



Master 2 Biologie des Organismes, des Populations et des Ecosystèmes

Université d'Orléans

Année 2013 – 2014

Etude de la supériorité hybride chez les hybrides interspécifiques de Mélèze (*Larix eurolepis*)

Léopold Baquet

INRA Centre Val de Loire, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières,
2163 Avenue de la pomme de pin, 45075 Orléans, France

Encadrement : Luc Pâques

Résumé : Dans le cadre du programme d'amélioration génétique du mélèze d'Europe en espèce pure et en hybridation interspécifique avec le mélèze du Japon, on s'intéresse à la manifestation d'hétérosis chez l'hybride. L'étude porte sur un seul dispositif issu d'un plan de croisement diallèle et utilise la microdensitométrie pour avoir accès à un certain nombre de caractères et à leur évolution temporelle. On cherche en premier lieu à explorer la manifestation d'hétérosis et son ampleur au niveau taxa chez les hybrides pour des caractères d'adaptation, de croissance, d'architecture et de qualité du bois. Dans un second temps on observe l'évolution temporelle de l'hétérosis au niveau taxa. L'hybride montre des gains en termes d'accroissement moyen annuel en volume, de quantité de duramen produite, de sensibilité au vent et de précocité de débournement. Il montre une perte en termes de densité du bois par rapport à son parent européen. L'expression d'hétérosis est stable dans le temps mais du fait de sa dépendance à l'environnement son ampleur varie. En vue d'une application en amélioration cette étude doit être poursuivie au niveau familial en multipliant les dispositifs et en élargissant les plages temporelles étudiées.

Mots-clés : hétérosis, diallèle, microdensitométrie, stabilité temporelle.



Master 2 Biologie des Organismes, des Populations et des Ecosystèmes

Université d'Orléans

Année 2013 – 2014

Etude de la supériorité hybride chez les hybrides interspécifiques de Mélèze (*Larix eurolepis*)

Léopold Baquet

INRA Centre Val de Loire, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières,
2163 Avenue de la pomme de pin, 45075 Orléans, France

Encadrement : Luc Pâques

Résumé : Dans le cadre du programme d'amélioration génétique du mélèze d'Europe en espèce pure et en hybridation interspécifique avec le mélèze du Japon, on s'intéresse à la manifestation d'hétérosis chez l'hybride. L'étude porte sur un seul dispositif issu d'un plan de croisement diallèle et utilise la microdensitométrie pour avoir accès à un certain nombre de caractères et à leur évolution temporelle. On cherche en premier lieu à explorer la manifestation d'hétérosis et son ampleur au niveau taxa chez les hybrides pour des caractères d'adaptation, de croissance, d'architecture et de qualité du bois. Dans un second temps on observe l'évolution temporelle de l'hétérosis au niveau taxa. L'hybride montre des gains en termes d'accroissement moyen annuel en volume, de quantité de duramen produite, de sensibilité au vent et de précocité de débourrement. Il montre une perte en termes de densité du bois par rapport à son parent européen. L'expression d'hétérosis est stable dans le temps mais du fait de sa dépendance à l'environnement son ampleur varie. En vue d'une application en amélioration cette étude doit être poursuivie au niveau familial en multipliant les dispositifs et en élargissant les plages temporelles étudiées.

Mots-clés : hétérosis, diallèle, microdensitométrie, stabilité temporelle.

ABSTRACT

Under the breeding program of the European larch in pure species and in interspecific hybridization with Japanese larch, we are interested in the manifestation of heterosis in hybrid. The study focuses on a single site from a diallel mating design and uses microdensitometry to access a number of characters and their temporal evolution. In a first step we explore the manifestation of heterosis and its magnitude in hybrids for characters of adaptation, growth, architecture and wood quality at taxa level. The hybrid shows gains in terms of annual average growth in volume, amounts of heartwood produced, sensitivity to wind and early bud break. It shows a loss in terms of wood density in relation to its European parent. The expression of heterosis is stable over time, but because of its dependence on the environment its magnitude varies. For application in tree breeding this study should be continued at the family level by multiplying the number of sites and expanding the times ranges studied.

Keywords : heterosis, diallel, microdensitometry, temporal stability.

INTRODUCTION

En amélioration génétique, on cherche à améliorer les performances des espèces ayant un intérêt économique afin d'en optimiser les rendements. Dans ce contexte l'hybridation interspécifique est perçue comme une stratégie très prometteuse. En effet, suite à des observations en conditions naturelles, certains hybrides interspécifiques ont montré, dans des zones de sympatrie de certaines espèces, une supériorité de performances par rapport à leurs espèces parentales pour plusieurs caractères d'intérêt. Aujourd'hui, de nombreux hybrides interspécifiques sont connus et étudiés, qu'ils soient obtenus par hybridation naturelle spontanée ou bien artificiellement dans des croisements contrôlés. Historiquement ces croisements interspécifiques présentaient principalement un intérêt pour tirer profit de la complémentarité de caractères ; cette complémentarité permet de cumuler dans un même taxon des caractères d'intérêt. Ce phénomène pourrait permettre d'élargir les aires de plantation de certaines espèces ou encore d'augmenter la résistance d'une espèce (ou variété) à telle ou telle maladie ou pathogène. On a ainsi pu chercher à transférer l'adaptation aux sols hydromorphes de *Larix laricina* et les performances de croissance de *Larix decidua* au sein d'un même hybride interspécifique (Pâques 1992) ou encore créer un hybride entre *Castanea dentata* et *C.mollissima* afin qu'il allie les performances de croissance de l'un avec la résistance à la

rouille de l'autre (Wright 1976). Cependant aujourd'hui on s'intéresse de plus en plus à une autre part de la supériorité des hybrides qui est l'hétérosis.

L'hétérosis, ou vigueur hybride, est la capacité d'un hybride à manifester des performances pour un ou plusieurs caractères qui soient supérieures à celles présentées par les génotypes parentaux à l'origine de cet hybride. Pour mettre en évidence de l'hétérosis, il est donc primordial de comparer l'hybride interspécifique directement avec les génotypes parentaux, ce qui nécessite d'être pris en compte lors de la mise en place des dispositifs expérimentaux. Cela pose un certain nombre de problèmes, d'autant plus chez les arbres forestiers qui, du fait de leur caractère pérenne et de leur encombrement spatial, nécessitent des dispositifs étendus. De plus les arbres montrent un temps de maturation sexuel long avec des modalités de reproduction souvent complexes qui limitent les possibilités d'hybridation interspécifique chez certaines espèces. Enfin les croisements interspécifiques chez les arbres forestiers ne sont pas réalisés entre des lignées homozygotes mais bien entre des populations ou des individus hétérozygotes, cette divergence entre les parents peut conduire au phénomène de rupture de coadaptation entre certains gènes et conduire à la production d'hybrides « affaiblis ». L'étude de l'hétérosis et de la supériorité hybride en général doit donc faire face à un grand nombre de difficultés, ce qui rend ces études compliquées à mettre en place.

Pour autant, il existe quelques études qui mettent en évidence de l'hétérosis. C'est le cas pour le genre *Populus* avec la mise en évidence d'hétérosis pour des caractères de croissance tels que la hauteur, le diamètre et le volume chez l'hybride entre *Populus tremuloides* et *P. tremula* (Li and Wu 1997). Chez le pin il a été observé de l'hétérosis pour des caractères adaptatifs tels que la résistance à la rouille vésiculeuse et des caractères de croissance chez l'hybride entre *Pinus strobus* et *P. peuce* et pour la survie chez l'hybride entre *P. strobus* et *P. wallichiana* (Blada 2000; Blada and Tanasie 2013). Des études chez le mélèze ont montrées que l'hybride *Larix eurolepis* (hybride entre le mélèze européen et le mélèze japonais) présentait un hétérosis positif et significatif pour des caractères de croissance, de survie, de débourrement et de forme de tige (Pâques 2002). A ce jour il existe encore peu d'études de l'hétérosis et la plupart de ces études sont réalisées sur du matériel très jeune ce qui limite leur portée.

Le stage présenté ici est une étude qui fait partie du programme d'amélioration du mélèze. Ce programme est réalisé au sein de l'unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestière de l'INRA Val de Loire ; il porte sur l'amélioration génétique de l'espèce pure *Larix decidua* mais aussi de l'hybride interspécifique entre *L. decidua* et *L. kaempferi*. Le mélèze d'Europe est un arbre de montagne présent en France essentiellement dans les Alpes mais que

l'on rencontre aussi à plus basse altitude en Europe centrale. Il est reconnu pour sa forte croissance juvénile, les bonnes propriétés mécaniques de son bois et surtout pour la durabilité de son bois de cœur, le duramen, qui montre une grande durabilité naturelle. Il est utilisé pour la fabrication de charpentes, pour de nombreux ouvrages et habillages extérieurs tels que des clôtures, des chalets ou encore des bardages. Le bois de mélèze est aussi apprécié pour des confections d'intérieur, principalement pour sa couleur. Il est ainsi utilisé pour des parquets, des lambris, et aussi dans la confection de meubles en ébénisterie.

Dans le programme d'amélioration de cette espèce, on cherche à travailler la qualité du bois de mélèze produit en plaine tout en travaillant sur la rapidité de croissance de l'arbre qui bien que déjà intéressante semble pouvoir être améliorée par hybridation interspécifique. Une grande part du travail porte aussi sur l'architecture des arbres et leur adaptation à l'environnement, le but étant l'obtention d'arbres droits avec une croissance rapide et une bonne adaptation au milieu de plaine et moyenne montagne afin de produire du bois de mélèze de bonne qualité. Une partie du programme d'amélioration du mélèze de l'INRA porte sur une meilleure compréhension des mécanismes à la base de l'hétérosis. C'est pourquoi il a été réalisé un plan de croisement diallèle entre *L.decidua* et *L.kaempferi*. Ce plan de croisement pourtant indispensable à l'étude de l'hétérosis est original, il n'en existe pas d'équivalent sur le mélèze et ils sont très rares pour les autres espèces.

L'étude de ce stage est exploratoire car les études portant sur l'hétérosis sont peu nombreuses, sur le mélèze comme sur les autres espèces d'arbres forestiers en général. Ce stage est une étude préliminaire visant à mettre en évidence l'hétérosis au sens strict. Du fait du temps nécessaire à l'acquisition des données, nous avons été contraints à limiter notre étude de l'hétérosis au niveau « taxa ». Notre premier questionnement sera de voir si l'hybride interspécifique manifeste bien en moyenne de l'hétérosis par rapport aux deux espèces parentales, pour quels caractères et avec quelle ampleur. Une deuxième partie abordera l'évolution dans le temps de l'hétérosis afin de voir si cette expression d'hétérosis est stable dans le temps ou bien si elle augmente ou diminue avec l'avancée en âge de l'arbre.

MATERIELS ET METHODES

1) Matériel végétal

a. Le matériel végétal

Le matériel végétal étudié appartient au genre *Larix*. Nous disposons de 198 génotypes appartenant à deux espèces *Larix decidua* (mélèze d'Europe), *Larix kaempferi* (mélèze du Japon) et à leurs hybrides de 1^{ère} génération (*L.decidua* x *L.kaempferi* et *L.kaempferi* x *L.decidua*). Nous avons étudié plus particulièrement 152 familles de plein-frères obtenues par l'INRA par croisements contrôlés, organisées selon un plan de croisement diallèle intra- et interspécifique entre 9 *Larix decidua* d'origine Sudètes et 9 *Larix kaempferi* de plusieurs origines. Ce diallèle regroupe donc trois plans de croisements : un plan de croisement diallèle intraspécifique 9 x 9 entre mélèze d'Europe, un diallèle intraspécifique 9 x 9 entre mélèzes japonais, et un plan de croisement factoriel interspécifique entre 9 mélèzes européens et 9 mélèzes japonais (Annexe I). Des témoins du commerce ont été incorporés dans le dispositif : il s'agit des variétés Ruda et Kamiena Gora pour les mélèzes européens, de Hokkaido pour les mélèzes japonais, et de deux variétés commerciales issues de vergers d'hybridation danois : FP201 et FP203 pour les hybrides.

b. Le dispositif expérimental

Le test de descendances étudié a été mis en place sur le site de Saint-Saud-Lacoussière dans le Nord de la Dordogne. Il s'agit d'une ancienne prairie issue d'un défrichement et pâturée depuis 15 à 20 ans. Le site est situé à une altitude de 320 m avec une légère pente d'exposition Est. La pluviométrie annuelle moyenne pour la période 1997-2013 est de 1141 mm dont 510 mm pendant la saison de végétation (d'Avril à Septembre). Le sol, qui repose sur des micaschistes, a une profondeur variable (de 40 à plus de 100 cm). Il est limono-sablo-argileux et présente une réserve utile très variable : 30 à 170 mm. Les plants ont été installés selon un schéma en Blocs Incomplets à Composition Aléatoire (BICA), avec 35 blocs contenant 98 à 99 plants. Les plants des trois taxa ont été installés en mélange pour mieux capter la variabilité micro-environnementale. Enfin il s'agit ici d'un dispositif où les parcelles unitaires sont dites monoarbres c'est à dire que chaque génotype n'est représenté que par un seul arbre dans chacun des blocs. Les familles étaient représentées à la plantation par 6 à 30 plants par famille, certaines familles étant représentées par des combinaisons identiques obtenues des années différentes.

Les plants (3435) sont issus d'un semis réalisé en 1995 à la pépinière de l'INRA. Leur plantation sur le terrain a eu lieu entre le 4 et 7 Mars 1997 à un écartement de 4 x 2,5 m, sur une surface de 4,25 ha. Le printemps 1997 a été particulièrement sec et a imposé 2 arrosages pied-à-pied. La plantation a subi 2 éclaircies à ce jour : une en 2004 et une en 2010.

c. Données climatiques

Les données de précipitations, de températures minimum et maximum ont été récupérées à partir d'une station météorologique à proximité de St-Saud-Lacoussière. Ces données nous ont été fournies en décade pour la période 1997 à 2005 et en journalières pour la période 2005 à 2013. A partir de ces données nous avons reconstitué les courbes de précipitations annuelles ainsi que les courbes d'évolution d'un indice climatique inspiré de l'indice de Martonne. Il s'agit d'un indice d'aridité qui nous permet d'approcher le climat des différentes années du point de vue de la difficulté d'accès à l'eau. Il a été mis en place dans le cadre d'une thèse sur la phénologie de la formation du bois chez le mélèze (Gauchat Funes Drewes 2011).

$$DI = ((3 \times TX) + TN) / (10 + RR)$$

Avec : TX la température maximale, TN la température minimale, et RR les précipitations.

Ces informations climatiques nous serviront de support à l'interdatation des cernes annuels obtenus par analyse microdensitométrique (Figure 1). De plus ces informations climatiques ont été regroupées dans un tableau permettant de caractériser le climat de chacune des années (Annexe II), ce qui permettra de relier nos observations pour une année donnée avec le climat de l'année en question.

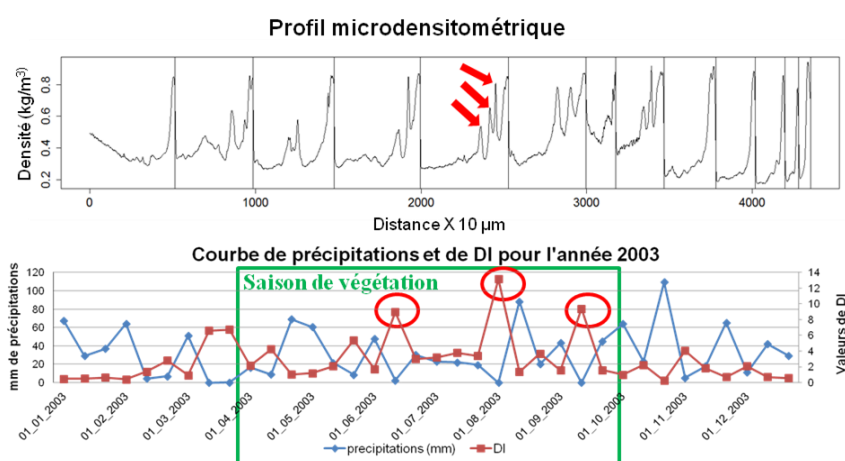


Figure 1. Illustration de l'interdatation par synchronisation entre le profil climatique et le profil microdensitométrique.

2) Mesures et observations

a. Mesures et observations sur le terrain

Plusieurs campagnes de mesure ont eu lieu sur ce dispositif, nous utiliserons ici les mesures faites en 2000, 2003, 2005, 2008 et 2009 sur des arbres âgés respectivement de 5, 8, 10, 13 et 14 ans à partir de la germination. Lors de ces campagnes un grand nombre de caractères ont été mesurés, le premier étant la survie des arbres du peuplement. Parmi ces caractères on trouve des caractères liés à la croissance, c'est le cas de la circonférence mesurée à 1.30 m à l'aide d'un décimètre, et de la hauteur totale mesurée au moyen d'une perche jusqu'en 2009 puis à l'aide d'un vertex. La hauteur nous permettra ensuite de reconstituer les accroissements annuels en hauteur. Dans le cas de mesures séparées de plusieurs années l'accroissement sera un accroissement moyen annuel. Les circonférences et les hauteurs ont permis de calculer le volume total des arbres en utilisant une formule développée pour construire un tarif de cubage pour les petits bois de mélèze (D.Pauwels 1999).

$$V_{tot} = 0.406780^{E-5} \times C_{130}^2 \times H_{tot} \quad (1)$$

où V_{tot} est le volume total, C_{130} est la circonférence à 1.30m, et H_{tot} est la hauteur totale.

D'autres caractères plus liés à l'adaptation des arbres dans le milieu ont aussi été observés : le débourrement du bourgeon terminal et le verdissement du houppier des arbres ont ainsi été notés sur une échelle allant de 1 (le stade le plus tardif) à 5 (le stade le plus précoce). La hauteur du 1^{er} verticille vert a été mesurée en 2005 pour estimer la proportion de cime verte des arbres. Ce caractère, qui est un proxy du volume de la cime, permettrait une première approche des capacités photosynthétiques de l'arbre. Les présences de fente du tronc (de sécheresse ?) ainsi que de descente de cime ont été notées en 2003 (Figure 2).

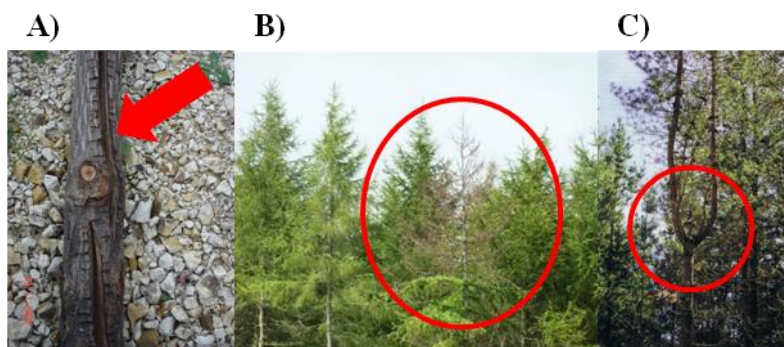


Figure 2 . A) fente de tronc ; B) descente de cime ; C) résultat d'une descente de cime

Enfin des observations de caractères d'architecture ont été réalisées, la flexuosité des troncs est notée sur une échelle de 1 (les plus tordus) à 5 (les troncs les plus rectilignes). Un dernier caractère lié à l'architecture est obtenu grâce aux mesures de hauteur et de circonférence : il s'agit du rapport entre la hauteur et le diamètre à 1.30 m (H/D). Ce rapport est le coefficient d'élancement des arbres qui mesure la sensibilité des arbres au vent, une valeur au-dessus de 80 traduisant une plus grande instabilité (Riou-Nivert 2005).

b. Obtention des profils microdensitométriques

Des récoltes d'échantillons de bois ont été faites à plusieurs reprises sous la forme de carottes de bois diamétrales, de 5 mm de diamètre, récoltées à hauteur d'homme (1m30) avec une tarière de Pressler. Notre travail utilisera le résultat de deux campagnes de carottage qui ont eu lieu en Mai 2010 sur des arbres marqués en éclaircie (696 carottes) et en Octobre-Novembre 2011 sur l'ensemble des arbres restants (1241 carottes). Ces carottes ont ensuite été mises à sécher jusqu'à atteindre un taux d'humidité de l'ordre de 12%, puis sciées en planchettes de bois d'épaisseur uniforme (2 mm) à l'aide d'une scie-fraise à lames jumelles.

Les planchettes de bois résultant des deux dernières récoltes de carottes ont été analysées par microdensitométrie et plus précisément par la technique de la microdensité indirecte aux rayons X (Polge 1966). Cette technique se base sur la production d'images, radiographies, présentant des variations fines de niveaux de gris le long de la planchette. Ces variations sont liées à des variations locales de densité le long de l'échantillon. Les radiographies sont ensuite numérisées pour pouvoir être lues par le logiciel Windendro, Regent Instruments Inc. Grâce à ce logiciel ainsi qu'à une cale d'étalonnage de densité connue, il est possible de transformer les nuances de gris obtenues en valeurs de densités. Le logiciel nous permet aussi de réaliser une première délimitation des cernes. Au final pour chaque échantillon, nous avons obtenu un fichier contenant des valeurs de densité tous les 25 microns. C'est à partir de ce fichier que les analyses suivantes ont été réalisées en se focalisant sur la série de cernes commune au plus grand nombre d'individus, soit de 2000 à 2009.

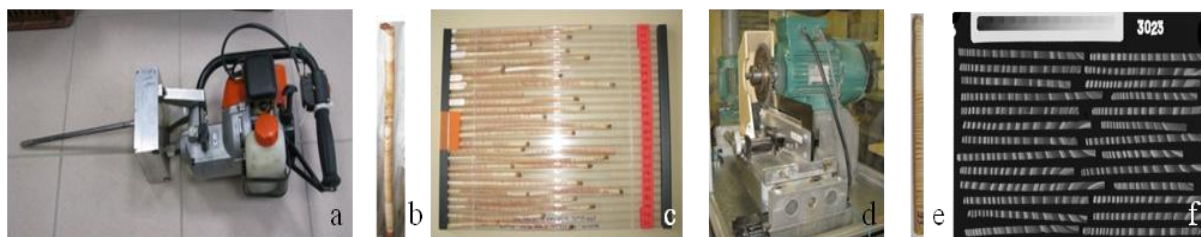


Figure 3. Carotteuse mécanique et tarière de Pressler (a), carotte de bois (b), boîte de récolte (c), scie-fraise à lame jumelle (d), planchette de bois découpée dans une carotte (e), image radiographique aux rayons X (f).

Les profils obtenus par microdensitométrie nous permettent de reconstituer a posteriori la croissance radiale intra- et interannuelle, grâce à la détermination de la largeur du cerne (La), la largeur du bois initial (Li), et celle du bois final (Lf). La limite entre le bois initial et le bois final est déterminée selon la méthode de Nancy qui place la limite au point de densité moyenne entre la densité maximum et la densité minimum au sein du cerne. Par ailleurs, ils donnent accès à la densité moyenne du cerne (Do), la densité moyenne du bois initial (Di) et du bois final (Df) (Figure 4). Les densités nous permettent d'avoir accès à la densité de l'arbre en 2009 (do), ainsi qu'à ses composantes bois initial (di) et bois final (df), par pondération avec la surface représentée par chaque cerne. Les largeurs de cerne nous permettent de calculer des surfaces de cerne (sc), des surfaces de bois initial (si), des surfaces de bois final (sf), ainsi que la proportion de bois final sur le rayon du cerne. L'obtention de ces caractères nous permet ainsi d'avoir accès à des séries temporelles pour chacun de ces caractères pour un individu donné. Enfin les profils microdensitométriques nous permettent de mettre en évidence la limite entre aubier et duramen par observation d'un décrochement de densité minimale le long de ce même profil, les millésimes des cernes nous permettent de trouver la dernière année dont le cerne complet fait partie du duramen. Une fois cette limite connue et par croisement avec les surfaces de cerne nous pourrions obtenir une surface de duramen, une surface d'aubier et une proportion de surface couverte par le duramen, ce qui nous permet par extension d'accéder à la proportion de surface couverte par l'aubier.

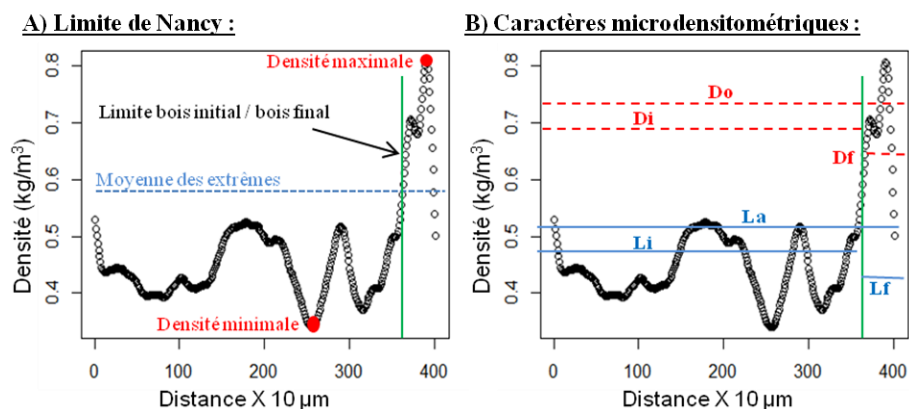


Figure 4 : Illustration de l'obtention de la limite bois initial / bois final par la méthode de Nancy (A) ; illustration de l'obtention des caractères de microdensitométrie (B).

c. Analyse des données

L'analyse des données utilisera plusieurs outils statistiques, tous ces outils seront mis en place grâce au logiciel R 3.1.0. Dans un premier temps nous avons réalisé une analyse de variance pour ajuster les données phénotypiques des effets du milieu selon le modèle suivant :

$$Y_{ij} = \mu + X_i + r_{ij} \quad (2)$$

où Y_{ij} est la variable observée, μ est la moyenne du peuplement, X_i est l'effet du bloc, r_{ij} est l'erreur aléatoire.

$$Y'_{ij} = \mu + r_{ij} \quad (3)$$

où Y'_{ij} est la variable ajustée des effets blocs, μ la moyenne du peuplement, r_{ij} l'erreur aléatoire du modèle (2)

Cette analyse de variance a été réalisée en incluant tous les individus (y compris les témoins) afin d'estimer avec plus de précision ces effets bloc, l'hypothèse nulle étant qu'il n'y a pas d'effet bloc. Une deuxième analyse a ensuite porté sur les taxa en excluant cette fois-ci les génotypes témoins, l'hypothèse nulle étant qu'il n'y a pas d'effet taxa. Cette analyse est réalisée sur les variables ajustées de l'effet bloc afin de s'affranchir de cet effet du milieu. Pour chacune de ces analyses de variance nous avons vérifié graphiquement les postulats qui conditionnent la validité du modèle, à savoir : une espérance nulle des erreurs, une homoscédasticité des erreurs, l'indépendance et la non corrélation des erreurs et enfin la normalité des erreurs. Après vérification aucune transformation n'a paru pertinente pour les variables de classes qui sont ici considérées comme continues, le modèle d'Anova étant suffisamment robuste pour rester valable.

Afin de comparer les performances moyennes des différents taxa nous avons utilisé la méthode des contrastes de Scheffe, l'hypothèse nulle est ici qu'il n'y a pas de différence entre les moyennes observées. Cette méthode est robuste car peu sensible à la non normalité et à l'inégalité des variances comparées, mais surtout elle est applicable dans le cas où les effectifs des échantillons ne sont pas égaux. L'utilisation de cette méthode nous permet de limiter le risque d'erreur de type I.

Pour les mesures de type binaire (présence / absence) comme la survie, les descentes de cimes, et les fentes de tronc, nous avons réalisé des comparaisons de proportion entre les différents taxa grâce à un test de Khi2 qui prend comme hypothèse nulle une absence de différence entre les proportions.

Enfin nous avons calculé l'hétérosis absolu (Ha) et l'hétérosis relatif (Hr) par rapport à *Larix decidua* (Ld), à *Larix kaempferi* (Lk) et par rapport au parent moyen (Pm). Les formules employées sont décrites ci-dessous :

$$Ha = Mh - Mp \quad (4)$$

$$Hr = 100 \times (Mh - Mp) / Mp \quad (5)$$

où Mh est la valeur moyenne des hybrides pour le caractère, et Mp est la valeur moyenne du parent (ou du parent moyen) pour le même caractère.

La significativité de l'hétérosis mis en évidence découle du résultat de la comparaison de moyenne entre l'hybride et le parent étudié.

RESULTATS

I) L'hétérosis et son ampleur chez les hybrides interspécifiques de mélèze :

Les caractères que nous étudions sont répartis en quatre grandes catégories, la première concerne l'adaptation de l'hybride à son environnement, la deuxième porte sur la croissance, la troisième sur l'architecture, et enfin la quatrième catégorie concerne la qualité du bois (Tableau 1).

Tableau 1 . Tableau récapitulatif des moyennes (avec coefficient de variation) ou proportions et l'hétérosis absolu face au parent européen (Ha_{Ld}), japonais (Ha_{Lk}), et parent moyen (Ha_{Pm}) pour des années différentes selon le caractère. Significativité : * pour un risque d'erreur inférieur à 5% et ns pour non significatif.

	<i>L.decidua</i>	<i>L.kaempferi</i>	hybride	Ha _{Ld}	Ha _{Lk}	Ha _{Pm}	
adaptation	survie (2000)	89	76.9	87.7	-1.4 ns	10.8 *	7.3 *
	survie (2003)	86.7	75.2	85.8	-0.8 ns	10.6 *	7.3 *
	verdissement (2008)	2.9 (32.8)	3.1 (20.0)	3.6 (19.7)	0.7 *	0.2 *	0.4 *
	débourrement (2009)	1.8 (36.9)	2.2 (28.3)	2.2 (28.3)	0.4 *	-0.02 ns	0.2 *
	% cime verte (2005)	73.4 (9.5)	71.8 (10.6)	74.9 (8.9)	1.5 *	3 *	2.6 *
	surface aubier (cm ²) (2009)	167.9 (48.8)	230.2 (45.5)	321.2 (44.6)	153.3 *	91.0 *	107.0 *
	fente de tronc (2003)	29.8	9.4	22.5	-7.4 *	13.1 *	6.6 *
	descente de cime (2003)	4.8	4.2	4.6	-0.2 ns	0.4 ns	0.2 ns
croissance	circonférence (mm) (2009)	605.9 (18.8)	698.6 (12.2)	794.4 (12.7)	188.4 *	95.8 *	120.2 *
	hauteur (cm) (2009)	1584.4 (10.1)	1591.9 (8.0)	1760.8 (8.1)	176.4 *	168.9 *	170.8 *
	volume (dm ³) (2009)	262.3 (38.0)	332.6 (26.1)	469.0 (26.7)	206.8 *	136.4 *	154.7 *
	largeur de cerne (mm) (2009)	7.6 (20.4)	8.8 (15.8)	10.0 (16.7)	2.4 *	1.1 *	1.5 *
	largeur bois initial (mm) (2009)	6.1 (22.1)	7.5 (16.7)	8.3 (18.1)	2.2 *	0.8 *	1.1 *
	largeur bois final (mm) (2009)	1.5 (27.5)	1.3 (27.0)	1.7 (27.9)	0.2 *	0.4 *	0.3 *
	% bois final (rayon) (2009)	22.0 (19.3)	16.6 (23.4)	18.2 (23.7)	-3.8 *	1.6 *	0.2 ns
architecture	H/D (2009)	84.9 (16.9)	71.9 (10.8)	69.6 (11.4)	-15.4 *	-2.3 *	-5.7 *
	flexuosité (2009)	3.4 (30.6)	3.8 (24.7)	3.4 (30.9)	0.04 ns	-0.4 *	-0.3 *
bois	densité de l'arbre (kg/m ³) (2009)	430.9 (9.4)	372.1 (9.7)	393.4 (9.8)	-37.6 *	21.2 *	6.2 *
	densité bois initial de l'arbre (kg/m ³) (2009)	347.6 (9.7)	302.7 (9.1)	322.2 (9.9)	-25.4 *	19.5 *	8.0 *
	densité bois final de l'arbre (kg/m ³) (2009)	720.8 (8.9)	705.5 (7.3)	707.9 (8.9)	-12.9 *	2.3 ns	-1.6 ns
	surface duramen (cm ²) (2009)	267.6 (51.6)	358.8 (40.7)	468.4 (41.9)	200.9 *	109.7 *	133.1 *
	% duramen (surface) (2009)	56.9 (24.5)	59.1 (21.3)	59.3 (21.0)	2.4 *	0.2 ns	0.8 ns

a) Adaptation :

Cette catégorie regroupe 8 caractères que sont la survie, le débourrement du bourgeon terminal, le verdissement du houppier de l'arbre, le pourcentage de cime verte, la surface d'aubier et la présence de défauts tels que les fentes de tronc, et les descentes de cime (Tableau 1).

Pour le caractère de survie nous observerons les proportions de survie en 2000 et 2003. 2000 est considéré comme une année durant laquelle le stress de plantation est terminé et où les arbres sont installés dans leur nouveau milieu. 2003 est une année dont la période de saison de végétation apparaît comme difficile pour les mélèzes avec un index climatique important, 70,90 (Annexe II). En 2000 le taux de survie est compris entre 77% et 89%, avec un hybride qui montre un hétérosis parent moyen de +7%, l'hétérosis face au parent japonais étant élevé et celui face au parent européen négatif mais non significatif. En 2003 on observe un surcroit de mortalité très faible, maximum 2,4%, l'hétérosis parent moyen restant le même que pour la survie en 2000.

Pour la phénologie des hybrides on observe le verdissement du houppier en 2008 et le débourrement du bourgeon terminal en 2009. Le verdissement montre une valeur plus forte chez l'hybride que chez les espèces parentales, ce qui se traduit par un hétérosis positif et significatif, plus important face au parent européen que face au japonais. Le débourrement montre une valeur de l'hybride équivalente à celle du meilleur parent, ici le parent japonais, ce qui est aussi vu par un hétérosis non significatif face au parent japonais. Pour ces deux caractères c'est le parent européen qui a le coefficient de variation le plus élevé.

Le pourcentage de cime verte et la surface d'aubier sont des caractères plutôt liés à la physiologie des arbres. Cette proportion de cime verte est comprise entre 12% et 75% pour les trois taxa avec un coefficient de variation faible. Pour ce caractère l'hybride montre un hétérosis positif et significatif qui est le plus important face au parent japonais avec augmentation de +3%. La surface d'aubier est donnée en mm², elle est comprise entre 168 cm² et 321,2 cm² avec un coefficient de variation fort encore une fois supérieur chez l'espèce européenne. L'hétérosis mis en évidence est positif, il est de 107,1 cm² face au parent moyen et est le plus fort face au parent européen.

Enfin on observe les proportions d'arbres défectueux dans chacun des trois taxa, pour les fentes de tronc comme pour les descentes de cime l'hybride montre des valeurs intermédiaires entre les espèces parentales, le meilleur parent étant celui européen. L'hétérosis pour la proportion de fente de tronc est significatif négatif de -7,4%, face au parent européen et positif

de +13% face au japonais, l'hétérosis parent moyen étant positif. Pour la proportion de descente de cime l'hétérosis non significatif face aux espèces parentales.

b) Croissance :

L'étude de la croissance portera sur 7 caractères que sont la circonférence, la hauteur, le volume en 2009, la largeur moyenne de cerne de l'anneau 2009 accompagnée de la largeur du bois initial et de la largeur du bois final, du pourcentage de bois final sur le rayon (Tableau 1).

La circonférence varie entre 606 mm et 794 mm, la hauteur entre 1584 cm et 1761 cm et le volume entre 262 dm³ et 469 dm³. Pour ces trois caractères c'est le parent européen qui montre le plus grand coefficient de variation. L'hétérosis absolu mis en évidence pour ces trois caractères est positif et significatif, il est le plus important face au parent européen.

La largeur de cerne et la largeur de bois initial présentent des tendances similaires. Ils varient respectivement de 7,6 mm à 10 mm pour la largeur de cerne et de 6,1 mm à 8,3 mm pour la largeur de bois initial. Pour ces deux caractères c'est encore une fois le parent européen qui montre le coefficient de variation le plus important. L'hétérosis absolu observé est positif et significatif, le plus important étant celui face au parent européen. Si l'on observe la largeur de bois final, on constate que celle-ci varie entre 1,3 mm et 1,7 mm avec un coefficient de variation similaire pour les trois taxa, entre 27,0 et 27,9. L'hétérosis est là aussi positif et significatif mais est plus important face au parent japonais. Enfin la proportion du rayon couverte par du bois final est comprise entre 16,6% et 22,0% avec un coefficient de variation plus fort chez l'hybride. Pour ce caractère l'hétérosis face au parent européen est négatif et significatif alors que celui face au parent japonais est positif et significatif, l'hétérosis parent moyen est lui faible, 0,2 mm, et non significatif.

Afin d'observer les performances de l'hybride d'un point de vue sylvicole nous avons réalisé une table de production pour chacun des trois taxa en émettant l'hypothèse d'une plantation en peuplement d'espèces pures (Annexe III). Ces tables nous montrent que l'hybride présente une production totale en volume très largement supérieure aux espèces parentales, soit une production supplémentaire en 2001 de +162,45 m³/ha par rapport au parent européen et de +112,33 m³/ha par rapport au japonais. Cela se traduit par un accroissement moyen annuel en volume très supérieur chez l'hybride.

c) Architecture :

Deux caractères sont présents dans cette catégorie, il s'agit du coefficient d'élanement des arbres, le rapport entre hauteur et diamètre, et de la notation de la flexuosité du tronc tous deux mesurés en 2009 (Tableau 1).

Le rapport H/D possède des valeurs entre 69,6 et 84,9, l'hybride ayant la plus faible des trois. C'est le parent européen qui montre la plus forte valeur et le plus fort coefficient de variation. L'hétérosis pour ce caractère est donc significatif et négatif, le plus fort étant face au parent européen avec un hétérosis face au parent moyen de -5,7.

Les notations de flexuosité du tronc vont de 3,4 pour l'hybride et le parent européen à 3,8 pour le parent japonais, avec un coefficient de variation assez fort et supérieur pour l'hybride. L'hétérosis face au parent européen est non significatif, les hétérosis face au parent japonais et parent moyen sont significatifs et négatifs.

d) Qualité du bois :

La qualité du bois est abordée au travers de 5 caractères, les densités : moyenne de l'arbre, moyenne du bois initial de l'arbre, moyenne du bois final de l'arbre ; la surface de duramen et le pourcentage de surface couvert par le duramen (Tableau 1).

La densité moyenne de l'arbre prend des valeurs entre 372 kg/m³ pour le parent japonais et 431 kg/m³ pour le parent européen avec un coefficient de variation plus fort pour l'hybride. Les trois type d'hétérosis sont significatifs pour ce caractère, cependant, celui face au parent européen est fort mais négatif alors que celui face au parent japonais est plus faible mais positif, l'hétérosis parent moyen étant positif. La densité moyenne du bois initial de l'arbre suit la même tendance en étant comprise entre 303 kg/m³ et 348 kg/m³ avec un coefficient de variation plus fort chez l'hybride. L'hétérosis mis en évidence suit le même schéma que celui observé pour la densité moyenne de l'arbre. La densité du bois final de l'arbre est quant à elle comprise entre 706 kg/m³ et 721 kg/m³ avec un coefficient de variation qui est cette fois-ci plus fort et équivalent entre l'hybride et le parent européen. L'hétérosis pour ce caractère suit le même schéma que les autres mais n'est pas significatif face au parent moyen.

On constate que la surface du duramen prend une valeur minimum de 268 cm² pour le parent européen et maximum de 468 cm² pour l'hybride, les coefficients de variation sont ici élevés et encore plus pour le parent européen. L'hétérosis pour la surface de duramen est fort, positif et significatif, il est le plus important face au parent européen. La proportion en surface

de duramen est au dessus de 50% pour tous les taxa, elle varie entre 57% et 59 % avec un coefficient de variation plus élevé chez le parent européen qui a par ailleurs la valeur la plus faible. L'hétérosis face au parent européen est positif et significatif, l'hétérosis face au parent japonais et face au parent moyen sont quant à eux non significatifs.

e) Hétérosis relatif pour les différents caractères :

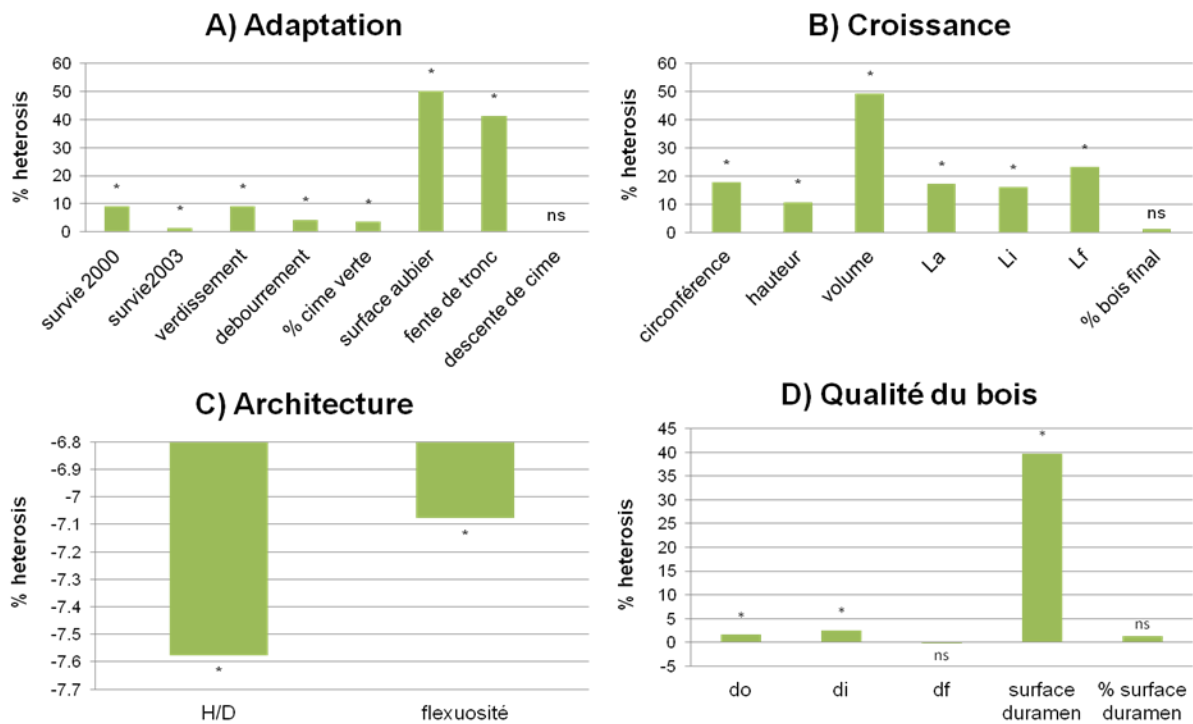


Figure 5 . Hétérosis relatif au parent moyen pour chacun des caractères. Significativité : * pour un risque d'erreur inférieur à 5% ; ns pour non significatif

L'hétérosis relatif au parent moyen permet de comparer son ampleur pour les différents caractères. Il est positif pour tous les caractères d'adaptation, de croissance et de qualité du bois (Figure 5 A, B et D), à l'inverse il est négatif pour les caractères d'architecture (Figure 5 C). L'hétérosis le plus fort est de 50% pour la surface d'aubier et de 49% pour le volume total, ensuite de 41% pour la présence de fente de tronc et la surface de duramen. On notera que l'hétérosis est non significatif pour la présence de descente de cime, la proportion de bois final sur le rayon, la densité du bois final de l'arbre et le pourcentage de surface couvert par le duramen. Enfin l'hétérosis relatif négatif observé pour les caractères d'architecture est faible, compris entre -7% et -7,6%.

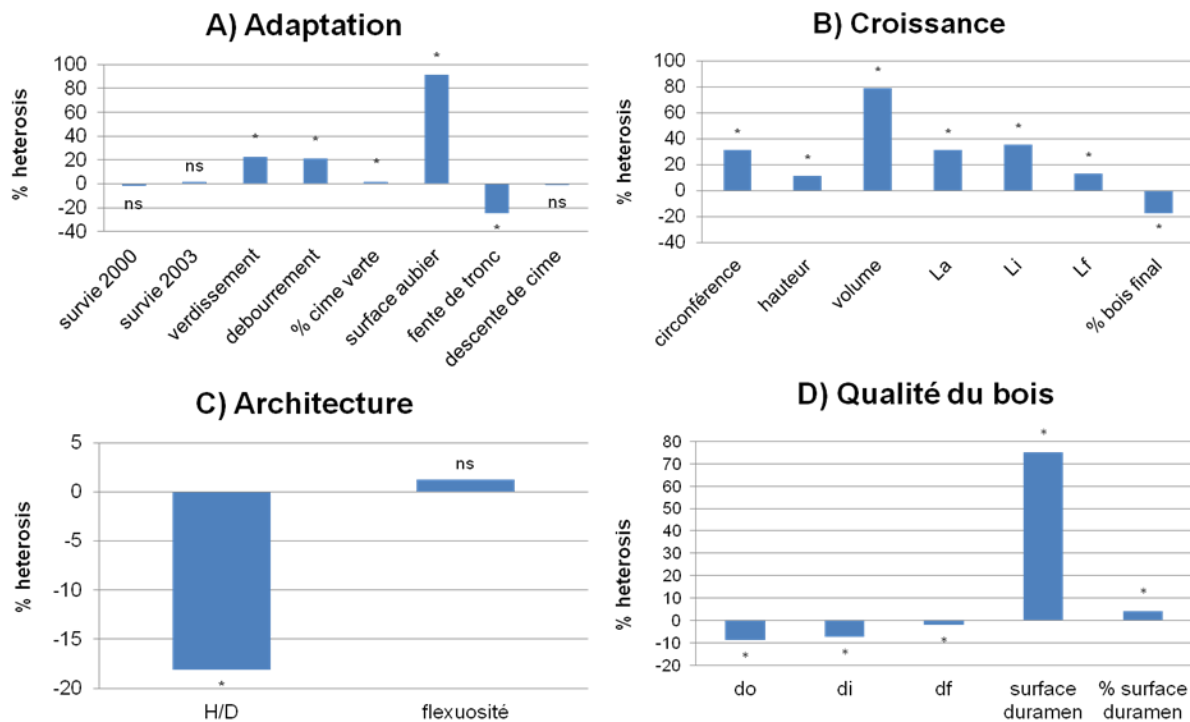


Figure 6 . Hétérosisme relatif face au parent européen pour chacun des caractères. Significativité : * pour un risque de l'erreur inférieur à 5% ; ns pour non significatif.

Le programme d'amélioration du mélèze porte essentiellement sur le mélèze d'Europe en espèce pure et sur l'hybride interspécifique entre le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon, c'est pourquoi nous nous focaliserons sur l'hétérosisme relatif face au parent européen (Figure 6). On observe globalement un hétérosisme significatif positif. Les valeurs les plus fortes pour cet hétérosisme sont prises par 3 caractères de catégories différentes : l'adaptation avec +91% de surface d'aubier (Figure 6A), la croissance avec +79% de volume (Figure 6B) et la qualité du bois avec +75% de surface de duramen (Figure 6D). On observe que l'hétérosisme est globalement plus important pour les caractères de croissance. Outre le volume, on met en évidence un hétérosisme supérieur à +30% pour la circonférence, la largeur de cerne et celle de bois initial. L'hétérosisme face au parent européen montre aussi des valeurs significatives négatives pour des caractères de chaque catégorie : l'adaptation avec -25% pour la présence de fente de tronc (Figure 6A), la croissance avec -17% pour la proportion de bois final sur le rayon du cerne (Figure 6B), l'architecture avec -18% pour le rapport H/D (Figure 6C) et la qualité du bois avec un hétérosisme pour les caractères de densité allant de -9% pour la densité de l'arbre à -2% pour la densité du bois final de l'arbre (Figure 6D). Enfin on observe des hétérosismes non significatifs pour 4 caractères qui sont : les survies (2000 et 2003) et la présence

de descente de cime pour les caractères d'adaptation (Figure 6A), la flexuosité pour les caractères d'architecture (Figure 6C).

II) L'hétérosis au cours du temps :

Dans cette partie nous nous intéressons à l'évolution de l'hétérosis au cours du temps. Pour cela, nous étudions les caractères pour lesquels nous disposons de données sur plusieurs années grâce entre autre à l'analyse microdensitométrique. Les caractères que nous observons ici sont l'accroissement annuel en hauteur, la largeur de cerne, la largeur du bois initial et du bois final, la densité du cerne et celle du bois initial et du bois final. Les valeurs moyennes de chaque caractère ainsi que celles d'hétérosis absolu et relatif sont présentées accompagnées de leur significativité dans le tableau en annexe (Annexe IV).

a) Accroissement annuel en hauteur :

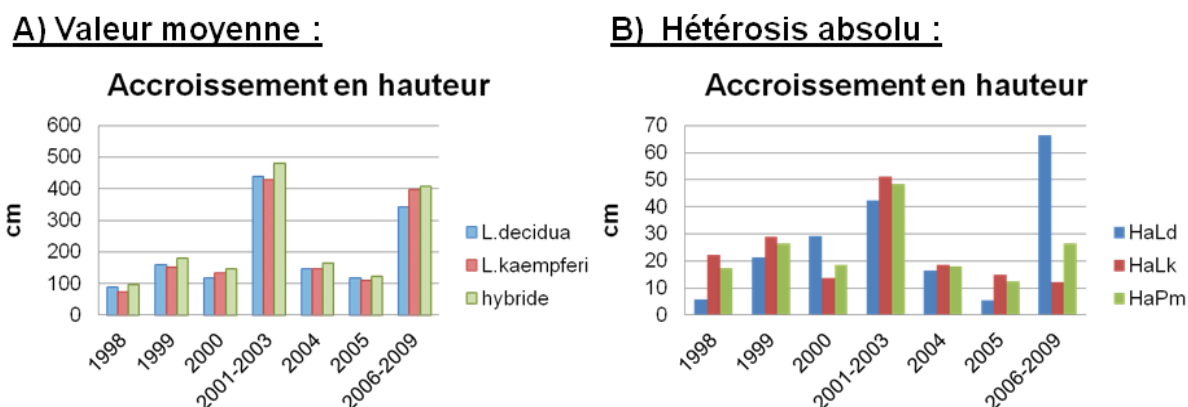


Figure 7 . Evolution au cours du temps de la valeur moyenne et de l'hétérosis absolu pour l'accroissement en hauteur (cm).

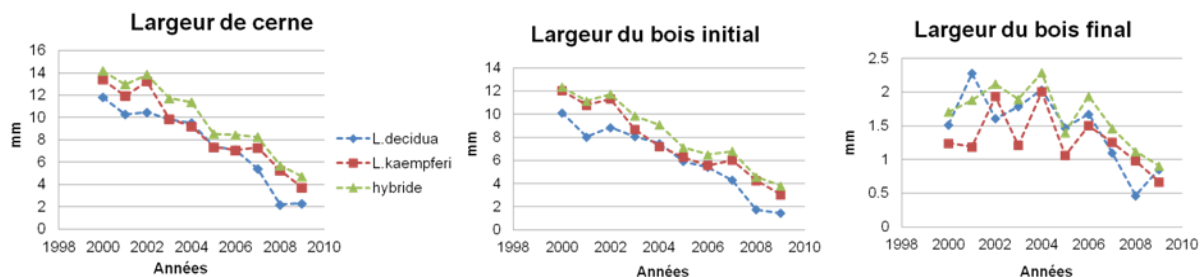
L'évolution des valeurs moyennes d'accroissement en hauteur au cours du temps nous montre que les trois taxa évoluent globalement de la même façon (Figure 7A). Cependant l'hybride reste toujours légèrement supérieur aux espèces parentales. On observe que les valeurs moyennes d'accroissement en hauteur atteignent un pic en 2003 pour chuter en 2004 et 2005.

L'hétérosis absolu est bien toujours positif (Figure 7B), avec de l'hétérosis pour chacune des années. Cependant il est très variable au cours du temps et ce n'est pas toujours face à la même espèce qu'il est le plus fort. En 1999, il est le plus élevé face au parent japonais, alors qu'en 2000 c'est face à l'européen puis de nouveau face au japonais en 2003. Un autre

changement a lieu entre 2005 où il est le plus fort face au japonais alors qu'en 2009, il est plus fort face au parent européen.

b) Largeur de cerne :

A) Valeur moyenne :



B) Hétérosis absolu :

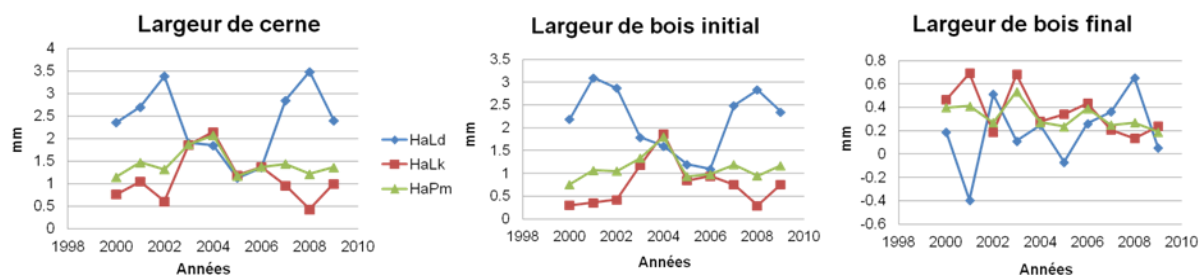


Figure 8 . Evolution dans le temps de la valeur moyenne et de l'hétérosis absolu pour la largeur du cerne, la largeur du bois initial et la largeur du bois final (mm).

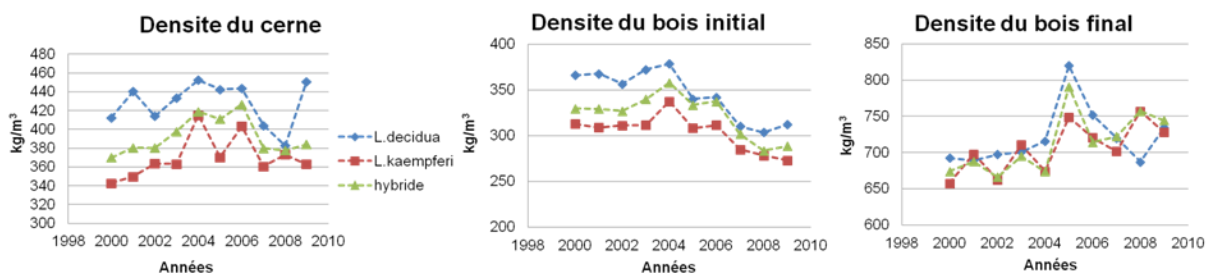
On observe pour les 3 taxa une diminution régulière de la largeur de cerne au cours du temps (Figure 8A), cette tendance s'observe aussi pour la largeur du bois initial et du bois final bien qu'elle soit moins marquée pour cette dernière. L'hybride montre des valeurs supérieures aux espèces parentales en termes de largeur de cerne et de largeur du bois initial, celles-ci sont comprises entre 14,2 mm et 4,7 mm pour la largeur de cerne, entre 12,3 mm et 3,8 mm pour la largeur de bois initial et entre 2,3 mm et 0,9 mm pour la largeur de bois final. Notons cependant que l'hybride a une largeur de bois final significativement inférieure au parent européen en 2001. Les valeurs de largeur de bois final varient de façon plus brusque que celle de bois initial avec de nombreux changements de rang entre les trois taxa.

L'hétérosis absolu observé pour les largeurs de cerne est positif et significatif sur toute la période (Figure 8B). L'hétérosis absolu le plus fort est face au parent européen sauf sur la période de 2003 à 2006 où les valeurs d'hétérosis absolu semblent être équivalentes. L'hétérosis absolu face au parent européen varie de +1,1 mm à +3,5 mm, celui face au parent japonais varie de +0,4 mm à +2,1 mm et celui face au parent moyen varie de façon moins

importante et moins brutale, de +1,1 mm à +2,0 mm. L'hétérosis absolu pour la largeur de bois initial est semblable à celui pour la largeur de cerne (Figure 8B), cependant il n'y a véritablement qu'en 2004 que l'hétérosis le plus fort est face au parent japonais. L'hétérosis absolu pour la largeur de bois final ne suit pas du tout le même pattern (Figure 8B), il est très variable face au parent européen, allant de négatif, -0,4 mm, à positif, +0,7 mm. Ceux face au parent japonais et au parent moyen sont tous deux positifs allant de +0,1 mm à +0,7 mm face au parent japonais contre +0,2 mm à +0,5 mm face au parent moyen, ce dernier étant donc moins variable. Enfin on observe une valeur forte de l'hétérosis absolu face au parent européen pour la largeur du bois final en 2008, +0,66 mm.

c) Densité du cerne :

A) Valeur moyenne :



B) Hétérosis absolu :

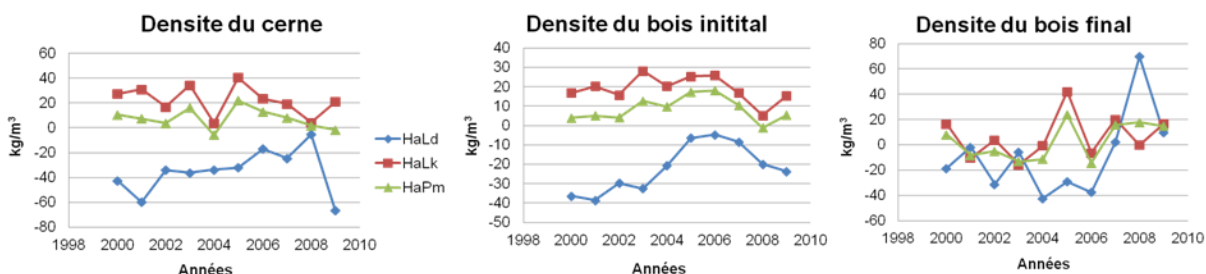


Figure 9 . Evolution dans le temps de la valeur moyenne et de l'hétérosis absolu pour la densité du cerne, la densité du bois initial et la densité du bois final (kg/m³).

Nous n'observons aucune tendance générale pour la densité du cerne, par contre la densité du bois initial montre une tendance à la diminution, à l'inverse la densité du bois final tend à augmenter. De façon générale, les valeurs de densité de l'hybride sont comprises entre celles des espèces parentales, à l'exception de certaines valeurs de densité du bois final qui ne sont pas significativement différentes de l'un ou l'autre des parents. Pour le parent japonais on observe des valeurs fortes de densité en 2004, 342,8 kg/m³ et 2006, 403,4 kg/m³. Il apparaît que la valeur de densité du bois final en 2005 est forte pour les trois taxa : 819,8 kg/m³ pour le

parent européen, 790,9 kg/m³ pour l'hybride et 748,7 kg/m³ pour le parent japonais. Enfin la densité de bois final de l'année 2008 est faible pour le parent européen, 687,1 kg/m³.

L'hétérosis absolu observé pour la densité du cerne (Figure 9B) est toujours positif et significatif face au parent japonais alors qu'il est négatif face au parent européen. L'hétérosis face au parent japonais ou au parent moyen varie peu au cours du temps, excepté une chute brutale en 2004. Pour l'hétérosis absolu au niveau de la densité du bois initial (Figure 9B) les observations sont semblables avec un hétérosis négatif face au parent européen et positif face au parent japonais et au parent moyen qui apparaît comme moins variable que les deux autres hétérosis. On n'observe cependant pas de chute de l'hétérosis face au parent japonais en 2004. Pour la densité du bois final (Figure 9B), l'hétérosis face au parent japonais a tendance à être faible voire non significatif (sauf en 2005). L'hétérosis face au parent européen est négatif ou non significatif jusqu'en 2007 puis il devient fortement positif en 2008, +69,86 kg/m³. Enfin l'hétérosis parent moyen prend alternativement des valeurs positives et négatives, entre -20 et +20 kg/m³.

DISCUSSION

L'unité Amélioration Génétique et Physiologie Forestière de l'INRA Val de Loire a mis en place depuis plusieurs années un programme d'amélioration génétique du mélèze d'Europe. Ce programme vise à la fois l'amélioration de l'espèce pure et son amélioration par hybridation interspécifique avec le mélèze du Japon. Afin d'utiliser l'hybridation interspécifique en amélioration il est nécessaire de bien connaître les possibilités offertes par l'hybride et en particulier ses performances pour des caractères d'un intérêt sylvicole. L'un des intérêts majeurs de l'hybridation interspécifique est le phénomène d'hétérosis, il s'agit de la supériorité de l'hybride par rapport aux génotypes parentaux. Notre étude porte essentiellement sur ce phénomène, c'est pourquoi nous travaillons sur un dispositif issu d'un plan de croisement diallèle (Annexe I) ce qui nous permet d'avoir accès sur un même dispositif aux performances des trois taxa : le parent européen, le parent japonais et l'hybride. A partir des données récoltées sur ce dispositif nous essayerons de mettre en évidence le phénomène d'hétérosis et d'observer son ampleur puis nous nous intéresserons à la stabilité temporelle de ce phénomène.

L'une des attentes principales du sylviculteur est que son peuplement produise un volume important de bois chaque année. Nous montrons ici que sous l'hypothèse de la plantation de mélèze hybride en peuplement pur, ce peuplement manifeste un hétérosis très

important, +70%, pour l'accroissement moyen annuel en volume. Nous montrons en effet un hétérosis positif et significatif pour tous les caractères de croissance étudiés, que ce soit le volume ou bien ses composantes : la hauteur et la circonférence. Cet hétérosis est en accord avec l'observation d'une supériorité de +37% et +104% en termes de hauteur et volume pour des hybrides équivalents comparés avec des témoins commerciaux dans une précédente étude (Baltunis et al. 1998). La circonférence peut être abordée plus précisément à l'aide de caractères issus de la microdensitométrie : la largeur de cerne et ses composantes bois initial et bois final. Là encore le phénomène d'hétérosis est significatif et positif comme le laissait présager les résultats d'une étude comparative des propriétés du bois des trois taxa (Charron et al. 2003). Il semble que l'hétérosis au niveau de la largeur de cerne soit principalement conditionné par celui au niveau de la largeur du bois initial qui est plus important que pour la largeur de bois final, cela est appuyé par la présence d'un hétérosis négatif pour la proportion de bois final sur la largeur du cerne. L'évolution temporelle de l'hétérosis pour les trois caractères va elle aussi dans le sens d'une forte contribution de l'hétérosis pour la largeur du bois initial dans celui pour la largeur du cerne avec un pattern très similaire dans l'évolution temporelle de leur hétérosis respectif. Notons que l'évolution temporelle de la largeur du cerne est très marquée par les effets d'ontogénèse qui se traduisent par une tendance à la diminution de la largeur du cerne mais aussi du bois initial et final. Il apparaît que l'hétérosis pour l'accroissement en hauteur comme pour la largeur du cerne est toujours positif au cours du temps, autrement dit, un hétérosis de +11% face au parent européen pour la hauteur totale en 2009 sera le résultat de la présence chaque année d'un hétérosis positif pour l'accroissement annuel en hauteur. Cependant, les valeurs d'hétérosis observées sont parfois très différentes d'une année sur l'autre, ce qui rejoint l'idée d'une ampleur d'hétérosis fortement dépendante de l'environnement et du développement des hybrides (Li and Wu 1997). L'expression de l'hétérosis semble donc stable dans le temps avec une ampleur qui, elle, varie suivant les années. D'après nos observations il semblerait donc que l'hétérosis observé pour la croissance est principalement mis en place durant la première partie de la saison de végétation. Nous avons aussi mis en évidence un hétérosis significatif et positif pour des caractères de phénologie, jusqu'à 9% pour la précocité du verdissement du houppier en 2008 face au parent moyen. Ce résultat laisse à penser que l'hybride possède un débourrement plus précoce que les espèces parentales ce qui induirait qu'il démarre sa saison de végétation plus tôt que ses espèces parentales et pourrait suggérer une saison de végétation plus longue chez l'hybride. La précocité de l'hybride, déjà évoquée pour cet hybride (Riou-Nivert 2001), pourrait être un facteur de l'hétérosis montré ici pour la croissance. Il a été proposé que la supériorité de

l'hybride de mélèze soit en partie dû à une meilleure « fitness » de l'hybride (Keiding 1962), notre étude aborde très approximativement cet aspect. Nous avons en effet étudié des caractères de proportion de cime verte et de surface d'aubier. La proportion de cime verte peut permettre de faire un lien avec la surface foliaire disponible pour la photosynthèse et la surface d'aubier avec la surface de bois dédiée à la conduction dans l'arbre. Il semble envisageable d'utiliser la proportion de cime verte et la surface d'aubier comme des proxy sommaires des capacités de photosynthèse et de conduction de l'arbre. On montre un hétérosis positif et significatif pour ces caractères ce qui nous permet d'évoquer l'hypothèse de meilleures performances de l'hybride en termes de capacités photosynthétiques et de conduction des nutriments. Cette hypothèse pourrait éventuellement participer à l'hétérosis observé en termes de croissance.

La deuxième grande attente du sylviculteur est la production d'un bois de qualité. Cette qualité de bois est déjà élevée dans l'espèce pure *Larix decidua* (Charron et al. 2003). On s'intéresse plus précisément à la quantité de duramen produite mais aussi à conserver, voire augmenter, la densité du bois de l'arbre. Le duramen est en effet pour beaucoup dans l'intérêt apporté au mélèze avec une durabilité réputée très forte qui prédispose le bois de mélèze à un usage extérieur et une couleur attrayante en ébénisterie. On montre ici une absence d'hétérosis pour la proportion de surface couverte par le duramen, cependant pour la surface de duramen elle-même, l'hétérosis est significatif, positif et fort, +40% face au parent moyen. Notons que la surface de duramen nous permet ici d'approcher la quantité de duramen produite par l'arbre. Les proportions d'aubier et de duramen sont donc conservées entre les trois taxa mais probablement en raison des performances supérieures de l'hybride en termes de croissance sa production de duramen est plus importante que chez les espèces parentales. En termes de densité, nous avons étudié à la fois la densité des cernes et la densité de l'arbre en 2009, comme pour la largeur du cerne nous avons décomposé ce caractère selon ses composantes en bois initial et bois final. Encore une fois on observe que l'hétérosis au niveau du bois initial contribuerait fortement à l'hétérosis au niveau de la densité de l'arbre, ou du cerne, ce qui est en accord complet avec notre hypothèse selon laquelle l'hétérosis au niveau du bois initial contribuerait fortement à l'hétérosis total. L'observation de l'évolution temporelle de l'hétérosis au niveau de la densité rejoint celle faite pour les caractères de croissance, l'hétérosis face au parent européen est toujours négatif et celui face au parent japonais toujours positif. Avec une ampleur d'hétérosis très variable. Cela renforce notre hypothèse d'un hétérosis dont l'expression paraît stable dans le temps et dont l'ampleur varie suivant

l'environnement et le développement de l'hybride. Nos résultats rejoignent ceux d'une étude comparative des propriétés du bois entre les trois taxa qui observe pour le mélèze du Japon et l'hybride une valeur moyenne d'infradensité inférieure de 16% à celle du mélèze d'Europe (Charron et al. 2003). Nous observons ici un hybride dont la densité du bois est globalement intermédiaire entre les espèces parentales.

Une observation plus précise des séries temporelles pour l'accroissement en hauteur et la largeur du cerne nous montre une période qui semble favorable au parent européen et défavorable au parent japonais tout en montrant un hétérosis positif significatif. Cette période peut être mise en relation avec deux années particulièrement sèches : 2003 avec un DI élevé et 2005 avec de très faibles précipitations sur la saison de végétation (Annexe II). D'après nos résultats, le mélèze japonais semble moins tolérant aux climats secs que le mélèze européen, ce qui est en accord avec les données autoécologiques des espèces (Riou-Nivert 2001). Les variations d'hétérosis montrent bien que l'hybride est lui aussi affecté par les climats plus secs, cependant l'hétérosis reste significatif et positif ce qui va dans le sens d'un hybride plus tolérant aux climats secs que son parent japonais. Les résultats obtenus pour la survie en 2000 et 2003 vont dans le même sens avec un hétérosis non significatif face au parent européen et significatif positif face au parent japonais. Il semblerait donc que l'hybride ait une tolérance à la sécheresse plus importante que le mélèze du Japon, celle-ci serait, si ce n'est équivalente, tout au moins proche de celle du mélèze d'Europe. Il convient de noter que nos observations sont ici trop sommaires pour conclure réellement sur ce point. On observe pour la largeur et la densité du bois final des valeurs fortes d'hétérosis face au parent européen pour l'année 2008. Or il apparaît que l'année 2008 a été propice au développement d'un pathogène foliaire, le Meria du mélèze qui s'attaque préférentiellement au mélèze d'Europe, des attaques ont été reportées dans les grandes régions de plantation de mélèze en France mais aussi en Suisse et en Italie (Carouille 2008; G. Bossuet 2009). Ces éléments illustrent assez bien la dépendance à l'environnement de l'hétérosis et des performances des trois taxa.

Enfin, on a pu s'intéresser à l'architecture et à des défauts présentés par les arbres des trois taxa. On a ainsi étudié la flexuosité des arbres selon une notation allant d'une rectitude parfaite (1) à un défaut de flexuosité majeur (5). L'utilisation du bois sous forme de planches nécessite des troncs les plus rectilignes possible ce qui donne à ce caractère de flexuosité un intérêt majeur pour le sylviculteur. L'hétérosis mis en évidence pour ce caractère semble indiquer une rectitude de tronc plus importante chez l'hybride que chez son parent japonais, cette rectitude semblant équivalente à celle de son parent européen. Notre observation est

similaire à celle d'une étude de la supériorité hybride chez le mélèze qui parle d'un hybride dont la rectitude est au moins aussi bonne que celle des espèces pures (Philippe et al. 2002). Un autre caractère d'architecture important pour le sylviculteur est le coefficient d'élancement des arbres. Ce coefficient d'élancement, matérialisé par le rapport entre la hauteur et le diamètre, a été montré comme lié à la sensibilité des arbres face au vent, une valeur supérieure à 80 traduisant un arbre instable face au vent (Riou-Nivert 2005). On montre ici un hétérosis significatif négatif ce qui laisse à penser que l'hybride serait moins sensible face au vent que les espèces parentales. Enfin, la mise en évidence d'hétérosis pour la présence de fente de tronc et de descente de cime, bien que non significatif pour cette dernière, tend à indiquer une plus faible sensibilité des hybrides par rapport au parent japonais et à l'inverse une plus grande sensibilité que son parent européen.

L'hybride interspécifique entre le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon présente des performances de croissance supérieures aux espèces parentales, notamment en termes de production de volume. Ce gain en croissance s'accompagne d'une production de duramen plus importante chez l'hybride. L'hybride apparaît comme plus précoce que les espèces parentales, ce qui couplé avec l'évocation d'une possible meilleure « fitness » de l'hybride et d'une potentielle tolérance au climat proche du meilleur parent, le mélèze d'Europe. Ce qui nous amène à l'idée d'un allongement de la saison de végétation chez l'hybride qui participerait à l'hétérosis sur la croissance. La densité du bois est intermédiaire entre les deux espèces parentales, l'hybride montre donc une perte de densité par rapport au mélèze d'Europe. Il est cependant probable qu'une étude au niveau familial permette de mettre en évidence une ou plusieurs familles réduisant cette perte de densité tout en gardant des niveaux d'hétérosis intéressants pour les autres caractères. En termes d'architecture, l'hybride montre une rectitude de tronc équivalente au meilleur parent, le mélèze d'Europe, et un coefficient d'élancement plus faible que les espèces parentales le rendant moins sensible au vent. On notera une tendance de l'hybride à être moins sensible aux défauts de fente de tronc et de descente de cime. Notre étude montre donc que l'hybride interspécifique présente des gains importants pour un grand nombre de caractères d'intérêt au niveau taxa, on peut raisonnablement imaginer une optimisation de ces gains lors d'une sélection au niveau familial ou intrafamilial. Enfin, nos résultats vont dans le sens d'une expression stable de l'hétérosis dans le temps avec cependant une ampleur variable du fait de la dépendance de l'hétérosis à l'environnement.

Notre travail reste ici très global, en effet l'amélioration génétique d'une espèce forestière est conduite au niveau familial voire intrafamilial. Il conviendrait donc de poursuivre l'étude au niveau familial puis intrafamilial en s'attachant à mieux prendre en compte les effets microenvironnementaux, de compétition, d'ontogénèse et d'autocorrélation. En vue de poursuivre l'étude sur la stabilité spatio-temporelle de l'hétérosis, il est nécessaire d'y intégrer les autres dispositifs issus du même diallèle tout en essayant d'élargir les plages temporelles étudiées. Enfin, il serait intéressant d'étudier plus précisément les performances de l'hybride et la manifestation d'hétérosis en lien avec le climat.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier l'unité AGPF de l'INRA Val de Loire pour son accueil. Je remercie en particulier Luc Pâques pour son encadrement, ainsi que P. Rozenberg et F. Millier pour leur aide précieuse. Je remercie aussi l'équipe technicienne pour leur aide sur le terrain.

REFERENCES

- Baltunis BS, Greenwood MS, Eysteinnsson T (1998) Hybrid vigor in Larix: growth of intra- and interspecific hybrids of *Larix decidua*, *L. laricina*, and *L. kaempferi* after 5-years. *Silvae genetica*. 47:288-293.
- Blada I (2000) Genetic Variation in Blister-Rust Resistance and Growth Traits in *Pinus strobus* x *P. peuce* Hybrid at Age 17: (Experiment 2). *Silvae Genetica*. 49:71-78.
- Blada I, Tanasie S (2013) Growth, straightness and survival at age 32 in a *Pinus strobus* x *P. wallichiana* F-1 hybrid population (Experiment 2). *Ann For Res*. 56:15-30.
- Carouille F (2008) La lettre du DSF N°37. Département de la Santé des Forêts
- Charron S, Jourez B, Marchal M, Hebert J (2003) Etude comparative ces caractéristiques physiques et mécaniques du bois des mélèzes d'Europe (*Larix decidua* Mill.), du Japon (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr.) et de leur hybride (*Larix x eurolepis* Henry). *Biotechnologie, Agronomie, Societe et Environnement*. 7:5-16.
- D.Pauwels JR (1999) Tarifs de cubage pour les petits bois de mélèze (*Larix sp.*) en Ardenne. Les cahiers forestiers de gembloux. 23
- G. Bossuet RC (2009) *Meria laricis* : un pathogène foliaire du mélèze d'Europe difficile à détecter. colloque DSF à Beaune
- Gauchat Funes Drewes ME. 2011. Phenology of wood variation and its genetic variability in larch. A step toward a better understanding of wood formation in relation to climate. AgroParisTech, Paris, France, p 220
- Keiding H (1962) Krydsningsfrodigned hos laek. *Dansk Skovforen Tidsskr*. 47:139-157.
- Li B, Wu R (1997) Heterosis and genotype * environment interactions of juvenile aspens in two contrasting sites. *Canadian Journal of Forest Research*. 27
- Pâques LE. 1992. Performance of vegetatively propagated *Larix decidua*, *L. kaempferi* and *L. laricina* hybrids, pp 63-74.
- Pâques LE (2002) Heterosis in interspecific hybrids between European and Japanese larch. INRA, Unite d'Amelioration, Olivet Cedex, France.
- Philippe G, Curnel Y, Jacques D, Lee S, Matz S (2002) Performances of hybrid larch (*Larix * eurolepis* Henry) varieties across Europe: early results for survival, stem form and growth rate. INRA, Unite d'Amelioration, Olivet Cedex, France.
- Polge H (1966) Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants : applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Annales des Sciences Forestières*. 23:1-206.
- R Development Core Team (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Riou-Nivert P (2001) Le mélèze. Forêt privée française.
- Riou-Nivert P (2005) Les résineux: Écologie et pathologie. Forêt privée française.
- Wright JW (1976) Introduction to Forest Genetics. Academic Press, New York, Etats-Unis.

ANNEXES

Annexe I . Plan de croisement diallèle théorique.

		Mâles																		
		Mélèze européen								Mélèze japonais										
		104	106	109	166	214	221	222	242	284	3179	3180	3183	3190	3193	3194	3200	3203	3217	
Femelles	Mélèze européen	104	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		106	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		109		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		166									1	1	1				1			
		214									1	1	1		1	1	1		1	
		221	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		222				1					1	1		1	1	1	1	1	1	1
		242		1	1	1			1	1		1	1	1	1	1	1			1
	284	1	1		1					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	Mélèze japonais	3179	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	
		3180	1		1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	
		3183	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	
		3190	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	
		3193	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1		1	1	1	
3194					1				1		1	1	1	1	1	1	1	1		
3200							1				1	1	1	1	1	1	1	1		
3203		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1		
3217	1	1	1	1		1		1		1	1	1	1	1	1	1		1		

	diallèle intra-spécifique <i>L. decidua</i>
	diallèle intra-spécifique <i>L. kaempferi</i>
	factoriel inter-spécifique

Annexe II . Tableau des caractéristiques climatiques de chaque années.

Année	DI	données annuelles			DI	données sur la saison de végétation		
		Précipitations (mm)	température minimale (°C)	température maximale (°C)		Précipitations (mm)	température minimale (°C)	température maximale (°C)
1997	111,7	1118,4	13,5	22,0	68,9	514,2	17,5	26,3
1998	112,0	1086,6	12,8	21,3	75,9	521,7	17,6	26,8
1999	82,0	1474,5	13,2	21,7	55,4	727,8	18,8	27,5
2000	98,2	1350,0	13,0	22,2	72,5	504,8	17,8	28,5
2001	87,6	1291,4	12,2	21,4	60,7	578,4	16,2	26,3
2002	86,8	1186,6	13,0	21,8	58,9	566,6	16,9	27,0
2003	104,9	1152,9	13,3	22,7	70,9	526,3	19,3	29,8
2004	84,4	1194,4	11,7	21,3	55,4	580,8	16,2	26,5
2005	93,3	766,0	11,3	21,1	60,5	314,0	17,4	28,8
2006	96,3	1123,8	12,7	21,8	67,0	412,5	17,7	27,7
2007	79,0	1365,0	12,6	21,8	47,4	692,9	17,5	27,6
2008	82,9	1214,1	11,8	21,3	52,9	546,4	16,2	26,7
2009	117,9	1090,5	12,7	22,9	82,3	483,6	17,7	28,9
2010	95,1	1097,3	10,8	21,2	73,1	418,7	16,4	27,7
2011	137,5	721,9	13,1	23,3	95,7	254,7	17,9	29,5
2012	111,5	1028,1	11,6	22,0	73,0	529,9	16,5	27,9
2013	88,9	1149,3	11,5	20,8	64,5	497,0	16,6	26,7

Annexe III . Tables de production sous l'hypothèse de peuplements purs.

Table de production *Larix decidua* .

AGE	Hot	AVANT ECLAIRCIE			ECLAIRCIE			APRES ECLAIRCIE			ACCROISSEMENT			H/D	AGE							
		N	G	CI30	V moy	V tot	TYP	PDS	N	G	CI30	V moy	V tot			N	G	CI30	V moy	V tot	ACV	AMV
7	891,3	1000,0	8,0	33,3	0,0	37,7	0,9	0,5	362,5	0,0	29,6	0,0	12,2	504,0	5,2	36,0	0,1	24,6	5,4	37,7	202,4	7
12	155,6	504,0	25,3	58,5	0,2	100,7	0,9	0,7	334,7	14,0	55,1	0,2	54,7	169,3	11,3	64,2	0,3	46,0	15,2	9,4	112,9	12
14		169,3	9,1	57,6	0,3	44,0													7,9	110,9		14

Table de production *Larix kaempher*

AGE	Hot	AVANT ECLAIRCIE			ECLAIRCIE			APRES ECLAIRCIE			ACCROISSEMENT			H/D	AGE							
		N	G	CI30	V moy	V tot	TYP	PDS	N	G	CI30	V moy	V tot			N	G	CI30	V moy	V tot	ACV	AMV
7	891,1	1000,0	9,7	39,8	0,1	45,4	0,9	0,5	242,7	0,0	37,6	0,1	12,8	509,7	6,8	40,9	0,1	32,4	6,5	45,4	166,1	7
12	157,2	509,7	36,6	67,4	0,3	148,6	0,9	0,4	207,8	12,7	63,2	0,3	50,5	301,9	24,0	70,1	0,3	98,1	23,3	13,5	161,4	12
14		301,9	19,4	63,6	0,3	97,7													11,5	161,0		14

Table de production de l'hybride :

AGE	Hot	AVANT ECLAIRCIE			ECLAIRCIE			APRES ECLAIRCIE			ACCROISSEMENT			H/D	AGE							
		N	G	CI30	V moy	V tot	TYP	PDS	N	G	CI30	V moy	V tot			N	G	CI30	V moy	V tot	ACV	AMV
7	1002,7	1000,0	13,6	44,1	0,1	72,0	0,9	0,3	207,1	0,0	39,7	0,0	13,6	651,1	10,8	45,5	0,1	57,7	10,3	72,0	159,9	7
12	172,2	651,1	60,7	76,4	0,5	268,6	0,9	0,3	180,1	12,8	68,0	0,4	52,1	471,0	48,0	79,4	0,3	216,6	42,2	23,5	282,3	12
14		471,0	39,3	72,1	0,4	207,6													19,5	273,3		14

Hot (m) : hauteur totale du peuplement

N (tiges/ha) : nombre de tiges par hectare

G (m²/ha) : surface terrière à 1,30m

CI30 (cm) : circonférence moyenne à 1,30m

V moy (m³) : volume moyen des tiges

V tot (m³/ha) : volume total par hectare

TYP : type de l'éclaircie

PDS : poids de l'éclaircie

ACV : accroissement annuel courant en volume

AMV : accroissement moyen annuel en volume

PTV : production totale en volume

Annexe IV . Tableau récapitulatif regroupant pour chaque série temporelle de caractère : la valeur moyenne, l'hétérosis absolu et l'hétérosis relatif. Significativité : a, b, c sont différent au risque 5% ; * significatif au risque 5% ; ns pour non significatif.

		Valeurs moyennes			Valeurs d'hétérosis absolu			Valeurs d'hétérosis relatif		
		<i>L.decidua</i>	<i>L.kaempferi</i> hybride		$H_{a,d}$	$H_{a,k}$	H_{a,p_m}	$H_{r,d}$	$H_{r,k}$	H_{r,p_m}
accroissement en hauteur	1998	89,8 b	73,4 c	95,7 a	5,9 *	22,3 *	17,3 *	6,5 *	30,3 *	22,1 *
	1999	158,3 b	150,8 c	179,6 a	21,3 *	28,8 *	26,5 *	13,4 *	19,1 *	17,3 *
	2000	117,9 c	133,4 b	147,2 a	29,3 *	13,8 *	18,4 *	24,9 *	10,4 *	14,3 *
	2001-2003	438,3 b	429,4 b	480,6 a	42,3 *	51,2 *	48,6 *	9,7 *	11,9 *	11,2 *
	2004	147,1 b	145,0 b	163,6 a	16,5 *	18,6 *	18,0 *	11,2 *	12,8 *	12,4 *
	2005	118,3 b	108,7 c	123,7 a	5,4 *	14,9 *	12,4 *	4,5 *	13,7 *	11,1 *
	2006-2009	341,5 c	395,7 b	408,0 a	66,5 *	12,3 *	26,4 *	19,5 *	3,1 *	6,9 *
Largeur du cerne	2000	11,8 c	13,4 b	14,2 a	2,4 *	0,8 *	1,1 *	20 *	5,7 *	8,8 *
	2001	10,3 c	11,9 b	13,0 a	2,7 *	1,0 *	1,5 *	26,3 *	8,8 *	12,8 *
	2002	10,5 c	13,2 b	13,9 a	2,4 *	0,6 *	1,3 *	32,3 *	4,6 *	10,5 *
	2003	9,8 b	9,9 b	11,7 a	1,9 *	1,9 *	1,9 *	19,4 *	18,8 *	19 *
	2004	9,5 b	9,2 b	11,4 a	1,9 *	2,1 *	2,1 *	19,4 *	23,3 *	22,3 *
	2005	7,4 b	7,4 b	8,5 a	1,1 *	1,2 *	1,2 *	15,2 *	16,1 *	15,9 *
	2006	7,1 b	7,1 b	8,5 a	1,4 *	1,4 *	1,4 *	19,2 *	19,4 *	19,3 *
	2007	5,4 c	7,3 b	8,3 a	2,9 *	1,0 *	1,1 *	52,8 *	13,2 *	21,2 *
	2008	2,2 c	5,3 b	5,7 a	3,5 *	0,4 *	1,2 *	157,8 *	8,2 *	27,1 *
2009	2,3 c	3,7 b	4,7 a	2,4 *	1,0 *	1,4 *	103,8 *	26,9 *	40,5 *	
Largeur du bois initial	2000	10,1 b	12,0 a	12,3 a	2,2 *	0,3 *	0,8 *	21,6 *	2,5 *	6,6 *
	2001	8,0 b	10,8 a	11,1 a	3,1 *	0,4 ns	0,1 *	38,5 *	3,3 ns	10,6 *
	2002	8,9 c	11,3 b	11,7 a	2,9 *	0,4 *	1,1 *	32,4 *	3,7 *	9,8 *
	2003	8,1 c	8,7 b	9,8 a	1,8 *	1,2 *	1,3 *	22,3 *	13,6 *	15,7 *
	2004	7,5 b	7,2 b	9,1 a	1,6 *	1,9 *	1,8 *	21,4 *	25,9 *	24,7 *
	2005	5,9 b	6,3 b	7,1 a	1,2 *	0,8 *	0,9 *	20,1 *	13,4 *	15,1 *
	2006	5,4 b	5,6 b	6,5 a	1,1 *	0,9 *	1,0 *	20,2 *	16,8 *	17,7 *
	2007	4,3 c	6,0 b	6,8 a	2,5 *	0,8 *	1,2 *	57,9 *	12,4 *	21,4 *
	2008	1,7 c	4,3 b	4,6 a	2,8 *	0,3 *	0,9 *	162,2 *	6,9 *	26 *
2009	1,5 c	3,1 b	3,8 a	2,4 *	0,8 *	1,2 *	160,7 *	25 *	44,3 *	
Largeur du bois final	2000	1,5 ab	1,2 b	1,7 a	0,2 ns	0,5 *	0,4 *	12,5 ns	37,5 *	30,5 *
	2001	2,3 a	1,2 c	1,9 b	-0,4 *	0,7 *	0,4 *	-17,3 *	58,3 *	28 *
	2002	1,6 c	1,9 b	2,1 a	0,5 *	0,2 *	0,3 *	31,8 *	9,6 *	14,6 *
	2003	1,8 a	1,2 b	1,9 a	0,1 ns	0,7 *	0,5 *	6,3 ns	56,4 *	39,5 *
	2004	2,0 b	2 b	2,3 a	0,2 *	0,3 *	0,3 *	12,2 *	14 *	13,5 *
	2005	1,5 a	1,1 b	1,4 a	-0,1 ns	0,3 *	0,2 *	-4,7 ns	32,4 *	20,4 *
	2006	1,7 b	1,5 b	1,9 a	0,3 *	0,4 *	0,4 *	15,7 *	28,9 *	25,3 *
	2007	1,1 c	1,3 b	1,5 a	0,4 *	0,2 *	0,2 *	33 *	16,7 *	20,4 *
	2008	0,5 c	1,0 b	1,1 a	0,7 *	0,1 *	0,3 *	141,4 *	13,8 *	31,7 *
2009	0,9 a	0,7 b	0,9 a	0,1 ns	0,2 *	0,2 *	6,3 ns	35,5 *	26,5 *	
Densité du cerne	2000	412,6 a	342,8 c	370,1 b	-42,5 *	27,3 *	10,5 *	-10,3 *	8,0 *	2,9 *
	2001	440,4 a	349,7 c	380,7 b	-59,7 *	31,0 *	7,5 *	-13,6 *	8,9 *	2,0 *
	2002	414,2 a	363,5 c	380,3 b	-33,9 *	16,8 *	3,8 ns	-8,2 *	4,6 *	1,0 ns
	2003	433,8 a	363,4 c	397,7 b	-36,1 *	34,3 *	16,2 *	-8,3 *	9,4 *	4,3 *
	2004	452,7 a	415,1 b	418,9 b	-33,8 *	3,8 ns	-5,8 *	-7,5 *	0,9 ns	-1,4 *
	2005	442,7 a	370,3 c	410,8 b	-31,9 *	40,5 *	21,9 *	-7,2 *	10,9 *	5,6 *
	2006	443,6 a	403,4 c	426,8 b	-16,9 *	23,4 *	13,1 *	-3,8 *	5,8 *	3,2 *
	2007	404,3 a	360,7 c	380,0 b	-24,4 *	19,3 *	8,1 *	-6,0 *	5,3 *	2,2 *
	2008	382,8 a	373,3 a	377,6 a	-5,2 ns	4,2 ns	1,8 ns	-1,4 ns	1,1 ns	0,5 ns
2009	450,5 a	362,9 c	383,9 b	-66,5 *	21,1 *	-1,5 ns	-14,8 *	5,8 *	-0,4 ns	
Densité du bois initial	2000	365,9 a	312,7 c	329,6 b	-36,3 *	16,9 *	4,0 ns	-9,9 *	5,4 *	1,2 ns
	2001	367,7 a	308,8 c	329,2 b	-38,6 *	20,3 *	5,1 *	-10,5 *	6,6 *	1,6 *
	2002	356,5 a	311,1 c	326,8 b	-29,7 *	15,8 *	4,1 ns	-8,3 *	5,1 *	1,3 ns
	2003	372,5 a	311,7 c	339,9 b	-32,6 *	28,2 *	12,6 *	-8,7 *	9,1 *	3,9 *
	2004	378,5 a	337,5 c	357,8 b	-20,7 *	20,3 *	9,8 *	-5,5 *	6,0 *	2,8 *
	2005	340,0 a	308,1 b	333,6 a	-6,5 ns	25,5 *	17,3 *	-1,9 ns	8,3 *	5,5 *
	2006	342,2 a	311,6 b	337,6 a	-4,7 ns	26,0 *	18,1 *	-1,4 ns	8,3 *	5,7 *
	2007	310,1 a	284,8 c	301,7 b	-8,4 *	16,9 *	10,5 *	-2,7 *	5,9 *	3,6 *
	2008	303,5 a	278,4 c	283,6 b	-19,9 *	5,3 ns	-1,2 ns	-6,5 *	1,9 ns	-0,4 ns
2009	312,0 a	273,1 c	288,4 b	-23,6 *	15,4 *	5,3 *	-7,6 *	5,6 *	1,9 *	
Densité du bois final	2000	692,6 a	657,6 c	674,1 b	-18,5 *	16,5 *	8,1 ns	-2,7 *	2,5 *	1,2 ns
	2001	689,2 a	697,9 a	687,5 a	-1,7 ns	-10,4 ns	-8,1 ns	-0,2 ns	0,6 ns	-1,2 ns
	2002	697,5 a	662,4 b	666,4 b	-31,1 *	4,0 ns	-5,0 ns	-4,5 *	-1,5 ns	-0,7 ns
	2003	700,8 ab	710,8 a	695,1 b	-5,8 ns	-15,7 *	-13,2 *	-0,8 ns	-2,2 *	-1,9 *
	2004	716,0 a	674,3 b	673,6 b	-42,3 *	-0,7 ns	-11,4 *	-5,9 *	-0,1 ns	-1,7 *
	2005	819,8 a	748,7 c	790,9 b	-28,9 *	42,2 *	24,0 *	-3,5 *	5,6 *	3,1 *
	2006	751,6 a	720,5 b	714,2 b	-37,4 *	-6,4 ns	-14,3 *	-5,0 *	-0,9 ns	-2,0 *
	2007	719,9 a	701,8 b	722,1 a	2,2 *	20,3 *	15,7 *	0,3 ns	2,9 *	2,2 *
	2008	687,1 b	757,0 a	757,0 a	69,9 *	-0,1 ns	17,9 *	10,2 *	-0,01 ns	2,4 *
2009	734,6 ab	727,8 b	744,4 a	9,8 ns	16,6 *	14,9 *	1,3 ns	2,3 *	2,0 *	