RECHERCHES
SUR
L'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE
DU PIN MARITIME

PAR

Georges ILLY

Ingénieur du génie rural, des eaux et des forêts,
Chargé de recherches à l'Institut national de la recherche agronomique
Centre national de recherches forestières
Station de recherches forestières de Bordeaux

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

INTRODUCTION

Arbre d'or des Landes de Gascogne, le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) a été l'espèce la plus utilisée dans le monde par les reboisements artificiels du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle. En France même, il constitue le massif forestier gascon qui, avec un million d'hectares, est la plus grande forêt artificielle d'Europe: avec 8 % de la surface forestière française, il fournit 16 % du volume produit en bois d'œuvre ou d'industrie. La sylviculture landaise, qui a toujours présenté des caractères originaux, utilise depuis quelques années des méthodes très intensives pour la création et les soins donnés aux peuplements de pins: il est bien évident que, comme pour tous les autres végétaux, l'homme doit agir aussi bien sur le patrimoine héréditaire que sur les conditions du milieu pour en tirer le maximum d'utilité. L'action sur le patrimoine héréditaire constitue le domaine de l'amélioration génétique, discipline qui n'a pris une forme organisée pour les arbres forestiers que depuis peu. Depuis 1960, nous avons été chargé des travaux concernant le Pin maritime: nous avons ainsi pu profiter des enseignements d'expériences déjà anciennes et d'autres plus récentes qui — chose courante en matière forestière — ne fournissent pas de résultats à leurs créateurs. Nous en avons mis en route de nouvelles, dont bien entendu, les résultats définitifs seront longs à venir.

Une utilisation importante a été faite du calcul statistique suivant les méthodes de la génétique quantitative: beaucoup des formules utilisées, souvent établies à partir d'expériences sur les animaux domestiques, sont à employer *avec précaution*. Mais elles n'en restent pas moins précieuses pour essayer d'y voir un peu plus clair dans une matière particulièrement complexe.

Aussi bien, ce mémoire vise-t-il à saisir le problème de l'amélioration du Pin maritime à un stade encore peu évolué, et en aucune manière n'est-il envisagé de fixer une doctrine sur le sujet: comme l'a fait remarquer MATTHEWS, les méthodes d'amélioration des arbres forestiers doivent être éminemment souples et prêtes à s'adapter à toute connaissance nouvelle.

Malgré tout, l'action doit accompagner la connaissance, et nous avons essayé de voir dans quelle mesure nos observations et nos

expérimentations permettent d'aboutir tout de suite à des résultats, fussent-ils partiels et susceptibles de grands progrès.

Avant de faire un tour d'horizon sur les connaissances acquises, qu'il nous soit permis de remercier toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail.

M. le Professeur DAVID, directeur du laboratoire de Biologie végétale de la Faculté des Sciences de Bordeaux, nous a fait l'honneur de présider le jury: au courant des problèmes pratiques qui intéressent le forestier sur le terrain, il nous a fait aussi profiter de la vue plus dégagée du scientifique qui effectue et dirige de nombreux travaux sur la physiologie du Pin maritime.

Nous adressons aussi nos vifs remerciements à M. le Professeur SÉCHET et à M. le Professeur EYMÉ qui se sont intéressés à ce travail et ont bien voulu faire partie du jury.

Nos remerciements vont aussi à M. BOUVAREL, directeur de recherches à l'Institut national de la recherche agronomique, créateur en France de l'amélioration génétique des arbres forestiers, et à qui ce travail doit tant de suggestions et de critiques fécondes, et à M. l'Ingénieur en chef GUINAUDEAU, directeur de la Station de recherches forestières de Bordeaux qui nous a donné les moyens nécessaires à ce travail, et qui avait créé plusieurs plantations expérimentales dont nous avons profité.

Notre gratitude va enfin à tous ceux à qui nous avons fait appel: à nos collègues du Centre national de recherches forestières et, en particulier, à MM. ARBONNIER et TOMASSONE de la station de Biométrie, à ceux du Service forestier et à ceux du Centre de recherches agronomiques du Sud-Ouest, à tout le personnel de la Station de recherches forestières de Bordeaux et, tout particulièrement, à celui de l'équipe d'amélioration, et enfin à tous les forestiers landais auprès desquels nous avons toujours trouvé le meilleur accueil.

HISTORIQUE

De création récente, l'amélioration génétique des arbres forestiers a pour but « l'amélioration des caractères héréditaires des arbres forestiers, s'appuyant notamment sur la *génétique forestière* ou étude des caractères héréditaires et de leur mode de transmission chez les arbres forestiers » d'après la définition du 8^e Congrès international de botanique, citée dans l'article important de BOUVAREL (1956-1957), qui fait le point sur la question à cette date. BOUVAREL distingue ainsi quatre grandes méthodes d'amélioration :

Utilisation des divisions intraspécifiques, représentées non pas par des unités taxonomiques, mais des entités géographiques, définies de façon pratique, les provenances.

Sélection individuelle de phénotypes supérieurs ou arbres *plus* que l'on multiplie végétativement, dont on compare la valeur dans des plantations de descendance ou de clones, et dont les meilleurs sont plantés sous forme de greffes dans des vergers à graines où sera récoltée la graine de qualité supérieure.

Hybridation interspécifique pour combiner les qualités les plus utiles de deux espèces différentes ou profiter de la vigueur hybride ou *hétérosis*.

Utilisation de la polyploïdie naturelle ou artificielle, comme par exemple dans le cas du Tremble triploïde.

Les meilleurs résultats pratiques ont été donnés par les deux premières méthodes et ce sont celles qui ont été les plus employées. Les idées à leur sujet ont d'ailleurs évolué : les travaux et les publications se sont multipliés de façon considérable, aussi l'Organisation des nations unies pour l'agriculture et l'alimentation (F.A.O.) a-t-elle pris l'heureuse initiative, de concert avec l'Union internationale des Instituts de Recherches Forestières (I.U.F.R.O.) de réunir une Consultation mondiale sur la génétique forestière et l'amélioration des arbres (*), tenue à Stockholm en 1963. Une mise au point complète des problèmes posés et des méthodes existantes

(*) Les actes de cette consultation ont été publiés en deux volumes, dont il sera fait mention dans les références bibliographiques sous leur nom de code FAO/FORGEN suivi du numéro de l'article cité.

a pu ainsi être faite sur les points du programme. Les importants rapports généraux, préparés avant le congrès et remaniés après discussion, ont fait l'objet d'un numéro spécial de la revue forestière internationale *Unasylva* et traitent de cytologie et de génétique des arbres (GUSTAFSSON et MERGEN, 1964), de génétique des populations (STERN, 1964), d'hybridation entre espèces et races (WRIGHT, 1964), de provenances (CALLAHAM, 1964), des essences exotiques (MORANDINI, 1964), de physiologie des arbres (WAREING, 1964), de la résistance aux maladies cryptogamiques (BJÖRKMANN, 1964) ou aux insectes (SOEGGAARD, 1964), de la qualité du bois (ZOBEL, 1964) et production des graines (MATTHEWS, 1964).

Il s'est dégagé de ces études l'importance qu'a pour les sélectionneurs forestiers la génétique quantitative dont en particulier STERN (1960) a fait une utilisation importante. Mais aussi, on a discuté la méthode dite scandinave d'amélioration individuelle exposée en particulier par LARSEN (1956) et qui attache une très grande importance à la multiplication végétative, et en particulier au greffage. Un numéro spécial de la revue internationale de génétique forestière, *Sylvae genetica*, a été consacré à une discussion des tenants de la méthode dite scandinave, dite des vergers à graines de plants greffés ou clones (JOHNSSON, 1964; BARBER et DORMAN, 1964; ZOBEL et Mc ELWEE, 1964; LIBBY, 1964) et des tenants de la méthode des vergers à graines de semis (STERN et HATTEMER, 1964; GODDARD, 1964; WRIGHT, 1964). En particulier, STERN et HATTEMER présentent toutes les méthodes possibles pour l'amélioration par sélection des arbres forestiers basées :

1° soit sur le *phénotype des parents*,

sélection de peuplements à graines, et éclaircies laissant les meilleurs arbres ;

sélection d'arbres plus et récolte des graines issues de pollinisation libre, ou en outre, éclaircies au profit des meilleurs arbres autour de l'arbre plus ;

sélection d'arbres plus et création d'un verger à graines de semis (issus de pollinisation libre, de pollinisation par les meilleurs arbres conservés après éclaircie, ou de pollinisation artificielle par un mélange de pollen), ou création d'un verger à graines de clones.

2° soit sur le *comportement des descendants* évalué dans des plantations comparatives :

de clones dont les meilleurs après éclaircies constitueront le verger à graines ;

de descendance maternelles (résultant de pollinisation libre) éclaircies au profit des meilleures familles, ou suivies de l'établis-

sement d'un verger à graines « d'arbres d'élite », verger de clones des meilleures familles;

de descendance diallèles (résultant de pollinisations contrôlées) avec les mêmes alternatives que précédemment.

3° soit à la fois sur le *phénotype des parents et le comportement des descendants*, les différentes applications de cette méthode étant toutefois encore à l'étude, contrairement à ce qui se passe dans la sélection des animaux domestiques ou des plantes agricoles.

Il est évidemment très difficile de dire a priori quelle est la méthode la plus intéressante pour une espèce donnée, car le choix ne peut intervenir au départ de la sélection, au moment où l'on ignore encore tant de caractéristiques physiologiques ou génétiques fondamentales. Mais il n'en est pas moins indispensable de commencer en utilisant d'abord les méthodes aboutissant plus rapidement à la production de graines.

La bibliographie existant sur le Pin maritime, vu principalement sous son aspect forestier, a été revue de façon assez complète par SCOTT (1963): il a fait la synthèse des travaux antérieurs, et en particulier de ceux de SARGOS (1949, 1954) et de BUFFAULT (1942) qui ont montré comment le Pin maritime, naturel à l'origine dans les Landes de Gascogne, diffus dans la lande humide, mais concentré dans les zones mieux drainées en bordure des rivières ou des lacs, a été étendu artificiellement jusqu'à un taux de boisement de 80 à 90 %, trois à quatre fois supérieur au taux original.

Sur la variabilité individuelle, OUDIN (1938, 1957) cite des différences de pouvoir rotatoire de l'essence de térébenthine suivant les arbres: ce pouvoir rotatoire se conserve dans le temps, ce qui prouve qu'il est commandé génétiquement. Depuis 1950, des travaux ont été faits par DAVID (1954, 1957, 1964, 1965), GUINAUDEAU (1961), PEREIRA MACHADO et SOARES MACHADO (1961) et LAUNAY (1961) sur la multiplication végétative du Pin maritime qui se trouve être une des essences les plus récalcitrantes parmi les conifères.

La sélection du Pin maritime pour la production de la résine a été étudiée par GUINAUDEAU (1955) et, en Espagne, par CATALAN BACHILLER (1963): en France, cet objectif de sélection a été pour l'instant écarté pour des raisons économiques, au profit de la sélection pour le bois dont la demande va sans cesse croissant au contraire de celle concernant les produits résineux.

En Australie, DADSWELL, NICHOLLS et PERRY (1963) ont fait des études importantes sur la variabilité des caractéristiques technologiques du bois de Pin maritime, en particulier la densité théorique, la longueur des fibres et la fibre torse.

En Australie de l'ouest, la sélection individuelle est conduite depuis de nombreuses années, principalement à l'intérieur des peu-

plements de provenance portugaise (PERRY, 1965, communication personnelle).

Ainsi l'amélioration génétique du Pin maritime suscite un grand intérêt dans de nombreux pays et les résultats déjà acquis ailleurs ont été très profitables à ce travail.

Dans une première partie, on étudiera les conditions de la reproduction du Pin maritime d'abord par la voie des graines en insistant surtout sur sa manifestation et son incidence sur les opérations d'amélioration plus que sur ses mécanismes profonds, et ensuite par le greffage, traité plus rapidement car beaucoup plus étudié par d'autres auteurs. La reproduction du Pin maritime n'est qu'un moyen dans les différentes étapes de l'amélioration, mais d'importance fondamentale, et dont les modalités doivent être connues pour choisir la méthode générale.

Le problème des provenances sera examiné dans la deuxième partie, de façon un peu sommaire, car le matériel d'études disponible ne permettait pas de saisir toute la variabilité infraspécifique, mais suffisante pour aboutir, en conjonction avec les résultats d'autres travaux, à des conclusions solides.

Enfin, dans la troisième partie, seront exposés les travaux concernant l'amélioration par sélection individuelle, auxquels ont été consacrés la majeure part des efforts de l'équipe d'amélioration de la Station de recherches forestières de Bordeaux.

PREMIÈRE PARTIE

**ÉTUDES SUR LA REPRODUCTION
ET LA MULTIPLICATION
DU PIN MARITIME PAR GRAINES
OU PAR LA VOIE VÉGÉTATIVE**

INTRODUCTION

Le Pin maritime produit des graines précocement et abondamment. Jusqu'ici, on a très peu étudié les conditions de cette production, bien qu'elle représente un fait économique important : dans la régénération artificielle par semis direct, la technique courante jusqu'ici nécessite 10 kilos de graines par hectare, soit une consommation annuelle pour les seuls besoins français de 200 à 300 tonnes de graines, en grande partie importées du Portugal jusqu'en 1965, à cause des prix plus bas de la main-d'œuvre.

Les inflorescences femelles, que nous appellerons aussi cônelets, se trouvent à l'extrémité supérieure de la flèche et des pousses principales, au nombre de 1 à 3 en moyenne mais pouvant aller jusqu'à 15 au maximum. Le développement a lieu en deux ans : la première année au printemps a lieu la pollinisation, le tube pollinique pénétrant à travers le micropyle ; au printemps suivant seulement a lieu la fécondation proprement dite, et le cône croît jusqu'à atteindre sa taille définitive à la fin de l'été. L'ouverture naturelle a lieu vers le mois de mai de l'année suivante ; une proportion assez forte des cônes ne s'ouvre cependant que les années suivantes. Les inflorescences mâles sont séparées des inflorescences femelles et se trouvent dans le deuxième tiers de la couronne si le peuplement est serré, ou dans les deux tiers inférieurs si l'arbre est bien éclairé.

La production de fleurs femelles, de pollen et de graines varie de façon considérable en fonction soit du patrimoine héréditaire de l'arbre, soit des influences du milieu auquel il est soumis. Nous étudierons donc dans un premier chapitre les variations de cette production.

Le deuxième chapitre de la première partie sera consacré à la pollinisation contrôlée qui constitue une méthode précieuse d'amélioration.

Enfin, le troisième chapitre sera consacré au greffage du Pin maritime.

CHAPITRE PREMIER

LES CONDITIONS GÉNÉRALES DE LA FLORAISON ET DE LA PRODUCTION DE GRAINES

La reproduction par voie sexuée est une étape indispensable dans l'amélioration génétique des conifères, puisque dans le processus actuel c'est elle qui aboutit dans l'étape finale que constituent les vergers à graines, à la production sous forme de graine d'une « variété synthétique améliorée ». On l'utilise aussi par l'intermédiaire de la pollinisation contrôlée pour la vérification de la supériorité des phénotypes. En outre, si dans une phase ultérieure on devait recourir à l'hybridation inter-raciale ou même inter-spécifique, ou à l'induction artificielle de mutations, la connaissance de ses mécanismes et des moyens par lesquels on peut l'influencer revêtirait encore une plus grande importance.

En outre, le sylviculteur y attache une très grande importance quand il désire régénérer sa forêt naturellement. Aussi a-t-elle fait l'objet d'études assez nombreuses chez les conifères. Pour les études d'ensemble, on consultera KRAMER et KOZŁOWSKI (1960), WAREING (1963) et MATTHEWS (1963). Les espèces de Pins ont été étudiées en particulier par WAHLENBERG (1946) (*Pinus palustris*), WAHLENBERG (1960) (*P. taeda*), SARVAS (1962) (*P. silvestris*). Enfin une étude a été faite sur le Pin maritime par ILLY (1963, FAO/ FORGEN 8). La conclusion commune à toutes ces études est que la production de graines semble liée à la vigueur des arbres, exprimée soit par leur hauteur, soit par leur diamètre.

I — LA MATURITÉ SEXUELLE

1^{re} Conditions générales

Comme pour tous les pins en général, les premières fleurs apparaissent tôt sur les jeunes pins maritimes; on a montré (ILLY, 1963) que la première apparition ne se produit pas à un âge donné, mais pour un *certain état de développement des plants*, qui a pu être évalué à une hauteur de 80 centimètres en moyenne pour les plants de l'essai de fertilisation de Mimizan-Landes, pour l'année 1962. L'importance de la floraison dans le jeune âge est une fonction linéaire de la hauteur à un âge donné; on peut agir sur cette précocité en agissant sur la croissance et en particulier par l'emploi de *fertilisants minéraux*, comme c'est le cas à Mimizan. Si à Mimizan ce sont les engrais phosphoriques qui ont facilité cette précocité, d'autres éléments pourraient agir dans d'autres sols, et en particulier l'azote dans la dune littorale (ILLY, 1964 a), l'élément le plus efficace étant dans chaque cas l'élément limitant. Nous étudierons à nouveau ce problème à l'occasion de l'étude de l'induction d'une floraison importante, une fois la maturité sexuelle acquise. Il est clair que ces deux phénomènes sont liés.

Le *greffage* stimule — bien que de façon beaucoup moins nette que pour d'autres espèces — la maturité sexuelle: on a observé en 1964 un nombre important de fleurs femelles (environ 1,8 en moyenne par arbre) sur les greffes de l'année 1961, dans les parcs à clones, alors que les plants francs de pied du test de descendance établi la même année, avec des descendants des mêmes pieds-mères n'ont pas donné une fleur. Les greffes gagnent ainsi deux à trois ans sur les plants issus de semis, mais cette avance est nettement plus faible que pour d'autres essences forestières. Elle ne semble pas due — dans le cas du Pin maritime — au fait que les greffons proviennent d'arbres parvenus à maturité sexuelle: ROHMEDER et SCHONBACH (1961) indiquent que pour les résineux d'Allemagne, suivant qu'on prélève les greffons dans le haut de la couronne qui porte les fleurs femelles, ou dans le bas qui est mâle, les greffes obtenues porteront de façon prédominante pendant plusieurs années, des fleurs femelles ou des fleurs mâles: ce phénomène est appelé *topophyse* ou *influence de la position*.

Chez le Pin maritime, les greffons peuvent porter au printemps qui suit la greffe des fleurs femelles ou mâles suivant qu'ils proviennent du haut ou du bas de la couronne. Mais l'année suivante, ils n'ont pas de fleurs ou quelques rares fleurs femelles et l'année ou les années qui suivent, ils ne présentent presque toujours que des fleurs femelles, la floraison mâle ne se produisant que quatre ou cinq années après la greffe; ainsi dans les parcs à clones de l'Hermitage où les plus anciennes greffes avaient sept ans, il n'y avait aucune fleur mâle au printemps 1964, et dans le verger à graines de Saint-Pée-sur-Nivelle seulement quelques fleurs mâles dans les greffes les plus récentes de 1962, celles de 1960 ou 1961 n'en ayant pas (tableau 1).

TABLEAU 1

Floraison du verger à graines de Saint-Pée-sur-Nivelle
Printemps 1964

Date du greffage	Hauteur moyenne des greffes en cm	Nombre de greffes	Nombre moyen de cônelets femel- les par pied	Nombre moyen de bourgeons mâles par pied
Automne 1960...	138	20	1,60	0
Printemps 1961.	113	13	2,00	0
Automne 1961...	97	148	1,45	0,08
Printemps 1962.	88	108	1,12	0,25
Automne 1962...	75	77	0,13	0,07
Printemps 1963.	64	70	0,01	0,10

Si l'on reporte graphiquement le nombre de cônelets y en fonction de la hauteur h , on voit que y est une fonction linéaire de h , comme dans des plants issus de graines.

Chez les plants issus de semis, à la différence des greffes, la *maturité sexuelle mâle* apparaît généralement *en même temps* que la maturité femelle, et cela tient sans doute à ce qu'il existe chez eux des branches inférieures bien moins irriguées en sève que la flèche ou les premiers verticilles à la différence des pieds greffés. On a pu observer toutefois en 1965 dans une jeune plantation de descendances datant de 1961, cultivées très intensément avec fertilisation minérale, une floraison mâle très abondante avec pratiquement aucune fleur femelle. Aucune floraison ne s'étant produite en 1964, on peut dire que dans ce cas c'est la maturité sexuelle mâle qui apparaît en premier lieu. Il est difficile d'ailleurs d'attribuer cette sexualité mâle à une vigueur réduite car les plants avaient une croissance remarquable, et une hauteur moyenne supérieure à 2 mètres.

Par ailleurs, 1965 avait été une année à forte floraison mâle; en 1966 au contraire, la floraison femelle est apparue, et pour autant qu'on puisse en comparer, de façon aussi abondante que la floraison mâle.

2° Les variations de la maturité sexuelle

A — ENTRE PROVENANCES

Il existe de grandes différences dans la date de la maturité sexuelle, comme on a pu le noter à la plantation comparative des

FIG. 1.

*Production de cônes par hectare
pour différentes provenances de la plantation des Malgaches*

Chaque signe représente la moyenne pour un placeau et il y a quatre placeaux par provenance. Les noms de code des provenances correspondent à ceux du tableau 16.

Malgaches: on y a observé en 1961 et en 1962 la floraison femelle en comptant par échantillonnage le nombre de cônelets. Compte tenu du fait que le nombre de cônelets par arbre est une fonction linéaire de la hauteur, on voit sur la figure 1 que l'une des provenances, celle venant d'Espagne (León) est beaucoup plus vite florifère que les autres. Les origines Maures (Mayons) et Portugal-montagne (Serra do Padrela) sont elles aussi nettement plus floribondes au départ. La graine de León a été utilisée pour produire des porte-greffe, comme on le verra, pour le cas où la précocité sexuelle et l'abondance de la floraison des porte-greffe agiraient sur les greffons, mais il est trop tôt pour donner des résultats.

En ce qui concerne la floraison mâle, les résultats sont strictement parallèles. La provenance de Corse est toutefois assez pauvre en pollen pour des hauteurs comparables.

B — LA VARIABILITÉ INDIVIDUELLE DE LA PRÉCOCITÉ

Elle est très nette sur des plants de même âge et de même hauteur: certains plants portent en premier lieu uniquement des fleurs mâles ou uniquement des fleurs femelles. Il semble n'y avoir aucun lien entre la précocité des deux types de floraison; au printemps 1966, la corrélation pour 41 familles de demi-frères (essai D 441, cf. 3^e partie, chapitre II, 1) est de 0,15 (N.S.) entre le nombre de fleurs femelles et la note d'abondance de la floraison mâle. Cette variabilité peut aussi s'observer très facilement dans les parcs à clones où les conditions de milieu sont rendues semblables: elle n'est pas modifiée par le milieu et se retrouve pour les mêmes clones dans les différents parcs à clones ou vergers à graines et pour des années successives. On peut donc conclure que c'est un facteur héréditaire, et que la sélection en serait très facile si elle s'avérait nécessaire.

II — L'ABONDANCE DE LA FLORAISON ET SON INDUCTION

1^o Variabilité génétique et variation dans le temps

La quantité de graines produites régulièrement par un peuplement, bien que ne constituant pas le but de la sélection comme en arboriculture fruitière, est très importante pour le sélectionneur d'arbres forestiers; l'aptitude à cette production *semble liée*, au moins dans le jeune âge, à la *précocité de maturité sexuelle*: ainsi la provenance de León (Espagne) est à la fois précoce et productive. Il existe aussi des individus donnant une grande quantité de cônes et c'est par exemple le cas d'un jeune plant de l'essai des

Malgaches (origine de la Tremblade) qui, en 1961, pour une hauteur de deux mètres, a donné 135 cônes: il a été utilisé comme source de graines pour produire des porte-greffe: ses descendants non greffés ont déjà abondamment fleuri femelle en 1966 à l'âge de trois ans, mais il n'en est pas encore de même pour ceux qui ont été greffés.

La production de graines *varie nettement d'une année à l'autre*, phénomène à rapprocher de celui de l'alternance des arbres fruitiers où, sans l'intervention de l'arboriculteur, une récolte faible succède à une récolte abondante. Un rôle important est probablement joué par les conditions d'ensoleillement aux mois de juillet et août de l'année précédente, époque probable de formation des ébauches florales, qui conditionnent le nombre de cônes.

Cette variation s'observe particulièrement bien au mois de mai où l'on compte sur le même arbre des cônelets nouveau-nés, ceux de l'année précédente et les cônes âgés de deux ans qui commencent à s'ouvrir et disséminer leurs graines. Ainsi pour 65 arbres adultes du domaine de l'Hermitage, le nombre moyen de cônelets formés en 1962 était de 14,8 par arbre, alors que le nombre de cônes mûrs formés en 1961 était de 58. De même la récolte de cônes sur les arbres plus varie elle aussi fortement d'une année à l'autre, comme l'indique le tableau 2. La production à l'hectare a été extrapolée

TABLEAU 2

Evaluation des productions de graines (kg/hectare)
d'après les récoltes sur les arbres « plus ».

Année de formation des cônelets	Date de la récolte des cônes et poids de graines à l'hectare (P = printemps, A = automne)
Printemps 1959.....	1961 P = 12 kg.
Printemps 1960.....	1961 A = 43 kg - 1962 P = 36 kg - 1962 A = 14 kg.
Printemps 1961.....	1962 A = 45 kg - 1963 P = 73 kg - 1963 A = 61 kg 1964 P = 72 kg.
Printemps 1962.....	1963 A = 19 kg - 1964 P = 24 kg.

La production annuelle à l'hectare était moyenne en 1960, forte en 1961 et faible en 1962.

d'après la production en graines de l'arbre plus et le nombre de tiges par hectare de ses voisins immédiats. On peut dire ainsi que l'ensemble de la région landaise présente une variation nette puisque les arbres sont situés dans des emplacements variés. Un des problèmes de la conduite des vergers à graines sera d'essayer de s'en rendre maître.

La production de pollen varie aussi d'une année à l'autre, mais indépendamment de la floraison femelle: c'est ainsi par exemple que 1965 fut une année exceptionnelle en pollen alors que le nombre de cônelets n'était que dans une bonne moyenne.

2° Les conditions de milieu favorables à une forte production de graines

A — PRODUCTION PAR ARBRE

a) *La hauteur des arbres et la production de graines.*

Dans l'étude déjà citée à propos de la précocité sexuelle (ILLY, 1963), on a montré qu'il existe une relation linéaire du type $y = -a + b h$ entre la production de cônelets d'un jeune Pin maritime et sa hauteur. Pour l'année 1962, à Mimizan, avec des pins de 5 ans de provenance Médoc, les coefficients étaient $a = -0,495$ et $b = 0,657$ si h est exprimé en mètres:

$$y = -0,495 + 0,657 h \quad [1]$$

Pour la même année, cette équation donnait aussi une bonne image de la production de cônelets sur des arbres adultes de l'Hermitage (hauteur moyenne 22,33 mètres) et sur des arbres du domaine de la Saussouze à Arès (hauteur moyenne 20,80 mètres).

D'autres vérifications apportent des résultats comparables: ainsi on a établi la liaison entre le nombre de cônes de 1962 (donc formés au printemps 1961) et la hauteur des arbres en 1962 pour les jeunes arbres de l'essai des Malgaches d'origine landaise. L'équation est:

$$y = -2,36 + 1,64 x \quad [2]$$

($r = 0,878$, 11 degrés de liberté)

En 1964 pour l'essai de Mimizan, l'équation du nombre de cônelets observés en automne mais apparus au printemps en fonction de la hauteur de l'arbre est:

$$y = -1,03 + 0,82 h \quad [3]$$

($h < 3,50$ mètres)

Or pour 37 arbres plus (récoltés à des endroits variés, et dont par conséquent la production individuelle de cônes n'a pas de raison d'être différente de celle des arbres ordinaires), l'équation pour la même année est:

$$y = -3,58 + 1,73 x \quad [4]$$

($r = 0,378$)

ce qui est tout à fait comparable.

Entre l'équation [1] et les équations [2], [3] et [4] existent certaines différences: les coefficients a ne sont pas tout à fait homologues car la hauteur pour [2] et [4] est celle prise au moment de la maturité des cônes alors que pour [3], c'est celle atteinte quand les cônelets ont un an, et pour [1] c'est celle au moment de leur apparition. Mais les coefficients b diffèrent dans une proportion qui rend compte de la différence de production de cônelets entre 1961 et 1962: 1961 était une année de cônelets nombreux, alors que 1962 était une année plutôt faible.

Ainsi donc, on peut rendre compte assez fidèlement de la production moyenne par arbre d'un Pin maritime quelconque, pour une année donnée, au moyen d'une relation linéaire en fonction de la hauteur, indépendamment de l'âge ().*

Or, en dendrométrie, la hauteur est la grandeur qui mesure le mieux la vigueur d'un arbre ou d'un peuplement puisqu'elle est

TABLEAU 3

Composition minérale de cônes de Pin maritime

Composition	N	P ₂ O ₅	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Cu
Par rapport au poids sec en %								
Graines.....	3,58	1,25	0,38	0,056	0,26	0,065	0,27	26,8 (p.p.m.)
Ecailles + ailes.....	0,20	0,018	0,039	0,056	0,038	0,013	0,05	22,0 (p.p.m.)
Éléments en kg/1000 kg de cônes								
Graines.....	2,56	0,9	0,27	0,04	0,19	0,004	0,02	0,002
Ecailles + ailes.....	1,86	0,17	0,34	0,52	0,35	0,012	0,04	0,02
Poids total sec d'un cône 129,91 g - poids écailles + ailes 120,58 g - poids des graines 9,33 g.								

beaucoup plus indépendante que la grosseur de l'histoire du peuplement. Elle est ainsi le meilleur critère pour indiquer la richesse d'une station. La liaison entre la hauteur et la production de cônes d'un arbre nous amène donc à conclure que le meilleur moyen d'augmenter la production individuelle en cônes est d'augmenter artificiellement la richesse de la station. Un des moyens les plus

(*) Il est vrai que des observations récentes et trop peu nombreuses pour qu'on puisse généraliser, indiquent que l'estimation du nombre de cônelets est plus précise à partir de l'accroissement en hauteur de l'année précédente que de la hauteur totale. Mais l'accroissement en hauteur et la hauteur totale sont deux grandeurs très corrélées, et la dernière de ces deux grandeurs est beaucoup plus maniable.

faciles est l'apport d'engrais minéraux et le travail du sol, régulièrement pratiqués dans les parcs à clones et vergers à graines.

Les fertilisations de fond ou annuelles n'ont pour but au départ que d'amener le sol à son niveau de fertilité optimum, compte tenu du fait qu'il n'y a pas d'exportation de matières. Par la suite, dès que le verger sera en production, il y aura chaque année avec les cônes une certaine exportation d'éléments nutritifs: une analyse chimique effectuée au laboratoire de la Station des sciences des sols forestiers a étudié la composition chimique de cônes secs (tableau 3). Si l'on se base sur une production annuelle de 15 000 cônes par hectare, quantité maximum d'après les connaissances actuelles, il faudra donc apporter à l'hectare en compensation 8,4 kg d'N, 2,1 kg de P_2O_5 , 1,2 kg de K_2O , 1,1 kg de Ca et 1,1 kg de Mg. Ces quantités sont assez faibles. Peut-être seront-elles à augmenter d'une part si la production de cônes est plus forte et, d'autre part, si la teneur des cônes et graines récoltés dans des vergers fertilisés est elle-même plus forte.

b) *La grosseur des arbres et la production de graines.*

On rapporte souvent que la grosseur des arbres est un facteur important de production de cônes, par exemple pour *Pinus palustris* (WAHLENBERG, 1946).

Pour le Pin maritime, il existe aussi une relation étroite, et pour les arbres plus dont nous avons déjà donné l'équation [4] pour la hauteur, la relation entre le nombre y de cônes par arbre et la circonférence c en mètres est:

$$y = -19,4 + 0,38 c \quad [5]$$
$$(r = 0,487^{**})$$

La liaison est donc plus forte que pour la hauteur comme le montre la comparaison des coefficients de corrélation. On conçoit très bien l'importance du diamètre de l'arbre dont on sait la relation étroite avec le diamètre de la cime, donc avec la surface pouvant porter des cônes.

B — LA PRODUCTION A L'HECTARE

Il a été facile d'établir des relations statistiques valables pour des individus, car le nombre de mesures nécessaires restait dans ces limites raisonnables. Mais il faudrait connaître la production à l'unité de surface qui, seule, intégrerait les dimensions des plants et leur nombre, donc leur densité à l'hectare.

On avait tenté une étude *théorique* du problème (ILLY, 1963) en considérant que si le nombre de cônes par arbre y est lié à la

hauteur par l'équation $y = -a + bh$, le nombre d'arbres à l'hectare n est lui-même lié à la hauteur h par l'équation $n = k/h^2$. La conclusion en était que le nombre de cônes à l'hectare décroîtrait avec la hauteur, tout au moins à partir d'une certaine hauteur h_0 à laquelle le peuplement se ferme, la loi $n = k/h^2$ n'étant pas vérifiée en dessous de h_0 .

Cette décroissance du nombre de cônes à l'hectare avec la hauteur moyenne du peuplement contredisait la loi établie par SARVAS (1961) pour le Pin sylvestre: pour des peuplements mûrs différents, âgés de 100 ans, la production de graines y par mètre carré est une fonction exponentielle croissante de la hauteur moyenne x du peuplement: $y = 4,91 \times 1,113^x$.

Bien sûr, ceci n'est valable que pour des peuplements différents de Pin sylvestre et ne saurait être étendu qu'avec précaution à l'évolution d'un seul peuplement de Pin maritime. Mais il faut remarquer d'abord que la loi $n = k/h^2$ n'est pas admise par tous: elle l'est seulement par les sylviculteurs qui croient à l'existence d'un *coefficient d'espacement constant*, donné pour chaque espèce, et qui est le rapport entre la distance moyenne des arbres et la hauteur moyenne du peuplement.

La seule table de production existant pour le Pin maritime est celle de ETCHEVERRIA et de PEDRO (1947). Si on porte sur papier bilogaritmique la hauteur et le nombre de tiges correspondant, on obtient une droite de pente 0,9. On peut dire dans ce cas que le nombre de tiges dépend de la hauteur suivant l'équation: $y = k/h^{0.9}$, alors que pour le même Pin maritime les chiffres donnés par GUINAUDEAU et PARDÉ (1963) donnent un coefficient de 1,9 très peu différent de 2. L'exposant 2 n'est donc pas la règle absolue pour la production de bois, et nous connaissons trop peu les règles de production de graines de Pin maritime pour savoir quelle est la norme de densité des tiges à l'hectare donnant le maximum de production de graines à l'unité de surface; celui-ci ne coïncide pas obligatoirement avec le maximum de production de bois.

Un calcul simple permet de se rendre compte des données du problème: d'abord on sait que la production de cônelets y par arbre sans effets de concurrence est une fonction linéaire de la hauteur h (équations 1, 2, 3 et 4 citées plus haut) telle que $y = -a + bh$ (6), le rapport a/b , qui représente la hauteur à laquelle apparaissent les cônelets, variant de 0,8 à 2 mètres.

D'autre part, on fait l'hypothèse que le nombre n de tiges à l'hectare le plus favorable à la production de cônelets varie suivant la hauteur h , pour un même peuplement, suivant la loi: $n = kh^{-x}$ (7), k étant une constante et x variant entre environ 0,5 et 3, par analogie avec ce que donnent les tables de production classiques pour la production de bois. La production de cônelets à l'hectare s'exprime donc par:

$$f(h) = ny = -akh^{-x} + bkh^{1-x} \quad [8]$$

fonction définie seulement pour $h > a/b = h_0$, hauteur d'apparition des cônelets. La dérivée en est :

$$f'(h) = xakh^{-x-1} + (1-x)bkh^{-x} = kh^{-x} [akh^{-1} + (1-x)b.]$$

Cette expression a le signe du deuxième facteur, le premier étant toujours positif,

a) si $x > 1$, la dérivée change de sens pour

$$h = (a/b)x/(x-1) = h_1,$$

et devient négative pour $h > h_1$ ce qui veut dire qu'au-dessus d'une certaine hauteur, la production de cônelets diminuerait. Quel serait l'ordre de grandeur de h_1 ? Pour des plants de semis, a/b étant de 2 mètres par exemple, et $x = 2$, h_1 serait égal à 4 mètres. Or ceci n'est pas conforme aux résultats expérimentaux.

b) si par contre $x < 1$, la dérivée est constamment positive et le nombre de cônelets augmentera constamment avec la hauteur. Il en est de même si $x = 1$, auquel cas $f(h)$ devient

$$f(h) = (ak/h) + (bk) \quad [6]$$

et tend vers une constante bk quand h augmente. Il semble donc possible d'admettre que la loi d'espacement la plus favorable pour la production de cônelets par hectare est une loi où le nombre de tiges est inversement proportionnel à la hauteur, soit x voisin de 1. Ceci nous indique donc sous réserve de vérifications supplémentaires comment on peut prévoir l'espacement optimum dans un verger à graines de plants issus de semis suivant la hauteur : nous avons vu en effet que b peut être au maximum de l'ordre de 3, et qu'en outre $f(h)$ maximum (avec h de l'ordre de 30 mètres) serait de 15 000 cônes par hectare. On a donc $15\,000 = 3 \cdot k$, d'où $k = 5\,000$, et $n = 5\,000/h$; le nombre de tiges à laisser par hectare en fin de révolution serait donc de $n = 5\,000/30 = 160$ tiges. Au début de la plantation pour une hauteur de 5 mètres par exemple, il faudrait laisser $5\,000/5 = 1\,000$ tiges par hectare.

Ces considérations théoriques pourront être précisées quand seront connus les résultats d'une expérience établie en 1965 comportant des espacements croissant en raison géométrique depuis 0,30 m jusqu'à 3,50 m.

En outre, nous disposons déjà de données expérimentales : d'abord, la récolte des cônes sur les arbres plus donne des renseignements qui ont le mérite de s'appliquer à des milieux très variés. Si x_1 est la circonférence exprimée en mètres, x_2 la hauteur expri-

mée en mètres, y le poids de graines produit par hectare, r_1 et r_2 les coefficients de corrélation, on a les équations suivantes pour 1962:

$$y = 10,1 + 323 x_1 \quad (r_1 = 0,530^{**}) \quad [8]$$

$$y = -18,6 + 3,33 x_2 \quad (r_2 = 0,370^{**}) \quad [9]$$

Le rendement en graines à l'hectare y augmente donc ici avec la grosseur des arbres et avec leur hauteur, mais l'influence de la densité n'est pas séparée. Il reste à étudier très précisément cette influence de la densité sur la production de graines, et il n'est pas impossible que de même que dans le cas de la production de bois d'un peuplement, la densité soit sans effet au moins à l'intérieur de certaines limites. Dans ces conditions, le nombre de pieds à planter à l'hectare ne serait plus déterminé par des impératifs techniques, mais par des considérations économiques tenant compte du prix de revient des plants greffés, de la facilité du travail du sol et de la récolte.

3^e La production des vergers à graines: essais de prévision

Compte tenu des variations individuelles énoncées plus haut, le nombre de cônelets par pied greffé est aussi une fonction linéaire de la hauteur, comme le montre le tableau 1 pour l'année 1964.

Pour les années 1964 et 1965, on obtient les deux équations:

$$y = -2,6 + 4,0 h \quad (1964) \quad [10]$$

$$y = -6,7 + 10,3 h \quad (1965) \quad [11]$$

où les rapports a/b sont de l'ordre de 0,60 mètres (hauteur moyenne d'apparition des premières fleurs). Si nous admettons la loi d'espacement admise pour les plants francs de pied du paragraphe précédent et que nous prenions un coefficient b moyen de 7,5, on obtient alors $bk = 15\,000$; $k = 2\,000$. Le nombre de tiges optimum pour une hauteur de 20 mètres serait alors de 100. Au départ, pour une hauteur moyenne de 3 mètres et pour obtenir la production maximum à l'hectare, il faudrait avoir $2\,000/3 = 666$, alors que nous ne plantons normalement que 400 greffes par hectare. Ces 400 greffes correspondraient à la production maximum à l'hectare pour une hauteur moyenne de 5 mètres.

Si l'on extrapole les droites obtenues — avec toute l'incertitude que cela comporte — on peut estimer que les greffes donneraient en moyenne 20 cônes quand elles auraient une hauteur de six mètres (soit à peu près à l'âge de dix ans), dans les conditions de l'année 1964, et dans les conditions de l'année 1965, pour une hauteur de 3 mètres, soit vers l'âge de six ans. La densité adoptée

à l'heure actuelle étant de 400 tiges par hectare, la production de cônelets par hectare serait de 8 000: ce chiffre n'a rien d'utopique puisque des nombres voisins à l'hectare ont été observés dans l'essai des Malgaches, pour des plants francs de pied de même âge. Il faut noter qu'aux Malgaches la densité de plantation est beaucoup plus forte et compense la production unitaire plus faible que pour les greffes. Enfin, les essais de descendance D 440 et D 441, au printemps 1966, nous donnent l'ordre de grandeur de la production en cônelets qu'aurait un verger à graines de *semis* respectivement aux âges de 4 ans et demi et 3 ans et demi, soit 2 700 et 1 000 cônelets par hectare.

La proportion de cônelets qui donnent des cônes mûrs a été calculée pour les Malgaches comme étant en moyenne de 80 %.

L'estimation du nombre et du poids de graines fournis en moyenne par un cône montre que ces grandeurs sont une fonction linéaire des dimensions du cône, sa longueur x et son plus grand diamètre y . Par contre, la grosseur des graines, donc le poids de 1 000 graines, n'est pas affectée par la taille du cône. Suivant les années, le rendement en graines par cône varie dans des proportions importantes, comme l'a aussi noté SARVAS (1963) pour le Pin sylvestre; mais il ne semble pas obligatoire qu'un rendement en graines par cône élevé corresponde à un rendement total en cônes plus élevé. Il correspond sans doute à des conditions de pollinisation plus favorables, elles-mêmes différentes des conditions de production de cônelets, comme nous l'avons vu. Pour les saisons de récolte allant du printemps 1961 au printemps 1964, le poids moyen par cône varie entre 4,6 et 6,10 grammes avec une moyenne générale de 5,3 grammes par cône (*).

Se basant sur un rendement à l'hectare de verger à graines de 15 000 cônes, on peut donc espérer un rendement en graines de 80 kilos par hectare. Le nombre moyen au kilogramme des graines de Pin maritime étant de 22 000, la quantité produite par un hectare de verger à graines serait de 1 700 000 à 1 800 000 graines. Avec des techniques de pépinière soignées, on peut ainsi espérer obtenir 1 200 000 plants, soit le reboisement de 1 000 hectares. Si l'on devait reboiser par semis direct, avec les méthodes récentes de semis mécanique économe de graines (1 kilo par hectare), un hectare de verger suffirait seulement pour 80 hectares de reboisement. Il faudrait dans le premier cas 25 hectares, et dans le

(*) Toutes ces quantités ont été obtenues après extraction des graines par des moyens ordinaires: cônes ouverts à la chaleur solaire ou artificielle et secoués à la main dans un tambour spécial. Il semble d'après les résultats fragmentaires que l'extraction *totale* de graines à l'aide de pinces à dissection par exemple donne des résultats supérieurs de 10 à 20 %. Ceci pourrait justifier des méthodes d'extraction commerciales plus poussées, par exemple en broyant les cônes sans écraser les graines.

deuxième 300 hectares de vergers en pleine production pour satisfaire les besoins annuels français en graines de Pin maritime.

4° Etudes d'induction artificielle de la floraison

Ce que nous savons des conditions de la floraison, permet déjà de penser que l'importance de la floraison pourra être augmentée par une action sur la richesse du milieu, et en particulier sur la fertilisation: c'est conforme à ce que l'on sait de la fructification des arbres fruitiers; l'arboriculture nous a inspiré par ailleurs un autre type d'essai d'induction de la floraison par taille et palissage.

A — L'ACTION DE LA FERTILISATION SUR DES GREFFES

Dans le parc à clones S de la forêt de l'Hermitage, au printemps 1961, on a fertilisé des greffes déjà en place et datant du printemps 1960, soit avec 50 grammes de phosphore sous forme de scories de déphosphoration plus 70 grammes de potasse sous forme de sulfate de potasse (PK) mélangés par binage sur 1/2 mètre carré autour des plants, soit avec les mêmes quantités de P et K avec 10 grammes d'azote sous forme de nitrate d'ammonium (NPK) et on a laissé des témoins (T). Les plants d'un même clone étant alignés dans une direction, on a appliqué les traitements T, PK, NPK, sur des lignes perpendiculaires, pour éviter l'effet de clones particulièrement florifères. La fertilisation a été renouvelée en 1963, 1964 et 1965. L'effet des engrais n'a été notable ni sur la

TABLEAU 4

Action des engrais sur la floraison des jeunes plants greffés en parc à clones

Traitements ^{femelle} Floraison	Nombre moyen de fleurs par pied en 1964	Nombre moyen de fleurs par pied en 1965
Phosphore + potasse (PK).....	1,07	6,83*
Azote + phosphore + potasse (NPK)..	2,00*	6,30*
Témoin (T).....	0,93	3,90

(*) Significatif au niveau de probabilité de 0,05 % par rapport au témoin. L'azote a eu une action très nette en 1964; par contre seul le traitement phosphopotassique a marqué en 1965.

pousse ni sur la floraison en 1961, 1962 et 1963. Le nombre de fleurs était d'ailleurs très réduit pour ces trois saisons. Mais au printemps 1964, le nombre de fleurs femelles a été augmenté dans le traitement NPK, comme le montre le tableau 4. Ici, l'azote a doublé le nombre de cônes, et l'engrais phosphopotassique seul n'a eu aucun effet. Si dans l'essai de fertilisation de Mimizan les engrais avaient agi, c'était par l'intermédiaire de leur action sur la hauteur et on n'avait pu mettre en évidence une action propre à tel ou tel engrais. C'était d'ailleurs le phosphore seul qui avait agi, élément le plus carencé dans ce sol. A l'Hermitage, en 1964, c'est l'azote qui est efficace, sans que des différences de hauteur puissent être notées. En 1965, les observations sont différentes (voir tableau 4, 2^e colonne): seul l'ensemble PK a marqué et il n'y a plus d'action de N: ceci n'est pas étonnant si l'on se réfère à l'arboriculture fruitière où la fertilisation azotée n'a pas d'effet certaines années. On notera que fin 1964, les hauteurs moyennes étaient respectivement de 154,6, 171,4 et 180,8 centimètres pour les traitements T, PK, PK + N; comme à Mimizan, on peut donc dire que la fertilisation a surtout joué par l'intermédiaire de la vigueur.

Dans tous les cas, les modes de fertilisation qui n'ont pas marqué (que ce soit NK à Mimizan, ou PK en 1964 et N en 1965 à l'Hermitage) *n'ont pas d'action dépressive*; la conclusion pratique à en tirer est qu'il est bon dans tous les cas d'apporter une bonne fumure complète équilibrée dans les trois éléments majeurs N, P, K. L'utilité des oligo-éléments, bien que non démontrée encore, est à considérer comme très probable.

B — LES ESSAIS DE TAILLE ET DE PALISSAGE DE NÉZER

Un peuplement de semis répondant aux conditions nécessaires (âge de 5 à 6 ans, hauteur de 1 à 3 mètres) a été traité en 1961 au domaine de Nézer appartenant à la Société Forestière de la Saussoze. Il s'agit d'un semis artificiel aux 2/5^e, c'est-à-dire comprenant des bandes travaillées et semées de 2 mètres de large, alternant avec des interbandes de 3 mètres.

a) Dispositif.

Deux placettes d'essais ont été établies, rigoureusement identiques, dans deux parcelles distantes de 500 mètres.

On avait choisi 50 arbres sur 5 bandes contiguës. Les arbres sont espacés sur la bande d'environ 5 mètres, et comme les lignes sont à 5 mètres de distance d'axe en axe, l'espacement est celui des vergers à graines.

On a choisi aussi 50 arbres témoins qui ne reçoivent aucun traitement et qui ont été pris semblables autant que possible à un arbre

taillé, à l'intérieur d'un espace de 5 mètres séparant deux arbres taillés. Le dispositif statistique choisi permet donc l'interprétation par la méthode des couples ou de l'appariement.

(b) *Traitements.*

Comme en arboriculture fruitière, on a utilisé les deux principaux modes de conduite des arbres, la taille et le palissage. Pour *la taille*, nous avons supprimé soit la pousse de l'année précédente en laissant les rameaux du verticille, soit le bourgeon principal de l'année. Il est certain que les verticilles les plus inférieurs sont condamnés dans un arbre à port aussi important que le Pin maritime: aussi n'avons-nous pris en considération que les verticilles situés à 0,90 mètres et au-dessus. Nous avons conservé 2 à 5 verticilles.

Un *palissage* à l'aide de corde de sisal torsadée de 5 millimètres de diamètre a été exécuté, sur un certain nombre des arbres taillés seulement, et, dans certains cas, seulement sur le verticille supérieur. Il tend à rendre les branches soit horizontales, soit à les ramener vers le bas (palissage « pendant »).

c) *Résultats.*

Les observations de 1962 et 1963 n'ont pas montré de réaction aux traitements, l'apparition de fleurs étant très réduite sur tous les arbres. La réaction des arbres étêtés ne les avait pas amenés à refaire une flèche sur une branche latérale.

Il semble bien que le palissage total de tous les verticilles ne soit pas utile: le dernier verticille en effet, s'il n'est pas palissé trop fort, garde une vigueur nettement supérieure au verticille inférieur. On pourra donc se contenter à l'avenir de palisser le verticille du haut. Par la suite, on palissera le verticille immédiatement inférieur s'il avait tendance à une trop grande vigueur.

En 1964, on a compté le nombre de cônelets présents, et pour la floraison mâle, on a adopté la notation conventionnelle suivante de 0 à 5: 0, pas de pollen, 1, 1 à 2 bourgeons portant des fleurs mâles, 2, 3 à 4 bourgeons portant des fleurs mâles, 3, 5 à 10 bourgeons portant des fleurs mâles, 4, pollen très abondant, 5, pollen très abondant sur presque tous les rameaux.

Contrairement aux résultats des années précédentes, on a pu noter une influence des traitements.

Si l'on compare les résultats dans leur ensemble en confondant les traitements étêtage et palissage, on obtient les chiffres portés au tableau 5.

Si l'on se reporte au code de notation indiqué, les notes moyennes de floraison mâle correspondent respectivement à 5,2 bourgeons (arbres traités) et 3,5 bourgeons (témoins): ainsi on peut dire que

les traitements appliqués ont dans l'ensemble réduit au 1/3 la floraison femelle et augmenté de 30 % la floraison mâle. On attendait de ces traitements principalement une augmentation des cônelets femelles, conditionnant directement celle des graines produites; or ceux-ci ont diminué, alors que ce sont les inflorescences mâles qui ont augmenté.

TABLEAU 5

Influence de la taille et du palissage sur la floraison en 1964
Expérience de Nézer (parcelles 22 et 25)

Traitement Floraison	Arbres palissés et étêtés	Arbres témoins
Floraison femelle (nombre moyen par pied)	0,292**	1,095
Floraison mâle (note sur 5)	2,584*	1,982

** Significatif au niveau de probabilité 0,01 %

* Significatif au niveau de probabilité 0,05 %

Les traitements réduisent au tiers la floraison femelle et augmentent de 30 % la floraison mâle.

Les observations de 1965 et 1966 n'ont fait que confirmer celles de 1964. L'influence du travail du sol et de la fertilisation pratiqués sur la moitié de chaque parcelle en avril 1965 ne s'est pas encore fait sentir en 1966.

Les conclusions — encore partielles — de cet essai sont donc que la taille et le palissage des jeunes pins maritimes (francs de pied) réduisent la floraison femelle et augmentent la floraison mâle. Ce pourrait être d'un certain intérêt dans les vergers à graines de clones greffés où la floraison mâle ne se produit que plusieurs années après l'apparition des fleurs femelles. On pourrait envisager de planter au début un certain nombre de pieds supplémentaires francs de pied qui seraient fortement taillés pour y favoriser au maximum la floraison mâle puis rapidement éclaircis: les sujets du verger définitif ne seraient pas traités, ce qui éviterait d'une part la diminution du nombre de cônelets produits et d'autre part les risques de consanguinité par autofécondation qui sont aggravés par la taille, comme le souligne FOWLER (1964), puisque les cônelets femelles deviennent beaucoup plus voisins des inflorescences mâles.

III — LA DISPERSION DU POLLEN ET L'ISOLEMENT DES VERGERS A GRAINES

Le Pin maritime est une espèce réputée allogame, c'est-à-dire que, bien qu'il soit monoïque mais à inflorescences séparées, un individu est très généralement fécondé par du pollen d'autres individus. Les grains de pollen d'une taille moyenne de 68μ (Mme Van CAMPOO, 1950) sont pourvus de deux ballonnets dont on pense généralement qu'ils facilitent le transport par les courants aériens. Ils peuvent se déplacer en masse sur de grandes distances.

Le principe des vergers à graines étant de faire s'interféconder entre eux des clones sélectionnés ou des individus *à l'abri de la contamination par du pollen étranger*, il faut donc que l'on connaisse bien le mécanisme de la dispersion.

1° Rappel des résultats acquis en 1961 et 1962

Une première étude de la dispersion a été présentée (ILLY et SOPENA, 1963), dont nous rappellerons les lignes principales.

A — *La date* de la dispersion est assez variable d'une année à l'autre puisqu'en un point donné (domaine de l'Hermitage), on l'a observée, de 1957 à 1965, respectivement les 1^{er}, 23, 10 et 5 avril, le 30 mars, les 27, 29, 26 et 28 avril. Elle varie avec la latitude, le sud devant le nord de la région landaise de 10 à 15 jours.

B — *Les modalités* de la dispersion sont complexes. Il ne faut pas tirer de conclusions sur l'émission à partir d'un point isolé, en s'inspirant des méthodes d'étude de la dispersion de spores pathogènes. Lorsque la source est un peuplement forestier de taille encore modeste (forêt de Bouconne), la quantité de pollen reçue à l'unité de surface reste constante de 50 à 800 mètres. A l'échelle du massif forestier landais l'influence de la masse est beaucoup plus importante encore, et il semble qu'il faille aller à plus de 100 kilomètres pour que l'isolement par la distance soit suffisant, encore n'est-on pas à l'abri d'une pluie de pollen accidentelle.

C — Localement, *le site* peut jouer un rôle : l'apport de pollen se fait depuis l'Ouest étant donné l'emplacement de la forêt landaise. Une exposition à l'abri, un écran constitué par une forêt d'une autre essence peuvent réduire fortement l'apport de pollen.

D — Mais compte tenu du fait qu'on ne peut pour des raisons écologiques s'éloigner trop de la région landaise qui représente l'aire naturelle du Pin maritime, on ne peut pas compter sur l'éloignement géographique pour éviter la contamination des vergers à graines : il faut profiter de *l'isolement physiologique* que procure la région basque où la floraison est plus précoce de 10 à 15 jours

que pour le gros du massif; ainsi la quantité de pollen reçue peut y être assez forte, mais à un moment où les fleurs femelles ne sont déjà plus réceptives.

2° Résultats de 1963 et 1964

Les résultats de cette étude très fragmentaire et trop limitée dans le temps, demandaient à être poursuivis. En 1963 et 1964, nous avons donc installé des pièges à pollen suivant le même principe qu'en 1962. Les zones étudiées ont été les trois points de 1962 au verger à graines de Saint-Pée, les deux points du verger de Saint-Sardos, quatre points au domaine de l'Hermitage, dont trois étaient des points nouveaux, et un point d'observation (seulement en 1963) à Siman près de Villereal (Lot-et-Garonne). Sous microscope à faible grossissement, on a compté les grains de pollen coïncidant avec une grille de sondage comportant 10 points noirs, à peu près circulaires, ce qui correspondait à un sondage au 1/18^e des grains piégés.

Certains résultats ne font que *confirmer ceux acquis antérieurement*.

En un point donné, la pollinisation semble « exploser » mais, en fait, le pollen est abondant pendant 10 à 15 jours, en raison des apports locaux et des apports extérieurs. Cette période de maximum est à peu près la même dans toute la région, puisqu'elle s'étend en 1963 du 23 avril au 6 mai à l'Hermitage, du 28 avril au 8 mai à Saint-Pée-sur-Nivelle (avec une période moins importante du 13 au 23 avril due au pollen méridional), du 30 avril au 10 mai à Saint-Sardos et du 27 avril au 6 mai à Villereal.

En 1964, elle s'étend du 27 avril au 9 mai à l'Hermitage et du 29 avril au 9 mai à Saint-Sardos.

Des faits nouveaux sont apparus:

Il existe une *direction privilégiée* qui, pour les points situés *hors du massif* forestier landais, est celle qui le regarde, soit nord, soit ouest. Par contre, il peut y avoir des coups de vent apportant en un point précis une grande quantité de pollen: ainsi pour Saint-Sardos, pendant la période du 29 avril au 4 mai, la face exposée au nord du piquet n° 1 a reçu sur ses deux « fenêtres » 3 276 grains de pollen, alors que les trois autres faces du même piquet ou les 4 faces du piquet n° 2 en ont reçu très peu (16 fois moins pour la plus garnie). On voit ainsi qu'on est à la merci d'une pollution inattendue quand on n'a recours qu'à l'isolement géographique. *Dans le massif landais*, il semble que l'exposition recevant le plus de pollen soit celle des vents dominants au moment de la dispersion: si en 1962 à l'Hermitage, c'était l'Est qui recevait le maximum avec 65 % en 1963, c'est l'Ouest avec 40 % suivi par le Nord avec 37 %, et en 1964 c'est encore l'Ouest.

En ce qui concerne le nombre total de grains reçus, ce chiffre varie beaucoup d'une année à l'autre (tableau 6) et il est difficile de prévoir le taux de pollution tel qu'il avait été défini pour l'année

TABLEAU 6

Nombre de grains de pollen reçus par piège suivant les années
(sur une surface de 2,26 cm²)

	1962 (1)	1963 (2)	1964 (2)
Hermitage.....	11 053	1 141 (3)	9 134 (3)
Saint-Pée (4).....	554	157	£
Saint-Sardos (5)....	530	587	1 221
Castillon.....	6 972		
Lavit.....	3 053		
Miquéou.....	420		
Siman.....		851	

(1) Total reçu pour les quatre directions.

(2) Total reçu pour la seule direction ouest, et représentant 40 à 80 % du total précédent.

(3) Moyenne de 4 points.

(4) Moyenne de 3 points.

(5) Moyenne de 2 points.

1962: ainsi Saint-Sardos avait environ 5 % du nombre de grains de pollen de l'Hermitage en 1962, et passe à 50 % en 1963 pour retomber à 13 % en 1964. Pour Saint-Pée, ce rapport passe de 5 % à 14 % et à pratiquement zéro. Les résultats un peu particuliers de 1963 correspondent à une faible année de pollinisation. Il est très intéressant de noter que le pollen à l'extérieur est presque aussi élevé que le pollen dans le massif, ce qui correspond peut-être à de forts courants ascendants permettant une large dissémination; or à l'Hermitage en 1963, les deux points situés l'un (n° 1) dans une parcelle nue d'environ 8 hectares bordée de très jeunes pins, l'autre (n° 2), dans une parcelle de jeunes pins avec un peu de pollen, ont reçu peu de pollen (348 grains et 273 grains), soit moins que Saint-Sardos: les deux points 3 et 4 situés l'un à proximité d'une parcelle de pins adultes et l'autre à l'intérieur ont reçu 1 955 et 1 949 grains, ce qui prouverait qu'il n'y a pas eu brassage au niveau du sol. Au contraire, ce brassage s'est produit en 1964, et les points 1 et 3 situés au découvert, ont reçu respectivement 12 561 et 13 539 grains contre 5 629 et 4 833 pour les points n° 2 et 4 plus abrités du vent.

Ainsi la dispersion du pollen de Pin maritime dans le Sud-Ouest se fait à grande distance, et de façon capricieuse. Aussi le plus sûr moyen d'empêcher une pollinisation intempestive des fleurs femelles est-il de faire en sorte que la maturité des fleurs femelles soit achevée quand le gros de la pollinisation se produit, *en installant les vergers à graines le plus au sud possible*. On n'a pas trouvé de moyens d'accélérer artificiellement la date de la floraison: le chauffage des vergers semble pour l'instant impossible à réaliser économiquement. Peut-être y aurait-il une action possible par la sélection de porte-greffe particulièrement précoces, mais ceci relève encore du domaine de la spéculation.

CHAPITRE II

LA POLLINISATION CONTROLÉE

L'allofécondation étant de règle chez les conifères, et le transport de pollen se faisant à très longue distance comme nous l'avons vu, des études précises sur la transmission des qualités héréditaires impliquent nécessairement des croisements contrôlés où l'identité du père est aussi connue. On conçoit que ces opérations de pollinisation, par rapport aux autres végétaux, revêtent un aspect très particulier chez les arbres forestiers. Elles ont été pratiquées sous forme d'autofécondation chez des pins maritimes adultes par OUDIN (1938), mais les sélectionneurs forestiers utilisent de plus en plus des jeunes plants greffés réunis dans des parcs à clones où les opérations sont plus faciles.

I — LES TECHNIQUES

1^o Date des opérations

Dans l'ensemble, le *synchronisme* de l'apparition entre fleurs mâles et fleurs femelles est bon. Mais à l'échelon individuel, le synchronisme est moins bien respecté comme le montre le tableau 7. En effet, on n'y trouve aucune corrélation entre l'évolution des fleurs femelles et celle des fleurs mâles (coefficient de corrélation: 0,141, non significatif). Ce mécanisme est donc *de nature à favoriser la fécondation croisée ou allogamie*.

On peut donc parler d'une *date moyenne* de floraison, aussi bien mâle que femelle, en un lieu donné. Mais sous l'influence du climat, cette date varie d'une année à l'autre, comme il a été indiqué plus haut pour le pollen.

Entre les deux parcs à clones de l'Hermitage et de Lagnereau, distants de 30 kilomètres seulement, la date de floraison d'une même année est décalée d'environ trois jours pour des clones identiques, comme le montre la figure 2. Remarquons d'ailleurs que ces observations ont porté sur des fleurs enveloppées de poches cellulosiques, dont l'effet de « serre » a avancé la maturité de 6 à 8 jours. Il

est donc difficile de prévoir à l'avance un calendrier des opérations en raison de cette variation; peut-être pourra-t-on cependant à l'avenir établir une relation avec la température des premières semaines de l'année.

FIG. 2.

Différence d'évolution des fleurs femelles entre les parcs à clones de Lagnereau et L'Hermitage.

Il existe en outre des différences individuelles très nettes comme le montre le tableau 7. Se basant sur le degré d'évolution des clones précoces, on peut être amené à envelopper trop tôt l'ensemble des fleurs femelles.

Il arrive, assez rarement, qu'on trouve des fleurs femelles ouvertes en automne: D.-H. PERRY (1965, communication personnelle) utilise ce fait, très commun en Australie, pour pratiquer, sans

TABLEAU 7

Relation entre l'évolution de fleurs mâles et femelles au printemps 1964
au verger à graines de Saint-Pée

Numéro du clône	01.01	01.46	51.02	51.01	13.05	53.07	53.08	53.06	00.10	00.07	31.05
Evolution fleurs femelles note sur 5	2,0	3,3	5,0	0,2	4,4	4,6	2,5	0	0	0	2,1
Evolution fleurs mâles note sur 5	0	0	4,1	2,4	0	3,6	4,6	0	0	5,0	1,0

TABLEAU 8

Essais de pollinisation avec du vieux pollen au printemps 1964

Arbres-mères	02.05	SA 13	01.06	31.07	38.04	51.01	HOE	MIX	00.01	T
Année de récolte du pollen.....	1961	1962	1963	1963	1963	1963	1963	1963	1964	sans pollen
Nombre de cônelets fécondés.....	1	25	7	6	8	11	4	12	27	23
Nombre de cônes vivants en mai 1965..	0	2	1	0	0	2	0	0	20	0
% de réussite.....	0	8	14,2	0	0	18,1	0	0	74,1	0

isolement, des pollinisations artificielles avec du pollen conservé au froid. Par contre, aucune inflorescence mâle n'a été rencontrée.

En résumé, on voit que la date de floraison du Pin maritime dépend assez étroitement du climat, qu'elle se produit en un temps assez court, mais à une époque qui peut varier d'une année à l'autre, de fin mars à fin avril, pour les conditions moyennes de la région landaise. Les opérations de pollinisation contrôlée doivent donc faire l'objet d'un programme établi à l'avance, avec une certaine souplesse, pour qu'on soit en mesure quand l'époque favorable arrive de travailler sans perte de temps.

2^e Récolte du pollen

Depuis 1965, on utilise une méthode très rapide qui consiste à tirer vers l'extrémité des branches inférieures de l'arbre des cartouches de chasse (plomb 00 ou chevrotines à 18 grains); il suffit d'une dizaine de cartouches par arbre en moyenne. Les rameaux mâles sont placés en serre chauffée à 25 ou 30°, trempant dans de l'eau additionnée d'engrais soluble. La serre est maintenue dans un état d'humidité maximum. Sous l'action de la chaleur et de l'humidité, se produit l'allongement des axes floraux, et le bourgeon mâle qui avait une teinte roux et vert devient franchement jaune. Il faut le placer alors en atmosphère relativement sèche pour obtenir l'ouverture des sacs polliniques. Nous avons essayé en 1964 de faire mûrir des rameaux prélevés sur les arbres « plus » en même temps que l'on y prélevait des greffons, au mois de janvier, soit deux mois avant l'ouverture normale. Mais ces rameaux récoltés trop tôt n'ont pu donner de pollen viable. Donc, il ne faut pas récolter les bourgeons mâles plus d'une ou deux semaines avant la date normale d'ouverture sous peine d'échec.

Quand le pollen est prêt à se disséminer à la suite de l'allongement des axes staminifères, on coupe la portion de rameau contenant les inflorescences mâles et on la place dans un boyau cellulosique de 180 millimètres de circonférence terminé par un tamis en soie à maille de 80 μ reposant sur un entonnoir, obturé par du coton hydrophile. On mélange aux inflorescences des cubes de gel de silice avec indicateur d'humidité pour en diminuer la teneur en eau. De temps en temps, on tape sur le boyau et on recueille le pollen au bas de l'entonnoir dans un flacon de verre. Ce mode d'extraction signalé par J.-W. WRIGHT (1963) est très pratique et évite les mélanges de pollen.

Sur chaque bourgeon, on trouve de 15 à 50 inflorescences avec un nombre moyen de 30 à 35. En moyenne, chaque bourgeon mâle fournit un centimètre cube de pollen d'une densité apparente de 0,36.

Pour la pollinisation contrôlée proprement dite, il suffit de très peu de bourgeons, d'autant plus qu'on peut diluer ce pollen dans

du pollen inerte ou dans une poudre inactive dont les particules sont de dimensions semblables telles que, par exemple, de la farine de blé normale.

3° **Traitement du pollen**

A — ESSAIS DE GERMINATION DU POLLEN

Les essais de germination entrepris depuis plusieurs années — à petite échelle, il est vrai — ont été très décevants. On a essayé les différentes techniques indiquées en particulier par DUFFIELD (1954); on n'a pu obtenir de germinations qu'une seule fois en 1966, avec la technique de la goutte pendante en boîte de Pietri. La solution nutritive était du saccharose à 5 % dans de l'eau distillée. La température était de 30°. Quelques jours après, avec les mêmes pollens et les mêmes conditions, aucune germination ne s'est produite. La technique demande à être mise au point pour que l'on puisse étudier les problèmes de conservation du pollen sur une longue période. Signalons que MARTINEZ MATA et CATALAN BACHILLER (1961) n'ont eu aucune difficulté dans les essais de germination du pollen de pin maritime en Espagne.

B — CONSERVATION DU POLLEN

Pour d'autres espèces forestières (DUFFIELD et CALLAUM, 1959), on utilise avec succès la conservation de pollen pendant un an ou même davantage, ce qui permet d'éviter la « course au pollen » au printemps. Nous n'avons pu tester la germination de ce pollen, mais nous avons essayé dès 1962 pour des pollinisations contrôlées du pollen vieux de 1 ou 2 ans, conservé en armoire frigorifique entre 0 et 4°: aucune des 13 fleurs femelles pollinisées avec du pollen vieux de 1 an n'a donné de cônes; par contre, l'une des 14 pollinisées avec du pollen de 1960 a donné un cône de taille normale comprenant 175 graines, dont 120 pleines.

En 1964, nous avons repris des essais avec du pollen de 1961, 1962 et 1963. L'examen des cônes vivants en mai 1965 montre les résultats portés au tableau 8.

Les cônelets témoins (isolés mais non fécondés) s'étant tous desséchés, on peut admettre que le pollen âgé d'un an ou deux ans peut induire la formation de cônes dans certains cas, mais est cinq fois moins actif que le pollen frais.

4° **L'isolement des fleurs femelles**

A — LE MOMENT FAVORABLE

commence dès qu'il est possible de déceler la présence de bourgeons femelles: on aperçoit des pointements juste à côté de l'apex des longs bourgeons principaux cylindriques de la flèche et des extré-

mités vigoureuses, et ils sont très nets 3 à 4 semaines avant l'ouverture de la fleur. La détermination du nombre probable de cônelets et la planification des opérations se font ainsi avec suffisamment de sécurité. Mais déjà deux mois avant la floraison, on peut prévoir le nombre de rameaux devant porter des cônelets: on les reconnaît à leur allure générale très cylindrique avec un léger renflement annulaire juste à l'extrémité. Simultanément au développement des fleurs femelles, se produit le maximum de croissance en longueur du bourgeon principal. On a donc intérêt à ce qu'une partie de la croissance se soit déjà produite au moment de la mise en poche.

B — LE MATÉRIEL UTILISÉ

Après de nombreux essais utilisant successivement du film de polyéthylène protégé par une enveloppe de papier kraft puis du papier cristal, nous avons retenu les boyaux cellulosiques (WRIGHT, 1963) utilisés en charcuterie (marque Visking de l'Union Carbide International) de 180 ou 240 millimètres de circonférence. Ils sont résistants aux agents atmosphériques quoiqu'assez perméables aux gaz et en particulier à la vapeur d'eau: on n'y observe pas les abondantes condensations des poches en polyéthylène. Ils sont en même temps très transparents et résistants à la déchirure, ce qui est indispensable avec les longues aiguilles pointues du Pin maritime. On les coupe à la longueur désirée, de 50 à 80 centimètres, et on referme leur extrémité supérieure en la repliant trois fois sur elle-même et en serrant à la pince le pli avec deux morceaux de tôle d'aluminium d'un millimètre d'épaisseur placés en cavalier.

C — LA POSE DES POCHE

Chez le Pin maritime, il est indispensable d'étayer la poche, sinon à la moindre pluie elle se recourbe et empêche le développement du bourgeon principal. Nous utilisons pour cela du fil de fer gainé de plastique attaché comme une attelle sur la branche et dépassant le bourgeon d'une longueur égale à sa croissance probable, et la poche est placée de façon à ce que son extrémité coïncide avec celle de l'attelle. A la base, elle n'englobe pas les bourgeons secondaires car ceux-ci prennent une forme contournée à l'enlèvement de la poche. Pour assurer l'étanchéité et éviter des étranglements, on entoure le point de serrage de coton hydrophile. Le bas de la poche est alors serré sur le coton par des liens spéciaux en matière plastique.

5° La pollinisation contrôlée proprement dite et ses résultats

Le moment favorable pour une fleur donnée est celui où les écailles et les bractées sont bien séparées, l'écaille n'ayant pas encore

commencé son épaississement qui empêche l'accès du pollen aux ovules. Cette courte période (3 à 8 jours) commence au moment où les écailles enveloppant la fleur femelle se sont ouvertes comme des pétales de rose, laissant apparaître le cônelet ovoïde, d'un beau pourpre, de 10 à 15 millimètres de long et de 5 à 10 millimètres de diamètre; le quart inférieur en est encore recouvert d'écailles, ce qui explique que l'on ne trouve pas de graines dans le bas du cône mûr. L'évolution est à peu près synchronisée pour les cônelets d'un même bourgeon, mais sur un même pied, ceux de la flèche sont quelquefois en avance sur ceux des pousses latérales.

A — LES OPÉRATIONS

On utilise un appareil représenté dans la figure 3: la poire et le tube prolongé par l'aiguille d'injection sont solidaires du bouchon

FIG. 3.

Appareil à polliniser.

plastique et il suffit de les poser sur les flacons dans lesquels est conservé le pollen d'une origine déterminée. On perce la poche avec l'aiguille d'injection au niveau des fleurs, une main dirigeant l'aiguille successivement vers chaque fleur, et l'autre main appuyant sur la poire et provoquant un léger nuage. Le trou de l'aiguille est rebouché avec une application au pinceau de peinture caoutchoutée noire servant à assurer l'étanchéité à l'eau dans les travaux de bâtiment. On procède généralement, deux à trois jours plus tard, à une deuxième pollinisation, à partir d'une direction opposée à celle de la dernière fois. On enlève la poche trois à quatre semaines après la pollinisation.

B — LES RÉSULTATS

a) *Efficacité de l'isolement:*

Chaque fois qu'on a isolé des fleurs femelles sans les polliniser artificiellement, on n'a jamais eu un développement de cône normal: les cônelets restaient vivants la première année dans certains cas (mais beaucoup se desséchaient dès le premier mois) mais ils tombaient au printemps suivant. Ainsi donc, le cône normal exige une pollinisation et il ne semble pas se produire de parthénocarpie.

b) *Pourcentage de cônes obtenus:*

La poche d'isolement crée une augmentation de température et des conditions artificielles que l'on pourrait penser très défavorables à l'évolution des cônelets femelles. En fait, si les résultats des pre-

TABLEAU 9

Pourcentage de cônelets femelles ayant donné des cônes
après isolement et pollinisation contrôlée

Année	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964
	29 %	0 %	33 %	46 %	12 %	83 %	83 %

Pour la pollinisation de 1964 les cônes ont été comptés avant maturité complète, soit en mai 1965, mais leur nombre peut être considéré comme définitif.

mières années étaient mauvais comme le montre le tableau 9, les causes en étaient certainement le pollen et non l'isolement. Les rendements en cônes sont maintenant tout à fait comparables à ceux obtenus par la pollinisation naturelle, où, comme nous l'avons vu, ils s'élèvent à 70 ou 80 %.

C — RENDEMENT EN GRAINES

La taille des cônes obtenus est normale, mais le poids de graines qu'ils contiennent est plus faible: ainsi, pour 1961, le poids moyen de graines par cône est de 3,36 grammes alors qu'il est en moyenne de 5 à 6 grammes par cône normalement. D'autre part, le nombre de graines par cône est assez faible, soit 56 contre 120 en moyenne. Enfin, la proportion des graines vides est assez forte: comme a pu le montrer un examen radiographique sur les graines de la campagne de 1962, elle s'élève à 12 %; elle est de 22 % pour 1963.

6° La pollinisation artificielle des vergers à graines

L'absence de pollen sur les jeunes plans greffés amène à apporter artificiellement du pollen pendant les premières années dans les vergers à graines de clones. L'opération, pratiquée depuis 1964, consiste à pulvériser du pollen sur les fleurs femelles à l'aide de l'appareil décrit plus haut, ou d'un appareil pharmaceutique à pulvérisations nasales, placés au bout d'un manche; la poire de caoutchouc, au bas du manche, est reliée par un tube plastique à l'appareil. Le pollen utilisé est un mélange de pollens provenant de plusieurs arbres « plus », 4 ou 5 en général.

II — LES PLANS DE CROISEMENT

La théorie des croisements diallèles a été exposée par HAYMAN (1954): elle a pour but d'étudier pour un ensemble de génotypes (individus, clones ou lignées pures), des caractères à hérédité quantitative, c'est-à-dire commandée par de nombreux gènes. Elle permet de connaître d'abord la *valeur hybride générale* (en anglais: general combining ability) d'un génotype particulier par rapport aux autres génotypes, et qui est le résultat de l'action des gènes à action *additive* qu'il possède. Il faut ajouter à ces gènes la partie de l'hétérosis « fixable » (VALDEYRON, 1961) ou transgression. Mais la valeur hybride générale peut être connue aussi par des descendance maternelles résultant d'une fécondation par un mélange de pollen.

Seul le croisement diallèle permet de déterminer la *valeur hybride spéciale* (en anglais: special combining ability) de deux croisements particuliers, due aux faits de dominance et d'épistasie.

En matière forestière, la méthode actuelle d'amélioration génétique vise à obtenir une variété synthétique à partir de nombreux clones ou individus. C'est donc la *valeur hybride générale* qui nous intéresse le plus. Certains ont toutefois émis l'hypothèse que l'on arriverait à constituer des vergers à graines avec seulement deux

clones présentant une valeur hybride spéciale particulièrement forte : tant que les sylviculteurs ne seront pas en mesure de maîtriser les conditions de milieu comme le font les agriculteurs, le risque à courir semble trop élevé, car on ne conserverait pas ainsi la variabilité adaptative que constitue un stock de gènes élevé. En outre, la précision de l'estimation des paramètres génétiques à partir de descendance diallèles est le double de celle obtenue à partir de descendance maternelles pour le même nombre total de plants (FALCONER, 1960).

Un croisement diallèle complet comporte pour n génotypes n^2 croisements. Ce nombre est réduit à $n(n - 1)$ si l'on ne pratique pas d'autofécondation, et à $n(n - 1)/2$ si en outre on ne fait pas de croisements réciproques, c'est-à-dire si l'on considère que l'influence maternelle sur le jeune individu est négligeable.

Pour les pins maritimes « plus » sélectionnés à l'heure actuelle (200 environ), le nombre de croisements nécessaires dans le cas le plus favorable (absence d'effet maternel) serait de 20 000, nombre beaucoup trop élevé pour que les descendance puissent être élevées et comparées. Il faut donc essayer de réduire le nombre de croisements, ce qui est possible avec deux méthodes, celle du « top-cross » employée dans la campagne de 1964, et celle des « croisements diallèles partiels » employée dans les campagnes de 1965 et 1966.

1° La méthode du top-cross et le programme de pollinisations contrôlées de 1964

La méthode du top-cross [Cf. VALDEYRON (1961), p. 308-9] consiste à choisir un ou plusieurs génotypes « testeurs » pour les croiser avec tous les génotypes à étudier. Les testeurs doivent être choisis avec beaucoup de soin : en particulier ils doivent présenter le moins de parenté possible entre eux et avec les sujets testés. On obtient ainsi des renseignements sur la valeur hybride générale — et c'est dans ce but qu'a été mise au point la méthode — ; les valeurs hybrides spéciales estimées présentent aussi un certain intérêt, mais particulièrement pour les plantes agricoles à courte rotation générative.

Au printemps 1964 s'est produit pour la première fois une floraison importante dans les parcs à clones, puisque 42 clones ont présenté des fleurs. On a pratiqué le top-cross avec six clones testeurs dont le pollen était recueilli sur l'arbre-même par grimpage, et forcé en serre. L'un de ces arbres (clone 0013) assez tardif n'a pu donner qu'un pollen non mûr, translucide, en très faible quantité et les cônes qu'il a servi à polliniser sont tous desséchés. Le nombre total des cônes obtenus en juin 1965, identique au nombre définitif, est présenté dans le tableau 10.

Le mâle 0001 avait été choisi parce qu'il était particulièrement fourni en fleurs femelles et qu'ainsi on aurait une estimation de sa valeur hybride générale dans les deux sens, comme père et comme mère. Les autres avaient été retenus parce que présentant une bonne croissance dans le test de descendance maternelles D 441.

TABLEAU 10

Résultats du croisement en topcross de 1964

Père Mère	00.01	00.13	01.47	13.05	13.06	13.08	Totaux
00.01	16 (18)	0 (4)	11 (13)	8 (8)	16 (17)	28 (28)	79 (88)
00.02	6 (7)	-	1 (2)	0 (1)	1 (1)	4 (5)	12 (16)
00.03	-	-	-	-	-	0 (1)	0 (1)
00.04	7 (8)	-	3 (3)	2 (3)	1 (1)	5 (5)	18 (20)
00.05	0 (1)	-	-	-	-	1 (2)	1 (3)
00.06	7 (7)	-	3 (3)	0 (2)	1 (1)	6 (7)	17 (20)
00.08	1 (2)	-	-	-	-	-	1 (2)
00.10	2 (2)	-	-	0 (1)	1 (1)	1 (1)	4 (5)
00.11	3 (3)	-	3 (3)	2 (2)	2 (4)	2 (3)	12 (15)
00.13	2 (4)	0 (2)	0 (1)	1 (2)	1 (1)	1 (2)	5 (12)
00.14	9 (11)	-	-	3 (3)	6 (6)	12 (12)	30 (32)
00.15	3 (3)	-	1 (1)	1 (1)	0 (1)	3 (3)	8 (9)
01.03	5 (11)	-	-	-	1 (1)	-	6 (12)
01.05	0 (2)	-	-	-	1 (1)	2 (2)	3 (5)
01.08	6 (6)	-	-	-	1 (1)	2 (3)	9 (10)
01.13	3 (3)	-	-	0 (1)	1 (1)	2 (2)	6 (7)
01.14	2 (2)	0 (3)	-	0 (2)	-	3 (3)	5 (10)
01.16	2 (3)	-	-	-	-	2 (2)	4 (5)
01.17	1 (1)	-	-	-	-	-	1 (1)
01.21	-	-	-	1 (2)	-	1 (1)	2 (3)
01.25	-	-	-	-	2 (2)	1 (1)	3 (3)
01.46	4 (4)	-	1 (1)	3 (3)	1 (1)	2 (3)	11 (12)
01.47	2 (2)	-	-	4 (4)	1 (1)	0 (2)	7 (9)
01.52	1 (1)	-	0 (1)	-	1 (1)	-	2 (3)
01.57	2 (2)	-	-	-	-	-	2 (2)
02.05	2 (2)	-	-	-	-	1 (1)	3 (3)
02.12	1 (1)	-	-	-	-	-	1 (1)
02.14	3 (3)	-	-	-	-	-	3 (3)
02.17	4 (5)	-	-	-	-	-	4 (5)
02.22	2 (2)	0 (2)	3 (3)	1 (1)	0 (1)	4 (4)	10 (13)
02.32	6 (6)	-	1 (1)	1 (1)	3 (3)	3 (3)	14 (14)
02.35	3 (3)	-	-	-	-	1 (1)	4 (4)
02.43	4 (5)	0 (2)	2 (2)	-	-	2 (2)	8 (11)
02.47	2 (2)	-	-	-	-	2 (2)	4 (4)
02.81	1 (1)	-	-	-	-	1 (1)	2 (2)
13.03	2 (3)	-	-	2 (2)	2 (2)	3 (3)	9 (10)
13.06	1 (1)	-	-	-	-	-	1 (1)
13.09	1 (1)	-	-	-	-	0 (1)	1 (2)
13.08	2 (2)	-	-	-	-	-	2 (2)
13.07	-	-	-	-	1 (1)	2 (3)	3 (4)
51.01	1 (2)	-	-	-	-	-	1 (2)
53.03	1 (1)	-	-	-	1 (1)	-	2 (2)
	120 (143)	0 (13)	29 (34)	29 (39)	45 (50)	97 (109)	

Le premier nombre est celui des cônes existant en juin 1965, le nombre entre parenthèses est celui des cônelets apparus au printemps 1964.

Comme on le voit, ce croisement top-cross n'avait pas été établi à l'avance et bien équilibré; l'élevage des descendance va poser des problèmes pour la disposition aléatoire; le croisement diallèle partiel représente une solution bien plus élégante et plus efficace.

2^o Le croisement diallèle partiel et les programmes de pollinisation contrôlée de 1965 et 1966

A — THÉORIE

Des exposés très complets sur cette méthode, qui n'a en fait été appliquée dans la pratique que dans un nombre de cas relativement restreint, ont été faits par HINKELMAN et STERN (1960), KEMPTHORNE et CURNOW (1961), FYFE et GILBERT (1963), CURNOW (1963). JOHNSON (1964) signale l'avoir employée pour le pin sylvestre.

Chez le Pin maritime, les fleurs mâles n'apparaissent sur les plants greffés que plusieurs années après les fleurs femelles, et il est difficile de récolter directement le pollen sur un nombre d'arbres « plus » trop élevé: le modèle n° 1 de HINKELMAN et STERN (1960) convient donc particulièrement puisqu'il permet de croiser un nombre n_1 de pères inférieur au nombre n_2 de mères. En outre, on peut prévoir les autocroisements et les croisements réciproques, dont il est indispensable de connaître les résultats avant de pouvoir, le cas échéant, s'en dispenser. Si d est le nombre représentant l'échantillonnage du croisement diallèle, tel que le nombre total de croisements à effectuer soit $(n_1 \times n_2) / d$, n_1 et n_2 doivent être tous

TABLEAU 11

Tableau de croisement diallèle partiel
(d'après Hinkelman et Stern, 1960, modèle 1)

Mère Père	1	2	3	4	5	6	7	8	...	n_1	...	n_2
1	x			x			x					
2		x			x			x				
3			x			x				x		x
4	x			x			x					
5		x			x			x				
...												
n_1			x			x				x		x

Si d est le facteur de réduction par rapport au croisement diallèle total (ici, $d = 3$), n_1 et n_2 doivent être divisibles par d .

les deux divisibles par d . Le plan de croisement se présente, dans le cas où $d = 3$, comme le montre le tableau 11.

Le choix de n_1 , n_2 et d a ainsi été fait selon les considérations suivantes: le nombre de clones à tester n_2 devait être aussi élevé que possible et il était limité par le nombre total de clones portant des fleurs; mais il fallait par clone un nombre de cônelets (ou de groupes de cônelets par rameau), soit n_1/d , pas très élevé pour ne pas restreindre le nombre des mères à tester, et pour obtenir avec certains clones très fructifères des répétitions de chaque croisement. On a donc choisi $n_1/d = 4$, ce qui déterminait le maximum de n_2 , soit le nombre de clones ayant au moins 4 rameaux florifères. n_2 est de l'ordre de 50 à 80 par an, et il représente aussi en moyenne le nombre annuel de clones greffés. Le nombre de pères pouvait être égal à 8, 12, 16, soit $4d$; on l'a fixé à 8, tout en récoltant le pollen sur 12 arbres pour s'assurer contre les aléas du forçage du pollen. d était ainsi déterminé et égal à 2: en cas d'échec d'un croisement, le nombre de parents non testés était réduit le plus possible, et le nombre total de croisements à effectuer, soit $n_1 n_2 / 2d$

8×50
restait dans les limites très raisonnables, soit $\frac{8 \times 50}{2 \times 2} = 100$
 2×2

compte non tenu des répétitions possibles pour certains clones.

B — RÉALISATION PRATIQUE ET PREMIERS RÉSULTATS

Les prévisions de sortie de fleurs femelles ont permis d'établir le plan détaillé de la pollinisation 2 à 3 semaines avant les opérations; on a rangé les parents en deux catégories, pairs ou impairs. Pour les mères, on les a réparties suivant que le dernier chiffre de leur numéro d'identification à 4 chiffres était pair ou impair. Pour les pères, on a veillé à ce que ceux provenant d'une même zone soient partagés entre les deux catégories.

Le résultat des opérations à l'enlèvement des poches en 1965 était satisfaisant: sur l'ensemble des parents servant uniquement de mères, soit 43, deux croisements seulement avaient échoué. Par contre, 4 croisements ont échoué chez les parents utilisés à la fois comme père et comme mère. Toutefois, le nombre de graines est quelquefois très faible par cône, comme le montrent les premières observations d'ouverture des cônes résultant des croisements. Il faudrait donc être assuré d'avoir à l'arrivée 4 ou 5 cônes, soit 5 à 7 cônelets au départ.

Les résultats de ces croisements en ce qui concerne la valeur hybride pour la croissance ne seront connus que dans un nombre d'années assez élevé, 10 à 15 au minimum. On pourra cependant dès la fin de l'année 1967 avoir des renseignements sur la génétique de caractères précoces tels que la capacité germinative ou le nombre de cotylédons.

CHAPITRE III

LE GREFFAGE

Si pour certaines espèces végétales les opérations aboutissant à l'amélioration génétique ne nécessitent pas l'intervention de la multiplication végétative, en revanche c'est la mise au point des techniques de greffage qui a marqué dans les pays scandinaves le départ de l'amélioration des arbres forestiers (LARSEN, 1956). A l'heure actuelle, certaines écoles de généticiens forestiers (WRIGHT, 1963) prévoient l'utilisation de vergers à graines de semis qui permettraient de n'y avoir pas recours. En fait, il faudra bien utiliser encore le greffage ou le bouturage pour disposer de sujets de taille réduite et réunis ensemble pour y pratiquer les croisements contrôlés nécessaires à la vérification des génotypes.

De très nombreuses publications ont été faites sur les méthodes employées pour le greffage et le bouturage des conifères. On trouvera dans WRIGHT (1963) une mise au point de la question.

Le bouturage présenterait le grand avantage de fournir des sujets identiques génétiquement à l'arbre-mère, sans intervention d'un système racinaire étranger comme dans la greffe. La difficulté du bouturage chez les conifères est générale, et le Pin maritime ne fait pas exception à la règle. R. DAVID a mis au point pour cette essence une méthode de bouturage aérien qui donne une bonne réussite (DAVID, 1954). Elle n'a pu être encore utilisée à plein dans la pratique car elle nécessite sur les arbres plusieurs manipulations qui ne peuvent être pratiquées que dangereusement sur de grands arbres : on pourra l'employer dans un proche avenir sur les jeunes sujets des parcs à clones sans intervention de porte-greffe.

Compte tenu des bons résultats obtenus en arboriculture fruitière grâce au brouillard artificiel ou « mist », nous avons essayé le bouturage de rameaux longs et de rameaux courts ou brachyblastes sous brouillard en 1961 avec traitement hormonal à l'acide β indolbutyrique. Nous avons obtenu seulement quelques cals et une survie plus prolongée dans quelques cas, mais les expériences n'ont pas été continuées.

R. DAVID (1963) a mis au point le bouturage des brachyblastes avec production de cals importants, de racines et de tiges : on peut

donc fonder des espoirs sur cette technique dont les applications pratiques n'ont pas encore été tirées. Pour l'instant, seul le greffage est couramment employé à la Station de recherches forestières de Bordeaux pour l'amélioration génétique du Pin maritime. Entreprise dès 1952, la technique du greffage du Pin maritime a été mise au point par J. GUINAUDEAU (1961) qui a obtenu un pourcentage de reprises de 50 % qui n'a pas été dépassé de beaucoup depuis. MACHADO (1960) a réussi des greffes de brachyblastes. Mlle J. LAUNAY (1962) a étudié les phénomènes physiologiques et histologiques qui entrent en jeu pour assurer la soudure des greffes. Enfin, D.-H. PERRY (1965, communication personnelle) a aussi greffé avec succès le Pin maritime en utilisant de tout petits greffons provenant soit de rameaux néoformés des plants de parc à clones, soit de bourgeons secondaires d'arbres adultes, sans aiguilles.

I — LA RÉCOLTE DE GREFFONS

1^o Technique de récolte et nature des greffons

Les rameaux coupés dans la couronne des arbres « plus » par un ouvrier qui grimpe dans l'arbre à l'aide de l'échelle type « Ecole Forestière », en alliage léger, sont immédiatement placés dans des poches en polyéthylène de 120 μ d'épaisseur, les mêmes qui servent à élever les porte-greffe. Ces poches, soigneusement fermées, sont

TABLEAU 12

Influence de la grosseur des greffons sur la reprise

Saison de greffage	Greffons de 4 à 6 mm	6 à 8 mm	8 mm et plus
Printemps 1963.	21,3 %	30,2 %	20,4 %
Automne 1963...	50,0 %	73,7 %	37,5 %
Printemps 1964.	64,4 %	63,1 %	44,4 %

immédiatement placées dans une glacière portative jusqu'à leur transport dans une armoire frigorifique ou une chambre froide à + 2° C. Il semble nuisible (*) d'ajouter un peu d'eau avant de fermer les poches, l'humidité de la transpiration étant suffisante. Sur place, on opère une première sélection des greffons en écartant *les greffons trop petits ou trop gros*: les meilleurs résultats sont

(*) Résultats non significatifs.

donnés par les greffons ayant un diamètre de six à huit millimètres (tableau 12) : on peut expliquer ceci par le fait qu'un greffon trop petit manque de « vigueur » et que les greffons trop gros obligent parfois à pratiquer des entailles très dommageables pour les portegreffe (*). Les greffons de six à huit millimètres de diamètre correspondent aux rameaux latéraux de l'extrémité des branches principales. Ils sont souvent asexués, mais on n'a pas remarqué que le fait d'avoir porté des fleurs mâles ou de porter un jeune cônelet influe sur la reprise.

Le prélèvement se fait vers le sommet de la couronne, par imitation avec ce qui se pratique chez les autres arbres forestiers où l'on compte sur l'influence du phénomène de la topophyse (Cf. ROHMEDE et SCHONBACH, 1959), grâce auquel la sexualité des futures greffes serait influencée par l'emplacement d'où proviennent les greffons dans l'arbre-mère. En fait, comme on l'a vu, la topophyse n'a au plus qu'un effet fugace chez le Pin maritime. Vérification faite, la zone d'où proviennent les greffons n'a pas d'influence sur la reprise (tableau 13). L'âge de l'arbre-mère ne semble pas

TABLEAU 13

Influence de l'emplacement d'origine des greffons sur la reprise
(Arbre 02.83, automne 1963)

Emplacement Nombre de greffes	Haut de la couronne	Milieu	Bas
Faites	13	13	13
Réussies	8	10	9
Pourcentage	62 %	77 %	69 %

avoir non plus d'influence sur la capacité de reprise, au moins dans les limites d'âge des arbres « plus » qui ont entre 30 et 85 ans ; et si cette influence existe, elle est faible en comparaison des différences individuelles d'aptitude à la reprise. En tout cas, au printemps 1963, les greffes provenant de deux arbres âgés de 82 et 85 ans ont repris dans la proportion de 33,3 % contre 24,1 % pour celles provenant des 26 autres âgés de 35 à 55 ans.

2^e Epoques de récolte et de greffage

On cherche à faire coïncider l'époque de récolte le plus possible avec celle du greffage, pour que les greffons soient dans le meilleur état de fraîcheur.

(*) Il faut signaler les résultats prometteurs de la méthode australienne de D.H. PERRY avec de tout petits bourgeons, utilisée en février 1966.

D'après Mlle J. LAUNAY (1963), le moment le plus favorable du greffage est celui où la cicatrisation est la plus facile, donc au moment où l'activité des tissus est la plus grande, c'est-à-dire à la fin du printemps. En fait, pour les greffages en série, cette période présente plusieurs inconvénients: elle correspond à une pointe de travaux en pépinière causant des difficultés de main-d'œuvre; à cette époque, existe une très forte sécrétion de résine qui forme sur les greffons provenant d'arbres adultes une pellicule isolant les tissus à souder; enfin, l'humidité indispensable aux greffes ne peut être maintenue que dans des installations fermées où il est difficile d'empêcher une forte élévation de température nuisant directement à la greffe et favorisant en outre de nombreuses maladies cryptogamiques: ainsi pour des greffes de juin 1961, la reprise n'a été que de deux greffes sur plus de deux cents. La technique du « mist », en principe favorable (humidité favorable et absence de maladies cryptogamiques), n'a donné en juin 1964 que des résultats très moyens, 16 reprises sur 60 essais, soit 27 % contre 62 % pour les greffes du printemps 1964 effectuées dans les conditions normales sans « mist ». D'après Van DOESBURG et RAVENSBURG (1962), le mist serait nuisible aux greffes.

Nous nous en tenons donc aux greffes dites de printemps (c'est-à-dire de février ou début mars) et aux greffes dites d'automne, faites dans la deuxième quinzaine de septembre. Les greffes d'automne sont moins favorables que celles de printemps, mais permettent une plus grande capacité annuelle. La récolte à l'automne des greffons se fait quasi-simultanément au greffage (au maximum trois jours avant), car si on les prélevait plus tôt, il y aurait encore une forte sécrétion de résine.

Pour les greffes de printemps, on peut les récolter en avance, ce qui est fort commode car on peut consacrer plus de temps à chaque arbre en particulier et y faire de nombreuses mesures. Les greffons sont stockés en chambre froide à + 2° dans les poches en plastique bien fermées. Les résultats du printemps 1964 montrent que le greffage après stockage pendant cinq ou six semaines donne le même résultat que sans stockage.

On peut ainsi commencer à récolter les greffons dès le mois de janvier, et greffer juste au moment du départ de croissance des porte-greffe, c'est-à-dire après l'apparition des chatons de saule (*). de fin février à mi-mars suivant les années.

(*) En Australie de l'Ouest, la période de greffage a lieu beaucoup plus tardivement après le départ de la végétation, aux alentours de la période de floraison. La reprise des greffes serait excellente, de l'ordre de 80 à 100 % (D.H. PERRY, communication personnelle, 1965).

II — LE PROBLÈME DES PORTE-GREFFE

C'est au problème des porte-greffe que nous avons prêté le plus d'attention, car c'est sur leur état et sur leur nature qu'on a le plus de possibilités d'action, alors que les greffons sont imposés par la sélection.

1° L'élevage

L'élevage des porte-greffe doit résoudre deux difficultés chez le Pin maritime : d'une part, les rameaux sont assez épais et nécessitent un porte-greffe ayant un diamètre correspondant ; d'autre part, le Pin maritime a un système racinaire très développé et en même temps fragile. Il faut donc l'élever dans des récipients transportables (*) et de volume suffisant. Après des essais de récipients métalliques ou de pots de terre cuite spéciaux de grande dimension, nous avons retenu des poches en polyéthylène de 120 μ d'épaisseur, ayant un diamètre de 20 centimètres et une profondeur de 50 centimètres : elles contiennent 20 kilos de terre sableuse fortement fertilisée. Les jeunes plants de Pin maritime y sont repiqués à l'âge de huit à dix-huit mois, après élevage en pleine terre en planche de pépinière. Ils séjournent dans les poches une saison de végétation avant greffage, et une autre après le greffage avant plantation au parc à clones ou au verger à graines. Les poches résistent parfaitement pendant deux ans, et il suffit, si elles sont déchirées, de les insérer au moment du transport pour plantation dans une autre poche légèrement plus grande.

Au moment du greffage, les porte-greffe utilisés ont de dix-huit mois à trois ans, et une hauteur comprise entre 60 et 120 centimètres (moyenne 80 à 90 centimètres). Dans une même série de greffage, la hauteur des porte-greffe ne semble pas avoir d'influence sur la reprise si les porte-greffe sont de même vigueur générale. Mais il est certain que nous avons de meilleurs résultats depuis que nous utilisons des porte-greffe plus forts.

2° Vers une sélection des porte-greffe Pin maritime

Si au départ nous avons veillé à utiliser seulement des porte-greffe de provenance landaise, donc de meilleure résistance géné-

(*) Le délicat problème de l'élevage dans des récipients étanches aux racines est d'éviter que ces racines ne constituent de longs enroulements qui plusieurs années plus tard peuvent provoquer l'étranglement du système racinaire et la mort de l'arbre. L'utilisation de grands récipients permet d'éviter en partie ce danger. En outre, si les poches plastiques ne sont pas enterrées, la lumière fait fuir les racines des parois de la poche. Ce mode d'élevage diminue la croissance en hauteur du porte-greffe d'un tiers et nécessite des arrosages abondants, mais semble néanmoins intéressant.

rale que la provenance portugaise largement utilisée dans la région, nous avons depuis cherché une sélection positive des porte-greffe.

En premier lieu, nous avons utilisé des plants issus de graines récoltées sur des arbres d'une provenance particulièrement fructifère, la provenance León (Espagne) de l'essai de provenance des Malgaches: cette provenance est en effet nettement plus floribonde que les autres (Cf. chapitre I).

On a aussi utilisé des graines d'individus de provenance locale (arbre Lège 1) plus particulièrement fructifères pour le cas où la provenance León aurait des inconvénients imprévisibles. Nous ignorons presque tout des interactions entre porte-greffe et greffon chez les conifères, et en particulier nous ne savons pas dans quelle mesure un clone fructifère servant de porte-greffe peut agir sur la fructification des greffons. Pour l'instant, on n'a pas noté de différences dans le taux de reprise des greffes suivant les provenances utilisées, c'est-à-dire la provenance landaise, la provenance portugaise, la provenance León (Espagne) et une provenance artificielle Grèce du Nord sans doute d'origine France méditerranéenne.

De toute façon, il y aura toujours avantage à utiliser des porte-greffe dont on connaisse le mieux possible la constitution génétique pour mieux étudier leur action sur les greffons: aussi, dès maintenant, utilisons-nous uniquement des descendances maternelles connues et, dès que possible, on emploiera les graines résultant du croisement contrôlé de deux clones précocement et abondamment fructifères.

3^e Porte-greffe d'autres espèces

L'intérêt pratique des hétérogreffes (en dehors de celui qu'y attachent les systématiciens) serait de résoudre les deux difficultés suivantes: accélérer la production de graines et obtenir des porte-greffe reprenant bien à racines nues et évitant ainsi un élevage en pots coûteux.

En fait, nos connaissances actuelles sur la production de graines nous montrent que les meilleurs résultats sont obtenus quand les meilleures conditions de croissance sont réunies: il est certain que pour la région du Sud-Ouest le Pin maritime est le meilleur porte-greffe pour lui-même. Le Pin noir d'Autriche pourrait être intéressant si on avait à planter un verger à graines dans un terrain calcaire pour résoudre le difficile problème de l'isolement. Les essais de greffage sur Pin noir n'ont pas été négatifs et les greffes obtenues ont un comportement satisfaisant, mais le taux de reprise est nettement plus bas que sur Pin maritime. Le greffage sur Pin de Banks (*Pinus banksiana*) n'est pas négatif non plus et pourrait être intéressant car il a une floraison très précoce: il a fleuri à la pépinière de l'Hermitage à l'âge de trois ans.

Pour la reprise à racines nues, nous avons essayé des greffages sur *Pinus elliotti*, *Pinus taeda* et *Pinus rigida* var. *serotina*; là encore, il y a eu quelques reprises, mais à des taux très faibles, et il se peut qu'une incompatibilité se manifeste par la suite entre porte-greffe et greffon.

III — LES MÉTHODES DE GREFFAGE

Aux méthodes de greffage décrites par J. GUINAUDEAU (1961) et qui sont la greffe en placage de côté, la greffe en fente et la greffe en poche, nous avons ajouté la greffe en placage en tête qui est un compromis entre la fente et le placage, et qui vient de la Station de recherches d'Alice HOLT en Grande-Bretagne (tableau 14).

TABLEAU 14

Mode de greffage Saison	Placage latéral	Placage en tête	Fente	Aiguilles
Automne 1963	49 %	42 %	48 %	33 %
Printemps 1964	58 %	69 %	62 %	83 %

Influence du mode de greffage sur la reprise

Nous avons en outre généralisé avec d'assez bons résultats la greffe d'aiguilles par écussonnage, déjà décrite par GUINAUDEAU (1961) et MACHADO (1961).

Les résultats de ce tableau confirment qu'une méthode de greffage particulière, toutes choses égales par ailleurs, ne présentent pas de supériorité par rapport aux autres; comme, en outre, une étude systématique a montré que l'influence de la hauteur de greffe sur la reprise n'est pas significative pour des porte-greffe de même nature, il faut laisser au greffeur toute latitude pour adapter le greffon au porte-greffe.

La reprise des greffes d'aiguilles est particulièrement intéressante, et montre que ce que nous n'avons pas pu obtenir par bouturage, c'est-à-dire la multiplication d'un individu donné à de nombreux exemplaires, peut l'être par la greffe. Les greffes d'aiguilles pratiquées systématiquement depuis le printemps 1962 ne nous ont donné de résultats satisfaisants que depuis la saison 1964 où nous avons pratiqué un ébourgeonnement systématique du porte-greffe: on appliquait les découvertes sur les corrélations d'inhibition

(CHAMPAGNAT, 1954) qui ont montré que les bourgeons principaux secrètent des inhibiteurs qui empêchent le développement des bourgeons existants au-dessous d'eux. L'année même de la greffe, ou l'année suivante, on voit se développer soit entre les deux aiguilles, soit sur le côté du rameau court ou brachyblaste, un petit bourgeon qui évolue en une pousse normale. En général, on greffe deux à trois brachyblastes sur le même porte-greffe, et le résultat global de reprise indiqué est celui par porte-greffe et non par greffe effectuée.

Si les résultats encourageants enregistrés se maintiennent ou s'améliorent, la technique de récolte des greffons serait grandement simplifiée: au lieu de grimper dans les arbres, il suffira de couper quelques rameaux à coups de chevrotines depuis le sol. Par ailleurs, la multiplication à partir des plants greffés existant dans les parcs à clones peut se faire beaucoup plus tôt que si l'on doit couper des rameaux longs.

IV — LE TRAITEMENT ET L'ÉVOLUTION DES GREFFES ET LA QUESTION DE L'INCOMPATIBILITÉ

Une fois la greffe effectuée, on place le plant greffé dans des abris-serres hémicylindriques de 3,65 mètres de diamètre, à armature tubulaire et couverture en polyéthylène renforcé de nylon, fabriqués à l'intention des maraîchers. Au-dessus de la serre, un ombrage à 50 % est produit par une toile plastique spéciale maintenue en permanence pendant toute la saison de végétation. L'arrosage est fait par aspersion grâce à des tuyaux plats percés, deux fois par jour pendant les huit premiers jours.

La serre est maintenue hermétiquement close pendant un mois environ et ouverte progressivement par la suite; l'enveloppe de la serre est enlevée au bout de deux mois.

Un traitement anticryptogamique est pratiqué tous les huit à dix jours avec un produit cuivrique ou à base de dithiocarbamate de zinc ou de fer auquel on ajoute une fois ou deux un produit insecticide.

Au cours de la saison de végétation qui suit le greffage, qu'il soit d'automne ou de printemps, le point le plus important est d'opérer un sevrage progressif mais non total du porte-greffe, éliminant toutes les pousses situées au-dessus de la greffe mais conservant soigneusement tous les verticilles inférieurs en les ébourgeonnant. (Le sevrage définitif n'est opéré qu'un an ou deux ans après).

La plantation des greffes a lieu en automne (novembre à décembre). A l'heure actuelle, environ cinquante greffes par pied-mère sont effectuées et, avec une reprise moyenne de 40 à 50 %, on dispose de 20 à 25 greffes dont 5 sont destinées au parc à clones

d'études où sont faites les observations et les pollinisations contrôlées, 3 au parc de sécurité (en cas d'incendie du premier) et 12 à 17 au verger à graines.

Le chiffre de 40 à 50 % de reprise n'est qu'une moyenne qui varie suivant les années — certaines saisons sont très mauvaises sans qu'on ait pu l'expliquer — et aussi suivant les pieds-mères.

Cette aptitude individuelle au greffage ne peut toutefois être prise en considération pour la sélection, sauf si elle devait être nulle, ce qui ne s'est pas produit.

Si les porte-greffe étaient en bon état au moment de la greffe, avec un bon système racinaire, on peut considérer que les résultats de reprise notés un an après le greffage sont quasi-définitifs : par la suite, la croissance des greffes est normale (on se reportera au tableau 1, page 781, qui donne les hauteurs atteintes par les greffes après plusieurs saisons de greffage). Il arrive assez rarement qu'un individu donne des reprises satisfaisantes au départ et que les greffes meurent par la suite : cela a été le cas de l'arbre 13.01 greffé en février 1961 pour lequel sur quatre greffes réussies il n'en reste qu'une à l'heure actuelle. Le problème de l'incompatibilité entre greffon et porte-greffe ne se pose donc pas pour l'instant. Peut-être pourra-t-on étudier le problème de la sélection de porte-greffe particulièrement compatibles.

CONCLUSIONS

Le greffage du Pin maritime n'est finalement pas une opération aussi lourde qu'on peut le penser, puisque son exécution en pépinière est confiée à des ouvriers forestiers sans formation spéciale, avec des résultats qui, en moyenne, sont de l'ordre de 50 %. Le coût peut en être baissé : d'une part, on peut généraliser la récolte des greffons à coups de fusil, beaucoup plus rapide que la récolte par grimpage, si l'on n'a pas besoin de graines pour essais de descendance maternels ; d'autre part, on doit pouvoir, en utilisant de petits greffons, greffer sur de petits porte-greffe élevés à racines nues. Si malgré tout le prix de la greffe réussie est encore trop cher pour envisager des plantations commerciales de plants greffés d'un ou de quelques clones supérieurs, si les vergers à graines de plants de semis présentent un grand intérêt pour une essence à floraison précoce comme le Pin maritime, il semble néanmoins indispensable de conserver par greffage des copies de tous les phénotypes sélectionnés à quelque titre que ce soit : c'est un des grands avantages de la sélection végétale sur la sélection animale dont il faut profiter. De même qu'en arboriculture fruitière, outre cette faculté de reproduction que le bouturage permet aussi, le greffage pourrait avoir des actions propres telles que la nanification des arbres pour

permettre une récolte plus facile ou une stimulation de la floraison grâce à l'emploi de clones de porte-greffe sélectionnés; mais pour cela, il faut connaître bien davantage les interactions entre le porte-greffe et le greffon.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Ainsi le Pin maritime est-il un des pins parmi les plus précoces puisqu'une récolte de graines non négligeable peut être espérée dans d'excellentes conditions de milieu, 6 à 7 ans après le semis: cette précocité permet d'envisager pour cette espèce la méthode d'amélioration dite des vergers à graines de semis, où les vergers sont créés à partir de graines. Mais le greffage, sans être facile, donne des résultats suffisamment bons et économiques pour qu'on continue à l'utiliser pour la conservation des génotypes, leur comparaison, et les croisements contrôlés produisant les plants utilisés dans les vergers à graines.

Les autres points importants à souligner dans cette étude sur la multiplication du Pin maritime sont les suivants: sur le plan général, il est intéressant de constater la non-coïncidence, pour un même clone, de la maturité des fleurs femelles et de l'ouverture des sacs polliniques, phénomène qui est de nature à favoriser l'allofécondation chez le pin maritime.

Le verger à graines de clones produit des fleurs mâles *après* une plantation de semis établie en même temps, et dont les racines ont par conséquent deux à trois ans de plus, et c'est un inconvénient que ne compense que faiblement la plus grande avance dans la production de fleurs femelles (2 ans). Le verger à graines de clones doit donc être pollinisé artificiellement pendant plusieurs années, ce qui représente une charge assez lourde: il est possible de l'éviter soit en plantant pour une période transitoire des plants issus de graines obtenues par pollinisation contrôlée, soit en taillant et en palissant certains plants greffés, ce qui réduit la floraison femelle mais augmente la floraison mâle. D'une façon générale, la production de fleurs des deux sexes est très liée à la vigueur (hauteur et diamètre), sur laquelle on peut agir par un travail du sol et une fertilisation minérale équilibrée. S'il existe des différences génétiques nettes d'aptitude à la floraison entre les provenances et entre les individus, on n'a pas encore pu mettre en évidence une action propre du porte-greffe sur la floraison du greffon, en dehors de son action sur la vigueur. Les estimations actuelles permettent de conclure à une assez forte production à l'hectare des vergers à graines, suffisante pour que l'on ne soit pas obligé de passer par l'intermédiaire de peuplements de multiplication à l'aide

des graines produites dans le verger. Enfin l'isolement des vergers du pollen étranger est actuellement résolu par leur implantation dans le Pays Basque où la floraison est plus précoce, et pourrait fort bien l'être aussi en les installant dans une zone irriguée du midi méditerranéen.

DEUXIÈME PARTIE

LE PROBLÈME DES PROVENANCES

2010年12月10日 星期四

INTRODUCTION

La question de la variabilité géographique du Pin maritime a depuis longtemps fait l'objet de nombreuses études, émanant pour la plupart de forestiers beaucoup plus que de botanistes. Les différences morphologiques entre les types extrêmes ont amené FIESCHI et GAUSSEN (1932) à envisager une espèce distincte, *Pinus mesogeensis*. L'aire naturelle du Pin maritime est toutefois relativement restreinte (ROL, 1933), et ne présente pas de zones bien tranchées par des barrières très nettes: aussi se contentera-t-on ici d'utiliser la notion pratique de *provenance*, en particulier telle qu'elle a été définie à la Conférence mondiale sur la génétique et l'amélioration des arbres forestiers de Stockholm par CALLAHAM (1964): « En matière forestière, la provenance indique le lieu où poussent des arbres ou celui d'où proviennent des graines forestières. »

D'un point de vue général, une mise au point importante sur les provenances a été faite par SCOTT (1962) à partir de données recueillies dans les publications de zones d'origine naturelle du Pin maritime (France et Portugal) ou de pays où il a été introduit comme exotique (principalement Afrique du Sud et Australie).

On retiendra particulièrement les résultats de BOUVAREL (1960) concernant la *résistance au froid*, et qui ont montré la bonne adaptation des provenances des Landes ou des reboisements français par rapport à celle de la Méditerranée ou du Portugal.

Le travail très complet de SWEET et THULIN (1963) est venu apporter des précisions très intéressantes sur la *croissance* des différentes provenances: contrairement à SCOTT qui, à la suite de DUFF (1928), PERRY (1949) et HOPKINS (1960) concluait à la très nette supériorité des provenances portugaises, SWEET et THULIN, tout en distinguant les mêmes grands groupes, estiment que les différences existant à l'intérieur même des provenances landaises ou portugaises ne permettent pas d'attribuer à ces dernières une meilleure croissance.

En ce qui concerne la *forme*, l'excellente rectitude, l'horizontalité des branches des provenances de Corse sont unanimement reconnues.

Il serait très utile de pouvoir distinguer les grands groupes de provenances; partout dans le monde les reboisements artificiels de Pin maritime ont utilisé des lots de graines très divers. Malheureusement, il est difficile de le faire surtout entre pins d'origine

landaise et pins d'origine portugaise: récemment, GUINAUDEAU (données non publiées) a pu le faire grâce à la composition différente de leur résine en α et en β pinène. Par ailleurs, pour de jeunes pins de 3 à 4 ans, ILLY (données non publiées) a montré que le nombre moyen de verticilles était significativement inférieur chez le Pin du Portugal. Mais le critère morphologique net, peu coûteux, qui permettrait une reconnaissance rapide, n'a pas encore été trouvé.

Dans la courte étude qui va suivre, très fragmentaire, on indiquera dans quelle mesure les résultats provisoires d'expériences de provenances landaises aboutissent aux mêmes conclusions, et surtout comment elles permettent de justifier l'accent qui a été mis sur la sélection d'individus à l'intérieur du groupe landais.

Il ne sera par contre pas discuté du problème des *qualités du bois*, en particulier de la densité, au sujet de laquelle DADSWELL, NICHOLLS et PERRY (1964) ont trouvé des différences en Australie entre les provenances atlantiques et la provenance corse, qui serait moins dense.

CHAPITRE I

LA PLANTATION COMPARATIVE DE PROVENANCES DES ARROUILLES

La plantation comparative des ArroUILles en forêt domaniale de Mimizan (4^e série, division n^o 1), a été établie dès 1926 par U. PALLU dans le but d'étudier le comportement de différentes provenances de Pin maritime, naturelles ou artificielles. En fait certains placeaux ne correspondent pas à une provenance au sens strict actuel mais à la descendance d'un seul ou de deux individus, choisis en général pour leur rendement en résine élevé.

Les placeaux pour chaque provenance n'étaient pas répétés, et mesuraient seulement une surface de deux ares. Les pins ont été installés par semis direct en lignes espacées de deux mètres. Par suite d'échecs, certains placeaux ont été à nouveau ensemencés avec d'autres provenances à des dates ultérieures et jusqu'en 1938.

Un certain nombre d'obstacles (exiguïté, absence de répétitions, présence de semis naturels spontanés, âges inégaux) s'opposent donc à une interprétation quantitative précise des résultats de cet essai : mais son ancienneté lui confère, en contrepartie des défauts qui lui sont propres, un prix indiscutable.

I — LES CHANGEMENTS DE CLASSEMENT

La première observation intéressante résulte de la comparaison des différentes appréciations portées sur les placeaux suivant le temps. En se contentant de les classer en trois catégories : mauvais, bon, très bon, d'après les notations qualitatives du départ ou quantitatives des derniers comptages, on s'aperçoit que de nombreux changements de catégorie se sont opérés dans le temps, aussi bien dans un sens que dans l'autre (cf. tableau 15) : c'est ainsi qu'une bonne partie des provenances landaises étaient classées « mauvaises » en 1935, à l'âge de 9 ans, alors qu'à l'heure actuelle elles sont classées très bonnes. Par contre, la provenance Bougaroni

FIG. 5.

Résistance au froid de février 1956
des provenances de la plantation des Arrouilles.

Les provenances ont été groupées par zones géographiques.

d'Algérie classée « très bon » au départ, n'existe même plus, tuée par le froid à l'âge de 20 ans. On peut en conclure que l'appréciation de diverses provenances peut évoluer dans le temps et qu'il faut se garder de porter des jugements définitifs trop tôt.

II — LES EFFETS DES GRANDS FROIDS DE 1956

Le froid brutal de février 1956 a été décrit par J. GUINAUDEAU (1957). Aux Arrouilles, il a eu un effet spectaculaire puisqu'il a causé la mort de la totalité des arbres des trois provenances algériennes (n° 26, 27 et 28).

1	9	17	25
2	10	18	26
3	11	19	27
4	12	19	28
5	13	20	29
6	14	21	30
7	15	22	31
8	16	24	32

↑ Nord

FIG. 4.

Plan de la plantation des Arrouilles.

Les numéros des placeaux sont ceux portés dans le tableau 15, 1^{re} colonne.

En ce qui concerne les autres provenances, on peut les classer par ordre de résistance croissant dans les groupes suivants (fig. 5):

- la provenance Maroc (non précisée) peu résistante, très différente des provenances d'altitude,
- la provenance Portugal (Leiria),
- les provenances méditerranéennes françaises, à l'intérieur desquelles il est difficile de distinguer entre elles celles du continent et celles de Corse: des deux plus mauvaises, l'une (4 = Estérel non précisée) est continentale, et l'autre (24 = Calenzana 2, descendance plutôt que provenance) est insulaire.

- les provenances d'altitude marocaines ou espagnoles,
- les provenances landaises,
- les provenances artificielles venant de reboisements faits dans des régions froides.

Ce classement rejoint donc celui qui a été établi par BOUVAREL (1960) après expérimentation sur la résistance au froid hivernal à Nancy des jeunes semis de diverses provenances de Pin maritime.

Il est donc permis de conclure malgré l'imperfection du dispositif, qu'en ce qui concerne la résistance au froid seules sont acceptables dans la région landaise les provenances landaises, celles provenant de reboisements artificiels en climat froid et celles provenant de haute-montagne du Maroc ou d'Espagne: ces dernières sont cependant à éliminer en raison de leur forme et de leur croissance, comme nous allons le voir.

III — LES RÉSULTATS DES MESURES DE L'HIVER 1964-1965

En janvier 1965, on a fait des mesures complètes dans chaque plateau comportant:

- a) la mesure des hauteurs h au dendromètre Blume-Leiss (hauteur totale),
- b) la mesure des circonférences à 1,30 mètre,
- c) la mesure des circonférences c à une hauteur moitié de la hauteur totale.

Le volume individuel des arbres peut ainsi être connu par le produit $c^2h/4\pi$ sans recours à des tarifs de cubage qui seraient arbitraires étant donné la variabilité du coefficient de forme suivant les provenances.

Dans la colonne 10 du tableau 15 on a indiqué la *hauteur moyenne* pour chaque provenance: cette grandeur étant le meilleur indicatif de fertilité, on voit qu'il existe très certainement un gradient de fertilité décroissant du Nord-Ouest vers le Sud-Est, car les hauteurs diminuent très fortement du Nord au Sud et de l'Ouest à l'Est pour des plateaux de même âge et provenant d'une même grande zone géographique (fig. 4). On peut en déduire que certaines provenances sont défavorisées, par exemple celles de moyenne Gironde (Lège et Garonne) situées toutes deux vers le Sud, ou bien les provenances de reboisements artificiels situées plus à l'Ouest.

Compte tenu des différences de fertilité et d'âge, *les provenances non atlantiques sont nettement inférieures aux autres en hauteur*, et particulièrement celles des montagnes d'Espagne et du Maroc qui s'avéraient résistantes au froid.

Cette infériorité est encore plus nette en ce qui concerne *le volume à l'hectare* du peuplement actuel, porté dans la colonne 11 du tableau 15. On n'y a pas ajouté la production des éclaircies, qui est connue, mais a beaucoup trop varié suivant que les placeaux étaient complètement garnis ou non dans leur jeune âge. On ne peut comparer la meilleure provenance landaise (n° 3 la Teste avec 305 m³), à la plus mauvaise qui est la provenance 31 (Tassouamane du Maroc) à cause de la distance qui sépare les placeaux; mais on peut comparer la provenance 31 à la provenance n° 22 qui vient de Campine belge et a très probablement des ancêtres landais: *les volumes sont entre eux dans le rapport de 1 à 4*. Il existe donc des différences considérables de croissance entre les provenances essayées: en raison de la disposition de l'essai, nous ne pouvons conclure qu'à l'existence de deux groupes bien tranchés, le groupe des provenances atlantiques et artificielles et le groupe des autres provenances, toutes circumméditerranéennes.

Ainsi, à l'âge de 39 ans, la plantation comparative des Arrouilles nous apporte de précieux renseignements sur le choix des provenances: contrairement à ce qui se passe parfois pour d'autres espèces que le Pin maritime, toutes les provenances autres que les provenances locales sont moins intéressantes, que ce soit en raison de leur moindre résistance au froid, de leur croissance inférieure, ou de ces deux causes combinées. Les deux plantations comparatives plus jeunes que nous allons étudier permettent d'aller un peu plus loin dans les conclusions: l'une, celle des Malgaches, établie en 1955 a conservé des provenances sensibles au froid, l'autre, celle de Sylvabelle, établie en 1956 est consacrée essentiellement aux provenances landaises.

CHAPITRE II

LA PLANTATION COMPARATIVE DES MALGACHES

Après une première plantation en 1952, et un échec partiel pour certaines origines, J. GUINAUDEAU (données non publiées) a terminé l'installation en 1953, 1954 et 1955 d'un essai de 10 provenances de Pin maritime dans la forêt domaniale de Mimizan, au camp des Malgaches.

Au bout de 10 ans pour les placeaux les plus jeunes, les enseignements tirés sont déjà très intéressants et, grâce à la possibilité d'interprétation statistique, ils complètent heureusement ceux des Arrouilles.

I — LE MATÉRIEL

1^o Les provenances utilisées

Au départ, il était envisagé d'utiliser un nombre de provenances plus élevé, soit 20 en tout; mais pour différentes raisons (échecs en pépinière, souci d'avoir davantage de répétitions, compte tenu de la place disponible) on a réduit ce nombre à 10, en essayant de représenter malgré tout l'ensemble de l'aire du Pin maritime: les 10 provenances utilisées sont présentées dans le tableau 16, avec l'indication de l'altitude et de la pluviosité de la zone d'origine. Fort heureusement, les provenances venant de l'ouest de l'aire du Pin maritime sont le mieux représentées par deux provenances portugaises (plaine et montagne) et trois provenances françaises, l'une venant de la région de la Coubre, au nord de la Gironde, que l'on peut par extension considérer comme faisant partie du massif landais, et deux autres landaises: l'une (Bias) provient d'un peuplement de forêt domaniale sur dune qui est considéré comme très bon, et l'autre (zone littorale) représente les graines récoltées,

TABLEAU 16

Plantation comparative des Malgaches, provenances utilisées

Numéro de l'Origine et nom	Pays	Région	Emplacement précis	Altitude	Age	Sol	Pluviosité
1 Bias	France	Landes	Forêt domaniale de Mimizan, 1e série, division 15, parcelle 4	30 m	35 ans	jeune dune	950 mm
2 Estérel	France	Estérel	Forêt domaniale de l'Estérel (canton de la Peguère) et forêt domaniale des Adrets de Fréjus, canton de Maraval	320 m	?	silico argileux	800 mm
3 Zône littorale	France	Landes	Forêt domaniale de Mimizan, Zône littorale	-	-	dune littorale	950 mm
4 Maures	France	Maures	Forêt particulière des Mayons	300 m	?	micashiste	700 mm
5 Portugal montagne	Portugal	Montagne (Tras-os-Montes)	Serra do Padrela	1200-1400 m	25 - 50 ans	sol podzolique sur roche granitique	1200-1400 mm
6 La Tremblade	France	La Coubre	La Tremblade	50 m	?	sable	-
7 Maroc	Maroc	Sefrou	Tamrabta	1750 m	?	sol lessivé sur grès dolomitique	700 à 1000 mm
8 León	Espagne	León-Astorga	El Pinar de Tabuyo	1000 m	?	sableux	-
9 Portugal plaine	Portugal	Leiria	Forêt nationale de Leiria	0 - 50 m	60 ans	sables inodernes	700-900 mm
10 Corté	France	Corse	Forêt communale de Corté, Restonica, parcelle 16	750 m	40 à 120 ans	sol siliceux sur roche granitique	870 mm

Figure 6 : PLAN DE LA PLANTATION COMPARATIVE DES MALGACHES.

comme on le fait encore trop souvent, sur les arbres rabougris et de mauvaise forme de la zone de protection en bordure de la mer.

2° Le dispositif

Les parcelles élémentaires sont des carrés de 34,5 mètres de côté comportant 23 lignes espacées de 1,50 mètre avec un intervalle de 1,50 mètre entre les plants; mais dans certains cas, on a dû laisser quelques rangs non plantés, ce qui ramenait la distance des plants à $3 \text{ m} \times 1,5 \text{ m}$. Compte tenu des pertes, il semble que cette légère différence ne joue plus beaucoup à l'heure actuelle.

Sur les 40 parcelles prévues au total, on pouvait donc installer 4 répétitions, mais on n'avait pas créé à l'origine de véritables blocs: les parcelles avaient été numérotées de 1 à 40 de proche en proche (fig. 6) et dans chaque série de 10, on avait mélangé les provenances par tirage au sort.

Une nouvelle répartition en 4 blocs éclatés a été faite, en prenant en considération la fertilité croissante d'est en ouest, très visible par la comparaison de chaque plateau à la moyenne de la provenance.

Pour la totalité des résultats présentés, les observations ou les mesures ont été prises suivant un échantillonnage d'environ 1/4, c'est-à-dire sur les 23 plants des lignes n° 2, 6, 10, 14, 18 et 22.

3° Le problème de la correction de l'âge

Comme nous l'avons vu, toutes les parcelles n'ont pas été plantées la même année: certaines l'ont été en 1955 (dont la totalité de celles des provenances Portugal-montagne et Landes-zone littorale) mais d'autres l'ont été en 1952, 1953 et 1954, avec des regarnis les années suivantes: on n'a donc pas la possibilité de comparer directement les mesures faites une année donnée, à l'intérieur d'un même traitement, quand les parcelles sont d'âge différent. Il était donc nécessaire d'effectuer une correction d'âge pour ramener les parcelles les plus anciennes au niveau des plus jeunes.

Le fait qu'il y ait eu des regarnis compliquait encore l'affaire: mais dans ce cas, on connaissait le nombre de survivants et la date et le nombre des regarnis; il devenait donc possible de calculer *une date théorique ancienne ou une date théorique récente* de plantation, situées entre l'automne 1952 et l'automne 1955, en supposant que les morts se produisaient toutes soit parmi les plants regarnis, soit parmi les plants anciens.

Pour choisir entre ces deux dates, on a considéré que les courbes de croissance en fonction du temps des quatre parcelles d'une même provenance devaient être semblables, et que leur décalage parallèlement à l'axe des années indiquait les différences de date de plan-

tation (*). L'examen des courbes a montré que la différence de date correspondait à l'hypothèse « date théorique ancienne », qui a été finalement retenue.

Ainsi les mesures de croissance effectuées pour chaque plateau une année donnée sont corrigées de façon à tenir compte de la différence d'âge; la correction d'âge est égale à la différence entre la date théorique ancienne t_0 de plantation et novembre 1955, t_1 ; la correction $M_3 - M$ sur la mesure de croissance M_3 d'une année t_3 se fait proportionnellement à la correction d'âge, en assimilant à une droite la portion de courbe de croissance depuis un comptage précédent à la date t_2 et ayant fourni la mesure M_2 , suivant la formule $M_3 - M = (M_3 - M_2)(t_3 - t_2)/(t_0 - t_1)$.

Il est clair que ces corrections n'ont été effectuées que parce que nous disposions de comptages et de mesures très rapprochées (tous les ans, puis tous les deux ans).

II — RÉSULTATS DÉJÀ OBSERVÉS

Naturellement, cette expérience devra être suivie de nombreuses années, et des changements de classement peuvent se produire. Mais elle a déjà permis de nombreuses observations dont certaines ont été citées dans d'autres chapitres, en particulier celui sur la production des graines. Nous donnerons ci-dessous les résultats concernant la résistance, la forme et la croissance.

1° La résistance au froid

Immédiatement après les premières plantations, les jeunes plants eurent à subir les effets du froid subit du mois de février 1956 (GUINAUDEAU, 1957) pendant lequel la température est descendue à -13° après un mois de janvier très doux. Le comptage des survivants en juillet 1956 a mis en évidence les différences de résistance entre les provenances comme le montre le tableau 17, qui donne les pourcentages de survivants par rapport aux plants existant avant le froid.

Les deux groupes extrêmes, représentés d'une part par les deux origines portugaises et, d'autre part, par les trois origines landaises sont significativement différents au niveau de probabilité de 0,05 (ce qui confirme les résultats de la plantation des ArroUILles), la résistance au froid des landaises étant le double de celles des portugaises. Il est curieux de constater que la provenance de montagne du Portugal est très sensible contrairement aux autres

(*) D'ailleurs quand les parcelles d'une même provenance sont toutes du même âge, les courbes sont très voisines.

provenances d'altitude comme celles d'Espagne, du Maroc ou de Corse. Mais d'après les Portugais, les plantations de Pin maritime de montage au Portugal seraient d'origine artificielle, donc venant des plaines ou des collines.

TABLEAU 17

Pourcentage de survivants au froid de février 1956

Les provenances ne présentant pas de différences significatives au niveau de probabilité de 0,05 ou de 0,01 par le test de Duncan sont reliées par le même trait.

Portugal montagne	Portugal plaine	Maures	Estérel	León	Maroc	Corté	Bias	Zône	Tremblade
30,5 %	37,7	39,7	48,8	53,7	58,5	61,5	63,5	63,7	72,5
<hr/>									
- Probabilité 0,05									
<hr/>									
- Probabilité 0,01									

Après 1956, il ne s'est pas produit d'hiver très rigoureux : les hivers 1962-1963 et 1963-1964 ont été cependant relativement froids, et un comptage de l'automne 1964 a mis en évidence des morts par le froid dans les seules parcelles d'origine portugaise (plaine : 3,6 %, montagne : 2,27 %), la mortalité dans les autres provenances étant nulle ou presque nulle. Il s'agissait bien de morts par le froid, car la mort est intervenue après un dessèchement général des aiguilles à la fin de l'hiver, et sans qu'on trouve des traces de parasites.

On peut donc conclure que la résistance au froid des provenances portugaises dans le climat landais est très déficiente et que, sauf le cas où leur supériorité apparaîtrait dans d'autres domaines, ce qui reste à démontrer, il faut éviter leur emploi dans cette région.

2° La forme des arbres

L'appréciation de la forme des arbres, faite à l'automne 1964, a porté sur deux caractères, tous les deux appréciés subjectivement par une note de 1 à 5, soit la rectitude et la dominance apicale. Les résultats pourraient en être encore améliorés étant donné que les notes ont été données par des équipes différentes suivant les blocs, chaque équipe étant elle-même composée de deux notateurs : un seul notateur pour l'ensemble eût été préférable, mais les différences mises en évidence n'en sont que davantage significatives.

A — LA RECTITUDE

La note globale de rectitude tenait compte à la fois de la rectitude générale, des petites déformations locales et des « baïonnettes » formées quand une pousse latérale remplace la flèche disparue: les résultats sont consignés dans le tableau 18 qui montre

TABLEAU 18

Notation sur 5 de la rectitude des provenances des Malgaches

Source de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Preuve F de Snédécór		
				Calculé	des tables	
					0,05	0,01
Blocs.....	0,537	3	0,179	1,74	2,92	4,51
Traitements....	3,811	9	0,423	<u>4,11</u>	2,20	3,09
Erreur.....	2,782	27	0,103			
Total.....	7,130	39				

Maroc	Maures	Portugal	León	Zône	Estérel	Tremblade	Bias	Portugal	Corté
		montagne						plaine	
2,80	2,86	2,95	3,02	3,03	3,05	3,19	3,32	3,51	3,86
Probabilité									
0,05									

qu'il existe des différences significatives entre les provenances: mais la sensibilité du calcul étant assez faible, il n'est pas possible de constituer des groupes de provenances. Il faut se contenter d'opérer un classement, qui souligne la rectitude bien connue des pins originaires de Corté, classés premiers. On remarquera aussi le bon classement des pins portugais de plaine, alors que les pins portugais de montagne sont assez déficients, et se classent avec les autres pins de montagne. Enfin les pins originaires de la zone littorale sont les derniers parmi les provenances atlantiques: ce fait mérite d'être noté car, si les résultats — non significatifs — ne peuvent assurer notre conviction, on peut cependant faire l'hypothèse que la sélection naturelle a déjà joué, et finalement dans un laps de temps très court. On sait en effet que la provenance « zone littorale » représente des arbres qui se trouvent en bordure de la dune littorale et servent de protection contre les vents de mer pour les peuplements de l'intérieur. La zone littorale a été fixée et plantée au XIX^e siècle, et il est impossible de retrouver s'il s'agit des arbres d'origine ou de leurs fils. Mais même dans la première hypothèse, la sélection naturelle aurait déjà pu jouer, si par exemple les arbres de bonne forme sont moins résistants au vent de mer.

B — LA DOMINANCE DE LA FLÈCHE

La dominance de la flèche, ou dominance apicale, est un des facteurs qui conditionne le « port » de l'arbre: physiologiquement, elle s'explique par des phénomènes de corrélation d'inhibition dans lesquels le bourgeon terminal sécrète des substances inhibant le développement des bourgeons latéraux. Aux Malgaches, la dominance de la flèche a été appréciée par la proportion notée de 1 à 5 entre la longueur de la pousse de l'année en cours du bourgeon principal et celle des bourgeons latéraux.

TABLEAU 19

Notation sur 5 de la dominance de la flèche des provenances des Malgaches

Source de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	F		
				Calculé	des tables	
					0,05	0,01
Blocs.....	5,413	3	1,804	9,59	2,92	4,51
Traitements.....	4,619	9	0,513	2,73	2,20	3,09
Erreur.....	5,082	27	0,188			
Total.....	15,114	39				

Portugal Estérel Maures Maroc Léon Corté Bias Portugal Tremblade Zone
montagne plaine

1,81 1,83 1,91 2,06 2,07 2,17 2,30 2,34 2,73 2,86

Probabilité 0,05

Les résultats en sont donnés dans le tableau 19. Une première observation à faire est que les différences entre blocs sont très significatives, alors qu'elles ne l'étaient pas dans la note de rectitude, ce qui montrerait que les équipes de notation ont eu plus de difficulté à apprécier la dominance de la flèche que la rectitude.

Les différences entre les provenances sont elles aussi significatives et s'étalent sur un point de notation; comme pour la rectitude, à part Portugal-montagne qui est dernier, les provenances atlantiques se classent toutes en tête. Le fait que zone littorale soit en tête, et significativement meilleur que Bias, provenance très voisine, est assez curieux. Dans l'ensemble, le classement s'accorde bien avec celui que l'on fait subjectivement sur le terrain de la forme des arbres, élancés ou en pommiers. Toutefois, on aurait classé Léon plus mal qu'Estérel par exemple: il est possible que les phénomènes de dominance dans les parties éloignées de la flèche diffèrent de ceux de son voisinage, et que par exemple les branches

Fig. 7.

Résultats de la croissance en hauteur et en volume de la plantation comparative des Malgaches.

Les noms des provenances ne présentant pas de différences significatives entre elles sont reliés par le même trait, à droite au niveau de probabilité de 0,05 et à gauche au niveau de 0,01.

FIG. 8.

Croissance moyenne en hauteur des provenances des Malgaches.

inférieures puissent pousser relativement plus dans certaines provenances, même si dans le verticille supérieur, il y a une inhibition assez forte.

3° La croissance

Les mesures effectuées depuis l'origine sont portées sur la figure 7 et consistent essentiellement en mesures de hauteurs prises sur un échantillon aux 6/23 comme indiqué ci-dessus. En 1965, on a en même temps mesuré le diamètre à hauteur d'homme, ce qui a permis de calculer le volume approximatif, puisque la hauteur était de l'ordre de 3 mètres et que le diamètre mesuré était voisin du diamètre au milieu. Les volumes moyens à l'hectare (la correction d'âge étant faite) ne sont qu'une indication de tendance: en effet, pour certaines provenances le volume à l'hectare est faible non seulement parce que le volume unitaire des tiges est faible mais aussi parce que le couvert n'est pas complet, notamment à cause des pertes dues à la gelée (Portugal-montagne) ou d'une plantation initiale à densité réduite.

Ainsi, le résultat le plus net reste celui de la hauteur moyenne des plants; les courbes de hauteurs, représentées dans la figure 8 présentent une caractéristique intéressante, en ce qu'elles sont quasi toutes parallèles, ce qui veut dire qu'un choix précoce à l'intérieur des provenances pourrait être valable en ce qui concerne la hauteur (*).

Avec l'âge, les différences significatives deviennent plus marquées (fig. 7): si en 1960 les provenances atlantiques de plaine sont déjà en tête, elles ne sont supérieures avec une probabilité de 95 % qu'à la provenance Maroc; elles le deviennent nettement en 1965 à toutes les autres, ibériques intérieures ou méditerranéennes, elles-mêmes supérieures à la provenance Maroc.

En valeur relative, les différences restent à peu près du même ordre de grandeur, la hauteur de la Tremblade étant de l'ordre du double de celle du Maroc.

III — DISCUSSION

Il est encore impossible de faire un choix raisonné en ce qui concerne la croissance en volume, grandeur qui nous intéresse le plus, mais le classement par la croissance en hauteur est déjà très intéressant. La supériorité des provenances atlantiques est très nette, et le classement général est semblable à celui établi par SWEET et

(*) La seule exception est la provenance Portugal-montagne qui effectue une remontée inexpiquée entre 1963 et 1965.

THULIN (1963) pour un nombre d'échantillons beaucoup plus élevé plantés en Nouvelle-Zélande. La différence entre l'origine landaise du nord et celle du sud, significative pour SWEET et THULIN ne l'est pas nettement aux Malgaches puisque l'origine du Nord, la Tremblade, n'est pas supérieure qu'à l'une de ces deux provenances plus méridionales que sont Bias et zone littorale; mais si la tendance observée se maintient, on observera bientôt une supériorité nette.

En ce qui concerne la forme, Corté se manifeste comme très droit, de même que toutes les provenances corses de Nouvelle-Zélande: il s'agit donc d'un caractère à forte héritabilité, que nous allons essayer d'introduire, par hybridation interracial, dans le patrimoine héréditaire de races landaises à forte croissance.

Enfin la résistance en général, dans les conditions des Landes, est moins bonne pour les provenances du Portugal, que pour celle des Landes, ce qui justifie leur proscription des reboisements.

CHAPITRE III

LA PLANTATION COMPARATIVE DE SYLVABELLE

Cet essai est à peu près contemporain de celui des Malgaches, puisqu'il a été établi en avril 1956 (J. GUINAUDEAU, données non publiées). Le but poursuivi était d'étudier les différences de comportement entre des provenances atlantiques (landaises et portugaises): en fait, l'hypothèse était implicitement faite qu'à l'intérieur de la région landaise, les différences possibles n'étaient pas dues à l'origine géographique, mais à des vicissitudes particulières telles que le fait d'avoir poussé dans la zone littorale, ou dans des terroirs particuliers comme certaines zones du Born ou du Marensin. Ainsi n'a-t-on pas fait un échantillonnage systématique et, en particulier, on n'a pas représenté le nord de la région landaise: on a plutôt comparé de « bonnes » provenances avec d'autres moyennes ou mauvaises, ces appréciations étant naturellement faites a priori sur l'aspect phénotypique du peuplement.

I — LE MATÉRIEL

1° Les provenances utilisées

Les caractéristiques en sont données dans le tableau 20. On remarquera que certaines provenances comme Bias, Mimizan, zone littorale ou Portugal étaient déjà représentées dans l'essai des Malgaches: si la récolte de graines n'a pas été faite dans la même année ni sur les mêmes arbres, il s'agissait des mêmes peuplements pour les provenances landaises.

2° Le dispositif

Cet essai a fait l'objet d'un boisement par la méthode classique du semis direct sur bandes labourées de 2 mètres, séparées par

des interbandes de 3 mètres. L'unité statistique élémentaire choisie fut l'élément de bande d'une longueur moyenne de l'ordre de 100 mètres. Les graines des différentes provenances furent ainsi réparties au hasard entre les différentes bandes sans véritable regroupement en bloc. Les provenances ne sont pas représentées par le même nombre de bandes, la graine ayant manqué pour certaines d'entre elles. A l'origine, les mesures furent prises sur des échantillons de 5 mètres de longueur dans les bandes.

TABLEAU 20
Provenances utilisées à Sylvabelle

Nom de la provenance	Origine	Latitude (grades)	Caractéristiques du peuplement
Bias (B)	Forêt domaniale de Mimizan, 1ère série, division XV.	49,1	Beau peuplement de 40 ans
Mimizan (Mi)	Forêt domaniale de Mimizan, 3ème série.	49,1	Peuplements moyens âgés de 15 à 25 ans
Zone littorale (Z)	Forêt domaniale de Mimizan, série de protection.	49,1	Peuplements déformés âges divers
Gieure (G)	Commune de Linxe, propriété de M. Gieure.	48,8	Beau peuplement de 55 à 60 ans environ
Dufau (D)	Commune de Linxe, propriété de M. Dufau.	48,8	Beau peuplement de 55 ans
Mora (Mo)	Commune de Vielle-St-Girons, Propriété de M. Mora.	48,8	Beau peuplement de 55 à 60 ans environ
Portugal (P)	Portugal, région d'Aveiro graine de commerce.	?	?

En fait, là encore, on a été obligé d'adapter le dispositif statistique initial qui s'est avéré insuffisamment sensible : comme il était évident sur le terrain que certaines zones étaient beaucoup plus riches que d'autres, indépendamment des provenances, on a mesuré en 1965 l'ensemble de l'essai, mais en conservant l'individualité des mesures par éléments de 10 mètres : il est apparu que les zones sud et ouest, où se faisait sentir l'influence de fossés de drainage, étaient beaucoup plus riches ; on a donc considéré qu'il fallait les compter hors essai.

II — PREMIERS RÉSULTATS

Il n'a pas été fait jusqu'ici d'études sur la forme des arbres de Sylvabelle. En dehors de la croissance, on a simplement étudié deux caractères :

— la floraison, mâle ou femelle, pendant les années 1962 et 1963 était semblable pour les différentes provenances, compte tenu des différences de hauteur,

— le nombre de plants par unité de surface, évalué d'après les inventaires successifs varie lui-même assez peu; il était seulement plus faible en 1958 et en 1960 pour la provenance portugaise qui ne contenait que 50 % de la moyenne des autres. Ce nombre s'est d'ailleurs régularisé à la suite des éclaircies de 1960 et 1964.

1^o L'allure des courbes de hauteur jusqu'en 1962

Compte tenu du dispositif statistique existant, on n'a pu mettre en évidence, pour les premières mesures de hauteur jusqu'en 1962,

FIG. 9.

Variation du classement en hauteur des provenances de Sylvabelle.

de différences significatives entre les provenances: seules les provenances D et Mo du Marensin semblent inférieures, alors que G, elle aussi du Marensin se retrouvent avec les autres, le Portugal P étant bien placé. En fait, il ne faut pas attribuer une valeur considérable à ce classement, qui est assez différent de celui observé en 1964 avec une meilleure interprétation.

Une observation intéressante est à faire, malgré tout, c'est le changement de classement qui se produit d'un comptage à l'autre en utilisant l'ancien échantillonnage: il apparaît nettement dans la figure 9 où l'on voit par exemple l'inversion qui se produit dans le classement des trois provenances Mi (Mimizan), Z (Zone), B (Bias) dont deux (Z et B) précisément se trouvent aussi représentées dans l'essai des Malgaches: on a vu que là, au contraire, les courbes de hauteur ne se recoupaient pas. Il est difficile de trouver une explication à ces faits. Peut-être est-ce dû qu'à Sylvabelle en raison de la plus forte densité des plants, obtenus par semis artificiel, les phénomènes de concurrence ont déjà joué, et ont modifié les classements initiaux qui traduisaient l'aptitude à la croissance sans concurrence. On pourrait aussi supposer que Mi présente déjà un ralentissement après un départ rapide parce qu'il était issu d'arbres *jeunes* qui, comme cela se passerait chez certains animaux, donneraient des sprinters et non des coureurs de fond. Mais cela ne permettait pas d'expliquer pourquoi B a démarré plus que G, Mo ou D par exemple dont les semenciers étaient eux aussi assez âgés.

En somme, il faut conclure qu'à Sylvabelle des changements de classement s'opèrent sans qu'on puisse les expliquer, et que par conséquent contrairement à l'enseignement des Malgaches, il serait dangereux de se fier à un classement dans le jeune âge, surtout, et c'est le cas ici, s'il n'y a pas de différences significatives.

2° Résultats de croissance en 1965

En mai 1965, les mesures ont porté sur la hauteur et le diamètre à 1,30 mètre de tous les plants, par éléments de 10 mètres qui ont finalement été retenus comme unité statistique élémentaire et qu'on a considérés comme répartis au hasard dans la zone conservée à l'intérieur de l'essai.

A — Les hauteurs moyennes des provenances ainsi calculées (fig. 10) présentent ainsi des différences significatives — contrairement aux mesures antérieures jusqu'en 1962 — grâce au dispositif statistique utilisé. Les provenances se classent en deux groupes assez nets, celui du Born avec les B, Z et Mi, et le groupe du sud groupant les provenances du Marensin (G, D et Mo) et celle du Portugal.

B — Pour le volume, une estimation seulement en a été faite : on a mesuré le diamètre à 1,30 mètre des arbres de plus de 3 mètres de haut et non celui du milieu ; on a calculé ainsi la grandeur $h \cdot \pi d^2_{1,30}/4$ qui diffère du vrai volume d'autant plus que la hauteur est plus différente de 2,60 mètres (mais elle en est en moyenne

a) Différences significatives entre les hauteurs moyennes en 1965

b) Estimation du volume à l'hectare en 1965

FIG. 10.

Résultats de la croissance en hauteur et en volume de la plantation comparative de Sylvabelle.

Les noms de provenances ne présentant pas de différences significatives entre elles sont reliés par le même trait, en haut au niveau de probabilité de 0,05 et en bas au niveau de 0,01.

assez voisine). En outre, on n'a évidemment pas pu inclure le volume des éclaircies de l'hiver 1964-1965 pour chaque élément de 10 mètres ; une vérification a posteriori a montré que le volume enlevé dans l'ensemble pour chaque provenance était proportionnel au volume restant sur pied.

Il serait par conséquent aventureux d'attribuer une valeur importante à la mesure du volume ; mais l'indication donnée par le classement (fig. 10) est intéressante en ce qu'elle recoupe très bien le classement en hauteur. Le regroupement des provenances du sud y est même encore plus net. Chez les provenances landaises, Zone littorale passe devant Bias non parce qu'elle serait de forme différente (diamètre plus fort à hauteur égale) mais parce qu'il y a un nombre de tiges plus élevé.

CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE

Ainsi, compte tenu des expériences étrangères dans lesquelles les tendances générales sont les mêmes, surtout quand le climat n'est pas très différent de celui de la région landaise, les trois plantations comparatives de provenances de Pin maritime apportent des renseignements précieux sur l'utilisation du Pin maritime dans le Sud-Ouest de la France.

En premier lieu, elles confirment la distinction assez nette en deux grands groupes en ce qui concerne la croissance :

— le groupe atlantique comprenant les provenances du Portugal, de Galice espagnole, des Landes et de leurs reboisements,

— le groupe du pourtour de la Méditerranée et de l'intérieur de l'Espagne et du Maroc, dans lequel se trouvent des provenances dont la croissance en hauteur est seulement la moitié de celle des premières; la plupart des provenances du groupe sont en outre assez sensibles au froid, et parfois très sensibles. Le seul caractère génétique intéressant à en retenir est la rectitude du fût des provenances corses.

À l'intérieur du groupe atlantique, la plus grande sensibilité au froid des provenances portugaises les fera écarter, d'autant plus qu'il n'a pas été mis en évidence — comme en Afrique du Sud et en Australie — qu'elles aient une meilleure croissance que les provenances landaises.

Enfin, parmi les provenances landaises, comme SWEET et THULIN (1963) l'ont aussi observé, il existe des différences de croissance, qui montrent ainsi que contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, les grands reboisements du XIX^e siècle n'ont pas bouleversé de façon considérable la structure génétique de la race géographique landaise. Ces différences sont particulièrement nettes dans l'expérience de Sylvabelle où les groupes du Born et du Marensin sont bien tranchés; il s'agit de différences à l'état juvénile, dont les essais de descendance individuelles étudiés plus loin nous permettront de mieux connaître les causes et les effets. Malheureusement, l'essai des Arrouilles ne permet pas de préciser si ces différences se maintiennent à l'état adulte.

En tout cas, la voie de l'amélioration du Pin maritime pour la région landaise ne semble pas devoir passer par une étude plus poussée des provenances; puisque ce sont les provenances locales les plus favorables, l'étude des différences génétiques qu'elles présentent peut très bien se mener de pair avec les différences entre les individus qui les composent, étude qu'il est beaucoup plus difficile de mener à bien pour des provenances éloignées et nombreuses.

C'est donc l'amélioration par sélection individuelle qui devra faire accomplir des progrès nouveaux.

TROISIÈME PARTIE

**L'AMÉLIORATION
PAR SÉLECTION INDIVIDUELLE**

INTRODUCTION

L'étude des plantes annuelles ou des animaux à très court cycle génératif comme la *Drosophile* ou la Souris a permis de vérifier un certain nombre de lois de la génétique quantitative concernant le *gain génétique* obtenu grâce à l'amélioration par sélection individuelle. Les arbres forestiers suivent ces lois, comme tous les êtres vivants, et si la vérification expérimentale n'a pu être effectuée que dans quelques cas particuliers, on peut cependant les appliquer pour une *prévision* des résultats à atteindre et pour une *orientation* des méthodes de travail.

Le but fondamental de tout sélectionneur est d'obtenir un *gain génétique* ΔG : partant d'une population de base dans un milieu donné — dont la valeur génétique moyenne G est égale dans ce milieu à la valeur phénotypique moyenne P —, il veut aboutir à une population nouvelle dont la valeur moyenne sera

$$G + \Delta G = P + \Delta G$$

dans le milieu considéré.

La formule fondamentale du gain génétique (LERNER, 1958) est :

[12]

$$\Delta G = i h^2 \sigma_p$$

i représente l'intensité de sélection, liée à la proportion d'individus sélectionnés par rapport au nombre total d'individus de la population de base. Il en sera traité avec plus de détails dans le premier chapitre sur la sélection.

h^2 est l'héritabilité du caractère que l'on cherche à améliorer ; elle représente l'intensité avec laquelle s'exprime le génotype dans le milieu considéré, et est égale à 1 au maximum si le caractère n'est pas influencé par le milieu. On peut encore la représenter par le rapport entre la variabilité génétique et la variabilité totale, somme de la variabilité génétique et de celle due au milieu : suivant que l'on porte au numérateur la seule variabilité V_A due aux effets additifs des gènes, ou V_A augmentée de la variance due à l'interaction et à l'épistasie, on obtient soit l'héritabilité au sens strict, soit l'héritabilité au sens large. Dans la suite de ce travail, on ne fera

appel qu'à l'héritabilité au sens strict, l'héritabilité au sens large ne pouvant être utilisée dans les calculs que dans le cas du croisement de deux génotypes particuliers ou dans celui de la reproduction végétative d'un génotype. L'héritabilité ainsi définie est dite *individuelle* car les unités de comparaison sont des individus; l'héritabilité *de familles* ne fait pas intervenir de notion nouvelle, mais comme elle concerne une comparaison où les unités de comparaison sont des moyennes de familles, on conçoit qu'elle soit plus forte que l'héritabilité individuelle surtout si les membres d'une même famille n'ont pas été soumis à l'action d'un même milieu environnant. L'estimation de l'héritabilité est traitée par FALCONER (1960) sur le plan général; pour les applications aux arbres forestiers, on verra en particulier STERN (1964), HATTEMER (in FAO/FORGEN 2a/3, 1963) et EHRENBURG (1963).

Le troisième facteur de l'équation [12], σ_P , est l'écart-type phénotypique, racine carrée de la variance phénotypique, et qui représente la *variabilité* du caractère étudié.

Le gain de sélection est exprimé dans l'équation 12 en valeur absolue, avec l'unité qui a servi à la mesure du caractère. Il peut s'exprimer en *valeur relative*, si l'on divise les deux termes de l'équation par G , valeur génotypique moyenne: on a alors

$$\Delta G/G = i h^2 \sigma_P/G$$

et comme $G = P$, valeur phénotypique moyenne, σ_P/P est le coefficient de variation phénotypique du caractère, soit C_v . En valeur relative, le gain de sélection s'écrit alors:

[13]

$$\frac{\Delta G}{G} = i h^2 C_v$$

équation qui exprime que le gain relatif de sélection pour un caractère est fonction de l'intensité de sélection, de l'héritabilité et du coefficient de variation phénotypique.

En fait, cette formule ne fait pas intervenir la durée pendant laquelle les opérations de sélection se sont déroulées: pour les arbres forestiers, cette durée t sera le temps en années qui s'écoule entre le moment où l'on sélectionne les arbres supérieurs et celui où l'on dispose de graines améliorées. $(\Delta G/G)/t$ exprimera le gain relatif par an qui doit être le plus élevé possible.

En outre, l'amélioration des arbres forestiers présente une difficulté particulière, la longueur de la période au bout de laquelle on peut juger des qualités d'un individu: il s'agit de l'âge d'exploitabilité qui, dans le cas pourtant très favorable du Pin maritime, doit être fixé à 40 ou 50 ans au moins. Ce laps de temps ne peut être attendu pour tirer des résultats au moins provisoires des travaux

d'amélioration. Mais apprécier le comportement pour un caractère avant le terme d'exploitabilité, surtout en ce qui concerne la croissance, revient à juger ce caractère à l'état juvénile: par conséquent, on ne juge pas vraiment le caractère adulte, mais un caractère qui lui est lié parce qu'ils ont des gènes en commun. Autrement dit, on sélectionne pour un caractère corrélé au caractère principal (FALCONER, 1960); dans ce cas, si les indices J et A représentent respectivement le caractère à l'état juvénile et à l'état adulte, h_J et h_A sont les racines carrées des héritabilités, r_{JA} la corrélation génétique entre le caractère à l'état juvénile et à l'état adulte, σ_{PJ} et σ_{PA} les écarts-types phénotypiques, le gain génétique relatif par an devient alors:

[14]

$$\frac{\Delta G}{G} \cdot \frac{1}{t_J} = i_J \cdot CV \cdot h_J \cdot h_A \cdot r_{JA} \cdot \frac{\sigma_{PJ}}{\sigma_{PA}} \cdot \frac{1}{t_J}$$

Ce gain est obtenu grâce à une sélection qui serait faite à l'intérieur de plantations comparatives de descendance, et il faut noter que l'intensité de sélection i_J tient compte à la fois de l'intensité de sélection des arbres plus en forêt et de celle pratiquée dans la plantation comparative. Il est intéressant de le comparer avec le gain apporté par la sélection de caractères adultes (équation 13): le rapport des gains est:

[15]

$$\frac{\text{sélection jeune}}{\text{sélection adulte}} = \frac{i_J}{i_A} \cdot \frac{h_J}{h_A} \cdot \frac{\sigma_{PJ}}{\sigma_{PA}} \cdot \frac{t_A}{t_J} \cdot r_{JA}$$

Les trois premières fractions sont, autant qu'on puisse en juger, assez voisines de 1. La sélection jeune donnera donc un gain relatif par an équivalent à la sélection adulte dès qu'on aura

$$r_{JA} > t_J/t_A$$

soit, si l'exploitabilité est à 40 ans et la sélection juvénile à 10 ans,

$$r_{JA} > 0,25.$$

Il suffit donc d'une corrélation juvénile adulte relativement faible pour obtenir un gain génétique identique par la sélection de caractères juvéniles. Un inconvénient est que la sélection juvénile devra être réitérée pour aboutir au bout de 40 ans au même gain total mais, par contre, les sylviculteurs disposeront de graine améliorée 30 ans avant.

Étant donné la lenteur des résultats à attendre de l'amélioration des arbres forestiers, il est donc très important de ne pas se tromper

trop lourdement au départ, et de faire porter les efforts dans la direction qui devrait donner les meilleurs résultats : mais en fait, cela suppose la connaissance de paramètres génétiques que justement nous ignorons. Il faudra donc, pour commencer, faire une sélection la meilleure possible, et profiter ensuite des premiers enseignements des plantations comparatives, alors même qu'ils ne nous renseignent que sur un comportement juvénile.

11 a

11 b

Fig. 11.
Arbre plus n° 43.18.
Commune de Mezos.

CHAPITRE PREMIER

LA SÉLECTION DES ARBRES PLUS, PHÉNOTYPES SUPÉRIEURS

L'importance de la sélection est fondamentale, puisque la suite des opérations d'amélioration ne peut avoir un effet favorable, c'est-à-dire un gain génétique, que si la sélection a été elle-même efficace. On examinera particulièrement dans ce chapitre les problèmes relatifs à la sélection des arbres supérieurs dans les peuplements forestiers ordinaires, mais les opérations de sélection interviennent aussi à d'autres stades, et en particulier dans les essais de descendance et dans les vergers à graines.

Les arbres sélectionnés en forêt, couramment appelés arbres « plus » (voir les mises au point par BOUVAREL, 1956 et WRIGHT, 1963) représentent seulement des phénotypes supérieurs. La valeur de leur génotype ne pourra être connue qu'après les résultats des essais de descendance, et ils deviennent alors des arbres d'élite. Pour le Pin maritime, l'arbre d'élite sera souvent représenté seulement par des plants greffés, l'arbre tête de clone ayant disparu.

La recherche de l'arbre plus a souvent été très empirique, résultant d'une conception subjective de la supériorité des arbres. La notion même d'arbre plus a été discutée, en particulier par BROWN et GODDARD (1961).

Pour le Pin maritime, nous avons essayé de rendre plus objectif le choix en définissant mieux les éléments de comparaison et l'intensité de sélection, en décomposant les objectifs de sélection en caractères relativement simples et peu nombreux, et aussi en définissant les bases d'indices de sélection qui devraient permettre un gain encore supérieur.

I — LE PROBLÈME DE LA COMPARAISON

Sélection implique comparaison, et la comparaison ne peut se faire qu'à l'intérieur d'ensembles homogènes: elle est assez facile

entre les pins d'un petit peuplement *équienne* comme le sont tous ceux de pins maritimes qui nous intéressent. Mais que signifiera la comparaison d'un arbre de 30 ans ayant poussé dans les dunes littorales avec un autre de 60 ans de l'intérieur de la lande?

1° La comparaison des valeurs relatives

On va faire l'hypothèse simplificatrice que les peuplements dont ils font partie appartiennent à la même population génétique: ce n'est vrai qu'en gros car l'étude des provenances a montré qu'il peut y avoir des différences significatives entre des origines landaises, au moins dans le jeune âge, mais les différences en jeu sont d'un ordre de grandeur bien inférieur à celui des différences dues au milieu. Les valeurs moyennes des peuplements seraient donc semblables si les conditions d'âge et de milieu étaient semblables. Par conséquent, si l'on exprime en pourcentage de la valeur moyenne du peuplement A la supériorité d'un arbre a pour un caractère donné, on pourra faire une comparaison avec le pourcentage de supériorité d'un arbre b d'un peuplement B, alors que la comparaison directe des valeurs a et b pour ce caractère ne voudrait rien dire.

2° Dispersion, normalité et écart réduit des répartitions

Mais 30 % de supériorité en surface terrière, par exemple, ne représentent pas le même degré de supériorité suivant que, à l'intérieur du peuplement, les surfaces terrières sont très groupées autour de la moyenne, ou au contraire dispersées suivant un large éventail. Cette dispersion s'étudie par le calcul de l'écart-type ou de son carré, la variance, qui est la moyenne des carrés des écarts à la moyenne de la population. L'utilisation de l'écart-type est particulièrement facile quand la population étudiée présente une répartition *normale*, suivant la loi de Laplace-Gauss. Or, précisément, la répartition normale existe dans les peuplements forestiers pour la plupart des caractères des arbres qui sont soumis à de nombreuses influences soit internes, soit externes.

Des « tests de normalité » ont été appliqués aux caractères qui nous intéressent pour la sélection pour voir si l'on peut considérer à bon droit que les populations étudiées sont normales: il s'agit du calcul du coefficient $\sqrt{B_1}$ de Pearson qui étudie la symétrie de la courbe de fréquence, et du coefficient A de Geary montrant si la courbe de fréquence est nettement moins, ou plus, aplatie que la courbe normale (voir tableau 21). L'hypothèse de normalité peut être retenue pour tous ces caractères; mais il faut noter qu'elle peut l'être aussi après remplacement des valeurs par leur logarithme, ce qui signifie que les caractères pourraient être aussi consi-

dérés comme satisfaisant à une *loi de répartition lognormale* à deux paramètres. Cette ambiguïté provient des faibles effectifs des échantillons (30 individus, comme on le verra). L'étude d'échantillons plus importants permettrait sans doute de mieux connaître la loi

TABLEAU 21

Fiche de calcul de l'arbre 38.39

	Surface terrière à 1,30 m dm ²	Surface terrière à mi-hauteur dm ²	Hauteur dm	Volume dm ³	Note de forme sur 90
Arbre plus	26,38	13,86	270,00	3742,16	70,00
Moyenne 30 voisins	10,23	4,85	216,73	1060,92	21,30
Ecart-type	2,30	1,21	16,90	309,97	7,37
Pearson $\sqrt{B-1}$	N	N	N	N	0,70
Geary A	0,87	N	N	N	N
<u>Coefficients de corrélation</u>					
	1,000				
	0,867	1,000			
	0,550	0,494	1,000		
	0,879	0,972	0,679	1,000	
	0,096	0,102	0,378	0,196	1,000
Ecart réduit sur 30 arbres	7,02	7,45	3,15	8,65	6,61
APRÈS TRANSFORMATION PAR LOG NEPERIEN					
Moyenne 30 voisins	2,42	0,90	5,38	7,41	5,30
Ecart-type	0,11	0,12	0,08	0,29	0,35
Pearson $\sqrt{B-1}$	N	N	N	N	N
Geary A	0,89	N	N	N	N
<u>Coefficients de corrélation</u>					
	1,000				
	0,849	1,000			
	0,552	0,537	1,000		
	0,853	0,974	0,714	1,000	
	0,036	0,099	0,367	0,180	1,000
Ecart réduit sur 30 arbres	4,40	4,44	2,85	4,45	3,56

moyenne de répartition, qui pourrait fort bien être une loi lognormale à trois paramètres, comme l'ont mis en évidence BLISS et REINKER (1965) pour le sapin de Douglas.

Qu'on utilise directement les données, ou après transformation logarithmique, un écart-type normal pourra dans tous les cas être calculé. Alors la supériorité de l'arbre a dans le peuplement A s'ex-

prime par son *écart-réduit*, quotient de sa différence avec la moyenne par l'écart-type. L'écart réduit permet ainsi de comparer un arbre a d'un peuplement A avec un arbre b d'un peuplement B, même si A et B sont différents et en particulier s'ils ont une dispersion différente.

3° La petite population de comparaison

Mais encore faut-il que les écarts-réduits s'appliquent à des ensembles dont les variations ne soient pas trop différentes. Il ne faudrait pas comparer celle d'un bouquet de 20 pins à celle d'un peuplement de 10 000 tiges, où le milieu présente des variations bien plus considérables: le plus gros arbre de ce peuplement, qui est peut-être dans une zone privilégiée, a un écart-réduit par rapport à l'ensemble du peuplement bien supérieur à celui calculé par rapport aux gros arbres qui l'entourent. Il faut donc prendre pour la population de comparaison des limites assez réduites pour diminuer les risques de changement du sol; mais il faut aussi pouvoir appliquer la loi des grands nombres dans les calculs; aussi a-t-on retenu comme unité de comparaison la petite population des *30 arbres qui entourent immédiatement l'arbre à juger*. Ces 30 arbres sont en général compris dans un cercle ayant le candidat pour centre; mais s'il existe une cause visible de variation de richesse du sol, comme par exemple une déclivité, les 30 arbres seront pris dans une ellipse dont le grand axe est perpendiculaire au sens de variation présumé.

Pour un caractère donné, on fera donc le calcul de la moyenne m et de l'écart-type s et l'écart-réduit du candidat de valeur M sera $e = (M-m)/s$. Le calcul pourrait aussi se faire sur l'ensemble des 30 arbres *et* de l'arbre candidat, avec $e' = (M-m)/s'$. En fait, dès qu'on a affaire à un arbre exceptionnel, il tend à augmenter anormalement l'écart-type, et comme d'autre part e et e' sont reliés par la relation

$$e = \frac{31 \sqrt{29}}{30 \sqrt{30}} \frac{e'}{\sqrt{1 - e'^2 \frac{(31)^2 - 30}{30}}}$$

comme le montre un calcul simple, il a été retenu finalement le mode de calcul avec les 30 arbres.

A l'intérieur d'un peuplement, le calcul de l'écart-réduit de tous les arbres par rapport à leurs 30 voisins permet ainsi de mieux les comparer entre eux, puisque l'on pourra comparer le meilleur d'une zone riche et le meilleur d'une zone pauvre. La population

des écarts-réduits est elle-même répartie suivant une loi normale.

De même les écarts-réduits de tous les arbres de tous les peuplements pouvant faire l'objet d'une sélection dans la forêt landaise sont répartis suivant une loi normale réduite, et il devient possible de définir l'intensité de sélection.

II — L'INTENSITÉ DE SÉLECTION DES ARBRES PLUS

1° Calcul théorique de l'intensité de sélection

L'intensité sera entendue ici au sens de FALCONER (1960): il s'agit de l'écart de sélection réduit, autrement dit du quotient, par l'écart-type, de la différence entre la population sélectionnée et la population de base. On sait que le gain de sélection est une fonction de i : $\Delta G = i\sigma p h^2$.

Or, l'intensité de sélection i peut se relier à la proportion d'individus sélectionnés p si l'on se réfère aux propriétés de la loi normale: en effet considérons la courbe normale qui représente la population des écarts-réduits (fig. 12). La proportion p des indi-

FIG. 12.
Intensité de sélection.

vidus sélectionnés est indiquée par la partie hachurée, située à droite de e_0 , valeur minimum de l'écart-réduit du caractère étudié. C'est en général p que l'on se donne en fonction de considérations tenant

au programme de sélection (effectif minimum pour éviter la consanguinité, effectif maximum de familles pouvant être étudiées en fonction des possibilités). e_0 se détermine facilement dans les tables de la loi normale [abscisse x pour $\pi(x) = 1-p$], ainsi que z qui est l'ordonnée de la courbe normale pour $x = e_0$. L'intensité de sélection i , qui est la moyenne de tous les e_j situés à droite de e_0 , est alors égale à z/p .

2° L'intensité de sélection des pins maritimes plus

La population de base dans laquelle on peut sélectionner des pins maritimes plus est l'ensemble des peuplements équiennes disponibles, d'une dimension moyenne suffisante; il faut en effet sélectionner des caractères *adultes* ou tout au moins ayant une forte corrélation avec l'expression qu'ils manifesteront à l'état adulte. On s'est fixé comme minimum une circonférence moyenne des peuplements de 75 centimètres correspondant à un âge d'environ 30 ans. Grâce aux résultats récents de l'Inventaire forestier national (1961, 1965 et 1966) pour la région landaise, on sait que le total des arbres composant des peuplements réguliers de plus de 75 centimètres de circonférence moyenne est de 70 000 000.

Compte tenu des moyens disponibles à consacrer à la recherche des arbres plus, aux pollinisations contrôlées et aux essais de descendance, on peut traiter 60 à 80 arbres par an, dans un programme étalé sur 15 ans. Le nombre d'arbres plus à sélectionner est alors de 1 000, soit une proportion retenue de $1/70\,000 = 0,00\,001\,428$ et une intensité de sélection $i = 4,385$. L'écart-réduit minimum est alors de 4,185.

Donc, si nous sélectionnons sur un seul caractère, ou sur un indice de sélection groupant plusieurs caractères, nous retiendrons tous les arbres ayant un écart-réduit supérieur à 4,185 pour ce caractère ou pour cet indice, et par hypothèse ce sont 1 000 arbres qui répondront à cette condition.

III — LES OBJECTIFS DE SÉLECTION ET LA MESURE DES CARACTÈRES

En matière forestière, les critères d'utilité d'un peuplement forestier varient souvent entre le moment de sa naissance et celui de sa coupe. Aussi convient-il de bien spécifier quels sont les caractères que l'on veut améliorer.

Que désire le sylviculteur actuel? Il souhaite des peuplements donnant le plus vite possible un rendement en bois ou en produits accessoires le plus élevé possible en quantité et en qualité.

Le problème des produits accessoires est pour l'instant placé au second plan: on a vu que le rendement économique de la gemme ne justifie plus la mise en œuvre d'un coûteux programme d'amélioration génétique. Toutefois, dans un avenir qui peut être très proche, les produits accessoires que constituent la beauté et le silence de la forêt peuvent devenir des objectifs de sélection; et par exemple l'élagage naturel pourrait être considéré comme un inconvénient au lieu d'un avantage.

Actuellement, notre but est uniquement celui de la production de bois. Distinguons-en les composantes:

1° Caractères à sélection faible

A — PRODUCTION INDIVIDUELLE ET PRODUCTION A L'HECTARE

« L'arbre ne doit pas cacher la forêt »: les aptitudes que nous rechercherons ne seront pas celles d'un individu isolé, mais d'un membre d'un groupe social, le peuplement forestier, dans lequel joue la concurrence. Ce phénomène commence seulement à être étudié (cf. STERN, 1966) et peu de données en sont connues. En ce qui concerne les pins maritimes, on a songé à tenir compte de cette concurrence dans la sélection pour le volume. Pour cela, on a étudié dans les placettes permanentes de sylviculture dont on connaissait l'histoire et dont un plan existait, si la croissance des arbres dépendait de leur distance moyenne à leurs 6 voisins les plus proches. Cette croissance était mesurée soit par la surface terrière à 1,30 m, soit — pour tenir compte des modifications apportées par les éclaircies — par l'accroissement en surface terrière dans les 5 dernières années. Il a été très surprenant de constater que *la croissance était indépendante de la distance moyenne des 6 plus proches voisins*. L'explication sylvicole que l'on peut en donner serait que les normes de densité à l'hectare appliquées dans ces placettes permanentes, aussi bien en éclaircie faible qu'en éclaircie forte, sont inférieures à celles où s'établit une concurrence notable. Sur le plan de l'amélioration, la conséquence à en tirer est qu'il ne semble pas nécessaire, dans des limites assez larges, de tenir compte, pour apprécier la supériorité d'un arbre plus, de l'espace dont il dispose. Néanmoins, pour le cas où dans le futur la connaissance en serait utile, on estime cet espace par une méthode très simple: on évalue la surface terrière au voisinage de l'arbre plus par deux mesures au relascope de Bitterlich prises à 3 m au nord et au sud de l'arbre. Cette surface terrière est à peu près la même que celle de la petite population des 30 arbres qui entourent l'arbre. Connaissant les surfaces terrières individuelles de ces 30 arbres, donc leur moyenne, on en tire le nombre d'arbres moyen à l'hectare dans la petite population et par conséquent la distance

moyenne entre ses arbres, que l'on peut comparer à la moyenne de la distance de l'arbres plus à ses six voisins.

B — LA RÉSISTANCE DES ARBRES

La résistance des arbres est un facteur de *quantité*: si telle descendance voit disparaître un grand nombre de ses membres, le nombre de tiges à l'hectare sera réduit. Il est difficile de sélectionner ce caractère dans le Pin maritime des Landes chez lequel le seul cataclysme qui s'est produit est jusqu'ici la mortalité due au froid: la sélection appliquée, nous l'avons vu, est celle de provenances, et non d'individus. La question des champignons des « maladies du rond », *Armillaria mellea*, *Fomes annosus*, *Rhizina inflata*, semble devoir être traitée beaucoup plus par des bonnes pratiques sylvicoles que par une amélioration génétique. Et si un parasite dévastateur survenait, comme *Matsucoccus* sur les pins maritimes des Maures, la solution semblerait devoir être recherchée dans une substitution d'essence plutôt que dans la sélection de pins maritimes résistants.

La résistance des arbres est aussi, quand ils ne meurent pas de l'attaque, un facteur de *qualité*. Et dans ce cas, nous avons appliqué seulement une sélection négative, en rejetant, en particulier dans le cas du « ver de pin », *Dioryctria splendidella*, les individus attaqués plus que la moyenne dans un peuplement où l'attaque est générale, ou ceux qui sont attaqués alors que les voisins ne le sont pas. La même règle a été appliquée dans le cas d'écoulements de résine inexplicables ou de trous de pic vert signalant une pourriture du cœur.

La proportion de candidats rejetés pour ces raisons est faible, aussi n'y a-t-il aucune influence sur l'intensité de sélection appliquée pour les autres caractères.

C — LA DENSITÉ DU BOIS

La densité théorique, ou le poids spécifique théorique du bois est le poids sec rapporté au volume vert (POLGE, 1963). Elle ne faisait pas partie des objectifs initiaux de sélection, mais a été cependant mesurée sur tous les arbres plus puisqu'on prélevait sur chacun d'eux ainsi que sur un de leurs voisins, une carotte à la tarière de Pressler pour vérifier leur âge. Les premiers résultats sont très encourageants (cf. plus loin chapitre II, II^e, 2^o). Mais il semble qu'un gain important pourra être obtenu par la seule sélection dans les plantations de descendance. En outre, il faut que la doctrine des utilisateurs soit bien établie, et qu'ils indiquent très clairement s'ils veulent des arbres à haute densité (rendement en pâte à papier, résistance mécanique du bois supérieure) ou à faible densité (en particulier pour certains types de pâte à papier).

2^o Caractères à forte sélection: la croissance et la forme

L'arbre plus tel que l'ont défini les forestiers scandinaves est un arbre qui tranche sur ses voisins par sa taille et par sa forme. Sa découverte résulte donc d'une chasse, qui a été entreprise systématiquement, depuis 1960 pour le Pin maritime: une équipe constituée d'un technicien et de trois ouvriers parcourt complètement commune après commune, tous les peuplements forestiers réguliers et équiennes, de plus de 30 ans: l'autorisation, puisqu'il s'agit de forêts privées, en est demandée au maire et au Syndicat des sylviculteurs et — fait notable — le meilleur accueil a toujours été réservé par les propriétaires avec qui on ne prend contact que si un arbre plus est découvert chez eux. L'équipe se place « en virée » élargie à une distance de 30 à 40 mètres entre les hommes. Dès qu'un candidat est repéré, le chef d'équipe l'examine pour la forme et la santé, juge s'il « fera le poids » en quantité, et fait exécuter alors quelques mesures rapides: on mesure la circonférence moyenne à hauteur d'homme des cinq plus gros arbres parmi les 30 voisins, que l'arbre plus doit dépasser de 10 % au moins. Au vu de ces mesures, on décide immédiatement s'il sera conservé pour la sélection définitive qui n'a lieu que plus tard lorsque les mesures complètes auront été établies, en général au moment de la récolte des greffons. Ceci amène à greffer des arbres qui ne satisfont pas aux normes de sélection, mais fait finalement gagner du temps.

A — LA CROISSANCE EN VOLUME

a) *Le volume sur écorce.*

Au début, on ne jugeait les arbres que sur leur diamètre à hauteur d'homme, ou, s'ils portaient de nombreuses cares de gemmage, à 3 mètres de hauteur. En fait, le Pin maritime présente un très fort empatement à la base (MAUGÉ, 1961). D'autre part, quoique la hauteur du Pin maritime soit peu variable dans un peuplement (coefficient de variation de 7,27 %, tableau 21, page 862), il y a lieu de la prendre en considération. Aussi maintenant apprécie-t-on la croissance par la grosseur à mi-hauteur g et par la hauteur h . Le produit de ces deux grandeurs donne directement le volume $v = gh$, sans passer par le coefficient de forme nécessaire si on utilise la grosseur à hauteur d'homme.

Les mesures de hauteur sont effectuées au dendromètre de Blüme-Leiss sur l'arbre plus et ses 30 voisins. Le diamètre au milieu de la hauteur est ensuite mesuré en se repérant sur une perche graduée placée contre l'arbre, soit au dendromètre Barr et Stroud, soit au compas à pentaprismes de R. Wheeler.

Ces données sont portées sur une fiche où sont aussi indiquées les circonférences des arbres à 1,30 mètre.

b) *L'épaisseur de l'écorce* n'est pas un facteur négligeable puisque le tronc de Pin maritime contient de 25 à 35 % d'écorce. Ses variations sont assez faibles, et jusqu'ici on n'en a pas tenu compte pour éliminer des arbres à écorce très épaisse. On la mesure cependant suivant quatre directions perpendiculaires, sur l'arbre plus et cinq de ses voisins situés vers la moyenne de grosseur. La mesure en sera faite prochainement dans les plantations de descendance, et s'il s'agit d'un caractère à très forte héritabilité et à très forte corrélation jeune-adulte, une plus grande considération lui serait donnée à l'avenir.

B — LA FORME DE L'ARBRE

Il s'agit d'un caractère complexe à incidences aussi bien sur la quantité que sur la qualité: par exemple la sinuosité du tronc entraîne des déchets importants en scierie surtout avec les débits en grande dimension, et provoque aussi la présence de bois de compression, nuisible aux qualités technologiques. Par ailleurs, il est assez difficile de l'apprécier de façon quantitative: certes, il est possible de mesurer des rayons de courbure (LACAZE, 1964), l'angle fait avec la verticale, ou la grosseur relative des branches par rapport au diamètre de la tige là où elles s'en détachent. On a jugé préférable d'user, au lieu de ces mesures précises, qu'on n'aurait pu effectuer que sur très peu d'arbres outre l'arbre plus, de notes subjectives pour différents caractères de forme permettant une comparaison statistique. L'arbre plus est noté entre le 15^e et le 16^e témoin pour ne pas le défavoriser ou l'avantager. Ces notes sont données de 1 à 9, la moyenne étant de 5. Ce sont (les coefficients sont entre parenthèses): la verticalité (2), la rectitude générale (4), la rectitude locale (2) (absence de petites déformations), le facteur-branches (1) (finesse, élagage naturel) et le facteur cime (1) (régularité, étroitesse, densité du feuillage).

Ces différentes notations, pondérées par leurs coefficients, donnent une note de forme globale allant de 10 à 90 pour chacun des arbres. La note globale moyenne des 30 arbres varie d'une petite population à l'autre, de 20 à 40, ce qui reflète une influence du milieu mais très probablement aussi des variations génétiques, créées par l'homme ou artificielles. Jusqu'ici, il ne peut être tenu compte que des seules influences du milieu qu'on suppose s'être exercées de la même manière sur les 30 arbres d'une petite population (grêle, vent dominant, attaque d'écureuils, etc.).

Cette note globale, représentée pour chaque arbre plus par son écart-réduit dans la population des 30, est donc un indice de forme groupant différents caractères sélectionnés, auquel un *poids* a été attribué de façon arbitraire. Les données étant toutes conservées individuellement, on pourra calculer dans les essais de descendances

l'hérédité de chacun de ces caractères de forme, ainsi que leurs corrélations, de façon à pouvoir construire un véritable indice de sélection génétique pour la forme.

C — LES RÉSULTATS DES MESURES :

VARIABILITÉ ET CORRÉLATIONS

Pour chaque population de 30 arbres et de l'arbre plus, les grandeurs mesurées et la note de croissance font l'objet d'un calcul programmé sur machine électronique CAE 510: un exemple en est donné dans le tableau 21, page 862, pour l'arbre 38,39 qui est un des champions des arbres plus: pour chacun des 6 caractères étudiés sont donnés (pour les 30 arbres-témoins, non compris l'arbre plus) la moyenne, l'écart-type, les tests de normalité, les corrélations avec les 5 autres caractères, ainsi que l'écart-réduit de l'arbre plus. Les mêmes données sont calculées après transformation par logarithmes népériens. Si l'arbre plus 38,39 est extraordinaire, la population qui l'entoure ne l'est pas. Les coefficients de variation, ainsi que les corrélations, ne diffèrent pas essentiellement de ceux calculés sur l'ensemble de 60 petites populations, portés au tableau 22 (*). On notera que le coefficient de variation de la hauteur est faible, par rapport à ceux de la surface terrière, du volume et de la forme: à hérédité égale, pour une même intensité de sélection, le pourcentage de gain en hauteur serait donc plus faible que celui en surface terrière par exemple s'ils étaient sélectionnés séparément.

En ce qui concerne les corrélations phénotypiques observées, on notera que le coefficient est plus élevé pour la hauteur avec la surface terrière à 1,30 mètre (0,59) qu'avec la surface terrière au milieu (0,46): peut-être cela est-il dû au fait que la plus grande partie de la hauteur est atteinte dans le jeune âge, et que la section à 1,30 m comprend aussi tous les accroissements en diamètre du jeune âge. On notera aussi que le volume est beaucoup plus corrélé avec la surface terrière au milieu (0,98) qu'avec la hauteur (0,64). Par contre, la note de forme n'est pas corrélée avec les autres caractères, sauf avec la hauteur: malgré sa faible valeur (0,14) ce coefficient est significatif.

IV — LA SÉLECTION POUR PLUSIEURS CARACTÈRES

Il est rare que l'on s'intéresse à l'amélioration d'un seul caractère à la fois. Il est possible par ailleurs, quand il s'agit d'un carac-

(*) Les coefficients de corrélation ont été calculés après transformation de r en $z = \text{Arg th } r$.

TABLEAU 22

Valeurs moyennes et corrélations pour les petites populations de 30 arbres

	Surface terrière à 1,30 m dm ²	Surface terrière à mi-hauteur dm ²	Hauteur dm	Volume dm ³	Note de forme
Moyenne	11,22	4,94	218	1113	28,1
Ecart-type	2,74	1,47	15,8	364	9,2
Coefficient de variation	24,4 %	29,8 %	7,27 %	33,7 %	32,7 %
	Coefficient de corrélation				
Surface terrière à 1,30 m	1				
Surface terrière à mi-hauteur	0,83 0,81 (1) 0,85	1			
Hauteur	0,59 0,54 0,63	0,46 0,42 0,52	1		
Volume	0,86 0,84 0,87	0,98 0,98	0,64 0,60 0,67	1	
Note de forme	0,03 N.S. (2)	0,06 N.S.	0,14 0,08 0,20	0,08 0,02 0,14	1
(1) Limites pour la probabilité 0,01 - (2) non significatif à 0,01					

tère à hérédité quantitative, donc commandé par de nombreux gènes, de considérer ce caractère comme composé de caractères plus simples: par exemple le caractère « volume de la tige » du Pin maritime peut se scinder en deux caractères, hauteur et surface terrière au milieu, ou en trois, hauteur, surface terrière à 1,30 m et coefficient de forme. La sélection se pratique alors de trois façons (LERNER, 1958).

1° *La sélection en tandem* consiste à sélectionner un caractère dans la population de base, puis l'autre caractère dans la génération F_1 de la population sélectionnée, revenant au premier caractère dans la F_2 et ainsi de suite. Il est clair que cette méthode est d'application difficile avec les arbres forestiers en raison de la longueur des générations. Nous en utilisons toutefois une variante quand nous sélectionnons précocement, à l'intérieur des essais de descendance des phénotypes sélectionnés pour la croissance, les individus ayant la plus forte densité du bois (cf. ci-dessous, chapitre II, II, 3°): mais nous ne savons pas encore si la sélection pour la croissance a été effective.

2° Dans la sélection en *niveaux indépendants*, on fixe un seuil de sélection pour chacun des caractères, et on ne retient que les individus qui dépassent les seuils ainsi fixés. Mais cette méthode présente de graves inconvénients quand les caractères étudiés ont des héritabilités et des variabilités phénotypiques très différentes, comme le souligne LERNER (1958) d'après HAZEL et LUSH (1942): par exemple dans le cas de deux caractères non corrélés A et B, pour une proportion d'individus sélectionnés de 0,20, si le rapport

$$wA \ h^2_A \ \sigma_A / wB \ h^2_B \ \sigma_B$$

(w = poids économique, h^2 = héritabilité, σ = écart-type phénotypique) vaut 4, la sélection en niveaux indépendants retiendra des individus ayant uniquement une supériorité pour le caractère A, le caractère B ne recevant aucune sélection.

3° Malgré l'incertitude qu'elle comporte (KEMPTHORNE, 1957), la *méthode de sélection par indice* est donc très intéressante. Rappelons d'après FALCONER (1960) que, dans le cas de deux caractères X et Y à sélectionner, si P_X et P_Y en sont les valeurs phénotypiques dans un individu, l'indice I de sélection sera de la forme $I = P_X + WP_Y$, W étant une grandeur propre à la population sélectionnée, fonction de caractères génétiques et de critères économiques.

A — LE CALCUL DU COEFFICIENT W

Partons des équations (*) de FALCONER (1960, p. 326-7). Soit r_A et r_P les corrélations génétique et phénotypique de X et Y, h^2_X et h^2_Y leurs héritabilités, σ_X et σ_Y leurs écarts-types phénotypiques, et w le rapport de leur poids économique exprimé par l'intérêt relatif d'un gain d'une unité de Y par rapport à une unité de X. Posons $k^2 = h^2_X/h^2_Y$ et $t = \sigma_X/\sigma_Y$.

On obtient, toutes réductions faites :

$$W = \frac{wt + r_A k t^2 - r_P k^2 t^2 - w k t r_P r_A}{k^2 t + k w r_A - r_P w - k t r_P r_A}$$

On voit que W ne dépend pas des valeurs des héritabilités ou de celles des écarts-types, mais uniquement de leurs rapports. Par contre, il dépend des valeurs des corrélations.

a) Les variations de W.

Il serait trop compliqué d'étudier toutes les combinaisons possibles de cette formule. Prenons simplement quelques cas particuliers :

Si les corrélations génotypique et phénotypique sont nulles, $r_A = r_P = 0$; W devient $W = w/k^2$, ce qui se ramène à l'expression examinée à propos de la sélection en niveaux indépendants, car $w = (w_B \sigma_B) / (w_A \sigma_A)$. On voit que dans ce cas, il faudra donner d'autant plus d'importance au caractère Y que son héritabilité est plus forte par rapport à celle de X.

Si les héritabilités sont égales entre elles et si la corrélation phénotypique est égale à la corrélation génétique, on a

$$k = 1, r_A = r_P;$$

dans ce cas, $W = w$. L'emploi d'un indice de sélection n'apportera rien.

(*) Ces équations sont les suivantes : si H est le mérite, ou la valeur d'amélioration composée correspondant à la valeur phénotypique composée $X + WY$, on a :

$$W = \frac{(\sigma_X^2 \text{COV}_{HY} - \text{COV}_{HX} \text{COV}_{XY})}{(\sigma_Y^2 \text{COV}_{HX} - \text{COV}_{HY} \text{COV}_{XY})}$$

avec

$$\text{COV}_{HX} = h_X^2 \sigma_X^2 + w r_A h_X h_Y \sigma_X \sigma_Y$$

$$\text{COV}_{HY} = w h_Y^2 \sigma_Y^2 + r_A h_X h_Y \sigma_X \sigma_Y$$

$$\text{COV}_{XY} = r_P \sigma_X \sigma_Y$$

b) *Le calcul du poids économique w .*

L'attribution d'un poids économique aux caractères X et Y est très difficile. D'après LERNER, w représente la valeur relative d'une augmentation d'un écart-type du caractère Y par rapport à une augmentation d'un écart-type du caractère X. Pour FALCONER (1960), l'augmentation dont il s'agit est d'une unité de mesure et non d'un écart-type.

Le calcul de w est relativement simple si on veut utiliser un indice combinant linéairement la surface terrière g et la hauteur h . En effet $v = g \cdot h$; nous cherchons un index $I = g + W h$, car seule la combinaison linéaire de g et de h nous permet de considérer que I a une répartition normale si g et h l'ont. Or, puisque $v = g \cdot h$, l'accroissement relatif $\Delta g/g$ a pour nous le même intérêt économique que l'accroissement relatif $\Delta h/h$, d'où $\Delta g/g = \Delta h/h$ et $\Delta g/\Delta h = g/h$; mais le poids économique w de h par rapport à g au sens de FALCONER est défini par la relation suivante: $\Delta g = w \Delta h$, on en tire $w = \Delta g/\Delta h$ et comme $\Delta g/\Delta h = g/h$, $w = g/h$.

Le poids économique de la hauteur par rapport à la surface terrière est donc égal au rapport inverse des valeurs.

D'après le tableau 22, page 871, on voit qu'en moyenne,

$$w = 4,94/218 = 0,02266 = 1/44.$$

Calculer le poids économique relatif de la forme par rapport au volume est beaucoup plus difficile, car on ne sait pas comment juger l'intérêt d'une augmentation relative de la note de forme par rapport à une augmentation relative identique du volume; l'augmentation de prix du bois peut être considérée comme proportionnelle à l'augmentation de volume, mais elle peut être plus que proportionnelle, ou moins que proportionnelle à l'augmentation de note de forme. Dans ce cas, il faut attribuer un poids arbitraire à la forme; nous avons choisi le facteur $1/3$. Le poids économique relatif de la forme par rapport au volume est donc dans ce cas: $w = (1/3)(v/f)$, v étant le volume moyen et f la note de forme moyenne. w est donc, avec les unités utilisées, égal à

$$1113/(28,1 \cdot 3) = 13.$$

B — L'UTILITÉ D'UN INDICE DANS LA SÉLECTION DU PIN MARITIME

Ignorant jusqu'ici les paramètres génétiques nécessaires pour le calcul exact de W , donc de l'indice, on ne peut que faire des suppositions sur leur valeur.

a) *L'indice volume-forme.*

Une simplification importante peut être apportée ici: en effet, l'ensemble des mesures effectuées montre que la corrélation phénotypique est pratiquement nulle entre ces grandeurs; sa valeur est en effet de 0,08 (tableau 21, page 00).

D'un autre côté, la corrélation des moyennes de forme et de volume dans l'essai de descendance D 441 (voir au chapitre suivant, tableau 35) est 0,16, valeur non significative: cette corrélation peut être considérée étant donné la répartition au hasard des familles, comme proche de la corrélation génétique. Donc r_A et r_P sont très voisins et presque nuls, de l'ordre de 0,01. En outre, les héritabilités — au moins à l'état jeune — sont très voisines comme le montre le tableau 32, et W se réduit donc à w : dans ce cas, un index ne nous apportera pas de gain supplémentaire. Il suffira de pondérer les deux facteurs, en sélection indépendante, par le poids arbitraire choisi. Si leur pondération était égale, la proportion d'arbres retenus serait

$$\sqrt{\frac{1}{70\,000}}$$

au titre d'un caractère et

$$\sqrt{\frac{1}{70\,000}}$$

au titre de l'autre (cf. LERNER, 1958, p. 177). Le poids du volume étant de 3, la proportion retenue pour le volume sera

$$\frac{1}{\sqrt{3}} \cdot \sqrt{\frac{1}{70\,000}}$$

soit environ 1/450; parmi les arbres sélectionnés pour le volume, nous en retiendrons ensuite pour leur forme,

$$\sqrt{3} \sqrt{\frac{1}{70\,000}}$$

soit environ 1/150.

Les écarts-réduits, seuils de sélection, seront alors calculés suivant la méthode exposée en II, 1° de 2,84 pour le volume et de 2,47 pour la forme.

C'est en partant de cet écart-réduit de 2,84 pour le volume qu'a été établie la règle pratique de terrain de sélection pour 10 % de supériorité en circonférence par rapport aux cinq plus gros des 30 voisins. Pour la forme, ce n'est que par expérience que le sélectionneur peut estimer, avant mesures, la supériorité de l'arbre plus.

b) *L'indice de sélection surface-terrière hauteur.*

Sélectionner sur le volume dendrométrique $v = gh$ revient à sélectionner suivant un indice égal à $g + wh$, w étant le poids économique de h par rapport à g , égal à g/h . Sélectionner suivant l'indice $I = g + Wh$ qui donne le gain génétique maximum, et qui mesure en quelque sorte le volume génétique des arbres n'est intéressant que si W est très différent de w .

Pour calculer W (équation [8]), nous connaissons $w = 1/44$; $t = 1/11$ et $r_P = 0,46$ (tableau 22, page 871); h_g^2 et h_h^2 sont assez différents comme le montre le tableau 32, au moins à l'état juvénile: en moyenne, on peut en extrapolant pour l'état juvénile, prendre

$$k = \sqrt{h_g^2/h_h^2} = 1/2.$$

Enfin r_A , corrélation génétique entre la surface terrière et la hauteur adultes est inconnu. Mais on verra plus loin que, toujours à l'état juvénile (chapitre II, 2^e, E) la corrélation génétique est pratiquement égale à la corrélation phénotypique. On prendra donc $r_A = r_P = 0,46$.

Tous calculs faits, on trouve $W = 0,193$ alors que $w = 0,023$. Donc W est 8 fois plus grand que w , autrement dit il nous faut donner un poids 8 fois plus grand à la hauteur que nous ne lui en donnerions en appliquant la formule $v = gh$.

Naturellement, cet indice n'est valable qu'en fonction de données provisoires, k et r_A n'étant connus qu'à l'état juvénile. L'imprécision de la connaissance de r_A n'a d'ailleurs qu'une importance assez faible car si r_A tend vers 0 ou vers 1, W tend vers 0,142 ou vers 0,0409, c'est-à-dire qu'il reste très nettement supérieur à w . Par contre, il n'est pas certain du tout que k reste de l'ordre de 1/2: au contraire les données existantes (TODA, NAKAMURA et SATOO, 1959, et SAKAI et HATEKEYAMA, 1963, in FAO/FORGEN 2a/4) trouvent pour la hauteur et la circonférence à 1,30 mètre — légèrement différente il est vrai, de la surface terrière à mi-hauteur — des héritabilités voisines chez *Cryptomeria japonica* à 42 ans, et *Abies sakhalinensis* (âge non précisé). Or si $k = 1$ et si $r_A = r_P$, on sait que $W = w$, et qu'un indice ne se justifie plus. Il faudrait donc connaître au plus tôt les héritabilités correspondantes. En attendant, nous utiliserons, malgré leurs imperfections, les héritabilités calculées pour l'état juvénile.

C — LE GAIN GÉNÉTIQUE
APPORTÉ PAR LA SÉLECTION AVEC INDICE

D'après LERNER (1958), l'efficacité d'un indice de sélection I par rapport au gain qu'on obtiendrait si la vraie valeur du génotype était connue se mesure par sa corrélation avec la vraie valeur G du génotype, r_{GI} .

L'efficacité relative de deux indices I_2 et I_1 sera donc

$$E = I_2 / I_1 = \frac{r_{GI_2}}{r_{GI_1}}$$

Calculons l'efficacité du « volume génétique » $I_2 = g + Wh$ par rapport au « volume dendrométrique » $I_1 = g + wh$.

$$r_{GI_1} = \text{COV}_{GI_1} \times \frac{1}{\sigma_{I_1}} \times \frac{1}{\sigma_G}$$

$$r_{GI_2} = \text{COV}_{GI_2} \times \frac{1}{\sigma_{I_2}} \times \frac{1}{\sigma_G}$$

$$E = \frac{\text{COV}_{GI_2}}{\text{COV}_{GI_1}} \times \frac{\sigma_{I_2}}{\sigma_{I_1}}$$

$$= \frac{\text{COV}_{Gg} + w \text{COV}_{Gh}}{\text{COV}_{Gg} + w \text{COV}_{Gh}} \cdot \sqrt{\frac{\sigma_g^2 + w^2 \sigma_h^2 + 2 w \text{COV}_{gh}}{\sigma_g^2 + w^2 \sigma_h^2 + 2 w \text{COV}_{gh}}}$$

Cette expression peut s'exprimer, en utilisant les mêmes notations que celles utilisées pour calculer W dans l'équation 8:

$$E = \frac{k^2 t^2 + k t r_A (w + w) + w w}{k^2 t^2 + 2 w k t r_A + w^2} \cdot \sqrt{\frac{t^2 + w^2 + 2 w t r_p}{t^2 + w^2 + 2 w t r_p}}$$

Où, en prenant

$$w = 1/44, t = 1/11, k = 1/2$$

$$r_A = r_P = 0,46, W = 2/11$$

on trouve $E = 6,8$.

L'intérêt de l'indice de sélection ainsi calculé est donc considérable, puisqu'il multiplie par près de 7 le gain qu'on obtiendrait en sélectionnant sur le volume dendrométrique.

Il faut remarquer que le gain de sélection par le volume est lui-même très inférieur à celui qu'on obtiendrait par la sélection en niveaux indépendants en sélectionnant sur la surface terrière et sur la hauteur pondérées de façon convenable: en effet, les gains relatifs de sélection sur la surface terrière et sur la hauteur peuvent s'écrire

$$\Delta g/g = i_g h^2_g CV_g \text{ et } \Delta h/h = i_h h^2_h CV_h.$$

$\Delta g/g$ doit être égal à $\Delta h/h$, puisqu'ils ont la même importance pour le volume. Or, nous avons admis $h^2_g/h^2_h = 1/4$ et on sait que $CV_g \neq 4 CV_h$ (tableau 22, page 871). Donc, il faut faire

$$i_g = i_h, \text{ c'est-à-dire } 1/P_g = 1/P_h = \sqrt{1/P_v};$$

P_g , P_h et P_v étant les proportions de sélection retenues. On a vu plus haut que $P_v = 1/450$, donc il faudrait sélectionner un arbre sur 21 pour la surface terrière, et parmi les arbres retenus, n'en garder que 1 sur 21 pour la hauteur. Cela signifie qu'on prendrait les arbres supérieurs de 2 écarts-types à la moyenne, ou encore exprimé en fonction du coefficient de variation, ceux présentant une supériorité de 15 % en hauteur et 60 % en surface terrière à mi-hauteur.

Le gain de sélection de cette méthode par rapport à la sélection d'après le volume peut s'estimer en considérant qu'elle ne tient pas compte des corrélations génotypique et phénotypique: elle correspond donc à une sélection par indice I_3 où $ra = rp = 0$, donc à $W = w/k^2 = 4 w$, et $E = I_3/I_1 = 2,6$. (On notera que dans le calcul de E , ra et rp ont à être pris en considération).

Par conséquent, la sélection en niveaux indépendants pour la surface terrière et pour la hauteur qui tiendrait compte des héritabilités et des variabilités différentes, mais non des corrélations, apporterait elle aussi un gain supérieur à celui apporté par la sélection d'après le volume, mais nettement moins que celui apporté par l'indice.

Enfin, il est intéressant de savoir ce que serait le gain de sélection par rapport à la sélection par le volume si l'on choisissait les arbres uniquement d'après leur hauteur ou d'après leur surface terrière.

Dans le premier cas, il suffit de poser $W = 0$ dans l'expression de E : on obtient $E = 0,63$.

Dans le deuxième cas, il faut transformer l'expression E en remplaçant k , t , w et W par leurs inverses, car les calculs sont valables pour un indice $I = (1/W) g + h$, et on pose alors $1/W = 0$; on obtient d'ailleurs la même valeur $E = 0,63$, ce qui n'a rien d'étonnant puisque, nous l'avons vu, les gains génétiques en pourcentage sont identiques pour g et h .

En résumé, la sélection d'après le volume dendrométrique est supérieure de 50 % à la sélection d'après la seule surface terrière au milieu ou la seule hauteur.

Mais elle ne donne que les 4/10 du gain obtenu en pondérant l'importance donnée à la surface terrière et à la hauteur en sélection indépendante.

Enfin elle ne donne que le 1/7 du gain obtenu en utilisant un indice de sélection.

Bien entendu, ces conclusions ne sont valables que si k , rapport des héritabilités, vaut 1/4 et si la corrélation génétique $r_A = r_P = 0,46$. Mais en l'absence d'autres connaissances, c'est l'hypothèse la plus probable. Il y a donc lieu de *donner à la hauteur relative des arbres plus une importance bien plus grande qu'il ne leur en a été attribué jusqu'ici.*

CHAPITRE II

LES PLANTATIONS EXPÉRIMENTALES ET LEURS RÉSULTATS

INTRODUCTION

La sélection des arbres « plus » en forêt permet seulement de choisir des phénotypes qui ont poussé dans des conditions de milieu naturel différentes et qui ont été soumis à des règles de sylviculture, en particulier d'éclaircie, très différentes: nous sommes finalement peu renseignés sur le génotype de ces arbres qui, seul, nous intéresse. Il suffirait, bien entendu, que nous connaissions les paramètres génétiques des caractères soumis à la sélection pour être certains d'arriver à une amélioration génétique. Or, pour connaître directement ces paramètres d'après le simple examen de la population naturelle, des études récentes de SAKAI et HATEKEYAMA (in FAO/FORGEN 2a/4, 1963) sur *Abies sakhalinensis* ont abouti à une méthode élégante mais jusqu'ici aucun travail n'a été publié pour d'autres espèces. Pour le Pin maritime, qui devrait satisfaire aux conditions nécessaires, cette méthode est certainement pleine d'avenir mais n'a pas été encore étudiée. L'estimation des paramètres génétiques ne peut donc se faire que par les méthodes classiques utilisant des plantations expérimentales spécialement conçues pour séparer au mieux l'action du milieu de celle de l'hérédité: ceci est possible pour un lieu donné grâce à des dispositifs statistiques où les unités génétiques (génotypes ou familles de parents des génotypes) sont affectées de façon aléatoire dans des parcelles répétées sur le terrain. De cette manière, les plantations permettent de séparer, surtout à l'intérieur de l'action du milieu, celle due à

l'hétérogénéité du sol. En raison du caractère pérenne des arbres forestiers, elles intègrent aussi les variations climatiques annuelles dans la mesure où on s'intéresse à un caractère cumulatif comme par exemple la croissance en volume. Mais si elles n'ont pas besoin d'être répétées dans le temps, elles devraient l'être dans l'espace pour mesurer l'interaction du génotype avec le sol et avec le climat.

Ces plantations expérimentales peuvent être constituées soit de clones, soit de plants de semis.

Dans le premier cas, il s'agit presque toujours chez les résineux de plants greffés où la partie aérienne seule représente le génotype à l'étude. Si on fait abstraction de l'aptitude individuelle des différents clones au greffage, l'action des porte-greffe sur les greffons d'un même clone peut être considérée comme une action du milieu extérieur; les plantations de clones peuvent ainsi permettre d'estimer les qualités génétiques en ce qui concerne le pouvoir photosynthétique de la partie aérienne. Seules les boutures renseigneraient aussi sur les capacités du système racinaire: les connaissances actuelles de la physiologie devraient permettre bientôt d'avoir des systèmes racinaires bien constitués dès le départ. La sélection clonale des arbres forestiers a été étudiée récemment sur le plan théorique par LIBBY (1964).

En ce qui concerne les plantations comparatives de semis, il s'agit de plants présentant une *parenté* avec les génotypes à étudier, donc une ressemblance pour les caractères métriques; le degré de ressemblance permet en particulier d'évaluer l'héritabilité au sens strict de ces caractères, qui mesure la proportion de variance additive (FALCONER, 1960). Chez les arbres forestiers, les familles de parents sont constituées par des descendants des phénotypes, descendances maternelles si les graines ont été obtenues par fécondation libre ou descendances diallèles si elles résultent de croisements contrôlés. Les descendances diallèles constituent un matériel beaucoup plus intéressant parce qu'elles permettent de connaître non seulement la variance additive — avec une précision bien meilleure — mais aussi les variances dues à la dominance et à l'épistasie; mais on ne peut en disposer que plusieurs années après la sélection (6 ans pour le Pin maritime où le premier essai diallèle sera semé en 1966), aussi les résultats dont il sera fait état ici ne portent que sur des descendances maternelles. Il existe une bibliographie très abondante sur les plantations comparatives de descendances forestières au sujet desquelles on trouve une mise au point par JOHNSON (in FAO/FORGEN 2a/1, 1963).

Dans ce chapitre, nous décrirons les plantations existantes et nous examinerons les résultats acquis d'ores et déjà malgré leur jeune âge puisque les plus anciennes ne remontent qu'à 1960.

I — LE MATÉRIEL ET LES MÉTHODES

1° Les plantations de clones

Les plantations existantes, provenant de plants greffés, ont été étudiées au départ dans l'esprit de la méthode scandinave d'amélioration (LARSEN, 1956) pour constituer d'une part des parcs à clones et, d'autre part, des vergers à graines, dont le rôle n'est pas a priori d'estimer les paramètres génétiques des caractères quantitatifs : les parcs à clones ont essentiellement pour but de constituer une réserve des génotypes sélectionnés en cas de disparition des arbres « plus » et de permettre dans des conditions matérielles beaucoup plus faciles les croisements contrôlés entre ces génotypes. Le verger à graines d'arbres « plus » suppose une certaine amélioration génétique à partir des phénotypes (avant les résultats des essais de descendance) et produit rapidement de la graine présentant une certaine supériorité.

Les deux parcs à clones existants (l'Hermitage J et Lagnereau) sont la répétition l'un de l'autre à 30 kilomètres de distance pour prendre des assurances contre le danger d'incendie. Pour chaque clone, ils contiennent respectivement 5 et 3 plants greffés placés côte à côte à 4 m de distance sur des lignes espacées de 4 m. Il n'y a donc pas de répétition avec répartition au hasard à l'intérieur des parcs, la seule répétition étant constituée par l'ensemble des deux parcs.

Au verger à graines, situé comme nous l'avons vu à Saint-Pée-sur-Nivelle (Basses-Pyrénées) pour l'isoler du pollen étranger, les clones sont représentés en principe par 12 plants greffés (mais par plus ou moins de 12 suivant les pourcentages de reprise individuelle). Les plants d'un clone ont été disposés au hasard pour l'ensemble des plants installés la même année (représentant 20 à 80 clones) avec en outre un mélange par ligne des plantations des automnes 1964 et 1965. Il eût été préférable de prévoir une répartition plus élaborée par exemple en blocs complets contenant un seul plant de chaque clone, ce qui sera appliqué dans les futurs vergers à graines de plants testés.

Il y a eu fertilisation dans le trou de plantation, comme nous l'avons vu au chapitre I (1^{re} partie) et fertilisation générale avant ou après la plantation. Les entretiens ont consisté en un sevrage progressif des porte-greffe et un travail du sol à la main autour des plants et au rotavator dans les intervalles. Dans certains cas, on a effectué un traitement insecticide contre l'hylobe.

Le développement des greffes chez le Pin maritime est immédiatement orthotropique, c'est-à-dire avec un port d'arbre et non de branche à l'inverse des sapins. La différence de port avec des plants de semis les 5 ou 6 premières années réside seulement dans un fort allongement des aiguilles, de longueur presque doublée, et

un fort épaississement des rameaux, relativement plus marqué dans les rameaux secondaires. La longueur des pousses annuelles, à partir de la deuxième année après la greffe, est du même ordre de grandeur que celle qu'auraient des plants de semis de taille voisine: puisque les greffons proviennent d'arbres adultes à pousse annuelle en longueur assez réduite, on peut dire que la greffe a produit un effet de rejuvénalisation.

2° L'élevage des plants de semis

A — LA RÉCOLTE DES CÔNES ET LA PRÉPARATION DES GRAINES

Nous avons indiqué que la récolte des cônes sur les arbres « plus » se pratiquait en même temps que celle des greffons soit de janvier à début mars ou dans la deuxième quinzaine de septembre: on cueille de préférence les cônes qui viennent d'achever leur maturité, s'il y en a assez, mais aussi parmi ceux des années précédentes, ceux qui ne se sont pas ouverts et ont conservé leurs graines. Il faut signaler ici un fait qui a une certaine répercussion sur le jugement précoce: les cônes *jeunes* récoltés dans la deuxième quinzaine de septembre n'ont pas totalement achevé leur maturation et commencent seulement à virer au brun.

On s'est aperçu que la germination des graines qu'ils contiennent est plus faible (45 %) que celle des cônes vieux ou de ceux récoltés à la fin de l'hiver (70 %); en même temps, la croissance dans l'année de pépinière et la première année de plantation est diminuée. Fort heureusement, cette diminution devient négligeable à partir de la deuxième année de plantation. Il était important de connaître ce phénomène qui a pu masquer dans certains cas l'influence de la zone d'origine des arbres-mères quand la récolte s'était faite en deux saisons différentes.

Il n'a pas été noté de différences quand la même graine a été réutilisée deux ou trois ans après avec conservation en chambre froide.

L'ouverture des cônes se fait soit au soleil en serre, soit dans des séchoirs ou des étuves ventilées à 50° C. Il était souhaitable de prétraiter les graines au froid pendant plusieurs semaines (DAVID, 1951) de façon à obtenir une levée rapide et peu échelonnée: mais l'ouverture des cônes, le désailage des graines et leur pesée représentent un travail très long et qui ne s'est terminé, pour certaines descendance, qu'au moment même du semis.

Un trempage des graines dans l'eau pendant deux heures — temps nécessaire pour faire disparaître les bulles d'air sur la face poilue — permet de séparer les graines vides qui surnagent et de ne semer que des graines pleines.

B — L'ÉLEVAGE EN PÉPINIÈRE

Étant donné la fragilité du système racinaire du Pin maritime, il a été jugé utile au départ d'élever en pépinière les plants des essais de descendance dans des récipients: poches de polyéthylène de 7 centimètres de diamètre sur 25 centimètres de profondeur, pots de tourbe et de fibres de bois de 10 cm sur 18 cm (pots Fertil) ou pots de tourbe de 10 cm sur 10 cm (pots Jiffy). Ces derniers récipients étant trop courts pour le long pivot du Pin maritime, le choix s'est porté soit sur les poches en plastique beaucoup plus commodes à transporter sur de longues distances, car on peut les empiler en les couchant, soit sur les pots Fertil plus faciles à remplir et à planter. Des essais concluants font envisager, pour les prochains essais, de planter à racines nues à condition d'utiliser de jeunes plants de quelques mois et de les enfermer dans des sacs en plastique dès leur arrachage.

Les récipients sont remplis de sable podzolique prélevé en forêt et fertilisé à raison de 1,5 kilogramme d'engrais 4.15.8 par mètre cube.

Le semis s'effectue début juillet, pour que les plants ne soient pas trop grands (8 à 10 cm) à la plantation l'hiver suivant, mais cela nécessite des arrosages très fréquents. N'étant pas limité par le nombre de graines dans les descendances maternelles, on place 3 graines par poche; les plants excédentaires sont coupés sans choisir début octobre et servent à mesurer le poids vert de la partie aérienne.

Le dispositif en pépinière est très simple: il s'agit de blocs complets répétés quatre fois. Le nombre de poches semées par descendance est supérieur de 50 % à celui du nombre de plants nécessaires pour la plantation; le nombre total de descendances est de 15 à 20 % supérieur à celui nécessaire pour le dispositif statistique envisagé, car le nombre des traitements dans les dispositifs un peu compliqués autres que les blocs complets ne peut pas être quelconque.

Les mesures effectuées sur les jeunes plants en pépinière sont: le pourcentage de germination au 21^e jour, le pourcentage au 2^e mois, le nombre de cotylédons, le poids de la partie aérienne des plants dépressés et la hauteur de la rosette terminale (*).

C — LA PLANTATION ET LES PREMIERS ENTRETIENS

Les essais de descendance peuvent être installés, pour juger des aptitudes des plants soit dans les conditions d'un reboisement normal contemporain soit dans des conditions excellentes qui pourraient être celles d'une sylviculture prospective. Étant donné la

(*) En outre en 1965, on a mesuré la hauteur de l'axe hypocotylé: aucun résultat n'a pu être tiré de cette mesure.

rapidité d'évolution de la sylviculture du Pin maritime auquel on commence à appliquer les soins d'une « ligniculture », nous avons choisi la deuxième solution, car il faut penser que les graines améliorées seront d'abord utilisées par les sylviculteurs de pointe.

La préparation du sol est donc très bonne, avec débroussaillage, labour à la charrue à soc, pulvérisation au rotavator et fertilisation en plein (1,5 tonne de 4.15.8 à l'hectare) en général avant la plantation. On ajoute 80 grammes du même engrais dans le trou de plantation. Le sol est travaillé chaque année au rotavator pendant trois ans et le désherbage est pratiqué autour des plants soit à la main soit avec herbicide de contact (paraquat répandu avec l'appareil Arboguard).

La plantation s'effectue en général en décembre de l'année du semis suivant un maillage rectangulaire constitué de lignes espacées de 3 mètres pour permettre le passage des engins, les plants étant à 1,5 mètres sur les lignes pour obtenir un nombre assez élevé à l'hectare et ne pas mobiliser trop de terrain. Les regarnis nécessaires sont effectués l'hiver même ou le printemps suivant la plantation et non l'année suivante car les plants seraient trop grands.

Un élagage artificiel portant sur deux à trois verticilles (le Pin maritime est multinodal) est pratiqué la quatrième année.

Les éclaircies, bientôt nécessaires, commencent à poser des problèmes. Il faudra sans doute qu'elles soient assez systématiques pour ne pas avantager les descendances à démarrage rapide mais qui peuvent ralentir par la suite. Seuls des essais « cliniaux » où la densité varie suivant une loi mathématique, et dont un dispositif vient d'être installé, permettront de répondre de façon satisfaisante à ce problème.

3° Les dispositifs expérimentaux de descendance installés

A — LA DIMENSION DES PARCELLES UNITAIRES ET LE DISPOSITIF D 440

Ce problème, qui est loin d'être résolu pour les autres arbres forestiers (Cf. WRIGHT, in FAO/FORGEN 3/4, 1963), ne l'est pas pour le Pin maritime. Il semblerait, a priori, que l'idéal soit la parcelle monoarbre qui met en compétition les individus d'une famille avec ceux d'autres familles et qui correspond aux conditions qui existeront en pratique pour les plants issus des graines des vergers. Par ailleurs, si l'on veut disposer de répétitions des parcelles en nombre suffisant pour gagner de la précision, il faut que le nombre de plants par parcelle ne soit pas trop élevé.

Dans le premier essai de descendance, appelé D 440, planté en décembre 1961, nous ne disposions que de 9 descendances et nous avons essayé trois dimensions de parcelles dans trois dispositifs contigus : dans le dispositif D 440 octo, les parcelles sont consti-

tuées de 8 plants sur deux lignes de 4, et dans le D 440 tétra, elles comprennent 4 plants alignés; les parcelles sont groupées en blocs complets en 16 et 30 répétitions respectivement pour octo et tétra. Dans le dispositif D 440 mono, les parcelles sont à un seul arbre avec disposition au hasard, les répétitions variant entre 90 et 350 suivant les familles. Un calcul de la précision des mesures de hauteur après un an de plantation a montré que pour un même nombre total de plants le dispositif mono apportait une précision supérieure de 20 %. Si cet avantage se maintient par la suite — mais il diminuera avec les éclaircies — il pourra peut-être compenser les suppléments considérables de travail nécessités par les parcelles mono-arbre pour la confection du plan, la mise en place et le dépouillement des mesures.

De toute façon, nous avons adopté pour les dispositifs des années suivantes la parcelle de 10 arbres en deux lignes de 5 plants, mesurant 6 mètres sur 7,50 mètres.

B — LES DISPOSITIFS D 441, D 442 ET D 443

Pour les plantations D 441 et D 442, établies respectivement en 1962 et 1964, nous avons cherché des dispositifs statistiques permettant 10 répétitions, ce qui nécessitait la plantation de 100 plants par descendance (plus 20 à 30 plants pour regarnir en bordure d'isolation autour de la plantation). Partant d'une densité initiale de 2 220 plants à l'hectare ($3 \times 1,5$ m), la densité à l'âge où on jugera les plants sera de l'ordre de 650 si l'on admet l'hypothèse que cet âge d'estimation peut être la moitié de la révolution normale. Il restera donc 1/3 des arbres plantés, soit 30 arbres par descendance, quantité minimum nécessaire pour obtenir une précision suffisante dans les calculs statistiques. D'autres considérations peuvent aussi entrer en jeu pour le calcul du nombre total de plants nécessaires: en particulier le nombre optimum pour la détermination de l'héritabilité est fonction du nombre de familles étudiées et de l'héritabilité (FALCONER, 1960, p. 181).

Le dispositif D 441 comprend 40 descendances maternelles et un lot de graine témoin, normalement utilisée dans les reboisements par la conservation des eaux et forêts de Bordeaux, provenant de la sécherie domaniale de Biscarrosse. C'est un dispositif en blocs incomplets équilibrés, numéro 13.17 a de COCHRAN et COX (1957): il y a 41 traitements, 10 répétitions, 82 blocs, 5 parcelles par bloc.

Le dispositif D 442 comprend 90 descendances et un lot de graine témoin provenant de la sécherie domaniale de Lit-et-Mixe: il s'agit d'un carré latin incomplet, type 13.5 a de COCHRAN et COX, à 91 traitements, 10 répétitions, 91 blocs, 10 parcelles par bloc.

Ces deux dispositifs, installés dans la forêt expérimentale de l'Hermitage ainsi que le D 440 ont quelques descendances en commun entre eux et avec ce dernier.

Dans l'essai D 443, installé en 1965, on a apporté les améliorations suivantes :

En premier lieu, on a choisi un dispositif comprenant des répétitions sur le terrain de façon à ce que, si une catastrophe venait à détruire quelques parcelles, on puisse encore interpréter l'essai en blocs complets : cela a conduit à choisir un lattice triple 10×10 à 100 traitements (type 10.8 de COCHRAN et COX), comportant trois répétitions, lui-même répété trois fois pour obtenir 9 répétitions à l'Hermitage qui représente des conditions moyennes de lande.

Ensuite, pour étudier l'interaction du génotype avec le milieu, le même lattice a été installé, répété deux fois, dans le Marensin près de Soustons à l'extrême sud-ouest des Landes, où le sol représente des vieilles dunes et où le climat, celui du Marensin, est plus doux et plus humide.

Enfin, on a tenu compte des enseignements des essais précédents qui ont montré une variabilité géographique en plus d'une variabilité individuelle : à chaque descendance maternelle d'arbre plus, nous avons donc ajouté la descendance d'un arbre représentant la moyenne de ses 30 voisins. Les couples arbre-plus-témoin devront nous permettre de voir beaucoup mieux si nos critères de sélection individuelle sont efficaces et aussi d'apprécier plus efficacement les différences entre peuplements et entre grandes zones géographiques.

C — MESURES

Jusqu'ici, les mesures ont été faites sans échantillonnage sur la totalité des plants, chaque année. Le fait de disposer de mesures successives dans le temps permettra non seulement de mieux situer les âges auxquels se produisent des changements de classement mais aussi de mesurer la répétabilité des caractères étudiés.

Dès la première année de plantation, on a mesuré (avec une précision d'environ 2 %) la hauteur jusqu'à la pointe du bourgeon terminal. Dans ces descendance cultivées en ligniculture, la multinodalité du pin maritime a posé un problème : en effet, les pousses latérales sont à l'automne plus longues que le bourgeon principal car elles s'allongent davantage l'été et au début de l'automne, représentant souvent un cycle supplémentaire de croissance. Il s'agissait de savoir si le bourgeon principal allait reprendre sa dominance apicale au printemps suivant sinon il aurait fallu mesurer la hauteur d'une des pousses latérales. En fait, la dominance apicale du bourgeon principal s'est presque toujours rétablie.

A la fin de la deuxième année de plantation, on a pu mesurer aussi le diamètre au milieu de la hauteur (au millimètre près, avec un pied à coulisse) ; comme pour les arbres plus, nous avons abandonné la mesure conventionnelle à 1,30 m qui oblige pour calculer le volume à introduire une autre grandeur, le coefficient de forme.

Occasionnellement, on a noté en 1963 la résistance à la rouille courbeuse *Melampsora pinitorqua* de l'essai D 440 octo. Les résultats en sont publiés par ailleurs (ILLY, 1966).

La rectitude des arbres a été appréciée par une note qualitative de 1 à 5, tenant compte non seulement des sinuosités mais aussi des fourches ou des baïonnettes formées à partir d'une pousse latérale remplaçant la flèche. Il s'agit donc d'un caractère complexe, subjectif, et qui en outre a été attribué par des ouvriers forestiers sous la direction d'un chef d'équipe. Une étude dans le D 441 a montré que les corrélations ne sont pas parfaites entre les notateurs :

	Technicien A	Technicien B
Technicien A	1	—
Technicien B	0,759	1
Deux ouvriers sans distinction des notes C	0,615	0,575

Les moyennes m et les écarts-types s sont respectivement : pour A, $m = 2,35$, $s = 0,97$; pour B, $m = 2,21$, $s = 0,92$; pour C, $m = 2,93$, $s = 1,14$. Le nombre de degrés de liberté est de 277.

Une précision plus grande serait sans doute obtenue en comptant séparément d'une part le caractère fourche ou baïonnette et d'autre part en mesurant le rayon de courbure.

En ce qui concerne la floraison, on a noté l'importance de la floraison mâle de 1 à 5 dans le D 440 en 1965 et dans le D 441 en 1966 ainsi que le nombre de fleurs femelles par arbre en 1966 dans le D 441.

Enfin, le poids spécifique théorique — poids sec à l'étuve rapporté au volume à l'état humide — a été mesuré par le Laboratoire de technologie du C.N.R.F. (POLGE, 1963) sur deux types d'échantillons près de la souche :

— pour le D 441, sur des rondelles d'arbres prévus pour regarnis et enlevés en éclaircie,

— pour le D 440, sur des carottes prélevées à la tarière de Presler.

La plupart des mesures ainsi effectuées ont été dépouillées en collaboration avec la Station de biométrie du C.N.R.F. et suivant ses méthodes sur la machine électronique CAE 510 de l'Université de Nancy.

II — RÉSULTATS

Il peut sembler prématuré d'envisager de tirer des conclusions si peu de temps (6 ans) après les premières sélections : en fait, le

Pin maritime est le conifère européen qui a la croissance initiale la plus rapide, et les plants les plus grands du D 440 dépassent 3,50 mètres pour 4 ans et demi de vie depuis le semis; il aurait fallu attendre bien davantage pour des pins sylvestres par exemple. En outre, si certains des résultats obtenus peuvent recevoir une application pratique immédiate, les autres ont surtout une valeur d'orientation dans le choix des méthodes générales d'amélioration génétique du Pin maritime.

**1° L'étude du nombre de cotylédons
et le problème des demi-frères,
de la consanguinité et du milieu commun**

Le nombre de cotylédons est très variable chez le Pin maritime: si l'on observe un lot de jeunes plants venant de germer, on trouve des nombres de cotylédons allant de 5 à 11 mais répartis suivant une courbe de Gauss autour d'une moyenne qui peut elle-même s'étaler entre 6 et 8. On pourra donc caractériser un lot de graines pour le nombre de cotylédons par leur valeur moyenne et par l'écart-type de la répartition.

A — LA VARIABILITÉ DU NOMBRE DE COTYLÉDONS

a) *La variabilité entre provenances:*

Nos premières observations sur le nombre de cotylédons avaient pour but de déterminer s'il existait des différences significatives entre le nombre moyen de cotylédons de provenances différentes. THORBJORNSEN (1962) a constaté pour *Pinus taeda* que le nombre de cotylédons était une des quatre variables les plus intéressantes pour caractériser des provenances différentes. En fait, bien que nous n'ayons pas fait de semis particulièrement disposés pour l'étude de ce caractère, nos observations ont montré que chez le pin maritime le nombre de cotylédons ne pouvait caractériser une provenance. Mlle de FERRÉ est d'ailleurs arrivée à la même conclusion (*).

b) *La variabilité entre descendance:*

b 1 — *Observations sur des plantations comparatives de descendance maternelles.*

C'est au stade de la pépinière de la plantation comparative de descendance maternelles D 440 qu'ont été faites les premières observations sur le nombre de cotylédons. On a observé alors une grande

(*) Communication personnelle (1963).

TABLEAU 23

Nombre moyen de cotylédons pour quatre cônes provenant d'arbres voisins
(Hermitage, parcelle A)

Numéro des arbres		20	36	40	45	46	48	55	16
Moyenne par cône pour 3 répétitions	N° du cône								
	1	7,15	6,80	7,05	7,46	7,53	6,00	6,57	5,82
	2	6,39	6,50	6,39	6,86	6,85	6,37	6,96	5,84
	3	6,40	6,55	7,04	6,12	7,21	6,76	6,30	6,33
	4	6,52	6,58	6,24	6,84	6,53	6,67	6,38	6,05
	N° de la répétition								
	1	6,70	6,59	6,51	7,02	7,06	6,74	6,50	6,09
	2	6,75	6,57	6,65	7,00	7,17	6,46	6,36	6,05
	3	6,47	6,61	6,72	6,82	6,95	6,25	6,52	-
	Moyenne pour les 3 répétitions (4 cônes ensemble)								
		6,64	6,60	6,64	6,94	7,06	6,52	6,46	6,07
	Moyenne générale								
		6,80	6,81	6,91	6,88	7,26	6,86	6,74	-

variation du nombre à l'intérieur d'une descendance donnée et d'autre part des différences entre les moyennes de ces descendances : ces différences étaient significatives.

La plantation D 441 comportant un nombre beaucoup plus élevé de descendances nous a permis de faire les mêmes observations et a montré un étalement beaucoup plus grand des moyennes. On a essayé de relier le nombre moyen de cotylédons à des caractères de l'arbre plus dont provenaient les graines, mais on ne trouve de liaison ni avec leur croissance individuelle, ni leur âge.

b 2 — *Observations complémentaires sur les descendances de cônes déterminés prélevés sur des arbres voisins.*

Dans un essai en pépinière, on a compté le nombre de cotylédons sur des plantules provenant de cônes individuellement repérés, au nombre de quatre sur chaque arbre, les arbres étant eux-mêmes des arbres voisins de la même parcelle. Comme le montre le tableau 23, on s'aperçoit que le nombre de cotylédons peut varier assez considérablement d'un cône à l'autre pour le même arbre. Ceci s'explique sans doute par le fait que le pollen reçu par les différents cônes n'est pas le même suivant leur position. Malheureusement, la position des cônes dans la cime n'avait pas été notée. Mais finalement, la moyenne d'un arbre pour chaque répétition et pour l'ensemble des répétitions est remarquablement constante.

B — LIAISON ENTRE LE NOMBRE DE COTYLÉDONS ET D'AUTRES CARACTÈRES

a) *La croissance des jeunes plants :*

Pour le Pin sylvestre, LEYTON (communication personnelle, 1963) a déjà observé que la croissance des plantules varie beaucoup suivant le nombre de cotylédons : ce phénomène est aussi très important chez le Pin maritime.

a 1 — *Observations à l'intérieur d'une provenance et dans un mélange de provenances.*

Pour une provenance artificielle de Pin maritime récoltée en Grèce du Nord (mais dont la graine venait très probablement à l'origine de la France méditerranéenne), nous avons planté séparément les jeunes plants comportant soit 6, soit 7, soit 8 cotylédons. Au bout de la première saison en pépinière, les différences de croissance étaient très spectaculaires entre les trois lots : on voit ainsi dans le tableau 24 que le lot à 8 cotylédons a eu une croissance supérieure de 70 % au lot de 6 cotylédons. L'influence du nombre de cotylédons sur la croissance est donc très forte la première

année mais on peut remarquer qu'elle diminue très vite puisqu'à 19 mois il n'y a plus de différence entre le lot de 7 cotylédons et le lot de 8 cotylédons.

TABLEAU 24

Relation de la croissance en hauteur et de la survie
avec le nombre de cotylédons
pour une provenance artificielle de Grèce du Nord

Nombre de Cotylédons Caractère étudié	6 cotylédons	7 cotylédons	8 cotylédons	Mélange ($\bar{n} = 7,55$)
Hauteur moyenne à 7 mois.....	8,38 cm	11,76 cm	14,30 cm	12,74 cm
Hauteur moyenne à 19 mois.....	60,10 cm	75,94 cm	74,70 cm	-
Survie à 7 mois....	42 %	92 %	89 %	
Survie à 19 mois...	13 %	67 %	82 %	

Cette liaison a aussi été observée sur des semis d'une parcelle forestière quelconque, donc mélangés entre eux pour le nombre de cotylédons, et dont la graine était elle-même un mélange de graines d'origine landaise. Les résultats en sont consignés dans le tableau 25 qui montre la même liaison très forte dans le jeune âge entre le nombre de cotylédons et la hauteur moyenne et aussi entre le nombre de cotylédons et le poids moyen des plants. Là aussi, la différence s'amenuise la deuxième année, surtout pour la hauteur des plants.

TABLEAU 25

Relation de la croissance en hauteur et du poids moyen des plants
avec le nombre de cotylédons
(Graine mélangée d'origine landaise)

nombre de Cotylédons Caractère étudié	5	6	7	8	9	10	Nombre moyen
Nombre de plants	3	98	257	222	55	6	
Hauteur à 8 mois (cm)	6,33	7,72	7,97	7,94	8,34	8,33	7,38
Poids à 8 mois (g)	0,43	1,09	1,18	1,33	1,66	1,30	
Hauteur à 20 mois (cm)	13,50	17,70	18,00	18,90	22,20	-	6,71
Poids à 20 mois (g)	-	4,70	5,90	7,60	-	-	

On peut donc conclure de ces observations que si le nombre agit fortement sur la croissance au départ, cette action n'est que temporaire et décroît très rapidement. Mais s'il est encore possible de compter le nombre de cotylédons sur des semis âgés de deux ans, cela devient très difficile au-delà. On est réduit à observer soit des plants dont on a noté au départ le nombre de cotylédons, soit des lots de plants dont on connaît le nombre moyen de cotylédons.

a 2 — *Observations dans des descendance individuelles.*

Dans l'essai de descendance D 440 qui ne comprenait qu'un faible nombre d'origines, la liaison entre le nombre de cotylédons et la croissance n'avait pas paru immédiate dès le départ. En effet, le nombre de cotylédons n'était en corrélation positive significative qu'avec le poids des plants, le coefficient de corrélation étant $r = 0,806$ qui est juste à la limite de signification (5 degrés de liberté). Par contre, il n'y a pas de liaison apparente avec la hauteur.

Dans l'essai de descendance D 441 au contraire, qui comprend 41 descendance, le nombre de cotylédons est lié de façon significative au seuil de probabilité de 1 % à la fois avec la hauteur ($r = 0,44$) et avec le poids des plants ($r = 0,46$), pour la première saison de croissance en pépinière, c'est-à-dire à l'âge de 5 mois environ. L'année suivante, en 1963, c'est-à-dire à l'âge de 18 mois, la corrélation est encore significative au seuil de 1 % entre la hauteur des plants par descendance et le nombre moyen de cotylédons comptés en pépinière ($r = 0,42$). A 30 mois en 1964, le coefficient de corrélation est tombé à 0,31 (probabilité $p = 0,05$) pour la hauteur des plants, et à 0,32 ($p = 0,05$) pour le volume. Enfin, à l'automne 1965, à 3 ans et demi, les coefficients de corrélation ne sont plus significatifs ($r = 0,26$ pour la hauteur et $r = 0,20$ pour le volume) (voir tableau 35).

On peut donc admettre avec vraisemblance que *le nombre de cotylédons a une action sur la croissance des jeunes plants de Pin maritime, sans doute par son influence sur la capacité de photosynthèse au départ, mais que cette action n'est que passagère et s'estompe dès la troisième année.*

b) *La résistance des jeunes plants:*

Dans un essai de pépinière, on a noté que le taux de survie de jeunes plants repiqués alors qu'ils étaient encore à l'état cotylédonaire est très fortement lié au nombre de cotylédons, comme le montre le tableau 26. Mais une étude faite sur le test de descendance D 441 a montré qu'en réalité cette survie est liée davantage à la hauteur moyenne des plants au moment où ils sont repiqués qu'au nombre de cotylédons: la liaison apparente entre le nombre

de cotylédons et la survie est due à la liaison qui existe entre le nombre de cotylédons et la hauteur des jeunes plants : ceci explique pourquoi, alors que cette survie est probablement due à la résistance au froid, le nombre de cotylédons n'a pas joué directement un rôle dans la sélection naturelle et qu'ainsi ce nombre ne diffère pas pour des provenances de latitude différente.

TABLEAU 26

Influence du nombre moyen de cotylédons sur la survie
après l'hiver de jeunes plants repiqués

Nombre de cotylédons	5	6	7	8	9	10
Nombre de plants semés en septembre 1962, re- piqués en novembre 1962	30	849	2033	1300	187	8
Survivants en mai 1963	11	248	877	601	113	6
Pourcentage	(37 %)	29 %	43 %	46 %	60 %	(75 %)

c) *La grosseur de la graine, la vitesse de germination et autres caractères :*

Dans la littérature (JOVANOVIC, 1961), on trouve de nombreux exemples de liaison entre la hauteur des jeunes plants en pépinière et la grosseur de la graine. Nous avons cherché à voir si cette liaison existait chez le Pin maritime, et nous ne l'avons trouvée que d'une façon très épisodique : dans le test D 441, il existe une corrélation significative au niveau de probabilité de 5 % pour le poids de 1 000 graines et le poids de jeunes plants en pépinière. Mais cette liaison n'existe pas avec la hauteur des jeunes plants.

Nous avons cherché par ailleurs s'il existait une corrélation entre le nombre de cotylédons et le poids des graines ; nous n'en n'avons trouvée aucune. De même, par une étude de corrélation multiple portant sur 20 caractères et dont nous reparlerons plus loin, nous n'avons pu mettre en évidence une liaison entre le nombre moyen de cotylédons et un autre caractère que pour la seule croissance en pépinière et au début de la plantation.

C — LA DÉTERMINATION GÉNÉTIQUE DU NOMBRE DE COTYLÉDONS
ET LE PROBLÈME DES DEMI-FRÈRES

D'une année à l'autre, avec des graines provenant de récoltes différentes sur le même arbre, ou germées dans des milieux différents, le nombre de cotylédons reste constant (tableau 27) ; il semble

donc que l'action du milieu soit très faible. Mais la meilleure façon d'estimer dans quelle mesure un caractère est commandé par des facteurs génétiques est d'en calculer l'héritabilité. Ce calcul a été effectué pour l'essai de descendance D 443 non pas sur la totalité des descendance mais seulement sur 44 familles d'arbres plus, celles pour lesquelles il existe aussi une famille-témoin : les familles-

TABLEAU 27

Constance du nombre de cotylédons des descendants des mêmes arbres suivant les années

Expérience et année	Numéro de l'arbre	Nombre moyen de cotylédons					
		13.01	02.05	01.23	02.52	13.06	02.82
Test D 440 (1961)		6,63	7,08	7,42	-	-	-
Test D 441 (1962)		6,63	6,90	-	7,05	7,65	6,62
Test D 442 (1964)		6,59	6,89	7,47	7,10	7,74	6,75

témoins n'ont pas été comprises puisque, comme nous le verrons plus loin, chacune présente une parenté avec la famille « plus » correspondante. Rappelons que le dispositif en pépinière était en blocs complets à 4 répétitions, et qu'à l'intérieur de chaque famille, dans chaque répétition, on a compté les cotylédons sur un groupe (que nous nommerons parcelle) de 25 individus.

Comme il s'agit d'un dispositif statistique à deux facteurs contrôlés (cf. KEMPTHORNE, 1957, p. 259), la décomposition de la variance s'effectue comme il est indiqué au tableau 28: σ^2_e , σ^2_{fb} , σ^2_f et σ^2_b sont respectivement la variance de l'erreur ou variance entre individus à l'intérieur des parcelles, la variance de l'interaction bloc-famille, la variance entre familles et la variance entre blocs.

Il existe deux façons de calculer l'héritabilité:

— l'héritabilité à l'échelle de la famille est donnée par la formule (ALLARD, 1960):

$$h^2_f = \frac{b^2_f}{b^2_e / fn + b^2_{bf} / f + b^2_f}$$

b et n étant les nombres de blocs (4) et d'individus (25), d'où:

$$h^2_f = \frac{0,1092}{0,0003 + 0,0023 + 0,1092} = 0,98$$

TABLEAU 28

Analyse de la variance du nombre des cotylédons (Essai D 443)

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Estimation des variances
Entre familles	25.20,5567	44-1	25.0,47806	$\sigma_e^2 + 25 \sigma_{fb}^2 + 4.25 \sigma_f^2$
Entre blocs	25. 0,3019	4-1	25.0,1006	$\sigma_e^2 + 25 \sigma_{fb}^2 + 44.25 \sigma_b^2$
Interaction bloc x famille	25. 5,3217	(44-1)(4-1)	25.0,04126	$\sigma_e^2 + 25 \sigma_{fb}^2$
Total partiel =	25.26,1803 654,5075	44.4-1		
Entre individus (par différence)	1498,4275	(25-1).4.44	0,3547	σ_e^2
Total général	2152,9350	25.4.44-1		

— l'héritabilité individuelle se calcule à l'aide du coefficient de corrélation intraclasse (FALCONER, 1960) dans la mesure où on ne peut, comme c'est le cas ici, faire de comparaison directe entre les parents et les descendants.

Le coefficient de corrélation intraclasse t est égal à :

$$t = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2}$$

Dans l'hypothèse où l'on a affaire à de véritables demi-frères, on sait que le coefficient t est égal au $1/4$ de l'héritabilité.

$$\text{Ici, comme } t = \frac{0,1092}{0,1092 + 0,0142 + 0,3547} = 0,228,$$

l'héritabilité peut être évaluée à 0,91. Cette valeur est très voisine de 1, ce qui est normal étant donné que le nombre de cotylédons n'est pratiquement pas sous l'influence du milieu extérieur : il s'agit d'un caractère génétique quasi-pur. Mais il est très important aussi de noter que cette hérédité *n'est pas supérieure à 1* : par conséquent, il est possible d'admettre que la formule $h^2 = 4t$ est valable, donc que l'on avait affaire à des demi-frères et non à un mélange de demi-frères, de frères vrais et d'autofécondations, hypothèse toujours possible quand on travaille sur des descendance maternelles.

On aurait aussi pu raisonner sur le fait que quand l'héritabilité est très forte, la corrélation intraclasse t , qui représente la corrélation phénotypique, est très voisine de la corrélation des valeurs d'amélioration. Or, cette corrélation r est égale à $2f$, f étant le coefficient de parenté au sens de MALÉCOT (1948) : f vaut 0,125 pour des demi-frères, 0,250 pour des vrais frères et 0,5 pour les résultats d'autofécondation.

D — LE NOMBRE DE PÈRES DANS LES DESCENDANCES MATERNELLES ET LA CONSANGUINITÉ

L'étude précédente ne concernait que les descendance des 44 arbres plus de l'essai D 443 ; le fait que nous ayons en même temps des descendance d'arbres voisins est aussi fort intéressant. On sait que ces voisins font partie des 30 arbres qui entourent l'arbre plus. Si l'on considère les descendance correspondant à un couple arbre plus et témoin, elles ont des mères différentes ; mais en ce qui concerne les pères, il s'agissait d'un mélange de pollen des arbres environnants. Ce mélange avait d'autant plus de chances d'être semblable pour les deux arbres-mères que l'unité de voisinage (cf.

WRIGHT, 1963) est plus grande. Dans le cas limite, si le nombre de pères est très élevé, les couples de descendance plus-témoins peuvent être considérés comme des demi-frères dont le père était le mélange de pollen commun, c'est chaque famille qui est alors considérée comme un individu.

Nous avons vu au paragraphe précédent que l'héritabilité des familles pour le nombre de cotylédons est 0,98, soit pratiquement 1. Or, le calcul de la corrélation intraclasse entre les 44 couples de familles pour le nombre de cotylédons (cf. MATHER, 1965, p. 209) vaut 0,233, valeur sensiblement égale à celle du coefficient de corrélation entre classes, qui est de 0,231: le nombre de couples étant élevé, les deux coefficients doivent en effet être très voisins. Il a été vérifié par ailleurs que les descendance des arbres plus ne diffèrent pas significativement pour le nombre de cotylédons de celles des témoins.

La seule parenté qui peut exister entre ces couples de descendance est celle de groupes de demi-frères. Or, considérons la fi-

FIG. 13.

Schéma théorique des relations de voisinage d'un arbre plus n° 1 avec ses 30 voisins.

gure 13 qui représente un arbre plus entouré de ses 30 voisins; la disposition hexagonale a été adoptée parce qu'elle correspond le mieux aux conditions de la nature. Le témoin a le plus de chances de se trouver sur le 3^e cercle concentrique à l'arbre plus noté 1, soit en 14, pour un grand nombre de couples arbres plus-témoins. Suivant que l'unité de voisinage est réduite aux voisins immédiats (1^{er} cercle), à ceux du 2^e cercle, ou à ceux du 3^e cercle par exemple, 1 et 14 auront en commun respectivement les pollens de 2, de 2, 3, 7, 12 et 13, de 1, 2, 3, 7, 12, 13, 14, 15 et 19. Dans chacun des cas, la proportion de pères en commun à l'arbre plus et au témoin est faible, soit 1/7, 4/13 et 9/19. Malgré la présence de vrais frères pour 2/9 dans le troisième cas, on est loin d'une parenté de demi-frères (coefficient de parenté de 0,125, corrélation $r = 2f = 0,250$) puisque la parenté est de :

$$(2/19) \cdot 0,25 + (7/19) \cdot 0,125 = 11/152 = 0,072$$

Nous sommes donc amenés à supposer que le nombre de pères entrant en jeu est très élevé.

La seule restriction qui doit être faite est celle de l'hypothèse d'une forte consanguinité entre pères et mères; c'est-à-dire plus généralement d'une forte consanguinité dans les peuplements de pin maritime: dans ce cas, on pourrait avoir un coefficient de parenté entre nos descendance égal à 0,25, donc identique à celui de demi-frères, sans que le nombre de pères en commun soit élevé: en effet, si nous utilisons au lieu du coefficient de parenté le coefficient de consanguinité, on a $F_t = \Delta F + (1 - \Delta F)F_{t-1}$ où F_{t-1} et F_t sont les coefficients de consanguinité aux générations $t-1$ et t , et ΔF l'accroissement de consanguinité (FALCONER, 1960, p. 63). En se plaçant dans le cas où les unités de voisinage sont de trois cercles, nous avons vu que ΔF vaut 11/152. Pour que F_t à la génération des descendants vaille 1/4, il faut que F_{t-1} , coefficient de consanguinité à la génération des parents, soit égal à 9/47, soit 19 %, valeur qui n'a rien d'extraordinaire. Mais l'hypothèse de la consanguinité entraîne celle d'un nombre de pères réduit (donc de groupes de frères vrais) et celle d'autofécondation importante que nous avons rejetée au paragraphe précédent.

Donc, l'étude du nombre de cotylédons nous aura permis de montrer, pour les arbres étudiés seulement (mais ils représentent des conditions variées du massif landais) que les descendance maternelles peuvent être considérées comme des groupes de demi-frères, que la consanguinité est faible si elle existe et que le nombre d'arbres pollinisant un arbre donné est élevé.

E — LE PROBLÈME DU MILIEU COMMUN

Si pour les couples de descendance arbres plus-témoins, nous remplaçons le nombre de cotylédons par la hauteur en pépinière

ou le poids en pépinière, nous obtenons les valeurs suivantes pour les corrélations entre classes ou intraclasse :

	Hauteurs	Poids
	—	—
Corrélation entre classes	0,450	0,479
Corrélation intraclasse	0,455	0,483

Ces valeurs, très voisines, sont très supérieures à 0,25, valeur que nous nous attendrions à trouver. La seule explication qui nous semble valable est que le poids et la hauteur des plants en pépinière sont influencés, au contraire des cotylédons, par le milieu, et en particulier par cette action particulière du milieu qu'on nomme le milieu commun (FALCONER, 1960, p. 159). Il n'y a pas de causes de ressemblance entre couples de descendance dues au milieu de la pépinière, puisqu'il y avait répartition au hasard. Mais les causes communes peuvent être recherchées dans la nature des graines : par exemple leurs réserves nutritives sont fonction de la richesse du sol qui portait le peuplement d'origine du couple ; nous verrons aussi plus loin l'influence très nette de l'âge sur la croissance initiale des jeunes plants, autre cause possible de milieu commun.

La ressemblance due à un milieu commun est donc très importante en pépinière pour les caractères de croissance, et il est important de le savoir quand on étudie dans leur jeune âge des descendance diallèles résultant de pollinisations contrôlées dans un parc à clones, donc sur des arbres nourris de façon similaire et ramenés artificiellement par la greffe à un âge voisin.

2° L'étude génétique des caractères forestiers

Le paramètre présentant le plus d'intérêt pour les forestiers est en premier lieu l'héritabilité qui permet de décider si la sélection sera payante ; mais les corrélations génétiques entre caractères ne sont pas moins intéressantes.

A — CALCUL DES HÉRITABILITÉS A L'INTÉRIEUR DES PLANTATIONS DE DESCENDANCES PAR LA CORRÉLATION INTRACLASSE

Nous avons déjà calculé par la corrélation intraclasse l'héritabilité du nombre de cotylédons, l'analyse de variance étant faite dans un dispositif en blocs complets.

Dans l'essai de descendance D 440 mono, où il y a répartition complètement au hasard des plants, le tableau d'analyse de variance se présente de façon légèrement différente. Nous en donnons la

décomposition dans le tableau 29 pour les diamètres à mi-hauteur à l'automne 1965, exprimés en millimètres. σ_e^2 et σ_f^2 sont les va-

TABLEAU 29

Analyse de la variance des diamètres à l'automne 1965
dans l'essai D 440 Mono

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Estimation des variances
Entre familles	3148,46	8	393,55	$\sigma_e^2 + n_o \sigma_f^2$
Entre individus dans les familles	70016,60	1821	38,45	σ_e^2
Total	73165,06	1829	-	-

riances entre individus et entre familles, et n_o est le nombre pondéré d'individus par famille, qui s'obtient par la formule

$$n_o = [1/(f-1)](N - \sum n_i^2/N) = 196,56$$

(SNEDECOR, 1956) où f est le nombre de familles, N le nombre total d'individus, et les n_i les nombres d'individus par famille.

Le coefficient de corrélation t vaut

$$\sigma_f^2/(\sigma_f^2 + \sigma_e^2) = 0,0449.$$

L'héritabilité pour le diamètre est donc de $h^2 = 4t = 0,18$, puisque nous avons affaire à des demi-frères. Il ne serait pas impossible de tester la précision du calcul de t , mais les méthodes données par FALCONER (1960, p. 181) ou KEMPTHORNE (1957, p. 246) supposent un nombre de descendants par famille constant, ce qui est loin d'être réalisé ici. A titre indicatif, notons que la formule de FALCONER

$$\sigma_t^2 = \frac{2 [1 + (n-1)t]^2 (1-t)^2}{n(n-1)(N-1)}$$

dans laquelle t est le coefficient de corrélation intraclasse, n le nombre d'individus par famille et N le nombre de familles, donne l'intervalle $0,0449 \pm 0,0448$, et par conséquent pour l'héritabilité du diamètre $h^2 = 0,18 \pm 0,18$. La précision de l'estimation serait donc très faible.

Dans le même essai, le calcul de l'héritabilité, suivant la même méthode, donne les valeurs de 0,54 pour la hauteur à l'automne 1965, et 0,25 pour la note de rectitude.

Dans l'essai de descendance D 441, le dispositif statistique est en blocs incomplets; l'analyse statistique en a été faite sur les moyennes des parcelles unitaires de 10 plants, et la variance intra-parcelles a été calculée par la suite. L'analyse de la variance se présente comme il est indiqué au tableau 30. E est « l'efficacité »

TABLEAU 30
Analyse générale de la variance dans l'essai D 441
(Blocs incomplets)

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen	Estimation
Entre blocs	Q_b	81	M_b	-
Entre familles (ajustées)	Q_f	40	M_f	$\sigma^2_i/n_o + \sigma^2_p + E.r \sigma^2_f$
Entre parcelles	Q_p	288	M_p	$\sigma^2_i/n_o + \sigma^2_p$
Total	Q	-	-	-
Entre individus dans les parcelles	-	-	M_i	σ^2_i

TABLEAU 31
Résultats de l'analyse de variance en blocs incomplets
Essai D 441

		Carré moyen		Signification
		Ajusté (1) Traitements	Erreur (2) (Parcelles)	F
1964	Hauteur	762,59	149,75	5,28 **
	Diamètre	4,68	1,67	2,91 **
	Note	31,95	28,18	1,40 NS
	Survivants	1,97	0,69	3,02 **
	Volume calculé	14300,41	4422,21	3,38 **
1965	Hauteur	1232,03	319,69	4,12 **
	Diamètre	11,14	6,61	1,76 **
	mi-hauteur	22,85	14,18	1,65 *
	Note	242634,40	111188,66	2,29 **
(1) 40 degrés de liberté - (2) 288 degrés de liberté				

du dispositif en blocs incomplets qui vaut 0,82 dans le cas présent (COCHRAN et COX, 1957), r le nombre de répétitions des parcelles, soit 10, et n_o est le nombre pondéré d'individus par parcelle, soit 9,46, car il y a eu quelques mortalités.

Dans le tableau 31, nous donnons le carré moyen ajusté des traitements (ou familles) M_t et celui des parcelles M_p pour différents caractères mesurés en 1964 et 1965.

Le test F de SNEDECOR significatif à 0,01 (**) ou à 0,05 (*) indique dans quelle mesure il est licite de calculer la corrélation intraclass, donc l'héritabilité. Ici, le coefficient de corrélation intraclass t est donné par la formule :

$$t = \frac{\sigma^2_t}{\sigma^2_t + \sigma^2_p + \sigma^2_i}$$

Le calcul de l'héritabilité individuelle n'est strictement correct que si l'on connaît la variance des individus dans les parcelles, soit $M_i = \sigma^2_i$. M_i n'a été calculé, étant donné la lourdeur des calculs nécessaires, que pour trois caractéristiques de 1965, soit : pour la hauteur, $M_i = 1183$, $h^2 = 0,30 \pm 0,19$; pour le diamètre à mi-hauteur, $M_i = 35,4$, $h^2 = 0,06 \pm 0,06$, et pour la note de rectitude, $M_i = 70,2$ et $h^2 = 0,06 \pm 0,06$.

Il existe toutefois une façon approchée de calculer cette héritabilité sans avoir recours au calcul de M_i : en effet, on peut voir que σ^2_i n'est pas très différent de $n_0 \sigma^2_p$ dans les calculs effectués, puisque l'on a pour l'année 1965 dans l'essai D 441 :

$n_0 \sigma^2_p = 1\,841$ pour la hauteur ; $n_0 \sigma^2_p = 27,2$ pour le diamètre et $n_0 \sigma^2_p = 63,9$ pour la note de forme. Cela signifie, comme la variance des parcelles est la variance d'une moyenne de n_0 mesures individuelles, que la variance due au milieu est du même ordre de grandeur dans un petit espace comme la parcelle que dans toute la plantation comparative. On peut donc estimer

$$t = \frac{\sigma^2_t}{\sigma^2_t + \sigma^2_p + n_0 \sigma^2_p},$$

corrélation intraclass. Or, nous connaissons $M_p = \sigma^2_i/n_0 + \sigma^2_p$ (tableau 30) ; en supposant $\sigma^2_i = n_0 \sigma^2_p$, on a donc :

$$t = \frac{\sigma^2_t}{\sigma^2_t + (n_0 + 1)M_p/2}$$

Ceci a permis d'estimer les héritabilités pour différents caractères dont la variabilité intraparcelles n'avait pas été calculée. Les valeurs trouvées sont portées au tableau 32.

On remarquera les valeurs 3 à 5 fois plus fortes pour les hauteurs que pour les diamètres, différence dont nous avons discuté l'effet éventuel sur la sélection au chapitre précédent.

TABLEAU 32
Tableau récapitulatif des héritabilités

Caractère	Age (ans)	Dispositif	Valeur de l'héritabilité individuelle au sens strict			
			Corrélation intraclasse dans les descendances. Variabilité individuelle :		Par régression	
			calculée	non calculée	sur les clones jeunes	sur les parents
Hauteur	2,5	D 441		0,35	0,47	
	3,5	D 441	0,30	0,25		
	4,5	D 440	0,54			
Diamètre à mi-hauteur	2,5	D 441		0,16	(0,03) NS	
	3,5	D 441	0,06	0,06		
	4,5	D 440	0,18			
Volume	2,5	D 441		0,20		
	3,5	D 441		0,11		
Note de rectitude	2,5	D 441		N.S.		
	3,5	D 441	0,06	0,06		
	4,5	D 440	0,18			
Densité du bois	2,5	D 441 (regarnis)	0,56		0,54	

B — CALCUL DE L'HÉRITABILITÉ PAR LA RÉGRESSION
ENTRE DESCENDANCES ET CLONES

Une autre méthode de calcul de l'héritabilité qui semble plus concrète consiste à comparer directement les descendants à leurs parents, ou à des copies végétatives de ces parents, par une étude de régression linéaire. Dans le cas où l'on compare les moyennes des descendances à la valeur d'un des parents, l'héritabilité est alors égale au double du coefficient de régression, $h^2 = 2b$.

Dès qu'il s'agit de caractères à l'état juvénile qui se manifestent d'une façon différente à l'état adulte, la comparaison directe avec les parents est difficile. Mais nous avons vu que la greffe redonnait aux greffons des caractères de jeunesse, pour la croissance en particulier. La comparaison peut donc se faire entre les descendances maternelles et les plants greffés de l'arbre-mère, avec la précision supplémentaire qu'apporte la répétition au hasard de ces plants dans le verger à graines. Il faut noter en outre que les conditions de milieu (sol et climat) sont très différentes entre l'essai de descendances et le verger et que, par conséquent, la comparaison aura plus de portée pratique.

La comparaison a porté en premier lieu sur les hauteurs, plus précisément sur l'accroissement en hauteur dans l'année 1965, car les premières années ont été très affectées par l'aptitude de reprise à la greffe des différents clones. Pour 24 couples descendances-clones, nous obtenons un coefficient de corrélation r de 0,45 et un coefficient de régression b de 0,235, soit une héritabilité de 0,47. Le calcul de la précision de b donne un intervalle de confiance à 95 % de $\pm 0,31$ pour l'héritabilité: nous appliquons ici la formule de FALCONER (1960, p. 180) $S^2_b = [1 + (n - 1)t]/nN$, N étant le nombre de familles et n le nombre de membres par famille. Il est certain que cette formule suppose des simplifications qui ne sont pas toutes justifiées ici, en particulier l'égalité des variances chez les parents et les enfants.

L'ordre de grandeur de l'héritabilité est voisin de celui calculé par la corrélation intraclasse dans les descendances.

Dans le calcul de la régression du diamètre à mi-hauteur, les coefficients de corrélation $r = 0,253$ et $b = 0,017$ ne sont pas significativement différents de 0 en raison du faible nombre de couples de comparaison; l'héritabilité est donc faible (0,03), et comparable encore à celle estimée par la corrélation intraclasse (0,06).

En ce qui concerne la rectitude des tiges, une estimation graphique rapide a montré qu'il n'y a aucune liaison entre descendants et clones: c'est une constatation un peu inattendue, le port des arbres ayant été toujours considéré comme un caractère facile à estimer d'après les plants greffés (LARSEN, 1956). Mais l'élevage des porte-greffe en pots et la forte ramure des plants greffés — qui les déséquilibre — expliquent sans doute cette difficulté. En outre,

il n'y a aucune corrélation entre les notes de rectitude des mêmes clones au verger à graines et au parc à clones, ceci étant sans doute dû aux déformations infligées dans le parc à clones par les poches d'isolement des pollinisations contrôlées.

Cette comparaison descendance-clones, malgré l'échec pour la rectitude, est donc très intéressante pour la croissance et apporte une confirmation très importante à l'estimation de l'héritabilité par la corrélation intraclasse, prouvant par là même qu'il est plausible de considérer les descendance maternelles comme des groupes de demi-frères.

C — LE CAS PARTICULIER DE L'HÉRITABILITÉ DE LA DENSITÉ DU BOIS

La densité théorique du bois (POLGE, 1963, op. cit.) qui représente le poids sec rapporté au volume vert, n'était pas un des objectifs primitifs de la sélection, mais on l'a cependant mesurée sur des carottes prélevées à la tarière de Pressler à 4 mètres ou à 1,30 mètre de hauteur en fonction de la présence ou de l'absence de cares. Ces carottes prélevées sur chaque arbre plus et un témoin voisin étaient destinées à vérifier que l'âge de l'arbre plus n'est pas supérieur à celui des voisins. La comparaison des couples plus-témoins a montré d'ailleurs que la densité des arbres plus n'est pas inférieure à celle des témoins : chez certaines essences, au contraire, il y a une corrélation négative entre rapidité de croissance et densité du bois. En outre, on a pu calculer l'écart-type phénotypique de l'échantillon constitué par les arbres mesurés, soit 35,8, ainsi que la moyenne, soit 442,2 : le coefficient de variation est ainsi de 8,1 %. On peut considérer que cette estimation est une bonne approximation de la valeur pour l'ensemble de la population landaise, valeur qu'il faut connaître pour le calcul du gain génétique.

A l'aide des mesures effectuées dans le D 441, on pouvait donc calculer l'héritabilité de deux manières :

— par la corrélation intraclasse t des mesures individuelles des descendants. On obtient $t = 0,140$, d'où $h^2 = 0,56 \pm 0,31$.

— par la régression des moyennes des descendants sur la valeur de l'arbre-mère ; $b = 0,271$, d'où $h^2 = 0,54 \pm 0,31$.

Ainsi les deux valeurs obtenues sont très voisines, ce qui signifie que l'expression du caractère « densité du bois » est très semblable dans l'état juvénile de celle dans l'état adulte ; autrement dit, la *corrélation génétique juvénile-adulte* r_{JA} de ce caractère est très voisine de 1.

Ceci est très important puisque nous serons en mesure de calculer déjà le gain génétique pour la densité du bois.

D — ETUDE DES LIAISONS ENTRE LES CARACTÈRES JUVÉNILES
DES DESCENDANTS (CROISSANCE ET FORME)
ET LES CARACTÈRES DES PARENTS

Comme on l'a fait pour la densité du bois, c'est par l'étude de la régression des caractères des descendants en fonction de ceux des parents que l'on devrait obtenir les indications les plus intéressantes de l'héritabilité, beaucoup plus que par les corrélations intraclasses. Mais encore faudrait-il que la corrélation génétique juvénile-adulte pour les caractères de croissance soit forte. Or, tel ne semble pas être le cas chez le pin maritime.

a) *Eléments fournis sur la corrélation phénotypique par des analyses de tige:*

La vraie valeur des corrélations *génétiques* $r_g(JA)$ jeune-adulte ne pourra être connue que plus tard, dès que les plantations actuelles — seules permettant d'éliminer l'action du milieu — auront atteint un âge suffisant. A l'heure actuelle, nous ne pouvons connaître que les corrélations phénotypiques $r_p(JA)$, qui sont fonction à la fois des corrélations génétiques et des corrélations dues au milieu, $r_m(JA)$ suivant la formule:

$$r_p(JA) = h_J \cdot h_A \cdot r_g(JA) + e_J \cdot e_A \cdot r_m(JA),$$

(LERNER, 1958) où h_J et h_A sont les racines carrées des héritabilités du caractère considéré à l'état jeune et à l'état adulte, et où

$$e_J = \sqrt{1 - h_J^2} \text{ et } e_A = \sqrt{1 - h_A^2}.$$

On voit ainsi que, même si r_p , h_J^2 et h_A^2 sont connus, r_g ne peut être connu si r_m ne l'est pas. En particulier, si r_g et r_m sont de signes opposés, r_g peut être très différent de r_p , et si les héritabilités sont faibles, r_p dépendra surtout de r_m . Toutefois, on remarque aussi que si r_p est très élevé, r_g est obligatoirement élevé si les héritabilités sont moyennes ou fortes, et si r_g et r_m sont de même signe, à un r_p faible correspond un r_g faible.

En ce qui concerne les caractères de croissance, hauteur et diamètre, nous ferons l'hypothèse que les corrélations jeune-adulte génétique et due au milieu sont de même signe, ce qui est probable, mais non démontré, puisqu'intervient le phénomène, encore mal connu, de la concurrence (cf. STERN, 1966).

Or, il est possible de calculer chez les arbres forestiers les corrélations phénotypiques entre les valeurs d'un même caractère à différents âges grâce aux analyses de tige où l'on détermine sur des sections de tige transversales la hauteur et la grosseur atteintes à un âge donné indiqué par le nombre de cernes annuels de la section.

Nous disposions d'analyses de tige effectuées par MAUGÉ (données non publiées) sur la totalité des 123 arbres d'une parcelle de 30 ans du domaine de la Saussouze (commune d'Arès, Gironde), les différentes mesures étant données respectivement pour les âges de 6, 12, 18, 24 et 30 ans; l'âge de 6 ans était particulièrement intéressant, mais il manquait des données pour certains arbres, aussi n'avons-nous fait porter nos analyses que sur les 77 arbres pour lesquels les données sont complètes. Le calcul ayant été exécuté à l'aide d'une machine de bureau, la totalité des corrélations pour tous les âges n'a pu être calculée, mais les résultats portés dans le tableau 33 sont cependant très intéressants.

TABLEAU 33

Corrélations phénotypiques pour différents âges
Pins de 30 ans du domaine de la Saussouze

	Hauteur 6 ans	Surf. ter 6 ans	Surf. ter 18 ans	Hauteur 30 ans	Surf. ter 30 ans
Hauteur à 6 ans	1	0,55	—	0,33	0,24
Surface terrière à 6 ans	—	1	0,68	0,27	0,56
Surface terrière à 18 ans	—	—	1	—	0,93
Hauteur à 30 ans	—	—	—	1	0,76

On y voit que la corrélation phénotypique jeune-adulte est faible pour la hauteur entre 6 ans et 30 ans (0,33); d'après l'hypothèse que nous venons de faire, la corrélation génotypique jeune-adulte est donc probablement faible pour la hauteur. La corrélation phénotypique est encore plus faible entre la hauteur à 6 ans et la surface terrière à 30 ans (0,24), ce qui signifie sur le plan sylvicole que le choix des arbres à 6 ans d'après la hauteur ne donnait que peu d'indications sur le volume qu'ils atteindraient à l'âge de 30 ans, car le volume est beaucoup plus fortement lié à la surface terrière qu'à la hauteur.

La corrélation est par contre plus élevée pour la surface terrière entre 6 et 30 ans, soit 0,56; mais elle ne devient vraiment importante qu'entre 18 et 30 ans, soit 0,93, alors qu'elle reste moyenne entre 6 et 18 ans.

On peut donc conclure que, pour les conditions de la Saussouze au moins:

— la hauteur à 6 ans (qui est celle qu'ont atteint les plants de descendance à l'âge de 3 ans et demi) n'est qu'un critère imparfait

sur le plan phénotypique, donc sylvicole, et sans doute sur le plan génétique.

— la surface terrière à 6 ans est un meilleur indice, mais un bon jugement ne semble pouvoir être porté qu'à 18 ans sur la croissance à 30 ans.

b) L'étude des corrélations totales, l'influence de l'origine géographique des parents et les autres liaisons:

Grâce aux possibilités de la machine électronique de l'Université de Nancy, mise en œuvre par la station de biométrie du C.N.R.F., la matrice des corrélations totales pour un grand nombre de caractères des arbres plus et des moyennes de leurs descendants a pu être établie à la fois pour l'essai D 440 et l'essai D 441. Les tendances en sont les mêmes et le D 440 ne comportant que 9 origines, nous ne donnerons que les résultats correspondant au D 441 (40 origines).

Dans le tableau 34 sont indiqués les variables étudiées avec leur moyenne et leur écart-type. Pour les caractéristiques de l'arbre,

TABLEAU 34

Essais D 441: Caractères étudiés dans les analyses de corrélations et de régression multiple progressive

	Caractères	N°	Valeur moyenne	Ecart type	Coefficient de variation %	Unité
Arbre plus	Intensité de sélection	1	2,6047	0,6338	24,33	Ecart réduit (1)
	Forme	2	3,2675	0,4335	13,27	Note sur 5
	Age	3	47,2500	7,8927	16,70	An
Pépinière	Nombre de cotylédons	4	6,9825	0,3267	4,68	n
	Poids	5	0,9202	0,2344	25,47	Gramme
	Hauteur	6	7,9293	1,1189	14,11	Centimètre
Géographie	Latitude arbre plus	7	9,2645	0,4856	5,24	Grades - 40
	Aridité	8	30,6000	7,0631	23,08	Coef. mensuel moyen
	Insolation	9	2041,7500	93,1538	4,56	Heure
	Pluviométrie	10	1028,2500	142,4760	13,86	Millimètre
Hauteur 1963	Hauteur	11	42,4875	3,5271	8,30	Centimètre
	Hauteur	12	134,7745	9,6589	7,17	"
Descendance résultats 1964	Diamètre (2)	13	16,6215	0,7317	4,40	Millimètre
	Note	14	35,0263	2,0866	5,96	Note sur 50
	Survie	15	9,4765	0,4674	4,93	Plants vivants sur 10
	Volume	16	300,7090	41,2291	13,71	Centimètre cube
Descendance résultats 1965	Hauteur	17	218,0972	12,3013	5,64	Centimètre
	Diamètre (2)	18	27,7833	1,1758	4,23	Millimètre
	Note	19	29,5408	1,6785	5,68	Note sur 50
	Volume	20	1370,6348	172,9728	12,62	Centimètre cube

(1) Ecart-réduit de la surface terrière à 1,30 mètre dans la population de 30 arbres.

(2) Diamètre à mi-hauteur.

TABLEAU 35

Matrice des corrélations totales entre les caractères des parents
et ceux des jeunes descendance (essai D 441)

Signification de r :

$$0.05 = 0.304^*$$
$$0.01 = 0.393^{**}$$
$$0.001 = 0.490^{***}$$

Les coefficients ont été multipliés par 100.

Int. de sélect.	1	100																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
-----------------	---	-----	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

l'intensité de sélection est l'écart-réduit sur la surface terrière à 1,30 mètre (ou dans les arbres gemmés à 3 mètres). Les caractéristiques de géographie sont à la fois la latitude et les grandeurs climatiques disponibles (*).

Dans le tableau 35 sont données les corrélations totales des caractères décrits.

La première constatation est qu'il *n'existe apparemment aucune liaison entre les caractères propres à l'arbre plus* (intensité de sélection, forme et âge) *et la croissance des descendants*: donc il est impossible de calculer directement une héritabilité par régression des descendants sur les parents.

Les deux liaisons entre intensité de sélection de l'arbre plus et coefficient d'aridité d'une part et âge et pluviométrie d'autre part sont fortuites et tiennent au faible taux d'échantillonnage par zone géographique: les âges se sont trouvés par hasard plus faibles dans la zone où la pluviométrie est la plus élevée.

Il est surtout frappant de voir les *liaisons entre les caractères de croissance des descendances et les caractères géographiques*. La liaison est du même ordre de grandeur en valeur absolue pour la latitude que pour les trois caractéristiques de climat et principalement la pluviométrie, car à la latitude la plus faible celle de la région du Marensin correspond la pluviométrie la plus forte et, dans une moindre mesure, l'aridité et l'insolation les plus faibles. La latitude n'influe donc pas en tant que telle par exemple par la longueur de la photo-période, mais par sa liaison avec des caractéristiques climatiques, liaison purement régionale.

L'examen des moyennes de la croissance pour tous les arbres d'une même zone d'origine (le canton administratif) montre d'ailleurs que leur valeur est nettement plus faible pour les cantons du Marensin que pour tous les autres du massif landais (phénomène qui s'observe aussi dans les premiers résultats des essais D 442 et D 443), alors que les différences sont nettement moins marquées entre ces derniers cantons; et, précisément la pluviosité et le coefficient d'aridité sont nettement plus élevés dans le Marensin.

Or, l'Inventaire Forestier National (1965, Département des Landes) a noté que l'accroissement en volume du Pin maritime de la catégorie « petit bois », de circonférence comprise entre 25 et 55 centimètres à 1,50 mètre de hauteur, est inférieur dans le Marensin.

(*) Le coefficient d'aridité moyen mensuel est en réalité une grandeur qui varie de façon inverse à celle de l'aridité; il est égal à la moyenne du coefficient annuel (pluviosité annuelle en millimètres sur température annuelle plus 10°) et du coefficient de juillet (pluviosité juillet multipliée par 12 sur température juillet plus 10°).

Cette infériorité, phénotypique puisque résultant des conditions de milieu d'origine, est donc corroborée par l'infériorité génotypique (*) constatée dans les essais de descendance ainsi que dans l'essai de provenances de Sylvabelle.

L'Inventaire constate par contre que l'accroissement du moyen bois et du gros bois est supérieur; mais il ne nous est pas possible encore de dire si cette croissance ultérieure plus rapide est due à une supériorité génétique qui se manifeste tardivement, aux conditions de milieu plus favorables qui existent dans le Marensin, à une combinaison des deux, ou encore à une balance positive entre un milieu plus favorable et une infériorité génétique.

Enfin les corrélations entre les caractéristiques des descendances, soit en pépinière, soit en plantation, font apparaître divers phénomènes:

Le poids et la hauteur en pépinière, assez fortement liés aux dimensions en 1963 et 1964, le sont beaucoup moins en 1965, mais l'on voit apparaître que le meilleur facteur de jugement pour la hauteur en 1965 est la hauteur en pépinière, alors que pour le diamètre, c'est le poids vert en pépinière. Le poids vert en pépinière est donc un élément très important à prendre en considération si l'on veut émettre des jugements précoces.

Comme il a été signalé, le nombre de cotylédons apparaît sans influence dès 1965.

La note de forme n'est reliée à aucune grandeur de croissance, seules les notes de 1964 et 1965 étant reliées, et de façon peu étroite ($r = 0,41$): ceci est une preuve supplémentaire de l'imprécision des notes attribuées.

Enfin, les grandeurs de croissance, hauteur, diamètre, volume, sont fortement reliées entre elles pour la même année et d'une année à l'autre, mais les liaisons les moins fortes sont celles entre le diamètre et la hauteur: une constatation semblable a déjà été faite à propos des échantillons de 30 arbres adultes entourant les arbres plus.

c) Corrélations partielles et régressions multiples progressives, problème de l'âge et de l'écart-réduit de sélection des arbres plus:

La régression linéaire de la moyenne d'un caractère des descendances maternelles en fonction du caractère de l'arbre plus devrait

(*) Cette infériorité génétique peut être attribuée à un système racinaire moins efficace: en effet, si les jeunes *descendances* du Marensin, poussant sur leurs propres racines, sont inférieures aux autres, les *greffes* poussent de façon identique à celles des autres zones, aussi bien au verger à graines de Saint-Pée, de climat assez voisin du Marensin, qu'au parc à clones de l'Hermitage, situé beaucoup plus au nord.

permettre le calcul de l'héritabilité, mais ce calcul n'est possible que si la corrélation est significative, ce qui n'est pas le cas. Mais il se peut que la corrélation totale ne soit pas significative, alors que la corrélation partielle l'est, compte tenu des variations d'un ou plusieurs autres caractères: par exemple: dans le tableau 35, la corrélation entre le volume 1965 et l'âge de l'arbre plus vaut $-0,11$ et n'est pas significative, mais la corrélation partielle en tenant compte de la pluviométrie r (volume, âge) pluviométrie est significative et vaut $-0,388$; on peut expliquer cela d'une façon simpliste en disant que la répartition des volumes et des âges est particulière pour les groupes où la pluviométrie est singulière (en particulier le Marensin), ce qui cache la liaison générale entre le volume des descendants et l'âge des arbres plus. De même, si la corrélation r (volume 1965, intensité de sélection) $= 0,28$ n'est pas significative, r (volume 1965, intensité de sélection) aridité $= -0,31$ est significatif, résultat qui sera commenté plus loin. Enfin, les corrélations totales du volume 1965 avec la latitude et la pluviométrie sont hautement significatives ($0,59$ et $-0,58$), alors que les corrélations partielles r (volume 1965, latitude) pluviométrie $= 0,23$ et r (volume 1965, pluviométrie) latitude $= -0,15$ ne le sont pas. Cela signifie que la pluviométrie seule ou la latitude seule des arbres plus ne peuvent expliquer la variation du volume 1965 des descendants.

On voit ainsi que l'étude des corrélations partielles apporte beaucoup de précisions; mais le calcul de toutes les corrélations partielles possibles entre les 20 caractères de la matrice des corrélations totales serait considérable et difficile à exploiter: aussi a-t-on employé la méthode de la régression progressive (TOMASSONE, 1965) dans laquelle on étudie successivement pour une variable dépendante donnée y_j à expliquer, les équations de régression multiple qui introduisent dans l'ordre la variable indépendante x_k ayant la plus forte corrélation totale avec la variable dépendante, puis x_l ayant la plus forte corrélation partielle avec y_j compte tenu de x_k , puis x_m ayant la plus forte corrélation partielle avec y_j compte tenu de x_k et x_l , et ainsi de suite, jusqu'à épuisement des variables indépendantes. Un test F de SNEDECOR permet à chaque stade de se rendre compte si l'introduction de la nouvelle variable est significative et, par conséquent, si elle apporte une information supplémentaire; de même, dans chaque équation de régression multiple successive, y compris l'équation comprenant toutes les variables indépendantes, on teste les coefficients de régression partielle. Il est certain que cette méthode apporte d'autant plus de renseignements que les variables indépendantes sont moins corrélées entre elles: par exemple, l'introduction de la variable indépendante « pluviométrie » après celle de la latitude peut paraître non significative, et de même dans l'équation de régression multiple finale, les coefficients de régression partielle correspondant à la latitude, la pluviométrie, le coefficient d'ari-

dité et l'insolation peuvent ne pas être significatifs alors que l'introduction globale de ces quatre facteurs serait très significative.

Ces réserves étant faites, examinons les résultats des analyses de régression progressive qui ont été faites avec les variables du

TABLEAU 36

Essai D 441: Coefficients de régression partielle
et signification statistique pour 10 variables indépendantes
(Explication dans le texte)

Hauteur 1963			Hauteur 1964			Diamètre 1964		
1,60671	6	<u>2,17</u>	7,65308	7	1,07	1,88820	5	<u>2,48</u>
- 2,46401	2	<u>2,23</u>	3,07678	6	1,44	- 0,02925	8	1,60
2,30501	4	1,50	- 5,08818	2	1,59	- 0,03410	3	<u>2,35</u>
2,00497	7	0,93	- 2,68667	1	1,17	- 0,00147	10	0,97
- 0,01110	9	1,14	4,82655	4	1,08	- 0,12881	6	0,80
- 0,65163	1	0,82	- 7,09029	5	0,70	- 0,16090	2	0,67
- 0,06272	8	0,83	- 0,07417	8	0,31	- 0,00116	9	0,54
- 0,02831	3	0,43	0,00483	9	1,17	- 0,06520	1	0,38
- 0,00116	10	0,17	- 0,00325	10	0,16	0,16170	7	0,30
- 0,46085	5	0,13	- 0,01269	3	0,07	0,07951	4	0,24
1191,1205	CTE		1290,9614	CTE		837,66788	CTE	
Volume 1964			Note 1964			Hauteur 1965		
21,66337	7	0,75	1,31924	2	1,44	- 0,02408	10	0,83
54,59893	5	1,34	0,68667	1	1,04	- 0,33398	3	1,21
- 1,40354	3	1,81	- 0,04539	3	0,83	2,22081	6	0,72
-17,07442	2	1,32	- 0,00770	9	0,95	- 3,26495	1	0,98
- 1,27987	8	1,31	0,03440	8	0,49	0,01219	9	0,30
16,26281	4	0,90	0,81217	7	0,39	5,08903	4	0,79
- 0,05512	10	0,68	- 0,69005	4	0,54	- 2,98058	2	0,65
- 5,62195	1	0,61	0,18124	6	0,31	- 0,10641	8	0,30
- 0,02129	9	0,19	- 0,17841	5	0,06	- 4,81441	5	0,33
0,53232	6	0,06	- 0,00022	10	0,04	3,12341	7	0,30
8324,1946	CTE		1762,0247	CTE		7103,8378	CTE	
Diamètre 1965			Volume 1965			Note 1965		
0,00445	9	1,35	13,22397	7	0,10	- 0,03504	3	0,81
- 0,00387	10	1,65	- 6,93379	3	2,03	- 0,30821	1	0,59
- 0,04972	3	<u>2,21</u>	- 0,41760	10	1,17	- 1,57949	5	0,69
- 0,39970	1	1,49	127,80804	5	0,71	0,63399	2	0,88
- 0,04547	8	1,60	0,44530	9	0,89	0,21788	6	0,45
1,89040	5	1,60	-52,09653	1	1,28	- 1,57688	7	0,97
- 0,35787	6	1,43	- 4,97139	8	1,15	0,00880	9	1,38
- 0,42574	7	0,51	-19,83600	2	0,35	0,01788	8	0,33
- 0,01586	2	0,04	28,26574	4	0,36	- 0,30584	4	0,30
- 0,00075	4	0,001	-11,99380	6	0,31	0,00022	10	0,05
1301,4306	CTE		49147,906	CTE		1105,9856	CTE	

tableau 34: ils sont représentés dans les tableaux 36 et 37, où sont portés seulement pour chaque variable dépendante (valeur moyenne des descendance maternelles, soit hauteur 1963, hauteur 1964, etc.): les coefficients de régression partielle de l'équation de régression

finale comprenant toutes les variables indépendantes (1^{re} colonne); les variables indépendantes représentées par leur numéro de code au tableau 34 (2^e colonne); et enfin, le test *t* de STUDENT pour les coefficients de régression partielle, significatif si $t > 2,04$ au niveau de probabilité de 0,05 et si $t > 2,76$ au niveau de probabilité de 0,01 (29 degrés de liberté). Au bas des trois colonnes, se trouve la constante de l'équation de régression multiple.

Pour les variables dépendantes portées dans le tableau 36, les variables indépendantes sont les 10 premières variables du tableau 34 correspondant aux caractéristiques de l'arbre plus à celles de sa zone d'origine et aux mesures en pépinière.

Bien qu'en 1963 il y eût une liaison significative positive de la hauteur avec la hauteur en pépinière [6] et négative avec l'âge de l'arbre plus [3], il n'y a plus aucune liaison pour les hauteurs de 1964 et 1965 avec un des caractères de l'arbre plus ou de la pépinière. Pour les diamètres ainsi que pour les volumes, il y a aussi une liaison significative négative avec l'âge de l'arbre plus, fait qui va être examiné plus en détail; on observe de plus l'absence de liaison significative avec la latitude [7] et les caractères climatiques 8, 9 et 10, que nous avons expliquée plus haut par les corrélations entre ces caractères; il faut noter enfin, bien que le test *t* ne soit pas significatif, la quasi-signification des coefficients de régression correspondant au poids en pépinière (5, positif) et surtout celui, inattendu, de l'intensité de sélection (6, négatif). En ce qui concerne les notes de forme, une certaine liaison non significative apparaît en 1964 avec la note de forme de l'arbre plus mais diminue en 1965.

Les faits nouveaux mis en lumière par ces analyses de régression progressive (liaison négative de la croissance des descendants avec l'âge de l'arbre plus, avec l'intensité de sélection, liaisons différentes suivant qu'il s'agit de la hauteur ou du diamètre) peuvent être précisés au moyen d'autres analyses introduisant des facteurs nouveaux (tableau 37).

En premier lieu, l'influence négative de l'âge sur la croissance des descendants demande à être précisée: on a donc vérifié si la régression du diamètre 1965 était seulement linéaire ou s'il s'agit d'une régression curvilinéaire du 2^e degré, en introduisant une variable indépendante supplémentaire, le carré de l'âge (variable 11), qui est davantage explicative, que l'âge lui-même (variable 3) puisque le *t* maximum de son coefficient de régression partielle est, au cours de la régression progressive, avant introduction de la variable âge [3], de 2,44: l'équation de régression multiple s'écrit alors:

$$\text{diamètre} = a + \dots + 0,135 x_3 + \dots - 0,002 x_3^2 + \dots$$

Le maximum de cette équation a lieu quand sa dérivée s'annule, c'est-à-dire quand $x_3 = 135/4 = 39$ ans. La signification des coef-

TABLEAU 37

Essai D 441: Coefficients de régression partielle
et signification statistique pour 11 variables indépendantes
(La 11^e variable est indiquée dans chaque cas)

Diamètre 1965			Carré du diamètre 1965		
0,00425	9	1,27	0,22643	9	1,21
- 0,00426	10	1,76	- 0,23366	10	1,73
- 0,00199	11	0,75	- 0,11540	11	0,78
2,28131	5	1,76	124,77050	5	1,72
- 0,41357	6	1,57	-23,16750	6	1,58
- 0,36015	1	1,30	- 2,49123	8	1,55
- 0,04390	8	1,53	-19,59366	1	1,27
- 0,54990	7	0,64	-29,47596	7	0,61
0,13561	3	0,55	8,03352	3	0,58
- 0,01858	2	0,05	3,00870	4	0,10
0,02537	4	0,05	- 0,59156	2	0,03
30,065105	CTE		886,41864	CTE	
x11 = carré de l'âge			x11 = carré de l'âge		

Hauteur 1964			Diamètre 1964		
6,82331	7	1,01	2,09590	5	<u>2,91</u>
5,13167	12	<u>2,23</u>	0,02929	13	<u>2,23</u>
3,73777	6	1,84	- 0,03373	3	<u>2,48</u>
- 16,77995	5	1,61	- 0,02707	8	1,57
4,41852	4	1,06	- 0,21893	6	1,40
- 4,26250	2	1,41	- 0,00138	10	0,97
- 2,35209	1	1,09	- 0,00130	9	0,65
0,16232	3	0,83	- 0,06187	4	0,19
0,01709	9	0,41	- 0,06249	7	0,12
0,07509	8	0,32	0,01350	1	0,08
0,00430	10	0,23	- 0,01185	2	0,05
- 75,191853	CTE		19,996294	CTE	
x12 = diamètre 1964			x13 = hauteur 1964		

Hauteur 1965			Diamètre 1965		
6,17080	14	<u>3,06</u>	0,04067	15	<u>3,06</u>
4,42915	6	1,57	0,00396	9	1,35
- 16,47969	5	1,23	- 0,04113	8	1,64
5,09364	4	0,90	- 0,26690	1	1,11
- 2,88273	2	0,71	- 0,03361	3	1,78
0,17409	8	0,54	- 0,00289	10	1,38
5,75059	7	0,63	- 0,44819	6	2,01
- 0,01532	9	0,41	2,08620	5	2,00
- 0,79852	1	0,26	- 0,55277	7	0,75
- 0,02718	3	0,10	- 0,20772	4	0,45
- 0,00023	10	0,01	0,10536	2	0,32
- 23,17518	CTE		25,312810	CTE	
x14 = diamètre 1965			x15 = hauteur 1965		

ficients de l'équation est tout à fait semblable quand la variable dépendante est le carré du diamètre, c'est-à-dire la surface terrière, au lieu du diamètre. Autrement dit, *l'âge de l'arbre plus a une influence sur le diamètre à mi-hauteur de ses descendants à l'âge de 3 ans et demi, avec un optimum* qui, pour les parents étudiés se situe vers 39 ans, âge de la pleine maturité. Notons que les âges minimum et maximum des arbres étudiés dans l'essai D 441 étaient de 32 et 64 ans, et comme l'extrapolation au-delà de ces deux âges serait injustifiée, nous ne savons pas ce qui s'y passe. Une étude graphique faite sur les hauteurs à 1 an et demi de l'essai D 442 montre qu'il y a encore une fonction parabolique avec maximum pour un âge moyen, avec 90 descendances, différentes de celles du D 441. Il est possible de préciser que l'influence de l'âge est liée beaucoup plus à la croissance en diamètre qu'à celle en hauteur, en considérant les équations de régression multiple des hauteurs 1964 et 1965, où l'on a introduit comme variable indépendante supplémentaire les diamètres correspondants (tableau 37), et celles des diamètres 1964 et 1965 où l'on a introduit les hauteurs correspondantes: l'influence de l'âge disparaît alors pour les hauteurs alors qu'elle persiste pour les diamètres.

Il n'en reste pas moins difficile d'expliquer cette influence de l'âge des parents sur la croissance en diamètre des jeunes plants: elle n'est peut-être que passagère et pourrait alors être due aux conditions de nutrition de la graine qui seraient optimales quand l'arbre-mère est en pleine maturité.

Notons que ces quatre équations font apparaître aussi les sens de liaison suivants entre hauteur et diamètre dans les plantations et hauteur et poids en pépinière:

	Hauteur pépinière	Poids en pépinière
	—	—
Hauteur 1964	+	—
Hauteur 1965	+	—
Diamètre 1964	—	+*
Diamètre 1965	—	+

Croissance en hauteur et croissance en diamètre sont donc deux phénomènes assez différents.

Enfin, problème très important, reste la question de la *liaison négative* entre la *croissance des descendances* et *l'écart-réduit de la surface terrière des arbres plus*; une première précision peut être apportée par l'étude des corrélations partielles. On a vu lors de l'étude des corrélations totales pour quelle raison l'écart-réduit est corrélé négativement avec le coefficient d'aridité. Il est donc logique d'étudier des corrélations partielles entre les caractéristiques de

croissance et l'écart-réduit, compte tenu des variations du coefficient d'aridité. Les résultats sont les suivants (le seuil de signification de r au niveau de probabilité de 0,05 est de 0,309): poids en pépinière, $r = -0,302$; hauteur en pépinière, $r = -0,276$; hauteur en 1963, $r = -0,22$; hauteur en 1964, $r = -0,27$; diamètre en 1964, $r = -0,24$; volume en 1964, $r = -0,20$; hauteur en 1965, $r = -0,22$; diamètre en 1965, $r = -0,311$; volume en 1965, $r = -0,28$.

La liaison est donc quasi-significative pour le poids en pépinière et significative pour le diamètre 1965: elle n'est donc pas limitée aux tout premiers stades du développement.

On a étudié aussi, comme pour l'âge, si la régression n'était pas curvilinéaire, en introduisant dans la régression multiple le carré de l'écart-réduit: tel n'est pas le cas. La liaison peut donc être considérée comme linéaire. Malgré son faible degré de signification, elle n'en reste pas moins inexplicable: on se serait attendu à trouver non pas une liaison négative, mais une liaison nulle, qui aurait montré que la corrélation génétique entre les caractères de croissance des descendants à l'état juvénile est nulle avec l'écart-réduit sur la surface terrière de l'arbre plus.

Il faut donc attendre, pour être davantage éclairé, de voir ce que deviendra plus tard cette liaison dans le même essai; de même, des précisions seront sans doute apportées dès que les écarts-réduits sur la hauteur ou ceux sur le volume de tous les arbres plus comparés ici seront connus, et aussi quand les mesures de l'essai D 442 au même âge seront faites.

E — LA CORRÉLATION GÉNÉTIQUE ENTRE LE DIAMÈTRE ET LA HAUTEUR DANS L'ESSAI D 441

On a vu à propos de la sélection pour les caractères multiples qu'il est indispensable pour la construction d'un indice de connaître les corrélations génétique et phénotypique entre les caractères. KEMPTHORNE (1957) donne la méthode qui en permet le calcul dans des dispositifs statistiques convenables grâce à une décomposition de la covariance semblable à celle de la variance: par exemple, pour les corrélations entre les deux grandeurs d (diamètre) et h (hauteur), il suffit d'effectuer l'analyse de la variance de la grandeur $d + h$, et par différence entre les analyses individuelles de d et h , on obtient les corrélations voulues. Ce calcul a été effectué pour les valeurs de d et de h de l'essai D 441 en 1965, et l'on obtient $r_a = 0,694$ pour la corrélation génétique. La valeur r_m obtenue pour la corrélation due au milieu n'a pas de sens car les calculs — en raison du programme de machine électronique disponible — ont été effectués sur les moyennes des parcelles de 10 plants et non sur les plants individuels: par conséquent, l'estimation de r_m n'est pas valable ici. L'estimation de r_a n'est en outre que celle de la

corrélation génétique du *diamètre* et non de la *surface terrière* avec la hauteur. Toutefois, les analyses de régression multiple progressive du paragraphe précédent montrent que les corrélations des carrés des grandeurs avec différents caractères sont très semblables à celles des grandeurs elles-mêmes.

Donc, la corrélation génétique r_A calculée ici peut être considérée aussi bien comme celle de la surface terrière avec la hauteur. Sa valeur est élevée et même supérieure à la valeur de la corrélation phénotypique observée dans les petites populations adultes. Comme il s'agit ici de caractères jeunes, on admettra simplement qu'elle est au moins égale à la corrélation phénotypique, ce qui justifie les prévisions faites au chapitre sur la sélection au sujet du calcul de l'indice de sélection combinant surface terrière et volume.

3° Les premiers gains dus à la sélection

Les résultats que nous venons d'exposer ne permettent pas, tels qu'ils sont, de se rendre compte expérimentalement des gains génétiques obtenus: mais, nous fournissant des paramètres génétiques sur les populations de Pin maritime, ils nous permettent de calculer la supériorité génétique de graines fournies par différentes méthodes d'amélioration, et même dans un cas, de graines déjà disponibles. Rappelons que la formule donnant le gain génétique par unité de temps en proportion de la valeur moyenne de la population initiale est:

$$\Delta G/G = i(C_r h_j - h_A r_{JA}) \cdot (\sigma_{PJ}/\sigma_{PA}) \cdot (1/t_j)$$

Parmi les termes de cette équation, nous ignorons encore h_A et r_{JA} pour les caractères de croissance, et à l'âge auquel nous estimons h_j , c'est-à-dire 3 ans et demi pour l'essai D 441, il semble bien que r_{JA} soit très faible sinon nul. Mais si l'on estime que les résultats acquis à cet âge J sont intéressants — par exemple le fait d'avoir des arbres à croissance rapide initiale pour les usages horticoles ou pour production d'arbres de Noël — un gain de sélection peut être calculé. Il en est de même d'ailleurs dans le cas du poids spécifique du bois où la valeur de l'héritabilité obtenue par la régression descendants-parents nous permet d'affirmer que h_A est proche de h_j et r_{JA} proche de 1. Dans les deux cas, le gain de sélection peut s'écrire simplement $i C_r h^2/t$. Il s'agit là du gain obtenu par la seule sélection d'individus supérieurs, gain qui peut être augmenté puisque nous pouvons opérer une sélection combinée (LERNER, 1958) grâce aux tests de descendance qui nous renseignent sur les familles: il est possible de choisir les meilleurs individus des meilleures familles en prenant ceux qui ont la valeur maximum pour l'expression $I = P + WP_i$, P étant la valeur phénotypique de

l'individu pour le caractère considéré, P_i étant la valeur phénotypique moyenne de la famille à laquelle il appartient, et

$$W = n/[1 + (n-1)t] \cdot (r-t)/(1-r),$$

où n est le nombre d'individus de la famille, t la corrélation phénotypique soit $r \cdot h^2$, et r la corrélation génétique qui vaut $1/4$ pour les demi-frères.

Dans ce cas, le gain génétique devient alors :

$$\Delta G_c / G = (1/t) i C_v h^2 \sqrt{1 + \frac{(r-t)^2}{1-t}} \times \frac{n-1}{1 + (n-1)t}$$

Nous allons calculer, dans ces conditions, les gains génétiques possibles grâce à l'essai D 441 pour la croissance juvénile et pour la densité du bois.

A — LE GAIN GÉNÉTIQUE SUR LA CROISSANCE JUVÉNILE DANS L'ESSAI D 441

Nous connaissons déjà parmi les termes de l'expression du gain, l'héritabilité h^2 et par conséquent t , $r = 1/4$ dans tous les cas, et n qui est sensiblement égal à 95. Le coefficient de variation C_v se calcule aisément par le rapport écart-type/moyenne, l'écart-type étant la racine carrée du dénominateur de la fraction qui a permis de calculer la corrélation intraclasse, et qui représente la variance phénotypique de la population dans laquelle nous sélectionnons. t_j est l'intervalle de temps qui s'écoule entre la sélection des arbres et la production de graines améliorées; or, comme une sélection actuelle nous donnera des graines dans 6 ans dans un verger à graines de clones, et dans 7 à 8 ans dans un verger à graines de semis constitué à partir de pollinisations contrôlées sur les arbres choisis, nous prendrons la valeur moyenne $t_j = 7$. L'intensité de sélection i dépend uniquement de la sélection qui est faite dans l'essai de descendances, et non de la sélection antérieure faite dans le massif landais où elle a été faite sur la croissance d'arbres adultes. Ainsi, disposant d'environ 4 000 arbres dans la totalité de l'essai, si l'on choisit 40 arbres, minimum compatible avec les risques de la consanguinité, l'intensité de sélection i correspondant à 1 % d'arbres retenus est de 2,67.

Si la sélection est uniquement celle d'individus, le gain sera alors, pour la hauteur ($h^2 = 0,30$, $C_v = 0,177$)

$$2,67 \cdot 0,177 \cdot 0,30/7 = 0,020 = 2 \% \text{ par an}$$

et pour le volume ($h^2 = 0,12$, $C_v = 0,528$)

$$2,67 \cdot 0,528 \cdot 0,12/7 = 0,023 = 2,3 \% \text{ par an.}$$

Il est à noter que le gain est le plus élevé pour le volume malgré une hérédité bien plus faible, en raison de sa plus grande variabilité.

Si par contre, on pratique la sélection combinée, tout en choisissant le même nombre d'individus soit 40, le gain sera :

pour la hauteur : $0,020 \times \sqrt{1,357} = 0,023 = 2,3 \%$ par an

pour le volume : $0,023 \times \sqrt{2,229} = 0,036 = 3,6 \%$ par an

La supériorité de gain en volume est encore plus marquée : en effet, la sélection combinée, dans le cas de familles comportant de nombreux individus, donne un gain relatif par rapport à la sélection individuelle d'autant plus élevé que l'hérédité est plus faible.

Certes, ces calculs de gains s'appliquent à des caractères qui ne semblent pas devoir pour l'instant recevoir d'utilisations pratiques : ils nous montrent cependant l'ordre de grandeur très important que l'on peut espérer. Un gain encore plus important pourrait être attendu en ce qui concerne le volume grâce à la méthode de l'indice de sélection : en effet, au lieu du volume naturel, $V = gh$, on aurait pu utiliser l'indice $V = g + Wh$, W pouvant être calculé ici puisque le dispositif statistique du D 441 permet de calculer la corrélation génétique entre g (surface terrière) et h (hauteur). En outre, en 1967, le test D 442 nous fournira 9 000 plants, donc une intensité de sélection de 2,93 si l'on conserve 40 phénotypes, dans ce seul essai, et une intensité de 3,05 si l'on groupe D 441 et D 442 pour fournir les 40 phénotypes.

B — LE GAIN GÉNÉTIQUE SUR LA DENSITÉ THÉORIQUE DU BOIS

Dans les mêmes hypothèses que pour la croissance juvénile, soit 40 arbres sélectionnés dans l'essai D 441 pour la constitution d'un verger à graines, le gain par sélection massale serait ici :

$$2,67 \cdot 0,066 \cdot 0,56/7 = 0,014 \text{ soit } 1,4 \% \text{ par an.}$$

Compte tenu de la forte hérédité, le gain par sélection combinée ne serait que légèrement supérieur, soit :

$$0,014 \sqrt{1,09} = 0,015 \text{ soit } 1,5 \% \text{ par an.}$$

Il s'agit d'un gain moyen par an, le gain total au bout de 7 ans étant d'environ 10 % au moment où la graine sera disponible.

Mais il est possible ici d'obtenir un gain génétique par des méthodes différentes, puisque l'on peut avoir recours au phénotype des arbres adultes.

On peut par exemple utiliser les lots de graines disponibles à partir des récoltes sur les arbres plus, une centaine de descendance étant en quantité suffisante; si l'on veut ne pas continuer la sélection dans les peuplements créés, donc si l'on ne redoute pas la consanguinité, on pourra ne retenir que les 10 lots des arbres ayant la plus forte densité, et l'intensité de sélection sera alors de 1,75 d'où un gain instantané de $1/2 \cdot 1,75 \cdot 0,037 = 0,032$ soit 3,2 %: il faut multiplier par 1/2 car nous avons affaire à des descendance maternelles, fécondées librement. Si l'on veut poursuivre la sélection, il faudra conserver 40 arbres, d'où une intensité de sélection de 1 et un gain de 1,8 %. Un gain identique serait obtenu si nous opérons des croisements contrôlés dans les parcs à clones ou dans le verger à graines existants, car si la réduction de 1/2 due aux descendance maternelles n'est plus à appliquer, les graines ne seraient obtenues qu'au bout de deux ans. Enfin, il serait possible de mesurer la densité sur un très grand nombre d'arbres en forêt et d'obtenir ainsi une intensité de sélection très élevée; mais — outre le fait que cela nécessiterait des mesures nouvelles, donc onéreuses, alors que les autres méthodes utilisaient des résultats existants — il n'est pas payant de désirer trop augmenter l'intensité de sélection: en effet, quand le pourcentage d'arbres retenus passe de 1/2 à 1/20, 1/200 et 1/2 000, l'intensité de sélection passe de 0,80 à 2,06 puis seulement à 2,90 et à 3,46. Si nous prenons les descendance maternelles des 40 meilleurs arbres sur un total de 80 000, nous aurions alors un gain de sélection de:

$$1/2 \cdot 3,46 \cdot 0,037 = 0,064 \text{ soit } 6,4 \%,$$

dans un temps qui serait celui nécessaire pour faire ces 80 000 mesures.

On voit ainsi que, une fois les paramètres génétiques connus, le choix de la méthode d'amélioration repose en partie sur des critères économiques et que le facteur temps joue un rôle considérable. Le sélectionneur d'arbres — ou le généticien forestier, puisque jusqu'ici ils ne font qu'un comme le remarque justement WRIGHT (1963) — devra donc faire appel aux méthodes de la recherche opérationnelle, qui lui permettront d'optimiser le gain de sélection en fonction de caractères économiques aussi bien que génétiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au terme de cette étude, il convient de constater que l'on sait encore fort peu sur la génétique du Pin maritime, et que des connaissances relativement complètes ne pourront être acquises que dans 30 ou 40 ans, dès que le matériel installé en plantations comparatives aura atteint sa maturité. On peut cependant espérer obtenir une certaine amélioration génétique avant cette lointaine échéance grâce aux premiers résultats obtenus, qui permettent une estimation de la valeur des différentes méthodes s'offrant au sélectionneur.

1° La reproduction du Pin maritime présente des modalités semblables à ce que l'on connaît des autres pins : le greffage, à considérer comme pratiquement au point, donne des résultats satisfaisants si l'on prête une attention particulière aux porte-greffe. Les greffes d'aiguilles peuvent être intéressantes si l'on veut faire une multiplication en grande quantité à partir d'un matériel rare. La reproduction sexuée est précoce et abondante et les considérations faites sur la production des vergers à graines amènent à penser que le prix de la graine produite ne sera pas prohibitif : ceci est très important chez le Pin maritime où la méthode habituelle de régénération est le semis direct en forêt, grand consommateur de graines, mais pour lequel des techniques plus économes voient actuellement le jour. Deux points particuliers ont été mis en évidence pour le Pin maritime : le greffage n'accélère qu'assez peu la floraison femelle, et retarde finalement la floraison mâle si l'on compare des plants greffés à des plants francs de pied, et ceci est un argument en faveur de la création de vergers à graines de semis ou du mélange de pieds greffés et francs de pied dans les vergers. D'autre part, outre la dispersion du pollen à très grande distance en grandes quantités, la fécondation croisée ou allogamie est facilitée par la non-coïncidence, pour un clone donné, de l'ouverture des sacs polliniques et de la réceptivité des fleurs femelles.

2° Sur le plan de la variabilité infra-spécifique, des différences considérables existent, comme d'autres expérimentateurs l'ont montré : les volumes de provenances différentes peuvent varier dans le rapport de 1 à 4. La meilleure croissance est donnée par les provenances atlantiques, parmi lesquelles les provenances portugaises ne semblent pas meilleures que les landaises alors qu'elles sont plus sensibles au froid. Les provenances landaises — contrairement à

ce qu'aurait pu faire croire le fait que le boisement artificiel a été très important — présentent elles-mêmes des différences très nettes soit liées aux différences climatiques entre les zones (25 % pour le volume à 3 ans 1/2) entre la plus rapide et la plus lente; il ne s'agit pour l'instant que d'une manifestation juvénile, et rien ne prouve que l'écart se maintiendra à l'état adulte, mais l'intérêt dans l'économie des dégagements de semis ou dans la rentabilité des premières éclaircies en est déjà très important. En ce qui concerne la rectitude de la tige, les provenances corses sont très supérieures, fait qui pourra être utilisé dans des hybridations et croisements de retour combinant cette rectitude avec une bonne croissance.

3° L'amélioration par sélection individuelle à l'intérieur des provenances landaises est donc justifiée, et elle permet de connaître, en même temps que la variabilité entre provenances, la variabilité individuelle qui, seule, permettra de nouveaux progrès importants.

En ce qui concerne la sélection des arbres plus, après avoir défini aussi nettement que possible les objectifs à atteindre, on a mis au point une méthode de comparaison par l'écart-réduit à l'intérieur d'une petite population de référence: on peut ainsi comparer entre eux les arbres plus de peuplements différents et calculer l'intensité de sélection appliquée en fonction de la proportion d'arbres à retenir. Cette proportion à retenir est très faible, soit 1 sur 70 000 et, s'il faut prendre garde au fait que la précision des mesures ou des notations n'est pas assez grande pour assurer que tous les arbres retenus soient vraiment les meilleurs, l'intensité de sélection n'en reste pas moins importante. La discussion faite sur les indices de sélection montre le grand intérêt qui s'y attache en raison du gain génétique important qu'ils semblent devoir apporter par rapport à la sélection en niveaux indépendants: en particulier, on a défini un « volume génétique » dans lequel un poids très élevé est donné à la hauteur, compte tenu de ce que nous savons sur les paramètres génétiques de la surface terrière et de la hauteur.

On a étudié les méthodes de croisements diallèles partiels, avec identification du père et de la mère, mais on ne disposait jusqu'ici que de plantations comparatives de descendance maternelles ou de plantations de clones. Malgré leur jeune âge, des résultats nombreux en ont été obtenus, tant en pépinière qu'en plantation:

— sur le plan de la physiologie du développement, le nombre de cotylédons a été reconnu comme ayant une forte influence sur la croissance en pépinière, mais pas au-delà de la troisième année. La croissance juvénile est aussi liée à l'âge du semencier, dont l'optimum se situerait vers 40 ans.

— sur le plan génétique, on a d'abord montré — grâce au nombre de cotylédons — que la consanguinité est très faible dans les peuplements étudiés et, corrélativement, qu'un pin donné est fécondé par un grand nombre de ses voisins; ce fait est masqué, en

ce qui concerne la croissance initiale, par l'influence d'un milieu commun, dû probablement aux conditions semblables de nutrition et d'âge des parents pour les graines d'arbres voisins. Sachant en outre que les descendance maternelles constituaient des demi-fratries véritables, on a calculé l'héritabilité de plusieurs caractères par la corrélation intraclasse entre les individus des descendance. Les valeurs trouvées par cette méthode sont semblables à celles obtenues par la méthode tout à fait différente de la régression descendants-parents: pour la hauteur, il s'agit de la comparaison à la hauteur des clones parentaux ramenés à l'état juvénile par la greffe, et pour la densité du bois, de la comparaison directe à la valeur phénotypique des parents. En ce qui concerne la question primordiale des corrélations, une analyse de tiges nous a déjà fourni des renseignements intéressants sur la faible valeur des corrélations phénotypiques du même caractère entre l'état juvénile (6 ans) et l'état adulte (30 ans) surtout en ce qui concerne la hauteur. Il semble qu'il en soit de même des corrélations génétiques, puisque l'on ne peut relier pour l'instant la croissance des descendants à celle des parents. Au même âge, la corrélation génétique entre la hauteur et la surface terrière est importante. Enfin, une première estimation du gain génétique obtenu à l'heure actuelle a été faite d'une part pour la croissance juvénile, mais les applications pratiques n'en sont pas évidentes et, d'autre part, pour la densité du bois, qui peut être augmentée ou diminuée de 10 % pour des graines qui seraient produites dans 7 ans, et de 2 à 3 % dès maintenant.

Dans un proche avenir, les recherches sur l'amélioration génétique du Pin maritime pourraient prendre l'orientation suivante:

En prolongement des recherches actuelles, stimuler la floraison mâle particulièrement sur les plants greffés probablement par une meilleure connaissance des interactions entre le porte-greffe et le greffon; étudier les héritabilités et les corrélations génétiques dans les plantations existantes pour les caractères élémentaires qui composent les caractères complexes, objet de la sélection, pour aboutir à une sélection par indice, beaucoup plus efficace; installer des vergers à graines de semis, indépendants des plantations de descendance, concurremment avec les vergers à graines de clones; enfin, comme on l'a fait pour les cotylédons, étudier des caractères sans utilité économique immédiate, mais d'expressivité élevée et si possible monogéniques, pour essayer de mieux saisir les mécanismes génétiques de l'espèce: c'est ce qui a été commencé pour le caractère « panaché » qui correspond probablement à un gène donnant des plantules albinos à l'état double récessif.

Dans des voies nouvelles, il conviendrait d'ajouter des objectifs nouveaux à la sélection, en particulier la résistance à ceux des parasites dont la biologie est maintenant bien connue, et des qualités du bois autres que la densité, et telles que la longueur des fibres, ou le nombre de fibres par unité de surface en section transversale;

d'appliquer au Pin maritime la méthode de SAKAI et HATEKEYAMA pour la détermination directe des héritabilités et des corrélations sur les peuplements forestiers, en la combinant avec des analyses de tiges qui fourniraient les corrélations génétiques jeune-adulte, d'importance fondamentale pour gagner du temps.

De toute façon, l'observation et l'expérimentation biologique devront être rendues plus efficaces par un emploi de plus en plus important des outils mathématiques en même temps que des calculs économiques; les méthodes de la recherche opérationnelle peuvent et doivent être utilisées pour adopter, et modifier au fur et à mesure des acquisitions de connaissances, les meilleures méthodes d'amélioration.

Bibliographie et Lexique

Les abréviations utilisées pour les titres de périodiques français et étrangers sont celles en vigueur dans le « Guide to the use of Forestry Abstracts » édité par le « Commonwealth Forestry Bureau » (Oxford, 1958).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD, R.W., 1960. Principles of plant breeding. *John Wiley and Sons*, New York, 485 p.
- ANONYME, 1959. Variation in *Pinus pinaster*. *Rep. For. Dept. W. Aust.*, 1958-1959, 31-32.
- BARBER, J.C., and DORMAN, K.W., 1964. Clonal or seedling seed orchards? *Silvae Genet.*, **13**, 11-17.
- BARGUES, A., 1929. Recherches sur les feuilles du Pin maritime. *Thèse Sc. nat. Bordeaux*.
- BARNER, H., and CHRISTIANSEN, H., 1962. The formation of pollen, the pollinisation mechanism and the determination of the most favourable time for controlled pollinisation in *Pseudotsuga menziesii*. *Silvae Genet.*, **11**, 89-102.
- BARNES, B.V., BINGHAM, R.T. and SQUILLACE, A.E., 1962. Selective fertilization in *Pinus monticola* Dougl. II. - Results of additional tests. *Silvae Genet.*, **11**, 103-110.
- BARNES, B.V. and BINGHAM, R.T., 1963. Flower induction and stimulation in Western White Pine. *Intermountain Forest and Range Exp. Sta.*, Res. Pap. Int-2, 10 p.
- BINGHAM, R.T. and SQUILLACE, A.E., 1955. Self-compatibility and effects of self-fertility in Western White Pine. *For. Sci.*, **1**, 121-128.
- BINGHAM, R.T. and SQUILLACE, A.E., 1957. Phenology and other features of the flowering of pines, with special reference to *Pinus monticola* Dougl. *Intermountain Forest and Range Exp. Sta.* Res. Pap. 53, 27 p.
- BINGHAM, R.T. et al., 1961. Heritability of resistance in progenies from blister rust resistant *Pinus monticola* selections. *Recent Advances in Botany*, Univ. of Toronto, pp. 1606-1612.
- BINGHAM, R.T. et al., 1963. Western White Pine experimental seed orchard established. *J. For.*, **61**, 300-301.
- BJÖRKMAN, F., 1964. L'amélioration génétique des arbres forestiers en vue de la résistance aux maladies. *Unasylva*, **18**, 71-81.
- BLISS, C.I. and REINKER, K.A., 1964. A lognormal approach to diameter distribution in even-aged stands. *For. Sci.*, **10**, 350-360.
- BONILLA, J.A. y RAVA, C., 1963. Ensayo de selección de semillas de *Pinus pinaster* en base a caracteres morfológicos del cono y de la semilla. *Bol. Dept. For. Uruguay*, n° 6, 11-16.
- BOUVAREL, P., 1952. L'amélioration des arbres forestiers aux Etats-Unis. *Ann. Ec. Eaux For. Nancy*, **13**, 207-292.
- BOUVAREL, P., 1954. L'amélioration des arbres forestiers en Suède et au Danemark. *Ann. Ec. Eaux For. Nancy*, **14**, 155-220.
- BOUVAREL, P., 1955. La sélection individuelle des arbres forestiers (résineux) à la station de recherches et expériences forestières. *Rev. for. franç.*, **7**, 786-806.
- BOUVAREL, P., 1956-1957. Génétique forestière et amélioration des arbres forestiers (I et II). *Bull. Soc. bot. France*, 1956, **103**, 35-74 et 1957, **104**, 552-586.
- BOUVAREL, P., 1960. Note sur la résistance au froid de quelques provenances de Pin maritime. *Rev. for. franç.*, **12**, 495-508.

- BOUVAREL, P., 1961. Les semences forestières. *Bull. Techn. Inf. Ing. Serv. Agric.*, n° 157, 8 p.
- BOUVAREL, P., 1963. Les vergers à graines. Principe. Etablissement. Entretien. *Notes tech. forest.*, Nancy, n° 18, 15 p.
- BROWN, A.G., 1959. The inheritance of Mildew resistance in progenies of the cultivated Apple. *Euphytica*, **8**, 81-88.
- BROWN, C.L. and GODDARD, R.E., 1961. Silvical considerations in the selection of plus phenotypes. *J. For.*, **59**, 420-426.
- BUFFAULT, P., 1933. A propos des races françaises de Pin maritime. *Rev. Eau et Forêts*, **71**, 442-443.
- BUFFAULT, P., 1942. Histoire des dunes maritimes de Gascogne. *Ed. Delmas, Bordeaux*, 446 p.
- CALLAHAM, R.Z., 1964. La recherche sur les provenances. *Unasylva*, **18**, 40-50.
- CALLAHAM, R.Z. and HASEL, A.A., 1961. *Pinus ponderosa*. Height growth of wind pollinated progenies. *Silvae Genet.*, **10**, p. 33-42.
- CAMPO-DUPLAN, Mme M. van, 1950. Recherches sur la phylogénie des Abietinées d'après leurs grains de pollen. *Thèse Sc. nat. Toulouse*, 1949, 183 p.
- CATALAN BACHILLER, G., 1963. Monografía sobre creación de huertos de árboles semilleros de gran producción de miera. *Ann. Inst. for. Invest. Exp. Madrid*, **35**, 29-51.
- CHAMPAGNAT, P., 1954. Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux. *Phyton*, **4**, 1-102.
- CLAVERIE, P.A., 1958. Le Pin des Landes ou Pin maritime au cours de l'histoire. *Bull. Soc. Borda, Dax*, 1^{re} trim., 75-91.
- COCHRAN, W.G., and COX, G.M., 1957. Experimental designs. *John Wiley and Sons*, New York, 611 p.
- DANGEARD, P., 1941. Sur les différences de taille entre chromosomes appartenant à différents tissus dans la plantule du Pin maritime. *C.R. Soc. Biologie, Paris*, **135**, 581-583.
- DAVID, R., 1954. La multiplication végétative du Pin maritime. *La Nature, Paris*, n° 3235, 424-428.
- DAVID, R., 1957. Exposé des principaux aspects de la physiologie du Pin maritime. *Bull. Soc. franç. Physiol. vég.*, **3**, 64.
- DAVID, R., 1961. La croissance du pin maritime dans diverses localités du massif forestier landais. *Rec. Trav. Lab. Biol. vég. Fac. Sc. Bordeaux*, **2**, 49 p.
- DAVID, R., 1964. L'enracinement de boutures de brachyblastes de Pin maritime. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **258**, 5964-5965.
- DAVID, R., 1965. Nouveaux résultats sur le bouturage du Pin maritime. *Proc. Verb. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux*, 28 janvier 1965, 9 p.
- DEBAZAC, E.F., 1963. Morphologie et sexualité chez les Pins. *Rev. for. franç.*, **15**, 293-303.
- DUESBURG, J.V. et RAVENSBURG, K., 1960. Enten en stekken, onder water-nivel. Extr. de *Jaarb. Proejsta, Boomkweek, Boskoop*, 33-46. (Résumé in *For. Abst.*, **23**).
- DUFF, C.E., 1928. The varieties and geographical forms of *Pinus pinaster* Sol. in Europe and South Africa with notes on the silviculture of the species. *Union of South Africa British Empire Conference « Australasia »*, Government Printing Office, Pretoria.
- DUFFIELD, J.W., 1954. Studies of extraction, storage and testing of pine pollen. *Zeitsch. Forstgen.*, **3**, 39-45.
- DUFFIELD, J.W. and CALLAHAM, R.Z., 1959. Deep freezing Pine pollen. *Silvae Genet.*, **8**, 22-24.
- DUQUEROIS, M., 1964. Facteurs intrinsèques et pouvoir germinatif des graines de *Pinus pinaster* Sol. *Proc. Verb. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux*, 19 novembre 1954, 5 p.

- EHRENBERG, C.E., 1963. Genetic variation in progeny test of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Stud. for Suecica*, Stockholm, n° 10.
- ETCHEVERRIA, I. y de PEDRO, S., 1948. El *Pinus pinaster* en Pontevedra. *Inst. For. Invest. Exp. Madrid*, **19**, 147 p.
- FALCONER, D.S., 1960. Introduction to quantitative genetics. *Oliver and Boyd*, London, 365 p.
- FAVILLI, P., 1962. Studio preliminare sulle variazioni del seme di piante singole di *Pinus pinaster* Ait. *Ital. for. mont.*, **17**, 20-29.
- FERRÉ, Mlle Y. de, 1961. La phyllotaxie des brachyblastes dans le genre *Pinus*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **96**, 13 p.
- FIELDING, J.M., 1964. Notes on a Monterey Pine seed orchard on Tallanganda State Forest in New South Wales. *Aust. For.*, **28**, 203-206.
- FIESCHI, V. et GAUSSEN, H., 1932. La classification des Pins maritimes. *Trav. Lab. forest. Toulouse*, vol. I (1), art. 19, 10 p.
- FLORENCE, R.G. and Mc WILLIAM, J.R., 1956. The influence of spacing on seed production, its application to forest tree improvment. *Z. Forstgenet.*, **5**, 97-102.
- F.A.O./FORGEN, 1963. Actes de la consultation mondiale sur la génétique forestière et l'amélioration des arbres. Stockholm, 23-30 août 1963. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (F.A.O.). Rome, 1963, 2 vol. duplic. n-p.
- FOWLER, D.P., 1964. Effects of inbreeding in Red Pine, *Pinus resinosa* Ait. *Silvae Genet.*, **13**, 165-192.
- FOWLER, D.P., 1965. Effects of inbreeding in Red Pine, *Pinus resinosa* Ait. I. - Pollinisation studies, *Silvae Genet.*, **14**, 12-36.
- FYFE, J.L. and GILBERT, N., 1963. Partial diallel crosses. *Biometrics*, **19**, 278-296.
- GILBERT, N.E.G., 1958. Diallel cross in plant breeding. *Heredity*, **12**, 477-492.
- GIORNADO, E., 1960. Osservazioni sullo sviluppo dei semenzali di nove provenienze di pino marittimo. *Cellulosa e Carta*, **11**, 5-7.
- GODDARD, R.E. and BROWN, C.L., 1961. An examination of seed orchard concept. *J. For.*, **59**, 252-256.
- GODDARD, R.E., 1964. The distribution in a seedling seed orchard following between and within family selection. *Silvae Genet.*, **13**, 17-21.
- GONZALES ESPARCIA, E. y GALLEGO QUERO, F., 1961. Reproducción agámica del *Pinus pinaster*. *Ann. Inst. for. Invest. Exp. Madrid*, **33**, 61-63.
- GUINAUDEAU, J., 1955. Où en est la génétique du Pin maritime? *Bull. Techn. Agric., Gironde*, 19-23.
- GUINAUDEAU, J., 1957. Effets des grands froids de février 1956 sur les espèces forestières des Landes de Gascogne. *Rev. for. franç.*, **9**, 28-32.
- GUINAUDEAU, J., 1961. Note sur les procédés de greffage de Pin maritime. *Rev. for. franç.*, **13**, 153-160.
- GUINAUDEAU, J., ILLY, G., MAUGÉ, J.P. et DUMAS, F., 1963. Essai de fertilisation minérale sur Pin maritime à Mimizan (Landes). Résultats après la sixième année. *Ann. Eau. For. Nancy*, **20**, 1-71.
- GUINAUDEAU, J. et PARDÉ, J., 1963. Contribution à l'étude de la sylviculture et de la production du pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.) dans les Landes. *Notes techn. forest.*, Nancy, n° 17, 11 p.
- GUSTAFSSON, A. et MERGEN, F., 1964. Quelques principes de cytologie et de génétique des arbres. *Unasylva*, **18**, 7-19.
- HAYMAN, B.L., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.
- HINKELMANN, K. und STERN, K., 1960. Kreuzungspläne zur Selektionszüchtung bei Waldbäumen. *Silvae Genet.*, **9**, 121-123.
- HOEKSTRA, P.E., 1960. Counting cones on standing Slash Pine. *Res. Not. Sth-east. For. Exp. Sta.*, n° 151, 2 p.

- HOPKINS, E.R., 1960. Variation in the growth rate and quality of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia. *Bull. For. Dep. W. Austr.*, n° 67, 34 p.
- HOPKINS, E.R., 1960. The fertilizer factor in *Pinus pinaster* Ait. plantations on sandy soils of the Swan Coastal Plain, Western Australia. *Bull. For. Dept. W. Austr.*, n° 68, 26 p.
- ILLY, G., 1964. a - Premiers résultats de la fertilisation azotée en forêt de dune. *Rev. for. franç.*, **16**, 734-743.
- ILLY, G., 1964. b - Production de graines et amélioration génétique du Pin maritime. *X^e Congr. Reg. Agricole, Bordeaux*, 12 p.
- ILLY, G., 1966. Note on the resistance to Pine twist rust caused by *Melampsora pinitorqua* in offspring of *Pinus pinaster*. In « *Breeding pest-resistant trees* », Pergamon Press, Londres (sous presse).
- ILLY, G. et SOPENA, J., 1963. La dispersion du pollen de Pin maritime. *Rev. for. franç.*, **15**, 7-18.
- INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL, 1961. Département de la Gironde. Ministère de l'Agriculture. Direction générale des Eaux et Forêts, 71 p.
- INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL, 1965. Département des Landes. Ministère de l'Agriculture. Direction générale des Eaux et Forêts, 88 p.
- INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL, 1966. Département du Lot-et-Garonne. Ministère de l'Agriculture. Direction générale des Eaux et Forêts, 74 p.
- JEFFERS, J.N.R., 1960. Experimental design and analysis in forest research. I.U.F.R.O. *Almqvist et Wiksell*, Stockholm, 172 p.
- JOVANOVIĆ, M., 1962. (L'influence de la grosseur des graines du Pin noir de différentes provenances sur la germination et le développement pendant la première année de végétation). *Arch. Sci. Biol.*, Belgrade, **18**, 67-73.
- KEIDING, H. and OLSEN, H.C., Assessment of stem form in clones and progenies of Larch. *Silvae genet.*, **14**, 115-122.
- KEMPTHORNE, O., 1957. An introduction to genetic statistics. *John Wiley and Sons, Inc.* New York, 545 p.
- KEMPTHORNE, O. and CURNOW, R.N., 1961. The partial diallel cross. *Biometrics*, **17**, 170.
- KEMPTHORNE, O. and CURNOW, R.N., 1961. The partial diallel cross. *Biometrics*, **17**, 229-250.
- KIELLANDER, C.L., 1962. Ertragsverhältnisse schwedischer Kiefern- und Fichtensamenplantagen. *Sozialistische Forstwirtschaft*, 4 p.
- KOZŁOWSKI, T.T., (edited by), 1962. Tree growth. *Ronald Press C^o*, New York, 442 p.
- LACAZE, J.F. et LEMOINE, M., 1962. Les plantations comparatives d'espèces et de provenances, dispositifs, installation, mesures. *Notes techn. forest.*, Nancy, n° 12, 21 p.
- LACAZE, J.F., 1964. Comparaison de diverses provenances de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) représentées dans les arboretums forestiers. *Rev. for. franç.*, 18-9, 658-686.
- LANGNER, W., 1960. Improvement through individual tree selection and testing seed stand, and clonal seed stand and clonal seed orchards. *5th World For. Congr. Proc.*, Seattle, 8 p.
- LARSEN, C.S., 1956. Genetics in silviculture. *Oliver and Boyd*, Londres, 223 p.
- LAUNAY, Mlle J., 1961. Phénomènes d'histogénèse produits lors du greffage du Pin maritime. *Rec. Trav. Biol. vég., Fac. Sciences, Bordeaux*, **2**, 7 p.
- LENER, M., 1958. The genetic basis of selection. *John Wiley and Sons, Inc.*, New York, 298 p.
- LESTER, D.T. and BARR, G.R., 1965. Provenance and progeny tests in Red Pine. *For. Sci.*, **11**, 327-340.
- LIBBY, W.J., 1964. Clonal selection and an alternative seed orchard scheme. *Silvae Genet.*, **13**, 32-40.

- MALÉCOT, G., 1948. Les mathématiques de l'hérédité. *Masson*, Paris, 66 p.
- MARTINEZ MATA, F., CATALAN BACHILLER, G. y ZULOAGA ROMAN, A., 1961. Ensayo sobre la influencia de las radiaciones en la propagación vegetativa por injerto de « *Pinus pinaster* ». *Ann. Inst. for. Invest. Exp. Madrid*, **33**, 23-38.
- MARTINEZ MATA, F. y CATALAN BACHILLER, G., 1961. Hibridaciones realizadas con pinos españoles y exóticos más interesantes. *Ann. Inst. for. Invest. Exp., Madrid*, **33**, 9-22.
- MATHER, K., 1965. L'analyse statistique en biologie. *Gauthier-Villars*, Paris, 327 p. (Traduction française de M. Lefebvre).
- MATTHEWS, J.D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *For. Abstr.*, **24** (1), 13 p.
- MATTHEWS, J.D., 1964. Production et certification des graines. *Unasylva*, **18**, 105-119.
- MATTHEWS, J.D., MITCHELL, A.F. and HOWELL, R., 1960. The analysis of a diallel cross in Larch. *5th World For. Congr. Proc., Seattle*, 818-823.
- MAUGÉ, J.P., 1961. Une nouvelle méthode de cubage du Pin maritime pour la région landaise. *Ann. Ec. Eau. For. Nancy*, **18**, 71-95.
- MAUGÉ, J.P., 1962. L'incidence de la génétique et de la sélection du Pin maritime sur la valeur papetière des pâtes au sulfate. *Bull. A.T.I.P., Bordeaux*, **16** (2), 111-116.
- MERGEN, F., 1955. Grafting Slash Pine in the field and in the greenhouse. *J. For.*, **53**, 836-842.
- MERGEN, F., BURLEY, J. and YEATMAN, C.W., 1964. Variation in growth characteristics and wood properties of Norways Spruce. *Tappi*, **47** (8), 499-504.
- MESSER, H., 1958. Das Fruchten der Waldbäume als Grundlage der Forst-sammengewinnung I. Koniferen. *Mitt. Hessischen Landesforst*, 108 p.
- MORANDINI, R., 1964. Génétique et amélioration des essences exotiques. *Unasylva*, **18**, 51-60.
- NICHOLLS, J.W.P., DADSWELL, H.E. and PERRY, D.H., 1963. Assessment of wood qualities for tree breeding. II: in *Pinus pinaster* Ait. from Western Australia. *Silvae Genet.*, **12**, 105-110.
- OGASAWARA, F., 1961. (Studies on the growth regulating substances and the rooting of the cuttings of *Pinus pinaster*). *Trans. Tottori Soc. agric. Sci.*, **13**, 130-133.
- OUDIN, A., 1938. Etude sur le gemmage des Pins en France. *Ann. Sta. Rech. et Exp. Forest. Nancy*, **7**, 167-291.
- OUDIN, A., 1957. L'individualité chimique chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **244**, 2854-2855.
- PEREIRA MACHADO, D. y SOARES MACHADO, C.A., 1961. Dos possibilidades de novas tecnicas de enxertia para o estabelecimento de pomares produtoras de semente seleccionada do pinheiro bravo. *Estud. Inform. Serv. Flor. Aquic., Portugal*, n° 143-E 5, 18 p.
- PERRY, T.O., 1960. The inheritance of crooked stem form in Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). *J. For.*, **58**, 943-947.
- PINTO DA SILVA, A.R., 1947. Sobre a sistemática dos pinheiros bravos portugueses. *Broteria, Cienc. Nat.*, **16**, 60-75.
- POLGE, H., 1963. L'analyse densitométrique de clichés radiographiques. *Ann. Sta. Rech. et Exp. Forest., Nancy*, **20**, 533-581.
- POLY, J., 1961. Les objectifs à atteindre en matière d'amélioration génétique des bovins. *Bull. Techn. Inf. Ing. Serv. Agric.*, n° 156, 3-37.
- POLY, J. et LE ROUILLY, A., 1962. Projet de création d'un livre généalogique pour les bovins de la race brune exploitée en Grèce. *Bull. Techn. Inf. Ing. Serv. Agric.*, n° 175, 24 p.
- PLYM FORSHELL, W., 1964. Les applications pratiques de la génétique forestière en Suède. *Unasylva*, **18**, 120-128.

- PRAT, H., 1930. Note sur les pousses courtes du Pin maritime. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, **27**, 49-67.
- RIVES, M., 1959. Sur la comparaison des moyennes dans les essais variétaux. *Ann. Amélior. Plantes*, **9**, 357-376.
- ROHMEDER, E. und SCHONBACH, H., 1959. Genetik und Züchtung der Waldbäume. *Paul Parey*, Berlin, 338 p.
- ROL, R., 1933. Les races françaises de Pin maritime. *Rev. Eaux et Forêts*, **71**, 19-23.
- ROL, R., 1949. Le bouturage du Pin maritime. *Rev. for. franç.*, **1**, 212-213.
- RYCROFT, H. and WICHT, C.L., 1947. Field trials of geographical races of *Pinus pinaster* in South Africa. *Dept. Forestry*, Pretoria.
- SALISBURY, F.B., 1963. The flowering process. *Pergamon Press*, New York, 234 p.
- SARGOS, R., 1949. Contribution à l'histoire du boisement des Landes de Gascogne. *Ed. Delmas*, Bordeaux, 836 p.
- SARGOS, R., 1954. Les Landes de Gascogne et la culture du Pin maritime. *Imp. Jean Lacoste*, Mont-de-Marsan (Landes), 305 p.
- SARVAS, R., 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. *Comm. Inst. Forest. Fenn.*, Helsinki, **53**, 4, 198 p.
- SCOTT, C.W., 1962. A summary on information on *Pinus pinaster*. *Forestry Abstract*, **23** (1 et 2), I-VIII et IX-XVII.
- SNEDECOR, G.W., 1966. Statistical methods. *Iowa State Univ. Press*, Ames, 534 p.
- SOEGAARD, B., 1964. Amélioration génétique de la résistance aux attaques d'insectes chez les arbres forestiers. *Unasylva*, **18**, 82-89.
- SQUILLACE, A.E., 1957. Variations in cone properties, seed yield and seed weight in Western White pine when pollinisation is controlled. *Montana State Univ.*, School of Forestry, *Bull.* n° 5, 16 p.
- SQUILLACE, A.E., ECHOLS, R.M. et DORMAN, K.W., 1962. Heritability of specific gravity and summerwood per cent and relation to other factors in Slash pine. *Tappi*, **45**, 599-601.
- STERN, K., 1960. Plusbäume und Samenplantagen. *J.D. Sauerländer's Verlag*, Frankfurt a. Main, 166 p.
- STERN, K., 1964. La génétique des populations prise comme base de la sélection. *Unasylva*, **18**, 21-29.
- STERN, K. and HATTEMER, H.H., 1964. Problems involved in some models of selection in forest tree breeding. *Silvae Genet.*, **13**, 27-32.
- STERN, K., 1966. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen II. Phänotypische Korrelationen Zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von Konkurrenten. *Silvae Genet.*, **15**, 6-11.
- SWEET, G.B. and THULIN, I.J., 1962. Provenances of *Pinus pinaster* Ait. A five year progress report on a trial at Woodhill, New-Zealand. *N.Z.J. For.*, **8**, 570-586.
- THIMANN, K.V. (edited by), 1958. The physiology of forest trees. A symposium held at the Harvard Forest. *The Ronald Press Co.*, New York, 678 p.
- THORBJÖRNSEN, E., 1961. Variation patterns in natural stands of Loblolly Pine. *Proc. 6th Southern Conference on forest tree improvement*, Gainesville, Fa., 25-44.
- TODA, R., 1964. A brief review and conclusions of the discussion on seed orchards. *Silvae Genet.*, **13**, 1-3.
- TODA, R., NAKAMURA, K. and SATO, T., 1959. The heritability of tree height and stem girth in *Cryptomeria* through sexual reproduction. *Silvae Genet.*, **8**, 43-49.
- TOMASSONE, R., 1964. L'analyse de covariance. Théorie et application dans l'expérimentation forestière. *Ann. Sci. for. Nancy*, **21**, 205-245.
- TOMASSONE, R., 1965. L'analyse de régression multiple progressive. Programme Algol, C.N.R.F. Sta. Biométrie, Nancy, ronéo.

- VALDEYRON, G., 1961. Génétique et amélioration des plantes. *J. B. Baillière, éd.*, Paris, 374 p.
- VESSEREAU, A., 1960. Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. *J.B. Baillière ed.*, Paris, 539 p.
- WAHLENBERG, W.G., 1946. Longleaf Pine. Its use, ecology, regeneration, protection, growth and management. *Forest Service, U.S.D.A.*, Washington, D.C., 429 p.
- WAHLENBERG, W.G., 1960. Loblolly Pine. Its use, ecology, regeneration, protection, growth and management. *The School of Forestry, Duke University, Durham, N.C.*, 603 p.
- WALTERS, J., SOOS, J. and HADDOCK, P.G. 1960. The selection of plus trees on the University of British Columbia research forest. *Research paper, n° 33, Fac. of Forestry, Univ. of British Columbia*, Vancouver.
- WANG, C.W., PERRY, T.O. and JOHNSON, A.G., 1960. Pollen dispersion of Slash Pine (*Pinus elliotii*) with special reference to seed orchard management. *Silvae Genet.*, **9**, 78-86.
- WAREING, P. and LONGMAN, K., 1960. Studies on the physiology of flowering in forest trees. *Extr. de Rep. For. Res. For. Comm.*, Lond., 1958-59, 109-110.
- WAREING, P.F., 1964. La physiologie de l'arbre dans ses relations avec la génétique et l'amélioration. *Unasylva*, **18**, 61-70.
- WILLIAMS, W., 1964. Genetical principles and plant breeding. *Blackwell Scientific Publ.*, Oxford, 504 p.
- WRIGHT, J.W., 1960. Improvement rates through clonal and seedling orchards. *Proc. 5th World Forestry Congress, Seattle*, 808-810.
- WRIGHT, J.W., 1963. Aspects génétiques de l'amélioration des arbres forestiers, «Coll. Etudes des Forêts et Produits forestiers », *F.A.O.*, Rome, 431 p.
- WRIGHT, J.W., 1964. Flowering age of clonal and seedling trees as a factor in choice of breeding system. *Silvae Genet.*, **13**, 21-26.
- WRIGHT, J.W., 1964. L'hybridation entre espèces et races. *Unasylva*, **18**, 30-39.
- YOUNG, C.W.T., 1963. Testing of Poplars and Pines against pine twisting Rust, *Melampsora pinitorqua*. *Rep. For. Res. For. Comm.*, London, 1961-1962, 137-140.
- ZOBEL, B.J., 1961. Inheritance of wood properties in conifers. *Silvae Genet.*, **10**, 65-70.
- ZOBEL, B.J. and Mc ELWEE, R.L., 1964. Seed orchards for the production of genetically improved seed. *Silvae Genet.*, **13**, 4-11.
- ZOBEL, B.J., 1964. Amélioration des arbres forestiers pour les qualités du bois. *Unasylva*, **18**, 90-104.
-

LEXIQUE

Les lettres à la fin de chaque définition indiquent, s'il y a lieu, l'auteur d'où a été tirée la définition: (A) = Allard (1960); (F) = Falconer (1960); (K) = Kempthorne (1957); (W) = Wright (1963).

Additive	: Se dit de l'action des gènes quand pour un même locus il n'y a pas de dominance et pour des loci différents, quand il n'y a pas d'épistasie (F).
Amélioration	: Science ou art de modifier la constitution génétique d'une population de plantes ou d'animaux (A).
Amélioration (valeur d')	: Valeur génétique d'un individu, mesurée par la valeur moyenne de ses descendants (F).
Arbre plus	: Arbre qui possède un phénotype supérieur (W).
Caractère	: Résultante phénotypique de l'interaction d'un gène ou groupe de gènes et du milieu (A).
Consanguinité	: Résultat du croisement d'individus qui ont des ancêtres en commun (F).
Consanguinité
(coefficient de)	: Probabilité pour que les deux gènes d'un locus quelconque d'un individu soient identiques par filiation (F). Exprime le taux d'homozygotie dans une population (W).
Corrélation entre classes	: Mesure de la liaison entre deux caractères X et Y d'un individu ou d'un groupe d'individus, exprimée par le rapport de leur covariance $\Sigma (x - \bar{x})(y - \bar{y})$ à la racine carrée du produit de leurs variances.

- Corrélation intraclasse : Mesure de la liaison entre deux individus d'un même groupe pour un caractère X. Il est égal au coefficient de corrélation entre classe que l'on observerait si le nombre de classes était infiniment grand et si l'on mesurait la corrélation moyenne entre un membre d'une classe et un autre membre de la même classe (K). Son calcul résulte en général de l'analyse de la variance, décomposée en variance dans les groupes et variance entre groupes.
- Corrélation génétique : Corrélation entre classes des valeurs d'amélioration de deux caractères (F).
- Corrélation phénotypique : Corrélation entre classes des valeurs phénotypiques de deux caractères (F).
- Corrélation due au milieu : Corrélation entre classes des déviations dues au milieu ou dues à des causes génétiques non additives, pour deux caractères (F).
- F₁, F₂ : Première ou deuxième génération suivant un croisement (A).
- Frères : Descendants des mêmes parents, mais de gamètes différents. Les demi-frères ont seulement un parent en commun (A).
- Héritabilité : Proportion de la variabilité observée entre individus (ou variance phénotypique) due à des causes génétiques. L'héritabilité au *sens strict* est la part due aux facteurs génétiques additifs; l'héritabilité au sens large, la part due à l'ensemble des facteurs génétiques (W).
- Parc à clones : Plantation de collection où sont réunis des plants greffés ou bouturés des clones que l'on veut conserver.
- Répétabilité : Exprime la proportion de la variance des mesures individuelles d'un caractère, renouvelées dans le temps ou dans l'espace, qui est due à des différences entre les individus permanentes ou non localisées (F).
- Valeur hybride générale : Valeur moyenne résultant du croisement d'une ligne (ou d'un génotype) avec un grand nombre de lignes (ou de génotypes) de la population. L'action des gènes est purement additive.
- Valeur hybride spéciale : Valeur particulière au croisement de deux lignes données dans lequel interviennent la dominance et l'épistasie.
-

SUMMARY

At present genetics of maritime pine (*Pinus pinaster* AIT.) is not very well known. Relatively complete knowledge cannot be obtained before 30 or 40 years, when the material of test plantations comes to maturity. But one may hope to gain a certain genetic improvement before this remote termin with the help of the first results, which enable to value the different procedures which the tree-breeder may use.

1° Reproduction of maritime pine presents similar patterns to those known for other pine species: grafting, which raises now fast no difficulties, leads to satisfying results if particular attention is paid to stocks. Needle-grafting can be of interest if multiplication to a great extent is aimed from scarce material. Sexual reproduction is abundant and occurs early. Considerations on the production of seed-orchards allow to assume that the price of seed will not be prohibitive; this is most important for maritime pine because formation of stands is obtained from direct sowing for which high quantities of seeds are needed. At present however more economical sowing-methods are being tested.

Two particular matters concerning maritime pine could be shown clearly: grafting hastens only little the setting of female flowers, and finally delays the pollen setting, if grafted material is compared with ungrafted one. That is an argument for the establishment of seedling seed orchards or a mixture of seedlings and grafted plants. Furthermore, besides the dispersion of high amounts of pollen over great distances, cross-pollination or allogamy is made easier, for agiven clone, for this reason that the bursting of pollen sacs and receptivity of female flowers do not occur at the same time.

2° With regard to infraspecific variability there exist considerable differences, as has be shown by other research-workers: for example the volume of different provenances can vary in the ratio of 1/4. The best growth is presented by Atlantic provenances, among which Portuguese provenances do not seem to be more valuable than those from « Landes »; besides, the Portuguese provenances are more sensitive to frost. The provenances from « Landes » present also sharp differences, between themselves perhaps due to climatic differences of growth areas (25 % volume difference bet-

ween the most fast growing and the most slowly growing provenances at the age of 3 1/2); owing to the fact that most stands issue from artificial reforestation, we could have expected the contrary. At present this is only circumstances which depend on the young stage, and nothing justifies the assumption that these differences still exist when full growth is attained. However their economic significance is already certain, as well for the tending of the young crop as for the profit to be earned from the first thinnings. Regarding straightness of stem, corsican provenances are by far better, and it should be possible to use this property for hybridizations and backcrosses by combining straightness and fast growth.

3° Breeding with individual selection within provenances from « Landes » is for that ground justified, and enables to know together with variability between provenances the individual variability which only allows to make great progress.

As regards selection of plus-trees we first defined as precisely as possible the objectives to be reached. Then we worked out a method of comparison which uses centred and reduced variables

($\text{écart-réduit} = \frac{x - \bar{x}}{s}$) within a small reference population. This

procedure enables to compare among themselves the plus-trees of various stands and to calculate the intensity of applied selection as a function of the proportion of chosen trees. This proportion is very small — 1/70 000. Though the fact must be considered that exactness of measures and notations is insufficient to assure that chosen trees are indeed the best ones, intensity of selection is not therefore less important. The discussed question of selection indices emphasizes their weight, especially the genetic gain which they seem to bring as compared with selection at independent levels. In particular a « genetic volume » has been determined and a great weight was given to height, on the ground of our knowledge about genetic parameters of basal area and height.

The methods of partial diallel crossings with identification of male and female parents have been studied. But we had as yet at our disposal only half-sib progeny tests or clonal plantations. In spite of their early age many results could be obtained in nurseries as well as in plantations:

— in the matter of growth physiology, it was shown that the number of cotyledons exerts a great influence on growth in nursery, but not beyond the third year. The early growth depends also on the age of seed-tree for which optimum is presumably 40 years.

— in the matter of genetics, it was first shown that inbreeding occurs to rather slight extent in the examined plantations and that correlatively a given pine is fertilized through a great amount of

neighbours; this circumstance is hidden — at least at the beginning of growth — by the common environmental factors, and should be put down to the same nutrition and to the same age of parent-trees. Since we further know that progeny from female parent generally represent real half-sibs, we calculated the heritability of several characteristics by using the intraclass correlation of progeny individuals. The values obtained with this method are similar to those which result from a basically different method (regression: progeny-parents); it is mainly the case for tree height and wood density. As regards height, a comparison is made with the height of parent clones which grafting has led back to the young stage. As regards density, a direct comparison is made with the phenotypic value of parents. Concerning the essential question of correlations, a stem analysis has already given interesting information on the low value of phenotypic correlations for the same characteristic from the young stage (6 years) to the full grown stage (30 years), specially as regards height. The same seems to hold true in respect of genetic correlations, since it has not yet been possible to establish a connection between the growth of progeny and of parents. At the same age important genetic correlation can be noticed between height and basal area. Finally the genetic gain already obtained has been estimated: on the one hand for the young stage growth — but practical application is not evident — on the other hand for wood density, which can be raised or reduced in the proportion of 10 % with seeds to be collected in 7 years, and of 2 or 3 % at present.

In the near future the research work about the breeding of maritime pine could have following aspect:

Carrying on the present investigations, it must be possible to stimulate male flowering, particularly of the grafted plants, if we have a more precise knowledge of the scion-stock interaction; another objective is the study of heritability and genetic correlations in already existing plantations, in respect of elementary characteristics which are included in complex ones and represent the objective of selection, in order to achieve a much more effective selection, with indices. Seedling seed orchards must be set up jointly with clonal seed orchards, but not with progeny plantations. Finally, as it is already the case for cotyledons, we should study the characteristics which do not have immediately a practical value but present high expressivity. For that purpose it is advisable to study monogenic characteristics to allow a clear understanding of the genetic behaviour of the species; such trials have already been made for « mixed » (« panaché ») characteristics, probably corresponding to one gene which induces twice recessive albinic plants.

As regards new ways, it would be advisable to aim at other breeding objectives, such as resistance to parasites with already

known biology, or other wood properties than density — for example length of fibres, or the number of fibres per cross-section unit. Another objective can be the application of the SAKAI and HATEKEYAMA's method to maritime pine for direct determination of forest stands heritabilities and correlations, by combining it with a stem analysis, so that the genetic young-old correlations would be defined, which mean also time saving.

In any case observation and biological experimentation should become more effective by using mathematical methods and economical calculations to a greater extent. The procedures of operational research can and must be used in order to apply the best breeding methods or to improve them according to the progress of knowledge.

ZUSAMMENFASSUNG

Man weiss bisher noch sehr wenig über die Genetik der Seestrandkiefer (*Pinus pinaster* AIT.) Relativ vollständige Kenntnisse werden jedoch erst in 30 bis 40 Jahren vorliegen, wenn das in Form von Vergleichspflanzungen eingebrachte Material sein Reifealter erreicht haben wird. Man kann jedoch hoffen, bereits vor Erreichen dieses sehr fernen Zeitpunktes eine gewisse genetische Verbesserung zu erzielen, da die ersten, bereits vorliegenden Ergebnisse, eine Abschätzung der dem Forstpflanzenzüchter zur Verfügung stehenden Methoden erlauben.

1. — Die Reproduktion der Seestrandkiefer zeigt dieselben Modalitäten, wie man sie von anderen Kiefernarten kennt: Die Pfropfung, deren praktische Durchführung kaum mehr Schwierigkeiten bereitet, ergibt zufriedenstellende Resultate, wenn man ein besonderes Augenmerk auf die Pfropfunterlage richtet. Auch Nadelpfropfungen können von Bedeutung sein, wenn man ein nur in sehr geringer Menge vorliegendes Material in grossem Umfang vermehren will. Die sexuelle Reproduktion ist reichlich und tritt bereits sehr früh auf. Überlegungen zur Produktion der Samenplantagen erlauben die Annahme, dass die Preise der Samen in tragbaren Grenzen liegen werden. Dies ist vor allem bei der Seestrandkiefer von grösster Bedeutung, da die übliche Bestandesbegründung durch Freisaat erfolgt und daher grosse Samenmengen erfordert. Zur Zeit werden jedoch bereits wirtschaftlichere Saatmethoden erprobt.

Zwei Besonderheiten der Seestrandkiefer konnten klargestellt werden: Die Pfropfung beschleunigt nur sehr wenig die Reife der weiblichen Blüten und verzögert schliesslich die Pollenreife, wenn man gepfropftes und ungepfropftes Material vergleicht. Diese Feststellung spricht für die Anlage von Sämlings-Samenplantagen oder eine Mischung von Sämlingen und gepfropften Pflanzen. Desweiteren, ausser der Dispersion grosser Pollenmengen auf sehr weite Entfernungen, erscheint die Fremdbestäubung oder Allogamie innerhalb eines gegebenen Klonen durch die zu verschiedenen Zeitpunkten eintretende Öffnung der Pollensäcke und der Rezeptivität der weiblichen Blüten erleichtert.

2. — Bezüglich der infraspezifischen Variabilität bestehen bemerkenswerte Unterschiede, wie dies auch von anderen Forschern ge-

zeigt werden konnte. So können zum Beispiel die Massenleistungen von verschiedenen Provenienzen im Verhältnis 1 : 4 variieren. Das beste Wachstum zeigen atlantische Herkünfte, wobei jedoch die portugiesischen Provenienzen nicht besser als die Provenienzen aus den « Landes » abschneiden; ausserdem sind die portugiesischen Provenienzen frostempfindlicher. Die Provenienzen der « Landes » zeigen jedoch gleichfalls sehr deutliche Unterschiede, die auf die klimatischen Verschiedenheiten der Wuchsgebiete zurückzuführen sein dürften (25 % Massenunterschied zwischen der raschwüchsigsten und der langsamwüchsigsten Herkunft im Alter von 3 1/2 Jahren); die Tatsache, dass die meisten Bestände aus künstlichen Aufforstungen hervorgegangen sind, hätte jedoch das Gegenteil vermuten lassen. Bei diesen Unterschieden handelt es sich im Augenblick jedoch nur um Erscheinungen im Jugendstadium und nichts berechtigt zur Annahme, dass diese Differenzen auch im Alter erhalten bleiben; sie haben jedoch für die Jungwuchspflege und die Rentabilität der ersten Durchforstungen bereits eine grosse wirtschaftliche Bedeutung. Bezüglich der Geradschäftigkeit stehen die korsischen Provenienzen weitaus an erster Stelle und man könnte diese Eigenschaft bei Hybridationen oder bei Rückkreuzungen durch eine Kombination von Geradschäftigkeit und Raschwüchsigkeit ausnützen.

3. — Eine Verbesserung durch individuelle Selektion innerhalb der Provenienzen der « Landes » erscheint daher gerechtfertigt und erlaubt gleichzeitig die Kenntnis der Variabilität zwischen den Provenienzen als auch der individuellen Variabilität, die allein einen neuen und bedeutenden Fortschritt ermöglicht.

Nachdem wir unser Ziel so genau als möglich definiert hatten, wurde für die Selektion der Plus-Bäume eine Vergleichsmethode unter Verwendung zentrierter und reduzierter Variablen (*écart-réduit* = $\frac{x - \bar{x}}{s}$) innerhalb einer kleinen Vergleichspopulation

ausgearbeitet. Diese Methode erlaubt Plus-Bäume verschiedener Bestände untereinander zu vergleichen und die Intensität der angewandten Selektion als eine Funktion des Anteils der ausgewählten Bäume zu berechnen. Dieser Anteil ist sehr gering und beträgt nur 1/70 000. Obwohl man die Tatsache beachten muss, dass die Genauigkeit der Messungen und der Notationen nicht gross genug ist um mit Sicherheit behaupten zu können, dass die ausgewählten Bäume auch tatsächlich die Besten sind, so erscheint dennoch die Selektionsintensität dadurch nicht geschmälert. Eine Besprechung der Selektionsindices hebt deren Bedeutung hervor, insbesondere den genetischen Gewinn, den sie im Vergleich zur Selektion mit unabhängigen Niveaus zu erbringen scheinen. Desweiteren wird ein « genetisches Volumen » definiert, wobei der Höhe ein beson-

ders grosses Gewicht zugemessen wird, um unserer Kenntnis der genetischen Parameter Grundfläche und Höhe gerecht zu werden.

Die Methoden partieller Diallel — Kreuzungen mit Identifikation des Vaters und der Mutter wurden untersucht; es standen jedoch nur Vergleichspflanzungen von mütterlichen Nachkommenschaften oder Pflanzungen von Klonen zur Verfügung. Trotz ihres geringen Alters konnten sowohl im Pflanzgarten als auch in Pflanzungen bereits zahlreiche Ergebnisse erzielt werden:

— Auf dem Gebiet der Entwicklungsphysiologie konnte ein starker Einfluss der Kotyledonenanzahl auf das Pflanzgartenwachstum festgestellt werden, welcher jedoch nicht über ein Alter von 3 Jahren wirksam ist. Das Jugendwachstum ist auch vom Alter des Samenbaumes abhängig, wobei das Optimum bei ungefähr 40 Jahren zu liegen scheint.

— Auf dem Gebiet der Genetik konnte vorerst gezeigt werden, dass in den untersuchten Beständen nur sehr geringe Inzucht auftritt und ein gegebener Baum von einer grossen Anzahl seiner Nachbarn befruchtet wird; diese letztere Feststellung für Samen von benachbarten Bäumen — soweit sie das Jugendwachstum betrifft — wird jedoch durch die gemeinsamen Umweltbedingungen maskiert und ist wahrscheinlich auf die gleiche Ernährung und das gleiche Alter der Elternbäume zurückzuführen. Da man unter anderem auch weiss, dass die mütterlichen Nachkommenschaften echte Halbbrüder (= *demi fratries* = half-sibs) darstellen, wurde die Heritabilität mehrerer Merkmale durch die Korrelation zwischen den Klassen der Einzelbäume der Nachkommenschaft berechnet. Die mit diesem Verfahren gewonnenen Werte sind jenen Ergebnissen, die mit einer grundverschiedenen Methode (Regression: Nachkommenschaften — Eltern) gewonnen wurden sehr ähnlich; dies ist vor allem bei der Baumhöhe und der Rohdichte des Holzes der Fall. Bei der Baumhöhe handelt es sich um einen Vergleich mit der Höhe von Elternklonen, die durch Pfropfung auf ein Jugendstadium zurückgeführt wurden. Bei der Rohdichte handelt es sich jedoch um einen direkten Vergleich mit dem phänotypischen Wert der Eltern. Was nun die primordiale Frage der Korrelationen anbelangt, so hat die Stammanalyse bereits interessante Aufschlüsse gegeben über die niederen Werte der phänotypischen Korrelationen ein und desselben Merkmals zwischen dem Jugendstadium (sechsjährig) und dem Altersstadium (dreissigjährig) insbesondere bei der Höhe. Dies scheint auch bei den genetischen Korrelationen der Fall zu sein, da es bisher nicht gelungen ist das Wachstum der Nachkommenschaften mit dem der Eltern in Beziehung zu bringen. Bei gleichem Alter ist eine bedeutende genetische Korrelation zwischen der Höhe und der Stammgrundfläche festzustellen. Schliesslich wird eine erste Abschätzung der nach dem heutigen Stand der Untersuchungen bereits erzielten züchterischen

Leistungen versucht. Für den beim Jugendwachstum geschätzten genetischen Gewinn ist die praktische Anwendung jedoch nicht augenscheinlich. Anders verhält es sich jedoch bei der Rohdichte des Holzes, wo mit den augenblicklich zur Verfügung stehenden Samen eine Erhöhung oder Verminderung der Rohdichte von 2 bis 3 Prozent erreicht werden kann, welche jedoch mit den nach sieben Jahren zu erntenden Samen auf 10 Prozent gebracht werden können.

Die Ausrichtung der züchterischen Forschung bei der Seestrandkiefer könnte in naher Zukunft etwa Folgende sein:

Unter Weiterführung der bisherigen Versuche wäre eine Stimulierung des Blütezeitpunktes der männlichen Blüten vor allem bei den gepfropften Pflanzen anzustreben, wobei eine eingehendere Kenntnis der Wechselwirkungen zwischen Pfröpfung und Pfröpfungserlage zu entsprechenden Ergebnissen führen könnte. Untersuchungen über die Heritabilitäten und die genetischen Korrelationen in bereits bestehenden Pflanzungen, insbesondere der elementaren Merkmale die in komplexen Merkmalen enthalten sind und das Selektionsobjekt darstellen, mit dem Ziel einer wesentlich wirkungsvolleren Auswahl durch Indices.

Gleichzeitig mit der Anlegung von Klon-Samenplantagen sollen auch Sämlings-Samenplantagen errichtet werden; dies jedoch unabhängig von Nachkommenschaftspflanzungen. Schliesslich wären noch Merkmale ohne sofortigen praktischen Wert, jedoch mit hoher Aussagekraft zu untersuchen, wie dies bereits bei den Kötyledonen geschah. Soweit es möglich ist sollten jene Merkmale untersucht werden, die nur von einem einzigen Gen bestimmt werden, um den arteigenen genetischen Mechanismus besser zu erfassen. Dies wurde bereits bei Panaschierungs-Merkmalen versucht, welche wahrscheinlich einem Gen entsprechen das doppelt rezessive albinotische Pflanzen ergibt.

Bei der Beschreitung neuer Wege wäre es angezeigt, zusätzlich neue Züchtungsziele anzustreben, wie die Resistenz gegen Parasiten mit bereits bekannter Biologie, oder verschiedene Holzeigenschaften mit Ausnahme der Rohdichte, wie zum Beispiel die Faserlänge oder die Anzahl der Fasern pro Querschnittseinheit, sowie die Applikation der Methode von SAKAI und HATEKEYAMA auf die Seestrandkiefer zur direkten Bestimmung der Heritabilitäten und der Korrelationen von Beständen, wobei der Kombination mit einer Stammanalyse zur Bestimmung der genetischen Korrelationen zwischen Jugend und Alter eine fundamentale Bedeutung durch den dabei erzielbaren Zeitgewinn zukommt.

Auf jeden Fall sollten jedoch Beobachtung und biologische Versuche durch die zunehmende Verwendung moderner mathematischer Methoden und Berechnungen der Wirtschaftlichkeit wirksamer und

aussagekräftiger gemacht werden. Die Methoden der « Recherche opérationnelle » können und müssen angewandt werden, um die jeweils besten Züchtungsmethoden anzuwenden oder auf den jeweils neuesten Stand unseres Wissens zu bringen.

Trad. OSWALD.