

LA GESTION DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DANS LE PROGRAMME D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME (*PINUS PINASTER* AIT.)

LAURENT BOUFFIER – ANNIE RAFFIN – ANTOINE KREMER

La variabilité génétique d'une population naturelle détermine sa capacité d'évolution en réponse aux différentes pressions de sélection (compétition pour l'accès aux ressources, changement climatique, apparition d'un pathogène...). La sélection artificielle mise en œuvre dans le cadre de la création variétale joue un rôle équivalent à la sélection naturelle bien que la pression de sélection ne s'exerce alors pas toujours sur des fonctions adaptatives. Ainsi, tout programme d'amélioration génétique a nécessairement recours à la variabilité présente dans l'espèce considérée pour permettre l'obtention de gains génétiques vis-à-vis des critères de sélection choisis. La sélection génétique entraîne une modification de la variabilité génétique en augmentant la fréquence des allèles favorables. Toutefois, il est important de ne pas épuiser cette variabilité

de façon à assurer un progrès génétique sur le long terme, permettre l'introduction de nouveaux critères de sélection et, enfin, garantir les capacités d'adaptation face aux changements climatiques annoncés. Ainsi, la gestion de la variabilité se traduit généralement par la constitution d'une population d'amélioration à large base génétique tandis que le gain génétique est obtenu, *via* les sorties variétales, par une population génétiquement beaucoup plus homogène. En conséquence, les gains génétiques potentiels ainsi que l'adaptation des variétés futures à la fois aux changements environnementaux et à la demande de la société sont directement liés à la variabilité génétique de la population d'amélioration.

La forêt des Landes de Gascogne s'étend sur environ un million d'hectares et représente une des plus grandes forêts cultivées d'Europe (figure 1, ci-contre).



FIGURE 1 LA FORÊT DES LANDES DE GASCOGNE

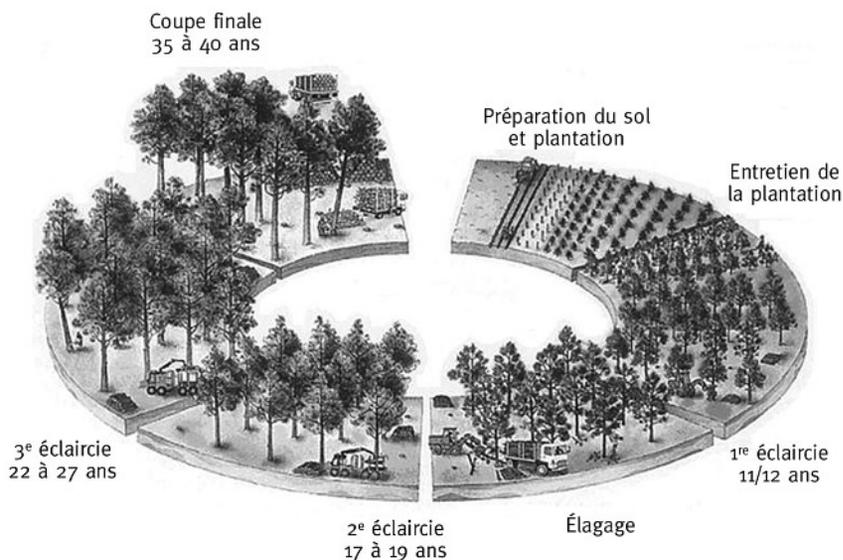
Source : extrait de l'ouvrage : *La Forêt des Landes de Gascogne* (publié en 1992)

Avec l'aimable autorisation de reproduction du Syndicat des Sylviculteurs du Sud-Ouest, Maison de la Forêt, Bordeaux

Son origine est récente (Jolivet *et al.*, 2007) ; en effet, après la fixation des dunes au début du XIX^e siècle, la loi de 1857 obligea les communes à assainir et ensemercer les landes auparavant destinées au pâturage. La mise en valeur de ces vastes étendues par reboisement s'acheva au début du XX^e siècle. Aujourd'hui, la forêt de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) des Landes de Gascogne est conduite en futaie régulière et est détenue à plus de 90 % par des propriétaires privés (plus de 60 000 propriétaires de plus de 4 hectares). Sa sylviculture intensive est fondée sur la régénération artificielle par semis ou plantation après labour avec, le plus souvent, une fertilisation initiale à base de phosphore. Trois à quatre éclaircies sont pratiquées avant la coupe rase finale qui a lieu vers 40-45 ans (figure 2, ci-dessous).

FIGURE 2 PRINCIPALES ÉTAPES SYLVICOLES DES PLANTATIONS DE PIN MARITIME

Source : extrait de l'ouvrage *La Forêt des Landes de Gascogne* (publié en 1992). Légende adaptée par l'auteur. Avec l'aimable autorisation de reproduction du Syndicat des Sylviculteurs du Sud-Ouest, Maison de la Forêt, Bordeaux



Le Pin maritime est le premier résineux de France avec un volume sur pied de près de 200 millions de m³ et 24 % du volume de bois récolté de l'ensemble des espèces forestières nationales (AGRESTE, 2006). Soixante-dix pour cent des forêts françaises de Pin maritime se trouvent en Aquitaine. Jusque dans les années cinquante, le débouché principal était la gomme. Cette production a aujourd'hui disparu et le Pin maritime est utilisé soit en bois de trituration (2,9 millions de m³ en 2005) pour le papier ou les panneaux de particules, soit en bois d'œuvre (5,4 millions de m³ en 2005) pour le sciage et le déroulage.

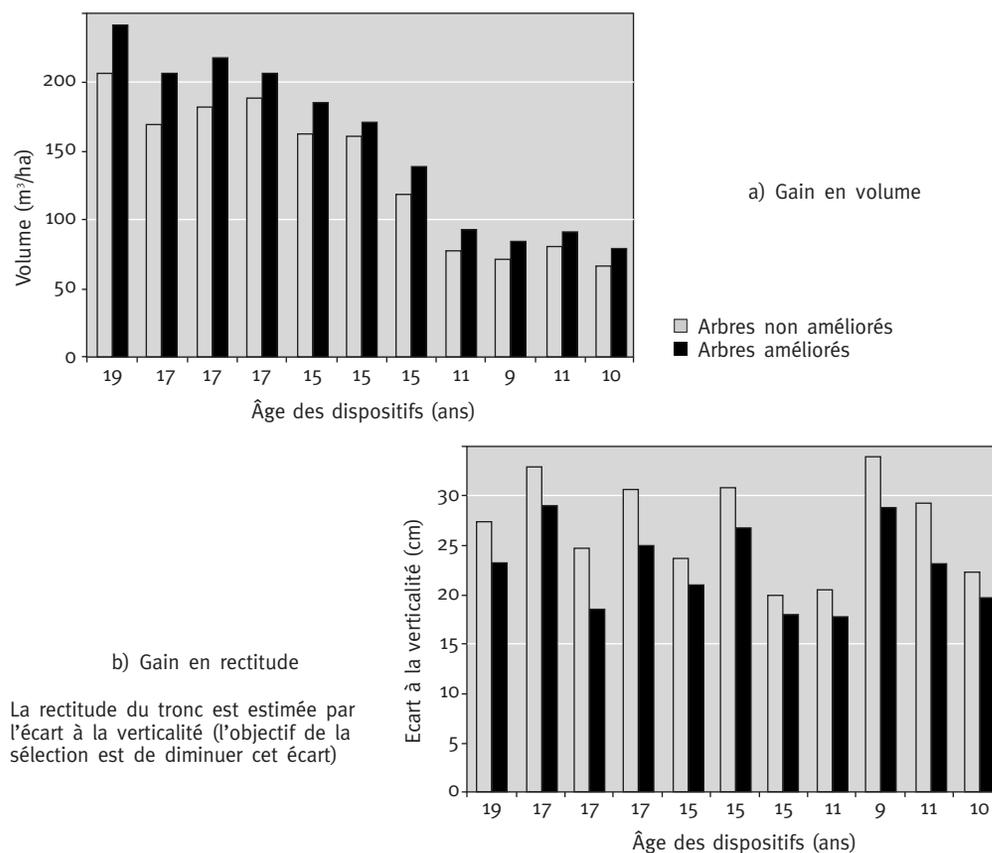
L'amélioration génétique du Pin maritime a commencé dès le début des années soixante pour dynamiser la filière forêt-bois-papier de la région Aquitaine. Cette dernière constitue aujourd'hui l'un des premiers secteurs économiques de la région et son essor devrait se poursuivre pour répondre à la demande croissante en bois. Les gains de productivité dans le massif landais ont été remarquables, passant de 5 m³/ha/an dans les années soixante à plus de 10 m³/ha/an actuellement. Ils traduisent essentiellement les progrès obtenus par la sylviculture puisque seulement environ 15 % du massif est constitué de plantations issues de variétés améliorées. En effet, les premières variétés issues de sélection ont été commercialisées au milieu des années quatre-vingt. Mais, aujourd'hui, plus de 70 % des reboisements annuels se font à partir du matériel amélioré avec des gains génétiques estimés à 30 % en termes de croissance et de rectitude basale du tronc.

Si les gains génétiques réalisés sont évalués régulièrement, la question de la gestion de la variabilité génétique de ces populations cultivées et des populations d'amélioration a été peu étudiée. Le programme d'amélioration du Pin maritime ayant atteint aujourd'hui la troisième génération de sélection, il est possible d'estimer *a posteriori* l'évolution de la variabilité génétique dans les populations successives. Ce travail a fait l'objet d'une thèse (Bouffier, 2007) dont nous exposons ici une partie des résultats. Nous présentons également les stratégies adoptées pour la gestion de la variabilité génétique à court et moyen termes dans ce programme de sélection.

LE PROGRAMME D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME

Le programme d'amélioration du Pin maritime des Landes de Gascogne est géré par le Groupement d'intérêt scientifique "Pin maritime du Futur" associant des organismes publics et privés (INRA, FCBA, ONF, CRPF et CPFA). Le travail de sélection initié dans les années soixante permet aujourd'hui la commercialisation de variétés améliorées à la fois pour la croissance et la rectitude basale du tronc. Ces deux critères restent prioritaires pour la majorité des sylviculteurs (GIS "Pin maritime du Futur", 2005). Les gains génétiques mesurés sur plusieurs sites en comparant les variétés avec du matériel non amélioré attestent de la réussite de ce programme (figure 3).

FIGURE 3 COMPARAISON DES VARIÉTÉS DE PREMIÈRE GÉNÉRATION AVEC LE MATÉRIEL NON AMÉLIORÉ POUR LE VOLUME (a) ET LA RECTITUDE (b) SUR 11 SITES DIFFÉRENTS (GIS "Pin maritime du Futur", 2002).

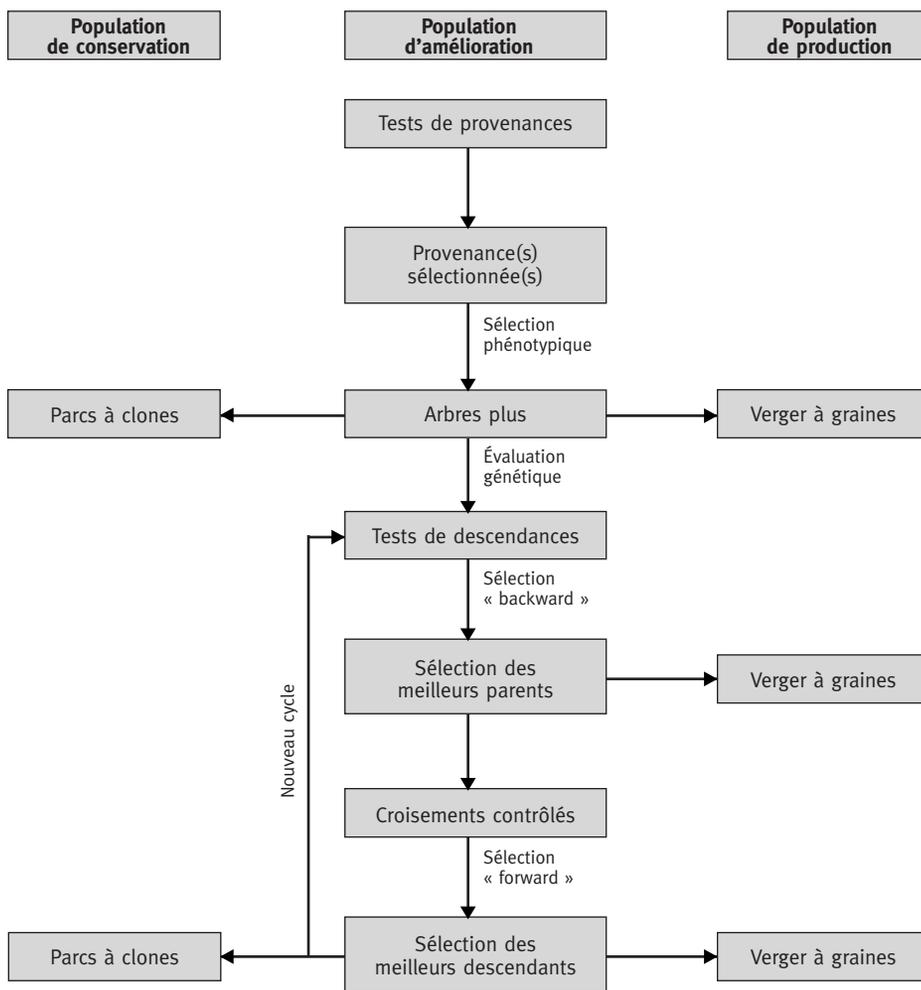


Un programme d'amélioration résulte d'une stratégie de sélection élaborée pour une espèce déterminée, dans une situation particulière et débouche sur des sorties variétales, souvent successives et de performances croissantes (Nanson, 2004). Chez les arbres forestiers, les programmes d'amélioration adoptent souvent des schémas de type récurrent, consistant en une succession de cycles comprenant une phase de sélection (choix des meilleurs individus) et une phase de croisements (recombinaison des individus sélectionnés).

L'amélioration génétique du Pin maritime des Landes de Gascogne suit les grandes étapes d'une sélection récurrente (figure 4, ci-dessous). Dès 1926, différentes provenances de Pin maritime ont été testées dans le Sud-Ouest de la France (dispositif des Arrouilles). La provenance landaise a

FIGURE 4 **SCHÉMA SIMPLIFIÉ D'UN PROGRAMME D'AMÉLIORATION DE TYPE SÉLECTION RÉCURRENTE CHEZ LES ARBRES FORESTIERS**

On distingue trois types de population : une population d'amélioration (dans laquelle sont pratiqués les cycles successifs de sélection – croisements), une population de conservation (parcs à clones rassemblant les individus des générations successives) et une population de production (plantations avec les meilleurs génotypes pour la production des graines améliorées).



alors révélé sa supériorité en termes de croissance et d'adaptation aux conditions pédoclimatiques locales malgré des défauts de rectitude du tronc et de branchaison (Illy, 1966). Au début des années soixante, le programme d'amélioration du Pin maritime a alors débuté avec la sélection d'arbres remarquables (appelés "arbres plus" ou Go) dans la forêt des Landes de Gascogne (figure 5, ci-contre). Les 635 "arbres plus" retenus constituent la population de base du programme. Leur valeur génétique a été évaluée par des tests de descendance (dispositifs expérimentaux regroupant sur un même site les descendants de ces arbres). Les meilleurs individus issus des meilleures familles de ces tests ont été sélectionnés pour constituer la nouvelle population d'amélioration (environ 2 600 arbres de génération G₁). Un nouveau cycle commence alors. Parallèlement à cette amélioration progressive de la population, un sous-ensemble de ces meilleurs individus a été multiplié par greffage et a servi de matériel de base pour créer des vergers à graines de clones ou de semis. Les graines récoltées sur ces vergers constituent les variétés améliorées commercialisées.

FIGURE 5 UN DES ARBRES PLUS SÉLECTIONNÉ

Source : Illy, *Annales des Sciences forestières*, tome XXIII, fascicule 4, 1966. La sélection phénotypique a été réalisée par comparaison avec les 30 plus proches voisins dans les peuplements de plus de 30 ans sur le volume et la forme (verticalité, rectitude générale, rectitude locale, facteur branche, facteur cime).



Aujourd'hui, le programme d'amélioration du Pin maritime entre dans sa troisième génération en raison, d'une part, d'un âge de sélection relativement jeune (révolution courte pour une espèce forestière) et, d'autre part, d'une floraison précoce permettant de rapidement recombinaison les meilleurs individus. Il existe de par le monde d'autres programmes de sélection très avancés pour le Pin radiata (Jayawickrama et Carson, 2000) en Nouvelle-Zélande et Australie, le Pin taeda (Carter et Foster, 2006) et le Pin elliotti (White *et al.*, 1993) aux États-Unis.

UN COMPROMIS NÉCESSAIRE ENTRE GAIN GÉNÉTIQUE ET VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Ce qui intéresse en premier lieu le sélectionneur est le gain génétique obtenu sur les caractères d'intérêt. Celui-ci est estimé par la réponse à la sélection, qui s'exprime, pour le caractère considéré, par la différence entre la moyenne des descendants des individus sélectionnés et la moyenne de la population initiale. Dans le cas d'une sélection individuelle mono-caractère, l'équation dite du "sélectionneur" :

$$R = h^2 \times i \times \sigma_p \text{ (Falconer, 1974)}$$

montre que la réponse attendue à la sélection (R) est conditionnée par trois paramètres : l'héritabilité du caractère (h^2), l'intensité de sélection (i) et la variance phénotypique du caractère (σ_p^2). Ainsi les conditions favorables pour obtenir un gain génétique important sont les suivantes :

- le critère de sélection doit être un caractère fortement héritable [c'est-à-dire un caractère dont une part importante de la variabilité phénotypique (dite aussi "variabilité observée") est d'origine génétique] ;
- le sélectionneur doit choisir une intensité de sélection élevée (c'est-à-dire sélectionner une proportion d'individus limitée) ;
- la variabilité phénotypique du caractère sélectionné doit être importante dans la population initiale (σ_p^2 élevé).

Dans le cas du programme d'amélioration du Pin maritime, plusieurs critères de sélection sont considérés simultanément. La sélection est alors réalisée sur la base d'un index de sélection multivarié prenant en compte les corrélations génétiques entre caractères (Baradat *et al.*, 1995).

Les gains génétiques ainsi estimés peuvent être vérifiés sur le terrain par l'installation de tests de démonstration où du matériel non amélioré est comparé aux variétés améliorées. Pour la première génération de vergers à graines, les gains observés sont conformes aux estimations qui avaient été réalisées. Ils atteignent, en moyenne, 15 % pour la croissance et la rectitude (figure 3, p. 371). Pour la seconde génération de vergers, les tests de démonstration sont encore trop jeunes et seuls les gains estimés sont actuellement disponibles (gains estimés à 30 % par rapport au matériel non amélioré).

L'équation du sélectionneur, établie pour une génération donnée, révèle que la possibilité d'une sélection efficace à la génération suivante nécessite le maintien d'un niveau élevé de variabilité dans la population d'amélioration. Or, différents modèles mathématiques et simulations (De Rochambeau *et al.*, 2000) montrent que la sélection récurrente peut entraîner une diminution de la variabilité génétique, en particulier au cours des premières générations. Plus cette diminution est importante, moins la sélection est efficace à long terme. Ainsi, pour assurer des gains génétiques futurs, il faut être particulièrement vigilant quant à l'évolution de la variabilité dans les populations d'amélioration. La sélection récurrente nécessite donc un compromis entre l'obtention rapide d'un gain génétique élevé et le maintien d'un niveau de variabilité suffisant pour préserver l'efficacité du programme de sélection sur le long terme.

COMMENT MESURER LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE ?

La variabilité génétique d'une population est une mesure globale des différences génétiques entre les individus. La correspondance entre la variabilité génétique et la variabilité observée au niveau phénotypique dépend du déterminisme génétique du caractère considéré. Si la variabilité phénotypique (variabilité observée) est entièrement déterminée par les différences génétiques entre individus, l'étude des phénotypes permet d'avoir accès directement aux différents variants génétiques. Si la variabilité observée dépend aussi largement d'effets environnementaux, comme c'est généralement le cas pour les caractères d'intérêt agronomique, l'observation phénotypique est insuffisante. Elle doit être associée soit à un modèle génétique, soit à des analyses directes du génome.

Trois méthodologies principales permettent d'estimer la variabilité génétique présente dans une population.

L'analyse génétique reposant sur la connaissance du pedigree des individus

La variabilité génétique est ici estimée pour un locus neutre hypothétique en considérant uniquement les liens de parenté entre individus. Il existe en effet un lien entre les paramètres calculés à partir du pedigree de la population et la diversité génétique. Par exemple, l'indice de diversité de Nei, notée H , se déduit du coefficient de parenté Θ moyen observé dans la population :

$$H = 1 - \Theta \text{ (Lindgren } et al., 1996)$$

Le coefficient de parenté Θ est la probabilité que, pour un locus donné, deux allèles tirés au hasard chez deux individus soient identiques. Il décrit ainsi le polymorphisme et la structuration au niveau génotypique du pool de gènes de la population. Un autre paramètre dérivé du pedigree traduit l'organisation de ce pool de gènes au niveau d'un individu de la population : le coefficient de consanguinité. Ce dernier correspond à la probabilité que, pour un locus donné, les deux allèles d'un même individu soient identiques. Un individu est alors consanguin si ses deux parents sont apparentés, c'est-à-dire possèdent au moins un ancêtre commun (Verrier *et al.*, 2001).

La connaissance du pedigree permet, par ailleurs, d'estimer la taille efficace de la population (valeur toujours inférieure ou égale à l'effectif réel). Cette notion est importante en génétique car elle permet de corriger l'effectif réel de la population en prenant en compte le fait que tous les individus ne participent pas de la même façon à la reproduction. L'évolution de la structure génétique d'une population dépend non pas de sa taille réelle mais de sa taille efficace.

L'analyse des phénotypes par le modèle de la génétique quantitative

Il s'agit souvent, dans ce cas, d'estimer la variabilité d'un caractère quantitatif (caractère qui présente une variation continue dans la population) en faisant un certain nombre d'hypothèses sur son déterminisme génétique. Sous le modèle infinitésimal, c'est-à-dire en considérant un caractère contrôlé par une infinité de gènes indépendants à faible effet, les valeurs phénotypiques d'une population suivent une loi normale. Le phénotype (P) d'un individu peut alors s'exprimer, de façon théorique, par la somme d'une composante génétique (G), d'une composante environnementale (E) et d'une interaction entre ces deux composantes ($G \times E$): $P = G + E + G \times E$. La composante génétique comprend elle-même plusieurs effets : les effets additifs (somme des effets moyens des allèles de chaque locus), les effets de dominance (interactions entre allèles paternel et maternel à un locus donné), les effets épistatiques (interactions entre allèles de différents loci).

Bien que le modèle infinitésimal décrive parfois relativement mal le déterminisme des caractères complexes (mise en évidence de régions du génome à effets majeurs sur les caractères quantitatifs), il reste d'un grand intérêt pour étudier la variabilité des caractères quantitatifs, et prédire l'évolution des valeurs génétiques sous l'effet de la sélection.

L'analyse du génome

La variabilité est estimée en analysant le polymorphisme génétique de marqueurs moléculaires (De Vienne, 1998). Certains d'entre eux sont considérés comme neutres (non soumis à la sélection ; les microsatellites par exemple) alors que d'autres ont pu montrer une signature sélective.

Ces trois méthodologies sont relatives à des niveaux différents de la variabilité génétique ; ce ne sont donc pas des mesures équivalentes. La première (analyse du pedigree) fournit une estimation globale de la diversité génétique neutre alors que les deux autres méthodologies mesurent une variabilité spécifique : soit celle d'un caractère quantitatif (analyse des phénotypes), soit celle d'une ou de plusieurs régions du génome (analyse du génome).

REGARD RÉTROSPECTIF SUR L'ÉVOLUTION DE LA VARIABILITÉ DANS LE PROGRAMME D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME

L'évolution de la variabilité génétique disponible pour les critères de sélection actuels (croissance et rectitude) a été étudiée grâce aux données recueillies dans les nombreux tests de descendance mis en place depuis le début du programme d'amélioration. La variabilité génétique est estimée ici par l'analyse des phénotypes. En supposant l'indépendance des effets génétiques et environnementaux, la variance phénotypique V_P de la population peut se décomposer ainsi :

$$V_P = V_G + V_E$$

V_G est la variance génotypique et V_E la variance environnementale. La composante génétique V_G peut, elle-même, être décomposée en la somme de la variance additive (V_A), de la variance de dominance (V_D) et de la variance épistatique (V_I).

La valeur d'une variance dépend de l'unité de mesure et de la moyenne du caractère. Afin de comparer les niveaux de variabilité entre caractères différents ou de générations différentes, il est préférable de considérer les paramètres standardisés suivants :

— l'héritabilité au sens strict (h^2) qui exprime la proportion de variance phénotypique V_P expliquée par la variance génétique additive V_A :

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

— le coefficient de variation génétique additive (CV_A) qui est l'écart-type additif (σ_A) standardisé par la moyenne du caractère :

$$CV_A = \frac{\sigma_A}{moyenne}$$

Ces mesures standardisées permettent de comparer la variabilité génétique entre différents caractères ou entre populations. Cornelius (1993) utilise, par exemple, l'héritabilité et les coefficients de variation pour comparer la variabilité génétique de plusieurs caractères chez les arbres forestiers.

La variabilité génétique disponible pour les caractères d'intérêt en sélection a été étudiée dans trois populations successives du programme d'amélioration du Pin maritime : la population de base (Po) représentée par la provenance naturelle landaise et les populations d'amélioration Go et G1 (figure 6, p. 377). Ainsi, l'évolution de la variabilité génétique dans les populations Po, Go et G1 est estimée grâce à l'étude de trois tests de provenances - descendance de la population Po, 7 tests de descendance de la population P1 et 15 tests de descendance de la population P2.

Les résultats de cette analyse pour les caractères de croissance (hauteur et diamètre à 1,30 m mesurés entre 8 et 12 ans) sont présentés dans la figure 7 (p. 379) (Bouffier *et al.*, 2008a).

L'analyse indépendante de chaque test (figure 7, points non reliés) révèle une importante variabilité des estimations à l'intérieur même d'une population. Par exemple, l'héritabilité de la hauteur de la population Po varie de 0,23 à 0,65 selon le test considéré. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la forte variabilité des estimations entre tests :

— la précision des estimations : l'écart-type des estimations de l'héritabilité, par exemple, varie de 0,02 à 0,29 selon le test considéré (cette précision dépend du nombre d'arbres mesurés par descendance et du nombre de descendance analysées par test) ;

- un effet d'échantillonnage puisque chaque test contient un nombre limité d'individus de la population considérée ;
- un effet de l'environnement présent dans chaque test sur l'expression du niveau de variabilité génétique ;
- un effet du plan de croisement et du dispositif expérimental sur l'estimation de la variabilité génétique.

Toutes ces hypothèses sont probablement vérifiées, ce qui montre la nécessité de considérer une analyse multi-tests pour obtenir une estimation unique de la variabilité par population.

L'utilisation du modèle individuel nous a permis d'aller au-delà de ces estimations test par test en cumulant l'information pour obtenir une estimation unique et précise de h^2 et de CV_A pour chaque caractère d'intérêt (figure 7, points reliés, p. 379). D'abord utilisé en génétique animale (Bidanel *et al.*, 1990), le modèle individuel permet de prendre en compte de façon optimale les liens de parenté entre individus (encadré 1, p. 378).

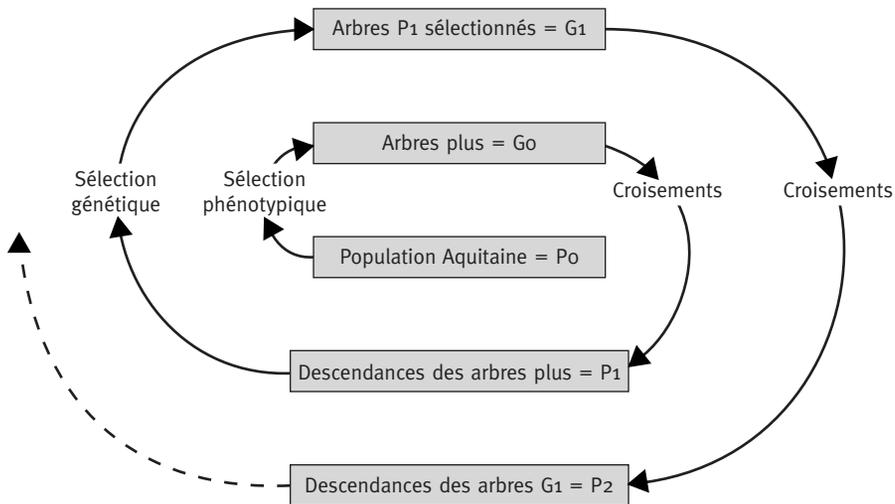
Entre les populations P_0 et G_0 , une importante diminution du coefficient de variation génétique est observée pour la hauteur (CV_A passe de 10,2 % pour P_0 à 5,6 % pour G_0) et le diamètre (CV_A passe de 11,1 % pour P_0 à 7,4 % pour G_0). Par contre, entre G_0 et G_1 , l'évolution est non

FIGURE 6 LA SÉLECTION RÉCURRENTTE EST UNE SUCCESSION DE CYCLES COMPRENANT UNE PHASE DE SÉLECTION SUIVIE D'UNE PHASE DE CROISEMENTS

Nous désignerons par P les populations issues d'une phase de croisement et par G celles issues d'une phase de sélection. Les populations G sont classiquement appelées populations d'amélioration.

Les populations successives constituées au cours du programme sont :

- la population P_0 : la forêt des Landes de Gascogne dans laquelle a été réalisée la sélection d'arbres plus,
- la population G_0 : la population d'amélioration de base, c'est-à-dire les 635 arbres sélectionnés phénotypiquement dans la population P_0 ,
- la population P_1 : les arbres des tests de descendance mis en place pour évaluer les arbres plus et sélectionner les meilleurs descendants,
- la population G_1 : la nouvelle population d'amélioration d'environ 2 600 arbres sélectionnés dans la population P_1 par sélection génétique sur index,
- la population P_2 : les arbres des tests de descendance installés pour évaluer les arbres G_1 et constituer une nouvelle population d'amélioration.



Encadré 1 : LE MODÈLE INDIVIDUEL

Le modèle individuel est aussi appelé “modèle animal” car il a d’abord été utilisé pour évaluer la valeur génétique des animaux (Bidanel *et al.*, 1990). C’est une application du modèle mixte où les effets fixes correspondent aux effets d’environnement contrôlés (sites, blocs...) alors que les effets génétiques sont considérés comme aléatoires. On parle de “modèle individuel” car la performance de chaque individu est reliée à sa propre valeur génétique par l’intermédiaire d’une matrice de parenté. Cette matrice est construite à partir de l’ensemble des relations de parenté entre individus (Kennedy *et al.*, 1988).

Il est alors possible d’estimer, par maximum de vraisemblance, à la fois les paramètres génétiques de la population de base et les valeurs génétiques des individus, appelées BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*). Les avantages de cette méthode par rapport à celle des moindres carrés sont multiples :

- estimations simultanées des effets fixes et aléatoires (augmentation de la précision des estimations) ;
- gestion aisée des données déséquilibrées (ce qui est fréquent chez les arbres en raison de la longévité des dispositifs) ;
- prise en compte des effets de la sélection pour estimer la variabilité de la population de base ;
- estimation de la valeur génétique d’un individu par la prise en compte des informations relatives à tous ses apparentés (quels que soient le degré d’apparentement et les environnements dans lesquels ils ont été mesurés).

Le dernier point est illustré par le schéma ci-dessous (trois tests sont représentés et le pedigree des arbres de ces tests est connu jusqu’au niveau des grands-parents). La valeur génétique de l’individu noté “A” dans le test 2 est estimée, avec le modèle individuel, grâce aux informations recueillies sur tous ses apparentés (individus entourés d’un cercle), même s’ils appartiennent à des tests différents (tests 1 et 2) et à des générations différentes (niveau “parents” et “grands-parents”). Le modèle individuel s’avère particulièrement intéressant quand il existe de nombreux liens de parenté entre individus de tests différents.

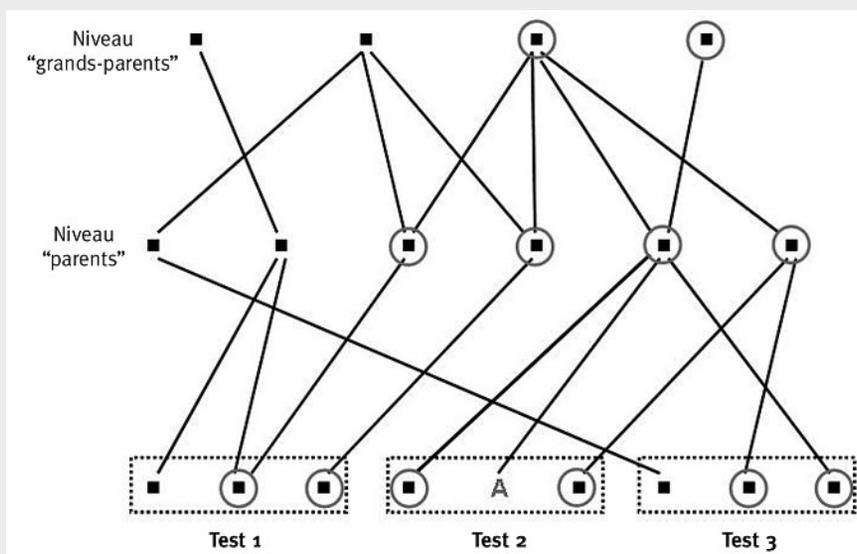
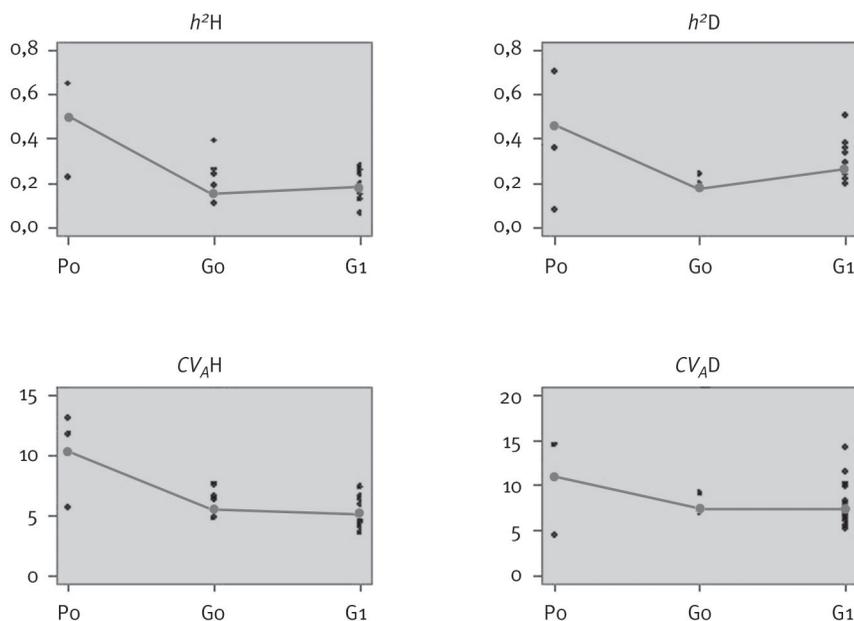


FIGURE 7 ÉVOLUTION DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DES CARACTÈRES DE CROISSANCE
(H : hauteur ; D : diamètre à 1,30 m)
ESTIMÉE AVEC L'HÉRITABILITÉ AU SENS STRICT (h^2) ET LE COEFFICIENT DE VARIATION ADDITIVE (CV_A)
DANS LES TROIS GÉNÉRATIONS SUCCESSIVES Po, Go ET G1
DU PROGRAMME D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME



significative pour ces deux caractères. La même tendance est observée si on considère l'héritabilité, en particulier entre Po et Go. Entre Go et G1, l'héritabilité augmente légèrement alors que le coefficient de variation génétique est stable. Ceci s'explique par une diminution de la variabilité phénotypique entre ces deux populations (de l'ordre de 10 à 15 %) qui traduit peut-être un meilleur contrôle des effets environnementaux : meilleure préparation du sol, utilisation de plants en motte (préférés aux plants à racines nues autrefois utilisés)...

En conclusion, on peut dire que la variabilité des caractères de croissance a sensiblement diminué entre Po et Go (de 30 à 40 % selon le caractère). Mais le niveau de variabilité s'est ensuite stabilisé entre Go et G1.

La même étude a été menée pour l'écart à la verticalité. Cependant, il est très difficile de comparer le niveau de variabilité dans les populations en raison d'un changement de l'échelle de la mesure utilisée (l'écart à la verticalité a d'abord été mesuré avec un dendromètre puis avec une règle graduée munie d'un niveau à bulle). Nos analyses suggèrent une diminution non significative de la variabilité génétique entre Po et Go puis une faible augmentation entre Go et G1. L'évolution inattendue entre Go et G1 s'explique probablement par l'augmentation de la fertilisation dans les tests les plus récents conduisant à une meilleure expression de la variabilité génétique disponible dans ces populations.

Dans une population d'amélioration, la variabilité génétique évolue à la fois sous l'effet de la dérive génétique (fluctuation aléatoire des fréquences alléliques en raison de la taille finie des populations) et de la sélection directionnelle. La dérive génétique dépend de la taille efficace de la population qu'il est possible d'estimer ici grâce aux pedigrees. Ainsi, si l'on considère que les

Encadré 2 : L'EFFET "BULMER"

Bulmer (1971) décompose la variance génétique d'une population en fonction de deux composantes : la variance génique et le déséquilibre d'association. Ainsi la variance génétique V_A peut s'écrire :

$$V_A = \sum_i \text{Var}(g_i) + \sum_{i \neq j} \text{Cov}(g_i, g_j)$$

$\text{Var}(g_i)$ est la variance au i^{e} locus et $\text{Cov}(g_i, g_j)$ la covariance entre le i^{e} et le j^{e} locus. Précisons que $\text{Var}(g_i)$ exprime la variabilité de l'effet génétique du caractère au niveau de la population et que $\text{Cov}(g_i, g_j)$ exprime la covariance pour une paire de loci entre tous les individus. En présence de sélection et sous l'hypothèse du modèle infinitésimal, seul le second terme, le déséquilibre d'association, est modifié (Bulmer, 1971). En effet, la sélection directionnelle entraîne l'apparition d'une covariance négative entre deux loci à l'origine d'un déséquilibre d'association négatif (voir schéma ci-dessous). Cet effet est connu sous le nom d'"effet Bulmer". Si la sélection s'arrête, le déséquilibre revient progressivement à une valeur nulle et, à terme, la variabilité initiale est retrouvée. De façon théorique, on peut montrer que la variance génétique de la population diminue au cours des premières générations puis se stabilise quand le déséquilibre d'association atteint une valeur d'équilibre (équilibre entre la variabilité génétique créée par la recombinaison et celle détruite par la sélection).

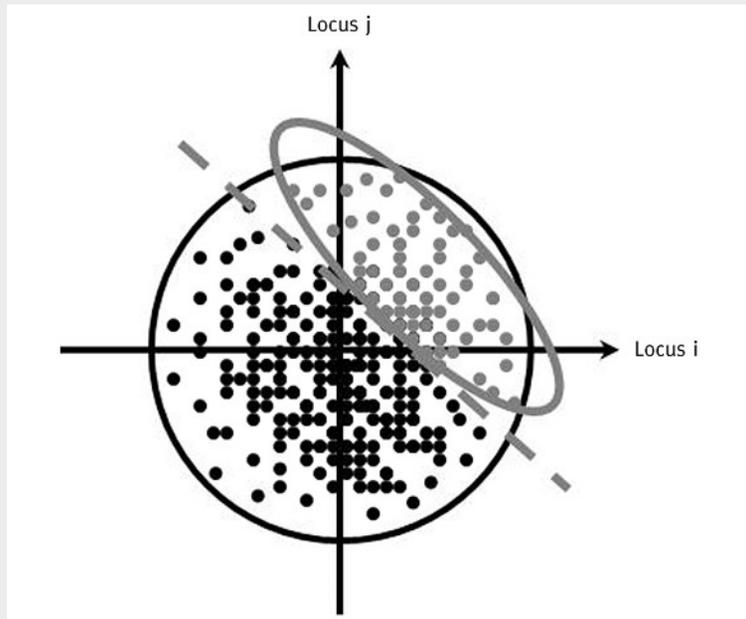


Illustration de l'"effet Bulmer" dans le cadre d'une sélection directionnelle (émergence d'une covariance négative entre les effets de deux loci). Les points à l'intérieur du cercle représentent la population avant sélection (déséquilibre d'association nul) ; la sélection ne retient que les individus à l'intérieur de l'ovale (déséquilibre d'association négatif).

arbres plus sont non apparentés, la taille efficace est de 94 pour la population G₁. D'après Lynch et Walsch (1998), cette valeur est suffisante pour négliger l'effet de la dérive génétique. La sélection directionnelle serait donc ici le seul moteur de l'évolution de la variabilité.

La diminution de la variabilité génétique observée entre P₀ et G₀ s'explique principalement par la sélection phénotypique lors de la constitution de la population de base (sélection des arbres plus) et pourrait être due à l'"effet Bulmer" (encadré 2, p. 380). Entre G₀ et G₁, aucune diminution significative de la variabilité n'a été mise en évidence contrairement à la première phase de sélection, en raison, probablement, d'une intensité de sélection plus modérée.

AUJOURD'HUI, UNE POPULATION D'AMÉLIORATION STRUCTURÉE EN LIGNÉES

Nous venons de voir que la variabilité génétique disponible pour les critères de sélection s'est maintenue entre le premier cycle et le second cycle de sélection. La sélection réalisée a néanmoins entraîné une augmentation des apparentements au cours des générations. Bien que la taille efficace de la population G₁ semble suffisante pour gérer un programme de sélection sur au moins 10 générations (White, 1992), il est apparu nécessaire de mieux contrôler les apparentements en structurant la population d'amélioration en sous-populations. Ce contrôle est particulièrement important pour la création de vergers à graines à l'aide de génotypes d'élite non apparentés. Une forte dépression de consanguinité est, en effet, souvent observée chez les conifères (Williams et Savolainen, 1996). De nombreux programmes d'amélioration ont mis en place un contrôle de l'apparentement par une structuration de leur population d'amélioration : Pin elliotti (White *et al.*, 1993), Pin radiata (Jayawickrama et Carson, 2000), Pin taeda (Carter et Foster, 2006). Cette structuration permet aussi d'assurer le maintien de la variabilité génétique grâce à un meilleur contrôle de la dérive génétique.

Burdon et Namkoong (1983) distinguent deux types de structuration des populations d'amélioration : une structuration en populations multiples et une structuration en lignées ("*sublines*").

Les populations multiples sont des sous-populations de la population principale construites pour des objectifs de sélection différents. Elles permettent soit d'augmenter (populations divergentes), soit au moins de maintenir (populations parallèles) la variabilité génétique. Ces sous-populations peuvent être apparentées.

Les lignées sont des sous-populations de la population principale caractérisées par une valeur génétique moyenne identique pour les sous-populations, et une absence d'apparentement entre les individus de deux lignées différentes.

Le maintien de la variabilité de l'ensemble de la population d'amélioration peut être assuré soit par des objectifs de sélection différents (populations multiples) soit par des populations sélectionnées pour les mêmes critères mais évoluant de façon indépendante (lignées). Par contre, le contrôle de la consanguinité repose uniquement sur la mise en place de lignées. La détermination du nombre et de la taille des lignées est un point délicat et varie fortement selon les programmes d'amélioration. Le plus souvent, le nombre de lignées est déterminé par le nombre de géniteurs utilisés pour la mise en place des populations de production (McKeand et Beineke, 1980). Le simple choix des meilleurs individus de chaque lignée rend ainsi optimale la gestion de l'apparentement en vergers à graines. C'est pourquoi le nombre de lignées est souvent compris entre 15 et 30 (Ruotsalainen et Lindgren, 2000). Par ailleurs, la taille des lignées doit être suffisante en raison :

- de la fixation rapide des allèles dans les très petites populations rendant inefficace la sélection,

- de la baisse de la fécondité due à la consanguinité entraînant des problèmes dans la gestion du programme,
- d'un taux de recombinaison plus faible dans les lignées de petite taille.

Dans le cadre du programme d'amélioration du Pin maritime, la mise en place de populations multiples ne se justifie pas pour le moment. Ceci, pour deux raisons majeures :

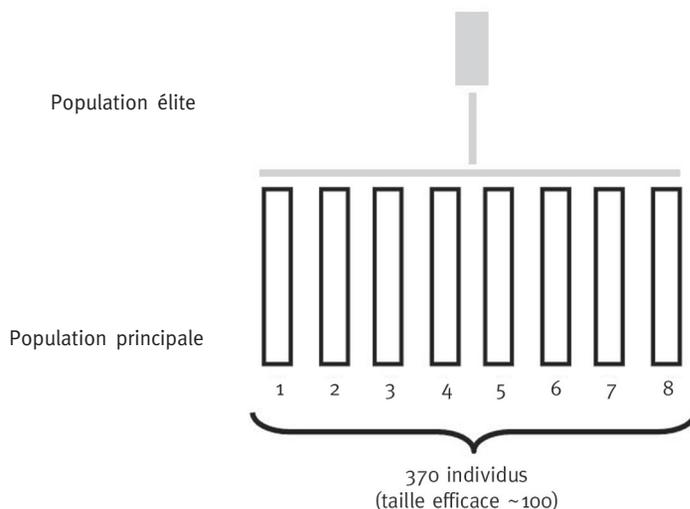
- la région de production est relativement homogène avec de faibles interactions génotype x environnement,
- face aux incertitudes du marché, la demande se tourne surtout vers des variétés polyvalentes en matière d'usage du bois.

La sélection est donc orientée vers des génotypes polyvalents ayant montré leur supériorité sur les trois types de landes (humide, mésophile et sèche).

Par contre, afin de mieux gérer la consanguinité au cours des générations de sélection, la création de lignées a été entreprise. La production de graines dans les vergers est obtenue dans la plupart des cas par pollinisation libre. Puisque le matériel de base des vergers est constitué d'une trentaine de clones, on aurait pu envisager la création de 30 lignées. Au vu des apparentements et de la taille totale de la population raisonnablement gérable, il était impossible de créer autant de lignées. Le choix a alors été fixé à huit lignées totalement non apparentées et élaborées à partir des arbres G0 et G1. Pour la création variétale, il sera possible de trouver des génotypes non apparentés à l'intérieur même d'une lignée. Aujourd'hui, les huit lignées regroupent 370 arbres (figure 8, ci-dessous).

FIGURE 8 STRUCTURATION EN LIGNÉES DE LA POPULATION D'AMÉLIORATION DU GIS "PIN MARITIME DU FUTUR"

La population d'amélioration, composée de 20 individus G0 et 350 individus G1, est divisée en 8 lignées ; les arbres de lignées différentes sont non-apparentés. La population "élite" regroupe les meilleurs génotypes de chaque lignée ainsi que des individus apparentés à plusieurs lignées.



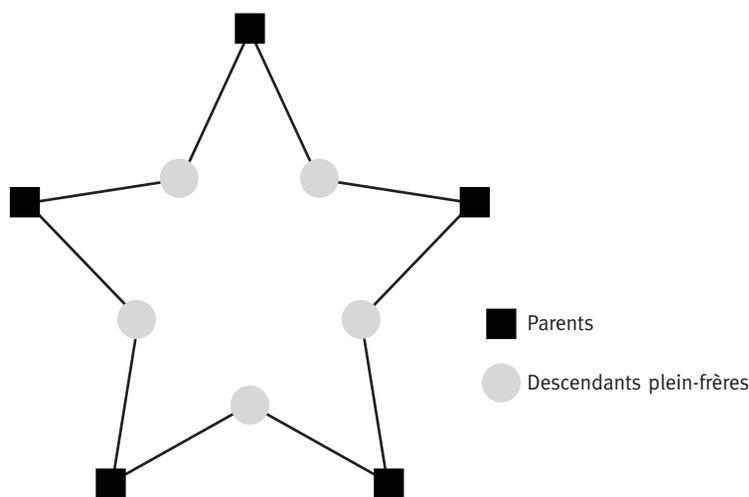
Cette structuration permet de limiter fortement la taille de la population à gérer (2 600 arbres G1 actuellement), simplifiant ainsi le travail de croisements contrôlés et de sélection pour la création des futures générations d'amélioration.

À l'intérieur d'une lignée, le passage d'une génération à l'autre se fera par croisement "double paire" (figure 9, ci-dessous) permettant ainsi un brassage maximal avec un nombre limité de croisements. Les individus issus de recombinaison seront ensuite testés dans de nouveaux tests de descendance qui permettront également d'estimer les paramètres génétiques pour de nouveaux critères de sélection.

Par ailleurs, une population "élite" a été créée. Elle a été formée en regroupant les meilleurs individus de la population d'amélioration. Elle permet de retenir des génotypes performants qui ne pouvaient appartenir à aucune lignée en raison de leur apparentement avec des arbres de différentes lignées. La population "élite" contient actuellement 48 génotypes mais elle sera régulièrement complétée par les meilleurs génotypes des lignées.

FIGURE 9

PLAN DE CROISEMENT "DOUBLE PAIRE" :
il y a autant de familles créées que de parents disponibles
(chaque parent est représenté dans deux croisements différents)



Y A-T-IL SUFFISAMMENT DE VARIABILITÉ POUR CRÉER LES VARIÉTÉS DE DEMAIN ?

Le maintien du niveau de variabilité génétique dans la population d'amélioration G1 après sélection et recombinaison des G0 est encourageant quant aux stratégies de sélection mises en œuvre. La nouvelle structuration de la population d'amélioration devrait également contribuer à la préservation de la variabilité génétique. Ainsi, des gains génétiques importants peuvent encore être attendus dans les années à venir sur les critères de sélection actuels. Toutefois, il faut s'interroger sur les possibilités de réponse du programme d'amélioration à la fois à l'évolution de la demande de la société et aux changements climatiques annoncés.

Les stratégies de sélection choisies ont permis de conserver un niveau de variabilité génétique suffisant pour la croissance et la rectitude. On peut donc penser qu'elles ont peu affecté la variabilité de caractères non sélectionnés. En effet, ces derniers sont soumis principalement à la dérive et à la réduction de la taille efficace de la population. Il n'est cependant pas exclu que certains d'entre eux soient corrélés à un des critères de sélection et aient donc, par effet d'entraînement, été soumis indirectement à une sélection positive ou négative. Une étude a été menée sur la densité du bois (Bouffier *et al.*, 2008c), un caractère intégrant fortement corrélé à

d'autres propriétés physiques du bois ainsi qu'à ses propriétés mécaniques : le bois est d'autant plus résistant qu'il est dense (corrélation positive entre la densité et les modules de résistance et d'élasticité). Bien que la corrélation génétique entre la croissance et la densité du bois soit faible (les estimations sont soit non significativement différentes de 0, soit faiblement négatives), il semblerait que la densité moyenne ait légèrement diminué (entre 2 et 4,5 %) dans les variétés améliorées (Bouffier *et al.*, 2009). Toutefois, aucune évolution significative de la variabilité génétique n'a pu être mise en évidence pour la densité du bois, même entre les populations Po et Go. Ce constat favorable suggère que la variabilité des caractères non sélectionnés est probablement similaire dans la forêt des Landes de Gascogne et dans la population d'amélioration.

L'intégration d'un critère de sélection permettant de répondre à un nouveau besoin est longue. Elle nécessite une phase d'estimation des paramètres génétiques (héritabilité, variabilité, corrélations génétiques avec les critères existants) dans la population d'amélioration puis une phase d'évaluation de la valeur génétique des individus. Aujourd'hui, pour répondre aux attentes des sylviculteurs, un important travail est mené sur plusieurs propriétés du bois, en particulier l'angle du fil et la densité du bois. Les paramètres génétiques estimés pour ces caractères permettent d'envisager leur intégration comme critères de sélection supplémentaires (Bouffier *et al.*, 2008b). Cependant, de façon à limiter le coût de la sélection, l'évaluation ne portera probablement que sur les génotypes ayant déjà montré leur supériorité en termes de croissance et rectitude. Une telle stratégie de sélection multicaractères par étape est également adaptée pour la résistance à la rouille courbeuse pour laquelle seuls les génotypes des vergers à graines sont testés.

La bonne gestion de la variabilité génétique a permis d'accumuler des gains génétiques en deux générations, tout en préservant l'efficacité à long terme de la sélection. Toutefois, les changements climatiques annoncés pourraient modifier sensiblement l'environnement et remettre en cause l'adaptation des variétés actuelles. Face à ce risque, différentes stratégies sont mises en œuvre :

- la sélection de génotypes aux performances "stables",
- la recherche de critères de sélection liés à l'adaptation,
- l'introduction de nouveau matériel génétique.

La sélection de génotypes aux performances "stables"

L'évaluation des génotypes est réalisée sur les trois types de sols observés dans les Landes de Gascogne : lande humide, lande mésophile et lande sèche. Aujourd'hui, la sélection est orientée vers des génotypes performants dans ces trois milieux aux conditions hydriques contrastées. Toutefois, si le climat devient plus sec, il sera possible de proposer rapidement des variétés adaptées en se basant uniquement sur les performances évaluées en lande sèche.

La recherche de critères de sélection liés à l'adaptation

Dans la perspective des changements climatiques, probablement marqués par un risque accru des périodes de sécheresse, il semble également nécessaire d'identifier des prédicteurs d'une bonne adaptation à ce nouvel environnement. Plusieurs questions se posent : dispose-t-on d'une ou plusieurs mesures fiables pour estimer la tolérance d'un génotype à la sécheresse ? Existe-t-il une variabilité génétique au sein de la population d'amélioration vis-à-vis de ce caractère ? Différents prédicteurs sont aujourd'hui explorés comme, par exemple, la mesure de l'efficacité d'utilisation de l'eau ou la cavitation.

L'efficacité d'utilisation de l'eau, estimée par la mesure des isotopes du carbone, est la quantité de biomasse accumulée rapportée à la quantité d'eau consommée. Elle pourrait constituer un bon indicateur de la vigueur en milieu sec. Brendel *et al.* (2002) ont mis en évidence plusieurs

régions du génome expliquant presque un tiers de la variance phénotypique observée pour l'efficacité d'utilisation de l'eau chez le Pin maritime.

Quant au phénomène de cavitation, il apparaît lorsque la tension dans les trachéides est trop forte, et est à l'origine de l'embolie des vaisseaux, c'est-à-dire de leur obstruction par la formation d'une bulle d'air les rendant non fonctionnels. Ce caractère pourrait être associé à la survie en période de sécheresse. Par ailleurs, la résistance à la cavitation serait liée favorablement à la densité du bois (Hacke *et al.*, 2001). Ainsi une densité élevée pourrait constituer un caractère favorable lors des périodes de sécheresse. Cette corrélation probable entre densité et résistance à la sécheresse doit encore être étudiée plus précisément dans les populations de Pin maritime.

L'introduction de nouveau matériel génétique

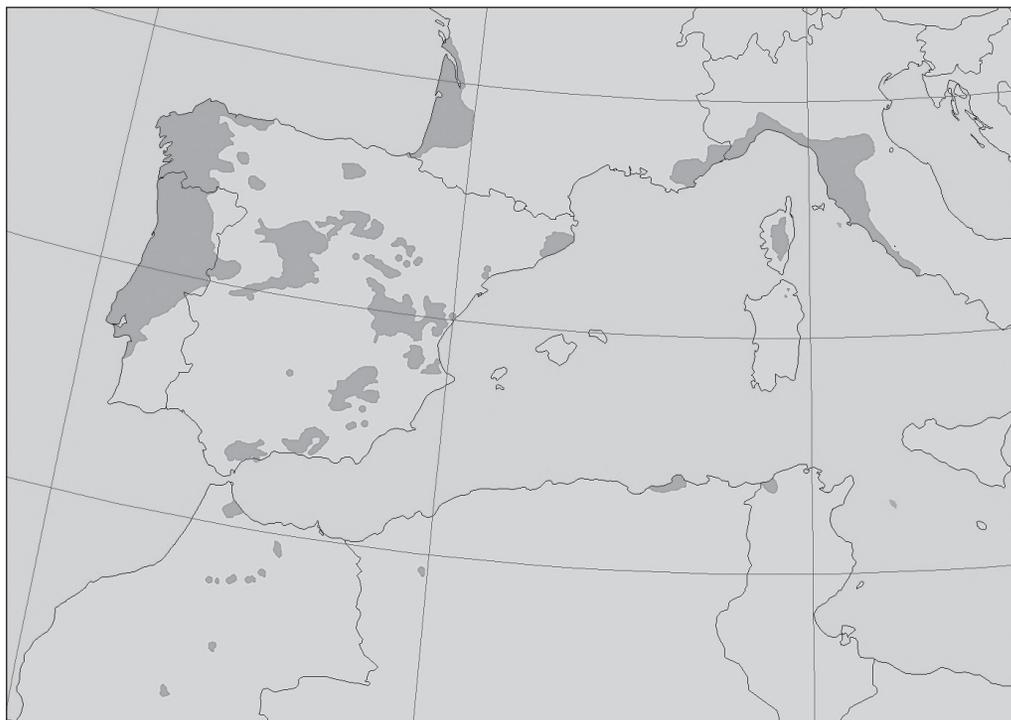
La sélection génétique ne peut être efficace que si le caractère sélectionné présente une variabilité importante dans la population d'amélioration. Si elle est insuffisante, il peut être utile d'enrichir cette population par l'introduction de nouveaux individus, en explorant la variabilité dans des populations naturelles. Dans cette perspective, plusieurs sites de conservation de populations locales ont été identifiés en France pouvant constituer un réservoir de diversité intéressant à l'avenir. Il est également possible d'introduire de la variabilité en réalisant des croisements inter-raciaux avec d'autres provenances de l'aire de distribution du Pin maritime (figure 10).

C'est ce qui a déjà été réalisé, pour la rectitude avec la création de variétés issues du croisement de pins maritimes des Landes et de Corse. Les gains génétiques obtenus en rectitude sont

FIGURE 10

AIRE DE DISTRIBUTION DU PIN MARITIME

Source : EUFORGEN 2009, www.euforgen.org



très importants, en particulier dans les milieux très fertiles. On peut penser que les provenances du sud de l'aire de distribution du Pin maritime sont actuellement adaptées à des conditions climatiques beaucoup plus sèches que la provenance landaise. Ainsi des croisements entre provenances sont actuellement initiés avec l'installation de tests de descendances Landes x Portugal et Landes x Maroc. Les hybrides inter-raciaux pourraient présenter des capacités d'adaptation intéressantes pour la résistance à la sécheresse.

*
**

Afin d'affiner la gestion de la variabilité génétique du Pin maritime, d'importantes recherches sont également menées au niveau moléculaire. L'objectif est de détecter des régions du génome responsables de la variabilité phénotypique observée pour certains caractères et de mesurer le polymorphisme présent au niveau des gènes d'intérêt identifiés. Des résultats encourageants ont été obtenus sur la qualité du bois et la résistance à la sécheresse (Pot *et al.*, 2006 ; Eveno *et al.*, 2008). À l'avenir, ces données moléculaires pourraient contribuer à améliorer l'efficacité de la sélection. Dans cette perspective, le projet européen *Novel Tree Breeding* (<http://www.noveltree.eu/>), coordonné par Catherine Bastien (INRA Orléans) et lancé en mai 2008, cherche à définir de nouvelles stratégies de sélection intégrant à la fois les données phénotypiques et moléculaires.

Laurent BOUFFIER
UMR 1202 BIOGECO, Équipe Génétique
INRA Pierroton
69, Route d'Arcachon
F-33612 CESTAS CEDEX
et
Institut Technologique FCBA, Station Sud-Ouest
Domaine de Sivaillan, Les Lamberts
F-33480 MOULIS-EN-MÉDOC
(bouffier@pierroton.inra.fr)

Annie RAFFIN – Antoine KREMER
UMR 1202 BIOGECO, Équipe Génétique
INRA Pierroton
69, Route d'Arcachon
F-33612 CESTAS CEDEX
(raffin@pierroton.inra.fr)
(kremer@pierroton.inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- AGRESTE. — La Statistique agricole, 2006. — <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr>.
- BARADAT (P.), LABBÉ (T.), BOUVET (J.-M.). — Conception d'index pour la sélection récurrente. Aspects génétiques, statistiques et informatiques. *In* : Traitements statistiques des essais de sélection. — Ed. CIRAD, 1995. — pp. 101-150.
- BIDANEL (J.-P.), DUCROCQ (V.), OLLIVIER (L.). — Les nouvelles méthodes d'évaluation des reproducteurs : intérêt et applications du modèle individuel chez le porc. — Journées de la Recherche porcine en France, 22, 1990, pp. 1-10.

- BOUFFIER (L.). — Évolution de la variabilité génétique dans les populations d'amélioration du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et conséquences pour la sélection. — Université Bordeaux, 2007. — 117 p. (Thèse).
- BOUFFIER (L.), RAFFIN (A.), KREMER (A.). — Evolution of genetic variability for selected traits in breeding populations of maritime pine. — *Heredity*, vol. 101, n° 2, 2008a, pp. 156-165.
- BOUFFIER (L.), CHARLOT (C.), RAFFIN (A.), ROZENBERG (P.), KREMER (A.). — Can wood density be efficiently selected at early stage in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) ? — *Annals of Forest Sciences*, vol. 65, n° 1, 2008b, pp. 1061-1068.
- BOUFFIER (L.), ROZENBERG (P.), RAFFIN (A.), KREMER (A.). — Wood density variability in successive breeding populations of maritime pine. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, 2008c, pp. 2148-2158.
- BOUFFIER (L.), RAFFIN (A.), ROZENBERG (P.), MEREDIEU (C.), KREMER (A.). — What are the consequences of growth selection on wood density in the French maritime pine breeding programme? — *Tree Genetics and Genomes*, 5, 2009, pp. 11-25.
- BRENDEL (O.), POT (D.), PLOMION (C.), ROZENBERG (P.), GUEHL (J.-M.). — Genetic parameters and QTL analysis of $\Delta^{13}C$ and ring width in maritime pine. — *Plant Cell and Environment*, 25, 2002, pp. 945-953.
- BULMER (M.G.). — The effect of selection on genetic variability. — *The American Naturalist*, 105, 1971, pp. 201-211.
- BURDON (R.D.), NAMKOONG (G.). — Short note: multiple populations and sublines. — *Silvae Genetica*, vol. 32, n° 5-6, 1983, pp. 221-222.
- CARTER (M.C.), FOSTER (C.D.). — Milestones and millstones: a retrospective on 50 years of research to improve productivity in loblolly pine plantations. — *Forest Ecology and Management*, 227, 2006, pp. 137-144.
- CORNELIUS (J.). — Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. — *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 1993, pp. 372-379.
- DE ROCHAMBEAU (H.), FOURNET-HANOCQ (F.), VU TIEN KHANG (J.). — Measuring and managing genetic variability in small populations. — *Annales Zootechniques*, 49, 2000, pp. 77-93.
- DE VIENNE (D.). — Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. — Paris : INRA Éditions, 1998. — 200 p.
- EVENO (E.), SOTO (A.), GONZALEZ-MARTINEZ (S.), COLLADA (C.), GUEVARA (M.A.), CERVERA (M.T.), LÉGER (P.), PLOMION (C.), GARNIER-GÉRÉ (P.). — Contrasting outlier patterns on drought stress tolerance candidate genes in *Pinus pinaster*, as revealed by genetic differentiation analyses. — *Molecular Biology and Evolution*, 25, 2008, pp. 417-437.
- FALCONER (D.S.). — Introduction à la génétique quantitative. — Paris : Masson, 1974. — 284 p.
- GIS "Pin maritime du Futur", ouvrage collectif : ALAZARD (P.), CANTELOUP (D.), CRÉMIÈRE (L.), DAUBET (A.), LESGOURGUES (Y.), MERZEAU (D.), PASTUSZKA (P.), RAFFIN (A.). — Le Progrès génétique en forêt. — PG Édition, 2002. — 79 p.
- GIS "Pin maritime du Futur". — Amélioration génétique du Pin maritime : quelles sont les attentes des sylviculteurs ? — *Forêt de Gascogne*, n° 522, 2005, pp. 11-14.
- HACKE (U.G.), SPERRY (J.S.), POCKMAN (W.T.), DAVIS (S.D.), McCULLOH (K.A.). — Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. — *Oecologia*, 126, 2001, pp. 457-461.
- ILLY (G.). — Recherches sur l'amélioration génétique du Pin maritime. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 23, 1966, pp. 757-948.
- JAYAWICKRAMA (K.J.S.), CARSON (M.J.). — A breeding strategy for the New Zealand radiata pine breeding cooperative. — *Silvae Genetica*, vol. 49, n° 2, 2000, pp. 82-90.
- JOLIVET (C.), AUGUSTO (L.), TRICHET (P.), ARROUAYS (D.). — Les sols du massif forestier des Landes de Gascogne : formation, histoire, propriétés et variabilité spatiale. — *Revue forestière française*, vol. LIX, n° 1, 2007, pp. 7-30.
- KENNEDY (B.W.), SCHAEFFER (L.R.), SORENSEN (D.A.). — Genetic properties of animals models. — *Journal of Dairy Science*, 71, 1988, pp. 17-26.
- LINDGREN (D.), GEA (L.D.), JEFFERSON (P.A.). — Loss of genetic diversity monitored by status number. — *Silvae Genetica*, vol. 45, n° 1, 1996, pp. 52-59.
- LYNCH (M.), WALSH (B.). — Genetics and analysis of quantitative traits. — Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, 1998. — 980 p.
- McKEAND (E.), BEINEKE (F.). — Sublining for half-sib breeding populations of forest trees. — *Silvae Genetica*, vol. 29, n° 1, 1980, pp. 14-17.

- McKEAND (S.E.), BRIDGWATER (F.E.). — A strategy for the third breeding cycle of loblolly pine in the south-eastern US. — *Silvae Genetica*, vol. 47, n° 4, 1998, pp. 223-234.
- MAISON DE LA FORÊT, Ouvrage collectif. — La Forêt des landes de Gascogne. — Bordeaux : Édition Maison de la forêt, 1992. — 70 p.
- NANSON (A.). — Génétique et amélioration des arbres forestiers. — Gembloux, Belgique : Les Presses agronomiques de Gembloux, 2004. — 712 p.
- POT (D.), RODRIGUES (J.-C.), ROZENBERG (P.), CHANTRE (G.), TIBBITS (J.), CAHALAN (C.), PICHAVANT (F.), PLOMION (C.). — QTLs and candidate genes for wood properties in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). — *Tree Genetics and Genomes*, 2, 2006, pp. 10-24.
- RUOTSALAINEN (S.), LINDGREN (D.). — Stratified sublining: a new option for structuring breeding populations. — *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 2000, pp. 596-604.
- VERRIER (E.), BRABANT (P.), GALLAIS (A.). — Faits et concepts de base en génétique quantitative. — INA Paris-Grignon, 2001. — 134 p.
- WHITE (T.L.). — Advanced-generation breeding populations: size and structure. *In*: Proceedings of IUFRO Conference on Breeding Tropical Trees. Cali, Columbia, October 1992. — pp. 208-222.
- WHITE (T.L.), HODGE (G.R.), POWELL (G.L.). — An advanced-generation tree improvement plan for Slash pine in the southeastern United States. — *Silvae Genetica*, vol. 42, n° 6, 1993, pp. 359-371.
- WILLIAMS (C.G.), SAVOLAINEN (O.). — Inbreeding depression in Conifers: implications for breeding strategy. — *Forest Science*, vol. 42, n° 1, 1996, pp. 102-117.

LA GESTION DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DANS LE PROGRAMME D'AMÉLIORATION DU PIN MARITIME [*Pinus pinaster* Ait.] (Résumé)

Les Landes de Gascogne sont très majoritairement couvertes par une vaste forêt cultivée de Pin maritime. Le programme d'amélioration génétique a permis d'améliorer sensiblement à la fois la croissance et la rectitude basale des arbres. Une étude rétrospective montre que la stratégie de sélection suivie a maintenu suffisamment de variabilité sur les critères de sélection pour assurer la poursuite du programme sur plusieurs générations. Toutefois, l'évolution des demandes de la société et les changements climatiques à venir nécessitent une adaptation des critères et des méthodes de sélection.

MANAGING GENETIC VARIABILITY UNDER THE MARITIME PINE [*Pinus pinaster* Ait.] SELECTIVE BREEDING PROGRAMME (Abstract)

The 'Landes de Gascogne' area in south west of France is covered mainly by a huge forest of planted maritime pine. The selective breeding program has achieved significant genetic gains in terms of both growth and stem straightness. A retrospective study shows that the chosen selection strategy allowed enough variability in selection criteria to continue the programme over several generations. However, altered social demands and future climate change require selection criteria and strategies to be adapted.
