

Interprétation anatomique des composantes d'un modèle mixte de densité du bois chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) : âge du cerne compté depuis la moelle, largeur de cerne, arbre, variabilité interannuelle et duraminisation

Edith GUILLEY^{a*} et Gérard NEPVEU^b

^a CIG, Université de Genève, 59 route de Mon-Idée, 1226 Thonex, Genève, Suisse

^b LERFOB-Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois, UMR INRA-ENGREF 1092, Équipe « Qualité des Bois », 54280 Champenoux, France

(Received 2 January 2002; accepted 7 June 2002)

Résumé – Trente Chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.) ont fait l'objet de mesures anatomiques en utilisant une méthode originale basée sur l'analyse d'image semi-automatique de clichés radiographiques d'échantillons de bois de 2 mm d'épaisseur. Ces 30 Chênes étaient proches de l'exploitation finale du peuplement ; ils avaient été échantillonnés en France dans des conditions variées (régions, sylvicultures, classes de fertilité). Pour le niveau de hauteur 1,30 m – celui des mesures anatomiques – un modèle mixte de densité du bois avait été préalablement établi sur une population de 82 arbres incluant les 30 arbres de l'échantillonnage étudiés dans l'article. L'établissement de ce modèle avait permis d'évaluer la contribution à la variation totale des effets « âge du cerne compté depuis la moelle », « largeur de cerne » et « arbre » et avait permis de relever un effet très significatif de la duraminisation sur la densité du bois. Quatre cernes ont été mesurés pour chaque arbre suivant un plan expérimental permettant d'étudier l'influence de chacun des 4 effets ci-dessus mentionnés (plus celui des variations interannuelles quantifiées par la variation résiduelle du modèle de densité), les autres effets étant fixés. Dix-sept caractéristiques anatomiques ont été prises en compte : la texture du cerne, les densités et proportions des tissus représentés dans le bois initial (4 tissus) et dans le bois final (3 tissus), le diamètre moyen et le nombre à l'unité de surface des gros vaisseaux du bois initial. Des tests t en séries appariés (effets « âge du cerne », « largeur du cerne », « duraminisation » et variations interannuelles) et des analyses de corrélation (effet « arbre ») ont permis d'évaluer les changements intervenant dans la structure anatomique des cernes lorsque l'on fait évoluer la densité du bois en intervenant sur chacun des 5 effets pris en compte indépendamment des 4 autres.

Quercus petraea / bois / densité / anatomie / modélisation

Abstract – **Anatomical interpretation of the components of a wood density mixed model in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.): ring number from the pith, ring width, tree, interannual variation, heartwood formation.** Several wood anatomical traits were measured at breast height (bh) on 30 sessile oak trees (*Quercus petraea* Liebl.) using an original semi-automatic method based on image analysis of radiographic films of 2 mm-thick wood samples. These trees were close to harvesting age and were sampled in France in contrasted conditions (climatic region, silvicultural scenario and site index). Also at bh, a mixed model for wood density had previously been established on an 82-tree population which included the 30 trees taken into consideration in this paper. This model allowed the influence of “ring number from the pith”, “ring width” and “tree” to be evaluated as well identifying a highly significant effect of heartwood formation on ring wood density. Four rings were measured in each of the 30 trees according to an experimental design allowing the evaluation of the influence of the four above-mentioned effects (plus the effect of the interannual variations quantified through the residual variance of the density model), the other effects being maintained constant. Seventeen anatomical characteristics were taken into consideration: ring texture, densities and tissue percentage in earlywood (four tissues) and latewood (three tissues), average diameter and number of earlywood vessels. Paired t-tests (effects of “ring age”, “ring width”, “heartwood formation” and “interannual variations”) as well as correlation analysis (“tree” effect) allowed evaluation of the changes occurring in the anatomical structure of the growth ring when ring wood was tested through each of the five above-mentioned effects independently of the other four.

Quercus petraea / wood / density / anatomy / modelling

* Correspondance et tirés à part
Tel. : (41) 22 305 66 04 ; fax : (41) 22 348 90 77 ; e-mail : edith.guilley@cig.unige.ch

1. INTRODUCTION

La densité du bois est considérée par beaucoup de chercheurs comme un critère-clé de la qualité en particulier chez les deux Chênes d'importance économique en Europe : *Quercus robur* L., le Chêne pédonculé et *Quercus petraea* Liebl., le Chêne sessile dit aussi Chêne rouvre (cf. revue bibliographique dans Guilley 2000 [13]). La maîtrise sylvicole de ce caractère et son implémentation dans un simulateur de croissance [7] sont donc de toute première importance. Dans cette perspective, plusieurs modèles prenant en compte les variabilités intra- et interarbre de la densité du bois ont été proposés durant les dix dernières années [2, 6, 8, 11–14, 22, 32]. Au nombre de ces derniers, le modèle que nous avons proposé pour le bois duraminisé du Chêne sessile à 1,30 m de hauteur [13, 14] nous semble être celui qui présente la forme la plus achevée.

Ce modèle s'écrit sous la forme suivante :

$$(D_{ij}/100) = 7,150 - 1,273 (AGE^*_{ij}/100) - 1,188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$$

où D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air en kg/m^3 du j^{e} cerne dans le duramen du i^{e} arbre ; AGE^*_{ij} , l'âge compté depuis la moelle en années et $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne en millimètres, tous deux centrés sur leur moyenne ($AGE = 76$ ans et $1/LC = 0,66 \text{ mm}^{-1}$).

Ce modèle appartient à la famille des modèles mixtes puisqu'il inclut une partie fixe (1^{re} ligne de la formule) qui rend compte des effets généraux de l'âge et de la largeur de cerne sur la densité et une partie aléatoire correspondant aux 2^e et 3^e lignes de la formule. La seconde ligne de la formule rend compte du fait que chaque arbre i – considéré comme tiré au hasard dans la population entière – a un triplet de paramètres (α_i , β_i , γ_i) qui lui est propre. La troisième ligne de la formule est relative à la variance résiduelle du modèle : elle rend compte du fait que deux cernes jointifs du même arbre présentant la même largeur de cerne, et donc quasiment le même âge compté depuis la moelle, peuvent présenter des densités du bois différentes (fluctuations interannuelles de la densité). A noter que la stabilité de ce modèle a été démontrée quelles que soient la région, la classe de fertilité, la sylviculture [14] et le temps (pas de dérive à long terme du modèle [13]).

La décomposition de la variation totale selon le modèle aboutit aux pourcentages suivants [13] :

- 48 % de la variation totale est due aux effets fixes dont 2/3 environ de la variation pour l'effet « âge du cerne compté depuis la moelle » et 1/3 de la variation pour l'effet « largeur de cerne » ;

- 31 % de la variation totale est due aux effets aléatoires « arbre » dont l'essentiel (27 %) est dû à l'effet « arbre » sur l'intercept α (3 % pour l'effet « arbre » sur β dit aussi « interaction arbre \times AGE » et 1 % pour l'effet « arbre » sur γ dit aussi « interaction arbre \times LC ») ;

- 21 % de la variation totale est due à la variabilité résiduelle c'est-à-dire les fluctuations interannuelles intraarbre de la densité du bois.

En établissant ce modèle, il a par ailleurs été montré que, toutes choses étant égales par ailleurs, le phénomène de duraminisation se traduisait par une augmentation sensible de la densité du bois, augmentation d'ampleur variable suivant l'arbre considéré [13].

Le modèle ainsi établi rend compte de 79 % de la variation de densité du bois du Chêne sessile (à 1,30 m) dès l'instant que l'on maîtrise la croissance en grosseur aux niveaux intra- et interindividuels et que l'on a accès à ce que nous avons appelé l'effet intrinsèque de l'arbre.

La qualité de ce modèle de densité ne signifie pas pour autant que l'on puisse considérer que les aptitudes technologiques (aptitudes au tranchage, ...) de cette essence soient maîtrisées. En effet, et bien que sur un plan très statistique la densité du bois de Chêne puisse être considérée comme un assez bon critère de qualité [13], il est connu qu'une même densité moyenne de cerne peut être le résultat de structures anatomiques bien différentes. Ceci nous autorise à supposer que les différents effets intervenant sur la densité du bois de Chêne sessile pris en compte dans notre modèle n'agissent pas tous de la même manière sur les caractéristiques anatomiques du bois.

Afin de dépasser l'empirisme largement à la base de ces connaissances et suppositions, le but du présent article est précisément d'interpréter les diverses sources de variation identifiées dans notre modèle de densité du bois par plusieurs caractéristiques anatomiques considérées comme importantes, en nous basant sur un large échantillonnage de cernes judicieusement choisis. Nous avons conçu notre échantillonnage de telle sorte que chacune de ces sources de variation puisse être considérée comme observée dans des conditions où toutes les autres étaient fixées.

Très concrètement, nous allons tenter de répondre à la question suivante : que se passe-t-il pour l'anatomie du bois de Chêne lorsque l'on fait augmenter (ou diminuer) la densité en intervenant sur ses diverses sources de variation (les autres étant maintenues fixées) à savoir :

- l'âge du cerne compté depuis la moelle ;
- la largeur du cerne ;
- la duraminisation du cerne ;
- l'individu (i.e., la composante « arbre » de la partie aléatoire du modèle de densité) ;
- les fluctuations annuelles (passage, dans un individu et pour des cernes jointifs d'âge quasi identiques depuis la moelle et de même largeur, d'un cerne à faible (respectivement forte) densité à un cerne à forte (respectivement faible) densité.

Les caractéristiques anatomiques des cernes que nous allons considérer sont leur texture, les densités et proportions des tissus représentés dans le bois initial et dans le bois final, ainsi que le diamètre moyen et le nombre à l'unité de surface des gros vaisseaux du bois initial. La plupart de ces caractéristiques auront été mesurées à l'aide d'une méthode originale basée sur les probabilités conditionnelles et que nous avons nous-mêmes mise au point [15].

Dans le cours de leur présentation, nous confronterons nos résultats à la bibliographie traitant de l'anatomie du bois des *Quercus*. Notons qu'il existe relativement peu de références

traitant de l'anatomie du bois de Chêne qui, d'une part se soient proposé de relier l'anatomie à la densité du cerne ou, d'autre part qui aient analysé les effets de l'âge compté depuis la moelle et de la largeur du cerne sur l'anatomie. En outre, et compte tenu des limites expérimentales imposées jusqu'à présent (i.e., absence de méthodologie et donc de mesure), aucun article, excepté celui de Rao et al. [29], n'a pris en considération la densité propre des tissus.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Matériel végétal

2.1.1. Sélection des arbres

Parmi les 82 Chênes sessiles de l'échantillonnage ayant servi à l'élaboration du modèle mixte de densité du bois présenté en introduction (circonférence moyenne sur écorce à 1,30 m : 196 cm (minimum : 153 cm ; maximum : 327 cm) ; nombre moyen de cerne à 1,30 m : 153 ans (minimum : 61 ans ; maximum : 224 ans) ; largeur moyenne de cerne à 1,30 m : 1,9 mm (minimum : 1,3 mm ; maximum : 3,9 mm) ; [14]), 30 arbres ont été sélectionnés. Le principe de la sélection de ces 30 arbres (parmi 82) a été le suivant :

- en utilisant le modèle de densité ajusté arbre par arbre, l'espérance de la densité de chacun des 82 arbres a été calculée pour un âge depuis la moelle de 50 ans et une largeur de cerne de 1,8 mm ;
- 30 arbres ont été sélectionnés parmi les 82 de sorte que la distribution des densités ainsi calculées pour les 30 arbres sélectionnés soit approximativement représentative de la distribution des densités calculées pour les 82 arbres ;
- le choix d'un arbre a été éventuellement remis en cause lorsque la radiographie des cerne de cet arbre nous semblait trop floue pour permettre une mesure de leurs caractéristiques anatomiques.

2.1.2. Sélection des cerne dans les arbres

Pour chacun des 30 arbres, quatre cerne ont ensuite été sélectionnés sur les images radiographiques de barrettes radiales de 2 mm d'épaisseur (en moyenne) ayant servi à l'établissement du modèle de densité du bois à 1,30 m (rayon opposé au rayon de longueur maximum afin d'éviter a priori la présence de bois de tension ; le bois opposé ainsi sélectionné ne correspond pas forcément à du bois normal [17]). Ces cerne ont été choisis de manière à présenter les caractéristiques suivantes :

- un premier cerne d'environ 1,8 mm de large et âgé d'environ 50 ans depuis la moelle (série 1 ; $n = 30$) ;
- un second cerne d'environ 1,8 mm de large et âgé d'environ 100 ans depuis la moelle (série 2 ; $n = 30$ dont 26 cerne duraminisés et 4 cerne non duraminisés) ;
- un troisième cerne âgé d'environ 50 ans depuis la moelle et d'environ 1 mm de large pour 13 arbres à croissance lente et d'environ 2,5 mm de large pour 17 autres arbres à croissance rapide (au total $n = 13 + 17 = 30$ pour la série 3) ;
- un quatrième cerne, âgé d'environ 50 ans depuis la moelle et d'environ 1,8 mm de large, qui constitue une répétition intraarbre du premier cerne (série 4 ; $n = 30$).

En se reportant aux caractéristiques d'âge et de largeur moyenne de cerne de la population initiale de 82 arbres données au paragraphe précédent, on constate que les critères ayant prévalu au choix de ces 120 cerne nous permettent de disposer d'un échantillonnage assez représentatif de la variabilité d'âge et de croissance radiale chez le Chêne sessile tout en satisfaisant aux exigences du plan expérimental que nous nous étions imposées.

Quelques-uns des 120 cerne sélectionnés illustrant la variabilité d'anatomie rencontrées sont reportés sur la figure 1.

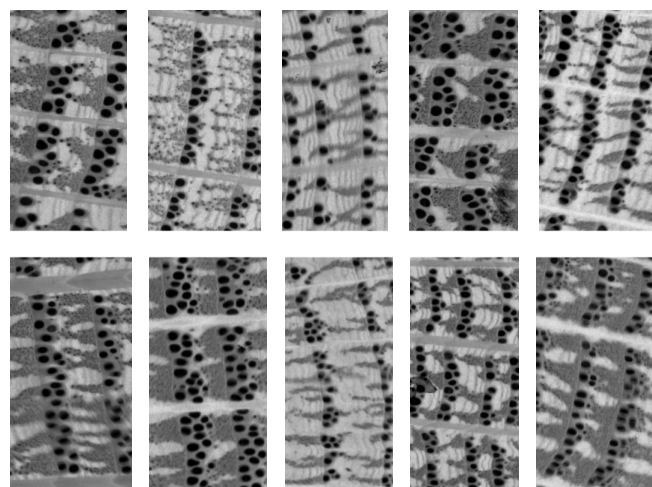


Figure 1. Image radiographique de quelques-uns des 120 cerne sélectionnés illustrant la variabilité d'anatomie rencontrée pour une gamme restreinte de largeurs de cerne: (i) les 10 cerne présentés appartiennent à des arbres différents, leur âge depuis la moelle varie de 42 ans à 103 ans et leur largeur de cerne de 1,41 mm à 2,05 mm ; (ii) les cerne sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

2.2. Mesures réalisées

Sur chacun des cerne sélectionnés, ont été mesurées ou estimées les caractéristiques anatomiques suivantes :

- les proportions de tissus (dans le bois initial et dans le bois final) ;
- les densités des tissus (dans le bois initial et dans le bois final) ;
- la texture ;
- le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface du bois initial et la surface de référence étant choisie égale à 10 mm² selon l'usage [1, 18] ;
- le diamètre moyen des gros vaisseaux.

Les proportions de tissus et leur densité respective ont été estimées par la procédure décrite dans [15]. La méthode de calcul des proportions de tissus ne permettant pas d'accéder aux proportions de gros rayons ligneux avec une précision suffisante, ceux-ci ont été entourés manuellement et extraits des cerne à l'aide d'un logiciel d'analyse d'images.

Nous avons choisi de mesurer des critères morphologiques simples des vaisseaux du bois initial (i.e., nombre par unité de surface et diamètre moyen) car ils sont réputés jouer un rôle dans le fonctionnement écophysologique des arbres [9, 10, 28] et dans les risques de gélivures [3, 24, 30].

La texture, le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface et le diamètre individuel moyen des gros vaisseaux sont définis ci-après :

- la texture d'un cerne, *TEXT*, a été définie très classiquement par le rapport entre la largeur de bois final, *LBF*, et la largeur du cerne, *LC*, selon :

$$TEXT = \frac{LBF}{LC} ;$$

- le nombre de gros vaisseaux dans dix millimètres carrés, *NGVX/US*, a été défini par :

$$NGVX/US = \frac{NGVX}{SBI} \times 10,$$

Tableau I. Variabilité observée (moyenne, écart-type, coefficient de variation, minimum et maximum) pour les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne mesurées sur 90 cernes de 1,8 mm en moyenne appartenant à 30 arbres. Les cernes des séries 1, 2 et 4 (cf. paragraphe Matériel et méthodes) sont utilisés dans ce tableau. BI = bois initial ; BF = bois final. La valeur non nulle de la densité des gros vaisseaux peut étonner. Deux éléments peuvent expliquer cette valeur. D'une part, les gros vaisseaux, éléments conducteurs ressemblant à des cylindres, sont obstrués dans le duramen par des parois fines, les thylles. D'autres part, une possible inclinaison des gros vaisseaux dans les plans longitudinal – radial et longitudinal – tangentiel de la barrette, due à la fibre torse, peut provoquer l'intégration par les rayons X de plusieurs tissus (i.e., gros vaisseaux et parenchyme entourant les gros vaisseaux).

Caractéristiques anatomiques	Moyenne	Écart-type	Coefficient de variation (%)	Minimum	Maximum
Texture	0,58	0,09	16	0,36	0,77
Gros vaisseaux	100	62	62	18	283
Parenchyme axial du BI	635	60	9	518	780
Parenchyme axial du BF	626	67	11	496	786
Densité des tissus (kg/m ³)					
Fibres du BI	998	90	9	743	1193
Fibres du BF	1051	72	7	819	1193
Gros rayons ligneux du BI	1012	145	14	729	1270
Gros rayons ligneux du BF	1047	138	13	744	1313
Proportion de tissus					
Gros vaisseaux	0,18	0,03	17	0,11	0,25
Parenchyme axial du BI	0,56	0,06	10	0,42	0,73
Parenchyme axial du BF	0,49	0,10	20	0,33	0,78
Fibres du BI	0,22	0,06	28	0,05	0,38
Fibres du BF	0,46	0,10	22	0,19	0,65
Gros rayons ligneux du BI	0,05	0,02	41	0,01	0,11
Gros rayons ligneux du BF	0,06	0,03	47	0,01	0,13
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	207	24	12	136	270
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	53	10	20	37	80
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	755	76	10	582	885

avec *NGVX*, le nombre de gros vaisseaux comptés dans la portion du cerne visible sur la radiographie (les vaisseaux n'apparaissant pas entièrement sur l'image comptent pour moitié) et *SBI*, la surface du bois initial exprimée en millimètres carrés ;

• le diamètre moyen des gros vaisseaux, *DIAM-GVX*, exprimé en micromètres, a été calculé à partir de la surface individuelle des gros vaisseaux, *SIGVX*, en assimilant ceux-ci à des cercles avec :

$$SIGVX = \frac{GVX \times SBI \times (10^{-3})^2}{NGVX},$$

où *GVX* correspond à la proportion de gros vaisseaux dans le bois initial, *SBI*, à la surface du bois initial exprimée en millimètres carrés et *NGVX*, au nombre de gros vaisseaux comptés dans la portion de cerne visible sur la radiographie.

Au total, 17 caractéristiques anatomiques (i.e., texture, densités et proportions des gros vaisseaux, des fibres, du parenchyme axial, des gros rayons ligneux du bois initial, densité et proportion des fibres, du parenchyme axial associé aux petits vaisseaux, des gros rayons ligneux du bois final, nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface et diamètre moyen des gros vaisseaux) ont été mesurées sur 120 cernes (i.e., 4 cernes par arbre pour 30 arbres).

A ces mesures de caractéristiques anatomiques s'est ajoutée la mesure par microdensitométrie sur la même radiographie de la densité moyenne à l'état sec à l'air du cerne concerné [25, 26].

2.3. Méthodes d'analyse

Même si notre échantillonnage est important comparativement à ceux pris en compte dans les études anatomiques référencées récemment dans la bibliographie [16, 21, 29], le nombre relativement restreint de nos mesures anatomiques ne nous a pas permis d'établir des modèles statistiques d'évolution intra- et inter-arbre de l'anatomie du bois chez le Chêne. De ce fait, nous avons pris le parti d'adopter des méthodes d'analyse simples mais robustes. Il s'agit essentiellement de comparaisons de moyennes en séries appariées et de corrélations simples.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Variabilité des caractéristiques anatomiques rencontrée dans l'échantillon des 90 cernes de même largeur (séries 1, 2 et 4)

La variabilité des caractéristiques anatomiques (i.e., texture, densité des tissus, proportions des tissus et caractéristiques des gros vaisseaux du bois initial) et de la densité moyenne de cerne pour les 90 cernes de même largeur (environ 1,8 mm ; séries 1, 2 et 4) appartenant à 30 arbres est présentée dans le tableau I.

Tableau II. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne pour des couples de cernes de même largeur moyenne (1,75 mm et 1,73 mm) et âgés en moyenne respectivement de 52 ans et de 98 ans depuis la moelle. Tests t effectués sur 26 couples de cernes tous situés dans le duramen. BI = bois initial ; BF = bois final. ***, **, *, NS : tests respectivement significatifs au seuils de 1 %, 1 % et 5 % et test non significatif au seuil de 5 % ; la même signification sera donnée à ces symboles dans l'ensemble de l'article.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne à 52 ans et pour 1,75 mm	Moyenne à 98 ans et pour 1,73 mm	t	Probabilité
Texture	0,62	0,55	5,22***	0,0001
Gros vaisseaux	83	106	-1,51 NS	0,1432
Parenchyme axial du BI	649	611	3,22**	0,0036
Parenchyme axial du BF	634	592	4,68***	0,0001
Densité des tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	1004	996	0,71 NS	0,4822
Fibres du BF	1069	1032	3,55**	0,0016
Gros rayons ligneux du BI	1021	1004	0,98 NS	0,3343
Gros rayons ligneux du BF	1057	1038	1,22 NS	0,2321
Proportion de tissus				
Gros vaisseaux	0,18	0,18	0,92 NS	0,3644
Parenchyme axial du BI	0,55	0,58	-3,19**	0,0038
Parenchyme axial du BF	0,46	0,57	-6,52***	0,0001
Fibres du BI	0,22	0,20	1,28 NS	0,2118
Fibres du BF	0,48	0,39	6,06***	0,0001
Gros rayons ligneux du BI	0,06	0,04	3,35**	0,0025
Gros rayons ligneux du BF	0,06	0,05	3,15**	0,0042
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	197	216	-3,77**	0,0009
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	61	48	5,53***	0,0001
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	780	708	8,17***	0,0001

Selon le tableau I, la variabilité observée, à même largeur de cerne, pour la densité des tissus constitutifs du cerne (de 744 kg/m³ à 1313 kg/m³ pour les gros rayons ligneux du bois final par exemple) et pour leur proportion (de 0,19 à 0,65 pour les fibres du bois final par exemple) suggère la nécessité de prendre en compte la variabilité de ces caractéristiques anatomiques dans l'explication des variations de la densité moyenne de cerne.

Ceci montre l'intérêt de la méthode de mesure que nous avons mise au point [15] et utilisée dans ce travail puisqu'elle décrit l'anatomie du cerne non seulement en terme de proportion des tissus représentés mais également – et de façon originale – en terme de densité de ces tissus.

En outre, les coefficients de variation des caractéristiques anatomiques sont pour la plupart d'entre eux supérieurs au coefficient de variation de la densité moyenne de cerne (10 %). Ceci suggère que des arrangements anatomiques différents sont probablement à l'origine d'une même densité moyenne de cerne. Ce point sera traité ultérieurement.

La valeur moyenne des diamètres des gros vaisseaux (207 µm) indiquée au tableau I est inférieure aux valeurs citées pour *Quercus petraea* et *Quercus robur* par Marchal [23], Savill [30] et Cinotti [3] dont les travaux font état de diamètre moyen des vaisseaux du bois initial égal respectivement à 310 µm, à 306 µm et à 337 µm. De même, pour notre étude, la proportion de gros vaisseaux dans le bois initial est inférieure

à celle mesurée par Sciama [31] sur des cernes de chênes sessiles (0,18 contre 0,31). Les supports différents (i.e., coupes anatomiques dans le cas des références bibliographiques et, dans le cas de notre étude, radiographies sur lesquelles l'inclinaison des gros vaisseaux dans des barrettes de 2 mm d'épaisseur n'est pas négligeable ; le lumen des gros vaisseaux apparaît alors plus petit) sont très probablement à l'origine de ces écarts. Toutefois, ceux-ci ne mettent pas en cause l'étude présentée ci-après puisque son objectif est d'identifier les changements d'anatomie à différents endroits dans l'arbre et entre arbres.

3.2. Interprétation anatomique des effets fixes du modèle de densité du bois

3.2.1. Interprétation anatomique de l'effet de l'âge du cerne compté depuis la moelle

Le tableau II présente les moyennes et les comparaisons de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne pour 26 couples de cernes de même largeur moyenne (1,7 mm) et âgés en moyenne respectivement de 52 ans et de 98 ans depuis la moelle. Les quatre couples de cernes pour lesquels le cerne âgé de 100 ans depuis la moelle se trouve dans l'aubier seront étudiés dans le paragraphe « Interprétation anatomique de l'effet "duraminisation" ».

Arbre n°2371, cerne de la série n°1 Arbre n°2371, cerne de la série n°2
 43 ans, 1.97mm, 715 kg/m³ 96 ans, 1.82 mm, 583 kg/m³

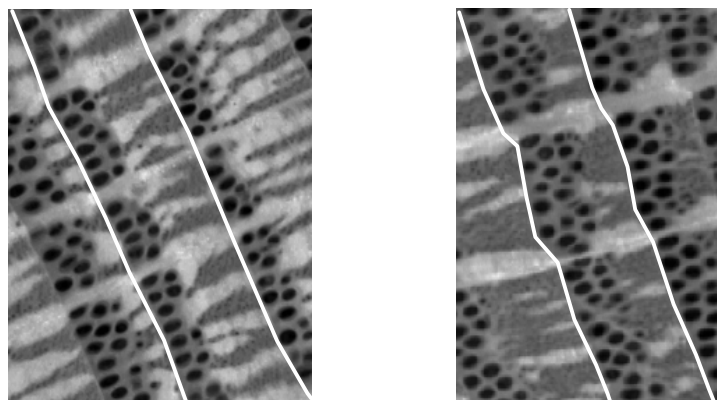


Figure 2. Cernes du même arbre et de largeur similaire illustrant l'effet de l'âge depuis la moelle sur l'anatomie. (i) les deux cernes appartiennent au même arbre (No. 2371), ont une largeur de cerne similaire (1,97 mm et 1,82 mm) mais sont âgés respectivement de 43 ans et de 96 ans depuis la moelle ; (ii) quelques-unes des caractéristiques anatomiques influencées par l'âge depuis la moelle sont ici la texture, la proportion de fibres dans le bois final et la densité des fibres du bois final égales respectivement à 0,63, 0,40 et 985 kg/m³ à 43 ans et à 0,38, 0,30 et 925 kg/m³ à 96 ans ; (iii) les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Selon le tableau II, les changements anatomiques significatifs à l'origine de la diminution nette de la densité moyenne de cerne (de 780 kg/m³ à 50 ans à 708 kg/m³ à 100 ans) lorsque l'âge depuis la moelle augmente sont les suivants :

- diminution de la texture (0,55 contre 0,62) ;
- diminution de la proportion des éléments de forte densité (i.e., fibres et gros rayons ligneux) compensée par l'augmentation de la proportion de parenchyme axial (par exemple, la proportion de fibres dans le bois final diminue de 0,48 à 0,39),
- légère diminution de la densité des fibres du bois final (1032 kg/m³ contre 1069 kg/m³) et de la densité des parenchymes axiaux du bois initial et du bois final (611 kg/m³ contre 649 kg/m³ pour le bois initial et 592 kg/m³ contre 634 kg/m³ pour le bois final).

En parallèle à ces changements anatomiques qui induisent tous une diminution de la densité moyenne de cerne, les gros vaisseaux ont une morphologie différente en fonction de l'âge depuis la moelle. Les gros vaisseaux du bois initial sont en effet moins nombreux à 100 ans qu'à 50 ans (48 vaisseaux dans dix millimètres carrés à 100 ans contre 61 à 50 ans) mais plus gros (diamètre de 216 µm à 100 ans contre 197 µm à 50 ans). Les changements anatomiques concernant le nombre et la taille des vaisseaux du bois initial agissent dans des sens opposés et n'impliquent pas au final de modification dans la porosité du bois initial (i.e., proportion de gros vaisseaux) qui reste inchangée (0,18 à 100 ans comme à 50 ans).

La figure 2 illustre l'effet de l'âge depuis la moelle sur l'anatomie avec deux cernes d'âge depuis la moelle différent et appartenant au même arbre.

Nous rappelons ci-après les changements anatomiques consécutifs au vieillissement du cambium mis en évidence par notre étude en les comparant aux modifications anatomiques identifiées par la bibliographie :

- diminution de la texture : une diminution de la texture pour des cernes de même largeur mais d'âge depuis la moelle

différent a également été mise en évidence par Bergès (1998) pour *Quercus petraea* ;

- diminution de la proportion des éléments de forte densité : une diminution de la proportion de fibres dans le bois final consécutive au vieillissement du cambium a également été trouvée par Sciana [31] pour *Quercus petraea* et par Rao et al. [29] pour *Quercus robur*. D'autres auteurs (Courtois et al. [5] pour *Quercus petraea* et *Quercus robur* ; Lei et al. [21] pour *Quercus garryana*) ont également mis en évidence une diminution de la proportion de fibres dans le cerne lorsque l'âge depuis la moelle augmente mais sans préciser s'il s'agit d'une diminution de la texture et/ou d'une diminution propre de la proportion de fibres dans le bois final ;

- diminution de la densité des fibres du bois final et de la densité des parenchymes axiaux du bois initial et du bois final : d'après les travaux de Peng et al. [27] ainsi que de Klumpers [19] attestant d'une concentration constante en ellagitanins (somme des ellagitanins solubles et condensés) dans le duramen du Chêne sessile, la diminution des densités des fibres et du parenchyme, mise en évidence au tableau II, ne peut donc pas s'expliquer par des concentrations en tanins différentes selon la position radiale dans le duramen. Des différences anatomiques (parois des cellules moins épaisses et/ou lumens plus grands) sont donc très probablement à l'origine de la diminution des densités des tissus. L'hypothèse de différences anatomiques consécutives au vieillissement du cambium est fortement accréditée par les travaux de Rao et al. [29] qui ont mis en évidence une diminution d'épaisseur de parois pour les fibres du bois final de *Quercus robur* entre 40 ans et 70 ans depuis la moelle. En revanche, ces auteurs ne trouvent pas de changement dans la taille des fibres du bois final entre 40 ans et 70 ans. En outre, l'augmentation avec l'âge depuis la moelle de la proportion de petits vaisseaux, mise en évidence par Rao et al. [29] pour le Chêne pédonculé, contribue probablement à expliquer la diminution avec l'âge de la densité du parenchyme axial du bois final (Tab. II) qui, dans notre étude, assimile le parenchyme axial et les petits vaisseaux du bois final ;

Tableau III. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même âge moyen (50 ans) et larges en moyenne respectivement de 0,98 mm et de 1,74 mm. Tests t effectués sur 13 couples de cernes. BI = bois initial ; BF = bois final.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne pour 0,98 mm	Moyenne pour 1,74 mm	t	Probabilité
Texture	0,45	0,63	5,49***	0,0001
Gros vaisseaux	122	84	-3,38**	0,0055
Parenchyme axial du BI	647	649	0,18 NS	0,8631
Parenchyme axial du BF	629	636	0,71 NS	0,4926
Densité des				
tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	1013	1026	0,65 NS	0,5279
Fibres du BF	1069	1072	0,21 NS	0,8360
Gros rayons ligneux du BI	1054	1057	0,27 NS	0,7914
Gros rayons ligneux du BF	1091	1093	0,14 NS	0,8884
Gros vaisseaux	0,18	0,19	1,48 NS	0,1635
Parenchyme axial du BI	0,57	0,52	-4,13**	0,0014
Parenchyme axial du BF	0,48	0,44	-1,76 NS	0,1032
Proportion				
de tissus				
Fibres du BI	0,21	0,24	1,77 NS	0,1013
Fibres du BF	0,48	0,50	0,92 NS	0,3746
Gros rayons ligneux du BI	0,04	0,06	4,13**	0,0014
Gros rayons ligneux du BF	0,04	0,07	4,77***	0,0005
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	192	197	1,53 NS	0,1513
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	61	63	0,46 NS	0,6559
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	731	800	4,49***	0,0007

– modification dans la morphologie des vaisseaux du bois initial : un effet de l'âge depuis la moelle sur la taille des vaisseaux du bois initial, observé au tableau II, a également été mis en évidence par Courtois et al. [5] entre des cernes de 100 ans et de 300 ans depuis la moelle de Chênes sessiles. En observant des Chênes sessiles et pédonculés âgés de 200 ans, Huber [16] a également relevé une augmentation significative et continue avec l'âge depuis la moelle de la surface des vaisseaux du bois initial. D'autres études [20, 21] attestent d'une augmentation de la taille des gros vaisseaux du bois initial mais en comparant des cernes formés près de la moelle à des cernes plus âgés. Les résultats de ces études ne peuvent donc pas être confrontés rigoureusement aux nôtres dont l'échelle d'investigation se situe entre 50 ans et 100 ans depuis la moelle.

De cet effet « âge du cerne compté depuis la moelle » sur la plupart des caractéristiques anatomiques, toutes autres conditions étant fixées, nous retiendrons aussi que, contrairement au cas des Conifères pour lesquels l'effet « bois juvénile » n'est plus perceptible à partir du vingtième cerne compté depuis la moelle, le gradient « âge depuis la moelle » demeure fort chez le Chêne sessile quand bien même les cernes en question sont très éloignés – en termes d'âge – de la moelle.

3.2.2. Interprétation anatomique de l'effet de la largeur de cerne

Les tableaux III et IV présentent la comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et

la densité moyenne de cerne respectivement pour 13 couples de cernes âgés de 50 ans et larges en moyenne de 0,98 mm et 1,74 mm (Tab. III) et pour 17 couples de cernes âgés de 50 ans et larges de 1,76 mm et 2,53 mm (Tab. IV).

Selon le tableau III, lorsque la densité du bois augmente (de 731 kg/m³ à 800 kg/m³) avec la largeur de cerne (de 0,98 mm à 1,74 mm), les changements anatomiques qui ont lieu en parallèle sont les suivants :

- forte augmentation de la texture (de 0,45 à 0,63) ;
- augmentation de la proportion de gros rayons ligneux ;
- légère diminution de la proportion de parenchyme axial dans le bois initial (de 0,57 à 0,52).

Les éléments anatomiques qui, au contraire, ne sont pas influencés par l'augmentation de largeur de cerne (de 0,98 mm à 1,74 mm) sont : (i) la densité des tissus ; (ii) les caractéristiques des gros vaisseaux (i.e., proportion dans le bois initial, diamètre moyen et nombre à l'unité de surface) et (iii) la proportion de fibres dans les bois initial et final.

La figure 3 illustre l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie pour deux couples de cernes.

Le tableau IV ne met pas en évidence de changement significatif de la densité moyenne de cerne (765 kg/m³ contre 785 kg/m³) lorsque la largeur des cernes augmente en moyenne de 1,76 à 2,53 mm. Ceci traduit bien l'effet curvilinéaire de la largeur de cerne sur la densité avec une augmentation sensible de la densité du bois pour des cernes fins (Tab. III) et une augmentation plus modérée voire non significative de la densité pour des cernes larges (Tab. IV). Bien que

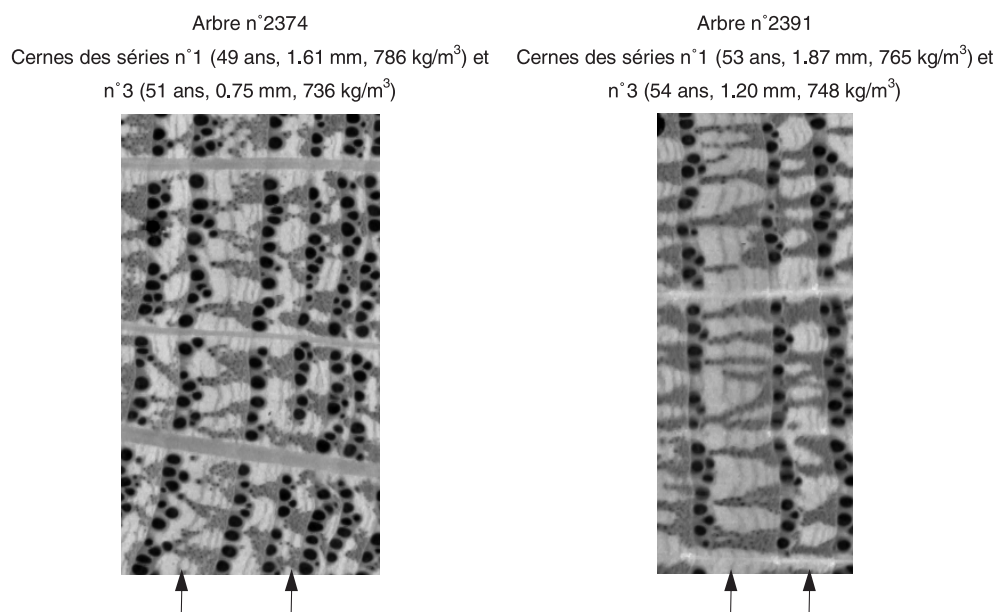


Figure 3. Cernes illustrant l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie à âge depuis la moelle fixé (et à arbre fixé). (i) les cernes 2374-1, 2374-3, 2391-1 et 2391-3, repérés par une flèche, sont respectivement âgés de 49, 51, 53 et 54 ans depuis la moelle et ont une largeur respectivement égale à 1,61, 0,75, 1,87 et 1,20 mm ; (ii) pour ces deux couples de cernes, la texture augmente avec la largeur de cerne (0,48 et 0,64 pour les cernes 2374-3 et 2374-1, 0,61 et 0,74 pour les cernes 2391-3 et 2391-1) mais la proportion de fibres dans le bois final reste relativement constante (0,44 et 0,45 pour les cernes 2374-3 et 2374-1, 0,51 et 0,57 pour les cernes 2391-3 et 2391-1) ; (iii) les cernes sont représentés à un grossissement de 8.

Tableau IV. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même âge moyen (50 ans) et larges en moyenne respectivement de 1,76 mm et de 2,53 mm. Tests t effectués sur 17 couples de cernes. BI = bois initial. BF = bois final. Le modèle de densité du bois est composé d'une partie résiduelle traduisant le fait que deux cernes d'âge depuis la moelle voisin et de même largeur de cerne et appartenant au même arbre peuvent ne pas avoir la même densité. Les changements anatomiques à l'origine de ces différences de densité sont mis en évidence au tableau VI mais sont également visibles en comparant la colonne 3, tableau III (cernes de 50 ans, 1,74 mm) et la colonne 2, tableau IV (cernes de 50 ans, 1,76 mm).

Caractéristiques anatomiques		Moyenne pour 1,76 mm	Moyenne pour 2,53 mm	t	Probabilité
Texture		0,60	0,65	-3,92**	0,0012
	Gros vaisseaux	87	111	-2,79*	0,0130
	Parenchyme axial du BI	652	662	-0,78 NS	0,4448
	Parenchyme axial du BF	630	639	-1,02 NS	0,3215
Densité des tissus (kg/m ³)	Fibres du BI	991	994	-0,21 NS	0,8360
	Fibres du BF	1066	1037	2,81*	0,0125
	Gros rayons ligneux du BI	1022	1008	1,20 NS	0,2492
	Gros rayons ligneux du BF	1057	1037	1,90 NS	0,0756
	Gros vaisseaux	0,18	0,17	2,62*	0,0185
	Parenchyme axial du BI	0,57	0,54	2,20*	0,0429
	Parenchyme axial du BF	0,48	0,45	2,50*	0,0235
Proportion de tissus	Fibres du BI	0,20	0,26	-4,30***	0,0005
	Fibres du BF	0,46	0,51	-4,45***	0,0004
	Gros rayons ligneux du BI	0,06	0,04	4,74***	0,0002
	Gros rayons ligneux du BF	0,06	0,04	4,91***	0,0002
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)		203	210	-1,80 NS	0,0903
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²		56	48	4,24***	0,0006
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)		765	785	-2,10 NS	0,0520

Tableau V. Comparaison de moyennes en séries appariées sur la densité des tissus et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même largeur moyenne (1,8 mm) et âgés en moyenne respectivement de 53 ans et de 94 ans, les cernes de 94 ans étant situés dans l'aubier. Tests t effectués sur 4 couples de cernes. BI = bois initial ; BF = bois final.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne à 53 ans et pour 1,80 mm	Moyenne à 94 ans et pour 1,78 mm	t	Probabilité
Gros vaisseaux	97	23	2,25 ^{NS}	0,1102
Parenchyme axial du BI	665	555	5,55*	0,0115
Parenchyme axial du BF	622	521	4,73*	0,0179
Densité des				
tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	1017	802	5,53*	0,0117
Fibres du BF	1065	899	7,11**	0,0057
Gros rayons ligneux du BI	1143	776	7,66**	0,0046
Gros rayons ligneux du BF	1173	821	6,87**	0,0063
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	787	609	7,15**	0,0056

la densité globale du cerne n'augmente pas de manière significative, plusieurs changements anatomiques ont lieu :

- la texture continue d'augmenter mais plus modérément (0,65 contre 0,60) ;

- les proportions de fibres dans le bois initial et dans le bois final augmentent légèrement alors que les proportions de parenchyme axial et de gros rayons ligneux (et de gros vaisseaux pour le bois initial) diminuent ;

- la densité des fibres du bois final diminue légèrement (1037 kg/m³ contre 1066 kg/m³) ;

- le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface diminue (de 56 à 48 pour 10 mm²).

Hormis les fibres du bois final dont la densité diminue légèrement (de 1066 kg/m³ à 1037 kg/m³), la densité des autres tissus reste stable lorsque la largeur de cerne augmente de 1,76 mm à 2,53 mm.

Si nous rassemblons maintenant les résultats présentés dans les tableaux III et IV, nous constatons que l'augmentation de la densité avec la largeur de cerne se traduit par des modifications anatomiques qui sont très contingentes de la plage de largeur de cerne considérée. En effet, de 0,98 mm à 1,74 mm (Tab. III), nous notons principalement une forte augmentation de la texture qui induit une augmentation sensible de la densité du bois (731 kg/m³ à 800 kg/m³). En revanche, pour des cernes dont la largeur augmente de 1,76 mm à 2,53 mm (Tab. IV), les modifications anatomiques observées ne sont pas les mêmes que pour la gamme de largeur de cerne précédente. Alors que la densité globale du cerne reste stable de 1,8 à 2,5 mm, plusieurs modifications anatomiques ont lieu qui agissent sur la densité du cerne dans des sens opposés (i.e., légère augmentation de la texture et de la proportion de fibres, légère diminution de la densité des fibres).

L'augmentation de la texture consécutive à une augmentation de la largeur de cerne est un résultat bien connu depuis les travaux de Courtois et al. [5]. Comme Huber [16], nous ne trouvons pas d'évolution significative avec la largeur de cerne de la taille des vaisseaux du bois initial. Nous montrons aussi que l'augmentation de la croissance n'induit pas un changement de

la densité des tissus. Ce résultat est conforté par les résultats de Rao et al. [29], montrant que le diamètre des fibres et l'épaisseur de leurs parois ne changent pas lorsque la largeur de cerne augmente. Rao et al. notent également une augmentation de la proportion de fibres dans le bois final consécutive à l'augmentation des accroissements annuels, ce qui confirme nos résultats sur la plage de largeur de cerne {1,76 mm–2,53 mm}.

3.3. Interprétation anatomique de l'effet « duraminisation »

Rappelons au lecteur que le modèle de densité du bois a été établi sur des cernes de duramen uniquement ; ceci par suite de la mise en évidence par l'un de nous [13] d'un important effet de la duraminisation sur la densité du bois, une fois les effets de l'âge du cerne compté depuis la moelle et de la largeur de cerne pris en compte. Cette différence de densité entre l'aubier et le duramen s'explique très probablement par la concentration en phénols solubles qui est de 2,5 à 5 fois plus importante dans le duramen que dans l'aubier [19, 27]. Cette très faible concentration en extraits dans l'aubier doit logiquement se répercuter sur la densité des tissus des cernes d'aubier.

Notre échantillonnage comportant quatre cernes d'aubier, nous avons la possibilité de comparer la densité des tissus mesurée sur des cernes de 50 ans dans le duramen et la densité des tissus mesurée sur des cernes de 100 ans dans l'aubier. Le tableau V présente la comparaison de moyennes en séries appariées sur la densité des tissus et la densité moyenne de cerne pour 4 couples de cernes âgés de 50 ans et de 100 ans, les cernes âgés de 100 ans depuis la moelle se situant, pour les 4 arbres concernés, dans l'aubier.

Même si seulement quatre couples de cernes sont utilisés dans la comparaison de moyennes présentée au tableau V, ce qui est bien sûr très faible, les différences de densité des tissus entre des cernes de duramen et des cernes d'aubier sont tellement importantes qu'elles apparaissent significatives. Tous les tissus constitutifs du cerne présentent une densité moindre dans l'aubier par rapport au duramen. Des différences de densité apparaissent en particulier pour le parenchyme axial du bois final (521 kg/m³ pour des cernes non duraminisés âgés

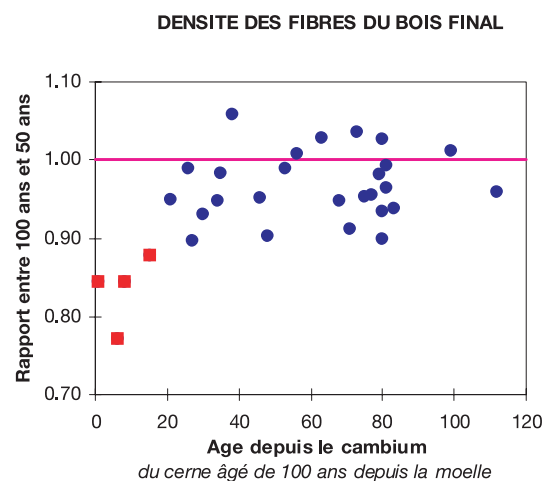


Figure 4. Rapport entre les densités des fibres du bois final à 100 ans et à 50 ans depuis la moelle versus âge depuis le cambium des cerne âgés de 100 ans depuis la moelle. Lorsque le cerne de 100 ans se trouve dans l'aubier (resp. dans le duramen), le rapport de densité est symbolisé par un carré (resp. par un point).

de 100 ans depuis la moelle et 622 kg/m^3 pour des cerne duraminisés âgés de 50 ans soit une augmentation de 16 %, pour les fibres du bois final (899 kg/m^3 pour des cerne non duraminisés âgés de 100 ans depuis la moelle et 1065 kg/m^3 pour des cerne duraminisés âgés de 50 ans, soit une augmentation de 16 %) et surtout pour les gros rayons ligneux du bois final (821 kg/m^3 dans l'aubier contre 1173 kg/m^3 dans le duramen soit une augmentation de densité de 30 %).

Deux causes sont à l'origine des différences de densité entre les tissus duraminisés de cerne âgés de 50 ans et les tissus non duraminisés de cerne âgés de 100 ans (Tab. V) : (i) des modifications anatomiques, mises en évidence dans le duramen au tableau II, et qui sont consécutives au vieillissement du cambium et (ii) des modifications chimiques (i.e., synthèse d'extractibles) dues à la duraminisation des tissus. En nous référant au tableau II, nous rappelons que les modifications anatomiques dues à l'âge compté depuis la moelle mises en évidence dans le duramen entraînent des différences de densité de l'ordre de 7 % pour le parenchyme axial du bois final (634 kg/m^3 à 50 ans contre 592 kg/m^3 à 100 ans), de l'ordre de 4 % pour les fibres du bois final (1069 kg/m^3 à 50 ans contre 1032 kg/m^3 à 100 ans) et de l'ordre de 2 % pour les gros rayons ligneux du bois final (1057 kg/m^3 à 50 ans contre 1038 kg/m^3 à 100 ans). On peut donc attribuer aux modifications chimiques seules des différences de densité de l'ordre de 9 % pour le parenchyme axial du bois final (16 %–7 %), de l'ordre de 12 % pour les fibres du bois final (16 %–4 %) et de l'ordre de 28 % pour les gros rayons ligneux du bois final (30 %–2 %). Ces résultats nous permettent de confirmer que les extractibles se synthétisent préférentiellement dans les gros rayons ligneux.

Afin d'illustrer l'importance de la duraminisation sur la densité des tissus, les rapports entre les densités des tissus à 100 ans et à 50 ans sont représentés en fonction de l'âge depuis le cambium pour les fibres du bois final en figure 4 et pour les gros rayons ligneux du bois final en figure 5.

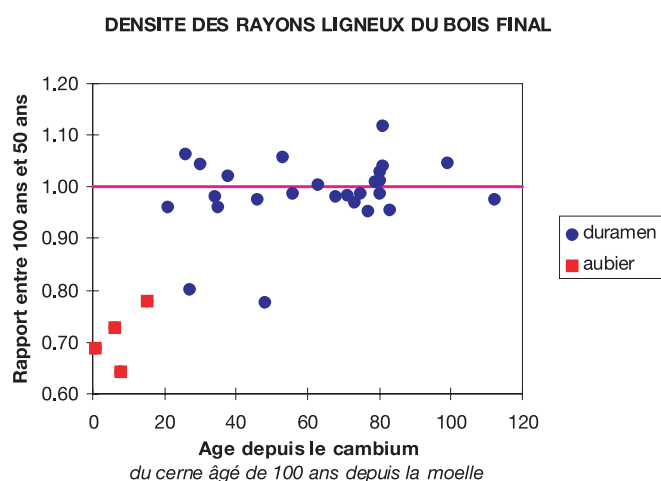


Figure 5. Rapport entre les densités des gros rayons ligneux du bois final à 100 ans et à 50 ans depuis la moelle versus âge depuis le cambium des cerne âgés de 100 ans depuis la moelle. Lorsque le cerne de 100 ans se trouve dans l'aubier (resp. dans le duramen), le rapport de densité est symbolisé par un carré (resp. par un point).

Les cerne âgés de 100 ans dans l'aubier se distinguent nettement, sur les figures 4 et 5, par un rapport de densité des tissus entre 50 et 100 ans inférieur à 1.

Nous sommes conscients que les conclusions tracées ci-dessus à la suite de l'observation de quatre couples de cerne ne peuvent pas être rigoureusement extrapolées à l'ensemble des arbres et ne doivent donc pas être considérées comme des lois générales. Cette étude sur un effectif très réduit apporte plutôt des pistes de recherche. Elle justifie une étude plus détaillée de l'influence de la duraminisation sur la densité des tissus.

3.4. Interprétation anatomique des effets aléatoires du modèle de densité du bois

3.4.1. Interprétation anatomique de l'effet intrinsèque de l'arbre

En introduction, nous avons indiqué que le modèle de densité du bois auquel nous faisons référence dans cet article présentait une composante « arbre » qui expliquait à elle seule 31 % de l'ensemble de la variation observée. Cette composante « arbre » rend compte du fait qu'à largeur de cerne et âge du cerne compté depuis la moelle fixés, de fortes différences de densité du bois peuvent apparaître entre les arbres. En d'autres termes, il peut être considéré que chaque arbre i présente un triplet de paramètres (α_i , β_i , γ_i) qui lui est propre. Nous avons appelé cet effet « arbre », « effet intrinsèque de l'arbre ». En introduction, nous avons également observé que 27 des 31 % de variation totale due à l'effet « arbre » étaient expliqués par la variabilité interarbre du paramètre α_i (i.e., intercept du modèle de densité du bois).

Le propos de ce paragraphe est d'identifier les critères anatomiques qui font que chaque arbre se distingue de la plupart des autres par un modèle de densité qui lui est spécifique

(voir [4] pour une recherche analogue de relations entre des paramètres estimés au niveau arbre et des caractéristiques individuelles des arbres). Pour cela, nous avons calculé les corrélations entre les prédictions de l'intercept du modèle de densité de chaque arbre (paramètre $\hat{\alpha}_i$) et les caractéristiques anatomiques mesurées à un endroit donné (50 ans, 1,8 mm). Au préalable, des analyses de variance à un facteur (facteur « arbre ») ont été réalisées sur les caractéristiques anatomiques des cerne de 50 ans et de 1,8 mm de large (séries 1 et 4). Ces analyses ont mis en évidence des effets « arbre » significatifs à 1 % ou à 1 ‰ pour toutes les caractéristiques anatomiques mesurées (tableau de résultats non présenté).

La figure 6 présente les corrélations (r) entre le paramètre α (intercept) et les caractéristiques anatomiques moyennes des séries 1 et 4 (i.e., deux cerne jointifs de 50 ans et de 1,8 mm de large environ pour chaque arbre). Eu égard à la forme du modèle de densité $D = \alpha_i + \beta_i \times AGE + \gamma_i \times 1/LC$, nous rappelons que plus la densité du bois « intrinsèque » de l'arbre est élevée, plus le paramètre α_i est grand.

D'après la figure 6, le paramètre α qui explique l'essentiel de l'effet intrinsèque de l'arbre, est corrélé à 1 ‰ avec (i) des caractéristiques des gros vaisseaux (i.e., proportion dans le bois initial avec $r = -0,64$ et diamètre moyen avec $r = -0,62$) ; (ii) la proportion de fibres dans le bois initial et le bois final (corrélations respectivement égales à 0,62 et 0,61) et (iii) la densité du parenchyme axial du bois final (corrélation égale à 0,58). Ces corrélations sont de faible ampleur (r^2 de l'ordre de 0,4) mais sont probablement affectées par le faible effectif de cerne (2 cerne par arbre) ayant servi aux mesures anatomiques. Notons également la corrélation significative et négative entre l'effet « arbre » α , et la proportion de gros rayons ligneux dans les bois initial et final. Cette corrélation agit dans un sens inattendu (un fort α , qui implique une forte densité de cerne, entraîne, au vu de la corrélation négative, une faible proportion de gros rayons ligneux, tissu qui pourtant présente une forte densité ; Tab. I).

La figure 7 indique la variabilité d'anatomie pour des cerne d'âge depuis la moelle, de largeur et d'intercept de leur modèle de densité similaires.

La figure 7 illustre, avec l'anatomie de 8 arbres différents, que même à l'intérieur d'une classe homogène en termes d'âge depuis la moelle, de largeur et de paramètres α_i , les caractéristiques anatomiques sont encore sensiblement variables.

Sous l'hypothèse que les corrélations entre α_i et les caractéristiques anatomiques soient peu affectées par le faible effectif de cerne ayant servi aux mesures de structure du cerne (2 cerne par arbre), leur faible niveau peut s'interpréter de la façon suivante : si une sélection des arbres à densité du bois intrinsèquement faible (i.e., densité faible indépendamment de la croissance radiale) était envisagée, la variabilité d'anatomie resterait probablement importante (faibles corrélations entre α_i et la plupart des caractéristiques anatomiques). Au vu des corrélations entre certaines caractéristiques anatomiques des cerne et la résistance à la sécheresse ou au froid [3, 9, 10, 24, 28, 30], il y aurait donc peu de risque de fragiliser les populations d'arbres sélectionnés sur le plan de leur qualité (fente de

gélivure en cas de grands froids) ou de les voir dépérir en cas de sécheresse.

3.4.2. Interprétation anatomique de la variation résiduelle

Le modèle de densité du bois est composé d'une partie résiduelle traduisant le fait que deux cerne d'âge depuis la moelle voisin et de même largeur de cerne et appartenant au même arbre peuvent ne pas avoir la même densité. Les changements anatomiques à l'origine de ces différences de densité sont mis en évidence au tableau VI dans lequel les caractéristiques anatomiques de deux séries de cerne d'âges voisins et de même largeur de cerne sont comparées (série 1 et série 4 du paragraphe Matériel et méthodes). Au préalable, les cerne ont été triés par arbre selon leur densité c'est-à-dire que la première colonne du tableau VI correspond aux caractéristiques anatomiques du cerne le moins dense des deux cerne quasi-jointifs considérés par arbre.

Selon le tableau VI, les variations annuelles intra-arbre de densité à croissance fixée (de 772 kg/m³ à 799 kg/m³ pour des cerne jointifs de même largeur) s'interprètent par les changements anatomiques suivants :

- modification de la densité des fibres du bois initial et du bois final (selon la zone du cerne considérée, de 29 à 35 kg/m³ de différence en densité entre les deux couples de cerne) ;
- légères modifications de la texture (0,59 contre 0,62) et des proportions de fibres et de parenchyme axial dans le bois final (respectivement 0,02 et 0,03 de différence en proportion).

En revanche, aucune différence n'est mise en évidence entre les deux couples de cerne de même âge depuis la moelle et de même largeur pour les caractéristiques de gros vaisseaux (i.e., proportion dans le bois initial, diamètre moyen et nombre à l'unité de surface) ainsi que pour les densités du parenchyme axial et des gros rayons ligneux dans les bois initial et final.

3.5. Synthèse des résultats obtenus : modifications anatomiques attendues d'une diminution de la densité du bois en intervenant sur les différentes composantes du modèle

Le tableau VII récapitule les modifications anatomiques à l'origine d'une diminution de la densité globale du cerne consécutive au vieillissement du cambium, au ralentissement de la croissance, à l'effet « arbre » et aux variations annuelles intra-arbre.

Le tableau VII montre que les quatre causes (i.e., vieillissement du cambium, ralentissement de la croissance, effet « arbre » sur la densité et variations annuelles intra-arbre de densité) qui sont pourtant toutes à l'origine d'une diminution de la densité du bois (et à ce titre, sont prises en compte dans le modèle de densité du bois) n'induisent pas toujours les mêmes modifications anatomiques. Par exemple, le vieillissement du cambium entraîne une diminution du nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface alors que cette caractéristique n'est pas influencée par la croissance, par l'effet « arbre » ou par les variations annuelles.

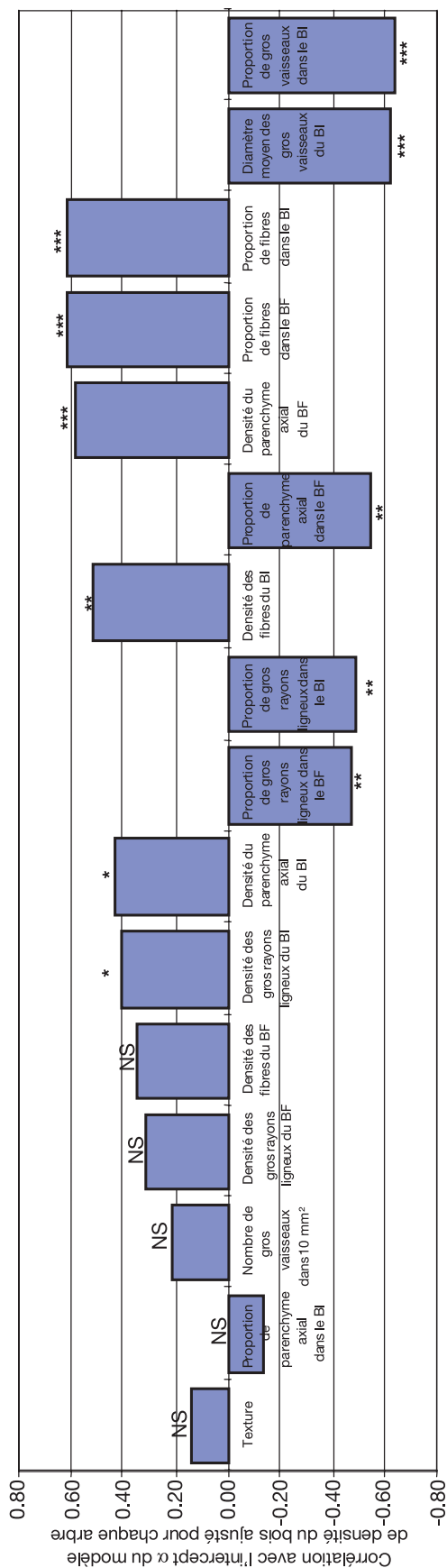


Figure 6. Corrélations (r) entre $\hat{\alpha}$, l'intercept α du modèle de densité du bois ajusté pour chaque arbre, et les caractéristiques anatomiques moyennes des séries 1 et 4 (i.e., cernes joints de 50 ans et de 1,8 mm de large environ). $n = 30$; BI = bois initial ; BF = bois final.

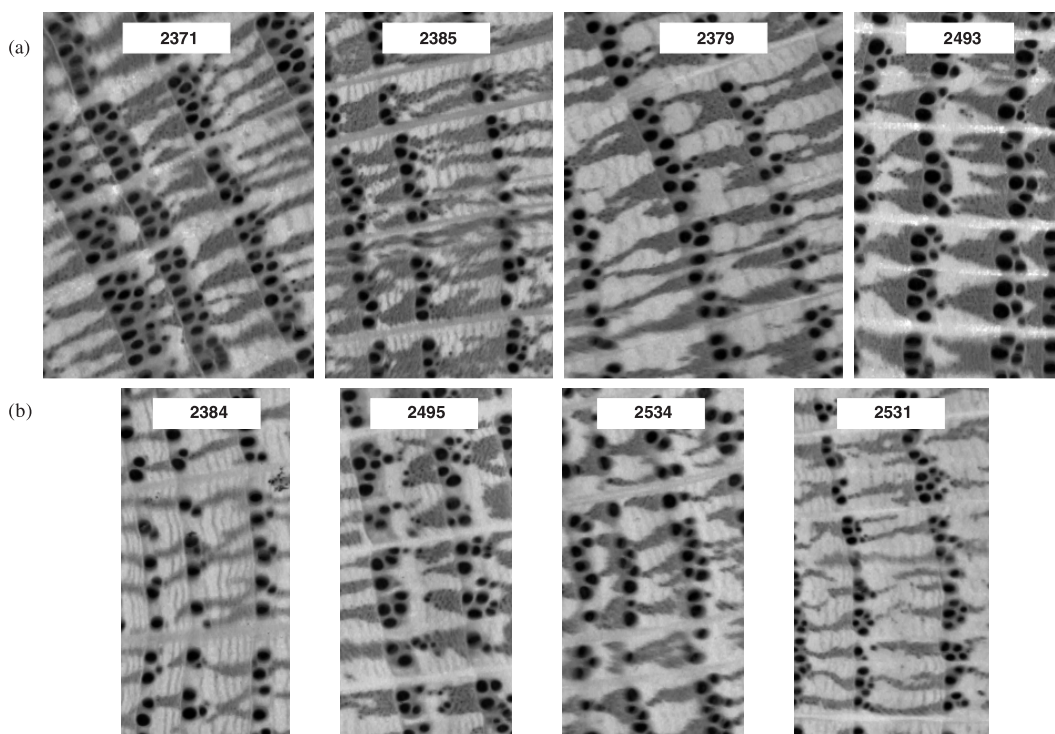


Figure 7. Cernes de même âge depuis la moelle et de même largeur appartenant à des arbres dont le paramètre α de leur modèle de densité du bois est (a) faible puis (b) fort. (i) les paramètres α des arbres Nos. 2371, 2385, 2379 et 2493 sont respectivement égaux à 656 kg/m³, 663 kg/m³, 677 kg/m³ et 679 kg/m³; (ii) les paramètres α des arbres Nos. 2384, 2495, 2534 et 2531 sont respectivement égaux à 752 kg/m³, 770 kg/m³, 801 kg/m³ et 845 kg/m³.

Tableau VI. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes quasi-jointifs âgés de 50 ans en moyenne et larges de 1,8 mm en moyenne. (i) tests t réalisés sur 30 couples de cernes ; (ii) la seconde colonne du tableau correspond aux caractéristiques anatomiques du cerne le moins dense des deux cernes jointifs considérés par arbre ; (iii) les 60 cernes des séries 1 et 4 ont été utilisés ; (iv) BI = bois initial ; BF = bois final.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne du cerne le moins dense	Moyenne du cerne le plus dense	t	Probabilité
Texture	0,59	0,62	-2,35*	0,0259
Gros vaisseaux	107	99	0,75 ^{NS}	0,4610
Parenchyme axial du BI	649	651	-0,21 ^{NS}	0,8343
Parenchyme axial du BF	642	655	-1,26 ^{NS}	0,2193
Densité des tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	994	1029	-2,99**	0,0057
Fibres du BF	1054	1083	-3,79***	0,0007
Gros rayons ligneux du BI	1024	1038	-1,38 ^{NS}	0,1791
Gros rayons ligneux du BF	1059	1074	-1,79 ^{NS}	0,0833
Proportion de tissus				
Gros vaisseaux	0,17	0,18	-1,26 ^{NS}	0,2163
Parenchyme axial du BI	0,55	0,54	1,12 ^{NS}	0,2731
Parenchyme axial du BF	0,47	0,44	3,19**	0,0034
Fibres du BI	0,23	0,22	0,20 ^{NS}	0,8417
Fibres du BF	0,48	0,50	-2,60*	0,0145
Gros rayons ligneux du BI	0,05	0,06	-1,93 ^{NS}	0,0631
Gros rayons ligneux du BF	0,06	0,06	-1,46 ^{NS}	0,1560
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	201	203	-0,53 ^{NS}	0,6013
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	56	57	-0,92 ^{NS}	0,3643
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	772	799	-6,68***	0,0001

Tableau VII. Modifications anatomiques consécutives au vieillissement du cambium, au ralentissement de la croissance, à un changement d'arbre ou d'année et à l'origine d'une diminution de la densité globale du cerne. (i) les signes \Downarrow , \Uparrow et \rightarrow traduisent respectivement une diminution, une augmentation ou l'absence de changement statistiquement significatif à 5 % pour les caractéristiques anatomiques correspondantes ; (ii) la colonne « effet arbre » est obtenue à partir du signe des corrélations entre les caractéristiques anatomiques et l'intercept α du modèle de densité propre à chaque arbre (Fig. 6) ; (iii) les modifications anatomiques consécutives à une diminution de largeur de cerne dans la gamme {2,53–1,76} ne sont pas reportées dans ce tableau puisqu'elles n'entraînent aucune variation de densité (Tab. IV) ; (iv) BI = bois initial ; BF = bois final.

Caractéristiques anatomiques	Vieillessement du cambium (de 50 à 100 ans à largeur de cerne fixée)	Ralentissement de la croissance (de 1,74 mm à 0,98 mm à âge fixé)	Effet « arbre » sur la densité du cerne	Variations annuelles intra-arbre de densité (à âge et largeur de cerne fixés)
Texture	\Downarrow	\Downarrow	\rightarrow	\Downarrow
Parenchyme axial du BI	\Downarrow	\rightarrow	\Downarrow	\rightarrow
Parenchyme axial du BF	\Downarrow	\rightarrow	\Downarrow	\rightarrow
Densité des tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	\rightarrow	\rightarrow	\Downarrow	\Downarrow
Fibres du BF	\Downarrow	\rightarrow	\rightarrow	\Downarrow
Gros rayons ligneux du BI	\rightarrow	\rightarrow	\Downarrow	\rightarrow
Gros rayons ligneux du BF	\rightarrow	\rightarrow	\rightarrow	\rightarrow
Gros vaisseaux	\rightarrow	\rightarrow	\Uparrow	\rightarrow
Parenchyme axial du BI	\Uparrow	\Uparrow	\rightarrow	\rightarrow
Parenchyme axial du BF	\Uparrow	\rightarrow	\Uparrow	\Uparrow
Proportion de tissus				
Fibres du BI	\rightarrow	\rightarrow	\Downarrow	\rightarrow
Fibres du BF	\Downarrow	\rightarrow	\Downarrow	\Downarrow
Gros rayons ligneux du BI	\Downarrow	\Downarrow	\Uparrow	\rightarrow
Gros rayons ligneux du BF	\Downarrow	\Downarrow	\Uparrow	\rightarrow
Diamètre moyen des gros vaisseaux (μm)	\Uparrow	\rightarrow	\Uparrow	\rightarrow
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	\Downarrow	\rightarrow	\rightarrow	\rightarrow
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	\Downarrow	\Downarrow	\Downarrow	\Downarrow

4. CONCLUSIONS

Sur 120 cernes provenant de 30 Chênes sessiles proches de l'exploitation finale (4 cernes par arbre), les mesures de proportions de tissus, de densité des tissus et de quelques caractéristiques des gros vaisseaux du bois initial nous ont permis d'interpréter anatomiquement le modèle mixte de densité du bois rappelé en introduction. Les principales tendances observées sont les suivantes :

- la diminution de densité du bois consécutive au vieillissement du cambium s'explique en grande partie par des diminutions de la texture et de la proportion de fibres dans le bois final ;

- la diminution de densité du bois consécutive au ralentissement de la croissance radiale a principalement pour origine une diminution de la texture ;

- les arbres ayant une densité du bois intrinsèquement faible (i.e., indépendante de leur croissance radiale) ont tendance à se distinguer par les caractéristiques anatomiques suivantes : une proportion et des diamètres de vaisseaux du bois initial supérieurs à la moyenne, une faible proportion de fibres dans

les bois initial et final, une densité faible du parenchyme axial du bois final ;

- les variations annuelles intra-arbre de densité s'expliquent principalement par une diminution de la densité des fibres et par une augmentation de la proportion de parenchyme axial dans le bois final.

En résumé, les différentes possibilités d'agir sur la densité du bois en contrôlant par exemple l'âge d'exploitabilité des arbres ou leur croissance radiale par la sylviculture ou encore en maîtrisant l'effet « arbre » par une éventuelle sélection des arbres à densité du bois intrinsèquement faible (ou forte), entraîneront chez le Chêne sessile des réponses variées en matière de modifications anatomiques. Il en résulterait très probablement des conséquences elles-mêmes variées en terme d'aptitude technologique des bois produits puisqu'une même modification de la densité peut se traduire par des modifications contrastées de la structure anatomique suivant la source de variation de la densité du bois considérée (largeur et âge des cernes, duranimisation, arbre). C'est sans doute ceci qui explique que, en dépit du fait que la densité soit corrélée statistiquement avec d'autres propriétés de base et certaines aptitudes technologiques du bois de Chêne, ces corrélations

n'atteignent que rarement des niveaux excellents (cf. revue dans [13]).

Les corrélations de faible ampleur entre l'effet « arbre » sur la densité et les différentes composantes de l'anatomie du bois laissent présager qu'une sélection des arbres à densité intrinsèquement faible ne réduirait que modérément la variabilité d'anatomie et que, au vu des corrélations entre certaines caractéristiques anatomiques des cernes et la résistance à la sécheresse, il y aurait peu de risque de fragiliser les populations d'arbres sélectionnés.

En parallèle à ces résultats, des différences de densité des tissus particulièrement importantes ont été mises en évidence entre l'aubier et le duramen. L'ampleur de ces différences est variable selon les tissus considérés. En particulier, les gros rayons ligneux des cernes non duraminisés sont nettement moins denses, de l'ordre de -30 %, que ceux de cernes duraminisés. Notre étude, bien que basée – sur ce point précis – sur un échantillonnage très restreint, confirme de manière originale que la synthèse d'extractibles, à l'origine de la duramination, a lieu préférentiellement dans les rayons ligneux.

Remerciements: Ce travail a été financé par l'Office National des Forêts dans le cadre d'une Convention 1992–1996 avec l'INRA intitulée « Sylviculture et qualité du bois de Chêne ». Cette étude a également été soutenue par l'Union Européenne au travers du projet OAK-KEY « New silvicultural alternatives in young oak high forests. Consequences on high quality timber production (1996–1999) » coordonné par Colin Francis.

RÉFÉRENCES

- [1] IAWA Committee edited by Wheeler E.A., Baas P., Gasson P.E., IAWA list of microscopic features for hardwood identification; with an appendix on non-anatomical information, IAWA Bulletin n.s. 10 (1989) 219–332.
- [2] Bergès L., Variabilités individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en relation avec les facteurs écologiques, thèse de Docteur de l'Engref en Sciences Forestières, 1998, 328 p.
- [3] Cinotti B., Recherche de propriétés intrinsèques du bois pouvant expliquer la sensibilité à la gélivure de *Quercus petraea* (L.), Ann. Sci. For. 48 (1991) 453–168.
- [4] Courbet F., Houllier F., Modelling the profile and internal structure of tree stem. Application to *Cedrus atlantica* (Manetti), Ann. For. Sci. 59 (2002) 63–80.
- [5] Courtois H., Elling W., Busch A., Influence de la largeur du cerne annuel et de l'âge sur la structure microscopique du bois du Chêne sessile et du Chêne pédonculé, Centralblatt 5–6 (1964) 181–190.
- [6] Degron R., Nepveu G., Prévision de la variabilité intra- et interarbre de la densité du bois de chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) par modélisation des largeurs et des densités des bois initial et final en fonction de l'âge cambial, de la largeur de cerne et du niveau dans l'arbre, Ann. Sci. For. 53 (1996) 1019–1030.
- [7] Dhôte J.F., FAGACEES, Simulateur « arbre indépendant des distances » de la croissance du Hêtre et du Chêne (pour Macintosh®). Équipe Dynamique des Systèmes Forestiers, ENGREF-INRA, Nancy, 1998.
- [8] Eyono Owoundi R., Modélisation de la rétractibilité du bois en relation avec des paramètres de la structure de l'accroissement annuel et de la position dans l'arbre chez *Quercus robur* L. et *Quercus petraea* Liebl. Application à l'intégration de la rétractibilité du bois dans les modèles de croissance de peuplements et d'arbres, thèse de Docteur de l'Engref en Sciences du bois, 1992, 233 p.
- [9] Fletcher J.M., Relation of abnormal earlywood in oak to denochronology and climatologie, Nature 254 (1975) 506–507.
- [10] Gasson P., Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate Oak (*Quercus robur* L.), including comparisons with common beech (*Fagus sylvatica* L.), IAWA 8 (1987) 149–166.
- [11] Guilley E., Nepveu G., Using mixed models to estimate the pith-to-bark density profiles in individual logs from reduced density measurements; Application to Sessile oak. Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software », Napveu (Ed.), La Londe-les-Maures, France, 5–12 septembre 1999, pp. 245–252.
- [12] Guilley E., Hervé J.C., Huber F., Nepveu G., Modelling variability of within-rings density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effects models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density, Ann. Sci. For. 56 (1999) 449–458.
- [13] Guilley E., La densité du bois de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) : Élaboration d'un modèle pour l'analyse des variabilités intra- et interarbre ; origine et évaluation non destructive de l'effet « arbre » ; interprétation anatomique du modèle proposé, thèse de Docteur de l'Engref, spécialité : Sciences Forestières et Sciences du Bois, 2000, 213 p.
- [14] Guilley E., Hervé J.Ch., Nepveu G., The influences of site quality, silviculture and region on the wood density-radial growth relationship in *Quercus petraea* Liebl., For. Écol. Manage (à paraître).
- [15] Guilley E., Mothe F., Nepveu G., A procedure based on conditional probabilities to estimate proportions and densities of tissues from X-ray images of *Quercus petraea* samples, IAWA 23 (2002) 235–252.
- [16] Huber F., Déterminisme de la surface des vaisseaux du bois des chênes indigènes (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.). Effet individuel, effet de l'appareil foliaire, des conditions climatiques et de l'âge de l'arbre, Ann. Sci. For. 50 (1993) 509–524.
- [17] Jourez B., Riboux A., Leclercq A., Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramerica* cv 'Ghoy'), IAWA 22 (2001) 133–157.
- [18] Keller R., La constitution du bois. Chapitre I de l'ouvrage « Le bois, matériau d'ingénierie », ARBOLOR, Nancy, 1994, 433 p.
- [19] Klumpers J., Le déterminisme de la couleur du bois de Chêne. Étude sur les relations entre la couleur et des propriétés physiques, chimiques et anatomiques ainsi que des caractéristiques de croissance, thèse de Docteur de l'Engref, spécialité : Sciences du Bois, 1994, 195 p.
- [20] Knigge W., Koltzenburg C., The influence of timber qualities and ecological conditions on the cell sizes and on the proportions of cell in hardwoods in the temperate zones, in: Proceedings IUFRO, Vol. 2, Melbourne, 1965, 24 p.
- [21] Lei H., Milota M.R., Gartner B.L., Between- and within-tree variation in the anatomy and specific gravity of wood in Gregor white oak (*Quercus garryana* Dougl.), IAWA 17 (1996) 445–461.
- [22] Le Moguédec G., Dhôte J.-F., Nepveu G., Choosing simplified mixed models for simulations when data have a complex hierarchical organization. An example with some basic properties in Sessile oak wood (*Quercus petraea* Liebl.), Ann. For. Sci. 59 (2002) 847–855.
- [23] Marchal R., Intérêt de la prise en compte de caractéristiques physiques et anatomiques simples du bois de Chêne pour l'appréciation de la qualité des placages d'ébénisterie, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 1983, 105 p.

- [24] Mather R.A., Kanowski P.J., Savill P.S., Genetic determination of Vessel area in Oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.): a characteristic related to the occurrence of stem shakes, *Ann. Sci. For.* 50 (Suppl. 1) (1993) 395–398.
- [25] Mothe F., Duchanois G., Zannier B., Leban J.M., Analyse microdensitométrique appliquée au bois : une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cerne (programme CERD), *Ann. Sci. For.* 55 (1998) 301–315.
- [26] Mothe F., Sciama D., Leban J.M., Nepveu G., Localisation de la transition bois initial – bois final dans un cerne de Chêne par analyse microdensitométrique, *Ann. Sci. For.* 55 (1998) 437–449.
- [27] Peng S., Scalbert A., Monties B., Insoluble ellagitannins in *Castanea sativa* and *Quercus petraea* woods, *Phytochemistry* 30 (1991) 775–778.
- [28] Ponton S., Dupouey J.L., Bréda N., Feuillat F., Bodénès C., Dreyer E., Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed *Quercus robur/Quercus petraea* stands, *Plant Cell Environ.* 24 (2001) 861–868.
- [29] Rao R.V., Abisher D.P., Denne M.P., Latewood density in relation to wood fibre diameter, wall thickness, and vessel percentages in *Quercus robur* L., *IAWA* 18 (1997) 127–138.
- [30] Savill P.S., Anatomical characters in the wood of Oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.) which predispose trees to shake, *Commonw. For. Rev.* 65 (1986) 109–116.
- [31] Sciama D., Estimation de la proportion et de la répartition des tissus d'un cerne de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) à partir de la connaissance des densités et des largeurs de son bois initial et de son bois final, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 1995, 30 p.
- [32] Zhang S.I., Eyono Owoundi R., Nepveu G., Mothe F., Dhôte J.F., Modelling wood density in European oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) and simulating the silvicultural influence, *Can. J. For. Res.* 23 (1993) 2587–2593.