

Contrôle héréditaire de la densité et de la rétractibilité du bois de trois espèces de Chêne (*Quercus petraea* *Quercus robur* et *Quercus rubra*)

Par G. NEPVEU

Station de Recherches sur la Qualité des Bois,
C.N.R.F. (I.N.R.A.),
Champenoux, 54280 Seichamps (France)

(Reçu le 9 Mai 1983)

Résumé

Les heritabilités au sens large de la densité et de la rétractibilité du bois ont été estimées pour trois espèces de Chêne (*Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*) représentées respectivement par 30, 22 et 16 clones installés dans trois vergers à graines de clones greffés entre 1955 et 1961. Les mesures, réalisées sur carottes de sondage de 5 mm de diamètre, ont porté sur un total de 536 individus.

Les principaux résultats sont les suivants:

- *Quercus petraea*, *Q. robur* et *Q. rubra* présentent une heritabilité au sens large assez élevée pour l'infradensité du bois, moyenne pour la rétractibilité volumétrique, relativement faible à nulle pour la croissance en diamètre et l'anisotropie de la rétractibilité.
- les heritabilités significatives estimées pour la qualité du bois s'accompagnent d'une forte variabilité entre moyennes de clones; ceci laisse espérer des gains génotypiques élevés par sélection,
- les liaisons génotypiques entre caractères ne sont pas de nature à poser au sélectionneur des problèmes insurmontables en ce qui concerne tout particulièrement les relations entre vigueur et qualité du bois.

Une étude bibliographique des corrélations phénotypiques entre les principaux caractères de qualité du bois ou de vigueur chez *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. rubra* conclut cet article.

Mots clefs *Quercus*, Héritabilité, Qualité du Bois, Carotte de sondage.

Zusammenfassung

Die Heritabilitäten, im weiteren Sinne, der Holzdichte und der Holzschwindung wurden für drei Eichenarten (*Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Quercus rubra*) an Hand von 30, 22, bzw. 16 Klonen bestimmt, die aus drei Samenplantagen (Veredlung zwischen 1955 und 1961) stammten. Die Messungen erfolgten an Bohrkernen von 5 mm Durchmesser, die 536 Bäumen entnommen worden waren.

Die wichtigsten Ergebnisse sind folgende:

- *Quercus petraea*, *Q. robur* und *Q. rubra* weisen eine verhältnismäßig hohe Heritabilität auf für die Holzdichte, eine mittlere für die massenanalytische Schwindung und eine schwache bis völlig fehlende für den Durchmesserzuwachs und die Schwindungsanisotropie.
- die für die Holzqualität bedeutsamen Heritabilitäten werden von einer hohen Variabilität zwischen den Mittelwerten der Klone begleitet; man erhofft sich daraus hohe genetische Gewinne durch Züchtung.
- die genotypischen Zusammenhänge zwischen verschiedenen Merkmalen stellen keine unüberwindbaren Probleme für den Züchter dar, insbesondere was das Verhältnis „Wachstum“ und „Holzqualität“ anbetrifft.

Eine Literaturübersicht über phänotypische Korrelationen zwischen den wichtigsten Merkmalen der Holzqualität und des Wachstums bei *Q. petraea*, *Q. robur* und *Q. rubra* beschließt diesen Beitrag.

Nous remercions vivement M. KLEINSCHMIT du Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt d'Escherode (Allemagne Fédérale) pour la mise à disposition du matériel végétal étudié.

Summary

The broad sense heritabilities of wood density and wood shrinkage were estimated in three Oak species (*Quercus petraea*, *Quercus robur* and *Quercus rubra*) represented respectively by 30, 22 and 16 clones in three clonal seed orchards grafted from 1955 to 1961. The measurements were made in 5 mm increment cores for 536 trees.

The main results are as follows:

- *Quercus petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra* have a broad sense heritability rather high for wood basic density, intermediate for volumetric shrinkage and relatively low to insignificant for growth and shrinkage anisotropy,
- the significant heritabilities estimated for wood quality are associated with a high variability between clone means, which might lead to high genotypic gains by breeding,
- the genotype relationships between characteristics do not raise unsurmountable obstacles to the tree breeder, especially with regard to the relationship between vigour and wood quality.

This paper ends with a bibliographical study of phenotypic correlations between the main wood and vigour characteristics in *Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra*.

Key words: *Quercus*, Heritability, Wood quality, Increment core.

Introduction

En collaboration avec d'autres laboratoires, la Station de Recherches sur la Qualité des Bois du Département des Recherches Forestières de l'I.N.R.A. a engagé depuis plusieurs années un programme d'amélioration génétique sur le Chêne (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) utilisant largement la voie végétative, avec un accent particulier mis sur la qualité intrinsèque du bois. On sait en effet l'importance prise par la qualité du bois sur la valeur du matériau produit. Le lecteur pourra d'ailleurs se reporter à un article antérieur (NEPVEU, 1982) afin d'avoir plus amples informations sur les grandes lignes de ce programme et les problèmes qu'il pose.

Une des conditions essentielles qui doit être remplie pour justifier une sélection sur la qualité du bois de Chêne, c'est naturellement l'existence d'une heritabilité significative de ce caractère.

Les informations sur cette question sont malheureusement absentes de la littérature forestière, si l'on excepte une référence (NEPVEU, 1982, op. cit.); il est donc nécessaire de mettre en place des expérimentations spécifiques qui ne pourront apporter une réponse que dans plusieurs années, même en faisant fond sur des corrélations juvénile-adulte élevées qui existent chez le Chêne pour la qualité du bois (COURTOISIER, 1976; MOUREY, 1979); nous préciserons toutefois pour être rigoureux que ces corrélations ne concernent que le niveau phénotypique.

Afin de disposer dès à présent de quelques indications sur le contrôle héréditaire chez le Chêne, nous avons eu l'idée de profiter de plantations clonales déjà existantes si-

Tableau 1. — Caractéristiques des trois dispositifs étudiés. Description of three plantations studied
 espèces : species, surface du verger : seed orchard area, année d'installation : year of plantation, espacement : spacing, nombre d'arbres sondés : number of trees studied, nombre de clones représentés dans l'étude : number of clones studied, âge depuis la moelle de la zone de 7 cernes étudiée (années 1972 à 1978) : age from the pith of the 7-ring zone studied (years from 1972 to 1978, ans : years).

Espèces	Surface du verger	Année d'installation	Espacement	Nombre d'arbres sondés	Nombre de clones représentés dans l'étude	Age depuis la moelle la zone de 7 cernes étudiée (années 1972 à 1978)
Quercus petraea	1,00 ha	1955	4,5 m x 4,5 m	236	30	18 à 24 ans
Quercus robur	0,85 ha	1957	6 m x 6 m	165	22	16 à 22 ans
Quercus rubra	0,70 ha	1961	5 m x 5 m	135	16	12 à 18 ans

tuées en Allemagne Fédérale, plantations auxquelles nous avons eu accès grâce à l'obligeance de M. KLEINSCHMIT du Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt. Ce matériel végétal est en effet une source d'informations rares et précieuses pour nous même si, comme nous le soulignerons par la suite, il présente des dissemblances importantes avec celui sur lequel nous engageons notre programme d'amélioration. Ajoutons que nous avons étendu certaines mesures aux Chênes rouges qui étaient disponibles dans le but de fournir des indications au programme de sélection qui s'engage actuellement en France sur cette essence (KREMER, 1978).

Après avoir présenté le matériel et les méthodes de mesure utilisées, nous rendrons compte dans cet article des estimations d'héritabilités obtenues pour certaines propriétés du bois (densité, rétractibilité) et pour la vitesse de croissance (largeur de cerne), ainsi que des corrélations entre ces caractères. Ceci concerne les deux espèces principales de Chênes indigènes (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) et le Chêne rouge (*Quercus rubra*).

1. Matériel et Méthodes

Des carottes de sondage de 5 mm ont été prélevées en Juin 1979 dans trois vergers à graines de clones greffés situés tous trois à Berkel, aux environs de Hanovre (Allemagne Fédérale). Chaque arbre était représenté par une carotte atteignant la moelle et prélevée toujours suivant le

même orientement en prenant la précaution de se situer assez loin de la jonction porte-greffe-greffon.

Le Tableau 1 résume les caractéristiques des trois dispositifs.

Les ortets avaient été sélectionnés sur leurs caractéristiques de forme (sans tenir compte des propriétés intrinsèques du bois) dans des futaies âgées dispersées sur l'ensemble du territoire fédéral, à l'exception des Chênes rouges en provenance de trois peuplements artificiels situés eux aussi en RFA. Nous soulignons le faible nombre de clones de *Quercus rubra* (16 clones contre respectivement 30 et 22 clones pour *Quercus petraea* et *Quercus robur*), qui pourrait expliquer certaines différences dans les estimations données par la suite. Le but de ces plantations était à l'origine de produire de la graine améliorée (KRAHL-URBAN, 1972; KLEINSCHMIT, OTTO et SAUER, 1975).

Sur le tronçon de carotte de sondage correspondant aux sept cernes produits des années 1972 à 1978 incluses, on a mesuré ou calculé les caractères suivants:

— les retraits axial, tangentiel et radial du bois entre les états saturé et sec à l'air, les deux premiers étant obtenus à l'aide d'un capteur spécialement adapté dans notre laboratoire à la mesure sur carotte de sondage (JUINO, 1977; FERRAND, 1981),

— le retrait volumétrique calculé à partir des trois retraits précédents (JUINO, 1977, op. cit.),

Tableau 2. — Héritabilité de quelques propriétés du bois chez *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*.
 Heritability of some wood properties in *Quercus petraea*, *Quercus robur* and *Quercus rubra*.

caractères : characteristics, moyenne de clone : clone mean, retrait axial : longitudinal shrinkage, retrait tangentiel : tangential shrinkage, retrait radial : radial shrinkage, retrait volumétrique : volumetric shrinkage, anisotropie du retrait : shrinkage anisotropy, infradensité : basic density, largeur moyenne de cerne : mean ring width, moyenne des moyennes de clone : mean of clone means, moyenne de clone minimum : minimum clone mean, moyenne de clone maximum : maximum clone mean,

9,2 9,2 : moyenne des moyennes de clone

(7,8—10,9) 7,8 : moyenne de clone minimum

10,9 : moyenne de clone maximum

la moyenne des moyennes de clone figure seule quand l'effet clone n'est pas significatif : the mean of clone means is represented alone when the clonal effect is not significant.

Especes	Quercus petraea			Quercus robur			Quercus rubra		
	29 206F clone	Moyenne de clone	Héritabilité	21 143F clone	Moyenne de clone	Héritabilité	15 119F clone	Moyenne de clone	Héritabilité
Retrait axial (%)	1,48 NS	0,17	NS	3,33 **	0,25 (0,10-0,64)	0,240 **	0	0,46	NS
Retrait tangentiel (%)	4,71 **	9,2 (7,8 - 10,9)	0,322 **	4,18 **	8,7 (6,8 - 10,6)	0,301 **	4,66 **	9,7 (8,5 - 11,1)	0,305 **
Retrait radial (%)	2,24 **	3,0 (2,4 - 3,5)	0,137 **	2,03 **	2,6 (2,1 - 3,0)	0,122 **	1,67 NS	3,3	NS
Retrait volumétrique (%)	4,27 **	12,6 (10,6 - 14,6)	0,295 **	3,92 **	11,8 (9,4 - 14,2)	0,283 **	3,36 **	13,8 (12,2 - 15,8)	0,220 **
Anisotropie du retrait	2,30 **	3,2 (2,6 - 3,8)	0,143 **	1,17 NS	3,5	NS	1,43 NS	3,1	NS
Infradensité (g/dm ³)	10,76 **	595 (556 - 641)	0,555 **	11,42 **	561 (519 - 626)	0,585 **	5,03 **	575 (541 - 606)	0,369 **
Largeur moyenne de cerne (mm)	3,56 **	4,9 (3,0 - 6,4)	0,247 **	2,99 **	5,8 (4,0 - 7,0)	0,212 **	1,59 NS	5,0	NS

- l'anisotropie du retrait calculée par le rapport du retrait tangentiel sur le retrait radial,
- l'infradensité du bois obtenue par la méthode de la saturation intégrale (KEYLWERTH, 1954), l'état de saturation maximum étant obtenu par saturation dans l'eau sous le vide durant quatre jours.
- la largeur moyenne des sept cernes étudiés.

2. Résultats et Commentaires

2.1. — Principe des calculs

Les individus étant randomisés dans chacun des trois vergers, nous avons effectué une analyse de variance — covariance à un facteur, le facteur contrôlé étant le clone, ceci pour chaque espèce prise séparément. A partir de ces analyses, nous avons obtenu de manière tout à fait classique des estimations des hérabilités au sens large et des coefficients de corrélations génotypiques, dues à l'environnement, et phénotypiques.

2.2. — Héritabilités au sens large (h^2_G)

Le Tableau 2 rend compte pour les trois espèces des résultats de l'analyse de variance à un facteur, et présente les estimations d'héritabilité, ainsi que les moyennes des clones extrêmes.

Il ressort du Tableau 2 plusieurs enseignements bien nets:

— pour les trois espèces, les héritabilités de l'infradensité du bois, du retrait tangentiel et du retrait volumétrique (lequel, comme on le sait, est très "marqué" par le retrait tangentiel) sont significatives avec des valeurs particulièrement fortes pour le premier caractère en ce qui concerne les deux Chênes indigènes (0,555 et 0,585). Ceci s'accompagne d'une variabilité entre clones extrêmes assez considérable: par exemple 107 g/dm³ pour l'infradensité et 4,8% pour le retrait volumétrique chez *Quercus robur*.

— pour *Quercus petraea* et *Quercus robur*, un contrôle génétique se manifeste sur le retrait radial et la largeur de cerne, alors qu'il n'en est rien chez *Quercus rubra*; pour les deux premières espèces, les valeurs prises par h^2_G sont cependant plus faibles que pour le retrait volumétrique, et surtout l'infradensité.

— pour le retrait axial, la variabilité génotypique est nulle statistiquement ou faible (chez *Quercus robur*). Il en est de même pour l'anisotropie du retrait, avec une valeur faiblement significative chez *Quercus petraea*.

La comparaison des trois essences ne serait pas très justifiée étant donné qu'il s'agit de dispositifs différents à plusieurs points de vues (âge notamment). On ne peut donc formuler à ce sujet qu'une opinion assez qualitative:

— hors concurrence, les Chênes indigènes ont une croissance aussi bonne que celle du Chêne américain; ceci est d'autant plus vrai que ce dernier a été installé plus tard et que l'on sait qu'en général la largeur de cerne décroît avec l'âge.

— le retrait de *Quercus rubra* est légèrement supérieur à celui de *Quercus petraea* et de *Quercus robur*; son infradensité est intermédiaire avec une amplitude de variation moins importante; ceci, répétons-le, à largeur de cerne sensiblement égale. Ces observations sont difficilement comparables à celles de la littérature étant donné la nature du matériel et le nombre élevé d'individus étudiés ici. KELLER, PERRIN et THIERCELIN (1980) ont trouvé sur des arbres dominants un résultat assez semblable pour les infradensités comparées de *Quercus rubra* et *Quercus robur*, avec toutefois une inversion de classement pour les arbres dominés. En revanche, ces mêmes auteurs notaient que le Chêne rouge avait une rétractibilité inférieure à celle du Chêne pédonculé.

— la comparaison des deux Chênes indigènes conforte tout à fait les résultats d'ELIANE DERET-VARCIN (1983) qui a comparé, sur une même station des Chênes rouvres, pédonculés et des présumés hybrides entre ces deux espèces. Ces arbres étaient mélangés pied à pied et présentaient des largeurs moyennes de cerne identiques. Cet auteur a crédité, comme nous, *Quercus robur* d'une rétractibilité, et surtout d'une dureté plus faibles que *Quercus petraea* et l'hybride présumé.

Les résultats du Tableau 2 pourraient donc laisser espérer d'un programme d'amélioration basé sur la voie végétative, en particulier d'une sélection sur test clonal, des gains intéressants pour la qualité du bois. Cependant, le fait que les arbres étudiés soient greffés pourrait biaiser les indi-

Tableau 3. — Corrélations génotypiques (1er chiffre), dues à l'environnement (2e chiffre) et phénotypiques (3e chiffre) chez *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*.
 Genotypic (first number), environmental (second number) and phenotypic (third number) correlations in *Quercus petraea*, *Quercus robur* and *Quercus rubra*.
 corrélations entre : correlations between, les degrés de liberté des coefficients de corrélations génotypiques, dus à l'environnement et phénotypiques sont respectivement ceux des niveaux "clone", "arbre dans clone" et "total" des analyses de variance : the degrees of freedom of genotypic, environmental and phenotypic correlations are respectively the ones of "clone", "tree in clone" and "total" levels in variance analysis, p., s. : corrélation sans signification (effet clonal non significatif sur l'un ou l'autre des caractères considérés) : correlation without signification (clonal effect non-significant in one or two characteristics), les corrélations sont toutes multipliées par 1000 : all the correlations are multiplied by 1000.

Corrélations entre :	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus rubra</i>
Largeur moyenne de cerne et infradensité	371 * 112 NS 202 **	64 NS - 1 NS 21 NS	p.s. 134 NS 74 NS
Largeur moyenne de cerne et retrait volumétrique	- 52 NS - 89 NS - 80 NS	103 NS - 269 ** - 178 *	p.s. - 249 ** - 209 *
Largeur moyenne de cerne et anisotropie du retrait	297 NS 459 ** 425 **	p.s. 367 ** 328 **	p.s. 202 * 196 *
Infradensité et retrait volumétrique	225 NS 170 * 186 **	22 NS 190 * 113 NS	50 NS - 44 NS - 17 NS
Infradensité et anisotropie du retrait	432 * 27 NS 138 *	p.s. 101 NS 22 NS	p.s. 96 NS 81 NS

cations obtenues; certes, les porte-greffes sont distribués aléatoirement par rapport aux clones étudiés, donc on peut penser que le greffage n'intervient que comme un effet supplémentaire du milieu contribuant à augmenter les variabilités intraclone, donc à minorer les héritabilités obtenues. Nous ferons d'ailleurs observer que cet effet "porte-greffe" peut agir directement sur la croissance et indirectement sur la qualité du bois par le biais d'éventuelles liaisons avec la croissance, mais aussi directement sur la qualité, car il n'est pas impossible que le plan ligneux du porte-greffe modifie celui du greffon du fait de la "soudure" des deux tissus. Ce problème a déjà été abordé dans la littérature, notamment à propos de greffes interspécifiques de Châtaignier sur Chêne (HEITZ et JAQUIOT, 1972).

On peut aussi penser que les clones étudiés pourraient réagir de manière différente au greffage, indépendamment de l'action bien particulière du génotype des porte-greffes dont il était question plus haut. On pourrait alors craindre que les différences entre les génotypes mises en évidence ici ne soient en fait que le reflet d'une aptitude clonale au greffage; dans ce cas, il ne serait pas permis de conclure que, sur un matériel bouturé tel que nous voulons le produire à l'issue du programme d'amélioration, une variabilité génotypique significative apparaîtrait.

Nous touchons là une question qui montre les limites de cette expérience et qui ne pourra être éclaircie qu'avec des tests clonaux issus de boutures.

2.3. — Liaisons entre caractères

Naturellement, nous ne parlerons de corrélations génotypiques entre deux caractères que lorsque les effets clonaux sont significatifs pour chacun d'entre eux, en nous limitant aux couples de caractères les plus importants. Ces liaisons figurent dans le Tableau 3.

On constate en premier lieu l'absence quasi générale de corrélations génotypiques significatives entre caractères, à l'exception de deux liaisons positives (significatives au seuil de 5%) chez *Quercus petraea* (entre largeur de cerne et infradensité d'une part, entre infradensité et anisotropie du retrait d'autre part), et ce en dépit d'une variabilité clonale élevée pour la plupart des caractères, en particulier la largeur de cerne chez *Quercus petraea* (3,0 à 6,4 mm entre les moyennes de clones extrêmes) et *Quercus robur* (4,0 à 7,0 mm).

Il y a rarement des oppositions importantes entre les trois types de corrélations estimées (corrélation génotypique, corrélation due au milieu, corrélation phénotypique), à l'exception sans doute de la liaison entre largeur de cerne et anisotropie du retrait pour laquelle on constate que la corrélation génotypique n'a pas de signification, mais qu'à l'intérieur des clones les individus à largeur de cerne élevée présentent aussi un rapport retrait tangentiel/retrait radial élevé, ce qui est défavorable.

On observe également des coefficients relativement voisins pour les trois espèces, à l'exception des corrélations dues au milieu et phénotypiques qui sont négatives chez *Quercus robur* et *Quercus rubra* (à l'intérieur des clones, les individus les plus vigoureux ont la rétractibilité la plus faible), alors qu'elles sont nulles statistiquement chez *Quercus petraea*.

La confrontation avec les résultats de la littérature, en particulier pour l'importante question des relations vigueur — qualité du bois, n'est possible qu'au niveau phénotypique. Au niveau génotypique (sur *Quercus petraea*), nous n'avons en effet connaissance que d'une référence (NEPVEU, 1982 op. cit.) concernant des clones bouturés d'un an et

faisant état d'une absence de liaison entre vigueur et infradensité.

Le Tableau 4 présente une synthèse des informations bibliographiques dont nous avons pu disposer. Il est naturellement difficile de procéder à des rapprochements pour des matériels végétaux d'origines très différentes (arbres de futaie à cernes très fins, arbres de taillis-sous-futaie, bois adulte, bois juvénile, aubier, duramen, individus issus de graines ou de greffes); toutefois des tendances se dessinent: — relation entre largeur de cerne et infradensité du bois: elle est positive chez *Quercus petraea* et *Quercus robur* lorsque les cernes sont très fins (de l'ordre de 1 à 2 mm). Il existe toutefois des cas où les corrélations sont relativement faibles (POLGE et KELLER, 1973; COURTOISIER, 1976, op. cit.); ceci a été expliqué par une relative abondance dans ces expériences d'individus "paradoxaux" présentant un plan ligneux particulier (large zone de bois initial, peu de fibres).

Lorsque la largeur moyenne dépasse 2 à 3 mm, voire plus, l'infradensité du bois ne semble plus "répondre", ou seulement faiblement, à une accélération de croissance. Ceci s'observe dans des conditions très différentes pour lesquelles une largeur de cerne élevée est en général favorisée: par le traitement (MARCHAL *et al.*, 1981, avec des cernes de 1,6 à 3,3 mm; taillis-sous-futaie chez RENAUD, 1979), par la prise en considération de cernes au voisinage du coeur dont la largeur est généralement plus élevée qu'au voisinage de l'écorce (MOUREY, 1979, op. cit.; COURTOISIER, 1976, op. cit.), par des conditions de croissance hors concurrence avec des cernes très larges (expérience présentée ici).

Pour *Quercus rubra*, c'est précisément dans des conditions propices à des accroissements vigoureux que des relations non significatives entre vigueur et densité du bois sont observées. Nous ne disposons malheureusement pas d'expérience sur cette essence avec des largeurs de cernes très faibles pour établir un parallèle complet avec les deux autres *Quercus*.

Terminons en observant que dans le cas de notre expérience la relation est faiblement positive chez *Quercus petraea* (+ 0,202**), alors qu'elle n'est pas significative chez *Quercus robur* malgré une amplitude de largeur moyenne de cerne identique (2 à 9 mm); ceci pourrait s'expliquer par la présence d'une zone de bois initial plus étroite chez *Quercus petraea* que chez *Quercus robur* (DERET-VARCIN, 1983, op. cit.), caractéristique qui, sous certaines conditions, peut d'ailleurs servir à distinguer les plans ligneux des deux espèces de Chêne (HUBER *et al.*, 1941; WALSER, 1978).

— relation entre largeur de cerne et retrait volumétrique: les corrélations n'apparaissent vraiment significatives que chez *Quercus petraea* dans le cas du bois adulte d'individus à cernes fins en moyenne. La différence de comportement pour *Quercus robur* à âge et largeur de cerne sensiblement identiques (DERET-VARCIN, 1983, op. cit.) pourrait s'expliquer par son plan ligneux légèrement plus riche en vaisseaux, ainsi que cela vient d'être rappelé.

— relation entre largeur de cerne et anisotropie du retrait: la tendance est à des liaisons significatives et positives pour les trois espèces de Chêne dans le cas d'individus jeunes poussant hors concurrence, donc à cernes très larges (étude présentée ici) ou chez *Quercus rubra* dans le cas d'une sylviculture relativement classique, mais assez vigoureuses (ZAHND, 1980). Dans les autres cas, il y a indépendance statistique entre les deux caractères.

Tableau 4. — Liaisons phénotypiques entre propriétés du bois et largeur de cerne chez *Quercus petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra*. Résultats disponibles dans la littérature (toutes les corrélations sont multipliées par 1000).

Phenotypic correlations between wood properties and ring width in *Quercus petraea*, *Q. robur* and *Q. rubra*. Some results from literature.

échantillonnage : sampling, sources : autorités, mélange *Q. petraea* et *Q. robur* et/ou hybrides présumés : mixture of *Q. petraea* and *Q. robur* and/or putative hybrids, étude présentée ici : present study.

Spèces	Échantillonnage	Correlations entre :					Sources
		1	2	3	4	5	
<i>Quercus petraea</i>	• 30 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 205 à 220 ans, largeur de cerne moyenne 1,5 mm	624**	510**	562**	599**		DERET-VARCIN (1983)
	• 21 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 160 à 175 ans, largeur de cerne moyenne 2,2 mm	662**	491*	NS	636**		
	• 236 arbres, la zone étudiée correspond aux cernes d'âges 18 à 24 ans, largeur moyenne de cerne allant de 2 à 9 mm	202**	NS	423**	186**		étude présentée ici
<i>Quercus robur</i>	• 26 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 205 à 220 ans, largeur de cerne moyenne 1,6 mm	723**	NS	NS	NS		DERET-VARCIN (1983)
	• 18 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 160 à 175 ans, largeur de cerne moyenne 2,3 mm	NS	NS	NS	NS		
	• 150 arbres de tallis-sous-futaie répartis en 30 placettes de 5 arbres, âge des arbres allant de 85 à 255 ans, largeur de cerne allant de 1 à 3 mm, la zone étudiée correspond à 30 années situées entre 185 et 25 derniers cernes	NS	NS	NS	NS		GIRAUT (1980)
	• 165 arbres, la zone étudiée correspond aux cernes d'âges 16 à 22 ans, largeur moyenne de cerne allant de 2 à 9 mm	511**	NS	NS	NS		
	• 27 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 205 à 220 ans, largeur de cerne moyenne 1,5 mm	750**	NS	NS	NS		DERET-VARCIN (1983)
	• 22 arbres de 250 ans environ, zone de duramen allant de 160 à 175 ans, largeur de cerne moyenne 2,5 mm	705**	NS	NS	NS		
	• 36 arbres de peuplements différents de plus de 60 ca de diabète, les valeurs des caractères attribués à chaque arbre sont des moyennes de 6 observations (3 zones de duramen réparties du cœur vers l'auvent ; 2 observations par zone), largeur moyenne de cerne au niveau arbre allant de 1,6 à 3,3 mm	NS	NS	NS	533**	346*	MARCHAL, NOTIÉ, NAVARRE (1981)
	• 100 arbres de tallis-sous-futaie répartis en 5 stations, âge moyen de 80 à 100 ans, la zone étudiée concerne au moins 25 cernes sous écorce, largeur moyenne de 2 à 3 mm suivant station	NS	NS	NS	NS		RENAUD (1979)
	• 214 à 302 arbres de tallis-sous-futaie (dont quelques <i>Q. robur</i>) répartis en 24 placettes, âge moyen : 100 à 140 ans	NS	NS	NS	NS		
	- 30 cernes au voisinage de l'écorce, largeur de cerne de 1,1 à 2,0 mm suivant placette, corrélation intraplacette	2,0**	173*	NS	NS		
	- 30 cernes au voisinage du cœur, largeur de cerne de 1,7 à 2,7 mm suivant placette, corrélation intraplacette	NS	-138*	NS	NS		
	• 175 à 350 arbres de futaie répartis en 8 stations, peuplements de 100 à 200 ans	NS	NS	NS	NS		
	- zone du duramen à la limite de l'auvent, largeur de cerne allant de 1,3 à 1,6 mm au niveau moyenne de station	214**	NS	266**			COURTOISIER (1975)
	- zone la plus proche de la moelle, largeur de cerne allant de 1,7 à 2,1 mm au niveau moyenne de station	NS	NS	255**			
	• 125 arbres répartis dans 5 peuplements de 70 à 300 ans, ressources faites en général sur bois adulte (duramen + auvent), largeur de cerne allant de 1,0 à 2,0 mm au niveau moyenne de parcelle et de 1 à 4 mm au niveau individuel	NS	NS	361**			POLGE, KELLER (1973)
<i>Quercus rubra</i>	• 532 arbres répartis en 35 stations, peuplements de 30 à 100 ans d'âge.	NS	NS	NS	NS		
	- 15 cernes les plus proches de l'écorce, largeur de cerne allant de 0,8 à 8 mm au niveau individuel et de 1,6 à 4,0 mm au niveau moyenne de station	NS	115**	241**	450**	NS	ZAHND (1980)
	- 15 cernes allant de 1 à 15 ans depuis la noelle, largeur de cerne allant de 1,2 à 9,0 mm au niveau individuel et de 1,8 à 5,2 mm au niveau moyenne de station	NS	-203**	- 91*	181**	374**	NS
	• 135 arbres, la zone étudiée correspond aux cernes d'âges 12 à 18 ans, largeur moyenne de cerne allant de 2 à 8 mm	NS	-209*	196*	NS	NS	étude présentée ici

Corrélations entre 1 : la largeur de cerne et l'infradensité 4 : l'infradensité et le retrait volumétrique
 2 : la largeur de cerne et le retrait volumétrique 5 : l'infradensité et l'anisotropie du retrait
 3 : la largeur de cerne et l'anisotropie du retrait

- relation entre infradensité et retrait volumétrique: dans l'ensemble, les corrélations sont significatives et positives, sauf chez *Quercus robur*.
- relation entre infradensité du bois et anisotropie du retrait: les corrélations sont généralement non significatives.

3. Conclusion

Tout en gardant à l'esprit la nature bien particulière du matériel végétal dont il a été question, notre travail permet d'avancer un certain nombre de résultats originaux, notam-

ment en ce qui concerne l'héritabilité de la rétractibilité du bois, et de formuler quelques conclusions nettes qui vont être utiles pour la poursuite du programme d'amélioration engagé sur les *Quercus*.

En conditions de croissance libre:

- *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra* présentent une héritabilité au sens large assez élevée pour l'infradensité du bois, moyenne pour la rétractibilité volumétrique, relativement faible à nulle pour la croissance en diamètre et l'anisotropie de la rétractibilité,
- les héritabilités estimées pour la qualité du bois s'ac-

compagnent d'une forte variabilité entre moyennes de clones; ceci laisse espérer des gains génotypiques élevés par sélection,
 — le classement des deux espèces de Chêne européen (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) pour la qualité intrinsèque du bois est confirmé,
 — les liaisons génotypiques entre caractères ne sont pas de nature à poser au sélectionneur des problèmes insurmontables, en ce qui concerne tout particulièrement les relations entre vigueur et propriétés du bois,
 — une étude bibliographique confrontée à nos résultats nous a indiqué en premier lieu que les corrélations phénotypiques entre les principaux caractères de qualité ou de vigueur chez les *Quercus* varient sensiblement en fonction du type de matériel végétal étudié (âge, sylviculture, gamme de largeur de cerne). En ce qui concerne les trois espèces de *Quercus* étudiées (*Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*), il semble que dans les conditions d'une sylviculture dynamique, il n'y aurait pas d'inconvénients majeurs à rechercher une croissance maximum, le seul risque étant d'augmenter l'anisotropie de la rétractibilité du bois.

Bibliographie

COURTOISIER, F.: Etude des relations entre stations et qualité du bois en forêt de Bride et de Saint Jean. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., Station de Recherches sur la Qualité des Bois, C.N.R.F., Champenoux (1976). — DERET-VARCIN, E.: Etude comparative de la qualité du bois de trois types de Chênes (rouvres, pédonculés et intermédiaires) en forêt de Morimond. Ann. Sci. forest. 40 (1983). — FERRAND, J. Ch.: Recherches de solutions pratiques à apporter aux problèmes posés par les contraintes de croissance de arbres forestiers. Thèse de Docteur-Ingénieur en Sciences du Bois, I.N.P.L., Nancy (1981). — GIRAUT, D.: Contribution à l'étude des stations du massif forestier de la Reine. Application à la région naturelle de la Woëvre. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., Laboratoire de Phytoécologie, C.N.R.F., Champenoux (1980). — HEITZ, R. et JACQUOT, C.: Etude anatomique de la greffe d'un châtaignier sur chêne. Ann. Sci. forest. 29, 391—395 (1972). — HUBER, B., HOLDHEIDE,

W. u. RAACK, K.: Holz als Roh- und Werkstoff 4, 373—380 (1941). — JUINO Ph.: Etude des relations entre vigueur et qualité du Frêne et du Merisier dans quelques stations du Nord-Est de la France. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., Station de Recherches sur la Qualité des Bois, C.N.R.F., Champenoux (1977). — KELLER, R., PERRIN, J. R. et THIERCELIN, F.: Qualité du bois de Chêne rouge (*Quercus borealis* Michaux) de quelques peuplements français. Document à distribution limitée n° 1980/1, Station de Recherches sur la Qualité des Bois, C.N.R.F., Champenoux (1980). — KEYLWERTH, R.: Ein Beitrag zur qualitativen Zuwachsanalyse. Holz als Roh- u. Werkstoff 12, 77—83 (1954). — KLEINSCHMIT, J., OTTO, H. u. SAUER, A.: Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung von Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). 1. — Inventär der Eichensamenplantagen. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 146, 157—166 (1975). — KRAHL-URBAN, J.: Die Eignung von Pflanzpflanzen der Traubeneiche, der Stieleiche und der Rotbuche zur Veranlagungs-Klonprüfung. Silvae Genetica 21, 198—202 (1972). — KREMER, A.: Propositions pour l'amélioration génétique de Chêne rouge d'Amérique (*Quercus borealis* Michx.) (*Quercus rubra* L.). Document à distribution limitée, Laboratoire d'Amélioration de Arbres Forestiers, Cestas (1978). — MARCHAL, R., MOTHE, F. et NAVARRE, J.: Recherche de corrélations entre la qualité de placages de Chêne tranché et les propriétés simples d'échantillons non destructifs prélevés sur ces mêmes arbres. Rapport de stage Ecole Supérieure du Bois, Paris (1981). — MOURAY, J. M.: Les chênes de la vallée de l'Ognon. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., O.N.F., Besançon (1979). — NEPVEU, G.: Variabilité clonale de l'infradensité chez *Quercus petraea*. Premiers résultats obtenus sur boutures d'un an. Ann. Sci. forest. 39, 45—58 (1982). — POLGE, H. et KELLER, R.: Qualité du bois et largeur d'accroissements en forêt de Tronçais. Ann. Sci. forest. 30, 91—126 (1973). — RENAUD, J. P.: Définition et cartographie de stations dans un massif forestier de la Bresse jurassienne. Contribution à l'étude du comportement du hêtre et du chêne: production et qualité. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., Office National des Forêts, Lons-le-Saunier (1979). — WALKER, F. S.: Pedunculata and sessile oaks: species determination from differences between their wood. Dendrochronology in Europe, Ed. J. Fletcher, National Maritime Museum, Greenwich, Archaeological Series n° 4. Research Laboratory for Archaeology and History of Art, Oxford University Publ. n° 2. BAR International Series 51 (1978). — ZAHND, E.: Etude des exigences stationnelles, des performances de croissance et de la qualité du bois de Chêne rouge d'Amérique et de l'Erable sycomore en Alsace. Rapport de stage E.N.I.T.E.F., Direction Départementale de l'Agriculture du Bas-Rhin, Strasbourg (1980).

Mode of Genetic Control of Monoterpene in Foliage of Controlled Crosses of *Pinus contorta*

By E. E. WHITE¹⁾

Department of Forest Genetics and Plant Physiology,
 Swedish University of Agricultural Sciences,
 S-901 83 Umeå, Sweden

(Received 10th June 1983)

1. Abstract

Monoterpene were examined in foliage of controlled crosses of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.). Total terpene production was strongly related to resin canal frequency. Segregation of progeny into classes based on relative amounts (percentages of total monoterpene) of β -pinene fitted both one and two locus models for genetic control. Modality in frequency distributions of relative amounts of β -phellandrene could be explained by constraint due to the method of expressing results. Modes in relative amounts of minor monoterpene constituents were due to instrumental detection limits in samples with very low total terpene production.

1) Present address: Pacific Forest Research Centre, 506, W. Burnside Rd., Victoria, B. C., V8Z 1M5, Canada.

Key words: *Pinus contorta*, Pinaceae, lodgepole pine, genetics, monoterpene, leaf anatomy, resin canals.

Zusammenfassung

Bei Nachkommen von *Pinus contorta* Dougl. aus kontrollierter Kreuzung wurden die Nadeln auf Monoterpene untersucht. Hierbei stellte sich heraus, daß die Gesamtproduktion an Terpenen eng mit dem Vorkommen von Harzkanälen korreliert war. Die Aufteilung der Nachkommen in Klassen auf der Basis der relativen Menge (in Prozenten der Gesamtproduktion) der β -Pinene paßte sowohl für ein- als auch für zwei-Locus-Modelle zur genetischen Kontrolle. Die Modalität der Auftrittshäufigkeits-Verteilung der relativen Mengen an β -Phellandrenen konnte gezwungenermaßen erklärt werden, indem die ausdrück-