

Adaptation d'un Modèle de Sélection Combinée à des Familles Issues d'Autofécondation

Par C. E. DUREL

I.N.R.A., Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers,
Pierroton, 33610 - Cestas, France

(Reçu 24 Juillet 1989)

Résumé

Afin de tenter une sélection combinée sur index multicaractère chez des individus "selfs", une estimation des cinq paramètres génétiques (σ_A^2 , σ_D^2 , $\sigma_{D_0}^2$, σ_{AD_0} , δ_o^2) relatifs à un petit nombre de familles de pin maritime (*Pinus pinaster* Arr.) est faite, suivant trois modèles génétiques différents. On dispose simultanément de croisements pleins-frères et d'autofécondations faisant intervenir les mêmes parents. Les valeurs génétiques additives des deux caractères pris en compte dans l'index de sélection (cumul de 6 pousses primaires successives, et écart à la verticalité basale) sont calculées de manière classique pour les croisements pleins-frères. Pour les valeurs génétiques additives des individus S1, on propose un modèle de prédiction adapté qui tient compte de la matrice de covariance [ΣADO]. Deux autres modèles approchés sont aussi proposés. Après construction d'un index de sélection comparable pour les deux groupes de familles, on observe que le gain génétique réalisable dans les autofécondations est nettement supérieur à celui obtenu dans les croisements pleins-frères. Ce résultat est discuté dans le cadre du programme d'amélioration du pin maritime.

Mots clés: Modèle génétique, Paramètres génétiques, Autofécondation, Valeur génétique additive, Index de sélection, Gain génétique.

Summary

"Combined selection model adapted for selfed families"

The maritime pine french breeding program will soon reach the third generation. Since inbreeding may occur in the next crosses, this study has been completed:

- (1) to obtain a first estimation of the five components of the genetic variance under inbreeding,
- (2) to build up the prediction formula of the additive genetic value of individuals obtained by self-fertilizations,
- (3) to compare combined selection of selfed and non-inbred individuals for their additive genetic value.

The mating design comprises full-sib (C) and selfed (S) families having the same parents (Fig. 2). Three traits are studied: PRIM6 (cumulative first shoot height increment over six years), EC VERT (deviation to basal verticality of the stem), CIRCONF (circumference).

For the point (1), three genetic models have been tested: the classical one (chapter II-A-1), the biallelic one (II-A-2), and the model without dominance under heterozygosity (II-A-3). Using a parameter ($s = \sigma_{ES}^2 / \sigma_{EC}^2 = \text{ratio of the environmental variances of the S and C individuals}$) to reduce the number of unknowns, estimations of the five components of the genetic variance (σ_A^2 , σ_D^2 , $\sigma_{D_0}^2$, σ_{AD_0} , δ_o^2) are given for the classical model (Fig. 3a, b, c and Tab. 2) and the two others (Tab. 3, 4, and Fig. 4).

The prediction formulae of the additive genetic value of C and S individuals are built up combining family and individual informations (equations I, II, III). For S individuals the good formula (equation II) takes into account the [ΣADO] matrix (covariances between additivity and dominance under identity); approximate additive values can also be obtained using equations I or III (without [ΣADO]).

Selection indices are then computed, and the expected genetic gains are compared when combined selection is made on C or S families (Tab. 6, 7 for each traits separately, and Fig. 5, 6, 7, 8, and Tab. 8 for the two traits combined in the index). The expected genetic gain after selection in the selfed families is largely superior to the expected gain in the fullsib families (on the basis of the additive genetic values), especially when the two traits are used in the index. This is caused by the negative value of the covariance σ_{AD_0} between traits which reduce the unfavorable effect of the positive additive genetic correlation in the equation II. The consequences of these results on the genetic improvement program of maritime pine are discussed (particularly the hybridization between S selected individuals which brings heterosis effect). On the other hand, the genetical and biological problems are taken into consideration.

Key words: Genetic model, genetic parameters, self-fertilization, additive genetic value, prediction, selection index, genetic gain.

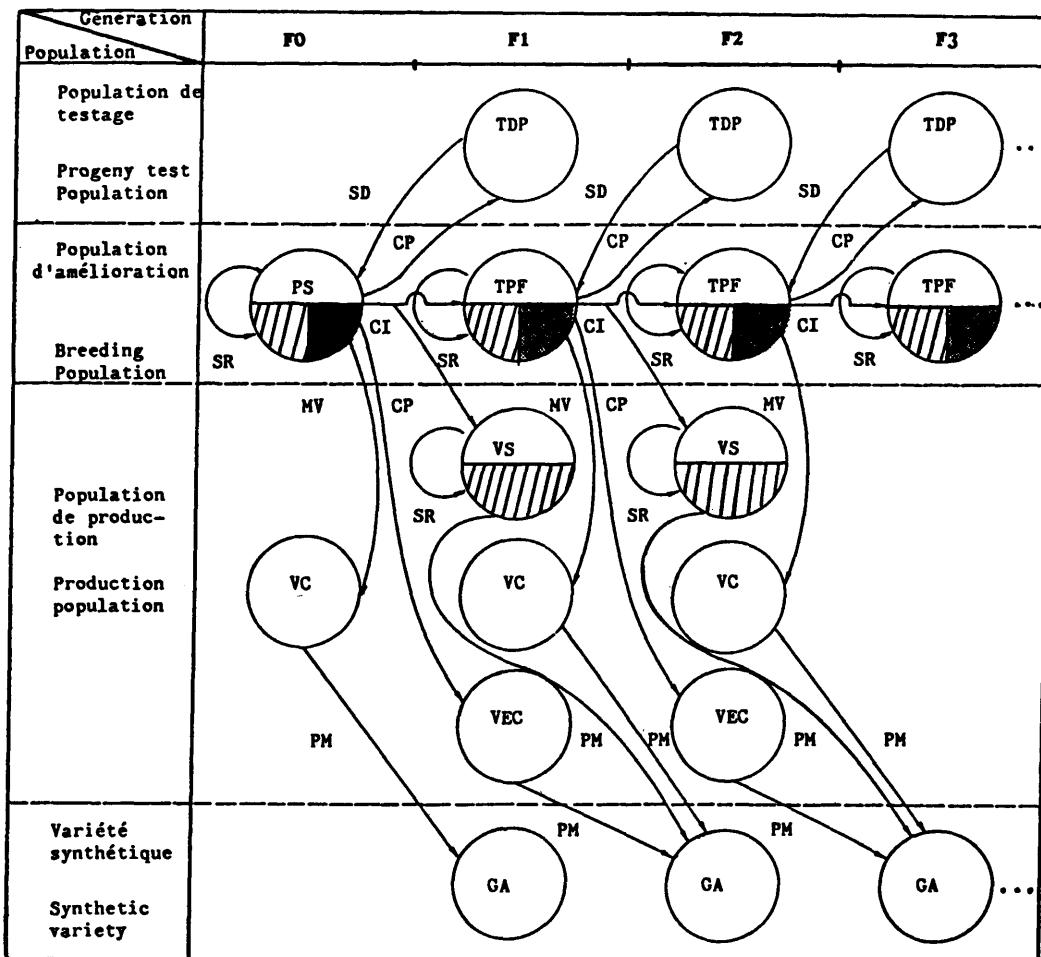
Le pin maritime est, parmi les grandes espèces forestières qui font l'objet d'un programme d'amélioration en France, une de celles dont la sélection est la plus avancée. Cette espèce suit actuellement un programme de sélection récurrente qui a été schématisé simplement par BARADAT (Figure 1, 1987).

La population F0 a été constituée par sélection phénotypique en forêt landaise, à partir de 1960 (ILLY, 1966). Par tests de descendances suivis de sélection, des arbres d'élite ont été retenus et ont servi à la constitution de vergers à graines de clones (génération "0") ou de semis (génération "1"). Des vergers d'équivalents-clones, constitués par semis de graines issues de polycross entre ces mêmes arbres, sont actuellement mis en place.

Pour la population d'amélioration, le passage d'une génération à une autre se fait par croisements contrôlés à pères individualisés suivant un plan hiérarchique. Dès la génération F1, deux stades de sélection sont possibles: sélection "réflexive" à partir de l'information propre de la population d'amélioration (sélection combinée individuelle par exemple), et sélection sur test de descendance.

Actuellement, la population d'amélioration la plus avancée est de génération F2. Un dispositif de test des individus et des familles a été mis en place à Malentes (33) par tranches successives, en vue d'une sélection combinée sur index multicaractère. Les familles sont généralement non consanguines, sauf quelques-unes installées dans les dernières tranches.

Le problème des croisements entre apparentés risque de se poser concrètement en génération F3 ou F4, ce qui va alors nécessiter la modification des équations qui permettent le calcul des index. De nouveaux paramètres génétiques vont en particulier devoir être estimés.



TDP = Test de descendance polycross
 SD = Sélection sur test de descendance
 PS = Peuplements sélectionnés
 RS = Sélection réflexive (par exemple combinée)
 CI = Croisements à pères individualisés
 CP = Croisements polycross
 TPF = Test de familles de plein-frères
 MV = Multiplication végétative
 VS = Verger à graines de semis
 VC = Verger de clones d'élite
 VEC = Verger d'équivalents-clones
 PM = Panmixie
 GA = Graine améliorée

Polycross progeny test
 Selection on progeny test basis
 Selected stands
 Reflexive selection (combined for instance)
 Crosses with individualized fathers
 Polycross crosses
 Full-sibs test
 Vegetative multiplication
 Seedling seed orchard
 Elite clonal seed orchard
 Clonal equivalent seed orchard
 Panmixy
 Improved seed

Figure 1. — Schéma simplifié du programme d'amélioration du Pin maritime, avec la place des différents types de vergers à graines (d'après BARADAT, 1987).
Simplified scheme of the maritime pine breeding program, with the place of the different kinds of seed orchards (from BARADAT, 1987).

En prévision de cette évolution des problèmes posés par la sélection récurrente dans des générations avancées, nous avons effectué cette étude pour les raisons suivantes:

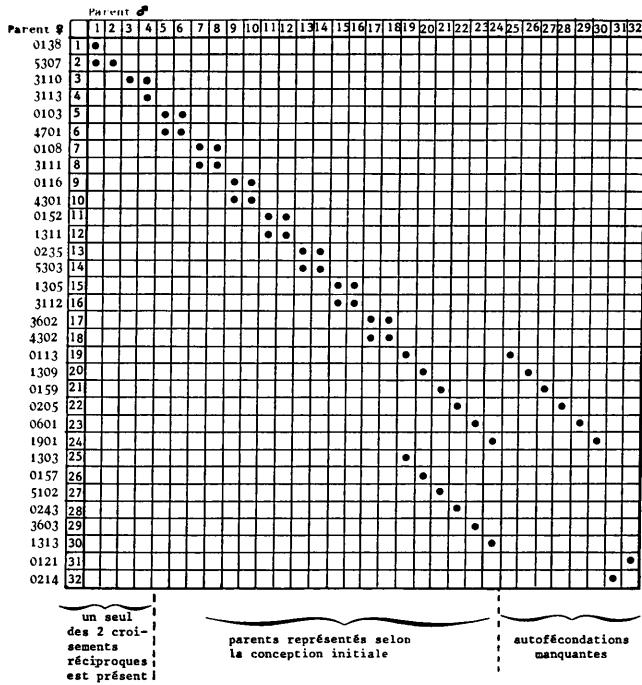
- obtenir une première estimation de l'ensemble des paramètres génétiques nécessaires à la sélection d'individus consanguins chez le Pin maritime,
- tenter une première sélection sur index chez ces individus,
- rechercher d'éventuelles simplifications des formules mises en oeuvre,
- comparer la sélection d'individus consanguins et non consanguins pour leurs valeurs génétiques additives.

Dans le prolongement de cette étude, l'utilisation de la consanguinité et en particulier d'une génération d'autofécondation, dans un schéma d'amélioration a été discutée.

I. Dispositif Etudié et Caractères Mesurés

1) Dispositif étudié

Le dispositif 2.44.15.1 a été installé en automne 1973, à Pierrotin, au sud-ouest de Bordeaux, en lande humide. Il est constitué des descendances (familles de pleins-frères) de croisement ou d'autofécondation d' "arbres +". Les parents ("arbres +") ont été sélectionnés en forêt landaise entre 1960 et 1969, sous l'autorité de G. ILLY. A l'origine, 32 clones d' "arbres +" devaient être autofécondés d'une part, et utilisés dans deux croisements réciproques avec un des 31 autres clones d'autre part. A la suite de difficultés techniques, 8 autofécondations et 2 croisements réciproques n'ont pas pu être installés et ont été remplacés par 10 familles "self" extérieures au plan de croisement, qui n'ont pas été prises en compte dans cette étude (Figure 2).



Plus 10 familles "self" en dehors du plan de croisement:
0016, 0020, 0142, 0150, 0212, 0253, 0281, 0284, 0285, 0287.

Figure 2. — Schéma du plan de croisement représenté dans la plantation 2.44.15.1 située à Toctoucau, France (d'après Jouve, 1983). Scheme of the mating design corresponding to the test 2.44.15.1 in Toctoucau, France (from Jouve, 1983).

Les 64 familles ont été installées selon un lattice équilibré 8×8 avec 9 répétitions. Chacune des 576 parcelles unitaires comprenait 4 arbres en ligne lors de l'implantation. Ceux-ci ont été plantés tous les 1,10 m sur la ligne avec des interlignes de 4 m. Au moment des mesures, un certain nombre d'arbres avait disparu.

2) Caractères mesurés

Les accroissements primaires et secondaires (pousse d'Août) réalisés pendant les années 1976 à 1982 ont été mesurés, ainsi que la circonférence à 1 m 30, et l'écart à la verticalité basale du tronc.

Dans la suite de l'étude, seuls trois caractères ont été étudiés:

- PRIM 6: le cumul des pousses primaires sur les six dernières années de croissance (de 5 à 10 ans, en dm);
- EC VERT: l'écart à la verticalité basale à 10 ans (en °);
- CIRCONF: la circonférence à 10 ans (en cm).

Ces trois caractères avaient l'avantage de ne pas présenter d'effet maternel important (différence entre les croisements réciproques). Les analyses ont donc été faites sans différencier les croisements réciproques.

II. Différents Modèles Utilisés pour l'Estimation des Paramètres Génétiques

A) Confrontation du modèle statistique et du modèle génétique

1) Modèle traditionnel

Pour des caractères polygéniques tels que ceux qui sont étudiés ici, on se place au niveau d'un locus multiallélique, et on définit un génotype hétérozygote:

$$G_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

μ : effet moyen

$\alpha_i + \alpha_j$: effet additif des deux allèles

β_{ij} : effet de dominance (interaction) entre les deux allèles.

sous identité:

$$G_{ii} = \mu + 2\alpha_i + \beta_{ii}$$

μ_0 : effet moyen sous identité

β_{ii} : effet de dominance sous identité.

On définit la variance additive au niveau du locus "i":

$$\sigma_{A1}^2 = 2E(\alpha_i^2)$$

la variance de dominance:

$$\sigma_{D1}^2 = E(\beta_{ij}^2)$$

d'où la variance génotypique:

$$\sigma_{G1}^2 = \sigma_{A1}^2 + \sigma_{D1}^2$$

En absence d'épistasie, on peut écrire:

$$\sum_i \sigma_{G1}^2 = \sum_i \sigma_{A1}^2 + \sum_i \sigma_{D1}^2$$

soit : $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$ variance génétique dans le cas de panmixie

En présence d'individus complètement consanguins, et au niveau d'un locus:

$$\begin{aligned} \sigma_{G1}^2 &= E(G_{ii}^2) = 4E(\alpha_i^2) + E(\beta_{ii}^2) + 4E(\alpha_i \beta_{ii}) \\ &= 2\sigma_{A1}^2 + \sigma_{D1}^2 + 4\sigma_{AD1}^2 \end{aligned}$$

En absence d'épistasie, la somme sur l'ensemble des loci devient:

$$\sigma_G^2 = 2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + 4\sigma_{AD}^2$$

$$(avec : \sigma_{AD}^2 = \sum_i E(\alpha_i \beta_{ii}))$$

Dans une population qui présente un coefficient de consanguinité F, on a, en absence d'épistasie, et en faisant la somme sur l'ensemble des loci:

$$\sigma_{G Total}^2 =$$

$$(1+F)\sigma_A^2 + (1-F)\sigma_D^2 + F\sigma_{Do}^2 + 4F\sigma_{ADo}^2 + F(1-F)\delta_o^2$$

$$avec \delta_o^2 = \sum_{oi} \delta_{oi}^2 \quad (\delta_{oi}^2 = (\mu_o - \mu_i)^2)$$

donc pour des individus issus d'autofécondation ($F = 1/2$):

$$\sigma_{G Total}^2 = 3/2\sigma_A^2 + 1/2\sigma_D^2 + 1/2\sigma_{Do}^2 + 2\sigma_{ADo}^2 + 1/4\delta_o^2$$

Dans le cadre de l'étude, les analyses de variance ont été effectuées séparément sur les familles F1 (parents F0 non consanguins et non apparentées) issues de croisements ou d'autofécondations:

* familles "C" (familles de plein-frères issues de croisements): les variances interfamilles et intrafamilles prennent les valeurs suivantes:

$$\text{Var(Inter C)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D}$$

$$\text{Var(Intra C)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{EC}$$

* familles "S" (familles issues d'autofécondations — "selfs"—): on a la relation générale:

$\text{Var(Inter familles)} = \text{Covar(Inter famille)}$

par les formules de GILLCS (1966), CHEVALET (1971), GALLAIS (1970, 1974) ou COCKERHAM (1983), on a:

$$\text{Covar(Inter Self)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{Do} + \frac{\sigma^2}{ADo}$$

= Var(Inter S)

d'où:

$$\text{Var(Inter S)} = \text{Var Gén. Tot.} + \text{Var Envir.} - \text{Var(Inter S)}$$

$$= \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{Do} + \frac{\sigma^2}{ADo} + \frac{1/4 \cdot \delta^2}{o} + \frac{\sigma^2}{ES}$$

On pose: σ_{EC}^2 et σ_{ES}^2 , variances environnementales observées pour les familles C et S respectivement.

Avec les mêmes formules de CHEVALET ou de GILLOIS, on peut calculer la covariance entre deux individus de même père ou de même mère, issus l'un d'un croisement, l'autre d'une autofécondation:

$$\text{Covar(C, S)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{ADo}$$

Nous avons donc un système de 5 équations et 7 inconnues:

$$\text{Var(Inter C)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D}$$

$$\text{Var(Inter S)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{Do} + \frac{\sigma^2}{ADo}$$

$$\text{Var(Intra C)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{EC}$$

$$\text{Var(Intra S)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{D} + \frac{2}{Do} + \frac{\sigma^2}{ADo}$$

$$+ \frac{1/4 \cdot \delta^2}{o} + \frac{\sigma^2}{ES}$$

$$\text{Covar(C, S)} = \frac{2}{A} + \frac{2}{ADo}$$

Deux hypothèses vont permettre de réduire le nombre d'inconnues:

*H 1: les variances environnementales des familles issues de croisement et d'autofécondation sont de valeurs égales ou voisines:

$$\sigma_{ES}^2 \approx \sigma_{EC}^2$$

C'est l'hypothèse la plus lourde qui peut être contestée *a priori* en utilisant l'argument fréquemment admis de la plus grande stabilité environnementale d'arbres fortement hétérozygotes par rapport à des individus consanguins. Cependant une étude faite sur ce dispositif avec les mêmes mesures (JOUVE, 1983) a montré l'existence d'une interaction génotype x année significativement plus forte chez les familles C que chez les familles S pour les accroissements primaires: les familles issues de croisement réalisent plus fortement que les familles issues d'autofécondation aux variations climatiques. On peut penser que les effets de terrains agissent sur les génotypes d'une manière similaire aux facteurs climatiques inter-annuels. Il semblerait donc que, dans le cas étudié, la variation environnementale soit au contraire plus faible chez les individus consanguins. L'argument d'un effet d'échelle (relation variance-moyenne positive) va aussi dans ce sens.

Pour étudier l'influence des variances environnementales sur l'estimation des paramètres génétiques, un paramètre "s" a été introduit:

$$\sigma_{ES}^2 = s \cdot \sigma_{EC}^2$$

la valeur $s \approx 1$ correspond à l'hypothèse H 1; la situation " $s < 1$ " permet de coïncider avec les observations faites précédemment.

* H 2: Les caractères sont gouvernés par un grand nombre de gènes (L) pour lesquels la dépression de consanguinité est constante:

$$\text{au niveau d'un locus : } \delta_{ol} = \frac{1}{o} - \frac{1}{l} = d = \text{constante.}$$

$$\text{on cherche : } \delta_o^2 = \sum_{l=1}^L \delta_{ol}^2 = \sum_{l=1}^L d^2 = L \cdot (d^2)$$

la dépression de consanguinité globale vaut:

$$D_o = \sum_l \delta_{ol} = L \cdot d = \mu - \mu_o$$

μ : moyenne des individus en régime panmictique

μ_o : moyenne des individus complètement consanguins

on a alors: $d = (\mu - \mu_o)/L$

$$\text{d'où : } \delta_o^2 = L \cdot ((\mu - \mu_o)/L)^2 = (\mu - \mu_o)^2/L$$

Dans le cadre de cette étude, seuls $L/2$ loci, en moyenne, portent deux allèles identiques, chez les individus issus d'autofécondation, d'où la dépression de consanguinité entre les familles C et S:

$$\mu_C - \mu_S = L/2 \cdot (d)$$

$$\text{d'où : } \delta_o^2 = L \cdot (2 \cdot (\mu_C - \mu_S)/L)^2 = 4 \cdot (\mu_C - \mu_S)^2 / L$$

De la même manière que "s" dans le paragraphe précédent, on peut paramétriser L, et voir l'influence du nombre de loci sur l'estimation des paramètres génétiques.

Avec les deux hypothèses précédentes, nous obtenons un système de 5 équations à 5 inconnues + 2 paramètres (s et L), qui se résoud ainsi:

$$\sigma_A^2 = 1/(5+2s) \cdot [(6s+4)\sigma_{bc}^2 - 2s\sigma_{wc}^2 - 6\sigma_{bs}^2 + 2\sigma_{ws}^2 + 16\sigma_{cs}^2 - 1/2\delta_o^2(L)]$$

$$\sigma_D^2 = 1/(5+2s) \cdot [(12-4s)\sigma_{bc}^2 + 4s\sigma_{wc}^2 + 12\sigma_{bs}^2 - 4\sigma_{ws}^2 - 32\sigma_{cs}^2 + 5\delta_o^2(L)]$$

$$\sigma_{Do}^2 = 1/(5+2s) \cdot [(8+56s)\sigma_{bc}^2 - 24s\sigma_{wc}^2 + (16s-32)\sigma_{bs}^2 + 24\sigma_{ws}^2 + (32-64s)\sigma_{cs}^2 - 6.6\delta_o^2(L)]$$

$$\sigma_{ADo}^2 = 1/(5+2s) \cdot [(-8-12s)\sigma_{bc}^2 + 4s\sigma_{wc}^2 + 12\sigma_{bs}^2 - 4\sigma_{ws}^2 + (8s-12)\sigma_{cs}^2 + 5\delta_o^2(L)]$$

$$\sigma_{EC}^2 = 1/(5+2s) \cdot [-11\sigma_{bc}^2 + 5\sigma_{wc}^2 - 6\sigma_{bs}^2 + 2\sigma_{ws}^2 + 16\sigma_{cs}^2 - 1/2\delta_o^2(L)]$$

où : σ_{bc}^2 = Var(Inter C)
 σ_{wc}^2 = Var(Inter C)
 σ_{bs}^2 = Var(Inter S)
 σ_{ws}^2 = Var(Inter S)
 σ_{cs}^2 = Covar(C,S)

("b" pour "between",
"w" pour "within")

Le système d'équations précédent correspond à l'estimation des paramètres génétiques pour un caractère. La généralisation est possible au niveau de deux caractères (indices "1" et "2"), dont on observe alors les covariances:

σ_{A1A2} , σ_{D1D2} , σ_{Do1Do2} , σ_{A1Do2} et σ_{A2Do1} , σ_{EC1EC2}

Seul le terme σ_{ADo} n'est pas symétrique; σ_{A1Do2} et σ_{A2Do1} peuvent avoir des valeurs différentes.

* Remarque:

Le terme " $1/4\delta_o^2$ " devient alors, dans le cas de deux caractères:

$$\sum_{l=1}^{L_{12}} \delta_{01} \cdot \delta_{02}$$

où L_{12} représente le nombre de gènes pléiotropes, ou liés de façon absolue;

et où δ_{01} et δ_{02} représentent les dépressions de consanguinité associées à ces gènes pour chacun des deux caractères 1 et 2.

Avec l'hypothèse H2, ce terme devient:

$$4 \cdot \frac{L_{12}}{L_1 L_2} \cdot \left[\left(\frac{\mu_C - \mu_{S1}}{C} \cdot \frac{\mu_C - \mu_{S2}}{C} \right) \right]$$

où L_1 et L_2 représentent le nombre total de gènes intervenant dans l'expression des caractères 1 et 2 respectivement.

2) Modèle biallélique

Ce modèle utilise l'hypothèse que chaque locus impliqué dans l'expression d'un caractère est biallélique. Dans ce cas, la variance de dominance est égale au carré de la dépression de consanguinité pour chaque locus:

$$\sigma_{D(l)}^2 = \delta_{o(l)}^2$$

Si on considère qu'il n'y a pas d'épiastie:

$$\sigma_D^2 = \sum_{l=1}^L \sigma_{D(l)}^2 = \sum_{l=1}^L \delta_{o(l)}^2 = \delta_o^2 \quad \text{où } \delta_o^2$$

est le terme qui apparaît dans Var(Intra S).

En prenant à nouveau l'hypothèse H 1 et le paramétrage $\sigma_{ES}^2 = s \cdot \sigma_{EC}^2$, nous obtenons un nouveau système de 5 équations à 5 inconnues + 1 paramètre (s):

$$\text{Var(Inter C)} = 1/2\sigma_A^2 + 1/4\sigma_D^2$$

$$\text{Var(Inter S)} = \sigma_A^2 + 1/4\sigma_D^2 + 1/8\sigma_{Do}^2 + \sigma_{ADo}^2$$

$$\text{Var(Inter C)} = 1/2\sigma_A^2 + 3/4\sigma_D^2 + \sigma_{EC}^2$$

$$\text{Var(Inter S)} = 1/2\sigma_A^2 + 1/2\sigma_D^2 + 3/8\sigma_{Do}^2 + \sigma_{ADo}^2 + s\sigma_{EC}^2$$

$$\text{Covar}(C, S) = 1/2\sigma_A^2 + 1/4\sigma_{ADo}^2$$

Après résolution:

$$\sigma_A^2 = 1/(s+2) \cdot [(3s+1)\sigma_{bc}^2 - s\sigma_{wc}^2 - 3\sigma_{bs}^2 + \sigma_{ws}^2 + 8\sigma_{cs}^2]$$

$$\sigma_D^2 = 1/(s+2) \cdot [(6-2s)\sigma_{bc}^2 + 2s\sigma_{wc}^2 + 6\sigma_{bs}^2 - 2\sigma_{ws}^2 - 16\sigma_{cs}^2]$$

$$\sigma_{Do}^2 = 1/(s+2) \cdot [(28s-4)\sigma_{bc}^2 - 12s\sigma_{wc}^2 + (8s-20)\sigma_{bs}^2 + 12\sigma_{ws}^2 + 32(1-s)\sigma_{cs}^2]$$

$$\sigma_{ADo}^2 = 1/(s+2) \cdot [(-2-6s)\sigma_{bc}^2 + 2s\sigma_{wc}^2 + 6\sigma_{bs}^2 - 2\sigma_{ws}^2 + (4s-8)\sigma_{cs}^2]$$

$$\sigma_{EC}^2 = 1/(s+2) \cdot [(-5s)\sigma_{bc}^2 + 2\sigma_{wc}^2 - 3\sigma_{bs}^2 + \sigma_{ws}^2 + 8\sigma_{cs}^2]$$

Ici aussi, la généralisation est possible au niveau des covariances entre deux caractères.

3) Modèle avec dominance nulle sous hétérozygotie
On définit un génotype hétérozygote:

$$G_{ij} = \mu_i + \alpha_i + \alpha_j$$

et un génotype homozygote:

$$G_{ii} = \mu + 2.\alpha_i + \beta_{ii}$$

$$\text{Var(} \text{Intra S}) = 1/2.\sigma_A^2 + 3/8.\sigma_{Do}^2 + \sigma_{ADO}^2 + 1/4.\delta_o^2 + s.\sigma_{EC}^2$$

$$\text{Covar(C, S)} = 1/2.\sigma_A^2 + 1/4.\sigma_{ADO}^2$$

d'où la résolution:

$$\frac{\sigma_A^2}{\sigma_{ADO}^2} = \frac{2}{2 + \frac{\sigma_{ADO}^2}{\sigma_A^2}}$$

Dans ce cas:

$$\text{Var}(G_{ij}) = \sigma_A^2$$

$$\sigma_{Do}^2 = 16.\sigma_{BC}^2 + 8.\sigma_{BS}^2 - 32.\sigma_{CS}^2$$

$$\text{Var}(G_{ii}) = 2.\sigma_A^2 + \sigma_{Do}^2 + 4.\sigma_{ADO}^2$$

$$\sigma_{ADO}^2 = -4.\sigma_{BC}^2 + 4.\sigma_{CS}^2$$

pour les individus issus d'autofécondation:

$$\text{Var Gén. Tot. (Self)} = 3/2.\sigma_A^2 + 1/2.\sigma_{Do}^2 + 2.\sigma_{ADO}^2 + 1/4.\delta_o^2$$

$$\delta_o^2 = (4.s - 12).\sigma_{BC}^2 - 4.s.\sigma_{WS}^2 - 12.\sigma_{BS}^2 + 4.\sigma_{WS}^2 + 32.\sigma_{CS}^2$$

$$\sigma_{EC}^2 = -\sigma_{BC}^2 + \sigma_{WS}^2$$

B) Estimation des paramètres génétiques

Les analyses de variance effectuées séparément sur les familles issues de croisement et issues d'autofécondation ont donné les résultats présentés dans le tableau 1. Les covariances Covar (C, S) ont été calculées à partir des moyennes des familles en tenant compte des effectifs par famille. On constate que la matrice correspondante n'est pas symétrique.

Précision sur les estimations des paramètres génétiques:

La complexité du modèle génétique (présence des termes σ_{Do}^2 et σ_{ADO}^2) nous a empêchés de calculer la précision

Tableau 1. — Variances-Covariances inter et intra-famille dans le cas de croisement ou d'autofécondation, covariances entre individus de même parenté, issus de croisement ou d'autofécondation, moyennes générales, pour les trois caractères PRIM6, EC VERT, CIRCONF.

Between- and within-families matrices of variances-covariances in the case of crosses or self-fertilizations, covariances between C and S individuals descending from the same parents, and general means, for the three traits PRIM6, EC VERT, CIRCONF.

	Familles issues de Croisement			Familles issues d'Autofécondation			
Variance-covariance	PRIM6	EC VERT	CIRCONF	PRIM6	EC VERT	CIRCONF	
Inter famille	PRIM6 EC VERT CIRCONF	10.04 0.97 5.89	3.70 4.49	8.80	PRIM6 EC VERT CIRCONF	22.05 - 4.57 10.44	5.54 - 2.25 11.53
Intra famille	PRIM6 EC VERT CIRCONF	43.04 1.75 27.62	22.91 10.58	87.56	PRIM6 EC VERT CIRCONF	48.36 2.24 37.16	23.31 14.70 96.26
Cov(C, S)		PRIM6 EC VERT CIRCONF	6.72 - 0.30 3.13	- 0.66 2.29 1.15	3.28 0.47 2.77		
Moyenne	PRIM6 EC VERT CIRCONF	$\mu_C = 48.23$ (dm)	7.73 (°)	40.08 (cm)	PRIM6 EC VERT CIRCONF	$\mu_S = 42.26$ (dm)	7.23 (°) 32.20 (cm)

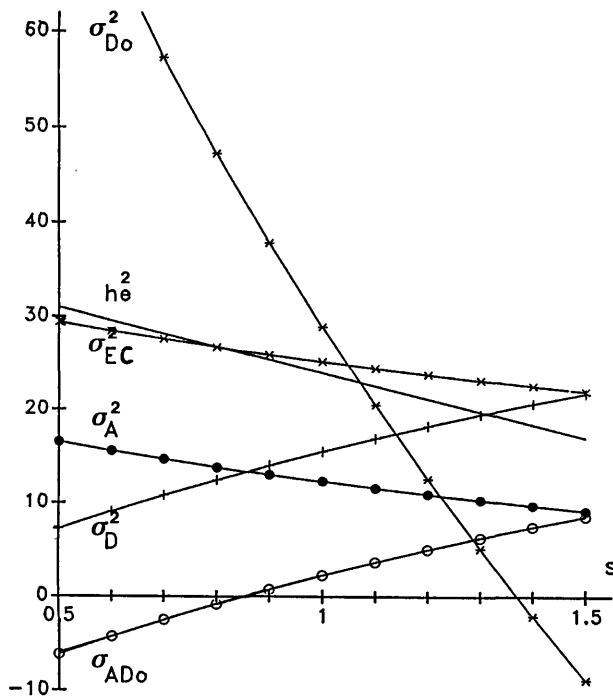


Figure 3a. — Evolution des paramètres génétiques en fonction de s pour le caractère PRIM6 — Modèle traditionnel.
Evolution of the genetic parameters as a function of s for the trait PRIM6 — Classical model.

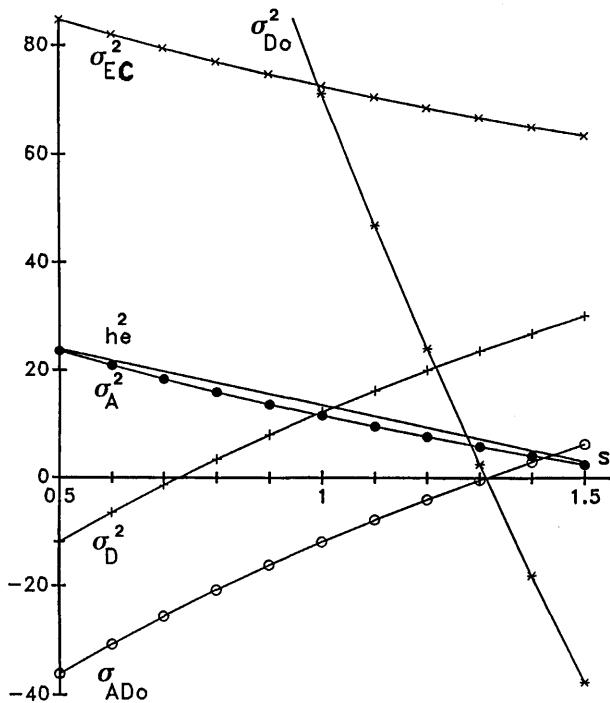


Figure 3c. — Evolution des paramètres génétiques en fonction de s pour le caractère CIRCONF — Modèle traditionnel.
Evolution of the genetic parameters as a function of s for the trait CIRCONF — Classical model.

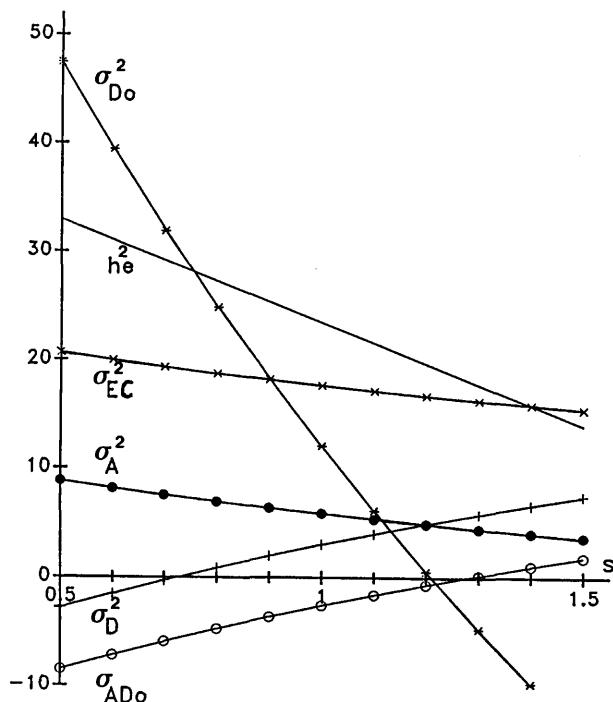


Figure 3b. — Evolution des paramètres génétiques en fonction de s pour le caractère EC VERT — Modèle traditionnel.
Evolution of the genetic parameters as a function of s for the trait EC VERT — Classical model.

obtenue sur les estimations des paramètres génétiques. Vu le nombre assez faible d'individus et de familles, la précision ne doit pas être très bonne. Elle le sera d'autant moins que le coefficient précédent le paramètre génétique sera faible dans le système d'équation. Les termes σ_A^2 et

σ_{ADo} seront donc en général estimés de manière plus précise que les termes σ_D^2 et σ_{Do}^2 .

Le calcul des coefficients de variation des variances inter et intrafamilles estimées a néanmoins été effectué (par exemple: $\frac{Var(\hat{\delta}_{bC}^2)}{\hat{\delta}_{bC}^2}$). Ces coefficients ont des valeurs d'environ 35% pour les variances interfamilles C et S, d'environ 60% pour les variances intrafamilles, et d'environ 50% pour les σ_{GS} (pour les trois caractères).

1) Modèle traditionnel

a) Hypothèse: $s = 1$

Avec cette hypothèse, les paramètres génétiques ne sont plus exprimés qu'en fonction du seul paramètre L . Or, pour les caractères de vigueur (ici "PRIM 6" et "CIRCONF"), on estime en général à plusieurs centaines le nombre de gènes intervenant dans l'expression de ces caractères.

Avec $L = 100$, le terme " $1/4 \cdot \delta_0^2(L) = (\mu_C - \mu_S)^2/L$ " devient négligeable (inférieur à 1%) devant $Var(Interne S)$ pour tous les caractères. Il en est de même pour le terme correspondant qui apparaît dans les covariances "Intra S" entre 2 caractères (inférieur à 1,4%).

Dans la suite de l'étude, nous avons donc supprimé les termes en " $\delta_0^2(L)$ " dans les équations des paramètres génétiques.

b) Evolution des paramètres génétiques en fonction du paramètre s

Pour les 3 caractères, l'évolution des quatre paramètres génétiques, de l'hérédité au sens étroit, et de la variance environnementale des individus issus de croisement (σ_{EC}^2) est donnée en fonction du paramètre s ($0.5 \leq s \leq 1.5$) dans les figures 3a, 3b, 3c.

On observe que les variances σ_A^2 , σ_{EC}^2 et σ_{Do}^2 baissent quand s augmente. Il s'ensuit une chute de l'hérédité:

h_e^2 . Par contre, les paramètres σ_D^2 et σ_{AD_0} augmentent avec s.

Dans l'intervalle étudié, σ_A^2 , σ_{EC}^2 et h_e^2 restent positifs; par contre σ_D^2 devient négatif à partir des valeurs s = 1,2 ou 1,3, suivant le caractère. Inversement, σ_D^2 devient positif à partir de la valeur s = 0,73 pour les caractères d'écart à la verticalité et de circonférence.

L'analyse de ces courbes, et l'observation faite dans l'hypothèse H 1 (plus grande stabilité interannuelle des familles selfs), nous amènent à choisir une valeur de s comprise dans l'intervalle [0,8, 1,0] pour estimer les paramètres génétiques. En effet, dans cet intervalle, toutes les estimations de variance sont positives, et le rapport σ_D^2/σ_A^2 reste en général inférieur ou à peine supérieur à 1. Il est évident que ce choix est malgré tout arbitraire, et que l'absence d'une précision suffisante sur l'estimation des paramètres génétiques rend celui-ci subjectif. Néanmoins, il n'est pas incohérent avec les observations faites sur d'autres dispositifs notamment en ce qui concerne les valeurs des heritabilités.

Pour les valeurs s = 0,8 et s = 1, les estimations des paramètres génétiques sont présentées dans le tableau 2.

On rappelle que le "coefficient de prédition génétique" entre deux caractères X1 et X2 correspond au rapport de la covariance additive entre les deux caractères sur le produit des écart-types phénotypiques des deux caractères:

$$CPG = \frac{\sigma_{A1A2}}{\sigma_{Ph1} \cdot \sigma_{Ph2}} \quad (\text{BARADAT, 1976}).$$

Ce terme est symétrique en X1 et X2; il est sans dimension, compris entre -1 et +1 (du moins pour sa vraie valeur, car son estimation peut déborder ces limites). Il exprime de quelle proportion d'écart-type phénotypique sera déplacée en moyenne la valeur génétique additive d'un caractère lorsqu'on déplace d'un écart-type phénotypique la valeur de l'autre caractère. Suivant le singe du CPG, le déplacement des deux valeurs se fera dans le même sens ou dans un sens inverse. Le CPG entre un caractère et lui-même correspond simplement à l'héritabilité au sens strict (première diagonale de la matrice).

Une matrice de CPG permet donc de comparer l'efficacité d'une sélection directe pour un caractère donné à une sélection indirecte par l'intermédiaire de l'un des autres caractères. Ici pour le paramètre s = 0,8, la sélection indirecte pour CIRCONF par l'intermédiaire de EC VERT sera plus efficace que par l'intermédiaire de PRIM6, et plus efficace que la sélection directe sur CIRCONF (valeur du CPG de 0,23 contre 0,15 et 0,17 respectivement).

Tableau 2. — Matrices des variances-covariances des différents paramètres génétiques et environnementaux, et coefficients de prédition génétique pour les trois caractères PRIM6, EC VERT, et CIRCONF, suivant les deux valeurs du paramètre s : 0,8 et 1 — Modèle Traditionnel.

Variance-covariance matrices of the different genetic and environmental parameters, and genetic prediction coefficients (C.P.G., BARADAT, 1976) for the three traits PRIM6, EC VERT and CIRCONF, according to the values of the s parameter : 0,8 and 1 — Classical model.

PARAMETRE S = 0,8			PARAMETRE S = 1				
	Y 1 PRIM6	Y 2 EC VERT	Y 3 CIRCONF		Y 1 PRIM6	Y 2 EC VERT	Y 3 CIRCONF
ADDITIVITE			ADDITIVITE				
Y 1	13.84	4.53	10.71	Y 1	12.32	4.33	9.53
Y 2	4.53	6.95	11.89	Y 2	4.33	5.88	11.38
Y 3	10.71	11.89	15.90	Y 3	9.53	11.38	11.50
DOMINANCE			DOMINANCE				
Y 1	12.48	-5.19	2.17	Y 1	15.54	-4.81	4.53
Y 2	-5.19	0.89	-5.83	Y 2	-4.81	3.03	-4.80
Y 3	2.17	-5.83	3.40	Y 3	4.53	-4.80	12.20
DOMINANCE SOUS IDENTITE			DOMINANCE SOUS IDENTITE				
Y 1	47.30	25.45	62.21	Y 1	28.95	23.13	48.06
Y 2	25.45	24.91	62.77	Y 2	23.13	12.04	56.60
Y 3	62.21	62.77	124.15	Y 3	48.06	56.60	71.31
ADDIT. * DOMINANCE SOUS IDENT.			ADDIT. * DOMIN. SOUS IDENT.				
Y 1	-0.82	-10.98	-8.58	Y 1	2.23	-10.59	-6.22
Y 2	-10.98	-4.75	-20.53	Y 2	-10.59	-2.60	-19.50
Y 3	-8.58	-20.53	-20.74	Y 3	-6.22	-19.50	-11.94
ENVIRONNEMENTALE			ENVIRONNEMENTALE				
Y 1	26.75	3.38	20.64	Y 1	25.22	3.19	19.46
Y 2	3.38	18.77	9.00	Y 2	3.19	17.70	8.49
Y 3	20.64	9.00	77.06	Y 3	19.46	8.49	72.66
COEFF. DE PREDICTION GENETIQUE			COEFF. DE PREDICTION GENET.				
Y 1	0.26	0.12	0.15	Y 1	0.23	0.12	0.13
Y 2	0.12	0.26	0.23	Y 2	0.12	0.22	0.22
Y 3	0.15	0.23	0.17	Y 3	0.13	0.22	0.12

2) Modèle biallétique

Les estimations des paramètres génétiques obtenues par ce modèle sont assez proches de celles du modèle précédent. Mais la valeur de σ_D^2 est en général plus importante (+ 17% environ) du fait du plus fort coefficient qui lui est attribué dans la variance intra-famille S. Inversement les valeurs de σ_A^2 et σ_{D0}^2 sont un peu plus faibles que

Tableau 3. — Matrices des coefficients de prédition génétique pour les trois caractères étudiés, suivant les deux valeurs du paramètre s : 0,8 et 1 — Modèle Biallétique.
Matrices of genetic prediction coefficients for the three traits, according to the values of the s parameter : 0,8 and 1 — Biallelic model.

s = 0,8			s = 1,0		
C P G			C P G		
	PRIM6	EC VERT	PRIM6	EC VERT	CIRCONF
P6	0.24		P6	0.21	
EC V	0.13	0.26	EC V	0.12	0.21
CIR	0.14	0.24	CIR	0.13	0.23
	0.16			0.11	

celles du modèle traditionnel. Par conséquent, les valeurs des coefficients de prédiction génétique sont aussi un peu plus faibles (Tableau 3).

3) Modèle avec dominance nulle sous hétérozygotie

Seul le paramètre δ_0^2 varie avec s , les autres paramètres étant constants (Tableau 4). δ_0^2 est en général fortement négatif sauf pour des valeurs faibles de s (Figure 4). Le caractère PRIM 6 ne montre une valeur de δ_0^2 positive que pour des valeurs de s inférieures à 0.17.

Ce modèle ne permet donc pas d'obtenir des estimations satisfaisantes des paramètres génétiques pour notre étude.

4) Utilisation de l'information venant des familles de demi-frères

La complexité des modèles utilisés dans notre étude a été rendue nécessaire par l'absence d'information venant de familles de demi-frères. En effet, la variance entre familles de pleins-frères contient une part de variance de dominance ($1/4\sigma_D^2$), alors que si nous avions pu disposer de familles de demi-frères en plus des familles de pleins-frères (plan hiérarchique), la variance entre familles de demi-frère aurait fourni une estimation directe de la

Tableau 4. — Matrices des variances-covariances des différents paramètres génétiques et environnementaux, et coefficients de prédiction génétique pour les trois caractères étudiés — Modèle avec Dominance nulle sous Hétérozygotie.

Variance-covariance matrices of the different genetic and environmental parameters, and genetic prediction coefficients for the three traits — Model without dominance under heterozygosity.

	Y 1 PRIM6	Y 2 EC VERT	Y 3 CIRCONF
ADDITIVITE			
Y 1	20.09	1.93	11.79
Y 2	1.93	7.39	8.98
Y 3	11.79	8.98	17.60
DOMINANCE SOUS IDENTITE			
Y 1	122.20	-5.71	75.21
Y 2	-5.71	30.24	27.80
Y 3	75.21	27.80	144.53
ADDITIVITE * DOMINANCE SOUS IDENT.			
Y 1	-13.31	-5.78	-10.75
Y 2	-5.78	-5.63	-14.70
Y 3	-10.75	-14.70	-24.14
ENVIRONNEMENTALE			
Y 1	32.99	0.79	21.73
Y 2	0.79	19.21	6.09
Y 3	21.73	6.09	78.76
COEFFICIENT DE PREDICTION GENETIQUE			
Y 1	0.38	0.05	0.16
Y 2	0.05	0.28	0.18
Y 3	0.16	0.18	0.18

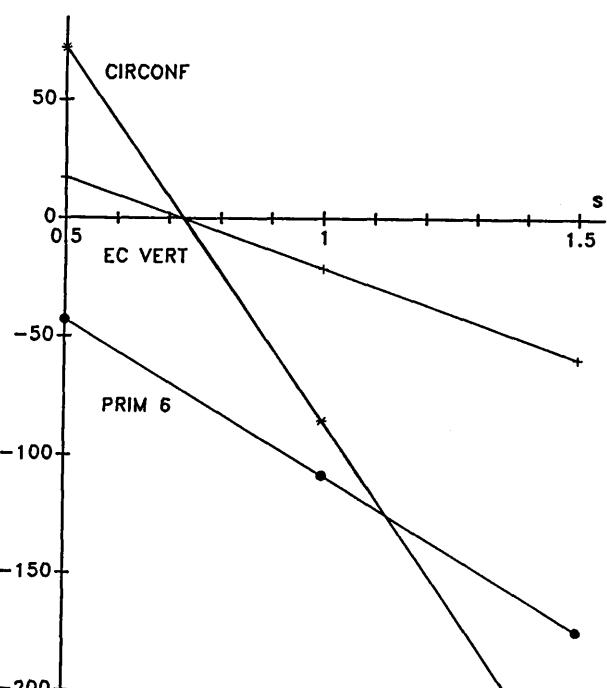


Figure 4. — Evolution du paramètre δ_0^2 en fonction de s pour les caractères PRIM6, EC VERT et CIRCONF — Modèle avec dominance nulle sous hétérozygotie.

Evolution of the genetic component δ_0^2 as a function of s for the traits PRIM6, EC VERT, CIRCONF — Model without dominance under heterozygosity.

variance additive. GALLAIS (1988) montre que l'on peut ainsi avoir une estimation de l'ensemble des paramètres génétiques (σ_A^2 , σ_D^2 , σ_{D0}^2 , σ_{AD0}) sans hypothèse sur la variance environnementale des croisements ou des autofécondations:

$$\begin{aligned} \text{Var(Inter fam HS)} &= 1/4 \cdot \frac{\sigma_A^2}{A} \\ \text{Var(Inter fam FS)} &= 1/2 \cdot \frac{\sigma_A^2}{A} + 1/4 \cdot \frac{\sigma_D^2}{D} \\ \text{Var(Inter fam Self)} &= \frac{\sigma_D^2}{A} + 1/4 \cdot \frac{\sigma_D^2}{D} + 1/8 \cdot \frac{\sigma_{D0}^2}{D0} + \frac{\sigma_{AD0}^2}{AD0} \\ \text{Covar(fam HS, fam Self)} &= 1/2 \cdot \frac{\sigma_A^2}{A} + 1/4 \cdot \frac{\sigma_{AD0}^2}{AD0} \end{aligned}$$

soit 4 équations et 4 inconnues.

III. Estimation de la Valeur Additive des Individus. Calcul d'Index

A) Estimation de la valeur additive des individus

L'estimation de la valeur additive des individus se fait par régression de la valeur additive sur les prédicteurs phénotypiques (BARADAT, 1982).

Modèle statistique:

$$x_{ij} = \mu + F_i + e_{ij} \quad \begin{matrix} i \text{ varie de } 1 \text{ à } n \\ \text{et } j \text{ varie de } 1 \text{ à } p_i \end{matrix}$$

la valeur de chaque individu est décomposée en:

μ : moyenne générale,

F_i : effet de la famille i ,

e_{ij} : effet résiduel de l'individu j appartenant à la famille i .

$\hat{F}_i = (x_{ij} - \mu)$ et $\hat{e}_{ij} = (x_{ij} - x_i)$ sont les prédicteurs phénotypiques de la valeur additive A_{ij} de l'individu x_{ij} .

L'analyse de variance nous permet de connaître les matrices de variances-covariances des \hat{F}_i et \hat{e}_{ij} , que l'on peut représenter par $[\Sigma P_i]$ et $[\Sigma P - \Sigma P_i]$.

Modèle génétique:

Il est nécessaire de connaître les 2 termes:

$$\begin{aligned} * \text{Cov}(A_{ij}, \hat{F}_i) &= \text{Cov}(A_{ij}, x_i - \mu) \\ &= \text{Cov}(A_{ij}, 1/p_i \cdot (x_{ij} - \mu) + (p_i - 1)/p_i \cdot (x_{ij} - \mu)) \\ &= 1/p_i \cdot [\text{Cov}(A_{ij}, x_i) + (p_i - 1) \cdot \text{Cov}(A_{ij}, x_{ij})] \\ * \text{Cov}(A_{ij}, \hat{e}_{ij}) &= \text{Cov}(A_{ij}, x_i - x_{ij}) \\ &= \text{Cov}(A_{ij}, x_{ij} - \mu) - \text{Cov}(A_{ij}, x_i - \mu) \\ &= (p_i - 1)/p_i \cdot [\text{Cov}(A_{ij}, x_{ij}) - \text{Cov}(A_{ij}, x_{ij})] \end{aligned}$$

Les 2 covariances $\text{Cov}(A_{ij}, X_{ij})$ et $\text{Cov}(A_{ij}, X_{ij})$ ont des valeurs différentes suivant que l'on considère des individus issus de croisement ou d'autofécondation.

1) Individus issus des croisements pleins-frères

$$\text{Cov}(A_{ij}, x_{ij}) = \sigma_A^2 \quad \text{et} \quad \text{Cov}(A_{ij}, x_{ij}) = 1/2 \cdot \sigma_A^2$$

$$\text{On a alors : } * \text{Cov}(A_{ij}, \hat{F}_i) = (p_i + 1)/2p_i \cdot \sigma_A^2$$

$$* \text{Cov}(A_{ij}, \hat{e}_{ij}) = (p_i - 1)/2p_i \cdot \sigma_A^2$$

La prédiction de la valeur additive se fait donc:

$$\begin{aligned} \hat{A}_{ij} - \bar{A} &= b_1 \cdot \hat{F}_i + b_2 \cdot \hat{e}_{ij} \\ &= [\text{Cov}(A_{ij}, \hat{F}_i)/\text{Var}(\hat{F}_i)] \cdot \hat{F}_i + [\text{Cov}(A_{ij}, \hat{e}_{ij})/\text{Var}(\hat{e}_{ij})] \cdot \hat{e}_{ij} \end{aligned}$$

b_1 et b_2 étant les coefficients de régression de A_{ij} sur \hat{F}_i et \hat{e}_{ij} respectivement.

On obtient donc en langage matriciel pour k caractères:

$$\begin{aligned} [\hat{A}]_{ij} &= (p_i + 1)/2p_i \cdot [\Sigma A][\Sigma P_1]^{-1} [\hat{F}]_i \\ &\quad + (p_i - 1)/2p_i \cdot [\Sigma A][\Sigma P - \Sigma P_1]^{-1} [\hat{e}]_{ij} \quad (I) \end{aligned}$$

où: $[\hat{A}]_{ij}$ représente le vecteur des valeurs additives prédites sur l'ensemble des caractères;

$[\Sigma A]$ matrice de variance-covariance additive;
 $[\Sigma P_1]$ et $[\Sigma P - \Sigma P_1]$ matrices de variance-covariance des effets F_i et e_{ij} ;

$[\hat{F}]_i$ et $[\hat{e}]_{ij}$ vecteurs des prédicteurs phénotypiques.

2) Individus issus d'autofécondation

$$\text{Cov}(A_{ij}, x_{ij}) = 3/2 \cdot \sigma_A^2 + \sigma_{ADO}^2 \quad (\text{Annexe 1})$$

$$\text{Cov}(A_{ij}, x_{ij}) = \sigma_A^2 + 1/2 \cdot \sigma_{ADO}^2 \quad (\text{Annexe 1})$$

$$\begin{aligned} \text{d'où : } * \text{Cov}(A_{ij}, \hat{F}_i) &= (2 \cdot p_i + 1)/2p_i \cdot \sigma_A^2 + (p_i + 1)/2p_i \cdot \sigma_{ADO}^2 \\ * \text{Cov}(A_{ij}, \hat{e}_{ij}) &= (p_i - 1)/2p_i \cdot (\sigma_A^2 + \sigma_{ADO}^2) \end{aligned}$$

d'où la prédiction en langage matriciel:

$$\begin{aligned} [\hat{A}]_{ij} &= [(2 \cdot p_i + 1)/2p_i \cdot [\Sigma A] + (p_i + 1)/2p_i \cdot [\Sigma ADO][\Sigma P_1]^{-1} [\hat{F}]_i \\ &\quad + (p_i - 1)/2p_i \cdot [\Sigma A + \Sigma ADO][\Sigma P - \Sigma P_1]^{-1} [\hat{e}]_{ij}] \quad (II) \end{aligned}$$

où: $[\Sigma ADO]$ représente la matrice de covariance "additivité x dominance sous identité"
les matrices $[\Sigma P_1]$ et $[\Sigma P - \Sigma P_1]$ sont bien sûr obtenues séparément pour les descendants plein-frères et les descendants autofécondés, dans des analyses de variance distinctes.

Si on ne dispose pas d'une estimation de la matrice $[\Sigma ADO]$ et que l'on veut prédire la valeur additive sur la seule base de la matrice $[\Sigma A]$, on obtient:

$$\begin{aligned} [\hat{A}]_{ij} &= (2 \cdot p_i + 1)/2p_i \cdot [\Sigma A][\Sigma P_1]^{-1} [\hat{F}]_i \\ &\quad + (p_i - 1)/2p_i \cdot [\Sigma A][\Sigma P - \Sigma P_1]^{-1} [\hat{e}]_{ij} \quad (III) \end{aligned}$$

L'importance du biais dans l'estimation des valeurs additives dépend des différentes valeurs de covariance de la matrice $[\Sigma ADO]$.

B) Calcul d'index — Sélection

On peut bâtir un index de sélection pour les effets génétiques additifs (ROUVIER, 1969):

$$I_{ij} = [b]^T [\hat{A}]_{ij}$$

I_{ij} est une combinaison linéaire des effets additifs des différents caractères.

$[b]$ est le vecteur des k coefficients qui sont souvent appelés "poids économiques" des caractères.

En faisant varier les coefficients b_k , on modifie la valeur de l'index, et on peut, par sélection sur cet index, réaliser un gain génétique variable pour les différents caractères.

Si l'index I est distribué normalement sur l'ensemble de la population, le gain réalisé sur I par sélection est égal à:

$$\Delta I = \sigma_I$$

I = intensité de sélection

Le gain de valeur génétique additive, ΔA_k , sur le caractère k est obtenu par régression de A_k sur I :

$$\Delta A_k = b_k \cdot \frac{A_k}{A_k/I} \cdot \Delta I = i.b_k \cdot \frac{\sigma_{Ak}}{\sigma_{Ak/I}} \cdot \Delta I$$

1) Choix des coefficients b_k

Du fait de la faible héritabilité de la croissance en diamètre, et de la bonne corrélation génétique entre croissance en hauteur et croissance en diamètre chez le Pin maritime, la sélection couramment pratiquée chez cette espèce (INRA, CEMAGREF, AFOCEL) ne tient compte que des deux caractères "croissance en hauteur", et "écart à la verticalité". Dans notre étude, et pour plus de simplification, on a choisi de faire varier tous les coefficients b_k de manière égale.

cité, l'index de sélection n'a donc été calculé qu'à partir des caractères "PRIM 6" et "EC VERT".

Le gain génétique maximum pour un de ces deux caractères est obtenu si ce caractère a un coefficient b_i non nul, alors que l'autre a un coefficient b_j nul. Ainsi, le vecteur $[b] : [l]$ permettra une sélection maximale sur PRIM 6, et le vecteur $[l] : [b]$ une contre-sélection maximale sur EC VERT (on cherche bien sûr à contre-sélectionner l'écart à la verticalité, et donc à sélectionner la rectitude du fût, ce qui explique le coefficient négatif -1). Puisque ce sont les valeurs relatives des coefficients b_k qui conditionnent les gains génétiques, on peut fixer le coefficient de PRIM 6 (à 1 par exemple) et faire varier celui de EC VERT de $-\infty$ à $+\infty$, de manière à tracer la courbe d'évolution des gains génétiques des deux caractères en fonction du coefficient de EC VERT (BARADAT, 1982). Des très fortes valeurs (positives ou négatives) de ce coefficient permettront une sélection ou une contre-sélection pratiquement maximale de EC VERT selon le signe.

A partir de la courbe tracée, on peut choisir le jeu de coefficients permettant le gain génétique optimum sur les deux caractères, en fonction des objectifs de sélection. Ce gain peut s'exprimer en proportion du gain génétique maximum.

Lorsque le jeu de coefficient est fixé, on peut alors réaliser la sélection effective des individus. Le nombre d'individus sélectionnés est fonction du taux de sélection choisi (en général 10%).

2) Les différents types de prédiction de la valeur additive

Quatre types d'analyses ont été effectuées:

- (1) — prédiction de la valeur additive d'individus S (issus d'autofécondation) selon le modèle complet pour les autofécondations (*équation II*);
- (2) — prédiction de la valeur additive d'individus S, selon le modèle incomplet pour les autofécondations (*équation III*), dans le cas où on ne disposerait pas d'une estimation de la matrice $[\Sigma A_{D0}]$;
- (3) — prédiction de la valeur additive d'individus S, selon le modèle des croisements plein-frères (*équation I*); on considère alors que les familles selfs sont de simples familles de plein-frères;
- (4) — prédiction de la valeur additive d'individus C (issus de croisements), selon le modèle des croisements plein-frères (*équation I*).

Les analyses (1) et (4) correspondent à l'utilisation des deux modèles dont il faut se servir pour obtenir une prédiction rigoureuse de la valeur additive des individus issus d'autofécondation et issus de croisement plein-frères, respectivement. Les analyses (2) et (3) correspondent à la situation où l'on ne disposerait pas d'une estimation de la matrice $[\Sigma A_{D0}]$. Les valeurs additives sont donc estimées à partir de la seule matrice $[\Sigma A]$ en utilisant soit le modèle incomplet pour les autofécondations (*équation III*), soit le modèle des croisements plein-frères (*équation I*). La comparaison des analyses (2) et (3) avec l'analyse (1) permettra alors de mesurer le biais dû à l'utilisation d'un modèle incomplet ou inadapté, par rapport à l'utilisation du modèle adapté.

3) Résultats et comparaison

a) Corrélations entre les 3 types de prédiction de la valeur additive pour les individus S.

Afin de comparer les modèles (1), (2), et (3), nous avons calculé les coefficients de corrélation entre les valeurs additives des individus S obtenues suivant chaque modèle.

Les résultats sont présentés le tableau 5 pour les deux caractères PRIM 6 et EC VERT, dans le cas où le paramètre $s = 1$. On constate qu'il existe une forte corrélation entre les valeurs additives estimées selon le modèle (1) et celles estimées selon les modèles (2) et (3) (entre 0,76 et 0,86, pour les deux caractères). Le carré de ce coefficient de corrélation (souvent appelé "coefficients de détermination") mesure la part de variance des valeurs du modèle (1) qui est "expliquée" par la régression des valeurs du modèle (1) sur celles du modèle (2) ou (3), ou viceversa. Cette quantité varie de 58% à 74% suivant le caractère. Elle indique donc que la prédiction qui pourra être faite pour les valeurs du modèle (1) à partir de celles des modèles (2) et (3) sera imparfaite et affectée d'un certain biais.

L'importance du biais est fonction de l'importance relative des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma A_{D0}]$; elle variera donc d'une étude à l'autre.

La corrélation entre les valeurs additives estimées selon le modèle (2) et celles estimées selon le modèle (3) est très forte (environ 0,98 pour les 2 caractères). Les 2 modèles sont donc pratiquement équivalents dans cette analyse.

b) Gain génétique maximum sur chaque caractère

Le gain génétique est en général exprimé en pourcentage d'amélioration de la valeur du caractère (différence entre la moyenne de la population sélectionnée et celle de la population de base, rapportée à la moyenne de la population de base). Il croît avec la diminution du taux de sélection.

Pour les quatre analyses et dans le cas $s = 1$, les gains génétiques maximums des caractères PRIM 6 et EC VERT sont présentés dans le tableau 6.

La comparaison des types (1) et (4) montre que le gain génétique maximum réalisable chez les individus S est supérieur à celui réalisable chez les individus C, pour les deux caractères pris indépendamment. Un tel résultat serait intéressant à exploiter si il se confirmait dans une étude plus générale. En effet, puisque ce sont les mêmes parents qui sont utilisés soit pour les croisements, soit pour les autofécondations, on peut faire l'hypothèse que la valeur additive moyenne des individus C et S est équivalente (la dépression de consanguinité provenant du terme de dominance sous identité). Dans ce cas, si la sélection sur la base de l'additivité est plus efficace chez les individus S que chez les individus C, on devrait obtenir en moyenne une valeur additive plus forte dans la descendance des croisements entre individus S sélectionnés que dans celle des croisements entre individus C sélectionnés. Cependant, la plus grande variance de l'index (σ_I^2), qui est à l'origine du meilleur gain génétique chez les selfs, peut provenir en partie d'une dépression de consanguinité variable suivant les familles.

Les analyses (2) et (3) font apparaître un biais important par rapport à l'analyse (1). La non-prise en compte de la matrice $[\Sigma A_{D0}]$ entraîne soit une surévaluation, soit une sous-évaluation du gain génétique maximum pour les deux caractères.

Dans le cas où ce sont les estimations des paramètres génétiques obtenues avec le paramètre $s = 0,8$ qui sont utilisées, on observe que les gains génétiques maximums réalisables sur les individus S sont pratiquement inchangés, alors que les gains réalisables sur les individus C sont plus importants que dans le cas $s = 1$ (Tableau 7). Cette observation reflète l'importance de l'héritabilité : elle

Tableau 5. — Matrices des coefficients de corrélation entre les valeurs additives des individus issus d'autofécondation, calculées suivant les modèles (1), (2), et (3) (respectivement A1, A2, A3) pour les deux caractères PRIM6 et EC VERT (paramètre s = 1). Correlation matrices between the additive genetic values of the S individuals, computed according to the equations II, III and I (A1, A2, A3 respectively) for the two traits PRIM6 and EC VERT (parameter s = 1).

	Y 1 A1-PRIM6	Y 2 A2-PRIM6	Y 3 A3-PRIM6
Y 1	1		
Y 2	0.78	1	
Y 3	0.77	0.98	1
	Y 4 A1-EC VERT	Y 5 A2-EC VERT	Y 6 A3-EC VERT
Y 4	1		
Y 5	0.86	1	
Y 6	0.82	0.98	1

augmente quand on passe de $s = 1$ à $s = 0.8$, ce qui permet un gain génétique maximum plus important pour les individus C. Par contre, cette augmentation est contrebalancée par les plus fortes valeurs négatives de la matrice $[\Sigma'AD_0]$ pour les individus S.

La plus ou moins grande efficacité de la sélection sur valeur additive d'individus selfs par rapport à celle d'individus non consanguins dépend en définitive de l'importance relative des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma'AD_0]$.

c) Evolution combinée des gains génétiques sur les deux caractères

Dans le paragraphe précédent, les gains génétiques maximums ont été étudiés sur les deux caractères de manière indépendante. Mais du fait des corrélations génétiques existant entre les deux caractères, les gains génétiques réalisables simultanément sur l'un et l'autre sont interdépendants et évoluent de manière combinée en fonction des coefficients b_k de l'index. Cette évolution est représentée suivant la méthode décrite dans le paragraphe "1)", et pour un taux de sélection de 10%, sur les figures

5 à 8 (cas $s = 1$). Ici encore les figures 6 et 7, qui correspondent aux analyses (2) et (3), permettent de visualiser le biais par rapport à la figure 5 qui correspond au modèle adéquat de prédiction de la valeur additive des individus S (analyse (1)). La figure 8 correspond au modèle adéquat pour les individus C (analyse (4)).

On constate que les courbes des figures 6 et 7 sont analogues (aux différences d'amplitude près) à celles de la figure 8, alors que celles de la figure 5 ont une évolution combinée différente. Pour les figures 6, 7, et 8, les gains génétiques réalisables évoluent de manière inversée: un fort gain sur la rectitude est lié à une forte perte sur l'accroissement primaire, et vice-versa. La zone où l'on peut réaliser un gain sur les deux caractères à la fois est étroite, et correspond à des gains assez faibles. Ces caractéristiques dérivent directement de l'existence d'une forte corrélation génétique additive entre les caractères PRIM 6 et EC VERT : un arbre qui a une forte valeur additive pour ses accroissements primaires a

Tableau 7. — Gains génétiques maximums, en fonction de différents taux de sélection, pour les analyses (1) et (4) et pour les deux caractères pris en compte. Paramètre $s = 0.8$.
Maximum genetic gains as in table 6 — Parameter $s = 0.8$.

Caract.	Taux	Autofécondation		Croisement
		Type (1)	Type (4)	
PRIM 6	10 %	12.80	9.30	
	5 %	15.05	10.93	
	1 %	19.44	14.12	
EC VERT	10 %	- 46.44	- 44.54	
	5 %	- 54.99	- 52.36	
	1 %	- 70.52	- 67.64	

Tableau 6. — Gains génétiques maximums, en fonction de différents taux de sélection, pour les quatre types d'analyse, et pour les deux caractères pris en compte. Paramètre $s = 1$.

Les valeurs sont obtenues avec les coefficients $b_k : [\frac{1}{0} \quad \underline{0}]$ et $[\underline{1} \quad 0]$ pour les caractères PRIM6 et EC VERT respectivement, et sont exprimées en pourcentage.

Maximum genetic gains (in %) according to different selection intensities for the four kinds of analysis, and for each traits separately. Parameter $s = 1$.

For the S individuals, analyses (1), (2), and (3) correspond to equations II, III and I (respectively). For the C individuals, analysis (4) corresponds to equation I.

The genetic gain is negative for EC VERT because the aim is to select against the deviation to basal verticality (so to select trees with a vertical and straight trunk).

Caractère	Taux de sélection	Type	Autofécondation			Croisement
			(1)	(2)	(3)	(4)
PRIM 6	10 %		12.96	16.25	8.97	8.39
	5 %		15.23	19.10	10.55	9.86
	1 %		19.68	24.67	13.63	12.74
EC VERT	10 %		-47.04	-73.77	-40.16	-38.28
	5 %		-55.30	-86.72	-47.21	-44.99
	1 %		-71.44	-112.03	-60.99	-58.12

généralement une forte valeur additive pour son écart à la verticalité. L'estimation de la corrélation faite avec le paramètre $s = 1$ vaut : $r(\text{PRIM 6}, \text{EC VERT}) \approx 0.51$ (valeur plus forte que celle généralement observée entre la hauteur totale et l'écart à la verticalité).

Dans la figure 5, les gains génétiques réalisables évoluent de manière beaucoup plus indépendante : un fort gain ou une forte perte sur la rectitude est réalisable avec un faible ou un assez fort gain simultané sur les accroissements primaires. Cette caractéristique dérive ici de la forte valeur négative de la covariance σ_{AD_0} entre les deux caractères (cf Tableau 2) qui contre-balance la covariance additive dans les formules de prédiction de la valeur additive (Équation II).

Si elle se confirmait dans une étude plus générale, cette relative indépendance entre les gains génétiques réalisables sur les deux caractères serait une seconde caractéristique

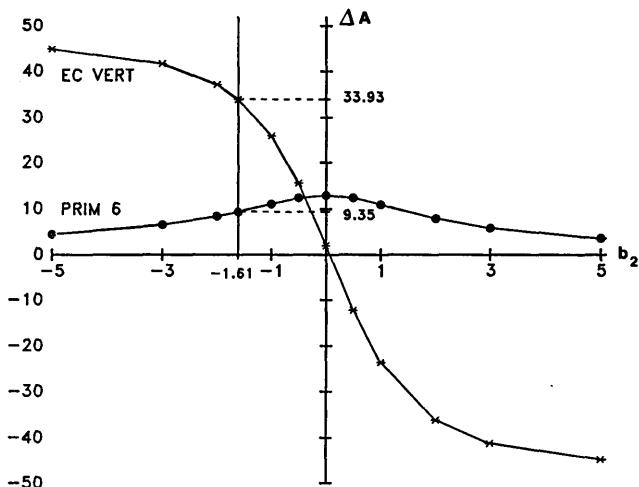


Figure 5. — Evolution comparée des gains génétiques relatifs sur les caractères PRIM6 et EC VERT (taux de sélection : 10%). Individus issus d'autofécondation et traités suivant l'analyse de type (II).

Comparison of the genetic gain evolution (ΔA) for the two traits PRIM6 and EC VERT combined in an index (selection intensity : 10%).

S individuals analysed according to equation II. (b_2 is the index coefficient for EC VERT (variable); for PRIM6, $b_1 = 1$ fixed).

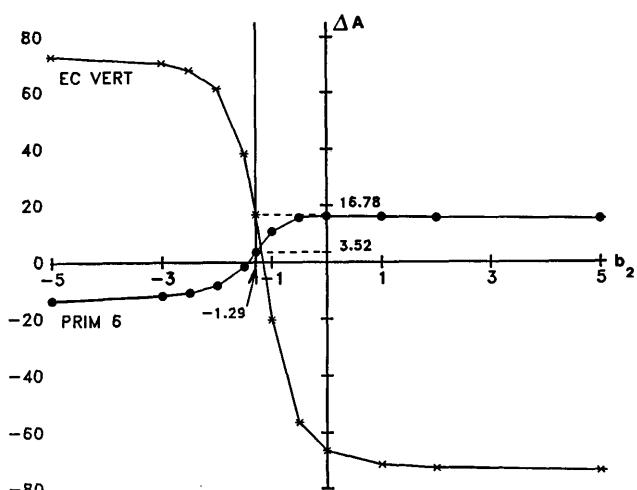


Figure 6. — Même représentation que pour la figure 5. Individus issus d'autofécondation et traités suivant l'analyse de type (III). Same comparison as in figure 5. S individuals analysed according to equation III.

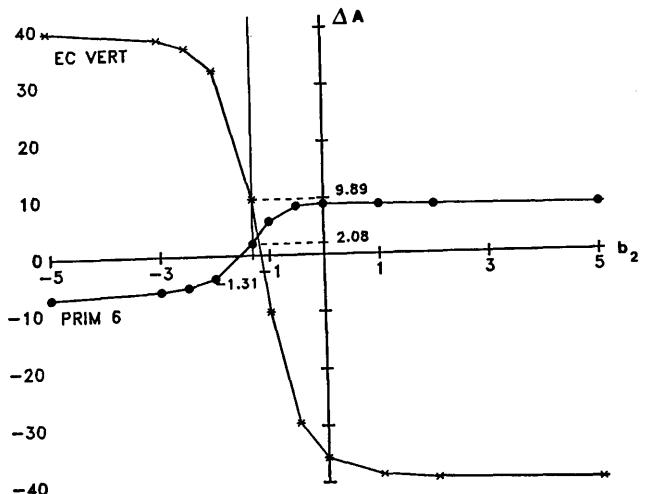


Figure 7. — Même représentation que pour la figure 5. Individus issus d'autofécondation et traités suivant l'analyse de type (I). Same comparison as in figure 5. — S individuals analysed according to equation I.

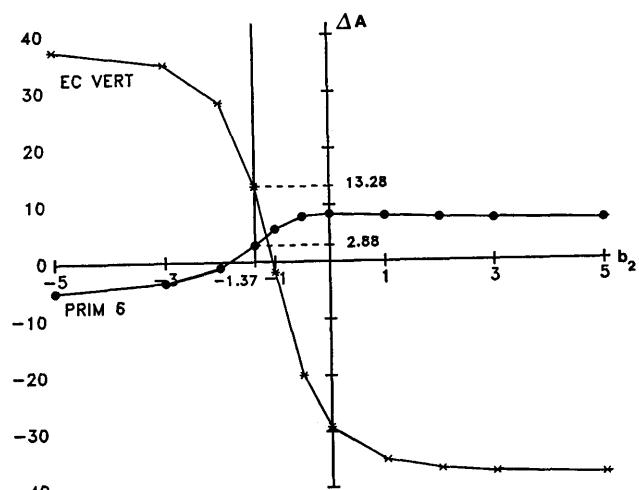


Figure 8. — Même représentation que pour la figure 5. Individus issus de croisements plein-frères et traités suivant l'analyse de type (I). Same comparison as in figure 5. C individuals analysed according to equation I.

en faveur de la sélection sur valeur additive des individus seuls plutôt que des individus non consanguins.

d) Choix des coefficients b_k pour la sélection

Afin de pouvoir comparer les différentes analyses entre elles, les coefficients b_k de l'index de sélection ont été choisis à chaque fois de manière à obtenir, sur les deux caractères, des gains génétiques correspondant à une proportion égale de leur gain maximum respectif (par exemple : 60% du gain maximum de l'un et de l'autre caractère). Pour chaque analyse, un seul jeu de coefficients a permis de réaliser cette règle; celui-ci est représenté sur chaque figure par une demi-droite verticale dont l'abscisse correspond au coefficient du caractère EC VERT, sachant que le coefficient de PRIM est fixé à 1 pour construire les courbes (Figures 5 à 8). L'ordonnée des points d'intersection de cette demi-droite avec les deux courbes des gains génétiques correspond aux gains génétiques effectivement réalisés sur les deux caractères simultanément, pour le taux de sélection : 10%.

Tableau 8. — Gains génétiques attendus avec l'index bicaractère (en %) et proportion correspondante de gain génétique maximum, pour les quatre types d'analyse et pour les deux caractères pris en compte.
 Paramètre $s = 0.8$ et $s = 1$.
 Expected genetic gains with the index and corresponding proportions of maximum genetic gain, for the 4 kinds of analysis.
 Parameter $s = 0.8$ and 1.

			Autofécondation			Croist
			(1)	(2)	(3)	(4)
$s = 1$	PRIM 6	Gain génét.	9.35	3.52	2.08	2.88
		Proportion gain maxi	0.72	0.22	0.24	0.34
$s = 0.8$	EC VERT	Gain génét.	-33.93	-16.78	-9.89	-13.28
		Proportion gain maxi	0.72	0.22	0.24	0.34
$s = 1$	PRIM 6	Gain génét.	9.18	/	/	3.59
		Proportion gain maxi	0.72	/	/	0.38
$s = 0.8$	EC VERT	Gain génét.	-33.29	/	/	-16.96
		Proportion gain maxi	0.72	/	/	0.38

Les valeurs correspondantes ainsi que les pourcentages de gain maximum sont présentés dans le *Tableau 8*. Comme dans le cas du gain génétique maximum, le gain génétique obtenu simultanément sur les deux caractères chez les individus S est nettement supérieur à celui obtenu chez les individus C (analyses (1) et (4)); de même pour le pourcentage de gain génétique maximum, qui est environ double chez les individus S par rapport aux individus C. Les analyses (2) et (3) entraînent une sous-estimation importante du gain génétique réalisable chez les individus S.

A partir du jeu de coefficients définis auparavant, les index de sélection sont calculés pour chaque analyse, et la sélection effective peut être faite par simple troncature de la population avec pour index-seuil la valeur correspondant à 10% de la population théorique à distribution normale.

Afin de comparer les trois types d'analyse, nous avons calculé les coefficients de corrélation entre les trois types

d'index, d'une part pour l'ensemble des individus, et d'autre part pour ceux dont l'index dépassait une valeur seuil (environ les 10% meilleurs index I_1). Les résultats obtenus avec $s = 1$ sont présentés le *tableau 9*; les index I_1 , I_2 , I_3 représentent les trois types d'index calculés suivant les analyses (1), (2), et (3) respectivement. On peut observer que les corrélations entre les trois index sont très fortes au niveau de la population entière. Elles sont légèrement plus faibles au niveau de la sous-population sélectionnée.

Dans notre étude, la sélection d'individus S à partir d'un des deux modèles de prédiction de la valeur additive se basant sur la seule matrice $[\Sigma A]$ (analyses (2) et (3)) est presque équivalente à la sélection des individus S dont la valeur additive est estimée avec le modèle adéquat (analyse (1)). En l'absence d'estimation de la matrice $[\Sigma AD_0]$, une sélection aurait donc été possible dans les familles issues d'autofécondation en les considérant comme des familles de plein-frères (analyse (3) pour laquelle l'index I_3 est le mieux corrélé avec l'index I_1).

Cette conclusion peut paraître en contradiction avec les corrélations imparfaites obtenues entre les valeurs additives prédictes par les analyses (1), (2), et (3) (cf *Tableau 5*), et avec les fortes sous-estimations du gain génétique réalisable selon les analyses (2) et (3) par rapport à l'analyse (1) (cf *Tableau 8*). L'observation des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$, et le choix orienté des coefficients b_k permet de lever la contradiction. En effet, la matrice $[\Sigma AD_0]$ atténue la corrélation génétique additive entre les deux caractères, d'où la sous-estimation des gains génétiques dans les analyses (2) et (3). Par ailleurs, le choix des coefficients b_k , de manière à obtenir un pourcentage de gain maximum égal pour les deux caractères, permet de s'affranchir du lien entre ces deux caractères, et de réaliser par les analyses (2) et (3) un classement des

Tableau 9. — Coefficients de corrélation entre les trois types d'index calculés pour les individus issus d'autofécondation (analyses (1), (2), et (3) respectivement), sur la population entière, et sur un échantillon correspondant aux 10% meilleurs index I_1 . Paramètre $s = 1$.

Correlation coefficients between the 3 kinds of index computed for the S individuals (analyses (1), (2), (3) corresponding to equations II, III, I, respectively) on the better I_1 indices. Parameter $s = 1$.

	Index	I_1	I_2
Population entière	I_2	0.98	-
	I_3	0.99	0.96
Sous-population sélectionnée	I_2	0.84	-
	I_3	0.94	0.88

individus proche de celui réalisé par l'analyse (I), sur la base des index respectifs.

IV. Discussion — Conclusion

La première partie de cette étude montre que le modèle génétique traditionnel est le plus adapté pour obtenir des estimations cohérentes sur les paramètres génétiques de ce dispositif. L'introduction du paramètre s , et la valeur probablement négligeable de δ_o^2 , permettent de résoudre le système d'équation. Le modèle biallétique fournit des estimations comparables. Par contre, le modèle purement additif semble inadapté.

Le choix raisonné du paramètre s permet d'obtenir des estimations de variance positives. Cependant des estimations négatives peuvent provenir d'une multi-colinéarité à l'intérieur des espérances des carrés et coproduits moyens qui servent à estimer les paramètres génétiques (CORNELIUS, 1988). Les corrélations entre les coefficients des paramètres génétiques recherchés — corrélations obtenues sur la base des équations utilisées — peuvent être fortes; elles posent alors des difficultés pour l'estimation des composantes de la variance (CHI et al., 1969; CORNELIUS et DUDLEY, 1976; GALLAIS, 1977; GOUESNARD, 1988). Dans notre étude, le remplacement des familles de pleins-frères par des familles de demi-frères aurait simplifié les estimations (cf II — 4)). Mais les corrélations entre les coefficients des paramètres génétiques sont en général faibles, sauf pour les couples (σ_A^2 , σ_{AD_0}) et ($\sigma_{D_0}^2$, σ_{AD_0}): 0,6 et 0,8 respectivement. Les deux matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$ ne sont donc pas estimées de manière indépendante. La recherche et l'utilisation d'un modèle simplifié avec peu de composantes (σ_A^2 , σ_{AD_0} , ...) qui ajusterait bien les données, aurait peut-être permis d'obtenir de meilleures estimations.

Dans la seconde partie de cette étude, nous avons établi les formules d'estimation de la valeur génétique additive d'individus autofécondés, à partir de prédicteurs phénotypiques. La sélection sur index qui a suivi, montre que le gain génétique réalisé simultanément sur les deux caractères étudiés est plus important pour les individus autofécondés que pour les individus non consanguins. Ce résultat vient à la fois de la plus forte variance qui existe entre les individus autofécondés, et de l'importance relative des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$.

On peut craindre que la plus grande variance entre les individus autofécondés proviennent pour partie d'une différence de tolérance des familles à la consanguinité (certaines autofécondations s'accompagnant d'une dépression de consanguinité beaucoup plus forte que d'autres). S'il est probable que les individus très hétérozygotes subissent une dépression de consanguinité plus fortes que les individus plus homozygotes, on peut au contraire penser que l'autofécondation entraîne un niveaulement du niveau d'homozygotie et qu'elle met les individus autofécondés à un niveau plus comparable, ce qui devrait favoriser la sélection sur la base de l'additivité. De plus, l'utilisation de la covariance σ_{AD_0} permet d'utiliser le terme de dominance sous identité D_0 , comme un "prédicteur" de la valeur additive, alors que le terme de dominance D , qui est indépendant de l'additivité A , n'apporte aucune information.

L'importance relative des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$ intervient aussi dans la différence d'efficacité entre la sélection des individus selfs et celles des non selfs. Dans notre étude, les estimations des covariances σ_{AD_0} "intra-caractères" sont faibles. Des valeurs plus fortes et négatives

auraient entraînées la prédiction d'un gain génétique plus faible pour les individus selfs, comme on peut le constater en observant les sommes des matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$ dans l'équation (II).

Sous réserve d'une confirmation dans une étude plus générale, ces résultats pourraient être exploités pour l'amélioration du Pin maritime. Actuellement, la sélection des individus se fait principalement grâce à la structure hiérarchique du plan de croisement. On peut envisager de remplacer ou de compléter ce dernier par la combinaison d'un plan de croisement polycross et d'une opération d'autofécondation sur les individus sélectionnés dans la génération précédente. La combinaison d'un polycross et d'une autofécondation permettrait d'estimer au mieux les deux matrices $[\Sigma A]$ et $[\Sigma AD_0]$ (cf II — 4)). Par ailleurs, l'utilisation de l'autofécondation présente d'autres avantages quand elle est suivie d'hybridation : élimination d'une partie des gènes létaux ou sub-létaux, fixation de combinaisons d'allèles favorables dans des lignées et exploitation de celles-ci ensuite par recombinaison, augmentation de la contribution de la variance des interactions entre gènes à la variance totale entre croisements (cet aspect n'est intéressant que si l'on peut resélectionner dans les croisements après l'hybridation, pour utiliser la variabilité de dominance σ_D^2 et éventuellement d'épitasis σ_{AA}^2 , et produire des variétés par "propagation-bulk"). Enfin, l'information venant des familles autofécondées et des familles "polycross" peut permettre d'effectuer une sélection sur test de descendance très efficace parmi les parents de la génération précédente.

Mais introduire une phase d'autofécondation dans le schéma d'amélioration du Pin maritime nécessitera au préalable d'avoir résolu certaines questions:

— la corrélation jeune-adulte n'est pas très forte pour les individus non consanguins, mais elle permet néanmoins une sélection efficace au stade jeune. Que devient cette corrélation pour des individus issus d'autofécondation? En réalité, puisque les arbres ne sont pas sélectionnés pour leur valeur propre (à l'âge adulte), mais pour leur valeur additive qui doit se transmettre à la descendance, c'est la corrélation entre un individu consanguin au stade jeune et ses descendants au stade adulte qui doit être forte;

— la gestion du pédigré de chaque arbre doit être rigoureuse de manière à éviter les croisements entre individus consanguins qui seraient apparentés, lorsque l'on restitue par croisement le niveau initial d'hétérozygotie, dans un verger à graine par exemple. Néanmoins, après plusieurs cycles de sélection, une certaine consanguinité risque d'apparaître; mais la sélection d'individus consanguins sur la base de leur additivité peut permettre à terme de "fixer" une partie de l'hétérosis, donc de donner aux arbres des futures générations une plus grande tolérance à la consanguinité. Ce sera surtout le cas des caractères pour lesquels la covariance σ_{AD_0} est positive;

— l'évolution de la variance additive σ_A^2 est un autre paramètre à prendre en compte. On peut craindre que la plus grande efficacité de la sélection des individus autofécondés se fasse aux dépens de la variance additive. Si la réduction de celle-ci est trop rapide, le progrès génétique à long terme est menacé. Pour préserver la variabilité, on peut envisager de recourir à des croisements orientés ("assortative matings");

— enfin des problèmes techniques peuvent apparaître

comme la faible aptitude à la floraison et à la fructification chez des individus consanguins (JOUVE, 1983).

Bibliographie

- BARADAT, Ph.: Juvenile-mature relationships in individual selection including information from relatives. Advanced generation breeding Proc. IUFRO Joint Meeting, Bordeaux: 121-138 (1976). — BARADAT, Ph.: Génétique quantitative. Modèles statistiques et génétiques de base. Fasc. 1, INRA, Lab. Amélioration Arbres Forestiers, Bordeaux, 204 p. (1982). — BARADAT, Ph.: Méthode d'évaluation de la consanguinité chez les plants issus des vergers à graines de semis de première génération. III. Application à l'optimisation d'une alternative économique aux vergers à graines de clones d'élite: les vergers d'équivalents-clones. *Silvae Genetica* 36: 134-144 (1987). — CHEVALET, C.: Calcul a priori, intra et interpopulations, des variances et covariances génotypiques entre apparentés quelconques. *Ann. Génét. Sel. Anim.* 3: 463-477 (1971). — CHI, R. K., EBERHART, S. A., and PENNY, L. H.: Covariances among relatives in a maize variety (*Zea mays* L.). *Genetics* 63: 511-520 (1969). — COCKERHAM, C.: Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop. Sci.* 23: 1177-1180 (1983). — CORNELIUS, P. L.: Properties of components of covariance of inbred relatives and their estimates in a maize population. *Theor. Appl. Genet.* 75: 701-711 (1988). — CORNELIUS, P. L. and DUDLEY, J. W.: Genetic variance components and predicted response to selection under selfing and full-sib mating in a maize population. *Crop. Sci.* 16: 333-339 (1976). — GALLAIS, A.: Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I. Expression générale. *Ann. Genet. Sel. Anim.* 2: 281-310. II. Evolution en régime d'autofécondation. *Ann. Genet. Sel. Anim.* 2: 417-427 (1970). GALLAIS, A.: Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics* 30: 429-446 (1974). — GALLAIS, A.: Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allégome auto-tétraploïde. Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sci., Orsay, France (1977). — GALLAIS, A.: Prediction of mean and variance of hybrids and of lines that can be derived from a random mating population. *Theor. Appl. Genet.* 75: 625-627 (1988). — GILLOIS, M.: Le concept d'identité et son importance en génétique. *Ann. Gén.* 9: 58-65 (1966). — GOUESNARD, B.: Variabilité génétique dans deux populations de maïs menées en sélection récurrente réciproque. Thèse de docteur de l'INA Paris-Crignon. (1988). — ILIX, G.: Recherches sur l'amélioration génétique du Pin maritime. *Ann. Sci. Forest* 23: 757-798 (1966). — JOUVE, Ph.: Etude de la dépression de consanguinité chez le Pin maritime. Mémoire de D.A.A., Amélioration des Plantes, ENSA — Rennes (1983). — ROUVIER, R.: Contribution à l'étude des index sur plusieurs caractères. Thèse 3e cycle, Fac. Sci. Paris (1969).

$$\begin{aligned} \text{Cov}(A, X) = & [2\delta_1 + (\delta_2 + \delta_3 + \delta_4 + \delta_5 + \delta_9 + \delta_{12}) \\ & + 1/2 (\delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14})] \cdot \sigma_A^2 \\ & + [2\delta_1 + \delta_4 + \delta_5] \cdot \sigma_{ADo} \end{aligned}$$

Tableau 10. — Probabilités des quinze situations d'identité susceptibles d'exister entre les quatre gènes homologues des zygotes I et J (G_I et G_J transmis par le père, G_I' et G_J' , transmis par la mère) (d'après GILLOIS, 1966).

Probabilities of the fifteen identity situations which can exist between the four homologous genes of two zygotes I and J (genes G_I and G_J are transmitted by the father, and genes G_I' and G_J' , are transmitted by the mother) (from GILLOIS, 1966).

Situation d'identité restreinte	Probabilité
$s_1 : (G_I \equiv G_{I'} \equiv G_J \equiv G_{J'})$	δ_1
$s_2 : (G_I \equiv G_{I'} \equiv G_J) \circ (G_{J'})$	δ_2
$s_3 : (G_I \equiv G_{I'} \equiv G_{J'}) \circ (G_J)$	δ_3
$s_4 : (G_I \equiv G_J \equiv G_{J'}) \circ (G_{I'})$	δ_4
$s_5 : (G_I \equiv G_J \equiv G_{J'}) \circ (G_I)$	δ_5
$s_6 : (G_I \equiv G_{I'}) \circ (G_J \equiv G_{J'})$	δ_6
$s_7 : (G_I \equiv G_{I'}) \circ (G_J) \circ (G_{J'})$	δ_7
$s_8 : (G_I) \circ (G_{I'}) \circ (G_J \equiv G_{J'})$	δ_8
$s_9 : (G_I \equiv G_J) \circ (G_{I'} \equiv G_{J'})$	δ_9
$s_{10} : (G_I \equiv G_J) \circ (G_{I'}) \circ (G_{J'})$	δ_{10}
$s_{11} : (G_I) \circ (G_J) \circ (G_{I'} \equiv G_{J'})$	δ_{11}
$s_{12} : (G_I \equiv G_{J'}) \circ (G_{I'} \equiv G_J)$	δ_{12}
$s_{13} : (G_I \equiv G_{J'}) \circ (G_{I'}) \circ (G_J)$	δ_{13}
$s_{14} : (G_I) \circ (G_{J'}) \circ (G_{I'} \equiv G_J)$	δ_{14}
$s_{15} : (G_I) \circ (G_{I'}) \circ (G_J) \circ (G_{J'})$	δ_{15}

Annexe 1

Covariance entre la Valeur Additive d'un Individu et la Valeur Phénotypique d'un de ses Apparentés avec la notation de GILLOIS (1966) (cf. Tableau 10):

$$\begin{aligned} \text{Cov}(A, X) &= \text{Cov}(\alpha_I + \alpha_{I'}, \alpha_J + \alpha_{J'}, \beta_{JJ'}) \\ &= E(\alpha_I + \alpha_{I'}, \alpha_J + \alpha_{J'}, \beta_{JJ'}) - E(\alpha_I + \alpha_{I'},)E(\alpha_J + \alpha_{J'}, \beta_{JJ'}) \\ &= [E(\alpha_I \alpha_J) - E(\alpha_I) E(\alpha_J)] + [E(\alpha_I \alpha_{J'}) - E(\alpha_I) E(\alpha_{J'})] \\ &\quad + [E(\alpha_{I'} \alpha_J) - E(\alpha_{I'}) E(\alpha_J)] + [E(\alpha_{I'} \alpha_{J'}) - E(\alpha_{I'}) E(\alpha_{J'})] \\ &\quad + [E(\alpha_I \beta_{JJ'}) - E(\alpha_I) E(\beta_{JJ'})] + [E(\alpha_{I'} \beta_{JJ'}) - E(\alpha_{I'}) E(\beta_{JJ'})] \end{aligned}$$

Pour une relation de parenté, entre A et X, de type:
* individu avec lui-même:

2 probabilités: — δ_1 : locus en situation d'identité
— $\delta_9 + \delta_{12}$: locus en situation d'hétérozygotie

$$\delta_1 + \delta_9 + \delta_{12} = 1 \text{ (système complet d'événements)}$$

$$\text{Cov}(A, X) = (1 + \delta_1) \cdot \sigma_A^2 + 2\delta_1 \cdot \sigma_{ADo}$$

on a: $\delta_1 = F$ coefficient de consanguinité de la population

$$\text{Cov}(A, X) = (1 + F) \cdot \sigma_A^2 + 2F \cdot \sigma_{ADo}$$

Probabilité	$\text{Cov}(A, X)$
δ_1	$2\sigma_A^2 + 2\sigma_{ADo}$
δ_4, δ_5	$\sigma_A^2 + \sigma_{ADo}$
$\delta_2, \delta_3, \delta_9, \delta_{12}$	σ_A^2
$\delta_{10}, \delta_{11}, \delta_{13}, \delta_{14}$	$1/2\sigma_A^2$
$\delta_6, \delta_7, \delta_8, \delta_{15}$	0

pour un individu issu d'une autofécondation:

$F = 1/2$

d'où:

$$\text{Cov}(A, X) = 3/2 \cdot \sigma_A^2 + \sigma_{ADO}$$

$$\delta_2 = \delta_9 = 1/4 ;$$

$$\delta_1 = \delta_4 = \delta_5 = \delta_6 = 1/8 ;$$

$$\delta_3 = \delta_7 = \delta_8 = \delta_{10} = \delta_{11} = \delta_{12} = \delta_{13} = \delta_{14} = \delta_{15} = 0$$

$$(\sum \delta_i = 1)$$

* frères-soeurs issus d'une autofécondation:

(parents non consanguins)

$$\text{d'où : } \text{Cov}(A, X') = \sigma_A^2 + 1/2 \cdot \sigma_{ADO}$$

Effects of Clones, Primary Ramets, and Age of Stock Plants on Tamarack Rooting

By R. E. FARMER JR., J. T. DURST, DENG SHAO-TANG and YANG JUN-TAO

School of Forestry, Lakehead University, Thunder Bay,
Ontario, P7B 5E1, Canada

(Received 4th February 1991)

Summary

Genetic variance in the rooting potential of tamarack was estimated using greenwood cuttings of 2, 3 and 5-year-old primary ramets of clones developed from wildling ortets in northern Ontario. After eight weeks under mist, average rooting percent was 57% to 75% for cuttings from primary ramets of all three ages, and clone means ranged from 17% to 98%. Clone means for number of roots per cutting ranged from <1 to 7. Together, provenance and clones/provenance accounted for 42% of variance in rooting percent and 41% of variance in number of roots per cutting. Correlations of clone means for rooting characteristics among the three ages of ramets had coefficients ranging from 0.52 to 0.68. Environmental preconditioning (C effects) associated with primary ramets was a minor source of variance in rooting.

Key words: Genetic variance, environmental preconditioning, *Larix laricina*.

Introduction

The limited availability and generally poor quality of tamarack (*Larix laricina* Du Roi) K. KOCH seed has accelerated the development and use of vegetative propagation techniques for this species. Operationally successful mist propagation methods have been described by FARMER et al. (1986) and MORGESTERN (1987). The likelihood of using vegetative propagules in plantation establishment has led to genetic improvement strategies centering around selection of clones. Information on clonal variance in rooting capability is therefore essential to breeding programs.

In an assessment of cuttings taken directly from 40 wildling ortets ranging in age from 3 to 10 years, MORGESTERN et al. (1984) noted that the ratio of ortet variance to total variance in rooting percent ranged from 0.27 to 0.40, depending upon collection time; ratios of ortet variance in number of major roots per cutting ranged from 0.13 to 0.31. FARMER et al. (1986) reported ortet rooting percentages ranging from 0% to 100% in a study of cuttings from 221 wildling ortets collected throughout north-

western Ontario. In both of these studies cuttings were treated with indolebutyric acid to promote rooting, thus possibly masking genetic variation in natural rooting potential. Moreover, estimates of ortet variance in rooting are not necessarily good estimates of genetic variance, since physiological condition of the ortet is confounded with genetic potential. In this study we estimated genetic variance using untreated cuttings from clones which were represented by several previously propagated primary ramets. Because previous work (CARTER, 1984; MORGESTERN et al., 1984) suggests that propagation capability may not be rapidly lost with aging, we examined rooting of cuttings from ramets at two, three and five years of age to further confirm this relationship.

Methods

In the spring of 1985, 37 clones were randomly selected from two provenances included in a 1984 collection made to evaluate genetic variation in northern Ontario. The clones in this collection were developed from young (<5 yr.) wildling ortets transplanted from natural stands and propagated as described by FARMER et al. (1986). Sixteen were from the Timmins area (Lat 48°N, Long. 80°W) and 21 from Pickle Lake (Lat. 50°N, Long. 90°W). The primary ramets for the study were four cuttings rooted from each clone in 1984 and planted in 3-liter pots filled with a commercial peatvermiculite growing mix supplemented with liquid fertilizer (20:20:20) with micronutrients. They were then grown out-of-doors for one season (1985). Shoot and root growth were normal, and there was no evidence of nutrient deficiency. Plants were overwintered in a lathouse and forced to break buds in the greenhouse in February 1986.

On July 21, 1986, twelve 4-to 6-cm-long cuttings were taken from each of the four ramets of each clone. Needles were stripped from the basal 2 cm of the cuttings. Cuttings were then soaked in a benomyl solution (1 g/l) for several minutes before being stuck in Spencer-Lemaire containers (size 170 cm³, 140 cm³) filled with a peat-