



Les terpènes du pin maritime, aspects biologiques et génétiques VI. - Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écarts à la panmixie dans un verger à graines de semis

Ph. Baradat, A. Marpeau, C. Bernard-Dagan

► To cite this version:

Ph. Baradat, A. Marpeau, C. Bernard-Dagan. Les terpènes du pin maritime, aspects biologiques et génétiques VI. - Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écarts à la panmixie dans un verger à graines de semis. Annales des sciences forestières, 1984, 41 (2), pp.107-134. hal-00882320

HAL Id: hal-00882320

<https://hal.science/hal-00882320>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les terpènes du pin maritime, aspects biologiques et génétiques

VI. - Estimation du taux moyen d'autofécondation et mise en évidence d'écarts à la panmixie dans un verger à graines de semis

Ph. BARADAT, A. MARPEAU * et C. BERNARD-DAGAN *

I.N.R.A., Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers, 33610 Cestas

** Laboratoire de Physiologie cellulaire végétale, Université de Bordeaux I, 33405 Talence*

Résumé

Une étude des lois de croisements a été entreprise sur une tranche de verger à graines de semis de pin maritime âgée de 8 ans au moment de la pollinisation. Le gène marqueur utilisé est celui qui contrôle la synthèse du 3-carène.

Le taux moyen d'autofécondation a été estimé à 13 p. 100. Par ailleurs, un arbre donné est pollinisé de façon préférentielle par ses voisins immédiats situés dans un rayon d'une dizaine de mètres. L'étude du rôle de groupes de voisins disjoints, de dimension et forme variables a permis de donner les précisions suivantes :

— il existe une anisotropie de la dissémination du pollen (effet de « masquage » dans le sens des lignes de plantation) ;

— pour l'année de pollinisation étudiée, les pollinisateurs les plus efficaces sont en moyenne orientés à l'Ouest des arbres-pièges utilisés.

Mots-clés : Pin maritime, lois de croisements, autofécondation, panmixie.

Introduction

Les gènes marqueurs permettent une étude fine des lois de croisements chez des espèces anémophiles ou entomophiles. Les premières études dans ce domaine sur les résineux utilisaient des mutants déficients en chlorophylle (SQUILLACE & KRAUS, 1963). La mise en évidence du contrôle monogénique de terpènes variés et de certaines classes d'isoenzymes a permis de disposer d'une gamme de gènes marqueurs beaucoup plus riche.

Ainsi, les lois de croisements au sein de populations naturelles ou artificielles (vergers à graines) ont pu être étudiées sous les trois aspects suivants : échanges de

gènes entre populations, taux d'autofécondation et influence des positions relatives des individus.

Les échanges de gènes entre populations ont été étudiés de façon directe comme facteur de contamination d'un verger à graines par du pollen extérieur (SQUILLAGE, 1976). De façon indirecte, ces échanges peuvent être invoqués pour expliquer l'existence de gradients de fréquences géniques dans diverses portions de l'aire naturelle d'une espèce. Ainsi, MITTON *et al.* (1977) invoquent-ils les effets conjoints des échanges de pollen entre peuplements de *Pinus ponderosa* et de la sélection pour expliquer la variabilité constatée pour les fréquences géniques à un locus contrôlant la synthèse d'une peroxydase. Le taux d'autofécondation a pu être estimé sur un grand nombre de génotypes différents chez *Thymus vulgaris* (BRABANT *et al.*, 1980), *Picea abies* (MULLER, 1976), *Pseudotsuga menziesii* (EL KASSABY *et al.*, 1981), *Pinus radiata* (MORAN *et al.*, 1980), *Pinus sylvestris* (MULLER, 1978 ; SHEN *et al.*, 1981) et *Pinus taeda* (ADAMS & JOLY, 1980).

A défaut d'une estimation directe du taux d'autofécondation, on peut évaluer les conséquences de croisements entre apparentés en estimant le coefficient de consanguinité moyen intra-peuplement à partir des déviations à l'équilibre panmictique : c'est ce qu'ont fait RUDIN *et al.* (1974) chez 3 vieux peuplements de *Pinus sylvestris* en utilisant 3 systèmes d'isozymes différents. Chez ces pins, les estimations du taux moyen d'autofécondation varient entre 1,2 p. 100 et 14 p. 100. Les valeurs trouvées sont donc très variables mais elles sont certainement influencées par l'âge du peuplement, l'espacement des arbres et les facteurs climatiques.

La position relative des individus dans un peuplement a été prise en compte dans les travaux de MULLER (1978) et de SHEN *et al.* (1981). Ces derniers auteurs ont montré que l'influence d'un pollinisateur était surtout marquée sur le secteur de la couronne de ses voisins orienté dans sa direction.

Notre travail sur le Pin maritime est avant tout destiné à apporter une réponse à deux questions essentielles dans la gestion des vergers à graines de semis :

Comment associer les plants sur le terrain pour éviter une trop grande fréquence de croisements consanguins ? A quel âge peut-on effectuer la première commercialisation de la récolte des graines sans risque d'un taux d'autofécondation trop élevé ?

Le gène marqueur utilisé est celui qui contrôle la synthèse du 3-carène. Ce locus a été choisi d'abord parce que le génotype s'y exprime dès la première saison de végétation, ensuite car la distinction entre homozygotes pauvres en 3-carène et hétérozygotes est parfaite : les arbres C^{--}/C^{--} sont totalement dépourvus de ce terpène (BARADAT *et al.*, 1972).

1. Matériel et méthodes

1.1. Description du verger à graines étudié

Le verger à graines de semis de Sore (A.FO.CEL) est constitué de 12 tranches successives installées à la densité de 2 500 plants/ha (4 m $\times$ 1 m) entre 1967 et 1978.

La surface totale installée est d'environ 110 hectares. Chaque tranche, d'une superficie variant entre 2 et 15 hectares, est constituée de plein-frères obtenus par croisements contrôlés de greffes d'arbres plus.

Dans les tranches les plus anciennes, des familles de demi-frères (obtenues par récolte dans un verger à graines de clones d'arbres plus — comportant 157 clones différents —) ont également été introduites. C'est le cas pour la tranche n° 3, installée à l'automne 1969, qui a été utilisée pour ce travail : elle comprend en nombre de plants, approximativement 90 p. 100 de plein-frères et 10 p. 100 de demi-frères.

Cette tranche est relativement isolée des peuplements de pin maritime avoisinants : la distance, supérieure à 500 m, permet de considérer que la quasi-totalité du pollen à l'origine des graines récoltées provient du verger lui-même (CASTAING & VERGERON, 1973). La figure 1 indique la forme générale du verger et la localisation de la tranche 3.

1.2. Méthode d'étude

Parmi les 261 familles de plein-frères représentées dans la tranche étudiée, 38 sont issues du croisement de parents tous deux de génotype C^-/C^- . Tous les plants appartenant à ces familles possèdent forcément ce génotype.

Sur l'ensemble de cette tranche, nous avons choisi 27 points d'échantillonnage constitués par des arbres de génotype C^-/C^- répartis de façon aussi régulière que possible (« arbres-pièges »).

1.21. Détermination de la fréquence des grains de pollen de génotype C^- ayant contribué à la fécondation des « arbres-pièges »

A l'automne 1977, une récolte de cônes a été réalisée sur les 27 arbres-pièges choisis : les graines résultaient donc de la pollinisation du printemps 1976, les arbres entrant alors dans leur huitième saison de végétation. A cette date, aucune éclaircie n'avait été encore réalisée. Cent graines par famille ont été semées en pépinière au printemps 1978.

Dans chaque famille, 25 à 28 individus ont été prélevés de mai à juillet 1979 et analysés ; les terpènes présents dans les tissus corticaux de la pousse principale ont été identifiés par chromatographie en phase gazeuse sans détermination quantitative. Il suffisait en effet de procéder dans chaque famille au dénombrement des individus dépourvus de 3-carène (C^-/C^-) ou riches en 3-carène (C^+/C^-).

La proportion des plants C^-/C^- donne également la fréquence des grains de pollen C^- émis par l'arbre-mère (auto-fécondation) ou par d'autres arbres du verger.

1.22. Détermination de la fréquence des grains de pollen de génotype C^- au voisinage des « arbres-pièges » et sur l'ensemble du verger

Suivant la combinaison des génotypes des 2 parents au locus C, on peut distinguer 6 catégories différentes de croisements à l'origine des familles de plein-frères. Pour ce qui est des demi-frères, on peut distinguer 3 catégories suivant le génotype de la mère, en considérant que le « père moyen » émet un gamète C^- avec la probabilité 0,6. Cette valeur est la fréquence de l'allèle C^- , estimée sur l'ensemble de

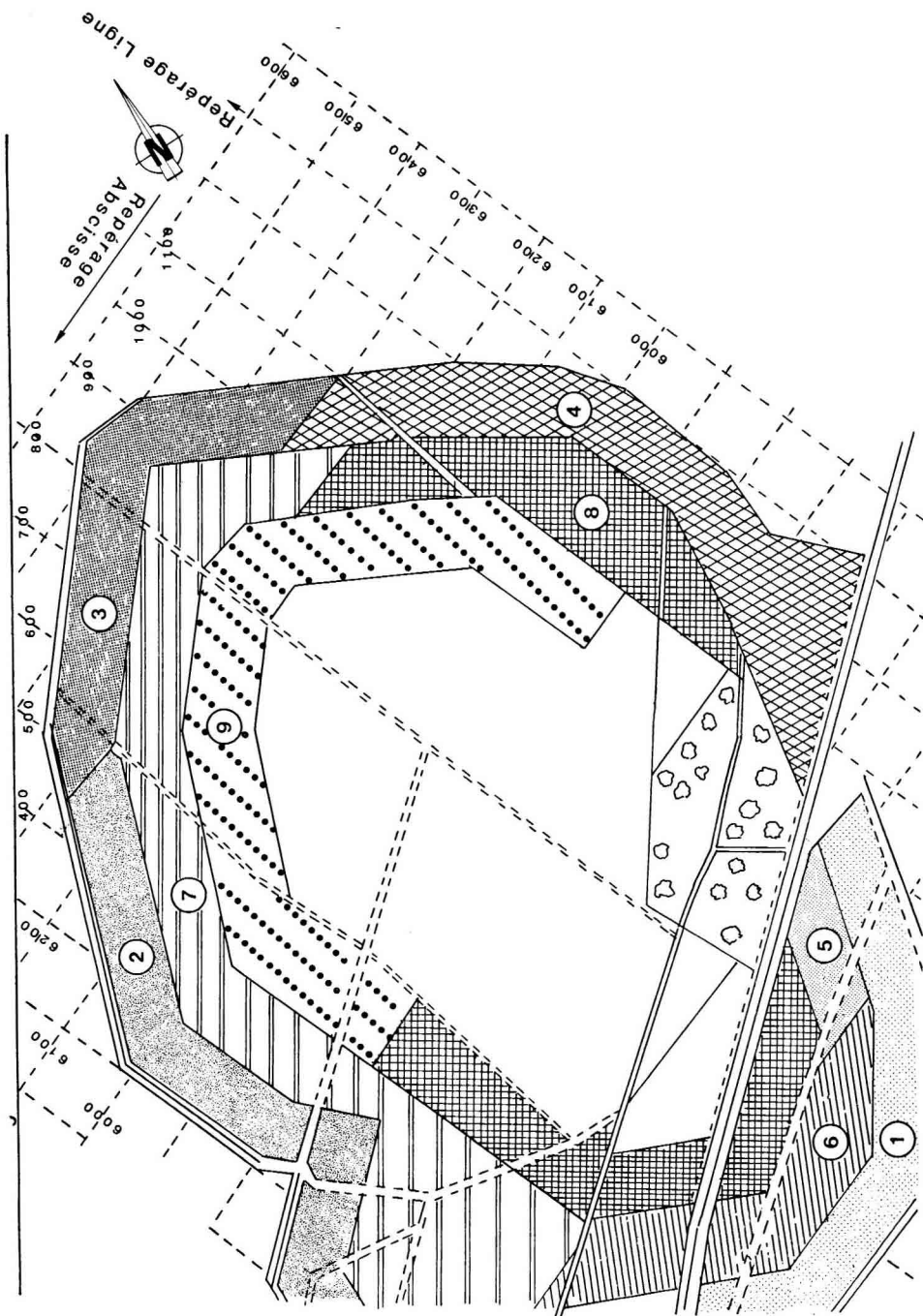


FIG. 1

Forme générale du verger à graines de Sore. Localisation de la tranche 3 par rapport aux 5 autres tranches susceptibles de donner du pollen en 1976 (âge minimum 4 ans), et aux 3 autres tranches ayant 1 à 3 ans à cette date (tranches 4 à 9).

General shape of the Sore seed orchard, localisation of the 3rd part relatively to the 5 other parts which could give pollen in 1976 (minimum age, 4 years), and to the 3 other parts were between 1 and 3 years old at this date (parts 4 to 9).

la population landaise de pin maritime, population génétique homogène pour ce locus ⁽¹⁾.

A chaque combinaison parentale C_i , on peut associer 3 probabilités p_{ij} ($j = 1, 2$ ou 3) de réalisation d'un descendant de génotype C^+/C^+ , C^+/C^- ou C^-/C^- ($0 \leq p_{ij} \leq 1$). A chacune des 3 catégories de descendants, on peut également affecter une probabilité q_{ij} d'émission d'un gamète C^- ($q_{ij} = 0, 1/2$, ou 1).

Puisque, pour chacun des 9 types de croisements, les réalisations des 3 génotypes possibles de descendants sont exclusives, la probabilité — ou fréquence attendue —, F_i , d'un gamète C^- issu d'un croisement C_i est donnée par :

$$F_i = \sum_{j=1}^3 p_{ij} q_{ij}$$

TABLEAU 1

Valeurs des probabilités p_{ij} d'obtention d'un descendant C^+/C^+ , C^+/C^- ou C^-/C^- pour chacune des 9 catégories de familles représentées dans la tranche 3 du verger de Sore.

Values of probabilities p_{ij} of obtaining one progeny C^+/C^+ , C^+/C^- or C^-/C^- for each of the 9 categories of families found in the 3rd part of Sore seed orchard.

♀	♂			
	C^+/C^+	C^+/C^-	C^-/C^-	P
C^+/C^+	1 (1)	0,5 (2)	0 (3)	0,4 (4)
	0	0,5	1	0,6
	0	0	0	0
C^+/C^-	0,5 (2)	0,25 (5)	0 (6)	0,2 (7)
	0,5	0,5	0,5	0,5
	0	0,25	0,5	0,3
C^-/C^-	0 (3)	0 (6)	0 (8)	0 (9)
	1	0,5	0	0,4
	0	0,5	1	0,6

P désigne le mélange de pollen utilisé pour le « polycross ». Pour la signification de $F_1 \dots F_9$, cf. texte. *P is the pollen mixture used for « polycross ». For the meaning of $F_1 \dots F_9$, cf. text.*

$$F_1 = 0.$$

$$F_2 = 0,5 \times 0,5 = 0,25.$$

$$F_3 = 1 \times 0,5 = 0,5.$$

$$F_4 = 0,6 \times 0,5 = 0,3.$$

$$F_5 = 0,5 \times 0,5 + 0,25 \times 1 = 0,5.$$

$$F_6 = 0,5 \times 0,5 + 0,5 \times 1 = 0,75.$$

$$F_7 = 0,5 \times 0,5 + 0,3 \times 1 = 0,55.$$

$$F_8 = 1 \times 1 = 1.$$

$$F_9 = 0,4 \times 0,5 + 0,6 \times 1 = 0,8.$$

(1) Cf. : BARADAT et al. Les terpènes du pin maritime. Aspects biologiques et génétiques. VII - Variabilité infraspécifique du pin maritime dans l'ensemble de son aire naturelle (en préparation).

22	0,25	66	0,5	113	0,3	522	0,5	567	0,5	615	0,5	—	—
23	1	67	1	114	0,8	523	0,25	568	0,25	616	0,75	661	0
24	0,25	68	1	115	0,55	524	0,5	569	0	617	1	662	0,25
25	0,25	69	1	116	0,55	525	0	570	0,25	618	1	663	1
26	0,25	70	1	117	0,55	526	0,25	571	0	619	1	664	1
27	0,5	71	0,25	118	0,3	527	0	572	0,25	620	1	665	1
28	0,5	72	1	119	0,55	528	0,25	—	—	621	0,25	666	1
29	0,25	73	0,25	120	0,8	529	0,25	577	0,5	622	0,5	667	0,75
30	0,25	74	1	121	0,55	530	0,5	578	0,75	623	0,25	668	0,75
31	0,5	75	0	122	0,55	531	0,25	579	0,75	624	0,5	669	0,75
32	0,75	76	1	123	0,3	532	0,5	580	0,5	625	0,75	670	0,75
33	0,5	77	0,25	124	0,3	533	0,75	581	0,5	—	—	671	0,75
34	0,5	78	1	125	0,8	534	0,75	582	0,5	627	0,75	672	0,75
35	0,25	79	0,8	126	0,55	535	0,75	583	0,5	628	0,75	673	0,75
36	1	80	0,3	127	0,8	—	—	584	0,5	629	1	674	0,75
37	0,75	81	0,55	128	0,8	537	1	585	0,5	630	1	675	0,25
38	0,25	82	0,8	129	0,55	538	1	586	0,75	631	1	676	0,5
39	1	83	0,8	130	0,3	539	1	587	0,5	632	1	677	0,25
40	0,5	84	0,55	131	0,8	540	1	588	0,75	633	1	678	0,5
41	0,25	85	0,55	132	0,8	541	1	589	0,75	634	1	679	0,25
42	0,75	—	—	—	—	—	—	590	0,75	635	1	680	0,5
43	0,5	87	0,8	134	0,8	543	1	591	0,75	636	1	681	0,25
44	0,75	88	0,3	135	0,55	—	—	592	0,75	—	—	682	0,5
45	0,75	89	0,55	—	—	545	0	593	0,25	638	0,5	683	1

Le tableau 1 récapitule, pour les 9 types de croisements, les valeurs des probabilités p_{ij} . Au-dessous figurent les calculs des 9 valeurs de la probabilité F_i .

Connaissant la catégorie à laquelle appartient chaque plant de la tranche du verger, il est alors immédiat de lui affecter la probabilité F_i correspondante grâce à une table de correspondance Code de famille $\rightarrow$ probabilité F_i . Le tableau 2 donne cette table pour les 308 ⁽²⁾ familles représentées dans la 3^e tranche du verger de Sore.

Sur un ensemble G de génotypes, d'effectif N , la valeur moyenne de la fréquence attendue de l'allèle C^- vaut :

$$q_G = \frac{1}{N} \sum_{g_i \in G} \sum_{j=1}^3 p_{ij} q_{ij}$$

Cette formule donne la fréquence moyenne de C^- sur la totalité de la tranche de verger étudiée si G représente l'ensemble des plants de cette tranche.

Si G représente un ensemble de génotypes situés autour de chaque « arbre-piège » la liaison entre les valeurs de q_G et la fréquence d'individus C^-/C^- dans la descendance permettra de mettre en évidence le rôle éventuel des voisins comme pollinisateurs privilégiés. Nous examinerons dans le § 1.24. comment ont été définis ces groupes de voisins.

1.23. Calcul du taux d'autofécondation moyen

Soit $\bar{q}$ la fréquence moyenne de l'allèle C^- sur la tranche 3, $\bar{s}$ le taux moyen d'autofécondation et $\bar{r}$ la fréquence moyenne de génotypes C^-/C^- dans la descendance des 27 arbres échantillonnés. Puisque $\bar{r}$ estime la probabilité moyenne de pollinisation d'un arbre piège par du pollen C^- on a la relation :

$$\bar{r} = \bar{q}(1 - \bar{s}) + \bar{s}$$

En effet, ou bien un descendant est issu d'allofécondation (probabilité $1 - \bar{s}$) et il a alors la probabilité $\bar{q}$ d'être C^-/C^- , ou bien il est issu d'autofécondation et, dans ce cas, il ne peut être que C^-/C^- .

En réécrivant cette formule, sous forme de $\bar{s} = f(\bar{r}, \bar{q})$, on obtient une estimation du taux moyen d'autofécondation :

$$\hat{s} = \frac{\bar{r} - \bar{q}}{1 - \bar{q}}$$

1.24. Définition des groupes de voisins autour de chaque arbre-piège Méthodologie informatique

Le nombre total d'individus installés dans la tranche 3 est de 13 867. Le nombre d'arbres vivants au moment de la pollinisation au printemps 1976, était de 12 055, soit un taux de survie de 86,93 p. 100. Etant donné le grand nombre d'arbres à prendre en compte dans l'estimation des fréquences de C^- , un programme a été écrit en Basic.

(2) En fait, il existe moins de 308 combinaisons parentales différentes, car une même combinaison peut recevoir 2 codes différents en fonction de la pépinière où furent élevés les plants.

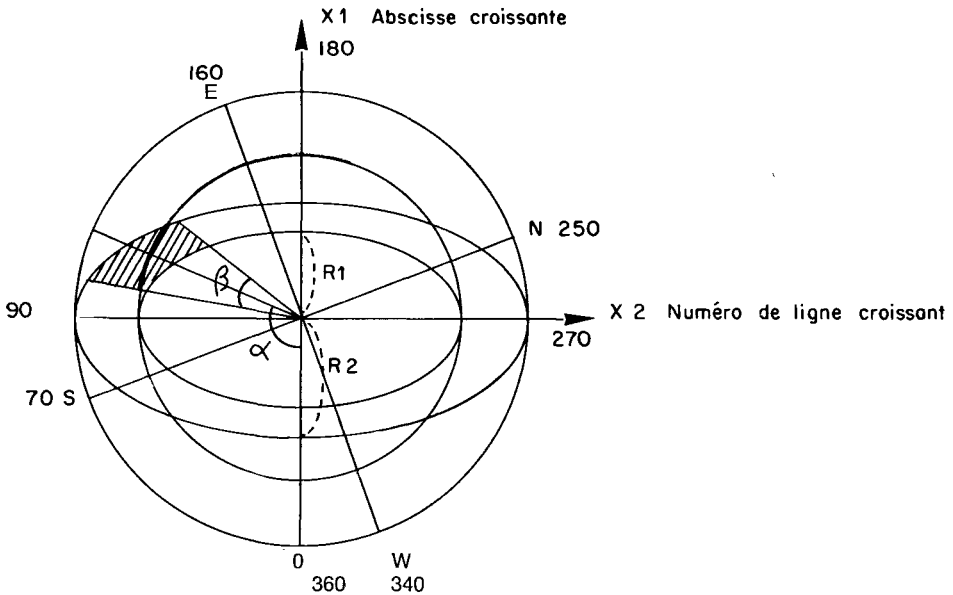


FIG. 2

Détermination de la structure du groupe de voisins de chaque arbre piège (1) sur lequel la fréquence $\bar{q}_G$ de l'allèle C^- sera calculée.

Determination of the structure of the group of neighbours of each trap tree on which the frequency $\bar{q}_G$ of C^- allele will be computed.

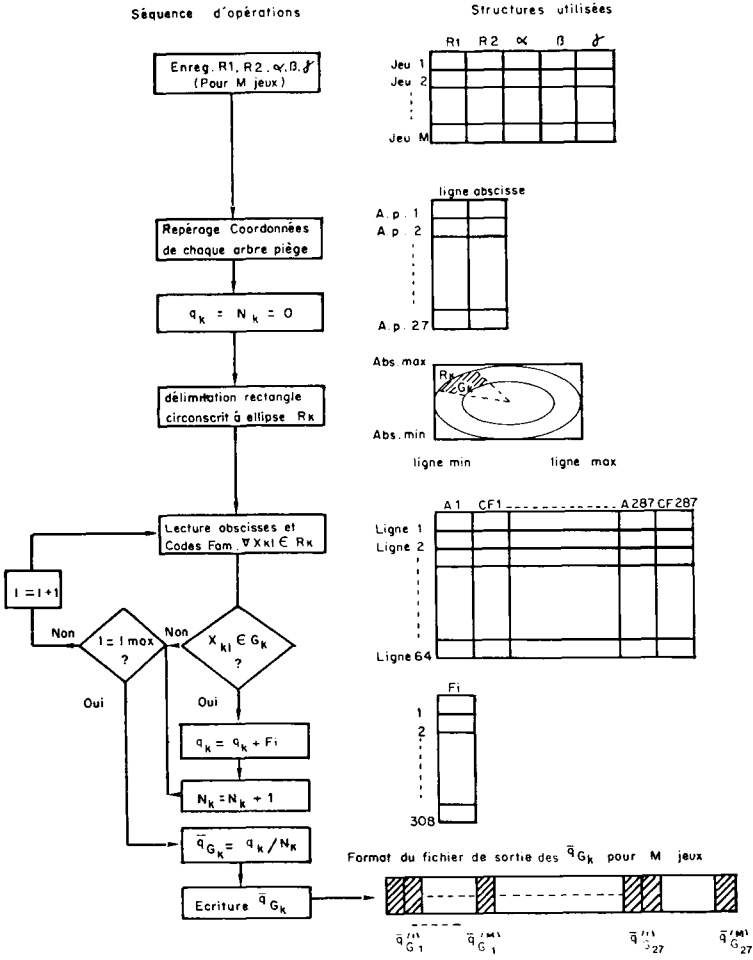
La partie hachurée représente le groupe de voisins choisis. Les paramètres de définition sont :

- γ : Coefficient d'applatissage de l'ellipse, A_2/A_1 où A_1 est l'axe parallèle aux lignes de plantation et A_2 l'axe perpendiculaire.
- R_1 : Rayon minimum de la couronne d'ellipse dans le sens des lignes de plantation.
- R_2 : Rayon maximum.
- α : Direction de la bissectrice du secteur de la couronne par rapport à la base des lignes de plantation (degrés).
- β : Angle du secteur de couronne (degrés).

Il permet de déterminer la fréquence de C^- à l'intérieur de groupes d'arbres centrés autour de chaque point d'échantillonnage et ayant la forme générale d'une portion de couronne d'ellipse. La figure 2 indique le principe de la détermination de la configuration de ce voisinage.

Cette portion de couronne peut être orientée par rapport à la direction de référence (base des lignes de plantation) de façon à permettre l'étude de l'influence de la direction des vents dominants sur le rôle de pollinisateurs privilégiés des voisins de chaque arbre-piège. Les arbres du verger à graines étant repérés individuellement par coordonnées (numéro de ligne de plantation et abscisse sur la ligne), le programme détermine les coordonnées des arbres voisins qui satisfont à la configuration, calcule

(1) Les directions E et W sont inversées à cause de l'ordre de numérotation des lignes de plantation (numéros croissants de la gauche vers la droite pour un observateur orienté dans la direction des abscisses croissantes).



Principe de fonctionnement du programme informatique (Eugène) qui calcule les fréquences de l'allèle C⁻ au voisinage des arbres.

Principle of the informatic program (Eugene) which computes frequency of C⁻ allele in the neighbouring of trap trees.

R_k : Rectangle circonscrit à l'ellipse extérieure délimitant le secteur où se trouve le k^{ème} ensemble de génotypes (G_k).
 Rectangle circumscribed around the exterior ellipse which delimits the sector where is the Kth group of genotypes (G_k).

q_k : Somme des fréquences attendues de l'allèle C⁻ sur l'ensemble G_k .
 Sum of the expected frequencies of C⁻ allele on the G_k ensemble.

N_k : Effectif de l'ensemble G_k .
 Number of individuals within the G_k ensemble.

les fréquences moyennes $\bar{q}_G$ de l'allèle C^- autour de chacun des 27 points d'échantillonnage et écrit ces 27 fréquences sur disque.

Il est ainsi possible de calculer automatiquement les corrélations entre les valeurs de $\bar{q}_G$ correspondant à toutes les structures de voisinage étudiées et les proportions d'individus C^-/C^- dans la descendance des arbres-pièges. La figure 3 schématise le fonctionnement du programme.

Il est naturellement possible de choisir un cercle comme cas particulier d'ellipse ($\gamma = 1$) et de considérer tous les voisins entourant un individu donné ($R_1 = 0$, $R_2 \geq 0$, $\alpha \geq 0$, $\beta = 360$). Dans tous les cas de figure, l'arbre-piège n'est pas pris en compte pour le calcul de la fréquence de C^- .

Le choix des paramètres et l'interprétation des résultats doivent évidemment tenir compte du fait que la répartition des arbres dans le verger est anisotrope et discontinue (espacement de 4 mètres entre lignes et de 1 mètre sur la ligne). En particulier, l'orientation des lignes de plantation (E, NE - W, SW) n'est pas sans interférer sur l'influence de la direction des pollinisateurs par rapport à l'arbre-piège.

2. Résultats

Le tableau 3 donne les fréquences des individus C^-/C^- dans la descendance des 27 arbres-pièges échantillonnés.

On constate qu'il n'existe pas de différences systématiques entre ces fréquences : la probabilité correspondant à la valeur du χ^2 d'hétérogénéité est élevée (0,6). La variabilité observée ne reflète donc que des fluctuations d'échantillonnage dues à la fois à l'effectif limité des descendants analysés et à des différences aléatoires dans la fréquence de l'allèle C^- au voisinage des arbres-pièges.

2.1. Estimation du taux moyen d'autofécondation

La fréquence moyenne des individus C^-/C^- dans la descendance de l'ensemble des arbres échantillonnés est donnée en bas du tableau 3 :

$$\bar{r} = 0,636$$

par ailleurs, l'estimation de la fréquence moyenne de l'allèle C^- pour l'ensemble des arbres vivants au moment de la pollinisation (12 055) vaut :

$$\bar{q} = 0,582$$

Il faut noter que cette valeur est très voisine de celle estimée sur l'ensemble du massif landais (0,6), qui a servi de base pour fixer la fréquence de C^- dans le mélange de pollen à l'origine des familles de demi-frères de Sore 3.

A partir de ces 2 valeurs, on obtient comme estimation du taux moyen d'autofécondation :

$$s = \frac{0,636 - 0,582}{1 - 0,582} = 0,129 \simeq 0,13$$

TABLEAU 3

*Effectifs des individus C⁻/C⁻ et C⁺/C⁻
et fréquence des génotypes C⁻/C⁻ dans la descendance des 27 arbres-pièges échantillonnés.*
*Numbers of C⁻/C⁻ and C⁺/C⁻ individuals
and frequency of C⁻/C⁻ genotypes in the progeny of the 27 sampled trap trees.*

Numéro arbre-piège	Nombre C ⁻ /C ⁻	Nombre C ⁺ /C ⁻	Fréquence C ⁻ /C ⁻ (r)
1	17	9	0,654
2	21	6	0,778
3	16	11	0,593
4	13	15	0,464
5	13	14	0,482
6	19	8	0,704
7	21	6	0,778
8	14	11	0,560
9	13	14	0,482
10	17	8	0,680
11	15	10	0,600
12	20	7	0,741
13	19	9	0,679
14	17	10	0,630
15	17	9	0,654
16	20	8	0,714
17	16	10	0,615
18	17	9	0,654
19	20	7	0,741
20	15	11	0,577
21	16	10	0,615
22	18	8	0,692
23	19	7	0,731
24	14	12	0,539
25	17	11	0,607
26	16	11	0,593
27	16	10	0,615
Total	456	261	0,636

χ^2 d'hétérogénéité (26 d.l) = 22,36 (p ≈ 0,6).

En supposant que l'erreur sur l'estimation de $\bar{q}$ soit négligeable devant celle dont est affecté $\bar{r}$, l'erreur standard sur $\hat{s}$ est :

$$E(\hat{s}) \simeq \frac{1}{1 - 0,582} \sqrt{\frac{0,636 (1 - 0,636)}{717}} = 0,043$$

Ce qui donne comme intervalle de confiance au seuil de 5 p. 100 :

$$0,04 \leq \bar{S} \leq 0,23$$

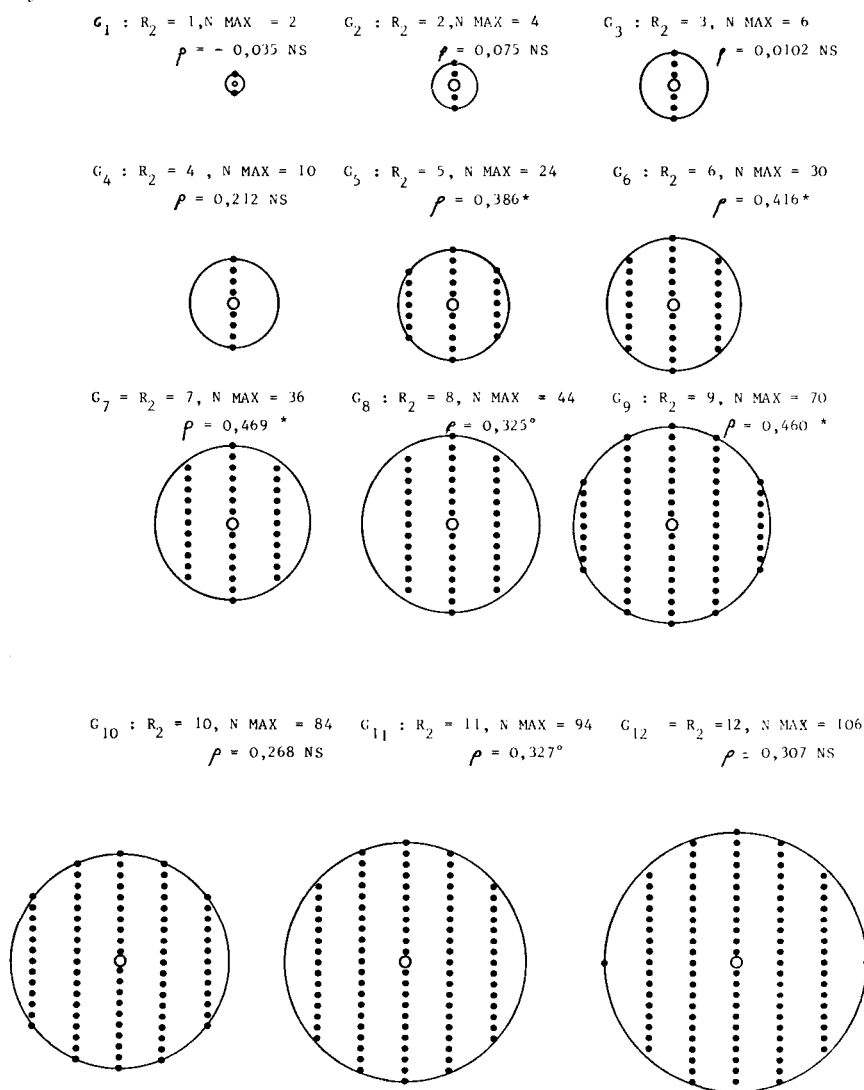


FIG. 4

Configurations de voisinage correspondant à 12 cercles complets.

$\gamma = 1, R_1 = 0, R_2 = 1 \text{ à } 12, \beta = 360.$

Neighbourhood configurations corresponding to 12 complet circles.

$\gamma = 1, R_1 = 0, R_2 = 1 \text{ to } 12, \beta = 360.$

N MAX : Nombre maximum de voisins pris en compte.

Maximum number of neighbours.

ρ : Corrélation entre r et q.

Correlation between r and q.

* : Significatif au seuil 5 p. 100.

Significant at the 5 p. 100 level.

° : Significatif au seuil 10 p. 100.

Significant at the 10 p. 100 level.

On voit que, compte tenu de l'erreur dont elle est affectée, la valeur obtenue ne fait pas exception par rapport à celles que l'on trouve dans la littérature chez d'autres espèces de pins.

2.2. Etude des liaisons entre la fréquence des individus C-/C- dans la descendance des arbres-pièges et la fréquence de l'allèle C- chez leurs voisins

Le principe général de cette partie de notre travail consiste à calculer des corrélations entre les 27 valeurs de r des arbres-pièges et les valeurs de q correspondant aux fréquences de l'allèle C- à l'intérieur de diverses configurations de voisins : corrélations simples ou corrélations multiples faisant intervenir plusieurs groupes de voisins disjoints.

Pour tous ces calculs, les fréquences ont été transformées en $\arcsin \sqrt{\cdot}$.

La comparaison de ces corrélations permet d'étudier l'influence de deux facteurs :

- la distance et la position des voisins par rapport à l'arbre-piège (en fonction de l'orientation des lignes de plantation),
- l'orientation du groupe de voisins par rapport à l'arbre-piège.

2.2.1. Etude de l'influence de la distance et de la position des voisins par rapport à l'arbre-piège

La figure 4 représente 12 configurations de voisinage correspondant à 12 cercles complets centrés autour de chaque arbre-piège : les rayons varient de 1 à 12 m par pas de 1 m.

On constate que les corrélations demeurent faibles et non significatives jusqu'à $R^2 = 4$. A partir de $R^2 = 5$ et jusqu'à $R^2 = 9$, les corrélations deviennent plus fortes et significatives.

A partir de $R^2 = 10$, les liaisons deviennent plus faibles et non significatives (sauf pour $R^2 = 11$ où la corrélation est à la limite de la signification au seuil de 10 p. 100).

Ces résultats donnent donc l'impression que les voisins immédiats de chaque arbre-piège jouent un rôle privilégié dans sa pollinisation, jusqu'à un rayon d'une dizaine de mètres. Au-delà de cette distance, il semble que l'on ait une nette décroissance de la probabilité de pollinisation. Par ailleurs, ce rôle de pollinisateur privilégié serait assez bien réparti à l'intérieur du groupe de voisins, puisque la prise en compte des seuls voisins les plus immédiats (dans un rayon de 4 m) ne permet pas de mettre en évidence une liaison significative.

Pour préciser l'influence des voisins, nous avons décomposé la configuration de voisinage correspondant au dernier cercle de la figure 4 ($R^2 = 12$) et 6 sous-groupes disjoints : 6 couronnes concentriques ($R_1 > 0$, $R_2 = 2$), ($R_1 > 2$, $R_2 = 4$)... ($R_1 > 10$, $R_2 = 12$), cf. figure 5.

Nous avons ensuite cherché à « expliquer » les valeurs de r par régression multiple descendante sur les valeurs de q correspondant à ces 6 sous-groupes (programme Regmul contrôlé par l'O.P.E.P. : TADARAB, 1981) (*). Rappelons que cette

(*) TADARAB H., 1981. L'O.P.E.P. Document à diffusion limitée. Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers de Bordeaux (I.N.R.A.).

technique permet d'éliminer pas à pas les variables explicatrices dont la suppression, à chaque étape, minimise la réduction du coefficient de corrélation multiple entre les valeurs observées et estimées de la variable expliquée : ainsi les variables explicatrices les moins importantes sont éliminées en premier et les plus importantes subsistent jusqu'aux derniers paliers.

La figure 5 comporte pour chaque sous-groupe le numéro du palier où il est éliminé, la valeur 7 signifiant naturellement que le groupe est conservé jusqu'au bout. Est également indiquée la valeur du coefficient de corrélation multiple, R, juste avant l'élimination de chaque groupe.

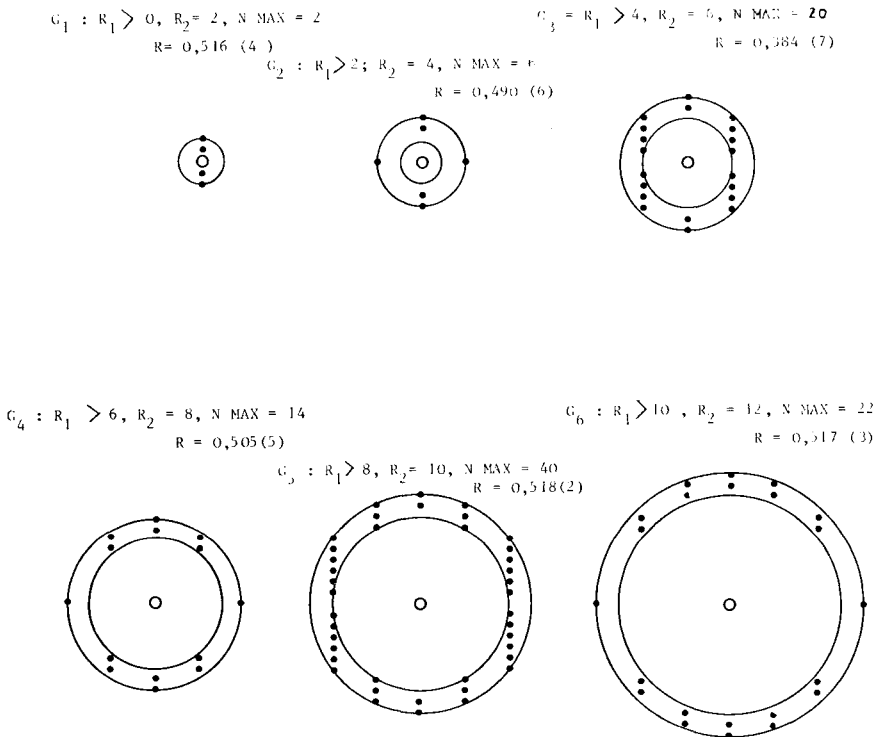


FIG. 5

Configurations de voisinage correspondant à 6 couronnes décomposant le dernier cercle de la figure 4 en sous-ensembles disjoints.

Neighbourhood configurations corresponding to 6 crowns which decompose the last circle of figure 4 in disconnected subsets.

R : Coefficient de corrélation multiple.
Multiple correlation coefficient.

Entre parenthèses est donné le numéro du palier de sortie du groupe dans la régression multiple descendante (cf. texte).

Between brackets is given the number of the step where the group exits in the multiple stepwise downward regression (see text).

Le tableau 4 donne l'analyse de variance correspondant à la régression multiple.

Ces nouveaux résultats montrent que le rôle essentiel dans l'« explication » de r est dévolu aux 4 premiers groupes : les 2 estimations de q provenant d'arbres situés au-delà de 8 m de l'arbre-piège jouent le rôle le plus faible. Sur le plan statistique, il faut noter que « la dilution » des estimations fréquences géniques sur plusieurs groupes d'arbres rend improbable la mise en évidence d'apport significatif d'un seul groupe d'arbres dans la prédiction de r : on peut au mieux mettre en évidence une influence significative due au cumul de plusieurs groupes.

TABLEAU 4

Analyse de variance correspondant à la régression multiple descendante de r sur les valeurs de q estimées dans les 6 groupes d'arbres représentés par la figure 5.

Analysis of variance corresponding to multiple stepwise downward regression of r on the q values estimated within the 6 groups of trees depicted in figure 5.

	Palier	Degré de liberté	Carré moyen	Test F
Apport total	1	6	0,0095148	1,23 NS
Apport total	2	5	0,0113590	1,46 NS
Groupe 5		1	0,0002920	< 1
Apport total	3	4	0,0141460	1,82 NS
Groupe 6		1	0,0002107	< 1
Apport total	4	3	0,0180610	2,33 NS
Groupe 1		1	0,0024026	< 1
Apport total	5	2	0,0254780	3,28 0
Groupe 4		1	0,0032283	< 1
Apport total	6	1	0,0312950	4,03 0
Groupe 2		1	0,0196600	2,53
Erreur		20	0,0077596	

0 : Significatif au seuil de 10 p. 100.

Significant at the 10 p. 100 level.

Aussi bien, le tableau 4 montre-t-il que les seuls tests F significatifs (seuil 0,1) concernent les effets cumulés ($G_2 + G_3 + G_4$) et ($G_2 + G_3$).

Compte tenu du classement relativement mauvais du groupe 1 (éliminé au palier 4) on peut se demander s'il n'existe pas un certain effet de « masquage » des arbres situés sur la même ligne de plantation que l'arbre-piège : les cimes des arbres situés entre celui-ci et un pollinisateur donné intercepteraient une partie du pollen émis. Pour tester cette hypothèse, nous avons réalisé les 6 configurations de voisinage représentées par la figure 6 : le programme Eugène permet d'ignorer sur option (Bisu) les voisins d'un arbre-piège situés sur la même ligne de plantation.

L'analyse de variance de la régression multiple est donnée par le tableau 5.

$$G_2' : R_1 > 2, R_2 = 4, N_{MAX} = 2$$

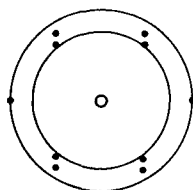
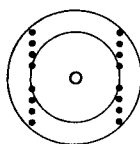
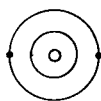
$$R = 0,578 \text{ (5)}$$

$$G_3' : R_1 > 4, R_2 = 6, N_{MAX} = 16$$

$$R = 0,437 \text{ (7)}$$

$$G_4' : R_1 > 6, R_2 = 8, N_{MAX} = 10$$

$$R = 0,538 \text{ (6)}$$



$$G_5' : R_1 > 8, R_2 = 10, N_{MAX} = 36$$

$$R = 0,602 \text{ (2)}$$

$$G_7' : R_1 > 12, R_2 = 14, N_{MAX} = 48$$

$$R = 0,597 \text{ (4)}$$

$$G_6' : R_1 > 10, R_2 = 12, N_{MAX} = 18$$

$$R = 0,599 \text{ (3)}$$

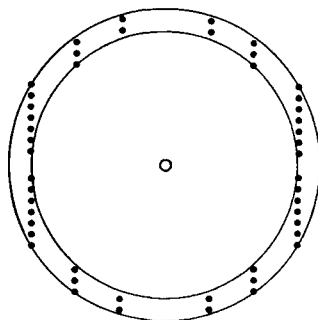
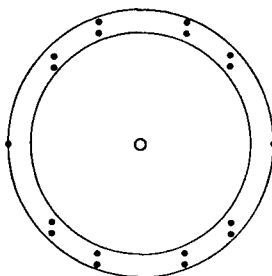
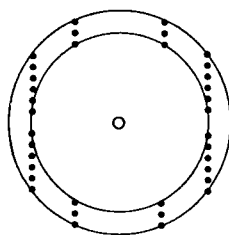


FIG. 6

Configurations de voisinage décomposant un cercle de 14 m de rayon en 6 couronnes disjointes, en ignorant les voisins situés sur la même ligne de plantation que l'arbre-piège.

Neighbourhood configurations which split a 14 m radius circle into 6 disconnected crowns, ignoring the neighbours which lie on the same plantation row than the trap tree.

R : Coefficient de corrélation multiple.
Multiple correlation coefficient.

Entre parenthèses est donné le numéro du palier de sortie du groupe dans la régression multiple descendante (cf. texte).

Between brackets is given the number of the step where the group exits in the multiple stepwise downward regression (see text).

On constate que la prédiction de r est meilleure que dans le cas des configurations intégrant la ligne de plantation de l'arbre-piège ($R_{max} = 0,602$ contre 0,516), ce qui est en faveur de l'hypothèse de « masquage ». Par ailleurs, on retrouve bien le rôle prépondérant des couronnes 2, 3 et 4 dont le rayon n'excède pas 8 m. Cette conclusion reste vraie lorsque le groupe périphérique supplémentaire ($G'7$) est éliminé : $R = 0,578$.

TABLEAU 5

Analyse de variance correspondant à la régression multiple descendante de r sur les valeurs de q estimées sur les 6 groupes d'arbres représentés par la figure 6.

Analysis of variance corresponding to multiple stepwise downward regression of r on the q values estimated within the 6 groups of trees depicted in figure 6.

	Palier	Degré de liberté	Carré moyen	Test F
Apport total	1	6	0,0128160	1,89 NS
Apport total	2	5	0,0152380	2,25 0
Groupe G' 5		1	0,0007033	< 1
Apport total	3	4	0,0189250	2,80 0
Groupe G' 6		1	0,0004900	< 1
Apport total	4	3	0,0236720	3,50 *
Groupe G' 7		1	0,0046845	< 1
Apport total	5	2	0,0307080	4,54 *
Groupe G' 2		1	0,0096011	1,42 NS
Apport total	6	1	0,0405020	5,98 *
Groupe G' 4		1	0,0209140	3,09 0
Erreur		20	0,0067693	

0 : Significatif au seuil de 10 p. 100.
Significant at the 10 p. 100 level.

* : Significatif au seuil de 5 p. 100.
Significant at the 5 p. 100 level.

L'amélioration de la prédiction de r est reflétée par le tableau 5 : l'apport cumulé des groupes (G' 2 + G' 3 + G' 4 + G' 7) est significatif au seuil 5 p. 100 ; par ailleurs l'apport séparé du groupe G' 4 devient significatif au seuil de 10 p. 100.

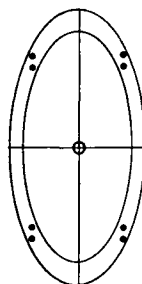
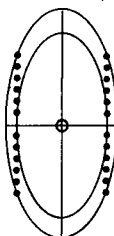
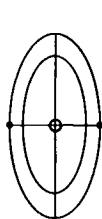
Il existe une autre façon de mettre en évidence l'effet de « masquage » dans le sens des lignes de plantation : si un tel effet existe, il doit logiquement se manifester également lorsque les voisins sont orientés depuis l'arbre-piège selon un angle très aigu par rapport à sa propre ligne de plantation. Cette situation conduit à l'interception d'une forte proportion de pollen par la cime d'arbres situés entre l'arbre-piège et le pollinisateur.

Pour réaliser ce deuxième test, nous avons étudié les configurations représentées sur les figures 7 et 8. Dans les 2 cas, l'option Bisu a permis d'ignorer les pollinisateurs de la même ligne de plantation que l'arbre-piège. Sur la figure 7, les configurations sont elliptiques à grand axe orienté suivant les lignes de plantation ($\gamma = 0,5$). Sur la figure 8, l'orientation du grand axe leur est perpendiculaire ($\gamma = 2$). Si l'hypothèse du masquage est vraie, les configurations telles que $\gamma = 2$ doivent assurer une meilleure « explication » de r que celles qui correspondent à $\gamma = 0,5$. Les tableaux 6 et 7 présentent les résultats des analyses de variance pour les deux catégories de configuration.

$$G_1 : R_1 > 6, R_2 = 8, N_{MAX} = 2 \\ R = 0,421 \text{ (5)}$$

$$G_3 : R_1 > 10, R_2 = 12, N_{MAX} = 8 \\ R = 0,383 \text{ (6)}$$

$$G_2 : R_1 > 8, R_2 = 10, N_{MAX} = 24 \\ R = 0,269 \text{ (7)}$$



$$G_4 : R_1 > 12, R_2 = 14, N_{MAX} = 12 \\ R = 0,423 \text{ (4)}$$

$$G_6 : R_1 > 16, R_2 = 18, N_{MAX} = 44 \\ R = 0,425 \text{ (2)}$$

$$G_5 : R_1 > 14, R_2 = 16, N_{MAX} = 10 \\ R = 0,424 \text{ (3)}$$

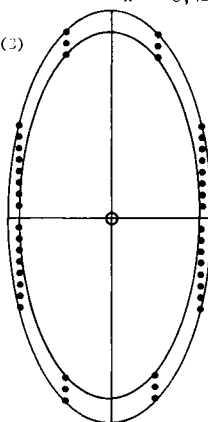
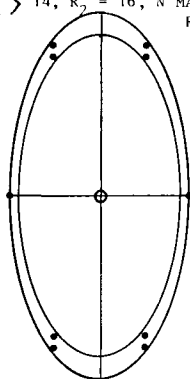
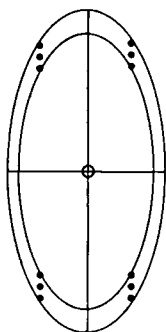


FIG. 7

Configurations de voisinage correspondant à 6 couronnes d'ellipse à grand axe parallèle à la direction des lignes de plantation ($\gamma = 0,5$).

Neighbourhood configurations corresponding to 6 ellipse crowns with great axis perpendicular to plantation rows.

R : Coefficient de corrélation multiple.
Multiple correlation coefficient.

Entre parenthèses est donné le numéro du palier de sortie du groupe dans la régression multiple descendante (cf. texte).

Between brackets is given the number of the step where the group exits in the multiple stepwise downward regression (see text).

Les résultats obtenus sont une nouvelle fois en faveur de l'hypothèse de masquage :

Le tableau 6 montre que l'on n'obtient pas de corrélation multiple significative, dans le cas où $\gamma = 0,5$ ($R_{max} = 0,425$). Par contre dans la situation où $\gamma = 2$, le tableau 7 indique que la prédiction de r est encore améliorée par rapport à la catégorie

en configuration circulaire comparable représentée par la figure 6 : $R_{\max} = 0,626$ et, dès le premier palier, on atteint le seuil de signification de 0,1.

Il faut noter que, pour les deux orientations des ellipses, l'ordre d'élimination, dans la régression multiple, des groupes homologues est le même. Les trois groupes périphériques sont dans les deux cas ceux qui apportent la contribution la plus faible à la prédiction de r .

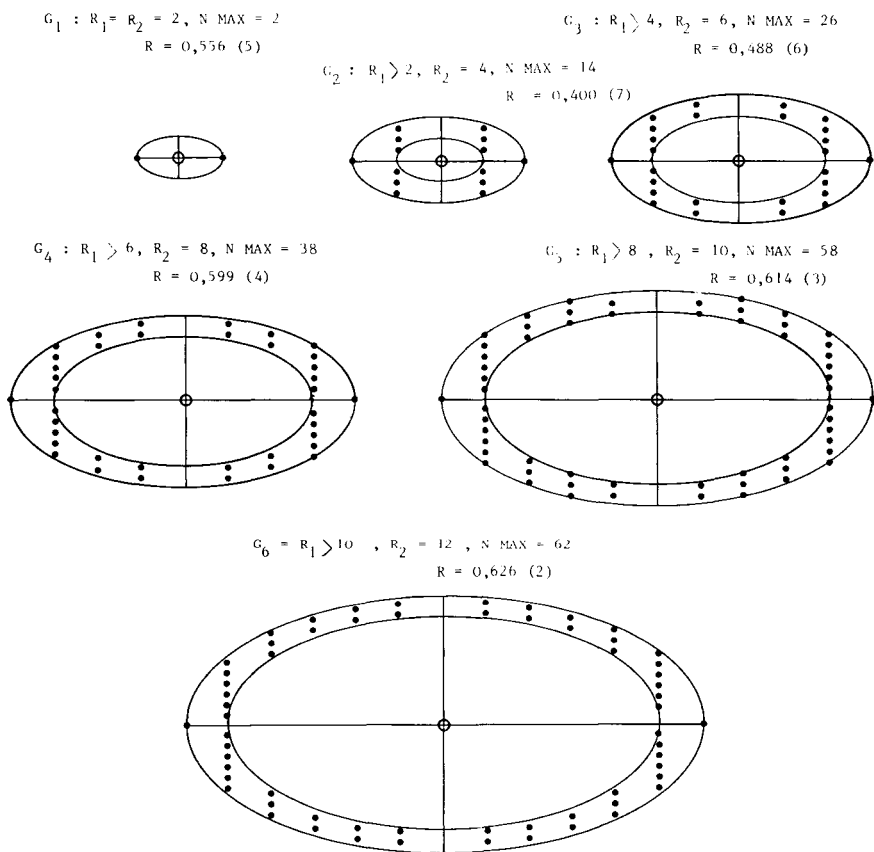


FIG. 8

Configurations de voisinage correspondant à 6 couronnes d'ellipse à grand axe perpendiculaire à la direction des lignes de plantation ($\gamma = 2$).

Neighbourhood configurations corresponding to 6 ellipse crowns with great axis perpendicular to plantation rows.

R : Coefficient de corrélation multiple.
Multiple correlation coefficient.

Entre parenthèses est donné le numéro du palier de sortie du groupe dans la régression multiple descendante (cf. texte).

Between brackets is given the number of the step where the group exits in the multiple stepwise downward regression (see text).

TABLEAU 6

Analyse de variance correspondant à la régression multiple descendante de r sur les valeurs de q estimées dans les 6 groupes d'arbres représentés par la figure 7.

Analysis of variance corresponding to multiple stepwise downward regression of r on the q values estimated within the 6 groups of trees depicted in figure 7.

	Palier	Degré de liberté	Carré moyen	Test F
Apport total	1	6	0,00663914	< 1
Apport total	2	5	0,0076471	< 1
Groupe 6		1	0,0001129	< 1
Apport total	3	4	0,0095217	1,09 NS
Groupe 5		1	0,0001491	< 1
Apport total	4	3	0,0125310	1,44 NS
Groupe 4		1	0,0004927	< 1
Apport total	5	2	0,0157790	1,79 NS
Groupe 1		1	0,0064363	< 1
Apport total	6	1	0,015329	1,76
Groupe 3		1	0,015829	1,82 NS
Erreur		20	0,0086966	

TABLEAU 7

Analyse de variance correspondant à la régression multiple descendante de r sur les valeurs de q estimées dans les 6 groupes d'arbres représentés par la figure 8.

Analysis of variance corresponding to multiple stepwise downward regression of r on the q values estimated within the 6 groups of trees depicted in figure 8.

	Palier	Degré de liberté	Carré moyen	Test F
Apport total	1	6	0,0138700	2,15 0
Apport total	2	5	0,0160140	2,48 0
Groupe 6		1	0,0031475	< 1
Apport total	3	4	0,0190290	2,95 *
Groupe 5		1	0,0039571	< 1
Apport total	4	3	0,0218480	3,39 *
Groupe 4		1	0,0105710	1,64 NS
Apport total	5	2	0,0252910	3,92 *
Groupe 1		1	0,0149610	2,32 NS
Apport total	6	1	0,0339960	5,27 *
Groupe 3		1	0,0165860	2,57 NS
Erreur		20	0,00645310	

0 : Significatif au seuil de 10 p. 100.
Significant at the 10 p. 100 level.

* : Significatif au seuil de 5 p. 100.
Significant at the 5 p. 100 level.

Cette première phase de l'étude des effets de voisinage conduit donc à 2 conclusions nettes :

— Le groupe des voisins immédiats qui jouent un rôle privilégié dans la pollinisation d'un arbre donné est situé dans un rayon d'une dizaine de mètres autour de celui-ci.

— Il existe un effet d'anisotropie lié à la direction des lignes de plantation et très vraisemblablement dû à un « effet écran » des arbres situés entre le pollinisateur et l'arbre-piège.

Compte tenu de la taille limitée de notre échantillon (27 arbres-pièges seulement) il serait hasardeux de vouloir tirer des conclusions plus précises de nos résultats.

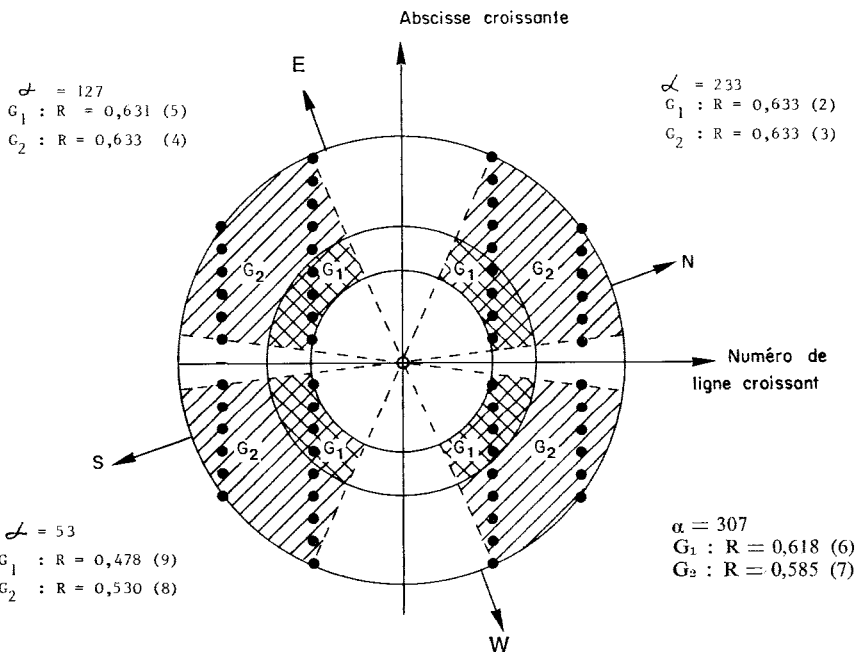


FIG. 9

Configurations de voisinage utilisées pour étudier l'effet de l'orientation des voisins par rapport à l'arbre-piège.

Neighbourhood configurations used for study of the effect of orientation of neighbours relatively to the trap tree.

$\gamma = 1, \beta = 60.$

$G_1 : R_1 > 4, R_2 = 6, N_{MAX} = 4.$

$G_2 : R_1 > 6, R_2 = 10, N_{MAX} = 11.$

R : Coefficient de corrélation multiple.
Multiple correlation coefficient.

Entre parenthèses est donné le numéro du palier de sortie du groupe dans la régression multiple descendante (cf. texte).

Between brackets is given the number of the step where the group exits in the multiple stepwise downward regression (see text).

2.22. Etude de l'influence de l'orientation du groupe de voisins par rapport à l'arbre-piège

Pour étudier l'effet de l'orientation des pollinisateurs en tenant compte des résultats présentés plus haut, nous avons réalisé les configurations représentées par la figure 9 : quatre orientations de groupes de pollinisateurs (approximativement N, NW, S et SE) sont scindées en deux secteurs de couronne circulaire avec $R_1 > 4$ et $R_2 = 6$ pour le groupe 1, $R_1 > 6$ et $R_2 = 10$ pour le groupe 2. L'angle d'ouverture des secteurs, β , étant de 60° , ces configurations éliminent à la fois les pollinisateurs situés sur la même ligne de plantation que l'arbre-piège ou dans la direction perpendiculaire. L'effet « écran » est ainsi limité au maximum. Par ailleurs, les résultats présentés plus haut montrent qu'il n'est pas utile de considérer les voisins situés à plus de 10 m de l'arbre-piège.

Compte tenu de l'insuffisance d'effectif de certains groupes (vides dans la plantation), nous avons dû éliminer les résultats concernant 5 arbres-pièges : 22 restent donc utilisables pour cette partie de notre travail.

Le tableau 8 présente le résultat de l'analyse de régression multiple de r sur les 8 estimations de q obtenues dans les 8 groupes de voisins de ces 22 arbres-pièges.

TABLEAU 8

Analyse de variance correspondant à la régression multiple descendante de r sur les valeurs de q estimées dans les 8 groupes d'arbres représentés sur la figure 9.

Analysis of variance corresponding to multiple stepwise downward regression of r on the q values estimated within the 8 groups of trees depicted in figure 9.

	Palier	Degré de liberté	Carré moyen	Test F
Apport total	1	8	0,0081387	1,09 NS
Apport total	2	7	0,0093014	1,24 NS
Groupe N - G 1	3	1	0,0000002	< 1
Apport total		6	0,0108480	1,45 NS
Groupe N - G 2	4	1	0,0000021	< 1
Apport total		5	0,0129420	1,73 NS
Groupe SE - G 2	5	1	0,0003759	< 1
Apport total		4	0,0154990	2,07 NS
Groupe SE - G 1	6	1	0,0027156	< 1
Apport total		3	0,0185380	2,48 NS
Groupe NW - G 1	7	1	0,0063814	< 1
Apport total		2	0,0227530	3,05 0
Groupe NW - G 2	8	1	0,0101090	1,35 NS
Apport total		1	0,0371300	4,97 *
Groupe S - G 2		1	0,0083761	1,12 NS
Erreur		13	0,00747110	

0 : Significatif au seuil de 10 p. 100.
Significant at the 10 p. 100 level.

* : Significatif au seuil de 5 p. 100.
Significant at the 5 p. 100 level.

On constate que la direction qui a la plus forte valeur « explicatrice » est de loin la direction S : l'apport de G 1 + G 2 et celui de G 1, groupe le plus proche de l'arbre-piège, sont significatifs au seuil de 0,05.

Tout de suite après, vient la direction NW (groupe G 2, puis groupe G 1 ; en dernière position, on trouve la direction N (groupe G 2 puis groupe G 1, avec des apports tous deux voisins de 0).

Dans les limites de la précision que donne à notre analyse le faible nombre d'arbres-pièges utilisables, il semble que les pollinisateurs d'un arbre-piège donné soient préférentiellement orientés dans la direction générale W-SW. Ce résultat n'est pas surprenant car on devait s'attendre à un effet plus marqué du secteur W-SW. (direction des vents dominants). Ces conclusions demandent à être confirmées sur des échantillons plus nombreux et pour des peuplements plus âgés. Il est d'ailleurs probable que l'orientation optimale des pollinisateurs varie d'une année à l'autre puisque la période de réceptivité des cônelets de pin maritime est assez courte (une semaine). Les conditions climatiques peuvent, dans un tel laps de temps changer considérablement d'une année à l'autre.

3. Conclusion

Nous avons donc montré qu'un peuplement de pin maritime de 8 ans, conduit selon les normes de densité et de rectangularité de plantation de la ligniculture, présente des écarts notables par rapport à la panmixie.

Le taux d'autofécondation tout d'abord, estimé à 13 p. 100, est un premier facteur d'écart à la panmixie. Ensuite, le rôle privilégié dans la pollinisation d'un arbre donné, de ses voisins immédiats (dans un rayon d'une dizaine de mètres) constitue un deuxième facteur d'écart à la panmixie. D'ailleurs, ces 2 facteurs constituent deux aspects d'une même cause biologique : les châtons mâles d'un pin donné sont ceux qui sont les plus proches des cônelets du même arbre et, en l'absence de mécanismes de protection (décalage phénologique, incompatibilité) on conçoit qu'un arbre constitue pour lui-même un pollinisateur privilégié.

Pour la pratique du gestionnaire de vergers à graines, le seul élément directement utilisable de ce travail est l'estimation du taux d'autofécondation à 8 ans : la valeur trouvée autorise la commercialisation des premières récoltes de graines.

Par contre, la méthodologie développée doit permettre de recommencer un travail analogue sur des tranches de verger en « rythme de croisière » pour la production de graines, c'est-à-dire après la 2^e ou 3^e éclaircie (avec entre 800 et 500 tiges à l'hectare).

Il est probable que, dans ces conditions, le taux d'autofécondation sera moindre et que l'on se rapprochera davantage de la panmixie (même si l'on ne l'atteint pas tout à fait).

Cette deuxième étude permettrait de répondre à deux questions fondamentales :

— Jusqu'à quelle distance est-il utile de contrôler en verger à graines le non apparentement de 2 individus du même bloc ?

— Quel est le régime de reproduction exact des peuplements de pins maritimes en régénération naturelle,

La réponse à la première question déboucherait sur des structures de verger à graines optimales du point de vue de la réduction de la consanguinité des variétés synthétiques produites. La réponse à la deuxième aiderait à mieux comprendre le mécanisme de la formation d'écotypes dans l'espèce pin maritime et donc affinerait l'interprétation de la variabilité infraspécifique.

Chez de nombreuses autres espèces résineuses que le pin maritime, l'existence de phénotypes riches ou pauvres en 3-carène a été constatée et reliée à un contrôle monogénique (ségrégation d'allèles C^+ et C^- au locus C) : *Picea excelsa*, *Pinus sylvestris*, *Pinus monticola*, *Pinus taeda*, *Pinus elliotii*.

La méthodologie développée dans le cadre de ce travail doit donc pouvoir être reprise, avec éventuellement des modifications mineures, pour l'étude des lois de croisements dans des vergers à graines de ces essences :

S'il s'agit d'un verger à graines de semis de plein-frères, la méthode peut être transposée sans aucun changement.

Dans le cas de vergers à graines de clones, l'estimation des fréquences géniques chez divers groupes de voisins est plus simple que dans notre situation puisque les génotypes sont connus avec certitude et non plus seulement en probabilité.

Pour des familles de demi-frères enfin, si l'on connaît la fréquence de l'allèle C^- dans les divers mélanges polliniques, on peut adopter la méthode d'évaluation des fréquences géniques que nous avons utilisée pour les familles polycross de Sore 3.

Dans cette dernière éventualité, évidemment, les estimations obtenues auront une précision moins bonne que dans le cas où l'on dispose de familles de plein-frères.

Il va de soi que d'autres gènes marqueurs que celui du 3-carène peuvent être utilisés dans le cadre de la méthode que nous avons décrite. La seule condition est qu'il s'expriment précocement. De tels gènes marqueurs se rencontrent par exemple dans le domaine des isozymes.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement :

— MM. P. ALAZARD et H. CHAPERON de l'A.FO.CEL, qui ont mis à notre disposition le plan de Sore 3, et ont permis la récolte de graines nécessaires à ce travail.

— MM. J. BRACH et G. ROUSSEL, techniciens au Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers de Bordeaux, qui ont réalisé la récolte de graines et les fichiers informatiques.

— M^{me} D. ANTONIAZZI, secrétaire du Laboratoire qui a réalisé la frappe.

— M. J. DARNAUDERY, du Laboratoire de Sylviculture et d'Ecologie de la Pinède landaise, qui a exécuté les graphiques.

Enfin, MM. J. BADIA, directeur au Laboratoire de Biométrie de Toulouse (I.N.R.A.) et J.-P. MAUGE, directeur du C.P.F.A. ont bien voulu relire le manuscrit et nous faire profiter de leurs remarques.

Summary

Biology and genetics of terpenes in maritime pine

VI. - Estimation of the average selfing rate and exhibition of discrepancy from panmixy in a seed orchard

A study of mating laws has been undertaken in a part of a seedling seed orchard of maritime pine which was 8 years old at the pollination time. Used gene marker was the gene which controls 3-carene synthesis. Average selfing rate found was 13 p. 100.

Besides, a given tree is preferentially pollinated by its immediate neighbours lying within a radius of about 10 meters.

The study of the role of disconnected groups of neighbours of variable dimension and shape enable to show that :

— there is an anisotropy in the pollen dissemination (« screen » effect in the direction of plantation rows) ;

— for the studied pollination years, the most efficient pollinators are on average at the east from used trap trees.

Key-words : maritime pine, mating laws, selfing, panmixy.

Zusammenfassung

Biologie und genetik von Terpenen Pinus pinaster Ait.

VI - Abschätzung der mittleren Selbstbefruchtungsrate und Hervorhebung Abweichungen

von des Panmixia Equilibriums in einer Samenplantage

Der Kreuzungssystem wurde in eine 8 Jahre alte Samenplantage der *Pinus pinaster* Ait. während der Pollenverteilung studiert.

Der Hauptgen, der die Synthese des 3-Karen kontrolliert werde in diesem Experiment genutzt.

Die Selbstbefruchtungsrate wurde auf 13 p. 100 geschätzt. Ein bestimmter Versuchsbaum wurde bei den nächsten Nachbarn, die bis zu zehn Meter weit stehen vorzugsweise befruchtet.

Die Gruppen von Nachbarn von verschiedenen Größen und Formen Wurden dann studiert und folgende Ergebnisse wurden erhalten.

— Die Pollenverteilung ist nicht gleichartig : die Bäume, die auf den selben Plantage linie stehen als der Versuchsbaum, behindern den Pollen, der von weiteren Liniebäume kommt, den Versuchsbaum zu erreichen.

— Die Bäume, die am meisten die Versuchsbaume befruchten, sind in diesem studierten Jahr, im Ost lokalisiert.

Schlagworte : *Pinus pinaster*, Kreuzungssystem, Selbstbefruchtung, Panmixia.

Reçu le 27 novembre 1982.

Accepté le 28 février 1983.

Références bibliographiques

- ADAMS W.T., JOLY R., 1980. Allozyme studies in Loblolly pine seed orchards : clonal variation and frequency of progeny due to self fertilization. *Silvae Genet.*, **29**, 1-4.

- BARADAT Ph., BERNARD-DAGAN C., FILLON C., MARPEAU A., PAULY G., 1972. Les terpènes du pin maritime : aspects biologiques et génétiques. II - Hérité de la teneur en mono-terpènes. *Ann. Sci. For.*, **29**, 307-334.
- BRABANT Ph., GOUYON Ph., LEFORT G., VALDEYRON G., VERNET Ph., 1980. Pollination studies in *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Ecol. Plant.*, **1**, 37-45.
- CASTAING J.Ph., VERGERON Ph., 1973. Principes et méthodes d'étude expérimentale de la dispersion du pollen du pin maritime dans le Massif landais. *Pollen et Spores*, **XV**, 256-280.
- EL KASSABY Y.A., YEH F.C., SZIKLAI O., 1981. Estimation of the outcrossing rate of douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) using allozyme polymorphisms. *Silvae Genet.*, **30**, 182-184.
- GREGORIUS H.R., MULLER G., 1975. Genetic structure in finite open pollinated plant population. *T.A.G.*, **46**, 295-305.
- KOSKI V., 1975. Natural pollination in seed orchards with special reference to pines. *For. Comm. Bull.*, **54**, 83-91.
- MITTON J.B., LINHARDT Y.B., HAMRICK J.L., BERCKMAN J.S., 1977. Observations on the genetic structure and mating system of Ponderosa pine in the Colorado Front Range. *T.A.G.*, **51**, 5-13.
- MORAN G.F., BELL J.C., MATHESON A.C., 1980. The genetic structure and levels of inbreeding in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard. *Silvae Genet.*, **29**, 190-193.
- MULLER G., 1976. A simple method of estimating rates of self-fertilization by analysing isozymes in tree seeds. *Silvae Genet.*, **26**, 223-226.
- MULLER G., 1978. Estimates of self and cross fertilization in a scot pine seed orchard. *Proceedings of the Conference on Biochemical Genetics of Forest Trees Umea 1978*, 170-181.
- RUDIN D., ERICKSSON G., EKBERG I., RASMUSON M., 1974. Studies of allele frequencies and inbreeding in scots pine populations by the aid of isozyme technique. *Silvae Genet.*, **23**, 10-13.
- SHEN H.H., RUDIN L., LINDGREN D., 1981. Study of the pollination pattern in a scots pine seed orchard by mean of isozyme analysis. *Silvae Genet.*, **30**, 7-15.
- SQUILLACE A.E., BINGHAM R.T., 1958. Selective fertilization in *Pinus monticola* Dougl. I - Preliminary results. *Silvae Genet.*, **7**, 188-196.
- SQUILLACE A.E., KRAUS J.F., 1963. The degree of natural selfing in slash pine as estimated from albino frequency. *Silvae Genet.*, **12**, 46-50.
- SQUILLACE A.E., 1976. Biochemical genetics and selection composition of volatile terpenes. *Proceedings of the I.U.F.R.O. joint meeting of genetic working parties on advanced generation breeding*. Bordeaux, 1976, 167-178.