

# Variabilité infraspecifique du poids de la graine chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco)

Par Y. BIROT

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

(Reçu Février 1972)

## Introduction

Une partie importante du travail d'amélioration d'une espèce consiste à saisir et expliquer la variabilité infraspecifique (provenances) de certains caractères.

Pour les populations naturelles, cette variabilité a des causes multiples; parmi celles-ci les modifications dues à l'environnement (pression de sélection) sont les plus importantes.

La méthode d'étude la plus classique est la plantation comparative de provenances ou certains caractères sont observés:

- croissance en hauteur, diamètre
- ramifications
- caractères anatomiques et morphologiques
- rythmes de croissance, débourrement, arrêt de croissance
- résistance au froid, aux maladies etc...

La plantation comparative multistationnelle permet d'apprécier des interactions toujours possibles entre génotype et milieu.

On peut également aborder cette variabilité, par l'étude biosystématique du matériel de reproduction lui-même: les cônes et les graines. Cette méthode a été utilisée par de nombreux auteurs. Pour le Douglas on peut citer les travaux de ALLEN (1960-61) et SZIKLAI (1969), basés sur des observations morphologiques et microscopiques. On peut citer également les travaux de EL LAKANY et SZIKLAI (1971) utilisant des techniques plus fines: étude des caractéristiques nucléaires des cellules du protoderme de l'embryon.

L'étude ci-dessous a pour but d'examiner la variabilité naturelle infraspécifique du poids de la graine chez le Douglas. L'échantillonnage de provenances est assez abondant, puisque assurant une couverture importante de l'aire de répartition de cette espèce. L'objectif est de découvrir d'éventuelles lois de variabilité en fonction de la localisation géographique des provenances.

## 1. — Matériel végétal et méthode d'étude

L'ensemble des provenances de Douglas, dont les graines ont été récoltées par la section 22 de l'I.U.F.R.O. en 1966-67, 1968 et 1969 (BARNER 1966) constitue un matériel de base particulièrement riche. En effet le nombre des provenances, et la précision de leur localisation, sont l'intérêt majeur de cette collection. Les provenances décrites et localisées par le tableau 1 et la fig. 1 ont été échantillonées sur une aire allant de 31° 54' N à 54° 52' N en latitude et 105° 40' W à 127° 27' W en longitude.

Territorialement, les provenances étudiées se répartissent de la manière suivante:

Colombie Britannique	53
Washington	49
Oregon	24
Californie	24
Colorado	16
Utah	1
Arizona	11
New Mexico	11

189

Après tri densimétrique (1) des graines, 4 échantillons de 100 graines pleines par provenance ont été pesés, permettant le calcul du poids moyen de la graine; celui-ci est exprimé par le poids de 1000 graines pleines. Une provenance est généralement représentée par une quinzaine d'arbres-mères; cependant en ce qui concerne certaines provenances orientales, ce nombre est souvent plus faible, et les lots de graines sont insuffisants pour effectuer les 4 répétitions. Enfin pour certains lots le nombre d'arbres-mères n'est pas connu pour diverses raisons: récolte dans des caches d'écureuil par exemple.

La méthode d'étude consiste à essayer «d'expliquer» la variabilité observée du poids de la graine en fonction des trois paramètres géographiques suivants: latitude, longitude, altitude. La régression progressive multiple est un outil mathématique bien adapté à ce genre d'analyse; nous

(1) Le tri densimétrique consiste à séparer les graines vides des pleines par flottage dans l'ether de pétrole.

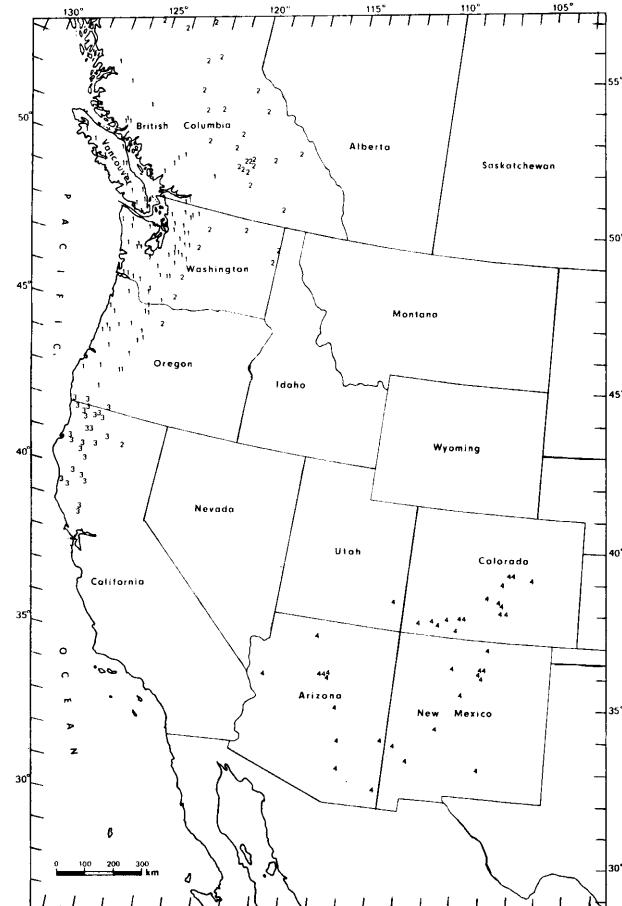


Fig. 1. — Localisation des provenances de Douglas.

Tableau 1. — Description des provenances et poids de 1000 graines pleines.

N°	Noms	Latitude N	Longitude W	(1) Altitude en pieds	(2) Nombre d'arbres	(3) Groupe 1. 2. 3. 4.	Poids de 1000 graines pleines	Année de récolte
<b>CANADA: British Columbia</b>								
1001	Stoner	53° 37' 30"	122° 40' 30"	1800—2000	15	2	8,75	1966/67
1002	Dean	52° 48' 00"	126° 57' 30"	20	15	1	9,50	1966/67
1003	Alexandria	52° 41' 30"	122° 26' 00"	1900—2400	15	2	9,38	1966/67
1004	Stuie	52° 22' 00"	126° 00' 00"	750	16	1	10,37	1966/67
1005	Williams Lake	52° 06' 45"	122° 00' 00"	2000	15	2	10,94	1966/67
1006	Tatla	51° 44' 00"	124° 44' 24"	2900	16	1	11,14	1966/67
1007	Clearwater	51° 39' 25"	120° 00' 00"	1500	16	2	9,78	1966/67
1008	Golden	51° 23'	117° 00'	2700—3000	15	2	9,59	1966/67
1009	Klina Klini	51° 13' 30"	125° 34' 50"	2000	7	1	9,11	1966/67
1010	Barriere	51° 12' 15"	120° 09' 45"	1400	15	2	10,16	1966/67
1011	Klina Klini	51° 07' 50"	125° 35' 30"	500	7	1	8,35	1966/67
1012	Klina Klini	51° 07' 00"	125° 35' 45"	10	15	1	11,14	1966/67
1013	Revelstoke	51° 00'	118° 12'	2000	15	2	9,08	1966/67
1014	Eagle Bay	50° 56'	119° 13'	1300—1600		2	10,52	1966/67
1015	Blind Bay	50° 53'	119° 24'	1200—1500		2	9,93	1966/67
1016	White Lake	50° 07'	119° 15'	1700		2	9,92	1966/67
1017	Squilax	50° 50'	119° 34'	1900	16	2	9,91	1966/67
1018	Salmon Arm	50° 44'	119° 13'	1400—1700	16	2	9,15	1966/67
1019	Monte Creek	50° 37'	119° 54'	2000—2200	17	2	10,57	1966/67
1020	Pillar Lake	50° 35'	119° 38'	3000		2	9,97	1966/67
1021	D'Arcy	50° 33' 24"	122° 30' 00"	900	15	1	11,40	1966/67
1022	Fly Hill	50° 32'	119° 24'	2500		2	10,98	1966/67
1023	Jeune Landing	50° 27' 00"	127° 27' 00"	550	15	1	10,20	1966/67
1024	Owl Creek	50° 20' 00"	122° 43' 30"	700	15	1	10,31	1966/67
1025	Nimkish	50° 19' 00"	126° 53' 00"	300	15	1	8,07	1966/67
1026	Stella Lake	50° 17' 00"	125° 28' 00"	500	15	1	9,01	1966/67
1027	Alta	50° 11' 30"	122° 52' 30"	2100	15	1	8,42	1966/67
1028	Marratt	50° 04' 20"	120° 51' 00"	2700—3000	15	1	11,50	1966/67
1029	Thasis	49° 47' 30"	126° 38' 20"	50	11	1	8,85	1966/67
1030	Squamish	49° 46' 40"	123° 09' 00"	50	15	1	9,12	1966/67
1031	Gold River	49° 45' 00"	126° 04' 00"	300	15	1	9,44	1966/67
1032	Courtenay	49° 41' 45"	125° 03' 30"	220	15	1	10,28	1966/67
1033	Forbidden Plateau	49° 39' 45"	125° 09' 20"	2000	15	1	9,01	1966/67
1034	Sechelt	49° 30' 40"	123° 52' 55"	600	15	1	8,93	1966/67
1035	Nelson	49° 30'	117° 16'	2500—2900	15	2	8,25	1966/67
1036	Alberni	49° 19' 30"	124° 51' 00"	450	15	1	10,69	1966/67
1037	Franklin River	49° 06' 00"	124° 46' 00"	500	15	1	9,06	1966/67
1038	Chilliwack	49° 06' 00"	121° 42' 00"	3000	15	1	8,30	1966/67
1039	Chilliwack	49° 04' 24"	121° 48' 00"	550	15	1	9,67	1966/67
1040	Cassidy	49° 03' 30"	123° 57' 00"	650	15	1	10,23	1966/67
1041	Caycuse	48° 55' 25"	124° 26' 00"	700	15	1	10,41	1966/67
1042	Duncan	48° 45' 00"	123° 45' 00"	200	15	1	10,74	1966/67
1043	San Juan	48° 34' 50"	124° 04' 48"	700	15	1	9,73	1966/67
1044	Jordan River	48° 28' 30"	124° 14' 00"	800	15	1	7,69	1966/67
1045	Sooke	48° 24' 00"	123° 44' 00"	150	15	1	8,66	1966/67
1105	Mc Leod Lake	54° 52'	122° 53'	2500	sq. c.	2	8,97	1968
1106	Fort St. James	54° 29'	124° 15'	2800	sq. c.	2	9,73	1968
1107	Babine Lake	54° 27'	125° 27'	2700	sq. c.	2	9,33	1968
1108	Wansa Lake	53° 46'	122° 06'	2900	sq. c.	2	8,60	1968
1109	Dunster	53° 07'	119° 50'	2700	sq. c.	2	9,12	1968
1110	Clemia	52° 35'	119° 05'	2900	sq. c.	2	9,07	1968
1111	Horsefly	52° 18'	121° 19'	2700	sq. c.	2	8,25	1968
1112	Clinton	51° 09'	121° 30'	3400	sq. c.	2	9,58	1968
<b>U.S.A. Washington</b>								
1046	Diablo Dam	48° 43'	121° 07'	1300—1500	15	1	11,08	1966/67
1047	Concrete	48° 39'	121° 43'	1300—1800	17	1	10,93	1966/67
1048	Republic	48° 36'	118° 44'	2400	16	2	12,21	1966/67
1049	Bacon Point	48° 36'	121° 23'	1500—1800	15	1	10,27	1966/67
1050	Marblemount	48° 35'	121° 24'	400	15	1	11,01	1966/67
1051	Segro Wooley	48° 32'	122° 19'	200	16	1	9,79	1966/67
1052	Twisp	48° 23'	120° 24'	2400—2800	15	2	13,50	1966/67
1053	Darrington	48° 16'	121° 38'	500	15	1	9,88	1966/67
1054	Arlington	48° 13'	122° 04'	300	15	1	9,50	1966/67
1055	Newport	48° 12'	117° 03'	2400	15	2	12,01	1966/67
1056	Sloan Creek	48° 05'	121° 18'	2000—2300	17	1	11,72	1966/67
1057	Granite Falls	48° 05'	122° 02'	300	19	1	8,25	1966/67
1058	Lake Crescent	48° 04'	124° 00'	1000	15	1	9,34	1966/67
1059	Perry Creek	48° 03'	121° 28'	1900—2100	16	1	11,22	1966/67
1060	Sequim	48° 02'	123° 02'	100—300	16	1	8,40	1966/67
1061	Louella Guard Station	48° 00'	125° 05'	1500	15	1	9,23	1966/67
1062	Forks	47° 59'	124° 24'	300	15	1	9,18	1966/67
1063	Gold Bar	47° 51'	121° 39'	400	15	1	9,20	1966/67
1064	Hoh River	47° 48'	123° 58'	800	15	1	10,57	1966/67

(Continuation de Tableau 1)

N°	Noms	Latitude N	Longitude W	(1) Altitude en pieds	(2) Nombre d'arbres	(3) Groupe 1. 2. 3. 4.	Poids de 1000 graines pleines	Année de récolte
1065	Spokane	47° 47'	117° 12'	1800—2200	15	2	13,47	1966/67
1066	Scenic	47° 43'	121° 08'	2900—3300	9	1	9,78	1966/67
1067	Skykomish	47° 42'	121° 20'	1000	15	1	10,96	1966/67
1068	Chiwaukum	47° 41'	120° 44'	1800	16	2	13,55	1966/67
1069	North Bend	47° 28'	121° 45'	500	16	1	9,04	1966/67
1070	Denny Creek	47° 24'	121° 32'	1600—2000	14	1	10,56	1966/67
1071	Keechelus Lake	47° 23'	121° 22'	2600	15	1	10,69	1966/67
1072	Chester Morse Lake	47° 22'	121° 40'	1800—2200	16	1	9,84	1966/67
1073	Humpalipis	47° 19'	123° 54'	450	17	1	9,23	1966/67
1074	Matlock	47° 18'	123° 26'	1500—1800	15	1	9,46	1966/67
1075	Enumclaw	47° 16'	121° 56'	800	15	1	10,97	1966/67
1076	Matlock	47° 15'	123° 25'	400	16	1	10,76	1966/67
1077	Shelton	47° 15'	123° 12'	300	15	1	10,80	1966/67
1078	Cle Elum	47° 13'	121° 07'	2100	15	1	11,15	1966/67
1079	Parkway	47° 02'	121° 34'	2400	15	1	10,82	1966/67
1080	Yelm	47° 01'	122° 44'	200	15	1	11,19	1966/67
1081	Adler Lake	46° 48'	122° 17'	1400	15	1	9,04	1966/67
1082	Rimrock	46° 40'	121° 02'	2500	15	2	12,99	1966/67
1083	Packwood	46° 34'	121° 40'	1900—2400	15	1	9,02	1966/67
1084	Packwood	46° 34'	121° 42'	1000	16	1	11,31	1966/67
1085	Randle	46° 33'	122° 03'	1100	16	1	11,13	1966/67
1086	Naselle	46° 22'	123° 44'	100—200	15	1	11,25	1966/67
1087	Skamokawa	46° 21'	123° 30'	600—800	16	1	10,51	1966/67
1088	Castle Rock	46° 19'	122° 52'	500	15	1	9,95	1966/67
1089	Cathlamet	46° 18'	123° 16'	500—800	15	1	10,47	1966/67
1090	Cougar	46° 05'	122° 18'	1500—1800	15	1	10,50	1966/67
1091	Yale	46° 00'	122° 22'	400	16	1	12,23	1966/67
1092	Glenwood	46° 00'	121° 10'	1600	16	2	14,11	1966/67
1093	Willard	45° 48'	121° 41'	1500—1800	15	1	11,51	1966/67
1095	Prindle	45° 37'	122° 08'	1500	14	1	10,63	1966/67
<i>U.S.A. Oregon</i>								
1094	Vernonia	45° 46'	123° 13'	700	15	1	11,58	1966/67
1096	Sandy	45° 23'	122° 18'	900	15	1	11,03	1966/67
1097	Cherryville	45° 19'	122° 08'	2000—2400	15	1	11,19	1966/67
1098	Hebo	45° 13'	123° 51'	400—600	15	1	10,12	1966/67
1099	Pine Grove	45° 06'	121° 23'	2400	15	2	14,40	1966/67
1100	Grand Ronde Agency	45° 06'	123° 36'	500—700	15	1	10,89	1966/67
1101	Waldport	44° 24'	123° 52'	100—300	15	1	9,82	1966/67
1102	Upper Soda	44° 23'	122° 12'	3000—3500	15	1	11,62	1966/67
1103	Coquille	43° 12'	124° 10'	100—400	15	1	10,02	1966/67
1104	Brookings	42° 07'	124° 12'	800—1200	15	3	10,95	1966/67
1113	Mill City	44° 48'	122° 42'	550	15	1	10,79	1968
1114	Detroit	44° 44'	122° 10'	1600	17	1	11,18	1968
1115	Corvallis	44° 42'	123° 13'	250	16	1	11,49	1968
1116	Burnt Woods	44° 36'	123° 42'	1100	17	1	10,19	1968
1117	Marion Forks	44° 30'	122° 00'	3500	11	1	11,39	1968
1118	Marys Peak	44° 30'	123° 34'	3200—3300	15	1	11,52	1968
1119	Eugene	44° 01'	123° 23'	700	16	1	12,35	1968
1120	Oakridge	43° 54'	122° 22'	2900	17	1	13,07	1968
1121	Steamboat	43° 22'	122° 31'	5250	15	1	12,95	1968
1122	Steamboat	43° 20'	122° 42'	1700	3	1	14,65	1968
1123	Roseburg	43° 19'	123° 30'	800—1000	16	1	11,99	1968
1124	Wolf Creek	42° 41'	123° 23'	1400	15	1	12,38	1968
1125	Cave Junction	42° 11'	123° 40'	1300—1500	16	3	14,81	1968
1126	Ashland	42° 05'	122° 39'	1900	15	3	15,23	1968
<i>U.S.A. California</i>								
1127	Happy Camp	41° 57'	123° 30''	3200	15	3	13,85	1968
1128	Gasquet	41° 51'	123° 59'	400	17	3	13,35	1968
1129	Seiad Valley	41° 48'	123° 00'	2400—2800	19	3	16,82	1968
1130	Hawkinsville	41° 47'	123° 40'	3500	14	3	16,13	1968
1131	Scott Bar	41° 44'	123° 06'	3200—3400	17	3	17,65	1968
1132	Fort Jones	41° 43'	122° 50'	3800	15	3	16,88	1968
1133	Happy Camp	41° 39'	123° 31'	4100	16	3	14,23	1968
1134	Sawyers Bar	41° 17'	123° 08'	3700—3900	16	3	16,57	1968
1135	Sawyers Bar	41° 16'	123° 09'	4800	15	3	14,23	1968
1136	Dunsmuir	41° 12''	122° 18'	3300	14	3	15,81	1968
1137	Burney	41° 05'	121° 39'	3350	15	2	19,24	1968
1138	Arcata	40° 55'	123° 50'	1500—1700	16	3	11,65	1968
1139	Weaversville	40° 54'	122° 44'	3600—3900	17	3	15,49	1968
1140	Arcata	40° 54'	123° 46'	2900	18	3	13,81	1968
1141	Big Bar	40° 47'	123° 12'	4100—4500	18	3	16,90	1968
1142	Big Bar	40° 43'	123° 18''	3250	15	3	17,24	1968
1143	Wildwood	40° 23'	123° 00'	3900	16	3	15,34	1968

(Continuation de Tableau 1)

N°	Noms	Latitude N	Longitude W	(1) Altitude en pieds	(2) Nombre d'arbres	(3) Groupe 1. 2. 3. 4.	Poids de 1000 graines pleines	Année de récolte
1144	Covelo	39° 55'	123° 18'	3000	17	3	14,86	1968
1145	Covelo	39° 48'	122° 56'	5100	15	3	17,24	1968
1146	Alder Springs	39° 39'	122° 45'	4500	16	3	19,04	1968
1147	Fort Bragg	39° 30'	123° 43'	200	7	3	10,93	1968
1148	Willits	39° 23'	123° 25'	1800	17	3	12,37	1968
1149	Lower Lake	38° 50'	122° 42'	3100	15	3	15,82	1968
1150	St. Helena MT.	38° 40'	122° 36'	2200—2500	13	3	11,87	1968
<i>U.S.A. Colorado</i>								
1155	Monument Nursery	39° 05'	104° 55'	7300	10	4	13,09	1969
1156	U.S. Air Force Academy	39°	104°	7500	8	4	13,94	1969
1157	Coaldale — Hayden Cr.	38° 20'	105° 50'	7500	50	4	14,17	1969
1158	Wetmore, Newlin Cr.	38° 15'	105° 15'	8800—8900	100	4	12,07	1969
1159	Willow Creek	37° 38'	106° 35'	9000	10	4	12,96	1969
1160	Pine River Bayfield	37° 20'	107° 34'	7400	25	4	15,92	1969
1161	Pagosa Springs	37° 15'	106° 52'	8000	50	4	14,26	1969
201	Mt. Hermann	39° 07'	104° 56'	8000	1	4	14,54	1969
204—5	Cripple Creek	38° 48'	105° 08'	9500	2	4	11,15	1969
207	Smith Campground	38° 12'	105° 07'	7200	1	4	14,12	1969
209—								
211	Rye Hwy 165	37° 55'	104° 57'	7400	3	4	14,58	1969
212—								
215	Laveta Pas	37° 55'	105° 08'	9095	4	4	13,70	1969
217—				8400	4	4	14,07	1969
221								
(—218)	Fork	37° 38'	106° 42'					
222—								
226	Devils Creek	37° 34'	107° 18'	6600—6700	5	4	16,17	1969
227—								
230	Hermosa Creek	37° 26'	107° 53'	7200	4	4	15,59	1969
234—								
238	Mesa Verde 7, N.	37° 19'	108° 25'	8200	5	4	14,04	1969
<i>U.S.A. Arizona</i>								
1162	Kiabab Plateau	36° 30'	112° 15'	7900	100	4	13,44	1969
1163	Government Hill	35° 21'	111° 57'	8200	10	4	13,41	1969
1164	San Francisco Peak	35° 20'	111° 40'	9000	50	4	13,67	1969
1165	San Francisco Peak	35° 20'	111° 40'	9000	50	4	13,63	1969
1166	Apache	33° 30'	109° 10'	?	50	4	10,49	1969
250	Gout. Hill	35° 21'	111° 37'	8200	1	4	16,04	1969
255—								
259	Kingam	35°	114°	7800	5	4	13,35	1969
264—								
268	Ponderosa Campground	34° 18'	111° 03'	5200	5	4	18,63	1969
270—								
274	Pinal Mt. Lookout	33° 17'	110° 51'	7200—8100	5	4	19,43	1969
275—								
280								
(—276)	Mt. Lemmon	32° 23'	110° 41'	7600	5	4	13,87	1969
282—								
286	Chirachua Mt.	31° 54'	109° 14'	6100—6200	5	4	16,73	1969
<i>U.S.A. Utah</i>								
240—								
244	Indian Creek	37° 53'	109° 26'	8600	5	4	17,18	1969
<i>U.S.A. New-Mexico</i>								
287—								
292	Cherry Creek Camp ground	32° 55'	108° 12'	6800—7000	6	4	15,46	1969
293—								
297	Mongollon Road	33° 24'	108° 46'	6600	5	4	14,87	1969
298—								
302	Magdalina Mt. Hop Canyon	34° 03'	107° 12'	8200	5	4	13,10	1969
303—								
306	Sandia Mt.	35° 12'	106° 25'		4	4	15,87	1969
309—								
313	Pecos, Holy Ghost Campground	35° 46'	105° 40'	7850	5	4	13,67	1969
314—								
318								
(—317)	Borrego Mesa Dinner Canyon	35° 58'	105° 48'	7900—8400	4	4	16,09	1969
320		36° 04'	105° 38'	9400	1	4	12,70	1969

N°	Noms	Latitude N	Longitude W	(1) Altitude en pieds	(2) Nombre d'arbres	(3) Groupe 1. 2. 3. 4.	Poids de 1000 graines pleines	Année de récolte
321—								
325	Goathill Campground	36° 42'	105° 31'	7600	5	4	13,87	1969
1167	Dinner Canyon	36° 04'	105° 38'	9600	10	4	12,34	1969
1168	Clear Creek	36° 03'	106° 50'	9410	50	4	12,68	1969
1169	N. of James Canyon	32° 55'	105° 30'	8000	50	4	15,26	1969

(1) Cette unité de mesure a été conservée étant donné le caractère international de l'expérimentation sur ces provenances.

(2) Le nombre d'arbres-mères n'est pas toujours connu. Lorsqu'il est indiqué 50 ou 100 il s'agit généralement de récoltes faites dans des caches d'écreureuil.

(3) 1 groupe côtier septentrional. — 2 groupe est des Cascades. — 3 groupe côtier méridional. — 4 groupe intérieur.

l'avons utilisé en prenant comme variables explicatives les variables suivantes:

— latitude, longitude, altitude

— latitude  $\times$  longitude, latitude  $\times$  altitude, longitude  $\times$  altitude

— (latitude)<sup>2</sup>, (longitude)<sup>2</sup>, (altitude)<sup>2</sup>. (2)

Les deux derniers groupes de variable sont des combinaisons ou des transformations des trois variables élémentaires, latitude, longitude, altitude. Elles sont proposées pour tenter une meilleure explication du poids de 1000 graines, par l'équation de régression multiple.

(2) Les calculs ont été effectués par la station de Biométrie du C.N.R.F.

La régression progressive multiple consiste à expliquer une variable z, par des variables «explicatives» t, u, v, x, y, avec une équation de la forme:

$$z = a + b \cdot t + c \cdot u + d \cdot v + e \cdot x + f \cdot y$$

Au préalable on calcule les coefficients de corrélations totales entre toutes les variables, z, t, u, v, x, y. On calcule ensuite l'équation de régression de la variable z en fonction de la variable explicative la mieux corrélée avec elle. On teste alors l'introduction successive des autres variables dans l'équation, dans l'ordre de l'importance de leur corrélation avec z. Le test porte sur:

— la signification des coefficients b, c, d, etc...

— la signification de l'ajustement proposé

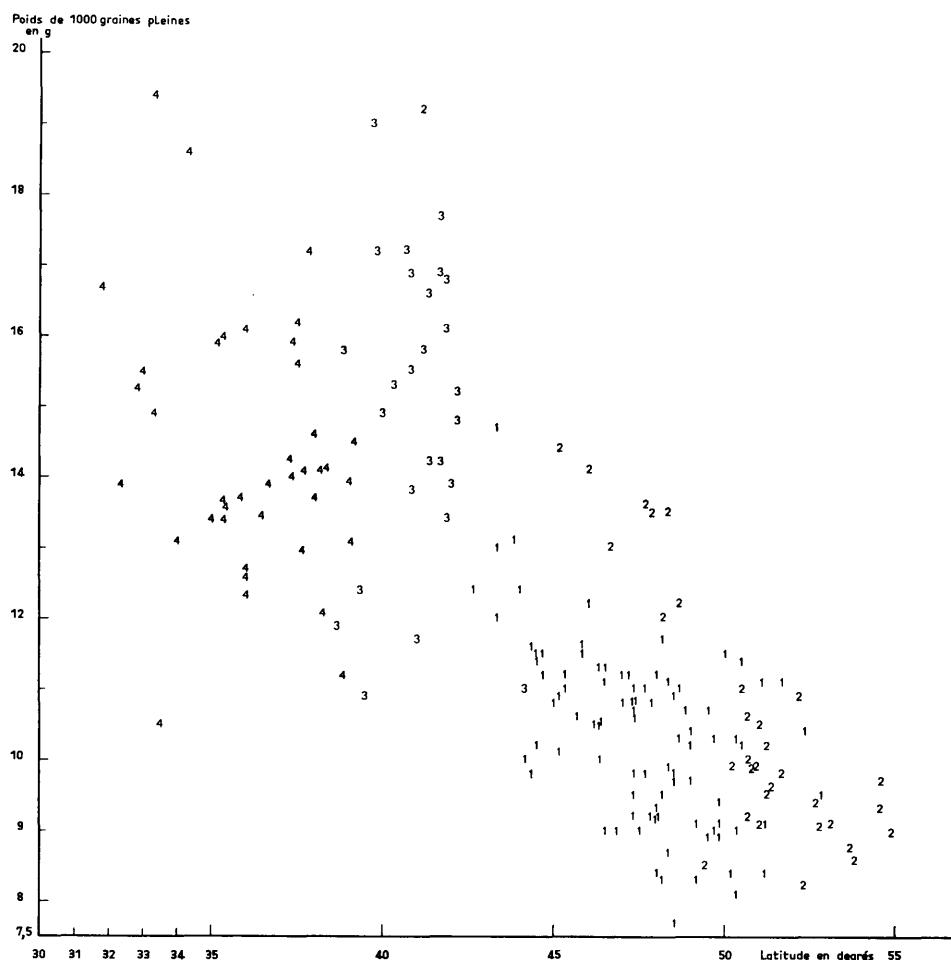


Fig. 2. — Poids de la graine et latitude. — 1 provenances du groupe côtier septentrional. — 2 provenances du groupe est des Cascades. — 3 provenances du groupe côtier méridional. — 4 provenances du groupe intérieur.

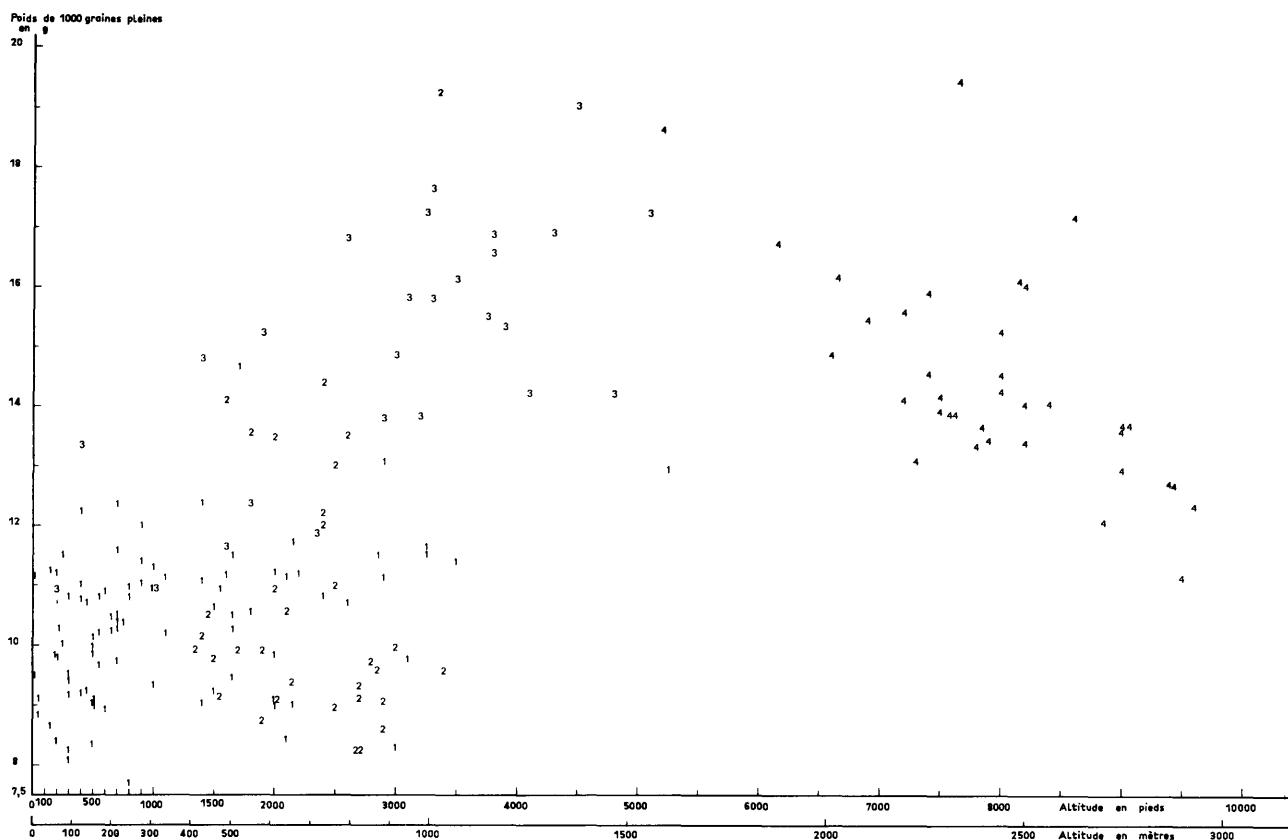


Fig. 3. — Poids de la graine et altitude (mêmes symboles que précédemment).

— la valeur de l'écart-type résiduel qui doit diminuer avec l'introduction d'une nouvelle variable pour rendre l'«explication» de  $z$  plus précise.

— la valeur du coefficient de corrélation multiple.

Par ailleurs, de nombreux auteurs reconnaissent chez le Douglas *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO, deux sous-espèces:

— *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO ssp *menziesii*, ou Douglas vert.

— *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO ssp *glaucescens* (BAILEY) SCHWERIN, ou Douglas bleu.

A l'intérieur de ces deux formes, existe également une variabilité considérable. Il est bien évident que l'explication du poids de la graine sera d'autant plus valide et précise que l'échantillon étudié constitue une entité génétique réelle. Avant tout calcul, il convient donc d'essayer de définir de tels ensembles dans la masse des provenances représentées. Les équations de régression calculées pour chacune des entités permettront de valider a posteriori les distinctions établies suivant l'allure des lois de variabilité trouvées.

## 2. — Résultats

### 2.1 Groupement des provenances préalable à l'analyse

La littérature forestière abonde d'études sur la variabilité du Douglas; beaucoup de résultats pourraient être utilisés pour tenter ce groupement. Cependant, ils sont presque tous basés sur l'observation de plantations comparatives, ou sur des considérations botaniques et taxonomiques.

Pour éviter tout a priori, nous avons préféré fonder nos distinctions sur:

- la valeur du poids de 1000 graines par provenance
- la localisation géographique des provenances

Nous avons cherché à visualiser des entités en représentant graphiquement les couples de points poids de la graine-latITUDE, poids de la graine-longitude, poids de la graine-altITUDE (cf. fig. 2, 3, 4). Cette observation graphique permet de distinguer:

a) un ensemble de provenances méridionales et intérieures, originaires des états de New Mexico, Arizona, Colorado, Utah (cf. fig. 1). En effet ce groupe se signale par:

- une graine assez lourde
- une latitude très basse
- une longitude assez faible
- une altitude très élevée (de 1500 à plus de 3000 m).

Les points représentatifs de ce groupe sont figurés par le chiffre 4 (fig. 1, 2, 3, 4). Nous appellerons cet ensemble *groupe intérieur*.

b) un ensemble de provenances dont le poids de la graine est très variable, mais appartenant à des états côtiers: Colombie Britannique, Washington, Oregon. Dans cet ensemble, il est possible de distinguer deux sous-ensembles.

— en effet, il est apparu que les provenances situées à l'est, ou sur le versant est de la chaîne des Cascades, avaient à latitude égale une graine plus lourde que les provenances situées à l'ouest. Il en est de même pour certaines provenances de la Colombie Britannique intérieure. Les provenances ont été localisées avec précision au moyen de la carte en 200 000e. Nous appellerons ce sous-ensemble *groupe «est des Cascades»*. Les points représentatifs de ce groupe sont figurés par le chiffre 2 (fig. 1, 2, 3, 4).

— dans le sous-ensemble des provenances côtières ou situées à l'ouest de la ligne de crête de la chaîne des Cascades, le poids de la graine permet encore de distinguer deux groupes:

- un groupe de provenances à graine lourde, caractérisé en outre par:

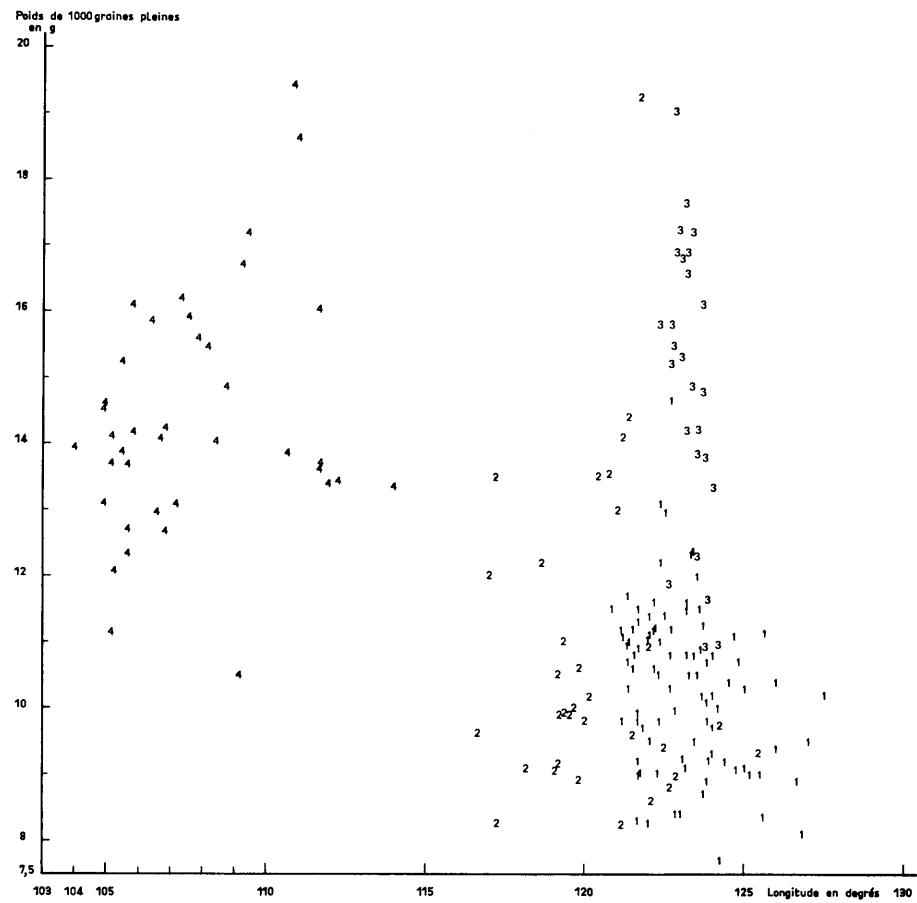


Fig. 4. — Poids de la graine et longitude (mêmes symboles que précédemment).

- Une latitude méridionale (Sud de l'Oregon, Californie)
- Une altitude assez élevée (beaucoup de provenances sont situées à plus de 1000 m).

Nous appellerons ce groupe «groupe côtier méridional»; les points représentatifs de ce groupe sont figurés par le chiffre 3 (cf. fig. 1, 2, 3, 4).

○ un groupe de provenances à graine plus légère caractérisé en outre par:

- Une latitude plus nordique (nord de l'Oregon, Washington, Colombie Britannique)
- Une altitude variable et moyennement élevée.

Nous appellerons ce groupe «groupe côtier septentrional»; les points représentatifs de ce groupe sont figurés par le chiffre 1 (fig. 1, 2, 3, 4).

Nous pouvons donc retenir finalement 4 groupes de provenances, à l'intérieur de chacun desquels sera calculée la régression progressive multiple. Ce sont:

- groupe côtier septentrional
- groupe côtier méridional
- groupe est des Cascades
- groupe intérieur

## 2.2. Explication du poids de la graine par les variables géographiques

### 2.2.1. Le groupe côtier septentrional:

#### a) Les corrélations totales

Le tableau n° 2 donne les corrélations totales entre variables, à expliquer ou explicatives. Il apparaît que le poids de la graine est significativement:

- lié négativement à la longitude, mais faiblement
- lié positivement à l'altitude mais faiblement
- lié négativement à la latitude, un peu plus fortement.

On peut remarquer cependant que les trois variables géographiques sont corrélées entre elles de façon significative. Latitude et longitude sont corrélées positivement, l'altitude étant corrélée négativement aux deux autres variables. Ces liaisons sont dépendantes de l'échantillon étudié (par exemple la liaison négative longitude-altitude ne fait que traduire l'existence de la chaîne des Cascades et de la chaîne côtière orientée nord-sud); elles n'expliquent pas les types de station du Douglas dans cette région.

Tableau 2. — Groupe côtier septentrional. Corrélations totales (91 provenances) (les coefficients soulignés sont significatifs au seuil 0,05).

	Latitude 1	Longitude L	Altitude A	1 × L	1 × A	L × A	1 <sup>2</sup>	L <sup>2</sup>	A <sup>2</sup>
1	—								
L	—	0,405	—						
A	—0,259	—	—0,420	—					
Poids de 1000 graines	—0,549	—0,309	0,338	—0,552	0,305	0,337	0,539	0,303	0,323

Tableau 3. — Groupe côtier septentrional. Régression progressive multiple du poids de la graine en fonction des coordonnées géographiques et de leurs combinaisons.

\* significatif au seuil 0,05. — \*\* significatif au seuil 0,01.

Palier	Variable introduite	Equation de la régression		Ecart-type résiduel	Coefficient de corrélation multiple	Test global d'ajustement
		Constante	Coefficient des variables			
1	$1 \cdot L$	2,305	$-0,602 \cdot 10^{-4}$	102,97	0,552	$F(1,89) = 39,10^{**}$
2	$A^2$	2,174	$-0,546 \cdot 10^{-4} \cdot 1 \cdot L$ $-0,557 \cdot 10^{-5} A^2$	101,38	0,578	$F(2,88) = 22,11^{**}$

1 = latitude exprimée en minutes. — L = longitude exprimée en minutes. — A = altitude exprimée en pieds. — Le poids de la graine est exprimé en cg.

La variable latitude  $\times$  longitude, la plus explicative n'explique que 30% de la variation au poids de la graine.

#### b) Régression progressive multiple

L'introduction successive des autres variables après la variable longitude  $\times$  latitude ne conduit pas une amélioration très nette de l'explication du poids de la graine. On ne peut finalement que retenir la variable (altitude)<sup>2</sup>, qui augmente le coefficient de corrélation multiple tout en diminuant la valeur de l'écart-type résiduel (cf tableau n° 4). L'équation de régression retenue est la suivante.

Poids de 1000 graines =

$$21,74 - 0,546 \cdot 10^{-4} 1 \cdot L + 0,557 \cdot 10^{-5} A^2$$

Dans cette équation:

- le poids de 1000 graines est exprimé en g
- 1 est la latitude exprimée en minutes
- L est la longitude exprimée en minutes
- A est l'altitude exprimée en pieds.

Cette équation ne permet d'expliquer que 33% de la variation du poids de la graine.

Le poids de 1000 graines est en moyenne de 10,3 g: les extrêmes sont de 7,7 g et de 13,07 g. La précision à attendre dans la prévision du poids de la graine par l'équation de régression ci-dessus, peut être estimée par le double de l'écart-type résiduel, soit 2,0 g.

#### 2.22. Le groupe côtier méridional:

##### a) Les corrélations totales

L'examen du tableau n° 4 montre que dans ce groupe l'altitude est le facteur le plus «explicatif»: poids de la graine et altitude sont liés positivement.

La longitude et le poids de la graine sont liés négativement. Enfin le poids de la graine apparaît comme indépendant de la latitude, mais il est vrai que l'amplitude de variation de la latitude est plus faible que dans le groupe précédent (cf. fig. 1).

Il se trouve que pour les provenances de ce groupe, la longitude est liée positivement, à la latitude; elle l'est négativement à l'altitude ce qui s'explique par l'existence de la chaîne côtière.

L'altitude, variable la plus explicative explique à elle seule, 48% du poids de la graine. Cependant, l'échantillonnage de provenances est discutable dans la mesure où il y a peu de provenances de basse altitude (cf. fig. 3). Ceci rend discutable la validité du coefficient de corrélation ainsi calculé.

##### b) Régression progressive multiple

Après l'altitude, seule la variable longitude peut être introduite tout en permettant une augmentation du coefficient de corrélation multiple et une diminution de l'écart-type résiduel. L'équation de régression ci-dessous permet d'expliquer 51% de la variation du poids de la graine.

Tableau 4. — Groupe côtier méridional Corrélations totales (26 provenances).  
(Les coefficients de corrélation soulignés sont significatifs au seuil 0,05)

	Latitude 1	Longitude L	Altitude A	$1 \times L$	$1 \times A$	$L \times A$	$1^2$	$L^2$	$A^2$
1	—								
L	0,423	—							
A	—0,089	—0,636	—						
Poids de 1000 graines	—0,039	—0,563	0,697	—0,106	0,692	0,696	—0,049	—0,541	—0,636

Tableau 5. — Groupe côtier méridional Régression progressive multiple du poids de la graine en fonction des variables géographiques.

Palier	Variable introduite	Equation de la régression		Ecart-type résiduel	Coefficient de corrélation multiple	Test global d'ajustement
		Constante	Coefficient des variables			
1	A	1150	0,1127**	158,3	0,696	$F(1,24) = 22,63^{**}$
2	L	12703	$-1,553 \cdot L$ $0,092 \cdot A^{**}$	157,9	0,713	$F(2,23) = 11,94^{**}$

1: latitude exprimée en minutes. — L: longitude exprimée en minutes. — A: altitude exprimée en pieds. — Le poids de la graine est exprimé en cg. — \*: significatif au seuil 0,05. — \*\*: significatif au seuil 0,01.

Tableau 6. — Groupe est des Cascades (33 provenances) Corrélation totales. — Les coefficients de corrélation significatifs au seuil 0,05 sont soulignés.

	Latitude 1	Longitude L	Altitude A	1 × L	1 × A	L × A	l <sup>2</sup>	L <sup>2</sup>	A <sup>2</sup>
1	—								
L	—0,300	—							
A	—0,021	0,191	—						
Poids de 1000 graines	—0,896	—0,011	0,076	—0,802	—0,170	0,076	—0,883	—0,013	0,093

Poids de 1000 graines pleines =

$$127,03 - 1,553 \cdot 10^{-2} L + 0,092 \cdot 10^{-2} A$$

(mêmes symboles et unités que précédemment).

Le poids de 1000 graines est en moyenne de 14,96 g: les extrêmes se situent à 10,93 g et 19,04 g.

La précision dans la prévision du poids de la graine estimée par le double de l'écart-type résiduel est de 3,1 g. Cette précision est faible ceci est à rapprocher de la remarque précédente sur l'échantillonnage: (les provenances d'altitude élevée sont plus nombreuses que les provenances de basse altitude).

### 2.23. Le groupe «est de la chaîne des Cascades»:

### a) Corrélations totales

L'examen du tableau 6 résumant les corrélations totales montre que dans ce groupe, la latitude est de loin le facteur le plus explicatif. A lui seul il explique 81% du poids de la graine.

La liaison avec la latitude est négative, comme pour le groupe côtier septentrional; on observe de la même façon un gradient nord sud. L'équation du poids de la graine en fonction de la latitude est la suivante:

poids = 4681 — 1,18 latitude  
en cg en minutes

Dans le cas du groupe côtier septentrional cette équation était:

$$\text{Poids} = 2444 - 0,49 \text{ latitude}$$

A latitude égale, le poids de la graine est donc plus élevé dans le groupe est des Cascades; ceci confirme l'observa-

tion graphique préalable. Le poids de la graine est indépendant de la longitude et de l'altitude.

### b) Régression progressive multiple

L'introduction successive après la latitude des différentes variables explicatives, permet d'expliquer 90% de la variation du poids de la graine tout en diminuant l'écart-type résiduel (cf. *tableau n° 7*). L'équation retenue est la suivante:

$$\text{Poids de 1000 graines} = 166,9 - 0,09841 + 818 \cdot 10^{-8} \cdot L + 78,9 \cdot 10^{-8} \cdot A +$$

$$13,2 \cdot 10^{-6} \cdot 1^2 = 33,9 \cdot 10^{-8} \text{ A}$$

(unités et symboles définis antérieurement).

Le poids de 1000 graines est en moyenne de 10,7 g; les extrêmes se situent à 8,35 et 19,2 g. Sur l'ensemble des observations (33) 6% environ des écarts entre valeur estimée et valeur mesurée du poids de 1000 graines dépassent le double de l'écart-type résiduel. Cette grandeur permet de caractériser la précision à attendre de la prévision du poids de 1000 graines à partir des variables géographiques; elle est pour ce groupe de 1,6 g.

## 2.24. Le groupe intérieur:

### a) Corrélations totales

Dans le *tableau n° 8* des corrélations totales, c'est la variable *latitude*  $\times$  *altitude* qui apparaît la plus explicative. Elle explique à elle seule 44% de la variation du poids de la graine.

Mais à la différence du groupe côtier méridional *la liaison poids de la graine altitude est négative*.

Tableau 7. — Groupe est des Cascades. Régression progressive multiple du poids de la graine en fonction des coordonnées géographiques et de leurs combinaisons.

Palier	Variable introduite	Equation de la régression		Ecart-type résiduel	Coefficient de corrélation multiple	Test global d'ajustement
		Constante	Coefficient des variables			
1	1	4661	—1,18**	105,0	0,897	F (1,31) = 127,79**
2	1 · L	5046	—2,63 · 1**	83,6	0,938	F (2,30) = 110,35**
			$183 \cdot 10^{-6} 1 \cdot L$			
3	$l^2$	11.739	—6,75 $l^{**}$	80,4	0,944	F (3,29) = 80,69**
			$111 \cdot 10^{-6} 1 \cdot L$			
			$797 \cdot 10^{-6} l^2$			
4	$A^2$	13.767	—8,03 $l^{**}$	80,2	0,947	F (4,28) = 61,02**
			$101 \cdot 10^{-6} 1 \cdot L$			
			$103 \cdot 10^{-5} l^2*$			
			$—655 \cdot 10^{-8} A^2$			
5	1 · A	16.689	—9,84 $l^{**}$	79,2	0,950	F (5,27) = 50,45**
			$82 \cdot 10^{-6} 1 \cdot L$			
			$79 \cdot 10^{-6} 1 \cdot A$			
			$132 \cdot 10^{-5} l^2*$			
			$—591 \cdot 10^{-7} A^2$			

\* significatif au seuil 0,05. — \*\*Significatif au seuil 0,01. — l:latitude exprimée en minutes. — L: longitude exprimée en minutes. — A: Altitude exprimée en pieds. — Le poids de 1000 graines est exprimé en g.

Tableau 8. — Groupe intérieur (37 provenances). — Corrélations totales (les coefficients de corrélation significatifs au seuil de 5% sont soulignés).

	Latitude I	Longitude L	Altitude A	1 × L	1 × A	L × A	I <sup>2</sup>	L <sup>2</sup>	A <sup>2</sup>
I	—								
L	—0,543	—							
A	0,289	—0,165	—						
Poids 1000 gr	—0,362	0,317	—0,638	—0,263	—0,663	—0,582	—0,359	0,313	—0,632

En outre le poids de la graine est indépendant de la longitude, faiblement et négativement lié à la latitude.

Par ailleurs, pour l'échantillonnage étudié il se trouve que latitude et longitude sont corrélées négativement de façon significative.

### b) Régression progressive

L'introduction successive après la variable latitude × altitude des autres variables ne permet pas de diminuer l'écart-type résiduel. Le modèle le plus précis est le suivant:

$$\text{Poids de 1000 graines} = 22,36 - 45,8 \cdot 10^{-8} \cdot 1 \cdot A.$$

en g  
(mêmes symboles et unités que précédemment)

Le poids moyen de 1000 graines est de 14,43 g: les extrêmes sont de 10,5 et 19,4 g. La précision de la prévision du poids de 1000 graines à partir des variables géographiques, estimée par le double de l'écart-type résiduel est de 2,6 g.

## 3. — Discussion

### 3.1. Critique de l'échantillonnage des provenances

Nous étions dépendants, pour cette étude, de l'échantillonnage de provenances à notre disposition. Or il se trouve que les récoltes ont été plus abondantes dans certaines régions: Colombie Britannique, Washington, que dans d'autres. Nos quatre groupes de provenances ont des effectifs inégaux, ce qui complique les comparaisons entre eux. Il aurait fallu également que les effectifs dans les classes d'une variable donnée, soient identiques. C'est ainsi que dans le groupe côtier méridional, il y a peu de provenances de faible altitude et beaucoup de provenances d'altitude assez élevée. Ceci correspond peut être à une réalité biogéographique, mais sur le plan statistique introduit des biais dans le calcul des régressions.

### 3.2. Validité génétique du caractère étudié

Le poids de la graine est sous la dépendance de facteurs génétiques, mais aussi de facteurs dits externes que l'on peut globalement traduire par l'effet maternel. Les graines qui ont été utilisées par cette étude proviennent de stations fort éloignées les unes des autres et ont été récoltées sur plusieurs années (1966—67, 68 et 69). Dans ces conditions, le biais apporté dans l'expression du génotype peut être non négligeable et il est difficile de chiffrer la part des facteurs génétiques et non génétiques.

Par ailleurs, il sera intéressant de confronter deux types de résultats concernant la variabilité infraspécifique:

- ceux obtenus par l'étude du poids de la graine
- ceux obtenus par les plantations comparatives en cours d'exécution avec les mêmes lots de graines.

Cette démarche devrait permettre de mieux préciser la part des facteurs génétiques dans la variabilité du poids de la graine.

### 3.3. Justifications du découpage graphique préalable

Les résultats confirment la validité des distinctions établies entre les quatre groupes de provenances. Les points les plus importants peuvent se résumer de la façon suivante: (cf. aussi fig. 5).

— dans le groupe côtier septentrional, le poids de la graine suit une variation clinale sud nord, le poids de la graine diminuant avec la latitude. La liaison avec l'altitude est faiblement positive.

— dans le groupe côtier méridional, le poids de la graine est nettement plus lourd que dans le groupe précédent. Il n'est plus lié à la latitude, mais est lié positivement avec l'altitude. En moyenne les altitudes sont plus élevées que dans le groupe précédent.

— dans le groupe est des Cascades, le poids de la graine suit une variation clinale nord sud, identique à celle du groupe côtier septentrional. Cependant à latitude égale la graine est plus lourde. On n'observe pas de liaison avec l'altitude.

— dans le groupe intérieur, la graine est en moyenne assez lourde. Le poids de la graine est lié négativement à l'altitude, négativement mais faiblement à la latitude. Les provenances sont situées à des altitudes très élevées.

En conclusion, il semble donc bien que nous soyons en présence de quatre entités génétiques différentes.

### 3.4. Confrontation avec l'étude phytogéographique et paléobotanique de GALOUX (1956)

Il est intéressant de rapprocher nos résultats des propositions de GALOUX. En se basant sur des considérations paléobotaniques, phytogéographiques, et sur les tests comparatifs de provenances réalisés en Europe, cet auteur a présenté une synthèse explicative de la variabilité du Douglas et de sa genèse.

Notre groupe « intérieur », de par sa situation géographique, peut être considéré de façon indiscutable, comme appartenant à la sous-espèce *glaucescens*. Il se classe dans le domaine phytogéographique appelé par GALOUX, domaine coloradien, dans le cercle des groupements coloradiens (fig. 6). Toujours d'après cet auteur, il correspond à un phylum particulier de Douglas bleu qui se serait individualisé au pliocène supérieur.

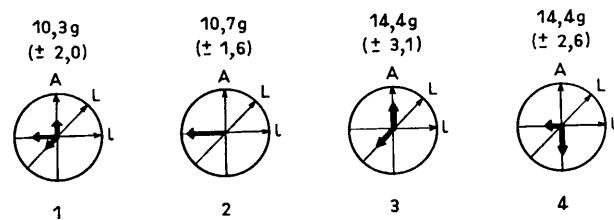


Fig. 5. — Poids de la graine et liaisons avec les 3 variables géographiques, I latitude, L longitude, A altitude (la flèche en trait épais indique le signe et l'intensité de la liaison). — 1 groupe côtier septentrional. — 2 groupe est des Cascades. — 3 groupe côtier méridional. — 4 groupe intérieur.

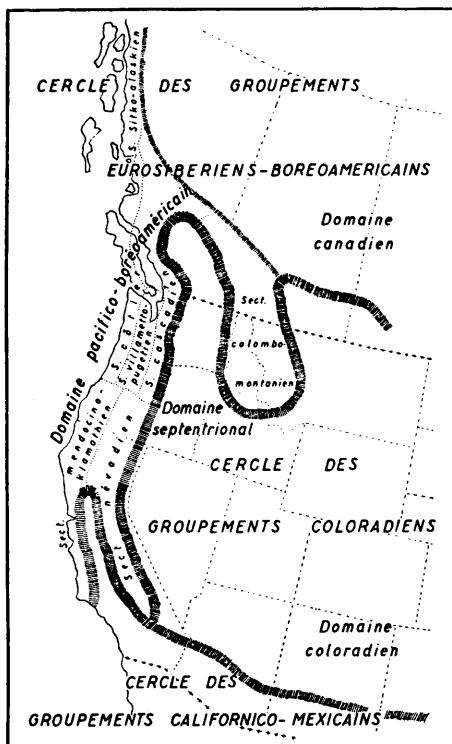


Fig. 6. — Territoires phytogéographiques de l'Amérique du Nord (d'après GALOUX).

Le groupe «est des Cascades» contiendrait essentiellement la forme *glaucescens*; il peut être rattaché en effet, au domaine septentrional du cercle des groupements coloradiens. Toutefois, dans la partie nord, en Colombie Britannique intérieure, des interférences avec le Douglas vert sont possibles, comme le montre la fig. 2. En effet la distinction sur carte entre provenances côtières et intérieures peut être subjective. Mais surtout la coexistence des deux types de Douglas dans cette région est soulignée par de nombreux auteurs, dont GALOUX.

Les relations du poids de la graine avec les variables géographiques ont donc permis de constater, qu'il y a bien deux grands types de *glaucescens*, correspondant aux deux phylums signalés par GALOUX. Cet auteur remarquait d'ailleurs que dans les plantations comparatives, ces deux types avaient des comportements différents: la coloradien était à croissance plus lente et se révélait plus sensible au *Rhabdochline*.

Nos deux groupes «côtiers» correspondent aux différents secteurs phytogéographiques du domaine pacifice boréo-américain défini par GALOUX; c'est le domaine du Douglas vert (sous-espèce *menziesii*). Sur le plan paléobotanique, cet auteur reconnaît un phylum californien pour les secteurs mendocino-klamathien et nevadien (correspondance avec notre groupe côtier méridional). Il distingue un autre phylum pour le secteur ouest cascadien (correspondance avec notre groupe côtier septentrional). Enfin, il met à part un phylum pour le secteur colombo-montanien, en Colombie Britannique intérieure. A l'intérieur de ces grands phylums ainsi définis peuvent exister d'importantes variantes écotypiques.

Dans cette étude et comme nous l'avons signalé, des provenances de Douglas vert de Colombie britannique intérieure (secteur Colombo-montanien) ont pu être classées avec des provenances de Douglas bleu coexistant dans cette région frontière. Nous ne pouvons donc mettre en évi-

dence ce phylum propre au secteur colombo-montanien.

Par contre le phylum californien semble se retrouver dans notre groupe côtier méridional.

Les lignées du secteur cascadien se retrouveraient dans notre groupe côtier septentrional.

L'étude des relations du poids de la graine avec les variables géographiques permet donc de confirmer en grande partie les distinctions établies par GALOUX et de retrouver les grandes entités constitutives du Douglas.

### 3.5. Lois de variabilité

#### 3.51. Confrontation de nos résultats à ceux d'autres études:

##### 3.51.1. Poids de la graine et latitude

Dans le groupe côtier septentrional, le poids de la graine suit une variation clinale augmentant du nord vers le sud. Il est intéressant de comparer ces résultats à une étude de SZIKLAI (1969) sur les cônes et graines de Douglas de la récolte I.U.F.R.O. 1966; il s'agit de provenances appartenant pour leur quasi totalité à notre groupe côtier septentrional. Cet auteur met en évidence une variation clinale nord sud de la longueur du cône et de la graine, celle-ci augmentant du nord au sud; l'aire de récoltes s'étageait entre 42° 07' N et 53° 37' N de latitude. Les autres caractéristiques, longueur de l'aile, et épaisseur de l'aile et de la graine ne suivaient pas ce modèle. Nos résultats sur le poids de la graine sont donc parfaitement en accord avec ceux de SZIKLAI.

Plus récemment EL LAKANY et SZIKLAI (1971) mettaient en évidence une variation clinale nord sud, de deux caractéristiques nucléaires des cellules du protoderme de l'embryon: volume du noyau et teneur en DNA. Ces grandeurs augmentent du sud vers le nord suivant une loi parabolique. Les auteurs établissaient également une étroite corrélation entre ces deux caractéristiques du noyau. En outre il leur était possible parmi les provenances étudiées de distinguer forme côtière et forme intérieure. Cette étude était basée sur un échantillonnage de 21 provenances, 10 côtières et 11 intérieures appartenant à la récolte I.U.F.R.O. et par conséquent représentées dans notre étude.

En se reportant à leurs résultats, il est aisément d'établir (fig. 7) que le poids de la graine se trouve étroitement corrélaté aux deux variables teneur en DNA et volume du noyau, mais paradoxalement de façon *négative*. Cette liaison est même assez remarquable si l'on songe que les caractéristiques nucléaires ont été déterminées sur cinq graines par arbre, pour 5 arbres-mères par provenance. Cette liaison explique l'accord de nos résultats avec ceux d'EL LAKANY et SZIKLAI.

Ces auteurs, avaient séparé sur cartes, provenances côtières (ouest de la chaîne des Cascades) des autres provenances plus intérieures, montrant que si les variations des caractéristiques nucléaires en fonction de la latitude étaient parallèles, leur niveau était différent. Cependant le nombre de provenances étudiées est faible et on peut discuter l'échantillonnage dans la mesure où il n'a pas été tenu compte de l'altitude. Celle-ci, nous l'avons vu, influe sur le poids de la graine (donc sur les caractéristiques nucléaires), dans un sens différent suivant les cas. De plus, la forme intérieure ne constitue pas une entité, mais deux. La distinction établie par EL LAKANY et SZIKLAI s'explique finalement par:

— une graine assez lourde pour les provenances du domaine coloradien (peu liée avec la latitude).

— Une graine plus lourde — à latitude égale — pour l'est de la chaîne des Cascades (domaine septentrional) que pour la région côtière.

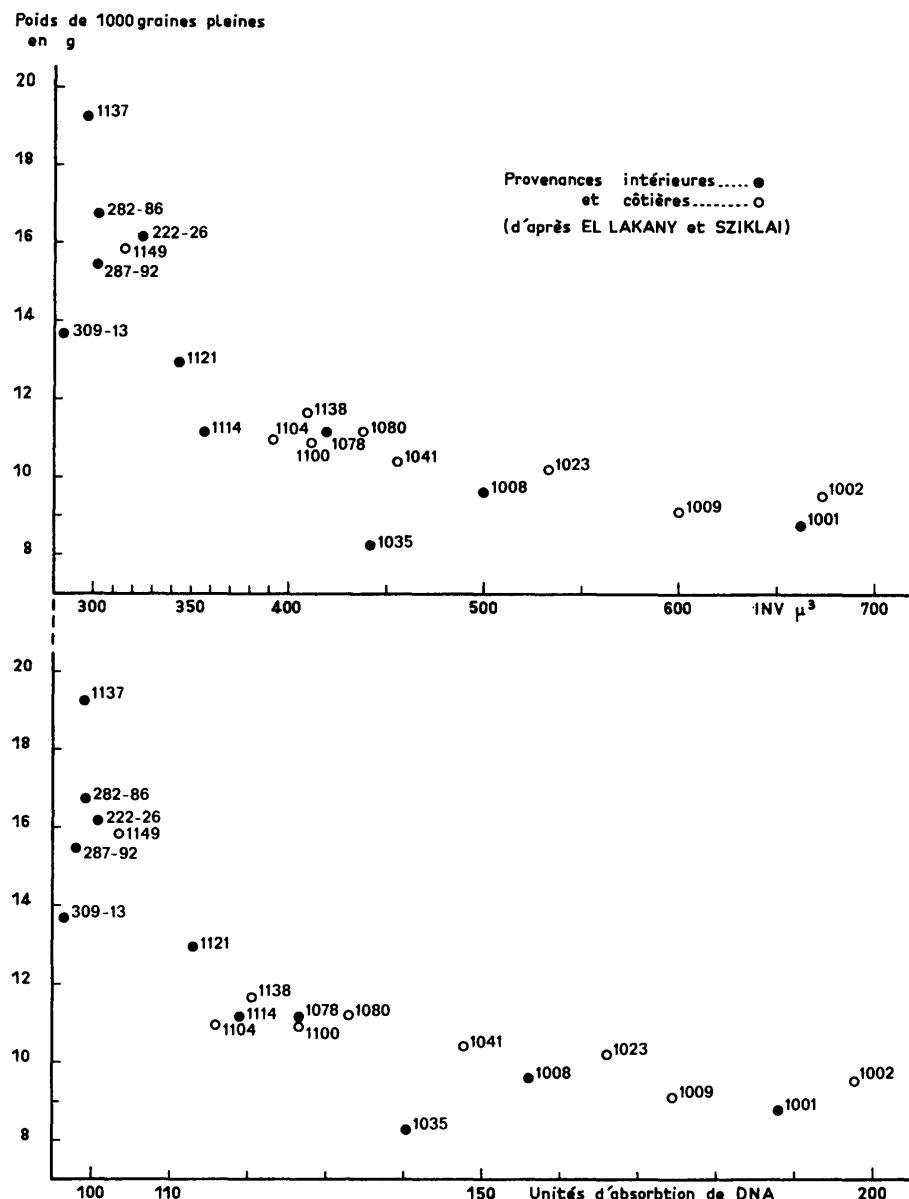


Fig. 7. — Relation entre le poids de 1000 graines pleines et: A: volume de l'interphase du noyau en  $\mu^3$ . — B: teneur en DNA exprimée en unité d'absorption de DNA. — Le point indique une provenance intérieure; le cercle indique une provenance côtière (selon EL LAKANY et SZIKLAI, 1971).

### 3.51.2. Poids de la graine et altitude

Pour le groupe côtier méridional (et septentrional dans une moindre mesure), il existe une liaison positive entre poids de la graine et altitude. Un tel résultat n'est pas nouveau: il a déjà été signalé par BOUVAREL et LEMOINE (1958) chez le mélèze (*Larix decidua*). Ces auteurs notaient une augmentation très importante du poids de la graine avec l'altitude qui permettaient de différencier parfaitement les provenances.

### 3.52. Hypothèses sur l'action sélective des facteurs écologiques:

#### 3.52.1. Liaison poids de la graine et latitude

Comment expliquer le gradient nord-sud du poids de la graine particulièrement dans le groupe est des Cascades et le groupe côtier septentrional?

A grande échelle et schématiquement le climat de l'ouest américain est marqué par une sécheresse estivale, dont la

longueur s'accroît en allant vers le sud. Cette sécheresse estivale pourrait être un facteur sélectif. Elle agirait par l'élimination de plantules trop faibles ou sans réserves, dans la mesure où l'aptitude à la germination et le développement sur les réserves peuvent être mis en relation avec la grosseur de la graine.

#### 3.52.2. Liaison poids de la graine et altitude:

Dans le groupe côtier méridional le poids de la graine est assez élevé et lié positivement à l'altitude. Outre l'action d'une sécheresse estivale plus accentuée dans cette région, il faut admettre que l'environnement devient plus «sévère» avec l'altitude. En conditions difficiles, on peut penser que les grosses graines ont plus de chances de donner naissance à des plantules viables.

Les provenances du groupe intérieur sont situées à des altitudes très élevées, jusqu'à plus de 3000 m. Le régime climatique est de type xérique avec pluviométrie estivale. La graine est en moyenne assez lourde, mais son poids

décroît avec l'altitude. La durée de la saison de végétation (qui n'est pas un facteur sélectif), raccourcissant avec l'altitude, pourrait expliquer ce fait.

### Conclusions

L'étude des relations entre le poids de la graine et les variables géographiques, permet de retrouver les grandes entités botaniques, taxonomiques et même écotypiques du Douglas. En effet, à l'intérieur des groupes distingués au préalable, il est possible de découvrir des lois de variabilité. Ces lois sont différentes d'un groupe à l'autre et permettent de penser que chacun de ces groupes constitue une entité génétique homogène.

Parmi les distinctions établies, le groupe est des Cascades (Douglas bleu septentrional) semble être l'entité la plus homogène pour l'échantillon de provenances étudié. En effet une part importante de la variation du poids de la graine peut être expliquée par les variables géographiques: celles-ci permettent également une prévision du poids de la graine dans de bonnes conditions de précision. On rappellera cependant que ce groupe est susceptible de renfermer certaines provenances de Douglas vert.

Pour le Douglas bleu du groupe intérieur, la part de la variation du poids de la graine expliquée par les variables géographiques est moins grande. Il faut admettre avec GALOUX que cet ensemble comprend «actuellement un faisceau de variantes raciales ou écotypiques». L'étendue de l'aire de répartition du Douglas bleu et «les profondes irradiations méridionales dans les territoires du Cercle des groupements californico-mexicains où ses lignées s'intriquent dans un élément génétique floral tout à fait étranger à son cortège d'accompagnement habituel» renforcent cette hypothèse.

Les deux groupes côtiers sont apparemment plus «hétérogènes». Notre groupe septentrional contient très probablement des groupes de lignées différents. En effet, GALOUX distingue un groupe de lignées du secteur cascadien dans lequel apparaissent d'ailleurs des variantes écotypiques; il fait un groupe à part des lignées de l'Île de Vancouver et de la Zone côtière de la Colombie Britannique. Il est certain que dans cette vaste région, existe une variabilité très importante: c'est ce que démontrent toutes les plantations comparatives de provenances. Ceci expliquerait que pour le groupe côtier septentrional la variation du poids de la graine soit mal définie par les variables géographiques, malgré la variation clinale nord sud mise en évidence.

Dans le groupe côtier méridional, on ne peut également trouver une grande «homogénéité», d'après l'étude des relations du poids de la graine avec les variables géographiques.

Il ne faut pas oublier que les entités ainsi distinguées, de même que leurs lois internes de variabilité, ne sont valides qu'à une assez grande échelle. En effet si l'on se plaçait à un niveau local, donc à une échelle inférieure

— ou bien on trouverait des lois de variabilité différentes.

— ou bien on ne trouverait plus aucune loi et on en concluerait à une variabilité en mosaïque.

Au contraire, si l'on se plaçait à une plus grande échelle, les lois de variabilité pourraient se trouver modifiées, voire inversées; la réalité des entités génétiques serait masquée. Le même calcul de régression progressive conduit sur l'en-

semble de toutes les provenances, sans distinctions, montre que le poids de la graine est significativement lié:

- positivement à l'altitude et à la longitude
- négativement à la latitude.

Les équations de régression calculées peuvent-elles servir en pratique à vérifier l'authenticité de l'origine de certains lots de graines? Ou bien permettent-elles de localiser l'origine de lots dont certaines coordonnées font défaut? Malgré sa densité et son étendue, l'échantillonnage de provenances étudié ne peut donner qu'une *image* de la variabilité à une *assez grande échelle*. C'est à ce niveau que l'on peut donner des réponses. En outre la précision des équations de régression a également ses limites; dans certains groupes, cette précision est même assez mauvaise.

Quant à la localisation géographique de l'origine de certaines provenances artificielles, la réponse que l'on pourrait donner est trop peu nuancée pour présenter un intérêt pratique.

### Résumé

La variabilité infraspécifique du poids de la graine chez le Douglas est étudiée sur la collection complète des lots récoltés par l'I.U.F.R.O. sous la direction de BARNER. L'aire de récolte recouvre presque toute l'aire de répartition de l'espèce.

La méthode utilisée consiste à:

- 1) définir au préalable des entités par un découpage graphique basé sur la valeur du poids de 1000 graines pleines et sur la localisation géographique des provenances.
- 2) expliquer, à l'intérieur de chacune des entités, la variabilité du poids de la graine par les variables géographiques; les lois de variabilités sont calculées par la méthode de la régression progressive multiple.

Les résultats montrent que le regroupement des provenances en entités est légitime; il permet de retrouver les grandes divisions botaniques et écotypiques du Douglas. Dans chacune des entités, les lois de variabilité «expliquent» avec une précision différente de poids de la graine par les variables géographiques; de plus, ces lois ont des allures différentes suivant les cas:

— dans le groupe intérieur (Douglas bleu méridional) *l'altitude est le facteur le plus explicatif; il est lié négativement au poids de la graine*

— dans le groupe «est de la chaîne des Cascades» (Douglas bleu septentrional) le poids de la graine suit une *variation clinale nord sud* (le poids diminue avec la latitude)

— dans le groupe côtier septentrional (Douglas vert) *variation clinale identique* au groupe précédent. Il s'en distingue cependant par une *graine plus légère*

— dans le groupe côtier méridional (Douglas vert), *l'altitude est le facteur le plus explicatif; mais elle est liée positivement au poids de la graine.*

*Mots clés:* Douglas, variabilité infraspécifique, poids graine.

### Zusammenfassung

Die infraspezifische Variabilität der Samengewichte bei Douglasie wurde untersucht. Als Material diente die vollständige Sammlung von Ernteproben der IURFO, die unter der Leitung von H. BARNER zusammengetragen worden war und die aus etwa dem gesamten Verbreitungsgebiet stammte. — Zunächst wurde versucht, die Typengruppen graphisch nach dem 1000-Korngewicht und der geographi-

schener Herkunft vorläufig zu trennen. Dann sollte bei jeder Typengruppe die Variabilität der Samengewichte im Zusammenhang mit den geographischen Variablen erklärt werden. Die Gesetzmäßigkeiten wurden mit der Methode der multiplen progressiven Regression geschätzt. — Die Ergebnisse zeigten, daß damit die großen botanischen und ökotypischen Einteilungsgruppen der Douglasie wiederzufinden waren. — Bei der Binnenlandgruppe (südliche blaue Douglasie) ist die Höhenlage der wesentlichste Faktor; er steht in negativem Zusammenhang mit den Samengewichten. Bei der Probengruppe aus den Cascaden (nördliche blaue Douglasie) folgen die Samengewichte einer klinalen Variation von Nord nach Süd (die Gewichte nehmen mit den Breitengraden ab). Bei der nördlichen Küstengruppe (grüne Douglasie) ist die klinale Variation identisch der vorhergehenden Gruppe. Sie hat nur leichtere Samen. Bei der südlichen Küstengruppe (grüne Douglasie) ist die Höhenlage der wesentlichste Faktor; doch zeigt sie sich hier positiv mit den Samengewichten liert.

## References bibliographiques

- ALLEN, G. S.: A method of distinguishing Coastal and Interior Douglas Fir seed. U.B.C. Fac. For. Res. Note n° 28, 3 p., 1960. — ALLEN, G. S.: Testing Douglas Fir seed for provenance. Proc. Int. Seed. test Ass., 26 (3), 388—403 (1961). — BARNER, H.: I.U.F.R.O. Section 22 Working group on procurement of seed for provenance research. Circular of the coordinating centre in Denmark, April 20., 9 p., 1966. — BOUVAREL, P., et LEMOINE, M.: Notes sur les reboisements. Races de mélèze et grosseur des graines. Revue forest. Fr., n° 5, 348—350, 1958. — DEBAZAC, E. F.: Manuel des conifères. Imprimerie Louis Jean, GAP., 1964. — EL LAKANY, M. H., et SZIKLAI, O.: Intraspecific variation in nuclear characteristics of Douglas Fir. I.U.F.R.O. section 22, Gainesville, Florida, 1971. — FLOUS, F.: Révision du genre *Pseudotsuga*. Toulouse, Laboratoire forestier, 1936. — GALOUX, A.: Le Sapin de Douglas et la Phytogéographie. Trav. St. Rech. Groenendaal, Sér. B, N° 20, 1956. — SZIKLAI, O.: Variations of Douglas Fir in its native habitat. International scientific conference, Zvolen, Czeschoslovakia, 11 p., 1967. — SZIKLAI, O.: Preliminary notes on the variations in cone and seed morphology of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO). Second World consultation on Forest Tree Breeding, I, 687—698, 1969.

# The Provenance Seedling Seed Orchard

By ALPHONSE NANSON

Station de Recherches des Eaux et Forêts  
1990 Groenendaal-Hoeilaart (Belgique)

(Received June 1972)

## I. Introduction

The first logical step in the breeding of a forest tree species is provenance research.

After the best provenances are being determined, what can require some tens of years, the step of individual selection may begin, generally by collection of scions or sometimes of seeds on "plus" trees in the stands corresponding to the best provenances, followed by establishment of clonal or seedling seed orchards.

The period of time required between the beginning of such a programme and the first commercially produced seeds by orchards is therefore very long.

Moreover, after the provenance step is ended, it is very often difficult to find again the precise location of the best provenances. When this is done satisfactorily, the stands can have disappeared. If not, collection of graft and cones can raise big problems, especially in remote countries, even when the local political system remains unchanged and favorable. Anyhow, many years will be necessary before the whole scheduled area of seed orchard be completely covered with grafted plants. Costs of such a procedure are also very important.

Because of such difficulties, it is useful to reconsider the above programme and to try to find a new method which could give about as good results but in a much shorter period.

This problem concerns of course new species which are still genetically unknown; but it also concerns species already under breeding where it appears now that the programme has started with bad or medium provenances and where therefore it is necessary to return to the first step, i. e. provenance testing.

The "provenance seedling seed orchard" as described latter is conceived so as to overcome the previous difficulties and to try to reach the proposed objectives.

## II. Description

"A provenance seedling seed orchard is a seed orchard<sup>1)</sup> whose components are seedlings from diverse provenances".

For a genetically unknown species, the set of provenances should be or may be a more or less random sample of all possible provenances over the whole range of the species. This sampling may of course be more or less modified on the basis of ecological similarities between the region of culture and some parts of the range of the species. It must be noted however that an a priori selection of regions of provenances can be misleading and dangerous. For instance, with *Picea abies* it would have been almost impossible to predict on ecological grounds that provenances from Poland and Rumania were the best.

For a genetically better known species, the set of provenances may be a sample of provenances of the best regions, known from previous experiments. Some extra provenances outside of these regions may be also added so

<sup>1)</sup> Though the definition of a "seed orchard" is still debatted (cfr. BARNER, 1970), the following tentative definition could be proposed to criticism: "A seed orchard" is a plantation of generally genetically superior components (clones or seedlings) laid out according to a certain design with identified location of the components in the plantation; this last is sufficiently isolated from undesirable pollen and is managed so as to produce important crops easy to harvest.

NB: a) The components can be clones ("clonal seed orchards"), or seedlings ("seedling seed orchards") of determined progenies and/or provenances.

b) the design and identification of each tree in the plantation makes the difference (in our opinion) between an (unpruned) seedling seed orchard and a seed stand (bulked seed or seedlings). This is also the opinion of BOUVAREL (1963).