

COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE

**FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES
AGRONOMIQUES DE GEMBLoux**

**Amélioration du module d'élasticité du bois de
Mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry)
par sélection clonale.**

Dominique JACQUES

*Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de
docteur en sciences agronomiques et ingénierie biologique.*

Promoteurs: Professeur A. NANSON

Professeur J. RONDEUX

2003

© Aux termes de la loi belge du 22 mars 1886 sur le droit d'auteur, seul l'auteur a le droit de reproduire cet ouvrage ou d'en autoriser la reproduction de quelque manière ou sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous une autre forme est donc faite en violation de la loi.

JACQUES Dominique. (2003). Amélioration du module d'élasticité du bois de Mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry) par sélection clonale (thèse de doctorat). B-5030 Gembloux, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, 292 pages, 115 tableaux, 26 figures.

Résumé

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'intérêt et les possibilités d'intégrer les propriétés mécaniques du bois de Mélèze hybride dans un cycle de sélection clonale.

L'approche proposée est axée sur l'évaluation du module d'élasticité en flexion statique qui est une propriété essentielle de l'aptitude d'un bois à un usage en structure.

Le matériel expérimental retenu est constitué d'une série de 4 tests de clones de mélèze hybride établis en forêt d'un âge variant entre 13 et 17 ans depuis le bouturage et de 2 tests en pépinière de jeunes plants de 3 et 4 ans. Il est composé au total de 96 clones sélectionnés parmi les descendances d'un verger d'hybridation constitué de 42 "arbres plus" génétiquement diversifiés de Mélèzes d'Europe et du Japon.

Le module d'élasticité évalué sur éprouvettes normalisées apparaît comme une caractéristique fortement héritable et dotée d'une variabilité suffisamment grande pour rendre la sélection clonale efficace.

Cette sélection clonale basée sur cette caractéristique améliore aussi les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale, ce qui contribue à assurer de bonnes propriétés mécaniques générales au bois produit.

L'évaluation indirecte du module d'élasticité réalisée en utilisant l'infradensité ou les mesures à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest, permet d'entrevoir une réduction sensible de la durée et des coûts d'évaluation des propriétés mécaniques ainsi qu'un raccourcissement des cycles de sélection par l'utilisation de jeunes plants, au prix d'une réduction minimale du gain génotypique.

La prise en compte de ces résultats, tant génotypiques que technologiques, permet ainsi d'envisager une amélioration sensible de la procédure de sélection des variétés multiclonales de Mélèze hybride, conduit à la formulation de recommandations aux sylviculteurs et débouche sur l'ouverture de nouvelles pistes de recherche.

JACQUES Dominique. (2003). Improvement of modulus of elasticity of Hybrid Larch (*Larix x eurolepis* Henry) wood through clonal selection (doctoral degree). B-5030 Gembloux, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, 292 pages, 115 tables, 26 figures.

Summary

The main objective of this study is to evaluate the interest and possibility of integrating variation in the mechanical properties of hybrid larch into clonal selection.

The approach is focused on the assessment of modulus of elasticity, which is considered to be the basic trait of wood for structural purposes.

The experimental material comprises 4 forest stage clonal tests of hybrid larch, aged 13-17 years and 2 nursery stage tests of 3-4 year old plants. The clonal tests are composed of 96 clones selected amongst families collected from a hybrid seed orchard itself composed of 42 genetically diverse “plus-trees” of European and Japanese larches.

From this study it appears that modulus of elasticity is a highly heritable trait of great variability which facilitates efficient clonal selection. Clonal selection applied to this characteristic simultaneously improves both modulus of rupture in static bending as well as compression stress parallel to grain, contributing to good mechanical properties of the timber.

Indirect estimation of modulus of elasticity via basic density or using the Pilodyn or Sylvatest reduces the time and cost required for assessment of mechanical properties and shortens the selection cycle through the use of younger plants, at the expense of only a slight loss in genetic gain.

These genetic and technical results provide the opportunity to improve significantly variety selection in Hybrid Larch, to make recommendations for forest practice, and to open new avenues of research.

Remerciements

C'est avec un plaisir certain que j'exprime ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail.

Je pense d'abord à mes deux promoteurs, les Professeurs A. NANSON et J. RONDEUX dont les conseils avisés sur le plan scientifique et leur soutien moral m'ont permis de terminer cette thèse.

Mes remerciements vont également aux membres de la commission d'évaluation qui m'ont soumis de nombreuses propositions d'amélioration de ce document: Messieurs les Professeurs W. DELVINGT, J. HEBERT, P. du JARDIN, J.P. LAMBOTTE, A. LECLERCQ et R. PALM, ainsi que Messieurs G. NEPVEU (INRA, Nancy) et L.E. PÂQUES (INRA, Orléans) respectivement pour leur contribution dans le domaine de la technologie du bois et de l'amélioration génétique.

Il m'est également particulièrement agréable de remercier les membres de l'équipe technique de la Direction de Biologie forestière: Michel THIELENS, Thierry PORPHYRE et Alain LEMAIRE pour la qualité et la rigueur avec lesquelles toutes les mesures de terrain et de laboratoire ont été réalisées.

J'adresse également ma reconnaissance à Madame M. MARCHAL pour la qualité des corrections proposées suite à la lecture de ce manuscrit.

Enfin, merci à mon épouse, Catherine, pour m'avoir soutenu tout au long de cette épreuve tant physique qu'intellectuelle.

Table des matières

Introduction générale.....	1
Chapitre 1. Le genre Mélèze en Région wallonne	5
1.1. Introduction.....	5
1.2. Les grandes étapes de l'extension du Mélèze en Région wallonne.....	5
1.3. Principales caractéristiques écologiques et potentiel de production	8
1.4. Programme d'amélioration du genre Mélèze en Région wallonne.....	12
1.5. Perspectives	23
Chapitre 2. Revue bibliographique.....	25
2.1. Caractéristiques technologiques du bois de Mélèze.....	25
2.2. Interactions et corrélations.....	58
2.3. Importance des marqueurs moléculaires en amélioration des arbres forestiers.....	67
2.4. Conclusions.....	68
Chapitre 3. Sélection clonale directe et indirecte sur le module d'élasticité.....	71
3.1. Introduction.....	71
3.2. Matériel expérimental.....	72
3.3. Méthodes statistiques.....	83
3.4. Résultats	96
3.5. Conclusions.....	149
Chapitre 4. Evaluation de l'influence clonale sur différentes composantes de la densité du bois de jeunes plants	153
4.1. Introduction.....	153
4.2. Matériel expérimental et méthodes d'analyse	154
4.3. Résultats et discussion.....	161
4.4. Conclusions.....	175

Chapitre 5. Stabilité clonale de la masse volumique et des mesures à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest	177
5.1. Introduction.....	177
5.2. Evaluation de la stabilité clonale dans l'espace	178
5.3. Evaluation de la stabilité clonale dans le temps.....	211
5.4. Conclusions.....	224
Chapitre 6. Discussion générale et perspectives.....	227
6.1. Introduction.....	227
6.2. Potentiel d'amélioration du module d'élasticité en flexion statique	227
6.3. Impact de la sélection pour le module d'élasticité sur le potentiel de croissance	237
6.4. Synthèse des différentes méthodes d'évaluation indirecte du module d'élasticité en flexion statique.....	240
6.5. Possibilités d'adaptation de la stratégie de sélection clonale du Mélèze hybride	253
6.6. Conséquences sur la sylviculture du Mélèze hybride.....	257
6.7 Perspectives	260
Conclusions générales	263
Références bibliographiques	267

Signification des abréviations des variables et des symboles génotypiques

Variables microdensitométriques mesurées à 12 % d'humidité

Contr	Contraste de masse volumique dans le cerne
Dbe	Masse volumique du bois d'été
Dbp	Masse volumique du bois de printemps
Dmax	Masse volumique maximale
Dmin	Masse volumique minimale
Dmoy	Masse volumique moyenne
Lbe	Largeur du bois d'été
Lbp	Largeur du bois de printemps
Lcern	Largeur du cerne

Variables mesurées sur éprouvettes à 12 % d'humidité

MOE	Module d'élasticité en flexion statique
MOR	Contrainte de rupture en flexion statique
COMP	Contrainte de rupture en compression axiale
MV	Masse volumique
BC	Bois de compression
LCERN	Largeur moyenne de cerne

Autres variables

Angfil	Mesure d'angle de fil
Biom	Poids de bois de la tige à l'état anhydre
CPxx	Evaluation de la courbure au pied au cours de l'année xx
Circxx	Circonférence à hauteur d'homme (1,30 m) mesurée au cours de l'année xx
Dmp	Masse volumique moyenne d'une section de tige calculée à partir de données microdensitométriques
Epec	Épaisseur d'écorce
Fxx	Evaluation de la forme de la tige au cours de l'année xx
Hxx	Hauteur totale mesurée au cours de l'année xx
Infra	Infradensité
Laub	Largeur d'aubier
Naub	Nombre de cernes d'aubier
Pilxx	Mesure au pilodyn à hauteur d'homme réalisée au cours de l'année xx
RVT	Retrait volumétrique total
VTOT	volume total de la tige
Vus	Vitesse ultrasonique

Symboles génétiques

h^2_G	Héritabilité génotypique sur les moyennes par clone
h^2_{Gi}	Héritabilité génotypique sur les valeurs individuelles
CV_P	Coefficient de variation phénotypique
ET_P	Ecart-type phénotypique
DG_C	Gain génotypique conventionnel
$DG_{v/x}$	Gain génotypique indirect
r_P	Coefficient de corrélation phénotypique
r_G	Coefficient de corrélation génotypique
r_E	Coefficient de corrélation environnemental

Chapitre 1. Le Mélèze en Région wallonne

1.1. Introduction

Les quelques informations qui vont suivre ont pour objectif de montrer l'intérêt du genre *Larix* dans le contexte de la production de bois en Région wallonne.

Nous présenterons tout d'abord un bref rappel historique de l'introduction et du développement de ce genre dans cette région. Les principales caractéristiques écologiques et le potentiel de production des différentes espèces qui le constituent seront ensuite abordés pour finalement dresser les grandes lignes de l'amélioration génétique du Mélèze.

1.2. Les grandes étapes de l'extension du Mélèze en Région wallonne

Le genre *Larix* en Région wallonne est représenté par trois espèces d'importance forestière; il s'agit du Mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.), du Mélèze du Japon (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr.) et du Mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry).

Les données fournies par l'Inventaire permanent des ressources forestières de Wallonie¹, montrent que ce genre est relativement marginal et qu'il n'occupe actuellement qu'environ 8 300 ha², soit 1,7 % des terres boisées ou 3,6 % des peuplements résineux. De plus, il est principalement représenté par des plantations réalisées au cours des deux décennies qui ont suivi la seconde guerre mondiale (Tableau 1.2.1 et Figure 1.2.1). Le volume sur pied est estimé à 2,6 millions de mètres cubes.

A l'avenir, si le taux de boisement n'augmente pas de manière sensible, il faut donc s'attendre à une régression importante de cette espèce, suite à l'exploitation finale des futaies arrivant à maturité non compensée par des plantations dont l'étendue reste limitée à quelques dizaines d'hectares par an à l'heure actuelle.

¹ LECOMTE, H. (2000) Inventaire Forestier Wallon (IFW), Ministère de la Région Wallonne, DGRNE, Division de la Nature et des Forêts, Namur.

² Surfaces des peuplements dans lesquels le mélèze représente au moins 80 % de la surface terrière des essences présentes.

Les données de l'inventaire permanent fournissent des informations au niveau du genre et ne distinguent pas les trois espèces présentes sur le territoire de la Région wallonne. On peut cependant supposer que l'hybride ne représente pas plus de quelques centaines d'hectares, compte tenu des faibles quantités de graines hybrides disponibles sur le marché belge et de l'entrée en production récente des vergers d'hybridation.

Tableau 1.2.1 Répartition des peuplements résineux par espèce en Wallonie.

Espèce ou genre	Surface	
	Ha	%
Epicéa commun	172 400	75,8
Pins	15 300	6,7
Douglas	10 800	4,7
Mélèzes	8 300	3,6
Mélange ou autres résineux	20 700	9,1
Total	227 500	100

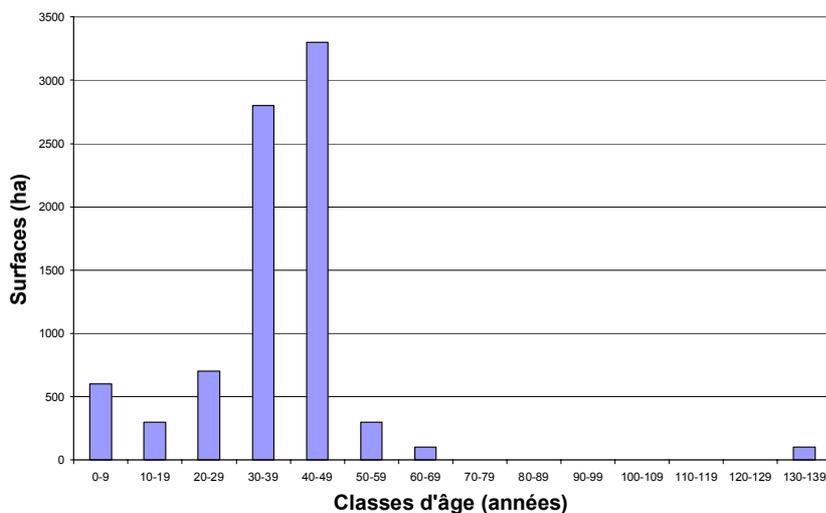


Figure 1.2.1 Surfaces, en hectares, des peuplements purs de Mélèze réparties par classes d'âge de 10 années en Région wallonne.

1.2.1. Le Mélèze d'Europe

L'introduction du Mélèze d'Europe en Belgique remonterait à 1745 (de POEDERLE, 1792). A cette époque, période de guerre de succession entre

l'Autriche et les Pays-Bas, un officier autrichien fit cadeau de quelques graines à un moine de l'abbaye d'Eeckhoute à Bruges. Par la suite, des marchands venant du Tirol développèrent le commerce de ces graines. GOBLET d'ALVIELLA (1927) précise qu'à cette époque, on se procurait également des graines provenant d'Angleterre et de Briançon (France).

Au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle, la culture du Mélèze d'Europe se développa très fortement suite aux bons résultats des essais d'introduction. C'est alors que le chancre fit ses premiers ravages et détruisit de nombreux peuplements (X, 1921; VAN ZUYLEN *et al.*, 1950).

1.2.2. Le Mélèze du Japon

Le Mélèze du Japon a été introduit en Europe en 1861 (X, 1909) et a progressivement supplanté le Mélèze d'Europe en plantation forestière grâce à sa résistance au chancre et à sa croissance plus rapide.

Cette espèce a connu un tel engouement au milieu du XX^e siècle, que le Conseil Supérieur des Forêts de Belgique élabora un rapport très complet afin de vérifier si cet intérêt était pleinement justifié (VAN ZUYLEN *et al.*, 1950).

Aujourd'hui, l'enthousiasme pour cette espèce s'est sensiblement réduit et l'on peut y voir plusieurs raisons. La première, d'ordre économique, est le prix de vente du bois de Mélèze bien inférieur à celui de l'Epicéa commun souvent considéré comme référence. Cette faiblesse des prix s'explique, entre autres, par les difficultés d'écoulement des produits des premières coupes d'éclaircie qui, contrairement à ceux de l'Epicéa commun, ne sont pas utilisés par les papeteries qui préfèrent le bois blanc. La forme généralement mauvaise des fûts (courbure au pied, sinuosités) et l'épaisseur importante de l'écorce du Mélèze adulte réduisent également les rendements au sciage. De plus, les résidus de scieries ne sont pas non plus intéressants pour les papeteries. Enfin, cette mauvaise forme contribue également à l'augmentation de la nervosité du bois.

La faible valeur marchande du bois n'explique cependant pas tout. Contrairement à l'Epicéa, espèce rustique par excellence, le Mélèze du Japon est très sensible à l'Armillaire (*Armillaria ostoyea* Romagn. (CH.)) et est très souvent attaqué par le gibier (cerf, chevreuil, lapin) dans le jeune âge. La gestion sylvicole des peuplements exige également la pratique d'éclaircies précoces et suivies, et le moindre retard peut avoir des conséquences très néfastes sur l'avenir des plantations.

1.2.3. Le Mélèze hybride

C'est dès 1885, dans la propriété du duc d'Atholl à Dunkeld (Perthshire, Ecosse) que le Mélèze hybride a tout d'abord été observé parmi la descendance de mélèzes du Japon plantés à proximité de quelques mélèzes d'Europe (LAING, 1944). C'est parmi ces plants, notamment installés à Murthly, que HENRY a obtenu le matériel qui lui a permis de donner son nom à l'hybride en 1919 (HENRY et FLOOD, 1919 *in* PAQUES, 1989).

En Belgique, les premiers hybrides ont été identifiés en 1946 dans un petit Domaine de l'Etat, appelé Wagelwater, situé aux environs de Bruges. Cette plantation avait été installée au printemps 1925 comme en atteste DELEVOY (1949) qui a identifié quelques mois plus tard un autre peuplement de cet hybride planté en 1910 dans la région de Gedinne.

D'après VAN ZUYLEN *et al.* (1950), les graines récoltées en Flandre sur Mélèze du Japon pendant la seconde guerre mondiale auraient fourni une proportion appréciable de plants hybrides. C'est d'ailleurs de cette époque que date la plantation des 3 peuplements à graines de Mélèze hybride reconnus en Région wallonne.

A l'heure actuelle, sa réputation de forte productivité rend cette espèce nettement plus attrayante que ses deux parents pour le propriétaire forestier.

1.3. Principales caractéristiques écologiques et potentiel de production

1.3.1. Le Mélèze d'Europe

Le Mélèze d'Europe possède un tempérament physiologique caractérisé par une forte transpiration, très proche de celle des essences feuillues caducifoliées les plus exigeantes (FOURCHY, 1952). Il a donc besoin de conditions atmosphériques favorables à cette transpiration mais de plus, de conditions édaphiques propices à une très bonne alimentation en eau. De ce fait, les conditions physiques du sol, telles que la porosité et l'aération, sont importantes. Ce n'est pas du tout le cas de la composition chimique du sol (POSKIN, 1939; DUCHAUFOR, 1952) qui n'a pas plus d'effet que l'acidité du substrat sur les performances de cette espèce (FOURCHY, 1952).

Essence de pleine lumière, le Mélèze d'Europe ne supporte pas le couvert même latéral (POSKIN, 1939) et est à ce point héliophile que, même sans

ombrage latéral, les branches s'élaguent naturellement par le simple fait de la présence des verticilles supérieurs (VAN ZUYLEN *et al.* 1950). Il serait également assez sensible aux gelées printanières (HOLTMEIER, 1992).

Des accroissements annuels moyens en volume (volume total de la tige) peuvent atteindre voire dépasser 10 à 12 m³/ha/an pour de très bonnes provenances plantées en Région wallonne (JACQUES, 1991). Les tables de production anglaises (HAMILTON et CHRISTIE, 1971) fournissent des données semblables pour les meilleures classes de production alors que pour les tables allemandes (WIEDEMANN et SCHOBBER, 1957), l'accroissement annuel moyen de la meilleure classe n'atteint que 9,5 m³/ha/an à 50 ans (volume bois fort). Plus récemment, PAUWELS et RONDEUX (2000b) ont fourni des estimations d'accroissements moyens annuels en volume (limité à 22 cm de circonférence) de 8,5 à 12 m³/ha/an à 50 ans, cette étude ayant été réalisée sur base de placettes situées en Région wallonne.

Une des principales raisons de l'abandon des plantations de Mélèze d'Europe en Belgique est, sans aucun doute, sa sensibilité au chancre (*Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis) liée principalement à l'utilisation de provenances inadaptées (GATHY, 1959) telles celles des Alpes françaises, particulièrement sensibles dans nos conditions de climat océanique. A l'heure actuelle, grâce à une meilleure connaissance des provenances et de leur niveau de sensibilité (SCHOBBER, 1977; NANSON, 1978 et 1981; VIDAKOVIC, 1991; JACQUES, 1991; PAQUES, 1996a; PAQUES *et al.*, 1999), le forestier peut disposer de provenances de basse altitude (Sudètes et plaines de Pologne) peu sensibles à ce champignon, provenances déjà pressenties comme très intéressantes dès le début du siècle (VISART et BOMMER, 1909).

D'autres ennemis peuvent également attaquer le Mélèze d'Europe. Il s'agit principalement du chevreuil qui peut abîmer, voire détruire, par frotture des jeunes plants, d'un microlépidoptère, communément appelé Teigne du Mélèze (*Coleophora laricella* Hbn.) qui détruit les aiguilles sans provoquer pour autant son dépérissement et de l'Armillaire dont l'attaque peut aboutir à la mort des arbres dans les jeunes plantations. Enfin, il ne faudrait pas oublier les attaques d'hylobes et de rongeurs qui peuvent aussi provoquer de sérieux dégâts si elles interviennent peu après la plantation.

1.3.2. Le Mélèze du Japon

Depuis le début du XX^e siècle, le Mélèze du Japon a supplanté progressivement celui d'Europe grâce à sa parfaite résistance au chancre, problème majeur affectant le Mélèze d'Europe.

Il possède des caractéristiques relativement proches de celles du Mélèze d'Europe avec cependant quelques nuances. Il est sensible aux étés très secs (POSKIN, 1939; VAN ZUYLEN *et al.*, 1950), ce qui peut provoquer, en cas de sécheresse sévère, une descente de cime, voire la mort de l'arbre. Il est également plus sensible aux gelées printanières que le Mélèze d'Europe (PARDE, 1937; VAN ZUYLEN *et al.*, 1950; JACQUES, obs. pers.). Il serait également moins héliophile et supporterait donc mieux la culture en futaie pure. Au stade jeune (5 à 10 ans), il est apparemment sensible aux attaques d'Armillaire, maladie parfois mortelle (VAN ZUYLEN *et al.*, 1950; JACQUES, obs. pers.), et à la Teigne, mais, pour cette dernière, dans une moindre mesure que le Mélèze d'Europe (DRUMAUX, 1921).

Il présente également une croissance très forte dans le jeune âge (POSKIN, 1939).

D'après GOBLET d'ALVIELLA (dans VAN ZUYLEN *et al.*, 1950), il est souvent tordu du pied au bourgeon terminal.

VAN ZUYLEN *et al.* (1950) mettent d'autres qualités en évidence. Ils signalent notamment sa facilité de culture et sa vigueur qui limitent la crise de plantation à une année et qui permettent ainsi, au forestier, de réduire généralement le nombre de dégagements à deux. Ils soulignent aussi des avantages esthétiques et cynégétiques par la présence de sous-bois propices au gibier.

Il pourrait répondre favorablement à l'application d'engrais (VAN ZUYLEN *et al.*, 1950), contrairement au Mélèze d'Europe.

Les quatre essais de comparaison du genre *Larix* établis par la Station de Recherches forestières et hydrobiologiques à Groenendaal montrent une supériorité d'environ 20 à 25 % pour la production en volume du Mélèze du Japon par rapport au Mélèze d'Europe au stade adulte (30 à 50 ans). Cette différence est également observée par FERRAND et BASTIEN (1985) dans un test situé en Bretagne. Les données fournies par VAN ZUYLEN *et al.* (1950) font état d'accroissements annuels moyens atteignant 10 à 16 m³/ha/an pour des plantations âgées de 26 à 41 ans. Ce potentiel de production est confirmé par

les tests installés à Nassogne et suivis par le Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois à Gembloux (JACQUES, non pub.). D'autres résultats moins optimistes, de l'ordre de 10 m³/ha/an à 50 ans sur un ensemble de 18 parcelles d'observation, sont fournis par DELVAUX (1965). Enfin, les tables de production anglaises (HAMILTON et CHRISTIE, 1971) et allemandes (WIEDEMANN et SCHOBBER, 1957) fournissent des accroissements annuels moyens de l'ordre de 12 à 13 m³/ha/an pour les meilleures classes de production, estimations potentielles confirmées, en Région wallonne, par PAUWELS et RONDEUX (2000b).

1.3.3. Le Mélèze hybride

Depuis sa découverte, le Mélèze hybride a intéressé de nombreux forestiers et chercheurs (DELEVOY, 1949). En plus de sa vigueur hybride (BALTUNIS *et al.*, 1998) et de sa très grande plasticité (HERING et HAASEMANN, 1996), il présente plusieurs autres caractéristiques favorables à son introduction dans notre sylviculture. Ainsi, l'hybride semble avoir une bonne résistance aux gelées printanières (GOTHE, 1952). Comme son parent japonais, il apparaît également résistant au chancre (SYLVESTRE-GUINOT *et al.*, 1999) et moins sensible à la Teigne que le Mélèze d'Europe, bien qu'au sein même de différentes origines de Mélèze hybride, la sensibilité à cette dernière soit variable (GATHY, 1956). Il se distingue de ses deux parents par sa productivité supérieure et une forme plus régulière de la tige (GATHY, 1956; FERRAND et BASTIEN, 1985). Cependant, il faut savoir que le matériel hybride évalué par FERRAND et BASTIEN (1985) correspond à une seule descendance alors qu'il est comparé à des provenances européennes et une japonaise (Ina).

Le Mélèze hybride n'est cependant pas exempt de défauts.

Cet hybride, comme ses deux espèces parents, est sensible aux attaques du gibier (Cerf, Chevreuil, Lapin), de l'Hylobe et de l'Armillaire. De plus, GOTHE et SCHOBBER (1971) signalent une forme variable du tronc de l'hybride et expliquent ce défaut par l'action du vent combinée à une forte croissance dans le jeune âge.

En Région wallonne, les peuplements à graines de Mélèze hybride atteignent un accroissement annuel moyen de 16 à 18 m³/ha/an, estimé à l'aide des tables de HAMILTON et CHRISTIE (1971), alors que ceux de Mélèze du Japon avoisinent les 13 à 16 m³/ha/an. Dans les tests suivis par le Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois, les produits issus des vergers

d'hybridation de Halle mettent en évidence une supériorité de 6 à 18 % en croissance en hauteur par rapport aux témoins de Mélèze du Japon dans des plantations âgées de 8 à 12 ans depuis le semis (JACQUES et NANSON, 1996). Par contre, il est à noter que, pour certaines variétés de Mélèze hybride, des croissances inférieures à celle du Mélèze du Japon peuvent être rencontrées. C'est le cas pour l'origine Wagelwater dont l'accroissement en volume à 35 ans est inférieur à celui du témoin japonais dans un test de comparaison installé à Nassogne. Enfin, les récentes études réalisées par PAUWELS et RONDEUX (2000b) confirment bien la supériorité du Mélèze hybride dont l'accroissement annuel moyen en volume bois fort tige pourrait atteindre 16 m³/ha/an en première classe de productivité.

La productivité du Mélèze hybride couvre donc différentes réalités dépendant non seulement des conditions environnementales mais également de la nature des croisements dont les plants sont issus.

1.4. Programme d'amélioration du genre Mélèze en Région wallonne³

Le programme d'amélioration du genre Mélèze, développé en Belgique, comprend les trois étapes de base que sont l'étude des provenances, la sélection des peuplements à graines et la sélection individuelle (NANSON, 1964, 1974, 1980).

1.4.1. Etude des provenances

Les chercheurs européens se sont très tôt intéressés aux différentes sources d'approvisionnement en graines de Mélèze; c'est ainsi que dès la fin du XIX^e siècle, plusieurs essais en Mélèze d'Europe, réalisés dans le Wienerwald par CIESLAR (NYPELS, 1902), ont montré la supériorité en croissance de la provenance des Sudètes par rapport aux provenances alpines.

En Belgique (Tableau 1.4.1), le premier essai a été semé en 1937 et installé en forêt à Belle Etoile (Forêt de Soignes, Bruxelles) par DELEVOY; il comprenait 6 provenances européennes et un témoin japonais. Il a été suivi, en 1954 et 1956, par deux semis limités qui étaient destinés principalement à comparer les meilleures provenances européennes (Sudètes, Pologne) au

³ Jusqu'en 1989, un seul programme d'amélioration génétique du Mélèze existait en Belgique. Puis, à la suite de la régionalisation des matières forestières, un programme spécifique a été développé en Région wallonne.

Mélèze du Japon et à "Wagelwater", une origine de Mélèze hybride située dans la région de Bruges. En 1960 et 1961, deux autres tests de provenances initiés par SCHOBBER au niveau international, furent installés en Belgique par GALOUX respectivement à Nassogne et à Ombret-Rausa (JACQUES, 1991).

Tableau 1.4.1 Description des essais de provenances de Mélèze d'Europe installés en Belgique.

Numéro de dossier	Lieu d'installation	Date du semis	Année de plantation	Nombre de provenances ⁴	Nombre de plants installés	Superficie (ha)
104.3F.2	Bruxelles	1937	1941	7	1920	0,30
104.3F.4 ⁵	Nassogne	1954	1957	5	2716	0,88
104.3F.6	Nassogne	1956	1959	5	2375	0,82
104.3F.7A	Nassogne	1958	1960	21	6110	2,20
104.3F.7B	Ombret-Rausa	1959	1961 ⁶	8	2320	1,00
Total	-	-	-	46	15441	5,20

Ces différents tests ont permis de confirmer l'intérêt, pour la sylviculture wallonne, des provenances des Sudètes et de Pologne tant sur le plan de l'accroissement que sur celui de la résistance au chancre (JACQUES, 1991). Des conclusions similaires pour les reboisements en France sont d'ailleurs présentées par PAQUES (1996a).

En ce qui concerne le Mélèze du Japon, la Station de Recherches des Eaux et Forêts à Groenendaal n'a participé qu'à un seul test international organisé par LANGNER en 1957; malheureusement, le semis et la plantation ayant donné des résultats médiocres, aucune information n'a pu être collectée au niveau belge.

Nous pouvons cependant tirer parti des résultats des autres tests européens. Ceux-ci permettent de mettre en évidence la faible variabilité naturelle entre provenances du Mélèze du Japon pour la majorité des caractéristiques d'intérêt économique (KRUSCHE et RECK, 1980; SCHOBBER et RAU, 1991; PAQUES, 1996b). Sur base de ces différents résultats, PAQUES (1996b) considère que le risque d'erreur lié au choix des provenances est limité pour

⁴ Une partie de ces provenances sont communes à différents sites.

⁵ Contient une parcelle de *Larix occidentalis* qui a rapidement disparu par inadaptation.

⁶ Plantation des Sudètes (S1R2) en 1962 et de l'origine Japon (S1R3) en 1963.

cette espèce et que les peuplements français classés pourraient constituer une bonne alternative pour les reboisements en France. Il devrait en être de même pour nos propres peuplements à graines en vue de couvrir les besoins de la Région wallonne.

1.4.2. Sélection des peuplements à graines

Dès les années cinquante, la Station de Recherches des Eaux et Forêts a entrepris la sélection de peuplements à graines afin d'assurer la fourniture de matériels forestiers de reproduction de qualité (GALOUX et REGINSTER, 1953). Malheureusement, étant donné le coût particulièrement élevé de la récolte sur arbres debout en Mélèze, il a fallu attendre la mise en place du Comptoir des Matériels Forestiers de Reproduction à Marche, en 1996, pour assister aux premières récoltes commerciales significatives dans ces peuplements à graines.

Parmi ces peuplements de qualité phénotypique supérieure, quatre ont été classés comme Mélèze hybride après analyse des caractéristiques générales telles que la forme des cônes, le port de l'arbre ou la couleur des aiguilles et des rameaux. Ce mode de classement est loin d'être parfait car il ne permet pas de définir avec certitude s'il s'agit bien d'un peuplement de Mélèze hybride de type F1⁷ ou F2⁸, d'un mélange d'individus des 2 espèces parents, voire même, dans certains cas extrêmes, d'une espèce pure. Le développement récent des marqueurs génétiques (SCHEEPERS *et al.*, 2000) offre la possibilité de contrôler avec précision la constitution génétique de ces peuplements et de lever en grande partie ces inconnues.

Le tableau 1.4.2 présente l'inventaire actuel des peuplements à graines du genre *Larix* en Région wallonne.

Tableau 1.4.2 Nombre et surface des peuplements à graines, par espèce, pour le genre Mélèze en Région wallonne.

Espèce	Nombre	Surface (ha)
--------	--------	--------------

⁷ F1 : produit issu du croisement entre les mélèzes du Japon et d'Europe.

⁸ F2 : produit issu du croisement entre des mélèzes hybrides de type F1.

Mélèze du Japon	7	13,60
Mélèze d'Europe	1	2,20
Mélèze hybride	5	25,85
Total	13	41,65

1.4.3. La sélection individuelle

1.4.3.1. Les "arbres plus"

Les premières sélections d'"arbres plus" de Mélèze ont débuté en 1955 à la Station de Recherches des Eaux et Forêts, à l'initiative de GATHY puis de NANSON. Elles correspondent à des arbres âgés de plus de 30 ans à la date d'entrée au catalogue et dont l'ortet a été sélectionné sur base phénotypique.

Ces sélections ont été pratiquées en forêt mais aussi sur des alignements en bordure de voiries forestières. Certains de ces arbres ont également été sélectionnés dans des tests de provenances installés en Belgique ou ont été fournis par des institutions de recherches étrangères.

Actuellement, le catalogue des "arbres plus" compte 224 sélections et certains de ces arbres eux ont été greffés et installés dans des vergers à graines.

Du matériel plus jeune, classé suivant son âge à la date de repérage, est également sélectionné. Est appelé clone juvénile, un élément génétique dont l'ortet a été sélectionné à un âge compris entre 5 et 30 ans. L'ortet d'un clone infantile est sélectionné en pépinière à un âge inférieur à 5 ans.

La sélection de ces matériels particuliers a débuté en 1976 pour les clones juvéniles et en 1982 pour les clones infantiles, dans le cadre d'essais de bouturage. Actuellement, ces différents catalogues répertorient 770 clones (Tableau 1.4.3).

Tableau 1.4.3 Nombre de clones du genre Mélèze, répartis par catégorie, inscrits au Catalogue régional wallon.

Catégorie d'arbres sélectionnés	Nombre
---------------------------------	--------

"Arbres plus"	224
Clones juvéniles	53
Clones infantiles	493
Total	770

L'ensemble de ces sélections sont à la base de la création de vergers à graines et de variétés multiclonaux.

1.4.3.2. *Les vergers à graines*

Dès la fin des années cinquante, à l'initiative de GATHY, la Station de Recherches des Eaux et Forêts à Groenendaal a mis en place un programme important de création de vergers à graines pour différentes espèces, y compris pour le Mélèze.

C'est ainsi qu'en 1959 a débuté la plantation d'un verger de Mélèze des Sudètes et du premier verger de Mélèze hybride à Halle (Tableau 1.4.4).

Tableau 1.4.4 Liste des vergers à graines du genre Mélèze installés en Belgique.

Numéro de verger	Lieu d'installation	Début d'implantation	Espèce	Surface (ha)	Nombre de clones
507EE	Halle	1959	Mélèze d'Europe	0,60	15
506DE	Halle	1959	Mélèze hybride	3,00	42
554DE	Fenffe	1984	Mélèze hybride	3,00	91
557DE	Ciergnon	1990	Mélèze hybride	3,00	211
Total	-		-	9,60	

NANSON a poursuivi activement et amplifié ce travail dès son arrivée à la Station de Recherches en 1962 en plantant deux nouvelles extensions au verger à Halle. En 1984, il a installé un autre verger à Fenffe (Rochefort) destiné à la production de graines hybrides F1.

Ces vergers produisent du matériel de reproduction de qualité et d'une grande diversité génétique mais présentent par contre des défauts importants.

Les quantités produites sont très limitées en raison des problèmes de destruction des fleurs par les gelées printanières et de la difficulté d'extraction des graines hors des cônes dont les écailles s'ouvrent difficilement chez le

Mélèze d'Europe. Nous observons également une surreprésentation importante de quelques clones très prolifiques pouvant avoir un impact non négligeable sur la diversité génétique de ce matériel. Enfin, les lots de graines récoltés sur l'ensemble ou une partie des clones présents dans les vergers sont constitués par deux ou trois espèces: non seulement de Mélèze hybride mais aussi de Mélèze du Japon ou d'Europe (HACKER et BERGMANN, 1991; SCHEEPERS *et al.*, 2000).

En 1990, afin de limiter partiellement ces inconvénients, NANSON et JACQUES ont développé un nouveau type de verger fournissant des graines issues de clones de Mélèze hybride de première génération. Ce dernier type présente plusieurs avantages par rapport aux vergers traditionnels :

- ◆ le recouvrement pollinique est beaucoup mieux assuré;
- ◆ les cônes sont plus gros et s'ouvrent beaucoup plus facilement, permettant ainsi d'obtenir des rendements en graines plus élevés;
- ◆ la diversité génétique des graines produites est très large compte tenu du grand nombre de clones (plus de 100) participant à la floraison;
- ◆ enfin, au niveau purement réglementaire, les récoltes ne contiennent que du Mélèze hybride, par opposition aux autres vergers où les lots de graines sont en fait des mélanges d'un pourcentage indéterminé de graines de Mélèze hybride, du Japon et d'Europe.

A côté de ces avantages, les plants issus de ce type de verger risquent d'être soumis au phénomène de dépression de consanguinité. Ce phénomène est bien connu dans les programmes d'amélioration des plantes agricoles et il pourrait ainsi réduire, dans une mesure encore inconnue, le potentiel des plants issus de ce verger par rapport aux produits de la première génération. Il est cependant probable qu'il reste supérieur à celui du Mélèze du Japon, constituant jusqu'à présent la plupart des plantations forestières en Région wallonne.

Les premières récoltes significatives ont été enregistrées moins de 10 ans après le début de l'installation de ces vergers. Ces premières graines ont alors servi à évaluer leur propre valeur génétique ainsi que celle des clones les constituant au moyen de tests d'espèces ou de descendance réalisés en pépinière puis en forêt (Tableau 1.4.5).

Il ressort de ces différentes études que, pour ces variétés hybrides, il existe, en moyenne, un potentiel de gain de croissance en hauteur de l'ordre de 5 à 20 % par rapport aux provenances commerciales de Mélèze du Japon habituellement plantées en Belgique.

Tableau 1.4.5 Liste des tests de descendance issues des vergers à graines du genre Mélèze installés en Région wallonne.

Numéro de dossier	Lieu d'installation	Année de récolte	Année de plantation	Nombre d'éléments ⁹	Nombre de plants installés	Superficie (ha)
104.401.27	En Gée	1964	1967	1	42	0,02
26/27.R68/S69	Ombret	1968	1970	23	1958	0,78
26/27.R70/S71	Ombret	1970	1973	1	1000	0,40
26/27.R71/S72	Bon Lieu	1971	1974	2	1766	0,70
26/27.R72/S73	Soy	1972	1976	1	1325	0,53
26/27.R73/S74	Neulimont	1973	1977	3	129	0,05
26/27.R76/S77a	Tournibus	1976	1979	1	1400	0,85
26/27.R76/S77b	Morialmé	1976	1979	38	137	0,19
26/27.R76/S78a	Nadrin	1976	1981	3	450	1,04
26/27.R76/S78b	Fays	1976	1982	1	1260	0,50
26/27.R77/S78	Ry de Gée	1977	1981	1	4500	1,80
26/27.R74/S75/P78	Ortho	1974	1978	51	1955	0,88
26/27.R77/S78/P81	Soy	1977	1981	5	787	0,35
26/27.R76/S79	Soy	1976	1982	2	3775	1,40
26/27.R79/S80	Hez du Pouhon	1979	1983	8	4314	1,72
26/27.R77/S82 ¹⁰	Bree	1977	1985	3	616	0,49
26/27.R82/S83/P86-1	Tihange	1982	1986	50	1769	0,71
26/27.R82/S83/P86-2	Bellefontaine	1983	1986	3	1200	0,50
26/27.R83/S84	Seloignes	1983	1987	72	1635	0,85
26/27.R83/S86/P88	Gedinne	1983	1988	57	2848	1,40
26/27.R85/S86/P88	Baillamont	1985	1988	99	3000	1,50
26/27.R86/S87	Vonêche	1986	1989	36	2000	0,80
26/27.R87/S88	Rienne	1987	1990	51	2610	1,15
26/27.R87/S89/P90	Vielsalm	1987	1990	25	2900	1,90
26/27.R91/S92	Bertrix	1990	1996	11	1800	0,90
26/27/S93	Martelange	- ¹¹	1997	10	2540	1,60
26/27.R87/S94	Rance - Villance	1987	1998	99	4000	2,40
Total	-	-	-	657	51716	25,41

1.4.3.3. Les variétés multiclonaux

A la suite des différents travaux de KLEINSCHMIT (1974), mettant en évidence les possibilités qu'offre le bouturage de masse de plants résineux sélectionnés au stade infantile, NANSON a développé, dès 1975, un programme de sélection de jeunes plants issus des meilleures descendance des

⁹ Une partie de ces éléments sont communs aux différents sites.

¹⁰ Test installé en Flandre.

¹¹ Différentes années de récolte.

vergers destinés à la production de variétés multiclonales¹². L'objectif déclaré par NANSON à cette époque (NANSON, com. pers.), était de créer des variétés multiclonales de Mélèze hybride capables d'atteindre entre 15 et 20 m³/ha/an d'accroissement au terme d'une courte révolution de l'ordre de 35 à 50 ans.

Ces jeunes plants (ortets¹³) ou des copies végétatives (ramets¹⁴) sont ensuite placés en parcs à clones et traités de manière intensive (taille, engrais) en vue d'une production optimale de rameaux d'un an destinés à la multiplication végétative.

A l'heure actuelle, cinq parcs à clones infantiles inscrits au Catalogue des Matériels de Base forestiers belges sont installés en Région wallonne (Tableau 1.4.6).

Tableau 1.4.6 Liste des parcs à clones infantiles de Mélèze hybride inscrits au Catalogue national et installés en Région wallonne.

Numéro de parc à clones	Lieu d'installation	Nombre de clones ¹⁵	Nature
B7022	Fenffe	340	Ortets
B7023	Fenffe	5	Ramets
B7024	Vielsalm	72	Ramets
B7025	Vielsalm	50	Ramets
B7026	Vielsalm	60	Ramets
Total	-	527	-

Les boutures destinées à former les différentes variétés multiclonales peuvent être produites par deux techniques de multiplication différentes: l'une en serre, l'autre en couche froide extérieure (JACQUES et NANSON, 1989).

La multiplication en serre est pratiquée sur gravier inerte, l'apport d'eau étant assuré par un système de brumisation automatique. L'insertion des boutures a lieu lorsque les jeunes pousses sont en cours de développement, ce qui correspond à la période du mois de mai dans les conditions de la pépinière

¹² Variété multiclonale: mélange intime de plants produits par multiplication végétative et issus d'un nombre important de clones.

¹³ Ortet: plants issus de graines et destinés à la production de boutures.

¹⁴ Ramet: copie végétative de l'ortet.

¹⁵ Une partie des clones sont communs à deux ou plusieurs parcs à clones.

domaniale de Vielsalm¹⁶. Dans la pratique, le taux moyen d'enracinement atteint 60 %¹⁷ en utilisant du matériel jeune, alors que le pourcentage final de plants aptes au boisement descend en moyenne à 30 %.

Les inconvénients majeurs de cette technique sont au nombre de trois:

- les investissements de départ sont importants,
- le contrôle des installations et des boutures doit être très régulier sous peine d'échec cuisant,
- le repiquage pratiqué en fin d'été soumet les jeunes plants enracinés au soulèvement hivernal qui peut provoquer d'importantes pertes.

La multiplication en couche extérieure nécessite l'utilisation d'un substrat constitué habituellement d'un mélange de sable, de tourbe et de terreau forestier, en proportions égales.

L'insertion des boutures est réalisée à un stade relativement avancé du développement foliaire qui correspond à des pousses printanières ayant atteint environ 5 cm (JACQUES et NANSON, 1989).

Contrairement à la technique en serre, le bouturage en couche extérieure est une technique beaucoup plus robuste car il nécessite beaucoup moins de contrôles ainsi qu'une infrastructure de base bien plus limitée. En haute Ardenne (Vielsalm) cependant, le taux et la qualité d'enracinement sembleraient inférieurs à ceux obtenus en basse Belgique (Groenendaal).

Compte tenu de ce dernier élément, le bouturage en serre a été dès lors privilégié à la pépinière de Vielsalm.

La production de ces boutures a permis la mise en place depuis le début des années 1980, d'une série de tests d'évaluation et de comparaison avec d'autres matériels forestiers de reproduction plus conventionnels.

Les résultats dans les différents tests établis en Région wallonne (Tableau 1.4.7) sont très positifs surtout au niveau de la croissance pour laquelle des supériorités de l'ordre de 20 à 25 % en hauteur moyenne ont pu être observées par rapport aux témoins (Mélèze du Japon); les plus récentes mesures (DESTEUCCQ, non publié) semblent cependant fournir des résultats moins nets. Concernant la forme, les résultats sont également prometteurs, mais au-delà

¹⁶ Pépinière gérée par la Division de la Nature et des Forêts.

¹⁷ Période de référence: de 1985 à 1994.

des phénomènes de plagiotropie¹⁸ que l'on peut rencontrer dans le jeune âge, une variabilité importante de la qualité des tiges demeure.

Tableau 1.4.7 Descriptif des tests de clones de Mélèze hybride¹⁹ installés en Belgique.

Numéro de Dossier	Lieu d'installation	Année de bouturage	Année de plantation	Nombre d'unités génétiques ²⁰	Nombre de plants	Superficie (ha)
401.12.3/75-76	Groenendaal	1975	1979	9	25	0,01
401.12.3/79	Virton	1979	1982	35	408	0,26
401.72/83/V	Vielsalm	1983	1986	4	3408	1,36
401.72/83/G	Tihange	1983	1986	109	1200	0,55
401.72/84/L	Hatrival	1983	1985	4	400	0,36
401.72/85	Baileux	1985	1987	90	1500	0,60
401.72/85b	Soy	1985	1987	5	210	0,09
401.72/86V/a	Burtonville	1986	1989	5	152	0,24
401.72/91	Offagne	1991	1994	113	1771	1,11
Total	-	-	-	374	9074	4,58

Nous pouvons également observer, dans certaines plantations présentant notamment un développement important de la souille (fougères, ronces), des pertes à la plantation supérieures à celles habituellement constatées pour des plants issus de semis. Cette situation est probablement liée aux phénomènes de plagiotropie (JACQUES et NANSON, 1996) ou de déficience de la qualité de l'enracinement.

L'inconvénient majeur lié à l'utilisation du bouturage est le phénomène de vieillissement des pieds-mères. Celui-ci aurait pour conséquence une diminution des taux d'enracinement (KLEINSCHMIT, 1974; MASON, 1984; RAUTER, 1982) ainsi qu'une diminution de la croissance (DEKKER-ROBERTSON et KLEINSCHMIT, 1991), spécialement en diamètre (PAQUES et CORNU, 1991).

Ce phénomène limite les possibilités de multiplier les mêmes clones au-delà d'un certain nombre d'années et nécessite par conséquent d'intégrer le facteur

¹⁸ Plagiotropie : les boutures enracinées de certains clones gardent un port rampant qui se marque principalement durant les premières années de leur développement avant que la tige principale ne retrouve finalement son port orthotrope.

¹⁹ Le premier test de la liste est installé en Flandre, les autres en Région wallonne.

²⁰ Certaines unités génétiques sont présentes dans plusieurs essais.

temps dans la stratégie de sélection et d'amélioration génétique par voie végétative (FRANCKET, 1977; ROULUND, 1981; DEKKER-ROBERTSON et KLEINSCHMIT, 1991).

Il est possible d'éviter ce phénomène en optant pour le bouturage en mélange de jeunes plants de familles issues de croisements contrôlés ou tout au moins de familles performantes testées comme cela a été montré en Grande-Bretagne ou en France (VERGER et PAQUES, 1993). Cette méthode ne permet cependant pas de bénéficier du gain dû à la sélection des clones infantiles au sein des descendances retenues puisque, dans ce cas, tous les plants des ces descendances sélectionnées sont multipliés.

Dans la mesure où l'on veut utiliser du matériel plus âgé et éventuellement tester les produits issus du bouturage, il est nécessaire de lutter contre le vieillissement des pieds-mères par la pratique de la taille ou du bouturage successif (DORMLING et KELLERSTAM, 1981; SAINT CLAIR *et al.*, 1985). Dans les conditions optimales, les effets visibles du vieillissement peuvent ainsi être repoussés au-delà du cinquième cycle de bouturage dans le cas de l'Epicéa commun (SAINT CLAIR *et al.*, 1985), ce qui correspond à plus de 15 ans depuis le semis de l'ortet. Notons encore que, pour DIETRICHSON (1981), la plagiotropie des boutures d'Epicéa commun est déjà visible dès que le matériel est prélevé sur des plants de treize ans depuis le semis. Le Mélèze hybride pourrait, pour sa part, présenter des signes de vieillissement plus précoce (DESTEUCCQ, non publié).

Les techniques d'embryogenèse somatique et de cryoconservation qui se sont substituées à la multiplication *in vitro* depuis quelques années, laissent également entrevoir des possibilités quant au maintien de la juvénilité du matériel sélectionné. Cependant, à l'heure actuelle, les résultats bien qu'assez prometteurs, restent insuffisants pour entrevoir une application pratique.

En Belgique, le choix s'est porté sur la multiplication par bouturage classique de jeunes plants sélectionnés parfaitement identifiés et regroupés en parcs à clones. Ces clones sont taillés de manière intensive chaque année. Dans ces conditions, ils gardent une aptitude au bouturage considérée comme acceptable pendant au moins 10 années.

Cette période est mise à profit pour évaluer le potentiel de croissance et l'aptitude à l'enracinement du matériel. Sur base de ces tests réalisés en pépinière, les clones les plus performants forment alors une variété multiclonale dite "sub-élite" (NANSON, à paraître).

1.5. Perspectives

Grâce à leur potentiel de production élevé, à leurs qualités tant écologiques qu'esthétiques, ainsi qu'à leur bonne adaptation à la Région wallonne, les espèces du genre Mélèze, et en particulier les variétés de Mélèze hybride, représentent un potentiel à développer dans le cadre d'une stratégie de production de bois d'œuvre mais aussi dans l'optique d'un accroissement de la diversité spécifique au sein des forêts.

En plus de sa culture habituelle en futaies monospécifiques, le Mélèze pourrait avantageusement être implanté en peuplements mélangés, en enrichissement de taillis-sous-futaie ou encore sur les terres marginales abandonnées par l'agriculture. Il pourrait également participer à l'enrichissement des forêts dégradées grâce notamment à son potentiel de croissance élevé dans le très jeune âge.

Dans ce contexte, les nouvelles variétés de Mélèze hybride, issues des programmes d'amélioration génétique, peuvent contribuer à la réussite de cette stratégie.

Des doutes subsistent cependant car, dans le cadre d'une sylviculture dynamique caractérisée par de larges écartements à la plantation et des éclaircies précoces et fortes, il est primordial de vérifier les propriétés technologiques d'un produit qui possède de larges cernes et une proportion importante de bois juvénile. Mettre sur le marché un produit de moindre qualité pourrait en effet nuire à l'image positive de l'espèce.

Si nous voulons donc promouvoir le Mélèze hybride, il est essentiel de s'assurer du niveau des propriétés technologiques de son bois pour les usages potentiels identifiés et, s'il y a lieu, d'évaluer les possibilités de maintenir un niveau minimal de ces propriétés par la mise en œuvre d'un programme d'amélioration génétique approprié.

Chapitre 2. Revue bibliographique¹

Au cours de ce chapitre, nous concentrerons notre attention sur les caractéristiques physiques et mécaniques du bois de Mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry). Etant donné le nombre limité de publications ciblant spécifiquement l'objet de cette étude, la recherche sera étendue, si nécessaire, à ses deux espèces parents, à savoir le Mélèze du Japon (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr.) et le Mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.). En absence de toute référence sur des points particuliers utiles au développement de cette thèse, cette étude bibliographique sera complétée par quelques résultats obtenus sur des espèces autres que celles du genre *Larix* (paragraphe 2.1). Nous parachèverons ce travail en approfondissant les notions d'interaction entre génotypes et milieux ainsi que de corrélation entre les principales caractéristiques évaluées dans le cadre de ce travail (paragraphe 2.2); ces notions sont en effet essentielles en amélioration génétique des arbres forestiers. Finalement, un paragraphe particulier sera consacré aux marqueurs moléculaires qui pourraient, à l'avenir, jouer également un rôle important dans ce domaine (paragraphe 2.3).

2.1. Caractéristiques technologiques du bois de Mélèze

Le matériel expérimental utilisé dans ce travail étant encore jeune (14 ans depuis la plantation), il est de ce fait constitué d'une proportion importante de bois juvénile². Une attention toute particulière sera donc portée à ce type de bois. Il en est de même pour le bois de compression bien connu pour réduire la résistance mécanique des produits ligneux qui en contiennent (LOW, 1964).

L'objectif de notre recherche visant principalement la sélection d'un matériel génétique propice à une utilisation du bois en structure, nous axerons aussi notre recherche sur les propriétés mécaniques du bois et plus spécialement sur le module d'élasticité qui est généralement la caractéristique mécanique la plus souvent étudiée par les chercheurs spécialisés dans ce type d'études (VERVILLE, 1981; KOIZUMI *et al.*; 1990b, TAKATA *et al.*, 1995; LEBAN

¹ Revue bibliographique arrêtée au 31 décembre 2001.

² Bois juvénile: bois formé dans les cernes proches de la moelle qui présente des caractéristiques physiques et mécaniques différentes du bois dit "mature" formé dans les cernes plus éloignés de la moelle.

et HAINES, 1999). Elle a en outre l'avantage de pouvoir être directement mesurée sur arbres debout (LAUNAY *et al.*, 2000).

La contrainte de rupture en flexion statique et secondairement la contrainte de rupture en compression axiale sont également deux mesures utiles à l'évaluation de l'aptitude d'un bois à un usage en structure. Elles ne feront cependant pas l'objet d'une évaluation aussi approfondie que celle du module d'élasticité et seront abordées uniquement dans les chapitres suivants considérant que ces deux caractéristiques sont a priori bien corrélées au module d'élasticité en flexion statique (DUPONT, 1984; PEARSON et ROSS, 1984; ARNOULD, 2001).

La mesure de ces caractéristiques exigeant beaucoup de temps et la mise en œuvre d'essais généralement destructifs, il est également primordial d'identifier des méthodes indirectes plus faciles à utiliser et d'un coût compatible avec les moyens financiers disponibles pour le développement de tels programmes de sélection.

Comme il apparaît que la liaison entre ces caractéristiques mécaniques et la masse volumique est particulièrement élevée en Mélèze hybride sur éprouvettes normalisées³ (DERET et KELLER, 1979; CHARRON, 2000; ARNOULD, 2001), nous axerons préférentiellement notre recherche sur la masse volumique qui est également reconnue par de nombreux autres auteurs, pour d'autres espèces résineuses, comme étant un moyen efficace et rapide d'évaluer, de manière globale, les propriétés technologiques du bois (NEPVEU, 1984).

Enfin les mesures réalisées avec différents appareils présents sur le marché tels que, notamment, le Pilodyn ou le Sylvatest seront évaluées en terme de qualité, pour vérifier leur efficacité dans la perspective de la mise en place d'un programme de sélection clonale prenant en compte les propriétés mécaniques du bois de Mélèze hybride.

2.1.1. Caractéristiques morphologiques du bois pouvant influencer ses propriétés technologiques

De très nombreux auteurs ont mis en évidence des différences entre les propriétés du bois juvénile et celles du bois mature chez les résineux (ZOBEL, 1981), soit le bois produit au-delà d'une certaine distance de la moelle.

³ Eprouvette normalisée: échantillon sans défaut découpé sur quartier.

Le matériel jeune utilisé dans cette étude étant constitué d'une proportion importante de bois de type juvénile, une attention particulière y sera accordée. Il en est de même du bois de compression habituellement présent en grande proportion dans la bille de pied et dans les tiges sinueuses (TIMELL, 1986) très fréquentes chez le Mélèze.

Avant de passer à l'étude des propriétés technologiques proprement dites, il y a lieu de définir et d'évaluer l'impact de ces deux types particuliers de bois sur les mesures envisagées dans notre étude. Il faut cependant souligner que ceux-ci ayant fait l'objet d'innombrables publications, il n'est pas envisagé, dans le cadre de ce paragraphe, de réaliser une étude exhaustive sur le sujet mais bien de la limiter à une évaluation synthétique de particularités de ces deux types de bois dont la prise en compte s'avérerait spécialement utile.

2.1.1.1. Bois juvénile et bois mature

De très nombreux auteurs se sont intéressés à la problématique du bois juvénile chez les conifères et certains, comme ZOBEL et SPRAGUE, y ont même consacré un ouvrage complet en 1998.

Cet intérêt marqué se justifie par l'importance de ce type de bois, s'agissant notamment de la valorisation des produits des premières éclaircies, et de la volonté manifestée par de nombreux gestionnaires et producteurs forestiers d'appliquer une sylviculture plus intensive susceptible d'encore accroître les écartements à la plantation.

Malgré cette abondance de littérature, il n'est cependant pas simple de définir de manière indiscutable ce type de bois.

POLGE (1964) le présente, chez les conifères, comme étant une structure particulière du bois qui se forme à proximité de la moelle et des branches vivantes. Son positionnement au sein de la tige se base généralement sur l'étude de l'évolution de certaines caractéristiques peu sensibles à l'effet de la largeur des cernes en fonction de leur âge évalué depuis la moelle (LARSON, 1972; NEPVEU, 1991). Les caractéristiques les plus couramment citées caractérisant le bois de juvénile sont :

- la longueur des trachéides plus courte que dans le bois mature (DADSWELL, 1960; BRUNDEN, 1964; NICHOLLS *et al.*, 1980; LOO *et al.*, 1985; YANG *et al.*, 1986; BENDTSEN et SENFT, 1986),

- l'angle plus prononcé des microfibrilles (DADSWELL, 1960; NICHOLLS *et al.*, 1980; BENDTSEN et SENFT, 1986; DANBORG, 1990),
- la densité minimale intra-cerne plus élevée (DERET et KELLER, 1979; GENTNER, 1985; DANBORG, 1990),
- l'angle du fil plus prononcé et plus variable (JENSEN, 1994; HANSEN et ROULUND, 1997 et 1998)
- une durabilité naturelle plus faible (CHARRON, 2000).

Chez les conifères, la limite entre bois juvénile et mature se situe, d'après la majorité des auteurs, entre le 5^e et le 20^e cerne depuis la moelle (BENDTSEN, 1978; LOO *et al.*, 1985; BENDTSEN et SENFT, 1986; HARVALD et OLESEN, 1987; KEITH et CHAURET, 1988; DANBORG, 1990). En particulier pour le Mélèze du Japon, cette limite se situerait d'après YUAN (1997) entre 19 et 23 ans.

Toujours dans le cas des résineux en général, il est connu, depuis de nombreuses années, que le bois juvénile présente habituellement des densités⁴ relativement faibles et de médiocres qualités mécaniques (POLGE, 1964), ce qui, pour les Mélèzes du Japon, d'Europe et hybride, a encore été confirmé dans une récente étude de CHARRON (2000). Il faut cependant souligner qu'à largeur égale des cernes, la densité du bois se réduit progressivement avec l'augmentation de l'âge des cernes compté depuis la moelle. Ces observations ont été effectuées par HARVALD et OLESEN (1987) sur des arbres d'Epicéa de Sitka possédant 21 cernes à la hauteur de mesure et par CHANTRE et GOUMA (1994) pour l'Epicéa commun sur des carottes possédant 12 cernes.

Il est également admis que, globalement, la densité du bois évolue de manière régulière et croissante de la moelle vers la périphérie de la tige (POLGE, 1964) à l'exception des cernes très proches de la moelle qui voient leur densité se réduire au cours des premières années de croissance (HARVALD et OLESEN, 1987). Cette évolution positive semble aussi être

⁴ La **masse volumique** correspond au rapport de la masse de la matière étudiée considérée généralement à 12 % d'humidité et de son volume, au même taux d'humidité; elle est habituellement exprimée en kilogramme par mètre-cube (ex. : 420 kg/m³). Elle se distingue théoriquement de la **densité**, caractéristique sans unité, égale au rapport de la masse de la matière étudiée et de celle d'un volume équivalent d'eau pure à 4 °C (ex.: 0,420). Dans la pratique, beaucoup de scientifiques utilisent indifféremment les deux termes. Sur le plan technologique, il est plus indiqué d'utiliser le vocable "masse volumique".

similaire pour les propriétés mécaniques, comme l'ont observé BENDTSEN et SENFT (1986) sur *Pinus taeda*, MATYAS et PESZLEN (1997) sur Peuplier hybride euraméricain et CHARRON (2000) pour le genre *Larix*. LOO *et al.* (1985) ont encore ajouté que le passage à l'état mature pourrait être activé par une croissance élevée.

Enfin, d'après OLESEN (1973), dans le cas de l'Epicéa commun, les plants multipliés végétativement - comme dans le cas de notre propre matériel expérimental - produiraient du bois juvénile quel que soit l'âge de l'ortet à l'époque de la production des boutures.

Dans la mesure où l'objectif de la recherche concerne la variabilité génotypique⁵ de ces différentes caractéristiques du bois d'une population clonale jeune, il est capital que l'approche expérimentale prenne en compte le phénomène de maturation du bois afin d'éviter de masquer, et éventuellement de surestimer, les effets génotypiques principaux qui nous préoccupent. Une attention toute particulière devra, de ce fait, être portée à l'âge⁶ du matériel expérimental.

2.1.1.2. Bois de compression

Le bois de compression est un type anormal de bois qui se développe typiquement dans des tiges inclinées ou sinueuses chez les conifères (LOW, 1964). LOW (1964) puis TIMELL (1986), dans leur revue de la littérature consacrée au bois de compression chez les conifères, ont fourni une série d'informations très complètes. En voici les principaux enseignements⁷.

1° Aspects du bois au niveau macroscopique

En coupe transversale, le bois de compression apparaît sous la forme d'un croissant de lune et a l'aspect d'une large bande de bois d'été. Il est également, en général, plus sombre et plus rougeâtre que le bois normal, ce qui permet de le distinguer par transparence sur rondelles de faible épaisseur soumises à une lumière intense placée à l'arrière de l'échantillon.

⁵ La valeur génotypique d'un individu se transmet par reproduction végétative; elle est à distinguer de la valeur génétique qui se transmet par voie générative.

⁶ L'âge depuis la moelle d'un cerne correspond au nombre de cernes comptés depuis la moelle à une hauteur définie de l'arbre.

⁷ Les références à l'espèce ne sont fournies que lorsqu'elles concernent une espèce du genre *Larix*.

Sa présence est souvent synonyme de croissance excentrique. Il est concentré dans la partie comprimée du tronc dans laquelle les accroissements sont généralement les plus larges, c'est-à-dire, habituellement en Région wallonne, dans la partie de la tige opposée aux vents dominants de Sud-Ouest.

Il est généralement plus aisé de distinguer le bois de compression sur des échantillons fraîchement coupés; sinon, il est préférable de rafraîchir et d'humidifier la coupe pour faire réapparaître les contrastes.

Le bois de compression est enfin habituellement d'apparence plus lisse que le bois normal.

2° Caractéristiques anatomiques

En coupe transversale, le bois de compression présente des trachéides typiquement arrondies et plus courtes que dans le bois normal, avec de nombreux espaces intercellulaires; la paroi secondaire des trachéides est plus épaisse.

3° Autres caractéristiques

Les principaux facteurs positivement corrélés à l'importance du bois de compression sont: la croissance, la courbure des arbres, l'augmentation de la pente du sol et l'instabilité de l'enracinement ce qui pourrait notamment expliquer la plus forte présence de ce bois dans le bas de la tige.

Le vent et la neige peuvent aussi contribuer à la formation de bois de compression.

Une proportion de lignine plus importante confère à ce bois une densité plus élevée, de l'ordre de 15 à 40 % par rapport au bois normal, alors que sa présence provoque une chute du module d'élasticité. Dans ce cas, un bois à densité élevée possèdera un module d'élasticité faible, ce qui a été plus récemment confirmé par UEDA et TANAKA (1997) chez le Mélèze du Japon.

Les références concernant l'évaluation de l'intensité du contrôle génétique de cette caractéristique sont rares, d'après TIMELL (1986). Plus récemment, ZOBEL et JACKSON (1995) ont insisté sur la difficulté d'évaluer cette caractéristique qui semble être le résultat de plusieurs facteurs, tant environnementaux que liés à la forme de l'arbre. Ils ont cependant fait état de quelques résultats tendant à montrer qu'il existe bien une composante génétique liée à cette caractéristique.

Chez le Mélèze, cette caractéristique pourrait donc être partiellement sous contrôle génétique, du moins indirectement, dans la mesure où sa présence est liée, par exemple, à la forme de l'arbre qui apparaît d'origine clonale chez le Mélèze hybride (MURANTY *et al.*, 1996).

2.1.2. Variabilités phénotypique et génotypique du module d'élasticité en flexion statique et de la masse volumique du bois de Mélèze

2.1.2.1. Module d'élasticité en flexion statique⁸

Le bois de Mélèze d'Europe est considéré par les technologues comme un bois possédant de bonnes propriétés mécaniques et jouit ainsi d'une bonne réputation particulièrement dans les Alpes (COLLARDET et BESSET, 1988). En Belgique⁹, il est considéré comme supérieur à l'Epicéa commun et proche du Douglas sur le plan mécanique.

Tableau 2.1.1 Comparaison du module d'élasticité en flexion statique du Mélèze d'Europe et celui des espèces résineuses de référence en Belgique.

Espèce	Module d'élasticité (MPa)
Epicéa commun	10 000
Douglas	13 000
Pin sylvestre	11 000
Mélèze d'Europe	13 000

La revue bibliographique montre cependant qu'il existe une très grande amplitude pour les valeurs de module d'élasticité en relation directe avec la nature du matériel testé et que les Mélézes hybride et du Japon et même certaines variétés de Mélèze d'Europe présentent de bien plus faibles modules d'élasticité que ceux qui sont présentés dans ce tableau.

1° Variabilité phénotypique

⁸ Par souci de simplification, le terme "module d'élasticité" sera utilisé en lieu et place de "module d'élasticité en flexion statique" dans la suite de ce document.

⁹ Sources: Centre interfédéral d'Information sur le Bois asbl, Bruxelles, 1995. Les Mélézes hybride et du Japon ne sont pas présentés dans ce document.

Dans le cas d'une utilisation de bois en structure, la propriété la plus utile est sans conteste sa résistance à la déformation; elle est évaluée par le module d'élasticité (MOE) qui se définit comme " la contrainte de compression requise pour produire un état de déformation égal à l'unité" (METRO, 1975); il s'exprime en mégapascals. En d'autres termes, cette mesure permet d'évaluer l'importance de la flexion d'une poutre lorsqu'une charge lui est appliquée dans les limites de son élasticité. Ainsi, plus le module d'élasticité est élevé, moins la poutre fléchit suite à l'application d'une charge donnée.

Le module d'élasticité du Mélèze hybride a été très peu étudié à ce jour.

Les principaux résultats auxquels nous avons pu nous référer sont présentés au tableau 2.1.2.

Etant donné ce faible nombre de références, il est donc absolument nécessaire d'étendre la recherche aux deux espèces parents pour mieux apprécier cette caractéristique mécanique.

Au préalable, il est important de rappeler que la méthodologie de mesure ainsi que le matériel expérimental utilisé (clones, descendances, provenances; éprouvettes standardisées, arbres debout; taux d'humidité variables) peuvent varier d'un auteur à l'autre, ce qui rend aléatoire la stricte comparaison des résultats.

Globalement, à partir du tableau 2.1.2, nous observons une amplitude importante des modules d'élasticité obtenus dans les différentes études recensées: d'un peu plus de 5 000 MPa (CHUI et MACKINNON-PETERS, 1995) pour la moyenne la plus faible, nous atteignons plus de 13 000 MPa (PECHMANN et CHAILE, 1955) pour le meilleur matériel testé. La dispersion des valeurs pour des échantillons au sein d'un même arbre apparaît encore supérieure et atteint près de 13 000 MPa (3 600 à 16 800) pour le matériel étudié par LEBAN et HAINES (1999).

Tableau 2.1.2 Données bibliographiques concernant le module d'élasticité (MOE, MPa) du bois de Mélèze hybride (1), du Japon (2) et d'Europe (3) mesuré sur différents types de matériel dont principalement des éprouvettes normalisées.

Espèce	Auteurs et année	Moyenne (MPa)	Coefficient de variation (%)	Age (année)	Minimum-Maximum (MPa)	Matériel Testé
1	CHARRON, 2000	8 700	33	28-48	-	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	6 200	25	22/27	-	Espèce

2	DERET et KELLER, 1979	8 700	27	15	-	Espèce
	LAUNAY <i>et al.</i> , 2000	-	12	16	5 500-9 100	Famille
	LEBAN et HAINES, 1999	11 800	-	35	3 600-18 600	Verger
	CHARRON, 2000	8 800	32	42-57	-	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	7 100	24	31	-	Espèce
	DERET et KELLER, 1979	7 000	20	15	-	Espèce
	KOIZUMI <i>et al.</i> , 1990b	9 700	13	25, 26	-	Clone
		10 000	15	30	-	Clone
	KOIZUMI <i>et al.</i> , 1990b	9 300	17	18	-	Descendance
	PECHMANN et SCHAILE, 1955	13 000	-	42-52	-	Espèce
	TAKATA <i>et al.</i> , 1989	10 000	18	-	7 100-15 600	Clone
		9 800	17	-	6 900-15 100	Clone
	TAKATA <i>et al.</i> , 1992a	11 500	13	31	-	Provenance
		8 600	14	31	-	Provenance
	TAKATA <i>et al.</i> , 1992b	11 900	11	31	-	Provenance
	ROOSEN, 1967	6 900	17	-	-	Espèce
	ROOSEN, 1967	6 800	16	-	-	Espèce
VERVILLE, 1981	6 200	30	22	-	Espèce	
3	CHARRON, 2000	11 300	17	51-61	-	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	5 200	24	17	-	Espèce
		7 400	19	34	-	Espèce
		9 000	26	63	-	Espèce
	DERET et KELLER, 1979	7 100	-	15	-	Espèce
	PECHMANN et SCHAILE, 1955	13 200	31	39-62	-	Espèce
	VERVILLE, 1981	8 300		25		Espèce

Les essais comparant les différentes espèces de Mélèze, ne fournissent pas de résultats très cohérents. VERVILLE (1981) ainsi que CHARRON (2000), comparant les deux espèces parents, ont observé un module d'élasticité moins élevé pour le Mélèze du Japon, ce qui ne semble pas être le cas dans l'étude de DERET et KELLER (1979). De plus, pour ces derniers, le troisième échantillon formé par le Mélèze hybride fournit le meilleur module d'élasticité alors qu'il est le plus faible dans l'étude de CHARRON (2000). Les différents âges des arbres testés (de 15 à 48 ans) et la variabilité des largeurs moyennes des cernes entre les espèces (3,7 à 6,7 mm) pourraient expliquer ces différences.

Enfin, nous observons une tendance à l'augmentation du module d'élasticité en fonction de l'âge des arbres échantillonnés: les arbres âgés de 35 à 60 ans fournissent des modules d'élasticité de l'ordre de 11 800 à environ 13 000 MPa, quelle que soit l'espèce alors que les plus jeunes n'atteignent pas 10 000 MPa. Au niveau de l'arbre, cette augmentation du module d'élasticité avec l'âge depuis la moelle est d'ailleurs confirmée par CHARRON (2000) pour ces trois espèces et par KOIZUMI et UEDA (1987) pour le Mélèze du Japon.

La variabilité de cette caractéristique exprimée par le coefficient de variation (%) se situe entre 13 et 31 %, soit des valeurs importantes, les

échantillons les plus jeunes fournissant apparemment les valeurs les plus élevées.

Ce tableau tend aussi à montrer que le Mélèze du Japon pourrait avoir une variabilité légèrement plus faible pour cette caractéristique.

2° Variabilité génétique

Les coefficients de variation liés au module d'élasticité présentés au tableau 2.1.2 font apparaître la grande variabilité de la rigidité du bois de Mélèze. Ils ne nous indiquent cependant pas quelle est la part de la composante génétique dans cette variabilité observée. Malheureusement, à l'heure actuelle, aucune publication abordant le sujet n'est disponible pour le Mélèze hybride.

De l'analyse des travaux consacrés à d'autres espèces, il ressort les indications suivantes.

Pour les espèces parents, plusieurs publications traitant du Mélèze du Japon abordent l'étude de la variabilité génétique des caractéristiques technologiques du bois aux niveaux "provenance", "descendance" et "clone". En voici les principales conclusions:

- ◆ à espèce fixée, il apparaît que les variations intra-provenances sont généralement aussi importantes, voire supérieures aux variations inter-provenances pour ce qui regarde le module d'élasticité (MOE) (TAKATA *et al.*, 1992b); l'effet "provenance" était cependant significatif dans cette étude;
- ◆ au niveau "descendance", KOIZUMI *et al.* (1990a) ont obtenu une différence significative pour le MOE dans un test contenant 10 descendances;
- ◆ au niveau clonal, TAKATA *et al.* (1989) et KOIZUMI *et al.* (1990) ont montré que l'effet "clone" était très marqué pour le MOE et que les variations intra-clonales étaient faibles.

Elargie à d'autres espèces forestières, la recherche confirme que la variabilité du module d'élasticité est importante au niveau individuel.

SARTER (1986) a observé un effet "arbre" très hautement significatif dans un test de provenances d'Epicéa commun.

Enfin, FUJISAWA *et al.* (1992) ont mis en évidence des héritabilités génotypiques particulièrement élevées pour le module d'élasticité dynamique (Ed) évalué, sur des rondins à l'état vert de *Cryptomeria japonica*, par mesure de la fréquence de résonance propre dans un test de clones établi dans trois sites.

2.1.2.2. Masse volumique

1° Variabilité phénotypique

Une autre caractéristique très souvent utilisée en amélioration génétique est la masse volumique. Elle est, comme le rappelle CHANTRE et GOUMA (1994) pour l'Epicéa commun en France, un des paramètres de base facilement mesurables pour évaluer la qualité du bois.

En technologie du bois, on utilise également fréquemment l'infradensité correspondant au rapport entre la masse de bois à l'état anhydre et son volume mesuré au-dessus du point de saturation des fibres.

Les données fournies au tableau 2.1.3 mettent en évidence des valeurs comprises entre 335 (RECK, 1977) et 476 kg/m³ (PAQUES, 1996a) dans le cas du Mélèze hybride. Ces valeurs, bien qu'apparemment peu élevées, ne sont pas très éloignées de celles présentées pour les 2 espèces parents. Il faut de plus remarquer le jeune âge des arbres testés dans le cas de l'hybride, jeune âge généralement synonyme de formation de bois juvénile à accroissements importants néfastes à l'obtention de bois de densité élevée.

Tableau 2.1.3 Données bibliographiques concernant l'évaluation de la masse volumique (kg/m³)¹⁰ du bois de Mélèze hybride (1), du Japon (2) et d'Europe (3) déterminées à partir de différents types de matériel.

SP	Auteurs et année	Moyenne (kg/m ³)	Coefficient de variation (%)	Age (année)	Type de mesure	Matériel testé
1	CHARRON, 2000	422	10,8	28-48	Infradensité	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	404	10	22/27	Masse volumique	Espèce
	DERET et KELLER, 1979	402	8,0	15	Infradensité	Espèce
	NANSON et SACRE, 1978	387	-	8	Infradensité	Espèce

¹⁰ La masse volumique, sauf indication contraire, est mesurée à un taux d'humidité de 12 %.

2	PAQUES, 1996a	476	4,5	34	Infradensité	Hybride F1
		463	7,4	34	Infradensité	Hybride F2
	RECK, 1977	335	-	15	Infradensité	Descendance
	CHARRON, 2000	421	13,7	42-57	Infradensité	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	442	9	31	Masse volumique	Espèce
	DERET et KELLER, 1979	362	9,4	15	Infradensité	Espèce
	KOIZUMI <i>et al.</i> , 1990b	418	7,9	25, 26	Infradensité	Provenance
		425	7,3	25, 26	Infradensité	Provenance
	NANSON et SACRE, 1978	383	-	8	Infradensité	Espèce
	PAQUES, 1996b	459	-	36	Infradensité	Provenance
	SACHSSE <i>et al.</i> , 1978	473	9,7	-	Densité anhydre	Clone
	TAKATA <i>et al.</i> , 1992b	419	6,6	31	Infradensité	Provenance
		451	5,8	31	Infradensité	Provenance
	ROOSEN, 1967*	495	8,3	-	Masse volumique	Espèce
	ROOSEN, 1967*	488	7,0	-	Masse volumique	Espèce
SACHSSE <i>et al.</i> , 1978	473	9,7	-	Densité anhydre	Clone	
VERVILLE, 1981	371	7,5	18-20	Infradensité	Espèce	
3	CHARRON, 2000	487	11,0	51-61	Infradensité	Espèce
	CHUI et MACKINNON, 1995	401	6,9	17	Masse volumique	Espèce
		456	7,9	34	Masse volumique	Espèce
		465	9,7	63	Masse volumique	Espèce
	DERET et KELLER, 1979	413	13,1	15	Infradensité	Espèce
	KEITH et CHAURET, 1988**	436	-	25	Densité	Espèce
		464	-	30	Densité	Espèce
	NANSON et SACRE, 1978	399	-	8	Infradensité	Espèce
	PAQUES, 1996a	482	-	34	Infradensité	Provenance
	RECK, 1977	344	-	15	Infradensité	Descendance
		360	-	15	Infradensité	Descendance

* Taux d'humidité de 15 %.

** Ces 2 données sont estimées à partir d'un graphique correspondant au rapport entre le poids et le volume des échantillons à l'état anhydre.

La variabilité de cette caractéristique présentée pour ces trois espèces semble également relativement faible : les coefficients de variation synthétisés au tableau 2.1.3 sont, pour la plupart, compris entre 6 et 10 %, ce qui peut apparaître comme faible dans la perspective d'un programme d'amélioration génétique. Ils sont cependant du même ordre de grandeur que ceux observés pour bon nombre d'espèces forestières (CORNELIUS, 1994).

Un des coefficients de variation recensés en Mélèze hybride (PAQUES, 1996a) apparaît cependant anormalement bas ($CV = 4,5\%$), mais il exprime en fait la variabilité existant pour des produits issus du croisement d'un seul arbre-mère de Mélèze d'Europe avec un nombre limité d'individus partiellement apparentés de Mélèze du Japon. On peut donc supposer que cette valeur sous-estime partiellement les produits issus de croisements impliquant une population plus large.

Soulignons enfin que ces données ne tiennent pas compte des largeurs de cernes et de l'âge depuis la moelle associées à ces masses volumiques, ce qui

empêche d'évaluer l'importance de cette variabilité à largeur de cerne et âge fixés.

2° Variabilité génétique

Comme dans le cas du module d'élasticité, peu d'informations sont disponibles sur l'évaluation de l'importance de la part génétique dans la variation totale de la masse volumique du bois. Cette constatation est d'ailleurs valable pour la plupart des espèces forestières, à l'exception du genre *Pinus* comme l'a souligné CORNELIUS (1994).

A partir de deux tests de descendance, comprenant à la fois des plants issus de boutures et de semis, LEWARK (1980) a mis en évidence un effet significatif aussi bien au niveau clonal qu'au niveau descendance, toutes espèces confondues. Les boutures des deux tests comprenant du Mélèze d'Europe, du Japon et de l'hybride étaient âgées respectivement de 19 et 12 ans depuis le bouturage. De plus, l'héritabilité génotypique calculée sur les moyennes par clone atteint environ 0,7 pour les deux sites étudiés.

En Mélèze hybride, MURANTY (1993), analysant un test clonal comprenant 96 éléments génétiques, a obtenu une héritabilité génotypique de 0,58 (0,86 sur base des moyennes par clone) dans le cas d'une estimation de la densité à l'aide d'un Pilodyn.

A partir de 22 clones greffés de Mélèze du Japon, SACHSSE *et al.* (1978) ont mis en évidence un effet clonal très hautement significatif pour la densité anhydre.

Pour cette même espèce, KOIZUMI *et al.* (1990b), étudiant une plantation clonale de greffes, ont obtenu un effet "clone" significatif pour la densité à 12 %.

Enfin, en Mélèze d'Europe, à partir de 10 arbres répartis en deux sites, KEITH et CHAURET (1988) ont estimé qu'il existait un potentiel important d'amélioration génétique pour cette caractéristique même si, strictement parlant, la nature du matériel expérimental étudié ne permettait pas d'en évaluer la variabilité génétique.

Si l'on étend la recherche à d'autres espèces résineuses, on constate que la densité semble être une caractéristique héritable et de prédominance additive, c'est-à-dire qui se transmet essentiellement par voie générative.

Sur Epicéa commun, SARTER (1986) a observé, comme dans le cas du module d'élasticité, une variabilité au niveau individuel bien plus élevée qu'au niveau inter-provenance ou intra-arbre. CHANTRE et GOUMA (1994), étudiant des tests clonaux, ont montré un effet clonal prononcé sur la densité à largeur de cerne constante. Cet effet clonal a aussi été mis en évidence par ERICSON (1960), KENNEDY (1966) et WORRALL (1975) pour cette même espèce.

HANSEN et ROULUND (1997) ont obtenu une héritabilité significative au niveau individuel mais relativement faible de 0,32 dans un test de clones d'Epicéa de Sitka comportant un total de 629 ramets pour 191 clones, la densité étant, dans ce cas, estimée via l'utilisation du Pilodyn.

Sur Douglas, DEDECKEL (1994) a observé aussi un effet "arbre" considérable pour les caractéristiques de densité évaluées par microdensitométrie. De plus, KING *et al.* (1988) ont confirmé la forte héritabilité de la densité estimée sur des carottes de sondage dans un test de descendance et ont mis en évidence la prédominance de la part additive de la variabilité génétique de cette caractéristique. Cette part additive importante dans la variabilité génotypique de cette caractéristique a été également rapportée par NICHOLLS *et al.* (1980) et DEAN (1990) sur *Pinus radiata*.

Chez *Pinus taeda*, dans un test de descendance, TALBERT *et al.* (1983) ont obtenu une héritabilité génétique significative de 0,44 et 0,45 pour l'infradensité mesurée respectivement sur bois juvénile (7 ans) et sur bois mature (20 ans).

Chez *Pinus elliotii*, à partir de 39 clones greffés âgés de 3 à 5 ans depuis la plantation, ZOBEL *et al.* (1962) ont obtenu des héritabilités génotypiques comprises entre 0,54 et 0,63.

Avec du matériel clonal constitué d'arbres âgés (55 à 118 ans), VELLING (1974) a obtenu aussi des héritabilités génotypiques très élevées (0,72 et 0,88) sur *Pinus sylvestris*.

Chez *Pinus radiata*, DADSWELL *et al.* (1961), dans un essai réalisé sur 22 clones représentés par deux ramets, ont obtenu des héritabilités génotypiques de l'ordre de 0,75 pour l'infradensité pour un groupe de 3 cernes d'un âge depuis la moelle de 6 à 8 ans.

Enfin, pour cette même espèce, NICHOLLS (1967) a présenté des héritabilités génotypiques variant de 0,23 à 0,60 calculées pour 22 cernes

distribués de la moelle à l'écorce, l'héritabilité minimale étant atteinte vers l'âge de 9 ans.

A partir de cet ensemble de résultats, il se confirme que la densité semble bien être une caractéristique dont les héritabilités tant génétique que génotypique apparaissent élevées quel que soit l'âge depuis la moelle des cernes étudiés, ce qui ouvre des perspectives encourageantes pour l'améliorateur.

2.1.3. Liaisons entre les principales caractéristiques technologiques du bois

La masse volumique et le module d'élasticité étant apparus comme des caractéristiques héréditaires chez de nombreuses espèces, il apparaît utile d'étudier les corrélations qui peuvent exister entre elles pour permettre de mieux préciser les caractéristiques à prendre en compte dans ce travail. Il est également important d'évaluer l'impact que pourrait avoir l'accroissement de la largeur des cernes sur celles-ci puisque ce travail se place dans le cadre d'une sylviculture dynamique favorisant la croissance.

Les travaux consultés montrent que de nombreux auteurs se sont intéressés aux relations existant entre elles ou avec d'autres caractéristiques physiques afin d'accroître l'efficacité de leurs programmes de recherches (PEARSON et GILMORE, 1980; ARMSTRONG *et al.*, 1984; NEPVEU, 1984) étant donné les énormes coûts et le temps nécessaires à ce type d'études.

Malgré ce nombre important de travaux, aucun résultat n'est disponible sur les corrélations génotypiques ou génétiques pouvant exister entre la largeur des cernes, la masse volumique et le module d'élasticité pour le genre Mélèze. Ce paragraphe présentera donc uniquement des résultats concernant les corrélations phénotypiques.

Sur Mélèze, les études recensées traitent de ce sujet à différents niveaux (inter-provenance, inter-clone, entre éprouvettes tous arbres confondus...).

Une première tendance qui se dégage des travaux évaluant les corrélations entre la largeur des cernes et la densité montre que l'augmentation de la largeur des cernes provoque une baisse de la densité du bois chez le Mélèze.

Dans le cas du Mélèze du Japon, au niveau "provenance" et pour un jeune peuplement, TAKATA *et al.* (1992b) ont mis en évidence des corrélations négatives et significatives entre la largeur moyenne des cernes et la densité ainsi qu'entre la largeur moyenne des cernes et le pourcentage de bois d'été. Des

corrélations positives et significatives entre le pourcentage de bois d'été et la densité ont également été observées.

PECHMANN et SCHAILE (1955), analysant 5 tiges de Mélèze du Japon et 3 tiges de Mélèze d'Europe d'arbres adultes, ont observé une tendance à la baisse de la densité anhydre (P_0/V_0) avec l'augmentation de la largeur des cernes.

LANGNER et RECK (1966) ont également observé une liaison négative entre croissance et densité pour les Mélézes d'Europe et du Japon ainsi que leur hybride sur des arbres de 25 ans, la chute de densité étant maximale pour le Mélèze du Japon.

Enfin, pour les 3 espèces confondues, LEWARK (1980) a obtenu un coefficient de corrélation négatif et significatif de $-0,40^{*11}$ entre la largeur des cernes et la densité anhydre, estimé à partir d'échantillons prélevés sur des tiges contenant 8 à 14 cernes.

La seconde tendance qui se dégage de ces travaux montre que les propriétés mécaniques du bois sont également corrélées négativement à l'augmentation de la largeur des cernes, synonyme de texture plus faible chez plusieurs résineux, mais, dans ce cas, les résultats s'avèrent parfois plus variables.

PECHMANN et SCHAILE (1955), analysant 5 tiges de Mélèze du Japon et 3 tiges de Mélèze d'Europe d'arbres adultes, ont obtenu une corrélation positive entre le module d'élasticité et la masse volumique à 12 % d'humidité chez ces deux espèces.

DERET et KELLER (1979) ont observé des corrélations négatives et significatives entre le module d'élasticité et la largeur des cernes pour le Mélèze hybride et les deux espèces parents. Dans le cas de la contrainte de rupture en compression axiale, la tendance est la même.

CHARRON (2000), pour les trois espèces confondues et pour des arbres âgés de 28 à 61 ans, a obtenu des corrélations toutes très hautement significatives et négatives entre, d'une part, la largeur des cernes et, d'autre part, le module d'élasticité et les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale.

¹¹ Niveaux de signification adoptés: ns = non significatif, *, **, *** = significatif aux niveaux $\alpha = 5\%$, 1% et $0,1\%$.

LEBAN et HAINES (1999), étudiant des échantillons de Mélèze hybride, ont obtenu des coefficients de corrélation élevés entre le module d'élasticité et le nombre de cernes par cm ($r = 0,75^{***}$).

Au niveau clonal, TAKATA *et al.* (1989) de même que KOIZUMI et UEDA (1987) n'ont, par contre, pas mis en évidence de corrélation significative entre croissance et module d'élasticité mesurés sur arbres debout dans des peuplements âgés de 22 à 47 ans.

Logiquement, il se confirme enfin que la densité et les propriétés mécaniques sont bien corrélées positivement.

En Mélèze d'Europe, LENZ (1979) a observé une régression linéaire positive entre la densité et les principales caractéristiques mécaniques du bois, les 54 éprouvettes testées étant issues de 4 arbres âgés de 92 ans.

DERET et KELLER (1979), sur des arbres plus jeunes, n'ont pas obtenu de corrélation significative entre la densité et le module d'élasticité pour les Mélèze d'Europe et du Japon mais bien pour le Mélèze hybride. Pour la contrainte de rupture en compression axiale, seul le Mélèze d'Europe, présentait une corrélation significative avec la largeur des cernes.

Par contre, CHARRON (2000), pour les trois espèces confondues et pour des arbres âgés de 28 à 61 ans, a obtenu des corrélations très hautement significatives et positives entre la masse volumique et le module d'élasticité ainsi qu'avec les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale.

Au niveau clonal, sur des arbres de 25 à 30 ans, KOIZUMI *et al.* (1990b) ont mis en évidence, pour le Mélèze du Japon, une corrélation hautement significative entre la densité du bois mature et le module d'élasticité ($r = 0,55^{***}$).

Lorsqu'on étend la recherche à d'autres espèces résineuses, la liaison positive entre la densité et les propriétés mécaniques ainsi que l'antagonisme entre croissance et densité du bois se confirment, bien que l'intensité de ces relations puissent varier fortement (BRAZIER, 1967; LACAZE et POLGE, 1970; VELLING, 1974; Mc KIMMY et CAMPBELL, 1982; NEPVEU, 1984; KING *et al.*, 1988; MAZET *et al.*, 1989; DEBELL *et al.*, 1994; ZHANG, 1995; ROZENBERG et VAN DE SYPE, 1996; PERSSON et PERSSON, 1997; LEE, 1997; BERGQVIST, 1998; ROZENBERG *et al.*, 1999).

Chez l'Epicéa commun et dans des gammes de faibles accroissements, BERGQVIST (1998) a même évalué qu'en passant de 0,6 à 1,3 cm d'accroissement annuel en circonférence (largeur des cernes de 1 à 2 mm), ceci mesuré sur 10 cernes consécutifs à hauteur d'homme, il en résultait une baisse de 18 % de la densité.

Par contre, pour cette même espèce, DUTILLEUL *et al.* (1998) ont constaté qu'au-delà de 2,2 cm/an d'accroissement en circonférence (largeur des cernes de 3,5 mm), cette corrélation négative existant pour de plus faibles accroissements, tend à disparaître.

Notons enfin que LEBAN et DE REBOUL (1988), sur 100 éprouvettes prélevées dans 12 arbres d'Epicéa commun, ont observé une baisse du module d'élasticité de 10 ou 40 % suivant la nature juvénile ou adulte du bois, pour une largeur des cernes passant de 2 à 5 mm.

L'ensemble de ces résultats fait apparaître qu'il existe, au niveau phénotypique, une corrélation négative entre la largeur des cernes et le module d'élasticité ainsi qu'avec la masse volumique, voire d'autres caractéristiques mécaniques telles que les contraintes de rupture en flexion statique ou en compression axiale. Masse volumique et module d'élasticité sont également corrélés positivement. Il est donc raisonnable de penser qu'il existe bien une corrélation génotypique positive entre ces deux dernières caractéristiques et qu'une évaluation de celles-ci peut être envisagée et pourrait être utile à la mise en place d'un programme d'amélioration génétique incluant les propriétés mécaniques du bois.

2.1.4. Variabilité des caractéristiques physiques et mécaniques au sein de la tige

L'évaluation des caractéristiques technologiques d'un arbre nécessite la prise en compte de la variabilité observée au sein de la tige, c'est-à-dire celle existant entre cernes dans le sens radial ainsi que celle mesurée dans le sens longitudinal pour un cerne d'âge calendaire donné.

Cette variabilité dépend de deux causes principales (NEPVEU, 1991): d'une part, de l'effet de la variation de la largeur de cerne, d'autre part, de l'effet de la position du cerne par rapport à la moelle c'est-à-dire aussi en relation directe avec l'existence du bois juvénile et de son évolution progressive vers le bois mature.

Dans le cas du Mélèze, il faut également tenir compte de la présence fréquente de bois de compression (§2.1.1.2).

2.1.4.1. Variabilité dans le sens radial

Dans un test de comparaison contenant les deux espèces parents et l'hybride, CHUI et MACKINNON-PETERS (1995) ont montré des évolutions variables, dans le sens radial, de la masse volumique suivant les espèces; ces mesures avaient été réalisées sur 5 échantillons répartis entre la moelle et l'écorce quel que soit l'âge des arbres, ce qui est susceptible de produire des biais quand on sait que l'âge des arbres issus de cinq peuplements était compris entre 17 et 63 ans.

En Mélèze d'Europe, LENZ (1979) a observé une augmentation progressive de la densité du centre de la tige vers l'extérieur puis une diminution au niveau de l'aubier. PEARSON et FIELDING (1961) ainsi que VERVILLE (1981) ont observé également cette augmentation de la densité du cœur vers l'extérieur, aussi bien en Mélèze d'Europe qu'en Mélèze du Japon mais cet auteur a, par contre, relié ce phénomène à la diminution de la largeur des cernes. Cette hypothèse n'a cependant pas été contrôlée en évaluant la variabilité des ajustements donnant la masse volumique en fonction de la largeur des cernes et de l'âge. Enfin, KEITH et CHAURET (1988) ont confirmé cette tendance en Mélèze d'Europe dans un des deux sites étudiés.

KOLLMANN *in* TRENDELENBURG et MAYER-WEGELIN (1955) n'a pas observé de différences entre bois de cœur et aubier de Mélèze en ce qui concerne les caractéristiques mécaniques. Par contre, BURGER *in* TRENDELENBURG et MAYER-WEGELIN (1955) a mesuré des retraits volumétriques plus importants dans l'aubier que dans le bois de cœur.

En étendant la recherche bibliographique à d'autres résineux, différentes observations permettent de compléter notre perception de cette source de variabilité.

C'est ainsi que GENTNER (1985) a observé une densité plus élevée à proximité immédiate de la moelle en Epicéa de Sitka qui pourrait être liée à une plus grande quantité de résine à cet endroit. Cette densité élevée aux alentours de la moelle suivie d'une chute puis d'une augmentation graduelle de la densité a également été observée en Epicéa de Sitka et Epicéa commun par PETTY *et al.* (1990) et COSTA E SILVA *et al.* (1994). Ces derniers ont également

constaté que cette même évolution est observée quelle que soit la hauteur de l'arbre étudié.

En Belgique, NANSON *et al.* (1975) ont aussi noté que l'infradensité de *Pinus nigra* C.V. Koekelare s'accroît du centre vers l'extérieur de l'arbre; par contre, ils n'ont mis aucun effet de l'orientation en évidence.

Concernant les modules d'élasticité et la contrainte de rupture en flexion statique, DUPONT (1984) a observé une amélioration de ces propriétés du cœur vers l'écorce en Epicéa commun. KLIGER *et al.* (1995), toujours en Epicéa commun, ont également observé cette tendance pour le module d'élasticité, ce qui n'est pas le cas pour JOUREZ et LECLERCQ (1994) qui ont obtenu un coefficient de corrélation proche de zéro entre le module d'élasticité et la position depuis la moelle (7 échantillons répartis sur le rayon, arbres de 40 à 80 ans).

Des résultats comparables aux tendances générales observées ont été obtenus par PEARSON et GILMORE (1980) de même que par PEARSON et ROSS (1984) sur *Pinus taeda*. Ils ont aussi confirmé l'augmentation du module d'élasticité et de la contrainte de rupture en flexion statique en fonction de l'augmentation de la distance par rapport à la moelle.

Pour DEDECKEL (1994), l'âge depuis la moelle est considéré comme le principal paramètre expliquant la variabilité de la densité du bois initial et final chez le Douglas.

L'importance de cet âge depuis la moelle se marque également chez l'Epicéa commun pour lequel plusieurs auteurs dont CHANTRE et GOUMA (1994), sur des tiges comportant 12 cernes, ont montré qu'à largeur des cernes fixée, plus l'âge depuis la moelle augmente plus la masse volumique du bois diminue, ce qui peut correspondre à des différences allant jusqu'à près de 40 kg/m³.

OLESEN (1982) ajoute aussi que l'infradensité peut varier très fortement (65 kg/m³ et plus) en fonction de la position cardinale au sein du tronc en Epicéa commun. De plus, il mentionne que les différences de précipitations, spécialement pendant la période de végétation, peuvent avoir un impact très important sur la formation du bois, variable suivant le niveau de hauteur dans la tige ainsi qu'entre arbres.

L'effet de l'orientation apparaît également significatif dans l'étude de STERN (1961) qui, pour un total de 10 peuplements en Epicéa commun, a constaté que 6 d'entre eux présentaient un effet "orientation" significatif, la

masse volumique maximale étant mesurée dans les parties Sud et Est de la tige. THOBY (1975) observe aussi un effet marqué de ce facteur chez le Douglas. Ce n'est cependant pas le cas sur Epicéa de Sitka pour lequel LEE (1997), à partir d'un échantillon de 255 arbres de 44 familles, conclut à l'absence de différences significatives pour la largeur de cerne et la densité, entre les parties Nord et Sud de carottes de sondage diamétrales. Ceci n'exclut cependant pas que des différences intra-arbres puissent exister dans la mesure où ces différences ne seraient pas de nature systématique.

Tous ces résultats montrent donc bien que les caractéristiques physiques et mécaniques du bois dépendent en partie de sa position radiale dans la tige et qu'elles peuvent aussi varier en fonction de la position cardinale. Il est important, dès lors, de tenir compte de ce facteur pour prélever des échantillons au sein d'une tige.

2.1.4.2. Variabilité dans le sens longitudinal

Même si la mesure de la densité moyenne à hauteur d'homme est, pour les résineux, bien corrélée à la densité de la tige entière, cette dernière étant le plus souvent estimée à partir de la mesure de plusieurs disques prélevés le long de la tige (HARRIS, 1963; LENZ, 1979; GARDINER et O'SULLIVAN *in* SAVILL et SANDELS, 1983; DEAN, 1990; PETTY *et al.*, 1990; BEAUDOIN *et al.*, 1992), il apparaît évident que la densité évolue de manière indiscutable tout au long de la tige.

CHUI et MACKINNON-PETERS (1995) ont observé, globalement, une diminution progressive de la masse volumique de la base au sommet de l'arbre pour les trois espèces de Mélèze qui nous intéressent. Pour les modules d'élasticité mesurés dans deux ou trois billons successifs, aucune tendance bien nette n'apparaît, si ce n'est une valeur légèrement plus faible du billon de pied.

KEITH et CHAURET (1988), sur Mélèze d'Europe dans un des deux sites étudiés, et OKKONEN *et al.* (1972), sur *Larix occidentalis*, ont également observé une diminution progressive de la densité de la base au sommet de l'arbre.

Chez *Pinus contorta* et *sylvestris*, STEPHAN et LIESEBACH (1995) ont abouti à une conclusion similaire tout en observant un léger accroissement de la densité au-delà du milieu de la tige.

Sur 60 arbres d'Epicéa de Sitka, GENTNER (1985) a observé un effet "hauteur" très hautement significatif pour l'infradensité qui se réduit avec l'augmentation de la hauteur.

Analysant deux séries de 50 et 66 arbres d'Epicéa commun, STERN (1961) a mis en évidence un effet hautement et très hautement significatif de la hauteur sur la densité en prélevant des échantillons entre 2 et 10 m à cinq niveaux différents. Il a noté cependant que cette tendance n'est pas systématique pour les deux peuplements étudiés. De plus, il a observé de plus, pour l'une des deux séries, une interaction significative entre l'orientation et la hauteur de prélèvement.

La hauteur pourrait également avoir une influence sur la relation entre l'infradensité et la largeur des cernes. C'est en tout cas ce qu'a constaté OLESEN (1982) en ce qui concerne l'Epicéa commun pour lequel l'infradensité du bois mature apparaît plus faible, à largeur des cernes identique, dans la partie supérieure du tronc en dessous de la cime vivante. Si l'on réalise les mêmes mesures sur des arbres comportant des branches vivantes jusqu'à la base du tronc (de 2 à 6 mètres), on n'observe plus de différences entre les courbes densité - largeur des cernes pour les différentes hauteurs étudiées. OLESEN a aussi abouti à la conclusion que l'infradensité était principalement influencée par la hauteur de la cime et les conditions climatiques. Il a ajouté que cette évolution de la densité semble être sous dépendance génétique.

Cet ensemble de résultats tend à montrer qu'il n'est pas indifférent de prélever des échantillons à différentes hauteurs dans une tige, la densité du bois pouvant varier de manière significative. De plus, une interaction "hauteur x orientation" pourrait également exister. Il y a donc lieu de recommander de prendre en compte la hauteur de prélèvement des échantillons au sein de l'arbre afin d'éviter d'induire des biais provoqués par ce facteur. Il serait également prudent de veiller à prélever les échantillons destinés à la mesure de la densité sur des arbres présentant une cime verte, équilibrée et de même importance.

2.1.5. Méthodes de mesure des caractéristiques technologiques du bois

La résistance mécanique et la densité du bois peuvent être mesurées par différentes techniques présentant chacune des avantages propres qu'il est utile d'évaluer pour atteindre une efficacité maximale dans le cadre des objectifs fixés.

2.1.5.1. Mesure du module d'élasticité

L'évaluation des propriétés mécaniques du bois est habituellement réalisée en laboratoire, le plus souvent par la mesure du module d'élasticité d'échantillons normalisés issus des arbres à étudier.

Suite à la lenteur et au coût élevé de ces protocoles classiques, les généticiens forestiers, depuis quelques années, tentent de s'orienter vers d'autres techniques plus rapides et, si possible, non destructives.

1° Mesure du module d'élasticité par prélèvement d'échantillons

Les techniques les plus utilisées par les laboratoires de technologie du bois reposent sur l'utilisation d'échantillons nécessitant l'abattage des arbres étudiés.

La plus fréquente et la plus reconnue de ces techniques est indéniablement la méthode dite "4 points d'appui", décrite dans le détail par la norme française NF B 51-016 (AFNOR, 1987). Elle s'applique au bois sans défaut et a pour principe de déterminer le module d'élasticité dans la zone de flexion pure en déformation élastique, d'une éprouvette 20x20x360 mm de dimensions, soumise à une charge progressive croissante exercée perpendiculairement au fil du bois.

Une seconde technique, développée par SPINNER et TEFFT (1961), est basée sur la mesure de phénomènes vibratoires dissipant l'énergie générée par le choc de l'échantillon étudié avec une pièce quelconque tel un marteau.

Cette technique semble particulièrement performante, d'après notamment CROISSET *et al.* (1980) ainsi que MARCHAL et JACQUES (1999), et permet, contrairement à la méthode "4 points d'appui", de travailler sur des échantillons de tailles variant de quelques dizaines de centimètres à plusieurs mètres.

Plus récemment, la relation entre le module d'élasticité et la mesure de la vitesse d'une onde ultrasonique traversant un échantillon de bois a été étudiée (DZBENSKI, 1981; BUCUR et ARCHER, 1984; SANDOZ, 1993). La mesure de la vitesse ultrasonique aurait comme principal avantage sa rapidité et la possibilité qu'elle offre d'utiliser n'importe quel type d'échantillons. Ses performances semblent cependant légèrement inférieures à la technique précédente (MARCHAL et JACQUES, 1999).

Notons enfin, qu'une technique assez séduisante, basée sur la mesure du module d'élasticité longitudinal au niveau intra-cerne à partir d'échantillons de quelques centimètres de longueur auxquels on applique des charges cycliques

en traction, a été développée par CHANTRE (1989). Elle permet ainsi d'évaluer séparément les propriétés du bois de printemps et d'été.

2° Mesure du module d'élasticité sur arbres debout

Depuis de nombreuses années, différents chercheurs tentent d'évaluer le module d'élasticité en forêt sur arbres debout (VAFAI et FARSHAD, 1979).

C'est ainsi qu'une équipe japonaise a développé un appareil aisément transportable en forêt et permettant d'évaluer cette caractéristique par la mesure de la flèche provoquée par l'application d'une force au niveau du tronc (TAKATA *et al.*, 1992a).

Plus récemment encore, LAUNAY *et al.* (2000 et 2002) ont amélioré sensiblement cet appareil appelé "Rigidimètre", afin de réduire le temps nécessaire à la mesure et le rendre ainsi compatible avec un programme d'amélioration génétique nécessitant la prise de plusieurs centaines de mesures (50 arbres évalués par jour par une équipe de trois personnes).

La mesure de la vitesse de déplacement d'une onde ultrasonique dans un arbre debout, bien que dépendante du taux d'humidité du bois, semble constituer une seconde voie digne d'intérêt pour permettre le classement de clones suivant leur module d'élasticité par voie indirecte. Cette technique est en effet déjà reconnue comme fiable pour évaluer le module d'élasticité en conditions de laboratoire à l'aide d'éprouvettes normalisées de mélèze hybride pour un taux d'humidité donné (MARCHAL et JACQUES, 1999).

En condition de saturation des fibres et dans le cas de l'Epicéa de Sitka, des corrélations significatives et positives, à partir de billons saturés en eau, ont été aussi obtenues par GENTNER (1985) entre le module d'élasticité mesuré sur éprouvettes normalisées et la moyenne des mesures de la vitesse ultrasonique déterminées sur quatre génératrices des différents billons testés. Il a aussi ajouté que les corrélations maximales sont obtenues avec les valeurs obtenues sur les éprouvettes situées à l'extérieur du tronc, ce qui apparaît normal étant donné que l'on se trouve en présence d'ondes de surface. Des résultats similaires sont également fournis par JANG (2000) sur Mélèze dans le cadre de la comparaison de différentes techniques de mesures non destructives. Dans ce cas, il n'est plus envisagé d'estimer la valeur absolue du module d'élasticité des échantillons mais simplement de les classer les uns par rapport aux autres.

Sur arbres debout, l'efficacité de cette méthode appliquée à l'Epicéa commun (COMBE, 1997) et au mélèze du Japon (NAKAMURA, 1996)

semble également bonne mais elle devrait être confirmée par d'autres études plus complètes.

Compte tenu de ces résultats assez encourageants, des tests sur arbres debout ont été réalisés au Centre de Recherche de la Nature des Forêts et du Bois à Gembloux afin d'évaluer la performance de cette technique. Les premiers résultats semblent satisfaisants (JACQUES *et al.*, accepté).

2.1.5.2. Mesure de la densité par prélèvement d'échantillons

1 ° Nature de l'échantillon

L'évaluation de la masse volumique d'un arbre est habituellement effectuée via le prélèvement d'un échantillon correspondant le plus souvent, soit à un disque ou partie de disque, soit à une carotte de sondage de diamètre variant généralement entre 5 et 12 mm de diamètre (MAEGLIN, 1979).

De nombreux auteurs ont tenté de vérifier la validité de ces types de prélèvements pour différentes espèces. On peut en conclure que, globalement, ces différents modes de prélèvements semblent donner des résultats satisfaisants, comme en attestent les quelques références suivantes.

TARAS et WAHLGREN (1963) ont mis en évidence pour *Pinus elliottii* (89 arbres) et *palustris* (90 arbres), une relation satisfaisante ($r = 0,7$ à $0,8$) entre l'infradensité mesurée sur carottes de sondage et sur un ensemble de disques prélevés à différents niveaux de la tige. Ils soulignent cependant qu'au niveau individuel, les écarts entre les valeurs observées et les valeurs estimées par la régression sont parfois importants et que la pondération de la densité des segments de carotte par la surface que chacun représente sur la section de l'arbre permet d'améliorer quelque peu le niveau de cette corrélation.

GENTNER (1985), sur 60 arbres d'Epicéa de Sitka, a mis en évidence des corrélations significatives entre l'infradensité mesurée sur planche et sur carotte de sondage de 5 mm de diamètre; les meilleurs résultats ont été obtenus sur bois mature, c'est-à-dire sur du bois prélevé au-delà du 15^e cerne depuis la moelle.

Les observations faites sur feuillus semblent aboutir aux mêmes conclusions.

Ainsi EINSPAHR *et al.* (1963), comparant quatre clones de Peuplier tremble triploïde, chacun représenté par cinq ramets, ont obtenu un coefficient

de corrélation très hautement significatif ($r = 0,73^{***}$) entre l'infradensité évaluée sur l'ensemble de la tige à partir de rondelles de bois prélevées tous les 7,62 m (30 inches) et mesurée sur carotte de sondage, de 10 mm de diamètre, prélevée à hauteur de poitrine.

Les résultats de BEAUDOIN *et al.* (1992) viennent confirmer cette bonne corrélation en fournissant un coefficient de corrélation de $0,93^{***}$ entre les densités mesurées de quatre disques prélevés de manière régulière jusqu'à une hauteur de 4,5 m et par carotte de sondage, de 10 mm de diamètre, prélevée à une hauteur de 1,5 m, ceci sur 10 clones de Peuplier hybride euraméricain.

Enfin, NEPVEU *et al.* (1985) constatent la stabilité des classements en fonction de l'époque de prélèvement des carottes de sondage sur *Populus*.

2° Modes de mesures

Si la mesure du poids des échantillons analysés ne pose pas de problèmes particuliers grâce à la grande précision et à la facilité d'utilisation des balances actuelles, celle des volumes, et spécialement pour les petits échantillons, peut s'avérer plus difficile en raison notamment de la porosité du bois et de son affinité pour l'eau (POLGE, 1966).

Plusieurs techniques de laboratoire sont disponibles pour estimer le volume d'échantillons de bois (POLGE, 1966; BROWNING, 1967; LESNINO, 1994). Les plus connues et les plus utilisées sont des méthodes qui ne font intervenir que des pesées comme la méthode hydrostatique ou la méthode de la saturation intégrale, ce qui permet d'éviter les imprécisions liées à la mesure de ce volume, plus particulièrement pour les volumes irréguliers.

Voici une présentation des techniques les plus courantes utilisées à l'heure actuelle.

(a) Méthode hydrostatique

Cette méthode simple est basée sur le principe d'Archimède et est particulièrement indiquée pour mesurer l'infradensité. Le calcul du volume de l'échantillon s'obtient par simple soustraction entre le poids de cet échantillon dans l'air et son poids mesuré lorsqu'il est maintenu immergé complètement dans l'eau pure.

Après mesure du volume, l'échantillon peut être séché à 103 °C jusqu'à stabilisation de la masse pour en obtenir la masse anhydre. Le rapport entre la masse anhydre et le volume saturé équivaut alors à l'infradensité.

Cette technique présente le grand avantage d'être théoriquement applicable à des échantillons de toutes tailles et de toutes formes. De plus, sa précision dépend uniquement de la sensibilité de la balance dans la mesure où le bois a atteint le point de saturation des fibres.

Notons encore que lorsqu'on mesure la densité à un taux d'humidité inférieur à celui de la saturation des fibres, la mesure du volume par immersion dans l'eau nécessite idéalement l'application d'un film imperméable pour éviter la pénétration de l'eau au sein de l'échantillon.

Bien que cette technique ait été utilisée régulièrement (BRAZIER, 1967; HEINRICHS et LASSEN, 1970; NANSON *et al.*, 1975; CARRE, 1978; HARDING *et al.*, 1991), elle apparaît actuellement moins fréquemment utilisée que la méthode de KEYLWERTH (voir point b).

(b) Méthode de KEYLWERTH

Cette méthode, mise au point par KEYLWERTH en 1954, permet d'évaluer l'infradensité à partir de deux pesées correspondant d'une part, à l'échantillon saturé totalement en eau (PM) et, d'autre part, à celle de l'échantillon parvenu à l'état anhydre (PA).

L'infradensité (Infra) se calcule comme suit (POLGE, 1963a):

$$Infra = \frac{1}{\frac{PM}{PA} - 0,347}$$

POLGE (1963a) a proposé une adaptation de la méthode de saturation qui limite le temps de passage des échantillons dans l'eau bouillante: d'une durée de 15 à 20 heures minimum recommandée par KEYLWERTH, cet auteur propose de réduire ce temps à 2 heures dans l'eau bouillante suivies de 12 heures de refroidissement, ceci afin de limiter la solubilisation de substances chimiques présentes dans les parois cellulaires.

Une autre variante est également proposée par l'U.S. Forest Product Laboratory (SMITH, 1954). Elle consiste à placer des échantillons pendant 4 à 5 jours dans une fiole à vide remplie d'eau distillée en alternant vide et pression.

Cette méthode n'est cependant recommandée que pour des échantillons verts, bien que pour des échantillons très petits, comme des carottes de sondage de 5 mm de diamètre, le fait d'être séchés à l'air ne semble pas avoir de conséquences sur l'efficacité de la technique (NEPVEU, com.pers.).

Les résultats obtenus par cette méthode sont bien corrélés à ceux fournis par les autres techniques traditionnelles, ce qui en a fait une méthode régulièrement utilisée, en particulier à l'occasion d'études de variabilité de l'infradensité portant sur un grand nombre carottes de sondage de faible diamètre (NEPVEU *et al.*, 1978; BIROT et NEPVEU, 1979; VERVILLE, 1981; GENTNER, 1985; HARDING *et al.*, 1991; MAZET et NEPVEU, 1991; BEAUDOUIN *et al.*, 1992; YANCHUK et KISS, 1993; PAQUES, 1996b...).

Cette technique peut présenter cependant quelques problèmes pratiques dans le cas d'échantillons de taille plus élevée.

LACAZE et POLGE (1970) soulèvent en effet, à juste titre, la difficulté de saturer des échantillons trop volumineux ainsi que le risque de solubilisation de substances chimiques imprégnant les parois cellulaires lors de la saturation par ébullition. Comparant les techniques de la saturation sous vide pendant 4 jours, de la saturation par ébullition pendant 48 heures et du volumétre à mercure sur 800 échantillons de morceaux de tiges d'Epicéa commun de 4 ans, ils retiennent finalement les mesures obtenues par le volumétre. Notons que dans cette étude, la méthode hydrostatique n'avait pas été prise en compte.

(c) Volumétre à mercure

Cet appareil est constitué d'une cuve remplie de mercure à laquelle est associée une vis micrométrique qui permet de faire varier le volume de cette cuve de façon à amener la surface du mercure à un repère fixe. La mesure du volume de l'échantillon se réalise par l'évaluation successive du volume occupé par le mercure contenant l'échantillon et du volume du mercure seul; la différence entre ces deux mesures donne le volume de l'échantillon.

Cette technique, relativement lente (NEPVEU *et al.*, 1978), peut cependant présenter d'autres inconvénients, notamment lorsqu'on veut étudier des échantillons très petits comme des parties de carottes de sondage où des erreurs relativement importantes sont à redouter (POLGE, 1963).

C'est aussi le cas lorsqu'on veut diviser des échantillons de bois suivant les cernes; dans ces conditions, les surfaces obtenues ne sont généralement pas

planes; de ce fait, des bulles d'air peuvent rester emprisonnées lors de la mesure (POLGE, 1964).

Notons enfin le risque lié à l'usage d'un produit hautement toxique comme le mercure.

(d) Méthode radiodensitométrique

L'étude radiodensitométrique du bois, technique abordée par LENZ en 1957 et développée par la suite par POLGE (1963b), permet d'évaluer une série de paramètres du bois, tant au niveau de l'échantillon global qu'au niveau intra-cerne, à partir de clichés d'échantillons de bois soumis à des rayons X. Ces clichés analysés à l'aide d'un microdensitomètre, permettent de définir des courbes de densité intra-cerne qui fournissent à leur tour, les données nécessaires au calcul de différents paramètres liés aux caractéristiques du bois.

Cette technique s'est fortement développée et est actuellement une référence dans le domaine (NICHOLLS *et al.*, 1980; LEWARK, 1981; FERRAND, 1982 a et b; FRAIPONT *et al.* 1986; VARGAS-HERNANDEZ, 1990; DE KORT *et al.*, 1991; DEDECKEL, 1994; LEE, 1997; MOTHE *et al.*, 1998a et b; KOUBAA *et al.*, 2000).

Son utilisation s'explique principalement par la possibilité qu'elle offre de fournir une quantité très importante de données tant au niveau global de l'échantillon qu'au niveau intra-cerne.

Il faut cependant constater que cette technique est lourde à mettre en œuvre et ne peut que difficilement être appliquée à grande échelle comme, par exemple, dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique. Les progrès réguliers qui y sont apportés nous amèneront peut-être à revoir cette position dans les prochaines années.

(e) Méthode par analyse d'images

Avec le développement de l'électronique et de l'informatique, les clichés radiodensitométriques, comme les coupes microscopiques ou les échantillons polis, peuvent également être traités rapidement par analyse d'images (GONCALEZ *et al.*, 1996).

La méthode repose sur la numérisation de l'objet étudié en différents niveaux de gris à l'aide d'une caméra-vidéo; le traitement des images numérisées, après calibrage définissant la limite entre les parois et les vides,

permet en outre d'évaluer la proportion de paroi cellulaire (JOUREZ *et al.*, 2001).

A partir de mesures réalisées au niveau anatomique, des modèles d'évaluation de la densité peuvent également être développés. C'est le cas notamment sur Pin sylvestre où WIMMER (1995) a obtenu un coefficient de corrélation très hautement significatif de 0,85, pour 257 échantillons prélevés dans 8 arbres, entre l'infradensité et la densité calculée à partir d'un modèle incluant plusieurs caractéristiques anatomiques du bois. Ce niveau de corrélation a également été atteint par FUJIWARA (1992) et FUJIWARA *et al.* (1991), pour un ensemble d'espèces feuillues japonaises, entre l'infradensité et une combinaison linéaire associant l'épaisseur des parois des fibres et les proportions des parois des fibres et des rayons ligneux.

2.1.5.3. Méthodes d'évaluation indirecte de la densité sur arbres debout

A côté des mesures de la densité du bois en laboratoire, il est possible d'évaluer cette caractéristique par voie indirecte, en site forestier, sans passer par le prélèvement d'échantillons. Des appareils tels que le Pilodyn, le Torsiomètre et le Résistographe permettent d'effectuer ce type de mesures.

1° Pilodyn

Le Pilodyn, instrument développé en Suisse (COWN, 1978), mesure la pénétration au sein du matériau étudié, d'une tige calibrée de faible diamètre, propulsée avec une énergie fixe, généralement de 6 joules.

Plusieurs auteurs ont évalué la corrélation existant entre les mesures de Pilodyn et la densité.

COWN (1978) a obtenu un coefficient de corrélation extrêmement élevé ($r = -0,96$) sur *Pinus radiata*, en comparant les mesures de Pilodyn avec la densité mesurée sur les cernes proches de l'écorce.

COSTA E SILVA *et al.* (1994) ont également observé un coefficient de corrélation très élevé avec la densité pour l'Epicéa de Sitka ($r = -0,84$); il faut cependant noter que, dans cette étude, les échantillons présentant des défauts, dont notamment du bois de compression, avaient été éliminés avant analyse.

Sur Douglas, KING *et al.* (1988) ont obtenu un coefficient de corrélation génétique de -0,95 entre la densité mesurée sur carotte de sondage et les mesures au Pilodyn.

CHANTRE *et al.* (1992), dans deux tests clonaux d'*Epicéa commun*, ont obtenu une très bonne corrélation ($r = -0,95$) entre l'épaisseur de pénétration de la tige du Pilodyn et l'infradensité mesurée sur carotte de sondage. Ils constatent de même que la relation entre l'infradensité moyenne de l'arbre et la pénétration de la tige du Pilodyn (à 90 cm de hauteur) est indépendante de la station pour un âge donné.

DEFAYS (1991), toujours pour cette espèce, a obtenu également un coefficient de corrélation du même ordre de grandeur ($r = -0,89$) entre les mesures à l'aide du Pilodyn et celles d'infradensité sur carotte de sondage. Il a aussi constaté une légère amélioration de ce coefficient en augmentant le nombre de mesures par arbre, alors que l'enlèvement de l'écorce avant la mesure au Pilodyn n'a qu'une influence mineure sur la qualité des régressions obtenues entre les mesures à l'aide du Pilodyn et l'infradensité.

PIROTON *et al.* (1995), pour cette même essence, ont fourni des coefficients de corrélation, au niveau individuel, compris entre -0,75 et -0,81 entre les mesures à l'aide du Pilodyn et la densité mesurée par radiodensitométrie. Ils considèrent, dans ces conditions, que le Pilodyn peut être reconnu comme un outil fiable sur *Epicéa commun*.

Il se confirme donc que le Pilodyn est un outil particulièrement performant pour évaluer la densité de manière indirecte.

Pour être complet, il convient de signaler que certains auteurs font état de corrélations significatives mais malgré tout assez faibles entre les mesures à l'aide du Pilodyn et d'autres mesures plus classiques. Ceci laisse supposer que cette mesure est susceptible d'être moins efficace dans certaines conditions particulières.

Ainsi MOURA *et al.* (1987), comparant les méthodes gravimétrique et microdensitométrique avec le Pilodyn, ont considéré que ce dernier est tout à fait fiable pour la comparaison d'espèces ou de provenances mais qu'au niveau individuel les relations avec l'infradensité, bien que significatives, sont assez faibles. Notons que, dans le cadre de cet essai, une seule mesure au Pilodyn par arbre avait été réalisée.

C'est aussi le cas de PAQUES et PERINOT (1994) qui, sur *Larix laricina*, n'ont obtenu que des corrélations assez faibles. Notons aussi que dans ce dernier cas, la mesure de Pilodyn avait été réalisée sur écorce, ce qui pourrait avoir réduit la précision de cette mesure.

2° Torsiomètre

Le Torsiomètre est un appareil permettant d'évaluer la densité du bois d'arbres debout, de manière indirecte, par la mesure du couple nécessaire à l'enfoncement d'une tarière de Pressler à une profondeur donnée (POLGE et KELLER, 1970).

Ces auteurs ont obtenu des coefficients de corrélation hautement significatifs entre la mesure réalisée au Torsiomètre et la densité sur Douglas et *Abies grandis*. Ils notent cependant un possible effet de l'opérateur.

Dans le cas des Mélèzes d'Europe et du Japon, POLGE (1963a) a mis en évidence des corrélations hautement significatives, respectivement de 0,73 et 0,65, avec l'infradensité mesurée par saturation totale de carottes de sondage.

Sur *Pinus radiata*, pour un total de 30 arbres, NICHOLLS et ROGET (1977) ont obtenu un coefficient de corrélation très élevé de 0,95 entre l'infradensité mesurée sur carotte de sondage et la mesure réalisée au Torsiomètre.

Pour cette même espèce, COWN (1978) a aussi fait état d'un coefficient de corrélation du même ordre de grandeur, sur *Pinus radiata*, entre les mesures réalisées à l'aide du torsiomètre et celles d'infradensité, ces dernières obtenues pour des carottes de sondage de 20 mm de diamètre; le Pilodyn donnait cependant des coefficients de corrélation plus élevés.

Enfin GENTNER (1985), sur Epicéa de Sitka, a mis en évidence des coefficients de corrélation du même ordre de grandeur et très proches de la relation entre l'infradensité et la mesure réalisée au Pilodyn.

3° Résistographe

Le résistographe est un appareil qui permet de mesurer la résistance à la pénétration à vitesse constante d'une vrille au sein d'un matériau donné (RINN *et al.*, 1996).

Cette technique permet ainsi d'évaluer le profil microdensitométrique d'arbres debout sans provoquer de dégâts irréparables autres qu'un trou de 3 mm de diamètre.

La comparaison de ses performances avec la technique de microdensitométrie par rayons X fait apparaître une bonne concordance des résultats moyens de l'ensemble du profil étudié. Par contre, l'étude au niveau intra-cerne

fournit des corrélations de moins bonnes qualités (RINN *et al.*, 1996; CHANTRE et ROZENBERG, 1997).

2.2. Interactions et corrélations

2.2.1. Rappel de la notion d'interaction

Afin de permettre une évaluation correcte des résultats dans le cadre d'un programme d'amélioration génétique, un rappel de la notion d'interaction semble indiqué.

Au sens statistique du terme, l'interaction entre le génotype et l'environnement (GE) est la quantité qui s'ajoute (ou se retranche) à l'adjonction des facteurs principaux (G et E) ainsi qu'il apparaît dans le modèle suivant :

$$P = m + G + E + GE$$

où P = valeur phénotypique,
m = moyenne générale des valeurs P,
G = déviation génotypique (ex: clone),
E = déviation environnementale (ex: lieu de culture),
GE = interaction entre G et E.

Dans le cas où $GE = 0$, il n'y a pas d'interaction bien que les composantes génotypique (G) et environnementale (E) s'ajoutent pour former la valeur phénotypique.

Dans le cas où GE diffère de 0, il y a interaction au niveau statistique. Cependant, celle-ci, même significative, ne nous renseigne pas encore clairement sur l'impact du gain génotypique qu'on pourrait obtenir dans un milieu y en sélectionnant des clones dans un milieu x. Il convient par conséquent de faire la liaison entre les notions d'interaction et de corrélation.

2.2.2. Distinction entre interaction et corrélation

La figure 2.2.1, extraite de NANSON (1967) permet de clarifier cette notion en classant les interactions en divers types (I, II, III).

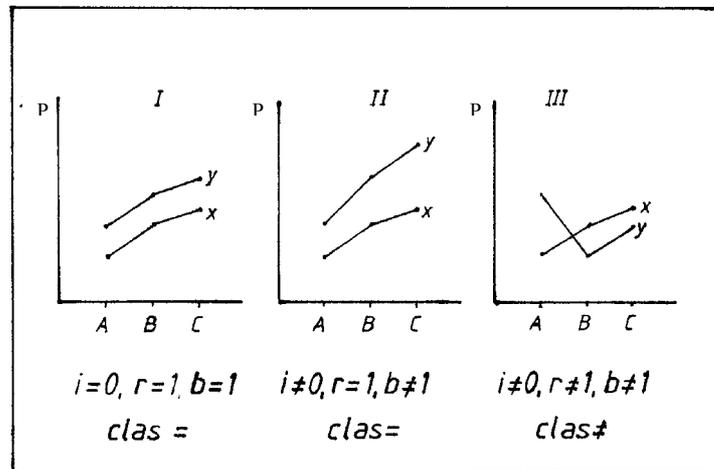


Figure 2.2.1 Relations schématiques entre l'interaction (i), les coefficients de corrélation (r) ou de régression (b) et l'ordre de classement (clas) représentées pour trois éléments génétiques établis dans deux sites (x et y) et de performance P.

(Figure extraite de NANSON, 1967)

Dans ce schéma, A, B et C représentent trois éléments génétiques se développant dans les milieux x et y, les performances (P) de chacun d'eux étant indiquées en ordonnée.

Le cas I représente un cas typique d'absence d'interaction où les différences observées entre sites sont les mêmes pour chaque élément testé. Ce cas représente une absence d'interaction au sens statistique du terme, c'est-à-dire qu'il y a additivité des facteurs principaux (éléments génétiques et milieux).

Les deux autres cas correspondent à des phénomènes d'interaction. Le cas II illustre une interaction due à un facteur de multiplication ou d'échelle qui, bien que réelle, n'implique pas de changement de classement entre les éléments testés. Par contre, le troisième cas montre une interaction telle qu'elle entraîne des différences importantes dans l'ordre de classement des éléments génétiques d'un milieu à l'autre.

Pour le généticien, seul ce dernier type d'interaction est d'une réelle importance et son impact pratique dépendra essentiellement du niveau de changement de classement observé entre les milieux concernés.

De nombreux auteurs se sont intéressés à ce sujet, tant dans le domaine agricole (BECKER et LEON, 1988) que forestier (SKROPPA, 1984), et une série d'outils de nature statistique ont été proposés.

Voici une description des principaux d'entre eux qui semblent les mieux adaptés à notre propos.

Le premier moyen, classique, est mis en œuvre par l'intermédiaire de l'analyse de la variance où le facteur d'interaction, c'est-à-dire la divergence par rapport à l'additivité des facteurs principaux, peut être testé via le test F de SNEDECOR qui évalue le niveau de signification de ce facteur au sens statistique du terme (DAGNELIE, 1975). Une interaction GE significative n'implique pas nécessairement une absence de gain génotypique par sélection sur les moyennes. En effet, cette interaction, même statistiquement significative, peut être faible.

Le second moyen consiste à évaluer les composantes de variance et à calculer les rapports entre les composantes de variance d'interaction et du facteur génétique ou du résidu (MURANTY, 1993). De cette manière, une évaluation de son importance peut être établie.

Un troisième moyen consiste à calculer l'héritabilité génotypique sur les moyennes générales des éléments sur tous les sites, en y intégrant la variance d'interaction dans le cas d'une analyse de la variance globale regroupant tous les sites; ensuite, la comparaison de celle-ci avec les héritabilités génotypiques calculées par site permet également d'apprécier l'impact pratique de cette interaction sur les gains génotypiques.

Les conséquences pratiques de ces phénomènes d'interaction sur la qualité de la sélection des génotypes peuvent aussi se mesurer par différentes techniques.

La méthode, considérée par NANSON (1967, 1968) comme la plus opérationnelle et la plus radicale, amène à comparer, pour une caractéristique, le gain génotypique direct pour un site donné (ou bloc) au gain génotypique indirect que l'on obtient pour ce même site en sélectionnant les meilleurs éléments génétiques à partir d'un autre site (ou bloc). Ce gain génotypique indirect, pour une caractéristique déterminée dans un site y à partir d'une sélection effectuée dans le site x , se calcule comme suit (NANSON, 1967):

$$\Delta G_{y/x} = i_x r_p CV_{p_y}$$

où i_x = différentielle de sélection appliquée à x , c'est-à-dire la différence, exprimée en unité d'écart-type¹², entre la moyenne générale et la moyenne de la sélection,
 r_p = corrélation phénotypique des moyennes par élément génétique entre les sites testés,
 CV_{py} = coefficient de variation phénotypique pour la caractéristique y .

Notons que cette formule est le résultat de la simplification d'une autre formule plus complexe (NANSON, 1988) rendue possible en supposant que la corrélation environnementale (r_E), entre les deux sites, soit égale à 0, ce qui *a priori* doit être correct dans le cas de ce type de test où les éléments génétiques testés sont installés de manière tout à fait aléatoire et indépendante dans les différents sites; l'hypothèse contraire signifierait en effet que si un élément génétique bénéficie d'un environnement plus favorable par rapport à d'autres éléments dans un des sites, il serait également placé dans des conditions similaires dans les autres, ce qui ne saurait être le cas.

Une autre méthode, plus classique et également utilisée dans ce contexte, consiste à calculer les coefficients de corrélation de rang (DAGNELIE, 1975). Ceux-ci permettent de mesurer l'importance des changements de classement des éléments génétiques testés entre les sites où ils sont représentés.

Enfin, la notion d'écovalence introduite par WRICKE (1964) permet notamment d'estimer la contribution d'un génotype donné à l'interaction génotype-environnement calculée pour l'ensemble de l'expérience étudiée (NIELSEN et ROULUND, 1996; SANTI *et al.*, 1998).

2.2.3. Impact des interactions "clone x site" en milieu forestier

Les données scientifiques illustrant les interactions "clone x site" concernant les propriétés physiques et mécaniques du bois chez le Mélèze sont pratiquement inexistantes.

A notre connaissance, la seule référence disponible fait état d'une corrélation phénotypique assez élevée ($r_p = 0,72^{**}$) pour le module d'élasticité mesuré sur arbres debout, dans un test constitué de 25 clones de Mélèze du Japon et établi en deux sites (TAKATA *et al.*, 1989). Ce résultat serait ainsi synonyme d'une bonne stabilité clonale au travers des deux sites testés.

¹² Dans le cas d'une distribution normale réduite, i peut être calculé *a priori*, à partir de tables (ex.: NANSON, 1967).

Si l'on étend la recherche à d'autres espèces multipliées par voie végétative, quelques informations supplémentaires peuvent être obtenues.

Sur Epicéa commun, la qualité du bois ne semble pas être très sensible aux variations dans l'espace et dans le temps tout autre paramètre étant fixé (NEPVEU, 1984).

Sur Epicéa commun toujours, MOTHE (1983) a fait état, dans une plantation clonale installée en trois sites, d'interactions "clone x site" de niveau variable pour la caractéristique de densité. CHANTRE et GOUMA (1994), à partir d'un test présent dans deux sites et comportant huit clones communs, n'ont observé aucune différence entre les classements des clones obtenus à partir de l'infradensité du bois à largeur de cerne fixée. Ils ont fait le même constat quand ils prenaient en compte trois classes d'âge (4-6, 7-9 et 10-12 ans). BIROT et NEPVEU (1979) ont aussi fait état d'une corrélation positive existant entre les ortets et les ramets installés dans des sites différents pour la densité du bois.

Sur *Pinus taeda*, McKEAND *et al.* (1997), pour un test de descendances établi dans sept sites, ont observé un niveau faible d'interaction entre les éléments génétiques et les sites pour la densité du bois. Par ailleurs, lorsqu'ils ont combiné la densité et la croissance sous forme d'indice, l'interaction apparaissait alors nettement plus importante.

Sur Peuplier (*Populus deltoides* Bartr.), FARMER (1970), à partir de 30 clones mis en pot et soumis pendant une saison de végétation à deux types d'alimentation en eau, l'une favorable, l'autre stressante, a obtenu une interaction "clone x traitement" significative. Il relativisait cependant ce résultat en mettant en évidence une composante de variance d'interaction très faible (moins de 10 % de la composante de variance clonale) ainsi qu'un coefficient de corrélation de rang de 0,87 indiquant des changements de classement des clones très limités.

Ces quelques résultats semblent donc montrer un niveau d'interaction "clone x site" assez faible pour les caractéristiques technologiques du bois.

Cependant, si ces tendances ne se confirmaient pas chez le Mélèze hybride, la stratégie d'amélioration génétique devrait être adaptée afin d'en tenir compte.

Pour cela, deux solutions peuvent être envisagées (SAINT CLAIR et KLEINSCHMIT, 1986). La première consiste à définir, à l'intérieur de l'aire de plantation, des zones au sein de chacune desquelles une variété particulière sera

élaborée causant de ce fait un surcoût important dans les programmes à mettre en œuvre. La seconde solution, moins efficace sur le plan de l'amélioration, vise à sélectionner des clones stables pour les différents sites testés, ce qui aboutit cependant à une réduction du gain génotypique plus ou moins importante.

2.2.4. Sélection précoce et corrélations juvéniles-adultes appliquées aux caractéristiques technologiques du bois.

NANSON (1968) a défini cette notion comme suit: "un test précoce est une épreuve permettant de déterminer une ou plusieurs caractéristiques d'un matériel génétique situé à un stade de développement peu avancé (exemple : graines, jeunes plants) en vue de prévoir certaines caractéristiques de ce même matériel à un stade plus avancé (exemple: arbre)".

La mise en place d'une stratégie d'amélioration génétique performante basée sur la sélection de matériel jeune dépend, en outre, de plusieurs conditions synthétisées par la formule suivante (NANSON, 1988):

$$\Delta G_{y/x} = i_x h_{Gx} h_{Gy} r_G \sigma_{Py}$$

où i_x = différentielle de sélection appliquée à x,
 h_G = racine carrée de l'héritabilité génotypique pour les caractéristiques x ou y,
 r_G = corrélation génotypique des moyennes par élément génétique entre les sites ou les stades testés,
 σ_{Py} = écart-type phénotypique pour la caractéristique y.

La première condition, pour rendre ce travail de sélection efficace, est d'avoir une héritabilité génotypique et un écart-type élevés pour la caractéristique étudiée au stade mature.

La seconde est l'existence d'une héritabilité élevée pour cette caractéristique au stade précoce.

Si ces deux premières conditions sont respectées, la valeur de la sélection va donc dépendre du niveau de la corrélation génotypique existant entre les caractéristiques choisies aux deux stades étudiés.

En matière de corrélations juvéniles-adultes ciblant les caractéristiques technologiques du bois, outre l'étude de la liaison parents-descendants, notamment utilisée par NANSON (1968) ainsi que par POLGE et ILLY

(1968), qui ne correspond pas à notre cas, nous pouvons classer les différentes publications consultées en trois catégories. Elles concernent les liaisons entre ortets et ramets, entre cernes d'un même arbre et entre différents ramets ou plants d'âges variables.

2.2.4.1. *Liaison entre ortets et ramets*

Sur Epicéa commun, BIROT et NEPVEU (1979) ainsi que MOTHE (1983) ont confirmé les résultats obtenus précédemment par ERICSON (1960a et 1960b) en observant une liaison ortets-ramets assez étroite pour l'infradensité mesurée sur carotte de sondage. Dans ces tests, les ramets étaient constitués par des greffes.

Ces résultats semblent encourageants surtout si l'on tient compte des influences négatives que pourraient avoir les phénomènes de topophysie (influence de la zone de prélèvement du greffon ou de la bouture) et de cyclophysie (influence du stade de développement ou de l'âge du plant-mère) (FIELDING, 1970), ainsi que de l'impact que peut avoir la technique de multiplication ou les portes-greffes sur les clones multipliés (NICHOLLS et BROWN, 1971).

2.2.4.2. *Liaison entre cernes d'un même arbre*

Une autre approche, beaucoup plus fréquente, consiste en l'étude des caractéristiques du bois d'arbres âgés, à partir de l'analyse des cernes répartis entre la moelle et l'écorce, à une hauteur donnée. Dans ce cas, le changement d'année calendaire est considéré sur le même pied qu'un changement de milieu qui serait soumis à d'autres conditions climatiques ou traitements sylvicoles.

Ces études se réalisent habituellement sur carottes de sondage prélevées à hauteur d'homme.

Pour les Mélèzes du Japon, d'Europe et laricin, VERVILLE (1981) a obtenu des coefficients de corrélation phénotypiques très hautement significatifs pour les infradensités mesurées sur les parties de carottes proches de la moelle et celles proches de l'écorce.

C'est aussi le cas pour DERET et KELLER (1979) qui ont observé de très bonnes corrélations entre les stades juvénile et mature pour les Mélèzes d'Europe, du Japon et hybride; ces dernières sont très hautement significatives pour les densités moyenne et maximale de cerne ainsi que pour le contraste de

densité; elles sont légèrement plus faibles pour la densité minimale tout en restant cependant significatives.

Au niveau clonal, KOIZUMI *et al.* (1990b) ont également mis en évidence, pour le Mélèze du Japon, des corrélations hautement significatives entre la densité du bois situé à moins de 5 cm de la moelle et au-delà ($n = 76$, $r = 0,64^{**}$).

Au niveau individuel, KEITH et CHAURET (1988) ont observé une stabilité des classements, chez le Mélèze d'Europe, dès l'âge de sept ans pour l'infradensité dans les deux sites étudiés.

Quand cette évaluation s'étend à d'autres résineux, les conclusions apparaissent similaires (ELLIOTT, 1970).

Plus particulièrement, BIROT et NEPVEU (1979) ont obtenu une bonne corrélation juvénile-adulte sur Epicéa commun. CHANTRE et GOUMA (1994) ont conclu de la même manière à la possibilité de sélectionner efficacement pour la densité, dès l'âge de 6 ans depuis la plantation, dans des tests de clones d'Epicéa commun installés en forêt depuis 12 ans. La qualité de ce type de relation est aussi confirmée par LARSEN *et al.* (1997) pour un test comportant 21 clones d'Epicéa commun, cette fois entre 5 et 21 ans.

Les données fournies par COSTA E SILVA *et al.* (1994) et LEE (1997) laissent également apparaître des possibilités de sélection précoce, respectivement au niveau clonal et au niveau "famille" chez l'Epicéa de Sitka.

Ces tendances sont aussi observées pour les clones de Peuplier. NEPVEU *et al.* (1978) mettent en évidence des coefficients de corrélation génotypiques hautement significatifs dans un test de Peupliers noir et hybride représentés respectivement par 23 et 28 clones et deux ramets par clone.

Il en est de même sur *Pinus radiata*, pour lequel HARRIS (1963) a obtenu une bonne corrélation ($r = 0,72^{**}$) entre la densité du bois de cœur et celle du bois prélevé en périphérie du tronc. Il a cependant jugé cette relation insuffisante pour prédire efficacement la densité du bois mature sur base de celle du bois proche de la moelle.

Sur *Pinus taeda*, TALBERT *et al.* (1983) qui comparaient la densité de 10 cernes proches du cœur à celle des 10 suivants dans un test de descendance ont obtenu une corrélation génétique très élevée de 0,88.

Enfin, pour une plantation de *Picea mariana* établie au Québec, KOUBAA *et al.* (2000) ont conclu qu'il faut attendre la douzième année pour pouvoir prédire, à partir de la masse volumique de l'ensemble des cernes mesurés à hauteur d'homme, la masse volumique moyenne des arbres de 30 ans.

Cet ensemble de travaux laisse ainsi apparaître qu'il existe bien des possibilités, pour plusieurs espèces résineuses, de sélectionner, de manière efficace, des éléments génétiques présentant une densité élevée dès le stade juvénile, c'est-à-dire avant 10 ans.

2.2.4.3. Liaison entre ramets d'âges variables

Ce type d'étude apparaît peu répandu: en témoigne la pauvreté de la littérature.

Les seules données dont nous disposons en résineux concernant un test de clones d'Epicéa commun présents à la fois en pépinière (plants âgés de 3 ans) et en forêt (plants âgés de 12 ans) dans lequel aucune liaison significative n'a pu être mise en évidence entre les différentes mesures d'infradensité (CHANTRE et GOUMA, 1994).

Ces résultats diffèrent de ceux obtenus en feuillus, par NEPVEU *et al.* (1978) qui mettent en évidence des coefficients de corrélation génotypiques hautement significatifs pour l'infradensité mesurée sur plants d'un an et arbres adultes d'un test de Peupliers noir et hybride représentés respectivement par 23 et 28 clones et deux ramets par clone.

2.3. Importance des marqueurs moléculaires en amélioration des arbres forestiers

Avec le développement récent des marqueurs moléculaires dans le secteur de l'amélioration génétique des plantes, il est également utile d'évaluer l'intérêt que peuvent présenter ces nouvelles technologies dans la perspective de l'estimation indirecte des caractéristiques technologiques.

Depuis le début des années 80, plusieurs types de marqueurs d'ADN sont utilisés en amélioration génétique des plantes. Il s'agit notamment des techniques RFLPs (Restriction Fragment Length Polymorphisms) et RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNAs) développées depuis 1990, et plus récemment encore de l'AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) et des microsatellites.

A côté des nombreuses applications liées à l'étude et à la gestion de la diversité génétique (BINELLI et BUCCI, 1994; KREMER *et al.*, 1994; SCHEEPERS *et al.*, 1997), à l'identification spécifique (SCHEEPERS *et al.*, 2000) ou clonale (FRASCARIA *et al.*, 1993; SCHEEPERS *et al.*, 1997) et à l'estimation du degré de parenté entre différents génotypes permettant d'optimiser le choix des croisements (PATERSON *et al.*, 1991), ces techniques se développent également rapidement dans le domaine de l'amélioration proprement dite (GALLAIS, 1993; PLOMION *et al.*, 1996). On parle alors d'amélioration génétique assistée par marqueurs.

Certains résultats prometteurs ont déjà été obtenus notamment sur Mélèze (ARCADE, 1995; ARCADE *et al.*, 1996; ARCADE *et al.*, 2000), sur Peuplier (BRADSHAW et STETTLER, 1995), sur Pin maritime et sur Eucalyptus (GRATTAPAGLIA *et al.*, 1995; PLOMION *et al.*, 1996).

Ces techniques reposent sur le principe de la mise en évidence de liaisons entre certains marqueurs moléculaires et les régions génomiques contenant le ou les gènes impliqués dans l'expression de la caractéristique à améliorer.

A l'exception de quelques cas particuliers (MICHELMORE *et al.*, 1991), la mise en oeuvre de ces techniques n'est efficace à l'heure actuelle que si l'on dispose de populations issues de croisements contrôlés (F1, F2, backcross...) représentées par un grand nombre d'individus (d'une cinquantaine à plusieurs centaines d'individus; PLOMION *et al.* (1996)) et pour lesquelles il existe une variabilité suffisante pour la caractéristique étudiée.

Si ce type de matériel est relativement aisé à obtenir pour des plantes agricoles, cela n'est réalisable, dans des délais courts en amélioration forestière, que sur des espèces qui fructifient à un âge précoce, dont les croisements sont simples à réaliser, tout en sachant que la grande taille du génome des arbres forestiers augmente d'autant plus le temps nécessaire à l'élaboration des cartes génétiques.

Dans le cas du Mélèze, espèce répondant partiellement à ces critères, l'obtention de graines F2 est envisageable dans un délai de 5 à 10 ans.

Pour les caractéristiques de croissance ou de qualité du bois, dans l'état actuel des connaissances, il faut ajouter un minimum de 10 à 20 ans pour pouvoir contrôler leur expression.

Dans le cadre du présent travail, la nature du matériel et le faible nombre d'individus disponibles ne permettent pas d'envisager une telle approche. Cette

étude pourrait cependant apporter des informations très utiles, d'une part, sur l'importance de la variabilité génétique des caractéristiques technologiques et, d'autre part, sur les techniques de mesure à utiliser, afin de mieux évaluer les relations susceptibles d'exister entre ces caractéristiques et les marqueurs moléculaires.

2.4. Conclusions

A partir de cette revue bibliographique traitant essentiellement d'espèces proches du Mélèze hybride, les principales conclusions à prendre en compte pour mieux cibler le matériel expérimental et optimiser le choix des méthodes à utiliser dans ce travail, peuvent être synthétisées comme suit:

- la particularité des caractéristiques technologiques du bois juvénile ainsi que l'impact négatif du bois de compression sur les caractéristiques mécaniques du bois sont deux éléments importants à considérer dans le cadre d'études portant sur du matériel jeune;
- la composante génétique de la variabilité de la masse volumique et du module d'élasticité apparaît importante;
- bon nombre d'auteurs considèrent que la mesure de la masse volumique allie rapidité, simplicité et bonne fiabilité pour évaluer, de manière indirecte, les caractéristiques mécaniques du bois;
- la masse volumique des carottes de sondage se mesure aisément par la méthode de Keylwerth, s'il s'agit d'échantillons de petites dimensions, ou par la méthode hydrostatique; les autres méthodes citées par la littérature sont généralement plus lentes et plus contraignantes;
- en forêt, le Pilodyn semble être l'appareil le plus efficace et le plus approprié, compte tenu de sa fiabilité et de sa rapidité, pour évaluer indirectement la masse volumique des cernes extérieurs sur arbres debout;
- les phénomènes d'interaction "clone x site" semblent bien exister pour les caractéristiques technologiques du bois pour plusieurs espèces. Ils ne semblent cependant pas affecter fortement les classements obtenus dans les différents sites;
- les corrélations "juvéniles-adultes" semblent assez bonnes pour les caractéristiques technologiques; certains exemples présentent cependant

des niveaux de liaisons faibles surtout lorsque les études concernent des cernes très proches de la moelle;

- la vitesse de croissance apparaît négativement corrélée avec la qualité du bois bien qu'au niveau individuel, l'intensité des relations puisse être très faible;
- les marqueurs moléculaires semblent être des outils suffisamment intéressants pour être utilisés, à l'avenir, dans des programmes d'amélioration génétique de différentes essences forestières.

Dans le cas particulier du Mélèze hybride, il s'avère que peu d'études abordent les préoccupations que notre travail tente de rencontrer.

De nos investigations bibliographiques, il se confirme donc bien que, pour la majorité des caractéristiques technologiques du bois, les recherches doivent être approfondies sur le plan génétique. C'est principalement le cas pour :

- le niveau d'héritabilité et de variabilité de ces caractéristiques et principalement du module d'élasticité;
- les niveaux d'interaction "clone x site";
- l'intensité des corrélations "juvéniles-adultes";
- l'intensité de l'impact que peut avoir la sélection de matériels génétiques possédant un potentiel de croissance élevé sur les propriétés mécaniques;
- la variabilité des ajustements exprimant la masse volumique et le module d'élasticité en fonction de la largeur des cernes et de l'âge du matériel;
- la variabilité des ajustements exprimant le module d'élasticité en fonction de la masse volumique;
- des méthodes indirectes d'évaluation du module d'élasticité.

Ces conclusions permettent de définir la stratégie qui sera suivie dans le cadre de cette thèse qui reprendra deux objectifs principaux.

1. Le premier objectif concerne l'évaluation du potentiel d'amélioration génétique du module d'élasticité qui sera abordé dans le chapitre 3. Il s'attachera à étudier la variabilité et l'héritabilité génotypiques de cette

caractéristique très peu connues jusqu'à présent. S'il s'avère que ce potentiel d'amélioration génétique existe bien, l'impact d'une telle sélection sur d'autres caractéristiques telles que la croissance ou d'autres propriétés mécaniques, sera évalué. Enfin, les méthodes indirectes d'estimation du module d'élasticité identifiées comme potentiellement efficaces (masse volumique, Pilodyn, Sylvatest) seront testées.

2. En vue de réduire le temps nécessaire à l'évaluation des tests clonaux et de vérifier l'efficacité de ce travail de sélection à l'échelle régionale, le chapitre 4 étudiera le potentiel d'amélioration de la masse volumique en pépinière, pour lequel aucune référence concernant le Mélèze hybride n'est disponible. Le chapitre 5 permettra alors de contrôler la stabilité de ces résultats tant sur le plan spatial (interaction clone x site) que temporel (corrélation juvénile-adulte).

Les résultats obtenus dans ces trois chapitres permettront alors d'évaluer l'intérêt d'inclure les caractéristiques mécaniques dans le programme de sélection clonale chez le Mélèze hybride et de proposer une démarche pour le mettre en œuvre (chapitre 6).

Chapitre 3. **Sélection clonale directe et indirecte sur le module d'élasticité**

3.1. Introduction

La mise en place d'un programme de sélection clonale chez le Mélèze hybride, prenant en compte le module d'élasticité, ne peut s'envisager que s'il existe, d'une part, une variabilité importante de cette caractéristique entre clones et que si, d'autre part, cette caractéristique est suffisamment héritable.

Ces deux points seront abordés dans la première partie de ce chapitre.

Pour être rentable, un programme de sélection exige aussi des coûts de mise en œuvre faibles pour un bénéfice aussi grand que possible. Or, il est bien connu que la mesure du module d'élasticité déterminée suivant les normes en vigueur requiert de nombreuses étapes de préparation longues et coûteuses. Il est donc primordial, si l'on veut mettre en place un tel programme, d'utiliser des protocoles d'évaluation indirecte qui soient à la fois plus rapides et financièrement supportables.

Pour analyser objectivement cette question et proposer une solution opérationnelle, différents types de mesure de la masse volumique du bois et les mesures à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest, supposées être de bons indicateurs du module d'élasticité, seront ainsi évaluées dans la seconde partie de ce chapitre.

Pratiquement, nous décrirons le matériel expérimental (§3.2) et les méthodes statistiques retenues (§3.3).

Ensuite, l'analyse des résultats sera présentée et structurée en quatre objectifs majeurs.

Le module d'élasticité sera tout d'abord étudié en détail (§3.4.1); les conséquences d'une sélection clonale pour le module d'élasticité sur d'autres caractéristiques importantes pour le forestier et l'utilisateur du bois seront alors analysées; par la suite, différentes méthodes d'évaluation indirecte du module d'élasticité seront étudiées et leur efficacité comparée (§3.4.3 et §3.4.4).

Enfin, le paragraphe 3.5 synthétisera les principaux résultats découlant de ce chapitre.

3.2. Matériel expérimental

3.2.1. Origine du matériel expérimental

Le matériel expérimental est constitué de boutures prélevées sur de jeunes plants de Mélèze hybride issus de graines produites par pollinisation libre dans le verger de Halle (n°506DE) composé d'un ensemble de 42 clones génétiquement diversifiés de Mélèzes du Japon et d'Europe. Ces boutures ont été insérées à la pépinière de Groenendaal au printemps 1979. Après 3 années de croissance, elles ont été installées en forêt, au printemps 1982, dans le cantonnement de Virton en parcelles "mono-arbre" de manière complètement aléatoire et avec un nombre variable de répétitions. Ce site riche, bien alimenté en eau (alimentation latérale) et protégé des grands vents est particulièrement favorable à la croissance du Mélèze.

Les principales caractéristiques de l'expérience sont présentées ci-après:

Promoteur - installateur: NANSON.

Numéro d'expérience: 104.401.12.3/B79.

Bouturage: printemps 1979, Groenendaal.

Plantation: printemps 1982.

Commune: Robelmont.

Lieu-dit: La Cave.

Situation géographique: - longitude: 5° 31',
 - latitude: 49° 36',
 - altitude: 300 m.

Pente: légère pente ouest.

Climat¹:

- température moyenne annuelle: 8,5 °C,

- période de végétation:

* température supérieure à 10 °C = 160 jours,

* température supérieure à 5 °C = 225 jours,

- précipitations annuelles: 950 mm.

Situation géomorphologique: bas de pente, bien abritée.

Nature géologique: sable et grès de Virton.

Nature pédologique: sol limono-sableux sec.

Végétation préexistante: forêt mélangée (chênes, frênes, érables, hêtres).

Association végétale: *Luzulo-fagetum festucetosum*.

¹ Données issues de PONCELET et MARTIN (1947).

Cette plantation, effectuée à des écartements de 2,5 sur 2,5 m, n'avait pas subi d'éclaircies avant le prélèvement du matériel. A cette date (printemps 1996), elle était âgée de 14 ans (17 ans depuis le bouturage).

Il est à noter que les ortets utilisés (Tableau 3.2.1) pour la production des boutures n'ont pas exactement le même âge physiologique; les âges extrêmes diffèrent de 7 ans. Cette différence ne devrait cependant pas avoir d'effets marqués car, d'après OLESEN (1982) et MOTHE (1983), des effets de cyclophysie² sur la masse volumique du bois seraient négligeables, voire nuls, chez l'Epicéa commun, espèce montrant, comme le Mélèze, une corrélation

Tableau 3.2.1 Informations générales relatives aux clones testés dans le site expérimental de Virton.

Numéro Simplifié	Numéro du clone ³	Numéro d'arbre-mère	Année zéro ⁴	Date de sélection	Lieu de sélection
1	DE401	E19	1973	02/76	Groenendaal
5	DE409	D98	1973	02/76	Groenendaal
9	DE413	E19	1973	02/76	Groenendaal
12	DE417	E19	1968	03/76	Neuville
13	DE418	E19	1968	03/76	Neuville
15	DE425	D87	1966	12/77	La Reid
17	DE428	-	1971	05/79	Ethe
18	DE429	-	1971	05/79	Ethe
19	DE430	-	1971	05/79	Ethe
20	DE431	-	1971	05/79	Ethe
21	DE432	-	1971	05/79	Ethe
22	DE433	-	1971	05/79	Ethe
27	DE438	-	1971	05/79	Ethe
28	DE439	-	1971	05/79	Ethe
29	DE440	-	1971	05/79	Ethe
30	DE441	-	1971	05/79	Ethe

négative entre croissance et masse volumique. Les mêmes conclusions ont été tirées par MORGENSTERN (1987) pour la croissance chez *Larix laricina*.

² Cyclophysie: effet de l'âge physiologique des donneurs sur le comportement des boutures ou explants.

³ DE: Mélèze hybride; D: Mélèze du Japon; E: Mélèze d'Europe.

⁴ AZ: année zéro, soit dans ce cas, l'année précédant l'insertion des semis d'où sont issus les ortets.

OLESEN (1982) a ajouté également que les changements de propriétés du bois sont à mettre principalement en relation avec les processus de maturation du cambium et que, dans ces conditions, la forme mature du bois ne peut se transmettre par voie végétative. Il découle ainsi de ce principe que chaque ramet forme du bois juvénile quel que soit l'âge de l'ortet dont il est issu.

Ajoutons également que le matériel étant jeune, les risques d'apparition d'effets de cyclophysie sont faibles.

3.2.2. Choix du matériel expérimental au sein de la plantation

Les arbres disponibles étant limités en nombre et en taille, le choix des clones et des ramets a été effectué en tenant compte de deux contraintes liées aux objectifs du travail.

D'une part, l'utilisation d'éprouvettes standardisées nécessaires à la mesure du module d'élasticité nous imposait des contraintes de dimensions des arbres, essentiellement de grosseur. C'est ainsi que la circonférence minimale à 1,3 m a été limitée à 50 cm, ce qui éliminait environ un tiers des plants du site expérimental.

D'autre part, l'étude du niveau clonal nous imposait un prélèvement minimum de deux ramets par clone.

Tenant compte de ces contraintes, mais également du temps nécessaire à la préparation et à la mesure de ce matériel, 32 arbres ont été prélevés au hasard dans la parcelle. Pour optimiser l'étude de la variabilité au niveau clonal, nous avons opté pour un nombre maximal de clones, à savoir 16, représentés chacun par deux ramets. Les caractéristiques principales de ces arbres sont présentées au tableau 3.2.2.

Tableau 3.2.2 Description générale de l'échantillon retenu. Mesures réalisées au cours de l'hiver 1995.

Caractéristique	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum	CV _P (%)
Circonférence à 1,3 m (cm)	63	5	53	77	7,9
Hauteur totale (m)	16,0	1,2	13,7	18,2	7,5

3.2.3. Prélèvement du matériel expérimental

3.2.3.1. *Eprouvettes normalisées*

En vue d'expliquer la plus grande part possible de la variabilité observée au niveau des principales caractéristiques mesurées, un échantillon prenant en compte la variabilité interne de l'arbre a été choisi (RICHARDSON, 1961) selon une modalité présentée dans la figure 3.2.1.

Compte tenu de l'évolution des caractéristiques technologiques du bois en fonction de la hauteur de prélèvement mise en évidence notamment par POLGE et ILLY (1968) ou par KEITH et CHAURET (1988) ainsi que de l'orientation décrite, entre autres, par OLESEN (1973) et MOTHE (1983), trois billons par arbre de 1,5 à 2 m ont été découpés dans les 5 à 6 premiers mètres du fût.

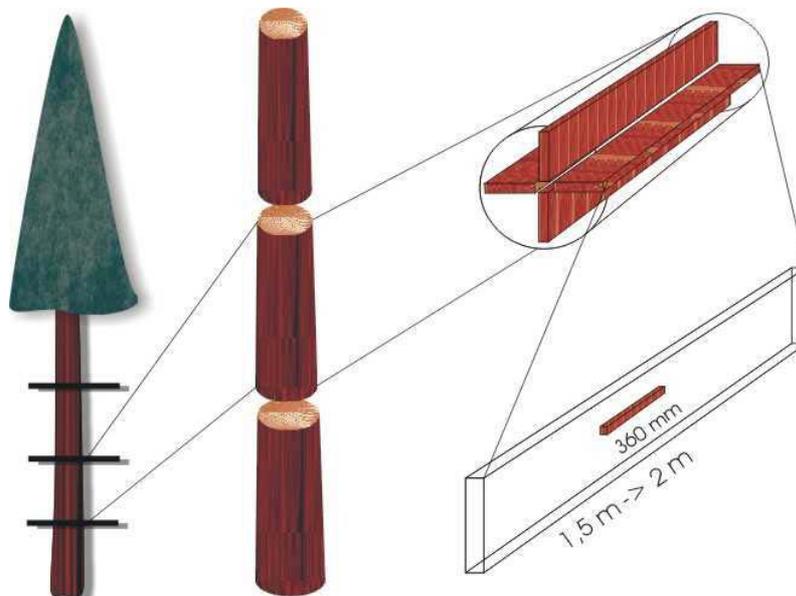


Figure 3.2.1 Mode de prélèvement des éprouvettes standardisées.

Dans chacun de ces billons, quatre éprouvettes normalisées, c'est-à-dire une par orientation, de dimensions 360x20x20 mm, ont été prélevées au niveau de l'aubier afin d'éviter les défauts fréquents à proximité directe du cœur. Les orientations Sud-Ouest, Sud-Est, Nord-Est et Nord-Ouest du tronc ont été sélectionnées sachant que l'axe Sud-Ouest Nord-Est correspond à la direction des vents dominants susceptibles de provoquer l'apparition de bois de compression.

Finalement, chaque éprouvette a été positionnée dans les différents plateaux de façon aléatoire dans une zone sans défaut. Ces plateaux avaient été préalablement été soumis au séchage de façon à amener l'humidité à un taux voisin de 12 %.

Au total, 12 éprouvettes par arbre ont donc été prélevées.

Elles ont séjourné en enceinte à ambiance contrôlée jusqu'à stabilisation de leur humidité à 12 %, cette humidité étant maintenue tout au long de essais.

Nous avons, en outre, appliqué la norme NF B 51-003 (AFNOR, 1985) pour la préparation de ces éprouvettes sans défauts avec cependant quelques restrictions (épaisseur des plateaux, courbure des cernes), étant donné le faible diamètre des grumes utilisées.

En appliquant cette norme, nous avons écarté l'idée d'évaluer l'impact des nœuds qui sont une source d'hétérogénéité importante, mais difficile à évaluer à l'aide du matériel expérimental disponible.

Nous avons donc axé notre travail sur l'évaluation du module d'élasticité du bois sans nœud car, dans la perspective d'une sylviculture intensive conduisant à la formation de nœuds d'un gros diamètre, seul le bois élagué à grande hauteur devrait pouvoir satisfaire aux critères de classement de ce matériau pour l'usage en structure.

3.2.3.2. Barrettes

Deux disques d'une épaisseur d'environ 1 à 2 cm ont été également prélevés au sommet du billon de base. Un trait de scie a été ensuite donné du côté Sud-Sud-Ouest, sur une profondeur de $\frac{3}{4}$ du rayon, pour éviter les fentes lors du séchage. Ils ont ensuite été placés en chambre conditionnée (20 °C, 65 % d'humidité relative) jusqu'à stabilisation du taux d'humidité du bois à 12 %.

Quatre barrettes par arbre, correspondant aux quatre rayons de prélèvement des éprouvettes normalisées (S-O, S-E, N-E et N-O), ont été ensuite sciées (Figure 3.2.2), une barrette étant prélevée dans chacun des deux disques disponibles par arbre afin de pouvoir disposer de la partie centrale pour chacune d'elles. Ces barrettes avaient une épaisseur de trois millimètres. Le taux d'humidité (12 %) a été maintenu jusqu'à la fin de l'essai.

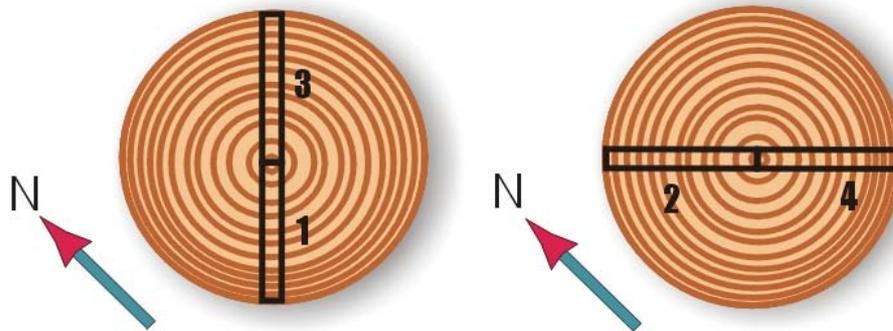


Figure 3.2.2 Orientation et mode de numérotation des barrettes prélevées sur disques.

3.2.4. Caractéristiques étudiées

3.2.4.1. Mesures en forêt

Les caractéristiques évaluées, avant abattage ou avant découpe, dans le cadre de cette étude sont:

- la circonférence à 1,30 m mesurée sur écorce (Circ, ruban, précision de 1 cm),
- la hauteur totale (H, ruban, précision de 10 cm),
- la mesure de pénétration d'une aiguille métallique réalisée à une hauteur de 1,3 m et sur écorce à l'aide du Pilodyn (Pil, aiguille de 2 mm de diamètre, énergie de projection de 6 J, précision de 1 mm), deux mesures effectuées dans les directions S-E et N-O,
- la vitesse de traversée d'une onde ultrasonique au sein du tronc (Vus, m/s) mesurée suivant l'axe du tronc à l'aide d'un appareil Sylvatest, entre deux points distants de 150 cm, l'émetteur et le récepteur étant introduits dans un trou foré de 6 mm de diamètre, à 45° d'inclinaison, pénétrant d'environ 2 cm dans le bois (Figure 3.2.3),
- la sinuosité correspondant à la moyenne de deux cotations des courbures observées sur les 6 premiers mètres du fût dans 2 directions perpendiculaires (F, 1 = très sinueux à 3 = bien droit).

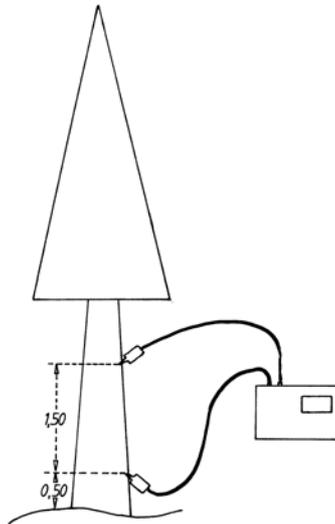


Figure 3.2.3 Mode de mesure de la vitesse ultrasonique réalisée à l'aide d'un Sylvatest sur arbre debout.

D'autres mesures, effectuées précédemment sur l'ensemble des arbres du site, existent également. Nous disposons notamment de:

- la circonférence sur écorce et à hauteur d'homme en 1995 (C95, ruban, précision de 1 cm),
- la mesure réalisée à l'aide du Pilodyn dans les orientations Sud et Nord à hauteur d'homme et sur écorce en 1993 (Pil93, aiguille de 2 mm, énergie de projection de 6 J, précision 1 mm),
- l'épaisseur d'écorce dans les orientations Nord et Sud en 1993 (Epec, mesureur d'écorce, précision de 1 mm),
- la cotation de la forme en 1992 présentant quatre niveaux (F92, de 0 = très mauvaise à 3 = très bonne),
- la cotation de la forme en 1983 présentant six niveaux (F83, de 4 = très mauvaise à 9 = très bonne).

De la combinaison d'une partie de ces mesures découlent les estimations du volume et de la biomasse de la tige.

Le volume total de la tige, jusqu'au bourgeon terminal et sur écorce (V_{tot} , m^3), a été calculé par la formule du paraboléoïde (PARDE, 1961) adaptée pour tenir compte de la mesure de la circonférence réalisée à hauteur d'homme.

Il se calcule comme suit:

$$V_{tot} = \frac{c^2 h^2}{8\pi(h - 1,30)}$$

où c = circonférence sur écorce à 1,30 m exprimée en mètre,
h = hauteur totale de l'arbre exprimée en mètre.

Comme les données de volume total et de masse volumique dans la partie basse du tronc sont connues, il est possible d'évaluer globalement la masse de bois (BIOM, kg) produite au sein de la tige (HARRIS, 1963; LENZ, 1979; DEAN, 1990; PETTY *et al.*, 1990; BEAUDOUIN *et al.*, 1992).

Ne disposant pas de la mesure d'infradensité, le coefficient permettant de la calculer à partir de la masse volumique à 12 % d'humidité a été estimé par la mesure de ces deux caractéristiques sur un sous-échantillon. La biomasse (Biom, kg) de chaque arbre a alors été calculée en multipliant le volume sous écorce par la masse volumique à 12 % et par ce coefficient égal à 0,81.

3.2.4.2. Mesures en laboratoire

1° Mesures sur billon

Sur chaque billon, quatre mesures de la vitesse ultrasonique ont été effectuées en positionnant l'émetteur et le récepteur aux deux extrémités du billon et sur la section. Deux mesures ont été réalisées dans l'aubier, les deux autres dans le duramen symétriquement par rapport à la moelle et suivant un axe Nord-Sud.

2° Mesures sur éprouvette normalisée

Avant découpe des éprouvettes normalisées, une première série d'observations a été réalisée:

- nombre de cernes séparant l'écorce du cerne central de l'éprouvette, y compris ce dernier,
- nombre de cernes séparant la moelle du cerne central de l'éprouvette,
- hauteur de prélèvement correspondant à la distance séparant le pied de l'arbre du centre de l'éprouvette (en cm),
- unité de croissance (= âge de la bouture - nombre de cernes de l'unité considérée + 1),
- orientation (Sud-Ouest = 1, Nord-Ouest = 2, Nord-Est = 3, Sud-Est = 4).

Après découpe, les caractéristiques suivantes ont également été mesurées pour chaque éprouvette:

- largeur moyenne des cernes (L_{cern} , mm) mesurée sur les deux côtés de chaque coupe radiale de l'éprouvette,
- la masse volumique des éprouvettes (MV , kg/m^3) suivant la norme NBN 225 (IBN, 1956),
- présence de bois de compression (BC, échelle de 0 à 10): chacune des deux faces dans le sens radial a été divisée arbitrairement en cinq zones égales, l'évaluation de la présence de bois de compression s'est alors faite par simple comptage des zones où ce type de bois est présent (Figure 3.2.4),

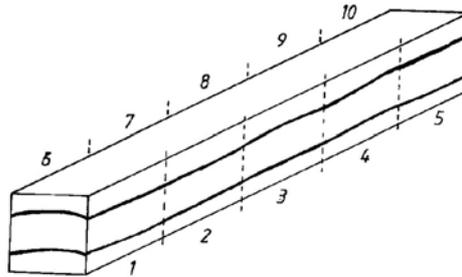


Figure 3.2.4 Identification des dix zones par éprouvette dans chacune desquelles la présence de bois de compression a été contrôlée.

- module d'élasticité en flexion statique⁵ (MOE, MPa) calculé suivant la norme NF B 51-016 (AFNOR, 1987) et mesuré sur une machine d'essais "Instron 5582",
- contrainte de rupture en flexion statique (MOR, MPa), communément appelée module de rupture, mesurée suivant la norme NBN 225 (IBN, 1956) et mesurée sur une machine d'essais "Instron 5582",
- contrainte de rupture en compression axiale (COMP, MPa) calculée suivant la norme NBN 225 (IBN, 1956) et mesurée sur une machine d'essais "Instron 5582",
- retrait volumétrique total (RVT, %) calculé suivant la norme NBN 225 (IBN, 1956) et mesuré sur des cubes de 20 mm de côté.

⁵ Afin d'éviter trop de lourdeur dans le texte, le terme "module d'élasticité" sera souvent préféré à "module d'élasticité en flexion statique".

3° Composantes microdensitométriques sur barrettes⁶

Les barrettes amenées à 3 mm d'épaisseur à l'aide de scies-fraises jumelées, ont été radiographiées en tenant compte des paramètres suivants:

- distance source-film: 210 cm,
- tension: 15 KV,
- intensité: 24 mA,
- durée de l'exposition: 20 minutes,
- type de film: Structurix D4 Agfa-Gevaert.

L'analyse des radiographies a été réalisée à l'aide du microdensitomètre Joyce Loeb MKIIC.

Les différentes caractéristiques mesurées (largeur en mm, masse volumique en kg/m³) au niveau de chaque cerne sont:

- la largeur totale du cerne (Lcern),
- la largeur de bois d'été, la limite entre bois d'été et bois de printemps étant définie par la limite de masse volumique égale à la moyenne entre les masses volumiques maximale et minimale (Lbe),
- la largeur du bois de printemps (Lbp),
- la masse volumique du bois de printemps (Dbp),
- la masse volumique du bois d'été (Dbe),
- la masse volumique moyenne du cerne (Dmoy),
- la masse volumique minimale qui correspond à la moyenne des 5 % des points qui présentent la masse volumique la plus faible (Dmin),
- la masse volumique maximale qui correspond à la moyenne des 5 % des points qui présentent la masse volumique la plus élevée (Dmax),
- le contraste qui correspond à la différence entre les masses volumiques maximale et minimale (Contr).

Signalons enfin qu'un test d'impact de la présence de résine sur ces mesures microdensitométriques avait été effectué au préalable et n'avait pas mis en évidence de différences significatives entre les échantillons avec et sans résine. Le matériel a donc été mesuré sur échantillons non dérésinés.

⁶ Mesures réalisées à la FUSAGx (Mesdames BAILLY et BAUVIN).

4° Angle du fil (Angfil, %)

La variabilité de cette caractéristique étant en partie de nature génétique, nous l'avons évaluée en mesurant l'angle maximum et l'angle moyen de cinq cernes de même âge depuis la moelle (entre 3 et 7 ans), zone qui correspond à l'angle du fil maximum observé dans plusieurs études (BRAZIER, 1967; NICHOLLS, 1967).

Pour ce faire, une rondelle de 7 cm d'épaisseur a été prélevée à un niveau situé entre 5 et 6 mètres de hauteur sur chacun des 32 arbres étudiés; dans celle-ci, un bloc diamétral de 4 cm de largeur a été prélevé. Les données correspondent à la moyenne de chacune des mesures effectuées dans chaque cerne sur les 2 faces opposées afin d'éviter les erreurs découlant de la non-perpendicularité de la barrette par rapport à l'axe du tronc. Les mesures successives ayant été rendues possibles par l'enlèvement des cernes à l'aide d'un ciseau à bois (Figure 3.2.5).

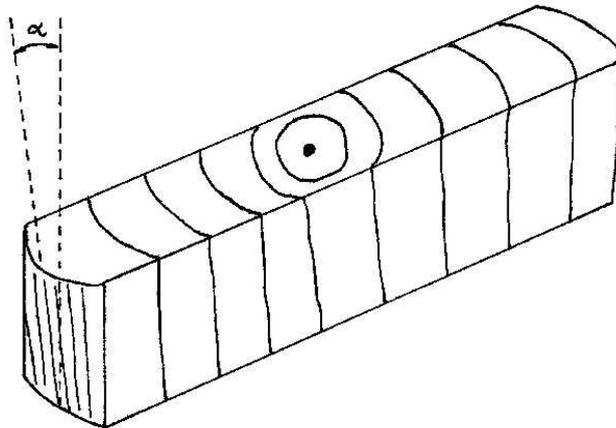


Figure 3.2.5 Mode de mesure de l'angle du fil.

5° Importance de l'aubier

Pour réaliser cette étude, quatre échantillons par arbre ont été prélevés à différents niveaux aux extrémités des plateaux issus des différents billons (Figure 3.2.6).

Chaque échantillon est ainsi constitué d'un petit bloc de bois passant par la moelle et orienté dans les sens Sud-Ouest Nord-Est.

Sur chacun d'eux, le nombre de cernes visibles (NAUB) dans l'aubier ainsi que la largeur moyenne de ceux-ci (mm) ont été mesurés de part et d'autre de la moelle.

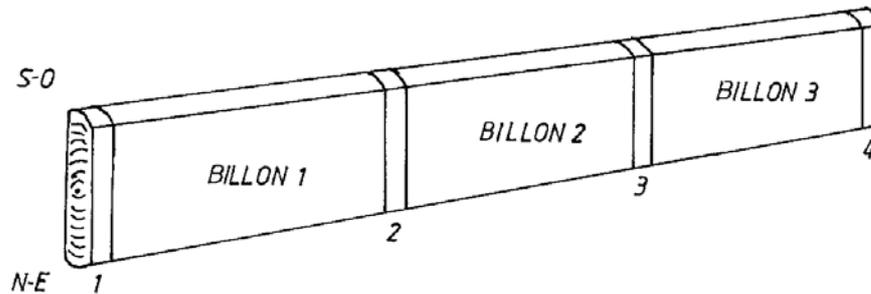


Figure 3.2.6 Zones de prélèvement des quatre échantillons par arbre destinés à l'évaluation de l'importance de l'aubier.

3.3. Méthodes statistiques

Au cours de ce chapitre, différentes méthodes statistiques ont été utilisées. Il s'agit principalement de l'analyse de la variance et de la détermination de différents types de coefficients de corrélation qui sont détaillés par la suite.

D'autres méthodes relatives à la régression ainsi qu'au test de parallélisme ont également été utilisées. Les principes de ces dernières sont détaillés dans DAGNELIE (1975).

L'ensemble de ces analyses ont été réalisées sur SAS version 6.12 ou sur le logiciel MONO⁷.

3.3.1. Analyse de la variance

3.3.1.1. Caractéristiques mesurées sur éprouvettes

L'analyse de la variance des caractéristiques mesurées sur éprouvettes a été réalisée à partir d'un modèle mixte partiellement hiérarchisé à quatre critères de classification où les facteurs "Clone" et "Ramet dans Clone" sont considérés

⁷Logiciel développé au Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois par Ir RIBOUX en 1995.

comme aléatoires⁸, et les facteurs "billon" et "orientation" comme fixes (DUPONT, 1984).

En effet, les clones sélectionnés constituent un échantillon aléatoire de l'ensemble des clones potentiellement utilisables parmi l'ensemble de la population issue du verger de Halle.

Chaque ramet sélectionné est un plant pris au hasard parmi un ensemble donné dont la circonférence à hauteur d'homme a atteint au moins 50 cm.

Les billons et orientations correspondent à des zones particulières de l'arbre et sont choisis de manière délibérée.

Le modèle s'écrit comme suit:

$$Y_{ijkl} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + b_k + o_l + (Cb)_{ik} \\ + (Co)_{il} + bR(C)_{ijk} + oR(C)_{ijl} + (bo)_{kl} + (Cbo)_{ikl} + boR(C)_{ijkl}$$

avec μ = moyenne de la population,

C_i = effet du clone i (i compris entre 1 et 16),

$R(C)_{ij}$ = effet du ramet j dans clone i (j valant 1 ou 2),

b_k = effet du billon k (k compris entre 1 et 3),

o_l = effet de l'orientation l (l compris entre 1 et 4),

et les différentes interactions combinant les facteurs principaux.

Le fait de ne prélever qu'une seule éprouvette par échantillon a comme conséquence de rendre l'estimation de la variance résiduelle théoriquement impossible puisqu'elle est confondue avec une interaction d'ordre 3.

L'évaluation des espérances mathématiques des carrés moyens ainsi que la manière dont sont obtenues les valeurs F de Snedecor en vue des tests d'hypothèses des différents facteurs sont décrites dans le tableau 3.3.1.

Quant au respect des conditions d'application de cette analyse, il n'est pas possible de contrôler efficacement la normalité des populations et l'égalité des variances étant donné que les échantillons sont composés d'une seule observation ($n = 1$).

⁸ Afin de faciliter la compréhension du texte, les facteurs aléatoires seront identifiés par une première lettre en majuscule, les facteurs fixes par une minuscule.

Il ne faut cependant pas surestimer l'importance de la non-normalité des distributions et de l'inégalité des variances dans le cas des tests en parcelle mono-arbre comme l'indique FRANKLIN (1971).

Tableau 3.3.1 Espérances mathématiques de carrés moyens et rapports des carrés moyens utilisés dans les tests statistiques (F) de l'analyse des éprouvettes.

N°	Sources Variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma^2_{boR/C}$	σ^2_{Cbo}	σ^2_{Ro}	σ^2_{Rb}	σ^2_{Co}	σ^2_{Cb}	$(bo)^2_{kl}$	o^2_l	b^2_k	$\sigma^2_{R/C}$	σ^2_C	Test F
1	Clone	i-1	1										k _l	jk _l	1/2
2	Ramet/C	i(j-1)	1										k _l		-
3	billon	k-1	1				l		j _l			*			3/6
4	orientation	l-1	1			k		jk			*				4/7
5	bo	(k-1)(l-1)	1	l	j					*					5/10
6	Cb	(i-1)(k-1)	1				l		j _l						6/8
7	Co	(i-1)(l-1)	1			k		jk							7/9
8	bR/C	i(j-1)(k-1)	1				l								-
9	oR/C	i(j-1)(l-1)	1			k									-
10	Cbo	(i-1)(k-1)(l-1)	1	l	j										10/11
11	boR/C	i(j-1)(k-1)(l-1)	1	l											-
	Total	ijkl-1													

De plus, nous travaillons avec des échantillons d'effectifs égaux, nous pouvons considérer que, dans ces conditions, l'analyse de la variance est une méthode robuste vis-à-vis de la non-normalité et de l'inégalité des variances des populations considérées (DAGNELIE, 1998), même dans le cas de données binaires (LOPES *et al.*, 2000). Nous ferons donc l'hypothèse de travail que ces conditions sont remplies.

Enfin, les échantillons sont considérés comme aléatoires, simples et indépendants.

Le tableau 3.3.1 montre que ce modèle ne permet pas de tester l'effet lié aux facteurs "Ramet dans Clone", "Ramet x billon" et "Ramet x orientation". Dans ces conditions, la démarche consistera à tester en premier lieu l'interaction "Clone x billon x orientation"; si celle-ci est non significative les lignes 10 et 11 du tableau 3.3.1 seront regroupées, ce qui permettra de tester les interactions "Ramet x billon" et "Ramet x orientation".

Si ces deux sources de variation de niveau inférieur apparaissent également non significatives et du même ordre grandeur, nous émettrons alors l'hypothèse que les carrés moyens, calculés pour ces différentes interactions, sont comparables au carré moyen résiduel non disponible. Dans ces conditions, le test de signification du facteur "Ramet dans Clone" sera réalisé après regroupement de ces interactions non significatives.

3.3.1.2. Caractéristiques microdensitométriques

3.3.1.2.1 Remarques préliminaires

Avant de présenter le modèle statistique retenu, quelques remarques préliminaires doivent être abordées afin de mieux situer la démarche adoptée pour l'étude microdensitométrique des barrettes prélevées sur les 32 arbres qui constituent cet échantillon.

(a) Année calendaire ou âge depuis la moelle ?

A l'aide de cet échantillon, il est possible d'étudier l'évolution des différentes caractéristiques des cernes en fonction de l'année calendaire de leur formation et de leur âge depuis la moelle⁹.

Le matériel disponible est constitué d'arbres de même âge, provenant du même site et qui ont fait l'objet de prélèvements à une hauteur très voisine; dans ces conditions, les cernes produits lors d'une même année calendaire ont un âge depuis la moelle très proche, la différence maximale n'excédant pas deux ans. On peut donc considérer, dans le cas de notre échantillon, que les effets "année calendaire" et "âge depuis la moelle" sont pratiquement confondus.

Il est cependant admis par plusieurs auteurs (BRAZIER, 1970; OLESEN, 1982; LOO-DINKINS et GONZALEZ, 1991; COSTA E SILVA *et al.*, 1994; LEE, 1997; BERGQVIST, 1998) que l'effet "millésime" peut être très marqué entre cernes voisins. Une des raisons avancées par DUNISCH et BAUCH (1994) pour expliquer cet impact de l'année calendaire serait l'influence observée, chez l'Epicéa commun, des périodes de sécheresse qui affecteraient particulièrement la formation du bois.

⁹ Un cerne produit lors d'une année calendaire donnée aura donc un âge depuis la moelle dépendant de la hauteur à laquelle il aura été mesuré.

Compte tenu de ces considérations, nous opterons pour le positionnement des cernes par année calendaire. Le terme "millésime" qui sera utilisé par la suite, couvrira ainsi la notion d'année calendaire mais aussi, dans une large mesure, la position par rapport à la moelle, c'est-à-dire l'âge depuis la moelle.

(b) Données manquantes ou aberrantes

En structurant les données par année calendaire (1983-1995), nous constatons qu'un nombre non négligeable de données sont absentes pour les années 1983 (84 données manquantes sur 128 théoriquement possibles) et 1984 (36 données manquantes sur 128). Ceci est dû principalement au nombre variable de cernes d'un arbre à l'autre à la hauteur de prélèvement.

Compte tenu que ces données manquantes sont, de plus, distribuées de manière inégale au niveau des clones, nous avons préféré éliminer ces deux années et réaliser les analyses sur les 11 années restantes (1985 à 1995). Le cerne de l'année 1985 correspond donc à un âge depuis la moelle de un, deux ou trois ans suivant l'arbre échantillonné.

Enfin, une donnée aberrante pour l'année 1995 et sept données manquantes réparties sur les années 1985 (4), 1986 (1) et 1995 (2) ont été estimées comme suit.

Lorsqu'une donnée manque pour un cerne fixé dans une des quatre orientations étudiées, elle est remplacée par la valeur moyenne, pour la caractéristique étudiée, des différences calculées entre ce cerne et le cerne contigu des trois autres orientations ajoutée à la valeur du cerne contigu de l'orientation incomplète.

Cette méthode d'estimation se traduit par la formule suivante:

$$C_{n_x} = C_{v_x} + \frac{1}{3} \sum_{i=1}^3 (C_{n_i} - C_{v_i})$$

où C_{n_x} = valeur estimée pour le cerne d'une orientation donnée x,
 C_{v_x} = valeur pour cerne voisin de la même orientation,
i = une des trois orientations pour laquelle la valeur de C_n est connue.

Dans ces conditions, une réduction des degrés de liberté du carré moyen résiduel égal au nombre de données estimées sera systématiquement pris en compte lors de la présentation des tableaux d'analyse de la variance de ce chapitre.

(c) Bois juvénile et bois mature

Dans le chapitre 2, nous avons fait référence à de nombreux auteurs ayant mis en évidence l'influence que peut avoir le bois juvénile sur les propriétés physiques et mécaniques du bois.

Afin de tenir compte de ces observations, les analyses envisagées seront réalisées non seulement à partir de l'échantillon global, mais également sur trois cernes proches de la moelle *a priori* constitués uniquement de bois juvénile ainsi que sur les trois cernes les plus proches de l'écorce qui devraient présenter des propriétés voisines du bois mature. Cette approche servira par la suite à comparer le comportement relatif des principales caractéristiques étudiées pour ces deux stades de développement et ainsi à estimer les corrélations entre les stades juvénile et proche de la maturité.

3.3.1.2.2 Modèle retenu

Comme dans le cas des éprouvettes, l'analyse de ces caractéristiques microdensitométriques est réalisée en utilisant un modèle mixte partiellement hiérarchisé à quatre critères de classification où les facteurs "Clone" et "Ramet dans Clone" sont considérés comme aléatoires, "âge" et "orientation" comme fixes.

Le modèle s'écrit comme suit:

$$Y_{ijkl} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + m_k + o_l + (Cm)_{ik} \\ + (Co)_{il} + mR(C)_{jk} + oR(C)_{jl} + (mo)_{kl} + (Cmo)_{ikl} + moR(C)_{jkl}$$

avec μ = moyenne de la population,

C_i = effet du clone i ,

$R(C)_{ij}$ = effet du ramet j du clone i ,

m_k = effet du millésime (cerne) k ,

o_l = effet de l'orientation l ,

les combinaisons de ces facteurs constituent les différentes interactions évaluées dans ce modèle.

Le détail des tests statistiques est fourni au tableau 3.3.2.

Quant au respect des conditions d'application, il n'est pas possible, comme dans le cas des éprouvettes, de contrôler efficacement la normalité des populations et l'égalité des variances étant donné le nombre d'observations par

échantillon (n = 1). De la même manière, nous ferons donc l'hypothèse que ces conditions sont remplies.

Enfin les échantillons sont considérés comme aléatoires, simples et indépendants.

Tableau 3.3.2 Tableau des espérances mathématiques et définition des tests statistiques pour les analyses microdensitométriques.

N°	Sources de variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma^2_{R_{mo}/C}$	$\sigma^2_{r_{mn}}$	$\sigma^2_{r_n}$	$\sigma^2_{R_m}$	$\sigma^2_{r_n}$	$\sigma^2_{r_m}$	$(mo)^2_{i,j}$	σ^2	$m^2_{i,j}$	$\sigma^2_{R/C}$	σ^2_r	Test F
1	Clone	i-1	1										k_1	ik_1	1/2
2	Ramet(C)	i(j-1)	1										k_1		-
3	millésime ¹⁰	k-1	1				1		j_1			*			3/6
4	orientation	l-1	1			k			jk			*			4/7
5	mo	(k-1)(l-1)	1	1	i					*					5/10
6	Cm	(i-1)(k-1)	1				1		j_1						6/8
7	Co	(i-1)(l-1)	1			k			jk						7/9
8	MR(C)	i(j-1)(k-1)	1				1								-
9	OR(C)	i(j-1)(l-1)	1			k									-
10	Cmo	(i-1)(k-1)(l-1)	1	1	i										10/11
11	MoR(C)	i(j-1)(k-1)(l-1)	1	1											-
	Total	ijk-1													

3.3.1.3. Autres caractéristiques

Toutes les autres caractéristiques seront analysées en utilisant un modèle d'analyse de la variance à un critère de classification avec pour facteur principal, le facteur "Clone" considéré comme aléatoire.

Le modèle se présente comme suit :

$$Y_{ij} = \mu + C_i + \varepsilon_{ij}$$

- avec μ = moyenne de la population,
- C_i = effet du clone i ,
- ε_{ij} = résidu (Ramet dans Clone et autres facteurs résiduels).

¹⁰ Pour rappel, le facteur "millésime" couvre à la fois la notion d'âge calendaire et d'âge depuis la moelle.

3.3.1.4. *Dérivation des paramètres génotypiques*

Dans le cadre de cette étude où le matériel de base est constitué par un test de clones, différents paramètres génotypiques des éléments testés peuvent être évalués à partir de l'analyse de la variance à un critère de classification.

Pour rappel, la valeur génotypique d'un élément testé peut se décomposer en plusieurs composantes indépendantes et additives (FALCONER, 1960; NANSON, 1968), à savoir:

- la valeur génétique au sens strict qui est transmissible par reproduction sexuée,
 - la déviation de dominance due à la somme des effets de dominance de l'ensemble des couples de gènes allèles,
 - la déviation d'épistasie due à la somme des effets d'épistasie¹¹.
- **Variance phénotypique au niveau individuel (σ^2_{Pi})**

La variance phénotypique au niveau individuel est la variance exprimant la variabilité totale observée au sein d'une population donnée d'éléments génétiques.

A partir du modèle simplifié d'analyse de la variance à un facteur (Clone) comprenant deux observations par clone, elle s'exprime suivant la formule:

$$\sigma^2_{Pi} = \sigma^2_C + \sigma^2_e$$

où σ^2_C = variance liée à l'effet "Clone",
 σ^2_e = variance liée au résidu.

- **Variance phénotypique au niveau clonal (σ^2_P)**

Il est également particulièrement intéressant pour l'améliorateur de connaître la variance phénotypique inter-élément (ici au niveau clonal), car c'est à partir des moyennes par élément que la sélection est opérée.

Le tableau des espérances mathématiques des carrés moyens nous permet d'estimer la variance phénotypique (σ^2_P) sur les moyennes par clone, ici estimées par deux ramets, à l'aide de la formule suivante:

¹¹ Epistasie: phénomène d'interaction entre allèles de gènes non-homologues.

$$\sigma_p^2 = \sigma_c^2 + \sigma_e^2 / 2 = CM_C / 2$$

où CM_C est le carré moyen lié au facteur "Clone".

- **Coefficient de variation phénotypique (CV_P) sur les moyennes par clone**

Il s'agit du rapport entre l'écart-type phénotypique calculé entre les moyennes des différents clones testés et la moyenne générale, le tout exprimé en pourcentage.

Sa représentation mathématique est la suivante:

$$CV_P = (\sigma_P \times 100) / m$$

où

σ_P = écart-type phénotypique entre moyennes par clone,
 m = moyenne générale de tous les clones étudiés.

- **Héritabilité génotypique sur les moyennes par clone (h^2_G)**

Elle se définit comme la part de la variabilité totale entre éléments génétiques reproductibles par voie quelconque (ici par clone) pour autant que chaque élément génétique reste identique à lui-même (NANSON, 1970).

Elle s'exprime comme suit:

$$h^2_G = \sigma_c^2 / \sigma_p^2,$$

et son estimation s'obtient, pour le modèle défini, par le rapport suivant:

$$h^2_G = (CM_C - CM_r) / CM_C$$

où

CM_C = carré moyen lié au facteur "Clone",
 CM_r = carré moyen résiduel.

- **Héritabilité génotypique au niveau individuel (h^2_{Gi})**

L'héritabilité génotypique au niveau individuel est celle qui est la plus souvent citée dans la littérature. Elle exprime la part de la variance totale entre les individus (variance phénotypique) dans un peuplement dont chaque individu est, en principe, reproductible par voie végétative.

Cependant, elle a une faible valeur opérationnelle car, dans une expérience comparative, les clones ne sont pas jugés sur un ramet mais bien sur la moyenne de leurs ramets. C'est donc l'héritabilité sur les moyennes par clone qui permet d'estimer le gain génotypique à partir d'une expérience comparative telle que celle qui est étudiée ici.

C'est pourquoi la valeur de l'héritabilité génotypique au niveau individuel, appelée souvent aussi "au sens large", n'est donnée par la suite qu'à titre indicatif, notamment pour faire le lien avec la littérature.

Elle s'exprime comme suit:

$$h^2_{Gi} = \sigma^2_C / \sigma^2_{Pi}$$

où σ^2_{Pi} est la variance phénotypique inter-individus telle que définie précédemment.

La formule devient ainsi:

$$h^2_{Gi} = \sigma^2_C / (\sigma^2_C + \sigma^2_e)$$

Les limites de confiance (K_r) de ce paramètre sont estimées suivant BECKER (1985).

$$K_r = \frac{kMS_w Fr}{MS_C + MS_w(k-1)Fr}$$

où k = nombre de ramets par clone,
 Fr = la valeur de la distribution F respectivement pour $\alpha = 0,025$ et $0,975$,
 MS_C = carré moyen factoriel,
 MS_w = carré moyen résiduel.

- **Gain génotypique ($\Delta G\%$)**

C'est le gain que l'on obtiendrait, en moyenne, pour la caractéristique étudiée si l'on utilisait, dans le milieu de l'expérience comparative, les génotypes sélectionnés (clones) à partir des indications de cette expérience, soit

ici les moyennes par clone (NANSON, 1970). Il s'exprime le plus souvent en valeur relative de la moyenne générale et se calcule comme suit:

$$\Delta G\% = i h^2_G CV_P$$

où i est la différentielle de sélection.

- **Gain génotypique conventionnel ($\Delta G_C\%$)**

Pour une différentielle de sélection égale à 1, la formule du gain génotypique prend la forme:

$$\Delta G_C\% = h^2_G CV_P$$

Elle correspond en pratique au gain que l'on peut espérer dans une population à distribution normale, pour un taux de sélection égal à 38 % de la population dans le macrosite considéré et au même stade de développement qui a conduit à l'évaluation de ces éléments génétiques (NANSON, 1988).

3.3.2. Corrélations

L'importance des liaisons existant entre les différentes caractéristiques étudiées sera évaluée, dans quelques cas particuliers, via l'étude des coefficients de corrélation de Pearson (r), mode d'analyse courant des technologues. Dans tous les autres cas, nous estimerons les coefficients de corrélation phénotypiques (r_P), génotypiques (r_G) et environnementaux (r_E) (NANSON, 1967 et 1988) à partir des modèles simplifiés des analyses de la variance et de la covariance permettant le calcul des espérances mathématiques des carrés moyens et des produits moyens (Tableau 3.3.3).

Tableau 3.3.3 Tableau simplifié des espérances mathématiques des carrés moyens et des produits moyens pour une analyse de variance/covariance à un facteur.

Sources de variation	Degrés de liberté	Analyse de la variance (variables x ou y)		Analyse de la covariance (variables x et y)	
		Carrés moyens	Espérances mathématiques des carrés moyens	Produits moyens	Espérances mathématiques des produits moyens
Clone	i-1	A	$\sigma_e^2 + r\sigma_c^2$	AA'	$\sigma_{ee'} + r\sigma_{cc'}$
Résidus	i(r-1)	D	σ_e^2	DD'	$\sigma_{ee'}$
Total	ir-1				

Les coefficients de corrélation phénotypiques correspondent à des coefficients de corrélation de PEARSON calculés sur les moyennes par clone. Ils intègrent à la fois la variation d'ordre génotypique et environnemental.

Les coefficients de corrélation génotypiques expriment la liaison qui existe, au niveau génotypique, entre les caractéristiques testées; les coefficients de corrélation environnementaux doivent être considérés comme des coefficients de corrélation résiduels, reprenant tout ce qui n'est pas génotypique (ici non lié au clone) comme, non seulement les différences de milieu entre arbres, mais aussi l'interaction "Clone x Environnement" et les erreurs de mesures.

Le tableau 3.3.4 permet de visualiser la procédure d'estimation de ces différents paramètres dans le cas de la mesure de deux ramets par clone (NANSON, 1988). Les calculs sont réalisés sur un logiciel spécifique appelé MONO.

Tableau 3.3.4 Mode de détermination de différents paramètres génotypiques.

Paramètres	Code	Espérance mathématique au sein de la population de clones	Estimation
Covariance génotypique	COV _G	$\sigma_{CC'}$	$(AA'-DD')/2$
Covariance environnementale	COV _E	$\sigma_{ee'}$	DD'
Coefficient de corrélation phénotypique	r_P	$(\sigma_{ee'}/2 + \sigma_{CC'}) / [(\sigma_e^2/2 + \sigma_c^2)(\sigma_e^2/2 + \sigma_c^2)]^{1/2}$	$AA'/(AxA')^{1/2}$
Coefficient de corrélation génotypique	r_G	$\sigma_{CC'} / \sigma_C \sigma_{C'}$	$(AA'-DD') / [(A-D)(A'-D')]^{1/2}$
Coefficient de corrélation environnementale	r_E	$\sigma_{ee'} / \sigma_e \sigma_{e'}$	$DD'/(DxD')^{1/2}$

De ces estimations, nous pouvons aussi déduire le gain génotypique indirect défini comme le gain¹² que l'on pourrait obtenir sur une caractéristique (y) en sélectionnant sur une seconde (x). Il s'évalue comme suit (NANSON, 1967 et 1968):

$$\begin{aligned} \Delta G_{y/x} &= i_x h_{Gx} r_G \sigma_{Gy} \\ &= i_x h_{Gx} h_{Gy} r_G \sigma_{Py} \\ &= i_x (r_P - e_x e_y r_E) \sigma_{Py} \end{aligned}$$

¹² Dans la population dont les clones examinés sont un échantillon.

où e_x et e_y = coefficients de direction environnementaux; ils se calculent comme suit : $e = \sqrt{1 - h^2_G}$ (NANSON, 1967 et 1988);

i_x = différentielle de sélection exprimée en unité d'écart-type pour la caractéristique x.

Les tests de signification des différents coefficients de corrélation sont calculés comme suit:

- pour le coefficient de corrélation phénotypique, la valeur de la distribution t observée calculée par la formule ci-dessous et comparée à la valeur théorique $t_{1-\alpha/2}$ pour un niveau de signification de α avec p-2 degrés de liberté (DAGNELIE, 1975) où p correspond au nombre de clones testés;

$$t_{obs} = \frac{|r| \sqrt{p-2}}{\sqrt{1-r^2}}$$

- le test de signification du coefficient de corrélation environnementale est calculé de la même manière mais, dans ce cas, le nombre de degrés de liberté correspond au nombre de clones testés multiplié par le nombre de ramets par clone moins un, ce qui correspond à 16 (NEPVEU, 1980);
- la limite de signification du coefficient de corrélation génotypique est déterminée par la formule présentée par NEPVEU (1980) qui correspond, pour $\alpha = 0,05$, à:

$$\frac{1,96}{n} \sqrt{\frac{(A^2 + n)(B^2 + n) + r^2_{\epsilon} A^2 B^2}{(p-1)} + \frac{A^2 B^2 (1 + r^2_{\epsilon})}{p(n-1)}}$$

où 1,96 est remplacé respectivement par 2,58 et 3,29 pour obtenir les limites de signification pour $\alpha = 0,01$ et $0,001$, n correspond au nombre de ramets par clone alors que A et B correspondent à $\sqrt{\frac{1 - h^2_{Gi}}{h^2_{Gi}}}$ pour chacune des deux variables étudiées.

3.4. Résultats

L'analyse des résultats obtenus dans ce chapitre a pour objectif d'apporter des réponses à deux questions importantes abordées par ce travail.

Tout d'abord, ces résultats devraient donner un aperçu des possibilités de gains en terme de module d'élasticité que peut offrir la sélection clonale et également permettre d'optimiser la méthode d'évaluation directe de cette caractéristique du bois.

Dans un second temps, trois méthodes indirectes d'évaluation du module d'élasticité seront testées et leur qualité comparée afin d'identifier la méthode la plus performante susceptible d'être intégrée dans un programme de sélection clonale.

3.4.1. Evaluation du module d'élasticité et de ses sources de variabilité

La moyenne des valeurs du module d'élasticité observés pour l'échantillon étudié (Tableau 3.4.1) apparaît assez proche des observations recensées dans la littérature pour le Mélèze hybride (DERET et KELLER, 1979; CHUI et MACKINNON-PETERS, 1995; CHARRON, 2000). Le même constat peut également être fait pour l'écart-type et les observations extrêmes.

Tableau 3.4.1 Quelques paramètres de statistique descriptive pour la variable "module d'élasticité" (MPa) pour un échantillon de 384 éprouvettes normalisées prélevées sur un total de 32 arbres.

Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum	CV _P
8 000	1 700	4 200	13 150	21,3 %

Cette grande dispersion des observations autour de la moyenne est la conséquence d'effets importants de différents facteurs présentés dans le tableau 3.4.2.

Ces différentes sources de variabilité peuvent être classées en trois effets principaux: l'effet intra-ramet comprenant les facteurs "billon" et "orientation", l'effet "Ramet dans Clone" et l'effet clonal. L'analyse qui suit est structurée de la sorte.

Tableau 3.4.2 Mesure du module d'élasticité de 384 éprouvettes normalisées prélevées sur un total de 16 clones, chacun représenté par deux ramets. Tableau d'analyse de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance	CV (%)
Clone	15	27850861	6,66	0,0003***	986324 (33%)	12,4
Ramet dans Clone	16	4179082	2,48	0,0014**	207822 (7%)	5,7
billon	2	5181153	1,77	0,1876ns	-	
orientation	3	5839845	3,47	0,0166*	-	
Clone x billon	30	2926218	1,74	0,0115*	155124 (5%)	9,8
Résidu	317	1685224	-		1685224 (55%)	16,2
Total	383					

3.4.1.1. Niveau intra-ramet

A partir de l'analyse de la variance (Tableau 3.4.2), nous observons un effet significatif de l'orientation: la position Sud-Est, c'est-à-dire opposée au sens de la pente et peu influencée par les vents dominants, présente un module d'élasticité toujours supérieur à celui des autres orientations quelle que soit la hauteur de prélèvement (Tableau 3.4.3).

Tableau 3.4.3 Module d'élasticité moyen (MOE, MPa, n = 32) pour un échantillon de 384 éprouvettes réparties par billon et par orientation.

Billon	Orientation				Moyenne
	Sud-Ouest (1)	Nord-Ouest (2)	Nord-Est (3)	Sud-Est (4)	
De pied	7 882	7 863	7 683	8 124	7 888
Intermédiaire	7 740	8 118	8 213	8 745	8 204
Supérieur	8 038	7 492	7 636	8 157	7 831
Moyenne	7 900	7 825	7 844	8 342	7 974

L'effet "billon" ne peut être interprété directement compte tenu de l'effet significatif de l'interaction "Clone x billon". Cette interaction semble ainsi indiquer qu'un clone donné peut avoir un comportement différent d'un autre clone en fonction de la position dans l'arbre du billon étudié.

Sachant que l'importance du bois de compression peut influencer fortement le module d'élasticité, que ce type de bois est généralement mieux représenté dans le billon de pied (LOW, 1964) et qu'enfin, le facteur "Ramet dans Clone" est à la limite de signification dans ce billon, nous avons recalculé les différentes analyses par groupe de billons pris deux à deux afin de permettre une analyse plus fine de ces phénomènes (Tableau 3.4.4).

Tableau 3.4.4 Niveaux de signification des différentes sources de variation pour trois analyses de la variance du module d'élasticité après différents regroupements de billons (n = 256).

Sources de variation	Billons 2 et 3	Billons 1 et 2	Billons 1 et 3
Clone	0,0001***	0,0011***	0,0011***
Ramet dans Clone	0,1962ns	0,0014**	0,0109*
billon	0,0239*	0,2184ns	0,8088ns
orientation	0,0114*	0,0465*	0,1373ns
Clone x billon	0,4875ns	0,0062**	0,0272*

Les résultats nous montrent que l'interaction "Clone x billon" reste significative quand le billon de pied (1) est intégré dans l'analyse. Par contre, l'analyse regroupant les billons intermédiaires (2) et supérieurs (3) ne met plus d'interaction "Clone x billon" en évidence tout en confirmant l'influence du facteur "billon".

Le billon de pied a donc bien un impact sur le module d'élasticité variable d'un clone à l'autre, contrairement à ce qui est observé pour les deux autres billons.

3.4.1.2. Niveau "Ramet dans Clone"

A partir de l'analyse de la variance globale après regroupement des interactions non significatives et possédant un carré moyen proche de celui observé pour le résidu (Tableau 3.4.2), l'effet "Ramet dans Clone" apparaît hautement significatif ($\alpha = 0,0014^{**}$).

Pour un clone donné, le module d'élasticité apparaît donc variable d'un ramet à l'autre. Cependant, quand nous réalisons l'analyse billon par billon, nous constatons que l'effet "Ramet" reste significatif uniquement pour le billon de base, là où l'on observe, suivant la littérature, le maximum de bois de compression. Pour les deux autres billons, nous ne mettons plus de différences

significatives en évidence (Tableau 3.4.5). Le regroupement des billons 2 et 3 (Tableau 3.4.4) permet de tirer les mêmes conclusions.

Tableau 3.4.5 Evaluation de l'influence de différents facteurs sur le module d'élasticité par l'analyse de la variance par billon¹³ (n = 128).
Tableau des probabilités liées aux tests F.

Sources de variation	Billon		
	de pied (1)	intermédiaire (2)	supérieur (3)
Clone	0,0081**	0,0008***	0,0007***
Ramet dans Clone	0,0116*	0,1297ns	0,6941ns
orientation	0,6848ns	0,0070**	0,1201ns

Enfin, constatons que les coefficients de variation intra-clonale sont particulièrement faibles (Tableau 3.4.6) en comparaison des données bibliographiques disponibles. Nous n'observons dans ce cas, que trois clones (n° 20, 22 et 27) dont le coefficient de variation avoisine 10 à 15 %.

Tableau 3.4.6 Module d'élasticité moyen (MOE, MPa) et coefficient de variation intra-clonale pour 16 clones représentés chacun par 2 ramets.

Clone (numéro simplifié)	MOE (Mpa)	Coefficient de variation intra-clone (%)
1	6 969	0,8
5	6 457	2,6
9	7 000	2,2
12	8 558	3,9
13	7 497	7,1
15	8 406	8,7
17	8 934	3,0
18	7 156	4,9
19	9 682	2,0
20	9 049	14,4
21	9 748	6,7
22	7 325	16,2
27	7 238	10,6
28	9 113	1,1
29	7 550	6,5

¹³ Les probabilités liées à ce facteur sont évaluées sur base du modèle simplifié suivant: $Y_{ijkl} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + \sigma_{ijk} + D_{ijkl}$.

30	6 906	1,2
Moyenne	7 974	5,7

3.4.1.3. Variabilité clonale

L'analyse de la variance (Tableau 3.4.2) mettant en évidence une interaction significative entre les facteurs "Clone" et "billon", il y a lieu d'étudier séparément chaque billon (Tableau 3.4.5). Ainsi, au niveau de chacun d'eux, un effet hautement ou très hautement significatif est observé pour le facteur "Clone".

Pour tenter de mieux comprendre cet effet d'interaction, les données ont été regroupées par série de deux billons. Le tableau 3.4.4 synthétise les résultats d'analyse.

Nous pouvons à nouveau mettre en évidence le comportement particulier du billon de pied qui est à l'origine de l'interaction constatée avec le facteur "Clone". En éliminant le billon 1, l'analyse de la variance ne met plus en évidence d'effet significatif de l'interaction "Clone x billon", et dans ces conditions, l'effet clonal reste très hautement significatif.

Les paramètres génétiques du tableau 3.4.7 nous permettent enfin d'évaluer le potentiel d'amélioration de cette importante caractéristique qu'est le module d'élasticité.

Tableau 3.4.7 Evaluation du module d'élasticité (MPa) de 384 éprouvettes au niveau clonal (n = 16 clones). Détermination de différents paramètres génotypiques.

Moyenne	ETP	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Maximum	Minimum	Max/min
7 970	1 080	13,5	0,85	0,74 (0,42 à 0,90)	11,5	9 750	6 460	1,51

Grâce à une héritabilité génotypique élevée et à un coefficient de variation de moyenne importance, nous pouvons espérer, à partir d'une sélection égale à 38 % des meilleurs clones ($i = 1$; §3.3.1.4), une augmentation moyenne du module d'élasticité de près de 12 % ($\Delta G_C = 11,5$ %) pour le groupe de clones sélectionnés.

Remarquons enfin que, lorsqu'on prend uniquement en compte les deux billons supérieurs, l'héritabilité génotypique augmente encore légèrement en passant à 0,88, tout en réduisant le nombre d'éprouvettes d'un tiers (256 au lieu de 384).

3.4.1.4. Impact de la largeur des cernes et du bois de compression sur le module d'élasticité

Comme il est bien admis que l'augmentation de la largeur des cernes et la présence de bois de compression ont pour conséquence, une chute du module d'élasticité (DERET et KELLER, 1979; TIMELL, 1986; JOUREZ et LECLERCQ, 1994; LEBAN et HAINES, 1999), la variabilité de ces deux caractéristiques devrait donc avoir un impact mesurable sur le module d'élasticité de l'échantillon étudié.

Elle pourrait également provoquer, dans une perspective de sélection clonale, des biais qui proviendraient de la comparaison de clones présentant des largeurs des cernes ou des proportions de bois de compression très variables.

La figure 3.4.1 présentant l'évolution du module d'élasticité en fonction de la largeur des cernes, avec ou sans bois de compression, permet de mieux comprendre le type de relation existant entre le module d'élasticité et la largeur des cernes.

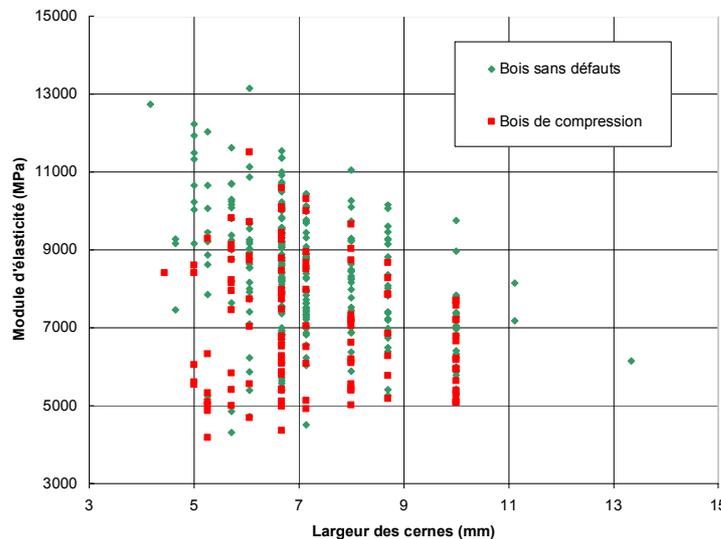


Figure 3.4.1 Relation entre le module d'élasticité et la largeur des cernes pour une série de 384 éprouvettes normalisées de Mélèze hybride, avec ou sans bois de compression.

On observe en particulier que l'importance de la dispersion des observations est fonction de la gamme de largeur des cernes: pour une largeur des cernes faible, la dispersion des valeurs du module d'élasticité est maximale. Les éprouvettes contenant du bois de compression se détachent fortement des éprouvettes sans défaut et présentent bien de faibles valeurs du module d'élasticité. Les tendances recensées dans la littérature se confirment donc bien pour cet échantillon.

Le tableau 3.4.8 permet d'approfondir cette analyse.

Tableau 3.4.8 Régressions linéaires entre le module d'élasticité (MOE, MPa) et la largeur des cernes (L_{cern} , mm) mesurés sur éprouvettes normalisées en présence et en absence de bois de compression.

Bois de compression	Nombre d'échantillons	Equation de régression	Coefficient de détermination
Présent	113	$MOE = - 175L_{\text{cern}} + 8304$	0,03 ns
Absent	271	$MOE = - 470L_{\text{cern}} + 11746$	0,17***
Ensemble	384	$MOE = - 377L_{\text{cern}} + 10691$	0,10***

Lorsqu'on étudie la relation liant le module d'élasticité à la largeur des cernes de tous échantillons confondus, il se confirme qu'elle est bien de tendance négative mais le coefficient de détermination de cette régression est cependant faible ($r^2 = 0,10^{***}$).

Lorsque la présence de bois de compression est prise en compte, cette liaison apparaît tout autre. En l'absence de bois de compression, le coefficient de détermination croît de manière sensible ($r^2 = 0,17^{***}$). Par contre, ce coefficient devient non significatif pour la régression calculée à partir des éprouvettes présentant du bois de compression ($r^2 = 0,03\text{ns}$), ce qui revient à dire que la moindre présence de bois de compression a un impact très négatif sur le module d'élasticité de l'éprouvette et que cet impact est pratiquement équivalent quelle que soit la largeur des cernes au sein de l'éprouvette.

La nature du matériel expérimental disponible permet d'avoir une vue plus fine des relations existant entre la largeur des cernes et le module d'élasticité.

Il est en effet possible, en réalisant une analyse de la variance/covariance (Cf. & 3.3.2), de calculer les corrélations phénotypiques, génotypiques et environnementales entre ces caractéristiques en tenant compte de la présence de bois de compression au sein des éprouvettes.

1° Analyse réalisée toutes éprouvettes confondues

Le tableau 3.4.9 présente les résultats de l'analyse incluant l'ensemble des éprouvettes dont 30 % contiennent du bois de compression.

Tableau 3.4.9 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) calculés entre le module d'élasticité (MOE, MPa) et la largeur des cernes (Lcern, mm) toutes éprouvettes confondues (16 clones et 2 ramets par clone).

Caractéristique	r_P	r_G	r_E
MOE-Lcern	-0,40ns	-0,53ns	-0,19ns

Le coefficient de corrélation phénotypique calculé sur les moyennes par clone est proche de celui précédemment observé et calculé pour les 271 éprouvettes exemptes de bois de compression (Tableau 3.4.8; $r = -0,41^{***}$); cependant, étant donné la faible puissance du test (14 ddl), ce coefficient de corrélation n'apparaît pas significatif.

L'analyse du coefficient de corrélation environnementale laisse également apparaître une relation négative entre la largeur des cernes et le module d'élasticité sans qu'elle soit pour autant significative.

La corrélation génotypique est certes nettement plus élevée mais le seuil de signification n'est pas non plus atteint. Il n'est donc pas possible d'affirmer qu'il existe un antagonisme important, dans une perspective de sélection clonale, entre l'amélioration du module d'élasticité et la vitesse d'accroissement en diamètre.

La figure 3.4.2 montre par ailleurs qu'il existe, pour l'échantillon analysé, des possibilités de sélection de clones qui allie à la fois forte largeur des cernes (6,5 à 7,5 mm) et module d'élasticité élevé. Au-delà de cette gamme de cernes, l'amplitude de la variabilité du module pour une largeur donnée semble en effet plus faible.

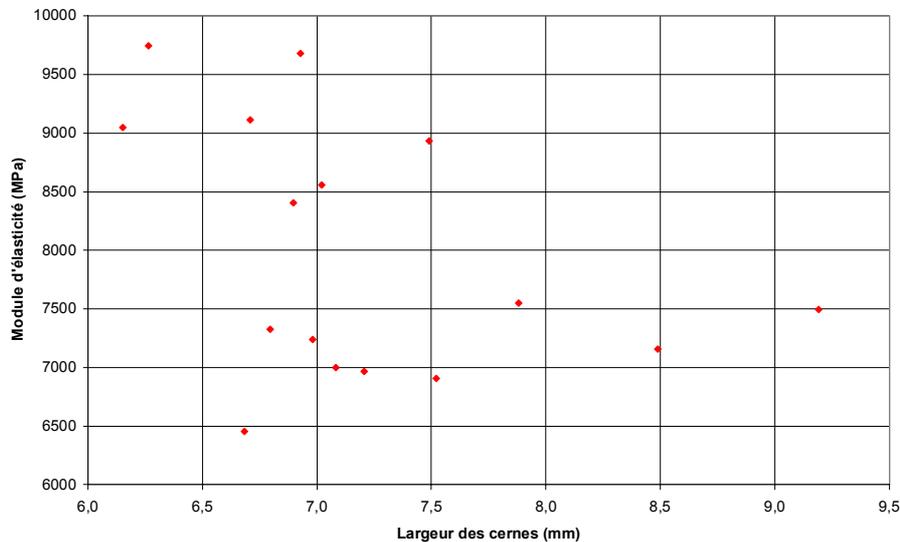


Figure 3.4.2 Relation entre le module d'élasticité et la largeur des cernes pour une série de 16 clones, chaque observation correspondant à la moyenne de 24 éprouvettes.

2° Analyse réalisée sur éprouvettes exemptes de bois de compression

Le même tableau de corrélations calculées pour les éprouvettes ne contenant pas de bois de compression (Tableau 3.4.10) permet d'affiner l'analyse et fournit une image légèrement différente de la relation existant entre les deux caractéristiques étudiées.

Tableau 3.4.10 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) calculés entre le module d'élasticité et la largeur des cernes, sur éprouvettes et en absence de bois de compression (16 clones et 2 ramets par clone).

Caractéristique	r_P	r_G	r_E
MOE-Lcern	-0,46ns	-0,75ns	-0,09ns

La corrélation phénotypique est légèrement supérieure à celle observée lorsque toutes les éprouvettes sont prises en compte. Il en est de même pour la corrélation génotypique qui apparaît plus élevée et à la limite du seuil de signification ($r = 0,75ns$ /significatif pour $r = 0,78$). Ceci laisse supposer la possible existence d'une liaison défavorable entre la vitesse de croissance et la qualité technologique du bois au niveau clonal; la faible puissance du test ne

permet cependant pas de tirer des conclusions définitives sur la réalité de cette liaison au niveau génotypique.

3° Gains génotypiques directs et indirects

L'analyse des tableaux des gains directs et indirects¹⁴ (Tableau 3.4.11 et 3.4.12) permet d'évaluer les conséquences d'une sélection pour une caractéristique donnée sur d'autres caractéristiques intéressantes pour les forestiers, en émettant comme hypothèse que les valeurs des coefficients de corrélation génotypique obtenus correspondent bien à celles de la population étudiée.

Tableau 3.4.11 Gains génotypiques directs et indirects en pourcentage, à partir d'une sélection sur x , pour différentes caractéristiques du bois (16 clones représentés par 2 ramets) et pour une intensité de sélection égale à 1 ($\alpha = 38\%$), bois de compression inclus.

$y \downarrow x \rightarrow$	MOE	Lcern
MOE	11,5	-4,7
Lcern	-3,8	5,6

A titre d'exemple, si l'on sélectionne (colonne MOE) pour le module d'élasticité, le gain génotypique direct pour le module d'élasticité (ligne MOE) est estimé à 11,5 %. Cette même sélection provoque également une chute de 3,8 % pour la largeur des cernes (ligne Lcern).

En admettant un coefficient de corrélation génotypique de -0,53 (Tableau 3.4.9), les conséquences de l'antagonisme entre la sélection sur la croissance en diamètre de l'arbre et sur les caractéristiques technologiques peuvent être évaluées: par sélection directe sur la largeur des cernes, il est possible d'obtenir un gain direct conventionnel de 5,6 % sur le diamètre individuel alors que la sélection sur le module d'élasticité provoque une perte d'accroissement de 3,8 %, soit donc, une perte cumulée d'environ 9 %.

En l'absence de bois de compression (Tableau 3.4.12), cette chute de gain sur la croissance en diamètre se confirme par suite de la meilleure corrélation génotypique que l'on obtient entre ces deux caractéristiques ($\Delta G_{y/x} = -4,4\%$).

¹⁴ Les gains génotypiques directs et indirects sont estimés dans la population de clones dont les clones étudiés sont un échantillon (modèle aléatoire).

Tableau 3.4.12 Gains génotypiques directs et indirects en pour cent, à partir d'une sélection sur x , pour le module d'élasticité (MOE, MPa) et la largeur des cernes (Lcern, mm) et pour une intensité de sélection égale à 1 ($\alpha = 38\%$), en l'absence de bois de compression (16 clones représentés par 2 ramets).

$y \downarrow x \rightarrow$	MOE	Lcern
MOE	9,7	-5,2
Lcern	-4,4	4,2

4° *Evaluation de l'effet clonal au moyen de tests de parallélisme et d'égalité d'ordonnées à l'origine*

Une méthode complémentaire pour aborder la liaison existant entre ces deux caractéristiques, en tenant compte du facteur "Clone", consiste à réaliser un test d'égalité d'ordonnées à l'origine associé à un test de parallélisme (DAGNELIE, 1975), ce qui permet d'évaluer l'influence de l'élément génétique sur la relation existant entre ces différentes caractéristiques.

L'étude de la liaison entre le module d'élasticité et la largeur des cernes aboutit à l'acceptation de l'hypothèse de parallélisme (Tableau 3.4.13), ce qui,

Tableau 3.4.13 Influence clonale sur la relation existant entre les mesures de module d'élasticité et de largeur des cernes pour un total de 16 clones représentés par 384 éprouvettes, bois de compression compris. Tests de différence d'ordonnées à l'origine et de non-parallélisme.

	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	Valeurs de F
Différence d'ordonnées à l'origine	15	359497290	23966486	13,25***
Non-parallélisme	15	42512135	2834142	1,61ns
Variation résiduelle	352	621102704	1764496	

en d'autres termes, signifie que les classements des clones apparaissent identiques quelle que soit la gamme de largeur des cernes étudiée. Les différences d'ordonnées à l'origine sont également très hautement significatives, ce qui montre que des clones de croissance similaire peuvent avoir une rigidité du bois variable. La largeur des cernes n'explique donc pas à elle seule les différences de module d'élasticité observées entre clones.

Ce même test, réalisé en absence de bois de compression (Tableau 3.4.14), montre, par contre, qu'il n'y a pas parallélisme des droites de régression pour les différents clones pris en compte. Ce qui laisse craindre que le classement de ces clones puisse varier en fonction de la gamme des largeurs des cernes étudiées.

Tableau 3.4.14 Influence clonale sur la relation existant entre les mesures de module d'élasticité et de largeur des cernes pour un total de 16 clones représentés par 271 éprouvettes, bois de compression exclu. Tests de différence d'ordonnées à l'origine et de non-parallélisme.

	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	Valeurs de F
Différence d'ordonnées à l'origine	15	229463490	15297566	(11,26***)
Non-parallélisme	15	36996851	2466457	1,91*
Variation résiduelle	239	308149972	1289330	

Si l'on compare les coefficients de détermination des régressions obtenues avec et sans le facteur génétique utilisé comme covariable (ROZENBERG, 2001), l'amélioration de la qualité de la régression est fortement marquée quand le facteur "Clone" est pris en compte. C'est ainsi que le coefficient de détermination passe de 0,17 à 0,50 quand on intègre le facteur "Clone" dans le modèle; la prise en compte de l'interaction "Clone x largeur des cernes" améliore encore le modèle puisque le coefficient de détermination passe à 0,55 mais cette amélioration est relativement faible par rapport à l'impact du facteur "Clone", ce qui relativise fortement l'impact de cette interaction.

3.4.1.5. Evaluation finale

1° Aspects méthodologiques de la mesure du module d'élasticité

Cette première série de résultats permet de constater que le billon de pied a un comportement particulier en ce qui concerne le module d'élasticité et qui se traduit par des phénomènes d'interaction significatifs entre les facteurs "Clone" et "billon". Ceci peut s'expliquer en partie par une présence de bois de compression plus marquée dans cette zone (LOW, 1964) bien que l'effet billon, pour cet échantillon, ne soit pas significatif pour cette dernière caractéristique ($\alpha = 0,2555ns$, tableau non présenté).

Il est également constaté que le rejet de ce billon de pied lors de l'analyse de la variance aboutit à la disparition de l'effet "Ramet dans Clone".

Cet ensemble de résultats nous amène à conclure que le pied du tronc est une zone défavorable pour apprécier la variabilité et l'héritabilité génétiques du module d'élasticité chez le Mélèze hybride et que, par conséquent, il serait préférable d'éviter de réaliser des tests dans cette zone pour les futurs programmes de sélection.

Si l'on considère les deux billons supérieurs, il apparaît qu'il existe toujours un effet significatif de ce facteur. Dans ces conditions, il convient aussi de réaliser les mesures de module d'élasticité à une hauteur fixée pour éviter de confondre la variabilité clonale et celle liée à la position le long du tronc.

Il est également nécessaire de fixer une orientation de mesure puisque ce facteur apparaît également significatif lorsque les deux billons supérieurs sont pris en compte (§3.4.1.1). OLESEN (1973) tire d'ailleurs la même conclusion en proposant l'échantillonnage de type systématique pour la mesure d'infradensité dans des tests d'Epicéa commun.

Il convient aussi de noter que ce facteur "orientation" est d'ailleurs également significatif pour le bois de compression ($\alpha=0,0247^*$, tableau non présenté) et que le meilleur résultat en terme de module d'élasticité correspond aussi à l'orientation (SO) présentant le plus faible niveau de présence de bois de compression. Cette influence du bois de compression préférentiellement situé dans une orientation particulière liée aux vents dominants est par ailleurs relevée par OLESEN (1973).

Enfin, en situation de forte pente propice au développement de bois de compression, il serait également utile d'évaluer la pertinence de réaliser les mesures selon les courbes de niveau comme le préconise THOBY (1975) chez le Douglas.

2° Optimisation du nombre de mesures pour l'évaluation du module d'élasticité

Après avoir fixé une hauteur de prélèvement et une orientation, il convient également de répartir de manière optimale le nombre d'observations possibles dans un cadre budgétaire défini lorsqu'un échantillon à plusieurs degrés est utilisé et, ce, afin d'évaluer avec le maximum de précision, la moyenne d'une population donnée.

Dans le cas qui nous préoccupe, il convient donc de répartir au mieux les mesures prévues entre les niveaux "Clone", "Ramet dans Clone" et "intra-ramet".

(a) Prélèvement des échantillons au sein de l'arbre

Les résultats obtenus jusqu'à présent montrent qu'à l'intérieur d'un arbre, il existe une grande variabilité partiellement liée aux facteurs "orientation" et "billon" et que, comme DUPONT (1984) le souligne, la distribution spatiale des propriétés du bois dans l'arbre n'est pas aléatoire.

Il convient donc de prendre en compte ces deux facteurs pour éviter que la variabilité induite par ceux-ci ne vienne se confondre et s'ajouter à la variabilité du facteur "Ramet dans Clone".

Dans ces conditions, et compte tenu du fait que l'objectif de l'améliorateur est, dans ce cas, de classer des clones suivant leurs propriétés mécaniques, un échantillonnage de type systématique est à recommander.

Même si l'on exclut le billon de pied qui présente la variabilité résiduelle la plus élevée parmi les trois niveaux (Tableau 3.4.15), force est cependant de constater que cette variabilité reste importante.

Tableau 3.4.15 Coefficients de variation résiduelle exprimés en pourcentage (CVr) d'une analyse de la variance pour le module d'élasticité réalisée pour chacun des trois billons testés (n=128).

Billon	CVr (%)
De pied	18,4
Intermédiaire	13,8
Supérieur	16,2

Le problème se pose alors d'évaluer dans quelle mesure la précision de l'analyse du module d'élasticité peut être améliorée en augmentant le nombre d'éprouvettes mesurées.

L'optimisation du nombre d'éprouvettes peut être déterminée en utilisant la formule suivante (DAGNELIE, 1975):

$$\sigma^2_x = \frac{\sigma^2_R}{p} + \frac{\sigma^2_e}{np}$$

où la variance de la moyenne d'une caractéristique d'un clone donné (σ_x^2) dépend des variances inter-ramets (σ_R^2) et intra-ramet (σ_e^2) ainsi que des quantités p et n correspondant respectivement aux nombres de ramets et d'éprouvettes prélevées dans chaque ramet.

Si l'on convient d'un nombre fixe de mesures, le minimum de la variance de la moyenne d'un clone est toujours obtenu en réduisant n au minimum tout en augmentant p dans la mesure où la variance inter-ramets est différente de zéro. L'optimisation revient donc à ne prélever qu'une seule éprouvette par ramet et à augmenter le nombre de ramets par clone.

La différence d'intensité d'échantillonnage entre ces deux niveaux peut cependant également être influencée par le coût variable des observations de ces différents degrés.

Dans le cas qui nous préoccupe, il est évidemment beaucoup plus coûteux d'augmenter le nombre de ramets étudiés car cela oblige notamment à planter un plus grand nombre de plants par clone ainsi qu'à abattre, transporter et débiter plus d'arbres.

Dans ce cas, il est aussi intéressant de rechercher le coût minimum de l'ensemble des opérations de récolte des éprouvettes pour atteindre une précision donnée (DAGNELIE, 1975; MIZE et WINISTORFER, 1982).

Sachant que le coût peut être défini par la formule suivante (DAGNELIE, 1975):

$$C = pC_1 + npC_2$$

où C_1 et C_2 sont respectivement les coûts unitaires des premier et second niveaux, en combinant cette formule avec la précédente, on peut écrire :

$$C = \frac{\sigma_R^2 + \sigma_e^2/n}{\sigma_x^2} (C_1 + nC_2)$$

Le minimum de cette fonction (DAGNELIE, 1975) est alors atteint pour une valeur de n égale à :

$$n = \sqrt{\frac{C_1\sigma_e^2}{C_2\sigma_R^2}}$$

Si le coût unitaire du premier niveau est double de celui du second niveau et si nous admettons que la variance résiduelle est approximativement huit fois

supérieure à la variance inter-ramets (Tableau 3.4.2), le nombre d'éprouvettes par arbre qui optimise les coûts est égal à quatre ($n = \sqrt{2 \times 8}$).

Ces résultats sont en concordance avec ceux recensés dans la littérature qui montrent qu'il est nettement plus intéressant d'augmenter le nombre d'arbres mesurés plutôt que le nombre d'éprouvettes au sein de chaque individu.

DUPONT (1984), pour l'épicéa commun, recommande l'utilisation d'une seule éprouvette par arbre pour l'étude du module d'élasticité.

OGER et LECLERCQ (1977) concluent pour leur part qu'une à cinq éprouvettes par arbre constituent l'échantillonnage optimal du point de vue du coût pour évaluer les principales propriétés technologiques du frêne, du hêtre et du peuplier.

KRAHMER et SNODGRASS (1967) dans une étude sur les propriétés mécaniques de *Tsuga heterophylla*, concluent également que l'échantillonnage optimal, du point de vue économique, pour évaluer le module d'élasticité correspond au prélèvement d'une seule éprouvette par arbre.

Enfin, CLARK et IKE (1970) concluent, pour la densité, que le nombre d'échantillons par arbre ne devrait pas excéder 1 à 2.

En conclusion, il apparaît qu'un échantillonnage optant pour le prélèvement d'un très petit nombre d'éprouvettes dans le même arbre est à recommander pour évaluer le module d'élasticité d'une population donnée.

En tenant compte du nombre optimum d'éprouvettes à mesurer par arbre du point de vue statistique ainsi que de l'optimisation des coûts, deux à quatre éprouvettes par ramet apparaissent comme un bon compromis d'autant plus qu'un minimum de répétitions au sein de l'arbre permet, en plus, d'identifier plus aisément les erreurs grossières et fournit une estimation de la variabilité intra-arbre.

(b) Nombre optimum de ramets par clone

A partir des estimations des composantes de la variance liées aux facteurs "Clone" et "Ramet dans Clone" déterminées pour le module d'élasticité et que nous considérons constantes quel que soit le nombre de ramets utilisés par clone, il est possible d'évaluer l'impact d'une augmentation du nombre de ramets sur l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone et, également,

sur l'amélioration de l'efficacité de la sélection clonale pour cette caractéristique.

La figure 3.4.3 montre l'évolution de l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone et permet de constater que l'augmentation du nombre de ramets par clone améliore bien l'héritabilité mais que, très vite, c'est-à-dire à partir de 3 à 4 ramets par clone, tout accroissement supplémentaire du nombre de ramets n'apporte plus qu'une très faible augmentation de l'héritabilité.

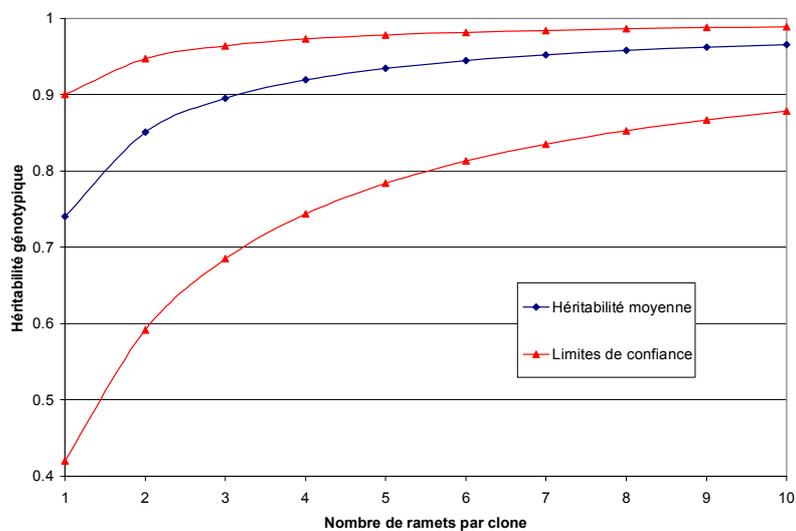


Figure 3.4.3 Evolution de l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone pour le module d'élasticité, calculée à partir d'un nombre croissant de ramets par clone.

Tenant compte des limites de confiance de cette héritabilité, ce nombre de ramets par clone pourrait descendre à 1 si la limite supérieure était atteinte; par contre, si l'héritabilité approchait la limite inférieure, il serait nécessaire de mesurer au moins 10 ramets pour obtenir la même qualité de sélection.

A l'instar de RUSSEL et LIBBY (1986), en fixant le nombre total de plants qu'il est possible de tester dans un cadre budgétaire donné ainsi qu'en fixant le nombre de clones que l'on désire sélectionner, il est possible d'optimiser la combinaison du nombre de ramets par clone et du nombre de clones testés afin d'obtenir le gain maximum.

Le gain génotypique (ΔG) se calcule en effet par la formule suivante :

$$\Delta G = i h^2_G CV_P = i \frac{\sigma^2_c}{\sigma^2_c + \sigma^2_e / r} CV_P,$$

sachant que, pour rappel, i est la différentielle de sélection, h^2_G l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone, σ^2_c et σ^2_e les variances clonale et résiduelle et CV_P le coefficient de variation phénotypique inter-clones exprimé en %.

Le tableau 3.4.16 montre qu'en utilisant de un à quatre ramets par clone, les gains obtenus en sélectionnant un nombre donné de clones sont pratiquement équivalents et qu'au-delà, toute augmentation du nombre de ramets ne compense pas l'effet négatif de la réduction de l'intensité de sélection.

Tableau 3.4.16 Nombre de ramets par clone (r), héritabilité génotypique sur les moyennes par clone (h^2_G), intensité de sélection (α), différentielle de sélection (i) et gains génotypiques estimés ($\Delta G\%$) pour un nombre fixé de clones à sélectionner et un coefficient de variation constant et égal à 11,5 %.

r	h²_G	α (%)	i	ΔG (%)
1	0,74	1	2,66	23
2	0,85	2	2,42	24
3	0,90	3	2,27	23
4	0,92	4	2,15	23
5	0,93	5	2,06	22
10	0,97	10	1,75	20

Ces résultats sont en concordance avec ceux obtenus par MURANTY *et al.* (1996) qui, à partir de simulations basées sur un test de clones de Mélèze hybride, obtiennent un gain optimum en utilisant 2 à 3 ramets pour une mesure de Pilodyn.

(c) Prise en compte de covariables

Les liaisons significatives observées chez le Mélèze hybride entre le module d'élasticité d'une part, la présence de bois de compression et la largeur des cernes d'autre part, risquent d'influencer les résultats des analyses de variabilité

appliquées à cette première caractéristique et, par conséquent, de limiter l'efficacité de la sélection sur le caractère cible.

Afin de réduire ces effets, nous avons réalisé une analyse de la variance sur les résidus du modèle de régression multiple exprimant le module d'élasticité en fonction de la présence de bois de compression (BC) et de la largeur des cernes (Lcern), après avoir préalablement contrôlé le parallélisme des droites de régression par clone entre le module d'élasticité et ces deux variables (DAGNELIE, 1975).

Les résultats de cette régression sont présentés ci-dessous.

$$\text{MOE} = 10\,960 - 239 \text{ BC} - 359 \text{ Lcern} \quad r^2 = 0,28^{***}$$

Les résultats de l'analyse de la variance pratiquée sur les résidus de cette régression sont présentés au tableau 3.4.17, après regroupement des sources de variation non-significatives.

Tableau 3.4.17 Analyse des résidus de l'équation exprimant le module d'élasticité en fonction de la présence de bois de compression et de la largeur des cernes. Tableau d'analyse de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance	CV (%)
Clone	15	20136500	5,13	0,0012**	675475 (31%)	10,3
Ramet dans Clone	16	3925095	3,40	0,0001***	231024 (11%)	6,0
billon	2	2568849	1,13	0,3352ns	-	
orientation	3	3294690	2,86	0,0372*	-	
Clone x billon	30	2265437	1,97	0,0025**	139079 (6%)	4,7
Résidu	317	1152807	-		1152807 (52 %)	13,5
Total	383				(100 %)	

A l'exception de l'effet "Clone x billon", cette analyse ne met plus d'effets d'interaction en évidence. Si, suite aux conclusions précédentes, nous éliminons le billon de pied, cette interaction devient non significative, ce qui confirme l'intérêt d'exclure la partie basse du tronc dans ce type d'étude où, notamment du fait de fréquentes courbures du pied chez le Mélèze (GOTHE et SCHOBBER, 1971), le risque de trouver du bois de compression est fortement accru (LOW, 1964).

Si l'on examine le niveau "Ramet dans Clone", nous observons toujours, après regroupement des interactions non significatives, un effet hautement significatif pour ce facteur (F=3,40***), ce qui reste préoccupant dans un

objectif d'amélioration. Il faut cependant relativiser l'impact de ce facteur "Ramet dans Clone", dans la mesure où la composante de variance qui lui est associée reste faible comparativement à celle liée au facteur "Clone", puisqu'elle atteint seulement le tiers de la variance observée pour le facteur "Clone". Le même constat peut être fait pour l'interaction "Clone x billon", hautement significative, qui ne représente que 6 % de la variance totale.

Il faut encore constater que si l'on rejette le billon de pied, ce facteur "Ramet dans Clone" devient à son tour non significatif. Ceci témoigne une fois de plus du rôle perturbateur qu'exerce le pied de l'arbre sur l'évaluation de la part génétique de la variation de cette caractéristique. Notons aussi que la variance résiduelle reste élevée en atteignant 52 % de la variance totale.

Remarquons enfin que si l'on s'intéresse au classement des clones suivant leur module d'élasticité, l'utilisation de cette régression préalable à l'analyse de la variance, n'amène pas de modification dans le choix des 5 meilleurs clones pour cette caractéristique. Dans le bas du classement, nous pouvons pratiquement tirer la même conclusion. Dans le cas de notre échantillon, les changements de classement sont donc essentiellement limités aux clones de qualité moyenne.

3° Résultats génétiques

Quelles que soient les éprouvettes prises en compte pour l'évaluation de l'héritabilité génotypique du module d'élasticité, il apparaît que celle-ci est très élevée (Tableau 3.4.18). Elle semble quelque peu plus faible quand les éprouvettes contenant du bois de compression (BC) ou extraites du billon de pied sont exclues de l'analyse. De même, le coefficient de variation devient plus faible lorsque le bois de compression est exclu. Il en résulte que le gain potentiel par sélection clonale est légèrement réduit pour cette caractéristique.

Cet ensemble de résultats confirme donc bien qu'il existe des possibilités réelles d'accroître sensiblement le module d'élasticité du Mélèze par sélection clonale, mais que la présence de bois de compression et la largeur des cernes peuvent jouer un rôle perturbateur dans l'estimation des paramètres génotypiques de cette caractéristique.

Tableau 3.4.18 Evaluation du module d'élasticité (MPa) pour différents lots d'éprouvettes au niveau clonal (n = 16 clones). Détermination de différents paramètres génotypiques.

Eprouvettes	Moyenne (MPa)	ETP	CV _p (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Ensemble	7 974	1077	13,5	0,85	0,74	11,5	9748	6456

Sans BC	8 312	1009	12,0	0,80	(0,41 à 0,90) 0,68	9,7	9948	6748
Billons 2 et 3	8 017	1001	12,5	0,88	(0,29 à 0,87) 0,79	11,0	9840	6867
Billons 2 et 3 sans BC	8 286	900	10,9	0,69	(0,50 à 0,92) 0,53	7,5	9678	7028
Covariables Lcern et BC	7 974	916	11,5	0,81	(0,07 à 0,81) 0,67 (0,30 à 0,87)	9,2	9360	6265

3.4.2. Conséquences d'une sélection clonale pour le module d'élasticité

Après avoir montré que le module d'élasticité du Mélèze hybride pouvait avantageusement être intégré dans un programme de sélection clonale, il y a lieu de vérifier que cette stratégie d'amélioration n'a pas d'impact non désiré sur d'autres caractéristiques dont il est reconnu qu'elles sont hérissables et qui sont susceptibles d'intéresser les forestiers ou les utilisateurs du bois.

3.4.2.1. Estimation de l'hérissabilité génotypique des principales caractéristiques technologiques et de croissance.

Les caractéristiques retenues tiennent compte des résultats fournis par la littérature. Les paramètres en ont été calculés, suivant les modèles utilisés pour le module d'élasticité, à partir des données propres à cette expérience et sont résumées dans le tableau 3.4.19.

Il se confirme que les principales caractéristiques technologiques mesurées dans ce test sont fortement à très fortement hérissables, ce qui justifie l'intérêt d'étudier les corrélations d'ordre génotypique qui peuvent exister avec le module d'élasticité.

Ces résultats sont en conformité avec les données disponibles dans la littérature, quand elles existent.

Tableau 3.4.19 Evaluation des contraintes de rupture en flexion statique (MOR) et en compression axiale (COMP), du bois de compression (BC), de la masse volumique (MV), de l'angle du fil (Angfil), du retrait volumétrique total (RVT), du contraste (Contr), du nombre de cernes d'aubier (NAUB), de la forme (F), de la

circonférence (C95), du volume total (VOLT) et de la biomasse (BIOM) de la tige mesurés à partir de 16 clones représentés par deux ramets, issus du test de Virton. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Caractéristique	Moyenne	ETP	CV _p	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
MOR (MPa)	70,6	7,8	11,1	0,93	0,87 (0,67 à 0,95)	11,1	83,0	58,6
COMP (MPa)	38,6	3,2	8,4	0,91	0,84 (0,62 à 0,94)	7,7	44,5	34,7
BC (Echelle)	1,65	1,1	67,1	0,49	0,33 (-0,17 à 0,70)	33,1	3,96	0,35
MV (kg/m ³)	416	21	5,1	0,91	0,84 (0,61 à 0,94)	4,7	446	383
Angfil (°)	3,4	0,83	24,6	0,69	0,53 (0,07 à 0,80)	16,9	5,0	2,0
RVT (%)	11,7	0,95	8,2	0,86	0,76 (0,45 à 0,91)	7,1	13,8	10,6
Contr (kg/m ³)	630	40,6	6,4	0,70	0,54 (0,10 à 0,81)	4,6	705	572
NAUB (-)	5,68	0,45	8,1	0,54	0,36 (-0,14 à 0,71)	4,38	6,22	4,72
F (Echelle)	2,1	0,45	22,1	0,39	0,24 (-0,26 à 0,65)	8,6	2,7	1,4
C95 (cm)	62,7	4,6	7,3	0,66	0,49 (0,03 à 0,79)	4,8	71,5	54,0
VOLT (dm ³)	277	51	18,3	0,69	0,53 (0,08 à 0,81)	12,7	382	184
BIOM (kg)	91	15,5	17,1	0,60	0,43 (-0,06 à 0,75)	10,2	62	125

Force est de constater qu'à l'exception de la masse volumique, pour laquelle plusieurs études abordant l'héritabilité au niveau clonal sont disponibles pour le genre *Larix* (SACHSSE *et al.*, 1978; LEWARK, 1980; KOIZUMI *et al.*, 1990a; BASTIEN *et al.*, 2000), très peu d'informations sont fournies dans la littérature sur les autres caractéristiques technologiques. Notons cependant l'article de SACHSSE *et al.* (1978) qui, à partir d'un échantillon constitué de 22 clones de Mélèze du Japon, fait état d'un effet très hautement significatif du facteur "clone" pour le module de rupture.

Pour l'importance du duramen, SACHSSE *et al.* (1978) ont observé un effet clonal en Mélèze du Japon. De même, PAQUES (2001) a obtenu une héritabilité génotypique élevée ($h^2_{Gi} = 0,58$) pour le nombre de cernes de l'aubier du Mélèze hybride dans un test de clones.

Les résultats obtenus pour l'angle du fil moyen sont voisins de ceux fournis par MIKAMI *et al.* (1972) in MIKAMI et NAGASAKA (1975) qui, dans une étude portant sur un total de 400 ramets pour 80 clones de Mélèze du Japon, ont obtenu une héritabilité génotypique de 0,5 pour l'angle du fil maximum. Des résultats similaires ont également été publiés pour l'Epicéa de Sitka (HANSEN et ROULUND, 1997) et l'Epicéa commun (COSTA E SILVA et BORRALHO, 2000).

Les références bibliographiques sont également rares pour les caractéristiques de forme chez le Mélèze hybride. Les trois articles recensés (PAQUES, 1992; CONTRAIN, 1993; MURANTY *et al.*, 1996) font cependant apparaître qu'une forte héritabilité au niveau clonal est associée à cette caractéristique (de l'ordre de 0,5), supérieure à celle présentée dans le tableau 3.4.19, mais comparable aux résultats obtenus pour l'ensemble du site de Virton, pour lequel l'ensemble des plants disponibles ont été pris en compte (Tableau 3.4.20).

Tableau 3.4.20 Evaluation de la forme de la tige en 1983 (F83) et 1992 (F92) pour respectivement 34 et 32 clones dans l'expérience de Virton. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Caractéristique	Moyenne	ETP	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
F83 (n=34)	6,7	0,56	8,4	0,65	0,49 (0,02 à 0,78)	5,5	8	5
F92 (n=32)	1,9	0,33	17,2	0,69	0,53 (0,07 à 0,80)	11,8	2,9	1,0

Comme déjà souligné dans la revue de la littérature au chapitre 2, les références traitant de l'intensité du contrôle génétique du bois de compression sont rares, ceci étant lié à la difficulté d'évaluer cette caractéristique. Cependant, comme il apparaît que la présence de bois de compression est étroitement liée à la forme de l'arbre (HAUGHT, 1958 in ZOBEL, 1961), il est donc raisonnable de penser que cette caractéristique est susceptible d'être héritable, si pas directement, au moins par le fait qu'elle est liée à la forme.

Les données publiées dans la littérature confirment également l'existence d'une héritabilité élevée au niveau clonal pour les caractéristiques de croissance chez le genre *Larix* (PARK et FOWLER, 1987; TAKATA *et al.*, 1989; PAQUES, 1992; MURANTY *et al.*, 1996).

3.4.2.2. Liaisons entre le module d'élasticité et les principales caractéristiques utiles au programme de sélection

L'existence d'une forte héritabilité génotypique pour la majorité de ces caractéristiques ayant été démontrée, il devient utile de calculer les corrélations génotypiques entre ces caractéristiques et le module d'élasticité.

Le tableau 3.4.21 synthétise les tendances observées des principales caractéristiques technologiques intéressant les utilisateurs du bois.

Tableau 3.4.21 Corrélations génotypiques (r_G) entre le module d'élasticité et différentes caractéristiques, gains génotypiques indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) obtenus par sélection sur le module d'élasticité, héritabilités et gains génotypiques directs (%) pour ces différentes caractéristiques.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
MOE – Contrainte de rupture		0,84**	8,3	10,3	0,93
MOE – Contrainte de compression		0,98***	7,2	7,7	0,91
MOE – Bois de compression		-0,43ns	-18,8	33,1	0,49
MOE – Masse volumique		0,88**	4,0	4,7	0,91
MOE – Angle du fil du bois		-0,07ns	-1,3	17,0	0,69
MOE – Retrait volumétrique total		0,88**	6,2	7,0	0,86
MOE – Contraste intra-cerne		0,89**	4,4	4,5	0,70
MOE – Nombre de cernes d'aubier		0,11ns	0,8	6,7	0,62
MOE – Forme de la tige		0,62ns	7,8	8,6	0,39

La sélection de clones caractérisés par un module d'élasticité élevé amène à retenir des clones dont le bois présente de bonnes aptitudes pour l'utilisation en structure. En effet, les clones dont le bois possède un module d'élasticité élevé sont également caractérisés par des contraintes de rupture en flexion statique (+8,3%) et en compression axiale (+7,2%) supérieures par rapport à la population de départ.

La stabilité du bois pourrait cependant être quelque peu affectée dans la mesure où le retrait volumétrique total augmente avec l'amélioration du module d'élasticité, bien que l'angle du fil, autre indicateur de la stabilité du bois, semble être indépendant de la sélection sur le module d'élasticité ($r_G = -0,07ns$).

Le contraste dans le cerne s'accroît également avec l'augmentation du module d'élasticité ($r_G = 0,89^{**}$) ce qui pourrait réduire l'aptitude au déroulage d'un tel bois.

Logiquement, la relation entre le module d'élasticité et la présence de bois de compression reconnue pour être négative pour le Mélèze du Japon (UEDA et TANAKA, 1997) suit cette tendance mais cette relation reste faible et non significative ($r_G = -0,43ns$).

La forme de la tige semble aussi liée positivement au module d'élasticité sans pour autant que le seuil de signification soit atteint ($r_G = 0,62ns$). Cette relation qui semble positive entre module et forme apparaît logique dans la mesure où une mauvaise forme est souvent associée à la formation de bois de compression, lui-même corrélé négativement au module d'élasticité.

Notons encore que la sélection de clones possédant un module d'élasticité élevé ne semble pas avoir d'influence sur l'importance de l'aubier ($r_G = 0,11ns$).

Enfin, la masse volumique s'accroît avec l'augmentation du module, ce qui peut être intéressant pour les producteurs de pâte à papier.

A côté des caractéristiques purement technologiques, il est aussi important pour le sylviculteur d'apprécier les conséquences en terme de croissance d'une sélection axée sur le module d'élasticité (Tableau 3.4.22).

Tableau 3.4.22 Coefficients de corrélation génotypique (r_G) entre le module d'élasticité et différentes caractéristiques de croissance, gains génotypiques indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) obtenus par sélection sur le module d'élasticité, héritabilités et gains génotypiques directs (%) pour ces différentes caractéristiques.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
MOE – Circonférence		-0,57ns	-3,2	4,8	0,66
MOE – Volume total		-0,33ns	-4,6	12,7	0,69
MOE – Biomasse		-0,08ns	-0,1	10,2	0,60

La croissance en circonférence apparaît négativement corrélée au module d'élasticité ($r_G = -0,57ns$) sans pour autant qu'une liaison étroite et significative soit mise en évidence (limite de signification = -0,59*).

Cette faible liaison se réduit encore pour le volume de la tige et devient même proche de zéro pour la biomasse ($r_G = -0,08ns$), la perte en volume étant partiellement compensée par l'augmentation de la masse volumique.

La sélection de clones possédant un module d'élasticité élevé ne semble donc pas affecter de manière significative la production en volume de la tige et il semble donc possible de sélectionner des clones possédant à la fois des caractéristiques mécaniques élevées et un bon potentiel de croissance individuel comme la figure 3.4.2 (p. 100) semble le montrer.

3.4.3. Sélection clonale indirecte sur le module d'élasticité

La mesure du module d'élasticité sur éprouvettes normalisées nécessitant un investissement important en termes de personnel, d'équipement et de temps, il est primordial d'utiliser d'autres techniques plus rapides pour justifier l'éventuelle mise en place d'un programme de sélection clonale visant cette caractéristique.

La revue bibliographique a permis de mettre en évidence trois techniques potentiellement intéressantes pour permettre l'évaluation indirecte du module d'élasticité.

La première consiste en la mesure de la masse volumique pratiquée sur des échantillons de tailles diverses, les deux autres correspondent à une mesure au Pilodyn ou au Sylvatest directement sur arbres debout.

Pour aborder ce point, il est utile de rappeler la formule du gain génotypique indirect (NANSON, 1967 et 1988) :

$$\Delta G_{y/x} = i_x h_{Gx} h_{Gy} r_G \sigma_{Py}$$

Cette formule montre que le gain génotypique indirect que l'on peut obtenir pour une caractéristique y , comme par exemple le module d'élasticité, à partir d'une sélection sur une autre caractéristique x , par exemple la masse volumique, dépend évidemment de la variabilité et de l'héritabilité génotypique de la caractéristique cible. Elle dépend également de l'héritabilité génotypique de la caractéristique utilisée comme moyen indirect d'évaluation ainsi que de la corrélation génotypique existant entre elles.

3.4.3.1. Masse volumique

Tenant compte de la signification de cette formule, l'accent a donc été porté, d'une part, sur l'héritabilité des différentes formes de masse volumique et, d'autre part, sur l'intensité de la liaison (r_G) qui peut exister entre celles-ci et le module d'élasticité.

1° Héritabilité génotypique

Les différentes formes de la masse volumique, les plus couramment citées dans la littérature et déterminées par microdensitométrie, ont été mesurées en plus de la masse volumique évaluée sur éprouvette.

Il apparaît que ces différentes formes de la masse volumique sont fortement héritables à l'exception de la masse volumique minimale, l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone variant entre 0,70 et 0,91 (Tableau 3.4.23).

Tableau 3.4.23 Evaluation de différentes composantes de la masse volumique (kg/m^3) déterminées par microdensitométrie ou sur éprouvettes pour un ensemble de 16 clones représentés par deux ramets. Détermination de différents paramètres génotypiques.¹⁵

Caractéristique	Moyenne	ETP	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
MV	416	21	5,1	0,91	0,84 (0,61 à 0,94)	4,7	446	383
Dmoy	415	22	5,3	0,83	0,71 (0,37 à 0,89)	4,4	457	381
Dbp	335	12	3,6	0,78	0,65 (0,25 à 0,86)	2,8	363	320
Dbe	798	41	5,1	0,83	0,72 (0,37 à 0,89)	4,3	878	735
Dmin	269	9	3,2	0,51	0,34 (-0,15 à 0,71)	1,6	286	255
Dmax	899	45	5,0	0,81	0,68 (0,31 à 0,88)	4,1	991	834
Contr	630	41	6,4	0,70	0,54 (0,10 à 0,81)	4,6	705	572

Les seules données bibliographiques disponibles (BASTIEN *et al.*, 2000) donnent des résultats similaires, à l'exception de la masse volumique minimale

¹⁵ La signification des abréviations a été présentée au paragraphe 3.2.4.2 (pages 79 à 81)

dont l'héritabilité apparaît quelque peu supérieure à celle observée dans le cas de notre échantillon ($h^2_{Gi} = 0,44$ et $0,55$ comparées à $0,34$).

Les données microdensitométriques étant mesurées par année, il est également intéressant d'étudier la variabilité de l'héritabilité génotypique au cours du temps de ces différentes formes de masse volumique.

La figure 3.4.4 présente ces résultats.

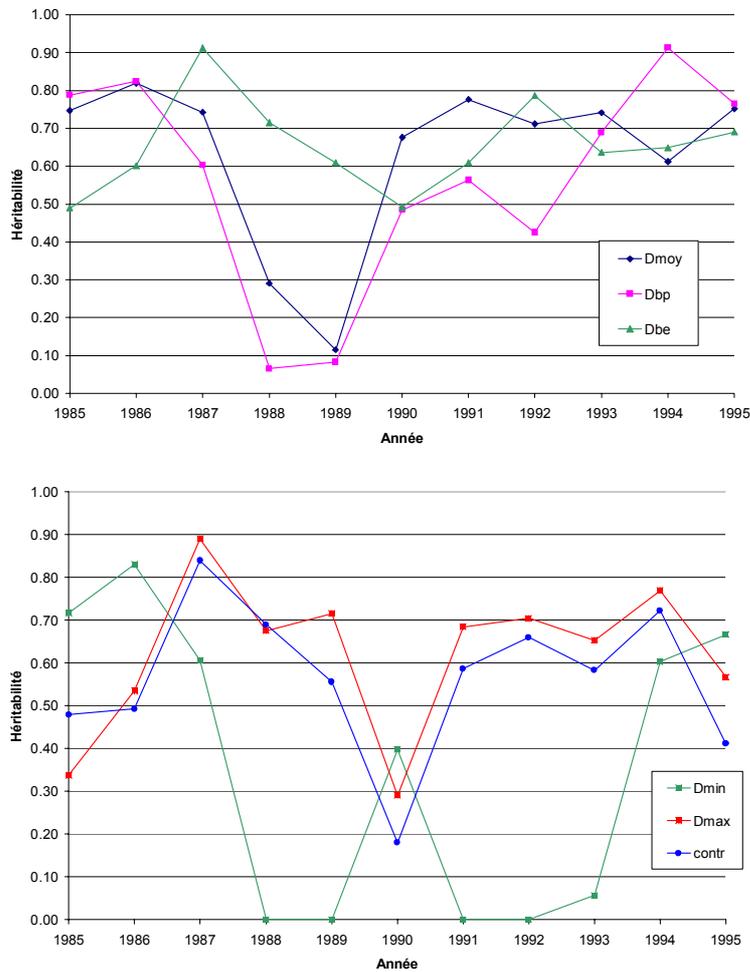


Figure 3.4.4 Evolution de l'héritabilité génotypique (h^2_G) calculée par année, entre 1985 et 1995, pour les masses volumiques moyennes du cerne, du bois de printemps et d'été (graphique supérieur), les masses volumiques maximale, minimale et du contraste dans le cerne (graphique inférieur).

L'héritabilité de la masse volumique minimale montre une extrême variabilité annuelle sans qu'une tendance claire soit décelée. De plus, cette héritabilité apparaît nulle pour 4 des 11 années mesurées.

Un comportement similaire, mais cependant moins marqué, est également observé pour la masse volumique du bois de printemps (années 1988 et 1989).

Ces résultats semblent également montrer que, quelle que soit la masse volumique observée, l'héritabilité génotypique apparaît fortement liée à l'année, ce constat étant particulièrement évident pour les cernes les plus proches de la moelle. La grande sensibilité du Mélèze à l'alimentation en eau associée à des fluctuations annuelles importantes des précipitations en Belgique (PONCELET et MARTIN, 1947) pourrait constituer un élément d'explication de ce phénomène.

Sachant que l'interaction "Clone x millésime" est par ailleurs très hautement significative (Tableau 3.4.24), sélectionner des clones à partir de mesures sur un seul cerne devrait être évité et l'analyse par groupe de cernes devrait être préférée si l'on veut atteindre une qualité de sélection clonale satisfaisante.

Tableau 3.4.24 Niveaux de signification de l'interaction "Clone x millésime" pour différentes masses volumiques mesurées par microdensitométrie.

Caractéristique	Niveau de signification de l'interaction "Clone x millésime"
Masse volumique moyenne	0,0001***
Masse volumique de bois de printemps	0,0001***
Masse volumique du bois d'été	0,0158*
Masse volumique minimale	0,0001***
Masse volumique maximale	0,0031**
Contraste dans le cerne	0,0011**

En regroupant les cernes contigus par trois (Tableau 3.4.25), les héritabilités génotypiques obtenues s'avèrent très élevées, à l'exception de celle de la masse volumique minimale des cernes périphériques qui reste faible ($h^2_G = 0,51$).

La comparaison des héritabilités génotypiques calculées sur trois cernes et obtenues pour l'ensemble des cernes disponibles montre également l'impact négatif variable selon la caractéristique étudiée des effets d'interactions "Clone

x millésime". C'est ainsi que pour les masses volumiques minimale et du bois de printemps, l'héritabilité calculée sur l'ensemble des cernes est inférieure aux autres, témoignant par là de l'existence d'une forte interaction "Clone x millésime". L'inverse est constaté pour les autres caractéristiques.

Tableau 3.4.25 Héritabilité génotypique pour différentes masses volumiques et différents groupes de cernes.

Caractéristique	Héritabilité génotypique (h^2_G)		
	Cernes 85-87	Cernes 93-95	Cernes 85-95
Dmoy	0,83	0,74	0,83
Dbp	0,82	0,85	0,78
Dbc	0,79	0,71	0,83
Dmax	0,72	0,70	0,81
Dmin	0,78	0,54	0,51
Contr	0,59	0,60	0,71

2° Corrélations génotypiques entre la masse volumique et le module d'élasticité

Après avoir évalué l'héritabilité génotypique des caractéristiques de masse volumique susceptibles d'être utilisées comme moyen indirect de sélection sur le module d'élasticité, il faut encore calculer les corrélations génotypiques exprimant la qualité des relations existant entre ce module et ces différentes caractéristiques afin d'évaluer l'efficacité potentielle d'une telle sélection.

Le tableau 3.4.26 présente les différentes estimations de ces corrélations génotypiques pour l'ensemble de la période pour laquelle des données microdensitométriques sont disponibles (1985-1995) et pour deux périodes de trois ans correspondant aux stades juvénile (1985-1987) et proche de la maturité (1993-1995).

Il apparaît que, quand l'ensemble des cernes (période 1985 à 1995) sont pris en compte, la corrélation génotypique est maximale avec la masse volumique minimale ($1,03^{16}$) et du bois de printemps ($1,00^{**}$). Les autres corrélations

¹⁶ Comme il s'agit de paramètres estimés de la population de clones à partir d'un échantillon de ceux-ci, ces paramètres peuvent très bien dépasser quelque peu les limites théoriques, par suite notamment des erreurs d'échantillonnage.

génotypiques, bien que légèrement inférieures, sont également élevées ($0,86^{**} < r_G < 0,90^{**}$).

Tableau 3.4.26 Héritabilités génotypiques, corrélations génotypiques et gains génotypiques indirects entre le module d'élasticité et différentes composantes de masse volumique au cours de différents stades de développement.

Groupe de cernes	Caractéristique	Héritabilité génotypique (h^2_G)	Module d'élasticité $\Delta G_C = 11,5\%$	
			r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)
Période 85-95	Dmoy	0,83	0,86**	9,8
	Dbp	0,78	1,00**	11,0
	Dbe	0,83	0,86**	9,8
	Dmax	0,81	0,90**	10,2
	Dmin	0,51	1,03*	9,2
	Contr	0,71	0,89**	9,4
Période 85-87	Dmoy	0,83	0,78*	8,9
	Dbp	0,82	0,71*	8,0
	Dbe	0,79	0,77*	8,5
	Dmax	0,72	0,81*	8,5
	Dmin	0,78	0,69*	7,6
	Contr	0,59	0,59ns	5,6
Période 93-95	Dmoy	0,74	0,72*	7,7
	Dbp	0,85	0,86**	9,9
	Dbe	0,71	0,93**	9,8
	Dmax	0,70	0,95**	9,9
	Dmin	0,54	0,77*	7,1
	Contr	0,60	0,92*	8,8
Eprouvettes	MV	0,91	0,88**	10,5

Lorsqu'un nombre plus limité de cernes est étudié, les résultats sont quelque peu différents. Les corrélations génotypiques entre le module d'élasticité et la masse volumique minimale chute fortement, passant de 1,03* à 0,69* et 0,77*. La même tendance est observée avec la masse volumique du bois de printemps.

A l'opposé, les corrélations génotypiques calculées avec la masse volumique maximale apparaissent stables et élevées (0,81* à 0,95**) quelle que soit la gamme de cernes. Il en est de même, mais dans une moindre mesure, pour la masse volumique du bois d'été.

La corrélation génotypique calculée pour la masse volumique moyenne mesurée sur l'ensemble des cernes apparaît supérieure à celles obtenues pour les deux groupes de trois cernes, le groupe des cernes proches de l'écorce (période 93-95) fournissant la corrélation la plus faible ($r_G = 0,72^*$).

La faiblesse de cette corrélation pourrait s'expliquer par les phénomènes de compétition récents auxquels les arbres du site étudié semblent apparemment soumis.

Le tableau 3.4.27 permet d'établir différents constats qui confirment l'existence des phénomènes de compétition entre arbres.

Tableau 3.4.27 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) pour différents couples de caractéristiques de croissance et de masses volumiques moyennes aux stades juvéniles (a) et proche de la maturité (b).

Caractéristique	r_P	r_G	r_E
Dmoy(a)-Dmoy(b)	0,35ns	0,40ns	0,19ns
Dmoy(a)- Lcern(a)	-0,76***	-0,94**	-0,25ns
Dmoy(a)- Lcern(b)	0,14ns	0,24ns	0,07ns
Dmoy(b)-Lcern(a)	-0,11ns	-0,40ns	0,63**
Dmoy(b)-Lcern(b)	-0,50*	-0,27ns	-0,89***
Lcern(a)-Lcern(b)	-0,47ns	-0,40ns	-0,63**

Tout d'abord, les corrélations calculées entre les masses volumiques aux stades juvénile et mature sont positives mais faibles.

La corrélation phénotypique entre la masse volumique et la largeur des cernes est bien de tendance négative pour les deux périodes étudiées ($r_P = -0,76^{***}$ et $-0,50^*$). Sa décomposition en effets génotypiques et environnementaux donne cependant lieu à une approche beaucoup plus précise et nuancée.

L'intensité de la liaison génotypique entre masse volumique et largeur des cernes est particulièrement élevée dans le bois juvénile ($r_G = -0,94^{**}$) mais s'altère par contre fortement dans le bois mature ($r_G = -0,27ns$).

A l'opposé, une forte augmentation de la corrélation environnementale est observée et celle-ci s'accroît de $-0,25ns$ à $-0,89^{***}$.

Tout porte ainsi à croire que l'apparition de la compétition entre arbres provoque une augmentation de la variabilité intra-clonale telle qu'elle altère la qualité de la corrélation génotypique entre la largeur des cernes et la masse volumique.

Cette compétition aboutit à ce que, à qualité génétique égale, les arbres à forte croissance durant les premières années de plantation ont tendance à pousser plus lentement et à fournir un bois de masse volumique plus élevée lorsque la compétition se fait sentir ($r_E = 0,63^{**}$). Cette tendance est ainsi susceptible de réduire la qualité de la corrélation génotypique entre la masse volumique des cernes périphériques et le module d'élasticité mesuré sur des éprouvettes extraites plus à l'intérieur du tronc.

3° Gains génotypiques potentiels

Les gains génotypiques indirects sur le module d'élasticité, calculés à partir des caractéristiques de masse volumique, apparaissent élevés lorsque tous les cernes sont pris en compte (Tableau 3.4.26).

Quand les cernes sont regroupés par groupe de trois années (série 1985-1987 et série 1993-1995), les gains semblent globalement fléchir légèrement bien que les différentes caractéristiques présentent des comportements variables.

Il apparaît ainsi que les masses volumiques minimale et du bois de printemps fournissent les gains indirects les plus élevés lorsque l'ensemble des cernes est pris en compte alors que ces gains, par petits groupes de cernes, se réduisent sensiblement.

Les masses volumiques maximale et du bois d'été sont quant à elles nettement plus stables.

Par contre, la masse volumique moyenne montre une chute nette du gain indirect pour la période 1993-1995 alors que pour le contraste dans le cerne, la chute est surtout perceptible pour la période 1985-1987.

Enfin, la masse volumique mesurée directement sur les éprouvettes normalisées permet d'atteindre un gain indirect très élevé ($\Delta G_{y/x} = 10,5 \%$).

Cet ensemble de résultats montre ainsi qu'une évaluation précoce du module d'élasticité est envisageable par mesure indirecte de la masse volumique et que la majorité des composantes microdensitométriques pourraient être utilisées dans ce but.

4° Relation largeur des cernes – masse volumique

Dans la mesure où l'on envisage d'utiliser la masse volumique comme moyen de sélection indirecte visant à améliorer le module d'élasticité, il est important de vérifier la relation qui existe entre cette masse volumique et la largeur des cernes.

En effet, les résultats présentés dans la revue bibliographique ont bien confirmé que l'augmentation de la largeur des cernes a comme conséquence une chute de la masse volumique chez le Mélèze hybride (LEWARK, 1980; LEBAN et HAINES, 1999). L'étude du module d'élasticité a également mis en évidence l'impact négatif que peut avoir l'augmentation de la largeur des cernes sur cette caractéristique, confirmant par là les observations de DERET et KELLER (1979) ainsi que celles de LEBAN et HAINES (1999). Il est donc nécessaire d'évaluer cet impact et, le cas échéant, d'adapter les protocoles de mesure et de traitement des données.

La figure 3.4.5 montre une légère relation négative entre la largeur des cernes et la masse volumique moyenne mesurée sur les éprouvettes. Bien que le coefficient de détermination entre ces deux variables soit très hautement significatif ($r = -0,44^{***}$), la forme générale de la relation semble être plutôt de type hyperbolique et la dispersion importante.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons évalué la pertinence de quelques-uns des modèles rencontrés dans la littérature (OLESEN, 1982; CHANTRE et GOUMA, 1994).

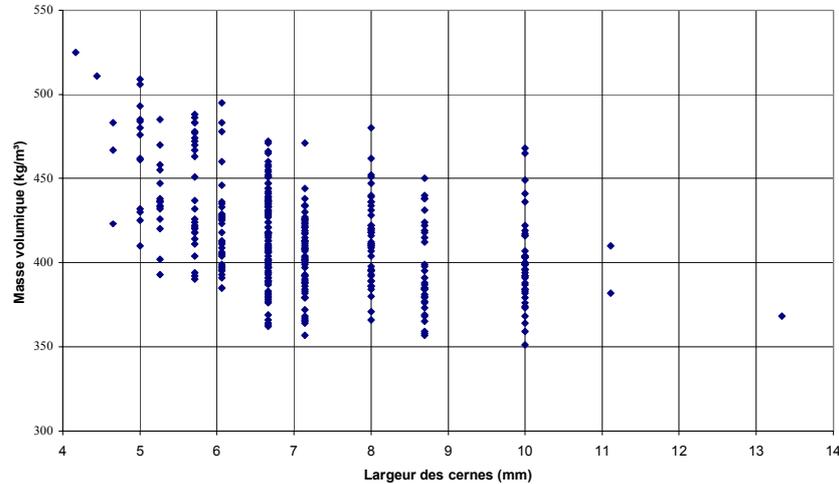


Figure 3.4.5 Relation entre la masse volumique moyenne et la largeur des cernes pour une série de 384 éprouvettes standardisées de Mélèze hybride ($r = -0,44^{***}$).

Ces résultats sont présentés au tableau 3.4.28.

Tableau 3.4.28 Description des modèles de régression testés par différents auteurs évaluant la masse volumique (MV, kg/m^3) en fonction de la largeur des cernes (Lcern, mm). Résultats obtenus avec l'échantillon d'éprouvettes de Virton ($n=384$).

Numéros du modèle	Modèles testés	Coefficients de détermination (r^2)
1 (régression simple)	$MV = 485 - 9,67 L_{\text{cern}}$	0,198***
2 (OLESEN,1982)	$MV = 312 + 933 \frac{1}{L_{\text{cern}} + 2}$	0,240***
3 (OLESEN,1982)	$MV = 317 + 836 \frac{1}{L_{\text{cern}} + 1,5}$	0,243***
4 (CHANTRE & GOUMA, 1994)	$MV = 200 + 789 \frac{1}{1 + \sqrt{L_{\text{cern}}}}$	0,232***
5 (CHANTRE & GOUMA,1994)	$MV = 566 - 76,9 \ln(L_{\text{cern}})$	0,226***

Ces modèles, appliqués à notre jeu de données, donnent des résultats similaires à ceux recensés dans la revue bibliographique et obtenus sur des échantillons du genre *Mélèze* (LANGNER et RECK, 1966; LEWARK, 1980). Ils montrent qu'il existe une relation négative et significative entre la masse volumique et la largeur des cernes, mais ils n'expliquent qu'à peine 20 à 25 % de la variation totale et aucun d'entre eux ne semble se détacher des autres.

Comme la variation de la largeur des cernes a un impact sur la masse volumique, sélectionner des clones possédant une masse volumique élevée suppose, au préalable, que l'on compare ceux-ci à même largeur des cernes et donc que l'on utilise la largeur des cernes comme covariable.

L'utilisation d'une telle covariable nécessite, au préalable, de contrôler le parallélisme des droites de régression pour les différents clones testés et, après acceptation de cette hypothèse, de tester le facteur "Clone".

Ceci revient à réaliser un test d'égalité d'ordonnées à l'origine associé à un test de parallélisme (DAGNELIE, 1975), ce qui permet d'évaluer l'influence de l'élément génétique sur la relation existant entre ces différentes caractéristiques.

L'évaluation de cette liaison masse volumique - largeur des cernes a été testée en utilisant la variable transformée décrite au tableau 3.4.28, modèle 3.

Le tableau 3.4.29 qui présente les résultats de cette analyse nous permet de constater que le facteur "Clone" a un effet très hautement significatif dans le cas du test de non-parallélisme. Le facteur "Clone" semblent donc avoir un impact important sur les modèles de régression entre masse volumique et largeur des cernes. C'est d'ailleurs ce que ROZENBERG *et al.* (2001) observent sur le Douglas pour différents éléments génétiques testés dont des clones.

Tableau 3.4.29 Influence clonale sur la relation existant entre les mesures de masse volumique et de largeur des cernes pour un total de 16 clones représentés par deux ramets et 384 éprouvettes normalisées. Tests de différence d'ordonnées à l'origine et de non-parallélisme.

	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	Valeurs de F
Différence d'ordonnées à l'origine	15	125597	8373	(21,67***)
Non-parallélisme	15	22676	1512	3,91***

Variation résiduelle	352	136004	386	
-----------------------------	-----	--------	-----	--

Il n'est donc apparemment pas possible de définir un modèle unique exprimant la masse volumique via la largeur des cernes pour l'ensemble des clones testés. Remarquons aussi que le même test réalisé avec des éprouvettes exemptes de bois de compression, mais non présenté ici, fournit des résultats équivalents.

La comparaison des coefficients de détermination du modèle de régression simple et des modèles intégrant le facteur "Clone" et le facteur d'interaction "Clone x largeur des cernes" permet de relativiser l'importance de ce dernier.

En effet, le modèle de régression simple explique 24 % de la variabilité totale alors qu'en y intégrant le facteur "Clone", le coefficient de détermination passe à 58 %, soit plus du double; l'adjonction du facteur d'interaction "Clone*largeur des cernes" permet d'accroître encore quelque peu ce coefficient qui atteint alors 64 %. Comparativement, l'apport du facteur "Clone" a donc un impact bien plus important.

En pratique, le généticien a donc tout intérêt à travailler dans des gammes étroites de largeur des cernes correspondant aux conditions futures d'utilisation du matériel afin d'éviter un éventuel biais en cas d'utilisation de la largeur des cernes comme covariable.

Si l'on désire malgré tout utiliser la largeur des cernes comme covariable, il est également important d'être conscient du risque encouru si la circonférence est utilisée en lieu et place de la largeur des cernes dans certaines conditions. En effet, dans de jeunes plantations, en croissance libre, ce qui correspond pour le matériel analysé à la période de 1985 à 1987, les corrélations apparaissent assez élevées ($r_G = 0,77^*$; Tableau 3.4.30). Mais, lorsque la compétition entre arbres commence à se manifester, la corrélation génotypique entre la circonférence totale et la largeur des cernes proches de l'écorce (période 1993-1995) chute ($r_G = 0,21_{ns}$) et laisse supposer que les clones à forte croissance dans le jeune âge n'expriment plus ce potentiel lorsque la compétition apparaît.

En conséquence, en conditions de concurrence, si la mesure de la masse volumique est réalisée à proximité de l'écorce, il y a un risque de sous-estimer la relation négative existant entre la masse volumique et la largeur des cernes et, ainsi, de conclure erronément à la possibilité de sélectionner des clones possédant à la fois une masse volumique et un potentiel de croissance élevés.

Tableau 3.4.30 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) pour différents couples de caractéristiques de croissance et de masses volumiques moyennes aux stades juvéniles (a) et proches de la maturité (b).

Caractéristique	r_P	r_G	r_E
C95-Dmoy(a)	-0,58*	-0,77*	-0,05ns
C95-Dmoy(b)	-0,52*	-0,55ns	-0,46ns
C95- Lcern(a)	0,56*	0,77*	0,12ns
C95- Lcern(b)	0,39ns	0,21ns	0,60**
Lcern(a)-Lcern(b)	-0,47ns	-0,39ns	-0,63**

5° Relation masse volumique – module d'élasticité

Utiliser la masse volumique comme moyen indirect de sélection de clones caractérisés par un module d'élasticité élevé suppose que les droites de régression entre ces deux caractéristiques soient de même pente pour tous les clones. Cela suppose également que, pour une masse volumique donnée, la valeur du module d'élasticité soit identique quel que soit le clone.

Afin de contrôler ces deux hypothèses, un test de différence d'ordonnées à l'origine ainsi qu'un test de parallélisme ont été effectués (DAGNELIE, 1975) en utilisant les données mesurées sur les 384 éprouvettes normalisées disponibles. Les résultats sont présentés au tableau 3.4.31.

Tableau 3.4.31 Influence clonale sur la relation existant entre les mesures du module d'élasticité et de la masse volumique pour 16 clones pour un total de 384 éprouvettes normalisées. Tests de différence d'ordonnées à l'origine et de non-parallélisme.

	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	Valeurs de F
Différence d'ordonnées à l'origine	15	215970034	14398002	(8,02***)
Non-parallélisme	15	51732437	3448829	2,00*
Variation résiduelle	352	607019128	1724486	

Il apparaît ainsi qu'une différence significative de la pente des droites de régression est observée pour les différents clones, ce qui n'est guère favorable si l'on désire s'orienter vers un travail de sélection génétique sur le module d'élasticité via l'utilisation de la masse volumique, dans la mesure où les clones

sélectionnés risquent d'être différents suivant la gamme de masse volumique où l'on sélectionne.

L'importance de cette interaction entre la masse volumique et le facteur "Clone" doit cependant être relativisée car si l'on compare les différents coefficients de détermination des modèles testés intégrant ou non cette interaction (ROZENBERG, 2001), on constate qu'elle permet seulement d'expliquer de l'ordre de 4 % de plus de la variation totale ($r^2 = 0,42$ et $0,46$). Son impact, bien que significatif, n'a dès lors que peu d'importance dans le cadre d'un programme de sélection.

Le facteur "Clone" a, par contre, un impact beaucoup plus marqué sur ce modèle, le coefficient de détermination passant de $0,23$ à $0,42$. Cela signifie donc que, pour une même valeur de masse volumique, les clones peuvent être caractérisés par des modules d'élasticité significativement différents.

L'application de ces tests aux éprouvettes exemptes de bois de compression montre que le modèle de régression simple explique bien mieux la relation existant entre la masse volumique et le module d'élasticité ($r^2 = 0,42$ au lieu de $0,23$, tableau non présenté). Mais l'inclusion du facteur "Clone" dans le modèle, bien que légèrement plus faible, reste cependant important ($r^2 = 0,57$).

La figure 3.4.6 montre d'ailleurs bien qu'entre 410 et 440 kg/m^3 de masse volumique, le module d'élasticité ne présente pas de tendance marquée à la hausse et qu'il est possible, dans cet intervalle, de trouver des clones présentant à la fois une faible masse volumique et un module élevé.

Cet ensemble d'observations confirme donc bien les conclusions présentées par LECLERCQ (1981) qui, sur hêtre commun, a constaté que la masse volumique n'est pas une caractéristique suffisante pour évaluer la qualité du bois car, pour une même masse volumique, le bois peut présenter des structures anatomiques différentes qui peuvent avoir un impact particulier sur ses propriétés mécaniques.

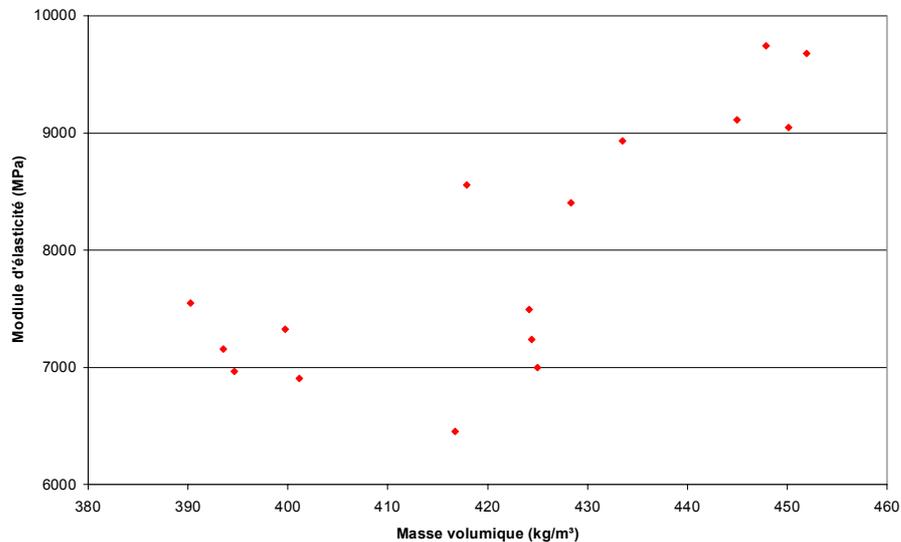


Figure 3.4.6 Evolution du module d'élasticité en fonction de la masse volumique mesurée sur 384 éprouvettes pour 16 clones de Mélèze hybride.

6° Prises en compte des covariables dans le calcul des gains indirects

Les analyses précédentes ont montré que la masse volumique du bois était une caractéristique fortement héritable et corrélée positivement au module d'élasticité.

La masse volumique de même que le module d'élasticité sont aussi apparus variables en fonction de la largeur des cernes, le module étant également influencé par la présence de bois de compression.

Il est donc pertinent d'évaluer les corrélations génotypiques existant entre ces deux caractéristiques, en l'absence de l'influence de la largeur des cernes et du bois de compression, et d'en comparer les gains indirects sur le module d'élasticité.

Le tableau 3.4.32 présente ces résultats.

L'élimination de l'effet "largeur des cernes" dans l'estimation de la masse volumique moyenne a comme effet d'améliorer l'héritabilité génotypique du bois mature et, à l'opposé, de réduire fortement celle du bois juvénile. Ceci a pour conséquence que le gain indirect obtenu apparaît plus important en utilisant la masse volumique mesurée sur du bois proche de la maturité pondérée par la largeur des cernes.

Tableau 3.4.32 Héritabilités génotypiques, corrélations génotypiques et gains génotypiques indirects entre le module d'élasticité (covariable Lcern et B) et les masses volumiques moyennes (Dmoy) dans les zones de bois juvénile (a) et mature(b) avec ou sans covariable.

Covariable	Caractéristique	Héritabilité génotypique (h^2_G)	Module d'élasticité $\Delta G_C = 9,2 \%$	
			r_G	$\Delta G_{y/x} (\%)$
Sans covariable	Dmoy(a)	0,83	0,83**	7,8
	Dmoy(b)	0,74	0,76*	6,7
Avec covariable Lcern	Dmoy(a)	0,50	0,86*	6,3
	Dmoy(b)	0,93	0,85**	8,4

Dans ces conditions, l'utilisation de la largeur des cernes comme covariable accroît l'efficacité de la sélection indirecte pour le bois proche de la maturité.

7° Conséquences d'une sélection clonale basée sur la mesure de la masse volumique

Dans la mesure où la caractéristique de masse volumique est susceptible d'être utilisée comme moyen d'évaluation indirecte du module d'élasticité dans le cadre d'une sélection clonale, il est également important de vérifier si les conséquences sur les autres caractéristiques sont équivalentes à celles observées par sélection directe.

Dans ce cas, par souci de simplification et de limitation du volume du présent travail, seule la masse volumique moyenne calculée sur la période 1985-1995 sera prise en compte. Ces résultats sont présentés au tableau 3.4.33.

Comme pour le module d'élasticité, la masse volumique apparaît très fortement liée aux caractéristiques mécaniques que sont les contraintes de rupture en flexion statique ($r_G = 0,94^{**}$) et en compression axiale ($r_G = 0,92^{**}$).

Par contre, la masse volumique moyenne ne semble pas du tout liée au bois de compression, ce qui pourrait maintenir un pourcentage de clones comportant du bois de compression équivalent à celui rencontré dans la population de sélection parmi le nombre de clones sélectionnés.

Tableau 3.4.33 Coefficients de corrélation génotypique (r_G) entre la mesure de la masse volumique (Dmoy) calculée pour la période 1985 à 1995 et différentes caractéristiques technologiques, gains génotypiques indirects ($\Delta G_{x/y}$, %) obtenus par sélection sur la masse volumique, héritabilités et gains génotypiques directs (ΔG_y , %) pour ces différentes caractéristiques.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
Dmoy – Contrainte de rupture		0,94**	9,2	10,3	0,93
Dmoy – Contrainte de compression		0,92**	6,7	7,7	0,91
Dmoy – Bois de compression		-0,12ns	5,7	33,1	0,49
Dmoy – Angle du fil du bois		-0,63ns	-11,8	17,0	0,69
Dmoy – Retrait volumétrique total		0,80**	5,6	7,0	0,86
Dmoy – Contraste intra-cerne		0,83*	4,1	4,5	0,70
Dmoy – Nombre de cernes d'aubier		0,39ns	3,1	6,7	0,62
Dmoy – Forme de la tige		0,50ns	6,3	8,6	0,39

Contrairement à ce qui est également observé pour le module d'élasticité, la corrélation génotypique entre l'angle du fil du bois et la masse volumique moyenne est assez élevée mais cependant non significative ($r_G = -0,63ns$). La sélection effectuée pour la masse volumique moyenne pourrait contribuer ainsi à réduire l'angle du fil du bois. Par contre, le retrait volumétrique total est fortement accru avec l'augmentation de la masse volumique ($r_G = 0,80**$) et cette liaison est du même ordre de grandeur que pour le module d'élasticité ($r_G = 0,88**$).

La corrélation très élevée observée entre le module d'élasticité et le contraste intracerne se retrouve également avec la masse volumique ($r_G = 0,83*$). Cette similitude est également observée avec la forme de la tige ($r_G = 0,50ns$).

Enfin, le nombre de cernes de l'aubier semble peu lié à la masse volumique moyenne ($r_G = 0,39ns$) comme c'est également le cas pour le module d'élasticité ($r_G = 0,11ns$).

Le tableau 3.4.34 fournit les résultats concernant la croissance.

Tableau 3.4.34 Coefficients de corrélation génotypique (r_G), héritabilités, gains génotypiques directs et indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) à partir de la masse volumique moyenne (Dmoy) déterminée entre 1985 et 1995 pour différentes caractéristiques de croissance.

Caractéristiques X Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$	ΔG_y	h^2_G (Y)
Dmoy – Circonférence	-0,69ns	-3,7	5,6	0,52
Dmoy – Volume	-0,47ns	-6,6	12,7	0,69
Dmoy – Biomasse	-0,17ns	-2,0	10,2	0,60

Comme pour le module d'élasticité, la masse volumique moyenne semble corrélée négativement aux caractéristiques de croissance sans pour autant que ces corrélations soient significatives. Son intensité est maximale avec la circonférence de la tige ($r_G = -0,69ns / 0,71^*$); par contre, elle se réduit avec le volume et, plus encore, avec la biomasse de la tige. Globalement, améliorer la masse volumique du bois par sélection clonale ne semble donc pas compatible avec la recherche d'un accroissement de la production de bois.

3.4.3.2. Mesure à l'aide du Pilodyn

1° Héritabilité de la mesure à l'aide du Pilodyn

Le Pilodyn étant reconnu comme un instrument efficace permettant l'évaluation indirecte de la masse volumique du bois (DEFAYS, 1991; CHANTRE *et al.*, 1992; COSTA E SILVA *et al.*, 1994; PIROTON *et al.*, 1995; YANCHUK et KISS, 1997; HANSEN et ROULUND, 1997...), voire des propriétés mécaniques (RIDOUTT *et al.*, 1999), nous avons réalisé des mesures en forêt au cours de deux années: la première série en 1993, l'autre en 1995.

Pour chacune de ces deux années, deux mesures diamétralement opposées ont été effectuées sur écorce, à une hauteur de 1,3 m dans une zone sans nœud. Le Pilodyn était équipé d'une aiguille de deux millimètres de diamètre et la mesure a été effectuée après avoir enfoncé les supports métalliques jusqu'à l'aubier par simple pression. En 1993, la direction de mesure correspondait à l'axe Nord-Sud, tandis qu'en 1995, nous avons opté pour l'axe Sud-Est Nord-Ouest afin d'éviter autant que possible les zones de bois de compression susceptibles de s'être formées dans l'axe des vents dominants de Sud-Ouest.

Le tableau 3.4.35 fournit les paramètres calculés à partir des 16 clones représentés par deux ramets pour lesquels les caractéristiques physiques et mécaniques ont été présentées précédemment.

Tableau 3.4.35 Moyennes de deux mesures de Pilodyn (Pil, mm) réalisées de part et d'autre du tronc, dans une direction fixée et à hauteur d'homme, en 1993 et 1995. Détermination de différents paramètres génotypiques pour un ensemble de 16 clones représentés par deux ramets.

Année	Moyenne	ET _P	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
1993	18,6	1,7	8,93	0,77	0,62 (0,21 à 0,85)	6,8	21,8	16,8
1995	17,8	1,5	8,49	0,87	0,77 (0,47 à 0,91)	7,4	20,8	15,4

Les héritabilités observées sont très élevées (h²_G = 0,77 et 0,87) et du même ordre de grandeur que celles évaluées sur l'ensemble du site expérimental (249 plants pour 33 clones, h²_G = 0,90), ce qui semble indiquer une bonne fiabilité de cette technique même pour des nombres de ramets par clone très faibles. Elles sont aussi très comparables entre elles bien que la qualité de la mesure de 1995 qui tient compte de la présence supposée de bois de compression semble légèrement supérieure.

Ces résultats sont en concordance avec ceux recensés dans la littérature pour différentes espèces résineuses (CHANTRE *et al.*, 1992; WATT *et al.*, 1996; HANSEN ET ROULUND, 1997), de même que pour le Mélèze hybride (MURANTY *et al.*, 1996). Le Pilodyn apparaît ainsi très prometteur dans le cadre d'une sélection clonale à grande échelle.

2° Corrélations entre les mesures à l'aide du Pilodyn et de module d'élasticité

La mesure de Pilodyn apparaissant fortement héritable tout en alliant rapidité et simplicité, il y a lieu de contrôler l'intensité de la relation entre les mesures de module d'élasticité sur éprouvettes normalisées et celles réalisées à l'aide du Pilodyn.

Les résultats présentés au tableau 3.4.36 mettent en évidence une corrélation génotypique de tendance négative marquée ainsi qu'un gain indirect élevé permettant d'envisager l'utilisation de la mesure à l'aide du Pilodyn comme technique indirecte de sélection sur le module d'élasticité.

Tableau 3.4.36 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) entre le module d'élasticité évalué sur éprouvettes normalisées et deux mesures à l'aide du Pilodyn réalisées en 1993 et 1995 sur arbres debout, à hauteur d'homme, et gain génotypique indirect sur le module d'élasticité (16 clones et deux ramets par clone).

Caractéristique Y X	r_P	r_G	r_E	$\Delta Gy/x$ (%)
MOE-Pil93	-0,60*	-0,75*	0,31ns	-7,7
MOE-Pil95	-0,61*	-0,75*	0,24ns	-8,6

Il convient de rappeler que plus l'aiguille du Pilodyn s'enfonce et plus la masse volumique est faible, ce qui explique les corrélations négatives.

En utilisant le Pilodyn, il est ainsi possible d'obtenir un gain sur le module d'élasticité de l'ordre de 8 à 9 %, ce qui, comparé au gain direct de 11,5 % apparaît particulièrement performant puisque cette mesure peut être réalisée directement en forêt, rapidement et sur un grand nombre d'arbres, contrairement à la mesure du module d'élasticité sur éprouvettes normalisées qui est destructive, extrêmement lourde et lente. Ceci permet ainsi d'obtenir un gain de temps et d'argent tout à fait considérable.

3° Conséquences d'une sélection clonale basée sur la mesure à l'aide du Pilodyn

Comme pour la masse volumique, il est aussi important de vérifier si la mesure à l'aide du Pilodyn qui permet d'évaluer le module d'élasticité par voie indirecte, présente le même type de relation avec les autres principales caractéristiques intéressant le forestier.

Ces résultats sont présentés au tableau 3.4.37.

Les conséquences sur les principales caractéristiques technologiques d'une sélection clonale basée sur la mesure réalisée à l'aide du Pilodyn sont voisines de celles observées en utilisant le module d'élasticité comme critère de sélection.

Les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale sont particulièrement bien corrélées à la mesure au Pilodyn ($r_G = -0,92^{**}$ et $-0,87^{**}$); il en est de même de la masse volumique, du contraste intra-cerne et, dans une moindre mesure, du retrait volumétrique total.

Tableau 3.4.37 Coefficients de corrélation génotypique (r_G) entre la mesure à l'aide du Pilodyn (Pil95) et différentes caractéristiques technologiques, gains génotypiques indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) obtenus par sélection sur la mesure au Pilodyn, héritabilités (h^2_G) et gains génotypiques directs (ΔG_y , %) pour ces différentes caractéristiques.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
Pil95 – Contrainte de rupture		-0,92**	-9,2	10,3	0,93
Pil95 – Contrainte de compression		-0,87**	-6,5	7,7	0,91
Pil95 – Bois de compression		-0,16ns	-7,2	33,1	0,49
Pil95 – Masse volumique		-1,08**	-4,7	4,7	0,91
Pil95 – Angle du fil du bois		0,54ns	13,4	17,0	0,69
Pil95 – Retrait volumétrique total		-0,63*	-5,4	7,0	0,86
Pil95 – Contraste intra-cerne		-0,86*	-4,3	4,5	0,70
Pil95 – Nombre de cernes d'aubier		-0,47ns	-2,5	6,7	0,62
Pil95 – Forme de la tige		-0,25ns	-4,5	8,6	0,39

Par contre, contrairement à ce qui semble être le cas pour le module d'élasticité, la mesure au Pilodyn ne semble pas corrélée à la présence de bois de compression ni à la forme de la tige.

Enfin, l'angle du fil pourrait s'améliorer légèrement en utilisant le Pilodyn comme estimateur du module d'élasticité ($r_G = 0,54ns$).

La liaison avec les caractéristiques de croissance présente la même tendance que celle observée pour le module d'élasticité (Tableau 3.4.38). Si la corrélation calculée avec la circonférence de la tige semble assez élevée, bien que non significative ($r_G = 0,62ns$), cette corrélation se réduit fortement avec le volume et la biomasse de la tige ($r_G = 0,35ns$ et $0,04ns$).

Tableau 3.4.38 Coefficients de corrélation génotypique (r_G), héritabilités, gains génotypiques directs et indirects ($\Delta G_{y/x}$ et ΔG_y , %) à partir d'une mesure réalisée à l'aide du Pilodyn pour différentes caractéristiques de croissance.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
Pilodyn – Circonférence		0,62ns	3,4	5,6	0,52

Pilodyn – Volume	0,35ns	4,9	12,7	0,69
Pilodyn – Biomasse	0,04ns	0,4	10,2	0,60

3.4.3.3. *Mesure de la vitesse ultrasonique à l'aide du Sylvatest*

L'idée d'utiliser la vitesse de déplacement d'ondes ultrasoniques pour évaluer la qualité du bois scié n'est pas neuve (CROISET *et al.*, 1980) mais, ces dernières années, plusieurs auteurs ont intensifié les recherches dans ce domaine (COMBE, 1997; BAILLERES, 1998; JANG, 2000) visant à la mise en œuvre et au développement de cette technique ainsi qu'à des essais de mesure sur arbres debout destinés à estimer la qualité mécanique des troncs (NAKAMURA, 1996).

L'ensemble de ces résultats tend à démontrer qu'il existe bien une relation positive entre la vitesse de déplacement d'ondes ultrasoniques et les propriétés mécaniques du bois, notamment pour le Mélèze du Japon, mais que l'intensité de cette liaison apparaît parfois faible.

Notons aussi qu'aucune publication fournissant des informations sur l'héritabilité de ce type de mesure n'est apparemment disponible jusqu'à présent. Il ne sera donc pas possible de confronter nos résultats à ceux d'autres études.

1° Héritabilité des mesures à l'aide du Sylvatest

La mesure réalisée sur arbres debout, sur l'ensemble des ramets ($n = 185$) des 16 clones étudiés présents dans l'expérience de Virton, fournit une héritabilité génotypique individuelle significative ($h^2_{Gi} = 0,19$) et un coefficient de variation phénotypique de 10,1 % (Tableau 3.4.39). Des valeurs assez proches sont également obtenues pour le sous-échantillon ayant servi à l'évaluation du module d'élasticité par voie classique ($n = 30^{17}$; $h^2_{Gi} = 0,36$, $CVp = 13,1$ %).

Les données obtenues sur les billons de ce sous-échantillon (16 clones x 2 ramets) permettent d'obtenir une héritabilité individuelle plus élevée ($h^2_{Gi} = 0,66$ et 0,61). Cette nette différence peut s'expliquer en partie par le nombre plus élevé de mesures ayant servi à évaluer chaque billon (une donnée correspondant à la moyenne de quatre mesures par billon contre une seule mesure sur arbres debout). D'autres éléments ont probablement affecté les mesures sur arbres debout. On peut penser à l'enfoncement des sondes dont la profondeur aurait pu

¹⁷ Deux ramets parmi les 32 soumis à cette étude n'ont pu être mesurés.

varier quelque peu d'un arbre à l'autre, au taux d'humidité qui pourrait également varier d'un arbre à l'autre et qui d'influence la vitesse de déplacement de l'onde, ou encore à de simples erreurs grossières difficiles à repérer sans répétition de la mesure et qui peuvent influencer fortement une si petite série de données (n = 30 ou 32).

Tableau 3.4.39 Mesures de la vitesse ultrasonique (m/s) à l'aide du Sylvatest sur arbres debout ou sur billons. Détermination de différents paramètres génotypiques pour un ensemble de 16 clones.

Matériel	Moyenne	ET _P	CV _P	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Arbre (n=185)	4 794	487	10,1	0,74	0,19 (0,09 à 0,37)	7,5	5 605	3 764
	4 926	645	13,1	0,53	0,36 (-0,14 à 0,72)	7,4	5 709	3 589
Arbre (n=30)	3 565	341	9,6	0,79	0,66 (0,26 à 0,86)	7,6	3 919	2 696
Billon de pied	3 560	208	5,8	0,76	0,61 (0,20 à 0,85)	4,4	3 911	3 086
Billon (tous)								

2° *Corrélations entre les mesures au Sylvatest et de module d'élasticité*

Le tableau 3.4.40 confirme bien les résultats publiés qui montrent qu'il existe bien une relation positive entre la vitesse ultrasonique et le module d'élasticité.

Tableau 3.4.40 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) entre le module d'élasticité évalué sur éprouvettes normalisées extraites du billon de pied (MOEb1) ou sur l'ensemble des trois billons (MOE) et la vitesse ultrasonique (Vus) mesurée sur arbre debout, sur billon de pied ou sur tous les billons et gain génotypique indirect sur le module d'élasticité (16 clones et 2 ramets par clone).

Caractéristiques X Y	r _P	r _G	r _E	ΔG _{y/x} (%)
MOE-Vusarbre	0,49ns	1,14*	-0,15ns	6,1
MOE-Vusbillon1	0,75***	0,86**	0,71***	8,4
MOE- Vusbillons	0,83***	0,88**	0,83***	9,1
MOEb1-Vusarbre	0,61*	0,81ns	-0,16ns	11,2
MOEb1-Vusbillon1	0,79***	0,75*	0,59**	11,7
MOEb1-Vusbillons	0,84***	0,83*	0,71***	11,8

Sur billon, il apparaît évident que cette relation est de nature génétique ($0,75^* < r_G < 0,88^{**}$) mais aussi que, pour un clone donné, les ramets possédant un module d'élasticité élevé fournissent aussi des vitesses ultrasoniques élevées ($0,59^{**} < r_E < 0,83^{***}$).

Sur arbres debout, ces corrélations génotypiques se maintiennent à un niveau élevé.

Enfin, cette corrélation semble logiquement plus élevée quand le seul billon de pied est utilisé pour évaluer le module d'élasticité moyen, c'est-à-dire à l'endroit où la vitesse ultrasonique a été effectivement mesurée sur arbres debout.

Cette technique non-destructive semble donc prometteuse pour l'avenir.

3° Conséquences d'une sélection clonale basée sur la mesure de la vitesse ultrasonique à l'aide du Sylvatest

Le tableau 3.4.41 présente la synthèse des liaisons génotypiques observées entre la vitesse ultrasonique et les principales caractéristiques technologiques pouvant intéresser les utilisateurs du bois.

Tableau 3.4.41 Coefficients de corrélation génotypique (r_G) entre la mesure de la vitesse ultrasonique sur le billon de pied (Vusb1) et différentes caractéristiques technologiques, gains génotypiques indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) obtenus par sélection sur le module d'élasticité, héritabilités (h^2_G) et gains génotypiques directs (ΔG_y , %) pour ces différentes caractéristiques.

Caractéristiques X	Y	r_G	$\Delta G_{y/x}$ (%)	ΔG_y (%)	h^2_G (Y)
Vusb1 – Contrainte de rupture		0,34ns	3,32	10,3	0,93
Vusb1 – Contrainte de compression		0,62*	4,4	7,7	0,91
Vusb1 – Bois de compression		-0,44ns	-18,32	33,1	0,49
Vusb1 – Masse volumique		0,42ns	1,8	4,7	0,91
Vusb1 – Angle du fil du bois		0,39ns	2,8	17,0	0,69
Vusb1 – Retrait volumétrique total		0,54ns	3,6	7,0	0,86
Vusb1 – Contraste intra-cerne		0,54ns	2,6	4,5	0,70
Vusb1 – Nombre de cernes d'aubier		-0,17ns	-1,3	6,7	0,62
Vusb1 – Forme de la tige		0,47ns	5,7	8,6	0,39

Une sélection clonale pour la vitesse ultrasonique ou pour le module d'élasticité aurait des conséquences similaires pour les propriétés mécaniques du bois (MOR, COMP) mais cette liaison apparaît cependant plus faible pour la vitesse ultrasonique, ce qui est également le cas avec le contraste dans le cerne et la forme de la tige.

La vitesse ultrasonique et le module d'élasticité semblent aussi liés négativement à la présence de bois de compression mais ce coefficient n'est pas significatif ($r_G = -0,44ns$).

En terme de stabilité du bois, l'angle du fil du bois ainsi que le retrait volumétrique total semblent augmenter légèrement avec l'accroissement de la vitesse ultrasonique.

Enfin le nombre de cernes de l'aubier ne semble pas lié génétiquement à cette caractéristique.

Concernant les caractéristiques de croissance, le module d'élasticité et la vitesse ultrasonique présentent une même relation négative qui n'est cependant pas très élevée (Tableau 3.4.42) et qui est maximale pour la circonférence individuelle.

Tableau 3.4.42 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) et gains génotypiques directs (ΔGy , %) et indirects ($\Delta Gy/x$, %) entre vitesse ultrasonique, mesurée sur le billon de pied, et différentes caractéristiques de croissance.

Caractéristiques X Y	r_G	$\Delta Gy/x$ (%)	ΔGy (%)	h^2_G (Y)
VusB1 – Circonférence	-0,35ns	-1,9	5,6	0,52
VusB1 – Volume	-0,31ns	-2,2	12,7	0,69
VusB1 – Biomasse	-0,14ns	-1,1	10,2	0,60

3.4.4. Efficacité relative des mesures indirectes visant à une sélection clonale pour le module d'élasticité

Après avoir évalué l'intérêt d'utiliser des méthodes indirectes d'estimation du module d'élasticité, il est utile d'aller au-delà en les comparant afin d'identifier la plus performante dans le cadre d'un programme de sélection clonale.

Pour permettre cette comparaison, le tableau 3.4.43 résume les gains potentiels auxquels le sélectionneur peut s'attendre dans la perspective d'amélioration des propriétés mécaniques du bois de Mélèze hybride, objectif principal de ce travail.

Il ressort de ce tableau qu'en terme de module d'élasticité, les trois méthodes testées donnent de bons résultats, les gains indirects étant compris entre 7,1 et 9,8 % alors qu'en sélection directe on atteint 11,5 %.

Par contre, l'utilisation de ces méthodes donne des résultats quelque peu différents lorsqu'on s'intéresse aux deux autres propriétés mécaniques que sont les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale.

Tableau 3.4.43 Gains potentiels en pourcentage pour les modules d'élasticité (MOE) et de rupture en flexion statique (MOR), la contrainte de rupture en compression axiale (COMP) et la croissance en circonférence (Circ95) en basant la sélection sur le module d'élasticité mesuré globalement (MOE) ou sur le billon de pied (MOEb1), sur la vitesse ultrasonique sur arbres debout (Vus) et sur le billon de pied (Vusb1), sur deux mesures au Pilodyn (Pil93 et Pil95) et sur la masse volumique moyenne mesurée sur les cerne produits entre 1985 et 1995 (Dmoy).

Y↓ X →	MOE	MOEb1	Vus	Vusb1	Pil93	Pil95	Dmoy
MOE	11,5	10,0	7,1	8,4	-7,7	-8,7	9,8
MOR	8,3	6,7	2,5	3,3	-9,6	-9,2	9,2
COMP	7,2	6,3	3,7	4,4	-5,9	-6,5	6,7
Circ95	-3,2	-3,1	-2,9	-2,1	2,8	3,4	-3,7

Les mesures réalisées à l'aide du Pilodyn ainsi que la masse volumique permettent d'obtenir des gains importants sur le module de rupture ($9,2\% < \Delta G_{y/x} < 9,6\%$) alors qu'ils apparaissent bien plus faibles lorsque la mesure de la vitesse ultrasonique est utilisée ($\Delta G_{y/x} = 2,5$ et $3,4\%$). Le même constat peut être fait pour la compression axiale mais la chute du gain est cependant plus faible.

Ces différences n'apparaissent pas pour la circonférence, l'utilisation des trois méthodes amenant de légères pertes comprises entre 2,1 à 3,7 %.

Etant donné que les coûts de mise en œuvre de ces trois méthodes indirectes (Vus, Pil, Dmoy) varient fortement, il est également intéressant d'estimer dans quelle mesure une augmentation de la sévérité de la sélection clonale d'une technique peu coûteuse peut compenser la perte de gain indirect qu'elle pourrait impliquer.

Ainsi pour la sélection pour le module d'élasticité, si l'on compare la sélection sur la masse volumique et sur la mesure à l'aide du Pilodyn, on constate que, pour une même intensité de sélection, utiliser la mesure au Pilodyn conduirait à une perte moyenne de 1,6 % (gain de 9,8 % contre un gain moyen de 8,2 % pour le Pilodyn). Par contre, utiliser la mesure au Pilodyn constitue un gain de temps très important par rapport à l'analyse microdensitométrique ou d'infradensité, ce qui permet d'accroître facilement l'intensité de sélection et, de ce fait, le gain total.

Ainsi, par exemple, passer d'un gain de 8,2 % à 9,8 % nécessiterait une augmentation de la différentielle de sélection standardisée (i_x) de 1 à 1,20 (= 9,8/8,2), ce qui correspond à une intensité de sélection de 28 % au lieu de 38 %, ce qui est très facile à réaliser dans la pratique (NANSON, 1967).

De la même manière, pour atteindre ce même gain par la mesure à l'aide du Sylvatest, l'intensité de sélection devrait passer à 20 % ($i_x = 9,8/7,1$), ce qui est également tout à fait réaliste dans nos conditions.

Les données disponibles permettent également d'étudier le comportement individuel des clones de l'échantillon, de contrôler le classement de chacun de ceux-ci pour les différentes méthodes retenues et de le comparer à celui résultant de la sélection directe sur le module d'élasticité (Tableau 3.4.44).

Globalement, les classements, tant par la méthode d'estimation directe que par les trois méthodes indirectes, sont assez comparables. Mais, malgré tout, quelques clones semblent faire exception à la tendance générale.

On peut ainsi observer que les clones numérotés 5, 9 et 27 (en gras dans le tableau) obtiennent de très mauvais classements pour la mesure de module d'élasticité et de vitesse ultrasonique alors qu'ils se classent nettement mieux pour la mesure à l'aide du Pilodyn et également, en partie, pour la mesure de la masse volumique. Remarquons aussi que ces trois clones présentent une proportion relativement élevée de bois de compression.

A l'inverse, les clones numérotés 29 et 18, et dans une moindre mesure le clone 17 (en italique dans le tableau), obtiennent une bonne cote pour le module

d'élasticité et la mesure de la vitesse ultrasonique alors que le classement s'avère moins bon pour la mesure au Pilodyn et la masse volumique. Pour ces clones, un pourcentage faible à moyen de bois de compression a été observé.

Tableau 3.4.44 Classement des différents clones testés pour le module d'élasticité (MOE) et à partir d'une sélection indirecte sur les trois méthodes étudiées (Vus, Pil, MV) ainsi que pour la présence de bois de compression (BC).

Numéro de clone	Classement						
	MOE	Vus	Vusb1	Pil93	Pil96	MV	BC
21	1	1	1	3	1	1	3
19	2	4	3	2	3	3	4
28	3	9	8	4	5	6	5
12	4	5	2	12	6	4	8
17	5	7	7	10	10	10	7
15	6	3	5	9	11	5	10
20	7	2	6	1	2	2	13
13	8	9	4	8	9	8	14
29	9	6	9	16	15	16	6
22	10	12	12	11	13	11	2
18	11	8	10	15	16	15	1
27	12	15	14	6	4	12	16
30	13	13	11	14	12	13	11
9	14	14	15	5	7	7	15
1	15	11	13	13	14	14	12
5	16	16	16	7	8	9	9

Ces deux constats tendent à montrer, à nouveau, que la mesure de la vitesse ultrasonique est influencée par la présence de bois de compression comme semble l'être le module d'élasticité, alors que les mesures à l'aide du Pilodyn et de la masse volumique ont tendance à fournir des classements biaisés, en présence de bois de compression, quand ces caractéristiques sont utilisées comme estimateurs indirects du module d'élasticité. Cette hypothèse devrait cependant être confirmée par une étude plus complète.

Cet ensemble de résultats montre bien que le Pilodyn est un instrument particulièrement performant, à la fois par sa rapidité de mesure et la bonne corrélation obtenue avec les mesures de module d'élasticité, ce qui lui confère un avantage décisif pour son utilisation comme estimateur indirect du module d'élasticité. Le biais potentiel que peut amener la présence de bois de

compression ne devrait cependant pas être sous-estimé et l'utilisation de la mesure de la vitesse ultrasonique réalisée sur les clones sélectionnés à l'aide de Pilodyn devrait être envisagée pour permettre l'élimination de clones présentant ce type de défaut.

En pratique, cela reviendrait à effectuer la sélection en deux étapes: une première sélection réalisée sur un grand nombre de clones à l'aide du Pilodyn, suivie d'une évaluation des clones présélectionnés avec le Sylvatest qui permettrait d'effectuer la sélection finale.

3.5. Conclusions

L'analyse des résultats obtenus dans ce chapitre permet de tirer les conclusions suivantes.

Le module d'élasticité en flexion statique chez le Mélèze hybride est une caractéristique améliorable par sélection clonale mais il est également influencé par de nombreux autres facteurs.

- Le module d'élasticité moyen, observé pour cet échantillon de 32 arbres de Mélèze hybride âgés de 14 ans depuis la plantation, est comparable aux données bibliographiques recensées.
- Le module d'élasticité est dépendant de tous les facteurs principaux testés qui ne sont pas de nature génétique, c'est-à-dire qu'il varie suivant l'orientation et la hauteur de prélèvement au sein du tronc et est aussi dépendant du facteur "Ramet dans Clone". Le billon de pied est particulièrement variable pour cette caractéristique et provoque des interactions avec le facteur "Clone".
- Le module d'élasticité est une caractéristique fortement héritable et possède un coefficient de variation moyen, ce qui ouvre des perspectives en matière de sélection clonale.
- Tous facteurs confondus, l'augmentation de la largeur des cernes et de la présence de bois de compression provoque la chute du module d'élasticité. Cette relation apparaît cependant plus faible au niveau clonal et il semble donc qu'il soit possible de sélectionner des clones présentant une croissance moyenne, en circonférence, et possédant un module d'élasticité élevé.
- Calculées par clone, les différentes droites de régression pour la largeur des cernes et le module d'élasticité sont parallèles lorsque toutes les

échantillons sont prises en compte, mais il n'y a pas de parallélisme en l'absence de bois de compression.

- Optimiser la mesure du module d'élasticité dans le cadre d'une sélection clonale revient à :
 - ◆ éviter les mesures dans le billon de pied,
 - ◆ choisir une orientation et une hauteur de mesure fixes,
 - ◆ limiter le nombre d'échantillons à un nombre compris entre deux et quatre par arbre,
 - ◆ mesurer un nombre de ramets par clone compris entre un et quatre.
- Utiliser la largeur des cerneaux et la présence de bois de compression comme covariables n'apportent pas de changement significatif dans la sélection clonale lors de la sélection d'arbres en condition de forte croissance, bien que leur effet soit significatif.
- Sélectionner pour le module d'élasticité revient également à améliorer les autres propriétés mécaniques principales telles que les contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale.
- Sélectionner pour le module d'élasticité revient, par contre, à accroître le retrait volumétrique total et le contraste dans le cerneau.

La sélection indirecte visant à améliorer le module d'élasticité en flexion statique de clones de Mélèze hybride peut être également envisagée en utilisant la masse volumique comme outil de sélection.

- L'héritabilité génotypique (h^2_G et h^2_{Gi}) des différentes formes de masse volumique mesurées par microdensitométrie qui est calculée pour les cerneaux produits entre 1985 et 1995 apparaît très élevée à l'exception de celle obtenue pour la masse volumique minimale.
- Sur base annuelle, ces héritabilités génotypiques varient cependant sensiblement, spécialement pour la masse volumique minimale. Une estimation optimale de ce paramètre génotypique devrait donc être établie en travaillant sur plusieurs cerneaux contigus.

- Pour toutes ces caractéristiques de masse volumique, il apparaît également une interaction, au moins significative, entre les facteurs "Clone" et "millésime", mais son impact sur l'estimation de l'héritabilité génotypique est en général faible.
- Dès le stade juvénile, en travaillant sur les moyennes de trois cernes contigus, les corrélations génotypiques entre ces différentes formes de la masse volumique et le module d'élasticité sont élevées. Il en est de même pour les gains génotypiques indirects sur le module d'élasticité.
- Il est cependant observé que, pour une même masse volumique moyenne, des clones peuvent présenter des modules d'élasticité très variables.
- Vis-à-vis des autres caractéristiques étudiées, la sélection sur la masse volumique a, globalement, des conséquences similaires à la sélection directe sur le module d'élasticité.

Le Pilodyn est un outil efficace pour mettre en place une sélection clonale sur le module d'élasticité en flexion statique.

- Les mesures à l'aide du Pilodyn sont très hértables.
- Les corrélations génotypiques entre les mesures au Pilodyn et le module d'élasticité sont également très élevées et significatives.
- Les gains génotypiques indirects sur le module d'élasticité sont donc suffisants pour envisager une sélection clonale à l'aide du Pilodyn.
- Les conséquences sur les autres caractéristiques étudiées sont globalement similaires à celles observées par sélection directe sur le module d'élasticité. La présence de bois de compression et la mesure de la forme semblent faire exception à cette tendance.

L'efficacité de la sélection indirecte sur le module d'élasticité en flexion statique par la mesure de la vitesse ultrasonique à l'aide du Sylvatest est comparable aux résultats obtenus avec le Pilodyn.

- La vitesse ultrasonique mesurée dans le bois est une caractéristique hértable.
- Elle est très bien corrélée à la mesure du module d'élasticité.

- Les gains indirects attendus, bien que légèrement plus faibles, sont cependant intéressants.

La comparaison des trois méthodes indirectes de mesure du module d'élasticité permet d'optimiser la procédure de sélection clonale.

- La mesure à l'aide du Pilodyn, grâce à son faible coût, son héritabilité élevée et sa bonne corrélation génotypique avec le module d'élasticité, peut être considérée comme la méthode la plus efficace pour sélectionner des clones de Mélèze hybride possédant de bonnes propriétés mécaniques.
- Complémentairement, la mesure à l'aide du Sylvatest, réalisée sur les clones présélectionnés à partir des mesures au Pilodyn, pourrait sans doute permettre d'éliminer des clones présentant une proportion élevée de bois de compression. Cette hypothèse devrait cependant être confirmée par des études complémentaires.

Chapitre 4. Evaluation de l'influence clonale sur différentes composantes de la densité du bois de jeunes plants

4.1. Introduction

Un des problèmes majeurs qui contrarie l'amélioration génétique rapide des essences forestières est sans nul doute la durée de leur révolution (20 à 50 ans et plus), quand bien même une sylviculture dynamique est envisagée.

Dans ce contexte, la mise au point de techniques efficaces permettant d'apprécier, à un stade jeune, les caractéristiques intéressant les producteurs et utilisateurs du bois est un élément clé dans l'élaboration d'une stratégie globale d'amélioration génétique.

Elle devient une nécessité lorsqu'on multiplie du matériel par bouturage. En effet, l'aptitude au bouturage décroît à mesure que le matériel à multiplier vieillit, ce qui rend illusoire, à l'heure actuelle, la poursuite de tout programme de multiplication de matériel âgé de Mélèze hybride à l'échelle commerciale.

Avant tout, ce chapitre s'attachera à évaluer la part de la variabilité liée au facteur "Clone" pour l'infradensité et les différentes composantes de densité mesurées par microdensitométrie. L'estimation de la part de la variabilité clonale sur la variabilité totale est en effet un des deux éléments importants, avec les corrélations "juvéniles-adultes", pour envisager une sélection clonale efficace dans le jeune âge.

Le paragraphe 4.2 présentera le matériel expérimental ainsi que les méthodes d'analyse statistique retenues.

Les résultats obtenus pour l'infradensité et les composantes microdensitométriques seront alors détaillés et comparés pour permettre de définir un protocole de mesure optimisé (§ 4.3).

4.2. Matériel expérimental et méthodes d'analyse

4.2.1. Origine du matériel expérimental

Au printemps 1993, une série de clones présents dans le parc à clones du "pré scouts" (Cantonement de Vielsalm) inscrits au catalogue national des matériels de base sous le numéro B7024 ont été bouturés en serre à la pépinière de Vielsalm et repiqués en plates-bandes en septembre de la même année. Ces clones, comme le matériel expérimental présenté au chapitre 3, proviennent de sélections réalisées sur des plants issus du verger de Halle (n°506DE), verger d'hybridation très diversifié sur le plant génétique.

Une partie de ces plants ont été extraits, mis en pot, tuteurés et installés en serre, en mars 1995, au Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois à Gembloux. Au printemps 1996, ils ont été ensuite transférés à l'extérieur où ils se sont développés durant une période de végétation supplémentaire avant le prélèvement des échantillons nécessaires à notre expérience.

Une partie des plants, restés à Vielsalm, ont été également tuteurés pour tenter de limiter le développement de bois de compression (RUDMAN, 1970); les autres se sont développés en conditions normales de pépinière jusqu'à la fin de l'année 1995.

Trois catégories de matériel sont donc disponibles : des boutures de trois ans tuteurées ou non tuteurées à Vielsalm et des boutures tuteurées de quatre ans à Gembloux.

4.2.2. Caractéristiques étudiées

A partir de plants de pépinière, il est particulièrement difficile d'évaluer les propriétés mécaniques du bois compte tenu de la petite taille du matériel. Dans ces conditions, nous avons opté pour la mesure de la masse volumique, caractéristique qui s'est avérée très bien corrélée au module d'élasticité pour le matériel étudié au chapitre 3.

Pour ce faire, deux techniques ont été utilisées.

La *première technique*, assez répandue, consiste à évaluer l'infradensité par la mesure du volume des segments de tige par immersion (principe d'Archimède) ainsi que sa masse anhydre obtenue après passage à l'étuve à 103 °C jusqu'à masse constante.

La *seconde technique* d'évaluation de la masse volumique consiste en une mesure de microdensitométrie réalisée sur de petits disques de 3 mm d'épaisseur découpés dans les plants dont une partie a servi à l'évaluation de l'infradensité. Ces petits disques ont été prélevés dans une zone possédant un pourcentage de bois normal maximal de telle manière qu'il soit possible d'évaluer les principales composantes de masse volumique du bois, soit ici la masse volumique moyenne et les masses volumiques minimale et maximale de chaque cerne¹. Enfin, les largeurs des différents cernes ont été enregistrées.

Comme certains échantillons semblaient présenter un pourcentage élevé de bois de compression, un essai préliminaire, destiné à évaluer son importance, a été réalisé à l'aide d'un analyseur d'image² pour quatre clones représentés par deux ramets. Les résultats confirment les craintes et laissent apparaître des pourcentages de bois de compression variant de quelques à plus de 30 pour cent. L'absence de prise en compte de ce type particulier de bois pourrait donc contribuer à une mauvaise évaluation de la densité du bois dit normal.

Pour tenter de prendre en compte son impact sur la mesure de la masse volumique, l'importance du bois de compression présent dans les échantillons a été appréciée à l'aide d'une échelle variant de 1 (faible présence) à 3 (forte présence), l'objectif étant de tenir compte de cette caractéristique lors des analyses. Il n'a cependant pas été possible d'évaluer la proportion de bois de compression au sein des pousses de deux ans prélevées à Gembloux étant donné le faible diamètre des échantillons. Dans le même esprit, le diamètre des échantillons a servi également comme covariable, pour tenter d'évaluer l'infradensité en éliminant l'effet de la variation de taille des tiges s'il apparaît significatif.

4.2.3. Prélèvement du matériel expérimental

Sur le site de Vielsalm, au cours du mois de novembre 1995, 20 clones ont été sélectionnés en vue de cette étude. Pour chacun d'eux, les pousses de l'année 1994 de trois ramets, tuteurés à l'aide d'un bambou enfoncé dans le sol et auquel la tige est fixée à plusieurs niveaux, ainsi que de trois ramets non tuteurés, ces derniers choisis pour leur bonne orthotropie (taux de sélection

¹ Ces caractéristiques ont été mesurées comme pour les barrettes dans la partie "Matériels et méthodes" du chapitre 3.

² Type VIDAS de la firme Kontron Elektronik.

d'environ 20 à 30%), ont été récoltées et placées au congélateur en sachet plastique hermétiquement fermé. Ces plants étaient âgés de trois ans depuis le bouturage.

Une opération similaire a été réalisée, en mars 1997, sur le matériel disponible à Gembloux, soit trois ramets de 20 clones, ceux-ci étant communs à ceux sélectionnés dans le site de Vielsalm. Ici aussi, l'ensemble de la tige, découpée en morceaux, a été stocké en congélateur. Ces plants étaient âgés de quatre ans depuis le bouturage.

Tout ce matériel a été soumis à des mesures d'infradensité et de microdensitométrie.

Dans le cas de la mesure d'infradensité, deux échantillons de tige par ramet de la pousse de 1994 et d'une longueur de 1 à 3 cm, ont été sciés et écorcés. La position de ces échantillons a été choisie de manière à éviter au maximum la présence de nœuds et de bois de compression en privilégiant une bonne symétrie des cernes au sein de l'échantillon.

A cet ensemble s'ajoutent deux autres échantillons prélevés à Gembloux, suivant la même procédure, mais sur la pousse de 1995.

Pour chaque site, les mesures de microdensitométrie ont été réalisées sur trois ramets des 20 clones dans chacun desquels deux échantillons ont été prélevés sur la pousse de 1994. Ceux-ci ont été conditionnés à 12 % d'humidité avant d'être sciés à l'aide d'une scie jumelée pour obtenir un disque partiel de 3 mm d'épaisseur (figure 4.2.1).



Figure 4.2.1 Exemple d'échantillons soumis aux mesures de microdensitométrie (graduations en cm).

La méthodologie de mesure ainsi que les caractéristiques du microdensitomètre sont identiques à celles décrites au chapitre 3.

Trois données manquantes pour les mesures de microdensitométrie, pour le cerne de 1994, ont été estimées de la manière suivante.

- Deux de ces trois données manquantes concernent les deux échantillons prélevés dans la même bouture. Dans ce cas, leur estimation correspond à la valeur moyenne du cerne de 1995 à laquelle la différence moyenne existant entre les cernes de 1994 et 1995 des deux autres ramets du clone concerné a été ajoutée.
- La valeur estimée de la troisième donnée manquante correspond à la valeur mesurée sur le cerne de 1995 de cet échantillon à laquelle a été ajoutée la différence existant entre les valeurs des cernes de 1994 et 1995 du second échantillon de la même bouture.

Lors de l'analyse de la variance incluant ces valeurs estimées, le nombre de degrés de liberté du résidu a été réduit en conséquence.

Le tableau 4.2.1 synthétise le mode de prélèvement du matériel expérimental.

Tableau 4.2.1 Synthèse du processus de choix du matériel expérimental constitué de 20 clones identiques présents dans les sites de Vielsalm et Gembloux et mode de prélèvement des échantillons.

Site	Caractéristique	Matériel expérimental
Vielsalm	Infradensité	20 clones. 6 ramets par clone âgés de 3 ans dont 3 tuteurés et 3 non tuteurés mais orthotropes. 2 échantillons par ramet prélevés dans la pousse de 1994 constituée de 2 cernes.
	Données microdensitométriques	20 clones. 3 ramets par clone pris au hasard parmi les 6 disponibles. 2 échantillons/ramet prélevés dans la pousse de 1994 constituée de 2 cernes.
Gembloux	Infradensité	20 clones. 3 ramets par clone âgés de 4 ans. 2 échantillons par ramet prélevés dans la pousse de 1994 constituée de 3 cernes. 2 échantillons par ramet prélevés dans la pousse de 1995 constituée de 2 cernes.
	Données microdensitométriques	20 clones. 3 ramets par clone âgés de 4 ans. 2 échantillons par ramet prélevés dans la pousse de 1994 constituée de 3 cernes.

4.2.4. Méthodes d'analyse statistique

Différents modèles sont utilisés en fonction du matériel à évaluer.

4.2.4.1. Site de Vielsalm

Dans le cas des mesures réalisées sur le matériel prélevé à Vielsalm, trois modèles d'analyse de la variance ont été pris en considération (Figure 4.2.2).

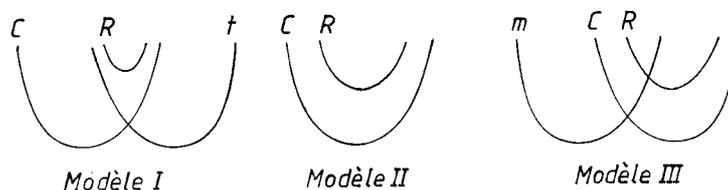


Figure 4.2.2 Représentation schématique des trois modèles utilisés pour les données du site de Vielsalm dans lesquels interviennent les facteurs "Clone" (C), "Ramet dans Clone" (R), "traitement" (t) et "millésime" (m).

Le premier, partiellement hiérarchisé, intègre les effets principaux "Clone", "traitement" (tuteurage) et "Ramet dans Clone".

Modèle I

$$Y_{ijkn} = \mu + C_i + t_j + Ct_{ij} + R(Ct)_{ijk} + D_{ijkn}$$

avec μ = moyenne de la population,
 C_i = effet du clone i (facteur aléatoire, i compris entre 1 et 20),
 t_j = effet du traitement j (facteur fixe, j valant 1 ou 2),
 Ct_{ij} = effet de l'interaction entre le clone i et le traitement j ,
 $R(Ct)_{ijk}$ = effet du ramet k pour le clone i et le traitement j ,
 D_{ijkn} = résidu (n = deux mesures par ramet).

Les procédures de test sont présentées dans le tableau 4.2.2.

Tableau 4.2.2 Espérances mathématiques des carrés moyens et rapports des carrés moyens utilisés dans les tests statistiques (F) de l'analyse de la variance pour le modèle I.

N°	Sources de variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma^2_{R/Ct}$	σ^2_{Ct}	t^2_1	σ^2_C	Test F
1	Clone	$i-1$	1	n			jkn	1/4
2	traitement	$j-1$	1	n	kn	+		2/3
3	Ct	$(i-1)(j-1)$	1	n	kn			3/4
4	Ramet(Ct)	$(k-1)ij$	1	n				4/5
5	Résidu	$ijk(n-1)$	1					
	Total	$ijkn-1$						

Le second est une simplification du premier modèle duquel le facteur "traitement" n'a pas été pris en compte.

Modèle II

$$Y_{ijk} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + D_{ijk}$$

Le facteur "Clone" est donc testé par rapport au facteur "Ramet dans Clone" et ce dernier par rapport au résidu.

Le troisième est spécifique aux analyses des données microdensitométriques et intègre le facteur fixe "millésime".

Modèle III

$$Y_{ijkn} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + m_k + mC_{ik} + mR(C)_{ijk} + D_{ijkn}$$

avec

- μ = moyenne de la population,
- C_i = effet du clone i (facteur aléatoire, i compris entre 1 et 20),
- $R(C)_{ij}$ = effet du ramet j du clone i ,
- m_k = effet du millésime k (facteur fixe, k correspondant aux années 1994 ou 1995),
- Cm_{ik} = effet de l'interaction entre le clone i et le millésime k ,
- $mR(C)_{ijk}$ = effet de l'interaction du ramet j et du millésime k pour le clone i ,
- D_{ijkl} = résidu (n = deux mesures par ramet).

Les tests de signification des différents facteurs sont présentés au tableau 4.2.3.

Tableau 4.2.3 Espérances mathématiques de carrés moyens et rapports des carrés moyens utilisés dans les tests statistiques (F) de l'analyse de la variance pour le modèle III.

N°	Sources Variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma^2_{Rm/C}$	σ^2_{Cm}	m^2_k	$\sigma^2_{R/C}$	σ^2_C	Test F
1	Clone	$i-1$	1				kn	jkn	1/2
2	Ramet(C)	$i(j-1)$	1				kn		2/6
3	millésime	$(k-1)$	1	n	jn	kn			3/4
4	Cm	$(i-1)(k-1)$	1	n	jn				4/5
5	Rm(C)	$(j-1)(k-1)i$	1	n					5/6
6	Résidu	$ijk(n-1)$	1						
	Total	$ijkn-1$							

4.2.4.2. Site de Gembloux

Les données issues du site de Gembloux ont été traitées à l'aide des modèles II et III présentés pour le site de Vielsalm.

Notons cependant que le facteur "millésime" compte trois niveaux (années 1994, 1995 et 1996) au lieu de deux pour Vielsalm (1994 et 1995).

Signalons encore qu'afin d'éliminer l'influence de variables telles que la présence de bois de compression ou le diamètre des échantillons, certaines

analyses se feront à partir des résidus des régressions obtenues entre ces variables et les caractéristiques microdensitométriques et l'infradensité.

4.3. Résultats et discussion

4.3.1. Infradensité

4.3.1.1. Site de Vielsalm

La présence de bois de compression au sein des tiges des jeunes plants bouturés peut être considérée comme un inconvénient majeur lorsqu'il s'agit d'évaluer la densité du bois dit normal.

Afin de contourner ce problème, des tuteurs ont été placés pendant une saison de végétation sur une partie des boutures de deux ans disponibles en plates-bandes à Vielsalm. Ces plants ont été comparés à des boutures sans tuteur présentant une bonne forme à l'issue de leur troisième saison de végétation.

Vingt clones, représentés par trois ramets pour chacun des deux traitements, ont ainsi été testés et l'infradensité de chaque ramet a été mesurée à partir de deux échantillons extraits de la pousse de deux ans.

Le tableau 4.3.1 présente les résultats de l'analyse.

Les résultats de l'analyse de la variance ne mettent pas en évidence de phénomènes d'interaction entre les facteurs principaux "Clone" et "traitement", ce qui permet d'évaluer ces deux facteurs de manière globale.

Tableau 4.3.1 Evaluation de l'impact de différents facteurs sur l'infradensité (kg/m^3) d'échantillons de tige issus de différents ramets de 20 clones provenant du site de Vielsalm. Tableau d'analyse et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	19	8567,7	17,58	0,0001***	673 (65%)
traitement	1	242,5	0,36	0,5502ns	-
Clone x traitement	19	666,7	1,37	0,1673ns	60 (6%)
Ramet (Clone x traitement)	80	487,3	4,14	0,0001***	185 (18%)
Résidu	120	117,8			118 (11%)
Total	239				

Le facteur "traitement" n'apparaît pas non plus significatif pour l'infradensité. Les deux traitements fournissent en fait des résultats pratiquement égaux : 412 kg/m³ pour les plants tuteurés et 410 kg/m³ pour les plants sans tuteur. Le soutien des tiges ne semble donc pas limiter suffisamment la production de bois de compression par rapport à des plants orthotropes sans tuteur, ce qui aurait pu être différent si les plants non tuteurés n'avaient pas subi, au préalable, de sélection sur l'orthotropie.

Le facteur "Clone" est quant à lui très hautement significatif. L'héritabilité génotypique (h^2_G) atteint d'ailleurs 0,94. Cependant, comme le coefficient de variation reste assez faible ($CV_P = 6,5 \%$) les possibilités de gain direct par sélection clonale restent limitées (Tableau 4.3.2).

Tableau 4.3.2 Evaluation de l'infradensité (kg/m³) au niveau clonal pour le site de Vielsalm, soit un ensemble de 20 clones représentés par six ramets. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Moyenne	ET _P	CV _P (%)	h^2_G	h^2_{Gi} (Limites de confiance)	ΔG_C (%)	Maximum	Minimum
411	26,7	6,5	0,94	0,72 (0,58 à 0,86)	6,1	485	379

Il est également intéressant de constater que si l'on divise l'échantillon en chacun des deux traitements, ce sont les plants non tuteurés qui fournissent l'héritabilité génotypique la plus élevée ($h^2_G = 0,92$) alors que les plants tuteurés donnent une héritabilité inférieure mais malgré tout toujours élevée ($h^2_G = 0,85$). Notons que cette différence est essentiellement liée à la variabilité plus élevée du facteur "Ramet dans Clone" pour ce dernier traitement (résultats non présentés).

La prise en compte de la présence de bois de compression en tant que covariable permet d'expliquer moins de 15 % de la variation totale et n'apporte pas de changement significatif en ce qui concerne l'héritabilité ($h^2_G = 0,87$) lorsque l'analyse de la variance est réalisée sur les résidus de la régression entre l'infradensité et la présence de bois de compression. Le même constat est fait avec l'utilisation du diamètre comme covariable ($h^2_G = 0,88$).

Notons enfin (Tableau 4.3.1) que la variance liée au facteur "Ramet", tout en étant supérieure à la variance résiduelle, n'atteint à peine qu'un tiers de la variance clonale.

Cette première série de résultats montre que l'infradensité, mesurée sur des boutures de Mélèze hybride en pépinière, est une caractéristique fortement

héritable et qu'il est préférable, pour l'étudier, d'utiliser des boutures orthotropes plutôt que des boutures tuteurées pendant une saison de végétation. La prise en compte de la présence de bois de compression et du diamètre de la tige, bien qu'étant corrélée de manière significative à l'infradensité, n'a qu'un impact limité sur le classement des clones suivant cette infradensité.

4.3.1.2. Site de Gembloux

Le matériel disponible sur le site de Gembloux, en plus de permettre l'étude de l'effet clonal, donne la possibilité de comparer les résultats de la mesure de l'infradensité de pousses de deux unités de croissance différentes.

Pour rappel, sur 20 clones représentés par trois ramets, deux échantillons de 1 à 3 cm ont été découpés dans chacune des pousses âgées de deux et de trois ans.

Les résultats sont présentés au tableau 4.3.3.

Tableau 4.3.3 Evaluation de l'impact de différents facteurs sur l'infradensité d'échantillons de tige issus de différents ramets de 20 clones provenant du site de Gembloux. Tableau d'analyse et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composante de variance
Clone	19	9564,4	4,25	0,0001***	609 (36%)
Ramet (Clone)	40	2250,3	8,18	0,0001***	494 (30%)
pousse	1	7551,6	7,32	0,0140*	-
Clone x pousse	19	1031,5	1,35	0,2086ns	44 (3%)
pousse x Ramet (Clone)	40	764,9	2,78	0,0001***	245 (15%)
Résidu	120	275,0			275 (16%)
Total	239				

Seule l'interaction "pousse x Ramet dans Clone" apparaît comme étant très hautement significative. Elle traduit la variabilité du comportement des ramets d'un même clone en fonction de la pousse étudiée. La composante de la variance liée à cette interaction est cependant assez faible comparativement aux variances des facteurs "Clone" et "Ramet dans Clone".

L'héritabilité génotypique de cette caractéristique apparaît significative, comme pour le site de Vielsalm, mais est cependant nettement plus faible (Tableau 4.3.4)

Tableau 4.3.4 Evaluation de l'infradensité (kg/m^3) au niveau clonal sur le site de Gembloux pour un ensemble de 20 clones représentés par trois ramets, par pousse (P) et globalement. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Nature	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi} (Limites de confiance)	ΔG _C (%)	Maximum	Minimum
P 2 ans	420	27,4	6,5	0,70	0,43 (0,16 à 0,69)	4,6	465	370
P 3 ans	431	31,8	7,4	0,73	0,47 (0,20 à 0,72)	5,4	501	386
Ensemble	425	28,2	6,6	0,76	0,48 (0,30 à 0,69)	5,0	480	379

La présence de bois de compression pourrait jouer un rôle perturbateur dans l'estimation de l'infradensité du bois dit normal.

L'analyse de la variance de l'importance du bois de compression est non significative pour le facteur "Clone" (résultats non présentés). Malgré tout, lorsque cette caractéristique est intégrée comme covariable dans le modèle d'analyse pour les pousses de trois ans, une légère diminution de l'héritabilité est observée ($h^2_G = 0,65$ contre $0,73$ bois de compression inclus). Ce dernier constat pourrait signifier que la présence, même limitée, de bois de compression pourrait provoquer un biais conduisant à une surestimation de l'héritabilité liée à l'infradensité. Pour l'améliorateur, cela pourrait se traduire par la sélection d'un plus grand nombre de clones présentant un pourcentage de bois de compression élevé au stade jeune.

Le calcul de la régression linéaire liant l'infradensité au diamètre fournit un coefficient de détermination de 13 % (***) pour l'analyse des pousses de trois ans. L'analyse de la variance des résidus qui en découle fournit une héritabilité identique à celle obtenue sans l'utilisation du diamètre de l'échantillon comme covariable ($h^2_G = 0,73$). De plus, les classements résultant de ces différentes analyses mettent en évidence pratiquement les mêmes clones en tête et en queue de classement (Tableau 4.3.5).

L'observation des facteurs principaux fait apparaître d'autres tendances.

Dans le cas du facteur "pousse", les parties âgées de trois ans montrent en moyenne une densité plus élevée par rapport aux pousses de deux ans, la

différence atteignant 11 kg/m^3 (431 kg/m^3 contre 420 kg/m^3). A partir des données disponibles, il est cependant difficile d'apporter une explication à ce phénomène si ce n'est encore et toujours l'impact de la présence de bois de compression qui, suivant l'état d'orthotropie des plants au cours des saisons de végétation, pourrait représenter un pourcentage variable de l'ensemble du bois formé. La stabilité ainsi que la rectitude des plants s'améliorant au cours des premières années de croissance, l'importance du bois de compression pourrait alors se réduire. La corrélation entre l'infradensité et le diamètre de la tige est très hautement significative ($r = -0,53^{***}$) lorsqu'elle est observée pour la pousse de deux ans, plus orthotrope, alors qu'elle n'atteint que $-0,16^*$ pour la pousse de 3 ans, ce qui tend à conforter cette hypothèse.

L'influence du bois de compression sur l'infradensité est également confirmée par la corrélation très hautement significative ($r = 0,50^{***}$) entre ces deux variables pour les échantillons récoltés sur les pousses âgées de trois ans.

Dans ce contexte, il apparaît ainsi très difficile d'évaluer l'infradensité du bois normal à partir d'échantillons contenant des proportions variables de bois de compression. En conditions extrêmes, comme déjà évoqué pour l'échantillon de Vielsalm, une sélection effectuée sur cette base, pourrait aboutir à augmenter la proportion de matériel génétique comprenant un taux de bois de compression élevé.

La prise en compte du bois de compression comme covariable n'apporte cependant que des modifications mineures au classement par clone (Tableau 4.3.5), modifications qui n'affectent pratiquement pas les positions extrêmes comme déjà observé avec l'échantillon de Vielsalm.

La prise en compte de la covariable "diamètre de l'échantillon" pour la pousse de deux ans pour laquelle nous observons une corrélation négative assez élevée avec l'infradensité, n'amène pas non plus de changements significatifs dans ce classement.

Tableau 4.3.5 Classement par ordre décroissant d'infradensité de 20 clones testés suivant l'utilisation de différents modèles d'analyse prenant en compte les pousses de trois ans pour le site de Gembloux.

Numéro de clone	Sans covariable	Avec covariable	
		Bois de compression	Diamètre de l'échantillon
1080	1	1	2
1076	2	2	1
1106	3	5	3
1109	4	6	4
1124	5	9	6
1096	6	4	5
1075	7	3	8
1044	8	7	7
1040	9	11	11
1049	10	8	10
1054	11	10	12
1029	12	12	9
1094	13	15	13
1088	14	14	14
1012	15	13	15
1004	16	16	20
1108	17	17	18
1013	18	18	17
1052	19	19	16
1042	20	20	19

4.3.2. Analyse microdensitométrique

Dans le cadre de ce chapitre, l'échantillon global constitué de 20 clones par site et trois ramets par clone a été analysé par site.

4.3.2.1. Site de Vielsalm

L'objectif principal de ce chapitre étant d'évaluer les possibilités de sélection clonale sur de jeunes plants élevés en pépinière, seul le facteur clonal sera

analysé de façon complète, les autres facteurs principaux et les interactions ne seront abordés que pour affiner l'analyse de ce facteur principal.

Il est cependant important de signaler que les interactions "Clone x millésime" et "Ramet x millésime" ainsi que le facteur "Ramet dans Clone" sont pratiquement tous significatifs pour l'ensemble des caractéristiques étudiées comme le tableau d'analyse 4.3.6 le montre, à titre d'exemple, pour la caractéristique de masse volumique moyenne.

Dans ces conditions, les analyses ont été pratiquées sur une base annuelle afin de tenter de mieux comprendre ces phénomènes.

Tableau 4.3.6 Evaluation de l'impact de différents facteurs sur la masse volumique moyenne, estimée par microdensitométrie, d'échantillons de tige issus de trois ramets de 20 clones provenant du site de Vielsalm. Tableau d'analyse et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	19	7589	2,56	0,0174*	385 (15%)
Ramet (Clone)	40	2963	3,24	0,0001***	512 (19%)
millésime	1	912231	223,77	0,0001***	-
Clone x millésime	19	4077	2,21	0,0172*	372 (14%)
millésime x Ramet (Clone)	40	1843	2,02	0,0019***	464 (17%)
Résidu	120	914			914 (35%)
Total	239				

L'analyse des principales composantes de masse volumique ainsi que la largeur des cernes fournissent les résultats présentés au tableau 4.3.7.

L'héritabilité génotypique de la masse volumique moyenne du cerne produit en 1994 est assez faible ($h^2_G = 0,53$) et inférieure à celle observée pour l'année 1995 ($h^2_G = 0,70$).

Cette plus faible héritabilité du cerne de 1994 est d'ailleurs systématiquement rencontrée pour les différentes composantes de masse volumique étudiées.

La part génotypique de la variabilité observée des caractéristiques de masse volumique du premier cerne d'une tige semble donc assez faible.

Tableau 4.3.7 Evaluation des masses volumiques (kg/m^3) moyennes (Dmoy), minimales (Dmin), maximales (Dmax) et des largeurs des cernes (Lcern, mm) au niveau clonal sur le site de Vielsalm et pour les cernes produits en 1994 et 1995. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Caractéristique	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi} (Limites de confiance)	ΔG _C (%)	Max	Min
Dmoy94	557	36,4	6,5	0,53	0,28 (0,01 à 0,57)	2,8	630	482
Dmoy95	434	25,0	5,8	0,70	0,44 (0,16 à 0,69)	3,5	486	391
Dmin94	476	36,5	7,7	0,50	0,25 (-0,01 à 0,55)	3,2	550	400
Dmin95	326	20,0	6,1	0,76	0,51 (0,25 à 0,74)	4,1	379	302
Dmax94	678	37,9	5,6	0,54	0,28 (0,02 à 0,58)	2,9	741	608
Dmax95	714	66,0	9,2	0,73	0,47 (0,20 à 0,72)	5,7	814	598
Lcern94	0,87	0,30	34,2	0,67	0,40 (0,13 à 0,67)	22,8	1,54	0,57
Lcern95	3,04	0,68	22,5	0,62	0,36 (0,08 à 0,64)	13,6	4,85	1,97

Pour tenter d'expliquer cette différence de comportement entre ces deux premiers cernes, la formation de bois de compression permettant le retour à l'orthotropie peut à nouveau être citée.

Mais un autre phénomène particulier pourrait également avoir provoqué cette chute d'héritabilité de la masse volumique moyenne pour le cerne produit en 1994. Le Mélèze étant un arbre dont la pousse terminale croît en continu durant toute la période de végétation, la date de démarrage de la croissance en diamètre est variable et de plus en plus tardive à mesure que l'on s'approche du sommet de la pousse. Ceci donne un cerne relativement épais à la base de la tige alors que le diamètre de l'extrémité supérieure reste très faible, cette dernière n'ayant pas eu le temps de se développer latéralement. Dans ces conditions, la zone supérieure de la tige devrait logiquement avoir tendance à produire un bois dont la plus grande part serait constituée de bois d'été.

Cette dernière hypothèse apparaît cohérente au vu des valeurs obtenues pour les corrélations entre la largeur des cernes et la masse volumique maximale pour les années 1994 et 1995 et tous facteurs confondus: pour l'année 1995, la corrélation est non significative ($r = -0,16\text{ns}$, $n = 120$), tandis que pour l'année 1994, la corrélation est très hautement significative ($r = -0,45^{***}$, $n = 120$).

Compte tenu de ces observations, la prise en compte de la première année de croissance (1994) apparaît inadéquate dans le cadre de notre étude orientée vers la sélection de matériel génétique dans le jeune âge.

Les mesures réalisées sur la pousse de la seconde année de croissance (1995) sont plus prometteuses en terme de potentiel de sélection sur la masse volumique.

L'héritabilité génotypique pour ce cerne est assez élevée pour toutes les masses volumiques mesurées. Cependant, comme observé au chapitre 3, les coefficients de variation phénotypiques restent faibles (environ 5 %) exception faite de la masse volumique maximale dont le coefficient atteint 9,2 %. En conséquence, les gains potentiels par sélection clonale restent limités pour ces différentes caractéristiques.

4.3.2.2. Site de Gembloux

Comme pour l'échantillon prélevé à Vielsalm, l'interaction "Clone x millésime" apparaît significative pour les différentes caractéristiques observées à l'exception de la masse volumique minimale (Tableau 4.3.8).

Tableau 4.3.8 Evaluation de l'impact de différents facteurs sur la masse volumique moyenne, évaluée par microdensitométrie, d'échantillons de tige issus de différents ramets de 20 clones provenant du site de Gembloux. Tableau d'analyse et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	19	12374	2,93	0,0021**	453 (12%)
Ramet (Clone)	40	4223	1,56	0,0265*	253 (6%)
millésime	2	361497	76,78	0,0001***	-
Clone x millésime	38	4709	1,62	0,0359*	300 (8%)
millésime x Ramet (Clone)	80	2906	1,07	0,3425ns	101 (3%)
Résidu	180	2703			2703 (71%)
Total	359				

La part de la variance totale dépendant de cette interaction est cependant faible comparativement à la part dépendant de la variance résiduelle qui est en outre nettement plus élevée que celle observée à Vielsalm (71% par rapport à 35%).

Il est utile de rappeler ici que le matériel utilisé à Gembloux est issu des mêmes plates-bandes que celui mesuré à Vielsalm. Il a été extrait au stade BIR1 (bouturé en 1993, repiqué en 1994) pour être installé en pots dans une serre en mars 1995.

Dans ces conditions, il est normal de constater que les résultats obtenus lors de l'évaluation du cerne de 1994 (Tableau 4.3.9) sont très proches de ceux issus du matériel de Vielsalm comme en atteste, par exemple, la masse volumique moyenne: 557 kg/m³ pour Vielsalm et 574 kg/m³ pour Gembloux.

Tableau 4.3.9 Evaluation des masses volumiques (Dmoy, kg/m³) moyennes (Dmoy), minimales (Dmin), maximales (Dmax) et des largeurs des cernes (Lcern, mm) au niveau clonal sur le site de Gembloux pour les cernes produits en 1994, 1995 et 1996 (mm). Détermination de différents paramètres génotypiques.

Nature	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi} (Limites de confiance)	ΔG _C (%)	Max	Min
Dmoy94	574	32,3	5,63	0,51	0,26 (0,00 à 0,56)	2,9	661	531
Dmoy95	522	38,5	7,39	0,67	0,41 (0,13 à 0,67)	4,9	585	456
Dmoy96	464	33,3	7,18	0,39	0,17 (-0,08 à 0,48)	2,8	519	408
Dmin94	497	29,4	5,91	0,29	0,12 (-0,12 à 0,43)	1,7	579	461
Dmin95	354	24,1	6,81	0,08	0,03 (-0,19 à 0,34)	0,5	393	313
Dmin96	329	17,1	5,19	0,08	0,03 (-0,19 à 0,34)	0,4	372	299
Dmax94	689	45,2	6,57	0,61	0,34 (0,07 à 0,62)	4,0	787	622
Dmax95	855	48,8	5,71	0,43	0,20 (-0,06 à 0,50)	2,5	944	756
Dmax96	794	53,8	6,78	0,34	0,15 (-0,10 à 0,46)	2,3	876	664
Lcern94	0,93	0,27	28,58	0,15	0,05 (-0,17 à 0,37)	4,3	1,53	0,54
Lcern95	1,48	0,41	28,00	0,61	0,34 (0,07 à 0,62)	12,1	2,08	0,89
Lcern96	1,65	0,34	20,46	0,29	0,12 (-0,12 à 0,43)	5,9	2,41	0,84

Par contre, pour l'année 1995, des différences très nettes apparaissent.

La différence la plus flagrante est, sans conteste, la très faible croissance observée à Gembloux (Lcern95 = 1,48 mm) qui représente moins de 50 % de celle observée à Vielsalm (Lcern95 = 3,04 mm). L'extraction et la mise en pot ont très probablement eu un impact important sur l'aptitude à la croissance de ces plants. L'héritabilité (h²_G = 0,61) reste malgré tout pratiquement égale à celle obtenue pour le site de Vielsalm (h²_G = 0,62).

Les différentes composantes de la masse volumique s'avèrent aussi influencées par ce transfert de site. Un accroissement prononcé est en effet observé, aussi bien pour la masse volumique moyenne que pour les masses volumiques minimale et maximale des cernes, par rapport aux résultats obtenus pour le site de Vielsalm. Par contre, une différence très nette est constatée pour l'héritabilité: seule l'héritabilité de la masse volumique moyenne reste élevée pour 1995 alors, qu'à l'opposé, pour la masse volumique maximale, elle diminue fortement (Figure 4.3.1) et plus encore pour la masse volumique minimale, pour laquelle elle devient même pratiquement nulle.

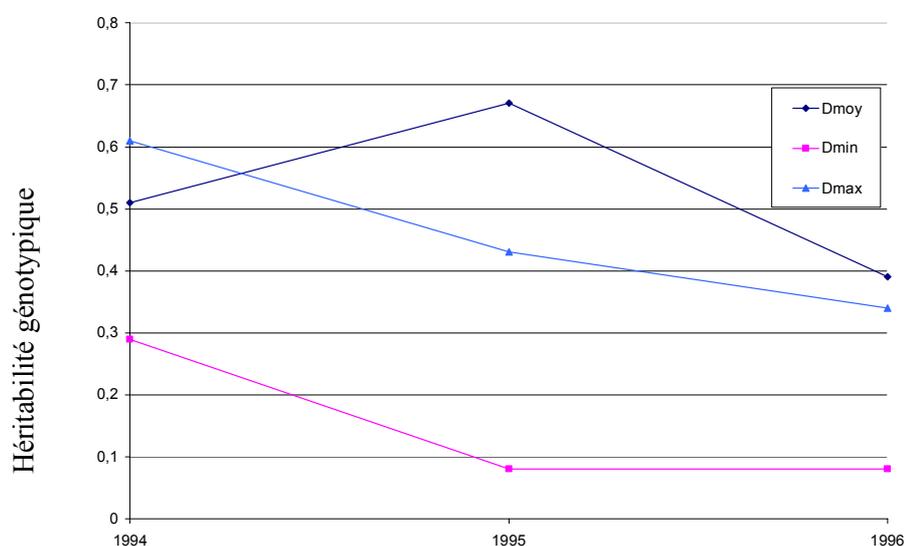


Figure 4.3.1 Evolution de l'héritabilité génotypique (h^2_G) pour les caractéristiques de masses volumiques moyenne (Dmoy), minimale (Dmin) et maximale (Dmax), au cours de trois années, pour le site de Gembloux.

La largeur du cerne de 1996 est du même ordre de grandeur que celui de 1995, ce qui témoigne à nouveau d'un stress important au cours de l'année 1996 pendant laquelle ces plants, toujours en pot, ont séjourné à l'extérieur. L'héritabilité de cette caractéristique est également beaucoup plus faible ($h^2_G = 0,29$).

Les masses volumiques moyenne et minimale des cernes sont aussi plus faibles (497 kg/m^3 en 1994 pour 329 kg/m^3 en 1996 pour la masse volumique minimale), ce qui correspond à l'influence de l'âge depuis la moelle déjà observé au chapitre 3. Ce qui diffère, par contre, c'est la faiblesse de

l'héritabilité, celle-ci étant même proche de 0 ($h^2_G = 0,08$) pour la masse volumique minimale.

La masse volumique maximale ne semble pas évoluer suivant le modèle dégagé au chapitre 3. Au lieu d'observer une augmentation progressive, une très forte augmentation se marque entre 1994 et 1995 (689 kg/m^3 à 855 kg/m^3) suivie par une légère baisse en 1996 (794 kg/m^3). De plus, ces mouvements se conjuguent avec une héritabilité faible qui contraste avec celle observée à Vielsalm.

Le transfert des plants de Vielsalm à Gembloux ainsi que les conditions de développement dans ce site semblent avoir particulièrement affecté les caractéristiques de masse volumique évaluées par voie microdensitométrique. Les conditions contrôlées en serre (abri du vent, tuteurage, alimentation régulière en eau) ne suffisent donc apparemment pas à permettre une expression optimale des différents clones testés ni à compenser les sources de stress liées à la transplantation.

Ces stress successifs, subis par les boutures élevées à Gembloux et favorables à la production de bois de compression, pourraient donc être une des raisons majeures expliquant la chute de l'héritabilité des différentes composantes de la masse volumique.

4.3.3. Comparaison des deux méthodes d'évaluation de la masse volumique du point de vue du classement des clones

Disposant de données correspondant à l'évaluation de deux types de masse volumique (infradensité et masse volumique à 12 %), il est utile de vérifier l'équivalence de ces deux techniques lorsque l'objectif principal est de comparer les performances de clones.

Pour ce faire, les corrélations phénotypiques, sur base des moyennes par clone, ont été calculées entre l'infradensité et la masse volumique fournie par l'analyse microdensitométrique. De plus, pour améliorer la qualité de la comparaison en tenant compte de l'importance relative des cernes étudiés, une masse volumique globale (D_{mp}) a été calculée à partir des masses volumiques moyennes de chaque cerne pondérées par leur surface.

Cette masse volumique globale pondérée (D_{mp}), définie par échantillon, a été calculée comme suit.

- Echantillons de Vielsalm (deux cernes)

$$Dmp = \frac{D1 \pi R^2 + D2 \pi (\{R+R'\}^2 - R^2)}{\pi (R+R')^2}$$

- Echantillons de Gembloux (trois cernes)

$$Dmp = \frac{D1 \pi R^2 + D2 \pi (\{R+R'\}^2 - R^2) + D3 \pi (\{R+R'+R''\}^2 - \{R+R'\}^2)}{\pi (R+R'+R'')^2}$$

où D1, D2 et D3 sont les masses volumiques moyennes des cernes produits en 1994, 1995 et 1996,
R, R' et R'' sont les largeurs moyennes des cernes de 1994, 1995 et 1996.

Une fois calculées, ces données ont été regroupées sous forme de moyenne par clone.

Les résultats présentés au tableau 4.3.10 montrent que, pour les deux sites concernés, l'infradensité est corrélée de manière très hautement significative avec la masse volumique globale pondérée. Ces deux méthodes de mesures sont cependant loin d'être équivalentes, la droite de régression entre les deux séries de données n'expliquant qu'un maximum de 64 % de la variabilité totale.

Tableau 4.3.10 Corrélations phénotypiques au niveau "moyenne par clone" entre l'infradensité (Infra, kg/m³) et la masse volumique globale pondérée calculée par microdensitométrie (Dmp, kg/m³) pour les sites de Vielsalm et de Gembloux.

Site	Corrélations entre Dmp et Infra
Vielsalm	0,80***
Gembloux	0,72***

Du point de vue du sélectionneur, si l'on compare les classements des clones établis suivant les deux mesures (Tableau 4.3.11), ceux présentant l'infradensité la plus élevée se retrouvent cependant bien classés lorsque la microdensitométrie est utilisée: respectivement quatre (Vielsalm) et trois (Gembloux) des cinq meilleurs clones se retrouvent parmi les cinq meilleurs clones classés pour la microdensitométrie.

Globalement, les classements obtenus pour le site de Vielsalm apparaissent aussi plus stables que ceux obtenus à Gembloux.

Sachant que l'infradensité se mesure très facilement comparativement aux caractéristiques microdensitométriques et que son héritabilité est également plus élevée, cette technique apparaît la plus efficace pour l'évaluation de la densité de jeunes boutures (trois à quatre ans).

Tableau 4.3.11 Comparaison des classements des clones obtenus pour la mesure d'infradensité et de masse volumique pondérée calculée à partir des données microdensitométriques.

Site	Vielsalm		Gembloux	
	Infradensité	Masse volumique pondérée	Infradensité	Masse volumique pondérée
1080	1	2	1	2
1076	2	1	2	3
1124	3	3	3	5
1044	4	7	6	10
1106	5	4	5	8
1029	6	5	9	11
1109	7	9	4	12
1004	8	13	13	16
1013	9	15	15	18
1096	10	6	7	1
1054	11	16	10	15
1108	12	11	16	17
1049	13	10	12	6
1075	14	12	8	9
1088	15	19	18	13
1012	16	14	14	14
1040	17	18	11	4
1042	18	8	19	19
1052	19	20	20	20
1094	20	17	17	7

4.3.4. Discussion

L'ensemble de ces résultats montre qu'il existe bien, chez le Mélèze hybride, une variabilité due au facteur "Clone" pour la masse volumique et une héritabilité génotypique élevée lorsque les mesures sont réalisées sur de jeunes boutures (trois à quatre ans).

Il n'est cependant pas possible, à l'heure actuelle, de confronter ces résultats avec ceux d'essais similaires, pour cette espèce ou les espèces parents, étant donné l'absence de référence à cet égard.

Quelques résultats allant dans le même sens ont cependant été publiés pour d'autres espèces.

C'est notamment le cas, pour l'Epicéa commun, pour lequel CHANTRE et GOUMA (1994) ont mis en évidence un effet clonal significatif sur l'infradensité du bois mesurée sur dix boutures par clone âgées de trois ans et élevées en pépinière, pour un total de 21 clones.

Ce potentiel de sélection clonale est aussi mis en évidence sur de jeunes plants de peuplier (*Populus* sp) âgés de deux ans (CASTRO *et al.*, 1994) et de cinq ans (STEENACKERS *et al.*, 1993).

Les faibles corrélations obtenues entre l'infradensité et la largeur des cernes à Vielsalm et à Gembloux sont aussi en concordance avec celle obtenue par CHANTRE et GOUMA (1994), sur Epicéa commun, qui ont conclu à l'indépendance totale entre l'infradensité et le diamètre des tiges. Dans le cas de notre échantillon, cette conclusion serait quelque peu excessive, puisque les corrélations sont malgré tout significatives même s'il convient également de rappeler que la part de la variation expliquée par cette relation reste faible.

4.4. Conclusions

- L'infradensité, mesurée sur de petits échantillons de tiges prélevées sur des boutures de trois et quatre ans, est une caractéristique fortement héritable ce qui constitue une des deux conditions nécessaires à la mise en place de tests précoces visant à l'amélioration de la masse volumique par sélection clonale.
- Le tuteurage des plants ne semble pas produire d'effet significatif sur l'infradensité comparativement à des plants orthotropes non tuteurés. Le tuteurage de plants n'améliore donc pas la qualité de l'estimation de l'héritabilité de la densité du bois de jeunes plants.
- L'utilisation de la largeur des cernes et de la cotation de la présence de bois de compression comme covariables n'apporte que très peu de changements dans les classements des meilleurs et des plus mauvais clones, bien que l'effet significatif de ces covariables soit mis en évidence.

- Les héritabilités (h^2_G et h^2_{Gi}) des masses volumiques mesurées par microdensitométrie sont plus faibles que celles obtenues pour l'infradensité.
- Les héritabilités issues des données microdensitométriques de Gembloux sont de loin les plus faibles et pourraient être le fruit de stress importants subis par le matériel végétal suite à sa transplantation en pots et son transfert en serre.
- Les classements des clones établis à partir de l'infradensité et de la masse volumique pondérée déterminée par microdensitométrie sont assez proches. Ces deux méthodes, utilisées dans un objectif de sélection clonale, aboutissent ainsi à la sélection d'une majorité des mêmes clones.

Chapitre 5. **Stabilité clonale de la masse volumique et des mesures à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest**

5.1. Introduction

Les niveaux d'héritabilité génotypique élevés obtenus dans les chapitres précédents, bien qu'encourageants, sont cependant insuffisants pour conclure à l'intérêt de la mise en place d'un programme de sélection clonale basé sur des mesures précoces réalisées en pépinière.

En effet, la stabilité des résultats dans l'espace, c'est-à-dire une bonne concordance des sélections entre les différents sites d'essai, tant au niveau de la pépinière qu'au niveau de la forêt, est indispensable si l'on veut mettre en œuvre un tel programme.

La stabilité des résultats dans le temps, c'est-à-dire entre les produits issus de cycles de production différents ou, pour un individu donné, entre bois produits à différents âges, est une condition supplémentaire pour rendre ce travail efficace.

Sans le respect de ces deux conditions, un tel programme perd alors l'essentiel de son intérêt.

Les résultats de stabilité définis ci-dessus combinés à ceux du chapitre 3 obtenus pour une population de 16 clones devraient permettre d'évaluer le niveau de performance d'une sélection clonale axée sur la qualité du bois.

Dans ce cadre, le paragraphe 5.2 sera consacré à l'évaluation de la stabilité clonale entre pépinières mais aussi entre plantations forestières, l'accent étant porté sur l'infradensité et les composantes de la masse volumique déterminées par microdensitométrie.

Par la suite, le paragraphe 5.3 abordera l'étude de la stabilité clonale, dans le temps, des principales caractéristiques liées à la qualité technologique du bois par l'évaluation des corrélations existant entre les mesures obtenues aux stades jeune et proche de la maturité d'une population clonale d'une part, et les corrélations calculées entre différents cycles de multiplication d'autre part.

5.2. Evaluation de la stabilité clonale dans l'espace

Afin d'évaluer la stabilité dans l'espace des principales caractéristiques technologiques qui nous préoccupent, nous procédons à l'analyse, d'une part, de données récoltées sur de jeunes boutures dans deux pépinières et, d'autre part, de données provenant de trois sites forestiers sont analysées.

Toutes les boutures ont été produites à partir de clones infantiles dont les ortets ont été sélectionnés parmi de jeunes plants issus du verger de Halle (n°506DE).

5.2.1. Stabilité clonale entre pépinières

5.2.1.1. Matériel et méthodes

Compte tenu du fait que le matériel expérimental prélevé à Gembloux et Vielsalm (chapitre 4) est constitué de 20 clones communs aux deux sites, il est possible d'évaluer la stabilité des performances des clones entre sites pour les différentes caractéristiques mesurées, ce qui revient à apprécier l'importance des interactions "Clone x Site".

A cette fin, différentes analyses de la variance ont été réalisées en utilisant le modèle partiellement hiérarchisé suivant :

$$Y_{ijkl} = \mu + C_i + S_j + CS_{ij} + R(CS)_{ijk} + D_{ijkl}$$

avec μ = moyenne générale,

C_i = effet du clone i (facteur aléatoire, i compris entre 1 et 20),

S_j = effet du site j (facteur aléatoire, j valant 1 ou 2),

CS_{ij} = effet de l'interaction entre les facteurs "Clone" et "Site",

$R(CS)_{ijk}$ = effet du ramet k (facteur aléatoire) pour le clone i et le site j ,

D_{ijkl} = résidu (n = deux mesures par ramet).

L'évaluation des espérances mathématiques des carrés moyens, ainsi que la manière dont sont obtenues les valeurs F de Snedecor en vue des tests d'hypothèses des différents facteurs, sont décrites dans le tableau 5.2.1. Les calculs ont été réalisés à l'aide du logiciel SAS pour Windows, version 6.12.

Ayant opté pour un nombre très limité de répétitions ($n = 2$) en vue d'augmenter au maximum le nombre d'éléments génétiques, la vérification des conditions d'application liées à l'analyse de la variance est difficilement réalisable.

De la même manière qu'au chapitre 3, pour limiter les risques liés au non-respect de ces conditions d'application, les échantillons d'effectifs égaux ont été préférés.

Tableau 5.2.1 Espérances mathématiques des carrés moyens et rapports de carrés moyens utilisés dans les tests statistiques pour un modèle partiellement hiérarchisé de l'analyse de la variance à trois critères de classification.

N°	Sources de variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma^2_{R(CS)}$	σ^2_{CS}	σ^2_S	σ^2_C	Tests F
1	Clone	19	1	n	kn		jkn	1/3
2	Site	1	1	n	kn	ikn		2/3
3	Clone x Site	19	1	n	kn			3/4
4	Ramet (Clone x Site)	80	1	n				4/5
5	Résidu	120	1					
	Total	239						

Notons que les informations relatives au prélèvement du matériel et aux techniques de mesure sont détaillées au paragraphe 4.2.

5.2.1.2. Résultats et discussion

5.2.1.2.1. Infradensité

Compte tenu de l'âge des plants auquel les prélèvements ont pu être effectués (3 et 4 ans), deux analyses distinctes de la variance ont été réalisées (Tableau 5.2.2).

La première regroupe les résultats des analyses des pousses de deux ans de Vielsalm et de trois ans de Gembloux, ce qui permet de comparer une même unité de croissance, c'est-à-dire la pousse s'étant développée au cours de la seconde année de croissance du plant; dans ce cas, les échantillons prélevés contiennent deux ou trois cernes suivant les sites. La seconde analyse concerne les pousses constituées de deux cernes dans chacun des deux sites mais qui sont alors issues de deux unités de croissance distinctes.

L'analyse des pousses composées de deux et trois cernes met en évidence une interaction "Clone x Site" non significative; par contre, l'effet "Ramet dans Clone et dans Site" s'avère très hautement significatif. L'analyse des composantes de variance permet cependant de relativiser l'importance du facteur "Ramet dans Clone et dans Site" qui apparaît légèrement inférieure à la part liée au facteur "Clone" (29 % contre 39 % pour le facteur "Clone").

Tableau 5.2.2 Infradensité mesurée pour 20 clones représentés par trois ramets par site sur des tiges de trois ans dans le premier site (Gembloux) et de deux ans dans le second (Vielsam) ou sur des tiges de deux ans pour les deux sites. Tableau d'analyse et des composantes de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Tiges de 2 et 3 ans		Tiges de 2 ans	
		Niveaux de signification	Composantes de variance	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	19	0,0002** *	613 (39%)	0,0001***	433 (36%)
Site	1	0,0017**	164 (10%)	0,1923ns	13 (1%)
Clone x Site	19	0,1428ns	118 (8%)	0,0241*	151 (13%)
Ramet (Clone x Site)	80	0,0001** *	455 (29%)	0,0001***	399 (34%)
Résidu	120		219 (14%)		192 (16%)
Total	239				

Les deux facteurs principaux sont, quant à eux, très hautement significatifs exprimant ainsi un impact important des conditions de production des plants sur la variabilité intra-clonale mais aussi une influence génotypique marquée ($h^2_G = 0,81$, tableau non présenté).

Les résultats découlant de l'étude des pousses possédant le même nombre de cernes fait apparaître d'autres tendances.

L'interaction "Clone x Site" devient significative. Son importance doit cependant être nuancée si l'on se réfère aux composantes de variance des différents facteurs en présence. En effet, il convient d'observer que la variance de cette interaction (13 %) est inférieure à la variance résiduelle (16 %) et représente moins de 50 % des variances liées aux facteurs "Ramet dans Clone et Site" et "Clone".

L'impact de cette interaction sur l'héritabilité génotypique, bien que réel, apparaît cependant relativement limité puisque celle-ci se maintient à un niveau élevé ($h^2_G = 0,73$). Ceci est également illustré par la figure 5.2.1 qui montre une corrélation élevée entre l'infradensité moyenne des clones dans les deux pépinières.

Cette interaction fait cependant chuter le gain potentiel de manière non négligeable dans la mesure où le gain indirect que l'on pourrait obtenir en

sélectionnant les clones d'une des deux pépinières sur base des résultats de l'autre, amène une réduction de gain de près de 30 % (4,0 % au lieu de 6,1 % pour la pépinière de Vielsalm) par rapport au gain direct que l'on peut escompter (Tableau 5.2.3).

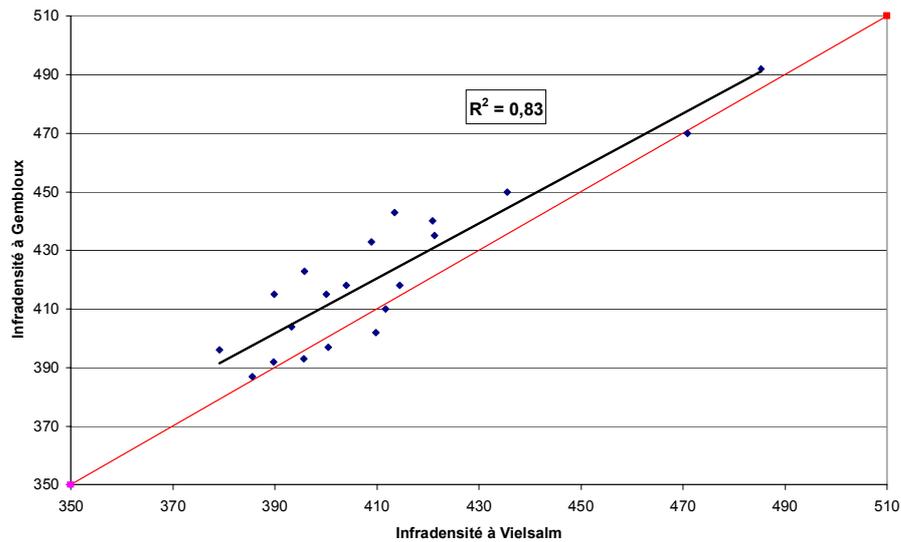


Figure 5.2.1 Infradensité moyenne (kg/m^3) de pousses de 2 et 3 ans de 20 clones respectivement prélevées dans les pépinières de Vielsalm et de Gembloux (axe $x=y$ en rouge).

Tableau 5.2.3 Gains génotypiques conventionnels ($i = 1$) directs et indirects (%) que l'on peut obtenir, soit par sélection directe, soit par sélection à partir des mesures réalisées dans l'autre pépinière, pour la caractéristique d'infradensité.

	Sites	
	Vielsalm	Gembloux
Gain direct (ΔG_C)	6,1	5,0
Gain indirect ($\Delta G_{v/x}$)	4,0	3,3

5.2.1.2.2. Composantes microdensitométriques

Compte tenu du manque de fiabilité des données de l'année 1994 (paragraphe 4.3.2.1) et de l'absence de données pour l'année 1996 concernant le site de Vielsalm, l'analyse de la variance présentée au tableau 5.2.4 a été

réalisée uniquement sur les données mesurées pour l'année 1995, correspondant à un âge depuis la moelle de deux ans, et pour la masse volumique moyenne.

A partir de ce tableau, l'interaction "Clone x Site" apparaît significative et indique ainsi un comportement variable des clones en fonction du site testé. La part de la variance totale attribuable à cette interaction reste cependant inférieure à la variance liée au facteur "Clone", mais semble suffisamment importante pour influencer fortement l'héritabilité qui atteint un niveau assez faible de 0,58 et pour accroître fortement la dispersion des points autour de la droite de régression combinant les données de deux sites (Figure 5.2.2).

Tableau 5.2.4 Masse volumique moyenne mesurée par microdensitométrie pour le cerne produit en 1995 pour un ensemble de 20 clones présents dans deux sites. Tableau d'analyse de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	19	8871,5	2,4	0,0322*	430 (7%)
Site	1	460368,9	124,2	0,0001***	3805 (60%)
Clone x Site	19	3705,5	1,8	0,0312*	283 (4%)
Ramet (Clone x Site)	80	2008,0	1,2	0,2353ns	135 (2%)
Résidu	120	1738,3			1738 (27%)
Total	239				

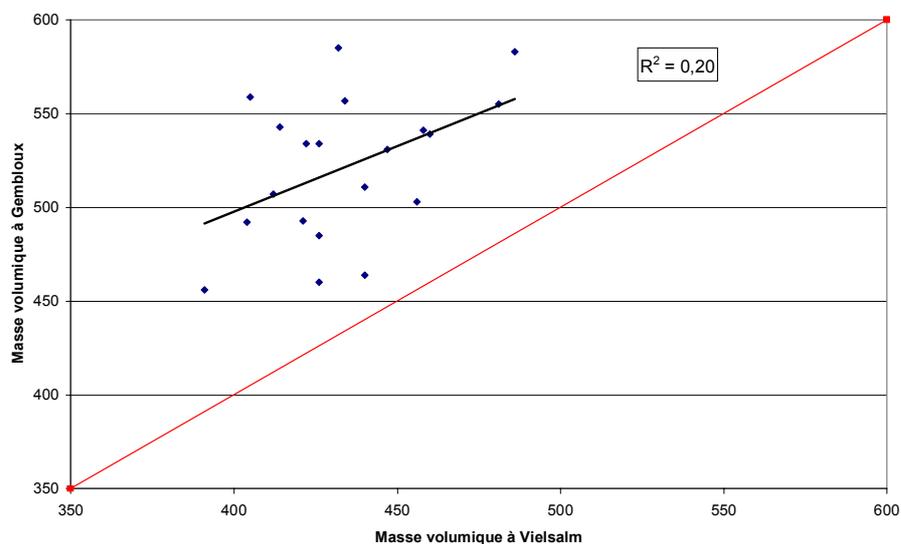


Figure 5.2.2 Masse volumique moyenne d'un cerne (kg/m^3) produit en 1995 pour un ensemble de boutures âgées de trois et quatre ans de 20 clones présents dans deux sites (axe x=y en rouge).

Notons encore que l'utilisation de la masse volumique corrigée par la largeur des cernes prise comme covariable, n'améliore pas la qualité de cette régression.

Le facteur "Site" est, pour sa part, très hautement significatif et laisse apparaître une différence moyenne de masse volumique de près de 90 kg/m^3 en faveur de Gembloux.

D'autres caractéristiques issues des mesures microdensitométriques sont également disponibles, mais afin de limiter la lourdeur des tableaux d'analyse de la variance, seule une synthèse du niveau de signification des tests F est présentée (Tableau 5.2.5).

Tableau 5.2.5 Résultats d'analyses de la variance pour différentes caractéristiques du bois mesurées par microdensitométrie. Niveaux de signification.

Sources de variation	Masse volumique minimale	Masse volumique maximale	Largeur des cernes
Clone	0,2270ns	0,4151ns	0,0359*
Site	0,0003***	0,0001***	0,0001***
Clone x Site	0,2161ns	0,0023**	0,0842ns
Ramet (Clone x Site)	0,0191*	0,0517ns	0,0001***

Ce tableau montre un effet important du facteur "Ramet dans Clone et Site" pour deux des trois caractères pris en considération. Pour la masse volumique minimale, cet effet "Ramet dans Clone et Site" est significatif contrairement à ce qui est observé pour la masse volumique maximale et moyenne (cf. tableau 5.2.4). Ceci contraste également avec l'interaction "Clone x Site" qui, cette fois, apparaît non significative pour la masse volumique minimale.

Le facteur "Site" maintient son impact important pour les trois caractéristiques mesurées alors que le facteur "Clone" est non significatif pour les masses volumiques minimale et maximale des cernes.

Comme le bois de compression est supposé être fortement présent dans les jeunes boutures et qu'il se caractérise par une masse volumique élevée,

l'absence de bois de faible masse volumique pourrait être un indice de sa présence.

Disposant, parmi les données microdensitométriques, de la proportion de bois dont la masse volumique est inférieure à 400 kg/m³, il est possible d'identifier les échantillons ne présentant pas de bois dans cette gamme de masse volumique, ce qui pourrait bien être l'indice de la présence de bois de compression car la densité minimale du bois normal à l'intérieur d'un cerne, même proche de la moelle, est généralement bien inférieur. Ces échantillons ont donc été soustraits de l'échantillon global, ce qui est revenu à exclure 20 échantillons sur les 240 disponibles, bien répartis au sein des clones (maximum de trois échantillons éliminés par clone).

Les analyses de la variance qui en résultent sont présentées au tableau 5.2.6.

Tableau 5.2.6 Résultats d'analyses de la variance d'un sous-échantillon pour différentes caractéristiques du bois mesurées par microdensitométrie, en absence supposée de bois de compression. Niveaux de signification (n = 220).

Sources de variation	Masse volumique moyenne	Masse volumique minimale	Masse volumique maximale	Largeur des cernes
Clone	0,0039**	0,0021**	0,1969ns	0,0342*
Site	0,0001***	0,0042***	0,0001***	0,0001***
Clone x Site	0,4526ns	0,6535ns	0,0196*	0,1612ns
Ramet (Clone x Site)	0,0002***	0,0002***	0,0144*	0,0001***

L'élimination de ces quelques échantillons (8 % de l'ensemble) amène des changements importants dans les analyses de la variance des différentes caractéristiques étudiées.

L'interaction "Clone x Site", significative pour la masse volumique moyenne dans le cas de l'échantillon global ne l'est plus pour l'échantillon réduit et le facteur "Clone" apparaît comme hautement significatif, ce qui se traduit par une amélioration de l'héritabilité génotypique ($h^2_G = 0,71$ au lieu de 0,58).

La même tendance est observée pour la masse volumique minimale où, de non significatif pour l'échantillon global, le facteur "Clone" devient hautement significatif avec l'échantillon réduit alors que l'héritabilité génotypique de ce facteur atteint 0,70.

Le facteur "Clone" reste, pour sa part, non significatif pour la masse volumique maximale.

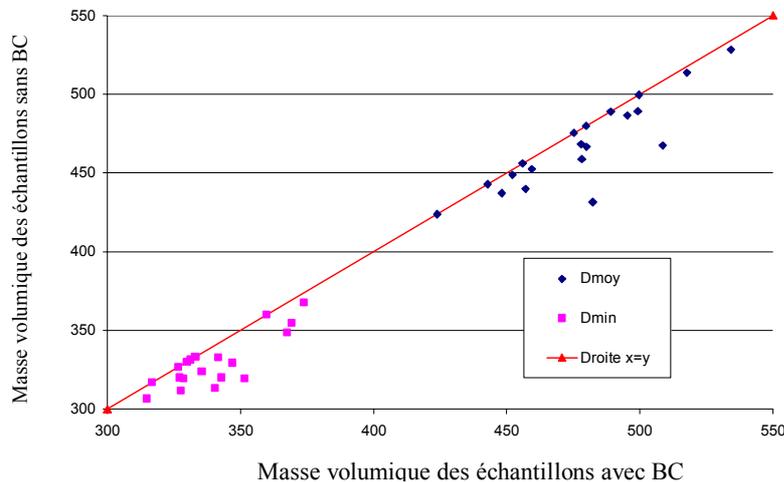


Figure 5.2.3 Comparaison des classements des clones pour la mesure des masses volumiques moyenne et minimale calculée à partir des données microdensitométriques, pour le cerne de 1995, avec et sans bois de compression.

Cette approche a également un impact sur le classement des différents clones (Figure 5.2.3); c'est ainsi que deux parmi les 20 clones chutent fortement par rapport à leur classement antérieur pour la masse volumique moyenne de l'échantillon incluant le bois de compression. Une même tendance est observée pour la masse volumique minimale.

5.2.1.3. Conclusions

Les phénomènes d'interaction mesurés sur de jeunes boutures âgées de trois et quatre ans entre les facteurs "Clone" et "Site" apparaissent limités pour la mesure de l'infradensité et n'ont qu'un impact assez faible sur l'héritabilité génotypique globale qui se maintient à un niveau élevé. L'influence négative des phénomènes d'interaction est cependant quelque peu plus marquée sur les gains génotypiques indirects qui sont près de 30 % inférieurs aux gains génotypiques directs.

Les conclusions ne sont pas aussi nettes pour les mesures microdensitométriques.

Des interactions "Clone x Site" s'avèrent significatives pour les mesures de masses volumiques moyenne et maximale et l'héritabilité génotypique en est réduite.

L'élimination de données anormales que l'on suppose être fortement influencées par la présence de bois de compression fait disparaître toute interaction "Clone x Site" et améliore sensiblement l'héritabilité génotypique pour les caractéristiques de masses volumiques moyenne et minimale.

L'approfondissement de cette piste de recherche, en vue d'accroître la fiabilité des mesures de densité du bois normal en pépinière, pourrait faire l'objet d'un développement futur.

5.2.2. Stabilité clonale entre sites forestiers

5.2.2.1. Introduction

Après avoir évalué la stabilité clonale en pépinière il convient aussi de l'apprécier en plantation forestière.

Pour atteindre cet objectif, trois tests de clones de Mélèze hybride comportant un nombre variable d'éléments génétiques, dont une partie est commune, font l'objet de cette étude. Dans chacun de ces tests, différentes caractéristiques, permettant d'évaluer indirectement les propriétés mécaniques du bois, ont été mesurées, ce qui offre la possibilité d'étudier l'importance des interactions "Clone x Site".

En marge de cet objectif principal, compte tenu de la rareté des références dans ce domaine, l'analyse de ces données devrait également permettre de comparer les paramètres décrivant la variabilité génotypique des principales caractéristiques destinées à évaluer les propriétés mécaniques par voie indirecte avec ceux obtenus au chapitre 3 à partir du matériel recueilli sur le site forestier de Virton.

L'ensemble de ces résultats devrait ainsi compléter nos connaissances générales de cette espèce et permettre d'apprécier son potentiel d'amélioration via la sélection clonale.

5.2.2.2. *Matériel et méthodes*

Au cours des printemps de 1986 et 1987, trois tests, constitués de clones infantiles bouturés de Mélèze hybride, ont été plantés dans trois régions forestières de Wallonie.

La description générale de ces trois sites est présentée au tableau 5.2.7.

Les dispositifs expérimentaux sont variables d'un site à l'autre: Bellefontaine et Baileux sont respectivement composés de 4 et 2 blocs incomplets alors qu'à Tihange, les éléments génétiques sont disposés de manière complètement aléatoire et le nombre de répétitions est variable. Les clones sont, en outre, disposés en parcelles linéaires qui sont constituées d'un nombre variable de ramets.

Les mesures réalisées dans ces différents sites ont été pratiquées sur les clones représentés, au minimum, dans deux des trois sites. Pour chaque clone, trois ramets par site ont été pris en compte et ont été prélevés au hasard.

Dans le cadre de notre étude, ces mesures peuvent être classées en deux catégories distinctes.

Les trois premières mesures sont destinées à évaluer les propriétés mécaniques du bois par voie indirecte: il s'agit des mesures d'infradensité, de Pilodyn et de Sylvatest.

Les mesures d'infradensité ont été réalisées sur des carottes de sondage diamétrales de 5 mm de diamètre. Celles-ci ont été prélevées à 1,3 m, dans une direction aléatoire, sur un ensemble de 17 clones communs aux trois dispositifs étudiés et représentés par trois ramets dans chaque site (Figure 5.2.4). Six groupes de cernes par carotte ont été isolés à l'aide d'une lame de microtome sous binoculaire. Ces segments se répartissent comme suit:

- deux segments constitués des trois cernes les plus extérieurs (années 1996, 1997 et 1998),
- deux segments de deux cernes situés en position médiane (années 1994 et 1995),
- deux segments de trois cernes en position centrale (années 1991, 1992 et 1993).

Tableau 5.2.7 Informations générales relatives aux trois tests clonaux pris en compte pour l'évaluation des interactions "Clone x Site" en forêt.

Caractéristiques	Sites		
	Tihange	Bellefontaine	Baileux
Promoteur	NANSON-JACQUES	NANSON-JACQUES	JACQUES
Numéro d'expérience	104.401.72/83/G	104.401.26-27R82S83	104.401.72/85/G
Bouturage :			
Année	Printemps 1983	Printemps 1983	Printemps 1985
Lieu	Groenendaal	Groenendaal	Groenendaal
Plantation	03/86	04/86	04/87
Ecartements	2x2m	2x2m	1,75x1,75m et 2x2m
Nombre de clones	73	50	90
Surface (ha)	0,50	0,60	0,60
Commune	Tihange	Virton	Baileux
Lieu-dit	Bois de St Lambert	Bois de Maîtrejibois	Le Pré des Bois
Situation géographique:			
Longitude	5° 19'	5° 27'	4° 24'
Latitude	50° 31'	49° 39'	50° 01'
Altitude	220 m	340 m	315 m
Pente	Variable	Variable	Très faible
Climat			
Pluviométrie	880 mm	1100 mm	1150 mm
Période de vég.			
>10 °C	259 jours	219 jours	221 jours
>5 °C	174 jours	150 jours	160 jours
Température moy.	9,3 °C	8,3 °C	8,5 °C
Géologie	Limon grisâtre et brunâtre stratifié	Calcaire sableux de Florenville	Schistes, grauwackes, psammites et grès de Houffalize
Pédologie¹	Aca	Zab et Zaf	rGdb2 et rGdb2
Végétation préexistante	Epicéa commun	Feuillus	-
Association végétale²	Stellario-Carpinetum typicum	Luzulo-Quercetum typicum	Luzulo-Fagetum variante humide
Age au 31/12/1997 depuis le bouturage	15 ans	15 ans	13 ans

Notons que les cerne produits en 1991 correspondent à un âge depuis la moelle compris entre un et quatre ans.

L'infradensité a été calculée par la formule de KEYLWERTH (1954), les échantillons ayant été saturés en eau par immersion et mise sous vide. Les données, qui ont été analysées par la suite, correspondent à la moyenne des deux mesures diamétrales opposées.

¹ Codification de la carte des sols de Belgique (X, 1992)

² d'après NOIRFALISSE (1984) et THILL *et al.* (1988).

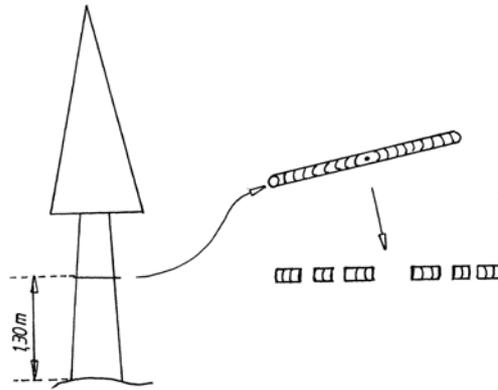


Figure 5.2.4 Schéma de prélèvement et de préparation des échantillons destinés à la mesure de l'infradensité.

L'infradensité moyenne de ces 6 segments par arbre a aussi été calculée en pondérant chaque segment par sa longueur.

Les données au Pilodyn correspondent à la moyenne de deux mesures diamétralement opposées, réalisées dans une direction aléatoire. La mesure a été réalisée sur écorce après enfoncement préalable des deux supports jusqu'au cambium. Cette mesure a été réalisée au cours de l'hiver 1997-1998.

Enfin, deux mesures à l'aide du Sylvatest, diamétralement opposées, ont été réalisées dans une direction aléatoire correspondant à celle choisie pour la mesure réalisée à l'aide du Pilodyn. Les sondes émettrice et réceptrice ont été placées à une distance de 1,50 m dans l'axe du tronc, entre 0,5 et 2 m du sol, chacune enfoncée dans un trou préalable foré sous un angle de 45 degrés. Le diamètre de la mèche correspond à celui des sondes qui ont été enfoncées sur environ un cm dans le bois. La valeur obtenue correspond au temps (μ s) nécessaire à l'onde pour parcourir, au travers du bois, la distance entre les deux sondes. De ces deux mesures, deux variables ont été dérivées: il s'agit des vitesses moyenne et maximale. Pour rappel, plus la vitesse de déplacement de l'onde est grande, plus la qualité mécanique du bois est élevée. Notons enfin que cette mesure a été réalisée au cours de l'hiver 1997-1998.

Les autres mesures, relatives à la croissance des arbres et réalisées à la même époque (hiver 1997-1998), ont été mises à profit en vue d'affiner les résultats obtenus avec la première série de mesures (chapitre 3).

Il s'agit de:

- la circonférence à 1,3 m sur écorce (Circ, cm),
- la hauteur totale (m),
- l'accroissement annuel moyen en circonférence (cm/an) qui correspond à la circonférence mesurée en 1997 divisée par l'âge des arbres depuis le bouturage,
- l'accroissement annuel moyen en hauteur (AAMH, m/an) calculé comme pour la circonférence,
- l'épaisseur d'écorce évaluée à 1,3 m, moyenne de deux mesures opposées (mm).

A partir des carottes de sondage, les largeurs des blocs de cernes ont également été mesurées:

- largeur moyenne des cernes de 1996, 1997 et 1998,
- largeur moyenne des cernes de 1994 et 1995,
- largeur moyenne des cernes de 1991, 1992 et 1993.

Comme pour l'infradensité, les données analysées correspondent à la moyenne des deux mesures diamétrales opposées.

Dans un premier temps, ces sites ont été analysés séparément afin d'évaluer les principaux paramètres génotypiques des caractéristiques mesurées. Ensuite, ces données ont été associées en vue d'une analyse globale sur les 17 clones communs aux trois sites.

Les modèles statistiques retenus sont les suivants:

pour l'étude par site :

$$Y_{ij} = \mu + C_i + D_{ij}$$

pour l'étude multisite :

$$Y_{ijk} = \mu + C_i + S_j + CS_{ij} + D_{ijk}$$

avec μ = moyenne de la population,
 C_i = effet du clone i (facteur aléatoire, i compris entre 1 et 17),
 S_j = effet du site j (facteur aléatoire, j valant de 1 à 3),
 CS_{ij} = effet de l'interaction entre les facteurs "Clone" et "Site",
 D_{ij} ou D_{ijk} = résidu.

Les facteurs "Clone" et "Site" sont testés par rapport à l'interaction "Clone x Site".

Nous utiliserons également le modèle d'analyse de la variance/covariance défini au chapitre 3 (§ 3.3.2) afin d'évaluer l'intensité des corrélations phénotypiques, génotypiques et environnementales pouvant être estimées entre ces caractéristiques.

5.2.2.3. Résultats des analyses réalisées site par site et discussion

Cette série de mesures permet, dans un premier temps, de comparer les paramètres génotypiques déduits de ce paragraphe à ceux présentés au chapitre 3 (site de Virton).

1° Mesure au Pilodyn

Comme cela a déjà été observé dans l'expérience de Virton, les mesures dans ces trois nouveaux sites confirment l'importance du facteur "Clone", le haut niveau d'héritabilité génotypique de cette caractéristique ainsi que l'ordre de grandeur des gains génotypiques potentiels (Tableaux 5.2.8 et 5.2.9).

Ces résultats corroborent ceux cités dans la littérature sur d'autres espèces. C'est notamment le cas de KING *et al.* (1988) qui, dans un test comprenant 22 descendances de Douglas issues de croisements contrôlés, ont obtenu une héritabilité génétique basée sur les moyennes familiales de 0,90. KING et BURDON (1991), pour un test incluant 410 descendances de demi-frères de *Pinus radiata*, ont fourni une héritabilité basée sur les moyennes familiales légèrement plus faible, égale à 0,67.

Tableau 5.2.8 Composantes de variance et niveaux de signification des valeurs du test F pour la mesure au Pilodyn dans trois sites forestiers.

Site	σ^2_c	σ^2_e	Valeur de F
Tihange	1,92	1,45	4,81***
Bellefontaine	2,68	2,40	4,34***
Baileux	2,07	0,87	8,18***

Tableau 5.2.9 Mesure au Pilodyn (mm) au niveau clonal dans les trois tests de clones comportant trois ramets par clone. Moyenne de deux

mesures sur écorce pour chaque arbre. Détermination de différents paramètres génotypiques³.

Site	Nb de Clones	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Tihange	37	18,0	1,55	8,6	0,80	0,57 (0,36 à 0,72)	6,9	22,3	14,9
Bellefontaine	52	18,8	1,86	9,9	0,77	0,55 (0,35 à	7,6	23,4	15,9
Baileux	60	17,9	1,54	8,6	0,88	0,66) 0,71 (0,58 à 0,80)	7,5	21,8	14,6

Cependant, il y a lieu de signaler qu'il existe dans la littérature, des résultats moins favorables. C'est le cas sur *Picea glauca*, pour lequel YANCHUK et KISS (1993), toujours à partir de tests de 167 descendance de demi-frères, obtiennent une héritabilité, sur les moyennes par famille, de 0,48. Le matériel de cet essai étant constitué de descendance issues de différentes provenances, il est possible que les valeurs d'héritabilité en aient été affectées. Sur Epicéa de Sitka, HANSEN et ROULUND (1997), dans le cadre d'un test de clones, présentent une héritabilité au niveau individuel de 0,32, tout en signalant que le type d'échantillonnage pratiqué, à savoir la mesure sur les arbres les plus gros du dispositif, pourrait avoir affecté ce paramètre.

Ces trois essais confirment également que la mesure de deux à trois ramets par clone semble tout à fait satisfaisante pour évaluer cette caractéristique comme le préconisent MURANTY *et al.* (1996), la seule référence traitant du Mélèze hybride.

2° Mesure au Sylvatest

La vitesse de déplacement d'une onde ultrasonique au travers d'arbres debout semble également être sous forte influence génotypique (Tableau 5.2.10). Les héritabilités génotypiques obtenues dans les trois sites (Tableau 5.2.11) sont relativement élevées, quoique plus variables d'un site à l'autre comparativement aux résultats obtenus avec le Pilodyn.

³ Pour rappel, les valeurs fournies pour le maximum et le minimum correspondent à une moyenne par clone.

Tableau 5.2.10 Composantes de variance et niveaux de signification des valeurs du test F pour la vitesse ultrasonique déterminée à l'aide du Sylvatest dans trois sites forestiers.

Site	σ^2_c	σ^2_e	Valeur de F
Tihange	140787	52031	9,12***
Bellefontaine	160095	168708	3,85***
Baileux	104141	69420	5,50***

Tableau 5.2.11 Vitesse ultrasonique (m/s) déterminée à l'aide du Sylvatest au niveau clonal dans trois tests de clones et pour trois ramets par clone. Valeur moyenne de deux mesures. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Site	Nb de clones	Moyenne	ETp	CV _p (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG_C (%)	Max	Min
Tihange	37	3 161	408	12,9	0,89	0,73 (0,56 à 0,83)	11,5	3 856	2 415
Bellefontaine	52	2 961	527	17,8	0,74	0,49 (0,32 à 0,66)	11,6	3 876	1 989
Baileux	60	3 286	365	11,1	0,82	0,60 (0,46 à 0,72)	8,7	4 065	2 618

Il faut cependant souligner que la mesure de terrain est parfois délicate à réaliser et, en cas d'un mauvais contact avec le bois du tronc, le temps de déplacement est toujours supérieur à la valeur correcte, du fait que la vitesse de déplacement dans l'écorce est beaucoup plus faible. Il est dès lors logique d'observer que l'héritabilité la plus faible fournit également la vitesse moyenne la plus faible ($h^2_{Gi} = 0,49$; $V_{us} = 2961$ m/s). Pour ces raisons, l'analyse de la variance a également été effectuée pour la vitesse maximale par ramet (Tableau 5.2.12). Les résultats de cette analyse sont néanmoins très semblables et n'apportent pas de modifications sensibles aux paramètres génotypiques évalués. Ceci laisse cependant supposer que la collecte d'une seule observation par ramet au lieu de deux, pourrait augmenter la variabilité résiduelle et réduire le niveau des paramètres génétiques calculés. Les analyses réalisées avec une seule donnée par ramet confirment cette hypothèse dans deux des trois sites testés.

Tableau 5.2.12 Vitesse ultrasonique maximale (m/s) déterminée à l'aide du Sylvatest au niveau clonal dans trois tests de clones et pour trois ramets par clone. Valeur maximale de deux mesures. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Site	Nb de clones	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Tihange	37	3 238	395	12,2	0,87	0,70 (0,53 à 0,81)	10,7	3 906	2 463
Bellefontaine	52	2 976	525	17,7	0,75	0,50 (0,34 à 0,66)	11,7	3 947	2 027
Baileux	60	3 304	364	11,1	0,85	0,65 (0,51 à 0,76)	9,2	4 178	2 622

3° Infradensité

Le tableau 5.2.13 confirme les valeurs élevées de l'héritabilité génotypique, pour la caractéristique de masse volumique, obtenues au chapitre 3. La grande majorité des héritabilités estimées sur 17 clones par site, sont comprises entre 0,4 et 0,8. Seule la valeur obtenue pour le site de Baileux, pour la période 1991-1993, apparaît anormalement faible et non significative ($h^2_{Gi} = 0,21ns$). Pour ce dernier site, il faut garder à l'esprit que les plants mesurés sont plus jeunes de deux ans (13 ans au lieu de 15 ans) et que la série de cernes mesurés se trouve donc plus proche de la moelle, ce qui pourrait expliquer cette faible héritabilité.

L'évolution de l'infradensité au cours du temps correspond également bien à l'augmentation progressive de la masse volumique moyenne avec l'augmentation de l'âge depuis la moelle observée dans l'expérience de Virton (chapitre 3) à partir des données microdensitométriques.

Il se confirme également que le coefficient de variation calculé sur les moyennes par clone est assez faible, mais atteint cependant 6 à 10 %, ce qui donne finalement des gains génotypiques conventionnels de l'ordre de 4 à 9 %.

Tableau 5.2.13 Mesure de l'infradensité (kg/m³) au niveau clonal dans trois tests de clones et par période d'accroissement de deux ou trois années. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Site	Période	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Tihange	91-93	362	38	10,6	0,82	0,60 (0,33 à 0,79)	8,7	313	475
	94-95	340	31	9,1	0,76	0,51 (0,23 à 0,74)	6,9	290	426
	96-98	393	35	8,8	0,91	0,77 (0,57 à 0,89)	8,0	333	479
	91-98	364	32	8,7	0,86	0,67 (0,34 à 0,85)	7,5	314	460
Bellefontaine	91-93	342	24	7,1	0,81	0,58 (0,31 à 0,78)	5,7	311	415
	94-95	345	22	6,5	0,65	0,38 (0,08 à 0,64)	4,2	304	386
	96-98	393	40	10,1	0,94	0,83 (0,68 à 0,92)	9,5	328	464
	91-98	356	24	6,9	0,88	0,71 (0,40 à 0,87)	6,0	322	414
Baileux	91-93	347	18	5,2	0,45	0,21 (-0,06 à 0,50)	2,3	318	374
	94-95	365	25	7,0	0,80	0,57 (0,29 à 0,77)	5,6	326	415
	96-98	370	25	6,7	0,90	0,75 (0,55 à 0,88)	6,4	331	401
	91-98	360	21	5,9	0,69	0,43 (0,05 à 0,71)	4,1	329	400

4° Caractéristiques de croissance

Les tendances observées pour les échantillons de Virton (chapitre 3) se confirment dans ces trois expériences (Tableau 5.2.14).

Les différentes héritabilités génotypiques calculées pour la hauteur totale s'avèrent élevées comparées aux rares résultats disponibles dans la littérature. PARK et FOWLER (1987), évaluant trois tests de clones de *Larix laricina* âgés de cinq ans, ont obtenu des héritabilités génotypiques comprises entre 0,04 et 0,18.

MURANTY *et al.* (1996) ont présenté des résultats légèrement supérieurs ($h^2_{Gi} = 0,27$). PAQUES (1992) a, pour sa part, obtenu une héritabilité sur les moyennes par clone, à huit ans, de 0,7 qui devrait correspondre à une héritabilité génotypique au niveau individuel proche de 0,2.

Tableau 5.2.14 Mesures de croissance en hauteur (m) et en circonférence (cm) dans trois tests de clones, chaque clone représenté par trois ramets par site. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Hauteur totale

Site	Nb de clones	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Tihange	37	11,8	1,33	11,2	0,78	0,55 (0,33 à 0,78)	8,8	14,4	7,6
Bellefontaine	52	11,8	1,32	11,2	0,82	0,60 (0,44 à 0,72)	9,2	14,9	8,7
Baileux	60	11,8	0,89	7,5	0,65	0,38 (0,21 à 0,54)	4,9	13,7	10,3

Circonférence à 1,3 m

Site	Nb de clones	Moyenne	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG _C (%)	Max	Min
Tihange	37	47,2	8,9	19,0	0,58	0,31 (0,08 à 0,51)	10,9	67	20
Bellefontaine	52	42,0	7,1	16,9	0,59	0,32 (0,14 à 0,49)	10,0	57	26
Baileux	60	39,8	5,1	12,8	0,48	0,24 (0,07 à 0,40)	6,2	53	31

L'héritabilité génotypique de la croissance en circonférence apparaît systématiquement inférieure ($0,24 < h^2_{Gi} < 0,31$) à celles observées pour la hauteur et est très proche des résultats présentés par MURANTY *et al.* (1996) pour un test de clones âgé de huit ans ($h^2_{Gi} = 0,26$).

Les coefficients de variation phénotypiques sont également assez élevés; ils atteignent 8 à 11 % pour la hauteur et 13 à 19 % pour la circonférence. Par contre, ils diffèrent assez sensiblement de ceux observés sur le site de Virton (7 % pour la hauteur et la circonférence). Ce constat permet de confirmer l'hypothèse de sous-estimation de la variabilité de ces caractéristiques émise pour le site de Virton, sous-estimation provoquée par les contraintes d'échantillonnage liées aux dimensions minimales des billons nécessaires à la mesure du module d'élasticité sur éprouvettes normalisées.

5° Corrélations entre les différentes caractéristiques

La liaison négative et significative observée entre la largeur des cernes et la masse volumique dans l'expérience de Virton, tous facteurs confondus, porte à penser que les mesures au Pilodyn et au Sylvatest, ainsi que l'infradensité, risquent d'être, du moins partiellement, influencées par l'intensité de la croissance en circonférence.

Le tableau 5.2.15, qui présente les différents coefficients de corrélation calculés entre la circonférence et les mesures réalisées à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest, apporte quelques éléments utiles à la compréhension de ce phénomène.

Dans le cas de la mesure à l'aide du Pilodyn, de grandes différences sont observées entre les sites testés, quel que soit le type de corrélation étudié.

Dans l'expérience de Baileux, la plus jeune (arbres de 13 ans depuis le bouturage), toutes les corrélations calculées sont positives, mais assez faibles, traduisant une augmentation de la pénétration de l'aiguille pour des arbres de forte circonférence; ce dernier constat est conforme aux observations faites sur le site de Virton.

Pour Tihange, la corrélation phénotypique sur les moyennes par clone ($r_P = 0,33^*$) est équivalente à celle observée à Baileux. De même, la corrélation génotypique est également positive et significative ($r_G = 0,61^*$); par contre, la corrélation environnementale devient négative et est significative ($r_E = -0,29^*$); cette tendance est d'ailleurs accentuée à Bellefontaine ($r_E = -0,38^{***}$). Ceci signifie que pour un clone donné, un ramet qui présente une circonférence élevée aura également une masse volumique élevée estimée à l'aide du Pilodyn. Dans la mesure où il est établi qu'un cerne large produit du bois de plus faible densité qu'un cerne étroit à qualité génétique égale, cette observation apparaît surprenante. Elle pourrait laisser penser que les arbres du même clone qui poussent très énergiquement dans le jeune âge entrent en compétition plus rapidement avec leurs voisins et produisent plus précocement des cernes de largeur plus faible et de masse volumique plus élevée. HUHNS et LANGNER (1995), dans une série d'essais de Mélèzes d'Europe, du Japon et hybride plantés à grands écartements (5 x 5 m), ont d'ailleurs observé des corrélations positives dans le jeune âge entre la croissance en circonférence des individus par rapport à leurs voisins immédiats, cette corrélation devenant négative lorsque la concurrence devient plus intense.

Tableau 5.2.15 Impact de la croissance en circonférence (Circ97) sur les mesures au Pilodyn et au Sylvatest dans les sites de Tihange (37 clones), de

Bellefontaine (52 clones) et Baileux (60 clones), chaque clone étant représenté par trois ramets par site. Détermination des coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E).

Site	Type de mesure	
	Pilodyn	Sylvatest
Tihange		
r_P	0,33*	-0,25ns
r_G	0,61*	-0,26ns
r_E	-0,29*	-0,30**
Bellefontaine		
r_P	-0,15ns	-0,31*
r_G	-0,07ns	-0,41ns
r_E	-0,38***	-0,16ns
Baileux		
r_P	0,34**	-0,35**
r_G	0,48*	-0,38ns
r_E	0,11ns	-0,33***

Ces modifications de courbes de croissance en circonférence se marquent également en observant la figure 5.2.5. Il apparaît ainsi que les corrélations entre les largeurs des cernes de périodes de croissance différentes sont assez faibles et variables suivant les sites. Des changements d'ordre de classement des clones pour la largeur des cernes sont donc à craindre.

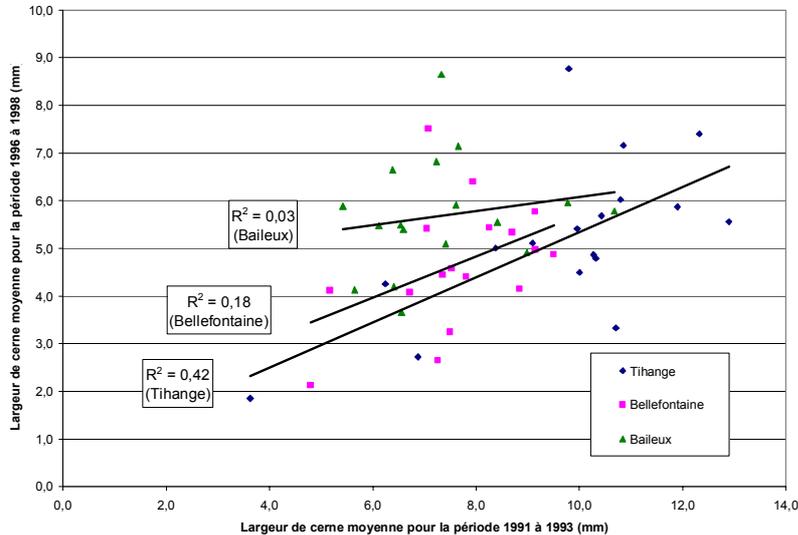


Figure 5.2.5 Relation entre les largeurs moyennes des cernes produits au cours des périodes de 1991 à 1993 et de 1996 à 1998, dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux, pour un ensemble de 17 clones représentés par trois ramets par site.

Notons enfin que l'augmentation du coefficient de corrélation environnementale va de pair avec une diminution du coefficient de corrélation génotypique qui devient non significatif dans le site de Bellefontaine ($r_G = -0,07ns$).

Dans le cas du Sylvatest, toutes les corrélations observées sont négatives et donc cohérentes avec les relations obtenues dans l'expérience de Virton entre la masse volumique et la largeur des cernes. Cette technique pourrait ainsi, dans une certaine mesure, s'avérer moins sensible aux variations de largeur des cernes au sein du tronc que ne le sont les mesures au Pilodyn.

L'analyse du tableau 5.2.16, présentant les différentes corrélations calculées entre la circonférence en 1997 et l'infradensité mesurées sur trois groupes de cernes, met aussi en évidence des différences marquées entre les coefficients de corrélation présentés pour les différents sites et en fonction des groupes de cernes étudiés.

Tableau 5.2.16 Impact de la croissance en circonférence mesurée en 1997 (Circ97) sur l'infradensité mesurée pour trois séries de cernes, dans les sites de Tihange, de Bellefontaine et Baileux, chaque clone (n = 17) étant représenté par trois ramets par site. Détermination des coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E).

Site	Cernes produits entre 1991 et 1993	Cernes produits entre 1994 et 1995	Cernes produits entre 1996 et 1998
Tihange			
r_P	-0,59*	-0,43ns	-0,76***
r_G	-0,79*	-0,56ns	-0,91*
r_E	0,03ns	-0,06ns	-0,23ns
Bellefontaine			
r_P	-0,26ns	-0,20ns	-0,31ns
r_G	-0,32ns	-0,37ns	-0,34ns
r_E	-0,12ns	0,11ns	-0,36*
Baileux			
r_P	-0,39ns	-0,48*	-0,18ns
r_G	-0,73ns	-0,62ns	-0,20ns
r_E	0,09ns	-0,04ns	-0,15ns

Les corrélations phénotypiques s'avèrent très variables entre l'infradensité et la circonférence mesurée en 1997 aussi bien d'un site à l'autre qu'entre séries de cernes d'années différentes; elles sont cependant, dans tous les cas, de tendance négative. La valeur maximale est obtenue pour les cernes d'âge depuis la moelle le plus élevé pour le site de Tihange; cette corrélation est relativement stable au cours du temps pour le site de Bellefontaine et se réduit pour les cernes proches du cambium pour le site de Baileux.

Ces résultats hétérogènes reflètent bien ceux rencontrés dans la littérature. En effet, il est fait état de corrélations phénotypiques négatives et significatives entre ces deux caractéristiques pour le Mélèze hybride (LANGNER et RECK, 1966; DERET et KELLER, 1979) ou les espèces parents (LANGNER et RECK, 1966) et également pour le genre *Picea* (PETTY *et al.*, 1990; HANSEN et ROULUND, 1997; BERGQVIST, 1998; COSTA E SILVA *et*

al., 2000). A l'opposé, des corrélations beaucoup plus faibles, voire non significatives, sont également recensées, notamment pour les genres *Larix* (DERET et KELLER, 1979) et *Picea* (DUTILLEUL *et al.*, 1998).

Les corrélations génotypiques apparaissent également les plus élevées pour les sites de Tihange et de Baileux alors qu'elles s'avèrent faibles pour Bellefontaine. Par contre, les corrélations environnementales restent faibles quel que soit le site, ce qui confirme la complexité de la relation entre ces deux caractéristiques.

5.2.2.4. Résultats de l'analyse multisite et discussion

A partir de 17 clones communs aux trois sites étudiés et représentés par trois ramets par site, l'importance des interactions "Clone x Site" a été évaluée pour différentes caractéristiques.

1° Mesure au Pilodyn

L'analyse de la variance à deux facteurs, présentée au tableau 5.2.17, permet d'évaluer l'importance de l'interaction existant entre les facteurs "Clone" et "Site".

Celle-ci apparaît significative pour la mesure au Pilodyn mais n'a cependant que peu d'impact sur l'héritabilité génotypique qui reste très élevée ($h^2_{Gi} = 0,60$) et qui est, par ailleurs, supérieure à celles calculées à partir d'un seul site en utilisant le même nombre de clones.

Tableau 5.2.17 Mesure au moyen du Pilodyn, réalisée à 1,3 m de hauteur, sur 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux.
Tableau d'analyse de la variance et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	16	20,22	9,57	0,0001***	2,25 (59%)
Site	2	5,40	2,56	0,0934ns	0,06 (2%)
Clone x Site	32	2,11	1,77	0,0164*	0,31 (8%)
Résidu	102	1,19			1,19 (31%)
Total	152				3,81 (100%)

La comparaison des composantes de variance extraites de cette analyse confirme également la faible importance de la variance d'interaction par rapport

aux variances clonale et résiduelle. Elle atteint respectivement environ 15 et 25 % de ces dernières.

Ces deux approches confirment donc la faible influence que peuvent avoir les phénomènes d'interaction sur la mesure à l'aide du Pilodyn, comme l'a signalé MONCHAUX pour l'Epicéa commun (non publié *in* CHANTRE et GOUMA, 1994). Le tableau 5.2.18, présentant les valeurs de gains directs et indirects, montre bien une faible chute du gain potentiel en cas de sélection indirecte: les gains directs sont compris entre 7 et 9 % alors que les gains indirects qui, dans le cas présent, correspondent aux gains que l'on peut obtenir pour un site à partir d'une sélection des éléments génétiques opérée dans une autre site, se situent entre 6 et 8 %.

Il faut cependant garder à l'esprit que ces mesures pourraient être affectées par des phénomènes de concurrence entre arbres, dans le cas de peuplements plus âgés, comme le constatent HUHNER et LANGNER (1995) sur Mélèze et LIU et BURKHART (1994) sur *Pinus taeda*. Dans ces conditions, les cerne extérieurs de certains arbres les plus gros pourraient avoir une masse volumique supérieure à celle des arbres à croissance moyenne plus faible depuis la plantation et réduire ainsi la corrélation existant entre croissance et masse volumique.

Tableau 5.2.18 Gains génotypiques directs (diagonale) et indirects ($\Delta G_{y/x}$, %) au stade "forêt" pour la mesure à l'aide du Pilodyn, pour les trois sites étudiés.

y ↓ / x →	Tihange	Bellefontaine	Baileux
Tihange	7,2	6,6	5,6
Bellefontaine	6,7	7,2	7,4
Baileux	6,1	8,0	8,9

Dans ce contexte, des tests en parcelles monoarbres devraient être préférés à des systèmes en parcelles linéaires car, dans ce dernier cas, les ramets d'un même clone à croissance très rapide pourraient entrer beaucoup plus tôt en concurrence et provoquer des biais importants, par surestimation de sa masse volumique globale en cas d'estimation de celle-ci par une mesure sur les quelques cerne extérieurs.

2. Mesure au Sylvatest

Les résultats des analyses réalisées à partir des mesures de la vitesse ultrasonore à l'aide du Sylvatest sont présentés au tableau 5.2.19.

Contrairement à ce qui est observé dans les analyses réalisées site par site (§ 5.2.2.3), le facteur "Clone" influence peu cette caractéristique et son héritabilité génotypique ne dépasse pas 0,55 pour la moyenne de deux mesures au Sylvatest. Cette chute d'héritabilité est la conséquence d'une interaction très hautement significative entre les facteurs "Clone" et "Site" illustrée par la figure 5.2.6.

Tableau 5.2.19 Moyenne et valeur maximale de deux mesures de la vitesse ultrasonore par ramet, à l'aide du Sylvatest, sur 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux. Tableau d'analyse de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Moyenne de 2 mesures		Valeur maximale de 2 mesures	
		Niveaux de signification	Composantes de variance	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	16	0,0255*	40620 (18%)	0,0178*	44237 (21%)
Site	2	0,1122ns	7771 (4%)	0,2433ns	2696 (1%)
Clone x Site	32	0,0001***	61760 (28%)	0,0001***	60830 (29%)
Résidu	102		109635 (50%)		105136 (49%)
Total	152				

La comparaison des composantes de variance confirme cette hypothèse, la variance d'interaction représente 28 % de la variance totale alors que celle liée au facteur "Clone" n'atteint que 18 %.

La caractéristique, définie par la valeur maximale des deux mesures de la vitesse ultrasonique déterminée à l'aide du Sylvatest, donne une héritabilité génotypique significative légèrement supérieure ($h^2_G = 0,58$) et associée également à une interaction "Clone x Site" élevée comparée à la variance clonale.

La vitesse de déplacement d'une onde ultrasonique étant liée à la masse volumique du matériau testé et sachant que les valeurs maximales sont obtenues dans les gammes de densité élevée, les mesures réalisées à l'aide de cette technique devraient être principalement influencées par la zone dans le bois qui présente la masse volumique maximale. Dans la mesure où cette hypothèse est réaliste, l'interaction observée est alors à mettre en parallèle avec

l'interaction "Clone x millésime" mise en évidence au chapitre 3 pour la caractéristique de masse volumique maximale. Dans ce cas, l'effet "Site" pourrait être équivalent à l'effet "millésime" dans la mesure où les différentes plantations étudiées sont soumises à des conditions climatiques variables pour une année donnée (ex. orages en été).

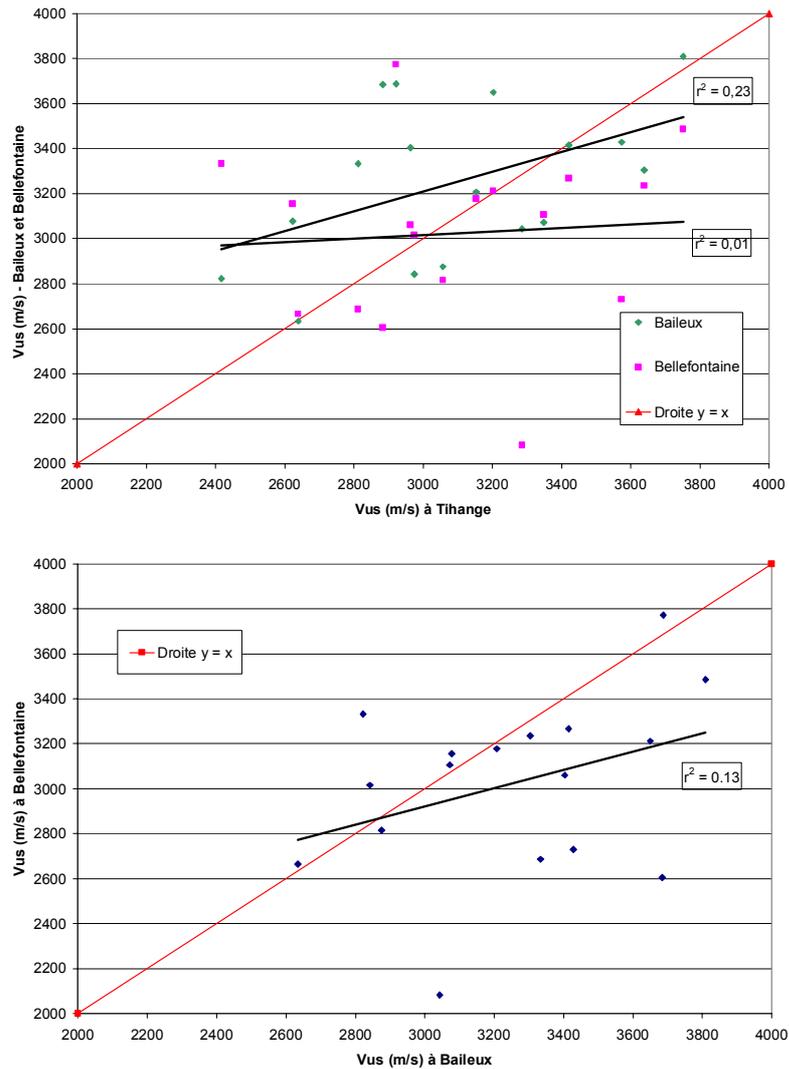


Figure 5.2.6 Comparaison de la vitesse ultrasonique obtenues, à l'aide du Sylvatest, pour 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux.

La légère amélioration des résultats obtenue en ne retenant que la vitesse maximale (h^2_{GI} de 0,55 et 0,58), laisse également supposer que le contact des sondes avec le bois n'est pas toujours parfait et qu'une sous-estimation de la vitesse ultrasonique est à craindre dans ce cas, ce qui pourrait alors provoquer une aggravation de l'interaction "Clone x Site".

D'autres hypothèses sont également plausibles, comme par exemple, la variabilité de l'humidité du bois, de la température, l'effet "opérateur", voire un nombre insuffisant de répétitions. Il conviendrait donc d'approfondir ces différentes hypothèses si l'on veut optimiser cette technique par ailleurs très séduisante.

Notons enfin qu'en testant la part prise des différents géotypes dans cette interaction (écovalence de WRICKE), il apparaît qu'un très petit nombre de clones contribue pour l'essentiel à cette interaction (tableau non présenté). L'élimination de trois d'entre eux suffit à obtenir un effet non significatif de l'interaction "Clone x Site".

3. Infradensité

Comme pour la mesure au Pilodyn, l'analyse de la variance de l'infradensité calculée sur l'ensemble des segments, c'est-à-dire sur huit cernes d'âge de trois à dix ans en moyenne depuis la moelle (Tableau 5.2.20), met en évidence un effet d'interaction très hautement significatif. Mais, contrairement à cette précédente mesure, le niveau d'héritabilité génotypique évalué globalement semble quelque peu se réduire tout en restant malgré tout d'un niveau élevé ($h^2_G=0,83$).

Tableau 5.2.20 Infradensité mesurée sur huit cernes périphériques de 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux.
Tableau d'analyse de la variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Carrés moyens	Valeurs de F	Niveaux de signification	Composantes de variance
Clone	16	4696	7,00	0,0001***	490 (54%)
Site	2	961	1,43	0,2539ns	13 (1%)
Clone x Site	32	671	2,40	0,0005***	130 (14%)
Résidu	102	279			279 (31%)
Total	152				

L'analyse des composantes de la variance confirme cette tendance: le facteur d'interaction "Clone x Site" atteint près de 15 % de la variabilité totale mais reste cependant nettement inférieur aux composantes de variance clonale (54%) et résiduelle (31%).

Le tableau 5.2.21, détaillant les composantes de variance par groupe de cernes, permet aussi de constater que la composante d'interaction reste toujours inférieure à la composante clonale, quel que soit l'âge étudié.

La composante résiduelle semble également se réduire progressivement avec le temps, contrairement aux composantes de variance clonale et d'interaction.

Tableau 5.2.21 Composantes de variance et infradensité moyenne, pour différents segments de carotte de sondage d'années calendaires croissantes, pour 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux.

Facteur	Cernes 91-93	Cernes 94-95	Cernes 96-98
Clone	389 (28%)	308 (25%)	689 (46%)
Site	73 (5%)	150 (12%)	124 (8%)
Clone x Site	197 (14%)	224 (19%)	379 (26%)
Résidu	729 (53%)	534 (44%)	290 (20%)
Total	1388 (100%)	1216 (100%)	1482 (100%)
Infradensité moyenne	350 kg/m ³	350 kg/m ³	386 kg/m ³

Cette tendance à la réduction de la variance résiduelle n'est cependant pas observée par LEWARK (1981) qui, pour 95 clones d'*Epicéa* commun analysés par microdensitométrie et sur quatre années successives, a fait état d'une variance résiduelle plus élevée et stable au cours du temps.

Notons aussi que l'augmentation sensible de la variance génotypique avec le temps, qui est observée entre les deux séries de cernes périphériques, est également perçue par BASTIEN *et al.* (2000) dans un test clonal âgé de 17 ans.

L'évaluation des gains indirects pour la caractéristique d'infradensité, calculés sur les huit cernes étudiés, permet enfin d'apprécier l'impact pratique que peuvent avoir les phénomènes d'interaction sur les performances en matière de sélection (Tableau 5.2.22).

Tableau 5.2.22 Gains génotypiques directs (diagonale) et indirects en pourcentage au stade "forêt" pour l'infradensité mesurée sur huit cerne périphériques d'âge depuis la moelle compris entre deux et neuf ans pour les trois sites étudiés.

y ↓ / x →	Tihange	Bellefontaine	Baileux
Tihange	7,6	5,3	4,9
Bellefontaine	4,6	6,8	5,7
Baileux	3,5	4,7	4,8

La comparaison des gains directs et des gains indirects montre une légère chute du potentiel d'amélioration si la sélection clonale réalisée sur un site donné est appliquée à un autre. Les gains restent cependant tout à fait satisfaisants (entre 3 et 6 %) et confirment, une fois de plus, l'impact relatif de l'interaction "Clone x Site" pour l'infradensité.

4° Caractéristiques de croissance

L'analyse multisite des caractéristiques de croissance (Tableau 5.2.23) met également en évidence des phénomènes d'interaction significatifs entre les facteurs "Clone" et "Site".

Tableau 5.2.23 Accroissement moyen annuel en hauteur et en circonférence à 1,3 m de 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux. Tableau d'analyse de la variance et composantes de variance.

Sources de variation	Degrés de liberté	Accroissement en hauteur		Accroissement en circonférence	
		Niveaux de significatio n	Composante s de variance	Niveaux de signification	Composante s de variance
Clone	16	0,0026**	0,0041 (22%)	0,0202*	0,107 (18%)
Site	2	0,0001***	0,0057 (31%)	0,2137ns	0,009 (2%)
Clone x Site	32	0,0001***	0,0041 (23%)	0,0015**	0,131 (23%)
Résidu	102		0,0044 (24%)		0,328 (57%)
Total	152				

Les composantes de variance du facteur "Clone" et de l'interaction "Clone x Site", déduites de ces deux analyses, sont du même ordre de grandeur et confirment l'effet significatif de la dernière.

Ces résultats sont conformes à ceux obtenus dans des tests de clones d'Epicéa commun par SAINT CLAIR et KLEINSCHMIT (1986). Ces derniers, à partir d'un test multisite comprenant 40 clones d'Epicéa commun âgés de 10 ans depuis le bouturage, ont obtenu également une interaction "Clone x Site" significative avec cependant une composante de variance d'interaction représentant environ 40 % de la composante clonale.

Par contre, pour la même espèce, KARLSSON *et al.* (1998), à partir de 130 clones âgés de 8 et 11 ans et installés dans trois sites, obtiennent une composante d'interaction significative et du même ordre de grandeur que la composante clonale pour la hauteur totale. Il faut noter que, dans ce cas, les ortets étaient issus seulement de cinq croisements contrôlés.

Cette interaction complique donc le choix des clones qui pourrait être fait à partir des tests en forêt. La dispersion des données de la figure 5.2.7 illustre bien ce phénomène.

Les mesures de circonférence donnent des résultats similaires, la variance d'interaction étant également du même ordre de grandeur que la variance clonale.

Il en est de même de la variance liée au facteur "Site" qui, quelle que soit la caractéristique de croissance étudiée, s'avère extrêmement faible, ce qui illustre bien la plasticité du Mélèze hybride.

En terme d'héritabilité génotypique, la caractéristique de circonférence garde un niveau équivalent à celui obtenu au niveau de chaque site alors que pour la caractéristique de hauteur, une légère réduction est à constater. Cette interaction affecte cependant fortement les classements des clones, ce qui est confirmé par les valeurs des coefficients de rang globalement compris entre 0,2 et 0,5.

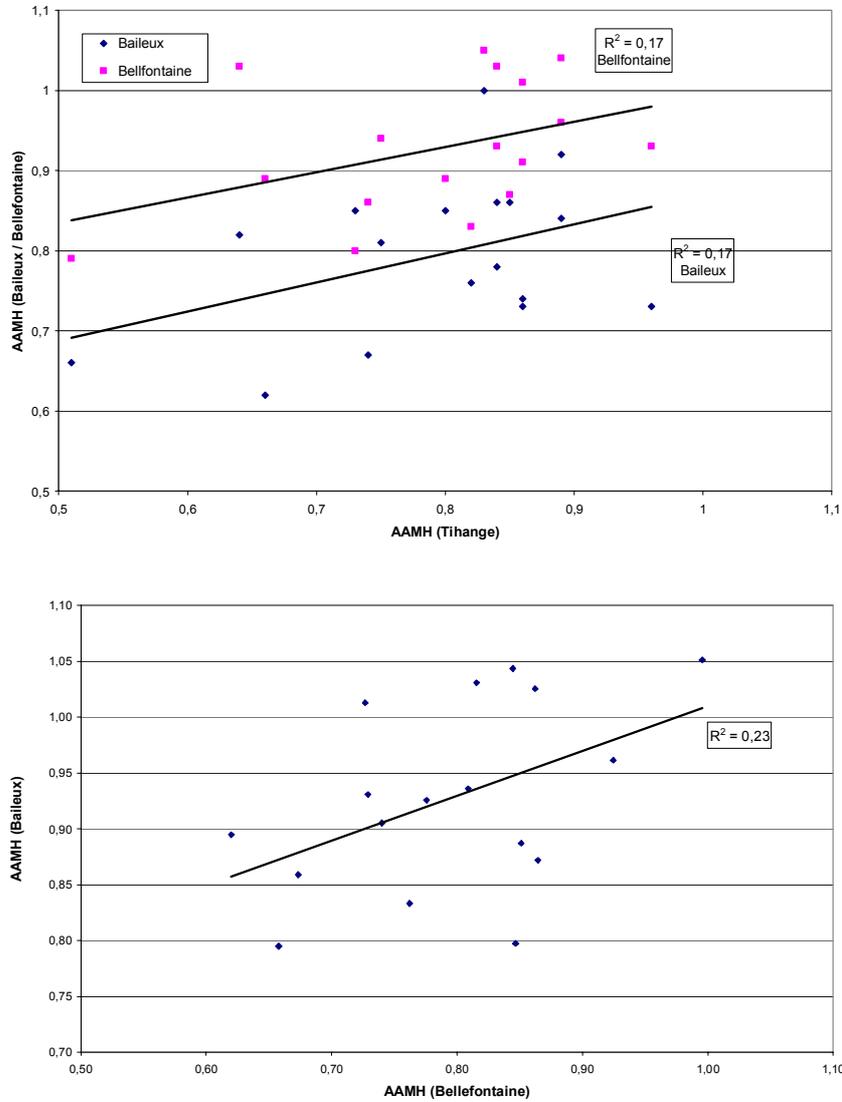


Figure 5.2.7 Comparaison de l'accroissement annuel moyen en hauteur (AAMH en mètre/an) pour 17 clones présents dans les sites de Tihange, Bellefontaine et Baileux.

5.2.2.5. Conclusions

Les résultats des analyses réalisées site par site permettent de tirer les conclusions suivantes:

- les héritabilités génotypiques au niveau individuel atteignent des niveaux comparables à ceux obtenus au chapitre 3; elles sont comprises entre:
 - 0,55 et 0,71 pour les mesures au Pilodyn,
 - 0,21 et 0,83 pour l'infradensité pour des groupes de cernes de d'âge variable,
 - 0,49 à 0,73 pour la vitesse ultrasonique,
 - 0,24 et 0,60 pour les caractéristiques de croissance;
- les arbres à forte croissance juvénile entrent rapidement en compétition, ce qui peut avoir pour conséquence une surestimation de la masse volumique moyenne de l'arbre lorsqu'elle est mesurée uniquement sur les derniers cernes formés.

L'analyse multisite apporte également des résultats originaux indispensables à la définition du programme d'amélioration clonale du Mélèze hybride:

- les interactions "Clone x Site" sont significatives pour les mesures au Pilodyn, la vitesse ultrasonore et les mesures d'infradensité;
- cependant, l'influence des phénomènes d'interaction "Clone x Site" est faible pour les mesures au Pilodyn, légère pour les mesures d'infradensité et importante pour la vitesse ultrasonore;
- les gains génotypiques indirects, bien que plus faibles que les gains directs, apparaissent satisfaisants pour les mesures au Pilodyn et les mesures d'infradensité;
- les interactions "Clone x Site" sont également importantes pour les caractéristiques de croissance et affectent fortement les classements des clones testés.

Cet ensemble de résultats originaux montre que les phénomènes d'interaction, bien que significatifs, ne représentent qu'une faible part de la variabilité totale observée pour la masse volumique évaluée par voie directe ou à l'aide du Pilodyn. La sélection pour cette caractéristique, suivant l'une des ces deux méthodes, est donc équivalente quel que soit le site étudié. Ceci n'est pas du tout le cas pour la mesure à l'aide du Sylvatest, ce qui remet en question l'utilisation de cette technique.

5.3. Evaluation de la stabilité clonale dans le temps

La stabilité clonale des mesures de masse volumique sera évaluée en comparant deux groupes de cernes prélevés à proximité de la moelle ou de l'écorce ainsi que deux plantations d'âges différents.

5.3.1. Comparaison des stades jeune et proche de la maturité d'une population clonale

5.3.1.1. Matériels et méthode

Pour aborder ce type d'interaction "Clone x temps", nous disposons de 75 carottes de sondage diamétrales, récoltées à hauteur d'homme sur le site de Baileux, ce qui correspond à 25 clones représentés par trois ramets âgés de 15 ans depuis le bouturage.

Une fois prélevées et conditionnées, ces carottes ont été mesurées par microdensitométrie suivant le protocole décrit au chapitre 3.

Bon nombre de carottes ne passant pas par le cœur, les cernes formés en 1988 et 1989 ont été éliminés. Parmi les autres, environ 2 % n'ont pu être correctement évaluées et les observations manquantes ou aberrantes ont été estimées à partir des cernes voisins, suivant le protocole décrit au chapitre 3 (§ 3.3.1.2), afin de disposer d'échantillons équilibrés.

Le modèle d'analyse retenu pour comparer l'influence des différents facteurs testés se définit comme suit:

$$Y_{ijkn} = \mu + C_i + R(C)_{ij} + m_k + mC_{ik} + mR(C)_{ijk} + D_{ijkn}$$

avec

- μ = moyenne de la population,
- C_i = effet du clone i (facteur aléatoire, i compris entre 1 et 25),
- $R(C)_{ij}$ = effet du ramet j dans le clone i (facteur aléatoire, j valant de 1 à 3),
- m_k = effet du millésime/âge depuis la moelle (facteur fixe, k variant de 1990 à 1999),
- D_{ijk} = résidu ($n = 2$),
- et les différentes interactions entre les facteurs testés.

Les degrés de liberté des résidus sont réduits d'une unité pour chaque donnée manquante remplacée par son estimation.

Les tests des différents facteurs sont réalisés conformément au tableau 5.3.1.

Tableau 5.3.1 Tableau des espérances mathématiques des carrés moyens et des rapports de carrés moyens utilisés dans les tests statistiques de l'analyse de la variance.

N°	Sources de variation	Degrés de liberté	σ^2	$\sigma_{m \times R(C)}^2$	$\sigma_{m \times C}^2$	$(m)^2_k$	$\sigma_{R(C)}^2$	σ_C^2	Tests F
1	Clone	i-1	1					jkn	1/2
2	Ramet(C)	j-1	1				kn		2/6
3	millésime	k-1	1	n	jn	*			3/4
4	m x C	(k-1)(i-1)	1	n	jn				4/5
5	m x R(C)	i(k-1)(j-1)	1	n					5/6
6	Résidu	ijk(n-1)	1						
	Total	ijkn-1							

Les coefficients de corrélation phénotypiques, génotypiques et environnementaux sont quant à eux évalués suivant le modèle défini au point 3.3.2.

5.3.1.2. Résultats et discussion

Avant de passer à l'étude des corrélations entre caractéristiques aux stades juvénile et mature, il est utile de contrôler l'impact des facteurs testés afin de confirmer les résultats obtenus au cours du chapitre 3.

Afin d'éviter la multiplication des tableaux d'analyse de la variance, les résultats sont présentés sous forme d'un tableau unique indiquant les niveaux de signification des différents facteurs testés pour les principales caractéristiques du bois évaluées par microdensitométrie (Tableau 5.3.2).

1° Masse volumique moyenne des cernes

L'interaction "Clone x millésime" semble assez faible pour la masse volumique moyenne des cernes dans cet essai pour lequel seule la prise en compte des 10 années permet de mettre en évidence un effet très hautement significatif de ce facteur (Tableau 5.3.2). Ceci confirme les résultats présentés au chapitre 3 et montre qu'une sélection clonale sur la masse volumique

moyenne n'est que peu affectée par cette interaction "Clone x millésime", en mars 1995, et cela quelle que soit la gamme d'âges choisie.

Il se confirme également que les facteurs "Ramet dans Clone" et "millésime" influencent fortement cette caractéristique.

Tableau 5.3.2 Evaluation de l'influence de différents facteurs sur quelques composantes microdensitométriques pour différents âges comptés depuis la moelle. Niveaux de signification et composantes de variance (%).

Caractéristiques	Facteurs	Période 90-99		Période 90-92		Période 97-99	
			3 à 12 ans		3 à 5 ans		10 à 12 ans
Masse volumique moyenne des cernes	Clone	***	25	**	6	***	18
	Ramet dans Clone	***	10	***	8	***	7
	millésime	***	-	***	-	***	-
	Clonexmillésime	***	11	ns	4	ns	5
	mill x Ramet (Clone)	***	9	ns	10	ns	6
	Résidu		45		72		64
	Total (%)		100		100		100
Masse volumique minimale des cernes	Clone	***	14	*	4	***	16
	Ramet dans Clone	***	13	***	13	***	5
	millésime	***	-	***	-	***	-
	Clone x millésime	***	8	ns	0	ns	0
	mill x Ramet (Clone)	***	25	***	39	***	19
	Résidu		40		44		60
	Total (%)		100		100		100
Masse volumique maximale des cernes	Clone	***	21	***	11	***	5
	Ramet dans Clone	***	10	***	9	ns	1
	Millésime	***	-	***	-	***	-
	Clone*millésime	***	13	**	13	***	13
	mill*Ramet/Clone	ns	1	ns	8	ns	0
	Résidu		55		59		81
	Total (%)		100		100		100

Enfin, comme dans le chapitre 3, le facteur "Clone" apparaît significatif aux différents stades étudiés pour la masse volumique moyenne, ce qui confirme l'héritabilité élevée de cette caractéristique (Tableau 5.3.3).

L'analyse des composantes de la variance permet d'observer que le facteur "Clone" entre pour 25 % dans la variation totale de cette caractéristique

lorsque l'ensemble des cernes est pris en considération et que cette part semble s'accroître avec l'augmentation de l'âge depuis la moelle.

Tableau 5.3.3 Mesure de quelques composantes microdensitométriques (kg/m^3) au niveau clonal par période d'accroissement. Détermination de différents paramètres génotypiques.

Caract.	Période	Moy.	ETp	CV _P (%)	h ² _G	h ² _{Gi}	ΔG_C (%)	Max	Min
Dmoy	90-92	422	26,6	6,3	0,62	0,35 (0,08 à 0,57)	3,9	475	364
	97-99	483	46,3	9,6	0,84	0,66 (0,43 à 0,80)	8,0	585	422
	90-99	449	30,8	6,8	0,85	0,66 (0,43 à 0,80)	5,8	522	396
Dmin	90-92	313	20,5	6,5	0,47	0,23 (-0,03 à 0,46)	3,1	355	279
	97-99	263	20,5	7,8	0,84	0,65 (0,41 à 0,79)	6,6	320	225
	90-99	280	14,2	5,1	0,74	0,48 (0,22 à 0,67)	3,8	310	253
Dmax	90-92	788	51,0	6,5	0,73	0,47 (0,21 à 0,67)	4,7	882	717
	97-99	1010	56,6	5,6	0,73	0,47 (0,21 à 0,67)	4,1	1130	869
	90-99	916	52,4	5,7	0,84	0,63 (0,39 à 0,78)	4,8	1005	795

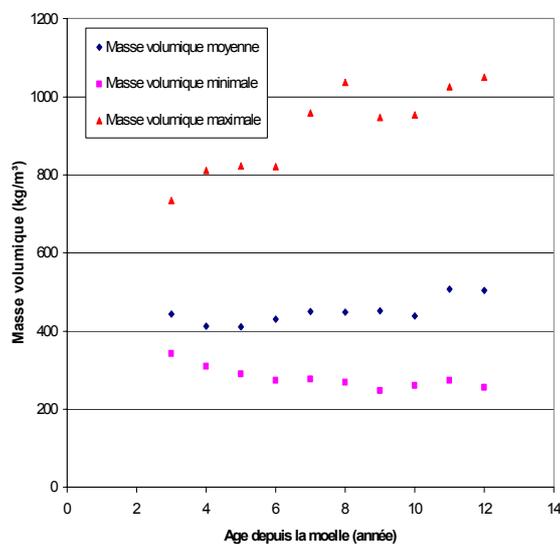


Figure 5.3.1 Evolution des masses volumiques minimale, maximale et moyenne, en fonction de l'âge depuis la moelle, une observation correspondant à la moyenne de 25 clones représentés chacun par trois ramets.

Il apparaît également que la masse volumique moyenne tend à augmenter avec l'âge, phénomène déjà observé pour le matériel de Virton analysé au chapitre 3 (Figure 5.3.1)

Ces résultats sont d'ailleurs comparables à ceux fournis par LEWARK (1981) qui, dans un test incluant 95 clones d'Epicéa commun, a obtenu une variance clonale représentant 22 % de la variance totale observée.

2° Masse volumique minimale

Comme pour la masse volumique moyenne, l'interaction "Clone x millésime" n'apparaît significative que lorsque l'ensemble des cernes est pris en compte (Tableau 5.3.2). L'amélioration de cette caractéristique par sélection clonale ne devrait donc pas être affectée fortement par ces phénomènes d'interaction.

Les résultats sont également similaires pour les facteurs principaux testés. Les héritabilités génotypiques sur les moyennes par clone (Tableau 5.3.3) sont cependant légèrement différentes par rapport aux résultats de Virton (chap. 3): l'héritabilité génotypique calculée sur l'ensemble des cernes est plus élevée et atteint 0,48. De plus, c'est au stade mature que celle-ci est maximale, contrairement à ce qui est observé au chapitre 3.

La part de la variance attribuable au facteur "Clone" atteint 14 % de la variance totale pour l'ensemble des cernes, ce qui est également comparable aux résultats fournis par LEWARK (1981) qui, pour un test comprenant 50 clones d'Epicéa commun, a obtenu une variance clonale représentant 18 % de la variance totale observée.

3° Masse volumique maximale

Contrairement aux deux autres caractéristiques, l'interaction "Clone x millésime" est au moins hautement significative pour les trois périodes testées (Tableau 5.3.2).

Les facteurs principaux sont également significatifs pour les trois périodes à l'exception du facteur "Ramet dans Clone" qui devient non significatif pour les cernes d'âge depuis la moelle plus élevé.

Les héritabilités génotypiques ($0,47 < h^2_{Gi} < 0,63$) apparaissent également très stables quel que soit l'âge depuis la moelle pris en compte (Tableau 5.3.3).

Comme pour la masse volumique moyenne, la part de la variance clonale de la masse volumique maximale est élevée et atteint jusque 21 % de la variance totale observée (Tableau 5.3.2), ce qui est également conforme aux résultats présentés par LEWARK (1981) dans un test comprenant 50 clones d'Epicéa commun. Il semble aussi que la part de la variance clonale se réduit avec l'augmentation de l'âge depuis la moelle: nous passons en effet de 11 % à 5% entre 3 et 12 ans, ce qui correspond également aux observations faites par LEWARK (1981).

4° Etude des corrélations

Les grandes tendances déjà observées au chapitre 3 lors de l'étude du matériel issu de l'expérience de Virton se retrouvent dans ce test (Tableau 5.3.4).

Tableau 5.3.4 Coefficients de corrélation phénotypique (sous la diagonale), génotypique (au-dessus de la diagonale) et héritabilités génotypiques (diagonale) pour différentes caractéristiques de masse volumique et de croissance, aux stades juvénile (3 à 5 ans depuis la moelle) et "mature"(10 à 12 ans depuis la moelle)⁴.

		Bois juvénile (3 à 5 ans)				Bois "mature" (10 à 12 ans)			
		Dmoy	Dmin	Dmax	Lcern	Dmoy	Dmin	Dmax	Lcern
Bois juvénile	Dmoy	<u>0,62</u>	0,99*	0,22ns	-0,97*	0,56*	0,37ns	0,02ns	-
	Dmin	0,90***	<u>0,47</u>	-	-	0,08ns	0,22ns	-	0,03ns
	Dmax	0,16ns	-0,18ns	0,13ns	0,75ns	0,71**	0,34ns	0,42ns	0,40ns
	Lcern	-	-	<u>0,73</u>	-	-0,52ns	0,12ns	0,74**	-
		0,68***	0,62***	-0,06	0,23ns			0,17ns	0,54ns
				<u>0,62</u>					0,28ns
Bois "mature"	Dmoy	0,43*	0,08ns	0,55**	-	<u>0,84</u>	0,55*	0,42ns	-0,57*
	Dmin	0,30ns	0,17ns	0,30ns	0,31ns	0,53**	<u>0,85</u>	0,19ns	0,05ns
	Dmax	0,00ns	-0,25ns	0,58**	0,11ns	0,43*	0,18ns	<u>0,73</u>	0,00ns
	Lcern	0,01ns	0,17ns	-	0,19ns	-0,56**	0,05ns	-	<u>0,60</u>
				0,27ns	0,14ns			0,05ns	

⁴ Bien que ce bois n'ait pas encore atteint la maturité, ce terme sera cependant utilisé pour le distinguer du bois plus proche de la moelle.

Au niveau juvénile, la masse volumique moyenne est fortement corrélée à la masse volumique minimale ($r_P = 0,90^{***}$ et $r_G = 0,99^*$) alors que les corrélations obtenues avec la masse volumique maximale sont non significatives ($r_P = 0,16_{ns}$ et $r_G = 0,22_{ns}$).

Au stade mature (âge depuis la moelle compris entre 10 et 12 ans), la masse volumique moyenne reste corrélée positivement à la masse volumique minimale, bien que l'intensité de la liaison soit plus faible ($r_P = 0,53^{**}$ et $r_G = 0,55^*$). Elle apparaît, cette fois, significativement corrélée à la masse volumique maximale au niveau phénotypique ($r_P = 0,43^*$).

La comparaison de ces deux périodes de croissance permet de mettre en évidence une corrélation, certes significative mais assez faible entre les masses volumiques moyennes des deux stades étudiés ($r_P = 0,43^*$; $r_G = 0,56^*$), confirmant ainsi les résultats du chapitre 3.

La meilleure corrélation obtenue entre la masse volumique moyenne au stade mature et les caractéristiques au stade juvénile s'observe avec la masse volumique maximale ($r_P = 0,55^{**}$; $r_G = 0,71^{**}$).

Le tableau 5.3.4 permet également d'analyser la liaison entre la masse volumique et la largeur des cernes.

Pour les cernes proches de la moelle, la corrélation phénotypique entre masse volumique moyenne et largeur des cernes est très hautement significative ($r_P = -0,68^{***}$). Elle faiblit mais reste hautement significative également pour les cernes proches de l'écorce ($r_P = -0,56^{**}$).

Au niveau génotypique, cette corrélation est particulièrement élevée au stade jeune ($r_G = -0,97^*$) et faiblit également pour les cernes "matures" ($r_G = -0,57^*$).

Cette tendance est d'ailleurs confirmée au niveau génotypique. Lorsque cette corrélation est calculée sur l'ensemble des 10 cernes étudiés ($r_G = -0,65^*$), elle est très proche de la corrélation génotypique obtenue pour l'échantillon du site de Virton ($r_G = -0,64_{ns}$), pour lequel le seuil de signification n'était pas atteint compte tenu de la faible puissance du test lié au nombre limité d'arbres testés.

Au niveau environnemental (données non présentées), la tendance observée sur le matériel de Virton se confirme également : au stade jeune, la corrélation

environnementale est assez faible ($r_E = -0,30ns$) alors qu'elle est bien plus élevée au stade mature ($r_E = -0,59^*$).

Enfin, la corrélation entre la largeur des cernes au stade jeune et la masse volumique moyenne au stade mature semble négative au niveau génotypique ($r_G = -0,52ns$) et, bien qu'assez faible, de sens positif au niveau environnemental ($r_E = 0,15$, données non présentées). Ceci laisse supposer, comme déjà évoqué au chapitre 3, que, pour un clone donné, les ramets à croissance rapide au stade jeune ont tendance à avoir une densité plus élevée au stade mature, quand la compétition se fait sentir.

Le tableau 5.3.5 permet également d'évaluer les performances du Pilodyn lorsqu'il est utilisé comme méthode indirecte pour l'évaluation de la masse volumique moyenne du bois.

Tableau 5.3.5 Coefficients de corrélation phénotypique (r_P), génotypique (r_G) et environnementale (r_E) entre la mesure au Pilodyn (Pil97) et les masses volumiques moyennes mesurées à différents âges depuis la moelle, la largeur des cernes (Lcern) ainsi que la croissance en circonférence (Circ97).

Corrélation	Dmoy90-99 (3 à 12 ans)	Dmoy95-97 (8 à 10 ans)	Lcern95-97 (8 à 10 ans)	Circ97 (10 ans)
r_P	-0,88***	-0,89***	0,58**	0,45*
r_G	-0,96***	-0,96***	0,74**	0,56*
r_E	-0,41**	-0,47***	0,03ns	0,10ns

Le niveau de corrélation phénotypique est pratiquement équivalent à celui obtenu dans l'expérience de Virton et confirme ainsi la qualité de ce type de mesure. Ce tableau montre également la relation positive existant entre cette mesure et la circonférence totale mais aussi la meilleure qualité de cette relation quand la largeur des cernes proches de la périphérie est prise en compte ($r_P = 0,58^{**}$ contre $0,45^*$).

Au niveau génotypique, ces corrélations sont particulièrement élevées avec la masse volumique moyenne ($r_G = -0,96^{***}$) et légèrement inférieures quand la comparaison est réalisée avec les mesures de croissance ($r_G = 0,56^*$ et $0,74^{**}$).

Enfin au niveau environnemental, il se confirme que, pour un clone donné, il existe également une liaison significative, de signe négatif, entre mesures au Pilodyn et les mesures de masse volumique moyenne ($r_E = -0,41^{**}$ et $-0,47^{***}$).

Cet ensemble de résultats confirme donc bien ceux obtenus au chapitre 3 pour le site de Virton:

- les corrélations génotypiques entre les stades juvénile et proche de la maturité sont positives et significatives pour la masse volumique moyenne, ce qui est un élément essentiel pour envisager la sélection précoce pour cette caractéristique;
- la mesure de Pilodyn peut remplacer la mesure directe de la masse volumique dans un programme de sélection clonale;
- il se confirme enfin qu'il existe bien, au niveau clonal, un antagonisme entre largeur des cernes et masse volumique moyenne.

5° Evaluation des gains génotypiques

Le tableau 5.3.6 permet d'évaluer l'efficacité de la sélection à un stade juvénile (3 à 5 ans depuis la moelle) en la comparant aux gains potentiels obtenus par sélection directe au stade proche de la maturité (10 à 12 ans depuis la moelle) ou sur l'ensemble des cernes mesurés (3 à 12 ans depuis la moelle).

On constate ainsi que vouloir effectuer la sélection sur la masse volumique moyenne au stade juvénile (3 à 5 ans depuis la moelle) permet d'obtenir un gain de 3,5 % pour l'ensemble des cernes d'âge depuis la moelle compris entre 3 et 12 ans. Ce gain est à comparer avec celui que l'on pourrait obtenir par sélection directe sur la masse volumique moyenne, pour l'ensemble des cernes mesurés: à ce stade, le gain direct sur cette caractéristique atteindrait 6,8 %, soit près du double.

Tableau 5.3.6 Gains directs (en gras) et indirects (gain sur y par sélection sur x, exprimé en %) pour différentes masses volumiques et une mesure au Pilodyn.

y ↓ / x →	Dmoy90-92 (3 à 5 ans)	Dmoy97-99 (10 à 12)	Dmoy90-99 (3 à 12 ans)	Dmax90-92 (3 à 5 ans)	Pil97 (10 ans)
Dmoy90-92	6,3	2,3	3,4	0,9	-2,7
Dmoy97-99	3,9	9,6	7,7	5,3	-7,7
Dmoy90-99	3,5	5,5	6,8	3,2	-5,6
Dmax90-92	1,0	3,6	3,0	4,7	-2,1

Notons aussi que la mesure au Pilodyn apparaît une fois de plus, comme un outil particulièrement efficace pour sélectionner, de manière indirecte, les clones présentant une masse volumique élevée. Le gain obtenu via cette

méthode est à peine plus faible (5,6 %) que celui réalisé par sélection directe sur la masse volumique calculée pour l'ensemble des cernes étudiés (6,8 %).

Il est enfin intéressant de noter que la masse volumique maximale, pour le groupe de cernes de 3 à 5 ans depuis la moelle (Dmax90-92), apparaît comme une mesure indirecte fiable et est même nettement supérieure à la masse volumique moyenne (Dmoy90-92) pour évaluer la masse volumique moyenne des cernes périphériques pour la période 1997 à 1999 (cernes de 10 à 12 ans depuis la moelle) ($\Delta G_{y/x} = 5,3 \%$ contre $3,9 \%$).

5.3.2. Corrélation entre cycles de multiplication

Après avoir comparé différents types de masse volumique sur des plants en pépinière et sur de jeunes arbres en forêt, il convient maintenant d'analyser l'intensité des corrélations qui pourraient exister entre ces mesures effectuées sur du matériel d'âges variables.

5.3.2.1. Matériel et méthodes

Les données utilisées dans ce point ont déjà été présentées au cours des chapitres 4 et 5. Il s'agit des données d'infradensité et de masse volumique obtenues pour des plants présents en pépinière (Gembloux et Vielsalm, plants de trois et quatre ans depuis le bouturage, chapitre 4) et celles obtenues sur carotte de sondage prélevées dans le site de Baileux (arbres de 15 ans depuis le bouturage, chapitre 5.3.1), ces différents matériels ayant 24 ou 25 clones en commun⁵.

A partir de cet ensemble de données, les corrélations phénotypiques calculées sur les moyennes par clone ainsi que les gains indirects calculés à partir des coefficients de corrélation phénotypique et des coefficients de variation phénotypique des caractéristiques testées (exprimés en %) sont calculés.

5.3.2.2. Résultats et discussion

Le tableau 5.3.7 présente les corrélations phénotypiques calculées à partir des moyennes par clone entre différentes caractéristiques.

⁵ 20 de ces 25 clones disponibles ont été analysés au cours du chapitre 4.

Ces corrélations obtenues entre observations mesurées sur les plants de pépinière et celles évaluées à partir des cernes "juvéniles" (âge depuis la moelle de trois à cinq ans) du site en forêt sont particulièrement faibles et toutes non significatives (r_p de $-0,02_{ns}$ à $0,30_{ns}$), ce qui est conforme aux seuls résultats apparemment disponibles dans la littérature et présentés par CHANTRE et GOUMA (1994) pour l'Epicéa commun.

Tableau 5.3.7 Coefficients de corrélation phénotypique calculés à partir des moyennes par clone entre différentes caractéristiques mesurées sur des plants de pépinière et sur de jeunes arbres âgés de 15 ans depuis le bouturage.

Forêt	Pépinière							
	Vielsalm (boutures de 3 ans)				Gembloux (boutures de 4 ans)			
	Infra	Dmp	Dmax	Dmin	Infra	Dmp	Dmax	Dmin
Dmoy (90-92)	0,01	0,29	0,30	0,17	0,14	0,21	-0,01	-0,02
Dmoy (97-99)	0,58	0,61	0,18	0,37	0,66	0,60	0,20	0,25
Dmoy (90-99)	0,67	0,64	0,21	0,46	0,73	0,68	0,14	0,37

Niveaux de signification * = 0,40; ** = 0,51; *** = 0,62.

Par contre, ces mêmes données de pépinière comparées à la masse volumique moyenne obtenue pour des âges depuis la moelle compris entre 3 et 12 ans ou pour les cernes périphériques (10 à 12 ans) fournissent des coefficients nettement plus élevés (r_p de $0,14_{ns}$ à $0,73_{***}$). Ils sont même hautement à très hautement significatifs avec les données d'infradensité et de masse volumique pondérée pour les deux pépinières. A l'opposé, les caractéristiques de masses volumiques minimales mais surtout maximales donnent des coefficients nettement plus faibles (r_p de $0,14_{ns}$ à $0,46^*$).

Les gains indirects (%) sur la masse volumique moyenne par sélection sur la masse volumique en pépinière apparaissent assez élevés (Tableau 5.3.8).

Pour la masse volumique moyenne calculée sur un groupe de cernes d'âge depuis la moelle compris entre 3 et 12 ans, ils s'établissent à un peu moins de 5 %, quelle que soit la pépinière prise en compte. Comparé au gain direct possible ($\Delta G_C = 6,8 \%$), cela représente une chute non négligeable mais malgré tout assez limitée étant donné les stades comparés.

Tableau 5.3.8 Gains indirects (%) obtenus pour la caractéristique de masse volumique en forêt (Dmoy) à partir d'une sélection sur la masse volumique au stade "pépinière" (Infra et Dmp) et gains directs au stade "forêt" (%).

y ↓ / x →	ΔG_C (%)	Vielsalm		Gembloux	
Baileux		Infra	Dmp	Infra	Dmp
Dmoy97-99	9,6	5,6	5,9	6,4	5,8
Dmoy90-99	6,8	4,6	4,4	5,0	4,6

Pour la masse volumique moyenne calculée sur les cernes d'âge depuis la moelle variant de 10 à 12 ans, les gains indirects apparaissent légèrement supérieurs à ceux obtenus pour la période 3-12 ans. Cette différence est due, avant tout, au coefficient de variation phénotypique relativement élevé qui contribue à limiter l'impact des corrélations phénotypiques plus faibles observées entre le stade de la pépinière et la période couvrant les âges depuis la moelle de 10 à 12 ans pour ces caractéristiques de masse volumique.

L'observation de la figure 5.3.2 illustre les changements de classement entre les clones testés pour les différents stades évalués. Ceux-ci apparaissent assez marqués et quelques clones semblent particulièrement éloignés de la droite de régression déduite de cet ensemble de données.

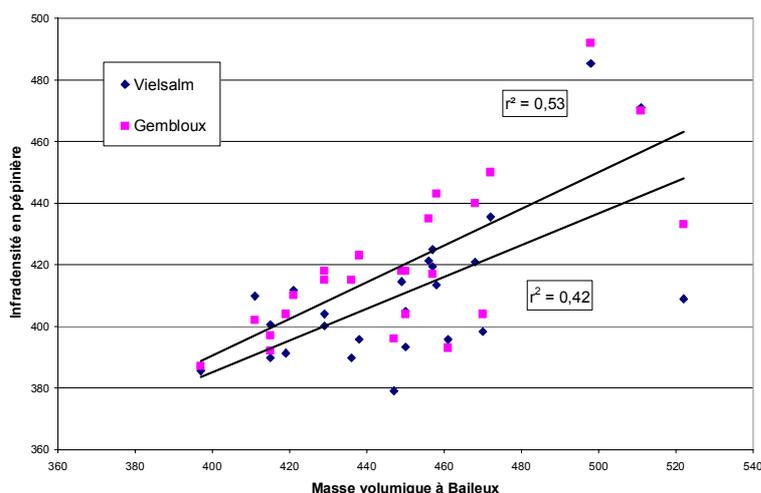


Figure 5.3.2 Relation entre la masse volumique moyenne (kg/m^3) d'arbres en forêt et l'infradensité (kg/m^3) mesurée dans deux pépinières, pour un ensemble de 25 clones.

5.3.3. Conclusions

La comparaison des caractéristiques de masse volumique de groupes de cernes d'âge variable depuis la moelle évalués sur de jeunes boutures en pépinière à l'âge de trois et quatre ans ainsi que sur de jeunes arbres (âge depuis la moelle de 3 à 12 ans) permet de tirer les conclusions suivantes.

- Il se confirme que l'infradensité ainsi que les composantes microdensitométriques sont globalement très héritable.
- Les meilleures corrélations phénotypiques et génotypiques, obtenues entre les caractéristiques mesurées au stade juvénile (âge depuis la moelle de 3 à 5 ans) et la masse volumique moyenne mesurée au stade mature (âge depuis la moelle de 10 à 12 ans) sur les mêmes arbres, s'observent avec les masses volumiques maximale et moyenne des cernes.
- La comparaison des stades "pépinière" (infradensité et masse volumique pondérée) et "forêt" (masse volumique moyenne globale ou en périphérie du cambium) donne également des corrélations phénotypiques élevées entre les masses volumiques moyennes mesurées à ces 2 stades.
- La mesure au Pilodyn est très bien corrélée aux mesures de masse volumique réalisées en périphérie (âge depuis la moelle de 10 à 12 ans) ou sur l'ensemble du tronc (âge depuis la moelle de 3 à 12 ans).
- Les gains indirects potentiels sur la masse volumique moyenne en forêt par sélection clonale au niveau pépinière (infradensité et masse volumique pondérée) sont supérieurs à ceux que l'on pourrait obtenir par sélection au stade juvénile en forêt (âge depuis la moelle entre 3 et 5 ans).

5.4. Conclusions

Chez le Mélèze hybride, les phénomènes d'interaction "Clone x Environnement" sont significatifs pour les caractéristiques permettant d'évaluer le module d'élasticité par voie indirecte que sont la masse volumique, la mesure à l'aide du Pilodyn et la vitesse ultrasonique.

Les conséquences pratiques de ces phénomènes d'interaction diffèrent cependant d'une caractéristique à l'autre.

- Les clones de Mélèze hybride montrent globalement une bonne stabilité de leur comportement d'un environnement à l'autre pour la masse volumique.
 - En forêt, cette interaction est significative, mais sa part dans la variation totale ou comparée à la variabilité clonale reste limitée tant et si bien que l'héritabilité et les gains génotypiques potentiels restent élevés après intégration de cette composante.
 - Toujours en forêt, lorsque la masse volumique est étudiée dans des séries de cernes plus ou moins proches de la moelle par rapport à l'ensemble des cernes, les gains indirects apparaissent maximaux lorsque les cernes proches de l'écorce sont pris en compte; les cernes proches de la moelle donnent des résultats légèrement plus faibles.
 - En pépinière, les conséquences négatives des phénomènes d'interaction sur la qualité de la sélection clonale sont plus marquées, spécialement pour la masse volumique moyenne déterminée par microdensitométrie, par opposition à l'infradensité mesurée sur des morceaux de tige. Notons que pour les données microdensitométriques, l'élimination des échantillons ne présentant pas de bois de masse volumique inférieure à 400 kg/m³ aboutit à la disparition de l'effet significatif de cette interaction.
 - L'étude comparée des résultats issus de plants de pépinière et de jeunes arbres en forêt montre que la sélection clonale sur la masse volumique à partir de jeunes plants (3-4 ans) permet d'espérer des gains significatifs en forêt sur cette même caractéristique.
- En forêt, la résistance à la pénétration dans le bois mesurée à l'aide du Pilodyn est une caractéristique peu influencée par les phénomènes

d'interaction "Clone x Environnement". Comme pour la masse volumique, le seuil de signification est atteint pour cette interaction, mais sa part dans la variabilité totale est faible et la comparaison des gains génotypiques directs et indirects entre les sites ne montrent qu'une faible différence.

- Toujours en forêt, la vitesse ultrasonique, bien que présentant des héritabilités élevées dans chaque site, montre une forte interaction "Clone x Environnement". Il apparaît cependant qu'un petit nombre de clones est à l'origine de ce phénomène. Des mesures complémentaires sont donc à envisager pour permettre d'identifier les raisons de cette forte interaction.
- A côté de ces principaux résultats, il est également utile de souligner le risque, déjà mis en évidence au chapitre 3, d'utiliser la circonférence à hauteur d'homme comme covariable dans l'étude de la densité, compte tenu de l'effet de l'apparition des premiers phénomènes de concurrence sur la croissance des derniers cernes formés.

Chapitre 6. Discussion générale et perspectives

6.1. Introduction

Les différents chapitres de ce document renferment un nombre important de mesures et de résultats provenant d'un ensemble de quatre sites forestiers dont les plants, diversifiés sur le plan génétique, étaient âgés de 13 à 17 ans depuis le bouturage et de deux pépinières (plants bouturés de 3 et 4 ans). Il est très important de les synthétiser pour permettre d'identifier les points essentiels qui mériteraient d'être pris en compte pour justifier une intégration du module d'élasticité dans les processus de sélection clonale d'un programme d'amélioration génétique du Mélèze hybride.

Jusqu'à présent, cette sélection clonale était, avant tout, axée sur l'amélioration des caractéristiques de croissance et de forme. Avec les résultats dégagés de ce travail, nous disposons maintenant de nouvelles connaissances qui permettent d'envisager d'y inclure des caractéristiques technologiques.

Pour faciliter cette réflexion, une synthèse des résultats des chapitres précédents sera tout d'abord présentée, pour extraire les éléments essentiels nécessaires à la définition d'une stratégie de sélection clonale intégrant le module d'élasticité (§ 6.2) et à l'évaluation des conséquences d'une telle sélection sur la croissance des clones sélectionnés (§ 6.3).

Le paragraphe 6.4 s'attachera alors à préciser les méthodes tenant compte de la nature et du type d'échantillons permettant d'optimiser cette sélection clonale sur le module d'élasticité.

En conclusion, un protocole de sélection clonale sera proposé (§ 6.5) et quelques conséquences sur la gestion forestière du Mélèze hybride en Région wallonne seront présentées (§ 6.6) pour finalement évoquer les suites logiques de ce travail au travers de quelques perspectives de recherche.

6.2. Potentiel d'amélioration du module d'élasticité en flexion statique

Avant de proposer une méthode optimale de sélection portant sur les caractéristiques mécaniques du bois de Mélèze hybride, une synthèse des résultats génotypiques est indispensable pour faire le point sur la variabilité et le contrôle génotypique de ces propriétés, ainsi que sur les estimateurs indirects identifiés dans ce travail. De même, le point sera fait sur les corrélations

génotypiques liant ces différentes caractéristiques, ainsi que sur les principaux résultats obtenus sur la stabilité spatiale et temporelle des estimateurs indirects.

6.2.1. Paramètres génotypiques des caractéristiques physiques et mécaniques intéressantes pour l'emploi du bois de Mélèze hybride en structure

Au cours des précédents chapitres, plusieurs résultats originaux, concernant les paramètres génotypiques des principales caractéristiques technologiques du Mélèze hybride, ont été présentés dans le détail. Les tableaux 6.2.1 et 6.2.2 les synthétisent et permettent de mettre en exergue les acquis importants qui découlent du chapitre 3.

Tableau 6.2.1 Synthèse de quelques paramètres génotypiques du module d'élasticité (MOE), des contraintes de rupture en flexion statique (MOR) et en compression axiale (COMP) ainsi que du retrait volumique total (RVT) et de l'angle du fil du bois (Angfil) pour un ensemble de 16 clones représentés par deux ramets prélevés dans le site de Virton.

Matériel et lieu d'expérience	Caractéristique (unité)	Moy.	ET _p	CV _p (%)	h ² _{Gi} (Limites de confiance)	ΔG _C (%)
Eprouvettes normalisées et blocs (Angfil) Virton (17 ans après le bouturage)	MOE (MPa)	7970	1080	13,5	0,74 (0,42 à 0,90)	11,5
	MOR (MPa)	70,6	7,8	11,1	0,87 (0,67 à 0,95)	11,5
	COMP (MPa)	38,6	3,2	8,4	0,84 (0,62 à 0,94)	7,7
	RVT (%)	11,7	0,9	8,2	0,76 (0,45 à 0,91)	7,1
	Angfil (°)	3,38	0,83	24,6	0,53 (0,07 à 0,80)	16,9

Tableau 6.2.2 Coefficients de corrélation génotypique entre les principales caractéristiques technologiques utiles à l'évaluation du potentiel du bois pour un usage en structure et la production en volume (VOLT), pour le site de Virton.

	MOR	COMP	RVT	Angfil	VOLT
MOE	0,84**	0,98***	0,88**	-0,07ns	-0,33ns
MOR	-	0,94***	0,70*	-0,59ns	-0,23ns
COMP		-	0,82**	-0,32ns	-0,29ns
RVT			-	-0,15ns	-0,40ns
Angfil				-	0,36ns

La mesure d'éprouvettes sans défaut prélevées dans l'aubier d'un ensemble de 32 arbres (16 clones) issus d'un peuplement jeune (17 ans depuis le bouturage) de Mélèze hybride permet de confirmer que le module d'élasticité en

flexion statique (MOE) est relativement faible (8 000 MPa) comparativement à celui du bois adulte à plus faible largeur des cernes.

Sur le plan génotypique, le potentiel de sélection pour cette caractéristique est important compte tenu de l'héritabilité génotypique élevée ($h^2_G = 0,85$, chap 3) et de son coefficient de variation phénotypique assez important ($CV_p = 13,5\%$).

Les quelques rares données bibliographiques, recensées au chapitre 2, qui concernent les paramètres génotypiques caractérisant le module d'élasticité, montrent également un effet clonal particulièrement bien marqué chez le Mélèze du Japon ou hybride, sur arbres debout (TAKATA *et al.*, 1989; KOIZUMI *et al.*, 1990b; BASTIEN *et al.*, 2000).

Les contraintes de rupture en flexion statique (MOR) et en compression axiale (COMP) sont également des caractéristiques fortement héritables, qui sont, de plus, étroitement liées au module d'élasticité ($r_G = 0,84^{**}$ et $0,98^{**}$ respectivement). Ainsi, sélectionner des clones présentant un module d'élasticité élevé devrait aller de pair avec l'amélioration de ces deux contraintes de rupture, dans la mesure où les nœuds, autre élément important influant sur ces propriétés, ne constituent pas le facteur limitant. Estimer les propriétés mécaniques en axant la sélection sur la mesure du module d'élasticité se justifie donc parfaitement.

Tous ces résultats sont très intéressants dans la perspective d'une mise en place d'un programme de sélection clonale ciblant les propriétés mécaniques du bois de Mélèze hybride. Il pourrait être réalisé en se limitant à la mesure du module d'élasticité qui présente l'énorme avantage, contrairement aux deux autres propriétés mécaniques mesurées, de pouvoir être évalué par des techniques non destructives.

Notons cependant que l'amélioration de ces propriétés mécaniques pourrait être accompagnée d'un accroissement de la nervosité du bois, compte tenu de la forte liaison existant entre le retrait volumétrique total et les propriétés mécaniques du bois ($0,70^* < r_G < 0,88^{**}$). Par contre, notons que l'angle du fil, autre indicateur de la stabilité du bois, ne semble pas corrélé à ces caractéristiques. La corrélation la plus élevée, sans être significative, est par ailleurs de sens négatif ($r_G = -0,59_{ns}$). Ceci laisse supposer, au pire, que l'augmentation des contraintes de rupture n'a pas d'impact sur la nervosité du bois ou qu'elle s'accompagne, dans le meilleur des cas, d'une diminution de l'angle du fil propice à une meilleure stabilité du bois.

Ajoutons enfin que les résultats du chapitre 3 ont également mis en évidence le parallélisme des droites de régression entre la largeur des cernes et le module d'élasticité, pour les différents clones testés. Par contre, pour une largeur des cernes fixée, les clones présentent des modules d'élasticité variables, ce qui explique, en partie, la faible corrélation entre les caractéristiques de croissance et le module d'élasticité et permet d'espérer pouvoir sélectionner des clones présentant une forte croissance tout en possédant un module d'élasticité acceptable pour les utilisateurs.

6.2.2. Paramètres génotypiques pour les estimateurs indirects du module d'élasticité en flexion statique

Au cours de ce travail, trois méthodes indirectes d'estimation du module d'élasticité que sont la masse volumique ou l'infradensité, la mesure de la résistance à la pénétration réalisée à l'aide du Pilodyn et la vitesse ultrasonique au sein du bois (Sylvatest), ont été étudiées sur différents matériels expérimentaux et dans différents sites. Il a donc été possible de contrôler le niveau et la stabilité des paramètres génotypiques, aussi bien au travers des sites étudiés que des gammes d'âges rencontrés.

6.2.2.1. Paramètres génotypiques de la masse volumique

L'ensemble des résultats (Tableau 6.2.3) apparaît très cohérent pour les mesures de la masse volumique moyenne, quelle que soit la méthode de détermination, c'est-à-dire par microdensitométrie ou par des techniques plus classiques (immersion, KEYLWERTH), et quel que soit le site.

Pour les arbres en forêt, les héritabilités génotypiques au niveau individuel (h^2_{Gi}) sont élevées et atteignent des valeurs comprises entre 0,43 et 0,84. Par contre, étant donné les faibles valeurs des coefficients de variation, les gains génotypiques, en cas de sélection directe, s'avèrent très limités ($\Delta G_C = 4,4$ à $7,6$ %), ce qui a peu d'importance dans le cas qui nous concerne puisque l'objectif de sélection, ciblé par cette étude, est le module d'élasticité.

Ces résultats confirment bien les tendances recensées dans les rares articles traitant du Mélèze hybride (LEWARK, 1980) ou de ses espèces parents (SACHSSE *et al.*, 1978; KEITH et CHAURET, 1988; KOIZUMI *et al.*, 1990b).

Notons enfin que la masse volumique maximale et, dans une moindre mesure, la masse volumique minimale sont également des caractéristiques hérissables.

Tableau 6.2.3 Paramètres génotypiques de différentes composantes de la masse volumique (kg/m^3) évalués dans quatre sites en forêt et deux sites en pépinière.¹

Matériel et lieu d'expérience	Mesure	Moy	ET_P	CV_P (%)	h²_{Gi} (Limites de confiance)	ΔG_C (%)
Eprouvettes normalisées Virton (17 ans)	MV	416	21	5,1	0,84 (0,61 à 0,94)	4,7
Carottes/ Virton (17 ans; 3 à 13 ans depuis la moelle) Bois juvénile (a) Bois "mature" (b)	Dmoy	415	22	5,3	0,71 (0,37 à 0,89)	4,4
	Dmoy(a)	392	22	5,7	0,71 (0,37 à 0,89)	4,7
	Dmoy(b)	446	36	8,0	0,59 (0,17 à 0,84)	6,0
	Dbp	335	12	3,6	0,65 (0,25 à 0,86)	2,8
	Dbe	798	41	5,1	0,72 (0,37 à 0,89)	4,3
	Dmin	269	9	3,2	0,34 (-0,15 à 0,71)	1,6
	Dmax	899	46	5,0	0,68 (0,31 à 0,88)	4,1
Contr	630	41	6,4	0,54 (0,10 à 0,81)	4,6	
Carottes/ Tihange (16 ans; ± 3 à 10 ans depuis la moelle)	Infra	364	32	8,7	0,67 (0,34 à 0,85)	7,6
Carottes/ Bellefontaine (16 ans; ± 3 à 10 ans depuis la moelle)	Infra	356	24	6,9	0,71 (0,40 à 0,87)	6,7
Carottes/ Baileux (14-15 ans; ± 3 à 10/12 ans depuis la moelle)	Infra	360	21	5,9	0,43 (0,05 à 0,71)	5,0
	Dmoy	449	31	6,8	0,66 (0,43 à 0,80)	5,8
	Dmin	280	14	5,1	0,48 (0,22 à 0,67)	3,8
	Dmax	916	52	5,7	0,63 (0,39 à 0,78)	4,8
Tiges/Pépinières Vielsalm (V) et Gembloux (G) (3 et 4 ans)	Infra(V)	411	27	6,5	0,72 (0,58 à 0,86)	6,1
	Infra(G)	425	28	6,6	0,48 (0,30 à 0,69)	5,0
	Dmoy95(V)	434	22	5,1	0,44 (0,16 à 0,69)	3,5
	Dmoy95(G)	522	35	6,7	0,41 (0,13 à 0,67)	4,2

¹ Pour rappel, les définitions des abréviations figurent au § 3.2.4.2.

Les mesures réalisées sur les plants de pépinière fournissent des héritabilités plus faibles bien que significatives ($0,41 < h^2_{Gi} < 0,72$). Les plus faibles sont obtenues pour le site de Gembloux pour lequel les boutures avaient subi deux transferts supplémentaires (une transplantation et un déplacement de ces plants de la serre vers un milieu ouvert) qui ont probablement affecté la formation du bois. Des tests complémentaires, visant notamment à mieux prendre en compte le bois de compression, seraient donc souhaitables avant de tirer des conclusions générales sur ce type de matériel.

6.2.2.2. Paramètres génotypiques pour les mesures réalisées à l'aide du Pilodyn et du Sylvatest

Comme pour les mesures de la masse volumique, la mesure de résistance à la pénétration à l'aide du Pilodyn dans quatre sites en Région wallonne (Tableau 6.2.4) est fortement héritable ($0,55 < h^2_{Gi} < 0,77$), ce qui confirme le seul résultat disponible, obtenu en France pour le Mélèze hybride, qui fait état d'une héritabilité génotypique de 0,58 (MURANTY, 1993), dans un test constitué de jeunes boutures de 96 clones, en forêt.

Tableau 6.2.4 Paramètres génotypiques estimés pour les mesures de pénétration à l'aide du Pilodyn et de vitesse ultrasonore du Sylvatest réalisées dans quatre sites.

Matériel et lieu d'expérience	Mesure (unité)	Moy	ET _P	CV _P (%)	h^2_{Gi} (Limites de confiance)	ΔG_C (%)
Arbres debout (A) et billons (B) Virton (15 et 17 ans)	Pil93 (mm)	18,6	1,7	8,9	0,62 (0,21 à 0,85)	6,8
	Pil95 (mm)	17,8	1,5	8,5	0,77 (0,47 à 0,91)	7,4
	Vus (A, m/s)	4794	487	10,1	0,19 (0,09 à 0,37)	7,5
	Vus (B, m/s)	3565	341	9,6	0,66 (0,26 à 0,86)	7,6
Arbres debout/ Tihange (15 ans)	Pil (mm)	18,0	1,5	8,6	0,57 (0,36 à 0,72)	6,9
	Vus (m/s)	3161	408	12,9	0,73 (0,56 à 0,83)	11,5
Arbres debout/ Bellefontaine (15 ans)	Pil (mm)	18,8	1,9	9,9	0,55 (0,35 à 0,66)	7,6
	Vus (m/s)	2961	527	17,8	0,49 (0,32 à 0,66)	11,6
Arbres debout/ Baileux (13-15 ans)	Pil (mm)	17,9	1,5	8,6	0,71 (0,58 à 0,80)	7,5
	Vus (m/s)	3286	365	11,1	0,60 (0,46 à 0,72)	8,7

Cette série de mesures a permis de montrer que la vitesse ultrasonique est également une caractéristique héritable. Elle apparaît cependant assez faible pour le site de Virton, lorsqu'elle est mesurée sur arbres debout ($h^2_{Gi} = 0,19$). Il

faut cependant souligner qu'une seule mesure par arbre a été réalisée dans ce site. A la suite de ces premiers résultats, les mesures ont été portées à deux par arbre pour tenter d'en améliorer la précision, ce qui semble se vérifier pour les trois autres sites. En effet, l'héritabilité génotypique s'y avère nettement plus élevée ($0,49 < h^2_{Gi} < 0,73$). La mesure réalisée sur billons, pour le site de Virton, sur chacun desquels quatre mesures ont été pratiquées, donne également une héritabilité de cet ordre de grandeur ($h^2_{Gi} = 0,66$). Ces héritabilités génotypiques sont par ailleurs très proches de celles obtenues pour la masse volumique et pour les mesures réalisées à l'aide du Pilodyn.

6.2.2.3. *Corrélations génotypiques entre les propriétés technologiques et leurs différents estimateurs indirects*

A partir des mesures réalisées sur le matériel issu du site de Virton, il a été démontré que le choix des estimateurs indirects sélectionnés pour évaluer le module d'élasticité était judicieux compte tenu des corrélations génotypiques très élevées ($0,72^* < |r_G| < 0,86^*$) existant avec ce module (Tableau 6.2.5).

Tableau 6.2.5 Coefficients de corrélation génotypique estimés entre les principales caractéristiques mécaniques ainsi que la production de bois en volume et trois estimateurs indirects que sont la masse volumique moyenne (Dmoy), la mesure de la résistance à la pénétration à l'aide du Pilodyn (Pil) et la vitesse ultrasonique déterminée à l'aide du Sylvatest (Vus) pour le site de Virton.

Mesure indirecte	Caractéristique évaluée				
	MOE	MOR	COMP	RVT	VOLT
Dmoy(a)	0,78*	0,57ns	0,72*	0,55ns	-0,64ns
Dmoy(b)	0,72*	0,90**	0,80*	0,81*	-0,36ns
Dmoy	0,89**	0,94**	0,92**	0,80*	-0,47ns
Pil95	-0,75*	-0,92**	-0,87**	-0,63*	0,35ns
Vus ²	0,86**	0,34ns	0,62*	0,54ns	-0,31ns

² Vitesse ultrasonore mesurée sur le billon de base.

La masse volumique moyenne, mesurée sur carottes de sondage, ainsi que la mesure de la résistance à la pénétration estimée à l'aide du Pilodyn sont, de surcroît, corrélées positivement et significativement aux contraintes de rupture en flexion statique (MOR) et en compression axiale (COMP), ce qui assure une sélection efficace sur les propriétés mécaniques du bois importantes pour son usage en structure.

Le troisième estimateur indirect du module d'élasticité, à savoir la vitesse ultrasonique, n'atteint pas ce niveau de liaison avec les deux contraintes de rupture mais les corrélations obtenues restent cependant positives ($r_G = 0,34ns$ et $0,62^*$).

Si l'on calcule séparément la masse volumique moyenne de trois cernes proches ou éloignés de la moelle, respectivement $D_{moy}(a)$ et (b), les mêmes tendances sont observées et les corrélations génotypiques avec les propriétés mécaniques du bois sont toutes positives ($0,57ns < r_G < 0,90^{**}$). L'intensité de ces relations, spécialement avec la contrainte de rupture en flexion statique (MOR), est la plus forte avec la masse volumique mesurée sur les cernes proches de l'écorce ($r_G = 0,57ns$ comparé à $0,90^{**}$). Notons encore que la masse volumique moyenne proche de la moelle semble négativement corrélée au volume total de la tige ($r_G = -0,64ns$), ce qui pourrait laisser supposer logiquement que des clones possédant une masse volumique élevée dans le jeune âge sont également des clones à croissance en volume plus faible.

Rappelons enfin qu'il a été également démontré que deux clones présentant la même masse volumique peuvent posséder des propriétés mécaniques variables, ce qui risque de limiter quelque peu l'efficacité de la sélection qui utiliserait uniquement la masse volumique comme seule mesure indirecte du module d'élasticité.

Ces trois estimateurs du module d'élasticité ont également été mesurés dans trois autres sites (Tihange, Bellefontaine, Baileux). Cependant, comme les mesures du module d'élasticité ne sont pas disponibles pour ces sites, il n'est pas possible de vérifier la qualité des liaisons de type génotypique entre ces estimateurs et le module d'élasticité.

Malgré tout, si l'on considère que la masse volumique est l'estimateur le mieux corrélé génotypiquement au module d'élasticité, il est utile de vérifier si l'intensité des relations unissant la masse volumique et les deux autres estimateurs apparaît constante et de même ordre de grandeur quel que soit le site étudié (Tableau 6.2.6).

Pour la mesure de la résistance à la pénétration estimée à l'aide du Pilodyn, les corrélations génotypiques avec la masse volumique sont très élevées et au moins hautement significatives ($0,78^{**} < |r_G| < 1,08^{***}$), ce qui confirme bien l'efficacité de cette technique pour sélectionner des clones de masse volumique élevée qui devraient également être caractérisés par un module d'élasticité élevé.

Tableau 6.2.6 Coefficients de corrélation génotypique entre la masse volumique moyenne ou l'infradensité mesurée sur carottes de sondage d'une part, la mesure de la résistance à la pénétration à l'aide du Pilodyn et la vitesse ultrasonique d'autre part, dans quatre sites en forêt.

Site	Caractéristique	r_G
Virton (17 ans)	Pil95	-1,08***
	Vus (Billons)	0,43ns
Tihange (15 ans)	Pil97	-0,82**
	Vus	0,46ns
Bellefontaine (15 ans)	Pil97	-0,78**
	Vus	0,77*
Baileux (13 ans)	Pil97	-1,04***
	Vus	0,71*

Dans le cas de la vitesse ultrasonique, la situation est moins claire. Pour le site de Tihange comme pour le site de Virton, le coefficient de corrélation génotypique est faible et non significatif; par contre, pour les deux autres sites, la liaison est beaucoup plus étroite et significative ($r_G = 0,71^*$ et $0,77^*$). Il est donc difficile d'en tirer des conclusions et des tests complémentaires sont à prévoir pour tenter de mieux cerner ces différences.

6.2.3. Interactions "Clone x Environnement"

Les résultats du chapitre 5 confirment globalement les grandes tendances observées pour d'autres espèces qui ont déjà été recensées dans la revue bibliographique, en l'absence de références pour le Mélèze hybride.

En effet, que ce soit pour les plants en pépinière ou pour de jeunes arbres en forêt, les interactions "Clone x Environnement" sont, la plupart du temps, significatives, mais ne représentent qu'une faible part de la variance totale pour

les mesures d'infradensité, de masse volumique et à l'aide du Pilodyn (Tableau 6.2.7).

Plus précisément, les sélections réalisées dans chacun des sites donnent des résultats très comparables, ce qui conduit à des gains indirects très proches des gains directs. C'est spécialement le cas pour les mesures réalisées à l'aide du Pilodyn et pour l'infradensité.

Tableau 6.2.7 Estimation des composantes de variance clonale (σ^2_C), des sites (σ^2_S), d'interaction ($\sigma^2_{C \times S}$) et résiduelle (σ^2_r) exprimées en pourcentage de la variance totale, pour les mesures d'infradensité, de masse volumique moyenne, de pénétration à l'aide du Pilodyn et de vitesse ultrasonore, à partir des observations réalisées dans trois sites forestiers et dans deux pépinières.

		Composante de variance (%)			
Stade de mesure	Caractéristique	σ^2_C	σ^2_S	$\sigma^2_{C \times S}$	σ^2_r
Pépinière	Infradensité	44	10	6	40
	Dmoy95	6	73	4	17
	Dmoy95 sans BC	8	67	0	25
Forêt	Infradensité	49	0	19	32
	Pilodyn	59	2	8	31
	Vitesse ultrasonique	21	1	29	49

Par contre, dans le cas de la mesure de la vitesse ultrasonore, de plus fortes interactions sont mises en évidence et remettent en question l'utilisation même de cette technique, malgré la forte héritabilité génotypique généralement observée au niveau de chaque site.

Cette interaction trouve probablement son origine dans la mise en œuvre même de cette technique, qui est encore en phase d'expérimentation en conditions forestières et dont les mesures pourraient dépendre de plusieurs facteurs mal maîtrisés hors conditions de laboratoire. Citons, entre autres, l'humidité du bois, l'épaisseur de l'écorce ou encore la qualité du contact des sondes avec le bois.

Des études plus approfondies devraient donc être entreprises avant de tirer des conclusions définitives sur ce type de mesures.

En forêt, à l'exception de la vitesse ultrasonique, l'analyse des résultats semble donc montrer que la variance d'interaction est de loin inférieure à la variance clonale et qu'il n'est pas nécessaire de multiplier les sites expérimentaux destinés à sélectionner des clones présentant une masse volumique élevée pour un territoire comme la Région wallonne.

Pour la mesure de l'infradensité en pépinière, la variance d'interaction "Clone x Environnement" apparaît faible, non significative et largement inférieure à la variance clonale. Pour la mesure de la masse volumique moyenne réalisée par microdensitométrie, cette interaction est significative mais assez faible. Elle atteint cependant les deux tiers de la variance clonale. Par contre, si les échantillons présentant une masse volumique minimale très élevée, indice de la présence de bois de compression, sont éliminés, cette interaction disparaît.

6.2.4. Tests précoces en pépinière

Ne disposant pas de la masse volumique mesurée sur des plants en pépinière pour les clones du site de Virton, l'évaluation indirecte du module d'élasticité depuis ce stade n'était pas réalisable dans le cadre de cette étude.

Il a cependant été possible de comparer la masse volumique moyenne de clones présents dans une plantation forestière à Baileux et dans un test rétrospectif en pépinière à Vielsalm (chapitre 5.3.2).

Cette étude a ainsi montré qu'il est possible de réaliser des gains indirects intéressants sur la masse volumique, en sélectionnant les clones dès le stade de la pépinière par la mesure de la masse volumique sur des morceaux de tige prélevés sur des plants âgés de 3 et 4 ans depuis le bouturage: les gains indirects atteignent environ 60 à 70 % du gain direct obtenu en forêt à l'âge de 15 ans, soit 4 à 5 % au lieu de 7 % par sélection directe.

Pour obtenir un gain équivalent dès le stade de la pépinière, une augmentation de l'intensité de sélection standardisée (i_x) de 1 à 1,56 ($=7/4,5$) est nécessaire et elle équivaut à une intensité de sélection de 15 % au lieu de 38 %, ce qui est très facile à réaliser dans la pratique (NANSON, 1967)

6.3. Impact de la sélection pour le module d'élasticité sur le potentiel de croissance

Il a été établi, au cours de ce travail, qu'il s'avère possible d'améliorer le module d'élasticité en flexion statique du Mélèze hybride par voie de sélection clonale et que les conséquences d'une telle sélection sur les autres caractéristiques mécaniques sont également positives.

Ces résultats ne sont cependant pas suffisants pour adapter la stratégie de sélection des variétés multiclones de Mélèze hybride car une sélection clonale sur le Mélèze hybride doit aussi prendre en compte la croissance.

Pour le site de Virton, les coefficients de corrélation génotypique observés entre, d'une part, les caractéristiques de croissance et, d'autre part, les propriétés mécaniques et la masse volumique, sont tous de sens négatif et compris entre -0,47 et -0,57. Aucun d'entre eux n'atteint pourtant le seuil de signification.

Il faut cependant rappeler que l'échantillon utilisé est constitué d'un nombre de clones (16) et de ramets par clone (2) qui, bien que satisfaisant pour l'étude des caractéristiques mécaniques, est mal adapté aux caractéristiques de croissance dont les héritabilités et les coefficients de corrélation génotypique sont assez faibles. Il en découle que la puissance des tests de signification, réalisés sur un échantillon si réduit, est trop faible pour mettre en évidence le caractère significatif de tels coefficients.

L'échantillon prélevé dans le site de Baileux (chapitre 5.3), dans lequel un plus grand nombre de clones ont été étudiés (25 clones, 3 ramets par clone), permet d'évaluer le niveau de la corrélation génotypique entre la masse volumique et la largeur des cernes. Cette fois encore, le coefficient de corrélation génotypique est du même ordre de grandeur ($r_G = -0,65^*$) mais devient par contre significatif, compte tenu du nombre plus élevé d'observations qui augmente la puissance du test de signification.

Sachant encore que ce niveau de corrélation génotypique négative a aussi été observé pour l'Epicéa commun (MOTHE, 1983), il apparaît raisonnable d'étudier les conséquences qu'une sélection clonale portant sur la masse volumique peut avoir sur la croissance.

La même démarche sera suivie pour le module d'élasticité tout en étant conscient que des essais complémentaires devraient être mis en place avec un échantillon mieux adapté, pour vérifier l'intensité de la relation existant entre le

module d'élasticité et la largeur des cernes. L'étroitesse de la corrélation génotypique existant entre la masse volumique et le module d'élasticité plaide cependant en faveur de la réalité de cette hypothèse.

Pour ce faire, les coefficients de deux droites de régression génotypique entre, d'une part, la largeur moyenne des cernes et, d'autre part, la masse volumique et le module d'élasticité, mesurés sur 271 éprouvettes ne présentant pas de bois de compression et provenant du site de Virton, ont été calculés.

Ces coefficients sont obtenus comme suit :

◆ coefficient angulaire : $b_{Gy/x} = \sigma_{Gx Gy} / \sigma_{Gx}^2$

où $\sigma_{Gx Gy}$ est la covariance génotypique entre les caractéristiques x et y,

σ_{Gx}^2 est la variance génotypique de la variable indépendante;

- ◆ terme indépendant : déduit de l'équation de régression dans laquelle les variables x et y sont remplacées par les deux moyennes générales des caractéristiques analysées.

Le tableau 6.3.1 fournit les valeurs de la masse volumique et du module d'élasticité en fonction de différentes largeurs des cernes.

Tableau 6.3.1 Simulation de l'impact de la sélection clonale visant la croissance ($x'=1/(1,5+LCERN)$) sur les caractéristiques de masse volumique et de module d'élasticité en flexion statique en l'absence de bois de compression (régression génotypique) à partir des observations réalisées dans le site de Virton.

Largeur des cernes (mm)	Accroissement en circonférence (cm/an)	Masse volumique $y = 208 + 1750x'$ $r_G = 0,64 \text{ ns}$		Module d'élasticité $y = 829 + 63417x'$ $r_G = 0,55 \text{ ns}$	
		Val abs (kg/m ³)	%	Val abs (MPa)	%
4	2,5	518	100	12 359	100
5	3,1	470	91	10 585	86
6	3,8	435	84	9 285	75
7	4,4	409	79	8 290	67
8	5,0	387	75	7 504	61
9	5,7	370	72	6 869	56
10	6,3	356	69	6 344	51

Dans l'hypothèse où la corrélation génotypique vraie est réellement proche de la valeur obtenue avec cet échantillon, la sélection des clones les plus résistants du point de vue mécanique devrait impliquer une réduction du potentiel de croissance des clones retenus. Cet antagonisme serait d'autant plus fort que les cernes sont étroits.

Ainsi, sélectionner des clones qui, dans les conditions de développement de l'expérience de Virton (17 ans, écartement de 2,5 x 2,5 m), font preuve d'un module d'élasticité élevé, aurait pour effet une réduction du potentiel de croissance de cette sélection par rapport à la population de départ. Par exemple, passer de 8 290 MPa à 10 585 MPa pourrait réduire le potentiel de croissance annuelle de cette sélection de près de 1,3 cm en circonférence.

Privilégier, malgré tout, la croissance en limitant les conséquences négatives sur les propriétés mécaniques devrait cependant s'avérer possible dans une certaine mesure.

Il faut en effet garder présent à l'esprit que, comme il a été démontré pour une largeur fixée des cernes, les clones peuvent présenter des modules d'élasticité différents. Il devrait ainsi être possible de limiter l'impact de cette liaison négative avec la croissance en privilégiant la sélection des clones présentant les meilleures propriétés mécaniques pour une largeur des cernes donnée.

Il ne faut pas non plus oublier que des clones qui ont un grand potentiel de croissance, peuvent voir leur accroissement moyen limité par l'action du forestier qui peut adapter la fréquence et l'intensité des éclaircies dans le but de répartir le potentiel de production, en volume total du site, sur un plus ou moins grand nombre de tiges.

Dans cette perspective, le processus de sélection réalisé en deux étapes pourrait viser à l'identification de clones capables de croître fortement, et, parmi ceux-ci, de repérer ceux qui possèdent les propriétés mécaniques maximales pour une même gamme de largeur des cernes.

Cette variété offrirait alors la possibilité au forestier d'opter pour la production de deux types de bois. Une sylviculture intensive viserait à produire des arbres à fortes dimensions à un âge peu avancé, avec le risque d'obtenir du bois de moindre qualité. Mais avec ce même matériel, le forestier pourrait également s'orienter vers un système visant à la production de bois possédant de meilleures propriétés mécaniques, en acceptant une révolution plus longue et

des éclaircies moins fortes afin de répartir l'accroissement sur un plus grand nombre d'arbres.

6.4. Synthèse des différentes méthodes d'évaluation indirecte du module d'élasticité en flexion statique

La définition d'un programme d'amélioration génétique passe par l'identification des caractéristiques cibles sur lesquelles devrait s'exercer la sélection comme, par exemple, la croissance ou la qualité du bois. Une fois celles-ci définies, il y a lieu de choisir la technique de mesure la plus appropriée qui doit être à la fois efficace et, si possible, rapide et peu coûteuse.

Lorsqu'on s'attache à évaluer la résistance mécanique du bois, le coût élevé et la lenteur de l'évaluation directe du module d'élasticité à partir d'éprouvettes normalisées, apparaît comme un obstacle majeur à sa mise en œuvre.

Il est donc important de pouvoir évaluer cette caractéristique de manière indirecte si l'on veut espérer mettre en place un tel programme.

Au cours des chapitres précédents, il a été démontré que la sélection clonale sur le module d'élasticité ou la masse volumique était efficace lorsqu'elle était réalisée à l'aide de méthodes indirectes à partir de matériel issu de plantations forestières et que la sélection clonale sur la masse volumique ou l'infradensité pouvait être mise en œuvre dès le stade de la pépinière c'est-à-dire sur des boutures âgées de 3 ou 4 ans.

Il reste maintenant à synthétiser les différentes possibilités d'évaluation indirectes du module d'élasticité, à partir de matériel issu de plantations forestières ou de plants de pépinière, pour permettre finalement de proposer un protocole intégrable dans un programme de sélection clonale.

6.4.1. Evaluation indirecte du module d'élasticité en plantation forestière

Le module d'élasticité s'est avéré une caractéristique bien corrélée génotypiquement à plusieurs caractéristiques qu'il est possible d'évaluer sur différents types de matériel expérimental.

Après avoir synthétisé ces différents types de matériel, nous précisons la méthodologie qui pourrait être retenue pour optimiser le travail de sélection clonale.

6.4.1.1. *Types de matériel expérimental*

1° Billons

Au cours du chapitre 3, il a été montré que la vitesse ultrasonique mesurée suivant l'axe de la tige, sur billon de 1,5 à 2 mètres, était à la fois une caractéristique héritable ($h^2_{Gi} = 0,61$) et bien corrélée au module d'élasticité en flexion statique mesuré sur éprouvettes normalisées ($r_G = 0,83^*$).

Ces résultats sont conformes à ceux de GENTNER (1985) qui a obtenu, sur des billons d'Epicéa de Sitka et au niveau arbre, une corrélation phénotypique positive et hautement significative entre la vitesse ultrasonique, correspondant à la moyenne calculée sur quatre génératrices, et le module d'élasticité.

D'autres auteurs, comme NAKAMURA (1996) ou JANG (2000), ont également confirmé ce potentiel chez le Mélèze du Japon.

Cette technique pourrait donc s'avérer apte à répondre aux exigences liées à un programme de sélection clonale lorsqu'elle est appliquée à des billons.

2° Eprouvettes normalisées

Pour ce type d'échantillons, plusieurs techniques fiables peuvent être préconisées.

La masse volumique des éprouvettes normalisées s'est avérée un très bon estimateur indirect du module d'élasticité en flexion statique. Cela permet d'espérer un gain très proche de celui obtenu par sélection directe sur le module d'élasticité (10,5 % au lieu de 11,5 %).

Rappelons également que plusieurs auteurs ont montré que la mesure de la fréquence de résonance (LEBAN et HAINES, 1999; MARCHAL et JACQUES, 1999) et de la vitesse ultrasonique (MARCHAL et JACQUES, 1999) sont deux techniques fiables pour la détermination indirecte du module d'élasticité sur éprouvettes normalisées.

3° Carottes de sondage

Les résultats obtenus au chapitre 3 font apparaître une très bonne liaison génotypique ($r_G = 0,88^{**}$) entre la masse volumique évaluée sur carottes de sondage contenant 10 cernes périphériques et le module d'élasticité calculé à partir des mesures réalisées sur éprouvettes prélevées dans l'aubier. Cette corrélation génotypique élevée, associée à une héritabilité et un coefficient de

variation également très favorables, permet d'obtenir un gain indirect ($\Delta G_{y/x} = 9,8 \%$) très proche du gain direct ($\Delta G_C = 11,5 \%$).

Dans ces conditions, la masse volumique moyenne des carottes de sondage peut être considérée comme une mesure indirecte fiable du module d'élasticité, dans le cadre d'un programme de sélection clonale.

La masse volumique moyenne des cernes périphériques (11 à 13 ans depuis la moelle) fournit également une corrélation génotypique élevée ($r_G = 0,72^*$). Le gain indirect est quant à lui légèrement inférieur ($\Delta G_{y/x} = 7,7 \%$) mais s'améliore si la largeur des cernes est intégrée comme covariable dans le calcul ($\Delta G_{y/x} = 8,4 \%$).

La masse volumique moyenne des cernes proches de la moelle (deux à quatre ans depuis la moelle) est aussi bien corrélée au module d'élasticité ($r_G = 0,78^*$), le gain indirect étant du même ordre de grandeur ($\Delta G_{y/x} = 8,9 \%$).

Quant aux autres composantes de la masse volumique déterminées par microdensitométrie, les gains indirects sont généralement élevés pour le module d'élasticité et avoisinent les 9 à 10 %.

Prélever des carottes de sondage et en mesurer la masse volumique par microdensitométrie est donc aussi un moyen efficace de sélection indirecte sur le module d'élasticité.

4° Mesures en forêt sur arbres debout

La mesure de la résistance à la pénétration à l'aide du Pilodyn permet d'éviter la collecte et le conditionnement d'échantillons de bois qui sont deux étapes particulièrement lentes et coûteuses.

Elle présente cependant deux inconvénients majeurs.

- ◆ Cette mesure ne peut être effectuée, dans des conditions optimales, que sur des arbres dont la circonférence a déjà atteint un minimum de 20 à 30 cm au niveau de la zone d'essai.
- ◆ Lorsque la compétition entre arbres est perceptible au sein du peuplement, il a été montré que la mesure à l'aide du Pilodyn tend à surestimer la masse volumique des arbres possédant une forte croissance juvénile, ce qui pourrait fausser la relation entre la masse volumique et la largeur des cernes lorsque cette dernière est estimée via la circonférence. Les sélections en seraient ainsi biaisées.

Si ces conditions optimales sont remplies, compte tenu de l'héritabilité génotypique élevée observée dans les quatre sites étudiés et de la corrélation génotypique significative obtenue entre cette caractéristique et le module d'élasticité, des gains indirects élevés ($\approx 8\%$) sur les propriétés mécaniques du bois peuvent être attendus.

Comparée à la mesure du module d'élasticité par voie directe ou à son estimation par l'intermédiaire de la masse volumique, la mesure à l'aide du Pilodyn apparaît légèrement moins performante (diminution du gain de 2 à 3 %). Cependant sa facilité d'emploi et son faible coût de mise en œuvre doivent permettre d'accroître le taux de sélection des clones de manière à obtenir, finalement, un gain supérieur à celui de la sélection directe.

A titre d'exemple, accroître la performance de la mesure à l'aide du Pilodyn de 3 % revient à passer d'une intensité de sélection standardisée de 1 à 1,37 ($=11/8$), ce qui correspond à la sélection de 12 % des clones alors qu'en conditions standards, 38 % des clones étudiés sont retenus.

La vitesse ultrasonique, mesurée dans quatre sites forestiers, apparaît aussi comme une caractéristique héritable, corrélée au module d'élasticité pour le site de Virton. Il est donc logique de constater que des gains appréciables (7%) sur le module d'élasticité peuvent être obtenus via l'estimation de la vitesse ultrasonique. Les fortes interactions "clone x site" observées amènent cependant à tempérer fortement ces conclusions et exigent la mise en place d'autres essais pour vérifier l'efficacité réelle de cette technique.

Signalons enfin, que le modulomètre, non étudié dans le cadre de ce travail mais testé depuis quelques années par d'autres groupes de recherches (LAUNAY *et al.*, 1999), semble également être un outil efficace pour apprécier le module d'élasticité sur arbres debout.

6.4.1.2. Aspects méthodologiques

Avant de faire le choix entre différents types d'échantillons et la technique qui y sera associée, un certain nombre de choix de type méthodologique doivent être faits.

Les résultats obtenus à l'issue de ce travail permettent d'en préciser quelques-uns. Ils concernent le choix:

- ◆ de la nature des mesures,
- ◆ du nombre de ramets par site,

- ◆ du schéma expérimental,
- ◆ du nombre de sites à prévoir.

1° Nature des mesures

A partir des résultats présentés au chapitre 3, il se confirme que la mesure indirecte du module d'élasticité peut être envisagée aussi bien au stade "juvénile" que "mature".

Il reste cependant à préciser les conditions dans lesquelles ces mesures peuvent être réalisées.

◆ *Sélection indirecte sur arbres proches de la maturité*

Il a été montré par de nombreux auteurs (KING *et al.*, 1988; DEFAYS, 1991; CHANTRE *et al.*, 1992; COSTA E SILVA *et al.*, 1994; PIROTON *et al.*, 1995; COSTA E SILVA *et al.*, 2000) que le Pilodyn peut être considéré comme un instrument d'évaluation indirecte de la qualité du bois particulièrement performant sur arbre "adulte".

Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail confirment la qualité de cet outil quand il est utilisé sur des jeunes arbres de Mélèze hybride.

Sur ces jeunes bois, de 13 à 17 ans depuis le bouturage, la mesure sur écorce réalisée sur deux faces opposées, dans un axe aléatoire et à hauteur d'homme, s'avère une méthode appropriée.

En cas de courbure de la base du tronc, l'axe de mesure devrait idéalement être perpendiculaire au plan de courbure, afin d'éviter les zones de bois de compression qui pourraient provoquer une surestimation de la masse volumique de l'arbre mesuré.

Si l'on privilégie la collecte de carottes de sondage afin d'en déterminer la masse volumique en laboratoire, il est nécessaire de fixer une hauteur de récolte suffisante pour éviter le pied de l'arbre qui contient généralement une proportion de bois de compression plus élevée que le reste de l'arbre. Il est donc recommandé de récolter ces carottes au minimum à hauteur d'homme.

Prélever une carotte diamétrale devrait aussi permettre d'identifier la présence éventuelle de bois de compression en comparant, par exemple, la masse volumique des deux faces opposées et en excluant l'une des deux parties lorsqu'une différence anormale est observée.

Si la parcelle est soumise à des vents dominants, le prélèvement se fera préférentiellement dans le sens perpendiculaire à la direction de ceux-ci.

◆ *Sélection indirecte sur jeunes plants en forêt*

Si l'on envisage la mesure de la masse volumique de jeunes arbres de faible diamètre, l'absence de rigidité du tronc risque de compromettre l'utilisation du Pilodyn. La mesure de l'infradensité de carottes de sondage semble alors plus réaliste.

L'utilisation de jeunes plants, peu après leur installation en forêt, peut comporter un risque, dans la mesure où une plus forte variabilité des caractéristiques est à craindre, notamment suite au choc de plantation, à la restauration de l'orthotropie, variable d'un clone à l'autre, ou aux risques élevés de déstabilisation des plants dans le jeune âge, source de production de bois de compression.

Dans ces conditions, les carottes de sondage devraient être prélevées sur des plants installés depuis environ cinq ans en forêt. Cette période de croissance devrait permettre d'obtenir, à hauteur d'homme, des échantillons possédant 3 cernes produits en dehors de la période de développement du plant influencée par le choc de transplantation et d'éviter ainsi les conséquences qui en découlent sur la formation du bois.

2° *Choix du nombre de ramets*

Les différentes analyses, réalisées dans les chapitres précédents, permettent de confirmer que l'évaluation des caractéristiques technologiques ne nécessite qu'un nombre très limité de répétitions pour être fiable dans l'optique d'une sélection clonale.

Compte tenu de l'héritabilité génotypique au niveau individuel élevée pour le module d'élasticité, la masse volumique et l'infradensité, trois à six ramets par clone permettent d'obtenir une héritabilité génotypique sur les moyennes par clone et des gains génotypiques tout à fait satisfaisants pour l'améliorateur.

Il est constaté que ces résultats sont compatibles avec ceux de la littérature (RUSSEL et LIBBY, 1986; RUSSEL et LOO-DINKINS, 1993; MURANTY *et al.*, 1996).

Dans la pratique, si ces mesures sont évaluées vers l'âge de 10 à 15 ans, il faut cependant être conscient que des pertes de plants sont souvent constatées au cours des premières années qui suivent la plantation en forêt. Ces pertes

peuvent notamment être dues à des attaques de gibier, d'Hylobe, d'Armillaire ou à de simples problèmes de reprise à la plantation. Il semble donc préférable de prévoir cinq à huit ramets par clone, à la plantation, pour s'assurer d'atteindre l'objectif de ce type de test en toute sécurité.

3° Choix du schéma expérimental

Comme pour les études pratiquées en pépinière, dans le cas de la mise en place de tests de clones contenant un faible nombre de ramets, l'utilisation de sites très homogènes sur le plan édaphique et topographique devient un élément de première importance pour permettre une évaluation correcte de ces clones.

Sachant qu'une différence d'accroissement des cernes de, par exemple, 1 mm a un impact plus faible sur les propriétés technologiques dans les gammes élevées de largeur des cernes du bois, un scénario sylvicole favorisant des gammes de larges cernes devrait également être favorable à une évaluation plus précise du classement des clones pour ces propriétés. Ce choix va d'ailleurs dans le sens de l'orientation actuellement prise par la majorité des sylviculteurs. Dans ces conditions, des écartements suffisamment larges devraient être suggérés.

Les résultats, obtenus précédemment, ont également montré que la concurrence entre plants était susceptible de biaiser la relation existant entre la masse volumique et la largeur des cernes dans la partie périphérique du tronc, quand cette dernière était estimée par l'intermédiaire de la circonférence.

Dans ces conditions, si l'estimation de la masse volumique est réalisée au cours des 10 premières années de plantation, il sera nécessaire d'opter pour des écartements de l'ordre de 3 x 3 mètres, puisque, d'après PAUWELS et RONDEUX (2000b), le ralentissement de la croissance se marque déjà vers cet âge pour de tels écartements.

A titre d'exemple, il serait donc possible de tester environ 150 clones, à raison de six ramets par clone, sur une surface d'un hectare en tenant compte d'une ligne de bordure entourant la plantation expérimentale.

Si une telle plantation devait être suivie à plus long terme, des éclaircies seraient à prévoir. Le principe qui devrait alors les régir serait l'équivalence de concurrence subie par les arbres destinés à être mesurés. La prise en compte des facteurs de compétition du houppier ou des facteurs d'espacement de HART-BECKING (RONDEUX, 1993) sont notamment deux pistes qu'il conviendrait d'approfondir pour atteindre cet objectif.

4° Choix du nombre de sites

Les moyens financiers accordés pour le développement des programmes d'amélioration génétique étant limités, il est essentiel d'optimiser le nombre et la surface des essais à installer en forêt nécessaires à la réalisation pratique des sélections.

En matière de test clonal, les résultats du chapitre 5 apportent quelques indications, bien qu'ils ne concernent que l'infradensité et non le module d'élasticité qui correspond à la caractéristique cible.

Ils font apparaître de faibles interactions, cependant significatives, mais qui n'ont qu'un impact limité sur les clones sélectionnés pour leur valeur élevée de masse volumique.

Compte tenu des gains indirects élevés obtenus, un site unique, pour l'ensemble de la Région wallonne, pourrait donc théoriquement être compatible avec un programme de sélection de clones.

Ces résultats apparaissent quelque peu optimistes comparés à l'étude théorique de RUSSEL et LOO-DINKINS (1993) qui ont conclu qu'en présence d'une interaction faible, 2 à 5 sites, contenant chacun deux ramets par clone, permettent d'obtenir un gain génétique maximal pour un effort donné de sélection.

Il faut cependant rappeler que la Région wallonne couvre une étendue relativement peu contrastée, par exemple en termes d'altitude ou de pluviométrie, par rapport à d'autres pays. A titre de comparaison, PHILIPPE *et al.* (2002) n'ont observé qu'un faible impact des interactions pour la croissance entre cinq sites présents dans trois pays (Belgique, France et Angleterre) et différentes variétés de Mélèze hybride issues de vergers. Il n'est donc pas du tout surprenant d'obtenir de faibles niveaux d'interaction, pour les caractéristiques technologiques, sur un territoire comme la Région wallonne comme cela a été observé au chapitre 5.

Ajoutons enfin que le bon développement du Mélèze hybride est essentiellement lié à l'alimentation en eau du site dans lequel il croît et que, dans la mesure où ce facteur est satisfait, de fortes interactions "Clone x Environnement" sont peu à craindre, comme le montrent les résultats présentés précédemment.

En pratique, il apparaît cependant prudent de prévoir l'installation de ce type d'essai en un minimum de deux sites, étant donné les risques inhérents au

matériel biologique et à la longueur de la période de test. Par exemple, des attaques de gibier ou des conditions climatiques exceptionnelles peuvent facilement ruiner un site et faire ainsi perdre un temps précieux dans la réalisation d'un programme de sélection. De plus, ce choix de deux sites permet de s'assurer de la réalité de l'hypothèse d'absence d'interaction importante et, le cas échéant, d'interpréter plus facilement des anomalies qui seraient constatées dans un des deux sites.

En conclusion, deux sites, dans chacun desquels trois à quatre ramets par clone seraient plantés, semblent correspondre à l'optimum pour l'évaluation des caractéristiques mécaniques des clones de Mélèze hybride.

6.4.2. Matériel expérimental disponible en pépinière

La masse volumique moyenne de parties de tiges issues de plants bouturés, âgés de 3 et 4 ans, est également une caractéristique héritable ($0,4 < h^2_{Gi} < 0,7$) et corrélée, de manière significative, à la masse volumique moyenne d'échantillons prélevés en forêt ($r_p = 0,6$ à $0,7$). Des gains indirects de l'ordre de 4 à 5 % sur la masse volumique moyenne peuvent ainsi être espérés. Ceci pourrait être également synonyme d'un gain indirect sur le module d'élasticité, étant donné la corrélation très élevée existant entre la masse volumique et le module d'élasticité chez le Mélèze hybride.

Ce dernier type d'échantillons apparaît donc moins apte à la sélection clonale sur la masse volumique que les carottes de sondage extraites sur de jeunes arbres en forêt mais offre le grand avantage de pouvoir être prélevé sur du matériel jeune, d'écourter ainsi fortement les cycles de sélection et d'exercer la sélection sur un bien plus grand nombre de clones.

Tenant compte de l'ensemble de ces résultats, un protocole de sélection peut être proposé prenant en compte, comme pour les mesures en forêt, le type de mesures et d'échantillons, le nombre nécessaire de ramets, le schéma expérimental à mettre en œuvre et le nombre de sites de plantation à prévoir.

6.4.2.1. Types de mesures et d'échantillons

Il a été observé que le bois de compression, caractérisé par une masse volumique élevée et un module d'élasticité faible, est présent en forte quantité dans les jeunes boutures âgées de trois à quatre ans. Ceci affecte les paramètres génotypiques de la masse volumique moyenne utilisée comme estimateur indirect des propriétés mécaniques du bois.

Les résultats des différents essais présentés au chapitre 4 ainsi que les informations recueillies dans la littérature ont montré que, pour éviter la présence de ce type de bois dans les échantillons étudiés, il est préférable de découper ces derniers dans des pousses orthotropes et d'y contrôler l'absence de ce bois de réaction.

Ce contrôle peut s'effectuer visuellement, sur les échantillons frais, car le bois de compression est alors plus foncé que le bois normal (LOW, 1964). Les échantillons présentant une asymétrie des cernes sont également susceptibles d'être partiellement constitués de bois de compression (TIMELL, 1986). En cas de doute, une observation microscopique peut confirmer la présence du bois de compression puisqu'il est caractérisé par des trachéides de forme particulière (JOUREZ et LECLERCQ, 1994). Lorsque les données sont collectées, la comparaison des masses volumiques moyennes des échantillons du même ramet peut également aider à l'identification de ce type de bois, un écart anormal entre ces valeurs étant un indice de sa présence (MAZET et NEPVEU, 1991). Enfin, notons aussi qu'en cas d'utilisation des mesures microdensitométriques, une densité minimale très élevée semble également être un indice de la présence de bois de compression.

Sachant aussi que la pousse de Mélèze croît au cours de toute la saison de végétation, c'est-à-dire de début mai à fin septembre dans nos conditions climatiques, il est indiqué de prélever tous les échantillons dans la même partie de la tige annuelle, de façon à éviter que le premier cerne formé dans ces échantillons ne soit constitué d'une proportion variable de bois de printemps.

L'âge de la bouture a également de l'importance.

Il a été observé au cours de ce travail que la variance résiduelle de la masse volumique est, proportionnellement, plus élevée pour de jeunes plants de pépinière que pour des arbres en forêt quand elle est comparée à la variance clonale (Tableau 6.2.7), ce qui entraîne une héritabilité plus faible pour la masse volumique moyenne estimée en pépinière.

Il a également été constaté que de fortes différences d'héritabilité pouvaient être observées d'une année à l'autre, spécialement dans les cernes proches de la moelle.

Les boutures sont aussi soumises à des phénomènes de plagiotropie nécessitant un à trois ans pour obtenir des plants bien droits.

Tenant compte de ces trois derniers éléments, la masse volumique se révélerait un estimateur plus efficace si les plants restaient en place un à trois ans de plus en pépinière sans subir de transplantation, c'est-à-dire si les échantillons contenaient trois à quatre cernes plutôt que deux.

En conclusion, deux échantillons par ramet, correspondant à une portion de disque exempte de bois de compression, prélevée à la base d'une pousse annuelle possédant trois à quatre cernes et au-dessus des courbures de pied, apparaît être le choix optimal pour évaluer la masse volumique moyenne utilisée comme estimateur indirect des propriétés mécaniques.

6.4.2.2. Choix du nombre de ramets

A partir des composantes de variance liées aux facteurs "Clone" et "Ramet dans Clone", déterminées pour la masse volumique moyenne, il est possible, comme cela a été présenté pour le module d'élasticité, d'apprécier l'impact d'une augmentation du nombre de ramets sur l'héritabilité calculée sur les moyennes par clone.

La figure 6.4.1 montre qu'il est nécessaire de mesurer 8 à 10 ramets par clone pour obtenir une héritabilité génotypique (h^2_G) qui ne s'accroît plus, que très légèrement, à la suite de la mesure de ramets supplémentaires par clone.

D'après RUSSEL et LIBBY (1986), compte tenu de l'héritabilité assez élevée pour cette caractéristique ($h^2_{Gi} \approx 0,4$), il ne serait cependant pas nécessaire d'utiliser un si grand nombre de ramets pour obtenir un gain génotypique maximum par sélection clonale. Pour un nombre fixe de plants destinés à l'évaluation, ils proposent, comme optimum, deux à quatre ramets.

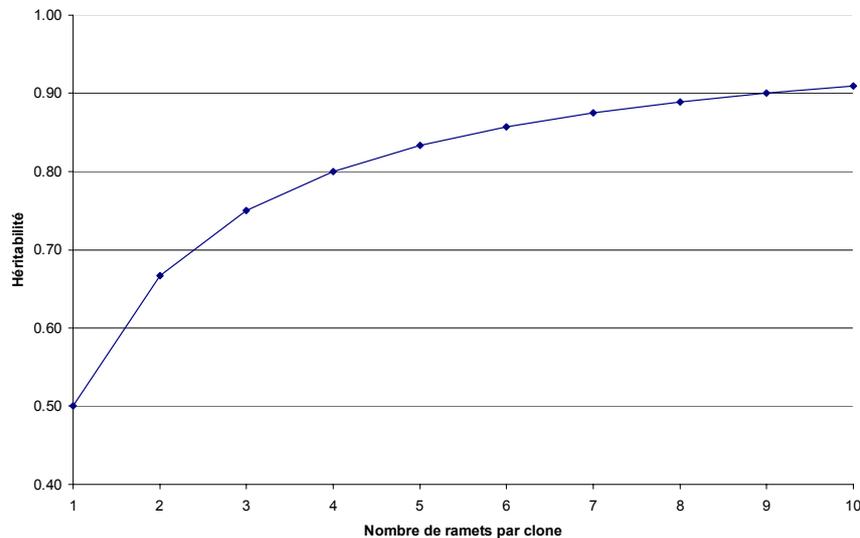


Figure 6.4.1 Evolution de l'héritabilité génotypique sur les moyennes par clone calculée à partir d'un nombre croissant de ramets par clone pour la masse volumique moyenne évaluée en pépinière.

Ce résultat diffère quelque peu des conclusions de l'étude du module d'élasticité mais est la conséquence normale d'une plus faible héritabilité pour la masse volumique moyenne obtenue en pépinière, comparativement à celle obtenue pour le module d'élasticité mesuré sur éprouvettes.

6.4.2.3. *Choix du schéma expérimental*

Même si les tests en pépinière sont constitués de plants installés à faibles écartements, et donc distribués sur une surface faible comparativement à une plantation classique en forêt, il ne faut pas sous-estimer la variabilité du sol de tels sites.

Il faut donc s'assurer que les différents ramets d'un même clone sont bien distribués de façon aléatoire, au sein du site, afin de minimiser tout biais dû aux conditions environnementales.

Si l'on envisage d'évaluer la masse volumique sur des plants âgés de quatre à six ans en pépinière, c'est-à-dire des plants qui peuvent atteindre une taille de l'ordre de deux à quatre mètres dans les conditions climatiques rencontrées en Région wallonne, les écartements devraient être adaptés. En extrapolant les résultats fournis par PAUWELS et RONDEUX (2000b), une distance d'un

mètre cinquante entre les plants devrait suffire à éviter des phénomènes de concurrence qui pourraient réduire la croissance de ces jeunes plants.

6.4.2.4. Choix du nombre de sites

L'évaluation de l'importance de l'interaction "Clone x Environnement", mesurée sur de jeunes boutures en pépinière, a montré que ce phénomène n'était pas très important et que la variance clonale était largement supérieure à celle de l'interaction. De plus, un meilleur contrôle du bois de compression, au sein des échantillons, semble également réduire son importance.

Dans ces conditions, il est inutile d'envisager de multiplier le nombre de sites. Installer au moins deux sites, permettant à la fois de contrôler l'importance de l'interaction et de limiter les risques de perte accidentelle (insectes, gibier, incendie...), paraît cependant souhaitable (LINDGREN, 1984) et compatible avec les résultats de l'étude théorique menée par RUSSEL et LOO-DINKINS (1993).

En conclusion, deux sites dans chacun desquels quatre à cinq ramets par clone seraient plantés, semblent correspondre à l'optimum pour l'évaluation indirecte des caractéristiques mécaniques des clones de Mélèze hybride. Les boutures seraient repiquées à un écartement de 1,5 x 1,5 m et installées en parcelle "mono-arbre". Elles seraient alors maintenues en place pendant environ 5 à 6 ans. Au-delà de ce terme, deux échantillons par ramet seraient prélevés à la base d'une pousse annuelle et à une hauteur d'au moins un mètre pour éviter le pied du plant.

6.5. Possibilités d'adaptation de la stratégie de sélection clonale du Mélèze hybride

L'utilisation de variétés à croissance rapide, dans des cycles de production courts, affecte la qualité technologique du bois, aussi bien par la diminution de la masse volumique du bois produit, que par l'augmentation de la proportion de bois juvénile au sein du tronc (KENNEDY, 1995).

Dans ce contexte, il apparaît donc illusoire de vouloir améliorer les caractéristiques technologiques du bois de Mélèze hybride, de manière sensible, au niveau clonal, tout en prônant ce type de sylviculture.

La question principale, posée à l'améliorateur, n'est donc pas de savoir comment améliorer ces propriétés technologiques mais bien plutôt comment

limiter au maximum l'impact, sur le module d'élasticité, d'une politique forestière principalement orientée vers la production, comme le suggèrent d'ailleurs SUTTER-BARROT et VAN POUCKE (1992) sur Epicéa de Sitka.

Quelques pistes, qui pourraient amener une adaptation des étapes de sélection de variétés de Mélèze hybride produites par la voie végétative, vont être évoquées dans ce paragraphe.

Au préalable, il convient de rappeler quelques caractéristiques essentielles des variétés multiclones de Mélèze hybride, comme les phénomènes de vieillissement.

6.5.1. Variétés multiclones et phénomènes de vieillissement

La multiplication végétative du Mélèze hybride est une technique utilisée depuis de nombreuses années (JACQUES et NANSON, 1989). Elle permet, sur le plan génétique, de fixer aussi bien les gains génétiques purs, c'est-à-dire ceux transmis par voie générative, que ceux qui découlent des effets de dominance et d'épistasie liés aux interactions des gènes entre eux. Des programmes de sélection importants ont donc, logiquement, été développés dans plusieurs pays, depuis le début des années septante (KLEINSCHMIT, 1974; ROULUND, 1981, principalement pour l'Epicéa).

Cette technique a cependant quelques inconvénients majeurs liés, principalement, aux phénomènes de vieillissement.

Au fur et à mesure du vieillissement d'un plant, les boutures qui en sont issues sont de plus en plus difficiles à multiplier car, avec le temps, le taux d'enracinement faiblit, la restauration de l'orthotropie devient plus lente et leur potentiel de croissance semble également affecté (VIEITEZ *et al.*, 1977; FRANCLLET, 1977; MORGAN, 1980; MASON, 1990; PAQUES et CORNU, 1991).

Différentes techniques, destinées à maintenir la juvénilité des pieds-mères, ont été proposées et utilisées, en pratique, comme la propagation en série, appelée aussi bouturages successifs ou en cascade (SAINT CLAIR *et al.*, 1985; DEKKER-ROBERTSON et KLEINSCHMIT, 1991), les greffages successifs (MUZIK et CRUZADO, 1958 in FRANCLLET, 1977) ou la taille répétée des pieds-mères (BENTZER *et al.*, 1988; JACQUES et NANSON, 1989).

En Mélèze hybride, afin d'éviter ces phénomènes de vieillissement, la multiplication végétative est pratiquée habituellement sur des plants de deux à trois ans issus de graines. C'est le cas en France et en Ecosse. Par contre, en Région wallonne, les clones sélectionnés pour la multiplication végétative, sont maintenus en haie basse (1 à 1,5 m) et sont multipliés jusqu'à un âge de huit à dix ans, sans observer de chute importante du taux d'enracinement (JACQUES et NANSON, 1989), comme cela semble être aussi le cas pour *Larix laricina* (FARMER *et al.*, 1992).

Dans ces conditions, même si une légère chute du potentiel de croissance est constatée, il peut cependant être considéré comme acceptable, du point de vue de l'utilisateur, dans la mesure où le matériel maintient un potentiel de production élevé par rapport aux autres matériels forestiers de reproduction, disponibles en Région wallonne, tels que les produits issus des vergers d'hybridation, ce qui semble être le cas (JACQUES et NANSON, 1996).

Notons enfin que la cryoconservation, qui semble assez prometteuse (KLEINSCHMITT, com. pers.), pourrait s'avérer essentielle si le matériel nécessaire à la production de variétés multiclonales pouvait être conservé, à long terme, à l'état juvénile, et ensuite réactivé et multiplié *in vitro*, puis par bouturage. Cela permettrait l'évaluation des tests de clones préalablement à la multiplication commerciale des variétés. En cas de résultats positifs mais dont l'occurrence semble encore fort éloignée, la multiplication végétative pourrait alors devenir très compétitive.

6.5.2. Filière de sélection

En Région wallonne, les clones d'une variété multiclonale sont issus de la sélection de plants de pépinière âgés de 3 ans, provenant eux-mêmes de descendances de vergers d'hybridation.

Ces clones sont ensuite installés en parc à clones d'ortets qui sont alors taillés systématiquement afin de produire des boutures destinées à la production de plants forestiers.

Ces ortets ne pouvant fournir qu'un nombre limité de boutures, des parcs à clones de ramets sont établis, par la suite, pour accroître le potentiel de multiplication et ainsi mieux couvrir les besoins forestiers. La prise en compte des résultats de mesures complémentaires en pépinière, provenant des tests de clones (pourcentage d'enracinement, restauration de l'orthotropie, croissance en

hauteur), permet aussi d'optimiser la composition clonale d'une variété: on parle alors d'une variété multiclonale sub-élite (NANSON, 1991).

A la lumière des résultats obtenus pour l'infradensité et la masse volumique qui découlent de ce travail, il apparaît également possible, dans cette filière, d'inclure l'une de ces deux caractéristiques physiques comme critère de sélection en plus de l'évaluation de la croissance, du retour à l'orthotropie et du taux d'enracinement. Compte tenu de la facilité de mesure de l'infradensité, celle-ci devrait cependant être préférée à la masse volumique.

Quelques pistes peuvent être identifiées.

Au cours des chapitres 4 et 5, des héritabilités élevées ($0,4 < h^2_{Gi} < 0,7$) ont été mises en évidence pour l'infradensité et la masse volumique, mesurées sur des boutures en pépinière, ainsi que des corrélations phénotypiques significatives ($r_p \approx 0,6^*$) entre les mesures de la masse volumique en pépinière et celles réalisées sur de jeunes arbres en forêt.

La mesure de l'infradensité estimée suivant la méthodologie proposée au point 6.4.2 qui consiste à utiliser des échantillons prélevés à la base d'une pousse annuelle âgée de 3 à 4 ans dans des tests en pépinière, est envisageable et pourrait être utilisée en complément aux mesures de croissance et de taux d'enracinement. L'intensité de sélection sur ces deux caractéristiques pourrait ainsi être réduite pour permettre d'identifier, parmi les clones les plus productifs, ceux qui possèdent une infradensité élevée.

Cette sélection pourrait être pratiquée en deux étapes: une première sélection des meilleurs clones les plus productifs en croissance suivie de l'identification des clones qui possèdent l'infradensité la plus élevée au sein de ce premier groupe. Ce type de sélection en deux étapes est d'ailleurs recommandé par LOWE et VAN BUIJTENEN (1989) et par DEAN (1990) afin de limiter les coûts par la réduction du nombre de mesures des caractéristiques les plus coûteuses à estimer.

Cette procédure de sélection permettrait de maintenir une variété multiclonale constituée d'un grand nombre de clones, très diversifiés sur le plan génétique. Cela devrait également permettre de limiter les interactions "Clone x Environnement" (HUEHN, 1987; BENTZER *et al.*, 1988).

Si les recherches visant à mieux combattre les phénomènes de vieillissement aboutissent à des progrès sensibles, les tests en pépinière pourraient être maintenus deux à trois ans supplémentaires, ce qui devrait accroître l'efficacité

de la sélection sur l'infradensité ou la masse volumique ainsi que sur les caractéristiques de croissance.

Pour les partisans de la multiplication végétative de mélanges de familles, la prise en compte de l'infradensité dans les processus de sélection est également possible.

Au cours des tests préalables appliqués à des produits de croisements contrôlés, susceptibles d'être multipliés végétativement par la suite, il est envisageable d'identifier rapidement, après quatre à cinq ans en forêt, une première série de croisements performants en terme de croissance et de masse volumique. Par la suite, cette sélection pourrait être affinée en réalisant de nouvelles mesures dans les tests qui auraient atteint un âge plus avancé (15-20 ans semble raisonnable). Cette procédure sous-entend l'hypothèse que la variabilité observée au niveau génétique, pour cette caractéristique, soit essentiellement de nature additive, ce qui n'a pas été évalué dans notre étude.

Dans cette perspective, l'approche suggérée par NEPVEU (1984) semble pertinente. Elle consiste à réaliser des croisements particuliers pour limiter la relation négative entre densité et largeur des cernes, en sélectionnant des clones performants du point de vue de la masse volumique et dont les effets d'hétérosis s'avèreraient particulièrement bons sur la croissance. La mise en œuvre de cette idée, bien que séduisante, sous-entend cependant un énorme travail, eu égard à la difficulté de réaliser les croisements contrôlés de Mélèze hybride.

Elle pourrait être envisagée dans le cadre d'un programme initié à l'échelle européenne mais paraît irréaliste dans le contexte de la Région wallonne compte tenu des moyens limités alloués aux programmes d'amélioration génétique.

6.6. Conséquences sur la sylviculture du Mélèze hybride

A la lumière de cet ensemble de résultats, quelques enseignements d'ordre sylvicole peuvent également être tirés.

A partir des mesures réalisées sur les éprouvettes normalisées, des corrélations phénotypiques négatives et significatives ont été mises en évidence entre la largeur des cernes et les deux principales caractéristiques du bois que sont la masse volumique et le module d'élasticité en flexion statique.

Cet antagonisme entre croissance et qualité du bois vient confirmer les résultats des quelques articles, recensés dans la littérature, concernant

principalement les espèces parents de l'hybride concerné par notre travail (LANGNER et RECK, 1966; LEWARK, 1980; LEBAN et HAINES, 1999).

Dans ce contexte, il est intéressant d'évaluer l'impact que peut produire une sylviculture intensive sur les propriétés du bois.

Tous facteurs confondus (génotypiques et environnementaux), le tableau 6.6.1 présente l'impact de l'accroissement de la largeur des cernes sur la masse volumique et le module d'élasticité établi pour un ensemble d'échantillons d'un âge depuis la moelle très proche. Le modèle de régression utilisé est de type hyperbolique et correspond à celui du tableau 3.4.28 ($y = a+b/(L_{\text{cern}} + 1,5)$); OLESEN, 1982; LEBAN et DE REBOUL, 1988). Appliqué à ces deux caractéristiques, il donne respectivement des coefficients de détermination de 0,26*** et 0,18***. Ces régressions sont, en outre, calculées en l'absence de bois de compression (271 éprouvettes) qui est responsable d'une augmentation de la variabilité autour de la courbe de régression.

Tableau 6.6.1 Impact de la largeur des cernes sur la masse volumique et le module d'élasticité, tous facteurs confondus. Régressions calculées sur un échantillon de 271 éprouvettes normalisées, en l'absence de bois de compression.

Largeur des cernes (mm)	Accroissement en circonférence (cm/an)	Masse volumique $y = 921x' + 306$ $r = 0,51^{***}$		Module d'élasticité $y = 37\ 632x' + 3\ 931$ $r = 0,42^{***}$	
		Val abs (kg/m ³)	%	Val abs (MPa)	%
4	2,5	473	100	10891	100
5	3,1	448	95	9879	91
6	3,8	429	90	9137	84
7	4,4	414	88	8569	79
8	5,0	403	85	8120	75
9	5,7	394	83	7758	71
10	6,3	386	82	7458	68

Les résultats présentés dans ce tableau montrent que l'impact d'un accroissement donné de la largeur des cernes sur ces deux caractéristiques est fortement dépendant de la gamme des largeurs considérée. Dans des gammes élevées, correspondant à une sylviculture très dynamique (accroissements en circonférence de 4,4 à 5 cm / cernes de 7 à 8 mm), l'intensification de celle-ci n'a que peu de répercussion sur le module d'élasticité du bois (réduction voisine

de 5 %). Par contre, dans des gammes de cernes faibles, la variation de la largeur des cernes peut avoir un impact bien plus important (différence de 10 % entre 4 et 5 mm).

A titre de comparaison, pour un ensemble de 1 620 éprouvettes d'Epicéa commun issues d'arbres adultes (38 à 110 ans) de 135 peuplements répartis en Région wallonne, LAURENT (1987) a montré que, dans une gamme de largeurs des cernes comprises entre 1,4 et 5,3 mm, une augmentation d'un millimètre de cette largeur conduisait à une diminution du module d'élasticité de 1 200 MPa et de 28 kg/m³ de masse volumique. Le Mélèze hybride et l'Epicéa semblent donc avoir un comportement similaire. A cet égard, remarquons aussi que, dans cette même étude, le module d'élasticité moyen atteint 8 600 MPa pour une largeur des cernes moyenne de 3,5 mm, ce qui est nettement inférieur au module obtenu pour l'échantillon de Mélèze hybride dans la même gamme des cernes (10 900). Cette même tendance est aussi observée pour la contrainte de rupture en flexion statique. Notons cependant que ces 1 620 éprouvettes n'étaient pas exemptes de nœuds, ce qui pourrait avoir comme conséquence une sous-estimation de la qualité du bois sans défaut. A l'opposé, rappelons aussi que les éprouvettes de Mélèze hybride proviennent de jeunes arbres de 17 ans depuis le bouturage et qu'une amélioration de leurs propriétés mécaniques est à prévoir pour le stade adulte (KOIZUMI et UEDA, 1987; CHARRON, 2000).

Comparé à l'Epicéa commun, le Mélèze hybride devrait donc fournir un bois possédant des caractéristiques mécaniques plus élevées.

Remarquons aussi que ces conclusions ne tiennent pas compte de l'impact que peut avoir une intensification de la sylviculture sur la taille des nœuds dont l'augmentation risque de produire un effet défavorable sur les qualités mécaniques du bois. L'élagage précoce à grande hauteur qui est prévu dans le cadre d'une sylviculture intensive devrait cependant limiter ce problème.

Enfin, les résultats de ce travail montrent qu'il est intéressant d'éliminer les arbres présentant une mauvaise forme du tronc, lors du passage en éclaircies. Cette opération contribue à améliorer les caractéristiques mécaniques du bois, comme en atteste la corrélation favorable existant entre la qualité de la forme du tronc et la contrainte de rupture en flexion statique ($r_p = 0,50^*$). N'oublions pas non plus que l'élimination des arbres de mauvaise forme entraîne aussi une augmentation des rendements au sciage, composante importante du prix de revient des scieries.

6.7. Perspectives

Ce travail a permis de présenter un ensemble de résultats originaux et laisse également entrevoir des perspectives de recherches complémentaires ainsi que le développement de nouvelles applications.

- Un premier domaine concerne l'évaluation plus fine de la variabilité d'origine génotypique du bois de compression, ce dernier ayant une grande influence sur les propriétés mécaniques du bois. L'héritabilité de cette caractéristique est apparue relativement faible ($h^2_{Gi} = 0,33ns$) et proche des valeurs obtenues habituellement pour les caractéristiques de croissance. Ceci confirme les quelques rares données disponibles dans la littérature. Si l'on veut donc s'assurer de la part génotypique de la variabilité de cette caractéristique et, par-là, de ses possibilités réelles d'amélioration par sélection clonale, il convient donc d'accroître l'échantillon, c'est-à-dire le nombre de clones et de répétitions par clone, pour assurer une puissance suffisante aux tests réalisés.
- Il est aussi clairement apparu que la présence de bois de compression dans les petits échantillons prélevés en pépinière pouvait conduire à une surestimation de la valeur de la densité du bois normal. Le contrôle de la proportion de bois possédant une masse volumique inférieure au seuil de 400 kg/m^3 permet d'identifier plus facilement les échantillons douteux. Ceci constitue donc une piste à explorer lorsqu'on opte pour des mesures microdensitométriques d'échantillons susceptibles de contenir une proportion importante de bois de compression.
- Les résultats de ce travail ont également montré que l'utilisation d'un échantillon limité ne répondait pas aux conditions nécessaires à l'évaluation des corrélations génotypiques pouvant exister entre les caractéristiques de croissance et les propriétés mécaniques du bois. Pour affiner ces résultats, il conviendrait d'accroître le nombre d'échantillons comme pour l'étude du bois de compression.
- Des résultats originaux sur les phénomènes d'interaction "Clone x Environnement" mesurés pour l'infradensité du bois ont également été mis en évidence. La suite logique à ce travail sera de confirmer si ces interactions sont bien du même ordre grandeur pour les propriétés mécaniques du bois que celles observées pour l'infradensité. Cette étude est maintenant réalisable du point de vue pratique puisque les tests de clones disponibles en Région wallonne ont atteint l'âge d'environ 20 ans.

- La mesure de la vitesse de propagation d'une onde ultrasonique au sein de la tige s'est avérée être une caractéristique fortement héritable mais, par contre, sujette à de très fortes interactions. Une recherche plus approfondie des causes de ce phénomène devrait être entreprise afin de mieux cerner les conditions d'application de cette technique par ailleurs très séduisante compte tenu de sa facilité et de sa rapidité de d'emploi sur un grand nombre d'arbres *in situ*.
- L'ensemble de ces résultats ne concerne qu'une partie limitée d'un programme d'amélioration, c'est-à-dire les sorties variétales faisant appel à la reproduction végétative. Si l'on veut prendre en compte des caractéristiques technologiques dans un programme d'amélioration reposant sur la reproduction générative, il convient de compléter ce travail par une évaluation de la part additive de la variabilité totale observée à partir de tests de descendances issus de croisements contrôlés. Une fois cette variabilité connue, l'améliorateur disposera de informations suffisantes pour définir une stratégie globale d'amélioration génétique du Mélèze hybride.
- La compétition entre arbres au sein des plantations expérimentales est apparemment un facteur important à prendre en compte pour interpréter correctement les données collectées. La position relative d'un arbre par rapport à ses voisins a notamment un impact sur les rythmes de croissance des cernes, l'importance de la cime verte ou le développement latéral des branches. Dans ce contexte, il est tout à fait plausible de supposer qu'il existe des différences de comportement au niveau clonal face à l'apparition d'une compétition et que certains clones peuvent avoir des performances relatives différentes en présence ou en absence de celle-ci. C'est à l'heure actuelle un domaine encore inconnu des généticiens qui gagnerait à être mieux maîtrisé pour s'assurer de l'efficacité des sélections clonales réalisées à un stade jeune en absence de toute compétition.
- Enfin, les résultats obtenus pour les variétés multiclonales de Mélèze hybride ouvrent des perspectives intéressantes pour l'Epicéa commun. Tout comme le Mélèze, c'est une espèce dont les propriétés mécaniques sont liées à la largeur des cernes. De ce fait une sylviculture dynamique peut avoir comme conséquence une diminution des qualités mécaniques du bois. Un programme de sélection clonale privilégiant la qualité du bois est donc également recommandé. Il serait d'ailleurs bien plus aisé à mettre en œuvre car, en matière de multiplication végétative, cette

espèce présente un avantage déterminant sur le Mélèze dans la mesure où les processus de vieillissement sont beaucoup plus lents et permettent ainsi de multiplier des variétés qui resteront opérationnelles pendant une période d'une quinzaine d'années. La production de variétés clonales se justifie d'autant plus que l'Epicéa commun représente à lui seul près d'un tiers des forêts wallonnes et près de deux tiers des reboisements, ce qui permet d'entrevoir des économies d'échelle importantes. Comparées aux variétés clonales de Mélèze, celles d'Epicéa peuvent en effet être diffusées sur une surface forestière près de vingt fois supérieure alors que l'investissement nécessaire à la sélection des variétés et à la constitution des parcs à clones est globalement équivalent.

Conclusions générales

L'objectif principal de ce travail était d'évaluer les possibilités de sélectionner des clones de Mélèze hybride caractérisés par un module d'élasticité en flexion statique élevé, synonyme de bois apte à l'usage en structure.

Le regain d'intérêt pour le Mélèze, découlant d'une politique forestière prônant l'accroissement de la diversité, combinée à la mise sur le marché de variétés améliorées performantes et le choix de plus larges écartements à la plantation, justifie cette recherche.

Des résultats de ce travail, il apparaît clairement que le module d'élasticité en flexion statique, caractéristique technologique essentielle, est très héritable au niveau clonal et qu'il est dès lors possible d'envisager un programme de sélection ciblé sur l'amélioration de cette caractéristique. De plus, cette sélection irait de pair avec l'amélioration des contraintes de rupture en flexion statique et en compression axiale, autres caractéristiques importantes dans une perspective d'utilisation du bois en structure.

Il apparaît également possible d'optimiser la mesure du module d'élasticité en tenant compte de la variabilité interne des arbres et la mesure d'un nombre restreint de ramets suffit à obtenir une évaluation précise d'un clone donné.

La possibilité d'utiliser des techniques de sélection indirecte est aussi confirmée pour le Mélèze hybride.

- La masse volumique est caractérisée par une héritabilité et une corrélation génotypique associée au module d'élasticité très élevées qui permettent d'espérer des gains indirects sur ce module assez proches des gains directs. Cette corrélation n'est cependant pas parfaite et il est possible de rencontrer des clones possédant des modules différents tout en possédant un même niveau de masse volumique.
- Dès le stade juvénile, en travaillant sur les moyennes de trois cernes contigus, les gains indirects sur le module d'élasticité s'avèrent élevés.
- La mesure réalisée à l'aide du Pilodyn donne des résultats similaires et présente comme avantage supplémentaire de pouvoir être effectuée en forêt sans prélèvement du moindre échantillon, travail toujours fastidieux et coûteux.

- La vitesse ultrasonore, mesurée à l'aide du Sylvatest, constitue une troisième alternative pour évaluer le module d'élasticité par voie indirecte. Des essais complémentaires devraient cependant être envisagés pour optimiser la méthode de mesure.

Pour compléter ce premier ensemble de résultats, les interactions "Clone x Environnement" ont été étudiées pour ces trois techniques de mesure indirecte afin de vérifier la stabilité des classements des clones au travers de différents sites forestiers et leur impact sur les héritabilités et les gains génotypiques.

- Globalement, cette interaction est significative pour ces trois techniques mais, pour le sélectionneur, les conséquences pratiques de chacune d'elles sont variables.
- La masse volumique mesurée sur de jeunes arbres en forêt n'est que peu sensible aux phénomènes d'interaction et la qualité de la sélection clonale n'en est que très peu affectée.
- Ces phénomènes d'interaction sont nettement plus marqués lorsque la masse volumique est mesurée sur de jeunes plants élevés en pépinière et il en résulte que les paramètres génotypiques s'avèrent plus faibles.
- Les mesures au Pilodyn sont, comme la masse volumique estimée en forêt, très peu affectées par cette interaction.
- A l'opposé, la vitesse ultrasonore est soumise à une interaction qui provoque une chute importante des gains potentiels attendus par sélection clonale. Il faut cependant remarquer que seule une petite proportion des clones testés est à l'origine de cette interaction.

Cet ensemble de résultats permet de reconsidérer la procédure de sélection des variétés multiclonaux de Mélèze hybride.

- Dans les conditions actuelles, la seule manière d'intégrer les caractéristiques mécaniques dans le processus de sélection clonale consiste à mesurer la masse volumique ou l'infradensité sur une partie des clones les plus performants pour la croissance pour constituer de la sorte une variété multiclonale sub-élite.
- Si une meilleure maîtrise des phénomènes de vieillissement permettait de prolonger la durée de l'aptitude au bouturage des clones sélectionnés, les mesures de masse volumique ou d'infradensité devraient se réaliser

préférentiellement sur des échantillons extraits de jeunes plants comportant trois à quatre cernes, ce qui permettrait d'augmenter la qualité de la sélection.

Enfin l'attention des forestiers est également attirée sur les conséquences négatives, en terme de qualité mécanique du bois de Mélèze hybride, que peut avoir une sylviculture prônant un accroissement individuel maximal en circonférence et quelques perspectives de recherches complémentaires sont proposées.

Références bibliographiques

- AFNOR (1987) - NF B 51-016. Bois. Essais de flexion statique. Détermination du module d'élasticité en flexion statique de petites éprouvettes sans défaut. 6 p.
- AFNOR (1985) - NF B 51-003. Conditions générales d'essais. Essais physiques et mécaniques. 4 p.
- ARCADE, A. (1995) - Relations entre caractères quantitatifs et marqueurs moléculaires : analyse d'un plan de croisement factoriel chez le mélèze. Rapport DEA Université Nancy I. 23 p.
- ARCADE, A.; ANSELIN, F.; FAIVRE RAMPANT, P.; LESAGE M.C.; PAQUES, L.E.; PRAT, D. (2000) - Application of AFLP, RAPD and ISSR markers to genetic mapping of European and Japanese larch. *Theor. Appl. Genet.* 100, 299-307.
- ARCADE, A.; FAIVRE RAMPANT, P.; LE GUERROUE, B.; PAQUES, L.E.; PRAT, D. (1996) - Heterozygosity and hybrid performance in larch. *Theor. Appl. Genet.* 93, 1274-1281.
- ARMSTRONG, J.P.; SKAAR, C.; DEZEEUW, C. (1984) - The effect of specific gravity on several mechanical properties of some world woods. *Wood Sci. Technol.* 18, 137-146.
- ARNOULD, T. (2001) - Les potentialités technologiques et génotypiques des clones de Mélèze hybride (*Larix eurolepis* Henry). Travail de fin d'études, FUSAGx, 91 p.
- BAILLERES, H.; CALCHERA, G.; DEMAY, L.; VERNAY, M. (1998) - Classement mécanique des bois guyanais de structure selon trois techniques non destructives. *Bois et Forêts des Tropiques* 257, 47-61.
- BALTUNIS, B.S.; GREENWOOD, M.S. (1999) - Variation in lateral shoot elongation patterns and hybrid vigor in full-sib families and interspecific hybrids of larch. *Tree physiology* 19, 131-136.
- BALTUNIS, B.S.; GREENWOOD, M.S.; EYSTEINSSON (1998) - Hybrid vigor in *Larix*: growth of intra- and interspecific hybrids of *Larix decidua*, *L. laricina*, and *L. Kaempferi* after 5-years. *Sydvæe genet* 47(5-6), 288-293.

- BASTIEN, C.; PAQUES, L.; ROZENBERG, P. (2000) - Analysis of selection criteria. Wood Quality. Toward a European Larch Wood Chain. Second annual report; participant 1; Individual progress report, 50-59.
- BEAUDOIN, M.; HERNANDEZ, R.E.; POLIQUIN, J. (1992) – Interclonal and within-tree variation in wood density of poplar hybrid clones. *Wood and Fiber Sci.* 24(2), 147-153.
- BECKER, W.A. (1985) - Manual of quantitative genetics. Academic Enterprises, Washington. 190 p.
- BECKER, H.C.; LEON, J. (1988) – Stability analysis in plant breeding. *Plant breeding* 101, 1-23.
- BENDTSEN, B.A. (1978) - Properties of wood from improved and intensively managed trees. *For. Prod. J.* 28 (10), 61-72.
- BENDTSEN, B.A.; SENFT, J. (1986) - Mechanical and anatomical properties in individual growth rings of plantation-grown eastern cottonwood and loblolly pine. *Wood and Fiber Sci.* 18(1), 23-28.
- BENTZER, B.G.; FORSTER, G.S.; HELLBERG, A.R.; PODZORSKI, A.C. (1988) - Genotype x environment interaction in Norway spruce involving three levels of genetic control: seed source, clone mixture and clone. *Can. J. For. Res.* 18, 1172-1181.
- BERGQVIST, G. (1998) - Wood density traits in Norway spruce understorey: effects of growth rate and birch shelterwood density. *Ann. Sci. For.* 55, 809-821.
- BINELLI, G.; BUCCI, G. (1994) - A genetic linkage map of *Picea abies* Karst., based on RAPD markers, as a tool in population genetics. *Theor. Appl. Genet.* 88, 283-288.
- BIROT, Y.; NEPVEU, G. (1979) - Variabilité clonale et liaisons ortets-ramets dans une population d'épicéa. *Silvae Genet.* 28(2-3), 37-47.
- BRADSHAW, H.D.; STELLER, R.F. (1995) - Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV Mapping QTLs with large effects on growth, form and phenology traits in a forest tree. *Genetics* 139, 963-973
- BRAZIER, J.D. (1970) - Timber improvement II. The effect of vigour on young-growth Sitka spruce. *Forestry* 43, 135-150.

- BRAZIER, J.D. (1967) - Timber improvement I. A study of the variation in wood characteristics in young Sitka spruce. *Forestry* 40, 117-128.
- BROWNING, B.L. (1967) - Methods of wood chemistry. Volume I. Interscience publishers. A division of John Wiley & Sons, New York. 384 p.
- BRUNDEN, M.N. (1964) - Specific gravity and fiber length in crown formed wood. *For. Prod. J.* 14, 13-17.
- BUCUR, V.; ARCHER, R.R. (1984) - Elastic constants for wood by an ultrasonic method. *Wood Sci. Technol.* 18, 255-265.
- CARRE, J. (1978) – Caractéristiques technologiques des bois feuillus de petite dimension. Rapport d'activité, Station de technologie Forestière, 7-92.
- CASTRO, G.; GIOVANINETTI, G.; ZANUTTINI, R. (1994) - Variazioni di alcune caratteristiche fisiche di pioppo in un vivaio policlonale. *Monti e Boschi* 45(6), 46-49.
- CHANTRE, G. (1989) - Liaison entre rigidité et densité du bois à l'intérieur du cerne, application au cas de l'épicéa commun (*Picea abies* Karst). DEA Sciences du bois, INRA Champenoux. 46p. + annexes.
- CHANTRE, G.; GOUMA, R. (1994) - Influence du génotype, de l'âge et de la station sur la relation entre l'infradensité du bois et la vigueur chez l'épicéa commun (*Picea abies* KARST). *Annales Afocel*, 61-89.
- CHANTRE, G.; ROZENBERG, P. (1997) - Can drill resistance profiles (Resistograph) lead to within-profile and within-ring density parameters in Douglas fir wood ? In Timber management toward wood quality and end-product value. CTIA/IUFRO International wood quality workshop, August 18-22, 1997, Quebec, 41-46.
- CHANTRE, G.; SUTTER-BAROT, E.; GOUMA, R.; BOUVET, A. (1992) - De l'intérêt de l'utilisation du pilodyn dans l'étude de la qualité du bois . Application au genre *Picea*. *Annales de Recherches Sylvicoles*, AFOCEL, 145-177.
- CHARRON, S. (2000) - Etude des propriétés technologiques et de durabilité naturelle de deux espèces de mélèzes (*Larix decidua* Mill. et *Larix leptolepis* Lindl.) et de leur hybride (*Larix eurolepis* Henry). Travail de fin d'études, FUSAGX, 75 p. + annexes.

- CHUI, Y.H.; MACKINNON-PETERS, G. (1995) - Wood properties of exotic larch grown in eastern Canada and north-eastern United States. *The forestry chronicle* 71(5), 639-645.
- CLARK, A.; IKE, A. F. (1970) – Using variance components and cost analysis to improve sampling efficiency in wood density surveys. *Tappi* 53(2), 295-299.
- COLLARDET, J.; BESSET, J. (1988) – Bois commerciaux. Tome 1, les résineux (conifères). ISBN 2-85101-018-2, CTBA. 277 p.
- COMBE, J. (1997) - Bestimmung der Holzqualität mit Ultraschall. *AFZ* 52(3), 135-137.
- CONTRAIN, I. (1993) – Description fine de la forme de Mélèzes hybrides (*Larix x eurolepis*) en liaison avec des notations subjectives. ENSAR, mémoire de fin d'études. 55 p.
- CORNELIUS, J. (1994) - Heritabilities and additive coefficients of variation in forest trees. *Can. J. For. Res.* 24(2), 372-379.
- COSTA E SILVA, J.; BORRALHO, N.M.G.; WELLENDORF, H. (2000) - Genetic parameter estimates for diameter growth, pilodyn penetration and spiral grain in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genet.* 49 (1), 29-36.
- COSTA E SILVA, J.; NIELSEN, U.B.; ROULUND, H. (1994) - Sitka spruce clonal performance with special reference to basic density 23 years' results of a clonal trial. *Silvae Genet.* 43(2-3), 82-91.
- COSTA E SILVA, J.; WELLENDORF, H.; BORRALHO, N.M.G. (2000) - Prediction of Breeding Values and Expected Genetic Gains in Diameter Growth, Wood Density and Spiral Grain from Parental Selection in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genet.* 49(2), 102-109.
- COWN, D.J. (1978) - Comparaison of the pilodyn and torsionmeter methods for the rapid assessment of wood density in living trees. *New Zealand J. For. Sci.* 8(3), 384-391.
- CROISSET, G.; LECLERCQ, A.; LECOMTE, H.; QUESTIENNE, P. (1980) - Etude comparative de deux méthodes de détermination du module d'élasticité du bois et de ses dérivés. Station de Technologie forestière, CRA, Gembloux, rapport interne. 52 p.

- DADSWELL, H.E. (1960) - Tree growth-wood property inter-relationships. Proceedings, Special Field Institute in Forestry Biology. 86 p.
- DADSWELL, H.E.; FIELDING, J.M.; NICHOLLS, J.W.P.; BROWN, A.G. (1961) - Tree-to-tree variation and the gross heritability of wood characteristics of *pinus radiata*. *Tappi* 44(3), 174-179.
- DAGNELIE, P. (1998) – Statistique théorique et appliquée. Tome 2, Inférence statistique à une et à deux dimensions. De Boeck Université. 659 p.
- DAGNELIE, P. (1975) - Théorie et méthodes statistiques II, Les Presses agronomiques de Gembloux. 463 p.
- DANBORG, F. (1990) - The effect of silvicultural practice on the amount and quality of juvenile wood in Norway spruce. Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark. 13 p.
- DE KORT, I.; LOEFFEN, V.; BAAS, P. (1991) - Ring width, density and wood anatomy of Douglas Fir with different crown vitality. *IAWA Bulletin* 12(4), 453-465.
- DE POEDERLE (1792) - Manuel de l'arboriste. Imprimerie d'Emmanuel FLON, 3ème édition, Bruxelles. 635 p.
- DEAN, C.A. (1990) - Genetics of growth and wood density in radiata pine. University of Queensland. PhD. 78 p.
- DEBELL, J.D.; TAPPEINER, J.C.; KRAHMER, R.L. (1994) - Wood density of Western hemlock: effect of ring width. *Can. J. For. Res.* 24, 638-641.
- DEDECKEL, A. (1994) - La densité du bois de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) Franco.) : La variabilité des composantes microdensitométriques et l'effet génétique. DEA Sciences du bois, INRA Nancy. 49 p.
- DEFAYS, E. (1991) - De l'influence d'une sylviculture intensive sur les caractéristiques du bois d'épicéa. UCL, Thèse de doctorat. 190 p.
- DEKKER-ROBERTSON, D.L.; KLEINSCHMIT, J. (1991) - Serial propagation in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst): Results from later propagation cycles. *Silvae Genet.* 40(5/6), 202-214.
- DELEVOY, G. (1949) - *Larix eurolepis* (A. HENRY et M. FLOOD). Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal, Belgique, trav. Série B, n° 7, 18 p.

- DELVAUX, J. (1965) - Mélèze du Japon (*Larix leptolepis* (Sieb. et Zucc.) Gord. en Belgique. Production de 18 parcelles permanentes. Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal, Belgique, trav. série B n°31, 28 p.
- DERET, E. ; KELLER, R. (1979) - Etude comparée du bois de mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill), de mélèze du Japon (*Larix leptolepis* Gord.) et de leur hybride (*Larix eurolepis* Henry). INRA Station de recherches sur la qualité du bois. Doc n°1979 / 3. 25 p.
- DIETRICHSON, J. (1981) - Ortet selection of Norway spruce at age seven, and ramet performance after six propagation cycles. Symposium of clonal forestry, Uppsala, Sweden, April 8-9 1981. ISBN 91-576-0959-4, 57-64.
- DORMLING, I. and KELLERSTAM, H. (1981) - Rooting and rejuvenation in propagating old Norway spruce by cuttings. Symposium of clonal forestry. Uppsala, Sweden, April 8-9 1981. ISBN 91-576-0959-4, 65-72.
- DRUMAUX, L. (1921) - Le mélèze du Japon en Hollande et en Belgique. *B.S.C.F.*, 507-519.
- DUCHAUFOR, Ph. (1952) - Etudes sur l'écologie et la sylviculture du mélèze (*Larix europaea* D.C.) II. Pédologie et facteurs biotiques, *A.E.N.E.F.*, 133-203.
- DUNISCH, O.; BAUCH, J. (1994) - Influence of soil substrate and drought on wood formation of Spruce (*Picea abies* (L) Karst.) under controlled conditions. *Holzforschung* 48, 447-457.
- DUPONT, P. (1984) - Echantillonnage et choix des variables dans l'étude de la qualité du bois : application à l'épicéa dans l'est de la Belgique. Travail de fin d'étude, certificat de statistique, FSAGx. 110 p.
- DUTILLEUL, P.; HERMAN, M.; AVELLA-SHAW T. (1998) - Growth rate effects on correlations among ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (*Picea abies*). *Can. J. For. Res.* 28, 56-68.
- DZBENSKI, W. (1981) - Versuche zur Anwendung der Ultraschall-Messtechnik bei der Gütesorientierung von Konstruktionsholz nach seiner Festigkeit. *Holzforschung und Holzverwertung* 33, 105-110.

- EINSPAHR, D.W.; VAN BUIJTENEN, J.P.; PECKHAM, J.R. (1963) - Natural variation and heritability in triploid aspen. *Silvae Genet.* 12(2), 51-58.
- ELLIOTT, G.K. (1970) – Wood density in conifers. Commonwealth agricultural bureaux. Tech. Com. 8, 43 p.
- ERICSON, B. (1960a) – Latewood percentage, density and volumetric shrinkage in wood of *Picea abies* (L.) Karst. f. *virgata* Jacq. A comparison with *Picea abies*. Statens skogsforskningsinstitut 2. 52 p.
- ERICSON, B. (1960b) - Studies of the genetical wood density variation in Scots pine and Norway spruce. Statens skogsforskningsinstitut 4. 52 p.
- FALCONER, D. S. (1974) – Introduction à la génétique quantitative. Masson et Cie éditeurs, 284 p.
- FARMER, R.E. Jr. (1970) - Variation and inheritance of eastern cottonwood growth and wood properties under two soil moisture regime. *Silvae Genet.* 19(1), 5-8.
- FARMER, R.E. Jr. ;DURST, J.T.; DENG S.T.; YANG J.T. (1992) - Effects of clones, primary ramets, and age of stock plants on Tamarack rooting. *Silvae Genet.* 41(1), 22-24.
- FERRAND, J.Ch. (1982a) - Réflexions sur la densité du bois. 2e partie : calcul de la densité et de son hétérogénéité. *Holzforschung* 36(3), 153-157.
- FERRAND, J.Ch. (1982b) - Réflexions sur la densité du bois. 1e partie : Définition de la densité du bois. *Holzforschung* 36(2), 99-105.
- FERRAND, J.-CH.; BASTIEN, J.-CH. (1985) - Bilan à 26 ans d'une plantation comparative de mélèzes. *Rev. For. Fr.* 37(6), 441-448.
- FIELDING, J.M. (1970) - Trees Grown from cuttings compared with trees grown from seed (*Pinus radiata*). *Silvae genet.* 19(2-3), 54-63.
- FOURCHY, P. (1952) - Ecologie du Mélèze. Annales de l'Ecole nationale des Eaux et Forêts, tome XIII, fascicule. 137 p.
- FRAIPONT, L.; CULOT, A.; GODEFROID, J.M.; LECOMTE, H. (1986) - Etude de la densité du bois par radiodensitométrie. *Bul. Soc. Roy. For.* 93, 1-7.

- FRANCLET, A. (1977) - Manipulation des pieds-mères et amélioration de la qualité des boutures. AFOCEL. Domaine de l'Étançon, NANGIS. 22 p.
- FRANKLIN, E.C. (1971) - Statistical validity of single-tree plant in forest genetics research. *Silvae Genet.* 20, 73-75.
- FRASCARIA, N.; SANTI, F.; GOUYON, P.H. (1993) - Genetic differentiation within and among populations of chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and wild cherry (*Prunus avium* L.). *Heredity* 70, 634-641.
- FUJISAWA, Y.; OHTA, S.; NISHIMURA, K.; TAJIMA, M. (1992) - Wood characteristics and genetic variations in Sugi (*Cryptomeria japonica*). Clonal differences and correlations between locations of dynamic moduli of elasticity and diameter growths in plus-tree clones. *Mokuzai Gakkaishi* 38(7), 638-644.
- FUJIWARA, S. (1992) - Anatomy and properties of Japanese hardwoods II. Variation of dimensions of ray cells and their relation to basic density. *IAWA Bulletin* 13(4), 397-402.
- FUJIWARA, S.; SAMESHIMA, K.; KURODA, K.; TAKAMURA, N. (1991) - Anatomy and properties of Japanese hardwoods II. Variation of fibre dimensions and tissue proportions and their relation to basic density. *IAWA Bulletin* 12(4), 419-424.
- GALLAIS, A. (1993) - La sélection assistée par marqueurs. *Le sélectionneur français* 43, 43-62.
- GALOUX, A.; REGINSTER, P. (1953) - L'inventaire des peuplements à graines de Belgique. Station de Recherches des Eaux et Forêts de Groenendaal, Belgique, Trav. série B, n° 15. 31 p.
- GATHY, P. (1959) - Contribution à l'étude des races du mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.). Station de Recherche des Eaux et Forêts de Groenendaal, Belgique, Trav. série. B, n° 22. 20 p.
- GATHY, P. (1956) - Observations sur la disjonction des caractères de *Larix eurolepis* à la F2. Congrès IUFRO, 1956, FAO/56/4/2528. 5 p.
- GENTNER, R. (1985) - Appréciation non destructive de la qualité du bois sur pied: cas de l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis* (Bong.) carr.). Station de recherches sur la qualité du bois, mémoire. 98 p. + annexes.

- GOBELET d'ALVIELLA (1927) - Histoire des bois et forêts de Belgique. Des origines à la fin du régime autrichien. Tomes II-III, Editeur Maurice LAMBERTIN, Bruxelles. 490 p.
- GONCALEZ, J.; KELLER, R.; PERRE, P. (1996) - Mesure de la densité des bois par analyse d'image. *Bois et Forêts des tropiques* 250(4), 31-45.
- GOTHE, H. (1952) - Ein Kreuzungsversuch mit *Larix europaea* D.C., Herkunft Schlitz, und *Larix leptolepis* Gord. *Z. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung* 1(4), 108-110.
- GOTHE, H.; SCHOBBER, R. (1971) - Ein Kreuzungsversuch mit *Larix europaea* D.C., Herkunft Schlitz, und *Larix leptolepis* Gord. *Allg. Forst und Jagdzeitung*, 142 (7-8), 211-216.
- GRATTAPAGLIA, D.; BERTOLUCCI, F.L.; SEDEROFF, R.R. (1995) - Genetic linkage maps of QTLs controlling vegetative propagation in *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross strategy and RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 90(7-8), 933-947.
- HACKER, M.; BERGMANN, M. (1991) - The proportion of hybrids in seed from a seed orchard composed of two larch (*L. europaea* and *L. leptolepis*). *Ann. Sci. For.* 48(6), 631-640.
- HAMILTON, G.J.; CHRISTIE, J.M. (1971) - Forest management tables (metric). Forestry Commission, London. 201 p.
- HANSEN, J.K.; ROULUND, H. (1998) - Spiral grain in a clonal trial with Sitka spruce. *Can. J. For. Res.* 28, 911-919.
- HANSEN, J.K.; ROULUND, H. (1997) - Genetics parameters for spiral grain, stem form, pilodyn and growth in 13 years old clones of Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Silvae Genet.* 46(1-3), 107-113.
- HARDING, K.J.; KANOWSKI, P.J.; WOOLASTON, R.R. (1991) - Preliminary genetic parameter estimates for some wood quality traits of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Queensland, Australia. *Silvae Genet.* 40(3-4), 152-156.
- HARRIS, J.M. (1973) - Physical properties, resin content, and tracheid length of lodgepole pine grown in New Zealand. *New Zealand J. For. Sci.* 3, 91-109.

- HARRIS, J.M. (1963) – The influence of environment on the wood density of Radiata Pine grown in New Zealand. FAO World Consult. For. Gent., Stockholm. 8 p.
- HARVALD, C.; OLESEN, P.O. (1987) - The variation of basic density within the juvenile wood of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Scand. J. For. Res* 2(4), 525-537.
- HEINRICH, J.F.; LASSEN, L.E. (1970) - Improved technique for determining the volume of irregularly shaped wood blocks. *For. Prod. J.*, Technical note 20(4), 24 p.
- HERING, S.; HAASEMANN, W. (1996) - Wuchsleistung von Hybridlärchen in Sachsen. *AFZ* 51(11), 619-621.
- HOLTMEIER, F.K. (1992) - European Larch in Middle Europe with special reference to the Central Alp. Symposium on Ecology and Management of Larix Forests: a look ahead. Whitefish, MT, USA october 5-9, 1992, 41-49.
- HUHN, M. (1987) - Clonal mixture, juvenile-mature correlations and necessary number of clones. *Silvae Genet.* 36(2), 83-92.
- HUHN, M.; LANGNER, W. (1995) – Investigations on the correlation pattern in even-aged stands of Larch. II. Dynamic description of phenotypic correlations between neighbouring observations. *Silvae Genet.* 44(5-6), 325-338.
- IBN (1956) - NBN 225. Bois - Méthodes d'essai de qualification. 29 p.
- JACQUES, D. (1991) - Synthèse des résultats des tests de provenances de mélèze d'Europe en Belgique. Station de Recherches Forestière de Gembloux. Trav. Série E, n° 8. 39 p.
- JACQUES, D.; NANSON, A. (1996) - Vers une utilisation des variétés multiclonales en Région Wallonne ? *Silva Belgica* 103(5), 22-28.
- JACQUES, D.; NANSON, A. (1989) - Essai de bouturage du mélèze hybride en Belgique. Station de Recherches Forestières et Hydrobiologiques de Groenendaal, Trav. Série E, n° 7. 51 p.
- JANG, S. (2000) - Evaluation of lumber properties by applying stress waves to larch logs grown in Korea. *For. Prod. J.* 50, 44-48.

- JENSEN, G. (1994) - Modelling spiral grain variation in relation to silvicultural treatment. EEC forest project. Contract MA2B-0024. Final report. Task 3. 97p.
- JOUREZ, B.; LECLERCQ, A. (1994) - Modelling Young's modulus on small clear specimens in relation to silvicultural treatment. *Stat. Rech. Forest. de Gembloux*, contract n°MA2B-0024, final report task 11. 88 p.
- JOUREZ, B.; RIBOUX, A.; LECLERCQ, A. (2001) - Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramericana* CV 'Ghoy'). *IAWA Journal* 22 (2), 133-157.
- KARLSSON, B.; LUNDKVIST, K.; ERICKSSON, G. (1998) Juvenile-mature correlations and selection effects on clone level after stratified family and individual selection of *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. *Silvae genet.* 47(4), 208-214.
- KEITH, C.T.; CHAURET, G. (1988) - Basic wood properties of European larch from fast-growth plantations in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 18, 1325-1331.
- KENNEDY, R.W. (1995) - Coniferous wood quality in the future: concerns and strategies. *Wood Sci. Technol.* 29, 321-338.
- KENNEDY, R.W. (1966) - Intra-increment variation and heritability of specific gravity, parallel-to-grain tensile strength, stiffness and tracheid length, in clonal Norway spruce. *Tappi* 49 (7), 292-295.
- KEYLWERTH, R. (1954) - Ein Beitrag zur qualitativen Zuwachsanalyse. *Holz Roch-Werkstoff* 12(3), 77-83.
- KING, J.N.; YEH, F.C.; HEAMAN, J. CH.; Dancik, B.P. (1988) - Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genet.* 37(3-4), 152-157.
- KING, J.N.; BURDON, R.D. (1991) - Time trends in inheritance and projected efficiencies of early selection in a large 17-year-old progeny test of *Pinus radiata*. *Can. J. For. Res.* 21, 1200-1207.
- KLEINSCHMIT, J. (1974) - A programme for large scale cutting propagation of Norway Spruce. *New Zealand J. For. Sci.* 4, 359-366.

- KLIGER, I.R.; PERSTORPER, M.; JOHANSSON, G.; PELLICANE, P.J. (1995) - Quality of timber products from Norway spruce. Influence of spatial position and growth characteristics on bending stiffness and strength. *Wood Sci. Technol.* 29, 397-410.
- KOIZUMI, A.; TAKATA, K.; UEDA, K. (1990a) - Radial Growth and wood Quality of Plus Trees of Japanese Larch II. Diameters at breast heights and trunk moduli of elasticity of 18 year-old offspring families. *Mokuzai Gakkaishi* 36(9), 704-708.
- KOIZUMI, A.; TAKATA, K.; UEDA, K.; KATAYOSE, T. (1990b) - Radial growth and wood quality of Plus trees of Japanese Larch I. Radial growth, density, and trunk modulus of elasticity of grafted clones. *Mokuzai Gakkaishi* 36(2), 98-102.
- KOIZUMI, A.; UEDA, K. (1987) - Estimation of the mechanical properties of standing trees by bending tests. *Mokuzai Gakkaishi* 33(6), 450-456.
- KOUBAA, A.; ZHANG, S.Y.; ISABEL, N.; BEAULIEU, J.; BOUSQUET, J. (2000) - Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce. *Wood and Fiber Sci.* 32(1), 61-71.
- KRAHMER, R. L.; SNODGRASS J. D. (1967) - A sampling procedure for estimating selected physical properties of wood in a forest. *For. Prod. J.* 17(3), 21-29.
- KREMER, A.; DUREL, C.E.; PETIT, R.; VILLAR, M. (1994) - Marqueurs moléculaires et génétique des arbres forestiers. *Biofutur*, février, 17-23.
- KRUSCHE, D.; RECK, S. (1980) - Ergebnisse 15 jähriger Herkunftsversuche mit Japanlärche (*Larix leptolepis* (Gord)). *Allg. Forst-u J. Ztg.* 151, 127-135.
- LACAZE, J.F.; POLGE, H. (1970) - Relations phénotypiques au stade juvénile entre la densité du bois et divers caractères phénologiques et de vigueur chez *Picea abies* Karst. *Ann. Sci. For.* 27(3), 231-242.
- LAING, E.V. (1944) - Studies on the Genus *Larix* with particular reference to hybrid larch (*L. eurolepis* A. HENRY). *Scott. For. J.* 58, 6-32.
- LANGNER, W.; RECK, S. (1966) - Vergleichende Untersuchungen über das Holz von *Larix decidua* Mill, *Larix leptolepis* Gord. und deren Hybriden. *Holzforsch.* 20(6), 192-199.

- LARSEN, A.B.; WELLENDORF, H.; ROULUND, H. (1997) – Realized correlated responses at late stage from upward, downward, and stabilizing selection at nursery stage in *Picea abies* (L.) Karst. *Forest genetics* 4(4), 189-199.
- LARSON, P.R. (1972) - Evaluating the quality of fast-grown coniferous wood. 63rd Western Forestry Conference General Proceedings. 7 p.
- LAUNAY, J.; ROZENBERG, P.; PAQUES, L.E.; DEWITTE, J.M. (2000) - A new experimental device for rapid measurement of the trunk equivalent modulus of elasticity on standing trees. *Ann. Sci. For.* 57(4), 351-359.
- LAURENT, C. (1987) - Qualité du bois et sylviculture de l'épicéa en Ardenne. *Bull. Soc. R. For. Belg.* 94 (6), 255-264.
- LEBAN, J.-M.; HAINES, D. W. (1999) - The modulus of elasticity of hybrid larch predicted by density, rings per centimeter, and age. *Wood and Fiber Sci.* 31(4), 394-402.
- LEBAN, J.M.; DE REBOUL, L. (1988) - Modélisation de la rigidité du bois d'épicéa commun en fonction de paramètres de structure. Actes du Colloque "Comportement mécanique du bois", G.S. Rhéologie du bois, Bordeaux, 8-9 juin 1988, 1-12.
- LECLERCQ, A. (1981) - Relation entre la structure anatomique du bois de hêtre (*Fagus silvatica* L.) et ses propriétés physiques et mécaniques. *Bull. Rech. Agro. Gembloux* 16(1), 3-26.
- LEE, S.J. (1997) - The Genetics of Growth and Wood Density in Sitka Spruce. Ph. D., University of Edinburgh, 279 p.
- LENZ, O. (1979) - Le bois des conifères d'une station sécharde du pied du Jura (Chassagne). *Mitteilunge, Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen* 55(3), 235-295.
- LESNINO, G. (1994) - The laser-sandblasting method: A new method for the qualitative annual ring analysis of conifers. *Wood Sci. Technol.* 28, 159-171.
- LEWARK, S. (1981) - Untersuchungen von Holzmerkmalen junger Fichten (*Picea abies* (L.) KARST.). Jahrringbreite, Rohdichte und Ästigkeit von Stecklingsklonen. Univer. zu Göttingen, Dokt. 193 p.

- LEWARK, S. (1980) - Vergleichende Untersuchung der Jahrringbreite und Rohdichte von Stecklingen und Sämlingen der Lärche. *Forstarchiv* 51(3), 47-54.
- LEWARK, S. (1979) - Wood characteristics in Norway spruce breeding programs. IUFRO Norway spruce meeting. S 2.03.11 - S 2.02.11. Bucharest, 316-339.
- LINDGREN, D. (1984) – Prediction and optimisation of genetic gain with regard to genotype x environment interactions. *Studia Forestalia Suecica* 166, 15-24.
- LIU, J.; BURKHART, H.E. (1994) - Spatial characteristics of diameter and total height in juvenile loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations. *Forest Sci.* 40(4), 774-786.
- LIU, Y. (1997) – Differentiation of juvenile wood zone and effect of tree growth rate on increment of the juvenile wood. *Scientia Silvae Sinicae* 33(5), 418-426.
- LOO, J.A.; TAUER, C.G.; McNEW, R.W. (1985) - Genetics variation in the time of transition from juvenile to mature wood in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Silvae Genet.* 34(1), 14-19.
- LOO-DINKINS, J.A.; GONZALEZ, J.S. (1991) - Genetic control of wood density profile in young Douglas fir. *Can. J. For. Res.* 21, 935-939.
- LOPES, U.V.; HUBER, D.A.; WHITE, T.L. (2000) - Comparison of methods for prediction of genetic gain from mass selection on binary threshold traits. *Silvae Genet.* 49(1), 50-56.
- LOW, A.J. (1964) - Compression wood in conifers. A review of the literature. *For.Abs.* 25(3-4), 1-13.
- LOWE, W.J.; VAN BUIJTENEN, J.P. (1989) - The incorporation of early testing procedures into an operational tree improvement program. *Silvae Genet.* 38(5-6), 243-250.
- MAEGLIN, R.R. (1979) - Increment cores. How to collect, handle, and use them. U.S.D.A. Forest service. Forest products laboratory. Technical report FPL 25. 18 p.
- MARCHAL, M.; JACQUES, D. (1999) - Evaluation de deux méthodes acoustiques de détermination du module d'élasticité du bois de mélèze

- hybride (*Larix x eurolepis* Henry) - comparaison avec une méthode normalisée en flexion statique. *Ann. Sci. For.* 56, 333-343.
- MASON, W.L. (1984) - Vegetative propagation of conifers using stem cuttings II. Hybrid larch. Research Information Note n° 91/84/SILN, Forestry Commission. 3 p.
- MATYAS, C.; PESZLEN, I. (1997) - Effect of age on selected wood quality traits of Poplar clones. *Silvae Genet.* 46(2-3), 64-72.
- MATZIRIS, D.I.; ZOBEL, B.J. (1973) - Inheritance and correlations of juvenile characteristics in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Silvae Genet.* 22(1-2), 38-45.
- MAZET, J.F.; NEPVEU, G. (1991) - Relations entre caractéristiques de retrait et densité du bois chez le pin sylvestre, le sapin pectiné et l'épicéa commun. ONF – Nancy, INRA, Champenoux. *Ann. Sci. For.* 48, 87-100.
- MAZET, J.F.; NEPVEU, G.; VELLING, P. (1989) - Etude des effets de quelques paramètres sylvicoles et environnementaux sur la densité du bois de l'épicéa commun, du sapin pectiné et du pin sylvestre dans le nord est de la France. INRA, Champenoux, doc. 1983/3. 96 p.
- McKEAND, S.E.; ERIKSSON, G.; ROBERDS, J. (1997) - Genotype by environment interaction for index traits that combine growth and wood density in loblolly pine. *Theor. appl. Genet.* 94, 1015-1022.
- McKIMMY, M.D.; CAMPBELL, R.K. (1982) - Genetic variation in the wood density and ring width trend in coastal Douglas-fir. *Silvae Genet.* 31 (2-3), 43-51.
- METRO, A. (1975) - Dictionnaire forestier multilingue. Conseil international de la langue française. ISBN : 2-85319-018-8. 432 p.
- MICHELMORE, R.W.; PARAN, I.; KESSELI, R.V. (1991) - Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88, 9828-9832.
- MIKAMI, S.; NAGASAKA, K. (1975) - Selection for minimizing spiral gain in *Larix leptolepis* Gordon. *Bull. Gov. Exp. Sta.* n°276, 22 p.
- MIZE, C.W.; WINISTORFER, P.M. (1982) - Application of subsampling to improve precision. *Wood Sci.* 15 (1), 14-18.

- MORGAN, D.L. (1980) - Maintaining juvenility in Live Oak. *HortScience* 15(4), 493-494.
- MORGENSTERN, E.K. (1987) - Methods for rooting of larch cuttings and application in clonal selection. A commander. *For. Chron.* 6, 174-178.
- MOTHE, F. (1983) - Etude de la variabilité génétique inter et intra populations, de la qualité du bois et de la croissance chez l'épicéa commun. Contribution à la détermination d'une stratégie d'amélioration en vue de produire rapidement du bois aux propriétés mécaniques élevée. INRA Nancy. 111 p.
- MOTHE, F.; DUCHANOIS, G.; ZANNIER, B.; LEBAN, J.-M. (1998) - Analyse microdensitométrique appliquée au bois: méthode de traitement des données utilisée à l'Inra. ERQB (programme Cerd). *Ann. Sci. For.* 55 (3), 301-313.
- MOTHE, F.; SCIAMA, D.; LEBAN, J.-M.; NEPVEU, G. (1998) - Localisation de la transition bois initial-bois final dans un cerne de chêne par analyse microdensitométrique. *Ann. Sci. For.* 55 (4), 437-449.
- MOURA, V.P.G.; BARNES, R.D.; BIRKS, J.S. (1987) - A comparison of three methods of assessing wood density in provenances of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. and other *Eucalyptus* species in Brazil. *Australian Forestry Research* 17, 83-90.
- MURANTY, H. (1993) - Optimisation du nombre de ramets par clone dans les tests clonaux. D.F.A. Université d'Orsay - Paris XI. 42 p.
- MURANTY, H.; SANTI, F.; PAQUES, L.E.; DUFOUR, J. (1996) - Nombre optimal de ramets par clone dans deux tests clonaux. *Ann. Sci. For.* 53(1), 123-138.
- NAKUMURA, N. (1996) - Measurement of the properties of standing trees with ultrasonics and mapping of the properties. *Bulletin of the Tokyo University Forest* 96, 125-135.
- NANSON, A. (1991) - Thinking over regulations for clonal forestry. OCDE, Paris, AGR/CA/F(91)13. 10 p.
- NANSON, A. (1988) - Genotypic and genetic parameters, early testing and genotype x environment interaction. Proc. IUFRO Meet. S2.02.11, Tjörnarp, Sweden, Sept. 1988. 16 p.

- NANSON, A. (1981) - Comment accroître la production, la qualité et la santé de nos forêts par la génétique forestière ? *Bull. Soc. R. For. Belg.* 88(2), 49-66.
- NANSON, A. (1980) - Le point sur l'amélioration des arbres forestiers. *An. Gembloux* 86, 153-171.
- NANSON, A. (1978) Provenances recommandables pour la sylviculture. Liste 2. *Bull. Soc. Roy. Forest. Belgique*, 217-246.
- NANSON, A. (1974) - Génétique et amélioration des arbres forestiers. *Rev. Agricult.* 27(4), 759-795.
- NANSON, A. (1970) L'héritabilité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'expériences. *Silvae genet.* 19(4), 113-121.
- NANSON, A. (1968) - La valeur des tests précoces dans la sélection des arbres forestiers, en particulier au point de vue de la croissance. Doctorat, Faculté agronomique, Gembloux; Trav. Station de Recherche des Eaux et Forêts de Groenendaal, H.S. n°38. 242 p.
- NANSON, A. (1967) - Modèle théorique pour l'étude des tests précoces. *Biométrie - Praximétrie* 8(2), 84-107.
- NANSON, A. (1964) - Les grandes lignes de l'amélioration des essences forestières par voie génétique. *Bull. Soc. R. For. Belg.* 71(2), 121-135.
- NANSON, A.; de JAMBLINNE, A.; ISTAS, J.R.; SCHALK, J. (1975) - Héritéité de la densité du bois chez le pin de Koekelare. *Bull. Soc. R. For. Belg.* 82, 68-79.
- NANSON, A.; SACRE, E. (1978) - A propos de l'hétérosis de *Larix x eurolepis* en particulier pour les propriétés du bois. *Bull. Rech. Agro. Gembloux* 13(4), 323-336.
- NANSON, A.; SACRE, E.; FRAIPONT, L. (1975) - Tests précoces de la qualité du bois de provenances d'épicéa commun. *Bull. Rech. Agro. Gembloux* 10(4), 527-558.
- NEPVEU, G. (1991) - La variabilité du bois. INRA Nancy. 56 p.
- NEPVEU, G. (1984) - Variabilité génétique de la qualité du bois chez l'épicéa et le douglas. *Rev. For. Fr.* 36(4), 303-312.
- NEPVEU, G. (1980) - Significance level for the genotypic and environmental correlation coefficients. Clone test assumption. *Ann. Sci. For.* 37(1), 1-18.

- NEPVEU, G.; BARNEOUD, C.L.; POLGE, H.; AUBERT, M. (1985) - Variabilité clonale des contraintes de croissance et de quelques autres propriétés du bois dans le genre populus. Fiabilité de l'appréciation de la qualité du bois à l'aide de carottes de sondages. *Annales des Recherches sylvicoles*, AFOCEL, 337-357.
- NEPVEU, G.R.; KELLER, R.; TEISSIER du CROS, E. (1978) - Sélection juvénile pour la qualité du bois chez certains peupliers noirs. *Ann. Sci. For.* 35(1), 69-92.
- NICHOLLS, J.W.P. (1967) - Preliminary observations on the change with age of the heritability of certain wood characteristics in *Pinus radiata* clones. *Silvae Genet.* 16, 18-20.
- NICHOLLS, J.W.P.; BROWN, A.G. (1971) - The ortet-ramet relationship in wood characteristics of *Pinus radiata*. *Appita* 25(3), 200-209.
- NICHOLLS, J.W.P.; MORRIS, J.D.; PEDERICK, L.A. (1980) - Heritability estimates of density characteristics in juvenile *Pinus radiata* wood. *Silvae Genet.* 29(2), 54-61.
- NICHOLLS, J.W.P.; ROGET, D.K. (1977) - Test on a field method for the determination of wood density. *Austr. For.* 40(2), 144-150.
- NIELSEN, U.B.; ROULUND, H. (1996) - Genetic variation in characters of importance for stand establishment in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Silvae Genet.* 43(2-3), 82-91.
- NOIRFALISSE, A. (1984) – Forêts et stations forestières en Belgique. Les presses agronomiques. 235 p.
- NYPELS, P. (1902) - La sélection forestière et la provenance des graines. Le mélèze. *Bull. Soc. Centr. For. Belg.*, 133-138.
- OGER, R.; LECLERCQ, A. (1977) - L'échantillonnage appliqué à la détermination des propriétés physiques et mécaniques du bois. *Bull. Rech. Agro. Gembloux* 12(4), 331-338.
- OKKONEN, E.A.; WAHLGREN, H.E.; MAEGLIN, R.R. (1972) - Relationships of specific gravity to tree height in commercially important species. *For. Prod. J.* 22(7), 37-41.

- OLESEN, P.O. (1982) - The effect of cyclophysis on tracheid width and basic density in Norway spruce. Arboretet Horsholm. Forest tree improvement, 1. 80 p.
- OLESEN, P.O. (1973) - The influence of the compass direction on the basic density of Norway spruce (*Picea abies* L.) and its importance for sampling for estimating the genetic value of plus trees. Arboretet Horsholm. Forest tree improvement, 6. 58 p.
- PAQUES, L.E. (2001) - Genetic control of heartwood content in Larch. *Silvae Genet.* 50(2), 69-75.
- PAQUES, L.E. (1996a) - Variabilité naturelle du mélèze. I. Mélèze d'Europe : bilan de 34 ans de test comparatif de provenances. *Ann. Sci. For.* 53, 51-67.
- PAQUES, L.E. (1996b) - Variabilité naturelle du mélèze II. Mélèze du Japon: bilan de 36 ans de test comparatif de provenances. *Ann. Sci. For.* 53, 69-78.
- PAQUES, L.E. (1992) - Inheritance and estimated genetic gains in a clonal test of hybrid Larch (*Larix x eurolepis*). *Scand. J. For. Res.* 7, 355-365.
- PAQUES, L.E. (1989) - A critical review of larch hybridization and its incidence on breeding strategies. *Ann. Sci. For.* 46(2), 141-153.
- PAQUES, L.E.; CORNU, D. (1991) - Effect of vegetative propagation on field performance up to age 8 of hybrid larch (*Larix x eurolepis*) clones. *Ann. Sci. For.* 48, 469-482.
- PAQUES, L.E.; PERINOT C. (1994) - Performance à 25 ans de quelques provenances de mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) Koch) sur sols hydromorphes. *Ann. Sci. For.* 51, 357-372.
- PAQUES, L.E.; SYLVESTRE-GUINOT, G.; DELATOUR C. (1999) - Variabilité clonale de la race polonica du mélèze d'Europe pour la résistance à *Lachnellula willkommii*. *Ann. Sci. For.* 56, 155-166.
- PARDE, L. G. C. (1937) - Les conifères. Librairie agricole de la Maison rustique, 308 p.
- PARDE, L. G. C. (1961) - Dendrométrie. Nancy, Ecole nationale du Génie rural, de Eaux et Forêts, 350 p.

- PARK, Y.S.; FOWLER, D.P. (1987) - Genetic variances among clonally propagated populations of tamarack and implications for tree improvement. *Can. J. For. Res.* 17, 1175-1180.
- PATERSON, A.H.; TANKSLEY, S.D.; SORRELS, M.E. (1991) - DNA markers in plant improvement. *Advances in Agronomy* 46, 39-89.
- PAUWELS, D.; RONDEUX, J. (2000a) - Le mélèze, un atout dans les objectifs de diversification de notre sylviculture. *Sylva belgica* 2, 6-12.
- PAUWELS, D.; RONDEUX, J. (2000b) - Le mélèze, une essence à haut potentiel de production. *Sylva belgica* 3, 6-10.
- PEARSON, F.; FIELDING, H.A. (1961) - Some properties of individual growth rings in European larch and Japanese larch and their influence upon specific gravity. *Holzforschung* 15(3), 82-89.
- PEARSON, R.G.; ROSS, B.E. (1984) - Growth rate and bending properties of selected loblolly pines. *Wood and Fiber Sci.* 16, 37-47.
- PEARSON, R.G. ; GILMORE, R.C. (1980) - Effect of fast growth rate on the mechanical properties of loblolly pine. *For. Prod. J.* 30(5), 47-54.
- PECHMANN, H. von; SCHAILE, O. (1955) - Untersuchungen über die Holzeigenschaften japanischer Larchen von bayerischen Anbauorten. *Forstwiss. Centr. Bl.* 74 (3-4), 65-128.
- PERSOON, B.; PERSOON, A. (1997) - Variation in stem properties in a IUFRO 1964/1968 *Picea abies* provenance experiment in Southern Sweden. *Silvae Genet.* 46(2-3), 94-101.
- PETTY, J.A.; MAC MILLAN, D.C.; STEWARD, D.C. (1990) - Variation of density and growth ring width in stems of Sitka and Norway spruce. *Forestry* 63(1), 39-49.
- PHILIPPE, G.; CURNEL, Y.; JACQUES, D.; LEE, S.; MATZ, S. (2002) Performances of hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry) varieties across Europe: early results for survival, stem form and growth rate. In Proceedings "Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality". Gap 16-21/10/2002, 127-139.
- PIROTON, S., BAILLY, F., SERVAIS, A. (1995) - Utilisation du pilodyn pour la sélection indirecte de la densité du bois d'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.). *Ann. Gembloux* 101, 171-184.

- PLOMION, C.; DUREL, C.E.; VERHAEGEN, D. (1996) - Utilisation des marqueurs moléculaires dans les programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers: exemple du pin maritime et de l'eucalyptus. *Ann. Sci. For.* 53(4), 819-848.
- POLGE, H. (1966) - Etablissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. Application dans les domaines Technologique et Physiologique. *Ann. Sci. For.* 23(1), 1-206.
- POLGE, H. (1964) - Le bois juvénile des conifères. *Rev. For. Fr* 16(6), 474-505.
- POLGE, H. (1963a) - Contribution à l'étude de la qualité du bois des principales essences résineuses exotiques. *Ann. des Eaux et Forêts de Nancy* 20(3), 401-469.
- POLGE, H. (1963b) - Une nouvelle méthode de détermination de la texture du bois: l'analyse densitométrique de clichés radiographiques. *Ann. des eaux et Forêts de Nancy* 20(3), 531-581.
- POLGE, H.; ILLY, G. (1968) - Héritabilité de la densité du bois et corrélation avec la croissance étudiée à l'aide de tests non destructifs sur plants de pin Maritime de quatre ans. *Silvae Genet.* 17(5-6), 173-181.
- POLGE, H.; KELLER, R. (1970) - Première appréciation de la qualité du bois en forêt par utilisation d'un torsiomètre. *Ann. Sci. For.* 27(2), 197-223.
- PONCELET, L., MARTIN, H. (1947) - Esquisse climatographique de la Belgique, I.R.M., Bruxelles, 265p.
- POSKIN, A. (1939) - Traité de sylviculture. J. Duculot Editeur, Gembloux. 518 p.
- RAUTER, R.M. (1982) - Recent advances in vegetative propagation including biological and economic considerations and future potentiel. Proc. IUFRO Joint Meet. Work. Part. about Genetics including multiclonal varieties, Escherode, 33-57.
- RECK, S. (1977) - Ergebnisse einer Versuchsanlage mit europäischen lärchen (*Larix decidua* Mill.) und Hybridlärchen (*Larix eurolepis* Henry). *Silvae Genet.* 26(2-3), 95-101.

- RICHARDSON, S.D. (1961) - A biological basis of sampling in studies of wood properties. *Tappi* 44(3), 170-173.
- RIDOUTT, B.G.; WEALLEANS, K.R.; BOOKER, R.E.; McCONCHIE, D.L.; BALL, R.D. (1999) - Comparison of log segregation methods for structural lumber yield improvement. *For. Prod. J.* 49(11-12), 63-66.
- RINN, F.; SCHWEINGRUBER, F.-H.; SCHÂR, E. (1996) - Resistograph and X-Ray density charts of wood comparative evaluation of drill resistance profiles and X-ray density charts of different wood species. *Holzforschung* 50, 303-311.
- RONDEUX, J. (1993) - La mesure des arbres et des peuplements forestiers. Les Presses Agronomiques de Gembloux, 521 p.
- ROOSEN, P. (1967) - Essais de bois de mine. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*. N.S. Tome II, n°2, 293-354.
- ROULUND, H. (1981) - Problems of clonal forestry in spruce and their influence on breeding strategy. *For. Abs.* Review article, 42(10), 457-471.
- ROZENBERG, P.; FRANC, A., BASTIEN, C.; CAHALAN, C. (2001) – Improving models of wood density by including genetic effects: a case study in Douglas-fir. *Sylvae Genet.* (58), 385-394.
- ROZENBERG, P.; FRANC, A.; MAMDY, C.; LAUNAY, J.; SCHERMANN, N.; BASTIEN, J.C. (1999) - Genetic control of stiffness of standing Douglas fir: from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II. *Ann. Sci. For.* 56, 145-154.
- ROZENBERG, P.; VAN DE SYPE, H. (1996) - Genetic variation of the pilodyn-girth relationship in Norway spruce (*Picea abies* L (Karst)). *Ann. Sci. For.* 53, 1153-1166.
- RUDMAN, P. (1970) - The influence of genotype and environment on wood properties of juvenile eucalyptus camaldulensis Dohn. *Sylvae Genet.* 19(23), 49-54.
- RUSSEL, J.H.; LIBBY, W.J. (1986) - Clonal testing efficiency: the trade-offs between clones tested and ramets per clones. *Can. J. For. Res.* 16, 925-930.

- RUSSEL, J.H.; LOO-DINKINS, J.A. (1993) - Distribution of testing effort in cloned genetic tests. *Silvae Genet.* 42(2-3), 98-104.
- SACHSSE, H.; WULF, A.; MULLER-SCHONAU, R. (1978) - Vergleichende Untersuchung einiger Holzeigenschaften verschiedener Klone der Japanischen Lärche (*Larix leptolepis* Gord.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 36, 61-67.
- SAINT CLAIR, J.B.; KLEINSCHMIT, J. (1986) – Genotype-environment inter of Norway spruce clones (*Picea abies* Karst). *Silvae Genet.* 35(5-6), 177-186.
- SAINT CLAIR, J.B.; KLEINSCHMIT, J.; SVOLBA, J. (1985) - Juvenility and serial propagation of Norway spruce clones (*Picea abies* Karst). *Silvae Genet.* 34, 42-48.
- SANDOZ, J.L. (1993) - Moisture content and temperature effect on ultrasound timber grading. *Wood Sci. Technol* 23, 95-108.
- SANTI, F.; MURANTY, H.; DUFOUR, J.; PAQUES, L. (1998) - Genetic parameters and selection in a multisite wild cherry clonal test. *Silvae Genet.* 47(2-3), 61-67.
- SARTER, T. (1986) - Variabilité de la vigueur et des propriétés mécaniques du bois dans une plantation comparative de 16 provenances d'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link.). Station d'amélioration des arbres forestiers, INRA, Orléans, doc. n°332.
- SAVILL, P.S.; SANDELS, A.J. (1983) - The influence of early respacing on the wood density of Sitka spruce. *Forestry* 56(2), 109-120.
- SCHEEPERS, D.; ELOY, M.-C.; BRIQUET, M. (2000) - Identification of larch species (*Larix decidua*, *Larix Kaempferi* and *Larix x eurolepis*) and estimation of hybrid fraction in seed lots by RAPD fingerprints. *Theor. Appl. Genet.* 100, 71-74.
- SCHEEPERS, D.; ELOY, M.-C.; BRIQUET, M. (1997) - Use of RAPD patterns for clone verification and in studying provenance relationships in Norway spruce (*Picea abies*). *Theor. Appl. Genet.* 94, 480-485.
- SCHÖBER, R. (1977) - Vom II. Internationalen Lärcheprovenienzversuch : Ein Beitrag zur Lärchenherkunftsfrage. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät Göttingen, 49. 329 p.

- SCHOBER, R.; RAU, H.M. (1991) - Ergebnisse des I. Internationalen Japanlärchen-Provenienzversuches. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. Band 102. 167 p.
- SKROPPA, T. (1984) – A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia Forestalia Suecica* 166, 3-14.
- SMITH, D.M. (1954) - Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. U.S.D.A., For. Serv. , For. Prod. Lab. Report 2014. 8 p.
- SPINNER, S.; TEFFT, W.E. (1961) - A method for determining mechanical resonance frequencies and for calculating elastic moduli from these frequencies. Proceedings ASTM 61, 1221-1238.
- STEENACKERS, J.; STEENACKERS, V.; STEVENS, M. (1993) - Houttechnologisch populierenonderzoek helpt industrie en wetenschap in het steven naar een kwalitatief hoog waardig produkt. *Silva Belgica* 100(5), 25-33.
- STEPHAN, B. R.; LIESEBACH, M. (1995) - Growth performance and wood characteristics of five Pinus contorta progenies. *Silvae Genet.* 44(5-6), 243-248.
- STERN, K. (1961) - Influence of Cardinal Points on the Determination of Density in the Stemwood of spruce stands. *Holz als Roh-und werkstoff* 19, 213-218.
- SUTTER-BARROT, E.; VAN POUCKE, G. (1992) - Relation qualité du bois / croissance au niveau inter et intra provenance pour l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*). *Annales de Recherches Sylvicoles*, AFOCEL, 179-205.
- SYLVESTRE-GUINOT, G.; PAQUES, L.E.; DELATOUR, C. (1999) - Résistance du mélèze hybride inoculé par *Lachnellula willkommii*. *Ann. Sci. For.* 56, 485-492.
- TAKATA, K.; KOIZUMI, A.; UEDA, K. (1992a) - Geographic variation in the moduli of Elasticity of tree trunks among japanese Larch in provenance Trial stands. *Mokuzai Gakkaishi* 38(3), 222-227.

- TAKATA, K.; KOIZUMI, A.; UEDA, K. (1992b) - Variations of Radial Growth and wood Quality among Provenances in Japanese Larch. *Mokuzai Gakkaishi* 38(12), 1082-1088.
- TAKATA, K.; KOIZUMI, A.; UEDA, K. (1989) - Growth and Modulus of Elasticity of Plus Tree clones of Japanese Larch (*Larix kaempferi*). Research Bulletins of the College Experiment Forest Faculty of Agriculture, HOKKAIDO University 46(4), 989-1001.
- TAKATA, K.; UEDA, K.; KOIZUMI, A. (1995) - Geographic variation in modulus of elasticity of tree trunks among Japanese larch planted in HOKKAIDO. In Proceedings "Ecology and management of Larix forest : a look ahead". U.S.D.A. Forest Service. Technical Report GTR-INT-319, 502-504.
- TALBERT, J.T.; JETT, J.B.; BRYANT, R.L. (1983) - Inheritance of wood specific gravity in an unimproved loblolly pine population: 20 years of results. *Silvae Genet.* 32(1-2), 33-37.
- TARAS, M.A.; WAHLGREN, H.E. (1963) - A comparison of increment core sampling methods for estimating tree specific gravity. U.S.F.S. Southeastern for. exp. Stat., Asheville. 16 p.
- THILL, A.; DETHIOUX, M.; DELECOUR, F. (1988) - Typologie et potentialités forestières des hêtraies naturelle de l'Ardenne centrale. IRSIA. 135 p.
- THOBY, M. (1975) - Validité des 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. Ecole nationale des Ing. des trav. des Eaux et Forêts 45290 Nogent-sur-Vernisson, rapport de stage. 59 p.
- TIMELL, T.E. (1986) - Compression wood in Gymnosperms. In 3 volumes. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo. 2150 p.
- TRENDELENBURG, R.; MAYER-WEGELIN, H. (1955) - Das Holz als Rohstoff. 2nd ed. München, C. Hanserverlag. 541 p.
- UEDA, K.; TANAKA, Y. 1997 - Mechanical properties of branch wood. 1. Modulus of elasticity in branch wood of Japanese larch. *Research Bulletin of the Hokkaido University Forests* 54(2), 253-266.

- VAFAI, A.; FARSHAD, M. (1979) - Modulus of Elasticity of Wood in Standing Trees. *Wood Sci.* 12(2), 93-97.
- VAN ZUYLEN, J.; van de WALLE; DE LIMBOURG STIRUM, Ch.; NAVEAU; NELIS, E. (1950) - Le mélèze du Japon. Conseil Supérieur des Forêts. Rapport de la commission. *Bull. Soc. Centr. For. Belg.*, 289-354.
- VARGAS-HERNANDEZ, J. (1990) - Genetics variation of wood density components in coastal Douglas-fir and their relationships to growth rhythm. Doctor of Philosophy Thesis, Oregon State University, USA. 123 p.
- VELLING, P. (1974) - Phenotypic and genetic variation in the wood basic density of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). *Foliar Forestalia* 188. Metsantutkimuslaitos. Institutum forestale Fenniae, Helsinki. 29 p.
- VERGER, M.; PAQUES, L.E. (1993) - Multiplication végétative du mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry) par bouturage en vrac. *Ann. Sci. For.* 50(2), 205-215.
- VERVILLE, A. (1981) - Etude physico-mécanique de quelques espèces du genre *Larix* en plantation. M. Sc. thesis Département d'exploitation et d'utilisation des bois, Université de Laval, Québec. 115 p.
- VIDAKOVIC, M. (1991) - Conifers. Morphology and variation Graficki Zavod Hrvatske. 756 p.
- VIEITEZ, A.M.; BALLESTER, A.; KLEINSCHMIT, J. (1977) – Einfluss von Alter und Wachstumsbedingungen auf die Entwicklung und Form von Douglastienstecklingen. *Forstarchiv* 48(4), 74-81.
- VISART, A.; BOMMER, C. (1909) - Rapport sur l'introduction des essences exotiques en Belgique. Ed. Imprimerie Scientifique Charles BULENS, Bruxelles. 381 p.
- WATT, M.S.; GARNETT, B.T.; WALKER, J.C.F. (1996) - The use of the pilodyn for assessing outerwood density in New Zealand radiata pine. *For. Prod. J.* 46(11-12), 101-106.
- WIEDEMANN, E.; SCHOBBER, R. (1957) - Ertragstafeln. Verlag M. u. H. Schaper, Hannover. 194 p.

- WIMMER, R. (1995) - Intra-annual cellular characteristics and their implications for modeling softwood density. *Wood and Fiber Sci.* 27(4), 413-420.
- WORRALL, J. (1975) - Provenance and clonal variation in phenology and wood properties of Norway spruce. *Silvae Genet.* 24(1), 2-5.
- WRICKE, G. (1964) – Zur Berechnung der Ökovalenz bei Sommerweizen und Hafer. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 52, 127-138.
- X (1992) - Légende de la carte des sols de Belgique. FUSAGx. 21 p.
- X (1921) - Le mélèze du Japon et le chancre. *B.S.C.F.*, 671-672.
- X (1909) - Arboretum de Groenendael. Catalogue. *B.S.C.F.*, 307.
- YANCHUK, A.D.; KISS, G.K. (1993) - Genetic variation in growth and wood specific gravity and its utility in the improvement of interior spruce in British Columbia. *Silvae Genet.* 42(2-3), 141-148.
- YANG, K.C.; BENSON, C.A.; WONG, J.K. (1986) - Distribution of juvenile wood in two stems of *Larix laricina*. *Can. J. For. Res.* 16, 1041-1049.
- ZHANG, S.Y. (1995) - Effect of growth rate on wood specific gravity and selected mechanical properties in individual species from distinct wood categories. *Wood Sci. Technol.* 29, 451-465.
- ZOBEL, B.J. (1981) – Wood quality from fast-grown plantations. *Tappi* 64(1), 71-74.
- ZOBEL, B.J. (1961) - Inheritance of wood properties in conifers. *Silvae Genet.* 10, 65-70.
- ZOBEL, B.J.; COLE, D.; STONECYPHER, R. (1962) - Wood properties of clones of Slash pine. In: Proceedings of the Forest Genetics Workshop, Southern Forest Tree Improvement Conference, Macon, Georgia, 8 p.
- ZOBEL, B.J.; JACKSON B.J. (1995) - Genetics of wood production. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 337 p.
- ZOBEL, B.J.; SPRAGUE, J.R. (1998) - Juvenile wood in forest trees. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 300 p.