

Variabilité géographique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le contexte du sud-ouest de la France

HARFOUCHE A. – KREMER A.

INRA, Recherches forestières - Laboratoire de génétique et amélioration des arbres forestiers
BP 45 Gazinet, 33610 Cestac, France – Tél. : 57 97 90 13 - Fax : 57 97 90 88

ملخص

سنة عشر (16) مصدر من المجال الطبيعي للصنوبر البحري (*Pinus pinaster*) قد نظمت على شكل تجربة مقارنة بالميدان التجاري للمعهد الوطني للأبحاث الزراعية بمنطقة لاند الفرنسية. ولقد أنجزت ملاحظات وقياسات تخص ميزات النمو وشكل الجذع والتفصين على شجيرات عمرها 8 سنوات. تكشف التحاليل أن المصادر الأطلنطية هي الأكثر سرعة في النمو ولكنها متوسطة فيما يخص شكل الجذع بينما تتميز المصادر الكرسية والمغربية بتنوع ورفعة في شكل الجذع (وكذلك التفصين بالنسبة للكرسية). كما دلت النتائج عن وجود تغيرية معتبرة بالنسبة لجميع الخاصيات، الأمر الذي يجعل إنتقاء بعض المصادر المتفوقة شيئاً ممكن قصد التهجين. والمرجو من عملية التهجين هذه هو العثور على هجين أو مجموعة هجينة تجمع في آن واحد بين بعض خاصيات المصدرين الأبوين وهذا غير مستبعد نظراً لعدم وجود علاقات معاكسة بين الميزات المدروسة.

الكلمات - المفاتيح

الصنوبر البحري - مصادر جغرافية - تغيرية أحادية الميزة - تغيرية متعددة الميزة - علاقات بين الميزات.

RÉSUMÉ

Seize provenances de l'ensemble de l'aire naturelle du pin maritime ont été installées en plantation comparative sur le Domaine expérimental de l'INRA à Pierroton (Gironde, France). Des mesures et observations ont été effectuées sur les plants à l'âge de 8 ans concernant des caractères de vigueur, de forme et de phénologie. Les résultats obtenus montrent que les provenances de la zone atlantique sont les plus vigoureuses mais juste moyennes pour la rectitude du tronc. Les races corse et marocaine présentent des qualités supérieures pour la rectitude du tronc ainsi que pour des caractères de branchaison pour les premières. La provenance castillane ne présente que peu d'analogies avec les autres races du groupe atlantique dont elle ferait partie selon son profil terpénique. Ses performances pour le groupe de caractères étudiés l'apparenteraient plutôt aux races corses. L'importante différenciation ainsi mise en évidence offre des possibilités élevées de sélection de provenances pour la création d'hybrides interraciaux chez le pin maritime. Des combinaisons favorables de caractères économiques chez les hybrides sont attendues du fait de l'absence de liaisons antagonistes entre ces caractères.

Mots clés : pin maritime, variabilité monocaractère, variabilité multicaractère, liaisons entre caractères.

INTRODUCTION

Le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) est l'essence forestière principale du massif des Landes de Gascogne qui constitue, avec plus d'un million d'hectares, la forêt artificielle la plus vaste d'Europe (Illy, 1966). La place de cet arbre dans l'économie régionale, voire nationale, a motivé la réalisation de travaux d'aménagement importants et la pratique de techniques de sylviculture très intensive. Si cette intensification sylvicole était nécessaire, sa portée ne restait pas moins assez limitée. Il est, en effet, bien vite apparu des besoins d'améliorer la production des peuplements, notamment en ce qui concerne la qualité des produits. Et, à ce point de vue, il était nécessaire d'agir directement sur les caractéristiques héréditaires des populations d'arbres destinés à remplacer les surfaces en régénération. A la même époque, commençait dans beaucoup de pays l'application des principes de la génétique quantitative à l'amélioration des arbres forestiers. Le choix était fait pour le pin maritime de lancer les expérimentations pour explorer la variabilité géographique de l'espèce. C'est ainsi qu'un réseau moderne de dispositifs de comparaison de provenances a été mis en place dès les années 1960. L'échantillonnage de provenances s'est voulu quasi exhaustif dans le but d'exploiter au maximum la variabilité naturelle présentée par l'espèce, et ce pour un certain nombre de caractères qui serviront de critères de base pour le programme d'amélioration.

Nombre d'auteurs avaient déjà conduit des études sur la variabilité du pin maritime, d'abord à des fins de botanique systématique, puis de variabilité géographique sur la base de la notion de provenance (Baradat & Marpeau-Bezard, 1988). Parmi le premier groupe de travaux, on retiendra la classification proposée par Fieschi et Gaussen (1932) qui élèvent les races dites atlantique et méditerranéenne au rang d'espèces, soit *Pinus maritima* pour la première et *Pinus mesogeensis* pour la seconde. Les caractères utilisés par ces auteurs avaient le défaut d'être peu héréditaires donc très variables non seulement d'un individu à l'autre dans une même entité géographique, mais aussi au niveau d'un même arbre (voir les travaux de Pinto da Silva au Portugal, 1947, cité dans Illy, 1980). Les études du deuxième type furent nombreuses à partir des années 1960 et rentraient pour la plupart dans le cadre de programmes d'amélioration génétique de l'espèce. Elles se basèrent sur des observations en laboratoire ou en plantations comparatives et sur des effectifs d'arbres par population importants. Les risques de classifications fantaisistes étaient ainsi réduits d'autant plus que celles-ci étaient assez souvent multicaractères. On citera pour les études menées en France celles de Bouvarel (1960), Illy (1966), Vergeron (1970), Guyon (1980 et 1982), Guyon & Kremer (1982), Sarrauste (1982), Neveu (1984), Kremer & Roussel (1986), Schverster & Ughetto (1986).

Plus récemment, l'étude de la variabilité du pin maritime est venue s'enrichir d'acquisitions à partir de marqueurs terpéniques (Baradat & Marpeau-Bezard, 1988), isozymiques (Petit, 1988) et protéiques (Bahrman et al., 1992). Ces études ont permis de dessiner une structuration de la variabilité génétique des populations naturelles de l'espèce.

L'ensemble des résultats obtenus se complètent et font état d'une variabilité infraspécifique considérable tant du point de vue de marqueurs morphologiques que biochimiques. La séparation géographique des populations de pin maritime s'est ainsi traduite par une différenciation génétique de l'espèce, comme le laissait d'ailleurs penser son aire naturelle du type en mosaïque. Selon leur profit terpénique (Baradat & Marpeau-Bezard, 1988), les populations naturelles de pin maritime se répartissent en trois grands groupes géographiques : atlantique, périméditerranéen et nord-africain.

La présente étude s'inscrit dans la suite des travaux déjà accomplis. L'essai de classification infraspécifique mono et multicaractère qui y est fait permettra de compléter les connaissances déjà acquises sur le comportement des provenances dans le sud-ouest de la France. D'un point de vue plus pratique, elle fournira des éléments de décision pour juger de l'opportunité de plans de croisements entre races ou provenances bien différenciées. En effet, il semble aujourd'hui indispensable d'élargir la base génétique de la population d'amélioration actuelle, exclusivement landaise, qui n'offre apparemment plus de possibilités supplémentaires d'amélioration surtout pour des caractères de forme. Des populations intéressantes pour les caractères recherchés doivent exister qu'il serait intéressant de combiner dans un petit nombre d'hybrides interraciaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage de provenances

L'échantillon de provenances représentées dans l'essai est présenté dans le tableau I. On peut constater que cet échantillonnage concerne la majeure partie de l'aire naturelle de l'espèce bien que des régions comme la Vendée, la Sardaigne, l'île de Pantelleria ou l'Algérie n'aient pas été couvertes.

Dispositif expérimental

L'essai a été implanté au Pavillon sur le domaine expérimental de l'INRA de Pierroton-Cestas, à une vingtaine de kilomètres au sud-sud-ouest de Bordeaux (Gironde). Au plan écologique, il s'agit d'une lande humide à mésophile se développant sur un sol podzolique portant une végétation naturelle faite de quelques pins et bouleaux, d'ajonc, molinie et fougère aigle.

Les 16 provenances ont été disposées en lattice carré 4×4 équilibré à 5 répétitions et réitéré 4 fois, ce qui représente $20 \times 4 = 80$ blocs incomplets de 4 parcelles unitaires chacun. Chaque parcelle unitaire comporte 13 plants de la même provenance espacés de 1,1 x 4 m. Il s'agit au total de $80 \times 4 \times 13 = 4\,160$ plants, soit 260 plants par provenance.

Les travaux de préparation du sol se résument à un défrichement suivi d'un dessouchage et de labours. Des apports d'engrais ont été effectués. Le premier, en automne 1970, juste avant la plantation (engrais complet 10-10-10) et le second en 1976, sur des plants âgés de 7 ans, depuis le semis (hyperphosphates 500 kg/ha).

Les plants ont été élevés en pépinière de Pierroton et mis en terre en automne 1970.

Provenance (Code) (Pays)	Groupe géographique	Latitude	Longitude	Altitude (m)
Landes Nord (Lan1) (France S-W)	Atlantique	45°08'N	1°00'W	40
Landes Sud (Lan 2) (France S-W)	Atlantique	44°12'N	1°15'W	30
Vivario (Viv) (Corse Nord)	Périméditerranéen	42°09'N	9°08'E	600
Marghèse (Mar) (Corse Sud)	Périméditerranéen			700
Porto-Vecchio (Pov) (Corse Sud)	Périméditerranéen	41°39'N	9°14'E	150
Cambados (Cam) (Espagne N-W)	Périméditerranéen	42°09'N	9°08'E	600
Cazorla (Caz) (Espagne Sud)	Périméditerranéen	37°32'N	3°30'E	1 200
Navaleno (Nav) (Espagne Centrale)	Atlantique	41°24'N	4°20'W	870
Esterel (Est) (France S-E)	Périméditerranéen	43°13'N	6°50'E	410
Gènes (Gen) (Italie Nord)	Périméditerranéen	44°28'N	8°31'E	300
Lucques (Luc) (Italie Nord)	Périméditerranéen	43°58'N	10°27'E	200
Chauen (Cha) (Maroc, Rif)	Nord-Africain	35°09'N	5°13'W	1 450
Tamjout (Tam) (Maroc, Moyen-Atlas)	Nord-Africain	33°52'N	4°02'W	1 600
Tamrabta (Tmr) (Maroc, Moyen-Atlas)	Nord-Africain	33°35'N	5°02'W	1 600
Leiria (Lei) (Portugal Nord)	Atlantique	39°49'N	8°51'W	50
Tabarka (Tab) (Tunisie N-W)	Nord-Africain	36°57'N	8°46'E	200

Tableau I : Liste des 16 provenances objet de l'essai 1 44 09 1 (Pavillon).

Mesures et observations

Les caractères mesurés ou observés sont présentés dans le tableau II ci-après.

Traitement et analyse des données

L'écart à la verticalité dont la distribution suit approximativement une loi de Poisson a été transformé par la fonction $y = \sqrt{x}$ dans le but de minimiser les écarts à la normalité et de tendre à l'homoscédasticité.

Les mesures n'ont pas été faites systématiquement sur l'ensemble des arbres du dispositif mais uniquement sur un échantillon de 640 individus à raison de 40 par provenance (2 arbres par provenance et par répétition). Nous avons effectué l'analyse en blocs aléatoires complets du fait de l'orthogonalité du schéma expérimental, chaque provenance étant représentée dans toutes les répétitions. Les effectifs sont suffisamment grands pour pouvoir supposer vérifiées les hypothèses classiques de l'analyse de variance.

Variabilité et classement monocaractères des provenances

Il a été fait usage pour cette étude d'un programme d'analyse de variance multivariable en modèle fixe à deux facteurs croisés, provenance et répétition dont l'écriture est la suivante :

$$Y_{ijk} = \mu + \pi_i + \rho_j + (\rho\pi)_{ij} + e_{ijk}$$

où Y_{ijk} est la kème observation de la provenance i dans la répétition j , μ , la moyenne générale, π_i , l'effet de la provenance i ($i = 1$ à 16 et tel que $\sum \hat{\pi}_i = 0$), ρ_j , l'effet de la répétition j ($j = 1$ à 20 et tel que $\sum \hat{\rho}_j = 0$), $(\rho\pi)_{ij}$, l'effet parcelle ($ij = 1$ à 320 et tel que $\sum \sum (\hat{\rho\pi})_{ij} = 0$) et e_{ijk} , l'erreur individuelle qui est une variable aléatoire normale indépendante d'espérance nulle et de variance σ_e^2 .

La table d'analyse de variance est présentée dans le tableau III.

Dans le but de détecter les différences significatives et de regrouper les provenances en fonctions de leur effet, il est réalisé un test de comparaison multiple de moyennes par la méthode de Newman-Keuls. Cette méthode est particulièrement appropriée au présent cas qui traite de modalités de facteur équirépétées.

Variabilité géographique pin maritime

Vigueur	Forme	Branchaison	Phénologie
Hauteur totale (HT)	Ecart à la verticalité basale (EVB)	Nombre de branches (NB)	Nombre de pousses secondaires (NP2)
Circonférence à 1,50 du sol (C 1,50)		Longueur de la plus grosse branche (LGB)	Nombre d'années de persistance des aiguilles (NAPA)
		Circonférence de la plus grosse branche (CGB)	
		Angle d'insertion de la plus grosse branche (AIGB)	

Tableau II : Mesures et observations (campagne 1978). Plants âgés de 9 ans depuis le semis.

Source de variation	ddl	Espérance des carrés moyens	Tests F
Répétition	$(r - 1) = 19$	$E (CMR) = \sigma_e^2 + \frac{pn}{r-1} \sum_{j=1}^r \rho_j^2$	CMR / CME
Provenance	$(p - 1) = 15$	$E (CMP) = \sigma_e^2 + \frac{rn}{p-1} \sum_{i=1}^p \pi_i^2$	CMP / CME
Parcelle	$(r - 1) (p - 1) = 285$	$E [CM (RP)] = \sigma_e^2 + \frac{n}{(r-1)(p-1)} \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^r (\pi\rho)_{ij}^2$	CM (RP) / CME
Erreur	$rp (n - 1) = 320$	$E (CME) = \sigma_e^2$	

Tableau III : Table d'analyse de variance en modèle fixe à 2 facteurs croisés.
Cas orthogonal et équilibré.

Liaison entre caractères

Des calculs de corrélation linéaire simple ont été réalisés sur les moyennes des provenances pour explorer les éventuelles liaisons entre caractères.

Classement multicaractères des provenances

Un essai de regroupement des provenances a été effectué sur la base de la distance généralisée de Mahalanobis qui est une distance euclidienne standardisée. Cette distance est calculée à partir des 9 variables d'origine mesurées ou observées sur les individus. Sa formulation matricielle est la suivante :

$$D^2 = (m_i - m_j)' \Sigma^{-1} (m_i - m_j)$$

où $(m_i - m_j)$ est le vecteur des différences de moyennes des deux provenances i et j sur l'ensemble des variables et Σ , la matrice de variances-covariances des provenances qui sont supposées homogènes.

$$\Sigma = \begin{bmatrix} \sigma_{11}^2 & \sigma_{12} & \cdots & \sigma_{18} & \sigma_{19} \\ \sigma_{21} & \sigma_{22}^2 & \cdots & \sigma_{28} & \sigma_{29} \\ & & \ddots & & \\ \sigma_{81} & \sigma_{82} & \cdots & \sigma_{88}^2 & \sigma_{89} \\ \sigma_{91}^2 & \sigma_{92} & \cdots & \sigma_{98} & \sigma_{99}^2 \end{bmatrix}$$

L'algorithme d'agglomération qui permet la constitution des groupes procède par lien moyen. La similarité entre les populations i et j est calculée sur la base de la distance de Mahalanobis correspondante de la manière suivante :

$$S = 1 - \left(\frac{D_{(ij)}^2}{D_{\max}^2} \right)$$

RÉSULTATS

Variabilité et classement monocaractères des provenances

Le tableau IV ci-après présente les résultats de l'analyse de variance pour les 9 caractères. Les tests F pour le facteur subsidiaire (répétition) ne sont pas donnés.

Les résultats indiquent un effet provenance hautement significatif pour tous les caractères excepté le nombre d'années de persistance des aiguilles (NAPA). L'effet «parcelle» n'est statistiquement significatif que pour la hauteur totale (HT) et l'écart à la verticalité basale (EVB), mais reste très petit devant l'effet provenance (rapport des F de l'ordre de 1/50 pour HT et 1/8 pour EVB).

La figure 1 présente les résultats du test de comparaison multiple de moyennes de Newman-Keuls au seuil de risque global de 5 % pour des caractères importants.

Pour la hauteur totale (HT), on peut distinguer trois agrégats de provenances qui correspondent assez bien aux trois groupes définis sur la base du profil terpénique. Le premier va de Lan 1 à Leiria, toutes des provenances du groupe atlantique ; le second s'étend de Pov Gen et rassemble des provenances du groupe périméditerranéen à l'exception de Nav (groupe atlantique). Quant au troisième agrégat, il est constitué exclusivement de provenances nord-africaines. On remarquera la supériorité des provenances atlantiques et la modicité des provenances nord-africaines.

En ce qui concerne l'écart à la verticalité basale, on ne retrouve aucune forme de rangement évoquant les groupes prédéfinis. On remarquera, par exemple, les comportements très différenciés des provenances nord-africaines, puisque l'on retrouve Tabarka (Tunisie) et Tamjout (Maroc) aux positions extrêmes du classement. Pour ce caractère de forme, on relèvera les écotypes de qualité que sont en moyenne, les provenances corses et marocaines. Parmi les provenances atlantiques, Leiria et Navaleno semblent relativement supérieures à leurs homologues landaises et de Gallice (Cambados).

La même remarque est valable pour l'angle d'insertion de la plus grosse branche. En effet, des provenances de groupes différents se retrouvent côte à côte sauf pour les quatre dernières places qui sont occupées par des provenances atlantiques.

Pour les autres caractères, on relèvera des classement pour la circonférence à 1,50 m du sol (C 1.50) et la longueur de la plus grosse branche (LGB) similaires à celui observé pour la hauteur totale et le caractère branchu des provenances marocaines, lesquelles monopolisent les trois premières places pour le nombre de branches. Pour le nombre de pousses secondaires (polycylisme), les provenances se distribuent plus ou moins aléatoirement, mais on notera quand même la tendance polycyclique des provenances landaises, au contraire des marocaines de l'Atlas, Chaouen du Rif s'en distinguant cependant.

Source de variation		Caractères								
		HT	C 1,50	EVb	NB	LGB	CGB	AIGB	NP2	NAPA
Répétition										
Provenance	F	56,85	7,51	26,22	6,48	16,41	3,34	5,39	9,30	1,62
	p (%)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,000	6,54
Parcelle	F	1,36	1,07	1,22	1,02	1,17	1,13	1,00	1,13	1,00
	p (%)	0,387	27,89	4,08	41,75	8,49	14,29	49,01	14,51	57,01

Tableau IV : Résultats de l'analyse de variance. P(%) est la probabilité que F tabulé > F calculé

HT (cm)		EVb (°)		AIGB (°)	
Lan 1	533,16	Tab	36,55	Pov	74,02
Lan 2	517,56	Est	33,14	Nav	72,17
Cam	506,41	Luc	26,52	Tab	71,72
Lei	499,91	Caz	22,69	Gen	71,54
Pov	136,11	Gen	21,79	Tam	70,93
Viv	421,86	Cam	21,29	Tamr	70,51
Mar	420,35	Lan 2	19,42	Viv	70,25
Est	419,39	Lan 1	18,09	Caz	69,39
Luc	408,16	Cha	14,77	Cha	69,07
Nav	396,74	Nav	14,77	Mar	68,97
Caz	389,41	Mar	14,44	Luc	68,44
Gen	386,99	Lei	14,37	Est	66,49
Cha	358,39	Pov	13,96	Cam	63,57
Tab	329,23	Tamr	11,60	Lan 2	62,39
Tam	326,23	Viv	8,93	Lei	61,77
Tamr	320,90	Tam	8,20	Lan 1	60,87

Figure 1 : Classement et test de Newman-Keuls au seuil de 5 %.

Les moyennes non significativement différentes sont réunies par une même barre verticale.

Liaisons entre caractères

Les valeurs des coefficients de corrélation sont consignées dans le tableau V. Le résultat le plus évident est la très forte liaison entre caractères de vigueur (HT et C 1.50), d'une part, et entre caractères de vigueur et caractères de branchaison, d'autre part (voir la zone en grisé). Pour ces groupes de caractères, la valeur des coefficients de corrélation va de 0,508* pour la plus faible à 0,913*** pour la plus élevée. On notera, par contre, que l'écart à la verticalité basale (EVB) ainsi que le nombre de pousses secondaires (NP2) et le nombre d'années de persistance des aiguilles (NAPA) ne sont corrélés de façon significative à aucun autre des caractères étudiés.

Classement multicaractères des provenances

Le classement des provenances est présenté sous la forme d'un dendrogramme basé sur une échelle de similarités calculées à partir des distances généralisées de Mahalanobis (fig. 2). On notera qu'en deçà d'une similarité de 0,50, il se forme trois groupes distincts : 1°) un groupe formé exclusivement de provenances atlantiques (Landes Nord, Landes Sud, Cambados et Leiria), 2°) un groupe constitué principalement des provenances corses (Porto-Vecchio, Marghèse et Vivario) et marocaines (Tamrabta, Tamjout et Chaouen) auxquelles vient s'ajouter la provenance castillane de Navaleno, 3°) un groupe composé de provenances périméditerranéennes (Gênes, Lucques, Cazorla et Esterel). La provenance de Tabarka (Tunisie) reste bien individualisée jusqu'à un très faible seuil de similarité (0,20). Les provenances corses (avec navaleno) et marocaines ne se séparent qu'à une similarité importante (environ 0,85) pour constituer deux entités distinctes, Navaleno restant bien intégrée aux premières.

	HT	C 1,50	NB	LGB	CGB	AIGB	EVB	NP 2	NAPA
HT	1,000								
C 1,50	0,823***	1,000							
NB	-0,627***	-0,560*	1,000						
LGB	0,913***	0,821***	-0,520*	1,000					
CGB	0,566***	0,763***	-0,637**	0,690**	1,000				
AIGB	-0,799***	-0,603*	0,508*	-0,820***	-0,407	1,000			
EVB	-0,017	0,108	-0,274	0,125	0,408	-0,089	1,000		
NP 2	0,380	0,084	-0,177	0,268	-0,192	-0,332	0,141	1,000	
NAPA	0,211	0,142	-0,448	-0,011	0,089	0,079	-0,265	0,261	1,000

Tableau V : Valeurs des coefficients de corrélation simple sur les moyennes de provenances.
La zone en grisé met en évidence les groupes de caractères significativement corrélés.

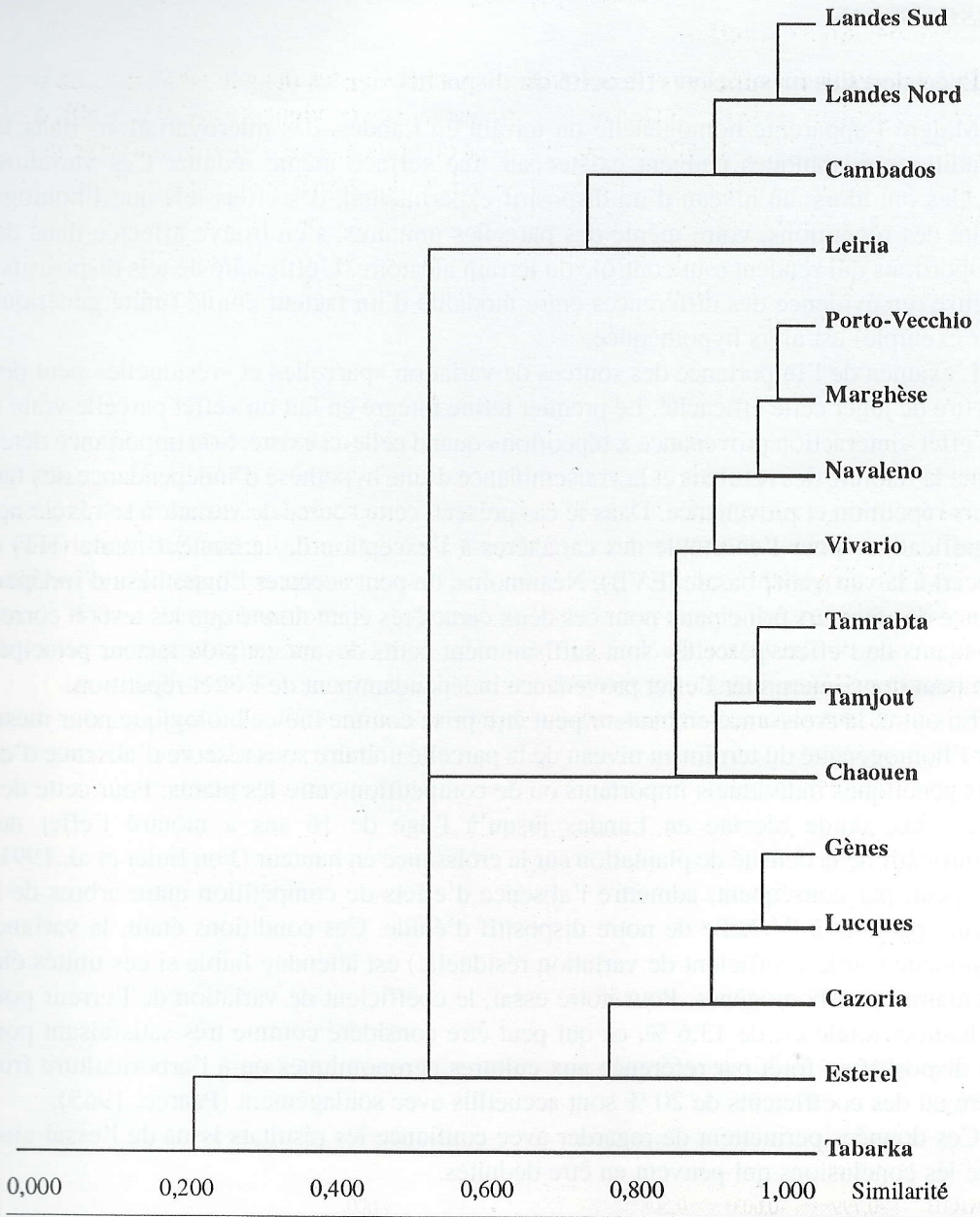


Figure 2 : Dendrogrammes reconstituant le classement des provenances sur la base de 9 caractères quantitatifs. Les similarités issues d'une analyse factorielle discriminante utilisent la distance généralisée de Mahalanobis sur les 9 variables de départ. L'algorithme de constitution des groupes procède par lien moyen. La similarité entre deux provenances i et j données est dérivée à partir de la distance de Mahalanobis correspondante de la manière suivante :

$$S = 1 - \left(\frac{D_{(ij)}^2}{D_{\max}^2} \right)$$

DISCUSSION

Précision des mesures et efficacité du dispositif

Malgré l'apparente homogénéité du terrain en Landes, des microvariations dans les conditions édaphiques peuvent exister sur une surface même réduite. Ces variations locales ont alors, au niveau d'un dispositif expérimental, des effets tels que l'homogénéité des répétitions, voire même des parcelles unitaires, s'en trouve affectée dans des proportions qui rendent tout contrôle du terrain aléatoire. L'efficacité de tels dispositifs à mettre en évidence des différences entre modalité d'un facteur étudié (unité génétique, par exemple) est alors hypothéquée.

L'examen de l'importance des sources de variation «parcelle» et «résiduelle» peut permettre de juger cette efficacité. Le premier terme intègre en fait un «effet parcelle vrai» et un effet «interaction provenance x répétition» quand celle-ci existe. Son importance détermine la fiabilité des résultats et la vraisemblance d'une hypothèse d'indépendance des facteurs répétition et provenance. Dans le cas présent, cette source de variation se révèle non significative pour l'ensemble des caractères à l'exception de la hauteur totale (HT) et l'écart à la verticalité basale (EVB). Néanmoins, on peut accepter l'hypothèse d'indépendance des facteurs principaux pour ces deux caractères étant donné que les tests F correspondants de l'effet «parcelle» sont suffisamment petits devant ceux du facteur principal. On peut donc interpréter l'effet provenance indépendamment de l'effet répétition.

En outre, la croissance en hauteur peut être prise comme indice biologique pour mesurer l'homogénéité du terrain au niveau de la parcelle unitaire sous réserve d'absence d'effets génétiques individuels importants ou de compétition entre les plants. Pour cette dernière, une étude récente en Landes jusqu'à l'âge de 16 ans a montré l'effet non significatif de la densité de plantation sur la croissance en hauteur (Von Euler et al. 1991). On peut, par conséquent, admettre l'absence d'effets de compétition entre arbres de la même parcelle à l'échelle de notre dispositif d'étude. Ces conditions étant, la variance résiduelle (ou le coefficient de variation résiduelle) est attendue faible si ces unités élémentaires sont homogènes. Pour notre essai, le coefficient de variation de l'erreur pour la hauteur totale est de 13,6 %, ce qui peut être considéré comme très satisfaisant pour un dispositif en forêt par référence aux cultures agronomiques ou à l'arboriculture fruitière où des coefficients de 20 % sont accueillis avec soulagement (Pearce, 1965).

Ces données permettent de regarder avec confiance les résultats issus de l'essai ainsi que les conclusions qui peuvent en être déduites.

Variabilité géographique et discrimination des races et provenances

Les résultats obtenus mettent en évidence une importante variabilité des populations naturelle de pin maritime pour des caractères de vigueur, forme, branchaison ou phénologiques. A une configuration discontinue de l'aire naturelle de l'espèce se superpose une variabilité géographique «en mosaïque».

Pour la vigueur, on retiendra la supériorité des provenances atlantiques, et en particulier landaises en ce qui concerne la hauteur totale. Ces résultats rejoignent les conclusions d'auteurs ayant eu à traiter ce thème dans le sud-ouest de la France (Illy, 1966 ; Vergeron, 1970 ; Guyon, 1980 ; Ballenghien, 1984 ; Kremer & Roussel, 1966). Elle ne semble pas résulter uniquement d'un phénomène d'adaptation puisqu'elle semble générale dans les tests de comparaison de provenances et en particulier dans le Sud-Est (station des Maures).

Concernant les caractères de forme, l'écart à la verticalité basale différencie bien les populations et consacre globalement la supériorité des écotypes corses et marocains. Les provenances de la partie la plus à l'est de l'aire (Esterel, Italie, Tunisie) se montrent les plus médiocres pour ce caractère. Parmi les provenances atlantiques, Leiria est celle qui développe une plus grande rectitude du fût, confirmant les résultats antérieurs (Illy, 1966). La plus ou moins grande rectitude du fût semble en relation avec l'aptitude des plants à développer un système racinaire puissant dès le jeune âge qui est à même de leur assurer un bon ancrage au sol (Arbez, 1979).

Pour la branchaison, l'angle d'insertion met en évidence le caractère plus ou moins fastigié du port des provenances atlantiques si l'on excepte la provenance castillane (Navaleno) qui se comporte relativement bien pour ce caractère. On notera les performances quelconques et variables des provenances corses qui étaient jugées favorablement pour l'horizontalité des branches (Illy, 1966). Dans le test landais, les provenances marocaines et Cazorta se distinguent assez nettement des autres pour le nombre de branches qui est relativement important chez ces écotypes. Ces provenances ont le point commun d'être des écotypes d'altitude, ce qui pourrait expliquer leur caractère branchu.

Concernant les caractères phénologiques, il ne semble pas exister une variabilité significative pour le nombre d'années de persistance des aiguilles, au contraire du nombre de pousses secondaires. Pour ce dernier caractère, les provenances landaises sont parmi les plus polycycliques.

Au plan multicaractère, le classement proposé par Baradat & Marpeau-Bezard sur la base du profil terpénique ne se reproduit pas de façon exacte pour les caractères quantitatifs étudiés. La dissemblance entre les deux types de marqueurs provient principalement du regroupement des provenances corses, marocaines et castillane. Ce regroupement multicaractère de races appartenant à des groupes différents trouverait son origine dans leur ressemblance pour la rectitude du fût et, dans une moindre mesure, pour l'angle d'insertion des branches comme il a été rapporté au paragraphe «variabilité monocaractère» (voir figure 1). A ce titre, on notera que la provenance Navaleno de Vieille Castille semble présenter plus d'affinités avec les provenances corses qu'avec les provenances du groupe atlantique.

Malgré quelques écarts au modèle proposé, on peut résumer les caractéristiques des provenances et races étudiées dans le contexte du Sud-Ouest comme suit :

- 1°) Les provenances du groupe atlantique sont les plus vigoureuses mais juste moyennes pour la rectitude de fût ;

- 2°) Les races corse et marocaine présentent un phénotype supérieur pour la rectitude du fût et certains caractères de branchaison tel l'angle d'insertion, mais les dernières sont particulièrement branchues.
- 3°) Comme déjà rapporté par Molina (1966) et Vergeron (1970), la provenance d'Espagne centrale (Navaleno) ne semble avoir que peu de rapport avec les races atlantiques auxquelles l'apparente son profil terpénique (Baradat & Marpeau-Bezard, 1988). Ceci reste vrai aussi bien pour les caractères de vigueur que de forme.

Implications pour le programme d'amélioration et faisabilité d'une expérience d'hybridation interrassiale

Le haut niveau de variabilité pour des caractères économiques rapporté dans cette étude montre que les possibilités de sélection de populations sont réelles. Les gènes de vigueur sont à rechercher dans le groupe des provenances atlantiques et, en particulier, chez les landaises. Les qualités de rectitude du fût et de branchaison existent dans les races corses et marocaines, mais les premières présentent en plus une vigueur acceptable. Comme il ne semble pas exister a priori de liaisons antagonistes entre ces critères de sélection, une combinaison de ces caractères chez des hybrides interrassiaux ne devrait pas poser trop de problèmes. Il en ressort donc qu'une hybridation interrassiale peut constituer une voie alternative intéressante d'améliorer la population de base locale pour la qualité du produit. Il reste cependant important, à notre avis, de tester toutes ces provenances pour d'autres types de caractères, comme la résistance au froid et à *Dioryctria splendiddella*.

SUMMARY

Sixteen provenances from the whole race of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) were tested in a comparative experiment on the Experimental Domain of INRA at Pierroton (Gironde, France). Measurements and observations were carried out on 8-years old plants for vigour, form and phenology. Results show that provenances from the Atlantic part of the natural range were the most vigorous while they were just middle for the stem straightness. Corsican and Moroccan populations well-perform for stem straightness, and branch habit for the formers. The Castilian provenance (Navaleno) seems to be away from the other races of the Atlantic group where it was placed according to its terpene profile. This population would be more close to the Corsican races on the basis of the morphological studied traits.

The high level of differentiation exhibited by the natural populations of the species foreshadows good possibilities for selecting provenances in view to create interracial hybrids. Favourable combinations of desirable parental traits are also expected because no antagonistic relations between them.

Key words : maritime pine, mono-character variability, multi-character variability, relations between traits.

BIBLIOGRAPHIQUE

- ARBEZ M. (1979) - Contrôle génétique et mécanismes d'acquisition des défauts de rectitude du tronc chez le pin maritime landais. 104e Congrès national des sociétés savantes, Bordeaux, 1979, Sciences, fasc. II, 315-327.
- BAHRMAN N., BARADAT Ph. & PETIT R. (1992) - Structuration de la variabilité génétique du pin maritime dans l'ensemble de son aire naturelle. Hypothèses explicatrices. In Complexes d'espèces, Flux de gènes et Ressources génétiques. Colloque international en hommage à Jean Pernès. BRG/MRT, Paris, 351-368.
- BALLENGHIEN X. (1984) - Analyse d'un test de provenances multistationnel de pin maritime. Mémoire de fin d'études, ENSA Rennes.
- BARADAT, H., MARPEAU-BEZARD A. (1988) - Le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. Thèse de doctorat d'Etat de l'université de Bordeaux I.
- BOUVAREL P. (1980) - Note sur la résistance au froid de quelques provenances de pin maritime. R. F.F. 12, 495-508.
- FIESCHI V. & GAUSSEN H. (1932) - La classification des pins maritimes. Trav. Lab. Forest. Toulouse, vol. 1(1), art. 19, 10 p.
- GUYON J.-P. (1980) - Variabilité géographique et écophysiological du pin maritime. Mémoire de fin d'études ENITEF.
- GUYON J.-P. (1982) - Croissance en hauteur et comportement hydrique de sept provenances de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en plantations comparatives et en milieu contrôlé. DEA Université de Bordeaux II.
- GUYON J.-P. & KREMER A. (1982) - Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Can. J. For. Res. vol. 12, n° 4 (936-946).
- ILLY G. (1966) - Recherches sur l'amélioration génétique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Ann. Sci. For. XXIII (4), 757-948.
- KREMER A. & ROUSSEL G. (1986) - Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. Ann. Sci. For. 43, 15-34.
- NEPVEU G. (1984) - L'amélioration de la qualité de la production forestière : le cas du pin maritime. Communication 3e rencontre Recherche-Formation-Professionnels du Bois et de la Forêt. ENITA. Bordeaux.
- PEARCE S.C. (1965) - Introduction à la statistique en biologie. Traduction de J.-P. Doazan, INRA, Paris.
- PETIT, R. (1988) - Ressources génétiques du pin maritime. Apport des marqueurs enzymatiques. DEA de l'université de Paris-Sud, Orsay.

- SARRAUSTE N. (1982) - Photosynthèse, respiration et répartition de matière sèche de jeunes plants de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) appartenant à sept provenances et conduits selon deux traitements hydriques. DEA Université Pierre et Marie-Curie, Paris VI.
- SCHVESTER D. & UGHETTO F. (1986) - Différences de sensibilité à *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera margarodidae) selon les provenances de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Ann. Sci. for. 43, 459-474.
- VERGERON P. (1970) - Variabilité entre populations locales de *Pinus pinaster* Sol. Le problème dupin mésogéen. Document interne, INRA, Bordeaux.
- VON EULER F., BARADAL Ph. & LEMOINE B. (1992) - Effects of plantation density and spacing on competitive interactions among half-sib families of maritime pine. Ca. J. For. Res., vol. 22 ; 482-489.