CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ DU DOUGLAS (*Pseudotsuga menziesii* MIRB.)

CARACTÉRISTIQUES JUVÉNILES

J.F. LACAZE ET R. TOMASSONE

Station d'Amélioration des Arbres forestiers,

Station de Biométrie,

Centre national de Recherches forestières, 54-Nancy

Le douglas vert se classe actuellement en France parmi les principales essences de reboisement des zones de basse et moyenne altitudes. On peut supposer que son rôle ira en s'intensifiant car il fait preuve de qualités remarquables (plasticité, croissance rapide et forte production, bonne qualité du bois).

Si les introductions les plus anciennes concernent essentiellement l'est et l'ouest du Massif Central ainsi que le piedmont oriental des Vosges, on constate actuellement un véritable engouement pour cette espèce que les reboiseurs utilisent dans presque toutes les régions françaises (à l'exception des zones d'altitude, du midi méditerranéen et du massif landais).

Quelques échecs ont été enregistrés, en particulier sur certains calcaires superficiels, sur terrain mal drainé et dans les trous à gelée, mais surtout, l'attention de nombreux utilisateurs de douglas a été attirée par des différences sensibles, soit dans le comportement, soit sur la qualité des peuplements selon la source de graines utilisée.

C'est la raison pour laquelle la Station d'Amélioration du C.N.R.F. a engagé un programme d'expérimentation sur les provenances de douglas, et notre propos a pour objet de présenter quelques résultats tirés à l'issue de l'élevage en pépinière de la première tranche de ce programme.

1. — AIRE ET VARIABILITÉ DU DOUGLAS

Nous n'envisagerons dans cette étude que le Douglas vert (*Pseudotsuga douglasii* CARR. ou *Pseudotsuga menziesii* MIRB.) à l'exclusion de *Pseudotsuga glauca* MAYR. et de toute forme intermédiaire entre ces deux espèces.

CARTE 1

Le Douglas vert occupe dans le nord-ouest du continent américain (voir carte 1) une aire immense comprise approximativement entre les 35° et 55° de latitude nord et 119° et 128° de longitude ouest. Au centre de son aire, c'est-à-dire au niveau du 45° parallèle, on le trouve depuis le niveau de la mer jusqu'à 1 500 m d'altitude. Au sud de son aire (en Californie), il atteint 2 000 m d'altitude.

Cette espèce se développe dans des conditions écologiques très différentes. On enregistre par exemple des extrêmes pluviométriques de 400 mm (dont 120 mm pendant la saison de végétation) à Sequim, sur la côte nord de l'état de Washington et de 3 200 mm (dont 770 pendant la saison de végétation) à Quinalt, dans le nord-ouest du même état. Dans toute l'aire du douglas, il ne tombe qu'une faible proportion (inférieure à 1/4) de la hauteur d'eau annuelle au cours de la saison de végétation. Ce phénomène s'accuse de plus en plus en allant du nord au sud, et dans les régions les plus méridionales, en Californie, il s'agit presque d'un climat de type méditerranéen. Le régime des températures varie également du nord au sud et d'est en ouest (selon l'altitude). Les températures moyennes s'étagent entre 7 °C et 12,8 °C, avec des minima absolus de l'ordre de -32 °C en montagne et des maxima absolus dépassant 40 °C dans le sud.

Il n'est donc pas surprenant que se soient différenciés des écotypes susceptibles d'avoir un comportement fort différent dans les diverses régions d'introduction en France ou en Europe.

Un certain nombre d'expérimentations installées depuis le début du siècle en Europe, ont confirmé l'existence d'une variabilité génétique accusée, se traduisant par des différences notables concernant en particulier la croissance et certains caractères d'adaptation (résistance au froid). Cependant, ces expériences concernent des régions présentant des conditions écologiques souvent différentes de celles qui règnent dans les grandes zones d'introduction du douglas en France ; or, le comportement d'un matériel végétal quelconque résulte de la confrontation de son patrimoine héréditaire avec des conditions de milieu données. Ce qui nous intéresse en définitive, c'est l'expression de la variabilité infraspécifique du douglas dans les régions où il est utilisé en France. Telle est la question posée dans le cadre du programme engagé par la Station d'Amélioration des Arbres forestiers.

2. — DESCRIPTION DE L'EXPÉRIMENTATION

2.1. — *Objectif*

La première tranche du programme vise à comparer le comportement de 26 provenances américaines correspondant pour la plupart à des sources de graines commercialisées au cours des 10 dernières années. On y a ajouté deux provenances artificielles françaises à titre de témoin.

Les plants élevés dans la pépinière d'Amance, près de Nancy, ont été répartis au printemps 1965 entre deux stations : Saint-Julien-le-Petit (Limousin) et forêt d'Epinal (Basses Vosges occidentales).

2.2. — *Echantillonnage des provenances*

On trouvera sur la carte 2 et le tableau 1 une description des provenances retenues.

Cet échantillonnage de provenance ne reflète pas la variabilité de toute l'espèce. Il fallait s'y attendre puisque l'expérience est basée sur les seules sources de graines commercialisées.

TABLEAU I

Description des provenances

Nom de la provenance	Code	Pays	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Région géographique
CAMPBELL RIVER ..	CA-RV	Canada (Ile de Vancouver)	50°	125°20'	300	1
CAMERON LAKE ..	CA-LA	—	49°15'	124°40'	200	1
NANAIMO	NANA	—	49°10'	124°	40	1
WELLINGTON	WELL	—	49°07'	123°55'	60	1
MANNING PARK ..	MA-PA	Canada (Colombie Britannique)	49°15'	121°10'	720	2
GLACIER	GLAC	U.S.A. (Etat de Washington)	48°50'	122°	670	3
TENNAS CREEK	TE-CR	—	48°25'	121°35'	495	3
DARRINGTON I	DARR I	—	48°16'	121°33'	150	3
DARRINGTON II	DARR II	—	48°10'	121°35'	520	3
SKYKOMISH	SKYK	—	47°44'	121°13'	650	3
CAMANO	CAMA	—	48°15'	122°20'	70	4
JOYCE	JOYC	—	48°10'	123°35'	85	4
SEQUIM	SEQU	—	48°08'	123°	230	5
GRANIT FALLS	GR-FA	—	48°05'	122°	190	3
HUMPTULIPS	HUMP	—	47°12'	123°55'	50	4
TENINO	TENN	—	46°45'	122°40'	70	6
ASHFORD I	ASHF I	—	46°48'	123°	458	3
ASHFORD II	ASHF II	—	46°35'	122°10'	300	3
VADER	VADE	—	46°25'	123°	100	6
SILVER LAKE	SL-LA	—	46°20'	122°48'	350	3
SEAQUEST	SEAQ	—	46°20'	122°45'	140	6
TIMBER	TIMB	U.S.A. (Etat de l'Oregon)	45°48'	123°23'	250	6
MOLALLA	MOLA	—	45°15'	122°25'	250	7
DETROIT	DETR	—	44°40'	122°10'	670	8
MARION CREEK	MA-CR	—	44°35'	121°55'	875	8
SANTIAM	SANT	—	44°27'	121°58'	1 100	8
FARGES II	FARG II	France (Corrèze)	45°32'	2°11'E	700	
MOUSSANS	MOUS	France (Hérault)	43°26'	2°42'E	750	

1 = Ile de Vancouver

2 = Colombie britannique continentale

3 = Piedmont de la Chaîne des Cascades (Washington)

4 = Zone côtière Washington

5 = Chaîne côtière Washington

6 = Zone intérieure Washington

7 = Zone intérieure Oregon

8 = Piedmont des Cascades Oregon

TABLEAU 1

Description des provenances (suite)

Code	Pluviosité (mm)		Température	Dispositif en pépinière	Observations
	Annuelle	Pend. la sai- son de végé- tation	Minimum		
CA-RV	1 400	340		1	
CA-LA	1 700	385	— 14°5	1,2	250 ans.
NANA	1 000			1	
WELL.....	1 000	285	— 10°	1	30 ans.
MA-PA ...	1 500			2	100 ans.
GLAC.....	1 400		— 23°	2	S. m. GLACIER (270 m).
TE-CR	1 900	425	— 24°	2	S. m. DARRINGTON (165 m) - 140 ans.
DARR I ..	1 900	425	— 24°	1,2	S. m. DARRINGTON (165 m) - 140 ans.
DARR II ..	1 900	425	— 24°	2	S. m. DARRINGTON (165 m) - (140 ans.
SKYK.....	1 900	430		2	S. m. SCENIE (680 m).
CAMA	475			1	S. m. COUPEVILLE (15 m).
JOYC	1 000	215	— 13°	1	25 ans.
SEQU	400			1	S. m. SEQUIM (60 m).
GR-FA	1 500	500	— 17°	1,2	
HUMP	1 550	350	9°	1,2	350 ans.
TENN.....	1 125	275	— 27°	1	
ASHF I	1 900	425		2	35 ans.
ASHF II ..				2	
VADE.....	1 125	275	— 27°	1	S. m. CENTRALIA (55 m) - 45 ans.
SL-LA.....	1 250	400	— 11°	1	S. m. KID VALLEY (205 m) - 30 ans.
SEAQ	1 440	317	— 25°	1	S. m. CASTLE ROCK (90 m).
TIMB	1 250	275	— 18°	1	20 ans.
MOLA	1 025	300		2	S. m. MOLALLA (30 m) 30 ans.
DETR	1 750	400		2	S. m. DÉTROIT (450 m).
MA-CR	1 750	400		2	135 ans.
SANT				2	300/400 ans.
FARG II ..				1	Graines récoltées sur jeu- nes arbres présumés des- cendants du peuplement des Farges (Corrèze).
MOUS				2	Graines récoltées sur jeu- ne peuplement artificiel de la série de reboise- ment des Verreries de Moussans (25 ans).

S. m. = Station météorologique.

CARTE 2

RÉPARTITION SCHÉMATIQUE DES PROVENANCES EXPÉRIMENTÉES

Nota : Les provenances sont caractérisées par une abréviation

On remarquera toutefois que l'accent a été mis sur des régions de provenances réputées bonnes en Europe occidentale.

— Ile de Vancouver (basse altitude) : 4 provenances.

— Piedmont de la Chaîne des Cascades de l'état de Washington : 8 provenances.

Par contre, il convient de souligner la mauvaise représentation de la chaîne côtière (Washington et Oregon) et plus particulièrement de la péninsule olympique où l'on procède pourtant certaines années à d'importantes récoltes de cônes.

L'aire californienne et celle de la Colombie britannique continentale ne sont pratiquement pas représentées dans cette expérience.

2.3. — Dispositifs

Les graines ont été semées au printemps 1962, sans répétition, sur terre de bruyère, à la pépinière d'Amance, près de Nancy.

Les semis furent repiqués au printemps 1963, sans tri préalable, et répartis en deux dispositifs présentant les caractéristiques suivantes :

— type de dispositif : lattice triple,

— nombre de plants par parcelle unitaire : 224,

— nombre de provenances par dispositif : 16,

— nombre de répétitions : 3,

— répartition des provenances entre les deux dispositifs : voir tableau 1. Les provenances CA-LA, DARR 1, GR-FA, HUMP, sont représentées dans les deux dispositifs.

2.4. — Accidents divers

L'hiver 1962/63 a été particulièrement froid et un certain nombre (relativement faible) de semis sont morts au moment du dégel d'où un tri incontrôlé dans les provenances expérimentées.

Pour limiter au maximum toute déformation génétique de ces provenances, tous les semis restants, même ceux qui étaient partiellement endommagés par le froid, furent repiqués, ce qui explique des pourcentages de survie après repiquage anormalement bas.

2.5. — Mesures et observations

Celles-ci sont présentées sur le tableau 2.

Deux séries d'observations intitulées « deuxième pousse » et « nombre de jours en état de croissance en hauteur » méritent d'être commentées.

On sait que fréquemment, les douglas (en particulier les jeunes sujets) effectuent dans la même année plusieurs pousses, séparées par des périodes de repos (cycles).

Au cours de l'année 1964, caractérisée par un printemps et un été très secs, il n'a été observé au maximum que deux pousses successives.

La mesure intitulée « deuxième pousse » a consisté à noter chaque plant de l'échantillon en fonction de l'échelle suivante :

0 — pas de deuxième pousse

1 — 2^e pousse sur bourgeons latéraux

2 — 2^e pousse sur bourgeon terminal et bourgeons latéraux.

Elle doit permettre de juger les provenances en fonction des fréquences de plants présentant des bourgeons (de position quelconque) dont la dormance peut être levée en cours de saison de végétation.

Le nombre de jours en état de croissance indique la capacité d'utilisation par les plants de la saison de végétation pour leur croissance en hauteur. Cette donnée a été obtenue en notant l'extrémité des pousses terminales à 5 dates différentes (16-7-64, 4-8, 20-8, 9-9, 29-9) selon l'échelle suivante :

1 ^{re} pousse	} plant de croissance 1-0 plant avec bourgeon terminal brun recouvert d'écailles 1-1

2^e pousse } plant en croissance 2-0
 } plant avec bourgeon terminal brun
 } recouvert d'écailles 2-1

Les mesures de diamètre au collet et de hauteur effectuées en octobre 1964 ont permis de classer les plants en fonction des normes de qualité établies par le Fonds Forestier National.

TABLEAU 2

Mesures et observations

Mesure	Nombre de plants mesurés par parcelle unitaire (échantillon)	Date	Observations
Survie après repiquage (pourcentage de plants repris)	totalité : 100	Août 1963	
Survie 1 an après repiquage . . .	100		
Deuxième pousse (pourcentage de plants ayant produit une deuxième pousse)	20	Août 1964	
Nombre de jours où les plants étaient en état de croissance en hauteur (à compter du 16-7-64)	20	Été 1964	Mesures effectuées les 16-7-64, 4-8-64, 20-8-64, 9-9-64, 29-9-64.
Hauteur	65	Octobre 1964	Classe de 5 cm.
Classement des plants selon les normes de dimension	50	—	
Diamètre au collet	50	—	Classe de 1 mm
Hauteur depuis le collet	—	—	Classe de 5 cm
% de plants U.S.	—	—	
A	—	—	
B	—	—	
rebuts	—	—	

Nota. — Les 5 premières mesures ont été effectuées sur les mêmes plants dans chaque parcelle unitaire.

3. — RÉSULTATS

Tous les caractères mesurés ont été l'objet d'une analyse de variance classique sur les moyennes du dispositif en lattice triple, effectuée par la Station de Biométrie du C.N.R.F.

3.1. *Survie*

Les résultats concernant la survie au repiquage ont déjà été présentés (7). Nous admettons qu'ils traduisent dans une large mesure la résistance au froid des semis d'un an, les sujets les plus atteints au cours de l'hiver 1962-63 n'ayant pas repris au printemps 1963.

Les mesures de survie du printemps 1964 confirment les résultats précédents : le classement avec différences significatives est présenté sur le graphique 1.

Il apparaît que les provenances des zones 4 et 6 (zones côtières et intérieure de l'état de Washington, basse altitude) se situent généralement en fin de classement, alors que celles de la zone 1 (Ile de Vancouver, basse altitude mais latitude élevée), de la zone 2 (latitude et altitude assez élevée) se classent dans un bon rang. Les sources de graines les plus élevées des zones 3 et 8 (Piedmont de la Chaîne des Cascades) ont également tendance à mieux se comporter que celles de basse altitude.

Enfin, il est clair que la provenance artificielle « Verrerie de Moussans » venant de l'Hérault présente une meilleure résistance que la source corrézienne (Farges II).

3.2. Hauteur

Les résultats portés sur le graphique 2 permettent de tirer les conclusions suivantes :

— Les sources de graines relevant des zones 2 (Colombie britannique côtière d'altitude), 7 (zone intérieure de l'Oregon), 8 (Piedmont des Cascades de l'Oregon) et 6 (sauf exception Seaquest, zone intérieure de Washington) se situent en fin de classement pour la croissance initiale.

GRAPHIQUE 2

HAUTEUR
(cm)

— Au contraire, les provenances du Piedmont ouest des Cascades de l'état de Washington (zone 3) et de l'Île de Vancouver (zone 1) se placent presque toutes en tête pour ce caractère.

— Les provenances de la zone 4 (côtière Washington) se présentent en ordre dispersé. Il est possible que certaines d'entre elles aient été pénalisées par l'hiver 1962-63, étant donné leur mauvaise résistance au froid.

3.3. — 2^e pousse et nombre de jours en état de croissance
en hauteur à partir du 16-7-64

Ces deux mesures classent les différentes provenances dans un ordre à peu près identique.

L'examen des deux graphiques (3 et 4) révèle que, s'il existe des différences significatives entre les provenances, l'interprétation en fonction de la répartition entre les différentes zones géographiques s'avère difficile.

On constate seulement que la provenance Manning Park correspondant à une altitude et une latitude élevées avait pratiquement cessé de croître en hauteur à la mi-juillet et n'a pas produit de 2^e pousse.

Au contraire, la provenance Molalla (altitude et latitude peu élevées) se classe en tête pour les deux caractères.

En fait, la sécheresse exceptionnelle de l'année 1964 a peut-être perturbé le rythme de croissance en hauteur des plants.

3.4. — Liaison hauteur-diamètre. Normes de qualités

— Les coefficients de corrélation entre hauteur et diamètre au collet calculés pour chaque provenance s'étagent entre les valeurs extrêmes 0,69 et 0,85. Les valeurs trouvées ne sont pas significativement différentes, ce qui permet de calculer une moyenne pour l'ensemble des provenances qui s'établit seulement à 0,77. On peut donc admettre que la variation en hauteur explique $(0,77)^2$ soit environ 60 % de celle du diamètre.

Les normes de qualité des plants, appliquées depuis quelques années en France et basées sur les deux paramètres hauteur et diamètre au collet ne semblent donc pas

pouvoir être simplifiées ; une seule mesure de dimension hauteur ou diamètre serait insuffisante, la liaison entre ces deux mesures n'étant pas assez forte, dans des conditions normales d'élevage en pépinière.

— La comparaison des pourcentages de plants rebuts (selon les normes de qualité) produits par les différentes provenances, fait apparaître l'infériorité de deux d'entre elles : Manning Park et Timber (20 % de plants rebuts et plus), alors que les provenances Darrington I et II, Tennes Creek, Granit Falls, issues du Piedmont des Cascades du Washington (zone 3) produisent moins de 6 % de plants rebuts (graphique 5).

GRAPHIQUE 5

REBUT
(% de plants)

4. — ESSAI DE REGROUPEMENT DES RÉSULTATS ET DE CLASSEMENT GÉNÉRAL DES PROVENANCES

Il est possible de relier les résultats des deux dispositifs dans la mesure où quatre provenances sont communes et permettent ainsi d'établir un « pont » entre

les deux dispositifs en lattice. De ce fait, nous devons étudier une analyse de variance non orthogonale, non résoluble par les moyens de calcul classiques ; nous avons utilisé la méthode itérative de STEVENS qui nous a, en particulier, permis d'obtenir des valeurs ajustées des quatre caractères analysés pour toutes les provenances (*).

— A partir de ces nouvelles données, ajustées, concernant les caractères « fréquence de plants présentant une 2^e pousse », « nombre de jours de croissance en hauteur », « survie 1964 » et « hauteur A 1964 », il a été procédé à un calcul de composantes principales (**) dont les résultats sont fournis sur le tableau 3 (seules ont été retenues les sources de graines américaines).

TABLEAU 3

Analyse des composantes principales

Caractère initial \ Composante principale	Composante	y ₁	y ₂	y ₃	y ₄
	Valeur propre	2,370	1,057	0,507	0,066
	% variation	59,25	26,42	12,67	1,65
	% cumulé	59,25	85,67	98,34	100,00
x ₁		0,616	0,119	0,326	—0,708
x ₂		0,587	0,330	0,267	0,689
x ₃		—0,499	0,233	0,835	—0,010
x ₄		0,166	—0,906	0,355	0,156

x₁ : fréquence de plants ayant une deuxième pousse

x₂ : nombre de jours de croissance en hauteur

x₃ : survie 1964

x₄ : hauteur automne 1964.

La nature des coefficients de corrélation ayant été utilisés dans cette analyse est formée par les quatre premières lignes du tableau 4.

— La première composante (y₁) qui correspond à 59,25 % de la variation totale est dominée par les deux premiers caractères qui concernent le rythme de croissance, la survie intervenant à un degré un peu moins important.

— La deuxième composante (y₂), qui participe pour 26,42 % de la variance, comporte un seul caractère important : la hauteur A 1964.

(*) Pour l'étude théorique cf STEVENS W.L. [9]. Les calculs ont été réalisés sur le 1620 IBM de la Station centrale de Génétique Animale de Jouy-en-Josas (S.-et-O.), avec un programme mis au point par CALOMITI S. [1], sous le contrôle de Madame TASSENCOURT L. que nous tenons à remercier pour l'aide qu'elle nous a apportée.

(**) L'analyse des composantes principales a déjà fait l'objet de nombreuses publications aussi bien théoriques (cf par exemple KENDALL M.G. [6]) que pratiques (pour les applications forestières cf par exemple JEFFERS J.N.R. [5], DEBAZAC E.F., TOMASSONE R. [2]).

— Dans la troisième (y_3) (12,67 % de la variation), c'est le caractère survie qui a le poids le plus fort.

La projection des différentes provenances sur les deux premières composantes (qui cumulent 87,67 % de la variation) fait apparaître quelques groupes (graphique 6).

GRAPHIQUE 6
COMPOSANTES PRINCIPALES

La provenance Manning Park de Colombie Britannique continentale se situe nettement à part.

Les quatre provenances de l'Oregon : Santiam, Marion Creek et Detroit (Cascades, région 8), et Molalla de la plaine centrale (zone 7), se regroupent assez bien grâce à la composante y_2 (les valeurs positives de y_2 correspondent à une croissance faible, le coefficient du caractère important de cette composante est en effet négatif).

Les provenances de l'Ile de Vancouver (zone 1) : Campbell River, Cameron Lake, Nanaïmo et Wellington se retrouvent également relativement proches sur le graphique. Il en est de même pour celles de la région centrale de l'état de Washington (Tenino, Vader et Seaquest) (zone 6).

Le regroupement géographique en fonction des zones définies précédemment ne se retrouve plus sur le graphique pour les zones 4 (côtière état de Washington) et 3 (Piedmont des Cascades de l'état de Washington). Les provenances correspondantes s'éparpillent entre celles des zones 6 et 1.

Cet essai de regroupement des résultats, permet de tirer quelques conclusions provisoires sur l'allure générale de la variabilité du douglas vert.

Certaines grandes races géographiques semblent s'individualiser assez nettement, comme, par exemple, les Cascades de l'Oregon qui correspondent à la zone 8.

Dans d'autres cas, il apparaît des chevauchements entre races ; c'est le cas entre les provenances de l'Ile de Vancouver (zone 1) et celles de la zone côtière du Washington (zone 4).

Enfin, certaines régions considérées a priori comme génétiquement assez homogènes, révèlent une variabilité fort importante, l'exemple du Piedmont des Cascades du Washington entre 150 et 500 m d'altitude étant la meilleure illustration de cette affirmation.

En fait, il est probable que la variabilité du douglas vert soit fort complexe. Les lois de variation à l'intérieur des grandes régions géographiques n'apparaîtront que dans la mesure où l'on pourra mettre en œuvre des expérimentations basées sur des échantillonnages de provenances très denses, et représentatifs de cette variation.

5. — EXPLICATION DES VARIABLES BIOLOGIQUES EN FONCTION DE PARAMÈTRES GÉOGRAPHIQUES. INTERPRÉTATION

Les liaisons ont été étudiées à partir des données ajustées des deux expériences regroupées par la méthode de STEVENS.

Le tableau 4 donne les coefficients de corrélation entre les caractères énumérés au chapitre 3 (calculés à partir des moyennes de provenances) et deux paramètres de position qui semblaient a priori liés au comportement des provenances, à savoir l'altitude et la latitude des lieux de récolte de graines.

TABLEAU 4
Coefficients de corrélation (multipliés par 100)

Fréquence de plants ayant effectué une 2 ^e pousse	+100					
Nombre de jours de croissance après le 16-7-64	+91***	+100				
Survie P 1963	-56*	-50**	+100			
Hauteur	+18	-3	-39*	+100		
Altitude	-40*	-21	+38*	-62***	+100	
Latitude	-36	-43*	+23	+22	-38*	+100
	Fréquence de plants ayant effectué une 2 ^e pousse	Nombre de jours de croissance après le 16/7/64	Survie P 1963	Hauteur	Altitude	Latitude

Les coefficients significativement différents de 0 au seuil de 5 % sont suivis d'un astérisque, au seuil de 1 % de deux astérisques, au seuil de 1 ‰ de trois astérisques.

L'examen de ce tableau permet d'avancer les hypothèses suivantes (valables pour l'échantillonnage de sources de graines étudié) :

— La croissance initiale est d'autant plus forte que l'altitude du lieu de récolte est plus faible ; par contre, ce caractère n'est pas lié significativement dans les conditions de l'année 1964 (année sèche) à la fréquence de 2^e pousse ou à la longueur de la période de croissance en hauteur. Par ailleurs, les provenances à croissance initiale rapide ont tendance à être moins résistantes au froid (liaison négative assez faible, $r = -0,38^*$).

— Les provenances qui extériorisent la meilleure résistance au froid correspondent à une altitude élevée ; ce sont celles qui présentent une faible croissance en hauteur, qui de plus manifestent les fréquences de pousses d'août les plus faibles et dont la période de croissance est la plus courte.

— On remarquera que le caractère fréquence de pousses d'août est faiblement lié à l'altitude (négativement) et la longueur de la période de croissance en hauteur à la latitude (négativement).

Dans la mesure où le choix des provenances retenues ne déformerait pas trop le schéma de variation du douglas vert dans son aire centrale, il apparaît donc que le caractère croissance initiale rapide, et celui de résistance au froid, donc altitude du lieu de récolte, se révèlent contradictoires. Par ailleurs, une sélection précoce de provenances pour la croissance rapide sur les caractères fréquence de pousses d'août ou longueur de la période de croissance en hauteur ne semblerait pas apparemment efficace. Au contraire, ces deux caractères seraient utiles pour une sélection dans le sens de la résistance au froid.

Les deux paramètres altitude et latitude des zones de récolte peuvent être fournis avec précision. Nous avons donc cherché à évaluer la liaison des quatre caractères biologiques déjà cités (variables expliquées) en fonction de ces deux caractéristiques géographiques (variables explicatives) par la technique de régression multiple.

Ces résultats sont condensés sur le tableau 5.

On constate :

a) que la combinaison des deux paramètres altitude et latitude permet de mieux « expliquer » les variables biologiques ; dans un seul cas, cet apport n'est pas significatif.

b) qu'il est possible de mieux préciser « le rôle » de l'altitude ou de la latitude en effectuant un test de signification sur les coefficients de régression faisant intervenir les deux variables (voir colonnes 3 et 4).

Nous pouvons illustrer la conclusion a) par les faits suivants :

— Pour le caractère fréquence de 2^e pousse, altitude et latitude interviennent dans le même sens (négativement). L'apport de la latitude après l'altitude ou l'apport inverse sont significatifs.

Le caractère biologique considéré « est mieux expliqué » par la combinaison des deux variables de positions que par l'une d'entre elles.

TABLEAU 5

Régression partielle et progressive — Corrélation multiple

Variable expliquée	Unité utilisée pour la variable expliquée	Coefficient de régression		Coefficient de corrélation multiple (R^2)	Test de l'apport des variables introduites l'une après l'autre	
		Altitude	Latitude exprimée en radians		Latitude après altitude	Altitude après latitude
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Fréquence de 2° pousse	Arc sinus $\sqrt{\%}$	-0,01631 **	-150,423 **	0,333	*	*
Nombre de jours de croissance en hauteur à compter du 16-7	Nombre de jours	-0,00542 *	-108,856 **	0,262	*	NS
Survie P 1963	Arc sinus $\sqrt{\%}$	0,1174 **	75,5071 *	0,272	*	*
Hauteur A 1964 ...	cm	-0,01893 **	63,887 NS	0,480	*	**

* significatif au seuil 5 %

** significatif au seuil 1 %

NS non significatif

— Un raisonnement identique s'applique aux caractères survie (résistance au froid) et hauteur.

— Par contre, lorsqu'il s'agit d'expliquer la variable « nombre de jours de croissance en hauteur », le fait d'introduire la variable altitude après latitude n'apporte aucun élément nouveau.

Le rôle de chacune des deux variables explicatives (*conclusion b*)) mérite d'être signalé dans les cas suivants :

— A altitude constante, il n'y a pas d'effet significatif de la latitude sur la hauteur moyenne des provenances. Au contraire, à latitude constante, l'altitude joue un rôle important (liaison négative).

— Pour les trois autres caractères biologiques, les deux caractéristiques de position jouent un rôle propre plus ou moins important ; ainsi, en ce qui concerne la survie (résistance au froid), l'altitude exerce une influence plus importante que la latitude ; pour le nombre de jours de croissance, c'est le contraire.

Globalement, sur l'échantillonnage de provenances retenues, et si nous considérons les deux caractères les plus importants (survie et hauteur), c'est la variable *altitude* qui semble jouer le rôle prédominant.

Parmi toutes les provenances étudiées, certaines tendent à s'écarter de ces lois qui ne sont en fait que des tendances. Nous chercherons évidemment celles qui se révèlent des exceptions en associant les caractères favorables bonne résistance au froid et croissance juvénile rapide. Quatre provenances semblent pouvoir rentrer dans cette catégorie, à savoir :

Darrington II (zone 3)
Silver Lake (zone 9)
Nanaïmo (zone 1)
Moussans (artificiel).

D'autres provenances se conduisent exceptionnellement dans l'autre sens, donc défavorablement pour tous les caractères ; il s'agit de :

Farges II (artificiel)
Humtulips (zone 4)
Detroit (zone 8).

6. — CHOIX DES SOURCES DE GRAINES

L'expérimentation décrite a essentiellement pour but de guider les reboiseurs dans le choix de leurs sources de graines de douglas.

Les conclusions qui vont suivre ne présentent aucun caractère définitif et il convient en particulier de faire les quatre réserves suivantes :

— Ces résultats concernent le comportement d'une collection de provenances de douglas élevées dans le nord-est de la France, sur sol très argileux. Ils seraient peut-être différents si l'on s'était placé en climat océanique et sur arène granitique.

— Les mesures furent effectuées sur un matériel très jeune (3 ans). Rien ne prouve que les classements obtenus se maintiendront lorsque les arbres atteindront l'âge adulte. Il faudra attendre au minimum une vingtaine d'années pour établir un bilan définitif sur les plantations comparatives. Toutefois, la probabilité de sécurité des résultats augmente avec l'âge des expériences et nous pouvons espérer fournir des informations relativement sûres dans un délai minimum de 10 ans.

— L'hiver 1963 a fait subir des dégâts variables selon les provenances qui se sont traduits par une mauvaise reprise au repiquage, et par un affaiblissement difficilement contrôlable de certains plants. Il en résulte une déformation génétique des provenances expérimentées qui ne pourrait être évaluée qu'en recommençant l'expérience.

— L'échantillonnage de provenances retenues, assez représentatif des zones de récolte actuellement disponibles dans le commerce, reflète probablement assez mal l'aire du douglas vert.

Malgré toutes ces restrictions, nous avons jugé opportun d'essayer de tirer dès maintenant quelques conclusions pratiques.

— Il apparaît que l'emploi de douglas côtiers de basse altitude peut être dangereux lorsqu'il y a un risque de froids hivernaux (même exceptionnels) que ces provenances ne supportent pas au moins dans le jeune âge. Une latitude un peu plus élevée corrige éventuellement ce défaut.

— Les sources de graines méridionales essayées (sud du 46^e parallèle) se sont révélées inférieures.

Il semble donc que l'on puisse recommander, dans une première approximation, pour l'est de la France, les zones de récoltes suivantes : Ile de Vancouver (basse altitude) et certaines provenances du versant ouest des Cascades (Darrington, Granit Falls, Silver Lake). Nous ajouterons à cette liste la provenance Elma (Péninsule olympique) qui s'était fort bien classée dans une expérience précédente. Enfin, les graines du peuplement artificiel des Verreries de Moussans (Hérault) méritent probablement d'être diffusées.

CONCLUSION

L'importance du douglas, dans les reboisements en France, justifie une expérimentation intensive sur le choix des sources de graines.

— En ce qui concerne l'aire naturelle, il est souhaitable de mieux connaître la variabilité (probablement complexe) de cette espèce en partant d'un échantillonnage relativement dense de provenances. Ce problème préoccupe tous les pays d'Europe occidentale et un projet international a été mis en œuvre cette année qui devrait permettre de le résoudre.

— Il est nécessaire aussi de contrôler le comportement des descendants des peuplements français de douglas sélectionnés comme porte-graines et susceptibles de satisfaire partiellement les besoins nationaux en graines de douglas.

Des recherches de ce type fourniront des résultats définitifs à l'issue de délais prolongés. Nous serons donc conduits à dresser des bilans provisoires qui seront périodiquement révisés au fur et à mesure du vieillissement des plantations comparatives.

Reçu pour publication en février 1967

SUMMARY

A CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE VARIABILITY OF DOUGLAS FIR (*Pseudotsuga menziesii* MIRB), CHARACTERISTICS OF THE YOUNG TREE

The green Douglas fir is an important species for reafforestation in France, and the Station d'Amélioration des Arbres Forestiers has undertaken an experimental programme on its variability. A provisional schedule was drawn up on 2 French and 26 American provenances, which are fairly commercialized at the present time. This schedule was established after making measurements and observations on three-year old plants.

The provenances were classified according to their resistance to cold, their growth in height, the frequency of lamma shoots, and the duration of the height growth. A complete analysis carried out by the principal components analysis showed that certain group of provenances correspond to definite geographical zones : Cascades of Oregon, Vancouver Island, coastal British Columbia ; while this is not the case for provenances sampled in two other regions : Piedmont in the Cascade Range in the State of Washington and the coastal region of the State of Washington.

Thus the variability of Douglas fir does not follow a simple delimitation of geographical zones based on a schematic gradient of ecological conditions.

Study of the correlations between measurements, arrived at by the method of step-wise and partial regressions, shows that resistance to cold increases with increasing latitude and altitude of the seed crop zone, but initial growth decreases with altitude. By means of this method, the total effect of altitude and latitude and their partial effects on the biological variables enumerated above can be deter mined.

Certain provenances deviate favourably from these rules (good growth and resistance to cold) such as Darrington II, Silver Lake, Nanaïmo and Moussans. These are the ones which are provisionally recommended to reafforesters.

ZUSAMMENFASSUNG

BEITRAG ZUR VARIABILITÄT DER DOUGLAS-TANNE (*Pseudotsuga menziesii* MIRB) DIE CHARAKTERISTIK DER JUNGPFANZEN

In Frankreich ist die grüne Douglas-Tanne eine wichtige Aufforstungsart. Die « Station d'Amélioration des Arbres forestiers » hat ein Versuchsprogramm für die Provenienzen dieser Arten durchgeführt. Es wird eine vorläufige Bilanz für 2 französische und 26 amerikanische Herkünfte die im Handel ziemlich häufig vorkommen vorgestellt. Diese Bilanz wurde Messungen und Beobachtungen an dreijährigen Sämlinge aufgestellt.

Die Provenienzen wurden auf Frosthärte, Höhenwachstum, Häufigkeit der Johannistriebe und Dauer des Höhenwachstums ordnet. Eine gesamtanalyse, die mit Hilfe der Hauptfaktoren-methode ausgeführt wurde, hat einzelne Provenienz-gruppen übereinstimmend mit bestimmten geographischen gebiete aufgezeigt : inneres Oregon, Küstengebiet der britischen Kolumbia, Wancouver-Insel, während die Provenienzen aus anderen Gebieten vereinzelt vorkommen : Kaskaden-piedmont im Staat Washington und Küstengebiet des Staats Washington.

Die Variabilität der Douglasie kann also nicht durch ein einfaches Schema erfasst werden, das mit den Grenzen der Geographischen Gegenden übereinstimmt, wobei diese Grenzen auf einem schematischen Gradient der ökologischen Verhältnisse beruhen.

Die Untersuchung der Beziehungen zwischen den Messungen, die mittels der Methode der Progressiv-u. Teilregressionen vorgedührt wurde, zeigt, dass die Kälteresistenz mit geographischer Breite und Höhenlage des Sammelortes zunimmt, das Anfangswachstum aber der mit Höhenlage abnimmt. Diese Methode erbaut also die Gesamtwirkung der Faktoren-Breite u. Hohenlage-auf die bereits erwähnten biologischen Variablen näher zu bezeichnen, sowie die Teilwirkung des eines durch Isolierung des anderes zu bestimmen.

Einzelne Provenienzen weichen günstigerweise von diesen Gesetzen ab (kräftiges Wachstum u. Kälteresistenz), so Z.B. Darrington II, Silver Lake, Nanaïmo, Moussans ; sie werden vorläufig den Aufförstern empfiehlt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] CALOMITI S., 1963. — Analyse de la variance avec schéma non balancé (Méthode de Stevens). *Programme S.C.G.A.* 1620 IBM (63.029). Ecrit en Fortran II.
- [2] DEBAZAC E.F., TOMASSONE R., 1965. — Contribution à une étude comparée des pins méditerranéens de la section Halepensis. *Ann. Sci. forest.*, **22**, 215-255.
- [3] GALOUX A., 1956. — Le sapin de Douglas et la phytogéographie. *Trav. Sin. Rech. Eaux Forêts Groenendaal, Sér. B.*, n° 20, 131.
- [4] GATHY P., 1961. — Rapport préliminaire sur un test d'origines de douglas vert (*Pseudotsuga taxifolia* BRITT.). *Trav. Sin. Rech. Eaux Forêts. Groenendaal, Sér. B.*, n° 26, 44.

- [5] JEFFERS J.N.R., 1963. — An Analysis of variability in *Pinus contorta*. *Forestry*, **36**, 199-218.
 - [6] KENDALL M.G., 1961. — A course in multivariate analysis. Griffin, Londres, 2^e éd., 185.
 - [7] LACAZE J.F., 1964. — Note sur la résistance au froid du douglas suivant l'origine des graines. *Rev. forest. fr.*, n° 3, 225-227.
 - [8] MARTIN G., 1965. — Analyse de Régressions Multiples. Thèse 3^e cycle. *Fac. Sci.*, Nancy.
 - [9] STEVENS W.L., 1948. — Statistical analysis of a non-orthogonal trifactorial experiment. *Biometrika*, **35**, 346-367.
-