

# Génotypes et résistance mécanique radiale du bois de châtaignier (*Castanea sativa* Mill). Analyse d'un des facteurs explicatifs de la roulure

N Frascaria<sup>1</sup>, B Chanson<sup>2</sup>, B Thibaut<sup>2</sup>, M Lefranc<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université de Paris-Sud, Laboratoire de systématique et écologie végétale,  
URA 121, bât 362, 91405 Orsay Cedex;

<sup>2</sup> Université de Montpellier 2, Laboratoire de mécanique générale des milieux continus, Équipe bois,  
URA 1214, CP 081, place E Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

(Reçu le 5 juin 1990; accepté le 1<sup>er</sup> octobre 1991)

**Résumé** — Les études antérieures sur la roulure ont montré que très souvent cette fissuration tangentielle était un «accident» pouvant intervenir dans les phases successives de la transformation du bois, sous l'influence de mécanismes de natures très différentes. Un des facteurs expliquant la plus ou moins grande fréquence de ces «accidents» est la résistance mécanique radiale, en limite de cerne, du bois de châtaignier. Afin d'analyser les paramètres explicatifs de cette résistance, une analyse simultanée de la contrainte de rupture moyenne par un essai de flexion spécifique et de marqueurs enzymatiques par électrophorèse a été conduite sur 25 brins de taillis. Les résultats confirment que la résistance à la rupture radiale en limite de cerne est une caractéristique du fonctionnement de l'arbre et qu'il y a de très fortes présomptions pour que ce «fonctionnement moyen du cambium» soit sous dépendance génétique. L'influence apparente de paramètres anatomiques locaux comme la présence de bois de tension qui dépend *a priori* de l'histoire de l'arbre dans son environnement, nécessiterait une étude spécifique afin de maîtriser mieux cette cause de variabilité.

***Castanea sativa* / roulure / génotype / résistance mécanique radiale / bois**

**Summary** — *Gene diversity and wood quality characteristics in chestnut (Castanea sativa Mill)*. Previous studies have shown that ringshake was often an "accident" occurring while felling, sawing, drying or even dyeing chestnut wood and resulting from the action of fairly different mechanisms. Wood radial mechanical strength at growth limit is a parameter explaining the more or less probability of ringshaking under given stress situations. In order to examine the factors governing this mechanical strength, simultaneous measurements of the mean radial rupture stress by a specific flexion test and of enzymatic tracers by electrophoresis were made on 25 coppice trees. It appears from the results that radial mechanical strength at growth ring limit is a characteristic of the tree growth and that this cambial activity is very probably under genetic control. Local anatomical features like wood tension, which is usually a result of tree history in its environment, seem to influence local mechanical strength. Further studies are necessary in order to gain a better understanding of these peculiar structure-mechanical properties relationships.

***Castanea Sativa* / ringshake / genotype / radial strength / wood**

## INTRODUCTION

L'hypersensibilité du châtaignier (*Castanea sativa* Mill) aux maladies phytoparasitaires telles que l'encre (*Phytophthora cambivora*) ou l'endothiose (*Endothia parasitica*) auxquelles s'ajoutent des problèmes de qualité du bois, ont conduit les forestiers à envisager son remplacement par d'autres essences (chêne, résineux). Cependant, cette espèce ne manque pas d'atouts : sa forte productivité, son bois apprécié pour ses qualités esthétiques et mécaniques, son adaptation aux terrains pauvres et acides.

Un des obstacles les plus importants à sa valorisation est la fréquence des roulures. Ce défaut, séparation tangentielle entre 2 cerne de croissance, est la conséquence de phénomènes très différents (Chanson, 1988; Chanson *et al*, 1989) : blessures et traumatismes, niveau élevé des contraintes de croissance, forte hétérogénéité de croissance favorisant l'apparition de contraintes de séchage élevées, fragilité mécanique du bois.

Tous ces phénomènes ne sont pas présents simultanément et ont des causalités assez diverses : action des animaux et des insectes, incendie, dégâts d'éclaircie, densité des plantations, potentialité du sol, génotype.

Les références bibliographiques sur la roulure sont peu nombreuses et concernent en général les roulures provoquées par un traumatisme externe (Mathey, 1906; Lachaussée, 1953; Wilson, 1962; Mc Ginnes, 1968; Kubler, 1987). Quelques travaux sont spécifiques au châtaignier (Saya, 1963; Auvray, 1978; Chanson, 1982, 1988; Bonenfant, 1987; Frascaria, 1987; Chanson *et al*, 1989).

Les travaux les plus récents (Leban, 1985; Chanson, 1988; Chanson *et al*, 1989) ont montré qu'il faut distinguer 2 types de roulure :

– les roulures d'origine traumatique (cicatrisation de blessure ou attaque cryptogamique) qui s'accompagnent d'anomalies de couleur, de structure locale du bois et de composition chimique. Ce type de roulure, d'origine externe, est nettement visible à l'abattage, préexiste dans l'arbre sur pied et est indépendant des propriétés intrinsèques du bois;

– les «roulures saines», c'est-à-dire ne résultant pas d'une anomalie de structure ou d'une action pathogène. Leur formation est postérieure à la décision d'abattage et résulte d'un fort niveau de contrainte mécanique (contraintes de croissance ou de séchage) agissant sur une structure saine mais fragile.

Ce dernier type est le plus grave car il est rarement détectable à l'abattage et peut apparaître de façon différée, très tard dans les processus de transformation et même dans des produits finis.

L'étude mécanique (Leban, 1985) avait montré que l'apparition de roulures saines était liée à un faible niveau de résistance mécanique radiale du bois. Par ailleurs, cette résistance paraissait être une caractéristique individuelle des arbres étudiés.

Certains auteurs (Arbez *et al*, 1978; Sarter in Nepveu, 1986; Nepveu, 1986) s'accordent à dire que des critères de qualité du bois tels que l'infradensité, le retrait volumétrique, les modules d'élasticité, la résistance à la rupture en flexion ou l'angle de fil du bois, seraient soumis à un contrôle génétique.

Les études génétiques reposent sur les travaux de Bonnefoi (1984) et Frascaria (1987). Bonnefoi s'est intéressée au polymorphisme enzymatique de populations réparties en France. Ses travaux ont permis de démarrer la mise au point d'un certain nombre de techniques pour entreprendre d'autres études sur la génétique du châtaignier.

Elle a tenté de mettre en corrélation le pourcentage de roulures, toutes causes de roulure confondues et la structure génétique correspondante dans une des régions observées. Aucun résultat probant n'a été trouvé. En fait, les roulures saines sont des fissurations qui se produisent à l'instant  $t$  lorsqu'un seuil de résistance local du bois est dépassé par le niveau de contrainte créé par diverses actions mécaniques (contraintes d'abattage, de séchage, etc...)

L'événement «roulure» dont l'apparition dépend autant de la nature du bois dans l'arbre que de l'histoire du matériau après abattage, n'est finalement pas un bon critère pour analyser les mécanismes fondamentaux conduisant à sa présence.

La présente étude est donc une tentative pour mettre en évidence une relation entre le génotype et la résistance mécanique en sens radial du bois de taillis de châtaignier afin d'analyser si l'un des facteurs les plus importants dans l'apparition de roulure saine est sous contrôle génétique.

Pour ce faire, 2 approches ont été coupées :

- estimation, par des essais de flexion, de la contrainte de rupture en sens radial du bois;
- détermination de la structure génotypique, par électrophorèse, de 3 systèmes enzymatiques.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### Site expérimental

La placette d'étude est située dans un taillis de châtaignier âgé de 45 ans de la forêt départementale de «Bois Chauveaux» de Jouy-en-Josas, département des Yvelines (78), France. L'âge de l'ensouchement est inconnu. Au total, 433 cépées, soit 676 brins, ont été cartogra-

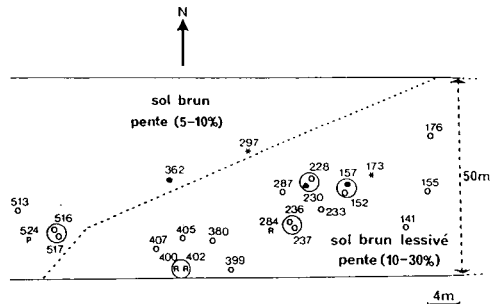
phiées sur une superficie de 5000 m<sup>2</sup>. La circonférence à 1,30 m a été relevée sur l'ensemble des brins. La placette, située en rebord de plateau, présente une pente qui varie entre 5 et 30%. Les caractéristiques pédologiques ne sont pas identiques sur l'ensemble du site : on passe d'un sol brun sur faible pente (5-10%) à un sol brun lessivé sur plus forte pente (10-30%).

### Échantillonnage sur le terrain

En février 1988, une coupe à blanc a été réalisée sur l'ensemble des brins. Le suivi de l'abattage a permis d'observer la qualité du bois à la coupe (fentes d'abattage, pourritures et roulures) et de prélever, à 1,30 m (quand cela était possible), des rondelles de bois sur 25 brins choisis selon 4 critères :

- brins de circonférence variable;
- brins d'une même cépée;
- brins présentant une roulure, une fente ou ni l'une ni l'autre des 2 caractéristiques;
- brins également répartis, autant que possible, sur l'ensemble de la parcelle.

Ces échantillons sont ceux utilisés pour l'étude mécanique. En mai 1988, à partir des rejets naissants, 25 rameaux feuillés correspondant aux individus cités précédemment, ont été prélevés pour l'étude génétique (fig 1).



----- : ligne de changement de pente; o : brins normaux et sains; ★ : brins normaux et sains à forte croissance; \* : brins à forte proportion de bois de tension; R : brins roulés à l'abattage; P : brins présentant des pourritures; O : délimitation d'une cépée à plusieurs brins; «141» : numéro de brins.

Fig 1. Description de la placette et localisation des brins.

Après abattage, nous avons observé sur 523 brins et les souches correspondantes, 75 individus roulés (soit 14,35%, toutes roulures confondues), 40 individus fendus (soit 7,35%, toutes fentes confondues : à cœur, étoilées, longitudinales) et 8 individus présentant les 2 caractéristiques (1,53%).

## Étude mécanique

### Technique expérimentale

Les rondelles de bois prélevées à la hauteur de 1,30 m ont été débitées afin d'obtenir pour chacune d'entre elles 4 barrettes radiales de section relativement constante ( $l = 15 \text{ mm}$ ,  $h = 8 \text{ mm}$ ) et de longueur totale variable avec le diamètre du brin. Compte tenu de la géométrie du brin, il est difficile d'obtenir des barrettes pour lesquelles les limites de cerne soient toutes perpendiculaires à la grande dimension (fig 2). Une limite de cerne oblique ou très courbe conduira à une surestimation de la contrainte de rupture, ce qui introduit un premier biais inévitable entre les cernes extérieurs et les cernes voisins du cœur. On a évité, autant que possible, d'effectuer des mesures dans les cas trop biaisés.

L'éprouvette, séchée à l'air, est ensuite pincée sur une petite longueur dans un étau spécialement adapté pour cette expérimentation. L'étau est lui-même solidaire de la traverse de la machine d'essai de traction (modèle Instron de table de capacité 2 kN). L'extrémité libre de

l'éprouvette vient s'appuyer sur l'ergot d'une tige reliée à la cellule de mesure des efforts par une double rotule qui permet de n'exercer que des efforts dans l'axe, sur l'extrémité de l'éprouvette. Le déplacement de la traverse (identique à la flèche prise par l'extrémité libre de la barrette) et la valeur de l'effort exercé sont enregistrés sur un graphique  $X, Y$  sur lequel il est possible d'obtenir par simple lecture l'effort  $F_R$  qui a provoqué la rupture de l'éprouvette.

### Calcul de la contrainte de rupture

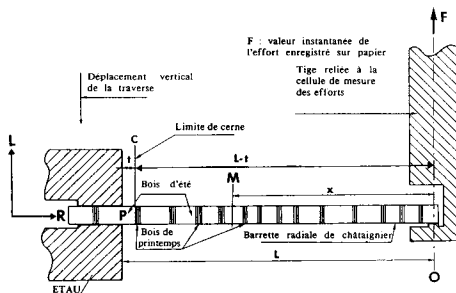
Le bois de châtaignier se caractérise par une zone poreuse initiale très marquée dont la densité moyenne est environ 3 fois plus faible que celle du bois final (Chanson, 1988). Compte tenu des liaisons habituelles entre densité et résistance mécanique, la contrainte de rupture radiale dans le bois initial sera environ 3 fois plus faible que dans le bois d'été. C'est cette très forte hétérogénéité qui a justifié le choix de l'essai mécanique en flexion simple d'une poutre encastree à une extrémité (fig 2). Il est fait l'hypothèse, tout à fait réaliste dans ce cas, que le critère de rupture est un seuil de contrainte de traction radiale. Si  $F$  est l'effort exercé perpendiculairement à la poutre en son extrémité libre  $O$ , le niveau maximal de contrainte de traction dans une section droite  $\sigma(M)$  à une distance  $x$  de  $O$  est en première approximation proportionnel à  $x$  :

$$\sigma(M) = \frac{F \cdot h}{2l} x$$

Le moment d'inertie de l'éprouvette :

$$I = \frac{l \cdot h^3}{12}$$

C'est donc à l'encastrement  $P$  que l'on trouvera le niveau de contrainte de traction le plus élevé ( $\sigma(P) = d \cdot h \cdot L / 2l$ ). C'est là que doit se produire théoriquement la rupture. Pour une poutre homogène, un tel essai est généralement mauvais car, pour encastrement l'éprouvette, il faut la pincer entre 2 mâchoires, ce qui perturbe localement le matériau et donne une valeur sous-estimée de



$F$  : effort exercé sur l'éprouvette;  $O$  : extrémité libre de l'éprouvette;  $P$  : début de l'encastrement;  $C$  : première limite de cerne;  $L$  : direction des fibres du bois;  $R$  : direction radiale du bois.

Fig 2. Montage expérimental.

la contrainte de rupture intrinsèque. Dans le cas étudié ici, l'éprouvette est pincée de telle sorte que le début de l'encastrement  $P$  se situe dans la zone de bois d'été, où la résistance mécanique est élevée. La première limite du cerne  $C$  comportant du bois très poreux se trouve à une distance  $L - t$  de  $O$ . Le niveau de contrainte de traction maximal dans cette section  $C$  vaut :

$$\sigma(C) = d \cdot h \cdot (L - t) / 2l$$

$t$  qui est une portion de la largeur de cerne (entre 1/2 et 1/3) est petit devant  $L \cdot \sigma(C)$  n'est donc que légèrement plus faible que  $\sigma(P)$ . Comme la résistance du bois dans la zone poreuse initiale est beaucoup plus faible, la rupture doit se produire normalement en  $C$  (qui n'est pas perturbé par le serrage de la pince) et non pas en  $P$ . Si la rupture en  $C$  se produit pour la charge  $F_R$ , la contrainte de rupture radiale du cerne  $C$  sera :

$$\sigma(C) = \sigma_R = \frac{F_R \cdot h}{2F} (L - t)$$

Après cette première rupture, il est possible de reprendre l'éprouvette résiduelle de longueur  $L - t$  en la pinçant à nouveau dans le bois d'été pour réaliser une rupture 2 ou 3 cernes plus loin que le cerne  $C$ . On trouve alors une nouvelle valeur de la contrainte de rupture dans un cerne  $C'$  :

$$\sigma(C') = \sigma'_R = \frac{F'_R \cdot h'}{2l'} (L' - t')$$

Pour les éprouvettes assez longues, il est ainsi possible d'obtenir 5 ou 6 valeurs dans des cernes différents. Il y a en moyenne 3 valeurs obtenues par éprouvette sur les 92 barrettes testées. Il faut noter que la rupture peut se produire exceptionnellement à une distance assez grande de l'encastrement lorsqu'une limite de cerne particulière présente une forte fragilité (présence locale de pourriture par exemple). Le calcul est identique, la valeur de  $t$  est simplement nettement plus grande.

Les valeurs de  $F_R$ ,  $h$ ,  $l$ ,  $L - t$  ont été notées systématiquement pour toutes les ruptures. Les différentes analyses statistiques ont été faites sur le fichier des données à l'aide du logiciel STAT ITCF.

## Analyses biochimiques

### Technique d'électrophorèse sur gels d'amidon

De très jeunes feuilles ont été prélevées entre le 15 et le 30 mai 1988. Des travaux antérieurs (Frascaria, 1987) ont montré que les niveaux d'activité enzymatique diminuaient avec la maturité des feuilles, c'est pourquoi le matériel est choisi très jeune. La meilleure résolution des bandes observées sur le gel est obtenue avec le tampon d'extraction Tris-HCl pH 7 décrit par Berthou et Trouslot (1975). Les extraits protéiques sont réalisés de la manière suivante : 0,5 g environ de tissus foliaires par individu sont placés dans un mortier de porcelaine et approximativement 2,5 ml du tampon Tris HCl sont ajoutés à 0,5 g de PVP et 1 ml d'une solution Triton (10%); l'opération se fait à 4 °C.

Trois systèmes enzymatiques ont été choisis sur la base de critères techniques (bonnes révélations) et génétiques (polymorphes). Il s'agit des PGI, EC 5.3.1.9 (phosphogluco-isomérase, isomérase de la glycolyse-glycogénase), les IDH, EC 1.1.1.92 (Nadp-isocitrate deshydrogénases, oxydoréductases qui participent à des réactions de synthèse en liaison avec le cycle de Krebs) et les SDH, EC 1.1.1.25 (shikimates deshydrogénases, oxydoréductases qui synthétisent l'acide shikimique). Ces enzymes sont mis à migrer sur gel d'amidon par électrophorèse horizontale. Le tampon de migration de type Tris-citrate (tampon de gel dilué 20 fois) et le tampon d'électrode sont à pH 7; la composition des 2 tampons, identique, est la suivante : Tris 0,135 mol.l<sup>-1</sup>, acide citrique 0,043 mol.l<sup>-1</sup>. Les gels après migration sont découpés et révélés selon la technique de Harris et Hopkinson (1976) et de Tanksley et Rick (1980). L'interprétation génétique des zymogrammes a été mise au point par Bonnefoi (1984).

Pour chaque enzyme, un locus à 2 allèles est étudié (PGI-1, IDH-2, SDH-1).

### Paramètres génétiques

L'exploitation des résultats est basée sur l'analyse des fréquences génotypiques des individus considérés pour les 3 systèmes enzymatiques choisis.

Chaque génotype, qu'il soit homozygote pour l'un ou pour l'autre des allèles (aa ou bb) ou hétérozygote (ab), a été affecté d'une lettre A = aa, B = bb, C = ab. On se propose d'observer la gamme de valeurs de  $\sigma_R$  obtenue en fonction de chaque génotype.

## RÉSULTATS DES ESSAIS MÉCANIQUES

### Validité de la méthode

Dans un premier temps, les ruptures anormales (présence de nœud, rupture trop oblique) ont été écartées de l'analyse des résultats.

La grande majorité des mesures (253 sur 271) se sont produites là où le montage le laissait prévoir, c'est-à-dire en limite de cerne, à proximité du point de fixation de l'éprouvette.

Ceci laisse présumer une très faible influence de l'encastrement, comme cela était prévisible.

Il est ensuite nécessaire d'examiner l'influence éventuelle de la longueur du bras de levier comme paramètre géométrique.

Les ruptures situées à une distance importante de l'encastrement traduisent une résistance mécanique très faible d'une limite de cerne particulière. Il peut y avoir à cela 3 raisons :

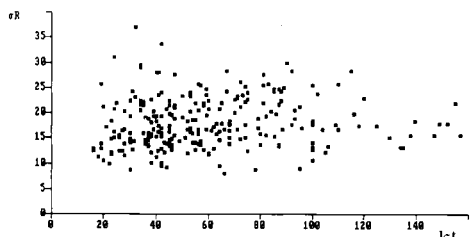
- la présence localement d'une zone de pourriture, qui est alors notée dans le fichier;
- la présence décelable d'un endommagement très localisé dû à l'usinage de l'éprouvette (ce qui est toujours un cas de variabilité important dans les essais de rupture des matériaux);
- une fragilité mécanique intrinsèque très locale d'une limite de cerne, indétectable à l'observation classique.

Ces ruptures se produisent toujours pour des longueurs de bras de levier  $L - t$  anormalement faibles en comparaison de la longueur  $L$  de l'éprouvette. En les maintenant dans une analyse de liaison entre  $\sigma_R$  et  $L - t$  on introduit un biais inévitable tendant à sous-estimer les valeurs moyennes de  $\sigma_R$  pour les faibles longueurs de bras de levier.

Il est donc nécessaire d'enlever ces 18 ruptures particulières (6,6% des données) pour analyser la relation  $\sigma_R, L - t$ .

L'étude de la corrélation simple sur les 253 ruptures comparables (fig 3) montre qu'il n'y a pas de liaison significative ( $P > 0,05$ ) entre la contrainte mesurée et le bras de levier ce qui était prévisible dans la mesure où la contrainte de cisaillement influe peu sur la rupture dans ce cas.

La méthode utilisée est donc tout à fait valable pour comparer les résistances à la rupture en flexion dans ce mode de chargement. Il faut noter que la valeur moyenne  $\sigma_R = 17,5$  MPa trouvée dans cette série d'essais est nettement supérieure à la valeur moyenne  $\sigma_R = 11,1$  MPa trouvée par Leban (1980) dans une série d'essais de rupture en traction simple (direction radiale) sur 185 cernes de châtaignier des Pyrénées Orientales. Keylwerth (cité par Kollman, 1968) avait déjà observé que les contraintes de rupture radiales me-



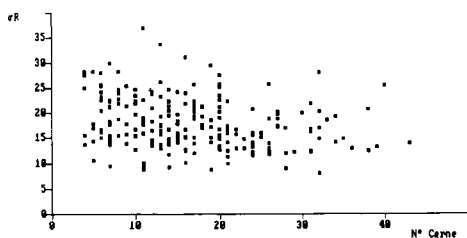
**Fig 3.** Liaison entre la contrainte de rupture en sens radial ( $\sigma_R$  en MPa) et la longueur entre l'extrémité libre et le point de rupture ( $L - t$ ) pour chaque cerne testé. 253 données, coefficient de corrélation  $r = 0,111$ .

surés en flexion étaient en moyenne de 1,3 à 1,7 fois plus élevées qu'en traction simple. Il faut donc éviter de comparer *a priori* des valeurs de contraintes de rupture mesurées selon des méthodes de chargement très différentes.

### **Influence de paramètres anatomiques**

L'analyse de la relation entre l'âge de cerne compté depuis la moelle et la résistance à la rupture de cerne (fig 4) montre une diminution faible mais significative ( $P < 0,001$ ), qui pourrait provenir de la différence entre le bois juvénile et le bois adulte.

Le bois juvénile se caractérise par une plus grande largeur de cerne, des vaisseaux plus dispersés et de faible diamètre au niveau de la zone initiale poreuse (Chanson, 1988). Ce type de structure était présent en majorité dans 2 brins à forte croissance (n° 173 et 297) qui présentent aussi une forte résistance à la rupture. Il serait nécessaire d'étudier sur un échantillonnage plus important et adapté quelle est l'importance respective du caractère «bois juvénile» et du caractère «cernes larges» dans la résistance mécanique radiale, toutes choses égales si possible par ailleurs.



**Fig 4.** Liaison entre la contrainte de rupture en sens radial ( $\sigma_R$  en MPa) et le rang du cerne où s'est produite la rupture (numérotation partant de la moelle). 219 données, coefficient de corrélation  $r = -0,234$ .

Il faut noter également que les brins 157, 230 et 362 présentant une proportion particulièrement élevée de bois de tension, ont une résistance mécanique plus forte que la moyenne. Ceci est peut-être à relier à la faible fréquence d'apparition des roulures dans les zones de bois de tension, plusieurs fois constatée lors d'observations en laboratoire sur des billons présentant des roulures dans le bois normal. Seule une étude spécifique excluant le plus possible les autres facteurs de variation permettrait de déterminer si le bois de tension possède une résistance à la rupture radiale systématiquement plus élevée.

### **Influence de la position des brins sur la placette**

Les caractéristiques pédologiques et topographiques de la placette (fig 1) nous conduisent à envisager 2 situations :

– les brins situés sur une faible pente (5–10%) et sur un bol brun :

$$\sigma_R = 1,79, e \cdot t = 0,61, cv\% = 34\%$$

(Valeurs obtenues à partir de 65 données représentant 6 individus).

– Les brins situés sur une plus forte pente (10–30%) et sur un bol brun-lessivé :

$$\sigma_R = 1,73, e \cdot t = 0,53, cv\% = 31\%$$

Valeurs obtenues à partir de 206 données représentant 19 individus.

Les écarts types et coefficients de variation sont du même ordre de grandeur et les moyennes ne sont pas significativement différentes ( $P > 0,5$ ). On remarque toutefois que les individus roulés se trouvent tous sur une forte pente et sur un sol plus acide.

**Distribution des valeurs**

Le tableau I et la figure 5 montrent la distribution des valeurs de contraintes de rupture pour l'ensemble des données (5a), pour les données moyennes par arbre (5b) ou par barrette (5c). Contrairement à la distribution de l'ensemble des ruptures, les histogrammes donnant les valeurs moyennes par barrette et par arbre présentent tous deux une distribution bimodale avec une partition entre plus résistants et plus fragiles située aux alentours de  $\sigma_R = 21$  MPa.

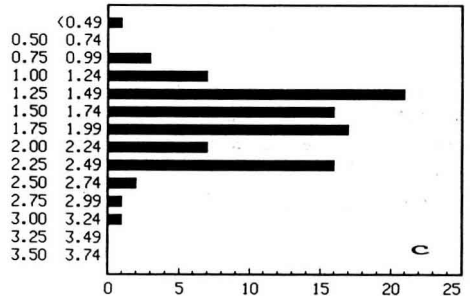
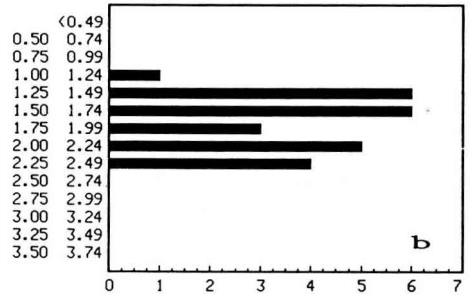
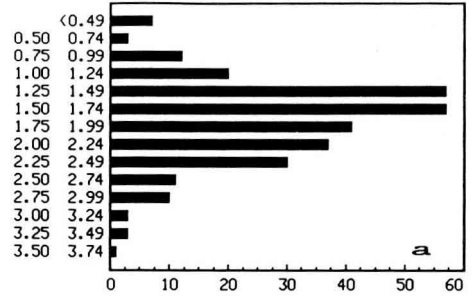
L'analyse de variance sur les valeurs moyennes des 25 arbres (tableau II) montre que l'identité des moyennes ne peut être admise ( $F = 6,45; P < 0,01$ ). Il y a un effet «arbre» très net et il est licite de caractériser un arbre donné par sa résistance à la rupture moyenne.

**RÉSULTATS DE L'ANALYSE GÉNÉTIQUE**

Le tableau III récapitule les résultats pour les 25 arbres classés par ordre de résistance à la rupture moyenne décroissante. Les 8 premiers ( $\sigma_R \geq 21$  MPa) appartiennent à la catégorie des arbres «résistants». Les 17 derniers  $\sigma_R < 21$  MPa

**Tableau I.** Valeur moyenne, écart type, coefficient de variation et nombre de données par catégorie d'échantillon.

	$\sigma_R$ MPa et MPa		cv%	n
Cernes	17,5	5,5	31	271
Éprouvettes	17,6	5,0	28	92
Brins	18,3	4,1	23	25



**Fig 5.** Histogramme des valeurs de la contrainte de rupture en sens radial ( $\sigma_R$  en  $10^7$ Pa). 5a : valeurs des cerne testés; 5b : valeurs moyennes par arbre; 5c : valeurs moyennes par éprouvette.

seront qualifiés d'arbres «fragiles». Il faut déjà noter que toutes les roulures à l'abatage ont été observées sur des arbres fragiles.



**Tableau II.** Analyse de variance réalisée à partir des valeurs moyennes de contrainte de rupture des 25 individus échantillonnés.

Variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Variance	F
Totale	83,62			
Entre individus	32,23	24	1,34	
Résiduelle	51,39	247	0,20	6,45**

\*\* : significatif au seuil de  $P < 0,01$ .

**Tableau III.** Tableau général des résultats mécaniques et génétiques obtenus sur les 25 brins échantillonnés. Type : N = brins normaux, FC = brins normaux à forte croissance, BT = brin à bois de tension, R = brin roulé, P = brin pourri;  $\sigma_R$  = valeur moyenne de la contrainte de rupture; ET = écart type;  $n$  = nombre de mesures réalisées sur les 4 éprouvettes du brin. PGI-IDH-SDH : Les 3 systèmes enzymatiques affectés de leur 3 génotypes respectifs (aa, homozygote pour l'allèle a; ab, hétérozygote; bb, homozygote pour l'allèle b).

Rang	N° arbre	Type	CR MPa	ET MPa	n	PGI	IDH	SDH
1	405	N	26,7	4,9	04	ab	aa	ab
2	157	BT	24,2	6,2	08	<u>aa</u>	ab	<u>bb</u>
3	362	BT	24,1	4,7	09	<u>aa</u>	aa	ab
4	230	BT	23,3	3,6	15	ab	aa	ab
5	152	N	22,9	4,4	06	<u>aa</u>	ab	<u>bb</u>
6	513	N	22,5	2,7	05	ab	aa	<u>bb</u>
7	173	FC	22,4	5,2	06	ab	aa	ab
8	297	FC	21,4	4,7	14	ab	aa	<u>bb</u>
9	407	N	20,1	3	07	ab	aa	ab
10	176	N	18,6	3,2	10	ab	aa	<u>aa</u>
11	236	N	18,5	3,7	16	ab	ab	ab
12	228	N	18,1	3,8	16	ab	aa	ab
13	237	N	17,2	7	11	ab	ab	ab
14	517	N	16,6	7	11	ab	aa	ab
15	233	N	15,8	3,6	16	<u>bb</u>	aa	ab
16	287	N	15,7	2,7	08	ab	ab	ab
17	155	N	15,5	3,8	13	<u>bb</u>	ab	<u>aa</u>
18	402	R	15,1	8,6	04	ab	aa	ab
19	400	R	14,9	4,2	17	ab	aa	ab
20	380	N	14,8	3	11	ab	<u>bb</u>	ab
21	399	N	14,5	7,2	08	ab	ab	<u>aa</u>
22	141	N	13,9	3,8	14	<u>aa</u>	ab	ab
23	524	P	13,9	3,8	12	<u>bb</u>	aa	ab
24	516	N	13,5	2,5	14	ab	aa	ab
25	284	R	12,4	4,2	16	ab	aa	ab

### Brins d'une même cépée

Cinq cépées sont représentées par 2 brins (couples 400-402, 516-517, 228-230, 152-157, 236-237) génétiquement identiques 2

à 2. Un seul couple présente une différence significative (tableau IV) pour la résistance à la rupture.

Dans ce couple, le brin 230 comporte une très forte proportion de bois de tension

**Tableau IV.** Comparaison de moyenne entre 2 brins d'une même cèpée. DI : nombre de degrés de liberté.

Couple de brins d'une même cèpée	$\sigma_R$ moyen MPa	$\Delta\sigma_R$ MPa	$\frac{\Delta\sigma_R}{\sigma_R}$ (%)	DI	t	P
400/402	15	0,2	1,3	19	0,06	$P > 0,5$
152/157	23,5	1,3	5,5	12	0,40	$P > 0,5$
236/237	17,8	1,3	7,3	25	0,60	$P > 0,5$
516/517	1,5	3,1	20	23	1,47	$P > 0,1$
228/230	20,7	5,2	25	29	3,9	$P < 0,01$

qui est sans doute à l'origine de la différence. Dans le couple 152-157, le brin 157 a également une proportion anormalement élevée de bois de tension mais le brin 152 avait déjà une résistance moyenne très élevée. Il est probable que dans ce cas, la présence de bois de tension n'augmente plus guère la résistance radiale du bois de châtaignier. Sous réserve de la vérification de cette influence du bois de réaction, il apparaît nettement que les brins d'une même cèpée ne se distinguent pas significativement pour leur résistance mécanique radiale (3 couples sur 5 donnent même des valeurs moyennes quasiment identiques).

### Comparaison des génotypes

Chaque système enzymatique étudié permet de distinguer 3 génotypes (2 homozy-

gotes notés aa ou bb et un hétérozygote noté ab). Si les 3 hétérozygotes sont correctement représentés (18, 8 et 18 respectivement), le nombre d'individus homozygotes dans chaque système est généralement bas ou très bas (un seul pour lbb, 3 ou 4 pour Paa, Pbb, Saa et Sbb). Seule exception notable, l'homozygote laa comprend un nombre de brins aussi élevé que les hétérozygotes des systèmes PGI et SDH. Cela rend un peu difficile une comparaison et nous amène à une certaine prudence quant aux résultats qui peuvent en être tirés.

Il faut d'abord noter que dans tous les cas, la résistance à la rupture moyenne des hétérozygotes est encadrée par les valeurs moyennes des homozygotes (tableau V).

Si l'on met à part le cas de l'homozygote lbb représenté par un seul individu, les homozygotes Paa, Pbb et Sbb (respective-

**Tableau V.** Valeurs moyennes de la contrainte de rupture  $\pm$  l'intervalle de confiance pour chaque locus. PGI, IDH, SDH : loci; aa, ab, bb : génotype; (x/y) : x = nombre d'individus observés et y = nombre de mesures réalisées pour ces génotypes.

Génotype	PGI	IDH	SDH
aa	20,1 $\pm$ 2,2 (04/37)	17,7 $\pm$ 0,8 (16/176)	16,2 $\pm$ 1,7 (03/31)
ab	17,5 $\pm$ 0,9 (18/164)	17,3 $\pm$ 1,2 (08/84)	16,8 $\pm$ 0,7 (18/207)
bb	15,1 $\pm$ 1,1 (03/41)	14,8 $\pm$ 3 (1/11)	22,5 $\pm$ 1,8 (04/33)

ment 4, 3 et 4 individus) se distinguent nettement par leurs valeurs moyennes de résistance à la rupture. Ces différences sont très significatives ( $P \geq 0,01$ ) pour ces 3 homozygotes comparés à l'hétérozygote du même système.

Quand on examine le tableau III des arbres rangés par ordre de résistance décroissante, on constate, à l'exception notable de l'arbre 141, que tous les homozygotes Paa et Sbb sont placés dans le groupe des 8 arbres «résistants», alors que tous les homozygotes Pbb sont classés dans le groupe des 17 arbres «fragiles».

Bien que le nombre d'arbres et de systèmes enzymatiques soit faible, on trouve donc pour le peuplement considéré, une liaison très significative entre le caractère «arbre résistant» et le génotype. L'anomalie déjà signalée de l'arbre 141, ainsi que l'influence apparemment notable d'une proportion élevée de bois de tension incitent toutefois à une certaine prudence dans la généralisation trop hâtive de ce résultat encourageant.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

### *Résistance radiale à la rupture*

– a) L'essai de flexion d'une poutre semi-encastree avec un serrage selon la direction  $L$  dans le bois d'été est un essai simple tout à fait adapté à une analyse comparative des valeurs intrinsèques moyennes de résistance à la rupture radiale. Il se révèle assez peu sensible à la qualité du sciage et à la technique de serrage. Il est important surtout de veiller à la bonne orientation des cernes.

– b) La localisation des ruptures et la variabilité des valeurs obtenues dans une éprouvette ou un arbre en l'absence d'ano-

malie flagrante, confirment les essais de rupture réalisés par Leban (1985) et les études antérieures sur la roulure (Chanson, 1988; Chanson *et al*, 1989) : il n'y a pas de limites de cernes particulièrement fragiles permettant d'identifier des «années de roulure» pour un brin ou une parcelle. En revanche, la résistance à la rupture radiale est suffisamment stable dans un brin pour être considérée comme une caractéristique mécanique de cet arbre.

– c) Tous les individus roulés à l'abattage présentaient des valeurs faibles de la résistance à la rupture. Comme ils étaient aussi situés sur les pentes les plus fortes, il est possible que leur niveau de contraintes de croissance et/ou d'abattage soit plus élevé en moyenne.

– d) L'histogramme des valeurs moyennes de la résistance par brin présente une distribution bimodale où semblent se distinguer une minorité d'arbres plus résistants, ce qui va dans le même sens que le résultats de Leban (1985) sur 32 arbres des Pyrénées Orientales.

– e) Des caractères anatomiques caractéristiques de la forte croissance (ou du bois juvénile) et du bois de tension semblent se traduire par une résistance à la rupture radiale plus élevée. Cela pourrait confirmer l'opinion assez répandue chez les forestiers qu'une forte croissance est favorable pour le châtaignier.

### *Génotypes et systèmes enzymatiques*

– a) Sauf dans 1 cas sur 5 (où la présence massive de bois de tension peut expliquer la différence), les brins d'une même cépée, identiques du point de vue génétique, ne présentent pas de différence significative pour leur résistance mécanique.

– b) Les homozygotes Paa et Sbb (assez peu fréquents) des systèmes enzymatiques PGI et SDH sont quasi exclusive-

ment présents dans les arbres résistants (7 sur 8 des génotypes en question représentant 63% des arbres résistants) alors que les homozygotes Pbb, lbb, et Saa ne sont jamais présents parmi les arbres résistants (7 sur 7). Cela constitue de fortes présomptions quant à une influence génétique sur la résistance mécanique radiale en limite de cerne.

Ce résultat, obtenu avec des systèmes enzymatiques qui ne sont pas *a priori* directement impliqués dans le fonctionnement du cambium, est très encourageant.

Il serait très intéressant d'orienter les recherches vers d'autres types de marqueurs :

- des marqueurs ayant un rôle plus direct avec le phénomène, tels les enzymes responsables de la biosynthèse des substances pectiques ou de la structure glycoprotéique de la paroi primaire dans laquelle sont incorporés des complexes enzymatiques (peroxydases, phosphatase, invertase), qui sont susceptibles de modifier l'environnement cellulaire et les substances qui transitent dans les parois, entraînant ainsi une possible altération de la lamelle moyenne;

- des marqueurs de type morphologique en incluant une variable environnementale, dont l'expression ne représente alors qu'une part de la variable génomique. L'étude de tels marqueurs pourrait être couplée avec des mesures de contrainte de croissance pour tenter de déterminer quelle est la part des facteurs endogènes et exogènes dans la genèse des contraintes de maturation;

- des marqueurs de type QTL (*quantitative traits loci*). De nombreux travaux montrent que s'il peut exister une liaison entre des caractères enzymatiques et des caractères phénotypiques, elle n'est pas de type physiologique mais révèle plutôt des phénomènes de linkage (Struber *et al*, 1982; Kahler, 1983). Ainsi, les allozymes

se comportent comme des marqueurs de segments chromosomiques sur lesquels peuvent se trouver des gènes à effets phénotypiques (ou QTL) (Damerval et de Vienne, 1985). Ces loci peuvent être repérés par l'intermédiaire des allozymes auxquels ils sont liés.

## CONCLUSION

Cette première étude sur un nombre limité de brins, dans une parcelle de taillis de châtaignier, confirme que la résistance à la rupture radiale en limite de cerne est une caractéristique du fonctionnement de l'arbre. Elle montre en outre qu'il y a de très fortes présomptions pour que ce «fonctionnement moyen du cambium» soit sous dépendance génétique mise en évidence avec un faible nombre de systèmes enzymatiques.

En revanche, des caractéristiques anatomiques de la croissance considérées généralement comme des conséquences de la sylviculture et de la fertilité du sol, comme la croissance rapide et la présence de plages importantes de bois de tension semblent avoir une influence sensible sur la résistance locale du bois de châtaignier.

Cette étude ne permet pas de démontrer avec certitude l'influence de ces paramètres anatomiques indépendamment des paramètres génétiques qui contrôlent probablement aussi l'aptitude d'un arbre à présenter une croissance rapide, à synthétiser du bois de tension ou à développer des niveaux élevés de contraintes de croissance.

Elle devrait donc être l'amorce d'une série d'études sur un nombre plus grand d'arbres sélectionnés en vue de l'analyse de tel ou tel aspect.

Enfin, l'existence d'arbres particulièrement résistants qu'un test assez simple, transposable même sur le terrain, permet

de détecter, ouvre peut-être dès aujourd'hui une voie intéressante pour les améliorateurs cherchant à replanter du châtaignier sur les terrains où il est particulièrement adapté.

## RÉFÉRENCES

- Arbez M, Baradat P, Birot Y, Azoëuf P, Hoslin R (1978) Variabilité et hérédité de l'angle du fil à bois mesuré à l'aide d'un traceur radioactif chez le pin maritime et le pin laricio de Calabre. *Can J For Sci* 8 (3), 280-289
- Auvray F (1978) Contribution à l'étude de la rou lure du châtaignier. DEA d'écologie générale appliquée, Montpellier, 30 p
- Berthou F, Trouslot P (1977) *L'analyse du polymorphisme enzymatique dans le genre Coffea : adaptation d'une méthode d'électrophorèse en série : premiers résultats. VIII<sup>e</sup> coll sci int café*, Abidjan 28 nov-3 déc Asic, Paris, 373-383
- Bergougnoux F, Verlhac A, Breisch H, Chapa J (1978) Le châtaignier, Productions et Culture. INVUFLEC, 191 p
- Bonnenfant M (1985) Croissance et qualité du châtaignier en futaie en Bretagne, Serfob Bretagne, mémoire de 3<sup>e</sup> année, ENITEF, 123 p
- Bonnefoi C (1984) Étude du polymorphisme enzymatique des populations forestières de châtaignier (*Castanea sativa* Mill). Thèse docteur 3<sup>e</sup> cycle en sciences agronomiques, USTL, Montpellier, 142 p
- Chanson B (1982) Approche structurale et histophysiologique du bois de châtaignier (*Castanea sativa* Mill). Étude préliminaire à celle de la rou lure. DEA sciences forestières, Nancy
- Chanson B (1988) Étude de la variabilité de quelques propriétés physiques et anatomiques du bois de rejets de taillis de châtaignier (*Castanea sativa* Mill). Application à l'étude de la rou lure. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, USTL, Montpellier
- Chanson B, Leban JM, Thibaut B (1989) La rou lure du châtaignier. *For Méditerr* t XI, 1, 15-34
- Damerval C, de Vienne D (1985) Divergence morphologique et divergence moléculaire. 1. Apport des marqueurs protéiques : 61-80. *In : Les distances génétiques, estimations et applications* (Lefort-Buson, de Vienne, eds) INRA, 181 p
- Frascaria N (1987) Étude de la diversité génétique du châtaignier (*Castanea sativa* Mill) en Ile de France. DEA d'écologie générale, univ, Paris-Sud, Orsay, 34 p
- Ferrand JC (1980) *La rou lure du châtaignier. Note préliminaire*. INRA, Versailles, 15 p
- Gouet JP, Philippeau G (1986) *Comment interpréter les résultats d'une analyse de variance ?* ITCF, Paris, 47 p
- Harris H, Hopkinson DA (1976) *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. North Holland Publ Co Inc, New York
- Kahler AL (1983) Effect of halfsib and S<sub>1</sub> recurrent selection for increased grain yield on allozyme polymorphism in Maize. *Crop Sci* 23, 572-576
- Kollman FFP, Cote WA (1968) *Principles of Wood Science and Technology. I Solid Wood*. Springer Verlag, New York, 592 p
- Kubler H (1987) Growth stresses in trees and related wood properties. *For Prod Abstr* 10 (3), 61-119
- Lachaussée E (1953) Note upon shake and forest crack of *Quercus robur*. *For Abstr* 15, N° 1598
- Leban JM (1985) Contribution à l'étude de la rou lure de châtaignier. Thèse docteur ingénieur, Nancy, univ de Metz, 164 p
- Mathey A (1906) *Traité d'exploitation commerciale des bois*, t I
- Mc Ginnes EA Jr (1968) Extend of shake in black walnut. *For Prod J* 18 (5), 80-82
- Nepveu G (1986) Faut-il se préoccuper des propriétés du bois dans le cadre des programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers ? Amélioration génétique des arbres forestiers. *Rev For Fr* (n° spécial), 221-227
- Saya I (1962) Indignati sulla «cipollatura» del legno di castagno e di abiete bianco. Contributi scientifico pratici per una migliore conoscenza. *Utilizzazione del legno*, 4, 6
- Snedecor GW, Cochran WG (1971) *Méthodes statistiques*. Association de coordination technique agricole, Paris, 649 p
- Struber CW, Goodman MM, Moll RH (1982) Improvement of yield can ear number resulting

- from selection at allozyme loci in a Maize population. *Crop Sci* 22, 737-740
- Stat ITCF (1987) *Manuel de l'utilisateur*. Institut Technique des Céréales et des Fourrages, Paris
- Tanksley SD, Rick CM (1980) Isozymic gene linkage map of the tomato: application in genetics and breeding. *Theorit Appl Genet* 57, 161-170
- Tanksley SD, Medine-Filho H, Rick CM (1982) Use of naturally occurring enzyme variation to detect and map genes controlling quantitative traits in an interspecific backcross of tomato. *Heredity* 49, 11-25
- Thibaut B (1982) Mise en place d'un programme de recherche sur la roulure du châtaignier. *For Entrep. IDF* 84, 12-15
- Tomassone R (1987) *Comment interpréter les résultats d'une régression linéaire ?* ITCF, 55 p
- Tranchefort J (1974) *La régression, application à l'agronomie*. ITCF, 174 p
- Wilson BF (1962) A survey of the incidence of ring shake in eastern hemlock. *Harv For Pap* 5