

Héritabilité de la densité du bois et corrélations avec la croissance étudiées à l'aide de tests non destructifs sur plants de Pins maritimes de quatre ans

Par H. POLGE¹⁾ et G. ILLY²⁾

Centre national de recherches forestières (I. N. R. A.)

(Reçu pour la publication en mai 1967)

1 — Généralités

Les études de génétique quantitative portant sur la densité du bois ne se sont développées qu'à une époque relativement récente, en sorte que les données actuellement disponibles en la matière sont assez peu nombreuses.

Si l'on s'en tient aux seuls résultats concernant l'héritabilité au sens strict obtenus sur des descendances issues de fécondation libre, la première estimation chiffrée semble être, d'après ZOBEL (1961), celle qui a été fournie par FIELDING (1960) à partir de 14 familles de *Pinus radiata* pour lesquelles l'héritabilité calculée était de 0,2.

Par la suite, GOGGANS (1962), employant comme matériel d'étude des carottes de 10 mm de diamètre prélevées sur des plants de 8 ans à l'aide d'une tarière électrique, a trouvé des valeurs d'héritabilité de 0,76 pour 6 familles de *Pinus taeda* de provenance Louisiane, et de 0,87 pour 8 familles de provenance Georgie.

Travaillant à nouveau sur *Pinus radiata*, NICHOLLS et al. (1964) ont obtenu une héritabilité non significative de 0,16 en utilisant des échantillons de 2 cm dans le sens tangentiel et 7 cm dans le sens longitudinal prélevés sur le plus petit rayon de plants âgés de 8 ans issus de 33 arbres-mères différents. L'héritabilité de la largeur des cernes n'était pas non plus significative (quotient de 0,05), de même que la corrélation génétique entre celle-ci et la densité.

La même année, STONECYPHER et al. (1964) ont rendu compte des résultats obtenus sur des semis de 2 et de 3 ans de *Pinus taeda*; les déterminations de densité faites sur des fragments complets de tiges de 5 cm de hauteur ont fait apparaître, pour 100 familles, une héritabilité de la densité se chiffrant à 0,56 à 2 ans, et 0,72 à 3 ans, alors qu'elle n'était que de 0,35 et 0,14 respectivement pour la croissance en diamètre; quant au coefficient de corrélation génétique entre ces deux caractéristiques, il se chiffrait à -0,05 dans le premier cas et -0,61 dans le second.

En 1966, STONECYPHER et ZOBEL ont procédé à de nouveaux prélèvements de caractère destructif à l'âge de 5 ans dans les plantations comparatives de descendances déjà étudiées en 1964. L'héritabilité de la densité s'élevait alors à 0,73 pour la densité brute, mais tombait à 0,64 après extraction des substances solubles dans le mélange alcool-benzène; celle de la croissance en diamètre sous écorce atteignait 0,28 et celle de la hauteur 0,34 avec, dans tous les cas, des corrélations génétiques étroites et négatives entre caractéristiques de croissance et caractéristiques technologiques.

On voit que ces diverses expériences peuvent se classer du point de vue du matériel utilisé en deux catégories:

- ou bien, l'étude de l'héritabilité y était entreprise sur des plants relativement jeunes (de 2 à 5 ans) qui étaient détruits pour pouvoir évaluer la densité du bois produit.

- ou bien, cette détermination était faite par sondages non destructifs, mais en utilisant alors des tarières de dia-

metre tel que l'on était obligé d'attendre que les plants en cause aient atteint un âge plus avancé (8 ans) pour que les prélèvements puissent être effectués sans occasionner aux sujets ainsi traités un traumatisme trop important.

De plus, dans les travaux dont il est rendu compte ci-dessus, l'héritabilité n'a été calculée que par analyse de variance entre descendants, sans chercher à relier les diverses caractéristiques relevées sur eux à celles des arbres-mères dont ils étaient issus par des études de régression parents-enfants.

En 1965, nous avons pensé utiliser simultanément les deux méthodes pour obtenir une première estimation de l'héritabilité de la densité du bois de Pin maritime, et les résultats obtenus, déjà publiés par ailleurs par l'un de nous (ILLY, 1966a) ont fait apparaître une très bonne concordance entre les deux valeurs trouvées, à savoir: 0,56 par décomposition de la variance à l'intérieur des descendances, et 0,54 par analyse de la régression parents-enfants.

Simultanément, aux U.S.A., FARMER et WILCOX (1965), étudiant, également de deux façons différentes, l'héritabilité de la densité du bois sur une essence feuillue: *Populus deltoides*, trouvaient une valeur de l'héritabilité plus élevée par calcul de la corrélation intraclasses (0,62) que par régression parents-enfants (0,18), ce qui ne doit pas surprendre étant donné l'influence du milieu sur la densité du bois des arbres-mères.

Il convient de signaler que, dans le travail de 1965 évoqué ci-dessus, le matériel d'étude était constitué par des rondelles prélevées sur des plants de 3 ans prévus pour des regarnis éventuels et détruits à cette occasion. L'échantillonnage n'était donc pas comparable à celui utilisé dans le cadre du présent travail; de plus, si le nombre de familles (25) était suffisamment important pour permettre de mettre en évidence certains renseignements intéressants, les prélèvements effectués pour l'étude des caractéristiques des arbres-mères l'ont malheureusement été sans qu'il soit tenu compte de certaines sources de variations (orientation, hauteur, présence ou absence de cares de gemmage), ce qui n'a pu que nuire à la précision des résultats obtenus.

Avant de rendre compte de la nouvelle expérience entreprise sur cette même essence, il est donc nécessaire d'exposer sommairement les particularités technologiques du bois de Pin maritime dans les Landes qui ont conditionné en grande partie les modalités de prélèvement retenues.

2 — Particularités technologiques du bois de Pin maritime dans les Landes

Le bois de Pin maritime des Landes est caractérisé par une anisotropie Est-Ouest extrêmement marquée: sur la quasi-totalité des arbres, le côté Est est la forme d'accroissements plus larges et de bois de densité plus élevée que le côté Ouest; cette anomalie, qui fait immédiatement penser à du bois de compression, peut être attribuée provisoirement, et tant qu'une étude sérieuse du problème n'a pas été menée à bien, aux contraintes mécaniques exercées par

¹⁾ Station de Recherches sur la Qualité des Bois, Nancy.

²⁾ Station de Recherches Forestières de Bordeaux.

les vents dominants qui soufflent de l'Ouest; elle se rencontre cependant, non seulement sur les arbres de la dune littorale, mais aussi sur ceux qui poussent dans la lande, et même parfois fort loin à l'intérieur des terres; il arrive en outre que cerne plus larges et bois plus dense se retrouvent également sur le côté Est d'arbres à tige absolument verticale et à cime équilibrée.

De plus, si le bois élaboré à l'Est présente parfois d'autres caractéristiques des bois de réaction (trachéides du bois de printemps légèrement arrondies et séparées les unes des autres par de petits méats intercellulaires, fibres plus courtes), d'autres font à peu près complètement défaut, et notamment celle qui a les conséquences technologiques les plus dommageables, à savoir un retrait longitudinal élevé.

Quelques exemples montreront l'importance et le caractère absolument général du phénomène: pour 231 arbres âgés de 26 à 39 ans et cultivés dans l'arboretum des Arrouilles à Mimizan, à 2 km du rivage, les largeurs moyennes des accroissements annuels sont de 3,2 mm à l'Est et de 2,6 mm à l'Ouest, et les densités correspondantes de 449 g/dm³ et de 430 g/dm³, tous les prélèvements étant effectués à hauteur d'homme.

De même, pour des tiges d'une cinquantaine d'années de la forêt de l'Hermitage (50 km de l'Océan, 20 km du point le plus proche du bassin d'Arcachon), les accroissements annuels moyens sur le rayon sont de 5,5 mm à l'Est et de 4,2 mm à l'Ouest, et les densités correspondantes de 467 g/dm³ et 448 g/dm³, toujours à 1,30 m de hauteur; des différences analogues s'observent d'ailleurs à tous les niveaux puisqu'à 13 m au-dessus du sol, par exemple, les cerne sont de 10% plus larges à l'Est (6,6 mm contre 6,0 mm) et les densités de 6% supérieures (402 g/dm³ contre 378).

Ces observations nous ont amené à étudier séparément, dans le cadre du présent travail, les côtés Est et Ouest, aussi bien sur les arbres-mères que sur les descendants; les résultats obtenus, qui confirment à posteriori le bien-fondé de cette précaution, sont résumés dans le tableau suivant:

	Descendants				Arbres-mères			
	Nbre d'échantillons	Densité totale moyenne	Densité moyenne cerne 1965	Largeur cerne 1965	Nbre d'échantillons	Densité totale moyenne	Densité moyenne 1946-65	Largeur cerne 1946 à 65
Côté								
Est	237	331	326	1,23	7	429	438	7,68
Ouest	237	319	313	1,13	7	402	408	6,68

Une autre particularité du Pin maritime dans les Landes de Gascogne est le gemmage auquel il était soumis de façon à peu près systématique dès qu'il atteignait une trentaine d'années; la présence des cares de gemmage qui, dans les dernières années de la vie de l'arbre, s'étendent tout autour du tronc jusqu'à une hauteur d'environ 3 m, entraîne la production d'un bois absolument anormal correspondant à des bourrelets de cicatrisation; de ce fait, la bille de pied ne peut pas fournir d'échantillons valables pour l'étude des caractéristiques technologiques ou des caractéristiques de croissance de l'arbre.

Enfin, comme pour toutes les autres espèces résineuses, la densité du Pin maritime varie considérablement suivant la hauteur de prélèvement puisque, pour 20 arbres de la forêt de l'Hermitage, la densité moyenne s'abaisse progressivement de 467 g/dm³ à 1,30 m, à 392 g/dm³ à 17,30 m

sur le côté Est, et de 448 à 360 sur le côté Ouest, soit des différences en valeur relative de 19% et de 24% respectivement.

3 — Matériel et méthodes

31 — Arbres-mères

Pour tenir compte des différentes sources de variations rappelées ci-dessus, densité et rapidité de croissance ont été étudiées de façon uniforme pour tous les arbres-mères sur carottes de sondage de 5 mm de diamètre prélevées, l'une sur le côté Est, l'autre sur le côté Ouest à 4 m de hauteur.

La densité nette du bois a été déterminée après extraction de la résine pendant 48 h, dans un soxhlet, par un mélange alcool-benzène à 50%; la méthode utilisée est une variante de la méthode de saturation intégrale déjà décrite (POLGE, 1963); le rapport du poids anhydre au volume saturé a été calculé, d'une part, sur l'intégralité de chaque carotte de sondage de la moelle à l'écorce, et d'autre part, pour tenir compte du fait que tous les arbres-mères n'avaient pas le même âge, sur la seule portion correspondant aux cerne de 1946 à 1965, portion dont la longueur totale a été en outre utilisée comme critère de la rapidité de croissance.

32 — Descendants

321 — Vérification préalable

Nous avons tout d'abord, lors d'une étude préalable, cherché à savoir si la détermination des caractéristiques de densité et de croissance pouvaient se faire, à l'aide de tests non destructifs, sur des prélèvements réalisés à la tarière de Pressler de 5 mm de diamètre, en perçant de part en part des plants d'aussi faible diamètre que des semis de Pin maritime de 3 ans. La réponse est affirmative car, dès la deuxième année après le sondage, la cicatrisation est totale, au point qu'il est extrêmement difficile de distinguer les plants ainsi traités des témoins.

En radiographiant une rondelle de 1 cm d'épaisseur englobant la zone traumatisée, on voit (figure n° 1) que le recouvrement des plaies est satisfaisant, et que la seule conséquence du sondage est la formation d'une poche de résine de très faible étendue; de plus, des rondelles identiques, prélevées 1 cm au-dessus ou en-dessous de la précédente, montrent qu'à ces niveaux le prélèvement effectué au voisinage n'a eu aucune répercussion décelable sur la structure et l'homogénéité du bois.

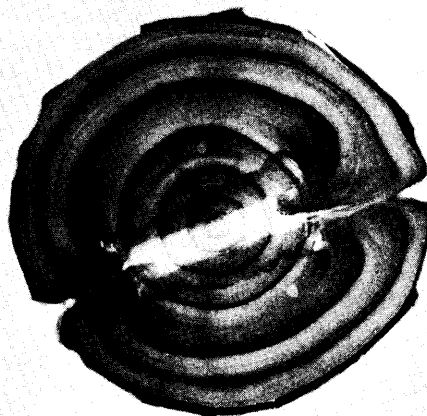


Figure n° 1. — Cicatrisation d'un trou de sondage réalisé avec une tarière de 5 mm sur plant de 3 ans (grandeur nature).

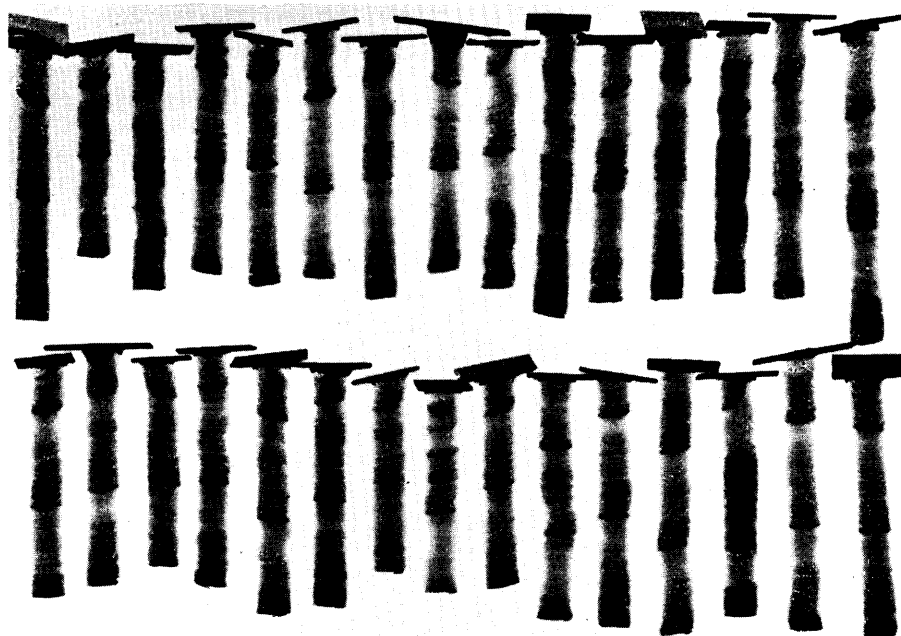


Figure n° 2. — Radiographie de carottes de sondage prélevées sur les descendants (grandeur nature).

322 — Echantillonnage

Cette vérification étant faite, les caractéristiques des descendants de 9 arbres-mères différents ont été étudiées sur carottes de sondage d'orientation Est et Ouest prélevées à 60 cm de hauteur sur 18, 19 et 20 plants pour 3 arbres-mères, et sur 30 pour chacun des 6 autres; les individus testés ont été pris au hasard dans les lignes périphériques de trois dispositifs expérimentaux déjà décrits (ILLY, 1966 a op. cit.), de façon à obtenir une randomisation satisfaisante des familles. Sur chacune des carottes Est ou des carottes Ouest ont été déterminées la densité totale nette de la carotte après extraction de la résine, ainsi que la largeur et la densité du dernier cerne, c'est-à-dire du cerne 1965.

La limite de ces cernes étant souvent très difficile à observer sur des échantillons bruts, les 474 prélèvements ont été radiographiés, ce qui a permis de situer de façon précise la limite entre les accroissements annuels de 1964 et 1965 (voir figure n° 2), et la largeur des cernes a été mesurée sur radiographie.

Quant à la détermination de la densité, elle a dû faire l'objet de précautions spéciales pour tenir compte de la taille extrêmement réduite des échantillons dont les poids anhydres étaient souvent inférieurs à 0,2 g (voir sur figure n° 3 la photographie grandeur nature des échantillons d'une des descendances).

Deux méthodes indépendantes ont donc été utilisées: la variante de la méthode de saturation intégrale déjà employée pour les échantillons d'arbres-mères d'une part, et une méthode déjà décrite par ailleurs (POLGE, 1966), dans laquelle le volume saturé est déterminé par picnométrie; les deux méthodes ont donné des résultats absolument concordants, l'écart sur les moyennes n'excédant pas 2 mg/dm³ (soit une erreur relative inférieure à 1 pour 1000).

Compte tenu de la très bonne concordance observée entre ces résultats, seule la densité obtenue par la méthode de saturation intégrale sera prise en compte dans les analyses qui suivront.

Enfin, pour pouvoir déterminer dans quelle mesure des prélèvements autres que les carottes de sondage pourraient être utilisés pour des études d'héritabilité de caractère non destructif, la densité a également été calculée pour chacun

des 237 descendants sur des tronçons de 3 cm de longueur environ prélevés à la base des branches d'orientation aussi voisine que possible des orientations Est et Ouest sur le premier verticille. Les densités ainsi trouvées (qui, compte tenu de l'irrégularité de forme des échantillons, ont été calculées à partir du volume à l'état frais mesuré au volumétre à mercure) seront également utilisées dans les analyses suivantes; mais, d'ores et déjà, on peut noter que, contrairement à ce qui se passe pour les largeurs de cernes et pour les densités sur les tiges principales, il n'existe pas de différence significative entre les densités des branches Est et celles des branches Ouest.



Figure n° 3. — Echantillons du cerne de l'année 1965 pour étude de densité (grandeur nature).

4 — Résultats obtenus

41 — Observations préliminaires

Le nombre de familles étudiées dans le cadre du présent travail est extrêmement faible, puisque l'on ne dispose que de 9 descendances différentes, et puisque, de plus, les corrélations parents-enfants n'ont pu être calculées que pour 7 familles seulement, 2 des arbres-mères concernés ayant été abattus avant que des échantillons valables d'étude de densité et de largeurs de cernes aient pu être recueillis.

On est ainsi très loin des 50 degrés de liberté conseillés par J. MADDERN HARRIS (1965) pour que les valeurs d'héritabilité obtenues soient vraiment significatives. Les résultats dont il est rendu compte ci-dessous doivent donc être interprétés avec beaucoup de prudence; s'il en est fait état malgré cette insuffisance de l'échantillonnage, c'est parce que ce sont les premiers qui ont été obtenus à l'aide de tests non destructifs sur des plants aussi jeunes, parce que, contrairement à ce qui a pu être observé sur d'autres essences, les renseignements donnés par les branches principales ne sont pas négligeables pour l'appréciation de la densité du bois de tige, et parce que les deux méthodes utilisées, totalement indépendantes l'une de l'autre, donnent des résultats qui, bien que différant parfois sensiblement, concordent dans l'ensemble de façon suffisante pour laisser présumer des fortes héritabilités.

42 — Etudes de corrélation entre diverses caractéristiques sur les descendants

17 caractéristiques ont été relevées sur les 237 plants utilisés dans ce test, et les valeurs moyennes obtenues par famille sont reportées sur le tableau n° 1.

Les méthodes employées pour calculer les diverses densités ou les largeurs de cernes ont été décrites plus haut. Les autres variables non encore définies sont la hauteur, les surfaces terrières à mi-hauteur et à la base, ainsi que le volume, qui ne nécessitent pas d'explication particulière, et enfin la note de forme qui est une note subjective attribuée au plant et qui est d'autant plus élevée que celui-ci est moins flexueux et plus vertical.

L'ensemble des 4029 données recueillies ou calculées a été traité sur ordinateur par la Station de Biométrie du C. N. R. F., et notamment par R. TOMASSONE que nous tenons à remercier ici bien vivement; elles ont servi à déterminer, d'une part les coefficients de corrélation génétique r_g , et

d'autre part les coefficients r_e de corrélation due au milieu pour les caractères pris 2 à 2: les premiers sont assez voisins des coefficients de corrélation r_f entre les moyennes de familles, tandis que les derniers se rapprochent le plus souvent des coefficients de corrélation r_i entre les individus d'une même famille. Nous ne savons pas calculer le niveau de signification pour r_g et r_e , mais de manière approchée, nous noterons que r_f est significatif quand il est supérieur à 0,67 ($p = 0,05$) ou à 0,80 ($p = 0,01$), et r_i quand il est supérieur à 0,13 ($p = 0,05$) ou à 0,16 ($p = 0,01$), valeurs que l'on peut extrapoler à r_g et r_e . La précision du calcul reste faible puisque l'on trouve des corrélations $r_g > 1$ ou $r_g < -1$.

421 — Corrélations entre densités et largeurs de cernes, côté Est et côté Ouest séparés

Les coefficients obtenus sont reportés sur le tableau n° 2 (ceux qui concernent la corrélation due au milieu n'ont pas été calculés ici, mais on indique les coefficients de corrélation r_i entre individus d'une même famille).

Les liaisons génétiques étroites qui apparaissent entre mêmes caractéristiques à l'Est et à l'Ouest ne sont certes pas inattendues, et on peut, au contraire, s'étonner de la valeur parfois faible des coefficients de corrélation à l'intérieur des familles: c'est une nouvelle façon de constater que le milieu n'agit pas, dans le cas particulier du Pin maritime des Landes, de façon identique suivant l'orientation.

Aussi bien entre familles qu'à l'intérieur des familles, les corrélations entre densités Est et densités Ouest apparaissent plus étroites pour les branches principales que pour le bois de tige, confirmant ainsi la faible influence des divers facteurs de l'environnement aérien sur la densité du bois de branche.

Autre fait intéressant et difficile à expliquer: d'une façon générale, la densité des branches a tendance à être plus élevée dans les familles où la largeur des cernes de la tige principale est faible, et cette corrélation génotypique négative est beaucoup plus nette lorsqu'on considère les cernes Est que les cernes Ouest.

On doit également noter que, de toutes les caractéristiques sur lesquelles porte la comparaison entre côté Est et côté Ouest, la largeur du cerne 1965 est celle pour laquelle le coefficient de corrélation à l'intérieur des familles est le plus élevé, le milieu paraissant agir de façon beaucoup plus uniforme sur la vitesse de croissance que sur la densité du bois.

Tableau n° 1. — Caractéristiques moyennes des descendants pour chaque famille

Identification des arbres-mères		01.11	13.02	13.01	01.23	01.10	01.06	01.05	01.24	02.05
Densité totale tiges (en g/dm ³)	Est	310,8	330,7	354,1	325,2	326,6	343,5	333,5	340,7	334,5
	Ouest	305,8	321,8	329,6	314,3	315,9	336,7	324,2	322,0	312,0
	Moyenne	308,5	326,5	342,2	320,0	321,5	340,3	329,1	331,5	323,5
Densité 1965 tiges	Est	303,4	330,7	334,7	314,9	319,8	337,2	324,9	352,0	330,0
	Ouest	302,1	318,7	311,9	300,8	304,9	333,7	320,1	324,2	306,4
	Moyenne	302,9	324,9	323,6	308,1	312,6	335,7	322,7	338,4	318,5
Densité branches	Est	411	419	448	436	442	446	444	440	439
	Ouest	411	416	461	436	439	447	448	420	444
	Moyenne	411	418	454	436	441	447	446	430	442
Largeur cernes 1965 (en mm/10)	Est	122,4	130,3	117,5	120,3	121,3	122,5	127,5	130,7	121,3
	Ouest	111,6	120,0	105,0	108,8	109,7	121,8	115,0	115,0	112,3
	Moyenne	117,2	125,4	111,6	114,8	115,7	122,4	121,5	123,1	117,0
Note de forme sur 90		60,5	45,6	58,7	66,7	46,0	58,7	48,3	59,0	57,8
Hauteur (h) (en cm)		346,6	337,5	378,2	380,3	337,9	380,8	357,3	373,2	359,0
Surface terrière à mi-hauteur (g_1) (en cm ²)		13,3	14,7	12,6	13,4	10,1	15,6	14,5	18,9	13,9
Surface terrière à la base (g_2) (en cm ²)		108,6	93,0	75,2	73,6	72,9	77,7	88,6	111,0	77,9
Volume ($h \times g_1$) (en cm ³)		488,8	521,1	481,6	528,2	348,8	619,8	533,0	724,9	513,1

Tableau n° 2. — Corrélation entre densités et largeur de cerne, côté Ouest et côté Est séparés

	Densité Est totale	Densité Est cerne 1965	Densité Ouest totale	Densité Ouest cerne 1965	Densité Est branche	Densité Ouest branche	Largeur cerne 1965 Est	Largeur cerne 1965 Ouest
Densité Est totale	1							
Densité Est cerne 65	0,779 <i>0,906</i>	1						
Densité Ouest totale	0,938 <i>0,273</i>	0,789 <i>0,219</i>	1					
Densité Ouest cerne 65	0,659 <i>0,163</i>	0,891 <i>0,165</i>	0,828 <i>0,883</i>	1				
Densité Est branche	0,974 <i>0,203</i>	0,691 <i>0,182</i>	0,832 <i>0,176</i>	0,448 <i>0,149</i>	1			
Densité Ouest branche	0,806 <i>0,196</i>	0,257 <i>0,172</i>	0,613 <i>0,200</i>	0,120 <i>0,211</i>	1,060 <i>0,425</i>	1		
Largeur cerne 65 Est	—0,520 <i>0,203</i>	0,547 <i>0,272</i>	0,022 <i>0,110</i>	0,995 <i>0,164</i>	—0,753 <i>—0,011</i>	—1,336 <i>0,016</i>	1	
Largeur cerne 65 Ouest	0,039 <i>—0,084</i>	0,565 <i>0,017</i>	0,558 <i>0,183</i>	1,144 <i>0,219</i>	—0,126 <i>—0,123</i>	—0,456 <i>—0,050</i>	0,951 <i>0,521</i>	1

Nota: En caractères droits: coefficients de corrélation génotypiques.

En caractères italiques: coefficients de corrélation à l'intérieur des familles
(* à 0,13 et ** à 0,16),

Enfin, une corrélation positive existe entre la largeur et la densité du cerne 1965, aussi bien à l'Est qu'à l'Ouest, et aussi bien au niveau des familles qu'à celui des individus, et il est intéressant de noter à ce sujet que la corrélation génotypique la meilleure concerne le côté Ouest qui est constitué par du bois normal, alors qu'à l'Est, le bois élaboré présente, rappelons le, certains caractères qui l'apparentent au bois de compression.

422 — Corrélations entre caractéristiques densimétriques ou auxométriques moyennes et autres caractéristiques de croissance (tableau n° 3)

On doit tout d'abord observer que la note de forme, qui est indépendante de la hauteur au niveau individuel, lui est très fortement liée lorsqu'on se réfère à la corrélation génotypique, ce qui tendrait à montrer que les familles dont la croissance longitudinale est la plus rapide sont égale-

Tableau n° 3. — Corrélation entre moyenne des densités et largeur de cerne Ouest et Est et autres caractéristiques de croissance

	Note de forme	Hauteur	Surface terrière à mi-hauteur	Surface terrière à la base	Volume	Densité moyenne totale	Densité moyenne cerne 1965	Densité moyenne branche	Largeur moyenne cerne 1965
Note de forme	1								
Hauteur	1,121 <i>0,008</i>	1							
Surface terrière à mi-hauteur	0,405 <i>0,030</i> N. C.	0,375 <i>0,603</i> 0,713	1						
Surface terrière à la base	—0,021 <i>—0,045</i> N. C.	—0,482 <i>0,740</i> 1,59	0,613 <i>0,610</i> 0,624	1					
Volume	0,625 <i>0,033</i> N. C.	0,559 <i>0,700</i> 0,771	0,977 <i>0,985</i> 0,987	0,457 <i>0,654</i> 0,783	1				
Densité moyenne totale	0,012 <i>—0,092</i> N. C.	0,679 <i>0,130</i> —0,048	0,362 <i>0,128</i> —0,065	—0,344 <i>0,114</i> 0,749	0,442 <i>0,136</i> —0,274	1			
Densité moyenne cerne 65	—0,113 <i>—0,139</i> N. C.	0,424 <i>0,241</i> 0,088	0,848 <i>0,241</i> —0,185	0,164 <i>0,218</i> 0,280	0,834 <i>0,258</i> —0,142	0,792 <i>0,894</i> 1,092	1		
Densité moyenne branche	—0,012 <i>0,023</i> N. C.	0,589 <i>0,124</i> —0,191	—0,247 <i>0,011</i> 0,155	—0,887 <i>0,038</i> 0,800	—0,126 <i>0,021</i> 0,104	0,796 <i>0,288</i> —0,377	0,343 <i>0,275</i> 0,207	1	
Largeur moyenne cerne 65	—0,718 <i>—0,009</i> N. C.	—0,741 <i>0,606</i> 0,960	0,859 <i>0,510</i> 0,466	0,542 <i>0,638</i> 0,754	0,650 <i>0,548</i> 0,552	0,078 <i>0,141</i> 0,230	0,848 <i>0,248</i> 0,101	—0,605 <i>—0,059</i> —0,079	1

Nota: 1ère ligne : En caractères droits : coefficients de corrélation génotypiques,

2e ligne : En caractères italiques : coefficients de corrélation à l'intérieur des familles. (* à 0,13 et ** à 0,16)

3e ligne : En caractères droits : coefficients de corrélation due au milieu

N. C. : non calculé

ment celles qui ont la tige la plus droite et la plus verticale. Par contre, lorsqu'une dégradation de la forme de la tige se produit sous l'influence du milieu, il est assez normal qu'aucune conséquence fâcheuse n'en résulte sur la croissance en hauteur.

La surface terrière à mi-hauteur et la surface terrière à la base donnent des corrélations génotypiques de signes contraires avec deux caractéristiques importantes: la hauteur et la densité moyenne totale; tout se passe comme si les substances de croissance et la sève élaborée à circulation basipète étaient utilisées par priorité, dans le cas des familles à longue tige, à la partie supérieure du tronc, et ne parvenaient qu'en quantité insuffisante au bois qui se forme au niveau du sol. Quoi qu'il en soit, du fait des corrélations ainsi mises en évidence, il devrait être possible d'obtenir par voie d'amélioration des arbres dotés à la fois d'un bon accroissement en hauteur, d'une densité élevée et d'une faible décroissance métrique, trois facteurs éminemment favorables sur le plan qualitatif.

La corrélation génotypique très étroite que l'on observe entre densités moyennes totales et densités moyennes des branches est particulièrement intéressante: elle montre qu'en cas de nécessité (plants trop petits pour supporter un prélèvement à la tarière, ou trop peu nombreux pour permettre la réalisation de tests à caractère destructif), on pourrait avoir une assez bonne appréciation de la valeur moyenne relative des divers génotypes, au point de vue densité du bois, par étude des seules branches principales du premier verticille.

Il est très intéressant de noter la corrélation génotypique élevée (0,848) entre la largeur du cerne 1965 et la densité de ce cerne. La liaison est aussi positive (0,442), mais non significative, entre le volume et la densité totale moyenne, et il est possible que, contrairement à ce qui a été constaté pour toutes les autres essences résineuses, il n'y ait pas opposition entre croissance rapide et forte densité.

En effet, l'un de nous a montré (ILLY, 1966 b) que, chez le Pin maritime des Landes, les courbes de croissance en diamètre peuvent différer des courbes en S classiques, et présenter notamment, après une première période à accroissement rapide, qui se situe vers le 1er Juin, une seconde accélération aux environs de la mi-Août; par la suite, et jusqu'à une date parfois avancée de l'automne, l'augmentation du diamètre, tout en devenant moins rapide, demeure cependant non négligeable. Cette observation est à rapprocher de la précédente puisque les familles dotées d'une aptitude génotypique à prolonger beaucoup plus longtemps que les autres leur croissance diamétrale après l'arrêt de la pousse en hauteur, pourraient avoir à la fois des cernes plus larges et un bois plus dense, en raison de leur plus fort pourcentage de bois d'été.

Répétons cependant que cette expérience porte sur un trop petit nombre de familles et d'accroissements annuels pour permettre de conclure de façon définitive à ce sujet.

Les liaisons entre la forme et les différents caractères de croissance corroborent ce qui a été observé par ailleurs: la forme dans le jeune âge — c'est-à-dire essentiellement la rectitude du fût — est très liée à la hauteur. Le volume est lié davantage à la hauteur et au diamètre à mi-hauteur qu'au diamètre à la base.

43 — Estimation de l'héritabilité par analyse de variance à l'intérieur des descendants

On sait qu'on peut calculer l'héritabilité h^2 au sens strict dans des familles de demi-frères par une analyse de varian-

Tableau n° 4. — Calcul de l'héritabilité des diverses caractéristiques

		CM Traitement	CM Erreur	F 229	Héritabilité
Densité totale tiges en g/dm ³	Est	3766,6353	717,76645	5,25**	0,556
	Ouest	2355,9740	508,24342	4,64**	0,488
	Moyenne	2734,7800	388,39583	7,04**	0,748
Densité 1965 tiges	Est	4315,2164	1128,0910	3,83**	0,388
	Ouest	3431,3057	748,22149	4,59**	0,480
	Moyenne	3317,8219	544,88925	6,09**	0,652
Densité branches	Est	3338,3120	1341,1601	2,49*	0,216
	Ouest	6310,2615	1159,5811	5,44**	0,580
	Moyenne	4374,1553	889,51755	4,92**	0,520
Largeur cernes 1965 (en mm/10)	Est	506,82350	392,14159	1,29NS	(0,044)
	Ouest	780,85725	410,50123	1,90NS	(0,132)
	Moyenne	523,38737	305,15707	1,72NS	(0,108)
Note de forme sur 90		1403,9010	536,40358	2,62**	0,232
Hauteur (h) (en cm)		8074,3196	1930,4528	4,18**	0,432
Surface terrière à mi-hauteur (g ₁) (en cm ²)		138,45598	40,225222	3,44**	0,340
Surface terrière à la base (g ₂) (en cm ²)		4966,1362	996,75062	4,98**	0,528
Volume (h×g ₁) (en m ³)		260812,99	76132,251	3,43**	0,340

ce donnant le coefficient de corrélation intraclasse t , et que $h^2 = 4t$, à condition que l'on ait affaire à de vrais demi-frères; c'est le cas, on l'a vu (ILLY, 1966 a, op. cit.), dans cette expérience.

Le tableau n° 4 suivant donne les éléments de calcul et les résultats obtenus pour les 17 variables étudiées.

Comme pour les études analogues ayant déjà fait l'objet de publication, l'héritabilité calculée est en général plus forte pour les diverses variables se rapportant à la densité du bois que pour celles ayant trait à la croissance de l'arbre.

En ce qui concerne la densité des tiges, l'héritabilité la plus forte est celle de la densité moyenne, ce qui signifie que l'importante relative de l'effet environnement dans la variabilité totale y est moins importante que pour chaque côté pris isolément.

On ne doit pas s'en étonner car le milieu paraît effectivement exercer une action différente sur les deux orientations opposées, et ses effets peuvent, par suite, se compenser dans une certaine mesure. Bien que la décomposition en côté Est et côté Ouest présente un intérêt certain dans le cas particulier, il est clair que dans la pratique, c'est bien la densité moyenne qui importe, et il convient d'observer que la valeur de l'héritabilité trouvée en ce qui la concerne (à laquelle, il est vrai, on ne peut accorder qu'une confiance limitée, compte tenu de l'insuffisance de l'échantillonnage) est très élevée et voisine de celle obtenue par STONECYPHER et ZOBEL sur *Pinus taeda* de trois ans.

Le fait que l'héritabilité de la densité du seul cerne 1965 soit inférieure à celle de la densité totale est contraire à ce qui a généralement été observé dans les études similaires pour lesquelles cette héritabilité allait en augmentant, tout au moins pendant les premières années de la croissance; cette anomalie s'explique vraisemblablement par le fait que, pour une des familles (la famille 01.24), la densité du bois suit un schéma inverse du schéma normal, puisque la densité du cerne 1965 y est supérieure à la densité moyenne; pour toutes les autres, au contraire, elle est inférieure, ce qui concorde bien avec les observations antérieures de l'un

de nous (POLGE, 1964) suivant lesquelles, dans les toutes premières années de la croissance, la densité commence par décroître à partir de la moelle, avant d'augmenter, d'abord rapidement lors du passage du bois juvénile au bois adulte, puis beaucoup plus lentement au fur et à mesure du vieillissement de l'assise génératrice.

Pour ce qui est des diverses caractéristiques de croissance, on peut observer, bien que les valeurs d'héritabilité obtenues diffèrent parfois sensiblement des chiffres trouvés par STONECYPHER et ZOBEL sur *Pinus taeda* de 5 ans, que l'ordre des héritabilités décroissantes est le même, à savoir d'abord la hauteur, puis le diamètre à mi-hauteur, et enfin le volume.

L'héritabilité sur la surface terrière à mi-hauteur est nettement plus élevée que celle dont il a déjà été fait mention pour ce même test D 440 (ILLY, 1966 a, op. cit.), et qui avait été calculée, il est vrai, sur un beaucoup plus grand nombre de plants; celles sur la forme, la hauteur et le volume sont du même ordre de grandeur.

On pourrait s'étonner de trouver une héritabilité beaucoup plus faible pour la largeur du cerne 1965 que pour les surfaces terrières à la base et à mi-hauteur alors que les prélèvements ont été effectués à 0,60 m, c'est-à-dire toujours dans la moitié inférieure de la tige; la raison en est sans doute que, comme pour la densité, l'année 1965 n'a pas dû être une année normale pour la croissance, en sorte que les potentialités héréditaires n'auraient pas pu se manifester dans toute leur ampleur, la variabilité due au milieu étant presque aussi importante que celle due au génotype; pour les surfaces terrières, au contraire, qui intègrent la croissance d'un certain nombre d'années (nombre plus élevé au niveau du sol qu'à mi-hauteur), l'influence égalisatrice du cerne 1965 se trouve réduite, et ce d'autant que le nombre de cernes est plus élevé au niveau considéré.

Enfin, il convient d'observer que l'héritabilité de la densité moyenne des branches, bien que correspondant à une notion tout à fait abstraite, est relativement élevée, ce qui confirme que cette caractéristique peut servir utilement à distinguer entre elles les familles, et à en apprécier la valeur relative au point de vue de la densité du bois, puisque l'on sait que la corrélation génotypique entre densité moyenne des branches et densité moyenne des tiges est assez étroite.

44 — Estimation de l'héritabilité par la comparaison directe des descendants aux parents

Intuitivement, on perçoit beaucoup mieux la notion d'héritabilité en comparant les descendants aux parents qu'en examinant, comme nous l'avons fait au paragraphe précédent, les différences des familles de descendants entre elles. Cette comparaison directe, irréalisable chez les plantes annuelles, est fréquente chez les animaux et se pratique grâce à une analyse de la régression linéaire de la moyenne des descendants (par exemple des familles maternelles) sur la valeur des mères. On a dans ce cas $h^2 = 2b$, si b est le coefficient de la régression.

Mais, lorsque la population des parents et celle des descendants ont été élevées dans des conditions très différentes — et en particulier si les descendants sont encore à l'état juvénile — le coefficient de corrélation r est plus valable, en particulier parce qu'il tient compte des éventuelles différences de variance et de moyenne entre les deux populations (cf. ROBINSON, P., p. 611 in HANSON, W. D., and ROBINSON, H. F., 1963).

Tableau n° 5. — Héritabilité de la densité calculée d'après la corrélation ($h^2 = 2r$) entre des caractères de la moyenne des descendants et des caractères de l'arbre-mère

Arbres-mères Descendants	Densité totale Est	Densité cernes Est 1946-65	Densité cernes Ouest 1946-65	Densité moyen- ne totale	Densité moyenne cernes 1946-65
Densité totale Est . . .	0,56 (0,28**)				
Densité totale Ouest . . .			0,66 (0,33**)		
Densité Cerne 1965 Ouest			0,76 (0,38**)		
Densité branches Est . . .	0,44 (0,22*)	0,42 (0,21*)			
Densité moyenne totale . . .				0,72 (0,36**)	0,74 (0,37**)
Densité moyenne cerne 1965				0,88 (0,44**)	

La corrélation des familles de descendants avec les arbres-mères correspondants a été calculée pour un certain nombre de caractères dans tous les cas où, d'une part, la régression était significative, et où, d'autre part, les déviations par rapport à la droite de régression n'étaient pas significatives. Les résultats en sont présentés dans le tableau n° 5.

En fait, les échantillons utilisés n'étaient pas constitués par du bois élaboré durant les mêmes années, puisque les prélèvements ayant servi à la détermination des densités totales représentaient entre 40 et 50 cernes sur les arbres-mères, et en général 3 cernes seulement sur les descendants.

En outre, le seul accroissement annuel 1965, auquel on se réfère pour caractériser la période la plus récente de croissance sur les descendants, avait, dans les arbres-mères, une largeur beaucoup trop faible pour pouvoir faire l'objet de déterminations suffisamment précises, aussi bien au point de vue densité qu'au point de vue épaisseur; on a par suite utilisé pour ceux-ci des échantillons s'étendant sur les 20 derniers cernes (1946—1965), de façon à intégrer sur une plus longue période de temps les variations annuelles de climat.

On constate que les héritabilités calculées ainsi sont du même ordre de grandeur que celles calculées par la comparaison de familles de descendants (corrélation intraclasses), et on en conclut que la corrélation génétique entre la densité à l'état juvénile et la densité à l'état adulte est très élevée et voisine de 1.

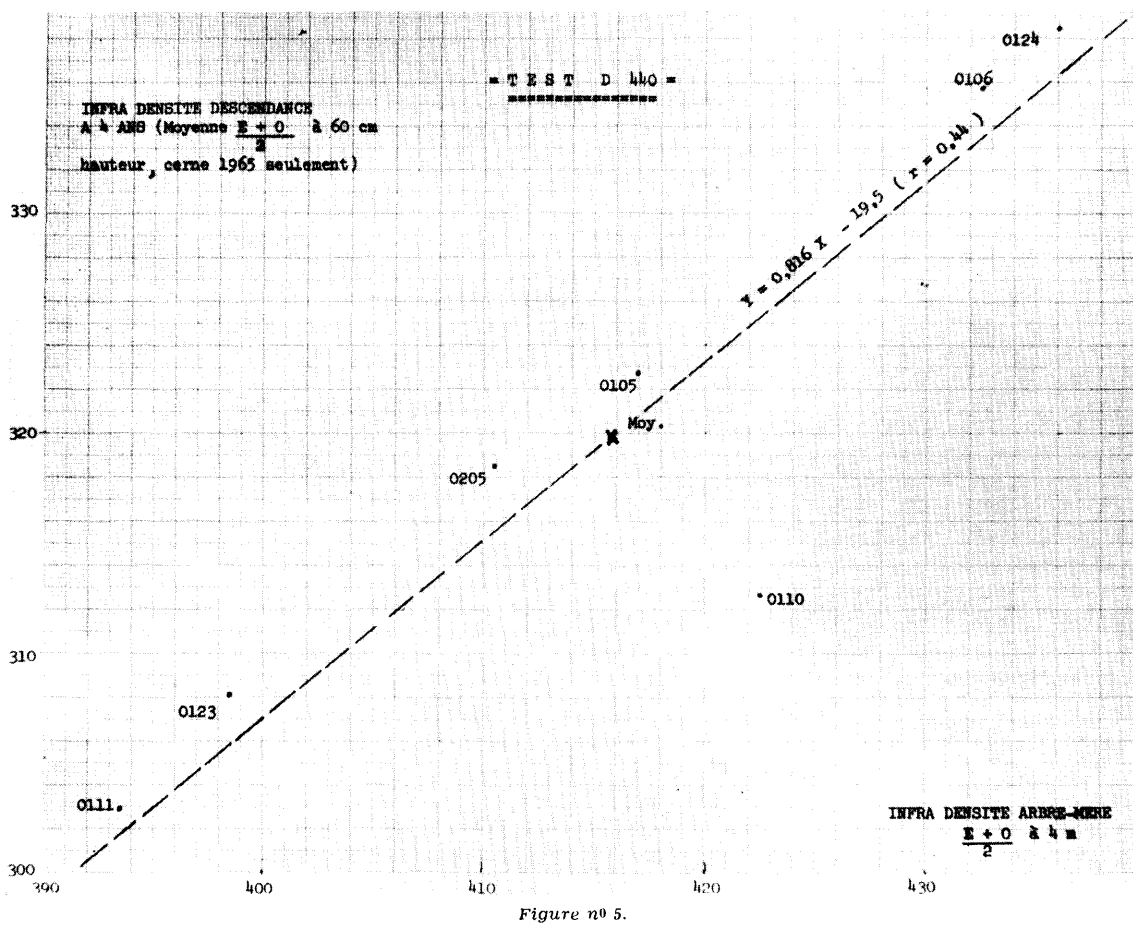
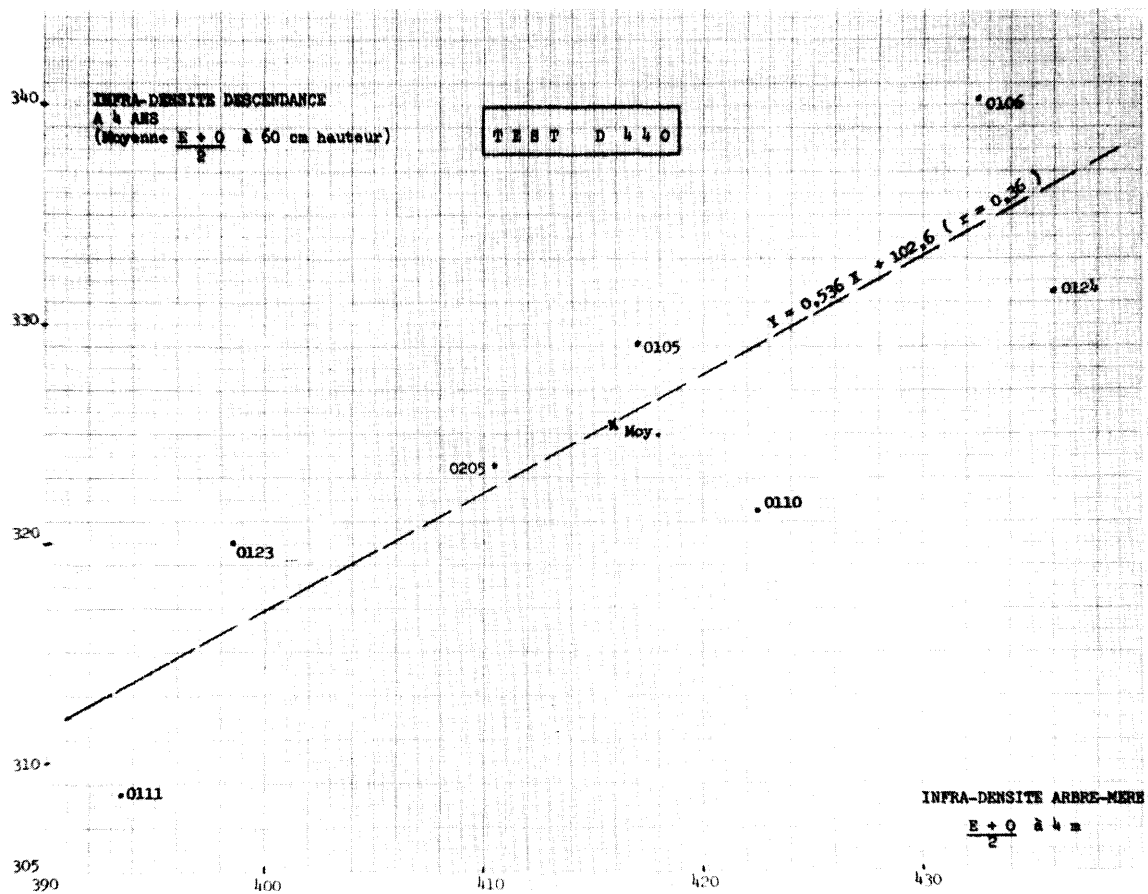
Comme dans le calcul par la corrélation intraclasses, l'héritabilité est plus forte pour la moyenne des mesures Est et Ouest que pour l'une d'elles.

Les deux meilleures régressions, celle de la densité totale du bois de tige des descendants d'une part, et de densité du seul cerne 1965 d'autre part, sur la densité totale des arbres-mères font l'objet des figures nos 4 et 5 qui montrent de façon nette l'influence de la densité des arbres-mères sur celle des descendants.

Discussion et conclusion

La détermination génétique de la densité est ainsi très forte chez le Pin maritime, et l'on peut espérer des gains génétiques élevés dans un programme d'amélioration, d'autant plus qu'il existe une très forte corrélation génétique entre la densité juvénile et la densité à l'état adulte, comme le montre la comparaison directe avec les arbres-mères.

Sur le plan méthodologique, on peut estimer aisément la densité au moyen de carottes de sondage extraites à la



tarière, ce qui permet des déterminations rapides à l'aide de tests non destructifs. L'information la plus complète est obtenue quand on utilise les renseignements donnés par deux carottes opposées Est et Ouest en raison de l'anisotropie du Pin maritime. On pourrait aussi utiliser, en sélection indirecte, la densité des branches qui a une bonne corrélation génétique avec la densité de la tige.

Enfin, l'éventualité d'une liaison génétique positive entre la densité et la croissance est fort intéressante, puisque ces deux caractères représentent des objectifs de sélection qui sont la plupart du temps antinomiques, et que la sélection combinée permettrait d'obtenir un gain de sélection élevé sur la production de matière sèche et le rendement en fibres à l'hectare.

Ce fait est à rapprocher de celui publié récemment par GILMORE, BOYCE et RYKER (1966) qui mettent en évidence, pour *Pinus taeda* dans l'Illinois du Sud, une corrélation phénotypique entre la densité et la croissance due à l'influence de l'humidité disponible pendant la période sèche. Toutefois, ces auteurs ne constatent pas de différences génétiques pour la densité, ce qui implique que l'essentiel de cette corrélation est constitué par la corrélation due au milieu. Le cas du Pin maritime est plus favorable, puisqu'au contraire — dans des conditions de milieu relativement plus homogènes, il est vrai — la corrélation est surtout d'ordre génétique; il semble bien que, chez cette essence, la largeur des accroissements annuels dépende pour une bonne part de son aptitude à pousser pendant l'été, ce qui expliquerait qu'elle soit liée à l'élaboration de bois de plus forte densité. Des études sont en cours pour déterminer les rythmes saisonniers de descendance et de greffes d'arbres plus; elles devraient fournir à ce sujet des renseignements précieux.

Summary

Title of the paper: *Study on inheritance of specific gravity and correlations with growth, by non-destructive tests on four years old seedlings of Pinus pinaster.*

Pinus pinaster in the Landes Forest is characterized by a strong anisotropy with larger annual rings and heavier wood on the eastern side of which the wood is almost but not quite similar to compression wood.

In this experiment 237 seedlings from 9 families have been tested to study 17 wood or growth characteristics, their correlations and their inheritance.

For each seedling, the sampling was constituted by two 5 mm increment cores (east and west) and two pieces of the principal eastern and western branches from the first whorl. With certain precautions so small samples are suitable specimens for that kind of research, and the damages to seedlings are so negligible that this procedure can be considered as a non-destructive one. The chief results are following:

For the western side (which corresponds to normal wood) the width and the specific gravity of the ring 1965 are *positively* and *significantly* correlated as well between families as within them.

Mean wood specific gravity is also correlated positively (but not significantly) with height (genetic correlation 0.68) and to mid-height area (0.375) but negatively with basal

area (−0.48); therefore it would be possible by tree improvement methods together to increase the total dry matter production and to reduce the taper of the stems.

Elsewhere between the families the shape of seedlings is better when they are taller.

The heritability has firstly been estimated by variance analysis between the progenies and the best values are 0.75 for mean wood density, 0.65 for 1965 ring density, 0.58 for western branches density, 0.53 for basal area and only 0.43 for height.

The relatively high value of heritability for branches and the high genetic correlation between mean density of branches and of stem wood show that if necessary branches could be used to appreciate the relative value of the families for wood quality.

The heritability has also been estimated by study of progeny-parent regressions with 7 families; the results are roughly in agreement with the preceding ones and show an high specific gravity inheritance.

At last some physiological considerations are developed to explain the unusual increase of specific gravity in *Pinus pinaster* when the annual rings are wider.

Références bibliographiques

- FARMER, R. E., WILCOX, J. R.: Variation in juvenile growth and wood properties in half-sib cottonwood families. Second Genetics workshop of the Society of American Foresters and the Seventh Lake States forest tree improvement conference, October 1965, U. S. Forest Service, Research paper NC-6, July 1966. — FIELDING, J. M., BROWN, A. G.: Variations in the density of the wood of Monterey pine from tree to tree. Leaflet 77, pp. 1—28, Commonwealth of Australia, Forestry and Timber Bureau, 1960. — GILMORE, A. R., BOYCE, S. G., RYKER, R. A.: The relationship of specific gravity of Loblolly pine to environmental factors in Southern Illinois. Forest Sci. 12, 399—405 (1966). — GOGGANS, J. F.: The correlation, variation and inheritance of wood properties in Loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Techn. Rep. 14, Forest tree improvement program, School of Forestry, North Carolina State College, 1962. — HANSON, W. D., ROBINSON, H. F.: Statistical genetics and plant breeding. Publ. 982, Nat. Acad. Sci., National Research Council, 623 p. (1963). — ILLY, G.: Recherche sur l'amélioration génétique du Pin maritime. Annales des Sciences Forestières 23 (4), 756—948 (1966). — ILLY, G.: Rythme saisonnier de croissance en diamètre et en hauteur du Pin maritime. Bulletin de la Société Botanique de France 114, 173—179 (1967). — MADDERN-HARRIS, J.: The heritability of wood density. Intern. Union of Forestry Research Organizations, Section 41 — Forest Products, Melbourne Meeting, 4—15 Octobre, 1965. — NICHOLLS, J. W. P., DADSWELL, H. E., FIELDING, J. M.: The heritability of wood characteristics of *Pinus radiata*. Silvae genetica 13, 57—58 (1964). — POLGE, H.: Contribution à l'étude de la qualité du bois des principales essences résineuses exotiques utilisées dans les reboisements français — Echantillons provenant de l'Arboretum de Royat. Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts et de la Station de Recherches et Expériences, tome XX, fascicule 3, 1963. — POLGE, H.: Le bois juvénile des conifères. Revue forestière française 1964. — POLGE, H.: Etablissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants — Applications dans les domaines technologique et physiologique. Annales des Sciences forestières, tome XXIII, fascicule 1, 1966. — STONECYPHER, R. W., CECIL, F. C., ZOBEL, B. J.: Inheritance of specific gravity in two and three-year-old seedlings of Loblolly pine. Tappi 47, 405—407 (1964). — STONECYPHER, R. W., ZOBEL, B. J.: Inheritance of specific gravity in five-year-old seedlings of Loblolly pine. Tappi 49, 303—305 (1966). — ZOBEL, B. J.: Inheritance of wood properties in conifers. Silvae Genetica 10, 65—70 (1961).