

A propos de l'hybride naturel *Abies concolor* (Gord.) Engelm. x *Abies grandis* Link.

Par P. GATHY

Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique

(Reçu, le 29 novembre 1956)

1. Introduction

L'intéressant article de SCHEPLITZ paru dans cette revue nous a incité à tirer quelques conclusions d'une hybridation naturelle analogue découverte en 1953 à la pépinière domaniale de Koekelare (Flandres).

Les cônes avaient été récoltés en 1951 sur un individu d'*Abies concolor*, haut de 15 m, âgé de 40 ans, situé dans l'arboretum de Vloetenveld-Zedelgem près de Bruges. À ce moment existait un *Abies grandis*, situé à environ 20 m du sujet d'*A. concolor*; il a malheureusement disparu à l'heure actuelle et des hybridations naturelles subséquentes ne pourront plus être observées.

La descendance de cet *A. concolor* s'étant montrée hétérogène, elle fut maintenue intégralement; elle est aujourd'hui installée dans un des arboretums gérés par la Station de Recherches des Eaux et Forêts.

2. Description de la descendance à la F₁

a) Morphologie

La descendance comporte encore 251 sujets. Sur le terrain, nous avons pu repartir ces plants, d'après leur morphologie, en trois types distincts:

- 1) *A. concolor*,
- 2) *A. grandis*,
- 3) *A. type hybride* (tableau 1).

A. concolor et *A. grandis* correspondent à la description de ces espèces faites par PARDE, BEISSNER, HARLOW et SCHEPLITZ (d'après ENGLER et PRANTL, MORGENTHAL MÜLLER et SCHENCK). Le type hybride est constitué de sujets à aiguilles vertes et longues, fréquemment mat, souvent recourbées vers le haut, parfois pointues (tableau 2, fig. 1, 2, 3). Ces caractères se combinent différemment dans 65 sujets. Un examen approfondi montre que les aiguilles du type hybride se rapprochent de celles d'*A. grandis* par l'absence de stomates à la face supérieure et un grand nombre de files de stomates à la face inférieure, sur laquelle on peut dénombrer 2 bandes de 8 à 11 files. Nous noterons avec intérêt que ce nombre, ainsi que la moyenne 9,2 sont significativement supérieurs aux normes publiées par SCHEPLITZ et ob-

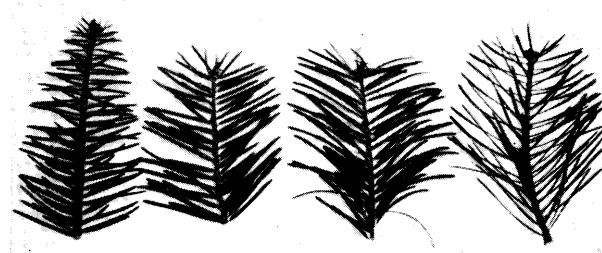


Fig. 2. — Rameaux de 1 an. — A gauche: *A. grandis*; — au centre: 2 échantillons de *A. concolor* × *grandis*, type hybride; — à droite: *A. concolor*.



Fig. 3. — Sujet de *A. concolor* × *grandis*, type hybride. — Noter la disposition des aiguilles et leur longueur.

Tableau 1. — Nombre et hauteur moyenne des sujets de la F₁. — Age: 6 ans

Espece	Nombre	%	hauteur (cm)
<i>A. concolor</i>	80	32	65
<i>A. grandis</i>	106	42	100
A. type hybride	65	26	95
	251	100	

tenues par nous chez *Abies grandis* (nombre de files: 7 à 10; moyenne: 8,5).

Cette augmentation chez les sujets hybrides est-elle une manifestation d'heterosis? Il est difficile de l'affirmer.

b) Anatomie

Une étude anatomique des aiguilles de un an nous permet de confirmer le caractère intermédiaire d'une partie de cette descendance (fig. 4, tableau 2).

La répartition de l'hypoderme, l'épaisseur des fibres, le diamètre des canaux résinifères et la différenciation du parenchyme palissadique sont nettement intermédiaires entre ces caractères considérés chez *A. grandis* et *A. concolor*. La forme générale de la section transver-

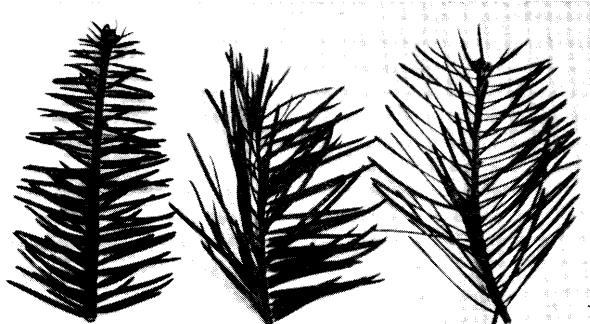


Fig. 1. — Rameaux de 1 an. — A gauche: *A. grandis*; — au centre: *A. concolor* × *grandis*, type hybride; — à droite: *A. concolor*.

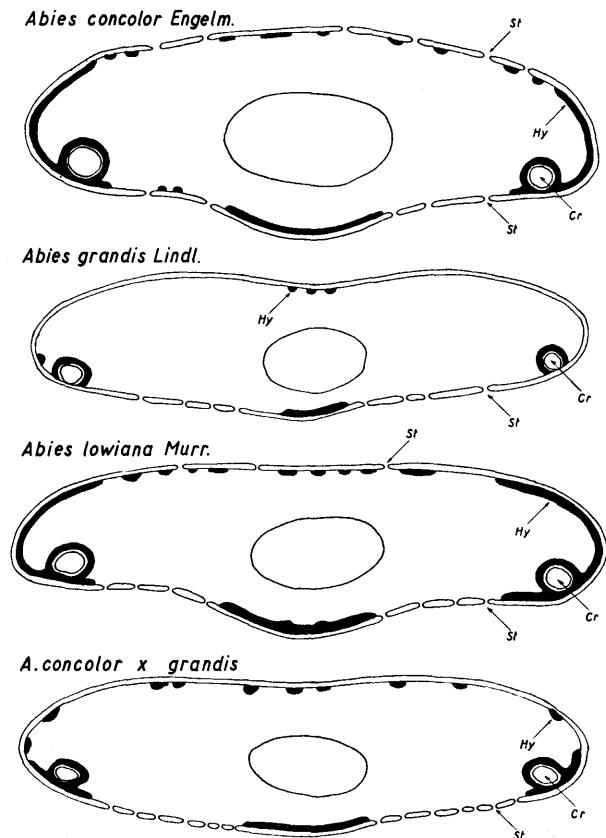


Fig. 4. — Coupe anatomique d'une aiguille normale des 4 *Abies* étudiés. Noter la répartition des stomates (St), le diamètre des canaux résinifères (Cr), la répartition de l'hypoderme (Hy) et la forme générale de la section.

sale et le rapport largeur sur épaisseur de la feuille sont plutôt du type *A. grandis*. Le tableau 2 reprend tous les caractères envisagés chez *A. grandis*, *A. concolor*, *A. lowiana* et *A. concolor* × *grandis*.

c) Croissance

Le tableau 1 donne les hauteurs moyennes des 3 catégories de sujets que nous avons déterminées. Nous relèverons que dans cette descendance les *Abies* du type hybride sont de croissance sensiblement égale à celle des *A. grandis* et de croissance significativement supérieure à celle des *A. concolor*. Cette différence de croissance entre *A. grandis* et *A. concolor* est normale en Belgique (GALOUX 1951). A ce point de vue nous pouvons donc répartir les plants en deux types: les sujets à croissance rapide (*grandis* et hybride) représentant 68% de la descendance et les sujets à croissance lente (*concolor*) constituant 32% de la F₁. On pourrait émettre l'hypothèse qu'il existe une liaison entre le caractère croissance et les caractères couleur des aiguilles et disposition des stomates.

Comme SCHEPLITZ, nous observons ainsi chez les sujets du type hybride une majorité de caractères *grandis*, principalement la couleur des aiguilles, la disposition des stomates et la croissance des plants.

Dans l'ensemble, les caractères *grandis* semblent donc être dominants par rapport aux caractères *concolor*.

d) Cas d'*Abies lowiana* MURR.

Le tableau 2 reprend des caractères morphologiques d'*A. lowiana*, tirés de SCHEPLITZ et des autres auteurs précités, ainsi que les caractères anatomiques des aiguilles étudiés conjointement avec les aiguilles des deux *Abies* et de l'hybride qui nous occupent. Il est clair que, pour la plupart des caractères envisagés, *Abies lowiana* est inter-

Tableau 2. — Caractères morphologiques et anatomiques des aiguilles âgées de un an

Caractère	<i>A. concolor</i>	<i>A. grandis</i>	<i>A. lowiana</i>	<i>A. concolor</i> × <i>grandis</i> , type hybride
<i>Morphologie</i>				
Couleur	glauque mat sur les deux faces	vert brillant au-dessus, argenté en-dessous	vert-gris mat, face inférieure plus claire	vert au-dessus, argenté en-dessous; mate, parfois brillante
Disposition sur le rameau	relevées vers le dessus, falciformes	pectinées (distiques)	subdistiques	variables
Longeur maximum	80 mm (PARDE)	55 mm (PARDE)	65 mm (PARDE)	65 mm
Extrémité	pointue	échancrée ou arrondie	souvent échancrée ou arrondie	variable
Stomates, face supérieure	une rangée de 9 à 12 files; moyenne: 10,8 files	0 file	une rangée de 6 à 9 files; moyenne: 7,4 files	0 file
Stomates, face inférieure	deux rangées de 5 à 6 files; moyenne: 5,5 files	deux rangées de 7 à 10 files; moyenne: 8,5 files	deux rangées de 6 à 9 files; moyenne: 7,3 files	deux rangées de 8 à 11 files; moyenne: 9,2 files
Section transversale	face supérieure convexe	face supérieure concave	face supérieure plane (intermédiaire)	face supérieure concave
Rapport largeur épaisseur	± 2,7	± 4,2	± 3,3	± 4,0
<i>Anatomie</i>				
Hypoderme	très abondant	très peu abondant	très abondant	assez abondant (intermédiaire)
Fibres hypodermiques	très épaissies	peu épaissies	très épaissies	assez épaissies (intermédiaire)
Parenchyme palissadique	peu différencié (cellules assez larges, courtes, s'arrondissant parfois)	très différencié (cellules longues et étroites)	peu différencié	assez différencié (intermédiaire)
Canaux résinifères	larges	plus petits	intermédiaires	intermédiaires

médiaire entre *A. grandis* et *A. concolor*: nombre et répartition des stomates, forme de la section, rapport de la largeur à l'épaisseur des aiguilles, longueur et disposition des aiguilles sur le rameau (fig. 5). L'abondance de l'hypoderme

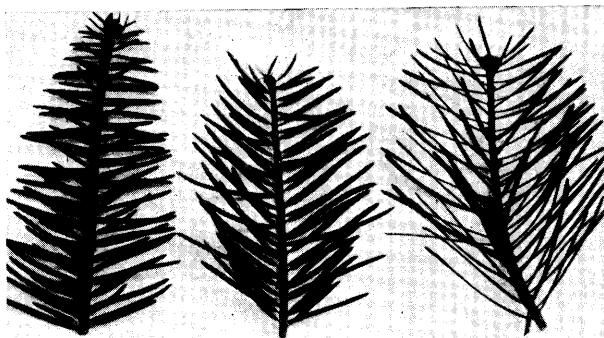


Fig. 5. — Rameaux de 1 an. — A gauche: *A. grandis*; — au centre: *A. lowiana*; — à droite: *A. concolor*.

dans les aiguilles, le rapproche toutefois d'*A. concolor* (fig. 4). Sa croissance et ses exigences écologiques sont également intermédiaires entre celles d'*A. grandis* et d'*A. concolor* (GALOUX 1951). Dans l'ensemble, il est plus voisin d'*A. concolor* que d'*A. grandis*. Il est d'ailleurs considéré par les auteurs américains comme la variété californienne d'*A. concolor*; ils admettent, par contre, que la transition entre *A. grandis* et *A. lowiana* est insensible là où leurs aires de répartition se superposent (HARLOW 1941, GALOUX 1951).

3. Conclusions

a) Pratiques

Il est encore un peu tôt pour tirer des conclusions définitives sur le comportement de l'hybride *A. concolor* × *A. grandis*. Il ne semble pas y avoir de manifestation d'heterosis, sauf peut-être, en ce qui concerne l'augmentation significative du nombre de files de stomates chez les sujets du type hybride.

Nous retiendrons toutefois comme incidence pratique de cette facilité d'hybridation le fait suivant: en Europe occidentale les peuplements de ces 3 essences sont généralement très petits et font partie de collections: arboretums, jardins botaniques. Il faut donc craindre lors de la récolte de cônes, sur *A. grandis* surtout, qu'une infection du pollen n'ait eu lieu par *A. concolor*. En effet, une disjonction du genre de celle que nous avons décrite, mais se présentant dans la descendance d'*Abies grandis* ferait perdre à cette dernière une partie de sa grande valeur économique.

b) Théoriques

Ces nombreuses observations sur les caractères morphologiques, anatomiques et écologiques et cette facilité d'hybridation affichée ici et en maintes autres circonstances par *A. concolor* et *A. grandis* nous font admettre que ces deux espèces et leur congénère *A. lowiana* ne sont pas encore nettement individualisées génétiquement. Leur différenciation serait d'ailleurs récente. En effet (GALOUX 1956) au Pliocène, on ne connaît que deux types: *Abies grandis* et *A. concolor-lowiana*. Ces deux phylums proviendraient d'ailleurs d'une souche commune existant à une époque plus ou moins lointaine. L'évolution génétique d'*A. concolor-lowiana* a été spécialement marquée au plio-cène par la surélévation des Montagnes Rocheuses et l'accroissement de xérité climatique qui ont provoqué la différenciation d'un phylum secondaire plus xérophile et

plus héliophile: *A. concolor* typique. Par contre à la même époque, le climat conservait son caractère en bordure de l'Océan Pacifique et dans la Sierra Nevada et assurait ainsi la survie d'un type plus semblable au phylum primitif bas-pliocène: *A. lowiana*. L'aridité du climat des régions situées entre la Sierra Nevada et les Montagnes Rocheuses qui avait induit progressivement des communautés arbustives xéro-halophiles, a isolé les forêts qui peuplaient ces deux chaînes de montagnes. Cet isolement phytogéographique a ensuite accentué la dissociation et la différenciation des deux espèces en cause.

D'autre part, *A. grandis* faisait partie des associations forestières plus ombrophiles situées au nord de l'aire d'*A. concolor-lowiana*. Il s'est toutefois formé dans son aire des races dont certaines sont propres à diverses sections des Montagnes Rocheuses et montrent des caractères morphologiques proches de ceux d'*A. concolor* (MÜLLER), alors que d'autres reconnues dans le sud des Cascades se distinguent peu d'*A. lowiana* (HARLOW).

SCHÉPLITZ pense que les relations existant entre ces trois espèces sont tellement étroites que, dans ce cas précis, leur valeur taxonomique devrait être reconsidérée. On peut cependant admettre qu'il s'agit bien là de trois espèces: *A. concolor* et *A. grandis* sont généralement traités comme deux espèces distinctes (HARLOW, PARDE, BEISSNER, etc.), et *A. lowiana* est décrit comme une espèce distincte par BEISSNER et d'autres auteurs européens. Mais, comme nous venons de le voir, leur origine est assez récente et l'évolution n'a pas encore eu le temps de les individualiser complètement sur le plan génétique. Il en est de même pour d'autres essences: WRIGHT (1955) dans son étude phytogéographique et génétique sur le genre *Picea* parle même de complexes d'espèces — »complexe *asperata*«, »complexe *likiangensis*« — pour des groupes d'espèces ou de races morphologiquement, génétiquement et géographiquement proches les unes des autres. Il attribue également ce manque de différenciation à l'origine récente de ces groupes. Nous remarquerons ici que la cause géologique de l'évolution des espèces du genre *Abies* qui nous intéressent est la même que celle qui a provoqué l'évolution des »complexes« asiatiques du genre *Picea*, c'est-à-dire, la surélévation des chaînes de montagnes au Pliocène.

Si l'on considère les différentes races d'*A. grandis* définies par MÜLLER, on peut très bien concevoir une évolution future analogue à celle qu'à subie *A. concolor-lowiana* depuis le tertiaire. Une augmentation de la pluviosité du climat des Blue Mountains par exemple amènerait la race qui y est localisée, à monter en altitude et à accentuer son caractère d'héliophilie. L'isolement de cette race par rapport à la race des Cascades se préciserait donc écologiquement et conduirait progressivement à la création d'une nouvelle espèce. Celle-ci resterait longtemps génétiquement proche d'*A. grandis* non évolué (hybridation aisée); puis petit à petit, elle s'isolerait génétiquement, rendant les croisements plus malaisés.

Aussi, en nous inspirant des conclusions de GALOUX (1956) nous pouvons concevoir comme suit la phylogénie de ces trois espèces (fig. 6). Le schéma proposé met l'accent sur la continuité qui existe entre une espèce et celles qui la suivent phylogénétiquement, par l'intermédiaire des races soumises à des influences diverses du fait de leur localisation.

Nous supposons qu'un type unique sort du Secondaire. Il occupe une aire vaste et deux races finissent par s'individualiser: une race septentrionale et une race méridionale.

SCHEMA DE L'EVOLUTION DES ESPECES : *ABIES GRANDIS* - *LOWIANA* - *CONCOLOR*

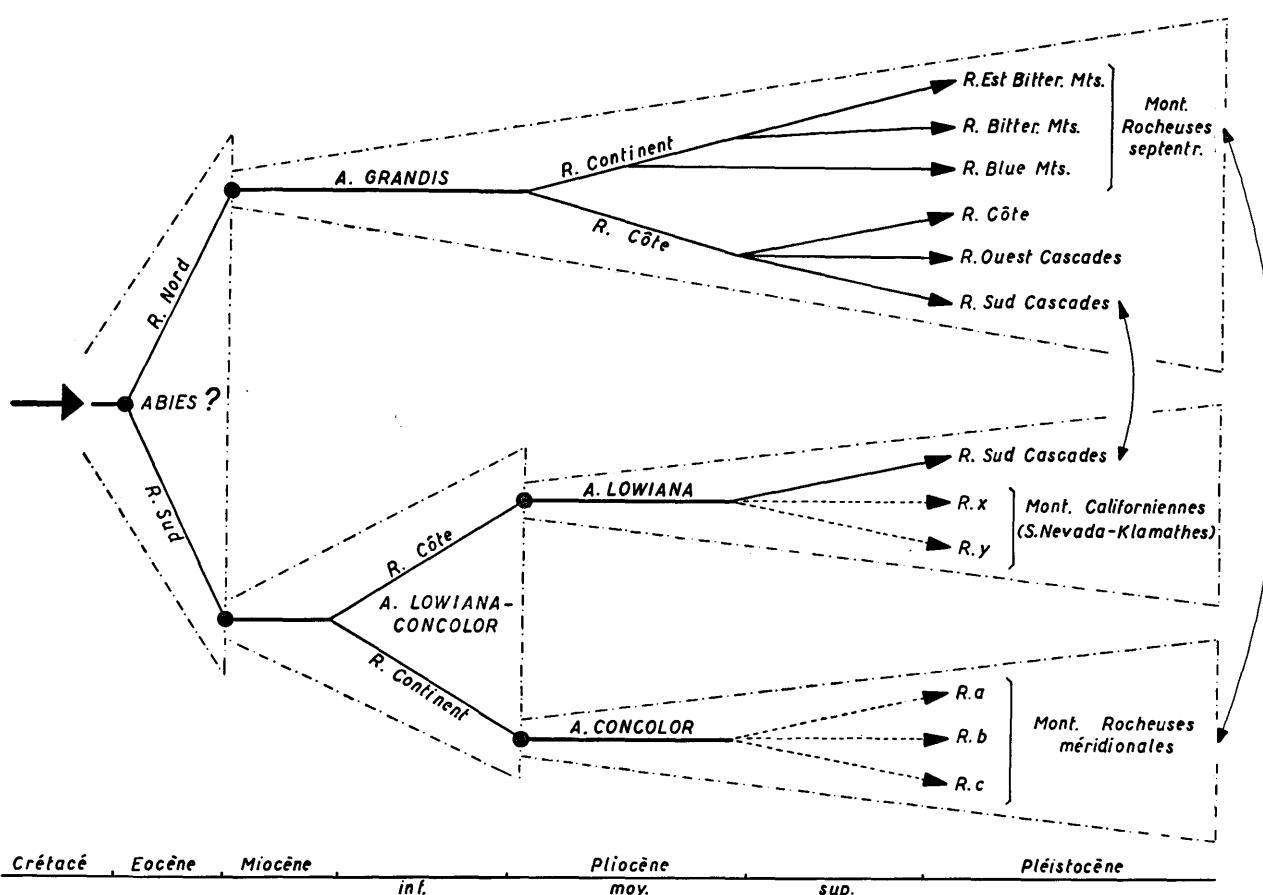


Fig. 6. — Représentation schématique de la phylogénie des 3 espèces: *A. grandis*, *A. lowiana*, *A. concolor*. — (R. = Race.)

La première évolue lentement grâce aux mécanismes mis en évidence par la génétique des populations et par les influences géographiques et historiques, en une espèce: *A. grandis*. L'autre constituera *A. concolor-lowiana*, espèce dans laquelle se différencient plus tard deux races: une race côtière et une race continentale. A la faveur de la surélévation des Montagnes Rocheuses au moyen pliocène, la race continentale évoluera en *A. concolor*, tandis que la race côtière se transformera en *A. lowiana*.

Dans ces trois espèces on peut distinguer à l'heure actuelle des races: MÜLLER en a proposé cinq pour *A. grandis*. On pourrait, en se basant sur HARLOW, en ajouter une sixième pour montrer schématiquement la proximité qu'il y a entre les races d'*A. grandis* et d'*A. lowiana* cantonnées dans le sud des Cascades. La formation de ces races peut être reportée au pliocène moyen au même titre que l'apparition des deux espèces, *A. lowiana* et *A. concolor*, dans le sud.

Il est également notoire que l'aire d'*A. concolor* est discontinue et qu'il doit être possible d'y définir des types ou races différents, dont quelques uns marquent une certaine convergence morphologique avec les races d'*A. grandis* des Montagnes Rocheuses. Quant à *A. lowiana*, il ne fait pas de doute que, au moins physiologiquement des races ou écotypes se soient créés dans son aire aussi étendue en latitude. HARLOW, prétendant d'ailleurs que *A. lowiana* dans le sud des Cascades se distingue difficilement d'*A. grandis*, définit ainsi une race propre à cette région.

Nous pouvons donc tirer de ces quelques observations la

même conclusion que WRIGHT (1955) pour le genre *Picea* et GALOUX (1956) pour le genre *Pseudotsuga*, à savoir que les données morphologiques, phytogéographiques et génétiques, peuvent converger pour permettre l'interprétation d'un phylum taxonomique en évolution.

Résumé

Un *Abies concolor* GORD. donna en 1951 une descendance hétérogène. Les sujets actuellement plantés dans une parcelle de l'arboretum de Koekelare (Bruges) se répartissent morphologiquement en 3 types distincts: *concolor*, *grandis*, hybride (intermédiaire). L'étude anatomique des aiguilles confirme le caractère hybride d'une partie de cette descendance. *Abies lowiana* est considéré également en fonction de tous les caractères envisagés. Il se révèle être intermédiaire entre les 2 espèces précitées.

De ces faits morphologiques, anatomiques et génétiques, il ressort que les 3 espèces: *A. concolor*, *A. lowiana* et *A. grandis* peuvent être considérées comme des espèces mais qu'il doit être tenu compte de leur évolution dans le temps en fonction de leur répartition phytogéographique et des conditions écologiques auxquelles elles sont soumises. L'origine des 3 espèces n'est pas très ancienne et on comprend qu'il existe encore entre elles des relations très proches. Un schéma représentant l'évolution hypothétique de ces espèces est proposé. Il met l'accent sur la continuité qui se manifeste entre une espèce et celles qui la suivent par l'intermédiaire des races soumises à des influences variées. Du point de vue pratique, il ne peut être tiré de conclusions certaines en faveur de l'heterosis.

Zusammenfassung

Titel der Arbeit: *Über einen natürlichen Bastard zwischen Abies concolor und Abies grandis.* —

Im Jahre 1951 brachte eine *Abies concolor* GORD. eine heterogene Nachkommenschaft.

Die jetzt in einer Parzelle des Arboretums von Koeke-lare (Bruges) ausgepflanzten Individuen lassen sich morphologisch in 3 distinkte Typen gliedern: *concolor*-*grandis*, *Bastard* (intermediärer). Die anatomische Untersuchung der Nadeln bestätigte den Bastard-Charakter von einem Teil dieser Nachkommenschaft. *Abies lowiana* wird in gleicher Weise in diesem Zusammenhang auf die in Betracht gezogenen Merkmale geprüft. Sie besitzt ebenfalls intermediären Charakter zwischen den zwei genannten Spezies.

Aus diesen morphologischen, anatomischen und genetischen Befunden geht hervor, daß *A. concolor*, *A. lowiana* und *A. grandis* als Arten betrachtet werden können, daß aber ihre im Laufe der Zeit stattgefundene Evolution für ihre phytogeographische Verteilung und für die ökologischen Bedingungen, denen sie unterworfen sind, als Grund in Rechnung gestellt werden muß. Die Entstehung der drei Arten ist nicht sehr alt, und man nimmt an, daß zwischen ihnen noch eine sehr nahe Verwandtschaft besteht. Eine schematische Darstellung der hypothetischen Evolution dieser Arten wird vorgelegt. Sie betont die Kontinuität, die zwischen einer Art und den sie begleitenden Arten durch den intermediären Charakter der den verschiedenen Einflüssen unterworfenen Rassen zum Ausdruck kommt. Vom Standpunkt der Praxis können wahrscheinlich keine sicheren Schlüsse zugunsten der Heterosis gezogen werden.

Summary

Title of the paper: *On a Natural Hybrid between Abies concolor (Gord.) Engelm. × Abies grandis Link.* —

In 1951 an *Abies concolor* GORD. produced a heterogenous progeny. The individuals — now planted in a compartment of the Arboretum Koekelare (Bruges) — are differentiated into three distinct types: *concolor*, *grandis*, *hybrid* (intermediate). Anatomical examination of the needles confirmed the hybrid character of part of this progeny. In this connection *Abies lowiana* was also examined and was found to possess characters intermediate between both species mentioned above.

It follows from these morphological, anatomical and genetical results that *A. concolor*, *A. lowiana* and *A. grandis* can be considered as pure species, but that the evolution which took place in course of time is a function of their phytogeographic distribution and their ecological circumstances. The origin of the three species is not very old and it is assumed that there still is a close relationship between them. A scheme representing the hypothetical evolution of this species is given. It emphasises the continuity which is shown between one of the species and those which follow by the intermediate character of the races exposed to different influences. From the practical point of view no conclusions could be drawn in favour of heterosis.

Bibliographie

- BEISSNER-FITSCHEN: Handbuch der Nadelholzkunde. Paul Parey, Berlin, 1930. — GALOUX, A.: Les principales essences forestières de l' Amérique septentrionale tempérée — Leur introduction en Belgique. Trav. Stat. Rech. Goenendaal, Sér. B, 13, 141 p. (1951). — GALOUX, A.: Le sapin de douglas et la phytogéographie. Trav. Stat. Rech. Groenendaal, Sér. B, 20 (sous presse). — HARLOW W. M., et HARRAR E. S.: Textbook of Dendrology. McGraw-Hill book Co, New York and London, 1941. — MÜLLER, K. M.: *Abies grandis* und ihre Klimarassen. Verlag von J. Neumann, Neudamm, 1938. — PARDE, L.: Les conifères. La Maison Rustique, 26, rue Jacob, Paris, 1937. — SCHEPLITZ, B.: Über einen natürlichen *Abies*-Bastard. Z. Forstgenetik 5, 71—79 (1956). — WRIGHT, J. W.: Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. Forest Science 1, 319—346 (1955).