

Variabilité clonale et liaisons ortets-ramets dans une population d'épicéa

Par Y. BIROT* et G. NEPVEU**

I.N.R.A.

Département des Recherches Forestières

(Reçu mai 1978 / février 1979)

Résumé

Les auteurs présentent des estimations des paramètres génétiques suivants: hérédabilité au sens large, corrélation génotypique et liaison ortet-ramet, dans le but d'apprécier l'efficacité et la place de la voie végétative (variété multiclonale) dans la stratégie de l'amélioration de l'épicéa.

50 clones ont été sélectionnés phénotypiquement, principalement pour la croissance en hauteur, 13 ans après plantation d'un test de descendance maternelles comprenant 10 familles. Ce test de descendance a été planté en 1943 à Amance près de Nancy. Des ramets ont été prélevés à partir de ces 50 ortets; ils ont été greffés en 1957 et plantés 4 ans après dans un test clonal situé à Bout (Allier). On a mesuré et observé les caractères suivants: hauteur totale, diamètre, débourrement végétatif, dégâts de nématodes (*Pristiphora abietina*), densité du bois sur les ortets (test de descendance) et sur leurs ramets (test clonal). Les principaux résultats se résument comme suit:

— Lorsque la sélection phénotypique s'effectue dans une station et que les ramets sont transférés dans une autre station, la sélection pour la tardivité du débourrement végétatif et pour la densité du bois semble efficace. En effet, ces deux caractères sont génotypiquement indépendants et leur stabilité génotypique est bonne. Cependant, la densité du bois est liée négativement au diamètre; toutefois, cette liaison est peu étroite. La sélection phénotypique pour la résistance aux nématodes est inefficace; de plus, cette résistance est liée négativement à la tardivité du débourrement végétatif. Il est difficile de conclure sur l'efficacité de la sélection phénotypique pour les caractères de vigueur car on peut s'attendre à un certain nombre de biais dus à la sélection des ortets et à des effets de greffes (par exemple: différence génotypique entre porte-greffes) ainsi qu'à des interactions genotype-environnement.

— Si la sélection clonale est faite dans un test clonal avec utilisation de clones sélectionnés dans le même milieu on peut s'attendre à des gains génétiques assez élevés pour la plupart des caractères et particulièrement pour la production en volume. Malheureusement, la densité du bois est liée négativement au diamètre; cette difficulté semblerait toutefois pouvoir être surmontée. La sélection clonale pour la résistance aux nématodes n'apparaît pas réaliste du fait de la liaison négative avec la tardivité du débourrement végétatif. Enfin, la tardivité du débourrement végétatif semble génotypiquement indépendante du caractère de vigueur et de la densité du bois.

Summary

The paper deals with the estimations of broad sense heritabilities and genotypic correlations and also with the ortet-ramet relationships in order to study the efficiency of vegetative propagation (multiclonal varieties) in the breeding strategy of Norway Spruce.

50 clones were selected (mainly for height growth) 13 years after planting in a progeny test including 10 open-pollinated progenies; this test was established in 1943 near

Nancy. Ramets from these 50 ortets were grafted in 1957 and planted out 4 years later in a clonal test located in another place (Allier). Different traits: height, diameter, bud bursting, *Pristiphora abietina* resistance, and also wood density, were assessed on the ortets (progeny test) and on their ramets (clonal test). Main results were as follows.

When the ortets are phenotypically selected in one place and the ramets are transferred to another place, selection for late bud bursting and high wood density seems to be efficient, because both traits are genotypically independent and their genotypic stability is good. However, wood density is slightly negatively related to diameter, as bud bursting is independent. Phenotypic selection for *Pristiphora abietina* resistance is unefficient; furthermore the resistance is negatively related to late bud bursting. Conclusions about efficiency of phenotypic selection on growth traits are difficult because biases are to be expected from selection of ortets, from graft effects (for example: genotypic differences between rootstocks) and also from genotype X site interactions.

When clonal selection is carried out in a clonal test without transfer of ramets, rather high genotypic gains can be expected for most traits, and especially for volume production. Unfortunately wood density is negatively related to diameter. However, this relationship seems to be possible to overcome. Because of the negative relationship with late bud bursting, clonal selection for *Pristiphora abietina* resistance is unrealistic. Fortunately bud bursting seems to be genotypically independent of growth traits and of wood density.

Key words: Norway spruce, clonal variation, ortet ramet relationship.

Zusammenfassung

Um die Bedeutung und Auswirkungen der vegetativen Vermehrung (multiklonale Varietät) für die Züchtungsstrategie bei der Fichte abzuschätzen, wurden folgende genetische Parameter eingehend untersucht: die Variation im weiten Sinne, die genotypischen Korrelationen, die Zusammenhänge zwischen Ausgangspflanze (ortet) und Pfropfling (ramet).

In einem Versuch mit 10 Familien-Nachkommenschaften aus freier Bestäubung, die 1943 im Staatsforst von Amance ausgepflanzt worden waren, wurden 1957 fünfzig besonders wüchsige Individuen durch Pfropfung fixiert und in Bout im Dept. Allier versuchsmäßig angebaut. Später wurden in einer Untersuchung Höhe, Durchmesser, Austriebstermin, Schäden durch *Pristiphora abietina*, Rohdichte des Holzes der Ausgangspflanzen und der Pfropflinge festgestellt.

Als Ergebnis stellte sich heraus, daß eine Selektion nach den Merkmalen Spätreiben und Rohdichte des Holzes erfolgreich sein kann, wobei die beiden Merkmale im Versuch voneinander unabhängig waren, jedoch mit der Einschränkung, daß die phänotypische Auswahl auf einem bestimmten Standort erfolgt und die Pfropflinge auf einem anderen Standort mit abweichenden klimatischen und edaphischen Bedingungen heranwachsen. Die Rohdichte des Holzes war mit dem Durchmesser negativ korreliert. Die phänotypische Auswahl auf Resistenz gegen *Pristiphora* war nicht wirksam, wobei zusätzlich eine negative Korrelation mit spätem Austreiben erkannt wurde. Was die

* Station d'Amélioration des Arbres forestiers, Ardon, 45160 Ollivert.

** Station de Recherches sur la Qualité des Bois, Champenoux, 54280 Seichamps.

Wirksamkeit einer phänotypischen Auswahl nach dem Kriterium Wüchsigkeit betrifft, war insofern nicht klar zu erkennen, als verschiedene Ursachen, wie z. B. die genotypischen Unterschiede im Wachstum der Pfropfunterlagen oder die Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umweltfaktoren bestimmend sein können. Die Verfasser sind der Ansicht, daß ein wesentlicher genetischer Gewinn bei den meisten Merkmalen zu erwarten ist, wenn der Klonversuch am Standort der Ausgangspflanzen durchgeführt wird, insbesondere bei der Massenleistung.

Introduction

La voie végétative a pris dans la stratégie de l'amélioration de l'Epicéa une place de première importance notamment en Allemagne Fédérale (KLEINSCHMIT *et al.* 1973) où des variétés multiclonales de plants bouturés sont plantées sur une grande échelle. En France, de telles variétés sont déjà à l'étude ou en cours de constitution.

Le bouturage de l'Epicéa est d'autant plus aisé que les ortets sur lesquels sont prélevés les boutures sont jeunes. Ceci conduit à effectuer des sélections précoces sur des critères phénologiques (notamment débourrement végétatif) ou de vigueur (croissance en hauteur) pris seuls ou combinés. Si ces caractères sont faciles à saisir au stade juvénile, il n'en est pas de même pour la qualité interne du bois, critère qui est généralement assez souvent négligé. On doit s'interroger sur les conséquences indirectes éventuelles de ce type de sélection sur la qualité du bois de l'Epicéa, car ce caractère est particulièrement important pour cette espèce. La faible valeur des bois d'Epicéa ayant poussé à basse altitude, présentant de larges accroissements et une densité faible, est un fait assez bien connu en France.

Les travaux concernant la variabilité génétique (provenances, descendances, clones) de la densité du bois chez l'Epicéa ainsi que les liaisons entre ce caractère et d'autres (phénologiques, auxométriques) sont relativement abondants dans la littérature.

Presque tous les auteurs ont mis en évidence chez l'Epicéa l'existence d'une variabilité intraspécifique pour certains caractères de qualité intrinsèque du bois, dont notamment la densité: KLEIN (1957), DIETRICHSON (1961), PARROT (1960), LACAZE et POLGE (1970), WORRALL (1975), NANSON *et al.* (1975). En revanche, KNUDSEN (1956) remarque sur une expérience comparative de provenances, que la variabilité individuelle intra-provenance est beaucoup plus importante que la variabilité inter-provenance, les différences entre provenances n'étant pas significatives. Entre provenances, la densité du bois semble en faible liaison négative avec la vigueur (NANSON *et al.* 1976) et également avec la tardiveté du débourrement végétatif (LACAZE et POLGE 1970); de plus, la variabilité de la densité est beaucoup plus faible que celle de la production en volume par exemple.

Au niveau descendances, les effectifs étudiés sont souvent limités et les estimations ou conclusions doivent être regardées avec prudence (PARROT 1960, RONE 1970); l'antinomie vigueur-densité est toutefois soulignée. NILSON (1963) montre sur 29 familles de plein-frères que l'héritabilité au sens strict de la densité du bois est élevée: 0.8.

Au niveau individuel (phénotypique), les liaisons négatives densité-vigueur sont soulignées par LACAZE et POLGE (1970). THIERCELIN (1970) met en évidence des liaisons phénotypiques négatives tardiveté-densité dans une population d'Epicéa du 2ème plateau du Jura français.

Les résultats les plus intéressants toutefois sont obtenus à partir de tests clonaux et par corrélation ortet-ramet qui, pour la densité du bois semble élevée (ERICSSON 1960, GISLERUD 1973, WELLENDOFF et OLESEN 1973).

D'autres études portant sur un nombre plus limité de clones (KENNEDY 1966, KLEINSCHMIT et KNIGGE 1967, WORRALL 1975) concluent également dans le même sens. MERGEN *et al.* (1964) établissent par régression ortet-ramet sur 20 clones une liaison génotypique positive entre tardiveté du débour-

rement végétatif et densité du bois, ces résultats semblent contredire ceux de LACAZE et POLGE (1970) au niveau provenance et ceux de THIERCELIN (1970).

L'étude présentée ici a comme objectif principal d'estimer par différentes voies l'héritabilité au sens large de certains caractères, phénologiques, auxométriques, de qualité du bois, de résistance aux insectes et les liaisons génotypiques entre ces caractères, ainsi que d'étudier certains aspects de la sélection précoce.

1. Matériel et Methodes

1.1 Matériel végétal et dispositifs expérimentaux

Onze descendances maternelles (pollinisation libre) ont été récoltées sur des arbres mères appartenant à un peuplement artificiel de la région de Gdansk (Pologne) dont l'origine serait lithuanienne, région de provenances intéressante pour les conditions françaises de reboisement. Les arbres mères auraient été sélectionnés avant la guerre par NICOLAI sur des critères qui ne sont pas connus; certains de ces arbres retrouvés en 1961, ne semblent pas, au moins pour la vigueur, présenter une supériorité phénotypique par rapport à leurs voisins (BOUVAREL, communication personnelle). Si la sélection opérée a vraisemblablement peu biaisé la variabilité génétique existante, plus gênant est le fait que les arbres mères appartiennent à des bouquets différents répartis au milieu de peuplements d'une autre espèce; ceci interdit toutes les estimations de certains paramètres génétiques qui reposent en particulier sur une hypothèse de panmixie.

Après élevage en pépinière, deux tests de descendances ont été installés dans les arboretums d'Amance et de la Sivrite proches de Nancy; leurs caractéristiques principales sont rappelées au tableau 1*. En 1956, BOUVAREL et LEMOINE ont sélectionné dans ces tests de descendances 51 individus au total répartis dans toutes les familles mais en nombre inégal (de 1 à 7 suivant les descendances) sur les critères suivants: hauteur totale et, dans une moindre mesure, circonférence, résistance aux némates (*Pristiphora abietina*) à Amance; bien qu'il ait été observé, le débourrement végétatif n'a pas été retenu. L'intensité de sélection varie suivant les descendances de 3 à 22 p. 100; en moyenne elle est de 10 p. 100.

Les individus sélectionnés ont été greffés et les copies végétatives ont été plantées en test clonal en forêt de Gros Bois dans l'Allier en 1961. Les caractéristiques de ce dispositif sont rappelées au tableau 1.

1.2 Caractères mesurés ou observés

Le tableau 2 récapitule les caractères observés ou mesurés et l'échantillonnage correspondant. En ce qui concerne la détermination de l'infradensité sur carottes de sondage, on peut préciser les points suivants:

— L'infradensité est le rapport du poids anhydre P_o au volume saturé V_s . Elle est estimée par la formule de KEYL-WERTH (1954).

$$\frac{P_o}{V_s} = \frac{1}{\frac{P_s}{P_o} - 0,347} \quad \text{où } P_s \text{ désigne le poids saturé du même échantillon.}$$

— A Amance et la Sivrite, on a estimé l'infradensité sur l'ensemble de la carotte de sondage, c'est-à-dire jusqu'en 1976 (infradensité 1976) et en privant cette carotte des accroissements formés entre 1957 et 1976. La partie restante (infradensité 1956) correspond exactement au bois de l'arbre au moment où est intervenue la sélection des ortets (1956). Cette détermination a été faite sur la totalité des ortets.

— Dans la plantation clonale de Bout en Juin 1975., 449 carottes de sondage traversant les tiges de part en part à une hauteur voisine de 1 m ont été prélevées sur 10 blocs; (chacun des clones est représenté en moyenne par 9 échan-

*) l'absence de répétitions et le nombre réduit de familles constituent la faiblesse majeure de ces dispositifs.

tillons compte-tenu des individus manquants). On a noté l'orientation (Est ou Ouest) de chacune des demi-carottes pour tenir compte d'une éventuelle anisotropie due cette fois aux vents d'Ouest dominants. Leur action était probable à cause du caractère assez ouvert du peuplement et de son isolement relatif dans une clairière forestière de grande taille.

Sur des carottes soigneusement découpées en six parties, les mesures suivantes ont été réalisées à la Station de la Qualité des Bois du Centre National de Recherches Forestières.

a) infradensités des trois cerne les plus proches de l'écorce (plus celui formé au début de la saison de végétation 1975), on l'appellera «infradensité côté écorce». Le bois correspond

donc aux 12ème, 13ème et 14ème années après l'installation à Bout.

b) infradensités des 9ème, 10ème et 11ème cerne («infradensité milieu»).

c) «infradensité côté coeur» correspondant aux cerne restants les plus proches de la moelle.

Naturellement pour les points a, b, et c, les morceaux «Est» et «Ouest» sont repérés et séparés.

On a noté également la longueur des 6 tronçons de carottes à l'état sec à l'air. Leur addition donne le diamètre 1975 (le retrait radial au séchage étant faible, le diamètre 1975 est proche de celui mesurable à l'aide d'un ruban sur le terrain).

Tableau 1. — Description des dispositifs expérimentaux

Dispositif	Lieu	Année de plantation	Espacement	Nombre de descendances (ou de clones)	Dispositif expérimental
Test de descendances	AMANCE	1943	2 × 2	8 (1)	aucun dispositif statistique 20 à 45 arbres par descendances
	LA SIVRITE	1943	1,5 × 1,5	4 (1)	aucun dispositif statistique 40 à 120 arbres par descendances
Test clonal	BOUT	1961	4 × 4	50	Blocs complets 25 répétitions parcelle unitaire mono arbre

(1): 2 descendances sont communes à chaque station.

Tableau 2. — Caractères observés dans les différents dispositifs; échantillonnage.

	Caractères	Années de mesure	Echantillons	Notations	Observations
Test de descendances AMANCE	. infradensité		totalité des arbres	—	carottes de sondage prélevées en 1976
	. circonférence	1956—1976	totalité des arbres	—	—
	. hauteur	1956	totalité des arbres	—	—
	. dégâts de nématodes <i>Pristiphora abietina</i>	1952	totalité des arbres	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégât
	. dégâts de gelée	1953	totalité des arbres	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégât
	. note de débourrement	1955	totalité des arbres	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet
	. note de débourrement	1951—1954	arbres sélectionnés	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet
	. hauteur	1949 à 1954—1968	arbres sélectionnés	—	—
	. circonférence	1957/59/61/68	arbres sélectionnés	—	—
	. infradensité	—	arbres sélectionnés et échantillons aléatoires de 30 arbres par famille	—	sur carottes de sondage prélevées en 1976
Test de descendances LA SIVRITE	. circonférence	1976	totalité des arbres	—	—
	. hauteur	1956	totalité des arbres	—	—
	. dégâts de gelée	1953	totalité des arbres	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégât
	. note de débourrement	1953	totalité des arbres	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet
	. hauteur	1963 à 1968	totalité de l'effectif (1104 sujets répartis en 25 blocs)	—	—
Test clonal BOUT	. circonférence	1967	totalité de l'effectif en 25 blocs	—	—
	. note de débourrement	1972	769 sujets répartis en 18 blocs	0 à 9	cumul de 3 notations de 0 à 3 effectuées les 28.4, 6.5, et 9.5. 1972, l'arbre le plus précoce a la note la plus élevée.
	. dégâts de nématodes	1972	769 sujets répartis en 18 blocs	0 à 3	l'arbre le plus attaqué a la note la plus forte
	. diamètre	1972	769 sujets répartis en 18 blocs	—	—
	. hauteurs	1972, 1973, 1974	769 sujets répartis en 18 blocs	—	—
	. infradensité	—	449 sujets répartis en 10 blocs	—	carottes de sondage prélevées en Juin 75
	. diamètre	1975	449 sujets répartis en 10 blocs	—	longueur de la carotte de sondage prélevée en Juin 1975

En outre, il est apparu utile de fournir l'infradensité non pas de l'ensemble de la demi-carotte de sondage, mais de celle de la demi-rondelle correspondante («infradensité pondérée»). Ce second paramètre est plus intéressant car il donne une idée de la densité de l'arbre entier plus exacte que celle fournie par la carotte pour laquelle le bois de coeur est très privilégié malgré son faible volume.

En admettant que les infradensités «côté coeur, milieu et côté écorce» sont représentatives de celles des groupes de cerne correspondants, dans un secteur de 180° dont la demi-carotte constitue la bissectrice, il est simple de démontrer que l'infradensité de la demi-rondelle peut être calculée grâce à l'expression:

$$\frac{d_1 1_1^2 + d_2 (1_2^2 + 2 1_1 1_2) + d_3 (1_3^2 + 2 (1_1 + 1_2) 1_3)}{(1_1 + 1_2 + 1_3)^2}$$

où les lettres d et l correspondent aux infradensités et aux largeurs des carottes et les indices 1, 2 et 3 respectivement aux côtés «coeur» (ou partie interne) «milieu» et «écorce» (ou partie externe).

1.3. Conséquences de la sélection sur l'estimation ultérieure de différents paramètres

La sélection phénotypique des ortets en 1956 a porté essentiellement sur la hauteur totale (moins sur la circonférence) et sur la résistance aux nématodes.

Si l'on compare dans chaque famille, les ortets sélectionnés à l'ensemble de leurs demi-frères, on voit que la sélection a entraîné de façon indirecte une légère diminution de l'infradensité (qui demeure encore 20 ans après) et de la tardiveté du débourrement végétatif. Ceci traduirait une liaison, au moins phénotypique, défavorable, entre vigueur et densité d'une part, vigueur et tardiveté du débourrement végétatif d'autre part.

La sélection phénotypique a fortement réduit les variances intra-familles et également inter-clones (toutes familles confondues) pour le caractère hauteur 1956; pour la circonférence 1956 et la sensibilité aux nématodes cette réduction est plus faible.

Enfin, après analyse de variance à 1 facteur contrôlé (famille), l'examen des corrélations intra-familles (proches d'une corrélation phénotypique) d'une part pour les arbres sélectionnés, d'autre part pour tous les arbres avant sélection, fait apparaître les points suivants pour les différents caractères:

- a) avec la tardiveté du débourrement végétatif, liaison négative des dégâts de gelée (non significative pour les ortets sélectionnés), de la résistance aux nématodes (confirmation des résultats de BOUVAREL et LEMOINE 1957), de l'infradensité (excepté ortets sélectionnés), liaison positive de la circonférence 1956 (ortets sélectionnés seulement).
- b) avec l'infradensité 1956, liaison négative de la circonférence 1956 confirmant ainsi les résultats de nombreux auteurs; corrélation étroite entre les infradensités 1956 et 1976.
- c) avec la hauteur 1956, liaison positive de la circonférence 1956 (uniquement arbres sélectionnés).

2. Résultats et Discussion

2.1 Remarques préliminaires

Les paramètres génétiques (héritabilité, liaisons génétiques ou génotypiques entre caractères) peuvent être considérés comme des descripteurs d'une population et également comme des guides pour le sélectionneur. Ceci est particulièrement vrai si les estimations reposent sur un échantillon d'individus tirés aléatoirement de la population.

Dans le cas de l'expérience ici rapportée, il faut rappeler la nature du matériel végétal étudié susceptible de permettre plusieurs types d'estimation.

Dispositif 1	Dispositif 2
Test de descendance	Test clonal
Amance — La Sivrite	Bout
Familles	Familles
Individus	Clones (: copie des ortets sélectionnés)
(dont ortets sélectionnés)	Ramets dans clone

Si les familles avaient été assez nombreuses et les arbres-mères en situation de panmixie, si les tests de descendance avaient été conçus en un seul dispositif correct sur le plan statistique, le dispositif 1 aurait permis l'estimation de la variance génétique additive V_A pour cette population de Gdansk. Si les individus multipliés par voie végétative avaient été tirés de façon aléatoire et en grand nombre dans les différentes familles, le dispositif 2 aurait permis une autre estimation de V_A et également de la variance génotypique totale V_G . Par différence, il aurait été possible d'estimer la variance des effets génétiques non additifs. Ces hypothèses n'étant pas réunies, cette approche a été abandonnée.

L'étude a été limitée à l'analyse du test clonal d'une part et des relations ortets-ramets d'autre part. Dans les deux cas on s'est placé dans les deux situations suivantes:

- A. — prise en compte des relations de parenté entre clones (analyse de variance hiérarchique: famille, clone dans famille, ramets dans clone)
- B. — relations de parenté ignorées (analyse de variance à 1 facteur contrôlé: clone).

Les estimations découlant de A ont d'ailleurs une portée plus générale que celles découlant de B.

Les situations A et B correspondent finalement aux conditions réelles dans lesquelles s'effectue la sélection. Si le niveau famille est connu, on peut s'attacher dans le cas de la création d'une variété multiclonale pour laquelle on souhaite disposer d'une base génétique large à sélectionner des individus dans chaque famille. Dans ce cas, les paramètres estimés selon A doivent être utilisés. A l'inverse, si le niveau famille n'est pas connu, la sélection clonale est effectuée sans savoir si les clones sélectionnés sont apparentés ou non: les paramètres à utiliser sont ceux découlant de B.

2.2. — Analyse du test clonal: variabilité génotypique, liaisons entre caractères

Dans un premier temps, on s'est attaché à séparer les effets environnementaux des effets génétiques.

2.2.1. — Effets environnementaux

Les effets environnementaux contrôlables sont de 2 ordres: effet bloc et effet orientation des carottes.

L'effet bloc apparaît très significatif pour tous les caractères mesurés, sauf pour le débourrement végétatif ce qui confirme le contrôle génotypique assez strict de ce caractère. Il apparaît plus marqué pour les caractères de vigueur et de résistance aux nématodes. On peut d'ailleurs constater que les blocs attaqués sont les plus vigoureux: $r = 0.68^{**}$ entre dégâts de nématodes et hauteur totale 1974 (au niveau moyenne de blocs) et le restent malgré ces dommages. On note une assez bonne corrélation entre la hauteur 1963 (2 ans après plantation) et la hauteur 1974 ($r = 0.52^{**}$). En outre, les blocs bien classés pour leur vigueur sont moins bien classés en infradensité globale. Au niveau moyenne de blocs les corrélations entre vigueur et infradensité pondérée sont négatives mais non significatives.

On a ultérieurement éliminé cet effet bloc (qui d'ailleurs s'accroît avec l'âge) en ajustant les valeurs individuelles.

L'effet orientation sur les caractères mesurés sur carottes n'apparaît significatif que pour la largeur de cerne du 1/3 extérieur de la carotte (côté écorce), les cernes étant plus larges à l'Est qu'à l'Ouest. Ce résultat est conforme aux anisotropies observées sur conifères soumis à des vents dominants d'Ouest (POLGE et ILLY 1967) avec la différence qu'il n'y a encore pas d'effets sur la densité. On peut avancer l'hypothèse suivante: jusqu'à une période récente, le développement plus ou moins plagiotrope des greffes a entraîné la formation de bois de compression d'orientation aléatoire; ceci a été confirmé par des sections effectuées à différents niveaux. Après restauration de l'orthotropie, l'anisotropie «orientée» commence seulement à se manifester.

2.2.2. — Variabilité et héritabilité génotypique des différents caractères.

L'analyse de variance conduite selon les 2 voies A et B a été effectuée de la façon suivante:

a) Méthode A

Source de variation	Degré de liberté	Estimation des carrés moyens
Famille	$f - 1$	$\sigma_e^2 + k_2 \sigma_{clA}^2 + k_3 \sigma_f^2$
Clones dans familles	$cl - f$	$\sigma_e^2 + k_1 \sigma_{clA}^2$
erreur (intraclone)	$n_{00} - cl$	σ_e^2
Total	$n_{00} - 1$	

avec σ_e^2 = variance de l'erreur

σ_f^2 = variance «famille»

σ_{clA}^2 = variance «clone dans famille»

n_{00} = nombre total d'individus

cl = nombre total de clones

f = nombre de familles

$$k_1 = \frac{n_{00} - \sum_i \sum_j \frac{n_{ij}^2}{n_{i0}}}{cl - f} \quad K_2 = \frac{\sum_i \sum_j \frac{n_{ij}^2}{n_{ij}} - \sum_i \sum_j \frac{n_{ij}^2}{n_{00}}}{f - 1} \quad K_3 = \frac{n_{00} - \sum_i n_{i0}^2}{f - 1}$$

avec n_{ij} = nombre de répétitions du clone j dans la famille i
 n_{i0} = nombre d'individus dans la famille i

b) Méthode B

Source de variation	Degré de liberté	Estimation des carrés moyens
clone	$cl - 1$	$\sigma_e^2 + k \sigma_{clB}^2$
erreur (intraclone)	$n_{00} - cl$	σ_e^2
Total	$n_{00} - 1$	

avec σ_e^2 = variance de l'erreur

σ_{clB}^2 = variance entre clones

k = nombre «moyen» d'individus par clone = $\frac{1}{cl - 1} (n_{00} - \sum_i \frac{r_i^2}{n_{00}})$

cl = nombre total de clones

n_{00} = nombre total d'individus

r_i = nombre de ramets pour le clone i

L'héritabilité génotypique a été estimée de deux façons:

— l'héritabilité individuelle $h_{GI}^2 = \frac{\sigma_{cl}^2}{\sigma_{cl}^2 + \sigma_e^2}$ (corrélation intraclasse)

égalité des variances phénotypiques des copies et de leurs ortets. Compte tenu du caractère approximatif de cette hypothèse, les valeurs ainsi calculées ont surtout un intérêt indicatif: valeurs faibles, moyennes ou fortes.

Pour les cas A et B, l'héritabilité a été estimée de la manière suivante:

$$h_{GIA}^2 = \frac{\sigma_{clA}^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{clA}^2 + \sigma_e^2} \quad (1) \quad h_{GIB}^2 = \frac{\sigma_{clB}^2}{\sigma_{clB}^2 + \sigma_e^2} \quad (2)$$

Dans le cas particulier de la formule (1) on n'a pas fait figurer σ_f^2 au numérateur du fait de l'erreur probablement importante sur l'estimation de ce paramètre; ceci conduit finalement à obtenir une borne inférieure de l'héritabilité.

— l'héritabilité des moyennes de clones $h_{GM}^2 = \frac{\sigma_{cl}^2}{\sigma_{cl}^2 + \frac{\sigma_e^2}{K}}$

Ce paramètre permettrait de prédire des gains réalisables (au même âge et dans le même milieu général) par sélection sur test clonal. Ce paramètre a été calculé uniquement pour le cas B.

Ce paramètre permettrait de prédire des gains réalisables par sélection massale d'individus en forêt, suivie de leur multiplication végétative. Ceci n'est vrai que s'il y a

Les principaux résultats sont résumés dans le tableau n° 3 où les intervalles de confiance adoptés correspondent à 2 fois l'erreur standard (BECKER, 1967).

On peut d'abord remarquer qu'un certain nombre de biais sont susceptibles d'affecter les résultats présentés notamment en conduisant à une sous estimation de l'héritabilité génotypique:

— la sélection faite en 1956, pour les caractères de hauteur, a réduit la variabilité phénotypique entre ortets, d'où probablement une diminution de σ^2_{cl} (intra-famille ou toutes familles confondues).

— les biais dûs au greffage sont divers: différences génotypiques entre porte-greffes, plagiotropie dans le développement initial de la greffe, présence de bois de compression dans la partie interne de la carotte, ils entraînent une augmentation de la variance résiduelle.

Ces réserves faites, on note que l'effet clone est significatif pour tous les caractères, qu'on ignore ou non l'effet famille, la valeur de F étant évidemment plus forte dans le premier cas.

Pour le caractère hauteur totale, il y a une faible tendance à l'augmentation de l'effet clone avec l'âge alors que pour la circonférence cet effet diminue. Parallèlement la variance inter-clone et intra-clone diminuent assez fortement. Bien que les différentes estimations ne portent pas sur le même échantillon. On peut suggérer plusieurs explications:

— le diamètre serait, plus que la hauteur, sous la dépendance du porte-greffe; on sait que, phénotypiquement, les liaisons masse racinaire \times diamètre sont souvent assez étroites.

— les biais dûs au greffage s'estompent avec le temps pour les caractères de hauteur. Ceci aurait probablement été plus net si au lieu des hauteurs totales on avait pris des accroissements.

— alors que la sélection pour la hauteur pourrait avoir ré-

duit la variabilité entre ortets, une nouvelle variabilité apparaîtrait sous l'effet d'interactions génotype \times environnement.

Compte-tenu des méthodes d'estimation, l'héritabilité génotypique individuelle apparaît toujours plus élevée lorsque l'effet famille est négligé (méthode B). Dans ce cas, elle est significativement différente de zéro pour tous les caractères. Dans le cas de la méthode d'estimation A (prise en compte de l'effet famille), l'héritabilité est nulle pour certains caractères, alors que le test F est significatif. Cette contradiction apparente tient au mode de calcul approximatif de l'intervalle de confiance de h^2 .

L'héritabilité génotypique individuelle atteint des valeurs élevées pour le débourrement végétatif et les infradensités, elle est moyenne pour la sensibilité aux nématodes. En revanche, elle est d'un niveau plus faible pour les caractères de vigueur. Pour la hauteur toutefois on note une augmentation de l'héritabilité avec l'âge.

La variabilité génotypique est très forte pour le débourrement végétatif, encore notable pour la sensibilité aux nématodes et le volume, faible pour les autres caractères de vigueur mesurés le plus récemment et pour les caractères d'infradensité.

La variabilité intra-clone est faible pour la hauteur et la circonférence mesurées le plus récemment; il en est de même pour les caractères d'infradensité. Par contre, elle est plus élevée pour le volume, la résistance aux nématodes et le débourrement végétatif.

2.2.3. Liaisons entre caractères dans les ramets

Comme précédemment pour la décomposition de variance, on a procédé de façon analogue pour les décompositions de covariance selon les deux méthodes A et B.

Tableau 3. — Estimation de l'héritabilité génotypique des différents caractères
(Tous les F clones sont significatifs au seuil 0,01 sauf 1,45 significatif à 0,05)

	Caractères		Moyenne	F Clone		Héritabilité génotypique individuelle		Héritabilité génotypique sur les moy. par clone.	Coefficient de variation %		
									génétypique		intra-clone
				A	B	A	B		B	A	B
a	(2) Volume	dm ³	155,4	1,79	2,49	0,07 ± 0,07	0,14 ± 0,08	0,60	10	14	35
	Diamètre 1975	mm	131,7	1,75	2,19	0,07 ± 0,08	0,12 ± 0,08	0,54	4	4	14
	Densité «interne»	g/dm ³	346	5,07	5,82	0,29 ± 0,16	0,35 ± 0,12	0,83	4	4	6
	(1) Longueur «interne»	mm	44,8	(1,45)	1,96	0,04 ± 0,06	0,10 ± 0,08	0,49	—	9	26
	Densité «milieu»	g/dm ³	308	7,90	8,93	0,40 ± 0,20	0,47 ± 0,12	0,89	5	5	6
	(1) Longueur «milieu»	mm	45,5	2,09	2,57	0,10 ± 0,08	0,15 ± 0,08	0,61	5	6	15
	Densité «externe»	g/dm ³	292	7,33	9,47	0,36 ± 0,18	0,49 ± 0,12	0,89	4	5	5
	(1) Longueur «externe»	mm	41,5	2,15	2,06	0,11 ± 0,09	0,11 ± 0,08	0,51	5	5	14
b	Infradensité pondérée	g/dm ³	303	10,02	12,19	0,44 ± 0,21	0,55 ± 0,12	0,92	4	4	4
	Débourrement 1972		1,69	27,53	35,08	0,53 ± 0,24	0,69 ± 0,10	0,97	66	75	50
	Dégâts nématodes 1972		2,00	7,13	7,08	0,29 ± 0,14	0,28 ± 0,10	0,86	17	17	27
	Diamètre 1972	mm	107,7	2,02	2,80	0,06 ± 0,05	0,11 ± 0,06	0,64	4	5	16
	Hauteur totale 1972	cm	683	3,79	3,95	0,15 ± 0,08	0,16 ± 0,08	0,75	5	5	11
	Hauteur totale 1973	cm	774	4,57	4,69	0,19 ± 0,10	0,20 ± 0,08	0,79	5	5	10
	Hauteur totale 1974	cm	820	5,19	5,35	0,22 ± 0,12	0,22 ± 0,08	0,81	6	6	11
	c	Hauteur totale 1963	cm	91	3,45	4,93	0,09 ± 0,06	0,15 ± 0,06	0,78	11	14
Hauteur totale 1964		cm	130	3,12	4,21	0,08 ± 0,05	0,13 ± 0,06	0,76	9	11	31
Hauteur totale 1965		cm	171	3,13	4,13	0,08 ± 0,05	0,13 ± 0,06	0,76	9	11	28
Hauteur totale 1966		cm	226	3,61	4,49	0,10 ± 0,06	0,14 ± 0,06	0,78	8	10	24
Hauteur totale 1967		cm	288	4,35	4,96	0,13 ± 0,07	0,15 ± 0,06	0,80	7	8	19
Hauteur totale 1968		cm	362	4,73	5,24	0,14 ± 0,08	0,16 ± 0,06	0,81	7	7	16
Circonférence 1967		cm	10,7	2,87	4,22	0,07 ± 0,05	0,13 ± 0,06	0,76	10	13	33

(1): Il s'agit des longueurs Est et Ouest de la carotte.

(2): Le «volume» a été estimé de la façon suivante: (diamètre 75)² \times hauteur totale 1974.

A: Décomposition de la variance avec prise en compte de l'effet famille.

B: Sans tenir compte de l'effet famille (tous clones confondus).

Les caractères groupés en a, b et c ont été mesurés respectivement sur 449, 769 et 1104 individus.

Tableau 4. — Liaisons entre caractères

	Infradensité externe		Dégâts de nématodes 1972		Débourrement 1972		Circonférence 1967		Diamètre 1975		Hauteur totale 1968		Hauteur totale 1974	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Infradensité interne	.90 ^{xx} .14 ^{xx} .42 ^{xx}	.81 ^{xx}					-.30 -.12 ^{xx} -.11 ^x	-.10			-.12 -.19 ^{xx} -.21 ^{xx}	-.23		
Infradensité pondérée			-.04 -.06 -.06	-.21	-.16 ^x -.10 ^x .07	-.06			-.56 ^{xx} -.21 ^{xx} -.16 ^{xx}	-.17			.19 -.08 .02	.19
			Dégâts de nématodes 1972		-.39 ^{xx} -.05 ^{xx} -.16 ^{xx}	-.32 ^x			.00 -.14 ^x -.08	-.15			-.40 ^{xx} -.12 ^{xx} -.02	-.43 ^{xx}
					Débourrement 1972				.50 ^{xx} -.06 .02	.22			-.23 -.11 ^x -.12 ^x	-.19
							Circonférence 1967		-.05 ^{xx} .69 ^{xx} .71 ^{xx}	.42 ^{xx}	.86 ^{xx} .87 ^{xx} .86 ^{xx}	.76 ^{xx}	.62 ^{xx} .62 ^{xx} .60 ^{xx}	.71 ^{xx}
									Diamètre 1975		-.11 ^x .72 ^{xx} .70 ^{xx}	.19	-.31 ^x .87 ^{xx} .57 ^{xx}	.01
									Hauteur totale 1963		.63 ^{xx} .72 ^{xx} .70 ^{xx}	.56 ^{xx}	.59 ^{xx} .47 ^{xx} .44 ^x	.39 ^{xx}
											Hauteur totale 1968		.76 ^{xx} .69 ^{xx} .71 ^{xx}	.69 ^{xx}

— On trouve dans chaque case 3 nombres qui du haut en bas sont respectivement les corrélations génotypique r_G , environnement r_E , et phénotypique r_P .

A: analyse effectuée en tenant compte de l'effet famille.

B: analyse effectuée en négligeant l'effet famille.

a) Méthode A: Prise en compte de l'effet famille

Les coefficients de corrélation génotypique (r_G) à l'intérieur des familles, environnementale (r_E) et phénotypique (r_P) s'écrivent comme suit:

$$r_G = \frac{\text{cov}_{clA} XY}{\sqrt{\sigma_{clA}^2 X \cdot \sigma_{clA}^2 Y}} \quad r_E = \frac{\text{cov}_e XY}{\sqrt{\sigma_e^2 X \cdot \sigma_e^2 Y}}$$

$$r_P = \frac{\text{cov}_f XY + \text{cov}_{clA} XY + \text{cov}_e XY}{\sqrt{\sigma_f^2 X + \sigma_{clA}^2 X + \sigma_e^2 X} \cdot \sqrt{\sigma_f^2 Y + \sigma_{clA}^2 Y + \sigma_e^2 Y}} \approx \frac{\text{cov}_p XY}{\sqrt{VpX \cdot VpY}}$$

où X, Y représentent un couple de caractères; les autres symboles ont été définis précédemment.

b) Méthode B

$$r_G = \frac{\text{cov}_{clB} XY}{\sqrt{\sigma_{clB}^2 X \cdot \sigma_{clB}^2 Y}}$$

Dans le cas de la méthode B, on ne donnera pas les liaisons phénotypiques et environnementales; les premières sont très voisines des r_P obtenus par la méthode A, les secondes sont identiques aux r_E de la méthode A.

Le tableau 4 présente ces coefficients de corrélation entre les principaux caractères de vigueur. La circonférence 1967 est indépendante du diamètre 1975 avec la méthode d'estimation A, mais positivement liée avec la méthode B, ce qui dénote un certain effet famille. En outre, le diamètre 1975 n'est pas ou peu corrélé avec la hauteur 1974. Certes la faiblesse de l'héritabilité des caractères de diamètre rend malaisé l'interprétation des coefficients de corrélation où ils sont impliqués. Par contre, les liaisons phénotypiques et environnementales entre caractères de vigueur sont fortes. On peut suggérer l'explication suivante: les dégâts de nématodes entraînent une diminution de la hauteur des clones attaqués (corrélation génotypique négative); en revanche, leur diamètre n'a pas diminué (indépendance entre diamètre 75 et dégâts de nématodes). Il y aurait donc des clones attaqués avec un fort diamètre comparativement à leur hau-

teur réduite. Par ailleurs, il y avait au moment de la sélection indépendance phénotypique entre circonférence et hauteur pour les ortets sélectionnés, par contre, dans la population initiale avant sélection la corrélation phénotypique était de 0.65**.

Les infradensités interne (coeur) et externe (écorce) montrent une bonne corrélation génotypique indiquant des pos-

sibilités de sélection clonale précoce pour ce caractère; les liaisons environnementales et phénotypiques sont nettement plus faibles. L'infradensité pondérée est indépendante du débourrement végétatif au niveau génotypique; ce résultat favorable au sélectionneur mérite d'être souligné. La sélection pour l'infradensité n'entraîne pas d'augmentation de la sensibilité aux nématodes. Enfin, si l'infradensité pondérée n'est pas liée génotypiquement à la hauteur, cette liaison est négative avec le diamètre si l'on considère les clones dans les familles; c'est un résultat classique. Par contre, si l'on considère les clones toutes familles confondues, cette liaison défavorable n'apparaît plus. Il semblerait donc que certains clones de certaines familles combinent une bonne vigueur avec une densité acceptable.

La précocité du débourrement végétatif est, au niveau génotypique, positivement liée au diamètre mais seulement pour la méthode d'estimation A; toutes familles confondues, la liaison entre les deux caractères n'est pas significative, les corrélations phénotypiques et environnementales sont nulles. Avec la hauteur, la précocité est liée négativement au niveau génotypique mais de façon non significative. Enfin, les clones les plus tardifs en débourrement végétatif sont les plus attaqués par les nématodes. Ceci confirme les résultats obtenus par BOUVAREL et LEMOINE (1957) au niveau moyenne de provenances ou individus dans une plantation comparative de provenances (expérience IUFRO 1943) si-

tuée à Amance, et les liaisons phénotypiques observées dans le test de descendance.

2.3. — Comparaisons ortet-ramet; coefficient de prédiction génotypique

D'une façon générale l'efficacité de la sélection phénotypique pour un ou plusieurs caractères peut s'estimer par la comparaison d'une population mère (échantillon aléatoire d'individus tirés d'une population) avec une population fille (au sens génératif ou végétatif) qui en est issue; cette population fille peut d'ailleurs être placée dans un environnement différent de la population mère.

Dans le cas particulier, les ortets ont été sélectionnés pour la hauteur et les biais que l'on peut attendre concernent surtout ce caractère.

La corrélation ortets \times moyennes de ramets pour 2 caractères mesurés dans les milieux 1 et 2 est:

$$r = \frac{\text{cov}(P_1, P_2)}{(VP_1 \cdot VP_2)^{1/2}} \quad (1)$$

Si P_1 et P_2 sont respectivement les valeurs phénotypiques des ortets et des moyennes de ramets G_1 et G_2 leurs valeurs génotypiques, E_1 et E_2 les effets milieux, si k est le nombre moyen de ramets par clone, on a:

$$P_1 = G_1 + E_1 \text{ et } P_2 = G_2 + E_2$$

Sous réserve (*) que $\text{cov}(G_1, E_2) = \text{cov}(G_2, E_1) = \text{cov}(E_1, E_2) = 0$, l'expression (1) peut s'écrire:

$$r = \frac{\text{cov}(G_1, G_2)}{(VP_1 \cdot VP_2)^{1/2}} \quad (2)$$

Cette formule ressemble à celle du coefficient de prédiction génétique CGP de BARADAT (1976) qui est:

$$CGP = \frac{\text{cov}(A_1, A_2)}{(VP_1 \cdot VP_2)^{1/2}}$$

Par analogie on peut définir un coefficient de prédiction génotypique CGyP qui est une forme généralisée de l'héritabilité au sens large, il s'écrit:

$$CGyP = \frac{\text{cov}(G_1, G_2)}{(VP_1 \cdot VP_2)^{1/2}} \quad (3)$$

Pour passer de (2) à (3) il suffit de multiplier r par le rapport $\frac{(VP_2)^{1/2}}{(VP_2)^{1/2}}$

*) la nullité de la covariance entre environnement 1 et 2 n'est vraie que s'il n'y a pas remanence dans le milieu 2 d'effets préconditionnés dans le milieu 1.

$$CGyP = r \cdot \frac{(VP_2)^{1/2}}{(VP_2)^{1/2}}$$

L'estimation de CGyP a comme précédemment été effectuée par les 2 voies A et B, en tenant compte ou non de l'effet famille.

Les calculs menés sur 32 individus présentant des données complètes et appartenant à 7 familles sont résumés dans le tableau 5. Le seuil de signification adopté ici pour CGyP est celui de la corrélation clone dans famille (méthode A), et celui de la corrélation brute ortet moyenne de ramet (méthode B).

Le débourrement végétatif présente une stabilité remarquable; pour ce caractère (non biaisé par la sélection de 1956) l'efficacité de la sélection avec transfert du matériel cloné dans une autre station est bonne. On peut remarquer que la sélection d'individus ne présentant pas de dégâts de gelée, conduit également, par voie clonale, à un gain de tardiveté du débourrement végétatif. Enfin, la sélection pour la tardiveté du débourrement peut conduire à un gain de hauteur, notamment si la station où est transféré le matériel cloné subit des gelées de printemps, ce qui est probablement le cas de Bout. La sélection de clones tardifs n'aurait aucune influence sur la densité du bois. Enfin, lorsqu'il y a transfert dans une autre station, la sélection de clones tardifs n'accroîtrait pas la sensibilité aux nématodes; il faut rappeler cependant que les clones mis en place à Bout avaient été sélectionnés pour leur résistance aux nématodes ce qui enlève beaucoup de sa portée au résultat.

L'infradensité fait preuve également d'une bonne stabilité dans le temps et dans l'espace; les liaisons sont toutefois un peu plus fortes si l'on considère l'ensemble de la carotte des ortets (1943—1976) au lieu de la partie (1943—1956) qui correspond à l'arbre au moment de la sélection. La fig. n° 1 donne la régression ortets-ramets des valeurs brutes de l'infradensité (infradensité de la partie de la carotte 6—21 ans chez l'ortet, infradensité pondérée des ramets) pour 42 clones. On peut constater que la liaison ortets-ramets est assez étroite, mais que les valeurs moyennes de densité des ramets sont systématiquement plus faibles que celles des ortets. Cependant une sélection sur la densité (ici à 13 ans) entraînerait une légère baisse de la vigueur (surtout le diamètre) des ramets. Enfin, la liaison négative infradensité (ortet) sensibilité aux nématodes (ramets) est difficile à interpréter.

Il est difficile d'exploiter de façon précise les résultats concernant les caractères de vigueur du fait de la sélection des ortets intervenue en 1956 sur ces critères: la sélection

Tableau 5. — Coefficient de prédiction génotypique avec prise en compte de l'effet famille (1ère ligne), toutes familles confondues (2ème ligne italique)

ORTETS RAMETS	Circonférence 1956	Circonférence 1968	Dégâts de nématodes 1952	Dégâts de gelée	Débourrement			Densité carotte 1956	Densité carotte 1976	Hauteur 1949	Hauteur 1956
					1951	1952	1954				
Diamètre 1975	.12 .12	.02 .01	.06 .03	.13 .10	-.02 -.05	-.08 .04	-.05 .00	-.12 -.11	-.18 ^x -.15	-.10 -.02	.02 .03
Dégâts nématodes 1972	.18 .19	.18 .21 ^x	-.07 -.05	-.03 -.00	-.03 -.01	.00 -.01	-.09 -.06	-.15 -.08	-.27 ^x -.25 ^x	.17 .17	.05 .04
Débourrement 1972	-.18 -.16	-.10 -.10	-.34 ^x -.37 ^x	.51 ^{xx} .54 ^{xx}	.57 ^{xx} .59 ^{xx}	.69 ^{xx} .68 ^{xx}	.63 ^{xx} .62 ^{xx}	-.06 -.04	-.06 -.04	-.37 ^x -.34	.03 .14
Densité interne	-.07 -.12	-.08 .00	.00 .00	.03 .06	-.02 .04	-.03 -.04	-.06 -.03	.21 ^x .16	.24 ^x .24 ^{xx}	.03 .00	.04 .07
Densité pondérée	-.20 -.25	-.10 -.19	.00 .02	.04 -.01	.03 -.02	-.06 -.06	-.03 -.03	.38 ^{xx} .24	.42 ^x .44 ^{xx}	-.06 -.10	-.09 -.02
Hauteur 1968	-.11 -.11	-.18 ^x -.18 ^x	-.03 .03	.09 .05	-.03 -.05	-.06 -.06	-.06 -.06	.02 -.04	-.02 -.02	-.10 -.011	-.13 -.08
Hauteur 1974	-.05 .03	-.10 -.11	-.16 -.16	-.07 -.08	-.20 ^x -.19 ^x	-.19 ^x -.16	-.24 ^x -.21 ^x	-.01 -.08	-.02 -.02	-.10 -.05	.07 -.07

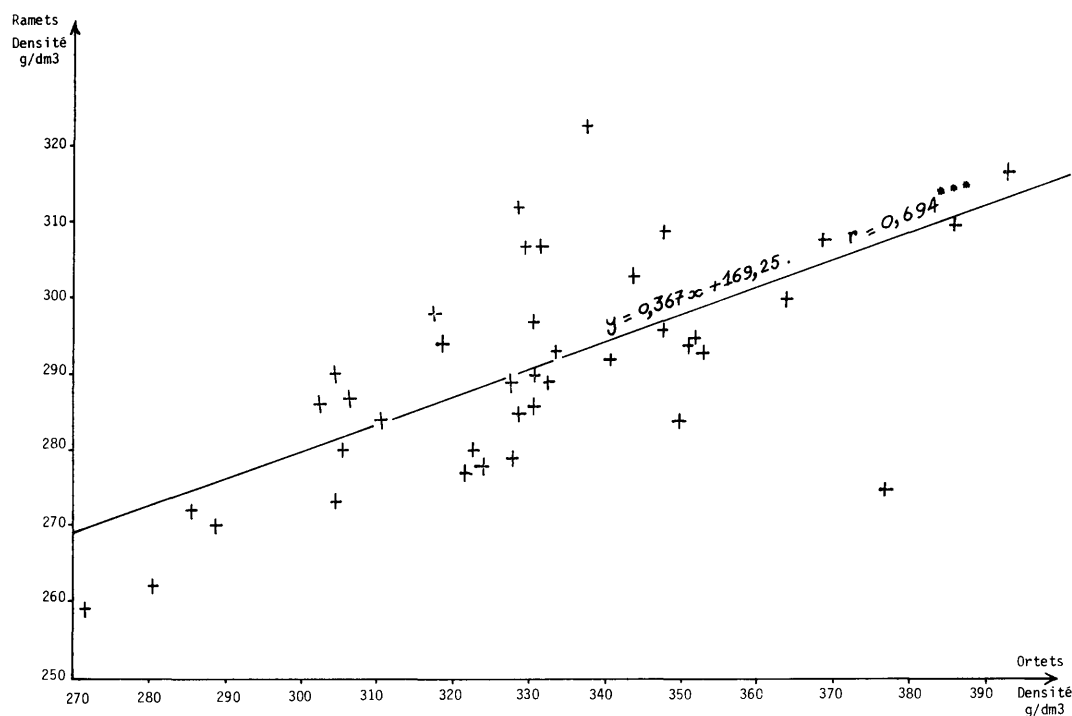


Figure 1. — Comparaison de l'infradensité des ortets (6—21 ans) et des ramets (42 clones).

pour la circonférence (ortets) conduit à accroître légèrement (non significativement) le diamètre des ramets et la sensibilité aux nématodes. Cette sélection entraîne également des diminutions faibles (non significatives) des infradensités et de la précocité du débourrement végétatif des ramets. Une sélection juvénile pour la hauteur à 6 ans (1949) des ortets conduirait à un gain de tardiveté de débourrement végétatif des ramets.

Enfin, pour les dégâts de nématodes, malgré la sélection des ortets pour la résistance intervenue en 1956, les ramets installés à Bout se sont révélés encore très sensibles. On retrouve également la liaison défavorable résistance aux nématodes tardiveté débourrement végétatif: une sélection d'ortets résistants conduirait à diminuer la tardiveté du débourrement végétatif des ramets.

2.3. Discussion; Conséquences pour la sélection

Tout en se souvenant que les résultats présents sont contingents des populations et des milieux étudiés, on peut s'interroger sur l'intérêt de la sélection clonale et de la voie végétative.

2.3.1. Résultats du test clonal de Bout

Pour apprécier l'efficacité d'une sélection dans le test clonal, on a calculé les gains (ou pertes) réalisables dans le même milieu par sélection directe pour chacun des caractères des 5 meilleurs clones parmi les 50 étudiés, on a également envisagé les effets indirects de la sélection pour un caractère sur les autres caractères. Les estimations ont été faites de la façon suivante et en ignorant l'effet famille (méthode B)

a) sélection directe

$$\Delta G = h^2_G \cdot S$$

avec S = différentielle métrique de sélection

$$h^2_G = \text{héritabilité des moyennes de clones}$$

b) sélection indirecte

La sélection sur le caractère X entraîne la réponse corrélée sur le caractère Y qui s'écrit:

$$RC = S_x \cdot h_x \cdot h_y \cdot r_G \cdot \frac{\sigma_{Py}}{\sigma_{Px}}$$

où S_x — est la différentielle de sélection

h_x, h_y — la racine carrée des héritabilités (moyennes de clones) des caractères x et y

r_G — corrélation génotypique entre x et y

σ_{Px}, σ_{Py} — écart type de moyenne de clones pour x et y

Les résultats sont présentés dans le tableau 6 qu'il convient de rapprocher des tableaux 3 et 4.

1) Pour la tardiveté du débourrement végétatif, la sélection semble très efficace. Il n'y aurait pas d'effet défavorable sur la vigueur, excepté pour le diamètre dans le cas d'une sélection intra-famille (cf. tableau 4). Il faut d'ailleurs noter que les corrélations phénotypiques ou génétiques additives entre tardiveté et vigueur mentionnées dans la littérature (LACAZE et ARBEZ 1972, BIROT *et al.* 1976 sont nulles ou faiblement positives suivant les populations. En outre, les effets indirects sur l'infradensité sont pratiquement nuls (cf. tableaux 4, 6). Au niveau provenances (LACAZE et POLGE 1970) et phénotypique individuel (THIERCELIN 1970) cette liaison tardiveté-infradensité semblait nettement plus défavorable. De toute façon, ces résultats contredisent la corrélation génotypique positive tardiveté-densité établie par MERGEN *et al.* (1964). Enfin, la sélection pour la tardiveté conduirait à augmenter légèrement la sensibilité aux nématodes (cf. tableau 4, 6), ce qui confirmerait des résultats antérieurs (BOUVAREL et LEMOINE 1957) et le sens des liaisons estimées.

2) Pour l'infradensité globale la sélection est très efficace (héritabilité génotypique élevée). Ceci confirme des résultats obtenus antérieurement par différents auteurs avec toutefois un nombre limité de clones. KENNEDY (1966), KLEIN-SCHMIT et KNIGGE (1967), WORRALL (1975) trouvaient respectivement des valeurs d'héritabilité génotypique de .84 (4 clones), .48 (4 clones), .60 (7 clones). Toutefois, le gain génotypique est limité (9%) du fait de la moindre variabilité de ce caractère confirmant ainsi les résultats de NANSON *et al.* (1975) au niveau provenances. De façon indirecte, on

Tableau 6. — Estimation des gains directs ou indirects réalisables par sélection des 5 meilleurs clones (sur 50) du test clonal de Bout

Sélection pour les différents caractères	Caractères et leurs moyennes					
	Volume 155 dm ³	Densité pondérée 303 g/dm ³	Dégâts de nématodes Note: 2,00	Débourre- ment 1972 Note: 1,69	Diamètre 1975 131,7 mm	Hauteur 1974 820 cm
Volume	31 (20)	—	—	—	—	—
Densité pondérée	— 0,8 (1) (0,00)	28 (9)	— 0,16	— 0,17	— 2,03 (1,5)	21,3 (2,5)
Résistance aux nématodes 1972	10,5 (1) (6,8)	4,9 (1,6)	— 0,65	0,78	1,52 (1,0)	4,07 (5,0)
Débourrement (tardiveté) 1972	— 1,08 (1) (0,00)	0,01 (0,00)	0,13	— 1,56	— 1,42 (1,0)	11,47 (1,3)
Diamètre 1975	18 (1) (12)	— 3,16 (1,00)	0,08	0,43	8 (7,5)	0,75 (0,00)
Hauteur 1974	12,5 (1) (8,0)	3,33 (1,0)	0,21	0,35	0,1 (0,0)	71 (9)

NB: Le chiffre en romain indique le gain en valeur réelle.

Le chiffre en italique, entre parenthèses, indique le gain (ou perte) en %.

(1) Estimation des gains sur valeurs faites à partir des gains moyens sur hauteur 74 et diamètre 75.

— élément non calculé.

n'enregistre pas de baisse sur la vigueur (tableau 6). Cependant, la corrélation génotypique intra-famille (cf. tableau 4) infradensité-diamètre est nettement défavorable; au niveau provenance ou phénotypique individuel, l'antinomie densité-vigueur a été mise en évidence par de nombreux auteurs. Il semblerait donc qu'il existe des clones à bois dense présentant encore un bon niveau de vigueur.

3) Pour les caractères de vigueur, la sélection des 5 meilleurs clones sur le diamètre (1975) conduit pour ce caractère à un gain de 7,5% et par voie indirecte à un gain de 12% sur le volume, mais à une perte de 1% sur la densité, il n'y a pas d'effet sur la hauteur. La sélection pour la hauteur (1974) conduit à un gain de 9% pour ce caractère et indirectement à des gains de 8% sur le volume et également de 1% sur la densité, sans effet sur le diamètre. Enfin, la sélection pour le volume des 5 meilleurs clones conduit pour ce caractère à un gain de 20%. L'efficacité de la sélection pour la vigueur apparaît réelle en dépit d'héritabilités plus faibles.

Les gains très importants que peut entraîner la sélection pour le volume et de façon concomitante, la très légère perte de densité du bois, posent le problème du choix des critères de sélection: quantité ou qualité? A la limite on pourrait envisager avec ARBEZ et MILLIER (1972) la création de 2 variétés: une à bois dense et moins productive, l'autre fortement productive mais à bois moins dense. Au préalable, la question fondamentale serait de pouvoir chiffrer en termes économiques, les gains obtenus au niveau de l'emploi des bois grâce à l'amélioration de la densité.

4) La résistance aux nématodes serait susceptible d'être améliorée par sélection clonale. La complexité des facteurs intervenant dans les mécanismes de résistance incite toutefois à la prudence. En outre, si on peut attendre de façon indirecte des gains sur la croissance, la sélection pour la résistance aux nématodes conduit à une diminution de la tardiveté du débourrement végétatif.

En ce qui concerne l'efficacité éventuelle de la sélection phénotypique d'ortets en forêt, les valeurs d'héritabilité individuelle présentées au tableau 3, montrent clairement les fortes valeurs obtenues pour le débourrement végétatif et l'infradensité pondérée. Pour les caractères de

vigueur le niveau est beaucoup plus faible alors qu'il est intermédiaire pour la résistance aux nématodes.

2.3.2. Liaisons ortets-ramets (cf. tableau 5)

La stabilité dans le temps et dans l'espace (liaisons entre caractères de nature identique) ainsi que les effets indirects de la sélection phénotypique des ortets peuvent, pour les principaux caractères se résumer comme suit:

— la sélection pour la tardiveté du débourrement végétatif serait très efficace; dans l'exemple étudié il n'y aurait pas d'effet négatif sur la densité et la sensibilité aux nématodes. En outre, un effet positif indirect sur la croissance en hauteur est à attendre.

— la stabilité trouvée pour la densité du bois confirme le niveau assez élevé des corrélations ortets-ramets établies antérieurement pour l'Epicéa par différents auteurs: .80 (ERICSSON 1960, 15 clones), .50 (GISLERUD 1973, 49 clones), .60 (WELLENDOFF et OLESEN 1973, 15 clones). Cela permettrait une sélection efficace pour ce caractère.

Pour expliquer le niveau plus faible de la densité du bois chez les ramets par rapport aux ortets, on peut suggérer les hypothèses suivantes:

. effets «milieu» (sol, climat) différents à Amance et à Bout

. phénomènes de topophysis; les greffons on été prélevés dans la cime des ortets; or la densité du bois juvénile est souvent plus faible que celle du bois adulte. Cette hypothèse est probablement la meilleure. Pour *Pinus radiata* elle est d'ailleurs vérifiée (cf. NICHOLLS *et al.* 1976) pour un certain nombre de caractères de qualité du bois: fibre torse, longueur des fibres, densité du bois (réduction des valeurs chez les ramets), lorsque les boutures sont prélevées sur des ortets d'un certain âge; pour certains caractères des effets de cyclophysis semblent également se manifester.

. absence de compétition à Bout; compte-tenu de la faible densité de plantation, des cernes plus larges entraîneraient une densité plus faible.

Dans le cas de variétés multiclonales d'Epicéa, espèce pour laquelle le bouturage des ortets sélectionnés se fait au stade très juvénile, une telle chute de densité ne serait pas à redouter.

La sélection d'ortets pour la densité du bois conduirait cependant à une certaine baisse de vigueur chez les ramets.

— pour la vigueur, les biais déjà mentionnés (sélection phénotypique des ortets) ne permettent pas de conclure réellement à l'inefficacité de la sélection. Par ailleurs, des effets d'interaction génotype \times milieu sont à redouter lorsqu'on descend au niveau clonal, en raison de l'absence de phénomènes de compensation qui peuvent par exemple se produire à l'intérieur d'une population composée de génotypes nombreux. Enfin, la sélection pour la vigueur conduirait à une certaine chute de densité, limitée toutefois.

— pour la résistance aux nématodes, on peut conclure à l'inefficacité de la sélection, puisque ce critère avait été retenu au moment de la sélection des ortets à Amance et la Sivrite et que les attaques se sont révélées importantes à Bout.

Les résultats présentés malgré leurs limites, dues en particulier à l'étroitesse de la base génétique du matériel étudié, devraient trouver leur application dans le cadre de l'utilisation de la voie végétative dans les programmes d'amélioration de l'Epicéa et notamment dans le cas de variétés multiclones. Celles-ci sont constituées à partir de sélection phénotypiques d'ortets juvéniles (3–4 ans), il faut donc interpréter ces résultats aussi en fonction de corrélation juvéniles-adultes pour la plupart des caractères (sauf pour le débourrement végétatif qui est surtout important au stade juvénile et qui présente par ailleurs une bonne stabilité dans le temps). Pour la densité du bois chez l'Epicéa, une étude réalisée sur les ortets (NEPVEU et BIROT 1979) révèle des corrélations phénotypiques juvénile adulte d'un niveau satisfaisant.

Conclusion

Lorsqu'on sélectionne de jeunes ortets dans une station avec transfert dans une autre station, les gains à attendre concernent surtout la tardiveté du débourrement végétatif. En dépit d'une assez bonne stabilité de la densité du bois, il semble difficile de sélectionner pour ce caractère dès l'âge de 3–4 ans, du fait de la nature destructive des analyses; il faudrait donc recourir à des tests clonaux et à une sélection clonale récurrente. Pour la vigueur, l'existence certaine d'interactions génotype \times milieu implique également la mise en place de tels tests clonaux dans plusieurs stations.

Pour un milieu donné, une sélection sur test clonal semble intéressante pour les principaux caractères.

Dans les deux optiques de sélection, l'antinomie densité-vigueur, qui est réelle, semblerait pouvoir être surmontée par sélection clonale. Des recherches seraient toutefois nécessaires pour pondérer plus objectivement ces deux critères de sélection. Enfin, l'indépendance inattendue de la densité du bois et de la tardiveté du débourrement végétatif constituerait un élément favorable.

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr. A. Nanson qui a bien voulu réviser le manuscrit et contribuer à sa mise en forme.

Bibliographie

ARBEZ, M. and MILLIER, C.: Variabilité, hérédité et corrélation entre caractères chez de jeunes Pins laricio de Calabre. Consé-

quences et problèmes des indices de sélection. IUFRO Genetics, S.A.B.R.A.O. Joint Symposium Tokyo (1972). — BARADAT, Ph.: Juvenile, mature relationships. Abstract, Meeting IUFRO Bordeaux Advanced Generation Breeding (1976). — BECKER, W. A.: Manual of procedures in quantitative genetics. Second edition Washington State University (1967). — BIROT, Y., LACAZE, J. F. et LE COUVIOUR, J.: About the reliability of mass selection in Forest: an example in Norway spruce (*Picea abies* KARST.) IUFRO Meeting Bordeaux (1976). — BOUVAREL, P. et LEMOINE, M.: L'expérience internationale sur les provenances d'Epicéa (*Picea excelsa* LINK.). *Silvae Genetica* 6 (3/4), pp. 91–97 (1957). C.T.G.R.E.F.: Information technique pour la surveillance et la protection phytosanitaire de la Forêt. Fascicule II (1975). — DIETRICHSON, J.: Using southern provenance in Norway spruce. *Norsk Skogbruk*, 6, pp. 220–230 (1961). — ERICSSON, B.: Studies of the genetic wood density variation in Scots pine and Norway spruce. Forest Research Institute of Sweden. Report n° 4 (1960). — GISLERUD, O.: A wood density study in Norway spruce. Paper to the IUFRO Joint Workshop and Symposium on Norway spruce provenances, Norway (1973). — KELLER, R. et THOBY, M.: Liaisons entre l'état juvénile et l'état adulte pour quelques caractères technologiques et auxométriques chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). *Ann. Sci. forest* 34 (3), pp. 175–203 (1977). — KENNEDY, R. W.: Intra increment variation and heritability of specific gravity, parallel-to-grain tensile strength, stiffness and tracheid length, in clonal Norway spruce. *Tappi* 49 (7), pp. 292–295 (1966). — KEYLWERTH, R.: Ein Beitrag zur qualitativer Zuwachsanalyse. *Holz Roh- u. Werkstoff*. Vol. 12, n° 3, p. 77–83 (1954). — KLEIN, G. G.: Kvalitets undersøkelser av norsk og tysk gran. *Medd. fra det Norske Skogforsøksvesen, Vollebakk*, 16 (48). (1957). — KLEINSCHMIT, J., and KNIGGE, W.: Variability of dry matter production, structure and specific gravity in young Norway spruce due to genetic and environmental factors. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 138 (9), pp. 189–198 (1967). — KLEINSCHMIT, J. et al.: Entwicklung der Stecklingsvermehrung von Fichte (*Picea abies* KARST) zur Praxisreife. *Silvae Genetica* 22 (1/2), 4–15 (1973). — KNUDSEN, M. V.: A comparative study of some technological properties of Norway spruce in a provenance test. *Docu. 12th. Cong. Int. Union for Res. Organ. Oxford* n° IUFRO 56/41/2 pp. 7 (1956). — LACAZE, J. F. et POLGE, H.: Relations phénotypiques au stade juvénile entre la densité du bois et divers caractères phénologiques et de vigueur chez *Picea abies* KARST. *Ann. Sci. forest.* 27 (3), pp. 231–242 (1970). — LACAZE, J. F., et ARBEZ, M.: Variabilité infraspécifique de l'Epicéa. Hérédité et corrélations génétiques de quelques caractères au stade juvénile. *Ann. Sci. forest.* 2 (28), pp. 141–183 (1971). — MERGEN, F., BURLEY, J. and YEATMAN, C. W.: Variation in growth characteristics and wood properties of Norway spruce. *Tappi* 47 (8) (1964). — NANSON, A.: L'hérédité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'expériences. *Silvae Genetica* 19, 4, 113–121 (1970). — NANSON, A., SACRE, E. et FRAIPONT, L.: Tests précoces de la qualité du bois de provenances d'Epicéa commun. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* 10 (4), pp. 527–558 (1975). — NEPVEU, G. et BIROT, Y.: Les corrélations phénotypiques juvénile-adulte pour la densité du bois et la vigueur chez l'Epicéa. *Ann. Sci. forest* 36 (2) (1979). — NICHOLLS, J. W. P., PAWSEY, C. K. and BROWN, A. G.: Further Studies on the ortet-ramet relationship in wood characteristics of *Pinus radiata*. *Silvae Genetica* 25 (2), pp. 73–79 (1976). — NILSON, B.: Wood density in progenies after hybridization within *Picea abies*. 1st. world consultation of forest genetics and tree improvement FAO-IUFRO Stockholm (1963). — POLGE, H., et ILLY, G.: Observations sur l'anisotropie du Pin maritime des Landes. *Ann. Sci. forest* 24 (3), pp. 205–231 (1967). — RECK, G., and SZIKLAI, O.: Juvenile-mature correlation and wood characteristics of Douglas-Fir. Meeting on provenance research in Douglas-Fir. Göttingen. Sept. 3–6, IUFRO Working Party (1973). — RONE: Variation in wood density and tracheid length in *Picea abies* progeny. Lesoved. pp. 78–82 (1970). — THIERCELIN, F.: Tardiveté du débourrement et densité du bois dans une population adulte de *Picea abies* KARST. *Ann. Sci. forest* 3: pp. 243–254 (1970). — THOBY, M.: Validité de tests précoces d'appréciation des caractères technologiques du bois de Douglas. Application à une plantation comparative de 24 provenances de Douglas (Peyrat-le-Château) en liaison avec des caractères morphologiques et auxométriques. Rapport de stage ENITEF. Juin (1975). — WELLENDORE, H., et OLESEN, P. O.: Données non publiées (1973). — WORRALL, J.: Provenance and clonal variation in phenology and wood properties of Norway spruce. *Silvae Genetica* 24 (1), pp. 2–5 (1975).