

Variabilité naturelle du mélèze. I. Mélèze d'Europe : bilan de 34 ans de test comparatif de provenances

LE Pâques

Station d'amélioration des arbres forestiers, Inra, 45160 Ardon, France

(Reçu le 6 juillet 1994 ; accepté le 7 juillet 1995)

Résumé — Un bilan du plus ancien dispositif français de comparaison de provenances de mélèze d'Europe est présenté 34 ans après son installation. Comparés aux conclusions à 20 ans du réseau IUFRO (1^{re} et 2^e expériences internationales) dont il fait partie, les résultats de cette expérience confirment, dans des conditions écologiques originales (Bretagne), l'essentiel des conclusions générales qui en ont été tirées, à savoir la très grande variabilité génétique entre populations de mélèze d'Europe et la nette supériorité des provenances du Centre de l'Europe pour leur plasticité. Une sélection efficace des meilleures provenances pour la croissance en hauteur semble possible dès deux ans en pépinière. Des liaisons défavorables entre vigueur et forme de la tige ainsi qu'entre vigueur et infradensité du bois ont été observées au niveau provenance. La liaison est positive entre vigueur et proportion de duramen. En reboisement, seront donc recommandées : les provenances des Sudètes pour leur plasticité, leur forte croissance et leur résistance au chancre et celles de basse Autriche pour la qualité de forme des tiges. En revanche pour la qualité du bois, les provenances du Centre Pologne et alpines présentent un bois de plus forte densité comparées aux provenances des Sudètes. La provenance du Centre Pologne présente cependant dans cette étude des performances contradictoires pour la vigueur et la forme des tiges. L'incidence de ces résultats sur l'évolution des recherches dans le cadre du programme d'amélioration des mélèzes est brièvement discutée.

mélèze d'Europe / variabilité génétique / provenance / croissance / forme / infradensité

Summary — **Genetic diversity in larch. I. Results of 34 years of provenance testing with European larch.** A number of growth, stem form and wood quality characteristics were evaluated in a comparative provenance trial with European larch planted in Brittany (northwestern France) in 1959. Results are in good agreement with those summarized at 20 years from the 2 international larch provenance IUFRO experiments; that is, the high genetic variability between European larch populations and the general broad adaptability of central European provenances. At the provenance level, negative correlations between vigour and stem form on one side and between vigour and wood density on the other have been observed while positive correlations were recorded between growth and heartwood proportion for which a SW-NE gradient was observed. Efficient ranking of provenances could have been performed as early as at 2 years in the nursery for selection for total height. The best compromise for reforestation is as follows: the Sudetan populations for their good adaptability, fast growth, resistance

to canker but not for their poor stem form, and provenances from the southeastern Alps in lower Austria for their moderate growth but excellent stem form. But for high wood density, central Poland and Alpine populations should be preferred compared to Sudetan ones. However, some surprising and contradictory results have been recorded in this study for the population from central Poland (moderate to poor growth, good stem form, high wood density) and central and northern Alps. Some development of the breeding programme with European larch is briefly suggested.

European larch / genetic variability / provenance / growth / stem straightness / wood density

INTRODUCTION

Comparé à l'épicéa commun ou au pin sylvestre, le mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill) occupe une aire naturelle de petite taille et essentiellement morcelée. Elle se répartit en cinq zones principales comprenant les Alpes, les Sudètes, les Tatras, les monts de Sainte-Croix (Gory swietokrzskie) dans le centre de la Pologne et quelques peuplements isolés dans les Carpates roumaines. Très tôt, plusieurs auteurs mirent en évidence l'existence d'écotypes bien différenciés (Cieslar, 1899, 1914 ; Engler, 1905 ; Rubner, 1931) au point que certaines populations furent élevées au rang d'espèces (Cieslar, 1914 ; Domin, 1930 in Sindelar, 1992) ou de sous-espèces (Jasicova, 1966) : *polonica*, *sudetica*.

Le constat d'échecs variables suivant les races, des reboisements hors de l'aire naturelle au début du siècle (Münch, 1933, 1936), suscita une recherche plus systématique sur la variabilité génétique de cette espèce.

Après l'installation d'une première expérience de comparaison de provenances de mélèze d'Europe en 1944, une deuxième expérience internationale fut reconduite dès 1958 par l'intermédiaire de l'Ifro et du professeur R Schober. Cette expérience, caractérisée par un échantillonnage plus complet de l'aire naturelle (au total, 63 provenances) est présente dans 13 pays européens plus les États-Unis sur 70 sites expérimentaux. La France accueille un dispositif en Bretagne.

Une synthèse très détaillée des résultats enregistrés dans 46 tests du réseau international a été réalisée par Schober (1985) à 20 ans. Un bilan préliminaire du dispositif français a été fait à deux reprises : à 6 ans par Lacaze et Lemoine (1965) puis à 13 ans par Lacaze et Birot (1974). Des résultats partiels sont également fournis par Ferrand et Bastien (1985) à 26 ans. Cet article a pour objectif de présenter un bilan du dispositif français (qui sera définitif suite à la destruction de l'essai par une tempête en 1987) en élargissant les conclusions par une synthèse des résultats majeurs des tests de comparaison de provenances de mélèze d'Europe dans les pays voisins.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les provenances

Le matériel étudié en Bretagne comportait initialement 18 provenances de mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill) parmi les 63 présentes dans le réseau international. Quinze provenances sont autochtones des Alpes (dix), des Sudètes (quatre) et du Centre Pologne (une) et trois sont artificielles. Ces provenances sont comparées par ailleurs à des espèces témoins : une provenance de mélèze du Japon (*Larix kaempferi* Carr) et trois descendances de mélèze hybride entre *L. decidua* et *L. kaempferi*. Leurs origines sont précisées au tableau I.

Le semis a été réalisé en avril 1958, puis les plants furent repiqués en pépinière au printemps 1959 à Amance (54). La plantation en forêt a eu lieu en novembre 1959.

Tableau I. Description des provenances (en italique, provenance anéantie par la tempête de 1987)

Zone géographique et provenances	Pays	Nbre provenances	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Pluiosité moyenne (mm)	Température moyenne (°C)	
							Annuelle	Mai-septembre
Mélèze d'Europe (<i>Larix decidua</i>)								
Alpes du Sud-ouest								
Embrun Ristolas (Queyras)	F	22	44° 47' N	6° 57' E	1 600	1 050	6,1	12,3
Embrun Aiguilles (Queyras)	F	23	44° 47' N	6° 54' E	1 560	1 050	6,1	12,3
Briançon Montgenèvre (Briançonnais)	F	24	44° 56' N	6° 43' E	1 730	808	—	—
Briançon Villard (Briançonnais)	F	26	44° 52' N	6° 39' E	1 400	602	6,2	13,1
Préalpes du Sud								
Cavalière (Val di Fiemme)	I	16	46° 19' N	11° 27' E	1 200	860	8,7	16,8
Tenna (Val Sugana)	I	18	46° 04' N	11° 19' E	600	1 000	12,0	—
Cavedine (Val Sugana)	I	20	45° 59' N	11° 04' E	600-700	1 190	11,0	16,0
Alpes intérieures								
Mühldorf (Tauern)	A	3	46° 52' N	13° 21' E	900	1 100	7,0	14,2
Alpes Nord								
Langau 38/41 (Voralpen)	A	7	47° 49' N	15° 10' E	1 100	1 780	3,9	10,9
Préalpes Sud-Est								
Wechselgebiet	A	11	47° 30' N	16° 02' E	1 000	1 028	6,1	13,1
Sudètes								
Zabreh-Dubicko	CS	39	49° 50' N	16° 58' E	400	670	7,5	15,1
Ruda nad Moravou	CS	40	49° 59' N	16° 54' E	480	670	7,9	15,7
Olomouc	CS	106	49° 36' N	17° 16' E	—	—	—	—
Hradec nad Opavou	CS	107	—	—	400	—	—	—
Centre Pologne								
Grojec	PL	104	51° 50' N	20° 45' E	180	—	—	—
Non autochtones								
Neumünster (Schleswig)	D	34	54° 15' N	10° 10' E	50	720	8,0	14,4
Schlitz 65 (Hesse)	D	28	50° 43' N	9° 31' E	335	634	7,8	14,2
Dobris (Bohême)	CS	30	49° 47' N	14° 11' E	500	590	—	—
Mélèze du Japon (<i>Larix kaempferi</i>)								
Ina (Hondo)	J	36	35° 52' N	138° 04' E	1 200	1 900	4,8	—
Mélèze hybride (<i>L. decidua</i> x <i>L. kaempferi</i>)								
Hoersholm ^a (Sjælland)	DK	109	55° 53' N	12° 30' E	—	—	—	—
Humlebaek ^b (Sjælland)	DK	110	55° 58' N	12° 33' E	—	—	—	—
Dunkeld ^c (Ecosse)	GB	108	56° 34' N	3° 35' W	185-300	—	—	—

^a Descendance plein-frère F_1 (croisement contrôlé) ; ^b verger FP201DK ; ^c probablement descendance F_2 .

Le site expérimental

Le site a été décrit en détail par Lacaze et Lemoine (1965). Il se situe en forêt domaniale de Coat-an-Hay (Côtes-d'Armor) près de Belle-Isle-en-Terre (latitude 48° 31' N, longitude 3° 25' W) à une altitude de 200 m. Ce site de Bretagne est la station la plus occidentale des dispositifs européens de la II^e expérience internationale. Son originalité repose sur un climat très atlantique, avec une pluviométrie de 890 mm bien répartie sur l'année et une température moyenne annuelle très douce (10,5 °C) et à faible amplitude.

Les plants furent initialement installés à un espacement de 2 x 2 m suivant un modèle en blocs incomplets équilibrés avec cinq répétitions, 21 blocs et cinq parcelles unitaires par bloc de 121 (11 x 11) plants. L'hybride 109 utilisé comme témoin forme un plateau indépendant, à côté du dispositif principal.

Depuis la plantation, trois éclaircies sélectives ont eu lieu durant l'hiver 1973/74, 1980/81 et 1984/1985, l'objectif étant d'atteindre dans chaque plateau un coefficient d'espacement de Hart-Becking de l'ordre de 25 à 28 % (Ferrand et Bastien, 1985). Ce critère a été spécialement choisi dans un souci d'homogénéiser l'intensité des éclaircies dans des parcelles unitaires de vigueur très inégale.

Une violente tempête en octobre 1987 a malheureusement ravagé le dispositif, ne laissant à peu près intactes que deux répétitions sur cinq et 10 blocs sur 21, compromettant toute valorisation du schéma expérimental de départ. De plus, une provenance (18) a complètement disparu par suite de chablis. Le nombre total d'arbres mesurables subsistant variait suivant les provenances entre 12 et 99 avec une moyenne de 40 arbres regroupés pour la plupart en bouquets de plus de 15 arbres.

Mesures et observations – analyses statistiques

Outre les données disponibles lors des études menées précédemment, les caractères suivants ont été mesurés ou observés en 1991, soit à 34 ans du semis :

- la circonférence à 1,30 m de toutes les tiges (*Circ*) ;
- la hauteur totale des 10 plus gros arbres par provenance, mesurée au dendromètre SUUNTO (*HT*) ;

- le coefficient d'élanement (*H/D*), calculé à partir de *HT* et de *Circ* ;

- la rectitude de la tige (*Fo*) sur les arbres échantillonnés pour *HT*, suivant une échelle de notation subjective d'un à cinq (cinq = droit).

De plus, la qualité du bois a été estimée à partir de trois critères d'évaluation indirecte et directe sur 20 arbres choisis aléatoirement :

- la longueur de pénétration (*Pil*) d'une aiguille de 2,5 mm de diamètre mesurée au Pilodyn (6J) ; la mesure a été prise sous écorce suivant deux directions (nord et sud) à 1,30 m ; la valeur moyenne est seule présentée ;

- l'infradensité moyenne ou hors bois de compression (*Inf*), estimée par la méthode de Keylwerth (1954) sur carottes transversales (nord-sud) prélevées à 1,30 m à la tarière de Pressler (diamètre = 5,5 mm) ;

- la proportion moyenne de duramen (%*dur*) estimée par $d^2/(a+d)^2$ à partir des mesures sur demi-carottes des longueurs respectives de l'aubier (*a*) et du duramen (*d*). Ce critère a été étudié compte tenu de l'importance du duramen et de ses propriétés d'imputrescibilité pour l'utilisation du bois de mélèze en usage extérieur.

Compte tenu de la mortalité variable suivant les provenances et des traitements sylvicoles successifs, la densité à l'intérieur des parcelles unitaires est certainement différente et doit affecter en particulier directement *Circ* et *H/D* et indirectement les paramètres de qualité du bois (*Inf* et *Pil*). Cependant, l'adoption d'une intensité d'éclaircie basée sur un critère adapté au développement de chaque provenance reflète bien leur potentialité et permet de valider l'intérêt de ces caractères dans le contexte d'une sylviculture homogène.

Une analyse de variance a été réalisée sur données individuelles grâce au logiciel MODLI sous S. Compte tenu de la structure actuelle du dispositif après la tempête, le facteur provenance a été seul pris en compte ; il est considéré comme facteur fixe.

RÉSULTATS

Survie et débourrement

Onze ans après plantation, Lacaze et Birot (1974) observent une forte variabilité entre

provenances pour la survie, en liaison d'une part avec les dégâts de gelées tardives et d'autre part, avec la concurrence herbacée très vive. Parmi les plus mauvaises figurent systématiquement les provenances des Alpes françaises (20 à 25 % de survivants). Les provenances des Alpes du Nord et du Sud-Est ont des taux de survie moyens (50 à 70 % de survivants). Les autres populations ont une survie très satisfaisante (> 70 %).

Pour le débourrement, seules des observations à 4 et 6 ans sont disponibles. Selon Lacaze et Lemoine (1965), les provenances les plus tardives et donc les moins sensibles aux gelées tardives, regrouperaient les provenances du Centre Pologne et des Sudètes. À l'opposé, les provenances alpines, surtout françaises et italiennes, se révèlent les plus précoces.

Caractères de vigueur

Les performances moyennes à 34 ans varient selon les provenances entre 13,9 et 20,7 m pour la hauteur totale des dominants avec une valeur moyenne de 18,0 m et entre 51,1 et 76,0 cm pour la circonférence à 1,30 m (moyenne = 68,2 cm). Des différences très hautement significatives (au niveau 0,1 %) existent entre provenances pour tous les caractères de vigueur évalués (tableau II).

Les provenances les plus vigoureuses en terme de hauteur dominante regroupent Mühldorf (Alpes intérieures), Olomouc, Hradec nad Opavou, Ruda nad Moravou et Zabreh (Sudètes) ainsi que Langau (Alpes du Nord) (fig 1a). Les provenances les moins performantes sont originaires des Alpes françaises (Queyras et Briançonnais), des Préalpes du Sud (Cavalese et Caveldine) et du Sud-Est (Wechselgebiet). Pour la circonférence, le classement est assez semblable avec cependant des performances remarquables de Cavalese et de

Briançon Montgenèvre. La provenance polonaise de Grojec, moyenne pour la croissance en hauteur totale est assez médiocre pour ses performances en circonférence.

À titre indicatif, selon les tables de production de Hamilton et Christie (1971) et sur base des hauteurs dominantes à 34 ans, les provenances pourraient se regrouper en trois classes selon les zones de l'aire naturelle suivantes : avec 10 à 12 m³/ha/an, les Alpes intérieures, Sudètes et les Alpes du Nord ; avec 8 à 10 m³/ha/an, les Préalpes du Sud et du Sud-Est, Centre Pologne et les provenances non autochtones et avec moins de 8 m³/ha/an, les Alpes du Sud-Ouest sauf Briançon Montgenèvre qui se rattacherait à la classe intermédiaire.

Caractères de forme de la tige

Deux paramètres ont été considérés : le coefficient d'élanement H/D et une note de rectitude (F_0) (tableau II).

Un gradient régulier du sud-ouest au nord-est de l'aire apparaît assez clairement pour H/D : les provenances de la partie française de l'aire se distinguent par les plus faibles valeurs ($H/D = 63,5$ et $55,9$ pour Briançon Montgenèvre) alors que les provenances des Sudètes et du Centre Pologne se caractérisent par les plus forts coefficients d'élanement : $H/D > 75$. La provenance non autochtone allemande de Schlitz (D) présente le plus haut rapport H/D avec un coefficient supérieur à 84.

Pour la rectitude du fût, les provenances alpines apparaissent globalement supérieures, particulièrement les provenances des Alpes intérieures, du nord et du sud-est ; à noter à nouveau, le comportement particulier de Briançon Montgenèvre qui présente une forme assez médiocre (note = 3,6). La provenance polonaise de Grojec figure également parmi les meilleures provenances pour la rectitude (fig 1b). Les pro-

Tableau II. Performances moyennes (en % de la moyenne générale) et coefficient de variation intra-provenance (CV) à 34 ans pour la vigueur (HT, Circ), la forme (H/D, Fo) et les propriétés du bois (Pil, Inf et %dur).

Provenance	HT (m)		Circ (cm)		H/D		Fo		Pil (1/10 mm)		Inf (kg/m ³)		%dur	
	Moy	CV	Moy	CV	Moy	CV	Moy	CV	Moy	CV	Moy	CV	Moy	CV
Alpes du S-O														
22	77,0	15,3	75,0	39,9	98,2	16,4	117,1	8,8	96,0	14,1	101,7	6,4	73,7	38,0
23	93,0	9,2	80,7	44,5	89,0	16,3	112,2	11,2	96,0	17,2	100,9	9,1	93,8	21,6
24	95,0	8,8	111,0	33,5	79,5	11,5	87,8	19,4	101,1	8,2	97,9	5,3	90,7	22,5
26	85,9	17,6	91,1	46,8	95,5	20,5	106,7	24,2	98,4	13,8	97,7	7,5	81,9	32,6
Préalpes du S														
16	99,1	7,5	111,4	20,3	95,0	9,9	97,6	16,7	99,5	14,7	100,0	5,7	100,2	15,1
20	96,1	7,9	91,2	31,1	90,9	9,7	112,2	11,2	94,3	9,3	106,2	6,9	94,8	19,7
Alpes intérieures														
3	114,9	3,8	111,4	23,0	99,5	6,8	117,1	8,8	97,4	9,8	99,5	5,1	103,2	18,5
Alpes du N														
7	105,5	5,6	109,3	28,6	98,2	8,5	114,6	10,3	101,3	13,4	95,1	7,6	97,1	23,8
Préalpes du S-E														
11	96,9	3,4	102,8	24,8	102,0	7,3	114,6	10,3	93,8	10,6	106,1	6,9	105,3	12,7
Sudètes														
39	106,6	5,1	102,5	21,0	115,7	8,6	82,9	20,6	105,0	14,1	100,0	8,4	104,8	22,6
40	107,2	7,9	109,0	30,6	97,9	9,6	79,3	39,2	103,9	23,2	98,4	8,5	108,1	26,0
106	110,8	6,1	100,5	31,3	107,7	9,2	75,6	38,6	116,4	13,2	97,4	7,7	116,2	19,5
107	110,8	4,5	111,7	22,9	108,9	14,4	81,7	20,0	104,8	15,5	93,3	7,3	107,9	17,6
Centre Pologne														
104	99,4	6,6	92,3	26,4	109,3	10,5	115,9	9,0	92,1	7,5	106,5	4,0	106,2	26,4
Non autochtones														
28	99,8	14,6	96,7	32,8	119,6	20,6	90,2	25,6	103,6	19,7	95,7	6,8	112,7	23,0
30	103,0	5,2	104,5	24,4	99,9	9,6	90,2	25,6	96,9	11,9	100,5	5,8	100,6	18,9
34	96,3	4,9	106,5	24,5	92,1	7,1	113,4	10,2	100,9	9,1	100,2	5,5	100,5	17,1
Moy-CV inter-provenances	18,0	9,4	68,2	11,1	70,4	10,4	4,1	14,9	108,6	5,8	482,4	3,8	50,3	10,7
F (dl)	12,668*** (16, 147)		4,229*** (16, 461)		6,688*** (16, 147)		6,796*** (16, 147)		3,222*** (16, 287)		5,549*** (16, 287)		4,148*** (16, 287)	

*** Significatif pour $\alpha = 0,001$.

venances des Sudètes sont uniformément caractérisées par les plus mauvaises formes.

Caractères de qualité du bois

Des différences très hautement significatives sont mises en évidence pour tous les caractères, comme indiqué au tableau II. Le duramen représente en moyenne la moitié de la surface de la section à 1,30 m et sa proportion oscille entre 37 et 58 % selon les provenances. Un gradient assez net existe du sud-ouest au nord-est de l'aire. Les provenances françaises présentent la plus forte proportion d'aubier, les provenances des Sudètes et du Centre Pologne, la plus faible. Si des qualités d'imputrescibilité du bois liées au duramen sont recherchées pour des emplois extérieurs, le bois des populations du centre de l'Europe présenterait dès lors un avantage. Parmi toutes les provenances de mélèze d'Europe, Olomouc, une provenance des Sudètes, est caractérisée par la plus forte proportion de duramen (58 %) et Embrun Ristol, provenance des Alpes du Sud-Ouest, par la plus faible (37 %).

L'infradensité des provenances de mélèze d'Europe atteint en moyenne 482,4 kg/m³ avec des écarts compris entre 450 et 514 kg/m³. Pour la mesure au pilodyn, la pénétration moyenne s'élève à 10,9 mm (écart : 10,0–12,6 mm). De tous les caractères étudiés, l'infradensité et la longueur de pénétration au pilodyn sont ceux qui présentent les plus faibles coefficients de variation inter-provenances et pour l'infradensité, la plus grande homogénéité intra-provenance (tableau II). Les provenances du Centre Pologne (Grojec) et des Préalpes du Sud-Est (Wechselgebiet) présentent le bois le plus dense (fig 1c) ; elles sont suivies par les provenances des Alpes du Sud. Les provenances des Alpes du Sud-Ouest et intérieures ont des valeurs proches

de la moyenne. Les provenances des Sudètes présentent en moyenne une densité inférieure, voire nettement inférieure à la moyenne, en particulier à cause de Hradec nad Opavou caractérisée par la plus faible valeur d'infradensité moyenne. Parmi les provenances non autochtones, Schlitz a le bois de plus faible infradensité.

Résistance au chancre

Aucun symptôme lié au chancre n'a été à ce jour décelé dans le dispositif breton.

Liaisons entre caractères au niveau moyennes de provenances

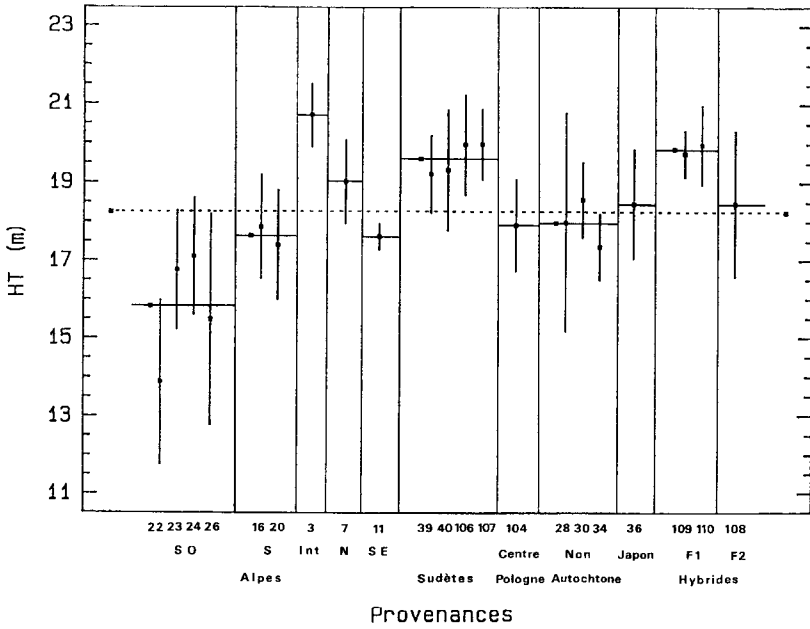
Six ans après le semis, Lacaze et Lemoine (1965) observent une liaison favorable entre croissance en hauteur et tardiveté du débourrement (0,88**).

Outre les liaisons fortes observées à 34 ans entre les deux paramètres de vigueur (*Circ* et *HT*), il est utile de noter également l'intérêt du pilodyn pour estimer indirectement l'infradensité (tableau III). Le coefficient de corrélation est égal à $-0,68^{**}$ et le classement des provenances par la mesure au pilodyn est très proche de celui par détermination d'infradensité (corrélation de rang de Spearman = $-0,81^{***}$).

Très peu d'autres liaisons entre caractères sont significativement différentes de zéro. Néanmoins, il est important de constater d'une part les corrélations négatives et donc défavorables entre paramètres de vigueur et la rectitude du fût et d'autre part la liaison légèrement défavorable entre paramètres de vigueur et paramètres de densité. La tendance semblerait indiquer que les provenances à croissance forte présenteraient une forme de fût moins bonne et auraient un bois de densité plus faible ; ces deux derniers caractères étant assez forte-

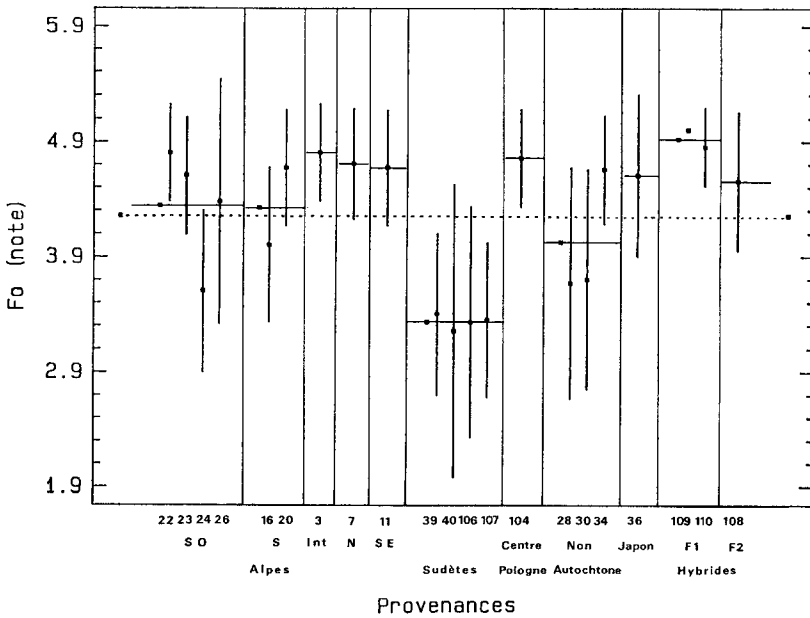
a

Hauteur dominante



b

Rectitude de la tige



C

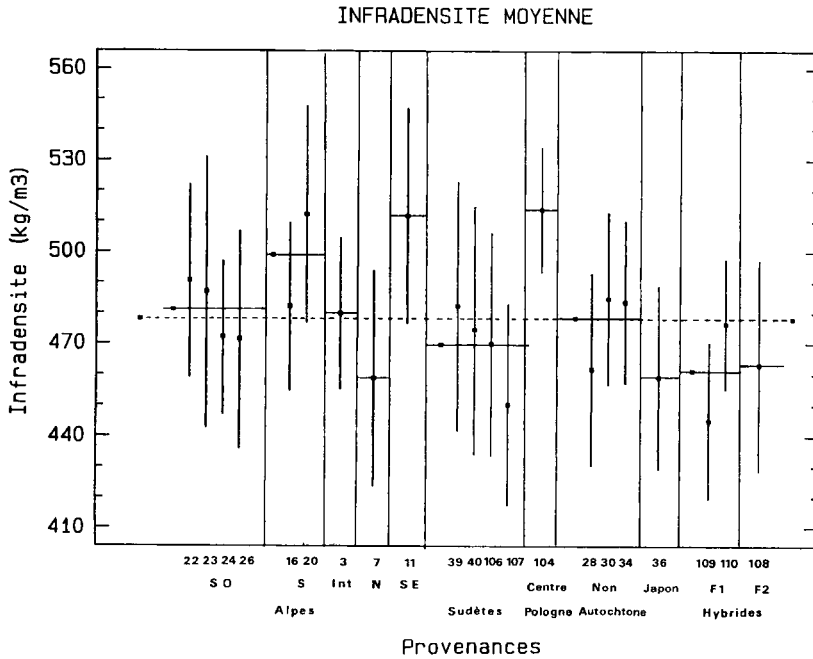


Fig 1. Performances moyennes globales (en tireté), par région de provenances (en plein) et par provenance (+/- 1 ET) pour (a) la hauteur dominante, (b) la rectitude de la tige et (c) l'infradensité moyenne.

Tableau III. Coefficients de corrélation entre moyennes de provenances de mélèze d'Europe (x 1 000).

	HT	Circ	H/D	Fo	Pil	Inf	%dur
HT	1 000	728***	375 ^{ns}	-446 ^{ns}	485*	-328 ^{ns}	823***
Circ		1 000	9 ^{ns}	-428 ^{ns}	357 ^{ns}	-414 ^{ns}	530*
H/D			1 000	-311 ^{ns}	323 ^{ns}	-156 ^{ns}	592*
Fo				1 000	-736***	552*	-485*
Pil					1 000	-679**	494*
Inf						1 000	-153 ^{ns}

*, **, *** Significatif respectivement pour $\alpha = 0,05, 0,01$ et $0,001$; ns : non significatif ; dl = 17.

ment liés entre eux : bonne rectitude et forte densité allant de pair. Les provenances les plus vigoureuses produiraient aussi la plus forte proportion de duramen.

DISCUSSION

Une très grande variabilité génétique entre populations de mélèze d'Europe a été mise en évidence pour tous les caractères étudiés. La seule exception concerne peut-être l'infradensité qui, malgré la mise en évidence de différences significatives entre provenances, présente la plus grande homogénéité tant au niveau intra- qu'interprovenances. Les résultats présentés dans cette étude sont synthétisés par les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (fig 2) intégrant les caractères économiques principaux. Le premier axe (59,1 % de la variation) correspond aux caractères de vigueur (*HT*) et de qualité du bois (*Pil* et *%dur*) ; le second (cumulé de la variation = 81,2 %), à la forme de la tige (*Fo*). Les provenances se regroupent assez bien par zones géographiques : les provenances des Sudètes forment un groupe particulièrement homogène avec des valeurs

fortes de *HT*, *Pil* et *%dur* mais faibles de *Fo*. Les provenances des Alpes forment un groupe plus éclaté où avec des valeurs croissantes de *HT*, *Pil*, *Fo* et *%dur* se distinguent assez clairement les provenances des Alpes françaises, celles des Alpes italiennes, puis les provenances des Alpes autrichiennes. Les provenances des Alpes françaises forment un groupe assez lâche où se singularise particulièrement la provenance 24 (Briançon Montgenèvre), provenance de plus haute altitude.

Compte tenu des nombreux aléas qui ont pesé sur cette plantation expérimentale (décapage du sol à la plantation, dégagements insuffisants, dégâts de gelées tardives après installation, éclaircies tardives, destruction par la tempête de 1987), la fiabilité des résultats présentés pourrait être mise en doute. Aussi pour les valider, il nous a semblé utile de mettre en relation ces résultats d'une part avec les résultats antérieurs sur le même site de manière à évaluer la stabilité temporelle des performances et la possibilité de leur prédiction précoce et d'autre part avec ceux enregistrés dans les autres dispositifs du réseau européen, ce qui permettra d'élargir les conclusions tirées

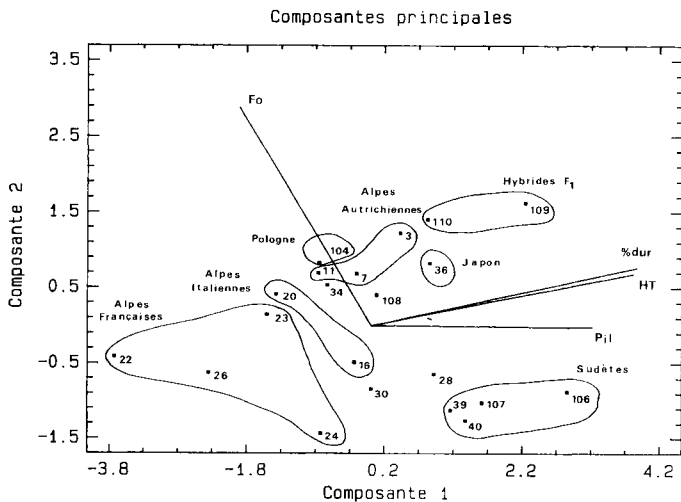


Fig 2. Analyse en composantes principales (axes 1 et 2).

du dispositif français malheureusement mono-stationnel.

Il est également intéressant d'examiner sur le plan sylvicole l'intérêt respectif du mélèze d'Europe et du mélèze du Japon et de leur hybride, essences concurrentes en reboisement.

Liaisons âge-âge

Les études réalisées successivement par Lacaze et Lemoine (1965) entre 1 et 6 ans, par Lacaze et Birot (1974) à 13 ans et par Ferrand et Bastien (1985) à 26 ans ont permis d'observer l'évolution des performances des provenances entre 1 et 34 ans. En particulier, les coefficients de corrélation de rang de Spearman (r_S) ont été calculés pour suivre l'évolution de classement des provenances d'un stade juvénile à 34 ans.

Pour la hauteur totale, r_S atteint 0,79*** entre 2 et 34 ans, 0,71*** entre 6 et 34 ans et 0,79*** entre 13 et 34 ans, traduisant assez peu de changements de classement des provenances dès 2 ans en pépinière. Le plus fort changement de rang est enregistré pour Mühldorf (14^e en 1959, 1^{re} en 1991). Dans un dispositif équivalent dans les Ardennes belges, Jacques (1992) observe également des niveaux de corrélation similaires qui montrent l'intérêt d'une sélection précoce dès 2 ans ($r = 0,75^{***}$ entre les hauteurs totales moyennes à 2 et 31 ans).

Pour la circonférence, r_S passe de 0,60** entre 13 et 34 ans à 0,94*** entre 26 et 34 ans. Le classement des provenances à 34 ans est donc assez différent de celui à 13 ans, âge où le couvert venait de se fermer et avant la première éclaircie. Il est en revanche très proche de celui établi 8 ans plus tôt à partir de mesures sur le dispositif complet (après trois éclaircies). Si le premier résultat est sujet à caution compte tenu de l'influence de la densité variable à l'inté-

rieur des parcelles sur *Circ*, le second en revanche valide les résultats obtenus sur l'échantillon d'arbres subsistant après la tempête.

Pour la rectitude de la tige, la corrélation de rang atteint 0,64** entre 13 et 34 ans : parmi les provenances qui changent favorablement de classement figurent de manière assez surprenante Grojec caractérisée à 13 ans par plus de 70 % de tiges très flexueuses mais aussi Mühldorf. La prédiction juvénile n'est donc pas parfaite pour la forme comme le conclut par ailleurs Jacques (1992). Outre les effets bénéfiques des éclaircies qui devraient dans cette expérience favoriser préférentiellement les provenances à forte croissance, il est probable aussi qu'une partie des défauts soit masquée par les accroissements successifs en circonférence, laissant dans le tronc un noyau déformé. Ces hypothèses ne sont cependant que partiellement vérifiables (les provenances des Sudètes très vigoureuses restent flexueuses) et ce point illustre combien il est difficile de suivre dans le temps l'évolution de la forme des troncs.

Comparaison avec les résultats des autres expériences européennes

Les résultats des première et deuxième expériences internationales IUFRO de comparaison de provenances de mélèze d'Europe (1944 et 1958/59) ont fait l'objet de nombreuses publications (voir Weisgerber et Sindelar, 1992 pour une synthèse). Le bilan le plus complet et le plus récent est sans doute celui de Schober (1985) réalisé à 20 ans.

Le réseau qui comprend 70 sites expérimentaux répartis dans 13 pays européens (plus les États-Unis) couvre des conditions écologiques très diversifiées liées à la longitude (3° 25' W à 31° 00' E), à la latitude (40° 41' N à 60° 22' N) et à l'altitude (10 à 1 500 m) avec des précipitations et des tem-

pératures annuelles moyennes de 565 à 1 448 mm et de 4,7 à 10,5 °C respectivement.

Dans ces conditions très contrastées, il est étonnant de voir la très grande concordance des résultats (fig 3a, b) : en particulier, un gradient très net se dessine pour la croissance du sud-ouest au nord-est (fig 3a) ; à 20 ans, les provenances des Sudètes et du Centre Pologne figurent parmi les plus productives ; celles des Alpes françaises et italiennes parmi les plus médiocres (Schober, 1985 ; Weisgerber et Sindelar, 1992). Selon des résultats plus récents mais moins complets (Rau, 1992), les provenances du sud-est des Alpes ainsi que les provenances artificielles allemandes de Schlitz et de Neumünster apparaissent aussi parmi les meilleures pour la production en volume entre 26 et 31 ans.

Une liaison favorable est aussi mise en évidence dans le réseau entre vigueur et résistance au chancre (*Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis) : les provenances du Centre Pologne, des Sudètes et des Tatras étant très peu affectées comparées aux provenances alpines (Weisgerber, 1990).

En revanche, un antagonisme évident existe entre vigueur et rectitude du fût (Schober, 1985 ; Weisgerber et Sindelar, 1992 ; Rau, 1992) : les provenances les plus vigoureuses du Centre Pologne et des Sudètes ont la forme de tige la plus défectueuse, comparées aux provenances de l'est et du nord des Alpes (fig 3b).

De plus, les provenances des Sudètes et du bas Tatra et la provenance artificielle de Schlitz, caractérisées par des coefficients d'élanement très élevés ($H/D > 85$) apparaissent beaucoup moins stables en particulier par rapport aux pluies verglaçantes que celles des Alpes, du haut Tatra et du Centre Pologne (Schober, comm pers 1987).

Comparées aux provenances de hautes altitudes (Alpes centrales), les provenances

des Alpes du Nord-Est, des Sudètes et sans doute du Centre Pologne requièrent moins de lumière mais sont beaucoup plus sensibles au déficit hydrique estival (Kral, 1966, 1967). Il semble également clair que les provenances de la partie orientale de l'aire débourent plus tardivement que celles des Alpes (Schober, 1967 ; Lines et Gordon, 1980).

Les études comparatives sur la qualité du bois sont à ce jour absentes et notre étude préliminaire des caractéristiques du bois des provenances de mélèze d'Europe apparaît originale. Seul Schreiber (1944, *in* Sindelar, 1992) a étudié la proportion d'aubier et de duramen pour plusieurs provenances. Il montre en particulier que les provenances des Sudètes ont la plus faible proportion en volume d'aubier (53%) ; les provenances du Centre Pologne, la plus forte (61–75%) ; les provenances des Alpes sont intermédiaires. La gamme de valeurs d'infradensité trouvées dans cette étude est cependant cohérente avec les résultats actuellement disponibles sur mélèze d'Europe, soit dans son aire naturelle alpine : Ringard (1989), soit dans des zones lointaines potentielles de reboisement comme l'Amérique du Nord : Keith et Chauret (1988).

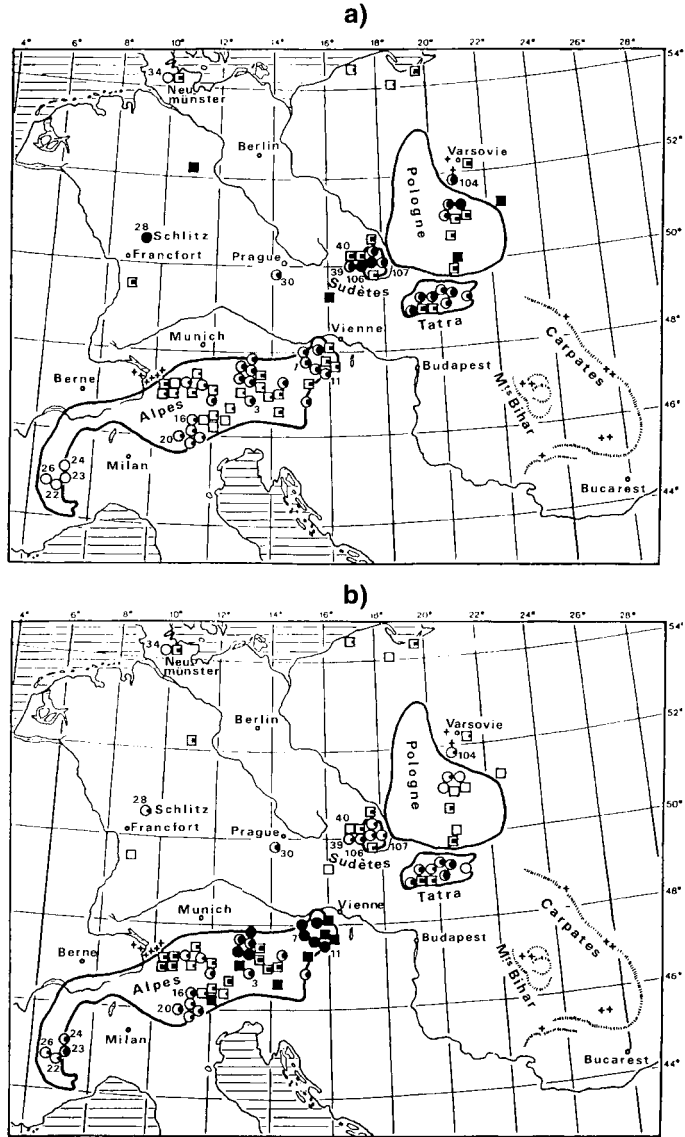
Le dispositif de Bretagne, au climat océanique typique et original dans le réseau européen confirme essentiellement ces tendances générales pour la vigueur et pour la forme. Quelques particularités sont cependant à noter. En effet outre les provenances des Sudètes, celles des Alpes intérieures et du Nord apparaissent également très productives alors que Grojec (Centre Pologne) très performante encore à 13 ans, régresse progressivement et apparaît comme très moyenne. De même, contrairement à ce qui a été reporté précédemment (Schober, 1985 ; Schreiber, 1944), la provenance du Centre Pologne présente à Coat-An-Hay une très bonne forme des tiges – ce qui est également observé dans un dispositif américain au

Wisconsin pour une provenance voisine (Lee et Schabel, 1989) –, et une proportion de duramen comparable à celle des provenances des Sudètes.

Ces antagonismes sont sans doute liés, plus qu'aux conditions climatiques particulières, à ce que malheureusement dans le

dispositif français ces zones correspondent aux parties de l'aire les moins bien évaluées : chaque zone y est en effet représentée par une seule provenance contre un minimum de quatre dans les dispositifs allemands en particulier. De plus, la provenance polonaise de Grojec est représentée, dans

Fig 3. Résultats synthétiques des 1^{re} et 2^e expériences internationales IUFRO de comparaison de provenances de mélèze d'Europe : **a)** hauteur moyenne relative à 29 ans pour la première expérience et à 20 ans pour la deuxième ; **b)** forme des tiges à 23 ans pour la première expérience et à 20 ans pour la deuxième (d'après Schober (1981, 1985) in Weisgerber et Sindelar (1992)). Échelle : première expérience : ■ excellente, □ bonne, □ moyenne, □ mauvaise, □ médiocre ; deuxième expérience : ● excellente, ○ bonne, ○ moyenne, ○ mauvaise, ○ médiocre.



ces derniers dispositifs, par une autre récolte en forêt de Mala Wies. Cette population dont le caractère autochtone doit peut-être être mis en question n'est sans doute pas représentative de l'aire du mélèze dans le Centre Pologne (Lacaze, comm pers).

Comparaison entre mélèzes d'Europe, du Japon et hybride

Pour établir la comparaison entre mélèze d'Europe et mélèzes du Japon et hybride, essences concurrentes en reboisement, le groupe de provenances des Sudètes a été choisi comme référence sur base de son excellente plasticité et de son niveau élevé et homogène de production. Le matériel de reproduction en provenance des Sudètes est également maintenant commerciale-

ment disponible en France et fréquemment utilisé en reboisement.

Le mélèze du Japon, représenté par la provenance Ina, a sur le site de Coat-An-Hay une croissance systématiquement inférieure à celle de la moyenne des provenances des Sudètes (tableau IV). En revanche, il a un meilleur coefficient d'élanement, une meilleure rectitude de tige mais une densité du bois sensiblement plus faible que celle des provenances des Sudètes. Pour une circonférence moyenne de tige voisine, la proportion de duramen y est également plus importante.

Outre sa grande tardiveté de débourrement et sa meilleure survie (Lacaze et Lemoine, 1965), le mélèze hybride F₁ (110) est particulièrement performant (fig 1a, b et c ; tableau IV) et assez comparable au témoin 109. Par rapport au mélèze d'Eu-

Tableau IV. Comparaison des performances des mélèzes d'Europe, du Japon et hybride : moyennes et coefficient de variation intra-espèce.

Espèces	HT (m)	Circ (cm)	H/D (%)	Fo	Pil (1/10 mm)	Inf (kg/m ³)	%dur (%)
Moyennes et CV							
Sudètes	19,6 6,1	71,9 24,7	75,7 12,0	3,3 27,2	115,7 17,3	469,5 8,5	54,4 21,7
Japon	18,5 7,6	68,0 20,3	72,5 5,9	4,6 15,2	115,0 12,3	459,0 6,5	57,0 18,5
Hybride F ₁	20,0 5,1	82,3 11,9	69,8 7,3	4,9 7,0	108,3 7,7	476,4 4,5	56,5 10,3
Hybride F ₂	18,5 10,1	74,7 17,7	68,6 9,0	4,6 13,2	115,3 16,7	462,9 7,4	49,6 20,9

Performances relatives (en % de la moyenne des Sudètes)

Sudètes	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Japon	94,2	94,6	95,8	139,4	99,4	97,8	104,8
Hybride F ₁	102,0	114,5	92,2	148,5	93,6	101,5	103,9
Hybride F ₂	94,2	103,9	90,6	139,4	99,7	98,6	91,2

rope, sa supériorité en vigueur à 34 ans varie de 11 % pour la hauteur totale (*HT*) à 21 % pour la circonférence (*Circ*) ; comparée à la moyenne des performances des provenances des Sudètes, cette supériorité devient très faible pour la hauteur totale (2 %) mais reste importante pour *Circ* (14,5 %). À 26 ans, Ferrand et Bastien (1985) ont estimé l'accroissement annuel moyen en volume : il s'élevait à 16,7 m³/ha/an pour la provenance hybride 110, à 12,8 pour le mélèze du Japon (36) et à 10,3 m³/ha/an pour la provenance des Sudètes 107. La qualité de forme des fûts est nettement supérieure non seulement à celle des Sudètes mais aussi à celle du mélèze du Japon : coefficient d'élanement plus faible ($H/D = 66,6$) et rectitude presque parfaite ($F_0 = 4,9$). L'infradensité moyenne de son bois est légèrement supérieure à celle du mélèze des Sudètes mais pas significativement différente. Comparable au mélèze du Japon, l'hybride F_1 se caractérise aussi par une proportion de duramen plus importante que le mélèze d'Europe (supériorité égale à 12 %) et légèrement supérieure à celle du groupe des Sudètes.

Autre particularité à noter, l'hybride F_1 se distingue aussi d'une manière assez générale dans ce dispositif par sa plus grande homogénéité comme l'indiquent les plus faibles valeurs des coefficients de variation intra-provenance (tableau IV).

L'hybride 108 (Dunkeld) issu d'un peuplement d'hybrides F_1 – donc probablement équivalent à une descendance hybride F_2 – se caractérise, quant à lui, par des performances généralement plus faibles que celle de l'hybride F_1 et surtout par une plus grande hétérogénéité intra-provenance (eg, pour *HT*, F_0 , %*dur*).

CONCLUSIONS

Comme indiqué précédemment, le mélèze d'Europe occupe une aire naturelle aux

dimensions restreintes, morcelée et essentiellement limitée aux massifs montagneux. Suite aux migrations glaciaires ou post-glaciaires, il semble qu'une différenciation très nette des différentes populations se soit progressivement mise en place résultant en diverses races aux caractéristiques tranchées.

Par leur forte vigueur et leur bonne résistance au chancre, les provenances des Sudètes apparaissent certainement comme le meilleur compromis comme source de reboisement en mélèze d'Europe. Leur très grande plasticité (Giertych, 1979) laisse supposer une flexibilité génétique considérable liée à une forte diversité génétique et un haut niveau d'hétérozygotie ainsi qu'à l'existence de gènes pré-adaptatifs (Weisgerber, 1992) leur permettant d'excellentes performances y compris sur des sites marginaux ou très éloignés de l'aire d'origine comme celui de Coat-An-Hay.

Par contraste, les provenances alpines ont un comportement beaucoup plus variable. Ces populations plus spécialisées auraient perdu durant les glaciations une part non négligeable du pool génétique de départ. Elles sont caractérisées en particulier par une moins bonne capacité d'adaptation à des milieux écologiques variés (surtout les provenances des Alpes centrales, du Sud et du Sud-Ouest), une croissance plus faible et une très grande sensibilité au chancre. Une exception existe, semble-t-il, selon Weisgerber (1992) et Rubner (1954, in Weisgerber, 1992) avec les provenances des Préalpes du Sud-Est, caractérisées par une assez bonne plasticité et une bonne croissance. Cette population aurait pu se maintenir durant les glaciations sans restriction grave de son potentiel génétique.

Trois groupes de provenances (ou races) seront donc à privilégier pour la poursuite du programme d'amélioration mais aussi pour les reboisements en France en dehors de l'aire naturelle. Selon les objectifs poursuivis, le mélèze des Sudètes sera préféré

pour sa plasticité, sa forte production et sa bonne résistance au chancre bien que sa forme laisse souvent à désirer (une tige sur deux à flexuosité accusée avant la première éclaircie), le mélèze des Préalpes de l'Est (Wienerwald) pour sa qualité de forme de tiges et sa bonne croissance dans des zones où le chancre n'est pas à redouter et provisoirement, le mélèze du Centre Pologne.

Pour ce dernier, les résultats contradictoires enregistrés dans le dispositif français par rapport aux autres dispositifs européens, sa représentation insuffisante dans notre dispositif mais aussi la mise en évidence pour la première fois d'une qualité de bois originale exigent une investigation plus approfondie. Celle-ci a commencé à l'Inra par une récolte massive de descendances en 1987 dans des peuplements autochtones du Centre Pologne et la mise en place progressive de tests de descendances appropriés.

Outre son caractère mono-stationnel, le dispositif français de Coat-An-Hay souffre également de la non ou sous-représentation de plusieurs zones de l'aire naturelle comme d'ailleurs les expériences internationales elles-mêmes : Centre Pologne, Préalpes de l'est et du sud-est, Tatras. Pour remédier à ces lacunes, un nouveau réseau de tests de comparaison de provenances a été mis en place par l'Inra en 1990 en focalisant le choix des provenances dans les trois zones potentiellement les plus intéressantes mentionnées ci-dessus : basse Autriche, Sudètes et Centre Pologne.

Enfin, les liaisons défavorables observées au niveau provenances entre caractères d'intérêt économique ne pourront être améliorées par le choix des provenances. Aussi, compte tenu de la forte variabilité intra-population, il semble dès à présent possible de sélectionner par sélection récurrente des individus à forte croissance et bonne forme. C'est en particulier ce qui est envisagé pour le mélèze des Sudètes. Pour

la résistance au chancre, l'information disponible n'est pas suffisante. L'Inra a engagé depuis plusieurs années un programme d'amélioration du mélèze d'Europe pour les trois races intéressant la forêt française et essaie de préciser la place à réserver au mélèze d'Europe par rapport au mélèze hybride, essence dont le potentiel apparaît clairement dans cette étude.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement E Teissier du Cros et deux lecteurs anonymes pour une lecture critique de cet article, M Faucher et D Veisse pour la réalisation des mesures et la collecte des échantillons sur le terrain ainsi que les agents de l'Office national des forêts qui gère le dispositif.

RÉFÉRENCES

- Cieslar A (1899) Neues aus dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl. II Die Lärche. *Cbl ges Forstwes* 25, 99-111
- Cieslar A (1914) Studien über die Alpen- und Sudetenlärche. *Cbl ges Forstwes* 40, 171-184
- Domin K (1930) Studie o promenlivosti modrinu v Evrope se zvlastnim zretelem k Ceskoslovensku. Sbornik vyzkumnych ustavu zemedelskych CSR 65, 156 p
- Engler A (1905) Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. *Mitt Schweiz Anst Forstl Versuchswesen* 8, 81-235
- Ferrand JC, Bastien JC (1985) Bilan à 26 ans d'une plantation comparative de mélèzes. *Rev For Fr* 37, 441-448
- Giertych M (1979) Summary of results on European larch (*Larix decidua* Mill) height growth in the IUFRO 1944 provenance experiment. *Silvae Genet* 28, 244-256
- Hamilton GJ, Christie JM (1971) *Forest Management Tables (Metric)*. Forestry Commission Booklet No 34, Londres
- Jasicova M (1966) *Larix* Mill. In : *Futak J (Red) Flora Slovenska. 2.Slov Akad ved, Bratislava*
- Jacques D (1992) Early tests in European larch provenance trials in Belgium. In : *Proc IUFRO Centennial Meeting of the IUFRO Working Party S2.02-07, Berlin, September 1992, 87-92*

- Keith CT, Chauret G (1988) Basic wood properties of European larch from fast-growth plantations in eastern Canada. *Can J For Res* 18, 1325-1331
- Keylwerth R (1954) Ein Beitrag zur qualitativen Zuwachsanalyse. *Holz Roh Werkst* 13, 77-83
- Kral F (1966) Der osmotische Wert des Nadelpressaftes von Lärchenherkünften als Mittel zur Frühdiagnose ihrer Trockenresistenz. *Forstpflanzen-Forstsaamen* 4, 6 p
- Kral F (1967) Untersuchungen zur Physiologie und Ökologie des Wasserhaushaltes von Lärchenrassen. *Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft* 80, 145-154
- Lacaze JF, Birot Y (1974) Bilan d'une expérience comparative de provenances de mélèze à l'âge de 13 ans. *Ann Sci For* 31, 135-159
- Lacaze JF, Lemoine M (1965) Comportement de diverses provenances de mélèzes en Bretagne. *Ann Sci For* 22, 321-352
- Lee CH, Schabel HG (1989) Juvenile performance of exotic larches in Central Wisconsin. *North J Appl For* 6, 31-33
- Lines R, Gordon AC (1980) Choosing European larch seeds origin for use in Britain. *Res inf note, Forestry Comm n° 57*, Londres
- Munch E (1933) Das Lärchenrätsel als Rassenfrage. Erste Mitteilung. *Tharandter Forstl Jahrb* 84, 438-531
- Munch E (1936) Das Lärchensterben. *Forstw Cbl* 58, 469-494
- Rau HM (1992) Recent results of the II International provenance experiment with European larch (*Larix decidua* Mill). In : *Proc. IUFRO Centennial Meeting of the IUFRO Working Party S2.02-07*, Berlin, September 1992, p 174
- Ringard E (1980) Mélèze. Queyras-Embrunais. Mémoire de stage ENITEF, Nogent-sur-Vernisson, 125 p
- Rubner K (1931) Beiträge zur Verbreitung und waldbaulichen Behandlung der Lärche. *Tharandter Forstl Jahrb* 82, 153-210
- Rubner K (1954) Zur Frage der Entstehung der alpinen Lärchenrassen. *Z Forstgenetik* 3, 49-51
- Schober R (1967) Phänologie und Höhenwachstum der Lärche im Jahresablauf in ihre Abhängigkeit von Provenienz und Witterung. *Allg Forst-u Jagdztg*, 65-79
- Schober R (1981) Vom I Internationalen Lärchenprovenienzversuch 1944. Bericht über drei deutsche Teilversuche. *Allg Forst-u Jagdztg* 152, 181-195, 201-211, 221-233
- Schober R (1985) Neue Ergebnisse des II Internationalen Lärchenprovenienzversuches von 1958/59 nach Aufnahmen von Teilversuchen in 11 europäischen Ländern und den USA. *Schriften Forstl Fak Univ Göttingen und Nieders Forstl Versuchsamt* 83, 164 p
- Schreiber M (1944) Über Unterschiede in der Berindung und Forstw Cbl und Thar Forstl Jahrbuch 2, 73-102
- Sindelar J (1992) Genetics and improvement of European larch (*Larix decidua* Mill). *Annales forestales*, Zagreb 18/1, 1-36
- Weisgerber H (1990) Beiträge zur genetischen Variation der Waldbäume und Gefahren der Genverarmung durch Pflanzenzüchtung. *Forstl Forschungsber München*, 107, 204S
- Weisgerber H (1992) Recent investigations into geographical-genetic variation among provenances of European larch (*Larix decidua* Mill) In : *Proc IUFRO Centennial Meeting of the IUFRO Working Party S2.02-07*, Berlin, September 1992
- Weisgerber H, Sindelar J (1992) IUFRO's Role in Coniferous Tree Improvement. *Silvae Genet* 41, 150-161