ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ INFRASPÉCIFIQUE DE L'ÉPICÉA (*PICEA ABIES* KARST). PROVENANCES FRANÇAISES ET POLONAISES. RÉSULTATS AU STADE JUVÉNILE.

J.-F. LACAZE

Station d'Amélioration des Arbres forestiers
Centre national de Recherches forestières, 54 - Nancy
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Cet article rend compte du comportement, au stade juvénile, de diverses provenances d'épicéa (*Picea abies* Karst) échantillonnées principalement dans l'aire baltique et dans l'aire française de l'espèce. Les populations baltiques du nord-est de la Pologne se classent de manière satisfaisante pour deux caractères importants : vigueur et tardiveté du débourrement végétatif. Cette étude tente également de dégager des lois de variabilité infraspécifique et aborde le problème des liaisons entre caractères au niveau individuel et dans chaque population.

I. — L'ÉPICÉA, ESPECE DE REBOISEMENT.

L'épicéa joue un rôle très important dans les reboisements français. A l'état naturel, il n'apparaît qu'en moyenne et haute montagne, sur les reliefs orientaux du pays (Vosges, Jura, Alpes), mais il est largement utilisé hors de son aire à basse, moyenne ou haute altitude, sur des stations les plus diverses (sauf dans le midi méditerranéen et le sud-ouest).

La surface qui lui est consacrée annuellement par des opérations de reboisement ou d'enrésinement s'établit approximativement à 20.000 ha, ce qui correspond à l'installation d'environ 60.000.000 de plants.

Cette essence s'est imposée pour les deux raisons principales suivantes :

— Il s'agit tout d'abord d'une espèce très plastique, c'est-à-dire susceptible de se développer dans des conditions écologiques assez variées, parfois assez éloignées de celles de l'aire naturelle.

— Le bois produit, très connu et apprécié sur le marché, trouve facilement des débouchés, y compris pour le matériel de petite dimension (raperie).

Schématiquement, l'épicéa est donc utilisé dans deux grands types de stations :

— à basse et moyenne altitudes, l'objectif étant de produire le plus rapidement possible une forte production de bois ;

— à haute altitude, où l'on recherche des arbres à cimes étroites susceptibles de survivre dans des conditions de milieu particulièrement difficiles (neige, givre), produisant un bois de haute qualité (accroissements fins), mais avec une productivité médiocre.

II. — L'AIRE DE L'ÉPICÉA.

ETUDES SUR LES PROVENANCES EN FRANCE ET A L'ÉTRANGER

L'aire naturelle de l'épicéa a été décrite par de nombreux auteurs : on tend généralement à diviser celle-ci en trois domaines, à savoir :

- le domaine alpin,
- le domaine hercynien carpathique,
- le domaine baltique.

Des controverses ont surgi concernant l'existence réelle d'une zone d'isolement entre les 2^e et 3^e domaines. Mais, d'une manière générale, dans les deux premiers domaines, l'épicéa occupe une aire montagnarde avec quelques stations à basse altitude, alors que dans le troisième, il est surtout une espèce de plaine.

L'aire naturelle de l'épicéa en France (voir carte 1) se rattache au domaine alpin ; il s'y développe dans des conditions montagnardes, à l'exception de quelques stations de moyenne altitude.

La diversité des conditions de milieu à l'intérieur de l'aire de cette essence laisse supposer l'existence d'une certaine variabilité génétique infraspécifique. Des études biosystématiques effectuées dans l'aire de l'épicéa et un très grand nombre d'expérimentations sur les provenances entreprises dans divers pays ont en effet mis en évidence une très forte variabilité génétique. Plusieurs auteurs ont mis en évidence l'action de certains facteurs sélectifs ; nous rappellerons brièvement trois d'entre eux :

— les conditions particulières de la haute altitude, en particulier l'action conjuguée du vent et du givre exerce une sélection en faveur des individus à cime étroite fréquents, par exemple, dans les peuplements des hautes chaînes du Jura ;

— les stations à climat de printemps infidèle (gelées tardives) comportent une forte proportion d'individus à débourrement végétatif tardif ;

— nous rappelons enfin la liaison souvent démontrée entre longueur de la saison de végétation de la station d'origine et la vigueur des populations naturelles qui s'y développent.

Parmi les expériences les plus fructueuses, celle organisée par l'I.U.F.R.O. en 1938, à laquelle de nombreux pays européens ont participé, a permis de dégager quelques conclusions fort importantes sur le choix des sources de graines pour les reboisements. En France, cette expérience, malheureusement très incomplète, représentée seulement dans l'est de la France (Amance, près de Nancy), a révélé l'intérêt d'une provenance polonaise des Carpathes (Istebna). En Belgique, dans les Ardennes, les

CARTE 1

Aire française de l'épicéa. Provenances étudiées

provenances polonaises du domaine baltique et hercynien carpathique manifestent une vigueur excellente.

Des essais plus récents, entrepris en particulier en Suède et Norvège, ont confirmé que les sources de graines du nord-est de la Pologne (domaine baltique) fournissaient un matériel à croissance rapide et à débourrement végétatif tardif. Or, ces deux caractéristiques sont les deux principaux critères de sélection pour l'épicéa, essence de reboisement à basse et moyenne altitude.

C'est pour cette raison que la Station d'Amélioration des Arbres forestiers a engagé, en collaboration avec l'Institut de Recherches forestières de Varsovie, un programme d'études axé sur les provenances polonaises d'épicéa auxquelles nous avons ajouté un certain nombre de provenances françaises représentatives de son aire naturelle en France. La position des provenances polonaises est indiquée sur la carte 2.

CARTE 2

Aire de l'épicéa en Pologne

III. — DESCRIPTION DE L'EXPERIENCE

3.1. — Echantillonnage de provenances

Les 28 provenances retenues sont décrites sur le tableau 1 et repérées sur les cartes. Elles se classent comme suit :

Domaine baltique (D.B.) : basse altitude, pluviométrie annuelle faible (600 mm), mais une forte proportion de pluie tombant pendant la saison de végétation.

5 provenances polonaises : Białowieża, Zwierzyniec, Borki, Plaska, Gorowo-Iławeckie,

1 provenance russe (plus continentale) : Wilna-Minsk.

TABEAU 1
Description des provenances

Nom	Abrévia- tion	Région	Longitude Est	Latitude Nord	Altitude (m)	Pluviosité de la sta- tion la plus proche (m/m)	Roche mère	N ou A	N° du peuplement porte-graines	Observa- tions	Séries de provenances
Risol	RSOL	Jura. Hautes chaî- nes.	6°11'	46°38'	1.230/1.380	1.602 (948 m)	Calcaire	N	25-19		1
Bonnetage II	BONE II	Jura. 2 ^e plateau.	6°45'	47°10'	875	1.390 (754 m)	Calcaire	N	25-29		1 & 2
Plan des Cosaques I	PL-CO I	Jura. Hautes chaî- nes. Massif du Ri- soux.	6°29'	46°29'	1.170	1.660	Calcaire	N	39-04	Trou à gelée	1
Bois d'Amont ...	BO-DA	Jura. Hautes chaî- nes. Massif du Ri- soux.	6°06'	46°29'	1.180	1.660	Calcaire	N	39-03		1
La Mouille	MOUL	Jura. Hautes chaî- nes. Massif du Ri- soux.	6°06'	46°29'	1.200	1.660	Calcaire	N	39-03		1
Prémanon	PREM	Jura. Hautes chaî- nes. Forêt du Mas- sacre.	6°04'	46°25'	1.340 à 1.380	1.530 (1.100 m)	Calcaire	N	39-05		1
Molunes	MOLU	Jura. Hautes chaî- nes. Forêt du Mas- sacre.	6°04'	46°25'	1.340 à 1.380	1.530 (1.100 m)	Calcaire	N	39-05		1
Champfromier ..	CHPF	Jura. Hautes chaî- nes.	5°52'	46°13'	1.160 à 1.180		Calcaire	N			1
Grivettaz	GRIV	Préalpes du Nord. Altitude.	6°36'	45°49'	1.300	1.260 (1.113 m)	Schistes	N	74-15		1
Les Frasses	FRAS	Préalpes du Nord. Haute altitude.	6°36'	45°52'	1.500		Schistes	N	74-34		1 & 2
Chamonix II	CHAM II	Alpes du Nord. Zone intérieure.	6°52'	45°56'	1.100	1.100 (1.040 m)		N			1
Morzine	MORZ	Préalpes du Nord. Haute altitude.	6°48'	46°12'	1.700/1.800		Flysch	N	74-30		1 & 2

TABLEAU 1 (suite)

Montriond II	MONR II	Préalpes du Nord. Altitude.	6°44'	46°12'	1.100/1.200	1.400	Brèche calcaire	N	74-20	Station sèche	1
Plan Bois	PL-BO	Préalpes du Nord. Basse altitude.	6°27'	46°19'	500	930	Argilo-calcaire	N			2
Auris	AURS	Alpes centrales Oisans. Altitude.	6°29'	45°32'	1.650	—	Calcaire, schiste	N	38-03	Station sèche	1
La Bresse	BRES	Vosges. Chaîne centrale.	6°55'	48°03'	930	1.750 (630 m)	Granite	N			1 & 2
Gérardmer I	GERA I	Vosges. Chaîne centrale.	6°54'	48°11'	650/750	1.530	Granite	N			2
Gorowo-Ilawieckie	GO-IL	Pologne Nord-Est	20°30'	54°17'	150	660		N			2
Sobowidze	SOBO	Pologne Nord.	18°30'	54°10'	120	575	Sables argileux	A			2
Borki	BORK	Pologne Nord-Est.	22°03'	54°06'	160	618	Argilo-sableux	N			2
Plaska	PLAS	Pologne Nord-Est.	23°13'	53°54'	120	586	Sable faiblement argileux	N			2
Zwierzyniec	ZWIE	Pologne Nord-Est.	23°45'	52°42'	150	585	Sables argileux	N			2
Białowieża	BIAL	Pologne Nord-Est	23°52'	52°42'	150	585	Sables argileux	N			2
Tarnawa	TARN	Pologne. Carpa- thes de l'Est.	22°50'	49°05'	750	1.035		N			2
Istebna II	ISTE II	Pologne. Beskides Slaski.	18°50'	49°35'	660	1.050		N			2
Orawa	ORAW	Pologne. Beskides Slaski.	19°35'	49°35'	950			N			2
Wilna-Minsk ...	WL-MN	U.R.S.S.						N			2
Brdy	BRDY	Tchécoslovaquie. Bohème.	13°50'	49°40'	800			N		Peuple- ment reli- que	2

N = Naturel.

A = Artificiel.

Domaine hercynien carpathique (D.H.C.) : moyenne altitude, pluviométrie élevée (supérieure à 1.000 mm).

3 provenances polonaises : Istebna (Beskidz Slaski), Orawa, Tarnaw (Carpathes orientales).
1 provenance tchèque : Brdy.

Domaine alpin (D.A.) (au sens large) :

Vosges - Moyenne altitude : Gérardmer.

Haute altitude : La Bresse.

Jura - 2^e plateau : Bonnetage.

Chaîne centrale : Plan des Cosaques, Bois d'Amont, Risol.

Altitude : La Mouille, Prémanon, Molunes, Champfromier.

Alpes - Préalpes du Nord :

Haute altitude : Les Frasses, Morzine.

Altitude moyenne : Grivettaz, Montriond.

Basse altitude : Plan Bois.

Alpes du Nord - zone intérieure : Chamonix.

Alpes centrales : Auris.

Enfin, une provenance artificielle polonaise : Sobowidze (peuplement porte-graines sélectionné, région de Gdansk).

La plupart de ces sources de graines sont ou pourraient être commercialisées, car elles correspondent à des peuplements porte-graines sélectionnés, soit en France, soit à l'étranger.

L'étude du comportement de ces provenances devrait donc déboucher sur des conclusions utilisables dans la pratique.

3.2. — Description de l'expérience en pépinière

Les semis furent effectués au printemps 1963, sans dispositif particulier.

Au repiquage, à l'automne 1964, les plants furent répartis en trois tranches expérimentales identiques, comportant chacune deux dispositifs, l'un concernait 16 provenances pour la plupart françaises (première série), l'autre, 16 provenances essentiellement polonaises (deuxième série) ; 4 provenances françaises sont communes aux deux séries de provenances (Gérardmer, Bonnetage, Les Frasses, Morzine).

Chaque dispositif est un lattice équilibré à 16 provenances ayant les caractéristiques suivantes :

- nombre de plants par parcelle unitaire : 96,
- nombre de répétitions complètes : 5,
- nombre de blocs : 20,
- nombre de parcelles unitaires par bloc : 4.

Deux tranches repiquées dans la pépinière d'Amance, près de Nancy, et la troisième dans la pépinière de Bout (Allier).

3.3. — Destination des plants après le stade pépinière

a) *Dispositifs avec majorité de provenances polonaises* :

- Forêt domaniale d'Epinal (Basses-Vosges) - 400 m d'altitude.
- Forêt domaniale de Perseigne (Perche) - 200 m d'altitude.
- Forêt domaniale de Labastide-Rouairoux (Massif Central méridional) - 900 m d'altitude.
- Plateau de Millevaches (Ouest du Massif Central) - 900 m d'altitude.

b) *Dispositifs avec majorité de provenances françaises* :

- Terrains communaux de Vèze et Sainte-Anastasie (Cézallier) - 1.200 m d'altitude.
- Forêt domaniale de Born (Haute-Margeride) - 1.500 m d'altitude.
- Forêt domaniale d'Anglès (Massif Central méridional) - 900 m d'altitude.
- Alpe d'Huez - 1.800 m d'altitude.

TABLEAU 2

Mesures

Expériences		Série 1 (Aman- ce)	Série 2 (Aman- ce)	Série 3 (Bout)	Echantil- lon par parcelle unitaire	Unités
Nature de la mesure						
Vigueur	Hauteur 1965 A (3 ans)	x	x	x	36	Classe 2 cm.
	Hauteur 1966 A (4 ans)	x	x	x	36	Classe 2 cm.
	Diamètre au collet 1966 A (4 ans)	x	x	x	36	Classe 1 mm.
Caractères phénologiques	Débourrement du bourgeon ter- minal :	x	x		36	Echelle de nota- tion.
	13-4-65					
	3-5-65					
	18-5-65					Echelle de nota- tion.
	Débourrement du bourgeon ter- minal :	x	x	x	36	
	22-4-66					
	27-4-66					Echelle de nota- tion.
	3-5-66					
	Pousse d'août 1965 (9-9-65) ...	x			10	
	Pousse d'août 1966 (6-9-66) ...	x	x		10	Echelle de nota- tion.
Présence de rameaux anticipés longs (> 1 cm) sur pousse ter- minale (30-6-66, 4 ans)	x			10	Nombre.	
Présence de rameaux anticipés courts (< 1 cm) sur pousse terminale (30-6-66, 4 ans)	x			10	Nombre.	
Courbe de croissance en hauteur	Semaine de débourrement 1965 P	x			2	Mesures effectuées sur toise (courbe de croissance)
	Nombre de semaines de crois- sance (1 ^{re} pousse)	x			2	
	Nombre de semaines de crois- sance (totale)	x			2	
	Nombre de rameaux anticipés .					
	- longs	x			2	
	- courts	x			2	
Caractères technologiques	Densité 1967	x			10	cg.
	Poids sec à 4 ans :	x			10	
	- racines					
	- tiges					
	- branches					
	- aiguilles					

Il ne sera pas autrement question des plantations comparatives extérieures encore trop récentes pour en tirer le moindre résultat.

Les informations qui seront présentées ci-dessous concernent donc un stade très juvénile (caractéristiques en pépinière).

3.4. — Mesures effectuées

Celles-ci sont énumérées sur le tableau 2 avec les échelles de notation correspondantes (tableau 3).

TABLEAU 3

Echelles de notation des caractères qualitatifs

<i>Pousse d'août</i>	
1966	1965
0 - pas de pousse d'août	0 - pas de pousse d'août
1 - pousse d'août sur bourgeons latéraux	1 - pousse d'août sur bourgeons latéraux
2 - pousse d'août sur bourgeon terminal	2 - pousse d'août sur bourgeons latéraux et terminal
3 - pousse d'août sur bourgeons latéraux et terminal	
4 - plant n'ayant pas arrêté sa croissance	
<i>Débourrement</i>	
1966	1965
1 - bourgeon normal	0 - bourgeon non débourré
2 - bourgeon gonflé	1 - bourgeon éclaté.
3 - bourgeon éclaté	
4 - pousse développée, aiguilles appliquées	
5 - pousse développée, aiguilles en position normale, pousse < 2 cm	
6 - pousse développée, aiguilles en position normale, pousse > 2 cm	

Elles ont été effectuées selon les cas sur des échantillons de 2, 10 et 36 plants par parcelle unitaire, choisis au hasard.

Ces diverses mesures tendent à décrire les principales caractéristiques phénologiques et de vigueur des plants des différentes provenances.

Certaines d'entre elles méritent quelques éclaircissements supplémentaires :

— *les mesures de poids* ont été faites après séchage en étuve à 110° C pendant 24 heures, sauf les aiguilles, séchées à 60° C pendant 10 heures (précision : le mg) ;

— *le rameau anticipé* a été défini par Champagnat comme étant « toute ébauche axillaire ou terminale évoluant en pousse longue de façon prématurée ». Nous limitons ici cette notion aux seuls développements axillaires.

En effet, dans le cas général, la pousse terminale d'un jeune épicéa est dépourvue de rameaux latéraux, mais porte des bourgeons latéraux qui donneront naissance à des branches l'année suivante. En fait, au stade juvénile, cette règle n'est pas générale ; la flèche de certains sujets porte des rameaux latéraux qui semblent pouvoir se répartir en deux groupes distincts :

— certains apparaissent pendant la période d'élongation de la flèche, ce sont ceux que nous qualifions d'anticipés ;

— d'autres se développent à partir de bourgeons axillaires, en général, après arrêt de l'élongation de la flèche, ce sont des pousses d'août.

L'allure de la croissance en hauteur a été étudiée en plaçant, près de chaque plant échantillonné (2 par parcelle unitaire, 10 par provenance dans l'expérience 1), un poteau à section en « T », en aluminium, la hauteur du plant étant repérée, chaque semaine, par une toise permettant de tracer un trait sur le poteau (mesure au millimètre près). La position des rameaux anticipés fut repérée de la même façon. Cette méthode s'est révélée efficace ; elle peut être mise en œuvre par une main-d'œuvre non spécialisée et consomme beaucoup moins de temps que des mesures classiques avec règles, répétées dans le temps. Les poteaux sont arrachés en fin de saison et les distances entre les traits sont reportées sur fiches au cours de l'hiver, c'est-à-dire pendant une période de morte-saison pour le personnel technique.

IV. — CLASSEMENT DES DIFFÉRENTES PROVENANCES

Les classements pour les différents caractères ont été obtenus après analyse de variance et test de Duncan.

4.1. — *Vigueur : mesures de dimension (hauteur et diamètre)*

Les différentes mesures permettant de caractériser la vigueur révèlent des différences entre provenances extrêmement marquées (test F, généralement très concluant).

Les mesures de hauteur (à 2 ans, 3 ans et 4 ans) et de diamètre (voir fig. 1 et 2) permettent de distinguer les trois groupes suivants (par ordre décroissant de vigueur) :

a) Les provenances du domaine hercynien carpathique (DHC), celles du domaine baltique (DB) (sauf Wilna-Minsk), la provenance artificielle Sobowidze et enfin deux provenances du domaine alpin (DA) de moyenne et basse altitudes, Plan Bois et Gérardmer, cette dernière ayant la réputation de se classer parmi les meilleures sources françaises de graines (naturelles).

b) Une source un peu plus continentale du DB (Wilna-Minsk) ainsi que des provenances dites d'altitude du domaine alpin échantillonnées dans les fourchettes d'altitude suivantes :

Alpes — 1.000/1.500 m : Montriond, Chamonix, Grivettaz ;

Jura — 850/1.000 m : Bonnetage ;

Vosges — 850/1.000 m : La Bresse.

On trouve aussi dans ce groupe deux provenances de la chaîne centrale du Jura, donc, relevant théoriquement de la haute altitude ($h > 1.000$ m), il s'agit de Risol et Champfromier. Cette dernière provient de la région méridionale du massif ce qui peut expliquer qu'elle tende à se comporter comme les provenances des Préalpes d'altitude semblable.

c) Provenances de très haute altitude, récoltées au-delà des limites indiquées ci-dessus et qui se révèlent peu vigoureuses ; parmi celles-ci, Morzine et Prémanon apparaissent en fin de classement.

L'amplitude de la variabilité mérite d'être soulignée : la provenance Istebna fournit en 4 ans des plants de 56,5 cm de haut en moyenne, alors que les plants de provenance Morzine n'atteignent que 26 cm. Dès l'âge de 3 ans (2-1), les plants d'Istebna se classaient déjà en majorité dans la catégorie A des normes de qualités du Fonds forestier national. Ils pourraient donc être commercialisés avec un gain d'un an sur la durée normale d'élevage de plants d'épicéa (4 ans).

FIG. 1. — Hauteur à 4 ans

FIG. 2. — Diamètre à 4 ans

Les fortes valeurs du test F, en particulier pour les comparaisons de hauteur, indiquent qu'une part importante de cette variabilité est sous contrôle génétique. A titre d'exemple, la part de la variance génétique dans la variance totale atteint 85 % pour le caractère hauteur de la 2^e série de provenances (calcul effectué en décomposant les carrés moyens des sources de variation de l'analyse de variance).

Le classement pour le caractère hauteur suggère les commentaires suivants :

Les provenances Brdy, Sobowidze, Borki et Is'ebna se distinguent en tête du 1^{er} groupe. En ce qui concerne Istebna, c'est une confirmation éclatante de résultats antérieurs (expérience IUFRO de 1938) ; or, les graines utilisées ici n'ont pas été récoltées dans la même parcelle qu'en 1938, ce qui tend à prouver la supériorité génétique de l'ensemble de ce massif forestier des Beskides Slaski.

Les provenances du nord-est polonais sont au moins égales aux deux excellentes provenances françaises Gérardmer et Plan Bois et supérieures à Bonnétable considérée comme très satisfaisante d'après des expériences antérieures.

Parmi les provenances alpines, il faut souligner le bon comportement de Montrioud, assez proche des meilleures sources représentées dans l'expérience.

L'examen des figures montre que le caractère hauteur discrimine beaucoup mieux les provenances que le caractère diamètre au collet ($F = 41,13$ et $36,97$ pour les hauteurs moyennes à 4 ans et 5,68 et 8,12 pour les diamètres au même âge).

On admet généralement que chez les arbres forestiers la hauteur est un caractère dont l'expression phénotypique serait moins perturbée par l'action du milieu que la grosseur. Le diamètre moyen d'un peuplement forestier dépend beaucoup de l'espace laissé entre les arbres. Or, dans le cas particulier, il est certain que les sujets des parcelles occupées par des provenances vigoureuses ont subi un effet concurrence plus intense que ceux des provenances à croissance lente, puisque la densité de repiquage est uniforme. Il en résulte une pénalisation des bonnes provenances pour le caractère diamètre moyen.

Cette conclusion se vérifie indirectement en comparant les résultats obtenus dans les deux pépinières d'Amance et de Bout. Les moyennes générales de hauteur et de diamètre pour les deux séries de provenances se répartissent comme suit :

	Amance		Bout	
	Hauteur à 4 ans (cm)	Diamètre à 4 ans (mm)	Hauteur à 4 ans (cm)	Diamètre à 4 ans (mm)
1 ^{re} série de provenances ..	38,00	8,50	27,50	6,25
2 ^e série de provenances ...	50,50	8,70	38,60	7,00

La pépinière de Bout, moins riche, fournit des plants moins vigoureux (écart de l'ordre de 25 %).

Les classements entre provenances pour le caractère hauteur moyenne sont très voisins dans les deux stations (coefficient de corrélation de rang de 0,86 et 0,94, hautement significatif, pour chaque série de provenances).

Avec le caractère diamètre, une tendance différente apparaît. Les coefficients de corrélation de rang entre les deux pépinières s'établissent respectivement à 0,50 et 0,38. Ce dernier n'est pas significativement différent de 0. Sur station moins fertile (Bout), où les plants de 4 ans sont de dimension moindre, la compétition entre plants dans les parcelles de provenances vigoureuses ne s'exerce pas avec autant d'intensité qu'en pépinière fertile. Cette nouvelle variable concurrence n'entraîne pratiquement aucune perturbation sur les classements de populations en fonction de la hauteur moyenne ; elle modifie assez profondément celui basé sur le diamètre moyen (réduction du diamètre en présence de concurrence forte).

Les considérations qui précèdent expliquent au moins partiellement le fait que les provenances les moins vigoureuses sont plus trapues. C'est le cas de Morzine. Elles permettent de comprendre pourquoi les provenances du domaine baltique ou hercynien-carpathique, sont plus grêles à Amance (forte concurrence) qu'à Bout où les classements pour la hauteur et la grosseur coïncident (concurrence moins intense).

Une exception mérite toutefois l'attention. Les deux sources françaises du domaine alpin à croissance rapide (Gérardmer et Plan Bois) s'écartent de la règle générale. Leur grosseur ne semble pas affectée par une forte compétition (Amance). Il conviendra de vérifier si ce phénomène se confirme encore à l'âge adulte.

Ces résultats montrent que dès le stade pépinière, l'utilisation de moyennes de données individuelles pour classer des populations suppose que l'action de la concurrence interne dans chaque population soit à peu près équivalente. Or, il est prouvé que ce n'est pas toujours le cas avec des populations de vigueur très différente, installées à la même densité de repiquage. Ces perturbations seraient évitées en adoptant, au moins pour une partie du matériel étudié, une densité de repiquage très faible (10 sujets par m²) plaçant *a priori*, et pour toute la durée de l'élevage, tous les plants hors concurrence.

Le volume théorique (hauteur $\times$ diamètre au carré) devrait fournir une expression plus précise de la vigueur. Ce paramètre subit les mêmes biais dus à la concurrence que le diamètre. Il présente aussi l'inconvénient de négliger le facteur de forme (cylindricité plus ou moins accusée des tiges).

Les classements qui viennent d'être présentés ont été établis à partir de moyennes de mesures de diamètre et hauteur. Ceci est d'ailleurs le processus généralement adopté pour ce genre d'étude.

Néanmoins, il faut rappeler que chaque provenance peut se définir comme une population normale. La normalité des distributions des données pour chaque caractère a été vérifiée, sinon il a été procédé à une transformation normalisante. Ces populations se caractérisent par une moyenne et un écart-type ; il est donc logique de comparer ces provenances, non seulement en fonction des moyennes, mais aussi à partir des variances propres à chacune d'elles.

Des analyses de variances sur les variances montrent qu'il existe de fortes différences significatives entre provenances. En fait, la variabilité d'une provenance n'est pas indépendante de sa moyenne. La variance intraprovenance croît avec la moyenne de la provenance. Aussi, avons-nous choisi une autre variable qui est le coefficient de variation (cv) défini comme étant le rapport, exprimé en pourcentage, entre l'écart-type intraprovenance et sa moyenne.

Nous avons hésité à effectuer une analyse de variance sur cette variable dont les caractéristiques sont peu connues et nous nous sommes bornés à chercher s'il existait une relation entre le cv et les mesures de dimension, hauteur et diamètre moyens.

Pour ce faire, il a été procédé à deux analyses de régression progressive entre le cv considéré comme variable à expliquer et les deux variables de dimension considérées comme variables explicatives et introduites à la puissance 1, 2 et 3.

Nous avons donc obtenu deux équations du 3^e degré entre le cv, la hauteur d'une part, et le cv, le diamètre, d'autre part. En éliminant les variables explicatives dont l'apport n'était pas significatif (H^2 et H^3 pour les hauteurs, D et D^2 pour les diamètres), nous aboutissons à des relations plus simples figurant sur les figures 3 à 6.

Ces deux séries d'analyses ont été effectuées pour les deux séries de provenances.

L'examen des figures montre que le coefficient de variation tend à diminuer lorsque la valeur de la moyenne du caractère hauteur ou diamètre augmente. Les provenances vigoureuses ont donc une variance plus grande, mais un coefficient de variation plus faible.

Pour la série de provenances françaises, les provenances Bonnetage et Montriond, déjà bien classées par leurs moyennes, semblent moins variables que Gérardmer.

Dans la série des provenances orientales, les provenances baltiques (Borki, Plaska, Bialowieza) se révèlent nettement plus hétérogènes que les témoins français et plus particulièrement Plan Bois. La provenance tchèque Brdy semble également très homogène.

Ces observations peuvent résulter, soit de l'existence de variabilité génétique individuelle, donc infraprovenance plus ou moins importante, soit d'une aptitude plus ou moins marquée des individus à se développer en présence de concurrence. Dans les deux cas, des facteurs génétiques sont vraisemblablement en cause.

On peut également se poser la question de savoir s'il faut rechercher des populations à faible ou à forte variance. La réponse doit dépendre du caractère en cause, mais en ce qui concerne les mesures de dimension, il est difficile de répondre. Dans l'hypothèse d'une sylviculture comportant des opérations d'éclaircie, seuls les individus supérieurs sont conservés. Une hétérogénéité génétique au départ n'est pas forcément défavorable. Il en serait autrement dans le cas contraire.

Il paraît cependant utile de ne pas négliger ce paramètre variance intrapopulation au cours des stades ultérieurs de l'expérimentation.

4.2. — *Vigueur — Poids anhydres*

Ces mesures ne concernent que la série de provenances en majorité orientales.

Le classement des provenances pour les poids (transformés en log népérien) des différents organes (racines, tiges, branches, aiguilles) ne diffère pas sensiblement de celui obtenu à partir des mesures de volume, avec une précision moindre (échantillon de plants mesurés plus faible).

Trois nouveaux paramètres combinant ces mesures de poids présentent un certain intérêt.

En premier lieu, le rapport $\frac{\text{poids de tige}}{\text{poids de branches}}$ discrimine assez bien les provenances ($F = 4,20$, voir figure 7). Les provenances françaises Les Frasses, Plan Bois

FIG. 3. — 1^{re} série de provenances. Liaison entre le coefficient de variation et la hauteur moyenne de chaque provenance

FIG. 4. — 2^e série de provenances. Liaison entre le coefficient de variation et la hauteur moyenne de chaque provenance

FIG. 5. — 1^{re} série de provenances. Liaison entre le coefficient de variation et le diamètre moyen de chaque provenance

FIG. 6. — 2^e série de provenances. Liaison entre le coefficient de variation et le diamètre moyen de chaque provenance

et Gérardmer, semblent plus branchues que celles des Beskides (Istebna et Orawa). Ce paramètre n'est pas lié à la vigueur moyenne des provenances ($r = 0,369$ NS avec hauteur à 4 ans); nous constatons que des populations de vigueur assez voisine et dont les éléments subissent un effet de concurrence de même intensité, produisent des plants branchus (Plan Bois, Gérardmer) ou peu branchus (Istebna). Au stade juvénile, les provenances des Beskides et dans une moindre mesure celles du nord-est polonais, présentent donc des caractéristiques de forme favorable. Il conviendra de suivre ce caractère sur les plantations comparatives pour déterminer la validité de ce résultat juvénile.

Le rapport :
$$\frac{\text{poids de la partie aérienne (tiges + branches + aiguilles)}}{\text{poids de racines}}$$

exprime l'aptitude des provenances à produire une proportion plus ou moins importante de matière sèche sous forme de racines ou de partie aérienne. Cette variable discrimine également les provenances ($F = 10,14$, voir figure 7). Elle se relie étroitement à la vigueur ($r = 0,95^{***}$, $0,94^{***}$, $0,98^{***}$ avec hauteur, diamètre et poids total à 4 ans). Avant d'interpréter ce résultat, nous devons nous poser la question suivante : les provenances peu vigoureuses produisent-elles proportionnellement plus de racines par suite d'une aptitude génétique particulière ou parce que dans le cas présent, l'action concurrence entre plants est moins intense ? En ce qui concerne Morzine, on serait tenté d'adopter la première hypothèse (caractère adaptatif, enracinement plus développé dû aux conditions de milieu difficiles dans la zone d'origine), mais il serait hasardeux d'avancer une conclusion définitive pour les autres provenances.

La dernière combinaison de variables
$$\frac{\text{poids d'aiguilles}}{\text{poids tiges + branches}}$$
 permet de distinguer les provenances orientales des provenances françaises. Ces dernières produisent proportionnellement une masse foliaire moins importante :

Istebna, Plaska, Sobowidze	1,57
Orawa, Białowieza	1,52
Borki	1,51
Zwierzyniec	1,46
Tarnawa	1,44
Gorowo-Ilawieckie	1,42
Wilna-Minsk	1,41
Brdy	1,40
Bonnétage	1,36
Gérardmer, Plan Bois	1,35
Les Frasses	1,32
Morzine	1,24

4.3. — Caractères phénologiques

Nous avons groupé sous cette rubrique les observations permettant de décrire le rythme de croissance des jeunes plants. Nous nous bornerons à présenter les résultats concernant celle de l'année 1966 (4^e année), moins perturbée *a priori* que celle de 1965 suivant immédiatement l'opération de repiquage.

4.31. *Débourrement végétatif.*

Ce caractère mérite une attention spéciale puisque l'épicéa est fréquemment endommagé par des gelées tardives intervenant après une période de temps doux au printemps qui tend à faire débourrer les bourgeons végétatifs. Le problème se pose pour les jeunes plantations lorsque les plants ne dépassent pas encore la couche d'air froid qui, à cette époque de l'année, reste plaquée contre le sol vers la fin de la nuit. Les dégâts sont graves lorsque c'est le bourgeon terminal qui est affecté (pousse annuelle compromise) ; c'est pour cette raison que nous avons concentré les observations sur ce type de bourgeon.

Le caractère en cause discrimine très nettement les provenances étudiées.

La figure 8 indique les pourcentages de plants dont le bourgeon terminal n'était pas débourré le 22 avril 1966. Les provenances étudiées se répartissent de la manière suivante :

Groupe tardif : Toutes les provenances du domaine baltique, (sauf Gorowo-Ilawieckie), Tarnawa (DHC) et les provenances françaises : Montriond et Bonnétable. Cette dernière est déjà connue pour sa tardiveté.

Dans ce groupe, les sources indiscutablement naturelles du nord-est de la Pologne : Białowieża, Borki et Zwierzyniec, se détachent dans un sens très favorable.

Il convient également de souligner le bon comportement de Montriond qui se situe au même niveau que Bonnétable.

Groupe moyennement précoce : diverses sources du domaine alpin et celles des Beskides (DHC).

Les plus tardives de ce groupe proviennent des Alpes (1.000 à 1.500 m d'altitude) : Grivettaz et Les Frasses, et de la chaîne centrale du Jura : Risol, Plan des Cosaques et Champfromier. Plan des Cosaques se distingue des provenances géographiquement très voisines (La Mouille, Bois d'Amont) ; il s'agit d'un trou à gelée où une sélection naturelle localisée mais intense, a pu s'exercer en faveur des sujets tardifs.

Les provenances des Beskides (Istebna et Orawa) et une provenance du nord-est (Gorowo-Ilawieckie) semblent moyennement précoces. Ceci confirme ce que nous savions d'Istebna. En ce qui concerne Gorowo-Ilawieckie, dont le comportement diffère de celui des autres provenances naturelles du nord-est polonais, une explication peut être avancée ; le caractère naturel de ce peuplement n'est pas certain (communication personnelle de M. Kociński).

On trouve également dans ce groupe la provenance alpine Plan Bois de basse altitude.

Groupe précoce : celui-ci réunit toutes les provenances de haute altitude, non citées dans le groupe précédent, et les trois provenances à croissance rapide : Brdy (DHC), Sobowidze (artificielle, Pologne), Gérardmer (Vosges). Cette dernière, utilisée comme référence dans plusieurs expériences de provenances, s'est toujours classée parmi les plus précoces.

Sur le plan pratique, il est intéressant de connaître l'amplitude de la variabilité entre provenances exprimée en jours. Le 22 avril, les provenances Białowieża et Borki sont pratiquement encore au repos alors que plus de 50 % des plants de provenance Gérard-

FIG. 8. — Pourcentage de plants dont le bourgeon terminal n'était pas débourré le 22 avril 1966

mer sont partis ; 11 jours plus tard, tous les plants Gérardmer ont débourré contre seulement 45 % des plants Bialowieza. L'écart atteint presque deux semaines en 1966. Cette donnée est avancée avec une certaine prudence car elle n'est pas indépendante des conditions météorologiques de l'année en cause.

Les différentes analyses de variance effectuées sur les pourcentages de plants non débourrés par provenance (transformées en $\arcsin \sqrt{}$) révèlent que ce caractère est peu influencé par le milieu. L'effet bloc dans tous les cas est nul, alors qu'il est significativement différent de 0 pour les mesures de dimensions. L'effet station est également négligeable puisqu'on enregistre des classements de tardiveté identiques dans les deux pépinière d'Amance et de Bout. (Coefficients de corrélation de rang de 0,94 et 0,79 entre les deux stations pour les deux séries de provenances).

Les mesures effectuées un an plus tôt, c'est-à-dire sur des plants effectuant leur 3^e année et quelques mois après repiquage, aboutissent à un classement voisin. Le coefficient de corrélation $r = 0,45^{**}$ entre les mesures des deux années successives n'est cependant pas très élevé. Nous pensons que la première a été fortement perturbée par l'opération de repiquage et nous ne l'avons pas prise en considération.

4.32. Pousse d'août.

L'aptitude à produire des pousses d'août a été contrôlée en 1966, le 6 septembre. A cette date, certains plants n'avaient pas produit de pousse d'août, d'autres portaient des pousses d'août latérales ou des pousses latérales et terminales, ou enfin n'avaient pas interrompu leur croissance en longueur.

La figure 9 présente pour chaque provenance les fréquences de plants sans pousse d'août.

D'une manière générale, ce caractère discrimine moins nettement les provenances que ceux déjà étudiés (valeur de F moins élevée).

Chez les provenances à croissance rapide du domaine baltique, la fréquence de plants sans pousse d'août est à peu près équivalente à celle observée dans les populations du domaine alpin, même celles d'altitude, à l'exception de Morzine et Prémanon où la production de pousse d'août est exceptionnellement basse.

De même, les provenances françaises, Bonnetage, Gérardmer, Montriond, Champfromier, se classent au-dessus des sources orientales pour la fréquence de plants avec pousse d'août sur flèche terminale.

Enfin, si la proportion de plants se trouvant encore au stade 1^{re} pousse, le 6 septembre, est faible, ce sont encore des provenances du domaine alpin (DA) qui occupent la première place avec quelques sources du domaine hercynien carpathique (Istebna, Brdy).

Les observations effectuées en 1965 conduisaient à un classement différent (coefficient de corrélation entre les deux mesures des deux années successives pratiquement nul). De même que pour le phénomène débourrement nous admettons que la proximité de l'opération repiquage peut expliquer ce résultat. Il semble aussi que l'aptitude à produire des pousses d'août soit beaucoup plus sous la dépendance de facteurs externes que les caractéristiques du débourrement végétatif.

FIG. 9. — Pourcentage de plants n'ayant pas de pousse: d'août le 6 septembre 1956

4.33. Longueur de la période d'élongation.

Celle-ci a été déterminée à partir d'un échantillon de dix plants par provenance.

Avant d'examiner, plus en détail, les résultats présentés sur la figure 10, nous remarquons que leur précision laisse à désirer. L'étagement des valeurs moyennes semble indiquer que la variabilité entre provenances est assez forte (écart maximum de l'ordre de trois semaines). En fait, les différences entre ces moyennes sont peu significatives au sens statistique du terme. La cause principale de cette imprécision est vraisemblablement la

suivante : la variance infra-provenance du caractère mesuré est importante et le fait d'avoir observé un échantillon de très faible effectif conduit à des erreurs d'échantillonnage importantes. Il ne semble pas qu'on puisse valablement étudier la courbe de croissance d'une population d'épicéa, sur un échantillon de dix plants choisis au hasard.

Nous serons donc prudents dans les conclusions qui vont suivre. Il faut les interpréter comme des tendances.

FIG. 10. — Longueur de la période d'élongation en semaines

a) *1^{re} pousse* : Comme il fallait s'y attendre, il apparaît que les provenances de haute altitude du Jura (Bois d'Amont, Prémanon, Risol, Plan des Cosaques, Molunes, La Mouille) et des Alpes (Auris, Morzine) effectuent leur élongation pendant une période relativement courte (six à sept semaines). A l'inverse, les provenances de basse altitude françaises (Gérardmer, Plan Bois), voire d'altitude (La Bresse, Champfromier), ont une période d'élongation atteignant ou dépassant huit semaines.

TABLEAU 4

*Pourcentage de la longueur de la pousse effectuée en 2^e pousse
(pousse d'août)*

Provenances	%
<i>Série française.</i>	
Gérardmer I	6,24
Chamonix	2,71
Montriond	0
Champfromier	0
Grivettaz	3,14
Les Frasses	0
Bonnétage II	1,12
La Mouille	0
Risol	7,71
Auris	1,34
Les Molunes	0,89
La Bresse	0
Morzine	0
Bois d'Amont	0
Premanon	0
Plan des Cosaques	0
<i>Série étrangère.</i>	
Borki	0,60
Gorowo-Ilaweckie	0
Brdy	2,75
Białowieża	0
Sobowidze	1,54
Orawa	0
Istebna	0
Wilna-Minsk	0
Tarnawa	0
Plan Bois *	2,12
Plaska	0
Gérardmer I *	4,86
Bonnétage II *	0
Zwierzyniec	0
Les Frasses *	1,82
Morzine *	0,87
* témoins français.	

Les provenances polonaises du domaine baltique s'allongent pendant moins de huit semaines et ne se distinguent pas pour ce caractère des populations alpines d'altitude.

L'échantillon de provenances étudiées montre que l'épicéa utilise pour son élongation en 1^{re} pousse une fraction réduite de la saison de végétation. Ceci peut s'expliquer pour des populations sélectionnées par le milieu montagnard, les gelées précoces d'automne ayant systématiquement favorisé les sujets à courte période d'élongation. Il est plus difficile d'interpréter de cette manière le comportement des provenances de basse altitude du domaine baltique où la saison de végétation est très nettement plus longue que la période d'élongation.

b) 2^e pousse : Ce phénomène n'intervient pour l'élongation de la flèche terminale que sur une fraction des plants, plus ou moins importante selon les provenances (voir chapitre 4.32). La pousse d'août contribue pour une très faible part à la longueur de la pousse annuelle (voir tableau 4) mais augmente sensiblement la période d'élongation de certaines provenances. C'est le cas, en particulier, de Plan Bois, Gérardmer, Bonnétable, donc surtout des provenances françaises de basse ou moyenne altitude.

4.34. Arrêt de l'élongation (1^{re} pousse).

Le tableau ci-dessous montre qu'au cours de l'année 1966, la croissance en hauteur (4^e année) s'est arrêtée, en moyenne, au plus tard au cours de la semaine du 27 juin au 4 juillet.

Date de l'arrêt de l'élongation - 1^{re} pousse

Semaine du 6 au 13 juin : Plan des Cosaques,
Les Molunes,
Prémanon,
Morzine.

Semaine du 13 au 20 juin : Wilna-Minsk,
Orawa,
La Mouille,
Bois d'Amont.

Semaine du 20 au 27 juin : La Bresse,
Grivettaz,
Brdy,
Tarnawa,
Risol,
Bonnétable,
Chamonix,
Auris,
Istebna,
Les Frasses,
Sobowidze.

Semaine du 27 juin au 4 juillet : Plan Bois,
 Białowieża,
 Champfromier,
 Borki,
 Gérardmer,
 Plaska,
 Gorowo-Ilaweckie.

De nombreuses provenances, en particulier parmi celles du domaine alpin (altitude), avaient cessé toute élongation en période de jours croissants, ce qui infirme l'hypothèse d'un contrôle photopériodique exclusif de ce phénomène.

La variabilité infraprovenance est très forte et presque toutes les populations comportent des plants dont la durée d'élongation dépasse largement la moyenne (trois à quatre mois).

4.35. *Rameaux anticipés.*

Ce type de rameau a été défini précédemment (chapitre 3.4) ; les analyses effectuées sur deux catégories d'informations, à savoir la quantité moyenne de rameaux anticipés par plant et la fréquence de plants portant des rameaux anticipés, conduisent sensiblement au même résultat. Les provenances vigoureuses ont une proportion de plants avec des rameaux anticipés comprise entre 75 et 92 % alors que pour les provenances à croissance lente, la fourchette est de 0 à 20 % (voir figure 11). De même que pour la vigueur, la variabilité de ce caractère est partiellement contrôlée par le milieu. Les analyses de variance montrent, en effet, que l'effet bloc est significatif ($F = 4$ pour les deux séries de provenances).

V. — LIAISONS ENTRE VALEURS MOYENNES DES CARACTÈRES DES PROVENANCES. LOIS DE VARIABILITÉ INFRASPÉCIFIQUE

L'existence de liaisons entre valeurs moyennes de différents caractères de populations naturelles d'une espèce, débouche sur l'établissement de lois de variabilité infraspécifique. La connaissance de ces lois devrait conduire à d'importantes simplifications dans les opérations ultérieures de sélection de populations, la valeur de nombreux caractères pouvant alors être directement obtenue par des calculs de régression à partir d'observations ou mesures concernant un nombre limité de caractères simples.

5.1. — *Liaisons entre caractères de vigueur*

Le tableau de coefficients de corrélation ci-après montre que les différentes mesures de dimensions ou de poids sont très fortement liées entre elles.

Ces coefficients ont été calculés à partir des données moyennes concernant les 28 provenances, à l'exception des mesures de poids qui n'interviennent que pour 16 provenances (sources orientales, 2^e série).

FIG. 11. — Proportion de plants ayant des rameaux anticipés

	H 2 ans	H 3 ans	H 4 ans	D 4 ans	Volume 4 ans	Poids anhydre à 4 ans						(% d'arbres portant R.A.)
						Total	Racines	Tiges	Aiguilles	Branches	Parties aériennes	
H 2 ans	1,00	0,80*** 0,79*** 0,84***	0,79*** 0,79*** 0,82***	0,74*** 0,47** 0,83***	0,79*** 0,76*** 0,84***	—	—	—	—	—	—	—
H 3 ans	1,00		0,99*** 0,98*** 0,99***	0,89*** 0,53** 0,94***	0,98*** 0,96*** 0,98***	0,94***	0,80***	0,98***	0,93***	0,90***	0,95***	0,88***
H 4 ans			1,00	0,88*** 0,56*** 0,94***	0,98*** 0,95*** 0,98***	0,90***	0,79***	0,97***	0,89***	0,86***	0,93***	0,91***
D 4 ans				1,00	0,94*** 0,73*** 0,97***	0,98***	0,92***	0,92***	0,97***	0,96***	0,96***	0,37*
V 4 ans					1,00	0,97***	0,91***	0,99***	0,96***	0,95***	0,98***	0,82***
Poids anhydre à 4 ans	Total					1,00	0,91***	0,96***	0,99***	0,99***	1,00***	—
	Racines ..						1,00	0,78***	0,90***	0,91***	0,88***	—
	Tiges							1,00	0,95***	0,92***	0,97***	—
	Aiguilles ..								1,00	0,98***	0,99***	—
	Branches ..									1,00	0,98***	—
Parties aériennes ..											1,00	—
R. anticipés												1,00

Les liaisons entre variables de dimension sont exprimées par trois coefficients de corrélation correspondant aux trois dispositifs (les deux premiers à Amance, le troisième à Bout).

Enfin nous avons intégré dans cet ensemble les observations concernant les rameaux anticipés qui semblaient *a priori* exprimer la vigueur moyenne des provenances.

L'examen de ce tableau permet de tirer les quelques conclusions suivantes :

Les moyennes de hauteur à trois et quatre ans expriment de manière très satisfaisante la production de matière sèche totale et mieux encore celle de matière sèche contenue dans la tige (partie utile). Le gain de précision obtenu en partant des mesures de diamètre ou d'une combinaison de mesure de diamètre et hauteur, ne semble pas dans le cas présent justifier l'effort supplémentaire correspondant. Les moyennes de hauteur à deux ans, bien que très corrélées avec les autres mesures de dimension expliquent moins précisément la variabilité du volume à quatre ans, ce qui est la conséquence probable du biais apporté par l'opération repiquage intervenant entre deux et trois ans.

Nous en déduisons qu'il est possible d'alléger les programmes de mesures d'expériences de provenance d'épicéa au stade pépinière. La seule variable hauteur à quatre ans (ou trois ans) permet d'établir un classement rendant compte avec précision de la variabilité infraspécifique pour la vigueur à cet âge.

En ce qui concerne les provenances de la 2^e série (en majorité orientales) on remarque que les poids moyens des différents organes sont fortement liés entre eux.

Comme nous l'avons vu, certaines provenances semblent plus branchues, tandis que d'autres ont un système racinaire mieux développé. Mais il apparaît clairement que les quantités moyennes de matière sèche produites sous forme de racines, tiges, branches ou aiguilles, se relient à la vigueur générale des provenances. On remarquera, en particulier, l'excellente information sur la vigueur donnée par le poids d'aiguilles.

Enfin, nous enregistrons une relation étroite entre le pourcentage de plants portant des rameaux anticipés à quatre ans et la hauteur moyenne à deux, trois et quatre ans. La liaison avec le diamètre moyen semble beaucoup moins forte. L'observation de la présence de rameaux anticipés permettrait donc de juger de la vigueur juvénile moyenne d'une provenance même en l'absence d'éléments de comparaison, c'est-à-dire d'une collection de provenances de référence. Nous avons déjà précisé que ce caractère était influencé par des facteurs externes, ce qui signifie que ces rameaux n'apparaissent que sur des plants se développant sur station favorable (existence vraisemblable d'un seuil de fertilité à déterminer). Ce jugement précoce pourrait donc s'exercer en pépinière fertile.

5.2. — Liaisons entre caractères de vigueur et caractères phénologiques

De nombreux auteurs se sont intéressés à la relation existant entre *tardiveté* et *vigueur moyenne* de populations d'épicéa.

Dans le cas présent, la liaison est positive comme l'indique le tableau ci-dessous des coefficients de corrélation entre le débourrement (% de plants non débourrés = *tardiveté*, 2^e mesure de 1966) et différentes mesures de vigueur.

H 2 ans	H 3 ans	H 4 ans	D 4 ans	Volume	% arbres présentant des rameaux anticipés
0,52**	0,55***	0,52**	0,53**	0,44**	0,43*

Certaines provenances s'écartent notablement de la loi de régression (en particulier Gérardmer, Brdy, Sobowidze, caractérisés par forte vigueur et précocité). Il semble difficile de généraliser ce résultat pour le présenter comme une loi de variabilité infraspécifique ; l'allure de la régression dépend avant tout de l'échantillonnage de provenances étudiées. Il faut seulement reconnaître qu'il existe des populations cumulant les deux critères favorables, vigueur et tardiveté. Ce sont surtout les provenances du nord-est de la Pologne (Domaine baltique).

— *Le caractère fréquence de pousses d'août* a été souvent relié au caractère vigueur moyenne. Dans le cas qui nous intéresse cette relation n'apparaît pas très nettement.

	H 2 ans	H 3 ans	H 4 ans	D 4 ans	Volume 4 ans
Note 1966 (4 ^e année)					
% de plants sans pousse d'août	— 0,22 NS	— 0,26 NS	— 0,21 NS	— 0,48**	— 0,40*
% de plants avec pousse d'août terminale	+ 0,13 NS	+ 0,21 NS	+ 0,16 NS	+ 0,52**	+ 0,37*
% de plants n'ayant pas cessé leur croissance le 6.9.66	+ 0,11 NS	+ 0,22 NS	+ 0,19 NS	+ 0,45**	+ 0,37*
Note 1965 (3 ^e année)					
% de plants sans pousse d'août	+ 0,08 NS	+ 0,10 NS	— 0,12 NS	— 0,01 NS	— 0,01 NS
% de plants avec pousse d'août terminale	— 0,15 NS	— 0,14 NS	— 0,20 NS	+ 0,10 NS	— 0,06 NS

La fréquence de pousses d'août d'une provenance ne donne ici aucune information sur la croissance moyenne en hauteur. Par contre, les provenances caractérisées par la présence de pousses d'août plus nombreuses en 1966 produisent fin 1966 des plants plus gros. On peut supposer (POLGE, 1968) que « les provenances où cette deuxième vague de croissance est fréquente, provoquent, dans le plan transversal, une production supplémentaire de bois d'été ».

Ces conclusions pourraient difficilement être extrapolées à toute l'espèce épicéa. Elles ne concernent que l'échantillonnage de provenances retenues et s'expliquent surtout par le fait que les provenances orientales à croissance rapide en hauteur se classent moins bien à Amance pour la grosseur et contiennent en 1966 une assez faible proportion de plants produisant des pousses d'août.

— Il est également intéressant de confronter les mesures de vigueur et la *longueur de la période d'élongation*.

	1 ^{re} série de provenances (françaises)			2 ^e série de provenances (orientales)			Toutes provenances		
	H 4 ans	D 4 ans	Pousse 4 ^e an.	H 4 ans	D 4 ans	Pousse 4 ^e an.	P	D	H
Période d'élongation 1 ^{re} pousse (4 ^e année)	0,70**	0,50*	0,71**	0,51°	0,52°	0,68**	0,50**	0,49**	0,40*
Période d'élongation totale (4 ^e année) ..	0,80***	0,57*	0,81***	0,50°	0,53*	0,64**	0,50**	0,53**	0,43*

Le tableau ci-dessus fournit les coefficients de corrélation entre la durée de la période d'élongation en 1^{re} pousse et de la période d'élongation totale (y compris la pousse d'août) d'une part, et la hauteur totale, le diamètre à quatre ans et la longueur de la pousse de la quatrième année, d'autre part, pour les deux séries de provenances étudiées, envisagées séparément ou ensemble.

FIG. 12. — 1^{re} série de provenances. Hauteur à 4 ans en fonction de la durée de l'élongation

L'examen de ces coefficients de corrélation et des lois de régressions correspondantes (voir figures 12 et 13) conduit aux conclusions suivantes :

- pour les deux séries de provenances, la longueur de la période d'élongation explique une faible part de la variabilité infraspécifique sur le diamètre (25 % environ) ;
- dans la série de provenances françaises, il existe une bonne liaison entre la longueur de la période d'élongation d'une part et la hauteur totale à quatre ans ou la longueur de la pousse de la quatrième année, d'autre part. Ce résultat confirme ceux de Bouvarel obtenus à partir d'un échantillon de provenances françaises différent.

FIG. 13. — 2^e série de provenances. Hauteur à 4 ans en fonction de la durée de l'élongation

La liaison est plus étroite si l'on tient compte de la période d'élongation en pousse d'août (période totale). On constate sur la figure 14 que les provenances qui utilisent au mieux la période de végétation ont une hauteur plus grande. Certaines provenances s'écartent notablement de la loi de régression : c'est le cas de La Bresse dont la période d'élongation ne diffère pas de celle de la provenance Gérardmer mais dont la vigueur est très inférieure. Ces deux provenances naturelles des Vosges, géographiquement très voisines, se distinguent par l'altitude (Gérardmer 700 m, La Bresse 930 m). On peut émettre l'hypothèse que ces deux populations ont une origine commune ; la pression de sélection naturelle dans les conditions plus sévères d'altitude à La Bresse aurait favorisé des génotypes de vigueur moindre mais sans doute mieux adaptés (branches plus courtes), sans que soit altérée l'aptitude à une élongation prolongée.

La provenance Montrond se comporte de manière inverse : elle est plus vigoureuse que ne le laisserait prévoir sa durée de croissance en hauteur.

— La relation précédente apparaît moins clairement avec la 2^e série de provenances ; la figure montre que quatre des cinq provenances françaises qu'elle comporte (Morzine, Les Frasses, Gérardmer, Plan Bois) se distinguent des populations baltiques et carpatiques par une vitesse d'élongation inférieure (durée d'élongation plus longue pour une production équivalente).

— On arrive aux mêmes conclusions que précédemment en raisonnant à partir de la collection complète de provenances. Il est confirmé, en particulier, que la plupart des populations françaises d'épicéa, quelle que soit leur altitude, ont une vitesse d'élongation inférieure à celle des populations polonaises. Ceci mérite d'être rapproché des conclusions du chapitre 4.2, indiquant que les provenances françaises produisaient moins d'aiguilles que les provenances orientales.

Une mesure de vigueur, comme la hauteur, exprime le bilan de l'activité « élongation » des plants. Celle-ci peut se décomposer en deux éléments, la durée du phénomène et son intensité ou sa vitesse. Nous constatons que les populations d'épicéa peuvent se différencier pour l'une ou l'autre de ces variables.

5.3. — Entre caractères phénologiques

Il n'existe apparemment aucune relation entre tardiveté du débourrement et date d'arrêt de l'élongation (1^{re} pousse). De même, tardiveté et fréquence de pousse d'août apparaissent comme deux caractères indépendants.

5.4. — Entre caractères de vigueur et certaines caractéristiques physiques de la station d'origine

Nous avons cherché à savoir si certaines caractéristiques physiques de la zone de prélèvement des graines ne permettraient pas de prévoir le comportement de la provenance correspondante. Cette investigation ne doit concerner que des provenances naturelles sur lesquelles la pression de sélection a pu s'exercer suffisamment longtemps

FIG. 14. — 1^{re} et 2^e séries de provenances. Hauteur à 4 ans en fonction de la longueur de la saison de végétation (formule de Langlet)

Les deux paramètres retenus sont les suivants :

- l'altitude,
- la longueur de la saison de végétation calculée selon la formule de Langlet, à savoir :

$$pv = 514,18 - (5,85 \times \text{Latitude}) - (0,0736 \times \text{Altitude}) + (0,000365 \times \text{Latitude} \times \text{Altitude})$$

l'altitude étant exprimée en mètres,

la latitude étant exprimée en radians.

Ces deux paramètres, altitude et longueur de la saison de végétation, qui ne font intervenir que des données de position géographiques s'expriment avec précision. Ce ne serait pas le cas de données climatiques difficiles à obtenir pour les régions forestières.

Les résultats sont condensés dans le tableau ci-dessous (coefficients de corrélation).

Amance (pépinière fertile)	1 ^{re} série de provenances (françaises)		2 ^e série de provenances (orientales)		Toutes provenances réunies	
	Altitude	pv	Altitude	pv	Altitude	pv
H 4 ans	— 0,62**	0,67**	— 0,73**	0,68**	— 0,79***	0,70***
D 4 ans	— 0,48 NS	0,58*	— 0,42 NS	0,71**	— 0,45**	0,64***

Nous remarquons d'abord que l'altitude ou la longueur de la saison de végétation (pv) expliquent partiellement la variabilité de vigueur des populations (hauteur et diamètre).

En ce qui concerne le caractère hauteur, il semble que l'altitude permette de faire des prévisions aussi précises que le paramètre pv et ceci quel que soit l'échantillon de provenances étudiées. Pour le diamètre, au contraire, le pv se révèle nettement plus efficace que l'altitude. Enfin, la précision des liaisons s'améliore en augmentant l'effectif de l'échantillon de provenances.

Les reboiseurs utilisant l'épicéa à basse ou moyenne altitude, auront donc intérêt à s'adresser à des sources de graines naturelles soumises à une longue saison de végétation (pv élevé). Celles-ci sont peu nombreuses en France (aire montagnarde) ce qui démontre l'intérêt d'un approvisionnement à l'étranger.

Si l'on examine les lois de régression vigueur en fonction du paramètre pv (figure 14 et 15) nous constatons que la formule de Langlet tend à surestimer le comportement des provenances françaises d'altitude (Prémanon, Bois d'Amont, La Mouille) et à sous-estimer certaines provenances du domaine hercynien carpathique (Brdy, Istebna, Orawa).

La validité de cette formule est confirmée par la corrélation ($r = 0,51^{**}$) entre les valeurs de pv et les durées moyennes de la période d'elongation des plants de quatre ans correspondant aux différentes provenances.

FIG. 15. — 1^{re} et 2^e séries de provenances. Diamètre à 4 ans en fonction de la longueur de la saison de végétation (formule de Langlet)

En conclusion de ce chapitre, il nous paraît important de rappeler la fragilité de certaines lois de variabilité infraspécifique traduisant des relations telles que celles évoquées ci-dessus. Celles-ci concernent un échantillon donné de populations et ne peuvent pas toujours en être dissociées. En d'autres termes, ces lois n'ont pas toujours un caractère général ; leur validité dépend de l'intensité de l'échantillonnage de provenances dans la zone de l'aire naturelle étudiée. L'application de ces lois à l'espèce doit se faire avec précaution.

VI. — LIAISONS ENTRE CARACTERES DES INDIVIDUS

Le schéma classique d'un programme d'amélioration de conifères tel que l'épicéa, comporte une première étape qui consiste à sélectionner des populations supérieures pour les critères retenus. Dans un deuxième stade, il est logique de penser à des opérations de sélection individuelle au sein des populations préalablement sélectionnées.

Toute sélection individuelle faisant intervenir plus d'un caractère n'est possible que dans la mesure où l'on peut apprécier la liaison génétique entre ces caractères.

C'est la raison pour laquelle nous avons abordé les liaisons existant entre caractères importants au niveau individuel. Il s'agit, bien entendu, de liaisons phénotypiques qui peuvent différer des liaisons génétiques proprement dites.

Nous savons que la relation entre corrélation phénotypique et génétique, pour deux caractères donnés, s'exprime par la formule :

$$r_P = hx \, hy \, r_A + ex \, ey \, r_E$$

où r_P et r_A expriment respectivement les coefficients de corrélation phénotypique et génétique, et r_E la corrélation due au milieu, hx et hy expriment les racines carrées des héritabilités des deux caractères x et y :

$$e_x^2 = 1 - h_x^2$$

$$e_y^2 = 1 - h_y^2$$

hx et hy sont toujours inférieurs à l'unité ; par conséquent, si $r_E = 0$, la corrélation phénotypique fournirait une limite inférieure de la corrélation génétique.

La corrélation, due au milieu, signifie que l'expression de chacun des deux caractères subit une modification non indépendante pour un changement de milieu donné. Prenons un exemple qui sera étudié de manière plus détaillée ultérieurement, à savoir les deux caractères vigueur et présence de rameaux anticipés. Nous pensons que le nombre de rameaux anticipés augmente avec la fertilité de la station ; il en est de même de la vigueur. A la limite, un même génotype (reproduit végétativement), placé dans des milieux de fertilité croissante, présenterait des nombres de rameaux anticipés également croissants et la sélection indirecte pour la vigueur à partir du critère « nombre de rameaux anticipés » serait illusoire. Dans le cas de ces deux caractères, la liaison due au milieu (r_E) est importante et positive, et la valeur calculée r_P risque d'être supérieure à celle de la corrélation génétique.

Malgré ces réserves, il semble que l'étude de ces liaisons phénotypiques garde un certain intérêt ; elles expriment, globalement, des corrélations, au sens physiologique du terme, celles-ci étant dues à des causes internes (génétiques) ou externes (milieu).

6.1. — Relations entre divers caractères de vigueur

Le tableau ci-dessous montre que les différentes mesures caractérisant la vigueur des individus sont très fortement reliées entre elles, dans toutes les populations étudiées.

Coefficients de corrélation intra-population

(50 sujets, 16 provenances de la 2^e série)

Coefficient de corrélation moyen pour les individus des 16 provenances

H à 3 ans								
H à 4 ans	0,91							
D à 4 ans	0,84	0,83						
Poids racines	0,80	0,79	0,92					
Poids tiges	0,90	0,91	0,93	0,89				
Poids branches	0,81	0,78	0,91	0,90	0,89			
Poids aiguilles	0,83	0,82	0,91	0,89	0,91	0,91		
Poids total	0,86	0,86	0,95	0,96	0,95	0,97	0,96	
	H	H	D	Poids	Poids	Poids	Poids	Poids
	3 ans	4 ans	4 ans	racines	tiges	branches	aiguilles	total

Tous ces coefficients atteignent des valeurs très élevées, ce qui prouve l'existence, dès l'âge de trois et quatre ans, d'un équilibre général entre des différents organes des plants des diverses populations étudiées. Il apparaît aussi que le classement des performances individuelles se maintiennent entre trois et quatre ans et que le diamètre au collet exprime avec plus de précision la productivité totale que la hauteur.

A ce niveau également, la vigueur individuelle peut être déterminée à partir d'une seule mesure (possibilité de réduire les programmes de mesures).

L'étude de la variable $\frac{\text{poids de racines}}{\text{poids de tiges}}$ nous conduit à revenir sur les considérations générales qui précèdent. L'examen des coefficients de corrélation intrapopulation entre cette variable et diverses mesures de vigueur, montre que :

Toutes provenances réunies, les sujets branchus sont les plus gros. Ils produisent plus d'aiguilles et de racines, mais ne présentent aucune supériorité pour le caractère hauteur. On peut en déduire que les individus aptes à produire précocement une cime organisée ont une activité cambiale plus importante et ceci quelle que soit leur hauteur.

Certaines provenances échappent à cette règle. Il s'agit en particulier de Białowieża, Zwierzyniec, Gorowo-Ilawieckie (Domaine baltique), où les individus vigoureux ne sont pas les plus branchus. Il existe donc, dans ces populations, des individus dont la supériorité pour la productivité n'est pas expliquée par la présence d'un supplément de branches et qui tendent à concentrer leur production sur la tige principale. Ceci laisse entrevoir la possibilité de sélection individuelle pour la forme et la vigueur, si le phénomène devait se maintenir à l'âge adulte.

Les relations entre la variable $\frac{\text{poids des parties aériennes}}{\text{poids des racines}}$ et différentes caractéristiques de vigueur sont du même type dans toutes les populations. Les individus les plus vigoureux tendent à produire en proportion une masse moins importante de racines. Les coefficients de corrélation atteignent des valeurs très élevées (0,85 avec la hauteur à quatre ans et 0,91 avec le diamètre à quatre ans).

Si pour cette variable la corrélation génétique n'est pas trop éloignée de la corrélation phénotypique, il faudrait en conclure que toute sélection individuelle en faveur de la vigueur se traduirait par une réduction sensible des qualités d'adaptation et en particulier de l'aptitude au développement en conditions difficiles.

Tous les caractères de vigueur subissent généralement une influence importante de l'environnement. Les relations phénotypiques mises en évidence ne traduisent peut-être pas les relations génétiques théoriques correspondantes qui ne pourront être déterminées objectivement qu'à partir d'un autre type d'expérimentation.

6.2. — Relations entre l'apparition de rameaux anticipés et la vigueur

Nous avons vu que la vigueur moyenne d'une population peut être jugée en fonction de la fréquence de plants portant des rameaux anticipés. En est-il de même lorsque l'on se place au niveau individuel ? Autrement dit, peut-on sélectionner des individus vigoureux par le seul comptage des rameaux anticipés ?

Dans un premier stade, l'étude a porté sur les individus d'un certain nombre de groupes de provenances constitués en tenant compte des résultats obtenus au chapitre 4 (50 individus par provenance).

Au sein de chaque groupe, on a comparé les vigueurs moyennes des deux sous-populations formées respectivement de sujets sans et avec rameaux anticipés. Nous avons ensuite étudié les liaisons entre le nombre de rameaux et la vigueur dans la

	Sous-populations des plants sans rameaux anticipés				Sous-populations des plants avec rameaux anticipés		Coefficient de corrélation avec le nb de rameaux anticipés	
	Hauteur à 4 ans (cm)		Diamètre à 4 ans (mm)		Hauteur et diamètre à 4 ans		Hauteur et diamètre à 4 ans	
	Moyenne	Test t	Moyenne	Test t	Moyenne			
Provenances du domaine bal-tique	42,50	8,60**	7,20	6,76**	56,40	9,30	0,15*	0,38***
Provenances d'altitude du do-main alpin français	29,80	7,24**	8,30	4,06**	43,60	10,20	0,46*	0,16NS
Provenances du domaine car-pathique	44,10	6,90**	7,8	4,10**	58,70	9,8	0,06NS	0,32*
Gérardmer	45,40	5,05**	8,5	3,18*	57,90	10,18	0,56***	0,35*

deuxième sous-population. Les résultats sont condensés dans le tableau ci-dessus (le test *t* de Student a été appliqué à la comparaison des moyennes de hauteur et diamètre des deux sous-populations).

Il apparaît clairement que les sous-populations formées de sujets portant des rameaux anticipés sont plus vigoureuses et que pour chaque individu, le nombre de rameaux anticipés constitue également un indice de vigueur.

Ces résultats ont été confirmés par une analyse discriminante portant sur les plants dont l'élongation a été suivie à la fréquence d'une semaine (échantillon de 10 plants par provenance — 28 provenances). Les deux sous-populations correspondantes (avec ou sans rameaux) diffèrent significativement pour les caractères hauteur à trois ans et pousse de la 4^e année.

a) *Moyennes.*

	Sous-populations des plants sans rameaux anticipés (moyenne en cm)	Sous-populations des plants avec rameaux anticipés (moyenne en cm)
Hauteur à 3 ans	17,28	29,88
Pousse de la 4 ^e année	8,24	10,69

b) *Fonction discriminante* faisant intervenir les deux caractères cités.

	Coefficient	Test <i>t</i> du coefficient	Test global d'ajustement
Hauteur à 3 ans	0,24	5,04**	F = 134,35***
Pousse de la 4 ^e année	0,06	7,94**	

On notera enfin que, dans une certaine mesure, la formation des rameaux anticipés est d'autant plus active que l'élongation est rapide. Il existe en effet une relation ($r = 0,18^{**}$) entre le nombre de rameaux anticipés apparu chaque semaine et la vitesse de croissance au cours de cette même semaine, calculée par la formule :

$$\frac{x(t) - x(t-1)}{S} - \frac{1}{S}$$

avec $x(t)$ et $x(t-1)$ exprimant la longueur de la flèche terminale au début et à la fin de la semaine pendant laquelle les rameaux sont apparus, et S = la durée en semaines de l'élongation de la flèche terminale.

La vitesse d'élongation au cours de la semaine précédant l'apparition des rameaux ne semble pas en cause ($r = 0,10$ NS).

Cette coïncidence entre maximum de vitesse d'élongation et apparition de rameaux anticipés a déjà été mise en évidence chez des feuillus (Champagnat).

Il est possible, comme dans le précédent paragraphe, que les relations phénotypiques mises en évidence s'éloignent des relations génétiques. Les deux caractères en cause sont en effet très dépendants des variations du milieu.

6.3. — *Tardiveté du débourrement végétatif et vigueur*

Ces deux caractères constituent les deux principaux critères de sélection retenus pour l'épicéa de basse et moyenne altitude. Il s'avère donc très important de savoir s'ils se conduisent comme des variables indépendantes ou non et dans ce dernier cas, de connaître le sens de la liaison.

FIG. 16. — Coefficients de corrélation entre les mesures de dimension et la précocité du débourrement au niveau individuel

La méthode de travail a consisté d'abord à calculer pour chaque parcelle unitaire des deux premières tranches expérimentales, le coefficient de corrélation entre les données individuelles concernant le débourrement et la vigueur (hauteur et diamètre). On a ainsi obtenu 10 coefficients par provenance pour la majorité d'entre elles, et 20 coefficients pour les provenances communes aux deux séries.

On a ensuite comparé les valeurs moyennes des coefficients de corrélation (r) caractérisant chaque provenance (analyse à un facteur contrôlé) après transformation normalisante classique, (la variable utilisée étant $z = \arctan r$).

Les résultats sont groupés sur la figure 16 qui indique les différentes valeurs moyennes des coefficients de corrélation entre la vigueur (hauteur et diamètre) et la précocité du débourrement.

L'examen de ce tableau permet de dégager trois conclusions d'ordre général :

— tout d'abord, pour la plupart des provenances, la liaison phénotypique entre les mesures de vigueur et la tardiveté du débourrement est positive ;

— ensuite, l'intensité de cette liaison varie selon les provenances en cause. La corrélation étudiée est donc un paramètre discriminant de populations ;

— enfin, la liaison hauteur — débourrement discrimine mieux les provenances que la corrélation diamètre — débourrement. Ceci peut s'expliquer de la manière suivante : l'erreur expérimentale sur la mesure du diamètre est importante (difficulté pour déterminer la position du collet des plants) avec des conséquences plus graves pour des analyses faisant intervenir des données individuelles que pour celles concernant des moyennes (chapitre précédent). Nous avons vu aussi que ce caractère était plus fortement impressionné par le milieu et en particulier la concurrence.

Nous reviendrons maintenant sur les deux premiers points.

Le sens de la liaison semble indiquer qu'une sélection individuelle en faveur du caractère débourrement tardif (efficace car l'héritabilité attachée à ce caractère a la réputation d'être forte) aurait au minimum l'avantage de ne pas entraîner une sélection contre la vigueur. En fait, il convient d'être prudent. Les coefficients sont significatifs pour la plupart des provenances (parce que le nombre de couples en cause est important), mais ils sont généralement faibles en valeur absolue. On pourrait penser aussi que la corrélation due au milieu est positive (1). Il est donc possible que la corrélation génétique soit inférieure à la corrélation phénotypique, et qu'elle devienne négative lorsque la relation phénotypique est faible ou nulle.

Les classements permettent de distinguer approximativement les trois groupes de provenances suivants :

1) Un premier groupe pour lequel la liaison est forte ($0,30^{***} < r < 0,40^{***}$) composé essentiellement de provenances de haute altitude ou d'altitude.

2) Le deuxième groupe concerne encore quelques provenances de haute altitude (celles qui ont le coefficient le plus élevé du groupe), des provenances d'altitude, les populations de basse altitude du domaine balte, ainsi que Plan Bois. Les coefficients sont en moyenne à la limite de la signification.

(1) Cela n'est pas certain. En effet, les sujets qui ont subi des dégâts au repiquage et qui sont chétifs, démarrent tardivement, ce qui tendrait à rendre négative la corrélation due au milieu.

3) Le troisième groupe rassemble des provenances pour lesquelles les coefficients de corrélation sont pratiquement nuls ; il s'agit de forêts de moyenne altitude des domaines alpin ou carpathique.

Il est possible que ces divers résultats correspondent à des différences de structure des populations en cause. Nous nous permettrons de suggérer une explication en soulignant son caractère très hypothétique.

Nous ferons au préalable les hypothèses simplificatrices suivantes :

- vigueur et débourrement seraient contrôlés par les mêmes séries de gènes : $A_1, A_2, \dots$ (pléiotropie) ;
- leur effet sur le débourrement serait additif ;
- leur effet sur la vigueur ne serait pas additif (superdominance) ;
- nous envisageons un couple de gènes A_1 et A_2 (A_2 entraînant un supplément de vigueur et de tardiveté).

Le schéma ci-dessous montre le sens de variation des deux caractères avec les différentes combinaisons de gènes dans un génotype.

<i>tardiveté</i>	$\frac{A_1A_1}{-}$	$\frac{A_1A_2}{-}$	$\frac{A_2A_2}{+}$
<i>vigueur</i>	$\frac{A_1A_1}{-}$	$\frac{A_1A_2}{-}$	$\frac{A_2A_2}{+}$

Dans les populations tendant vers l'homozygotie, la corrélation vigueur — débourrement serait positive, alors que pour celles présentant une forte proportion d'hétérozygotes, la liaison pourrait devenir voisine de 0.

Or, il est vraisemblable que la sélection naturelle a fortement éliminé les hétérozygotes à croissance rapide et cime large dans les populations naturelles de haute altitude, voire d'altitude moyenne (action du givre, du vent, etc...). Celles-ci sont généralement précoces et peu vigoureuses et la corrélation étudiée atteint des valeurs assez élevées.

Dans des populations de basse altitude, au contraire, les conditions naturelles ont peut-être favorisé les sujets hétérozygotes et ceux du type A_2A_2 (populations à croissance rapide et moyennement précoces à précoces). Nous avons vu que les deux caractères en cause y sont phénotypiquement indépendants.

Il est évident qu'il faudrait envisager des expérimentations d'un autre genre et beaucoup plus élaborées pour résoudre objectivement ce problème de structure.

On entrevoit cependant que la stratégie des opérations de sélection individuelle devrait différer selon les populations où elles s'exercent. Ainsi, dans une population homozygote, les individus les plus vigoureux (A_2A_2) seraient également tardifs. Dans une population hétérozygote, une sélection pour la vigueur s'exercerait en faveur de génotypes A_1A_2 , moyennement précoces.

La connaissance des paramètres génétiques et finalement de la structure des populations, constitue un préalable nécessaire, mais encore peu accessible, au progrès de l'amélioration des espèces forestières.

6.4. — Pousse d'août et vigueur

La méthode utilisée est celle déjà décrite au paragraphe précédent (6.3). Les résultats condensés sur la figure 17 appellent les commentaires suivants :

— A l'exception de quelques provenances, il existe au niveau individuel une corrélation positive entre hauteur et diamètre d'une part, et les notes décrivant ce phénomène

FIG. 17. — Coefficients de corrélation entre les mesures de dimension et la notation de pousse d'août au niveau individuel

pousse d'août d'autre part (5 classes, voir tableau 3). Les sujets qui subissent une levée de dormance en cours de saison de végétation ou dont l'élongation est prolongée sont donc généralement plus vigoureux.

— L'intensité de cette liaison discrimine également les provenances, mais il n'a pas été possible de discerner des regroupements logiques de provenances. Ainsi, parmi les populations pour lesquelles le coefficient de corrélation n'est pas significativement différent de 0, nous retrouvons des provenances de haute altitude alpine et de basse altitude du domaine baltique, mais nous retrouvons d'autres provenances de ces mêmes régions à l'autre extrémité du classement.

— Enfin, comme pour le débourrement, la variable corrélation diamètre/pousse d'août discrimine moins bien les provenances. Ceci contredit l'une des conclusions du chapitre 5.2, à savoir que les populations à forte fréquence de pousses d'août n'étaient pas sensiblement plus hautes, mais qu'elles étaient en moyenne plus grosses. En fait, et comme nous l'avons déjà indiqué, il faut probablement invoquer le biais expérimental important dû à l'utilisation de mesures individuelles de diamètre au collet.

Nous ne pensons pas que le caractère présence de pousse d'août soit un critère de sélection précoce directement utilisable. A l'inverse, il est possible qu'une sélection en faveur de la vigueur aboutisse à des populations d'individus dont l'élongation se prolonge en été, voire au début de l'automne, d'où le risque, sous certains climats, de dégâts dus à des gelées précoces sur les extrémités de tiges mal aoûtées. La sélection de populations et d'individus vigoureux, risque de s'accompagner d'une sélection indirecte défavorable pour les caractères d'adaptation. Voilà un argument supplémentaire qui démontre l'intérêt de connaître les paramètres génétiques d'une population avant de procéder à des opérations de sélection individuelle.

Pour étudier ces diverses relations phénotypiques, il a été nécessaire de stocker et d'analyser les données individuelles, ce qui est assez exceptionnel pour une expérimentation classique sur les provenances. Il convient de souligner que cette option est liée à l'utilisation de moyens de calcul modernes (ordinateur). L'objectif principal consiste à rechercher les liaisons apparentes entre caractères importants et découvrir d'éventuelles divergences entre les populations concernant ces liaisons. Nous avons également reconnu les limites des investigations menées dans ce sens. Les relations phénotypiques risquent de s'écarter des corrélations génétiques correspondantes ce qui ne permet pas d'utiliser directement les données obtenues dans un programme de sélection individuelle.

Nous pensons néanmoins qu'elles indiquent les tendances susceptibles de les guider et d'orienter des expérimentations destinées à fournir les paramètres génétiques indispensables.

CONCLUSION

L'expérimentation qui a été décrite et analysée au stade juvénile a fourni des résultats pratiques et théoriques.

— Pour le praticien, pépiniériste, ou reboiseur, nous retenons l'intérêt des sources de graines suivantes :

La provenance vosgienne *Gérardmer* confirme ses qualités de croissance initiale rapide. Elle mérite d'être recommandée dans les stations où les risques de gelée tardive sont négligeables. La provenance alpine de basse altitude *Plan Bois* se décrit au stade juvénile de façon analogue.

La provenance *Bonnétage*, du 2^e plateau du Jura, se caractérise par une croissance initiale moindre, mais bénéficie d'une tardiveté intéressante.

La source alpine *Montriond* mérite une mention spéciale pour sa tardiveté, une vigueur moyenne satisfaisante et une homogénéité assez remarquable.

Les autres provenances d'altitude et surtout de haute altitude sont nettement moins vigoureuses et fréquemment précoces lorsqu'on les cultive dans une station de plaine. Leur intérêt ne pourra être évalué que dans une vingtaine d'années sur les plantations comparatives d'altitude où nous pourrons comparer leurs qualités d'adaptation (largeur des cimes, résistance au vent, etc...).

Cette expérience confirme également l'intérêt de la provenance des Carpathes *Istebna*, moyennement tardive, mais très vigoureuse ; mais surtout elle révèle l'excellent comportement des populations naturelles du nord-est de la Pologne, en particulier *Bialowieza* et *Borki* qui combinent une forte croissance initiale et une tardiveté assez exceptionnelle. A notre connaissance, ces provenances n'avaient pas encore été introduites en France. Leur intérêt a été reconnu dans divers pays en particulier en Scandinavie et en Belgique. Ces provenances de plaine et soumises à un climat relativement sec, sont vivement recommandées aux reboiseurs utilisant l'épicéa à basse altitude. Mais, encore faut-il s'assurer qu'il s'agit bien de populations naturelles. Il est bien évident que les peuplements artificiels ne suivent pas les lois de variabilité de l'espèce. Chacun d'eux constitue un cas particulier et leur valeur génétique ne peut être confirmée que par l'expérimentation. Ainsi, la provenance polonaise artificielle de plaine *Sobowidze*, de vigueur remarquable est la variété d'épicéa la plus précoce jamais étudiée en France, d'où sa sensibilité extrême aux gelées tardives.

On pourrait certes nous reprocher d'attacher une importance exagérée à des caractéristiques juvéniles. Les plantations comparatives, installées au centre des zones de reboisement, fourniront des informations sur le comportement de ces diverses variétés jusqu'au stade adulte. Nous pensons néanmoins que ces caractéristiques juvéniles méritent une attention particulière. En effet, depuis quelques années, les forestiers sont conduits à se pencher sur l'aspect économique des investissements qu'ils engagent : or, toute réduction de dépenses au démarrage d'une opération de reboisement retentit fortement sur le bilan financier, si l'on tient compte du temps de placement des premières dépenses. L'économie réalisée en produisant un plant de catégorie A en trois ans au lieu de quatre ans, et en évitant un ou plusieurs dégagements grâce à une croissance initiale plus rapide et une certaine tardiveté, peut atteindre des sommes non négligeables si on la capitalise pendant plusieurs dizaines d'années.

— Sur le plan théorique, les recherches ont été orientées dans plusieurs directions.

Nous avons d'abord essayé de préciser la valeur discriminante des caractères utilisés et d'apprécier l'importance du contrôle génétique de leur expression. Un carac-

rière encore peu étudiée, le nombre de rameaux anticipés, permet de juger la vigueur de populations, en l'absence d'éléments de comparaison.

Les différences constatées entre les populations d'épicéa étudiées, concernent non seulement les valeurs moyennes de chaque caractère, mais également les variances intra-population de ces caractères.

L'étude des liaisons entre les valeurs moyennes des différents caractères des populations, et entre ces valeurs et certaines caractéristiques géographiques, permet de suggérer des lois de variabilité infraspécifique. La valeur de ces lois dépend largement de l'échantillonnage de provenances retenues. Dans le cas présent, les liaisons mises en évidence s'appliquent essentiellement aux zones les mieux représentées (aire française, domaine baltique polonais) mais ne peuvent pas caractériser valablement l'ensemble de l'espèce épicéa. On remarque toutefois que la vigueur moyenne des populations se relie assez étroitement et négativement avec l'altitude des peuplements.

Les liaisons entre caractères au niveau de l'individu, dans chaque population expriment globalement des corrélations physiologiques dues à des causes internes ou externes. Le sens et l'intensité de ces liaisons intraprovenance permettent également de discriminer les populations d'épicéa, en particulier pour les couples de caractères tardiveté/vigueur, aptitude à produire des pousses d'août/vigueur, ce qui peut indiquer des différences de structure génétique importantes entre populations.

En général, les expérimentations classiques sur les provenances d'espèces forestières ont pour buts essentiels de déceler les sources de graines les plus productives pour les reboisements et d'étudier la variabilité infraspécifique.

Nous avons cherché à obtenir des informations supplémentaires concernant les objectifs suivants :

- orienter des programmes de sélection d'individus ;
- réserver la possibilité de découvrir des lois de régression entre caractères juvéniles et caractères des adultes, tant au niveau population qu'au niveau individuel. Ces lois ne seront pas disponibles immédiatement ; leur connaissance ouvrira de nouvelles perspectives aux responsables des programmes d'amélioration.

Reçu pour publication en juin 1969.

REMERCIEMENTS

La plupart des calculs ont été effectués par la Station de biométrie du C.N.R.F. Nous remercions plus particulièrement M. Tomassone qui a eu l'initiative de l'établissement des programmes utilisés et qui a supervisé l'exécution des calculs.

SUMMARY

STUDY OF THE INTRASPECIFIC VARIABILITY OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES*), FRENCH AND POLISH PROVENANCES.

Norway spruce (*Picea abies*) is the more important reforestation species in France. It is used in different kinds of station, at low, middle or high altitude.

The evidence of a high level of infraspecific variability has been proved since a long time. The described experimentation concerns mainly two samples of provenances, chosen in the French and in the Polish range of the species.

Several characters allow to distinguish the studied populations.

Those from the hercynocarpatic and baltic ranges, and two french provenances from low and middle altitude rank in the first group for vigour characters; the French provenances from high altitude are less vigorous.

The baltic range provenances are also late flushing; therefore they may be valuable for practical use.

Mean vigour of populations or individual vigour may be judged by counting the number of anticipated branches on leaders.

The relations between mean values of the different populations characters, and between those values and geographic characteristics, give infraspecific laws, the validness of which is strictly bound to the sample of chosen provenances.

It seems clear that the mean vigour of populations is narrowly related with the altitude of the seed collection zone.

Thanks to modern calculation means, it has been possible to study relations between characters at individual level, within each provenance. These phenotypic correlations may deviate from genetic correlation, but they express a sort of physiological correlation. At this level, the correlation between vigour and phenologic characters as flushing time and lamma shoots occurrence are more or less important according to the provenance. As an example, the rank of flushing (from early to late) is positively correlated with vigour, within high altitude french provenances. Those characters are independant in the Jura provenance Bonnéage.

This phenomenon may be due to population structures differences. It seems necessary to have some knowledge on this point before engaging individual selection programs.

ZUSAMMENFASSUNG

UNTERSUCHUNG ÜBER DIE INFRASPEZIFISCHE VARIABILITÄT VON *PICEA ABIES* KARST, HERKUNFTE AUS POLEN UND FRANKREICH, ERGEBNISSE IM JUGENDSTADIUM.

Die Fichte (*Picea abies*) nimmt unter den zu Aufforstungen in Frankreich verwendeten Holzarten die erste Stelle ein und wird auf den verschiedensten Standorten in Nieder- Mittel und Hochlagen verwendet.

Das Bestehen einer ausgeprägten infraspezifischen Variabilität ist bereits seit langem bekannt. Die vorliegende Arbeit bringt die Ergebnisse eines Vergleiches von zwei Proben von Herkünften aus Polen Frankreich. Der Versuch wurde in einem Pflanzgarten in der Nähe von Nancy (Frankreich) durchgeführt und bezieht sich ausschliesslich auf das Jugendstadium.

Verschiedene Merkmale erlauben eine Trennung untersuchten Herkünfte. Die Herkünfte aus dem herzynisch — karpathischen Raum und aus dem baltischen Raum sowie zwei französische Herkünfte aus Nieder und Mittellage stehen bezüglich Wuchskraft (vigueur) an der Spitze, während die französischen Hochlagenherkünfte sich am Ende der Reihung befinden. Die Herkünfte aus dem baltischen Raum sind zusätzlich Spätreiber und deshalb für Aufforstungen ganz besonders geeignet. Das Auftreten von Seitentriebsansätzen am Gipfeltrieb erlaubt die mittlere Wuchskraft von Herkünften oder Einzelbäumen zu schätzen. Die Beziehungen zwischen den Mittelwerten von Herkünften oder zwischen den Mittelwerten von Merkmalen und bestimmten Werten welche die geographische Lage der Wuchsgebiete der Herkünfte wiedergeben, bringen Gesetzmässigkeiten der infraspezifischen Variabilität zum Ausdruck. Diese Beziehungen gelten jedoch ausschliesslich für die untersuchte Stichprobe der Herkünfte. So besteht z.B. zwischen der mittleren Wuchskraft der Herkünfte und der Seehöhe der Samengewinnung eine sehr straffe Beziehung.

Mit Hilfe moderner Rechenmethoden und Hilfsmittel war es möglich die Beziehungen zwischen den Merkmalen von Individuen innerhalb jeder Herkunft zu untersuchen.

Diese phänotypischen Beziehungen können von den genetischen Beziehungen abweichen, sie bringen jedoch die Korrelationen, welche hier in ihrem physiologischen Sinne verstanden werden, zum Ausdruck. Auf dieser Ebene sind die Beziehungen zwischen den Messwerten der Wuchskraft im allgemeinen sehr straff.

Die Beziehungen zwischen der Wuchskraft und verschiedenen physiologischen Merkmalen wie Austreibetermin und Johannistriebbildung sind je nach Herkunft mehr oder weniger ausgeprägt. So besteht z.B. zwischen Spätreiben und Wuchskraft bei französischen Hochlagenherkünften eine positive Beziehung, während diese beiden Merkmale bei der Juraherkunft « Bonnetage » voneinander unabhängig erscheinen.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, diese Abweichungen durch Strukturunterschiede zwischen den Herkünften zu erklären. Die Erfassung dieser Strukturunterschiede erscheint notwendig, um Einzelbaum-Selektionsprogramme in Angriff nehmen zu können.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUVAREL P., 1953. — L'épicéa (*Picea excelsa* Link.) dans le Jura français. Répartition et caractères des divers types. *Congr. Union internation. Inst. Rech. forest.*, Rome, 8 p.
- BOUVAREL P., 1954. — Variabilité de l'épicéa (*Picea excelsa* Link.) dans le Jura français. *Revue forest. fr.*, n° 2, 85-98.
- BOUVAREL P., 1956. — Applications de la génétique forestière à l'épicéa du Jura. *Bull. Soc. forest. Franche-Comté*, 15 p.
- BOUVAREL P., LEMOINE M., 1956. — L'expérience internationale sur les provenances d'épicéa. *Silv. genet.*, t. 6, 91-97.
- BOUVAREL P., 1959. — Race ou variation clonale. *Rev. forest. fr.*, n° 6, 463-464.
- BOUVAREL P., 1961. — Observations sur la date d'aoûtement de quelques provenances françaises d'épicéa. *Ann. Ec. nation. Eaux et Forêts Sin Rech. Expér. forest.*, 18 (1), 99-129.
- BOUVAREL P., 1962. — L'influence de l'origine des grains d'épicéa sur la croissance en pépinière, la précocité et la fréquence des pousses d'août. *Ann. Ec. Eaux Forêts, Nancy*, 19 (3), 415-439.
- DEBAZAC E. F., 1966. — La morphogénèse chez les Pinacées et ses rapports avec les caractères biologiques des espèces et la classification. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 72-83.
- DELEVOY G., 1949. — Note préliminaire relative à l'essai international 1937 sur l'influence de l'origine des graines d'épicéa. *Bull. Soc. centr. forest. Belg.*, 129-141.
- DIETRICHSON J., 1963. — Some results from an anatomic investigation of Norway spruce provenances in four international spruce tests of 1938 in Sweden and Norway. *FAO/FOREGEN*, 63, 1 (3/7), 1-18.
- DUTKIEWICZ W., 1968. — Variation in seed weight in relation to boundaries of two ranges of spruce in Poland, 45-51 p. Tiré de « *Population studies of Norway spruce in Poland* », publié par « Forest Research Institute, Warsaw », 180 p.
- ENGLER A., 1905. — Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. *Mitt. Schweiz. Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen*, 8 (1), 81-236.
- FALCONER D. S., 1960. — *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 1960, 365 p.
- FISCHER F., 1949. — Ergebnisse von Anbauversuchen mit verschiedenen Fichtenherkünften (*Picea abies* (L.) Karst.). *Mitt. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchswesen*, 26 (1), 153-204.
- Forest Service, 1965. — *Silvics of Forest Trees of the United States. Agric. Handbook*, n° 271, U.S. Dept. Agric., 762 p.
- GATHY P., 1960. — a) L'origine des graines d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.). *Bull. Soc. roy. forest. Belg.*, 16 p.
b) L'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (*Picea abies* Karst.). Résultats en Belgique. *Trav. St. Rech. Groenendaal, Sér. B*, n° 24, 25 p.
- GUINIER Ph., 1959. — Trois conifères de la flore vosgienne. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 168-183.

- HEIMBURGER C. C., 1944. — Strain tests of Scotch Pine and Norway spruce. Ottawa, Dominion Forest Service, document ronéotypé, n° 49351, 9 p.
- HOFFMANN K., 1965. — Möglichkeiten der Beurteilung der Herkunft von Fichtensamen nach ihrer Höhenlage mit Hilfe eines Frühtestes. [Possibilités de déterminer l'origine des graines d'épicéa suivant l'altitude à l'aide d'un test précoce]. *Arch. Forstw.*, **14** (6), 651-666.
- HOLST M., 1963. — Growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) provenances in eastern north America. *FAO/FORGEN-63*, **1** (3/3), 1-11.
- HOLZER K., 1963. — a) The height growth in seedlings of *Picea abies* (L.) Karst.: a possibility to determine the material portion. *FAO/FORGEN-63*, **1** (2 a/7), 1-6.
b) Physiological investigations on *Picea abies* (L.) Karst. in view of genetics. *FAO/FORGEN-63*, **11** (5/3), 1-21.
- KIELLANDER C. L., 1951. — a) Sortskillnader i 10-åriga fältförsök med svensk och mellaneuropeisk gran. *Sv. Skogsvårdsför. Tidskr.*, n° 3, 20 p.
b) Svensk och mellaneuropeisk gran i sydsvenska försöksodlingar. *Tidskriften. Skogen*, n° 6, 2 p.
- KIELLANDER C. L., 1956. — Über eine spätreibende Rasse von *Picea abies* in Schweden und eine Schwierigkeit bei der Pflanzbaumausswahl. [Etude d'une descendance de *Picea abies* cultivée en Suède avec débourement tardif et discours sur une difficulté de sélection dans la même espèce]. *Z. Forstgenetik*, **5** (5-6), 181-185.
- KIELLANDER C. L., 1966. — Om förekomsten av sent knoppssprickande granprovenienser i några sydsvenska sortförsök. [On the occurrence of late nussing spruce provenances in some South-Swedish test plantation]. *Sv. Skogsvårdsför. Tidskr.*, n° 8, 733-748.
- KOCIECKI S., 1968. — Study on permanent areas with spruce in mature stands. 78-99 p. Tiré de « Population studies of Norway spruce in Poland », publié par « Forest Research Institute, Warsaw », 180 p.
- KULIG L., 1968. — The variation of spruce in Babia Góra and Romanka massifs in relation to the elevation above sea level and to exposure. 141-147 p. Tiré de « Population studies of Norway spruce in Poland », publié par « Forest Research Institute, Warsaw », 180 p.
- LANGLET O., 1940-41. — Kulturförsök med Tysk grand av Första och andra generationen. *Meddel. Stat. Skogsförsöksanstalt.*, n° 32, 361-380.
- LANGLET O., 1959. — Polsk gran för Sverige. *Skogen*, n° 5, 108-111.
- LANGLET O., 1960. — Mellaneuropeiska granprovenienser i svenskt skogsbruk. [L'épicéa d'Europe moyenne en Suède, d'après les résultats de l'expérience internationale de provenances de 1938]. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakad. Tidskr.*, n° 5-6, 259-329.
- LANGLET O., 1964. — Proveniensalets betydelse för produktion och skogsträdsförädling av gran. [The importance of the choice of provenance for the production of timber and forest Tree Breeding of Norway spruce (*Picea excelsa* (Lam.) Link.)]. *Sv. Skogsvårdsför. Tidskr.*, n° 3, 145-155.
- LANGNER W., STERN K., 1964. — Untersuchungen über den Austriebstermin von Fichten und dessen Beziehungen zu anderen Merkmalen. [Recherches sur les dates de débourement chez l'épicéa et les relations avec d'autres caractères]. *Allg. Forst. Jagdzeit.*, **135** (3), 53-60.
- LARSEN C., Mühle, 1955. — The seasonal variation in the natural rooting capacity of cuttings of Norway spruce and Sitka spruce. *Z. Forstgenetik*, **4** (3), 69-80.
- LAZARESCU C., CARNIATCHI A., 1962. — Rezultatele experimentarii internationale de proveniente 1937 la molid in Romania. [The results of international experiments with 1937 provenance Spruce fir in Rumania]. *Stud. Cercet.*, **22-B**, 49-68.
- LINES R., 1959. — Studies of the indumentum of young shoots of Norway spruce in some Scottish provenance experiments. *Rep. For. Res.*, 170-178.
- MERGEN F., 1960. — Variation and Heritability of Physiological and Morphological Traits in Norway spruce. *Proc. 5th World For. Congr.*, **2**, 3 p.
- MERGEN F., BURLEY J., YEATMAN C. W., 1964. — Variation in Growth Characteristics and Wood Properties of Norway Spruce. *Tappi*, **47** (8), 499-504.
- NANSON A., 1964. — Données complémentaires au sujet de l'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa en Belgique. *Trav. Stn. Rech. Groenendaal*, Sér. B. n° 28, 38 p.
- NANSON A., 1965. — Contribution à l'étude de la valeur des tests précoces. I — Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (1938). *Trav. St. Rech. Groenendaal*, Sér. E, n° 1, 60 p.
- NANSON A., 1967. — a) Tables de la différentielle de sélection dans la distribution normale (0,1). *Biométrie-Praximétrie*, **8** (1), 40-51.
b) Modèle théorique pour l'étude des tests précoces. *Biométrie-Praximétrie*, **8** (2), 84-107.

- c) L'étude des tests précoces en particulier au moyen des corrélations et régressions multiples. *Zbl. Forstpfh. Forstkult.*, n° 3, 5 p.
- NILSON Bo, 1963. — a) Intraspecific hybridization and heterosis within *Picea abies*. *FAO/FORGEN-63*, 1 (2 b/6), 19.
- b) Studier av avkommor efter korsning mellan gran av svensk och mella-neuropeisk proveniens. [Studies of progenies after crosses between spruces of swedish and middleeuropean origin.] *Föreningen Skogsträdsförädling*, Årsbok, 23 p.
- PANIN V. A., 1960. — [Les formes tardives et précoces de l'épicéa] (en russe). *Les. Hoc. Forestry*, n° 7.
- PARROT L., 1960. — De la variabilité génétique de la densité du bois chez l'épicéa (*Picea excelsa* Link.) *Ann. Ec. Eaux Forêts Nancy*, 18 (3), 267-333.
- ROHMEDER E., 1952. — Der jahreszeitliche Verlauf des Höhenwachstums früh- und spätreibender Fichten. *Forstw. Cbl.*, 71 (11-12), 368-372.
- ROHMEDER E., 1954. — Umwelt und Erbanlagen bei der Fichtensamenausbeute. *Silvae genet.*, 3 (6), 113-118.
- SCHUEMANN W., HOFFMANN K., 1967. — Die serienmässige Prüfung der Forstresistenz einjähriger Fichtensämlinge. Testing in series the frost resistance of one-year-old Spruce seedlings. XIV. I.U.F.R.O. Congress. 1967, Section 22. *Arch. Forstw.*, 16 (6-9), 701-705.
- SOKOLOWSKI A. W., 1968. — Phyto-sociological characteristics of seed producing spruce stands. 100-106 p. Tiré de « *Population studies of Norway spruce in Poland* », publié par « Forest Research Institute, Warsaw », 180 p.
- TRALAU H., 1958. — Beiträge zur Kenntnis der Variabilität der Fichte. III — Farbcharakteristika. *Phyton*, 11 (1), 63-74.
- TRESCHOW C., 1958. — Forsøg med rødggranraces resistens overfor angreb af *Fomes annosus* (Fr.) Cke. [Experiments for determining the resistance of Norway spruce races to *Fomes annosus* attack.] *Der Forstlige Forsøgsvæsen i Danmark*, n° 1.
- TSCHERMAK, Von L., 1962. — Die natürliche Verbreitung der Baumarten des Waldes im Alpenvorland Ober- und Niederösterreichs. *Cbl. ges. Forstwesen*, 79 (3), 113-131.
- TYSKIEWICZ SL., 1968. — *Population studies of Norway spruce in Poland*. Publié par « Forest Research Institute, Warsaw », 180 p.
- VINCENT G., FLEK J., 1950. — Pokusné Plochy provenienční se smrkem. [Plantations expérimentales de provenances d'épicéa]. *Výzkumny ústav Lesního Hospodářství*, 207-235.
- VINCENT G., VINCENT J., 1964. — Ekotypy smrku ztepilého, jejich vzrůst a dřevní produkce. [Les écotypes de l'épicéa, leur croissance et leur production ligneuse]. *Lesn. časopis*, 10 (2), 111-132.
- VINS B., 1963. — Report on the state and preliminary evaluation of Czechoslovak provenance trial plots of Norway spruce in the international series from the year 1938. *FAO/FORGEN-63*, 1 (3-6), 1-10.
- WRIGHT J. W., 1962. — Genetics of Forest Tree Improvement *FAO Forestry and Forest Products Studies*, n° 16, 399 p.