle à la faculté germinative des graines.

4.3 Au stade de l'installation du verger

La conséquence immédiate de l'absence d'individualisation des familles de demi-frères est que la mise en place du verger à graines ne nécessitera ni plan préalable ni étiquetage. Cela entraîne un mode de réalisation qui ne diffère en rien d'un boisement commercial. Il en résulte une réduction de coût par rapport à la mise en place d'un verger de semis classique ou de clones d'élite.

Par ailleurs, l'absence de sélection ultérieure au sein du verger permet de l'établir à une densité voisine de la densité définitive (à la limite identique), comme pour les vergers à graines de clones d'élite. Il en résulte une économie supplémentaire qui rend l'hectare de verger à graines d'équivalents-clones moins cher qu'un hectare de boisement commercial, réalisé à forte densité initiale.

4.4 Au stade de la gestion du verger

La gestion d'un verger d'équivalents-clones ne nécessite que l'organisation des récoltes de cônes ainsi que, le cas échéant, des opérations propres à accroître sa fructification (taille, palissage etc. . .). Si une éclaircie devait intervenir, elle serait de type systématique (pour ne pas modifier la structure génotypique), donc extrêmement simple à réaliser.

Les vergers à graines d'équivalents-clones apparaissent ainsi comme un mode de sortie variétale extrêmement rustique, donc bon marché; leur création revient moins cher que celle d'un peuplement semencier classique et leur gestion est similaire.

Conclusion

Ce troisième article sur l'évaluation de la consanguinité des vergers à graines de semis propose donc une révolution complète dans la sortie variétale principale de la plupart des programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers: le verger à graines de clones d'élite y est pour l'instant le mode de diffusion le plus important du progrès génétique réalisé par sélection.

Nous avons montré que, dans la mesure naturellement où il est facilement réalisable (espèces faciles à polliniser artificiellement et à précocité sexuelle raisonnable), le verger polycross dit d'équivalents-clones réalise un rapport performances/coût très supérieur à celui des vergers de clones d'élite.

Nous avons également montré qu'à l'intérieur de 5 types possibles de polycross que l'on peut envisager, c'est le type 4 qui doit être préféré dans tous les cas: dans cette catégorie de polycross, les pères constituent un sous-ensemble, plus sélectionné, des parents utilisés et les auto-fécondations sont acceptées (mise en oeuvre d'un mélange unique de pollen pour la réalisation du polycross).

Nous indiquons un critère simple et efficace, le "rendement génétique", qui permet d'optimiser le choix du groupe de pères dans chaque cas particulier.

Les propriétés très intéressantes des vergers d'équivalents-clones de type 4 peuvent être utilisées non seulement pour augmenter le gain génétique de la descendance sur un jeu de caractères unique (celui qui a présidé à la sélection de l'ensemble des parents), mais encore pour "étaler" l'éventail des progrès génétiques réalisés sur la graine améliorée.

C'est ainsi que l'on peut envisager d'introduire dans le groupe, finalement très restreint, de pères, quelques génotypes apportant des caractéristiques particulières à la descendance (par exemple, résistance à certains insectes, à des maladies cryptogamiques, densité du bois, etc. . .).

De la sorte, il est possible d'introduire une très grande flexibilité dans l'adaptation de la production de vergers à des conditions locales particulières. C'est là un avantage supplémentaire par rapport aux vergers à graines de clones d'élite.

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 MENDIBOURRE, 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 MENDIBOURRE, P.: Conception et réalisation d'un verger à

graines test de descendance de Pin maritime. Rapport annual 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 Plants issus des Vergers à Graines de Semis de Première Génération. I. Vergers à Graines de Plein-Frères. Silvae Genetica 36, 115—125, (1987). — BARADAT, Ph.: 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. Silvae Genetica 36, 125—133, (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 populations. 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, (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). — 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-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 strobilus 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).

Observations on Abnormal Shoot Growth in *Betula pendula* Roth.

By D. KENNEDY

Department of Forestry, University of Aberdeen,
St. Machar Drive, Aberdeen, Scotland, AB9 2UU

(Received 23rd July 1985)

Summary

Observations on a form of abnormal shoot growth are reported and compared with normal shoot growth in *Betula pendula*. The abnormality appears as a portion of shoot with enhanced multiplication and compaction of stem units. The abnormalities, termed HAM shoots, are closely linked to the production of male catkins and it is postulated that they represent a malfunction of a gene reaction system incorporating both vegetative and reproductive characteristics. The observations are presented with a view to increase the limited knowledge concerning the genetic control of plant growth and development.

Key words: *Betula pendula*, shoot growth, floral development, genetic control of growth.

Zusammenfassung

Es wird über Beobachtungen über anomales Sproßwachstum im Vergleich mit normalem Sproßwachstum bei *Betula pendula* berichtet. Die Anomalie tritt als Sproßteil mit mehr und kompakteren Zweig-Einheiten auf. Die Anomalien, sogenannte HAM-Sprosse, sind mit der Produktion männlicher Kätzchen eng verbunden; es wird postuliert, daß sie eine Funktionsstörung eines Gen-Reaktionssystems mit sowohl vegetativen wie auch reproduktiven Merkmalen darstellen. Die Beobachtungen werden in der Absicht vorgelegt, die begrenzten Kenntnisse der genetischen Kontrolle von pflanzlichem Wachstum und pflanzlicher Entwicklung zu erweitern.

Introduction

Betula pendula Roth. together with other species of arborescent birch shows clearly defined shoot forms which fall into four categories:

1. Proleptic long shoots formed by predetermined growth only, that is from the expansion of bud contents laid down during the previous season. In the reproductive areas of mature trees such shoots produce the terminal male catkins.
2. Proleptic long shoots formed initially from predetermined growth, but further extension growth occurs due to indeterminate growth. This latter growth is derived from a currently active terminal meristem where leaves and internodes are initiated and expand without pause.
3. Sylleptic long shoots which emerge on the indeterminate shoot portions of vigorous, low order type two shoots. These shoots are produced by the outgrowth of newly laid down axillary meristems and in very infrequent cases, sylleptic shoots may also bear further sylleptic shoots.
4. Short shoots formed by the predetermined production of 2—5 compacted internodes on lateral axes of long shoots. These 'dwarf' shoots are the site of female catkin production in mature trees.

The general morphology of these shoot types is shown in Figure 1.

In all tree species shoot formation is regular and predictable and in consequence tree crowns are highly organi-