Les corrélations phénotypiques juvénile-adulte pour la densité du bois et la vigueur chez l'Epicéa

G. NEPVEU et Y. BIROT (*)

avec la collaboration de D. XEUXET

Station de Recherches sur la qualité des Bois,
Centre national de Recherches forestières, I.N.R.A.,
Champenoux, 54280 Seichamps

* Station d'Amélioration des arbres forestiers,
Centre de Recherches forestières d'Orléans, I.N.R.A.,
Ardon, 45160 Olivet

Résumé

Après une importante revue bibliographique sur les corrélations juvénile-adulte pour divers caractères chez l'Epicéa, les auteurs ont évalué ces liaisons sur un peuplement d'une trentaine d'années en considérant les largeurs et les densités obtenues cerne par cerne par microdensitométrie.

Les corrélations entre cernes jeunes et adultes ont été étudiées pour ces deux caractéristiques en faisant varier l'âge des cernes jeunes ; il apparaît que la prédiction de la densité est valable dès le jeune âge à la différence de l'accroissement en diamètre, en ne considérant qu'un seul cerne.

Une application de l'analyse de corrélations canoniques a été effectuée en utilisant des ensembles de cernes jeunes et adultes. L'intérêt de la méthode par rapport aux corrélations classiques est discuté.

La liaison défavorable densité-vigueur observée classiquement est confirmée. En revanche, l'antagonisme débourrement-densité n'apparaît pas.

Il semble que les individus les plus tardifs soient les plus sensibles aux attaques de *Pristiphora abietina*.

Jusqu'à une période relativement récente, le problème des corrélations juvénile-adulte n'était abordé que de façon incidente. Il faut remarquer également que lorsque des calculs étaient conduits sur divers matériels, on se souciait assez peu de leur interprétation génétique ; il est bien clair pourtant qu'une liaison n'a pas du tout la même signification si on l'étudie aux niveaux phénotypique, génotypique, environnemental, si l'on corrèle des moyennes de provenances dans le même milieu ou dans des expériences différentes... On se reportera à ce sujet à l'étude de Nepveu (1976) qui interprète les diverses corrélations calculées en matière d'étude de la qualité du bois.

Ces réserves étant faites, on trouvera dans le tableau 1 un certain nombre de résultats limités à l'essence qui nous intéresse et qui concernent des expériences et des matériels différents. On observera que la définition des états juvénile et adulte est très variable suivant les cas.

TABLEAU 1

Référence	Caractère	Etat adulte	Etat juvénile	Méthode de calcul	Résultats et remarques
1931, Fabricius (1)	hauteur	plants de 3 à 4 ans	les mêmes en pépinière	—	classement assez voisin aux différents âges (2 essais)
1935, Bornebusch (2)	hauteur	arbres de 20 ans	plants de 3 ans	—	classement assez voisin des croissances en hauteur entre les deux âges extrêmes
1949, Munch (3)	hauteur	arbres de 11 ans	plants de 3 ans	—	classement assez voisin des croissances en hauteur entre les deux âges extrêmes
1949, Munch (4)	hauteur	arbres de 7 et 19 ans	les mêmes en pépinière	—	classement assez voisin aux différents âges
1949, Munch (5)	hauteur	descendances maternelles de 11 ans	les mêmes à 3 ans en pépinière	—	pas de ressemblance entre les classements
1949, Heikinheimo (6)	hauteur	arbres de 10 à 17 ans	les mêmes en pépinière	—	classement assez voisin aux différents âges (onze essais)
1951, Kiellander (7)	hauteur	provenances âgées de 10 ans	provenances âgées de 4 ans	corrélations entre moyennes de provenances	$r = 0,85$ significatif pour l'échantillon étudié
1952, Rohmeder (8)	hauteur	arbres de 11 ans	les mêmes en pépinière	—	classement assez voisin aux différents âges
1957, Petracic (9)	hauteur	arbres de 15 ans	les mêmes en pépinière	—	classement assez voisin aux différents âges
1957, Rubner et Schonbach (10)	hauteur	arbres de 20 ans	arbres de 11 ans	—	classement assez voisin des croissances en hauteur entre les deux âges extrêmes
1958, Nilsson (11)	rapport hauteur diamètre (parents) et hauteur (descendants)	arbres adultes	descendances maternelles âgées de 10 ans	corrélations parent-moyenne des descendances	liaison significative pour l'échantillon étudié ($r = 0,28$)
1956, Erichson (12)	densité du bois	quinze arbres adultes	copies végétatives	corrélations ortet-ramet	$r = 0,764^{**}$

CORRÉLATIONS JEUNE-ADULTE CHEZ L'ÉPICÉA

127

TABLEAU 1 (suite)

Référence	Caractère	Etat adulte	Etat juvénile	Méthode de calcul	Résultats et remarques
1968, Nanson (20)	hauteur moyenne	vingt-deux provenances à 2 ans	les mêmes à 1 an	corrélations entre moyennes de provenances	$r = 0,956^{**}$ — $r = 0,905^{**}$ entre hauteur à 1 an et accroissement entre 1 et 2 ans
1969, Lacaze (21)	débourrement	cinquante-quatre arbres adultes	leurs descendance maternelles	corrélation parent-moyenne des descendance	très forte corrélation (Epicéas du Jura français)
1970, Lacaze (22)	débourrement	provenances à 7 ans	les mêmes à 4 ans	corrélation entre moyennes de provenances dans chaque dispositif	0,94 ** (I) 0,92 ** (II) 0,90 ** (III)
	hauteur	à 12 ans	à 2 ans	corrélation entre moyennes de provenances dans chaque dispositif	— 0,35 NS (I) ; 0,85 ** (II) 0,69 ** (III)
	hauteur	à 12 ans	à 4 ans	corrélation entre moyennes de provenances dans chaque dispositif	— 0,09 NS (I) ; 0,92 ** (II) 0,67 ** (III)
					(provenances françaises — sauf 1 autrichienne — dans 3 dispositifs : disp. I = 7 provenances disp. II = 13 provenances disp. III = 11 provenances)
1971, Lacaze et Arbez (23)	hauteur	plusieurs descendance dans plusieurs provenances à 4 ans	les mêmes à 3 ans	corrélation génétique intraprovenance	$r = 0,96$ à $0,85$ suivant les provenances (valeurs très significatives) (provenances françaises)
1971, Nanson (24)	débourrement	trente-et-une descendance maternelles à 16 ans en plantation	les mêmes à 5 ans en pépinière	corrélation entre moyennes de descendance	$r = 0,76^{**}$
	hauteur	les mêmes à 7 et 15 ans en plantation	les mêmes à 1 et 4 ans en pépinière	corrélation entre moyennes de descendance	$r = 0,40^{*}$ (1 an, 7 ans) $r = 0,39^{*}$ (1 an, 15 ans) $r = 0,44^{*}$ (4 ans, 7 ans) $r = 0,68^{**}$ (4 ans, 15 ans)
	fréquence des pousses d'Août	les mêmes à 15 ans	les mêmes à 5 ans en pépinière	corrélation entre moyennes de descendance	$r = 0,15$ NS

TABLEAU 1 (suite)

Référence	Caractère	Etat adulte	Etat juvénile	Méthode de calcul	Résultats et remarques
1971, Nanson (25)	angle de branche	seize descendance ma- ternelles à 11 ans les mêmes à 5 ans	les mêmes à 8 ans les mêmes à 3 ans	corrélation entre moyennes de descen- dances corrélation entre moyennes de descen- dances	$r = 0,68^{**}$ $r = 0,62^{*}$
1971, Rohmeder (26)	épaisseur de l'écor- ce	arbres adultes	copies végétatives de 3 ans	—	les ramets des arbres à écorce épaisse ont une écorce épaisse
1972, Von Reck (27)	débourrement	seize arbres adultes	vingt-deux descendance de 5 à 6 ans provenant de divers croisements entre les arbres adultes	corrélation parents-des- cendants	$r = 0,85$
1972, Kowalski et Wloczewski (28)	hauteur	neuf provenances à 14 ans	les mêmes à 1, 3, 4, 6, 7, 8 ans	corrélation entre moyen- nes de provenances	$r = 0,233$ NS (1 an-14 ans) $r = 0,337$ NS (3 ans-14 ans) $r = 0,399$ NS (4 ans-14 ans) $r = 0,488$ NS (6 ans-14 ans) $r = 0,768^{*}$ (7 ans-14 ans) $r = 0,867^{**}$ (8 ans-14 ans) (provenances polonaises — ré- sultats très voisins en consi- dérant les accroissements cou- rants)
1973, Gislerud (29)	densité du bois	arbres d'élite	copies végétatives de 6 à 13 ans	corrélation ortet-ramet	$r = 0,51^{**}$ (47 ddl)
1973, Baldwin, Eliason et Carlson (30)	hauteur	vingt-deux à trente-six provenances de 8 à 25 ans	les mêmes de 1 à 4 ans	corrélation entre moyen- nes de provenances	$r = 0,706^{**}$ (1 et 4 ans) 32 ddl $r = 0,481^{*}$ (4 et 8 ans) 22 ddl $r = 0,303^{*}$ (4 et 20 ans) 34 ddl $r = 0,756^{**}$ (4 et 25 ans) 25 ddl
1973, Lewis et Lines (31)	débourrement	vingt-deux provenances après 3 ans de planta- tion	les mêmes en pépinière à 4 ans	corrélation entre moyen- nes de provenances	$r = 0,89^{**}$
1975, Badan et Jeantet (32)	hauteur	trente-sept provenances à 8 ans	les mêmes à 2 ans avant repiquage	—	classements très proches dans les deux cas (provenances suisses)

TABLEAU 1 (suite)

Référence	Caractère	Etat adulte	Etat juvénile	Méthode de calcul	Résultats et remarques
1975, Teissier du Cros (33)	angle de branche diamètre de la plus grosse branche vigueur débourrement	seize arbres adultes avec témoin seize arbres adultes avec témoin seize arbres adultes avec témoin seize arbres adultes avec témoin	leurs descendance mat- ernelles à 11 ans leurs descendance mat- ernelles à 11 ans leurs descendance mat- ernelles à 11 ans leurs descendance mat- ernelles à 11 ans	— — — corrélations parents- moyennes des descen- dances	descendances des arbres + à angle de branche plus fort que celui des témoins aucun gain par rapport au témoin aucun gain par rapport au témoin $r = 0,72^{**}$ à $0,78^{**}$ suivant l'année de notation de l'arbre mère (épiceas vosgiens sélection- nés pour leur vigueur leurs branches courtes et horizon- tales)
1975, Teissier du Cros (34)	débourrement	dix descendances mater- nelles à 9 ans	les mêmes à 4 ans (pépi- nière)	corrélation entre moyen- nes des descendances	$r = 0,62^{*}$ (descendances d'épi- ceas vosgiens se retrouvant dans le dispositif précédent)
1976, Weisgerber et al. (35)	hauteur	quatre cent soixante-trei- ze provenances à 8 ans en plantation	les mêmes à 4 ans sur planches de repiquage	—	classements très proches dans les deux cas (plusieurs disposi- tifs)
1977, Parde (36)	hauteur	provenances d'Europe Centrale à 17 ans	les mêmes à 8 ans	—	la meilleure provenance à 8 ans est la moins bonne à 17 ans. La meilleure à 17 ans est 7 ^e à 8 ans. (dispositif installé au Canada)
non publié Wellendorf et Olesen (37)	densité du bois	arbres de 33 ans	copies végétatives de 18 ans	corrélation ortet-ramet	$r = 0,56^{*}$ (13 ddl)

Un nombre important de références sont empruntées à l'ouvrage de NANSON (1968) : les 11 premières et la 14^e. Dans de nombreux cas, des calculs ont été effectués par nous-mêmes à partir des données de bases présentes dans les articles.

On peut, caractère par caractère, faire les observations suivantes qui sont naturellement à considérer avec circonspection lorsque les références sont peu nombreuses :

- débourrement : tous les auteurs notent une excellente liaison juvénile-adulte (huit références sur huit) ;
- densité du bois : bonne stabilité (trois références sur trois) ;
- hauteur : les liaisons sont relativement bonnes, moins étroites cependant que pour les deux caractères précédents (vingt et une références sur vingt-sept) ;
- résistance aux gaz polluants : bonne stabilité génotypique (une référence) ;
- fréquence des pousses d'août : pas de stabilité (une référence) ;
- épaisseur de l'écorce : bonne stabilité (une référence) ;
- angle de branche : assez bonne stabilité (deux références) ;
- diamètre de la plus grosse branche : pas de stabilité (une référence).

Le travail dont nous présentons maintenant les résultats a pour but de préciser les liaisons phénotypiques juvénile-adulte chez l'épicéa pour la densité du bois et l'accroissement sur le diamètre. Nous en soulignerons l'intérêt pratique, au plan sylvicole notamment.

Il s'agit en fait d'une étude préliminaire faisant partie d'un projet plus vaste concernant un test clonal dont les résultats seront publiés prochainement. Incidemment, nous discuterons de quelques corrélations entre caractères.

1. — Matériel et méthodes

1.1. — Matériel végétal et dispositifs expérimentaux

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

Après élevage en pépinière, deux tests de descendances ont été installés dans les arboretums d'Amance et de La Sivrite proches de Nancy ; leurs caractéristiques principales sont rappelées au tableau 2 *. En 1957, Bouvarel et Lemoine ont sélectionné dans les tests de descendances cinquante et un individus au total répartis dans toutes les familles, mais en nombre inégal (de un à sept suivant les descendances) sur les critères suivants : hauteur totale et, dans une moindre mesure, circonférence, résistance aux nématodes (*Pristiphora abietina*) à Amance ; bien qu'il ait été observé, le

* L'absence de répétitions constitue la faiblesse majeure de ce dispositif.

débourrement végétatif n'a pas été retenu. L'intensité de sélection varie suivant les descendance de 3 à 22 p. 100 ; en moyenne elle est de 10 p. 100.

TABLEAU 2

Description des dispositifs expérimentaux
Description of experimental plots

Lieu	Année de plantation	Espacement	Nombre de descendance (ou de clones)	Dispositif expérimental
Amance	1943	2 m × 2 m	8	20 à 45 arbres par descendance
La Sivrite	1943	1,5 m × 1,5 m	4 ⁽¹⁾	40 à 120 arbres par descendance

⁽¹⁾ 2 descendance sont communes à chaque station.

1.2. — Caractères mesurés ou observés

Le tableau 3 récapitule les caractères observés et l'échantillonnage correspondant. On remarque qu'une grande partie des mesures n'a été réalisée que sur les individus sélectionnés.

On peut préciser les points suivants concernant la détermination des infradensités et des densités :

Les infradensités ont été obtenues sur des carottes de sondage prises à 1,30 m de hauteur dont on a découpé des tronçons correspondant aux âges qui nous intéressaient. L'âge du cerne est déterminé en notant sa position par rapport à la moelle (le cerne de un an est le premier accroissement voisin de la moelle) de sorte que, la croissance en hauteur des arbres étant variable et malgré la simultanéité d'installation de tous les plants, les cernes indexés la même année n'ont pas forcément le même âge.

L'infradensité qui est le rapport P_0/V_s (poids anhydre rapporté au volume saturé) est obtenue grâce aux poids anhydre P_0 et saturé P_s du même échantillon en utilisant la formule de Keylwerth (1954) :

$$\frac{P_0}{V_s} = \frac{1}{\frac{P_s}{P_0} - 0,347}.$$

Un problème se posait pour le prélèvement des carottes de sondage à La Sivrite du fait des écartements différents entre les lignes de la même famille (1,50 m) et entre celles correspondant à deux familles différentes (3 m). On pouvait s'attendre à observer une anisotropie de gradient perpendiculaire aux lignes ; des phénomènes de ce genre sont très fréquemment cités dans la littérature (Polge et Illy, 1967 ; Janin, 1973 ; Thoby, 1975). Pour cette raison, dans cette parcelle, les échantillons ont été prélevés perpendiculairement aux lignes ; les données obtenues sur les éprouvettes de La Sivrite sont les moyennes des valeurs correspondant aux deux demi-carottes (ce, pour

TABLEAU 3

Caractères observés dans les différents dispositifs ; échantillonnage
 Characteristics observed in the two experimental plots ; sampling

Caractères	Années de mesure	Echantillons	Notations	Observations
Test de descendances Amance	● infradensité	—	—	carottes de sondage prélevées en 1976
	● densité et largeur cerne par cerne	toutes années de la moelle à l'écorce (vingt-cinq cerne env.)	—	par microdensitométrie sur carottes de sondage
	● circonférence	1956-1976	—	par microdensitométrie sur carottes de sondage
	● hauteur	1956	—	par microdensitométrie sur carottes de sondage
	● dégâts de nématodes (<i>Pristiphora abietina</i>)	1952	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégâts
	● dégâts de gelée	1953	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégâts
	● note de débourrement	1955	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet
	● note de débourrement	1951-1954	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet
	● hauteur	1949 à 1954-1968	—	—
	● circonférence	1957/59/61/68	—	—
Test de descendances La Sivrite	● infradensité	—	—	sur carottes de sondage prélevées en 1976
	● densité et largeur cerne par cerne	toutes années de la moelle à l'écorce (vingt-cinq cerne env.)	—	par microdensitométrie sur carottes de sondage
	● circonférence	1976	—	—
	● hauteur	1956	—	—
	● dégâts de gelée	1953	0 à 5	note croissant avec l'importance des dégâts
	● note de débourrement	1953	0 à 5	note croissant avec la précocité du sujet

les infradensités observées sur des tranches de quatre années, mais également pour les variables notées au densitomètre : voir plus avant).

A Amance, la plantation ayant été effectuée à 2 m en tous sens, et étant en outre bien protégée des vents dominants par les peuplements avoisinants, seule une demi-carotte a été prise sur la face nord des arbres, parallèlement aux lignes.

Par la suite, ayant besoin d'apprécier l'infradensité en 1957, date de la sélection, et également en 1976, on a prélevé de nouvelles carottes traversant l'arbre de part en part et parallèlement aux lignes (direction neutre) tant à Amance qu'à La Sivrite; ceci nous permettait d'éviter de mêler dans nos calculs des chiffres qui représentent une moyenne de deux données (La Sivrite) ou une donnée simple (Amance). Par « infradensité 1956 », on doit donc entendre celle de la carotte entière ; par « infradensité 1976 » celle du même échantillon privé à ses deux extrémités du bois formé de 1957 à 1976.

Les densités et les largeurs des accroissements annuels ont été obtenues par analyse densitométrique selon la méthode établie par Polge (1966) ; les carottes, après avoir été amenées à un taux d'humidité de 10 p. 100 environ, ont été radiographiées dans les conditions expérimentales qui suivent :

- distance émetteur-éprouvette : 2,50 m,
- tension : 15 kV,
- intensité : 20 mA,
- temps d'exposition : 4'30".

On se reportera au travail de Thoby (1975, *op. cit.*) qui explique la détermination des densités moyennes de cernes à partir des courbes densitométriques.

2. — Résultats et discussion

L'absence de dispositif statistique, la présence des familles dans deux stations différentes ne permettent pas de séparer d'éventuels effets génétiques de ceux du milieu. On étudiera seulement les liaisons juvénile-adulte pour la densité et la largeur de cerne, ainsi que les relations largeur-densité en considérant les corrélations intra-familles r_e qui sont débarrassées d'un effet « famille » difficile à caractériser (ce qui permettra de traiter ensemble les données provenant d'Amance et de La Sivrite).

Les calculs réalisés ont été des analyses de variance-covariance à un facteur, l'effet contrôlé étant celui de la descendance.

On sait que les variances et covariances intra-familles ainsi calculées sont très voisines des variances et covariances phénotypiques d'où l'assimilation de r_e à un coefficient de corrélation phénotypique. En effet, dans le cas de familles de demi-frères — en admettant il est vrai certaines hypothèses qui ne sont peut-être pas toutes satisfaites ici (panmixie notamment) — on a :

$$\sigma_e^2 = \frac{3}{4} V_A + V_D + V_E.$$

On voit que σ_e^2 est très proche de la variance phénotypique égale par définition à $V_A + V_D + V_E$ (avec V_A , V_D et V_E respectivement variances des effets génétiques additifs, génétiques non additifs et dus à l'environnement).

Remarque importante. — Effet éventuel de la sélection phénotypique de 1957 sur les corrélations calculées.

Le tableau 4 présente les liaisons intra-descendances calculées pour un certain nombre de caractères relevés à la fois sur les arbres sélectionnés et la population dans son ensemble. Il montre que les liaisons sont très voisines dans les deux cas hormis peut-être celles de la hauteur 1956 avec la circonférence prise la même année (+ 0,266 NS et + 0,655 **). Ceci est sans doute dû à la diminution pour la hauteur 1956 de la variance intradescendance à la suite de la sélection.

TABLEAU 4

Corrélations intrafamiliales calculées entre différents caractères
Intraprogeny correlations calculated between various characteristics

	Note de débourrement 1955	Dégâts de némates 1952	Hauteur 1956	Circonférence 1956	Circonférence 1976	Infradensité 1956	Infradensité 1976
Dégâts de gelée 1953	+ 0,362 NS + 0,330 **	— 0,386 * — 0,537 **	+ 0,006 NS — 0,036 NS	+ 0,015 NS — 0,146 NS	+ 0,098 NS — 0,066 NS	— 0,014 NS + 0,026 NS	— 0,162 NS — 0,062 NS
Note de débourrement 1955		— 0,507 ** — 0,429 **	+ 0,064 NS + 0,181 *	— 0,441 * — 0,036 NS	— 0,127 NS + 0,128 NS	+ 0,150 NS — 0,199 *	+ 0,050 NS — 0,231 **
Dégâts de némates 1952			— 0,067 NS — 0,149 NS	+ 0,256 NS + 0,124 NS	— 0,090 NS — 0,045 NS	— 0,116 NS — 0,102 NS	+ 0,004 NS — 0,008 NS
Hauteur 1956				+ 0,266 NS + 0,655 **	+ 0,676 ** + 0,526 **	— 0,109 NS — 0,156 NS	— 0,214 NS — 0,168 *
Circonférence 1956					+ 0,602 ** + 0,598 **	— 0,576 ** — 0,334 **	— 0,549 ** — 0,348 **
Circonférence 1976						— 0,322 NS — 0,312 **	— 0,452 * — 0,475 **
Infradensité 1956							+ 0,825 ** + 0,802 **

Chiffres droits : calculs concernant les arbres sélectionnés (first numbers : correlations for the selected trees).
 Chiffres italiques : calculs concernant toute la population de départ (second numbers : correlations for the whole original population).

Seuils de signification :

Chiffres droits : 25 degrés de liberté : 0,381 (5 p. 100), 0,487 (1 p. 100).

Chiffres italiques : 151 degrés de liberté : 0,159 (5 p. 100), 0,208 (1 p. 100).

Notons aussi quelques différences pour la liaison de la note de débourrement avec, d'une part la circonférence 1956, et d'autre part les infradensités 1956 et 1976. Pour ce dernier cas, il semble que dans la population de départ, une note de débourrement forte (débourrement précoce) soit alliée à une faible densité ; cette liaison, qui n'existe pas chez les arbres sélectionnés, est assez différente de celle communément trouvée dans la littérature (Lacaze et Polge, 1970).

2.1. — Caractères mesurés âge par âge au densitomètre : densité et largeur de cerne

Les cernes sont classés suivant leur âge à partir de la moelle. On notera respectivement D_n et L_n les densités et largeur du cerne d'âge n . Pour les deux parcelles (Amance et La Sivrite), on a étudié quarante-cinq arbres appartenant à dix familles dont les caractéristiques D_n et L_n ont été relevées de 6 à 26 ans (douze à La Sivrite, trente-trois à Amance).

Pour des raisons techniques (essentiellement parce que la carotte de sondage ne passait pas exactement au cœur de l'arbre), D_n et L_n n'ont pas été relevées dès l'âge 1 ; on a observé cependant D_3 et L_3 sur vingt-deux individus (groupés en huit familles), D_4 et L_4 sur trente-sept arbres (dix familles), D_5 et L_5 sur quarante-trois (dix familles) également).

On a déjà fait remarquer que, du fait de la croissance inégale des arbres en hauteur, le bois d'un âge donné n'est pas formé la même année pour tous les individus, même s'ils ont été plantés simultanément. Par conséquent, il est possible que, par suite de l'influence plus ou moins forte des variations climatiques annuelles, les corrélations

FIG. 1. — Evolution avec l'âge de la densité et de la largeur de cerne. Moyennes générales portant sur les arbres sélectionnés d'Amance et de La Sivrite.

- 3 ans : 22 individus,
- 4 ans : 37 individus,
- 5 ans : 43 individus,
- 6 à 26 ans : 45 individus.

Variation of ring wood density and ring width according to age. General mean calculated for selected trees in Amance and La Sivrite.

calculées soient plus faibles que celles obtenues avec des carottes de sondage présentant le même nombre d'accroissements depuis la moelle ; ceci contribue à donner à nos résultats une portée plus générale.

2.11. Evolution de la densité et de la largeur de cerne avec l'âge.

La figure 1 montre une augmentation assez régulière de la densité avec l'âge qui se poursuit encore vers 20-25 ans, après avoir chuté jusqu'à l'âge de six années qui correspond sans doute à la limite du bois juvénile. Ce phénomène a déjà été observé par Polge (1964) sur la même essence. La largeur du cerne, après une baisse vers 7 à 8 ans, ne semble pas manifester de tendances particulières à un âge plus avancé. Notons que le pic observé vers 15-16 ans correspond peut-être à l'effet de l'éclaircie de 1959 à Amance (cette année-là, les tiges présentaient entre douze et quatorze cernes).

2.12. Liaisons densité-largeur.

La figure 2 montre que, malgré une « tendance » négative des liaisons entre D et L, seules quatre valeurs sont statistiquement non nulles aux âges suivants : 8, 9, 22 et 23 ans. Ceci semblerait contradictoire, d'une part avec l'opinion générale des forestiers et chercheurs, d'autre part avec certains résultats du tableau 4 qui indiquent

FIG. 2. — Liaisons suivant les âges entre densité et largeur de cerne. Arbres sélectionnés d'Amance et de La Sivrite.

Seuils de signification à 5 p. 100 :

- à 3 ans : 0,497 (14 ddl : 8 familles, 22 observations),
- à 4 ans : 0,367 (27 ddl : 10 familles, 37 observations),
- à 5 ans : 0,334 (33 ddl : 10 familles, 43 observations),
- de 6 à 26 ans : 0,325 (35 ddl : 10 familles, 45 observations).

Relationships between ring wood density and ring width in terms of age. Selected trees in Amance and La Sivrite.

des liaisons infradensité — circonférence négatives en 1956 et 1976 et ce, aussi bien dans la population des ortets sélectionnés que dans celle de départ. En fait, ceci s'explique par la nature cumulative du caractère circonférence. Notons également qu'aucune évolution des valeurs observées ne se manifeste de façon systématique avec l'âge.

Nous signalerons toutefois au lecteur qu'il est nécessaire d'être circonspect dans l'interprétation des tests statistiques vis-à-vis d'hypothèses concernant une succession de coefficients de corrélation ; s'il est vrai par exemple que la corrélation largeur $\times$ densité n'est pas statistiquement différente de zéro au seuil de 5 p. 100 à chacun des âges considérés (sauf 8, 9, 22 et 23 ans), on ne peut en déduire au niveau global, c'est-à-dire en considérant les âges dans leur ensemble, l'absence de liaison entre les deux caractères. Cette remarque vaudra pour les résultats des deux paragraphes suivants.

2.13. *Liaisons juvénile-adulte pour la largeur de cerne.*

Remarquons en préambule que le choix du caractère « largeur de cerne » n'est peut-être pas très satisfaisant pour le praticien qui est plus sensible à l'accroissement en surface terrière. La raison en est que les carottes de sondage ne passant pas toutes par le cœur de l'arbre, il était difficile, surtout dans le jeune âge, de calculer ce paramètre qui intègre non seulement la largeur L_n du cerne d'âge n , mais aussi la distance de l'accroissement annuel au cœur de l'arbre, soit $L_1 + L_2 + \dots + L_{n-1}$. On se rend compte également que ce procédé introduirait une liaison « mécanique » entre les largeurs de cernes dues à la prise en compte du terme $L_1 + L_2 + \dots + L_{n-1}$.

Disposant de L pour vingt-quatre cernes (trois à 26 ans), on a calculé deux cent soixante-seize corrélations, certaines entre cernes voisins, d'autres entre cernes très éloignés. Nous en donnons dans la figure 3 un exemple.

Il s'agit des corrélations de L_{26} avec $L_3, L_4, \dots, L_{23}, L_{24}$ d'une part, et de L_{25} avec $L_3, L_4, \dots, L_{23}, L_{24}$ d'autre part. On a préféré utiliser deux cernes âgés plutôt qu'un seul en guise de répétition. L'évolution de r avec l'âge du cerne « jeune » montre que dès 9 ans, la liaison juvénile-adulte est significative. Elle semble atteindre un palier de 0,6 vers l'âge de 14-15 ans ; ce résultat est à rapprocher de l'apparition d'une certaine « cristallisation » des classements individuels avec l'âge.

Ces liaisons sont conformes à celles observées entre les circonférences 1956 et 1976, qui correspondent en gros aux fourchettes d'âges 1 à 10 et 1 à 30 ans à partir de la moelle à la hauteur de prise de la carotte (0,602 ** et 0,598 ** suivant que l'on raisonne ou non sur les arbres sélectionnés : voir tableau 4).

L'éclaircie réalisée en 1959 en faveur de la plupart des arbres sélectionnés (ceux d'Amance), c'est-à-dire en gros lorsque le cerne d'âge 13 (au sens défini par nous) s'est formé, s'est traduite par une amélioration de la croissance en circonférence (5,68 cm de 1959 à 1961 contre 5,19 cm de 1957 à 1959) ; en revanche, il est difficile d'en apprécier l'effet sur les corrélations juvénile-adulte au vu de la figure 3.

Le problème des liaisons juvénile-adulte pour la largeur de cerne est controversée. Sur le Douglas, Reck et Sziklai (1973) ont trouvé sur des arbres dominants des coefficients significatifs et positifs au-delà des cinq premiers cernes ; en revanche, Thoby (1975, *op. cit.*) trouve des résultats différents : sur deux populations âgées de 60 ans environ, la liaison bois de 50 à 60 ans — bois juvénile pour la largeur reste

nulle, que l'on considère dans leur ensemble les 1, 2, 3, ... ou 10 premiers cerne. Sur une autre provenance, la corrélation r entre le bois des 6 à 10 premières années et celui formé de 20 à 30 ans est même négative. Comme le note cet auteur, ces résultats doivent être très liés aux conditions de traitement sylvicole (et sans doute aussi à l'échantillon étudié).

FIG. 3. — Liaisons juvénile-adulte pour la largeur de cerne suivant les âges. Arbres sélectionnés d'Amance et de La Sivrite.

- — — liaisons bois de 3, 4, 5, ..., 24 ans avec bois de 25 ans,
- — — liaisons bois de 3, 4, 5, ..., 24 ans avec bois de 26 ans.

Seuils de signification à 5 p. 100 :

- 3 ans avec 25 et 26 ans : 0,497 (14 ddl),
- 4 ans avec 25 et 26 ans : 0,367 (27 ddl),
- 5 ans avec 25 et 26 ans : 0,334 (33 ddl),
- 6, 7, ..., 24 ans avec 25 et 26 ans : 0,325 (35 ddl).

Juvenile-mature relationships for ring width according to age. Selected trees in Amance and La Sivrite.

2.14. Liaisons juvénile-adulte pour la densité.

La figure 4 présente les résultats exactement comme sur la figure 3. A la différence de la largeur de cerne, une bonne corrélation avec la densité du bois d'une vingtaine d'années se manifeste dès le 3^e cerne près de la moelle. Dès cet âge, le coefficient de corrélation « plafonne » vers 0,50 avec toutefois certaines valeurs non significatives.

Les résultats concordent avec ceux de Thoby (1975, *op. cit.*) sur Douglas qui note, pour deux des trois provenances étudiées, des corrélations significatives en prenant

FIG. 4. — Liaisons juvénile-adulte pour la densité suivant les âges. Arbres sélectionnés d'Amance et de La Sivrite.

Juvenile-mature relationships for ring wood density according to age. Selected trees in Amance and La Sivrite.

le cerne d'âge « un » pour le bois juvénile, ainsi que l'existence d'un palier à mesure que l'âge du bois jeune s'accroît. Le tableau 4 montre une corrélation très forte entre infradensités 1956 et 1976 ; elle dépasse sensiblement les valeurs que nous notons avec les densités de cerne. Il peut y avoir plusieurs explications à ce phénomène :

- la mesure de l'infradensité est plus précise que celle de la densité,
- l'échantillon sur lequel on mesure l'infradensité 1956 est un tronçon de la carotte servant à obtenir l'infradensité 1976 : la liaison a donc un certain aspect « mécanique »,
- le fait de considérer plusieurs cernes (environ 10 et 30 respectivement pour les infradensités 1956 et 1976) atténue les fluctuations climatiques pouvant affecter la densité des cernes d'une année à l'autre et qui doivent contribuer à diminuer les corrélations « âge par âge ».

Ces deux arguments jouent également pour les comparaisons entre les corrélations circonférences 1956 et 1976 d'une part, L_n ($L_n < 10$ ans) et L_{25} ou L_{26} d'autre part. Le coefficient r atteint 0,60 environ dans le premier cas, 0,40 dans le second (liaison entre cernes de 10 ans et de 25 ou 26 ans).

2.15. Les corrélations canoniques juvénile-adulte.

Il peut fort bien arriver que l'information fournie par un seul accroissement annuel proche de la moelle ne soit pas suffisante pour en déduire le caractère du bois adulte, lui-même connu par un seul cerne. Ceci se traduit alors par des liaisons non significatives (voir fig. 3 et 4).

Il n'est pas impossible cependant qu'en considérant une ou plusieurs caractéristiques d'un ou plusieurs cernes, à la fois côté moelle et côté écorce, on puisse arriver à obtenir des corrélations différant statistiquement de zéro.

En ne prenant en compte que la largeur de cerne (ou la densité), on pourrait

calculer côté moelle et côté écorce des moyennes sur plusieurs années. Cette méthode a été utilisée notamment par Thoby (1975, *op. cit.*) ; cependant, elle met sur un « pied d'égalité » les différents cerne ; on admet par exemple que celui d'âge 1 qui représente un volume très faible dans l'arbre « compte » autant qu'un autre d'âge plus élevé. Si l'on pense caractériser les cerne, non plus par la seule largeur (ou densité), mais par la largeur et la densité prises ensemble, ou même par une série de caractéristiques des cerne (composantes densitométriques par exemple), on voit que la méthode ci-dessus ne peut être employée.

L'analyse de corrélations canoniques fournit une méthode originale pour aborder le problème du déterminisme juvénile de la structure des accroissements annuels. Le principe en est rappelé par Bachacou et Berndt (1975) qui présentent en outre le programme ANACA (illustré d'un exemple) mis en place par eux à la Station de Biométrie du C.N.R.F. ; il permet d'estimer les liaisons entre deux groupes de variables dites « de gauche » et « de droite » (« juvéniles » et « adultes » pour le cas qui nous intéresse). En gros, il s'agit de chercher les deux combinaisons linéaires (des variables de droite/variables de gauche) qui présentent entre elles la plus forte corrélation. Ce sont les deux nouvelles variables obtenues appelées premières variables canoniques de gauche et de droite qui expriment la liaison linéaire optimale (ρ maxi) existant entre les deux groupes de variables. On peut ensuite déterminer de nouvelles variables canoniques (i.e. combinaisons linéaires de corrélation maximale) indépendantes de celles qui précèdent. Ainsi se révèlent successivement des liaisons indépendantes de corrélations décroissantes, dont le caractère significatif pourra être testé et dont l'interprétation pourra être facilitée par des descriptions graphiques des données.

Les corrélations canoniques observées sont testées à l'aide d'un test χ^2 . Le programme « ANACA » donne également les expressions des variables canoniques par rapport aux variables initiales et les saturations, c'est-à-dire les liaisons entre variables canoniques et variables de départ. Ces dernières sont très importantes car elles permettent d'interpréter les corrélations canoniques et de regarder dans quel sens interviennent les caractères initiaux.

Dans le cas particulier de cette étude, on a travaillé sur les « résidus », c'est-à-dire les écarts des valeurs individuelles à leur moyenne de famille (le programme ANACA ne prévoit pas en effet de liaisons au sens inter et intra). On obtient donc des corrélations proches des corrélations « intra » calculées plus haut.

Il est important de souligner que les variables canoniques — de gauche ou de droite — sont des combinaisons linéaires des variables de départ. Le choix d'un modèle linéaire indique un certain *a priori* qui n'est toutefois pas trop audacieux lorsqu'il s'agit de variables de même caractère (largeur ou densité de cerne sur plusieurs années). Il l'est davantage, surtout aux yeux du praticien qui s'intéresse au produit $D \times L$, lorsque, comme nous le verrons, nous nous pencherons sur une combinaison linéaire de ces deux variables.

On a pris successivement des nombres d'années croissants pour les variables « juvéniles » et « adultes », d'abord un an (cerne d'âges 5 et 26), puis 2 ans (cerne d'âges 5 et 6 d'une part, et 25 et 26 d'autre part), puis 3 ans (cerne d'âges 5, 6, 7 et 24, 25, 26) ..., le premier cas étant à rapprocher des calculs effectués précédemment. On a considéré successivement la largeur seule, la densité seule et les deux ensemble. Afin d'alléger la présentation des résultats, seul « ρ maxi » a été donné.

Les résultats résumés par la figure 5 montrent clairement une augmentation régulière de la corrélation canonique avec le nombre de cernes pris en compte, et ce pour les trois courbes, celle correspondant à la largeur et à la densité prises simultanément ayant en tous points une ordonnée supérieure aux deux autres. Pour la largeur, les valeurs deviennent significatives à partir de quatre cernes (âge 5 à 8 et 23 à 26), alors qu'elles le sont pour D ainsi que pour D et L avec un seul cerne. La différence de comportement entre D et L n'est pas surprenante si l'on se reporte aux figures 3 et 4.

FIG. 5. — Evolution des corrélations canoniques avec le nombre d'années prises en compte (Nombre d'années à gauche = nombre d'années à droite). Age minimum : 5 ans, âge maximum : 26 ans ; nombre d'individus : 43.

Remarque. — Les points d'abscisse 1 pour la densité et la largeur correspondent à des corrélations simples.

Variation of canonic correlations according to the number of year (Number of years « on the left » = number of year « on the right ») ; minimum age : 5 years ; maximum age : 26 years ; number on individuals : 43.

Remark. — The points with abscissa 1 for wood density and ring width correspond to correlations between two characteristics.

Dans les trois cas, les valeurs tendent vers 1 assez rapidement, plus vite pour D + L que pour les deux autres très voisines dès que le nombre d'années dépasse 4. En prenant simultanément densité et largeur de 5 à 12 ans, il est possible de juger très exactement les caractéristiques du bois formé entre 18 et 26 ans (corrélations pratiquement égales à 1).

L'interprétation des variables canoniques est assez délicate. A titre d'exemple, on examinera le cas d'un nombre d'années égal à 4.

Pour la densité, les saturations sont positives et très fortes (maximum 0,883, minimum 0,621) ; tous les cernes « jeunes » ont donc un même « poids », d'où l'intérêt d'une sélection précoce pour des valeurs fortes. Pour la largeur, les corrélations entre variables canoniques et variables initiales sont presque toutes négatives (sept cas sur

huit) ; en valeurs absolues, elles sont très différentes (0,077 à 0,950). Si globalement cela ne contredit pas les résultats de la figure 3, certains âges contribuent donc plus que d'autres à « marquer » la ressemblance entre bois jeune et bois adulte du point de vue de ce caractère, d'où la possibilité d'interprétations biologiques intéressantes : un certain nombre d'arbres ayant formé leur bois de même âge la même année, il est possible que les corrélations fortes correspondent à des années de formation du bois jeune semblables climatiquement à celles de formation du bois adulte. C'est la première explication qui vient à l'esprit, mais il se peut également que certains âges aient un rôle particulier. Il serait bon alors de reprendre un travail de ce genre sur un autre matériel afin de savoir si le phénomène est reproductible. L'effet de la compétition serait également assez intéressant à considérer afin de nous apprendre si certains cerne, avant ou après éclaircie, marquent plus que d'autres la ressemblance jeune-adulte.

Enfin, en prenant en considération D et L simultanément, on observe des saturations fortes avec D, faibles pour L tant « à droite » qu'« à gauche », ce qui démontre la contribution plus importante de la densité à la corrélation canonique. Ceci est conforme à l'allure des trois courbes de la figure 5. On pourra regretter cependant de ne pas avoir disposé de cerne encore plus proches de la moelle qui auraient permis de juger de l'intérêt de sélections phénotypiques encore plus précoces que celles discutées ici.

On peut s'interroger pour conclure sur l'intérêt en l'espèce de l'utilisation de la méthode. Sur un plan très pratique, il est évident qu'il vaut mieux raisonner sur des caractères juvéniles ou adultes qui présentent une signification économique : densité, diamètre (voir tabl. 4), volume, masse de bois produite à un âge donné, ou bien si l'on dispose de D et L âge par âge en pondérant chaque cerne suivant le volume qu'il occupe dans l'arbre. On observe alors des corrélations qui peuvent guider le sylviculteur dans une opération d'éclaircie par exemple (pour la densité, ceci pose quelque problème technique). Pour le praticien, le vrai problème consiste en effet à estimer un caractère intéressant à retenir à l'âge adulte à partir du meilleur prédicteur juvénile qui peut d'ailleurs être multivariable.

L'analyse de corrélation canonique sert davantage à étudier la structure de corrélation entre deux ensembles de variables, qui peuvent être de nature très différente à droite comme à gauche, et orienter éventuellement le choix de régressions simple ou multiple particulières (en vue de la prévision).

2.2. — *Liaisons juvénile-adulte pour l'infradensité (tabl. 5)*

La mesure de l'infradensité permettait d'étudier le bois situé au voisinage immédiat de la moelle ne pouvant être exploré par microdensitométrie.

Les carottes de sondage, qui avaient été radiographiées, ont été découpées, après repérage et datation des cerne, en morceaux comptant quatre accroissements annuels (1 à 5 ans, 6 à 9 ans, 10 à 13 ans, 14 à 17 ans, 18 à 21 ans, 22 à 25 ans, 26 à 29 ans).

Les corrélations sont relativement proches de celles observées dans la figure 4. Cependant, pour le bois de 1 à 5 ans, trois liaisons sont non significatives et une significative à 5 p. 100 seulement.

TABLEAU 5

*Liaisons juvénile-adulte pour l'infradensité suivant l'âge du bois.
Arbres sélectionnés d'Amance et de La Sivrite*

*Juvenile-mature relationships for wood basic density in terms of age.
Selected trees in Amance and La Sivrite*

	Bois de 6 à 9 ans	Bois de 10 à 13 ans	Bois de 14 à 17 ans	Bois de 18 à 21 ans	Bois de 22 à 25 ans	Bois de 26 à 29 ans
Bois de 1 à 5 ans	0,490 **	0,535 **	0,322 NS	0,130 NS	0,376 *	0,306 NS
Bois de 6 à 9 ans		0,489 **	0,623 **	0,520 **	0,474 **	0,405 NS
Bois de 10 à 13 ans			0,564 **	0,517 **	0,575 **	0,646 **
Bois de 14 à 17 ans				0,673 **	0,647 **	0,557 *
Bois de 18 à 21 ans					0,614 **	0,736 **
Bois de 22 à 25 ans						0,805 **

31	31	31	31	28	13
	32	32	32	29	14
		32	32	29	14
			32	29	14
				29	14
					13

Nombre de degrés
de liberté des corrélations

NS : non significatif.
* : significatif à 5 p. 100.
** : significatif à 1 p. 100.

Ceci est sans doute dû au fait que sont pris en compte ici les cernes d'âges 1 et 2 qui n'étaient pas représentés dans les calculs faisant intervenir la densité de cerne (le premier accroissement observé avait 3 ans); ceci est d'ailleurs confirmé par les travaux de Reck et Sziklai (1973, *op. cit.*) et Thoby (1975, *op. cit.*) sur le Douglas, qui trouvent des corrélations juvénile-adulte supérieures en supprimant le bois des trois ou quatre premiers cernes.

2.3. — Liaisons entre d'autres caractères

Elles sont présentées dans le tableau 6 qu'il faut rapprocher du tableau 4. Pour les critères auxométriques, seuls les accroissements courants ont été mentionnés.

On peut remarquer les corrélations très fortes entre les notes de débourrement d'une année à l'autre, entre les infradensités 1956 à 1976 et également entre les accroissements courants sur la circonférence. Entre les accroissements en hauteur, aucun coefficient n'est significatif, ce qui est étonnant.

Aucune liaison défavorable infradensité-débourrement végétatif n'apparaît; en revanche, la tendance de la corrélation infradensité - accroissement en circonférence est assez nettement négative, bien que rarement significative. Toutefois, avec les

TABLEAU 6

Corrélations intrafamiliales. Arbres sélectionnés d'Amance

Intraproxy correlations. Selected trees in Amance

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	-0,386	-0,585	-0,505	-0,567	-0,461	-0,507	-0,116	+0,004	+0,361	-0,180	-0,212	-0,328	-0,366	-0,017	-0,315	+0,001	-0,241	-0,199	-0,123
2		+0,488	+0,473	+0,532	+0,609	+0,362	-0,014	-0,162	-0,145	+0,152	+0,666	+0,186	+0,073	+0,007	-0,068	+0,085	+0,110	-0,007	+0,112
3			+0,855	+0,797	+0,813	+0,795	+0,217	+0,076	-0,255	+0,218	+0,406	+0,212	+0,223	+0,124	+0,033	-0,101	-0,040	-0,108	-0,194
4				+0,844	+0,810	+0,756	+0,015	-0,110	-0,174	+0,242	+0,496	+0,135	+0,334	-0,028	+0,210	+0,030	+0,203	+0,057	-0,033
5					+0,900	+0,775	+0,059	-0,126	-0,268	+0,158	+0,438	+0,173	+0,408	+0,334	+0,311	+0,128	+0,320	+0,144	+0,116
6						+0,766	+0,162	-0,064	-0,267	+0,094	+0,582	+0,135	+0,431	+0,236	+0,187	+0,214	+0,198	+0,128	+0,095
7							+0,150	+0,050	-0,511	+0,097	+0,396	+0,312	+0,303	+0,167	+0,132	-0,018	+0,076	-0,058	-0,108
8								+0,825	-0,215	-0,043	+0,223	+0,227	+0,111	+0,110	-0,339	-0,043	-0,323	-0,194	-0,116
9									-0,039	+0,086	+0,093	+0,166	-0,112	-0,029	-0,450	-0,167	-0,421	-0,287	-0,300
10										+0,200	-0,179	-0,342	-0,426	-0,031	+0,009	-0,140	-0,067	+0,038	-0,081
11											+0,157	+0,127	-0,088	-0,070	-0,350	+0,050	-0,002	-0,102	-0,099
12												-0,008	+0,236	-0,060	-0,019	+0,264	+0,239	+0,204	+0,278
13													+0,222	-0,245	+0,015	+0,161	+0,143	-0,081	+0,174
14														+0,132	+0,408	+0,449	+0,440	+0,415	+0,472
15															+0,249	-0,185	+0,044	+0,108	+0,027
16																+0,106	+0,629	+0,535	+0,563
17																	+0,677	+0,594	+0,704
18																		+0,818	+0,842
19																			+0,751

1 = dégâts de nématodes 1952
2 = dégâts de gelée 1953
3 = note de débourrement 1951
4 = note de débourrement 1952
5 = note de débourrement 1953
6 = note de débourrement 1954
7 = note de débourrement 1955
8 = infradensité 1956
9 = infradensité 1976
10 = hauteur 1950 — hauteur 1949
11 = hauteur 1951 — hauteur 1950
12 = hauteur 1952 — hauteur 1951
13 = hauteur 1953 — hauteur 1952
14 = hauteur 1954 — hauteur 1953
15 = hauteur 1956 — hauteur 1954
16 = circonférence 1957 — circonférence 1956
17 = circonférence 1959 — circonférence 1957
18 = circonférence 1961 — circonférence 1959
19 = circonférence 1967 — circonférence 1961
20 = circonférence 1976 — circonférence 1968

Seuils de signification du coefficient de corrélation (25 degrés de liberté)
0,381 (5 p. 100), 0,487 (1 p. 100)

Chiffres italiques : corrélations significatives à 5 p. 100.

variables cumulées (circonférence 1956 et 1976 du tableau 4), cette liaison apparaît franchement défavorable.

Il faut noter également des coefficients positifs entre dégâts de gelée 1953 et note de débourrement (ce qui est logique : plus l'arbre est précoce, plus les dégâts sont importants) et négatifs entre dégâts de nématodes et débourrement : les larves attaquent plus volontiers les arbres tardifs. Le phénomène est assez délicat à interpréter. Dans le Nord-Est de la France (CTGREF, 1975), les adultes émergent du sol après leur métamorphose vers la fin avril et pondent quasi immédiatement dans les jeunes aiguilles venant de se libérer des écailles du bourgeon. L'éclosion a lieu rapidement et les « fausses chenilles » s'alimentent sur les aiguilles de l'année du début mai à la mi-juin avant de tomber à terre, de s'enfouir et de s'entourer d'un cocon. Les arbres précoces ayant débourré suffisamment tôt auraient leurs aiguilles assez lignifiées pour n'être plus appétents. Ces résultats confirment les observations faites antérieurement sur une plantation comparative de provenances d'Epicéa (Bouvarel et Lemoine, 1957).

Ces considérations peuvent expliquer les excellentes liaisons entre l'accroissement en hauteur 1952 (année de forte attaque de nématodes) et toutes les notes de débourrement. Le fait que les corrélations n'apparaissent plus aussi nettement avec les pousses des années suivantes (sans attaque de nématodes) indique bien que les arbres débourrant tôt poussent plus vite que les sujets tardifs du fait qu'ils intéressent moins que les autres les ravageurs et non pas parce que leur saison de végétation commence plus tôt.

Conclusion

Malgré la médiocre qualité statistique du dispositif étudié qui nous a interdit une décomposition de la covariance phénotypique, ce travail a apporté des informations intéressantes.

Un apport original a été constitué par l'utilisation des corrélations canoniques : la prise en compte de plusieurs accroissements au voisinage du cœur et de l'écorce a permis de mettre en évidence pour la densité et la largeur de cernes des liaisons juvénile-adulte assez fortes pour les deux caractères, qui sont la marque d'un déterminisme assez précoce. Ceci n'apparaissait pas aussi nettement lorsqu'on considérait les corrélations classiques sur la largeur d'accroissement, y compris en prenant plusieurs cernes « jeunes » et « adultes ». Le problème de l'interprétation des variables canoniques « jeune » et « adulte » reste cependant difficile pour la largeur de cerne.

Certains autres résultats méritent d'être soulignés :

— la sélection phénotypique individuelle précoce pour la densité semble possible, à l'issue de quelques années de plantation. Elle pourrait intervenir à l'occasion des éclaircies à condition toutefois de disposer d'une méthodologie très simple d'évaluation (la mesure du couple de torsion n'est pas très adaptée sur des tiges de faible diamètre) ;

— la liaison phénotypique débourrement - densité ne semble pas défavorable ; il en va différemment pour la liaison densité - vigueur. Pour ce dernier couple de caractères, des recherches permettant de chiffrer l'impact économique de la sélection pour l'un ou l'autre des caractères sont indispensables ;

— enfin, l'antinomie tardiveté du débourrement végétatif, sensibilité aux némates semble difficile à contourner ; il faudrait pouvoir vérifier s'il existe des individus échappant à cette loi, et si leur résistance peut être liée à un certain profil biochimique (monoterpènes par exemple). Là encore, des recherches complémentaires semblent nécessaires ; l'importance des dégâts de némates dans les plantations d'Épicéa à basse altitude le justifierait.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Summary

Phenotypic juvenile-mature correlations for wood density and vigor in Norway spruce

Following an extensive bibliographical review of juvenile-mature correlations for various characteristics in Norway spruce, the authors calculated these relationships in a 30 year-old stand. The characteristics studied were ring width and wood density obtained by means of microdensitometry.

Correlations between juvenile and old rings were studied at various juvenile stages ; unlike diameter growth, and considering one ring only, prediction of wood density seems possible at an early juvenile stage.

The canonical analysis was applied to the study of relationships between groups of juvenile and old rings. The advantages of this method with respect to usual correlations are discussed.

The unfavorable relationship between wood density and vigor is confirmed but the antagonism between the lateness of flushing and the high level of wood density is not verified.

It seems that the latest flushing individuals also are the most sensitive to *Pristiphora abietina*.

Zusammenfassung

Die phenotypischen Korrelationen zwischen Jugend- und Reifestadium für die Holzdichte und Wuchskraft bei der Fichte

Nach einer umfangreichen Literaturübersicht über die Korrelationen zwischen Jugend- und Reifestadium für verschiedene Merkmale bei der Fichte, haben die Autoren diese Beziehungen in einem um dreissig Jahre alten Bestand bestimmt, indem sie die durch mikrodensitometrische Messungen einzeln für jeden Jahrring gewonnenen Breiten und Dichten berücksichtigen.

Die Korrelationen zwischen den jungen und reifen Jahrringen wurden in Bezug auf diese beiden Merkmale untersucht bei Betrachtung von Ringen im unterschiedlichen Alter : daraus geht hervor, dass im Gegensatz zu dem Durchmesserzuwachs, die Dichte schon im jugendlichen Alter bei Untersuchung eines einzigen Rings im voraus bestimmt werden kann.

Die Analyse der kanonischen Korrelationen wurde bei Anwendung von Mengen junger und reifer Jahrringe durchgeführt. Der Vorteil der Methode gegenüber den klassischen Korrelationen wird diskutiert.

Die gewöhnlich beobachtete ungünstige Beziehung Dichte-Wuchskraft wird bestätigt. Dagegen ist der Antagonismus Austreiben-Dichte nicht festzustellen.

Offensichtlich sind die spätesten Individuen die empfindlichsten gegen den Befall von *Pristiphora abietina*.

Streszczenie

Korelacje fenotypowe u świerka pomiędzy gęstością drewna i wzrastaniem u młodych drzewek, a gęstością drewna i wzrastaniem drzew starych

Po przejrzeniu obszernej bibliografii na temat korelacji między młodymi a starszymi drzewami, w odniesieniu do różnych cech świerka, autorzy oszacowali te związki dla trzydziestoletniego drzewostanu, rozpatrując szerokości i gęstości, otrzymane przy pomocy mikrogęstościomierza, przez pomiar każdego stoju z osobna.

Korelacje między młodymi a starszymi stojami były badane dla tych dwóch cech, przy jednoczesnym zróżnicowaniu wieku młodych stoji ; z badań wynika, że przewidzenie gęstości drewna już w młodym wieku, na podstawie jednego tylko staju, jest możliwe, w przeciwieństwie do przyrostu na szerokość.

Zastosowanie metody korelacji kanonicznych zostało zrealizowane przez użycie zbiorów stoji młodych i starszych. Aktualnie analizowane są korzyści wynikające z użycia tej metody, w miejsce dotychczasowych korelacji klasycznych.

Niekorzystny związek między gęstością drewna a tempem wzrostu, zaobserwowany we wcześniejszych badaniach, potwierdza się. Natomiast antagonizm : spóźnione otwieranie pąków-gęstość, przy zastosowaniu naszego materiału doświadczalnego, nie ujawnia się.

Wydaje się, że drzewa otwierające pąki najpóźniej są jednocześnie najbardziej wrażliwe na ataki *Pristiphora abietina*.

(traduction M. KACZMARSKA-NEPVEU)

Références bibliographiques

- BACHACOU J., BERNDT L., 1975. Analyse des corrélations canoniques. Document à distribution limitée. Station de Biométrie du C.N.R.F., n° 1975/16.
- BADAN R., JEANTET G., 1975. A propos de la croissance juvénile de l'épicéa et de son amélioration par voie de sélection. *La Forêt*, 28 (9), 254-266.
- BALDWIN H. I., ELIASON E. J., CARLSON D. E., 1973. IUFRO Norway Spruce provenance tests in New Hampshire and New York. *Silvae genetica*, 22 (4), 93-114.
- BORNEBUSCH C., 1935. Proveniensförsök med Rödgran. *Forstl. Forsögsv. Danmark*, 13, 325-378.
- BOUVAREL P., 1962. Influence de l'origine des graines d'Epicéa sur la croissance en pépinière, la précocité et la fréquence des pousses d'août. *Ann. Ec. Eaux et Forêts*, Nancy, 19, 3, 415-439.
- BOUVAREL P., LEMOINE M., 1957. L'expérience internationale sur les provenances d'Epicéa (*Picea excelsa* Link.). *Silvae Genetica*, 6, 3/4, 91-97.
- C.T.G.R.E.F., 1975. Information technique pour la surveillance et la protection phytosanitaire de la Forêt. Fascicule II.
- DIETRICHSON J., 1968. Climatic damage, growth rhythm and height development : results from a 12 years old Norway spruce provenance trial at Rodser in Aremark. *Medd. Norske Skogforsöksv.* 25, 2, n° 88.
- ERICSSON B., 1960. Studies of the genetic a wood density variation in Scotch pine and Norway spruce. *Forest Research Institute of Sweden, report n° 4*.
- FABRICIUS L., 1931. Pflanzenauslese in Saatbeet. *Forstw. Cbl.*, 53, 449-457.
- GISLERUD O., 1973. A wood density study in Norway spruce. *Paper to the IUFRO Joint Workshop and Symposium on Norway Spruce provenances, Norway*.
- HEIKINHEIMO O., 1949. Toloksia kuusen ja männyn maantietellisillä roduilla suoritetuista kokeista. *Comm. Inst. for fenn.*, 37, 2, 44 p.
- JANIN G., 1973. Détermination des diagrammes polaires des rendements et des indices de permanence sur carottes droites et obliques. Essais de microclassage sur carottes obliques. Document à distribution limitée Station de Recherches sur la Qualité des Bois du C.N.R.F., n° 1973/4.
- KEYLWERTH R., 1954. Ein Beitrag zur qualitativer Zuwachs analyse. *Holz als Roh u. Werkstoff*, vol. 12, n° 3, pp. 77-83.
- KIELLANDER C. L., 1951. Sortskillnader i 10-åriga fältförsök med svend och mellaneuropeisk gran. *Svensk. Skogsw. Tidsk.*, 49, 3, 282-301.
- KLEINSCHMIT R., 1961. Experiments with Spruce cuttings for a genetic test. *Silvae genetica* (10), 1, 10-20.
- KOWALSKI M., WLOCZEWSKI T., 1972. The height increment of the progeny of *P. abies* from different parts of Poland. *Zeszyty naukowe Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, Lesnictwo*, n° 17, 7-19.
- LACAZE J. F., 1969. Heritability of flushing in a Spruce population on the second plateau of the French Jura. *Pap. 2 nd FAO/IUFRO World Consult. For. Tree Breed.*, Washington 1969, n° FO. FTB. 69.6/13, p. 9.
- LACAZE J. F., 1970. Analyse d'une expérience multistationnelle de provenances d'Epicéa (*Picea abies* Karst.). *Ann. Sci. For.* 27, (1), 5-37.
- 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.
- LACAZE J. F., ARBEZ M., 1971. Variabilité infraspécifique de l'Epicéa. Héritabilité et corrélations génétiques de quelques caractères au stade juvénile. *Ann. Sci. For.*, 28 (2), 141-183.

- LEWIS A. B., LINES R., 1973. Flushing time for Norway spruce. A comparison between assessments in the nursery and forest stages. *Research and Development Paper, Forestry Commission UK*, n° 101, 5 pp.
- MERGEN F., BURLEY J., YEATMAN C. W., 1964. Variation in growth characteristics and wood properties of Norway Spruce. *Tappi*, 47 (8).
- MUNCH E., 1949. Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. *Bayer. Landw. G.m.b.H., München*, 118 p.
- NANSON A., 1968. La valeur des tests précoces dans la sélection des arbres forestiers en particulier au point de vue de la croissance. *Dissert. Doctorat Gembloux, Stat. Rech. Eaux et Forêts Groenendaal, H. S.*, n° 38, 242 pp.
- NANSON A., 1971. Tests de descendance d'Epicéa commun. *Trav. Stat. Rech. Groenendaal, E.*, n° 4, 64 p.
- NEPVEU G., 1976. Les corrélations juvénile-adulte en matière d'étude de la qualité du bois. *Document à distribution limitée, Station de Recherches sur la Qualité des Bois du C.N.R.F.*, n° 1976/3.
- NILSSON B., 1938. Om sambandet mellan moderträd och avkomma hos tal och gran. *Svensk. Skogsv. Tidsk.*, 56, 1, 55-68.
- PARDE J., 1977. Compte-rendu de mission au Canada (6 au 17/10/1977). *Station de Sylviculture et de Production du C.N.R.F.*
- PETRACIC A., 1957. Prilog za poznavanje visinskog prirarta smrekovih (*Picea abies* Link.) stabalaca nastalih iz različitih razvijenih sadnica iste sjetve. *Glasn. Sumske Pokuse*, 13, 5-17.
- POLGE H., 1964. Le bois juvénile des conifères. *Revue Forestière Française*, n° 6, 474-505.
- POLGE H., 1966. Etablissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière de Pressler sur des arbres vivants. Applications dans les domaines technologique et physiologique. *Thèse de Docteur ès-Sciences Appliquées, Faculté des Sciences de l'Université de Nancy*.
- POLGE H., ILLY G., 1967. Observations sur l'anisotropie du Pin maritime des Landes. *Ann. Sci. For.* 24 (3), 205-231.
- RECK S., 1972. Austreibeverhalten und Wuchseigenschaften bei Fichte aus einem Fichten-Kreuzungsversuch. *Forstarchiv*, 43 (4/5) 91-94.
- RECK S., SZIKLAI O., 1973. Juvenile-mature correlation and wood characteristics of Douglas-fir. *Meeting on provenance research in Douglas-fir, Göttingen, Sept. 3-6, IUFRO Working Party*.
- ROHMEDER E., 1952. Die Möglichkeiten einer Wachstumsteigerung bei den Baumarten Kiefer und Fichte durch das Massenausleseverfahren der frühzeitigen Pflanzengrossensortierung. *Z. Forstaen*, 2, 22.
- ROHMEDER E., MERZ W., SCHONBORN A. (von), 1962. Züchtung von gegen Intrustrieabgase resistenten Fichten und Kiefernarten. *Forstw. Cbl.* 81, 11/12, 321-332.
- ROHMEDER E., 1971. Die Züchtung der Fichte auf frühzeitige und starke Borkenbildung. *Forstwiss. Cbl.*, 90 (2), 74-87.
- RUBNER K., SCHONBACH H., 1957. Ergebnisse eines heute 20 jährigen Fichtenherkunftsversuches. I Teil — Die Fläche der Bayern — II Teil — Die Flächen in Thüringen und Sachsen. *Silvae Genetica*, 6, 3/4, 65-91.
- TEISSIER DU CROS E., 1975. Premiers enseignements d'un test de descendance de *Picea abies* Karst des Vosges (Peuplement du Kertoff). *Ann. Sci. For.*, 32 (3), 143-155.
- THOBY M., 1975. Validité de tests précoces d'appréciation des caractères technologiques du bois de Douglas. Application à une plantation comparative de 24 provenances de Douglas (Peyrat le Chateau) en liaison avec des caractères morphologiques et auxométriques. *Rapport de stage ENITEF, Station de Recherches sur la Qualité des Bois du C.N.R.F.*
- WEISGERBER H., DIETZE W., KLEINSCHMIT J., RACZ J., DIETERICH H., DIMPFLMEIER R., 1976. Ergebnisse des internationalen Fichten-Provenienzversuches 1962. I. Phenological observations and height growth up to the first evaluation in the field. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 147 (12), 227-235.