HAL
open science

Potentiel de Bagassa guianensis et Cordia alliodora pour la plantation en zone tropicale : Description d'une stratégie de croissance optimale alliant vitesse de croissance et qualité du bois

Julie Bossu

To cite this version:

Julie Bossu. Potentiel de Bagassa guianensis et Cordia alliodora pour la plantation en zone tropicale : Description d'une stratégie de croissance optimale alliant vitesse de croissance et qualité du bois. Botanique. Université de Guyane, 2015. Français. NNT : 2015YANE0002 . tel-01430243

HAL Id: tel-01430243

https://theses.hal.science/tel-01430243

Submitted on 9 Jan 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE GUYANE

École doctorale pluridisciplinaire :
Santé, Environnement et Sociétés dans les Amériques

THESE

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de Guyane

Spécialité : **Sciences forestières**

Par

Julie BOSSU

Titre :

Potentiel de Bagassa guianensis et Cordia alliodora pour la plantation en zone tropicale. Description d'une stratégie de croissance optimale alliant vitesse de croissance et qualité du bois.

Sous la direction de **Bruno Clair**
et co-encadrée par **Jacques Beauchêne**

Soutenue publiquement le 16 Décembre 2015 à Kourou

Jury

Roger Hernandez, Pr	Université de Laval, Canada	**Rapporteur**
Bernard Thibaut, DR	CNRS, Montpellier	**Rapporteur**
Meriem Fournier, Pr	AgroparisTech, Nancy	**Examinateur**
Jacques Beauchêne, Ch	Cirad, EcoFoG Kourou	**Examinateur, Co-encadrant**
Nadine Amusant, Ch	Cirad EcoFoG, Kourou	**Examinateur**
Bruno Clair, CR	CNRS EcoFoG Kourou	**Directeur de thèse**
Laurent Descroix, Ing	ONF, Cayenne	**Invité**

A toi Gil,

« Maint'nant dans la vie, y fo fare fista toje de pu en pu fista, mais y s'ro bien d'faire les choses c'ment les ârbres qui reniant jamais y'o racines apeu qui poussant en prenant y'ot temps pou qu'é sint bien faites ! »

(« Maintenant dans la vie il faut faire vite, de plus en plus vite, mais ce serait bien de faire les choses comme les arbres qui ne renient jamais leurs racines et qui poussent en prenant leur temps pour que les choses soient bien faites ! », patoi bressan d'La Ch'palle)

Bernadette Hugonnot

Remerciements

*Arrivée au terme de cette aventure, il est difficile pour moi d'en dresser un bilan succin*t. Pourtant une chose reste certaine : ces trois années ont été denses et riches de rencontre*s et de découvertes. Ce qui m'a été donné de voir, d'apprendre, de comprendre et de vivre tout au long de cette thèse possède une valeur inestimable dont je suis redevable auprès de très nombreuses personnes. L'écriture des remerciements est un exercice co*mpliqué dans le sens où il est difficile de suivre un discours structuré. Il ne suit ni ordre logique ou chronologique. Parmi *ceux que je tiens à remercier, certains m'ont accompagné de façon ponctuelle à différentes étapes du parcours, et d'autre ont été présents en trame de fond, depuis le début jusqu'à la fin de la course. Je tenterai cependant de* dresser un bilan exhaustif de tous ceux qui ont joué un rôle dans ce projet et qui peuvent se considérer comme contributeurs de ce manuscrit.

Pour commencer, je tiens à adresser de larges remerciements à Meriem qui a imaginé ce sujet de thèse ainsi *qu'aux financeurs qui ont en ont permis la matérialisation, notamment l'INSIS, le FSE et le projet Feder* « ForestTree Culture *». Je remercierai ensuite l'UMR EcoFog et toute l'équipe du laboratoire du bois de Pariacabo qui m'ont rapidement mis sur les rails et m'ont permis de me sentir chez moi en si peu de temps.*
*Depuis mon arrivée jusqu'à aujourd'hui, beaucoup de personnes m'ont épaulé au cours ma thèse. Je remerci*e *Eric Nicolini pour ses bons conseils et pour m'avoir mis sur la piste du Cèdre Sam grâce à son instinct. Merci à Onoefe et à Koese qui m'ont été d'une grande aide sur le terrain comme en atelier. De votre travail je garderai la mémoire d'un savoir*-faire *inégalé et d'une très grande humilité. Merci aussi au Parc Amazonien* de Guyane *et notamment à Gaétan et Stéphane pour leur implication et le temps qu'ils m'ont consacré. Merci aussi aux saüliens qui m'ont accueilli à bras ouverts et qui ont fait de chaque* mission un moment agréable. Merci aussi à *l'ONF et notamment à Laurent Descroix pour ses informations précieuses.*

A la suite de l'échantillonnage et du travail expérimental, vient l'analyse des données recueillies. Les différents projets qui ont émergés *de mes travaux de thèse n'ont vu le jour que grâce à de nombreuses collaborations, dont toutes sans exception m'ont permis d'élargir considérablement mes connaissances et d'entrevoir les sciences du* bois sous un aspect nouveau à chaque fois. Merci au laboratoire du LMGC et surtout à Tancrède pour son *expertise en termes de biomécanique et son implication, ainsi qu'à Joseph, Bernard, Iris et Pierre pour le temps qu'ils m'ont consacré. Chacune de ces discussions montpelliéraines m'ont permis d'y voir plus cla*ir et ont fait *naître de nouvelles idées qui se sont avérés très importantes pour la suite. Merci aussi à l'Institut des Membranes qui m'a permis de réaliser mes mesures d'AMF. Je remercie également Patrick Heuret, de l'UMR* AMAP pour son expertise et son aide dans la datation des individus de cèdre sam, grâce à la description des espèces du genre Cecropia. Je tiens enfin à adresser un très grand merci à Christophe Duplais et à Yannick *Estevez qui m'ont fait confiance et m'ont non seulement accueilli au labo*ratoire de chimie mais aussi *accompagné tout au long de mes mesures pendant plusieurs semaines. Je suis fière aujourd'hui que ce travail* aie porté ces fruits et donné naissance à une publication qui représente pour moi le potentiel de la collaboration entre technologues et chimistes dans le domaine des sciences du bois en Guyane.

*Enfin, plusieurs personnes méritent toute ma reconnaissance pour m'avoir accompagné depuis mon arrivée en Guyane jusqu'à la fin de ma thèse. Merci à Bruno pour l'investissement et le temps que tu m'as consacré. Merci de m'avoir toujours poussé à faire mieux et à me poser toujours davantage de questions. Merci à toi Jacques pour tout ce que tu m'as transmis et appris. Merci de m'avoir ouvert ainsi la voie et de m'avoir montré ce qu'*était la bonne science. Merci de ta considération et ta gentillesse. Merci également à mes collègues blondes et leur constante bonne humeur. Merci à Hélène pour son aide sur le terrain comme sur la dernière ligne droite. *L'ambiance et la philosophie de l'*équipe Pariacabo vont beaucoup me manquer.

Je suis aussi redevable d'un grand nombre de personnes, qui depuis les coulisses m'ont été d'un immense soutien tout au long de ces trois années. Je tiens surtout à remercier ma famille. Merci à vous mes parents qui *m'ont toujours soutenu*e dans mes choix et incitée à partir loin pour apprendre et découvrir malgré vos craintes *et la difficulté de voir leur fille partir. Si, depuis notre campagne j'ai pu partir découvrir de si nombreux* endroits et atterrir ici en G*uyane c'est grâce à ce que vous m'avez transmis : le goût de l'aventure, du challenge et une très grande ouverture d'esprit. Vous m'avez fait prendre conscience que tout est envisageable et que rien n'est hors de ma portée. Chantal et Philippe, voyez ici l*e résultat de votre travail. Merci aussi à tous les autres, cocon familial dense et bouclier imparable dans toutes les situations. Vous êtes ma richesse, mon soutien le plus *solide. Merci à Charly, merci d'être venu. Sans toi il n'y avait pas de départ. Tu as été l'élément déclencheur de cette aventure et l'a rendu tellement plus agréable. Grace à toi, nous avons appris à vivre légèrement, à ne pas* courir dans les hautes herbes, à décrypter les énigmes et à se méfier des trous dans le ponton du carbet de l'*Engref. Merci à tous ceux qui ont fait de ces trois années un moment inoubliable. Merci à Leelou pour son* immense soutien tout au long des trois années. Dans les moments les plus joyeux comme dans les plus difficiles (« tu vois ça dépend »). Je te dois beaucoup. Merci à Berthe, à Pomelo, à Chadeck et à Bobby pour leur affection. Cette année à Savane restera pour moi parmi les meilleures. Merci aussi à toute la team PK. Ma petite famille à la campagne. Merci à Miguel et Mc Bap et leur flot quotidien de bêtises, qui sont on ne peut plus nécessaires en fin de thèse. Merci à la maison bleue, à Colette et à Westbam pour les moments de décompression. Enfin un grand merci à Manon, Adeline, Zabou et Adrien, et à tous les collabils qui ont fait le déplacement dans *ces derniers instants, moments intenses dans lesquels s'entourer de ses amis fut comme un souffle nouveau. Ce voyage comptera parmi les plus marquants. Merci également à ceux qui n'ont pas pu venir* mais qui était présents malgré tout.

Finalement, sans citer toutes les raisons pour lesquelles je te suis redevable si je veux laisser quelques pages pour mon manuscrit, merci à toi Romain. Merci pour tout. Ce travail est en partie tien. Cette thèse matérialise *pour de longues années le début d'une grande avent*ure.

Résumé

La ressource forestière en Guyane occupe une place maîtresse au sein de la région et est encore majoritairement préservée, mais la filière bois parvient difficilement à valoriser la biodiversité locale en raison de l'hétérogénéité de la ressource. Identifier les essences à planter demain représente aujourd'hui un enjeu à la fois environnemental, économique et social pour la Guyane. Bagassa guianensis Aubl. et Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken. vont à l'encontre des modèles usuels en associant vitesse de croissance et qualité du bois et sont identifiées comme prometteuses pour la plantation. Dans un premier temps, l'étude de la dynamique de croissance des deux espèces révèle un modèle écologique singulier, à la fois pionnières et longévives. La variabilité de l'infradensité dans l'arbre est l'élément clé qui permet un tel développement, favorisant une croissance rapide dans les premières années tout en assurant la longévité de l'individu. Dans une seconde partie, l'analyse d'un large panel de propriétés du bois (retrait, module, durabilité) en lien avec le développement de l'arbre confirme les qualités technologiques des deux espèces et permet l'émergence de résultats novateurs tels que le rôle des extractibles sur le retrait, le contrôle de la croissance grâce aux variations d'infradensité, l'évolution des traits foliaires au cours de l'ontogénie ou encore la mise en place de contrefil dans l'arbre pour assurer son maintien. La connaissance acquise vis-à-vis du mode de développement de ces deux espèces et des facteurs influençant la qualité de leur bois permet aujourd'hui de définir avec plus de précision le cadre d'un projet de plantation et les conditions de son succès. Les résultats de cette étude permettent finalement d'orienter la recherche de nouvelles espèces d'avenir pour la plantation en Guyane.

Mots-clés: densité, croissance rapide, qualité du bois, pionnières longévives, exploitation forestière, plantation, Guyane française

Abstract

The forests of French Guiana occupy a central part of the region's potential resource base, but as yet remain almost completely unexploited. This stems from the forestry industry struggling to valorize wood stocks of a high diversity with an extremely heterogeneous distribution. Indeed, identifying essences for future propagation is an issue of both environmental and socio-economic importance for the region. Bagassa guianensis Aubl. and Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken. go against conventional models, in that they display the life history characteristics of rapid growth and wood of high quality, and thus are species of high potential for future plantations. Firstly, our study of growth characteristics reveals a defined strategy half way between long-lived species and pioneer species. It is the variability of basic density of wood which is a key trait allowing for such a development, favoring rapid growth in initial years whilst allowing for tree longevity. Secondly, the analysis of a range of wood properties (shrinkage, modulus of elasticity, durability) in relation to tree growth confirms the technologic quality of the two species. It also enables the emergence of new results like the effect of extractives on wood stability, the control of growth as a result of basic density variation, the evolution of leaf traits throughout tree development or the improvement of trunk maintenance thanks to interlocked grain. The knowledge gained in relation to the developmental traits of these two species, and to the quality of their wood allows for the elaboration of plantation projects and what will be required for their success. The results of this study can orientate future studies on novel species for commercialization in French Guiana.

Key Words: Density, Fast Growth, Wood Quality, Pioneer, longevity, Forestry, Plantation, French Guiana

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE 1 INTRODUCTION GENERALE 25

1. Contexte forestier en Guyane 25
1.1 Ressources forestières locales 25
1.2 Evolution de l'exploitation forestière en Guyane 26
1.3 Production actuelle et état des lieux 27
1.4 Enjeux et avenir de la filière bois 28

2. Recherche d'espèces pour la plantation en Guyane 31
2.1 Description, résultats et limites des dispositifs expérimentaux 31
2.2 Bilan et mise en place d'un nouveau cahier des charges 33

3. Le développement de l'arbre 34
3.1 Diversité des stratégies de croissance en forêt tropicale 34
3.2 Décrire le développement de l'arbre 35
3.3 Les compromis entre rapidité et qualité 36

4. Propriétés du bois 37
4.1 Notion de qualité du bois 37
4.2 Structure multi-échelle du bois 38
4.3 Sources de variabilité dans l'arbre 40

5. Espèces étudiées 45
5.1 Identification de deux espèces singulières 45
5.2 La Bagasse, Bagassa guianensis Aubl 47
5.3 Le Cèdre Sam, Cordia alliodora (Ruiz & Pavon) Oken 50

CHAPITRE 2 DESCRIPTION D'UNE STRATEGIE DE CROISSANCE SINGULIERE AU SERVICE D'UN DEVELOPPEMENT RAPIDE ET DURABLE CHEZ B. GUIANENSIS ET C. ALLIODORA. 57

1. Introduction 57

2. Description du développement et des stratégies spécifiques de croissance des deux espèces 58
2.1 – Méthodologie 58
2.2 - Résultats 71

2.3 – Discussion *108*

3. Une production de matière ligneuse adaptée au stade de croissance grâce au gradient d'infradensité *117*

3.1 – Méthodologie de la mesure d'infradensité (ID) *117*

3.2 – Résultats d'infradensité *121*

3.3 – Discussion *133*

4. Avantage adaptatif du contrefil chez B. guianensis *137*

4.1 – Méthodologie *138*

4.2 – Résultats *147*

4.3 - Discussion *152*

CHAPITRE 3 PROPIETES DU BOIS DES DEUX ESPECES 157

1. Introduction *157*

2. Retrait *158*

2.1 - Méthodologie *158*

2.2 - Résultats *162*

2.3 – Discussion *167*

3. Propriétés visco-élastiques *172*

3.1 - Méthodologie *172*

3.2 - Résultats *181*

3.3 - Discussion *186*

4. Durabilité *195*

4.1 – Methodologie *195*

4.2 - Résultats *197*

4.3 - Discussion *201*

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES 207

PROJETS DE PUBLICATION 225

ANNEXES 289

BIBLIOGRAPHIE 321

PROJETS DE PUBLICATION

Projet de publication 1: *227*
Projet de publication 2: *255*

AVANT PROPOS

En Guyane, la forêt occupe une place importante au sein du territoire, pas seulement par sa superficie mais aussi par la valeur et le potentiel de la biodiversité qui la caractérisent. La filière bois locale *compte parmi les secteurs économiques les plus importants de la région et se trouve aujourd'hui* confrontée à des problématiques nouvelles. Pour comprendre quel est le contexte actuel mais aussi quels sont les enjeux qui motivent une amélioration du système de production grâce à la plantation, un *premier chapitre introductif permettra de retracer l'histoire de l'exploitation forestière en Guyane et* de dresser le bilan des essais de plantation qui ont été effectués par les organismes de gestion forestière et de recherche au cours des 50 dernières années. Ces éléments permettront de préciser les *caractéristiques requises pour la sélection d'espèces adaptée à la plantation en Guyane. Par la suite,* plusieurs propriétés basiques du matériau bois seront décrites pour en comprendre les spécificités et identifier quels peuvent être les facteurs de variation qui les influencent, à différentes échelles *d'observation. Puis un dernier paragraphe introductif permettra, grâce à la con*frontation de plusieurs bases de données, de présélectionner deux espèces aux propriétés intéressantes, alliant vitesse de croissance et une densité du bois satisfaisante : Bagassa guianensis Aubl. et Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken.

On peut alors se demander dans quelle mesure le mode de développement de ces deux espèces leur permet de satisfaire la combinaison peu commune *d'une croissance rapide et d'une forte densité du* bois, mais aussi si cette densité moyenne est effectivement gage de longévité et de bonne qualité du bois. Pour cela il sera nécessaire de comprendre les différentes étapes de la croissance de ces arbres, de chercher quels peuvent être les moyens spécifiques mis en place par ces espèces pour atteindre de telles performances, et enfin de décrire le lien existant entre croissance et propriétés du bois. Si B. guianensis et C. *alliodora possèdent bien les propriétés de croissance et de densité qu'on leur* attribue et si elles produisent une quantité de duramen suffisante, elles pourraient représenter un véritable potentiel pour la plantation en Guyane et répondre aux attentes de la filière. Néanmoins, il ne faut pas perdre de vue que la production de matière ligneuse *dans l'arbre* est fonction des conditions de croissance et *qu'elle peut donc* être influencée par de nombreux facteurs. La sélection préliminaire de B. guianensis et C. *alliodora nécessite donc davantage d'investigation*.

Pour pouvoir répondre à ces questions, nous nous intéresserons dans un *second chapitre à l'étude du* développem*ent des deux espèces par le biais d'une description architecturale et par l'évaluation de leur production de bois de cœur* au cours du temps, en observant le défilement du duramen sur toute la hauteur du fût pour des individus de stades ontogénique contrastés*. Par la suite, d'autres* paramètres liés au contrôle de la trajectoire et aux performances photosynthétiques seront analysés pour comprendre quelle est leur contribution à la stratégie de croissance *de l'espèce. Chez* C. alliodora, une étude dendrochronolog*ique permettra de retracer l'histoire du développement des différents individus et d'observer l'influence des conditions de croissance sur le taux de croissance et* la conformation des fûts. Nous chercherons finalement à comprendre dans ce chapitre comment la variatbilité *du type de bois produit au cours de la vie de l'arbre permet d'orienter la croissance* chez les deux espèces. Pour cela nous nous intéresserons à *la variabilité de l'infradensité chez les deux* espèces, puis à *la variabilité de l'angle des f*ibres chez B. guianensis, en fonction du stade de développement des individus.

La description de l'ensemble des caractères liés à la croissance de l'arbre chez B. guianensis et C. alliodora au cours de ce second chapitre aura permis de mieux comprendre quelles sont les différentes étapes de leur développement et les techniques spécifiques mises en place pour optimiser le volume de bois produit. Mais il manque encore à ce stade de la discussion un élément essentiel pour débattre du vrai potentiel de ces espèces : la notion de qualité. Pour savoir si les caractéristiques du bois de ces deux espèces correspondent aux critères de qualité établis pour un usage en tant que bois *d'œuvre, nous nous proposons dans* un troisième chapitre de décrire les trois propriétés suivantes : 1 – la stabilité dimensionnelle à travers la mesure du retrait au séchage ; 2 – le comportement *mécanique et acoustique par le biais d'une technique de mesure vibratoire* ; 3 – la durabilité naturelle face aux attaques fongiques par la mise en *place d'essai*s de dégradation en sol forestier.

Au cours de ce dernier chapitre nous chercherons à évaluer la qualité technologique du bois chez B. guianensis et C. alliodora, en veillant à caractériser la variabilité de chacune de ces propriétés dans l*'arbre, leurs corrélations et enfin l'influence des conditions de croissance sur chacune d'entre* elles.

Enfin, une conclusion générale permettra de résumer l'ensemble des résultats obtenus mais également de reconsidérer la notion de groupes écologiques, d*'identifier d'autres essences aux caractéristiques prometteuses et pour terminer, d'établir des recommandations quant à l'utilisation de B. guianensis et* C. alliodora au sein de projets de plantation en Guyane.

CHAPITRE 1

CHAPITRE 1

Introduction générale

---

1. Contexte forestier en Guyane

1.1 Ressources forestières locales

En Guyane, la forêt est indissociable du territoire et représente l'essence même de cette région : elle est l'emblème identitaire forte qui unit les différents groupes ethniques qui la composent et constitue une ressource naturelle exceptionnelle tant par sa richesse que sa diversité, assurant à la fois une fonction écologique, économique, sociale mais aussi culturelle au sein de la société guyanaise. Le couvert forestier en Guyane représente 8,4 millions d'hectares, soit 95% de la surface du territoire. Suite à l'émergence d'un code forestier spécifique à la Guyane en 2005, 5,3 millions parmi les 7,5 millions d'hectares du domaine privé de l'Etat sont confiés à l'Office National des Forêts, alors gestionnaire de la forêt et chargé de dynamiser une gestion durable, fonctionnelle et exemplaire de la forêt. Cette immensité verte est en Guyane le symbole qui rallie, exemple international en matière de conservation et image stimulante d'un immense potentiel. Alors que les forêts tropicales voient leur superficie comme leur richesse diminuer inéluctablement tout autour de la planète, la forêt guyanaise est, elle, très bien conservée (Brunaux&Demenois, 2003). Cette situation lui confère une très haute valeur patrimoniale, d'autant plus qu'elle occupe la position originale de « région ultrapériphérique de l'Europe » en tant que seule forêt tropicale européenne (Fournier et al., 2003). C'est dans ce contexte que la Guyane est chargée d'une mission dont le niveau de responsabilité est sans précédent: elle doit ouvrir la voie en matière de gestion durable des ressources tropicales et doit être un modèle qui fonctionne, et donc un nouvel exemple à suivre, d'une exploitation raisonnée de la forêt amazonienne en accord avec l'économie locale. Les décisions qui sont prises aujourd'hui au sujet de la gestion de la forêt guyanaise, auront demain des répercussions lourdes de sens dans l'espoir de l'émergence d'une meilleure cohabitation entre l'homme et la nature en milieu tropical.

Le patrimoine exceptionnel de cette région offre une grande diversité d'essences forestières. On estime aujourd'hui le nombre d'espèces ligneuses identifiées à 1600 contre 130 environ en France métropolitaine (Gourlet-Fleury, 2000). Derrière l'apparente uniformité du couvert forestier, se cache une structure complexe. Même s'il est reconnu que la présence humaine au cours des derniers siècles a laissé quelques traces même en forêt profonde, la forêt guyanaise reste très peu modifiée par l'homme qui ne l'a jusqu'ici industriellement exploitée que dans ses parties les plus accessibles. Au-delà du nombre d'espèces recensées, la diversité par unité de surface est elle aussi impressionnante avec 200 à 300 espèces ligneuses à l'hectare.

Plusieurs inventaires forestiers ont été menés par l'ONF et le CTFT (puis le CIRAD) au cours des 50 dernières années et ont permis d'avoir une vision plus générale de la structure dendrométrique ainsi que de la composition

floristique des peuplements forestiers guyanais. Au regard des nombreux inventaires disponibles, les essences commerciales représentent en moyenne un peu plus de 50 % des tiges de gros diamètre (Guitet et al., 2014). La forte diversité spécifique induit cependant un faible nombre de tiges mobilisables par essence commerciale. La biodiversité a certes l'avantage d'une large palette de propriétés du bois, de couleurs, de formes, etc… mais elle présente l'inconvénient d'une grande dispersion des espèces (Calmont, 2012) et donc d'une grande hétérogénéité de la ressource. Cette caractéristique complexifie l'exploitation en forêt naturelle.

1.2 Evolution de l'exploitation forestière en Guyane

La forêt s'inscrit dans une économie locale et son exploitation par l'homme dépend du contexte économique et social. Il est donc nécessairement lié à l'histoire du pays.

L'exportation des produits forestiers débute avec les bois de couleur comme l'amourette, puis s'intensifie à la fin du XIXème et au début du XXème siècle avec le réseau de camps mis en place en Guyane à cette époque par l'administration pénitentiaire. En 1960, lors de la fin du bagne, l'exploitation devient très limitée. La construction du Centre Spatial Guyanais ainsi que l'installation en Guyane de nombreuses entreprises forestières ayant quitté l'Afrique à la suite du mouvement de décolonisation changent radicalement la situation (Calmont, 2012). En dix ans, le volume de bois exploité passe de 20 000 à 70 000 m^3. Puis en 1973, l'arrêt du trafic portuaire du Maroni désorganise la filière bois (Hautbois, 1979). A partir de ce moment-là, la commercialisation se fait par le biais du port de Cayenne, ce qui augmente largement le coût des exportations. La régression des exportations est encore accentuée par la Convention de Lomé signée deux ans plus tard, qui favorise les échanges entre l'Europe et les pays de l'ACC (états d'Afrique, des Caraïbes et du Pacifique) au détriment des DOM.

Mais les difficultés d'approvisionnement en Afrique pousseront finalement les pays à se tourner davantage vers la Guyane, permettant alors une légère reprise économique. Cette même année, en 1975, l'émergence du Plan Vert appuie cette relance. De vastes surfaces et subventions sont attribuées aux entrepreneurs pour réaliser des dessertes forestières et agricoles dans le but de mobiliser la ressource ligneuse et les contraintes d'exploitation sont beaucoup plus souples. Cette initiative permet une large reprise économique et la production explose : elle atteint les 120 000 m^3 à la fin des années 70. Cette mutation du système dynamise le secteur et est à l'origine de la structuration de l'exploitation forestière. Exploitation qui ne s'est toutefois pas emballée comme dans les pays voisins, notamment grâce à la position claire de la Guyane à la fin des années 80 quant à la volonté de cantonner durablement l'exploitation forestière à l'intérieur d'une bande côtière de 2 millions d'hectares et d'abandonner un modèle de développement de type minier. Cette décision a été primordiale pour la préservation du patrimoine forestier guyanais et a permis d'éviter que l'expansion de l'exploitation forestière ne se transforme graduellement en déforestation, comme ce fut le cas pour l'ensemble des pays voisins (Brunaux&Demenois, 2003). Les volumes de bois produits se sont depuis stabilisés, avec une légère rechute à la fin des années 90 (60 000 m^3 de bois produit) en raison de la crise économique mais aussi de la finalisation de grands chantiers tels

que la construction du barrage de petit saut ou la construction du site de lancement d'Ariane 5, puis une récente reprise entre 2005 et 2009 (80 000 m^3). Aujourd'hui, nous pourrions bien nous trouver à un nouveau tournant de l'histoire de l'exploitation forestière en Guyane.

1.3 Production actuelle et état des lieux

Parmi les 1600 espèces d'arbres identifiées, seulement 90 sont considérées comme technologiquement utilisables (espèces possédant notamment un diamètre à maturité exploitable par la filière telle qu'elle est actuellement dimensionnée) et possèdent donc une valeur commerciale. Ce résultat est issu de la campagne d'essais de caractérisation technologique menée par le CIRAD dans les années 80 dans le but de valoriser les bois de Guyane et a permis d'établir une base de données décrivant les propriétés du bois de nombreuses espèces des DOM-TOM (base BDXylo), Beauchêne, travaux non publiés à ce jour). Parmi ces espèces, l'ONF définit plusieurs classes commerciales liées à l'intensité de leur prélèvement. Les espèces systématiquement exploitées lorsqu'elles sont sur une parcelle et ayant la plus haute valeur commerciale appartiennent à la classe des Essences Commerciales Majeures principales (ECMp). Depuis 25 ans elles représentent les « essences objectifs » en Guyane. Il s'agit de l'Angélique (Dycorinia guianensis), du Gonfolo rose (Qualea spp.), du Gonfolo gris (Ruizteranîa spp.), du Grignon franc (Sextonia rubra), de l'Amarante (Peltogyne spp.), du Balata franc (Manilkara bidentata), du Wacapou (Vouacapoua americana) et du Goupi (Goupia glabra), soit 8 essences. Ces essences représentent à elles seules 81% du volume exploité, dont 74% pour les principales : Angélique, Gonfolo rose et Grignon franc (Nicolini et al., 2015). La production est donc majoritairement supportée par l'exploitation de ces trois essences (Figure 1).

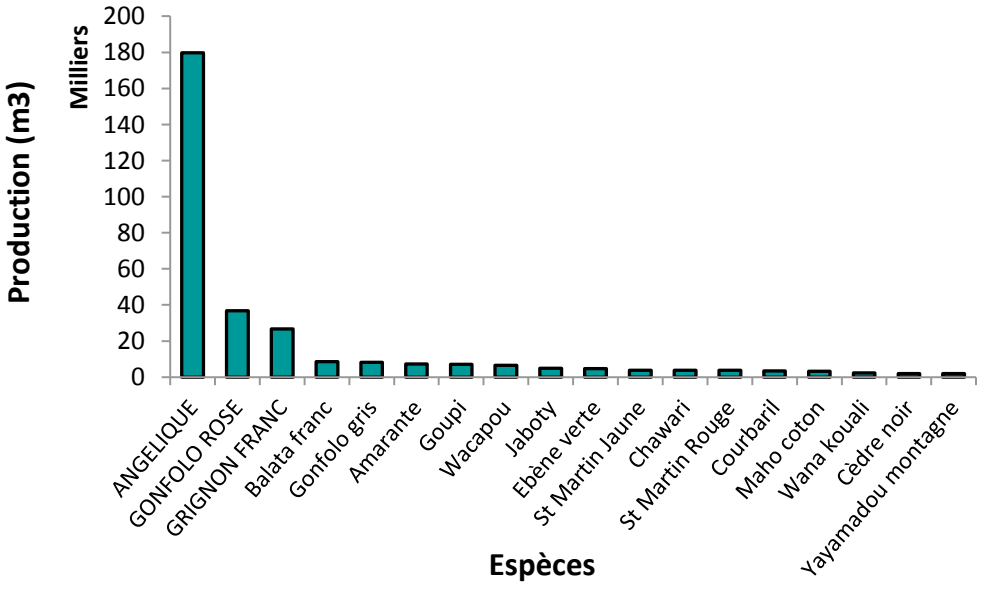
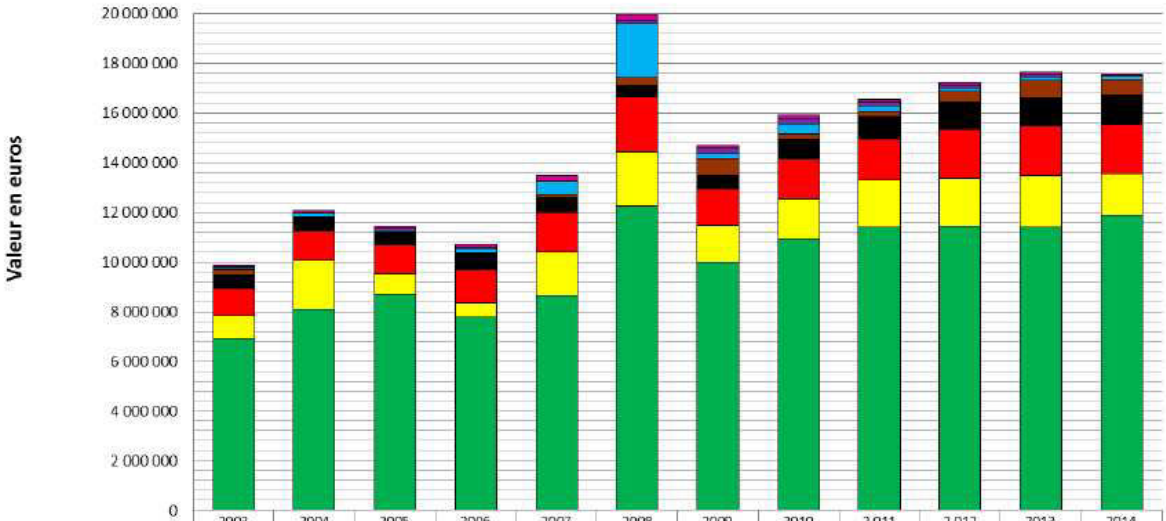


Figure 1 : Production moyenne annuelle de grumes entre 2010 et 2014 selon les espèces exploitées en Guyane. Source : Laurent Descroix, ONF.

L'exploitation forestière en Guyane est le troisième secteur économique après le spatial et l'aurifère. Ce secteur compte aujourd'hui 20 entreprises et emploient 56 salariés. Les unités de sciage et de rabotage du bois représentent 35 entreprises (dont 30 qui pratiquent également l'exploitation et 5 PME), emploient 224 salariés et réalisent un chiffre d'affaire annuel supérieur à 19 millions d'euros (Bonjour, 2015). La récolte annuelle de grumes est de 65 000 m^3 en moyenne pour un volume de sciages qui varie entre 25 000 et 30 000 m^3. Le marché local du bâtiment est le premier débouché en Guyane (113 entreprises de menuiserie et charpente) et absorbe 80% de la production de sciages. La production de la filière bois guyanaise est aujourd'hui spécifique et adaptée à un marché restreint, et parvient globalement à subvenir aux besoins de la population actuelle avec toutefois une balance commerciale négative. Elle ne couvre néanmoins qu'une faible partie des besoins en produits manufacturés et le faible niveau de développement du tissu industriel de seconde transformation rend inévitable le recours aux importations, particulièrement dans le domaine de l'ameublement (
Figure 2).



	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
coffrets, écrins, statuettes	94 176	80 469	106 515	137 421	188 691	215 472	128 656	135 898	121 731	95 689	73 881	73 385
Constructions préfabriqués	42 711	33 929	83 592	44 247	22 269	138 014	202 021	194 832	147 694	102 351	92 916	2 166
Profilés bois	66 759	135 394	63 192	184 161	526 734	2 183 638	205 459	408 187	206 835	154 933	151 668	138 007
sciages	215 306	13 533	37 864	26 285	108 445	301 731	664 229	215 754	205 785	432 204	706 812	634 356
Autres produits	558 616	574 608	485 595	635 686	643 156	483 717	572 286	821 220	926 628	1 092 448	1 125 310	1 193 440
Panneaux	1 078 226	1 160 564	1 157 621	1 332 349	1 599 218	2 204 022	1 445 472	1 607 311	1 640 602	1 949 987	2 011 357	1 951 155
Menuiserie du bâtiment	908 303	1 957 541	790 453	597 230	1 748 555	2 198 356	1 491 036	1 599 936	1 866 420	1 958 069	2 054 879	1 684 997
Meubles et sièges	6 929 319	8 101 141	8 729 903	7 756 267	8 625 691	12 227 483	9 980 300	10 916 164	11 423 168	11 428 187	11 406 654	11 870 788

Figure 2 : Evolution des importations de produits bois en Guyane depuis 2003.
Source : Douane ; Traitement : Isabelle Bonjour, Maison de la Forêt et du Bois (MFBG).

1.4 Enjeux et avenir de la filière bois

Entre 2006 et 2011, la population de Guyane est passée de 205 954 à 237 550 habitants, soit une augmentation annuelle de 3 % (INSEE). La Guyane conserve le taux de croissance annuel moyen le plus élevé de France,

comparable à celui des pays émergents et très supérieur à celui de la France métropolitaine (Figure 3). Cette croissance est davantage imputable au solde naturel qu'au solde migratoire. En effet, le taux de natalité y est très fort et contrairement à la majorité des régions européennes qui voient leur population vieillir, la proportion des jeunes en Guyane est très élevée, avec 2 personnes sur 5 âgées de moins de vingt ans et seulement 4% de la population dont l'âge est supérieur à 65 ans. Malgré tout, la progression du nombre d'emplois (+ 1,2 points en 2012) et du PIB (+ 3,8 Mds €) générés par cette croissance ne suffisent pas à faire diminuer les chiffres du chômage. Le nombre d'inactifs à la recherche d'un emploi a augmenté de 30,4 % entre 2012 et 2013. Enfin, le marché du travail ne profite pas aux jeunes en raison d'une insertion professionnelle difficile : 44,8 % des jeunes actifs de moins de 25 ans sont au chômage dont 34,4 % sans aucun diplôme.

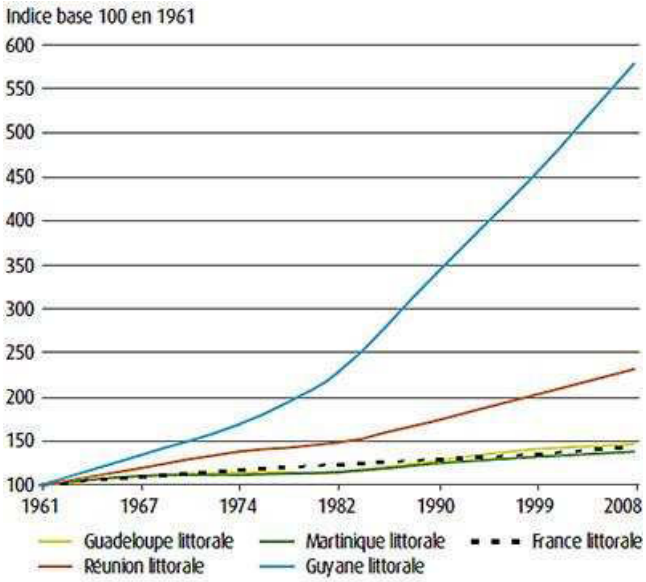


Figure 3 : Evolution du nombre d'habitants en Guyane en comparaison aux Antilles et à la France métropolitaine. Source : INSEE

La démographie guyanaise continue de croître et devrait atteindre les 427 000 habitants d'ici 2030 selon les prédictions de l'INSE. Cette forte hausse va générer une large augmentation du taux de chômage si le nombre d'emplois n'augmente pas en parallèle. La forêt et la formation des jeunes aux métiers de la filière pourraient alors contribuer davantage à l'économie guyanaise et à l'emploi des jeunes. Pour s'en donner les moyens, la filière doit avant tout augmenter sa production qui est aujourd'hui un facteur limitant à la valorisation des produits forestiers locaux. S'ajoutent à cela les pressions qui pèsent actuellement sur le marché, soumis à rude épreuve en matière de concurrence par les pays voisins dont le coût du travail et du transport maritime sont plus bas et les exigences réglementaires moins contraignantes (le Brésil notamment) mais aussi par l'Europe, dans un contexte mondialisé dominé par les industries des pays du nord qui baissent régulièrement leurs couts grâce à une production de masse. Réussir à s'accommoder d'une ressource hétérogène ne peux permettre d'être compétitif sur le marché et le système actuel nécessite de rapides mutations pour éviter un recours aux importations en masses, système qui accroitrait la dépendance économique de la Guyane.

En se concentrant sur le marché local dans un premier temps, il faudra dans un futur proche être capable de répondre à la question suivante: comment la filière peut-elle être en mesure de répondre à la demande en matériaux pour la construction et l'habitat dans les années avenir ? A cette question, plusieurs éléments de réponse peuvent déjà être avancés :

- Le volume de bois produit doit être augmenté, ce qui suppose une augmentation des surfaces aménagées et aussi l'utilisation d'autres espèces ;
- Les durées de révolution des cycles de production doivent être maitrisées pour permettre un aménagement à long terme ;
- La production doit être diversifiée, en exploitant d'autres d'espèces que l'angélique, le gonfolo rose et le grignon franc et en valorisant les essences dites « secondaires » ;
- Les techniques de production doivent permettre de diminuer, pour un même service rendu, les besoins en surfaces aménagées pour la production de bois, en optimisant les coûts d'exploitation et d'infrastructure ;
- Les produits connexes doivent trouver un usage et être valorisés par le biais d'autres secteurs que le matériau, comme la valorisation de molécules pour la cosmétique, les fongicides, les teintures et in fine la production d'énergie ;
- Les entreprises doivent se positionner et se fédérer autour de cet objectif. On peut citer la création de l'association interprofessionnelle « Interpro bois » en mai 2009 comme premier pas en ce sens ;
- Enfin la multifonctionnalité des forêts doit être prise en compte en respectant les intérêts de tous les acteurs. En Guyane plus qu'ailleurs, la valeur de la forêt ne sera reconnue que si c'est dans le respect des différents peuples, des multiples fonctions des écosystèmes et autour d'une diversité d'activités créatrices de haute valeur ajoutée.

Si ces conditions sont remplies, la ressource forestière peut être mise au centre d'un développement durable et local. L'exploitation de la forêt naturelle ne permet néanmoins pas à ce jour de répondre à l'ensemble de ces critères. Le recours aux plantations est une alternative qui apparait aujourd'hui comme bien adaptée à la situation actuelle et permettrait d'obtenir un taux de production élevé mais surtout durable, sur une zone d'exploitation contrôlée en évitant une exploitation massive et trop perturbante de la forêt naturelle. La plantation permettrait en ce sens de garantir une gestion durable du patrimoine tout en satisfaisant les besoins des populations.

Les plantations demandent néanmoins un fort investissement en matière de sélection, de mise en place de pépinières, de travaux de préparation du sol et d'entretien. Ces efforts doivent être payés en retour par la quantité, mais aussi la qualité des produits forestiers récoltés (Thibaut et al., 1997). La substitution de l'exploitation de la forêt naturelle par celle de tiges plantées est possible technologiquement moyennant la connaissance des propriétés des essences sélectionnées, qui doivent aussi permettre d'orienter les pratiques forestières pour le présent et l'avenir. La caractérisation des bois potentiellement utilisables en plantation s'articulent autour de trois principaux axes de recherche :

1 - les variations globales de propriétés observables sur les mêmes essences selon les conditions de croissance, et notamment les différences observées entre plantation et forêt naturelle ;

2 - les variations des propriétés au sein d'un même arbre ;

3 - l'amélioration des propriétés par les pratiques forestières et la sélection génétique.

L'absence de plantations à grande échelle en Guyane ne permet pas aujourd'hui de qualifier aussi précisément la ressource locale. Les différents essais menés en Guyane au cours des dernières années peuvent néanmoins servir de base à cette réflexion et ces premiers résultats constituent une trame préliminaire essentielle à la constitution d'un cahier des charges pour la sélection des espèces à planter.

2. Recherche d'espèces pour la plantation en Guyane

2.1 Description, résultats et limites des dispositifs expérimentaux

Plusieurs essais de plantations forestières ont été mis en place depuis 1960. Ce paragraphe décrit plusieurs d'entre eux ainsi que les résultats obtenus et les limites de chacun.

- Années 60 :

Le Bureau Agricole et Forestier de Guyane (BAFOG) met en place des essais d'introduction de pin des caraïbes (Pinus caribaea), espèce originaire des Antilles, sur des placeaux situés au nord de la Guyane. Le rapport Chauvet établi en Juin 1980 dresse le bilan de ces plantations. Il indique un fort taux de survie pour les plants installés en début de saison des pluies et ayant été entretenus (taux de survie supérieur à 90%). Le rapport annonce une croissance annuelle des tiges est de 1m à 1,5 m et le volume obtenu est 5 à 13 m^3/ha/an selon les sites d'étude, après environ 15 ans d'essais sans fertilisation des sols. Il n'y pas de problème de mortalité juvénile mais les tiges sont toutefois peu nombreuse à arriver à maturité et présentent des défauts importants : plus de 20% d'écorce en moyenne et une forme des fûts très irrégulière, avec une branchaison basse et fréquente, à l'origine de nombreux nœuds. Le faible rendement et la mauvaise qualité des fûts des individus matures n'encouragent pas au développement de plantations à l'échelle industrielle et entraine une perte d'intérêt pour cette espèce.

- Années 70 :

L'ONF et le Centre Technique Forestier Tropical (CTFT) lancent un grand nombre d'essais utilisant des espèces locales. La plus grande partie des essences commerciales de la Guyane sont testées en plantation sur différents sites (avec notamment l'angélique, le wacapou, l'amarante, etc…). Les balsas (Ochroma pyramidale), les angéliques et les amarantes ont presque tous disparu. Les wacapou (Vouacapoua americana) et les wapa (Eperua falcata) sont également minoritaires. De nombreuses espèces fourchent comme le carapa (Carapa procera) et le coeur dehors (Diplotropis purpurea). Les fûts sont petits et les rendements sont faibles excepté pour quelques placeaux ayant mieux fonctionné que les autres avec notamment : les parcelles de Tonnégrande

(plantation en plein découvert après abattage et brûlage de la végétation préexistante), dont le taux de survie est malgré tout inférieur à 40% pour toutes les espèces qui ont persisté et les fûts de très mauvaises conformations ; les parcelles de l'Egyptienne (plantations en plein découvert après défrichement); les parcelles des Malgaches (sous abri) néanmoins sujettes à d'importantes pertes liées au développement incontrôlé de l'abri. Les problèmes identifiés par l'ONF comme étant à l'origine des mauvais résultats observés pour certaines des plantations sont les suivants (Nicolini, et al., 2015):

- Le décapage des sols a entrainé une perte de fertilité ;
- La préparation du terrain était insuffisante et a rendu la mécanisation impossible ;
- La sélection des sols n'était pas bonne et plusieurs plantations ont été effectuées sur des sols hydromorphes ;
- Le mauvais contrôle du développement de l'abri dans le cas des plantations sous couvert a provoqué de nombreux dégâts sur les plants.

- Années 80

De premiers essais de plantations d'espèces exotiques sont menés par le CIRAD, avec une majorité d'espèces originaires d'Afrique et d'Amérique centrale. Les résultats sont dans l'ensemble peu concluants: les espèces possèdent un taux de survie très faible (comme pour le mahogany, Swietenia macrophylla) et plusieurs ont complètement disparu (l'iroko, Milicia excelsa ; le framiré, Terminalia ivorensis ; l'okoumé, Aucoumea klaineana). Le seul essai ayant donné des résultats encourageant est celui d'une espèce originaire d'Afrique de l'Est, le niangon (Tarrietia densiflora), qui même sur un sol hydromorphe engendrant des difficultés d'enracinement, présente un taux de survie de 41% et un accroissement moyen de 9m^3/ha/an, sans problème de conformation.

Plus tard, en 1984, d'autres essais sont implémentés à Paracou, sur la commune de Sinnamary. 30 ans après la mise en place des parcelles expérimentales, les espèces ayant donné les meilleurs résultats parmi les 23 essences testées sont le niangon et trois essences locales : le wana kwali (Vochysia tomentosa), le simarouba (Simarouba alba) et la bagasse (Bagassa guianensis). La présence de plusieurs problèmes, notamment au niveau de la mise en place des essais et de leur suivi, viennent néanmoins nuancer ces résultats. Certains sols possèdent des propriétés médiocres, dont un drainage vertical ralenti pour certaines parcelles, et le défrichement mécanique et le décapage de l'horizon humifère ont engendré une baisse importante de la fertilité des sols. Le principal problème reste le manque d'entretien des parcelles d'essai faute de moyens et de projets à long terme. Les plantations ont été abandonnées pendant plusieurs années, rendant les conclusions du bilan après 30 ans incertaines. Les conditions dans lesquelles ces résultats ont été obtenus correspondent quasiment au pire cas de figure et ne permettent pas d'estimer quels auraient pu être le rendement et la qualité des plantations si l'entretien avait été régulier.

- Années 2000 :

Les plantations les plus récentes sont celles qui ont été menées sur la Montagne de Fer (2001) et à Kaw (2004). Ces plantations ont été réalisées sous abri et concernaient 6 essences ciblées : l'angélique, la bagasse, le courbaril

(Hymenaea courbaril), l'acajou de guyane (Cedrela odorata), le cœur dehors (Diplotropis purpurea) et le parcouri (Platonia insignis).

La conformation des tiges est bonne et les accroissements annuels sont légèrement supérieurs à ceux des individus plantés à Paracou (3,3 à 4,1 m3/ha/an) (Figure 4). Sur un des sites, on observe un taux de survie très fort (89% sur le site de Kaw). L'ONF détecte à ce moment-là un fort potentiel chez la bagasse. Dans un document intitulé « synthèse des essais de plantations d'essences forestières locales réalisés entre 2000 et 2004 en Guyane française », l'ONF qualifie la bagasse d' « espèce très prometteuse » (Guitet, et al., 2014). Certains entrevoient déjà chez cette espèce un fort potentiel et se demandent si la bagasse ne pourrait être une «espèce d'avenir pour la plantation en Guyane » (Bézard et al., 2010).

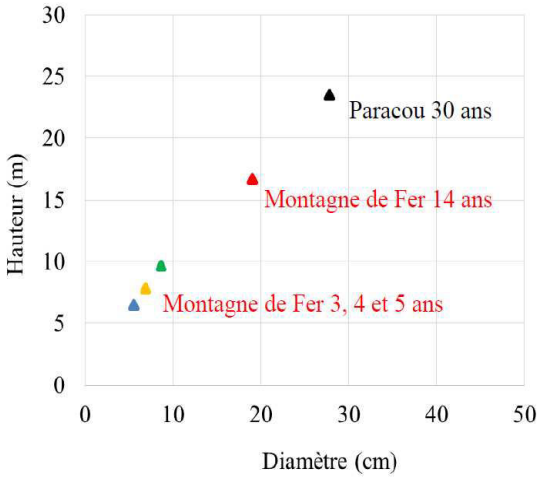


Figure 4 : croissance en hauteur et en diamètre des individus de Bagassa guianensis selon les sites expérimentaux.

2.2 Bilan et mise en place d'un nouveau cahier des charges

Ce sont souvent les mêmes problèmes que l'on rencontre dans les différents essais qui ont été menés. L'étude et la préparation des sols était insuffisante (mauvais sols, décapages, pas de plan de mécanisation) et on observe aussi un certain manque de suivi financier des opérations dans l'implantation et l'entretien des plantations, avec un abandon de l'entretien des parcelles pendant plusieurs années. Pour l'effort que ce type d'entreprise requiert, il est dommage aujourd'hui de ne pouvoir tirer de conclusions claires et précises vis-à-vis des résultats obtenus. Il est effectivement difficile de qualifier la véritable aptitude des essences choisies à se développer en plantation alors que les conditions ne leur étaient pas favorables. L'hétérogénéité des sols et des types de traitement complique également la comparaison des performances des différentes espèces testées.

Il est néanmoins important de rappeler que ces essais ont été réalisés initialement dans une optique exploratoire, et qu'il était attendu qu'ils ne garantissent pas un sans-faute. Déjà, beaucoup de leçons peuvent être tirées de cet effort expérimental : les diverses essais ont non seulement permis d'identifier quelques espèces intéressantes et d'en éliminer d'autres, mais aussi de définir les qualités souhaitables comme les défauts éliminatoires dans le choix des espèces. C'est grâce à l'ensemble de ces résultats expérimentaux qu'il est possible aujourd'hui de

cibler avec précision quelles sont les propriétés requises pour la plantation en Guyane et quels sont les améliorations à effectuer au niveau des techniques de culture.

On sait aujourd'hui que les sols les plus favorables sont ceux de types ferrasols ou acrysols alors que les sols hydromorphes ou en pente sont à proscrire (mauvais drainage et difficulté de mécanisation). La préparation du sol est essentielle et il faut éviter de le décaper, en préférant un simple défrichement de la végétation existante. Le terrain doit être correctement dimensionné en réservant un espace aux outils de mécanisation et en limitant les effets de bordure avec la forêt naturelle. Quant aux espèces il faut favoriser celles dont la production de matière ligneuse et la conformité varient peu selon les conditions de croissance, afin de ne pas perdre les propriétés originelles observées en forêt naturelle. Pour cela, il est nécessaire de poursuivre l'étude de la qualité du bois des espèces plantées. Ce sujet est au cœur de l'actualité de la recherche en Guyane et un projet Feder à l'initiative d'Eric Nicolini et intitulé « Qualité des espèces de plantations » a justement vu le jour en 2014 en ce sens.

En résumé, les caractéristiques des espèces recherchées sont donc les suivantes :

- tolérantes à la lumière et capables de se développer en milieu ouvert ;
- capable de pousser sur des sols de qualité moyenne sans nécessité de fertilisation ;
- taux de croissance important permettant la mise en place de rotations assez courtes ;
- bonne conformation des fûts pour éviter l'apparition de défauts et maximiser le volume de bois d'œuvre ;
- espèce locale ne nécessitant pas l'introduction d'essences tropicales potentiellement invasives ;
- espèce permettant la production de matériaux en accord avec la demande locale, c'est à dire possédant des propriétés du bois adaptées à la production de bois d'œuvre et d'ameublement (densité moyenne, durabilité naturelle adaptée à l'usage, bonnes propriétés mécaniques, facilité de mise en œuvre, etc…).

Trouver des espèces adaptées à ce cahier des charges n'est pas tâche facile, car bien souvent croissance rapide et qualité ne sont pas compatibles. Avant toute chose, il est donc nécessaire de mieux comprendre le développement de l'arbre et la structure du bois afin d'identifier quels sont les paramètres qui jouent sur les propriétés du bois.

3. Le développement de l'arbre

3.1 Diversité des stratégies de croissance en forêt tropicale

L'étude du mode de développement des arbres est un axe de recherche apparu dans les années 1970 à l'initiative de scientifiques tels que Francis Hallé ou Roelof Oldeman. Ces travaux ont apporté un éclairage intéressant sur la structure des arbres et leur développement au cours du temps. Ils ont permis l'émergence de la notion de stratégie de croissance : ensemble des adaptations spécifiques permettant le maintien d'une espèce dans une communauté (Westoby, 1998). Chaque espèce est caractérisée par une allocation préférentielle des ressources

dans la croissance en hauteur ou en diamètre, à l'extension latérale ou verticale du houppier, qui évolue au cours de l'ontogénie (Dalling&Hubbell, 2002) mais aussi en fonction des conditions environnementales (Bloor&Grubb, 2004).

Le comportement dynamique des forêts tropicales apparait comme scindé en deux selon le niveau d'observation. Observée dans sa globalité et sans perturbations extérieures, la forêt reste en équilibre et semble persister dans sa structure, sa physionomie et sa composition. A l'inverse en ajoutant une échelle temporelle, ce sont des écosystèmes en perpétuelle évolution. La dynamique temporelle de la forêt tropicale et sa régénération sont constituées d'une succession de phases dynamiques, où la structuration de l'ensemble forestier est faible, et de phases homéostatiques, où la forêt est au contraire bien structurée (Tabarant, 2006). La diversité de ces stratégies joue un rôle décisif dans la compétition pour l'occupation de l'espace et l'accès aux ressources. Elle détermine ainsi la coexistence des espèces en forêt. La survie, le développement et enfin le maintien d'un individu au sein d'un peuplement dépend du succès de sa stratégie de croissance. La composition et la structure finale d'un espace forestier sont le résultat du développement de chacun des arbres qui le compose, et il est par conséquent difficile de connaitre l'histoire de la construction au cours du temps d'une espèce en observant un seul individu. Cette multitude de trajectoires est à l'origine de l'apparente hétérogénéité de la forêt en zone tropicale humide dont la stratification, selon Oldeman (1974), ne peut être réduite à une superposition régulière de simples couches horizontales. Néanmoins, il est possible de distinguer deux principales catégories de stratégies de croissance, dont les critères discriminants sont le type d'acquisition des ressources, la vitesse de développement et à la durée de vie de l'espèce. En forêt tropicale, les espèces sont ainsi communément catégorisées selon les deux groupes écologiques extrêmes aux comportements opposés (Poorter, 2001 , Puig, 2001 , Tabarant, 2006):

- les espèces pionnières ou héliophiles, espèces colonisatrices de pleine lumière dont l'acquisition et l'utilisation rapide des ressources est mise au service d'une croissance rapide pour atteindre la canopée. Ces espèces sont caractérisées par une durée de vie relativement courte ;
- Les espèces tolérantes ou sciaphiles, espèces d'ombre, dont l'acquisition des ressources est moins rapide et leur utilisation plus parcimonieuse. Le développement est lent et régulier mais permet un établissement durable au sein de la forêt, avec une durée de vie supérieure aux héliophiles.

3.2 Décrire le développement de l'arbre

3.2.1 Architecture de l'arbre

La forme finale d'un arbre est le résultat de sa stratégie évolutive et des conditions de croissance rencontrées au cours de son développement. Analyser la physionomie de l'arbre pour différents stades ontogéniques est révélateur de son fonctionnement physiologique. Le concept de modèle architectural a été introduit par Hallé et Oldeman en 1970 à la suite de l'observation de la structure et du mode de développement des plantes tropicales. Ces deux auteurs avaient constaté que malgré la diversité spécifique, la physionomie des plantes et leur évolution au cours de leur développement pouvaient se résumer à un nombre restreint de formes fondamentales. Oldeman définit l'architecture d'une plante comme l'ensemble des formes structurales que l'on peut observer à un moment donné chez le végétal et le modèle de croissance d'une espèce comme la série d'architectures se succédant chez

cette même plante au cours du temps. Le modèle architectural d'une plante peut donc être défini comme la série de stades architecturaux qui se succèdent au cours du développement de l'arbre, depuis sa germination jusqu'à sa floraison, dans des conditions écologiques stables et non contraignantes. Ce caractère représente l'expression du patrimoine génétique de l'espèce et traduit sa stratégie de croissance. En ce sens, l'analyse architecturale est donc un outil efficace pour interpréter la structure globale de l'arbre et retracer son histoire (Roggy et al., 2005).

3.2.2 Analyse temporelle

On appelle cerne de croissance le bois constitué pour une année donnée depuis la reprise de la croissance de l'arbre jusqu'à sa fin. L'étude des cernes de croissance permet, de la même façon que l'architecture végétale, de reconstituer le développement de l'arbre au cours du temps. L'étude de ces marqueurs à plusieurs niveaux dans l'arbre donne accès aux accroissements successifs en hauteur et en diamètre depuis la mise en place de l'individu jusqu'au moment de l'observation. Analyser les cernes de croissance permet a fortiori de décrire la forme de l'arbre en fonction de son âge, si la rythmicité de la mise en place des cernes est définie. Les cernes ne sont néanmoins pas toujours bien marqués, parfois irréguliers ou variables selon les conditions environnementales et pas nécessairement annuels selon les espèces. Ces incertitudes sont d'autant plus communes en forêt tropicale et la dendrochronologie, datation d'un individu par l'analyse de ses cernes de croissance, s'avère beaucoup plus délicate qu'en milieu tempéré. Dans le cas où l'étude des cernes n'est pas envisageable, il est possible d'obtenir une bonne estimation de l'âge de certains arbres grâce aux espèces pionnières du genre Cecropia. Pour deux espèces du genre, C. sciadophylla et C. obtusa, il a été démontré que le rythme d'émission de nouvelles feuilles était d'une extraordinaire stabilité en tout point de la plante, et que la floraison et la ramification étaient de périodicité annuelle (Heuret et al., 2002). En observant les cicatrices que les feuilles et les inflorescences laissent sur son tronc, il est donc possible d'estimer précisément l'âge de l'individu de Cecropia et donc celui des arbres issu du même peuplement de manière indirecte.

3.3 Les compromis entre rapidité et qualité

La production de matière ligneuse est mise au service de la stratégie de croissance de l'arbre. Il faut optimiser l'utilisation des réserves mises à disposition pour produire du bois, mais aussi optimiser la forme de la tige pour utiliser le bois produit de façon efficace. Ainsi, le cas d'une stratégie de croissance favorisant un développement rapide est souvent associé à une production de matière ligneuse dont la quantité prime relativement à la longévité. Ce compromis entre vitesse de croissance et longévité a beaucoup été étudié au cours de cette dernière décennie (Fimbel&Sjaastad, 1994, Muller-Landau, 2004 , Williamson et al., 2012 , Woodcock&Shier, 2003 , Wright et al., 2010 , Yao, 1970). Il se traduit, pour un grand nombre des études, par l'observation d'un lien fort entre vitesse de croissance et faible densité du bois produit pour un usage commercial. Chez les espèces pionnières par exemple, la production de matière ligneuse au service d'une croissance rapide est souvent associée à un bois de faible densité (Hernandez&Almeida, 2003 , Larjavaara&Muller-Landau, 2010 , Wiemann&Williamson, 1988, Williamson, et al., 2012). Les espèces pionnières investissent donc avant tout

dans leur croissance au détriment de la pérénité de leur structure, à l'inverse des sciaphiles qui produisent un bois pérenne mais poussent plus lentement. Allier rapidité de développement et qualité de production de matière ligneuse semble donc peu fréquent. Pour cette raison, les espèces à fort taux de croissance sont communément associées à un bois dont la qualité des propriétés technologiques est faible (dans le cas d'un usage en tant que bois d'œuvre : bois peu rigide, non durable, trop peu dense ou instable par exemple).

Il existe aussi un compromis entre croissance et utilisation des ressources à disposition, notamment la lumière. En fonction de l'activité photosynthétique de leurs feuilles, les espèces peuvent être classées selon deux stratégies principales: certaines sont associées à une acquisition rapide des ressources alors que d'autres se caractérisent par une utilisation parcimonieuse des nutriments. L'étude des traits foliaires permet de mettre en évidence ces caractères, en différenciant par exemple les feuilles d'ombres des feuilles de lumières, ou encore les espèces investissant davantage dans la photosynthèse que dans la durée de vie des feuilles, etc(Coste, 2008). Les traits foliaires sont également liés à la structure de l'arbre et représentatifs d'un stade de développement (Roggy, et al., 2005). Les caractéristiques foliaires d'une plante sont donc des indicateurs de sa stratégie de croissance, au même titre que l'étude de son architecture.

Une base de données axées sur les traits spécifiques et notamment foliaires a été mise en place lors du projet BRIDGE (Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theories), couvrant un très large échantillonnage (Baraloto et al., 2010). Au cours de cette étude, neuf parcelles d'un hectare ont été inventoriées en Guyane française, entre juin 2007 et septembre 2008. Ces données ont permis de caractériser de nombreuses espèces tropicales et constituent aujourd'hui une base de traits foliaires conséquente, renseignant de nombreuses espèces guyanaises.

4. Propriétés du bois

4.1 Notion de qualité du bois

Les principales propriétés physico-mécaniques du bois dont il sera question dans cette étude, et que l'on considère comme critères de sélection quant à la qualité d'une essence sont les suivantes :

- La densité du bois ;
- Le retrait du bois, déformabilité du bois au séchage ;
- Le module d'élasticité du bois, représentatif de la rigidité du bois ;
- L'amortissement du bois, caractérisant sa capacité à transmettre ou amortir une onde sonore ;
- La durabilité naturelle du bois, résistance aux attaques biologiques.

La qualité du bois est toutefois une notion relative. La question est de savoir quelles propriétés connaitre ou caractériser pour définir la qualité d'une espèce, qui ne peut se résumer à une liste de propriétés uniques et absolues mais qui, au contraire, est variable selon l'usage désiré. Par exemple, faible densité et durabilité sont difficiles à valoriser en l'absence de filière de transformation alors qu'elles peuvent être valorisées sous forme de

composites ou de contreplaqués ailleurs. Il existe par contre des défauts rédhibitoires tels que la nervosité du bois ou encore les défauts de forme impliquant un grand nombre de nœuds, qui, quel que soit l'usage, sont des caractéristiques non désirables. A l'inverse, d'autres propriétés sont nécessairement un atout, comme la durabilité qui est une propriété rare en milieu tempéré mais plus courante en milieu tropical et permet une mise en œuvre directe du bois sans nécessité de traitement, ce qui constitue un véritable avantage économique et environnemental pour un usage en milieu très défavorable à la conservation des matériaux organiques (pas de produits de traitement).

L'appartenance à un groupe taxonomique est la seule source de variabilité explicitement prise en compte dans les échanges commerciaux, particulièrement importante pour les bois tropicaux du fait de la grande diversité spécifique des forêts tropicales. Il existe pourtant une forte variabilité des propriétés du bois au sein d'une même espèce voire du même arbre. Cette variabilité s'explique par le patrimoine génétique d'une part et par l'évolution des besoins de l'arbre au cours de sa vie. Pour moduler son bois, l'arbre peut influer sur de nombreux paramètres à toutes les échelles, de l'organisation des cellules jusqu'à la structure même des parois.

4.2 Structure multi-échelle du bois

Le bois est un matériau anisotrope, c'est-à-dire qu'il ne possède pas les mêmes propriétés selon la direction considérée, les trois directions principales du bois étant les directions radiale, tangentielle et longitudinale. Le comportement global d'une pièce de bois résulte des contributions de chaque facteur de variation à différentes échelles, allant de la molécule jusqu'à l'organisation cellulaire, et dans chacune de ces directions (Figure 5). Pour cette raison, il est nécessaire de bien identifier les différents éléments constitutifs de ce matériau pour comprendre leur influence sur les propriétés de bois.

Le bois de feuillus est composé principalement de 3 types de cellules : les fibres, les vaisseaux et les parenchymes axiaux et radiaux (rayons). Les propriétés physiques et mécaniques sont principalement pilotées par fibres. A l'échelle millimétrique, les propriétés observées dans chacune des directions rendent compte de l'organisation des cellules et de la contribution de ces éléments constitutifs au comportement global de l'échantillon. En effet, beaucoup de propriétés dans les directions radiale et tangentielle s'expliquent par l'arrangement cellulaire. Mais le comportement physique et mécanique du bois reste partiellement inexpliqué s'il on s'en tient à cette échelle d'observation et il est nécessaire de s'intéresser à la composition même de la paroi cellulaire pour comprendre qu'elles peuvent être les causes à l'origine de la variabilité des propriétés du bois.

Une fibre est séparée de ses voisines par une lamelle moyenne et composée de plusieurs couches construites depuis l'extérieur vers l'intérieur comprenant une paroi primaire et une paroi secondaire. Les caractéristiques de cette dernière couche régissent une grande partie des propriétés de la cellule (car elle est prépondérante en épaisseur), et donc du tissu. La paroi secondaire présente une structure en couches déposées successivement,

dans lesquelles les microfibrilles de cellulose s'orientent en structures parallèles. Entre les microfibrilles de cellulose, des hémicelluloses et la lignine se déposent à la manière de substances incrustantes. Généralement, la paroi secondaire se compose de trois couches : S1, S2 et S3. Les couches S1 et S3 sont relativement minces (0.1 à 0.35 µm et 0.5 à 1.1 µm respectivement, en comparaison à la couche S2 (1 à 10 µm). La couche S2 constitue donc en général la partie la plus volumineuse de la paroi (75 à 85% du volume total en moyenne, excepté pour les bois légers tels que le balsa par exemple pour lequel elle représente moins de 30%) et est en ce sens l'élément qui domine les propriétés physicomécaniques du bois. Elle est formée d'une organisation dense de lamelles de microfibrilles de cellulose parallèles organisées en hélice dont l'angle par rapport à l'axe de la cellule est de l'ordre de 5 à 30° dans le bois normal et peut monter à 40° dans le bois juvénile et 50° dans le bois de compression chez les résineux. L'angle des microfibrilles (AMF) a notamment une forte influence sur la rigidité du matériau et son retrait dans les 3 directions. Les relations entre rigidité du bois et AMF mettent généralement en valeur une diminution du module d'élasticité longitudinal avec l'augmentation de l'AMF (Barnett&Bonham, 2004 , Ruelle et al., 2007, Yamamoto et al., 2001). De la même façon l'AMF a une influence sur le retrait du bois au séchage (Leonardon et al., 2010).

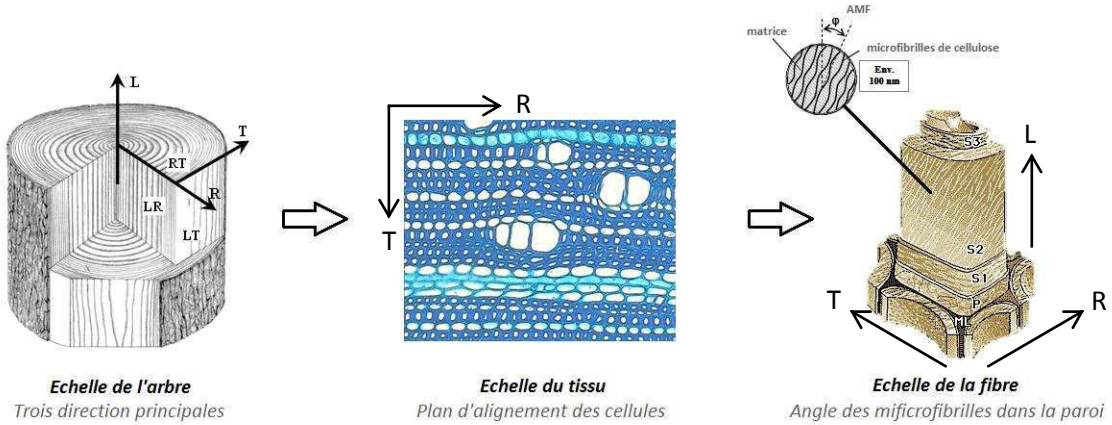


Figure 5 : Facteurs de variabilité des propriétés du bois à différentes échelles depuis l'échelle de l'arbre à gauche jusqu'à celle de la paroi cellulaire à droite.

Les molécules constitutives de la paroi influencent également les propriétés du bois. La paroi est constituée de trois composantes principales : la cellulose, les hémicelluloses et la lignine. La cellulose est un bio-polymère composé d'unités linéaires et rigides qui confèrent au matériau bois une grande rigidité en traction. Ces chaînes sont regroupées sous la forme de « bâtonnets », au sein desquels on trouve la cellulose sous forme cristalline avec la présence, localement, de zones amorphes. Dans les zones amorphes et sur les faces externes des bâtonnets, la cellulose est hydrophile et contribue aux phénomènes de retrait-gonflement observés lors des variations des conditions hygroscopiques. Les hémicelluloses sont très hydrophiles et jouent un rôle important dans le retrait au séchage. La lignine est un polymère polyphénolique à haut poids moléculaire, elle est généralement liée et associée à des polysaccharides. La lignine a un rôle majeur dans les propriétés mécaniques du bois dans la direction perpendiculaire aux microfibrilles. Dans l'axe des microfibrilles, les propriétés sont pilotées par la cellulose qui a une rigidité très supérieure à la lignine.

4.3 Sources de variabilité dans l'arbre

4.3.1 Bois juvénile - bois mature

Le bois ne possède pas les mêmes propriétés en tout point du rayon, à une hauteur donnée dans l'arbre. La zone la plus à cœur, appelée souvent bois juvénile se différencie du reste du bois de cœur par des propriétés singulières. Le bois de cette zone a été mis en place dans l'arbre par un cambium jeune. Le bois juvénile typique est caractérisé par une grande largeur de cerne, une plus faible longueur de fibre, une densité plus faible, un fort retrait axial, un fort angle des microfibrilles et un module d'élasticité longitudinal plus faible (Lachenbruch, Moore et Evans, 2011). Ce type de bois est mis en place quand l'axe est encore dans le houppier. A la base de l'arbre, il sera donc formé pendant plusieurs années depuis la mise en place de l'arbre. Il doit satisfaire des conditions spécifiques, au développement du jeune arbre dans le milieu qui correspond à ce jeune âge. Il possède donc des caractéristiques différentes de celles du bois mature, adapté au développement d'un arbre adulte dans un milieu qui a évolué. Ce bois correspond à la phase de croissance de l'arbre qui connait les évolutions les plus importantes et il est caractérisé par un gradient assez général des paramètres de structure et des propriétés associées entre la moelle et le commencement du bois mature. La transition entre le bois juvénile et le bois mature n'est pas toujours très nette, particulièrement chez les feuillus. La coexistence de deux types de bois (juvénile et mature) ayant des propriétés physiques, chimiques et mécaniques variables, accentue l'hétérogénéité du bois. C'est pourquoi il est important d'identifier proprement cette zone et d'en caractériser les propriétés afin d'évaluer son impact sur les produits transformés.

4.3.2 Bois normal – bois de réaction

Croitre vite est essentiel, mais il faut contrôler la trajectoire pour optimiser la forme de l'arbre. Des contraintes permanentes telles que la gravité ou accidentelles telles que les stimuli environnementaux et le phototropisme qui oriente les branches vers la lumière, sont autant de paramètres qui peuvent nécessiter des adaptations mécaniques utiles pour l'arbre. Pour maintenir une position érigée au sein du peuplement, l'arbre doit être capable de contrôler sa posture en permanence, et de la rectifier en cas de déséquilibre pour éviter l'affaissement (Moulia et al., 2006). Cela nécessite de générer des forces analogues à une action musculaire, lors de la formation de nouvelles couches de bois :

a) Contraintes de maturation

Au cours de leur maturation, les cellules de bois nouvellement formées ont tendance à se rétrécir longitudinalement et à s'épaissir diamétralement (Fournier et al., 1990). Les anciennes cellules sont, elles, déjà rigidifiées et leur adhérence aux nouvelles cellules empêche cette déformation (Figure 6). Ce processus génère un état de précontrainte de tension chez les nouvelles cellules et un incrément de compression chez les anciennes cellules, suivant la direction longitudinale. Les efforts internes que crée le bois dans l'arbre pendant la

différenciation cellulaire sont de l'ordre de 10 MPa, soit l'équivalent d'une charge de 100kg par cm² de bois (Fournier, et al., 1990).

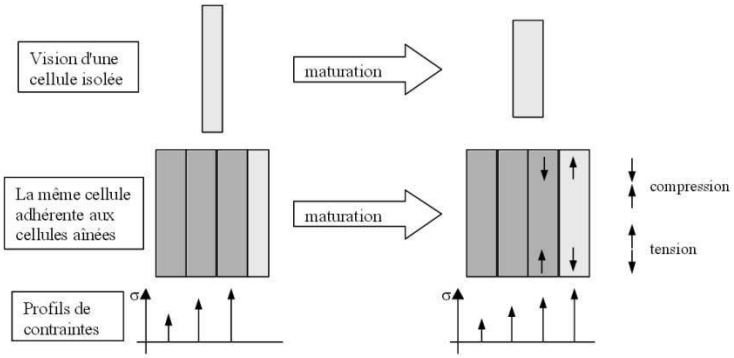


Figure 6 : Principe de la mise en contrainte des cellules lors de leur maturation.
Source : Clair, 2001.

Le profil des contraintes résiduelles dans un arbre idéal est symétrique de révolution et varie depuis la moelle (où il y a une forte compression axiale) jusqu'à l'écorce où il y a une tension axiale (Figure 7a). Cette distribution des contraintes dans l'arbre est très favorable à son maintien et accroit sa résistance aux sollicitations en compression pour lesquelles l'arbre est moins résistant (en raison de la structure du bois formée de fibres creuses, la résistance en traction est au moins deux fois plus élevée qu'en compression, à cause du flambement des parois). Dans le cas d'une flexion de la tige avec le vent par exemple, la face supérieure résiste sans difficulté à l'augmentation de tension et la face inférieure au lieu de se trouver comprimée se retrouve en moindre tension. L'arbre utilise ainsi son matériau constitutif dans sa meilleure plage de sollicitation. Il peut aussi créer un niveau de contrainte différent entre deux faces d'une tige penchée (Figure 7b) pour s'adapter aux conditions locales (recherche de la lumière par exemple)

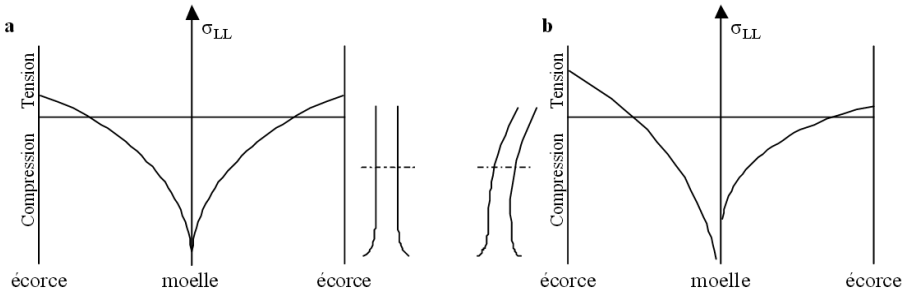


Figure 7 : Schématisation des contraintes dans a) un arbre droit équilibré ; b) un arbre penché.
Source : Clair 2001.

b) Bois de tension

La mise en place d'un niveau « normal » de contrainte ne suffit pas toujours au maintien de l'arbre dans le cas de situations plus extrêmes. Selon un processus similaire, l'arbre est capable de réagir à des sollicitations plus importantes telles qu'une forte inclinaison accidentelle due à un vent violent, ou un déséquilibre induit par la

disparition d'une branche de gros diamètre, en générant des contraintes différentes, d'un niveau exceptionnel, sur les deux faces de la tige. Ces contraintes sont générées par des bois qualifiés de bois de réaction.

Chez les feuillus, le bois de réaction est appelé bois de tension et se forme unilatéralement sur les parties supérieures du tronc devant se redresser et des branches devant garder une forte inclinaison. L'asymétrie entre les tensions très importantes du côté supérieur de la tige induites par la présence de bois de tension et les tensions normales de l'autre côté provoque le redressement de la tige en ce point (Figure 8) ou évite l'affaissement de la branche sous l'effet de l'accroissement des masses (Alméras et Fournier 2009). La forte contrainte de tension, rendue possible grâce à la forte rétraction axiale des cellules de bois de tension, est un cas extrême de contrainte de maturation, mis en place par l'arbre. Le processus d'épaississement de la paroi (maturation) dans le cas des fibres de bois de tension subit des changements importantes au niveau de la structure et de la composition chimique de la paroi secondaire. Pour environ la moitié des espèces feuillues, ces changements se manifestent par le remplacement de la couche S3 et de tout ou partie de la S2 par une couche non lignifiée appelée couche gélatineuse (couche G) (Clair et al., 2006). La présence de bois de tension à couche G dans le bois n'est pas anodine et a des conséquences sur les propriétés du bois telles qu'une forte augmentation du retrait longitudinal au séchage sensiblement plus élevé (Clair et al., 2003 , Coutand et al., 2004).

L'énergie élastique totale dans une tige, due aux forces de tension et de compression accumulées depuis l'état juvénile jusqu'au moment de la coupe, peut être très élevée chez certaines espèces, qualifiées alors de « nerveuses ». Lors de la coupe sur pied, la libération soudaine de cette énergie par redistribution des contraintes dans l'arbre peut entraîner jusqu'à l'éclatement du tronc dans le cas d'espèces à la fois très tendues et de droit fil comme le wapa (Eperua falcata). Cette nervosité du tronc est un défaut rédhibitoire en matière de valorisation des arbres, car il est difficilement récupérable s'il est trop intense. Néanmoins, des méthodes telles que la recouvrance hygrothermique ou des techniques spécifiques de coupe permettant une libération progressive des contraintes dans l'arbre ont montré de bons résultats (Okuyama et Yamamoto notamment). Dans la plupart des cas, la présence de bois de tension dans l'arbre est ponctuelle et les contraintes de maturations restent modérées, ce qui présente alors peu de problèmes de ce type lors de l'exploitation des futs, si ce n'est un aspect localement pelucheux à la coupe dans le plan transversal pour certaines espèces comme les peupliers.

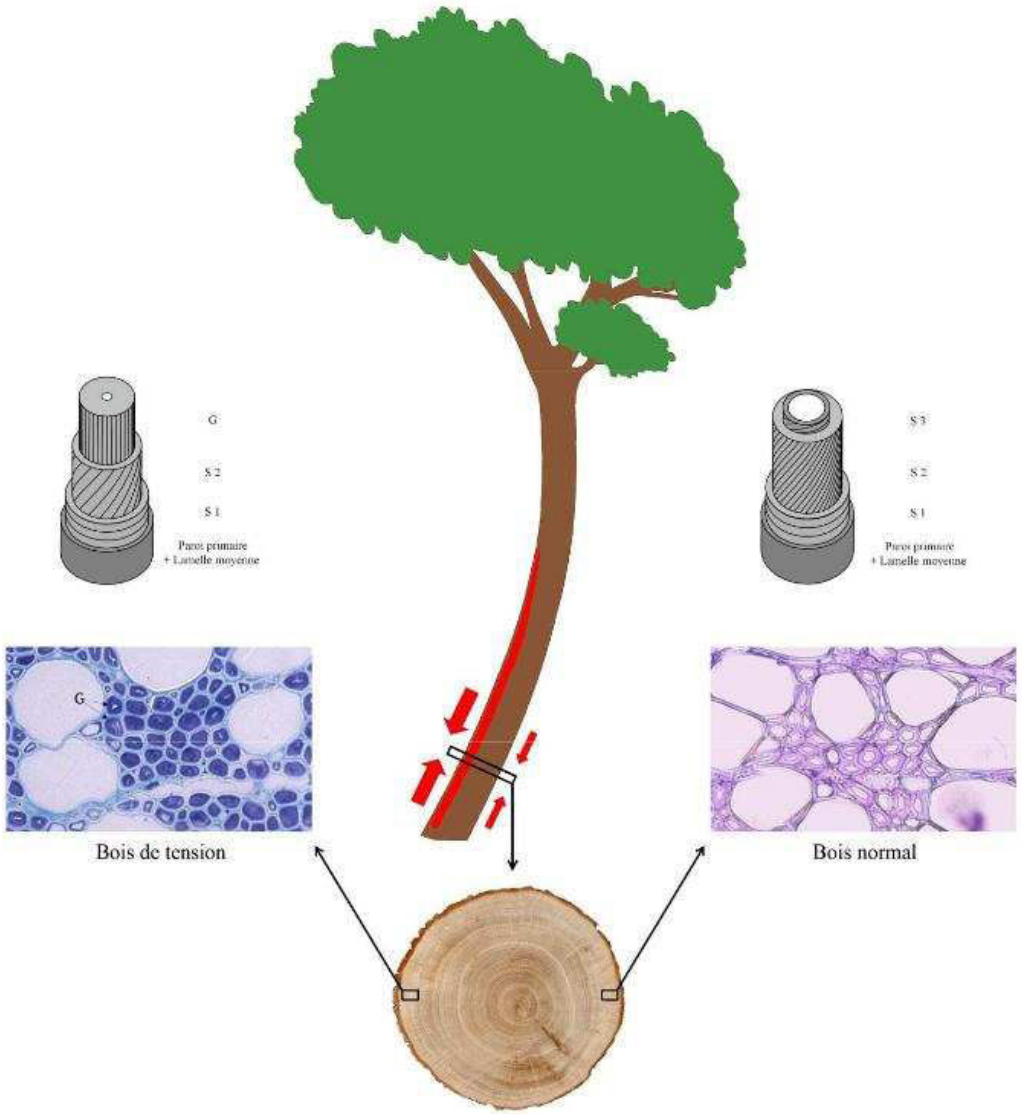


Figure 8 : Comparaison anatomique entre le bois de tension et le bois normal chez un arbre en situation de redressement. Source : adapté de Sassus (1998) et Clair (2001).

c) Asymétrie de croissance

Plus fréquente chez les résineux que les feuillus, la dissymétrie de contrainte de maturation entre deux faces s'accompagne parfois d'une croissance radiale excentrée, notamment dans les cas extrèmes. Ce phénomène accentue le différentiel forces créées entre les deux faces et donc le couple de réaction. A déformation de maturation égale, une plus grande surface créée produit une force de tension plus élevée. L'augmentation du bras de levier accentue l'effet sur le couple de réaction. Les mécanismes de bois de tension et d'excentrement de la moelle agissent en synergie pour maximiser l'efficacité du redressement de la tige dans le cas d'un déséquilibre (Alméras et al 2005). Le système final de contrôle de la posture est ainsi basé à la fois sur les propriétés du bois

et sur la géométrie de la section transversale du tronc. Il est alors possible d'imaginer que l'asymétrie de croissance seule, sans modification de la qualité du bois, puisse générer une courbure, et donc, maintenir ou contrôler la posture (Dassot, 2013).

4.3.3 Aubier - duramen

La duraminisation ou formation du bois de cœur est la dernière étape de la formation du bois associée à la mort programmées des parenchymes, acteurs de cette dernières évolution (Hillis, 1972). Au cours de ce processus, le matériel de réserve disparait et contribue à la biosynthèse des métabolites secondaires qui confèrent au bois, dit parfait, des propriétés technologiques dont la plus recherchée est la résistance aux agents de dégradation biologiques (Filippis & Magel, 1998) Le duramen, quand il est très différencié, représente 90% de la valeur commerciale de la grume autant pour son utilisation en tant que bois d'œuvre que pour les composés chimiques qu'il contient. La mort des parenchymes et la biosynthèse des extractibles au cours de ce processus ont des conséquences sur les propriétés physiques, mécaniques et acoustiques du bois tels que le retrait au séchage (Adamopoulos, 2002 , Hernández&Almeida, 2007 , Lehnebach, 2013) et l'amortissement (Brémaud et al., 2011, Ono&Norimoto, 1983).

4.3.4 Inclinaison du fil

L'organisation des microfibrilles de cellulose au sein de la paroi végétale impacte la rigidité et le retrait du bois (voir Chapitre 4.2). Ce n'est cependant pas le seul paramètre d'ordre géométrique qui influe sur les propriétés physico-mécaniques du bois.

Le bois est composé en grande majorité de fibres, cellules tubulaires très élancées généralement dans la direction axiale de l'arbre mais pouvant également être inclinées par rapport à l'axe de la tige, selon un angle dont l'intensité et la variation au sein de l'arbre dépend de l'espèce considérée. Un grand nombre d'arbres en forêt guyanaise développent la stratégie du contrefil, qui se traduit localement par une variation cyclique de l'angle du fil sur le rayon (Figure 9). D'après Hernandez et Almeida (2003), 75% des 258 arbres tropicaux analysés possèdent du contrefil. L'origine de l'inclinaison du fil reste aujourd'hui peu claire. Les principales théories avancées citent un défaut d'alignement des cellules dans le cas d'un cambium étagé qui se répercuterait sur les autres alors progressivement décalées (Détienne, 1979); une intrusion tangentielle lors de la division périclinale des cellules modifiant leur orientation (Kojs et al., 2004) ; ou encore un fort AMF générant un effort de cisaillement sur les cellules et ainsi leur inclinaison (Schulgasser&Witztum, 2007). Les conditions permettant l'observation de ces différents cas sont toutefois très spécifiques, et expliquent l'observation de fil incliné mais pas toujours celle de contrefil.

La présence de contrefil est une caractéristique recherchée pour son aspect esthétique. Sur le plan radial, on observe des différences de réflexion et d'absorption de la lumière dues à l'inclinaison des fibres formant plusieurs bandes plus ou moins brillantes. On parle alors de « bois rubanés », très recherché en ébénisterie

(comme l'acajou ou le satiné rubané). Cet angle changeant des fibres au sein de l'arbre induit néanmoins une hétérogénéité supplémentaire au sein de la pièce de bois dont l'homogénéité est alors variable selon le plan de coupe.

Les arbres de certaines espèces peuvent aussi développer un fil ondulé lui aussi recherché pour ses conséquences esthétiques sur le bois (livre « Wood characteristics » de Richter chez Springer 2015) ou pour un plus fort amortissement acoustique (sycomore ondé pour les caisses d'instruments à corde).

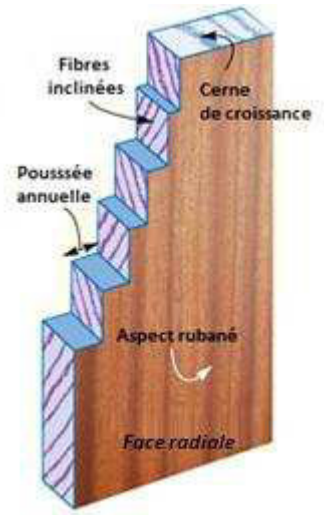


Figure 9 : Observation de la variation de l'angle des fibres de bois sur le rayon dans le cas de bois contrefilé. Chaque cerne de croissance est caractérisé par un angle spécifique des fibres relativement à l'axe du tronc. Source : http://www.popularwoodworking.com

5. Espèces étudiées

5.1 Identification de deux espèces singulières

L'effort expérimental et la mise en place de bases de données en Guyane au cours des dernières années a permis de caractériser la croissance ainsi que les propriétés technologiques de très nombreuses essences locales. Les deux bases principales sont celles de Guyafor qui renseigne les caractéristiques liées au développement des espèces, et la base des propriétés technologiques du CIRAD :

- Base de données Guyafor

Guyafor est un réseau de dispositifs forestiers permanents installés en Guyane Française. Il est dédié à l'étude à long terme de la dynamique forestière et de la biodiversité. Ce réseau est cogéré par des organismes de recherche (CIRAD et CNRS) et par le gestionnaire des forêts guyanaises (ONF). Outre l'acquisition de connaissances sur le fonctionnement des forêts tropicales humides, il fournit les bases scientifiques permettant de définir les règles de gestion durable des forêts guyanaises. Il a pour principaux objectifs de comprendre l'organisation structurale et floristique le long de gradients environnementaux et de décrire la dynamique forestière à long terme des forêts

naturelles et exploitées. Tous les arbres des différentes parcelles forestières sont mesurés régulièrement, donnant alors accès au taux de croissance annuel moyen de chaque espèce.

- Base de données technologique du CIRAD

La collection de bois du CIRAD, ou xylothèque (du grec xulon, "bois"), est composée essentiellement d'espèces donnant des arbres de plus de 10 cm de diamètre et poussant sous les climats tropicaux. Elle possède environ 35 400 spécimens représentant 8 420 espèces, 2 155 genres et 235 familles botaniques. Une partie de cette collection a permis la mise en place d'une base de données technologiques dans l'objectif de caractériser la diversité des propriétés du bois des espèces tropicales. De nombreuses mesures physiques et mécaniques et analyses de durabilité naturelle ont ainsi été réalisées sur un nombre important d'espèces (1044), permettant leur classification technique en termes d'usage et de qualité. Cette base de données renseigne les caractéristiques de 207 espèces guyanaises.

Le croisement des deux bases de données permet de comparer les traits de croissance et les propriétés technologiques du bois pour les 102 espèces communes aux deux bases afin d'identifier une sélection préliminaire d'espèces intéressantes pour la plantation au regard du cahier des charges établi précédemment (voir Chapitre 2.2). La densité à 12 % (densité du bois pour une teneur en eau de 12 %) est un paramètre couramment utilisé et fortement lié aux autres propriétés du bois.

On sélectionne donc la densité à 12 % médiane par espèce comme le paramètre représentatif de la qualité du bois. Pour décrire la rapidité de développement d'une espèce, le taux de croissance semble à priori être l'outil adapté. Néanmoins, cet indicateur ne permet pas de différencier les individus dont la croissance est très élevée dans les premières années puis moyenne des autres individus puisqu'il est calculé en moyennant le taux de croissance de tous les individus de l'espèce, qui correspondent à des stades ontogéniques différents. Réaliser une moyenne sur toute la base de donnée est biaisé puisque la croissance des jeunes stades est dissimulée par les faibles taux de croissance des arbres plus âgés voir sénescents. Nous avons choisi le taux de croissance maximal qui s'est avéré être le meilleur marqueur des capacités de croissance d'une espèce dans ces jeunes stades. Cet indicateur est calculé à partir de l'ensemble des relevés de croissance annuels pour chaque espèce : le calcul du taux de croissance moyen de chaque arbre sur les 30 dernières années constitue une distribution des taux de croissance pour chacune des espèces. Le taux de croissance relatif maximal de l'espèce correspond au quantile 0, 95 de cette distribution (les 5 derniers % ne sont pas pris en compte de façon écarter les erreurs de mesure). Cet indicateur est celui que l'on prendra en compte pour caractériser la vitesse de développement de l'espèce.

Pour certaines espèces, une forte densité est associée à une faible croissance et inversement (Figure 10). Cette observation va dans le sens des théories de compromis de développement, associant systématiquement espèce à croissance rapide et bois de faible densité. L'espèce guyanaise la plus commune, l'angélique (D. guianensis), suit cette tendance générale et possède un taux de croissance assez faible pour une densité moyenne. C'est le cas de la majorité des espèces commerciales guyanaises. Mais il existe aussi un certain nombre d'espèces dont le fort taux de croissance ne semble pas impacter la densité C'est le cas de la Bagasse, (Bagassa guianensis) et du

Cèdre Sam (Cordia alliodora), deux espèces dont le comportement singulier est contradictoire avec la théorie du compromis de développement. La suite de cette étude se focalisera sur l'étude de ces deux espèces, pour comprendre leur fonctionnement mais aussi décrire avec précision leurs propriétés.

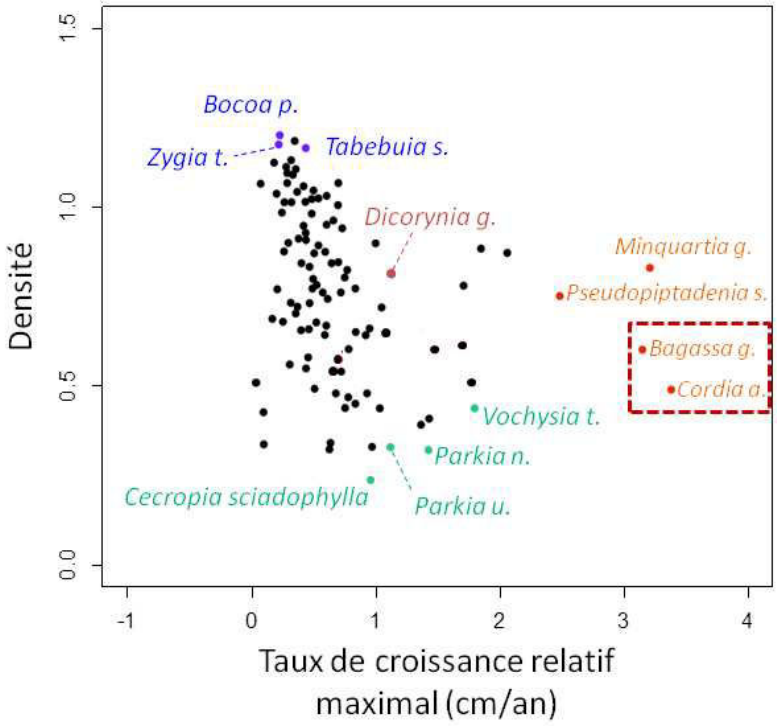


Figure 10 : Influence de la croissance maximale en diamètre sur la densité à 12 % chez 102 espèces guyanaises. Les résultats sont issus du croisement des bases de données de croissance (Guyafor) et technologique (Base de données CIRAD).

5.2 La Bagasse, Bagassa guianensis Aubl.

Cette essence est aussi connue sous le nom de « tatajuba », qui est son appellation commerciale. On la trouve également sous le nom de « bagaceira », « amarelo » ou « amapa-rana » au Brésil, « kaw-oedoe » ou « jawahedan » au Surinam, « cow-wood » au Guyana ou encore « odun » chez la communauté bushinengue guyanaise, pour qui cette espèce est sacrée.

B. guianensis est une espèce de la famille des Moracées. C'est un arbre décrit comme pouvant atteindre de grandes dimensions. Son tronc ne présente pas de contreforts mais est évasé à la base par le départ de grosses racines. Son écorce externe est de teinte grise à brune et présente de nombreuses petites taches blanches et verdâtres. Lorsqu'une entaille est effectuée dans le tronc, une quantité abondante de latex blanc poisseux exsude de la blessure. Le houppier se situe dans la strate supérieure de la canopée chez les arbres mûrs et est davantage développé verticalement qu'en strates horizontales. Les feuilles sont simples, opposées, groupées au niveau de l'apex et anisophylles, c'est-à-dire que la morphologie des limbes varie entre plusieurs formes principales : sur le

même individu, les feuilles peuvent être entières ou trilobées. Les fruits sont ronds de la taille d'une orange, vert-orangés une fois arrivé à maturité, et leur dissémination en Guyane est assurée en partie par l'activité des singes hurleurs roux (Alouatta seniculus) (Julliot&Sabatier, 1993).

Figure 11 : Houppier d'un individu de bagasse de 15m de haut, situé sur la piste de Combi, aux alentours de Sinnamary.

Figure 12 : Ecorce et fruits de bagasse.

Figure 13 : Exsudation de latex blanc et poisseux juste après la découpe d'un fût de bagasse.

L'aire de répartition de B. guianensis est limitée. On trouve seulement cette espèce au Guyana, au Suriname, en Guyane française et au nord du bassin amazonien brésilien (états de l'Amapa, du Para, du Maranhão et de Roraima, et quelques individus de façon plus éparse dans les états du Mato Grosso et de Rondônia). Selon les inventaires forestiers réalisés en Guyane par l'ONF au cours des dernières années, les individus de B. guianensis représentent moins de 1 % des identifications en forêt marécageuse et en forêt primaire (Guitet, et al., 2014). La ressource locale vis-à-vis de cette essence est clairement très faible en forêt primaire. Toutefois, parmi les 32 herbiers de bagasse disponibles en Guyane, on trouve 11 individus aux Nouragues, 2 au mont Tumuc Humac et 3 à la Montagne pelée, indiquant la présence de quelques individus en forêt primaire malgré tout.

Les propriétés technologiques du bois de bagasse sont appréciées et cette espèce est classée, selon les désignations de l'ONF, au sein de la classe tarifaire IV parmi les « bois d'usage noble, de qualité technologique reconnue, utilisables sans traitement » au même titre que le Wacapou (Vouacapoua americana) et l'Ebène Verte (Tabebuia serratifolia) par exemple. C'est pourquoi malgré sa très faible représentation en forêt naturelle, B. guianensis fait partie des essences exploitées en Guyane. Cette espèce est systématiquement prélevée par les exploitants lorsqu'elle se trouve sur une parcelle bien que le nombre de tiges soit faible en comparaison aux autres essences exploitées (Tableau 1).

Tableau 1 : Evolution de la production annuelle de bagasse entre 2010 et 2014 en comparaison aux productions des trois espèces commerciales majeures guyanaises : l'angélique, le gonfolo rose et le grignon franc.

		Productions annuelles (m3)				
Nom vernaculaire	Taxon	2010	2011	2012	2013	2014
Angélique	*Dicorynia guianensis*	30 734,16	34 663,39	33 184,91	43 935,32	37 128,19
Gonfolo rose	*Qualea rosea*	9017,78	10 713,57	6 875,65	4 437,18	5 739,05
Grignon franc	*Sextonia rubra*	5 482	5 852	5 113	5 517	4 817
Bagasse	***Bagassa guianensis***	**220,16**	**201,06**	**114,94**	**255,16**	**174,47**

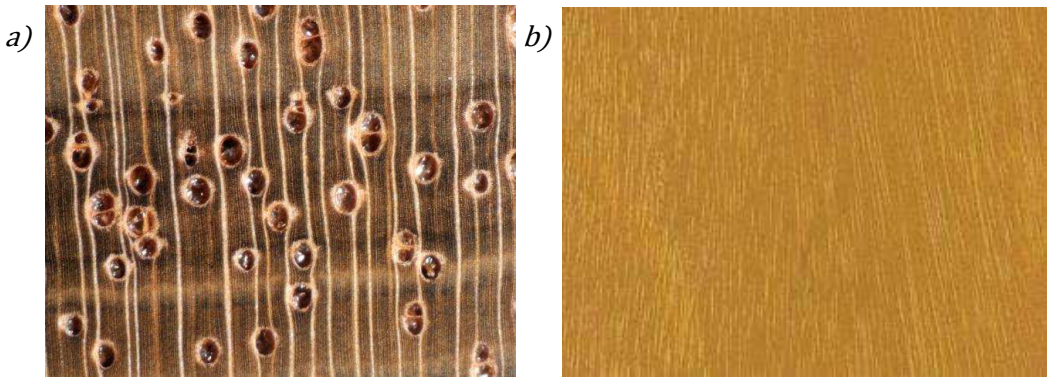


Figure 14 : Plan ligneux et aspect du bois de la bagasse.
a) Observation du plan ligneux de la bagasse sur un coupe macroscopique transversale (x10, source : xycol.net) ; b) aspect du bois de bagasse sur une coupe tangentielle (Source : Institut technologique du Brésil).

5.3 Le Cèdre Sam, Cordia alliodora (Ruiz & Pavon) Oken

Cordia alliodora, est une espèce tropicale de la famille des Boraginaceae. Native d'Amérique latine, sa répartition géographique s'étend du Mexique en Argentine (Figure 15). Il s'agit de l'espèce ayant la plus large aire de répartition au sein du genre Cordia ce qui justifie le grand nombre d'appellations qui lui sont attribuées. Son nom commercial est « laurel », tandis que les anglophones emploient plutôt le terme de « Salmwood » (Johnson&Morales, 1972). En Colombie il désigné sous les noms de « solera », « canalete de humo » ou encore « laurel negro ». En Guadeloupe et en Martinique on parle de bois de rose ou encore bois cyprès. En Guyane française on connait le Cordia alliodora sous le nom de « cèdre-sam ».

C. alliodora est décrit comme étant capable de croissance rapide, et ce dès les plus jeunes stades de son développement (Boshier&Lamb, 1997, Johnson&Morales, 1972). D'allure élancée, son tronc est fin, long et cylindrique, généralement dépourvu de branches sur 50 à 60 % de sa hauteur, et surmonté d'un houppier étroit. La couleur de l'écorce est verte à grise chez les jeunes individus et devient plus foncée au fil du temps, avec l'apparition de fissures verticales caractéristiques à maturité. Les gros troncs possèdent souvent des contreforts, qui ne dépassant toutefois pas les 1 à 1,5 mètres de hauteur.

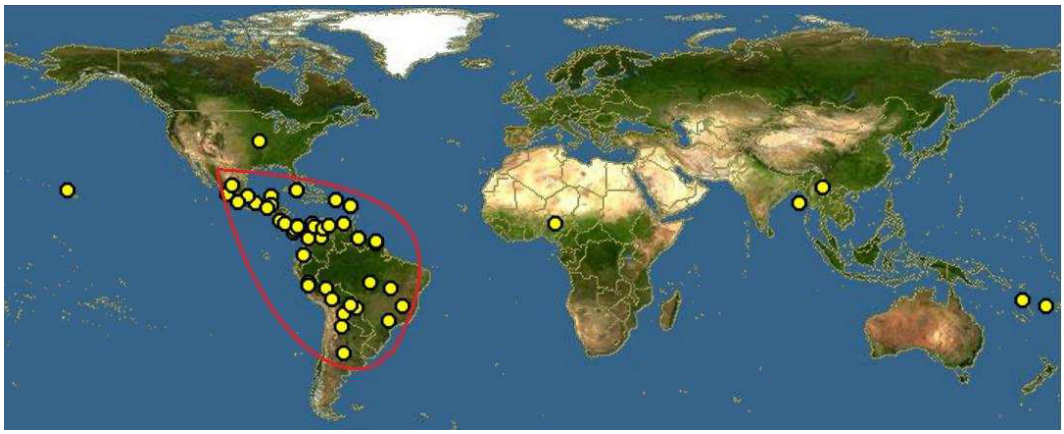


Figure 15: Répartition mondiale du Cordia alliodora (Ruiz & Pavon) Oken.
Le trait rouge délimite l'aire de répartition naturelle. En dehors de cette zone l'espèce a été introduite.

Les feuilles sont simples, pétiolées, et alternes. Les nœuds des branches et des rameaux les plus récents présentent des boursouflures caractéristiques des plantes myrmécophiles (plantes qui constituent un habitat pour les fourmis), appelées domaties dont les principales occupantes au sein de son aire de répartition naturelle sont les fourmis de l'espèce Azteca longiceps (Greaves&McCarter, 1990). Les inflorescences comportent entre 50 et 3000 fleurs. Le fruit est sec, fibreux, fin et de forme ellipsoïde.

C. alliodora, malgré sa grande répartition et l'intérêt que lui portent certains pays limitrophes, est une essence peu connue en Guyane. En Amérique centrale et notamment au Costa Rica et au Panama, cette espèce est largement utilisée en agroforesterie et la plupart de ces projets rapportent l'intérêt de l'utilisation de cette espèce en plantation mixte avec le café.

Figure 16 : Individu de cèdre sam dominant un peuplement forestier proche du bourg de Saül et botaniste corse égaré.

Figure 17 : Ecorce d'un individu mature et jeune plant de cèdre sam originaire de Saül.

Figure 18 : Plantules de cèdre sam rencontrées aux abords du belvédère de Saül.

En Guyane, le cèdre sam est pourtant absent de la filière bois locale comme des inventaires forestiers et suscite peu l'intérêt de la communauté scientifique. Seulement six spécimens originaires de la Guyane française sont répertoriés à l'herbier de Cayenne (IRD). Cinq d'entre eux sont originaires de la commune de Saül (Figure 19). C'est donc autour de Saül que l'espèce semble la plus accessible. Les habitants de ce village sont les seuls à utiliser cette espèce et à en connaître les propriétés. L'église du village Saint-Antoine-de-Padoue du bourg, aujourd'hui classée patrimoine historique de la Guyane est construite en cèdre sam, nom commun d'ailleurs attribué à l'espèce par cette même communauté.

Pendant longtemps, l'existence de cette espèce à Saül a été attribuée à son introduction par les immigrés en provenance de Sainte Lucie à l'origine de la création du village à la fin du 19ème siècle. Une récente étude de la génétique de l'espèce a permis de mettre en évidence que le C. alliodora se serait dispersé depuis le bassin amazonien vers le Nord, jusqu'au Mexique et même dans les Caraïbes de façon naturelle (Rymer et al., 2013). La diversité génétique des échantillons prélevés à Saül met en évidence un patrimoine génétique territorial propre. C. alliodora serait donc une espèce locale, et les individus de Saül seraient bien originaires ou endémiques de Guyane française.

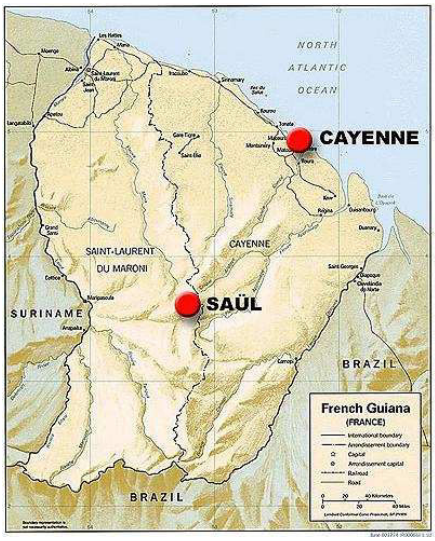


Figure 19 : Position géographique du village de Saül en Guyane française.

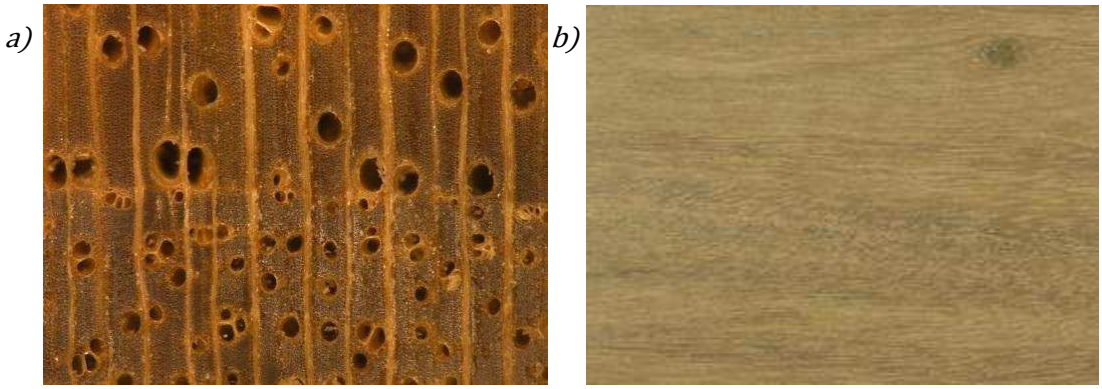


Figure 20 : Plan ligneux et aspect du bois du cèdre sam.
a) Observation du plan ligneux du cèdre sam sur un coupe macroscopique transversale (x10, source : Ferreira, 2013) ;
b) aspect du bois du cèdre sam sur une coupe tangentielle (Source : http://www.rarewoodsandveneers.com).

CHAPITRE 2

CHAPITRE 2

Description d'une stratégie de croissance singulière au service d'un développement rapide et durable chez B. guianensis et C. alliodora.

1. Introduction

Bagassa guianensis et Cordia alliodora se distinguent des autres espèces par leur aptitude à produire du bois de densité moyenne, supposant ainsi des propriétés technologiques standard, malgré leur fort taux de croissance. Cette information préliminaire, issue du croisement des bases de données existantes relatives à la croissance et aux propriétés des essences locales, est en opposition avec les théories usuelles quant au développement de l'arbre qui associent communément l'investissement en croissance à un compromis sur les propriétés technologiques du bois. Ces deux espèces peuvent ici être considérées comme deux contre exemples et sont en cela intéressantes pour plusieurs raisons : tout d'abord parce que leur existence permet d'élargir encore un peu le spectre des stratégies de croissance au sein du règne végétal ; mais aussi parce que la description de leur développement fournira de nouvelles clés de compréhension quant aux liens existants entre production de matière ligneuse et conditions de croissance.

Apporter des éléments de réponse à la question « comment ces deux espèces parviennent-elle à allier vitesse de croissance et pérennité ? » suggère dans un premier temps d'être capable de décrypter leur développement et d'en comprendre les différentes phases. Cette tâche n'est pas évidente, mais l'arbre laisse plusieurs indices au cours de sa mise en place, indices qui, petit à petit, permettent de reconstituer son histoire et de comprendre finalement les choix qui ont été faits quant au type de bois produit au cours des différentes phases de sa vie. L'étude des cernes de croissance est en ce sens un outil efficace et permet d'observer précisément les accroissements cycliques de l'arbre en lien avec les propriétés du bois. Néanmoins en milieu tropical, leur identification ainsi que leur annualité n'est pas systématiquement garantie. Pour cette raison, il est également nécessaire d'étudier la structure de plusieurs individus de stades ontogéniques contrastés, à l'aide par exemple de descripteurs précis tels que les traits architecturaux. La première partie de ce chapitre visera à définir le développement général des deux espèces en se basant sur ces observations.

La croissance est fonction des conditions environnementales et est supportée par une production de bois variable au cours de la vie de l'arbre. L'arbre est capable d'adaptation et le type de bois produit à un instant t est conditionné par les informations relatives au milieu et au développement de l'arbre à l'instant t-1. L'échelle de temps relative à cette adaptation peut être très rapide. La suite de ce chapitre cherchera donc à identifier quels sont les traits spécifiques du bois qui sont liés à la croissance de l'arbre et dans quelle mesure ils participent à la stratégie de croissance de l'espèce. Pour ce faire, diverses propriétés seront analysées telles que l'infradensité, le bois de réaction, les performances photosynthétiques, l'angle des fibres du bois dans l'arbre, etc. toujours avec

pour objectif de dresser un parallèle entre la variabilité de ces traits et le développement de l'arbre, dans un contexte de stratégie de croissance propre à l'espèce mais aussi d'adaptation au milieu.

Pour comprendre le mode de développement de B. guianensis et C. alliodora, nous proposons dans un premier temps de décrire l'architecture, la croissance radiale et la production de duramen d'individus de stades ontogéniques différents pour identifier les différentes étapes de leur croissance. Dans un second temps, l'évaluation des contraintes de maturation et du bois de tension dans l'arbre permettront d'identifier les différentes techniques mises en œuvre par ces deux espèces pour contrôler leur trajectoire au long de leur croissance. Finalement, nous nous intéresserons à l'évolution de la densité du bois, de son organisation macroscopique (le contrefil) et de sa microstructure (l'angle de micro fibrilles) au cours de l'ontogénie. Le chapitre qui suit décrit les méthodologies qui ont été utilisées pour effectuer ces mesures avant de présenter et discuter les résultats obtenus.

2. Description du développement et des stratégies spécifiques de croissance des deux espèces

L'étude de l'architecture de l'arbre permet de retracer son développement au cours du temps. Comprendre quelles sont les différentes étapes de l'installation d'un arbre au sein de la canopée permet de caractériser la stratégie de croissance de l'espèce. En ce sens, la production de matière ligneuse varie quantitativement mais aussi qualitativement au cours du développement de l'arbre. Cette plasticité est à l'origine de la grande diversité des stratégies de croissance observée parmi les espèces tropicales. Le potentiel de modification des propriétés du bois mis en place au cours du temps permet à l'arbre d'adapter sa croissance aux conditions environnementales à tout instant. Ce cortège de caractéristiques, depuis l'architecture générale de l'arbre jusqu'au type de paroi cellulaire en passant par les capacités photosynthétiques des feuilles, permet de qualifier le mode de développement de l'espèce, de comprendre quelles stratégies sont mises en place par l'arbre pour y parvenir et de connaitre les performances d'une espèce en terme de volume de bois produit.

2.1 – Méthodologie

2.1.1 – Choix du matériel végétal

Afin de couvrir au mieux la variabilité naturelle des deux espèces retenues, nous avons cherché à établir un échantillonnage :

- couvrant une large diversité de diamètres pour décrire la morphologie d'individus de stades ontogéniques différents. Un échantillonnage contrasté, depuis la jeune tige jusqu'à l'individu mature, donne accès à l'évolution des paramètres architecturaux tout au long du développement de l'arbre ;
- observant plusieurs cas de figure relatifs aux conditions de croissance. De cette façon, l'échantillonnage final n'est pas faussé par un critère de sélection favorisant uniquement les individus dominants et discriminant les tiges ayant poussé dans des conditions plus difficiles ;
- sur plusieurs sites de prélèvement, toujours dans l'optique d'obtenir un échantillonnage contrasté.

Les données à disposition dans la bibliographie, les herbiers disponibles en Guyane, ou encore les localisations des prélèvements et prospections effectuées lors d'inventaires, indiquent une faible abondance de ces espèces en forêt primaire. Une première phase de prospection a permis de confirmer cet état de fait. Le choix de la zone de prélèvement est ainsi restreint par les conditions de croissance préférentielles de ces deux espèces de pleine lumière : on trouvera majoritairement les individus de Bagassa guianensis et de Cordia alliodora en bord de piste, dans des forêts secondaires, en zone dite anthropisée, i.e. résultant de l'ouverture du milieu par l'homme et favorisant leur développement.

Les individus de Bagassa guianensis ont été prélevés autour de quatre sites principaux : (1) en bord de route, en face du site expérimental de Paracou ; (2) sur la piste de Pointe Combi ; (3) à l'entrée de la piste des plantations du CIRAD ; (4) à l'entrée de la piste de Pointe Combi. Une rondelle issue d'un individu supplémentaire provenant de Saül est utilisée pour l'étude du gradient radial de densité et de contrefil dans l'arbre. La gamme des diamètres couverte par l'échantillonnage s'étend de 13 à 55 cm. Malgré le choix de prélever des individus aussi bien dominants que dominés, la majorité des fûts sont droits et les arbres dominants. Certains sont néanmoins enlianés ou présentent des marques de traumatismes antérieurs.

Les individus de Cordia alliodora ont été échantillonnés dans la région de Saül, village situé dans l'intérieur des terres, au sein de la zone de libre adhésion du Parc Amazonien de Guyane. Les individus ont été prélevés selon trois sites: (1) en bordure de la piste reliant le bourg à l'aéroport (divisé en 1-A, zone ouverte ; et 1-B, zone très ouverte) ; (2) sur un layon un peu plus éloigné de cette même piste; (3) sur un layon proche du bourg longeant plusieurs habitations. La gamme des diamètres prélevés s'étend de 7 à 47 cm. Des transects exploratoires effectués depuis le bourg de Saül vers la forêt primaire ont permis d'observer la répartition des tiges autour des zones de prélèvement. Quatre jeunes arbres supplémentaires (notés 10, 11, 12 et 13) ont été prélevés pour l'étude dendrochronologique uniquement. La description complète des arbres n'a été effectuée que pour l'échantillonnage principal constitué des 9 premiers individus. L'ensemble des caractéristiques propres à chaque individu prélevé est détaillée en Tableau 2.

Tableau 2 : Caractéristiques des individus prélevés lors de la thèse.
Les individus de C. alliodora prélevés uniquement pour l'étude dendrochronologique sont indiqués en italique.

	Individu	$D_{1.30m}$ (cm)	Lieu de prélèvement (Kourou)	Singularités
Bagassa guianensis	1	29,9	1	
	2	25,1	1	Inclinaison marquée, enliané
	3	29,6	2	Moelle pourrie
	4	20,7	2	
	5	35,0	2	
	6	22,9	2	Roulures sur une face
	7	29,9	2	En fruits
	8	43,6	2	Contraint par un arbre s'appuyant sur le fût
	9	55,4	3	Forte compétition
	10	13,1	4	
	11	13,4	4	

	Individu	D1.30m (cm)	Lieu de prélèvement (Saul)	Singularités
Cordia alliodora	1	27,1	1-A	Inclinaison marquée
	2	23,9	1-A	
	3	15,9	1-B	Enliané
	4	26,1	2	Tordu à 4m
	5	17,2	2	
	6	20,5	2	Rejets, parasites
	7	47,3	3	Forte compétition, parasites dans l'apex
	8	47,4	3	Epiphytes, roulure à la base
	9	27,1	3	Une charpentière morte
	10	*10,3*	*1-B*	
	11	*8,9*	*1-B*	
	12	*6,7*	*1-B*	
	13	*12,6*	*4*	

2.1.2 – Description architecturale

2.1.2.a - Mesures architecturales

Avant abattage, plusieurs indicateurs architecturaux permettent de décrire l'état des individus ainsi que leurs conditions de croissance tels que la présence de fourche, de branches séquentielles (petites branches qui seront élaguées naturellement), de lianes, de branches mortes, le niveau hiérarchique de l'arbre au sein de la communauté et le degré d'ensoleillement. Ces indices permettent de renseigner un indicateur relatif au stade de développement de chaque arbre: l'ASD (Architectural Stage of Development), déterminé selon les critères indiqués en Figure 21.

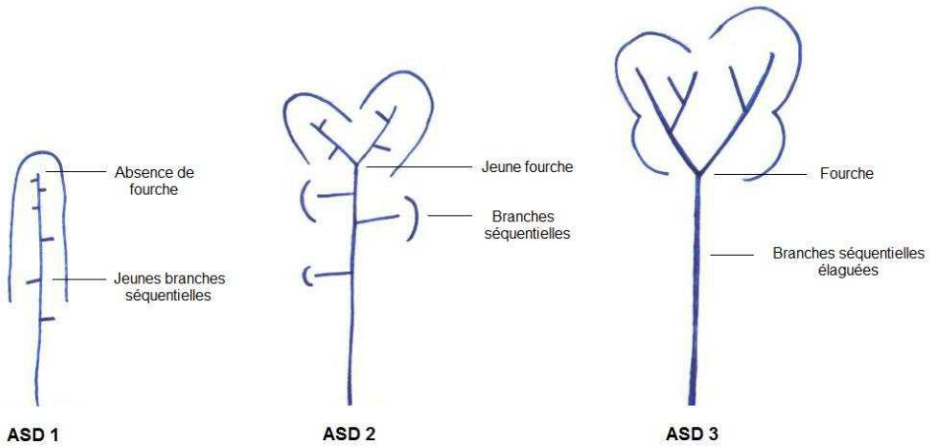


Figure 21 : Critères d'attribution du stade architectural (ASD) pour chaque individu.

Une fois abattu, la hauteur de l'individu est mesurée à l'aide d'un décamètre depuis la souche jusqu'à l'extrémité du houppier en suivant l'axe principal. Ensuite, toute l'architecture de l'arbre est décrite. Le principe de la mesure revient à diviser le tronc et le houppier en de petits segments homogènes que l'on peut caractériser précisément : longueur; diamètre haut ; diamètre bas. Les différents segments sont délimités par des événements de branchaison actuels (départ de branches) ou passés (bourrelets cicatriciels indiquant la présence de branches anciennes naturellement élaguées aujourd'hui, ou « chicots »). A la base de l'arbre et à l'extrémité des branches, les règles suivantes sont appliquées:

- Au niveau des extrémités des branches dans les parties les plus hautes de l'arbre, on considère comme limite de segment un diamètre inférieur à 10 cm. En dessous de ce diamètre, on considère le reste de la structure comme une unité à part entière, que l'on désigne de « cimette », et qui termine chaque extrémité d'axe. Sur ce type d'unité on renseigne un indicateur supplémentaire pour tenir compte de la surface foliaire : le diamètre feuillé de la cimette ;
- Au niveau de la souche, pour éviter une surestimation du volume du tronc, dû à un empattement ou des contreforts par exemple, on considère une première unité depuis la base du tronc jusqu'à hauteur de poitrine (1,30 m), hauteur que l'on considère comme celle à partir de laquelle la forme du fût est régulière.

L'arbre est ainsi découpé en une succession d'unités dont on connait le volume et on peut schématiser numériquement chaque individu pour en analyser l'architecture (Figure 22).

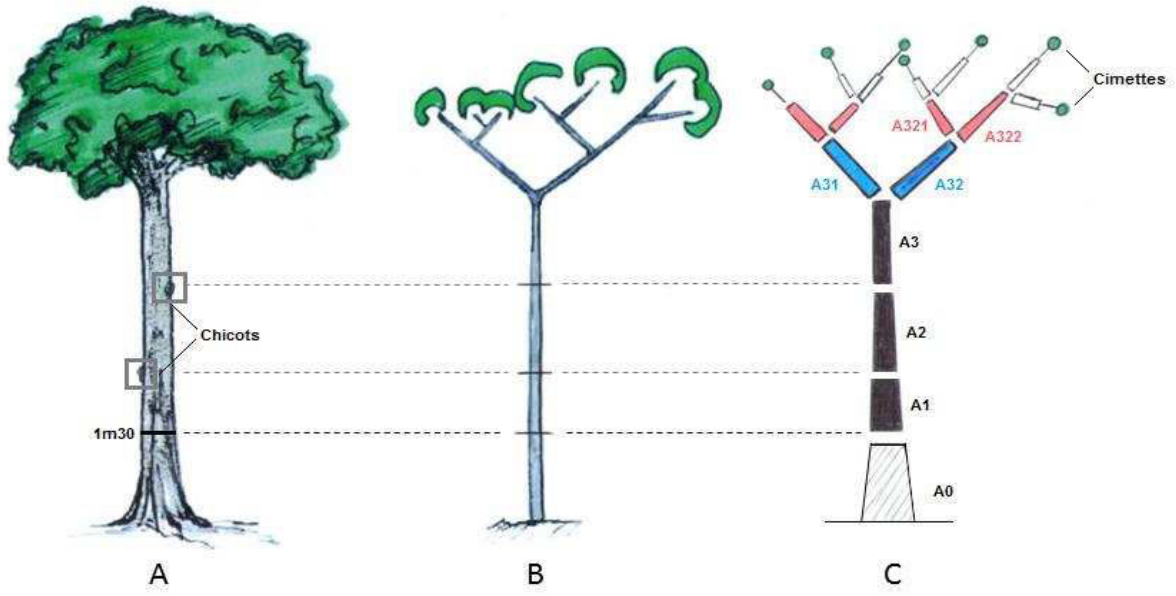
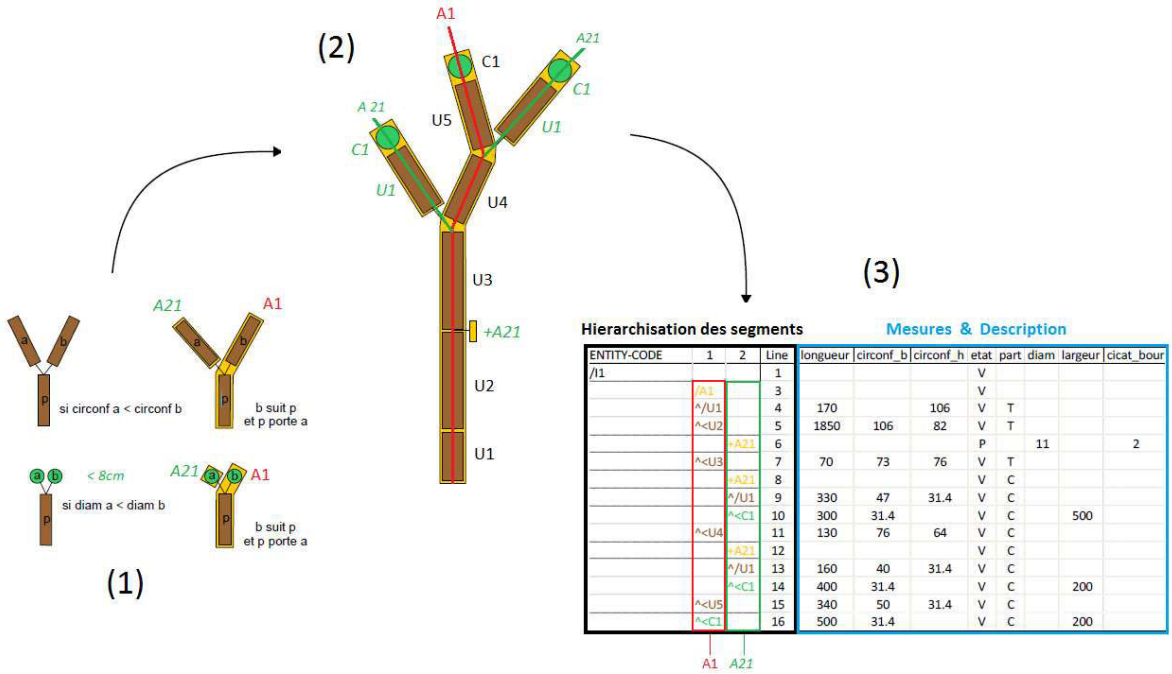


Figure 22: Schéma simplifié du principe de la description architecturale.
A : observations des singularités et de la forme générale de l'individu ; B : définition des axes principaux et segmentation en unités ; C : mesure et classification de chacune des unités

2.1.2.b - Codage MTG (Multi Tree Graph)

Les mesures issues de la description sont codées au format MTG (Godin&Caraglio, 1998). Ce format rend compte de la topologie et de la forme de la plante à diverses échelles et permet l'implémentation de données quantitatives (circonférence haute, longueur, etc…), comme qualitatives (axe vivant ou mort, etc…) pour caractériser chaque segment. Un lot de variables peut être extrait grâce au logiciel AMAPmode (Godin et al., 1997), à l'aide du langage de programmation Python 2.7. La Figure 23 présente un exemple de codage d'une structure simple au format MTG.



ENTITY-CODE	1	2	Line	longueur	circonf_b	circonf_h	etat	part	diam	largeur	cicat_bour
/I1			1				V				
	/A1		3				V				
	^/U1		4	170		106	V	T			
	^<U2		5	1850	106	82	V	T			
		+A21	6				P		11		2
	^<U3		7	70	73	76	V	T			
		+A21	8				V	C			
		^/U1	9	330	47	31.4	V	C			
		^<C1	10	300	31.4		V	C		500	
	^<U4		11	130	76	64	V	C			
		+A21	12				V	C			
		^/U1	13	160	40	31.4	V	C			
		^<C1	14	400	31.4		V	C		200	
	^<U5		15	340	50	31.4	V	C			
	^<C1		16	500	31.4		V	C		200	

Figure 23 : Codage de la structure des arbres au format MTG (Multi Tree Graph).
(1) Règles d'affiliation d'une unité ou d'une cimette à un axe (i.e axe porté ou continuité du même axe) (2) Identifications des axes porteurs et hiérarchisation des segments (3) Codages des données au format MTG. La topologie de l'arbre est codée à l'échelle de l'axe (orange) et de l'unité et de la cimette (marron et vert), la seconde échelle décompose la première. A chaque ligne du code est affilié une série d'attributs (cadre bleu) quantitatifs (e.g. longueur, circonférence) et qualitatifs (e.g. appartenance à la couronne ou au tronc, état (mort, vivant).
Source : Lehnebach, 2013.

2.1.3 - Analyse des rondelles

2.1.3.a - Proportion aubier / duramen

Chaque rondelle est positionnée et photographiée sur un fond noir fixe avec échelle, centrée et orientée selon la marque réalisée à l'aide d'une griffe après abattage. On utilise le logiciel Image J pour effectuer les mesures directement sur les images. Une macro réalisée spécialement pour cette mesure (ANNEXE 1), permet de superposer une grille radiale composée de 18 rayons centrés sur la moelle tous les 20° depuis le repère de la griffe. Les coordonnées des points suivants sont ensuite renseignés : intersection de la grille (i) avec les

transitions duramen/aubier ; (ii) avec les transitions aubier/écorce ; (iii) avec l'écorce externe (pour B. guianensis seulement). (iv) position de la moelle (Figure 24).Ces données permettent le calcul des surfaces et des épaisseurs moyennes propres à chaque type de tissu.

La surface de chaque zone est estimée d'après la moyenne des rayons. Afin de calibrer la méthode, des mesures directes des surfaces d'aubier et de duramen pour un individu composé de 32 rondelles ont permis de comparer les valeurs mesurées aux valeurs calculées (Figure 25). L'erreur moyenne obtenue est de 2.9 % pour l'arbre dont l'excentrement est le plus fort. Cette technique permet dans un temps donné de mesurer un plus grand nombre de rondelles mais induit néanmoins une légère surestimation des surfaces dans le cas de rondelles très excentrées dont on préfèrera effectuer les mesures manuellement, en détourant précisément les surfaces d'aubier et de duramen.

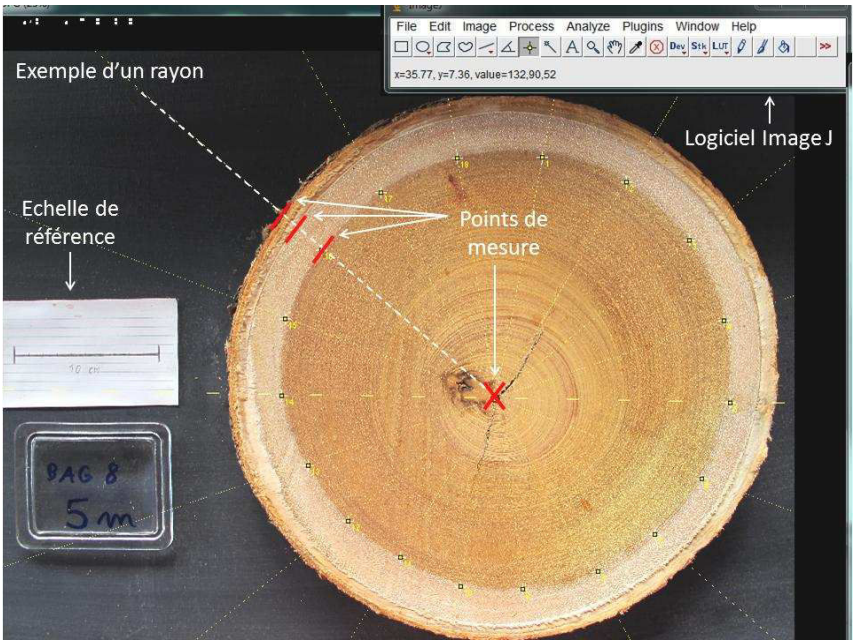


Figure 24 : Mesure des surfaces d'aubier, de duramen et d'écorce sur une rondelle de B. guianensis avec Image J. Après mise à l'échelle et définition manuelle de la moelle, 18 rayons sont générés automatiquement. Les points de croisement entre les rayons et les transitions entre les différents types de bois sont pointés manuellement et les coordonnées sont enregistrées automatiquement.

La mesure des différents rayons permet également le calcul de l'excentrement de la moelle dans les rondelles. Un indice d'excentrement est calculé pour chaque rondelle, en divisant le plus grand rayon par le plus petit. L'excentrement moyen (Exc_{moy}) d'un individu est obtenu en moyennant les excentrements de chacune de ses rondelles. Enfin, pour chaque individu, la proportion d'aubier et de duramen est reconstituée sur toute la hauteur de l'axe principal de l'arbre. Ces mesures donnent accès à la forme globale du fût, au volume de bois total et au volume de duramen exploitable dans le tronc. La différence de ces deux volumes donnera accès à la quantité de bois à valoriser différemment (biomasse énergie par exemple s'il n'y a pas d'usage adapté à ces reliquats).

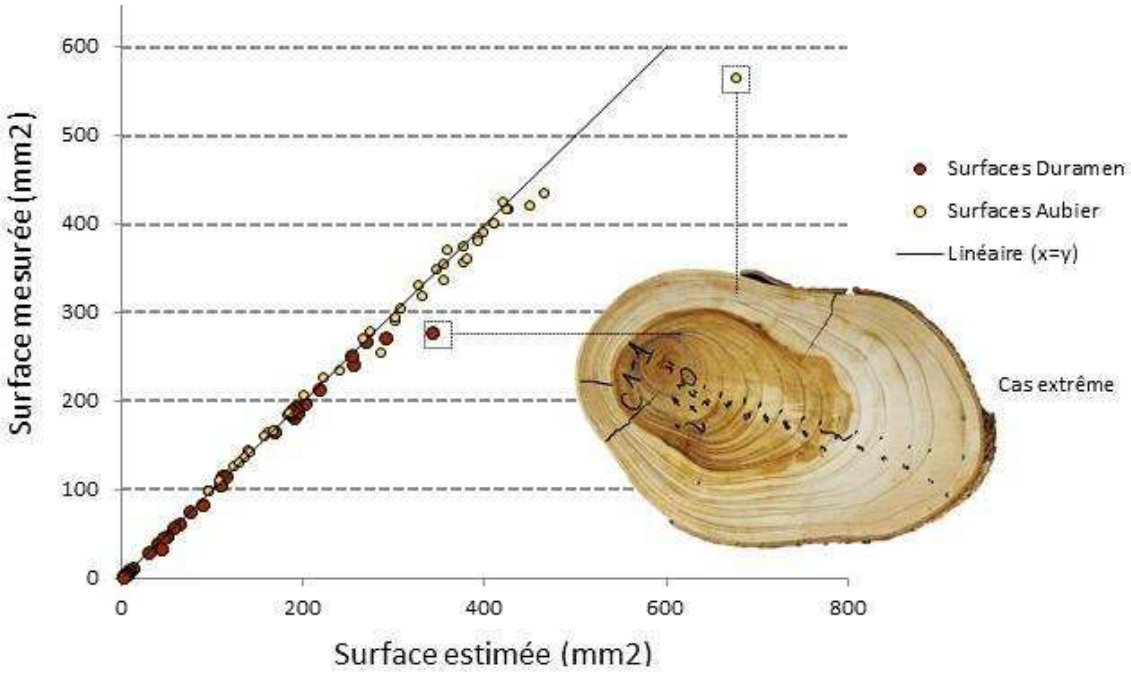


Figure 25 : Comparaison des surfaces d'aubier et de duramen de 32 rondelles mesurées et calculées via Image J. La ligne noire représente la droite x=y. Les deux points encadrés correspondent à un exemple de rondelle très excentrée, pour laquelle la mesure des surfaces d'aubier et de duramen devra être mesurée manuellement.

2.1.3.b -Mesure des cernes

La lecture de cernes en zone tropicale est souvent plus délicate qu'en milieu tempéré. Lorsque les cernes sont visibles (cas de C. alliodora), huit rayons sont tracés sur la rondelle (R1 à R8 sur la Figure 26). Lorsque la présence d'un cerne est établie sur un rayon, la confirmation de son existence n'est confirmée que s'il est observé sur les autres rayons également. Une fois tous les cernes identifiés et la correspondance entre rayons établis, les cernes sont validés et numérotés de l'écorce vers la moelle. Cette méthode permet d'éliminer les « faux cernes » (Figure 27) correspondant à une reprise de croissance intra cycle, liée aux changements de conditions hydriques lors la petite saison sèche en Guyane par exemple (« petit été de mars »), au positionnement très fluctuant entre mars et avril.

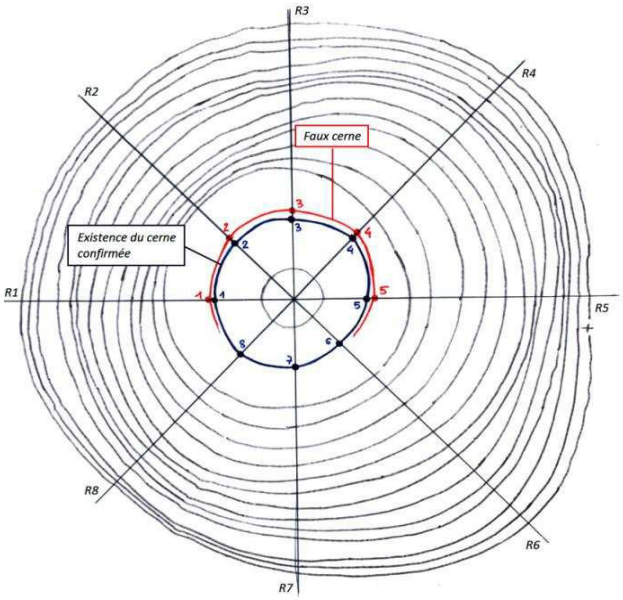


Figure 26 : Identification des cernes de croissance chez C. alliodora.
Le cerne en noir est observé sur chacun des huit rayons. Son existence est donc confirmée. A l'inverse, le cerne en rouge n'est observé que sur cinq rayons. Ce dernier est considéré comme faux cerne, et ne sera pas mesuré.

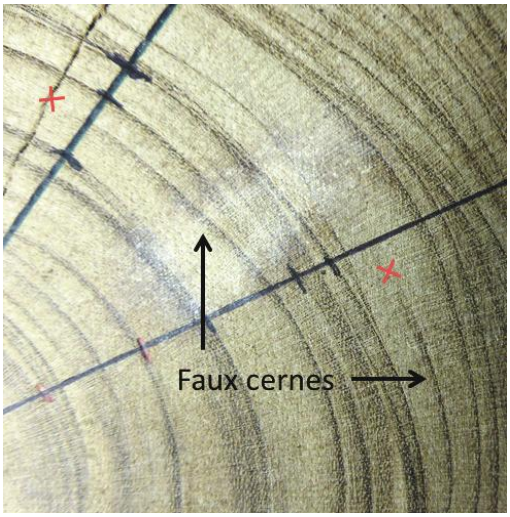


Figure 27: Observation de deux faux cernes chez C. alliodora.
Les faux cernes ne sont visibles que sur une partie de la rondelle. Les croix rouges indiquent les zones à partir desquelles ils ne sont plus observables.

2.1.3.c - Analyse graphique des rondelles sur Image J

Bien souvent, dans le cas de rondelles excentrées chez les individus de Cordia alliodora, il n'est pas possible de mesurer l'épaisseur des cernes sur chacun des rayons, particulièrement sur les plus courts. L'approximation suivante est donc établie : en considérant que l'épaisseur des cernes est proportionnelle à la largeur du rayon, un rayon est tracé sur la partie où ils sont les plus visibles et les épaisseurs de cernes successifs y sont mesurées manuellement. Des rayons sont ensuite tracés tous les 20° et mesurés sur le logiciel de traitement d'image Image J. Pour ces 18 rayons, l'épaisseur de chaque cerne est calculée proportionnellement à la longueur du rayon

sur lequel il se situe (Figure 28). L'épaisseur moyenne d'un cerne est la moyenne des épaisseurs calculées sur chaque rayon. Cette méthode rend ainsi compte de la variabilité de l'épaisseur d'un cerne sur l'ensemble de la rondelle et évite toute surestimation de leur véritable épaisseur. De nombreuses observations ont montré qu'à l'inverse des autres cernes, l'épaisseur du cerne central ne variait pas avec le rayon. Pour cette raison, le diamètre du cerne central est obtenu en moyennant deux diamètres perpendiculaires passant par la moelle.

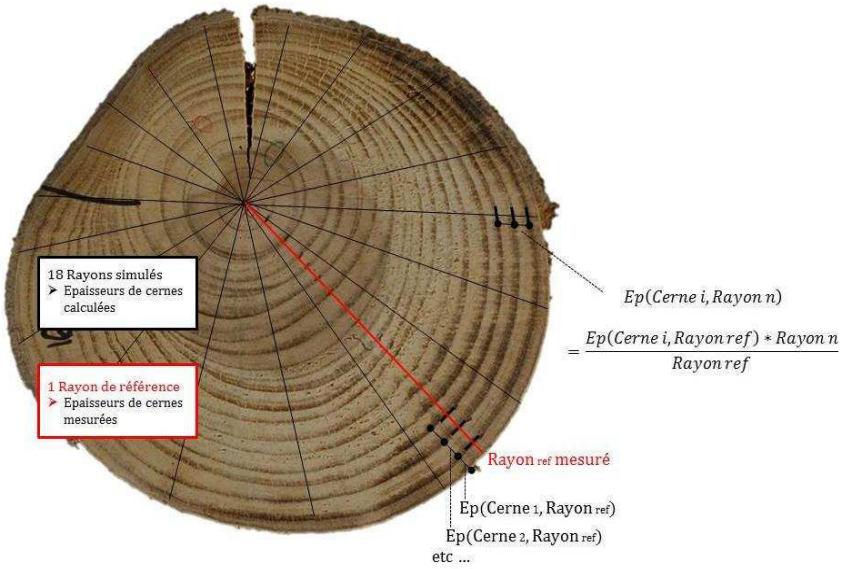


Figure 28 : Méthode de calcul des épaisseurs moyennes de cernes chez C. alliodora.
Un rayon de référence est tracé dans la zone où les cernes sont les plus visibles (ligne rouge). Les cernes y sont mesurés manuellement puis 18 rayons sont simulés sur le logiciel Image J (lignes noires). Les épaisseurs de cernes sont calculées selon la présente formule et l'épaisseur moyenne d'un cerne est obtenue en moyennant les épaisseurs mesurées sur chaque rayon.

2.1.3 – Autres traits

2.1.3.a - Mesures de DRLM (Déformations Résiduelles de Maturation)

Les contraintes de maturation peuvent être évaluées localement grâce à l'analyse des déformations résiduelles de maturation, soit le déplacement local des fibres du bois résultant de l'annulation de ces mêmes contraintes (Fournier, et al., 1990). Une technique très précise mais très localisée permettant cette mesure est l'utilisation de jauges de déformation. Cette technique n'est néanmoins pas adaptée aux conditions expérimentales et à l'échelle d'observation : l'exsudation abondante de latex poisseux et collant observée chez les individus de B. guianensis rend la mise en place des jauges compliquée. Cette mesure est également trop localisée pour rendre compte de l'état de contrainte à l'échelle macroscopique.

La technique retenue est celle du « trou unique », applicable aux deux espèces (Archer, 1987). La méthode du trou unique est une mesure plus globale, à l'échelle des autres mesures technologiques qui permet à la fois une bonne répétabilité de mesure, une précision satisfaisante et enfin la possibilité de comparer les résultats à

d'autres espèces, cette méthode étant largement répandue parmi les études portant sur les contraintes de maturation. Le principe de la mesure est le suivant :

- Après écorçage de l'arbre jusqu'au cambium en prenant garde à ne pas endommager les fibres de bois, deux pointes sont plantées dans la direction des fibres à l'aide d'un gabarit. Les pointes sont espacées de 4.5 cm et enfoncées dans le bois sur une profondeur de 10 mm. Une marque est effectuée au centre des deux pointes ;
- Le gabarit est ensuite retiré puis un bâti équipé d'un comparateur micrométrique (Mitituyo) est plaqué sur le tronc à l'aide d'un tendeur, mesurant l'écart existant entre les deux pointes (d1 sur la Figure 29) ;
- Le comparateur est mis à zéro ;
- Un trou de 20 mm de diamètre est percé au niveau de la marque effectuée au centre des deux pointes jusqu'à une profondeur permettant d'observer une stabilisation de la valeur du comparateur (d2 sur la Figure 29). Lors de cette étape il est important de ne pas toucher le bâti avec la mèche et d'évacuer les copeaux pour ne pas déplacer les appuis du comparateur.

La mesure de l'écartement des pointes, qui correspond au déplacement (d2-d1) résulte de la redistribution des contraintes locales. La grandeur mesurée ici n'est pas directement la déformation résiduelle longitudinale de maturation qui serait exprimée par un nombre sans dimension, mais un déplacement mesuré en µm. La mesure est donc appelée ICC, Indicateur de Contrainte de Croissance (Fang et al., 2008). Il faut noter que dans le cas d'un fil très incliné, la direction de la déformation est mesurée dans l'axe de la fibre qui n'est pas exactement la direction longitudinale de l'arbre.

Figure 29 : Mesure de l'ICC à partir de la méthode du trou unique.
a) après écorçage deux pointes sont plantées à l'aide d'un gabarit dans l'axe des fibres ; b) un comparateur est placé sur les pointes mesurant d1, la distance initiale les séparant ; c) un trou est percé au centre à l'aide d'une mèche métallique ; d) le comparateur donne la mesure de l'écartement final entre les pointes, après la libération des contraintes longitudinales.

2.1.3.b – Identification du bois de tension

(i) Identification visuelle :

La présence de bois de tension est observée sur les rondelles fraichement coupées puis rabotées. La première phase de séchage, de l'état vert jusqu'à l'équilibre hygroscopique dans les conditions ambiantes d'un local abrité aéré (teneur en eau de la rondelle après stabilisation entre 15 et 18 %), permet de mettre en évidence ces zones (Figure 30). L'identification du bois de tension est établie selon les critères suivants :

- Différence de texture liée à la différence de composition des couches G ;
- Irrégularité de la surface en raison d'un retrait anormalement plus fort dans le bois de tension (Clair et al., 2008) ;
- Surbrillance lors d'une observation en lumière rasante, technique notamment utilisée pour la quantification de bois de tension chez le peuplier (Angel Badia et al., 2005).

Figure 30 : Observation d'une zone de bois de tension chez un individu de B. guianensis à la lumière rasante. La surface brillante correspond à la zone de bois de tension.

***(ii) Validation à l'aide d'observations anatomiques* :**

Pour valider ces critères de sélection, plusieurs coupes sont effectuées dans les zones identifiées visuellement comme bois de tension ou bois normal. Une coloration différentielle safranine/bleu alcian permet de distinguer les tissus lignifiés, colorés en rouge, de la paroi gélatineuse des cellules de bois de tension, apparaissant en bleu sur les coupes. La concordance entre analyse visuelle et microscopique permet de valider les critères de sélection visuels.

2.1.3.c – Mesures de photosynthèse

Pour chaque individu, 25 feuilles sont prélevées après abattage. Les feuilles sont sélectionnées dans la partie émergente du houppier, sur la partie supérieure de l'axe principal exposé à la lumière. On choisit préférentiellement des feuilles intègres et de bonne conformité. Les feuilles sont stockées dans une pochette plastique hermétique et conservées dans un sac isotherme pour maintenir au mieux les teneurs en eau initiales.
L'analyse des feuilles est effectuée dans les 5 à 10 h qui suivent la récolte. La mesure des traits foliaires a été calibrée selon la méthodologie utilisée lors du le projet Bridge (Baraloto, et al., 2010) dans un souci de comparaison aux données existantes. Dès l'ouverture du sac, les feuilles sont numérotées de 1 à 25 et on mesure les 4 traits foliaires suivants :

- Le SLA (« Specific Leaf Area ») : ratio entre la surface du limbe de la feuille et sa masse sèche. Trait foliaire reconnu comme descripteur efficace de la stratégie d'acquisition des ressources, il souffre néanmoins d'une large variabilité en fonction de l'épaisseur du limbe (Wilson et al., 1999). On fait le choix de mesurer l'ensemble du limbe et non une portion unitaire pour nos mesures pour s'affranchir des hétérogénéités de ce dernier ;
- L'épaisseur du limbe frais, à l'aide d'un micromètre (Mitutoyo Instruments, Singapore) ;
- La dureté de la feuille, grâce à un pénétromètre qui mesure la résistance à la pénétration de la feuille (Chatillon E-DFE-2 digital ; Ametek, Largo, FL, USA) ;
- La densité chlorophyllienne (CHL) obtenue à l'aide d'un SPAD (Minolta SPAD 502DL ; Spectrum Technologies, Plainfield, IL, USA).

Pour un individu de B. guianensis, les échanges gazeux foliaires ont été mesurés à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge en circuit ouvert (CIRAS-1, PP-System, Hitchin, UK, équipé d'une chambre foliaire de type « Parkinson » (surface = 2.5 cm²). Trois feuilles au sommet de l'apex d'apparence mature et sans dommage sont prélevées et immédiatement mises à tremper dans un sceau d'eau. Ce dispositif permet la mesure des échanges gazeux au niveau de la feuille en fonction de l'intensité lumineuse et du flux de CO2. L'assimilation nette de CO2 en condition de lumière non-limitante, Amax (µmol CO2 m-2 s-1) est mesurée sous des concentrations de CO2 de 500 ± 3.7 ppm et une densité de flux de photons de 1000 m-2 s-1. Ces consignes offrent des conditions non limitantes pour la machine photosynthétique (Coste et al., 2005, Poorter&Bongers, 2006). Un autre essai est effectué sous des concentrations de CO2 de 1000 ± 3.7 ppm et une densité de flux de photons de 2000 m-2 s-1, testant ainsi les capacités photosynthétiques maximales des feuilles.

2.1.3.d – Mesure de l'angle des microfibrilles (AMF)

Ces mesures ont été réalisées à l'Institut Européen des Membranes (Montpellier) avec l'aide de Arie Van der Lee (responsable du service) et de Tancrède Alméras du LMGC. Les mesures ont été effectuées sur les éprouvettes utilisées pour la mesure du module d'élasticité présentée en Chapitre 3.

La mesure de l'angle des microfibrilles dans la paroi cellulaire des fibres de bois présente un grand intérêt pour comprendre la vie de l'arbre car l'AMF a une influence importante sur le comportement mécanique du bois et

sur le niveau de contraintes de maturation (Senft&Bendtsen, 1985, Ruelle et al 2007). Plusieurs techniques permettent de mesurer l'AMF. Ces techniques peuvent être directes et indirectes. Pour cette étude la mesure est effectuée par méthode indirecte par diffraction des rayons X. Cette méthode nécessite l'utilisation de dispositifs plus onéreux mais présente plusieurs avantages parmi lesquels la simplicité et la rapidité de la mesure, permettant d'effectuer les mesures en routine et de passer un grand nombre d'éprouvettes.

L'AMF est mesuré par diffraction aux rayons X aux grands angles (WAXS, Wide Angle Xray Scattering), technique couramment utilisée en cristallographie qui peut être appliquée au bois car la cellulose est caractérisée par un arrangement de type cristallin. Cette technique est considérée comme robuste pour l'estimation de l'AMF. Le principe de la mesure est le suivant :

1) un faisceau de rayons polarisés (rayons X Cu-Kα, longueur d'onde $\lambda = 1.542$ Å, diamètre du faisceau : 1 mm) frappe une zone localisée de l'échantillon ;
2) les rayons sont diffusés par chacun des atomes de la cible ;
3) les rayons diffusés interfèrent entre eux, interférences à l'origine du phénomène de diffraction.

Si les atomes sont ordonnés, placés à intervalles égaux, alors les interférences sont constructrices (les ondes s'additionnent) ou destructrices (les ondes s'annulent). Les directions principales dans lesquelles les ondes sont constructrices constituent les pics de diffraction. La loi de Bragg permet d'associer à chaque pic de diffraction un plan atomique imaginaire (Figure 31). Si l'échantillon n'est pas isotrope, alors certains plans donneront des pics moins élevés et d'autres plus élevés, contrairement à une poudre isotrope. L'axe de la fibre élémentaire est perpendiculaire au plan cristallin (axe 004). La largeur du pic de diffraction est directement liée à l'inclinaison des arrangements cellulosiques. Néanmoins la diffraction observée sur ce plan est de faible intensité. La diffraction sur le plan cristallin (axe 200) est plus forte et liée à la structure spiralée des microfibrilles dans les parois. Elle permet donc de calculer indirectement l'AMF : à partir du diffractogramme, on mesure le paramètre T défini par Cave (1966) (Figure 32), qui multiplié par 0,6 donne accès à l'AMF.

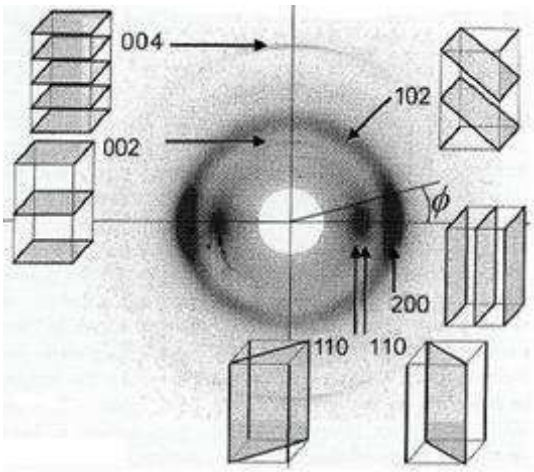


Figure 31 : Principaux plans de diffraction du cristal de cellulose contribuant au diffractogramme du bois. L'axe de la fibre est vertical, ϕ est l'angle azimutal (d'après Ruelle, 2006).

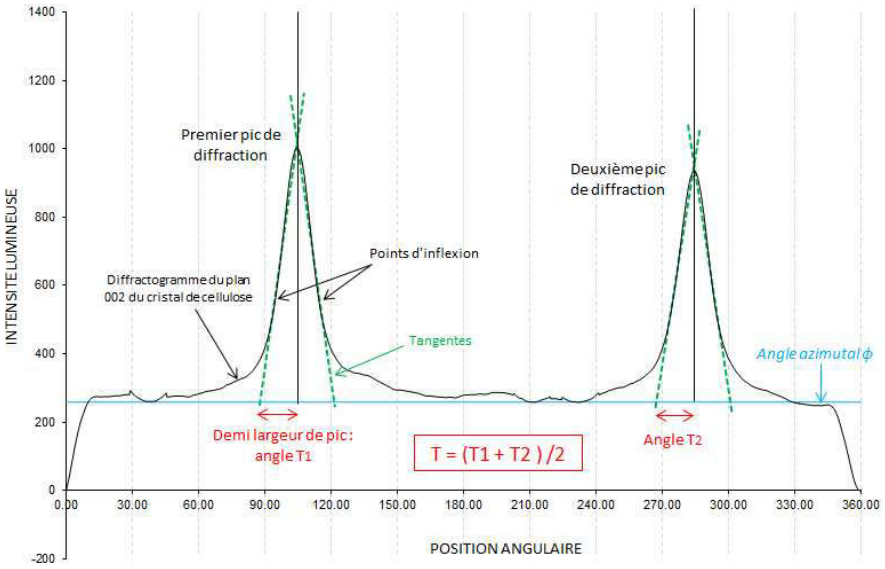


Figure 32: Calcul du paramètre T (Cave, 1966) à partir du diffractogramme de l'échantillon, permettant le calcul de l'AMF.

2.2 - Résultats

2.2.1 – Description générale des espèces

2.2.1.a – Cas de la Bagasse (Bagassa guianensis)

Les individus de B. guianensis sont situés en bord de piste, dans les zones anciennement ouvertes. Une prospection effectuée sur 2 km depuis la zone de forêt secondaire vers la forêt primaire n'a permis de trouver aucun individu de B. guianensis. Il est difficile de rencontrer cette espèce dès lors que le couvert forestier est davantage fermé. Néanmoins, au sein des parcelles expérimentales de Paracou, on identifie un individu isolé hors des zones de pleine lumière, dont le diamètre est largement supérieur aux individus communément rencontrés ($D_{1.30m}$ de 140 cm) ce qui laisse imaginer que certains individus, probablement installés au sein d'une trouée lumineuse occasionnée par un chablis, parviennent néanmoins à survivre même après la fermeture du couvert forestier.

La forme du fut est régulière pour l'ensemble des individus avec peu de renflements. L'indice de forme (diamètre haut sur diamètre bas) moyen est de 0,62 et varie en valeur absolu entre 0,48 et 0,69 pour les 11 arbres. Le défilement complet de 4 individus de stades ontogéniques contrastés est présenté en Figure 33. Pour tous les arbres, la présence de duramen est observée jusqu'en haut de la tige principale, même chez les plus jeunes individus (proportions de duramen respectivement de 19 % et 23 % dans la rondelle la plus haute pour les deux plus petits individus 10 et 11). Les rondelles prélevées tous les mètres sont circulaires et centrées sur la moelle. La Figure 34 représente la géométrie des rondelles successives le long de l'axe principal pour l'individu 5. Les épaisseurs d'écorce et d'aubier sont peu variables sur la hauteur, caractéristiques observables sur le défilement de l'individu 5 (Figure 35).

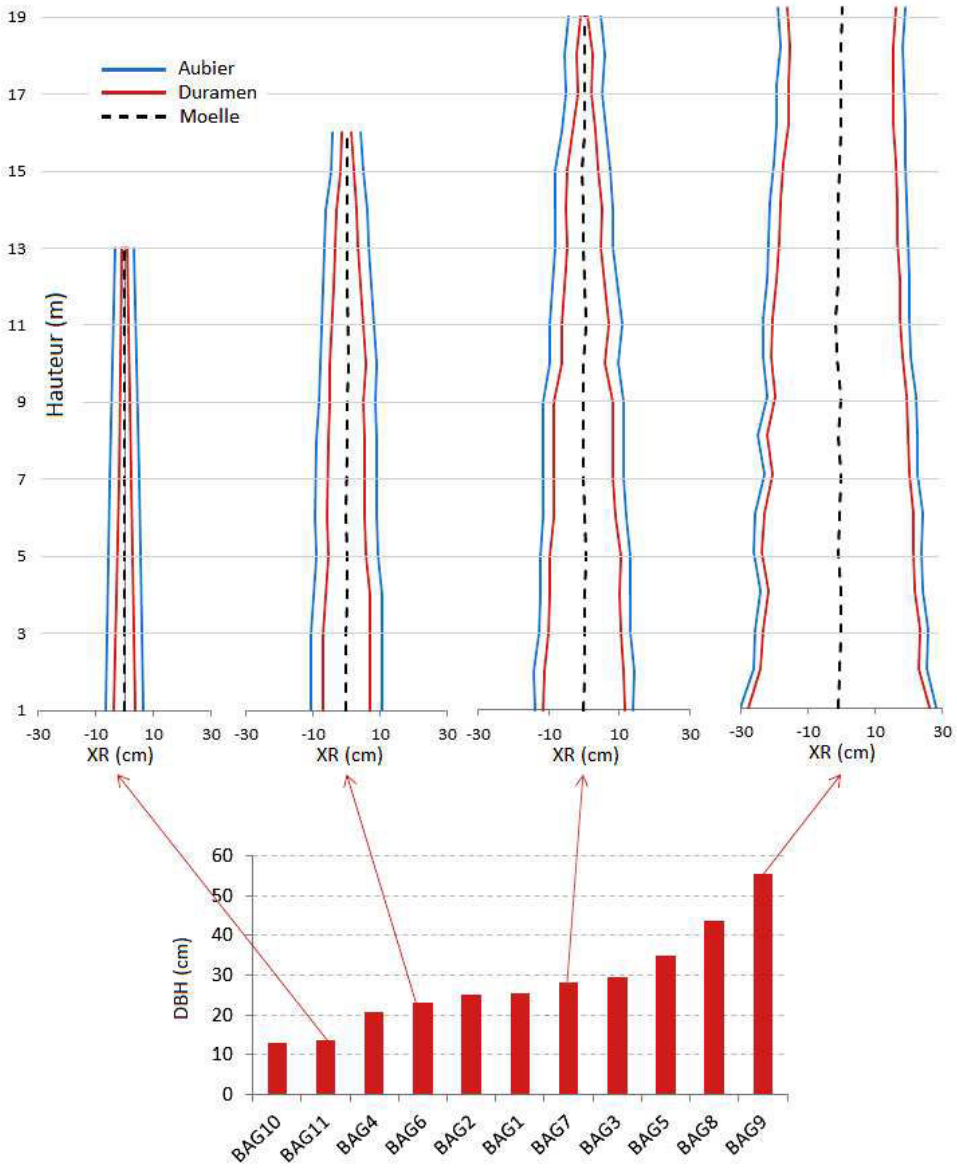


Figure 33: Profil de tige de plusieurs individus de B. guianensis.
De gauche à droite : individus 11, 6, 7 et 9. Les lignes rouges et bleues représentent respectivement les limites des surfaces de duramen et d'aubier. L'histogramme en bas de la figure rappelle la position de chaque individu au sein du gradient ontogénique.

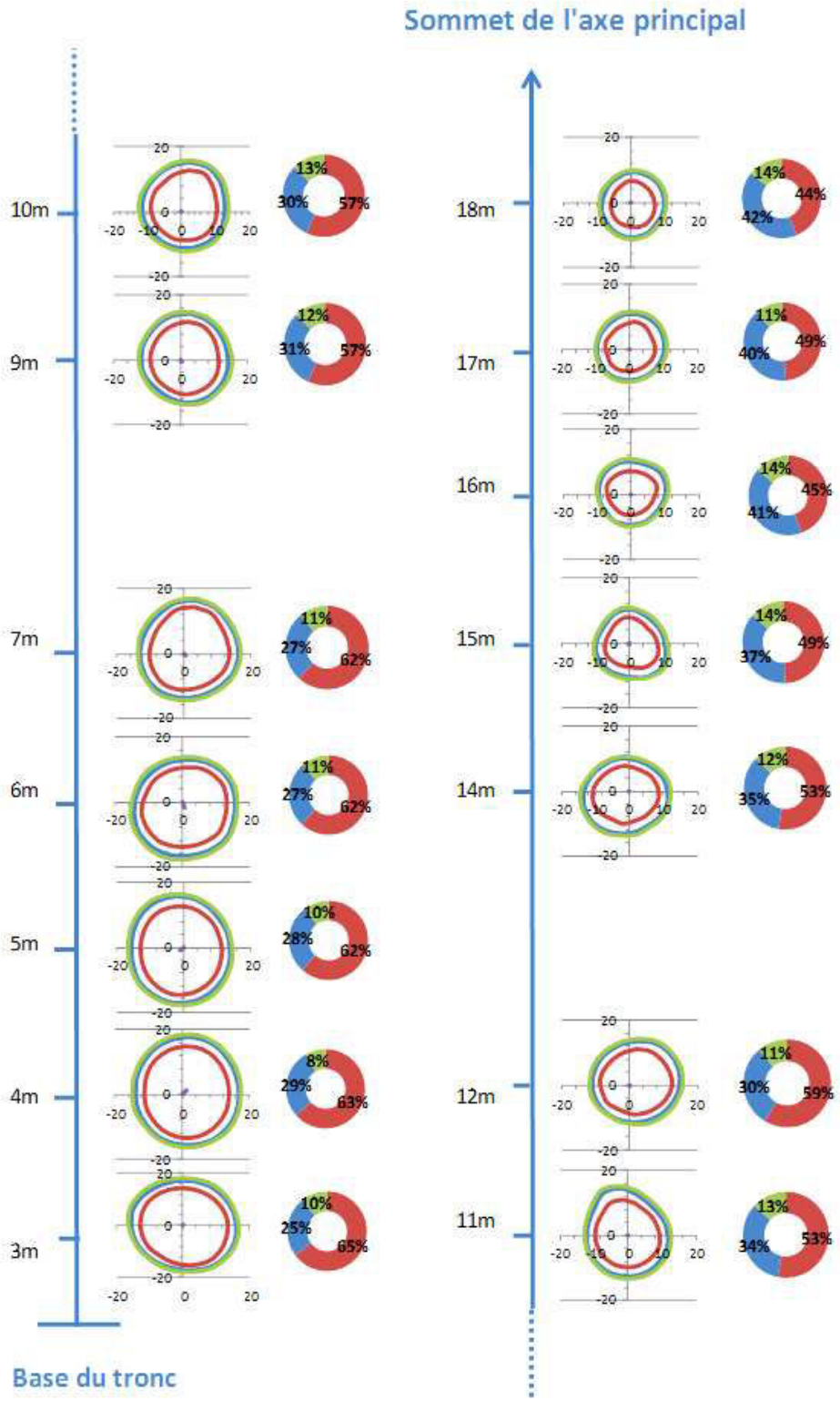


Figure 34 : Analyse des rondelles successives et épaisseur des différents tissus chez B. guianensis. Détail de la forme des rondelles et de la proportion de duramen (rouge), d'aubier (bleu) et d'écorce (vert) selon la hauteur dans le tronc pour l'individu 5 de B. guianensis.

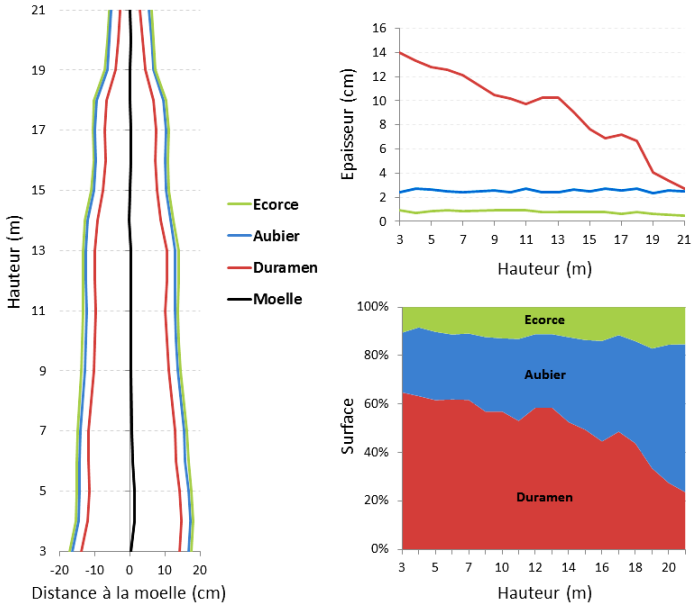


Figure 35 : Proportion des différents tissus dans le tronc en fonction de la hauteur chez B. guianensis. De gauche à droite et de haut en bas : profil de tige de l'individu 5 de B. guianensis, variations de l'épaisseur et enfin de la proportion des différents tissus en fonction de la hauteur (duramen en rouge, aubier en bleu et écorce en vert).

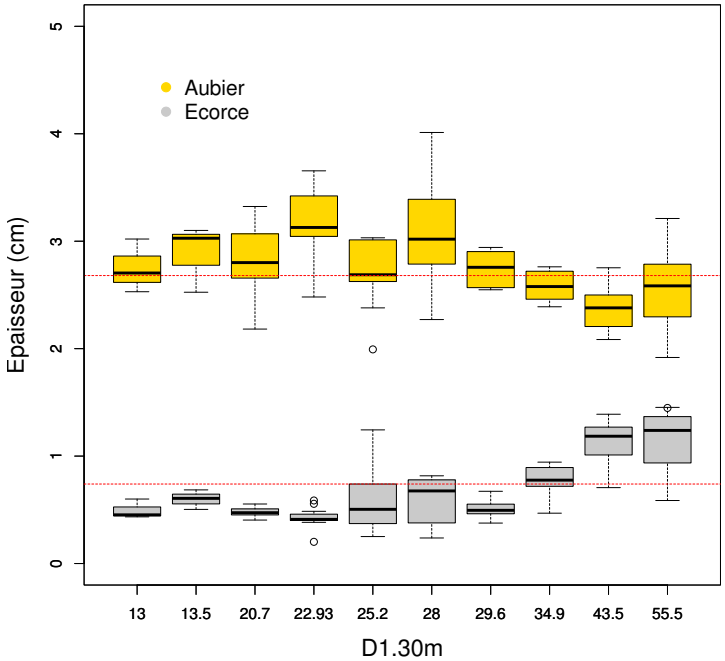


Figure 36: Variabilité de l'épaisseur d'aubier et d'écorce à 1,30 m en fonction du $D_{1.30m}$ chez B. guianensis. Les lignes pointillées rouges représentent les médianes propres à chaque type de tissu.

La quantité d'aubier dans l'arbre en fonction de la hauteur est peu variable en épaisseur mais augmente en proportion, en raison de la diminution de l'épaisseur de duramen (Figure 37). La diminution du duramen avec la hauteur suit une pente moyenne équivalente pour tous les individus (Figure 38). La surface moyenne de duramen par individu présente dans les rondelles à 1,30 m augmente avec le $D_{1.30m}$ selon un modèle puissance tandis que les surfaces d'aubier et d'écorce augmentent de façon régulière selon un modèle linéaire (Figure 39). Le détail des modèles utilisés est résumé en Tableau 3. Excepté chez les deux plus jeunes individus, tous les arbres possèdent une proportion de duramen moyenne sur toute la hauteur de l'arbre supérieure à 30 %.

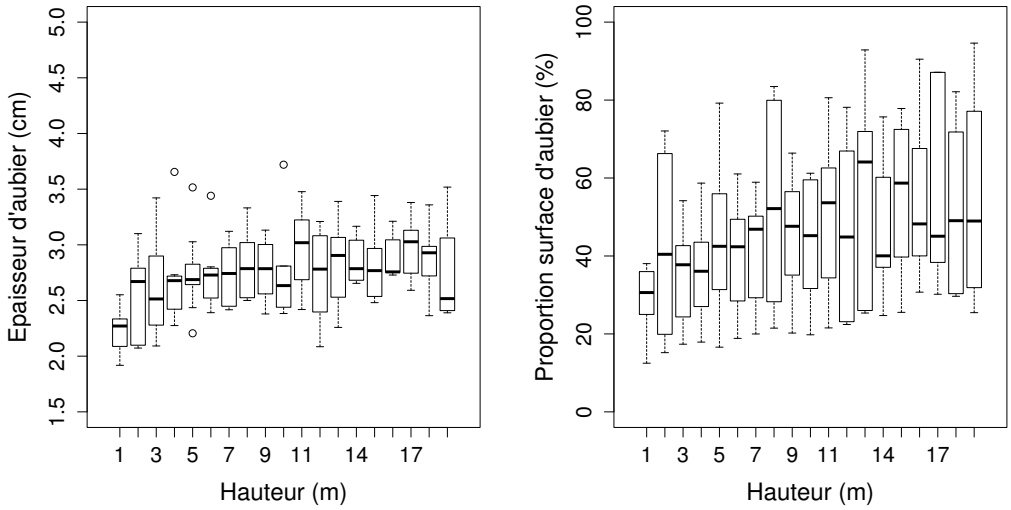


Figure 37: Variabilité de l'épaisseur et de la proportion d'aubier en fonction du niveau de hauteur chez les 11 individus de B. guianensis.

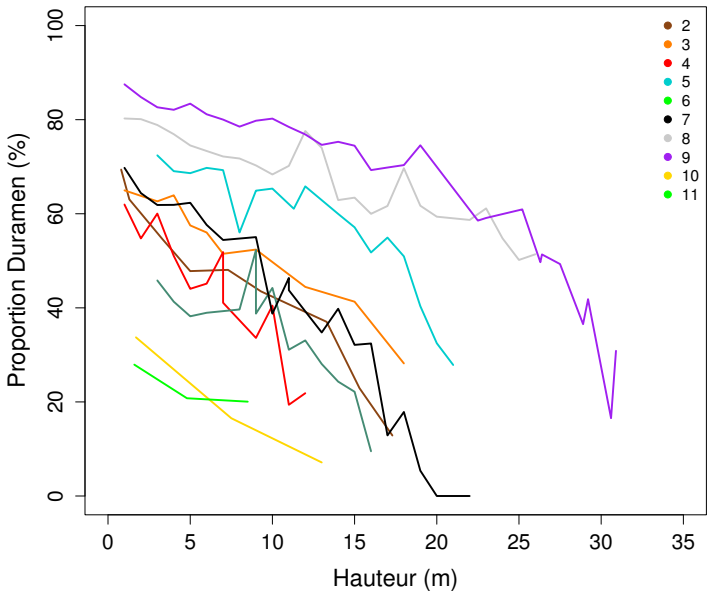


Figure 38 : Variation de la proportion de duramen en surface à 1,30 m chez les individus de B. guianensis selon la hauteur. Chaque couleur correspond à un individu comme indiqué en légende.

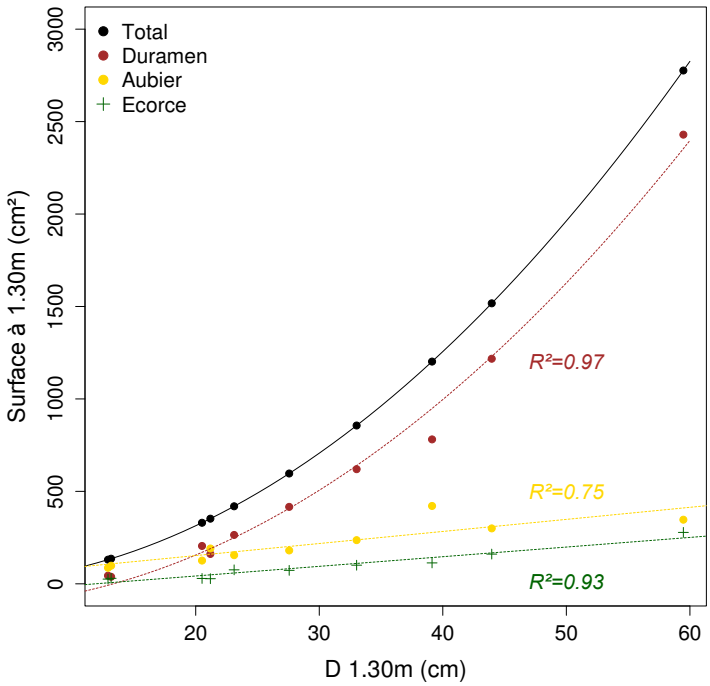


Figure 39 : Variation des surfaces de duramen, d'aubier et d'écorce dans les rondelles base en fonction du $D_{1.30m}$ des individus chez B. guianensis.

Tableau 3 : Détail des tarifs de cubage en fonction du $D_{1.30m}$ selon le type de bois chez B. guianensis. Coefficients utilisés lors de l'ajustement du modèle polynomial de second ordre (« y = a +cx² ») et des modèles linéaires (« y = a+bx ») respectivement utilisés pour décrire l'augmentation de la proportion de duramen, d'aubier et d'écorce dans les rondelles bases en fonction du $D_{1.30m}$ des individus de B. guianensis. Les coefficients de corrélation ainsi que les p.values associées à chaque modèle sont indiqués en bas de tableau.

Coefficients des modèles:

	Surface de duramen	Surface d'aubier	Surface d'écorce
a :	-124,7	22,0	-62,1
b :	-	6,5	5,2
c :	0,7	-	-
R² :	**0,97**	**R² : 0,74**	**R² : 0,93**
p.value :	1,4e-09	**p.value :** 0,001	**p.value :** 6,7e-06

2.2.1.b - Cas du cèdre sam (Cordia alliodora)

A Saül, bien que l'on trouve davantage d'individus proches du bourg, certains individus de cèdre sam ont été repérés dans des zones plus éloignées, au sein de peuplements forestiers plus anciens. La Figure 40 permet d'observer la répartition des individus de cèdre sam identifiés au cours de plusieurs prospections effectuées autour du village. Les individus sont regroupés en plusieurs tiges et poussent à proximité des bagasses et des cecropias (Cecropia sciadophylla et Cecropia obtusa, espèces pionnières par excellence).

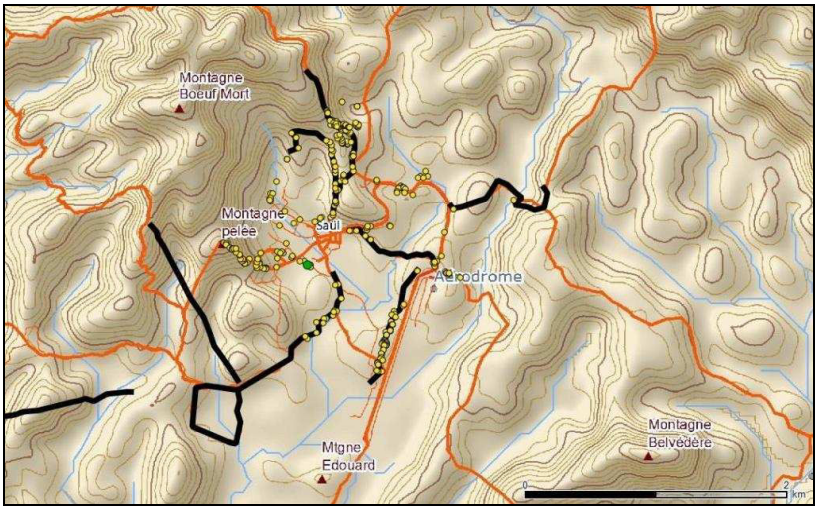


Figure 40 : Cartographie de la répartition des individus de C. alliodora recensés autour du bourg du village de Saül. Les transects empruntés sont représentés par des lignes en noir et les individus de cèdre sam par des points jaunes. Mesures effectuées par Flavio Ferreira et son encadrant Eric Nicolini dans le cadre d'un stage de master 2 sur l'étude de la répartition du cèdre sam en Guyane.

Les fûts sont globalement concentriques mais présentent des renflements en certains endroits. Les indices de forme des troncs varient entre 0,49 et 0,65 avec une valeur moyenne pour l'ensemble des individus de 0,58. Tous les individus ne possèdent pas de duramen sur l'intégralité de leur tronc. Le plus petit individu, l'individu 3, ne contient que de l'aubier et seulement les deux plus gros individus 7 et 8 possèdent du duramen jusqu'en haut du fut. $H_{(D0\%)}$, la hauteur pour laquelle il n'y a plus de duramen dans la rondelle, rapportée à la hauteur totale du tronc (H_{tot}), augmente logiquement avec le diamètre à 1,30 m et indique que pour la majorité des individus (7 sur 9), il n'y a plus de duramen dans l'arbre lorsque l'on atteint 70 % de la hauteur du tronc (Figure 41). L'individu 9 sort de la tendance générale, avec un duramen qui disparait pour une hauteur basse (10 m) relativement à la hauteur totale du tronc (27 m). Le défilement complet de 3 individus de stades ontogéniques contrastés présenté en Figure 42 permet d'illustrer la présence variable de duramen selon le diamètre de l'arbre.

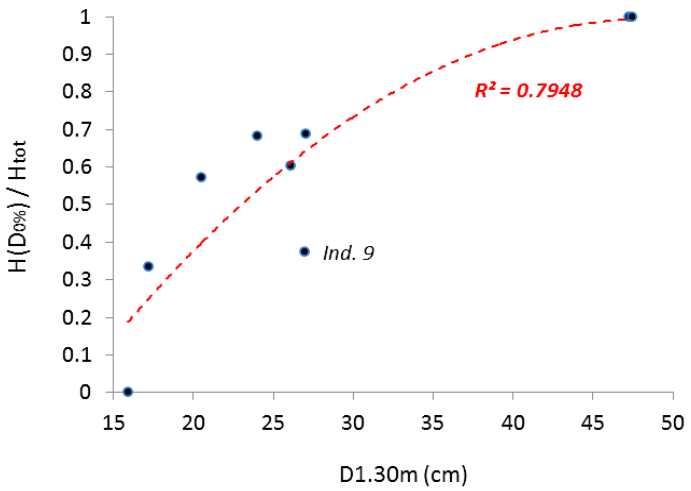


Figure 41 : Evolution du rapport $H_{(D0\%)}$ / H_{tot} en fonction du $D_{1.30m}$ chez les individus de C. alliodora. La ligne pointillée rouge représente le modèle ajusté en fonction des données (modèle polynomial de type « $y=ax+x^2$ ».

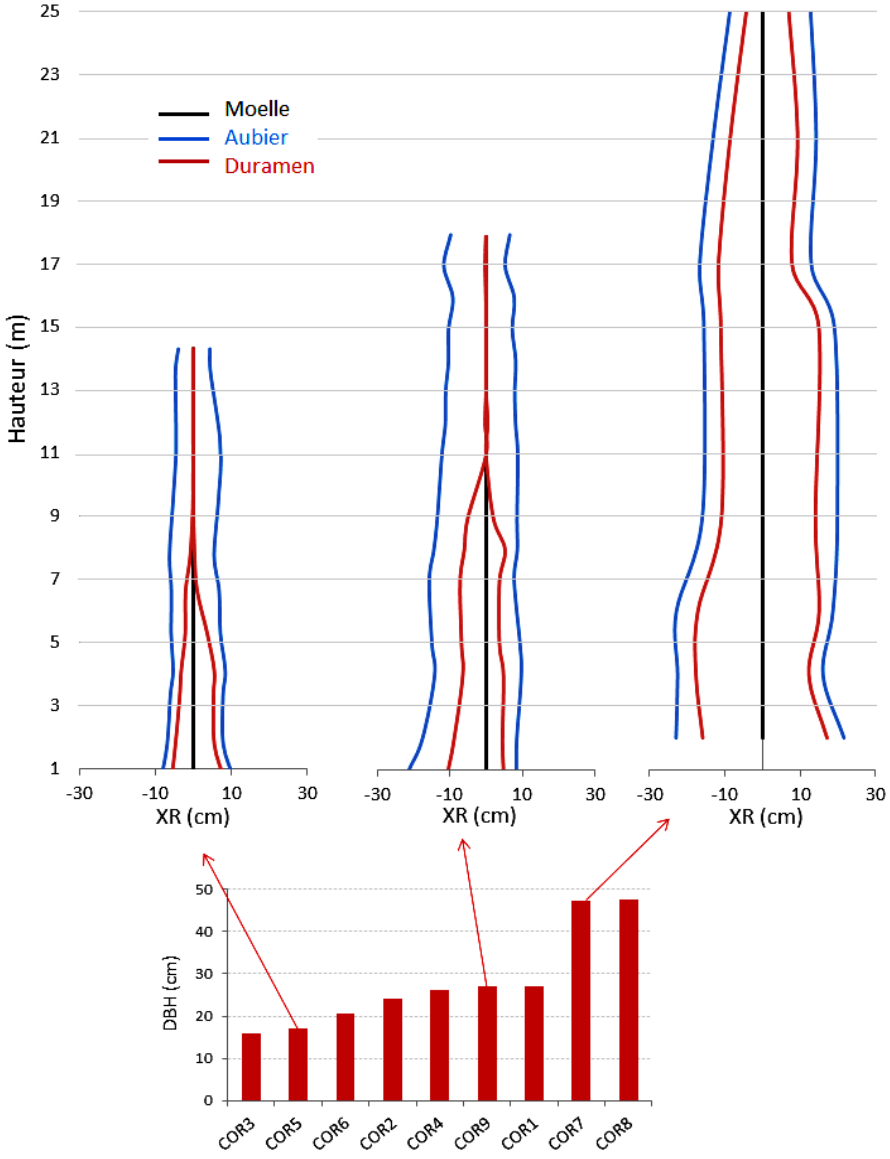


Figure 42 : Profil de tige de plusieurs individus de C. alliodora.
De gauche à droite : profil de tige des individus 5, 9 et 7 de C. alliodora. Les lignes rouges et bleues représentent respectivement les limites des surfaces de duramen et d'aubier. L'histogramme en bas de la figure rappelle la position de chaque individu au sein du gradient ontogénique.

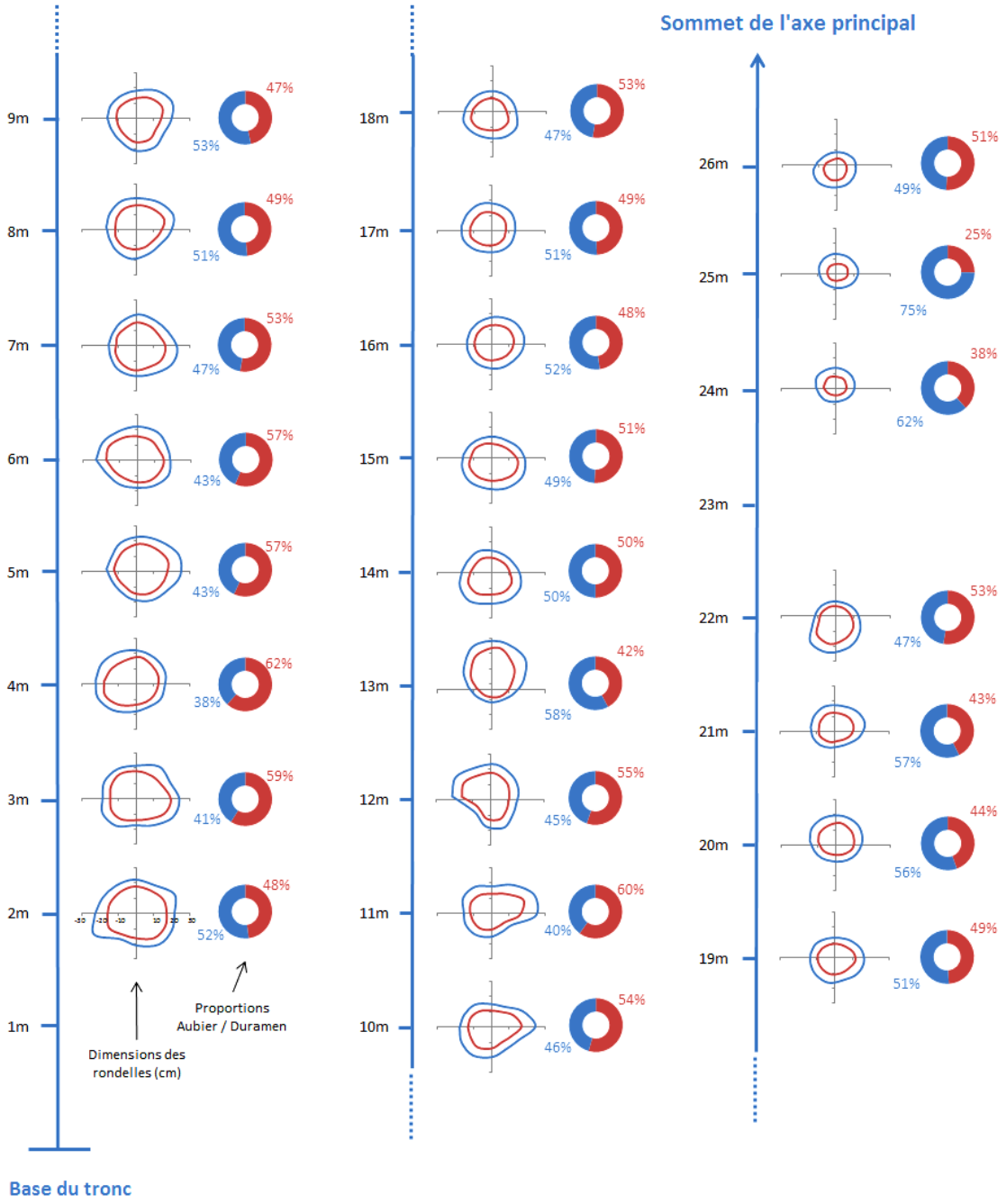


Figure 43 : Analyse des rondelles successives et épaisseur des différents tissus chez C. alliodora. Détail de la forme des rondelles et de la proportion de duramen (rouge) et d'aubier (bleu) selon la hauteur dans le tronc pour l'individu 7 de C. alliodora.

La Figure 43 représente la géométrie des rondelles successives le long de l'axe principal pour l'individu 8. Les rondelles ne sont pas circulaires en règle générale et présentent parfois de fortes excentricités (voir Chapitre 2, paragraphe 2.1.3). L'épaisseur d'aubier peut varier sur le rayon mais la moyenne reste peu variable selon la hauteur pour cet individu (Figure 44). Cette observation est également valable pour les autres individus. L'épaisseur moyenne d'aubier pour l'ensemble des individus est de 8.5 cm sur le rayon (Figure 45).

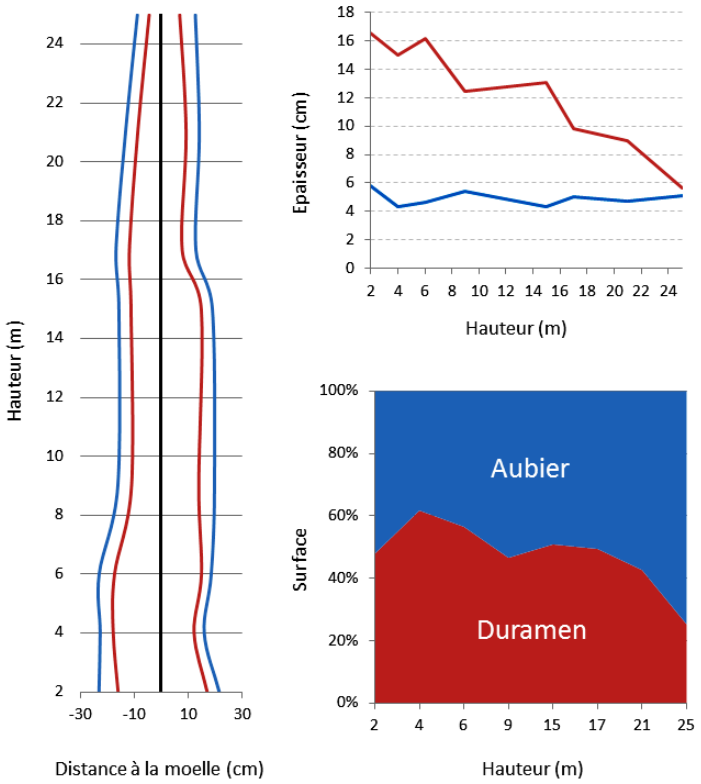


Figure 44 : Proportion des différents tissus dans le tronc en fonction de la hauteur chez C. alliodora. De gauche à droite et de haut en bas : profil de tige de l'individu 7 de C. alliodora, variations de l'épaisseur et enfin de la proportion des différents tissus en fonction de la hauteur (duramen en rouge, aubier en bleu)

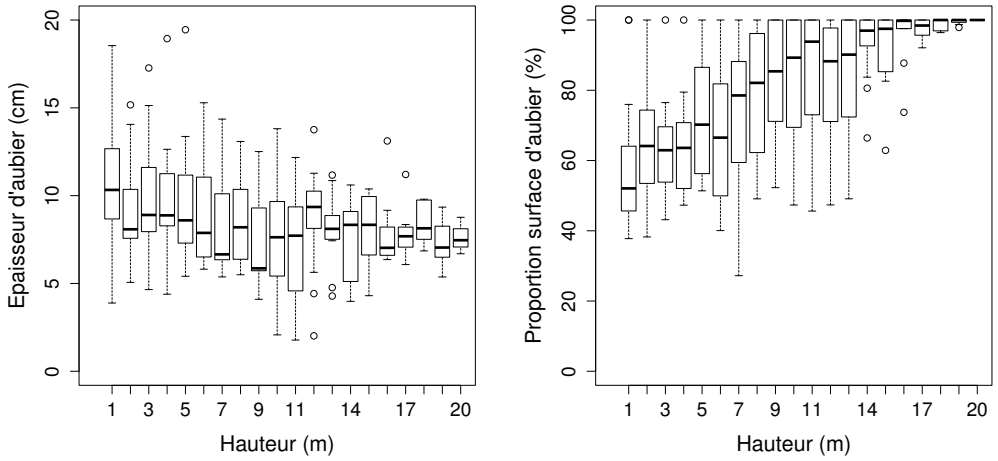


Figure 45 : Variabilité de l'épaisseur et de la proportion d'aubier en fonction du niveau de hauteur chez C. alliodora.

Comme pour B. guianensis, l'épaisseur de duramen diminue linéairement avec la hauteur tandis que l'épaisseur moyenne d'aubier varie peu dans l'arbre, mais la quantité d'aubier est toutefois bien plus importante chez C. alliodora que chez B. guianensis. Les surfaces d'aubier dans les rondelles à 1,30 m sont supérieures à celles de duramen pour la plupart des individus. Contrairement à la bagasse, la pente de l'augmentation de la surface d'aubier avec la hauteur est peu différente de celle observée pour le duramen, et c'est seulement pour un diamètre supérieur à 42 cm que la surface de duramen à la base de l'arbre est supérieure à celle de l'aubier

(Figure 46). L'évolution de la proportion de duramen avec la hauteur est aussi plus variable selon les individus chez C. alliodora (Figure 47) et ne diminue pas selon la même pente pour tous les individus comme observé chez B. guianensis. En effet, certains individus présentent des pics de proportion de duramen au milieu du tronc, tel que l'individu 1 autour à 7 m de hauteur. La quantité de duramen est donc plus variable et plus faible chez C. alliodora que chez B. guianensis.

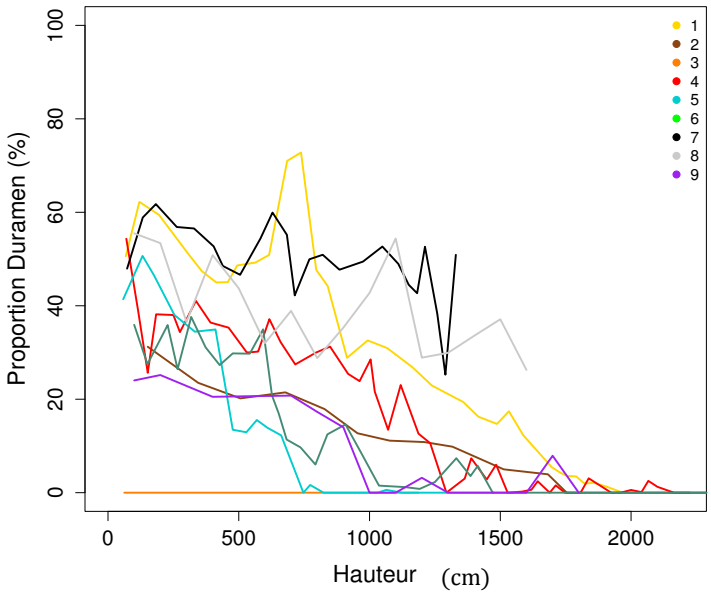


Figure 46 : Variation de la proportion de duramen en fonction de la hauteur chez les individus de C. alliodora. Chaque couleur correspond à un individu comme indiqué en légende.

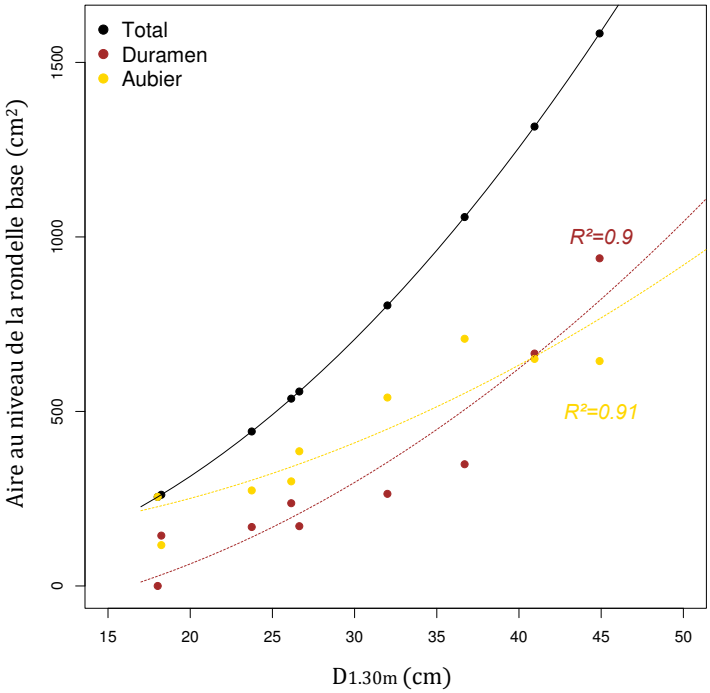


Figure 47 : Variation des surfaces de duramen (marron) et d'aubier (jaune) et des surfaces totales (noir) dans les rondelles base en fonction du $D_{1.30m}$ chez les individus de Cordia alliodora.

2.2.2 – Angle des microfibrilles

Chez les deux espèces, les résultats d'AMF sont variables selon les individus. Une caractéristique néamoins commune à l'ensemble des arbres échantillonnés est la présence d'une zone juvénile à cœur pour laquelle les valeurs d'AMF sont généralement différentes des valeurs d'AMF moyennes observées sur l'ensemble du plan transversal. Chez B. guianensis la majorité des individus présentent un AMF fort à cœur et qui se stabilise autour de 12° plus loin de la moelle (Figure 48). Les deux valeurs centrales d'AMF, au niveau de la moelle, tendent néanmoins à diminuer fortement pour les individus 2 et 4. Chez C. alliodora, les profils d'AMF sont plus contrastés selon les différents individus. Bien que la majorité des profils varient peu selon le rayon entre 10 et 12°, les profils des individus 3, 5 et 7 dépassent les 15° à cœur avec notamment l'individu 3 qui possède un AMF de 35.5° au niveau de la moelle (Figure 49). Contrairement à B. guianensis, les zones de variations d'AMF chez C. alliodora ne correspondent pas uniquement à la zone de juvénilité. On peut remarquer une soudaine modification de l'AMF loin de la moelle chez cette espèce, comme par exemple chez l'individu 8 dont l'AMF passe de 11 à 17° pour une position radiale de 26 cm. Les valeurs médianes pour les deux espèces sont proches, mais on observe une plus grande amplitude de variation de valeurs d'AMF chez C. alliodora.

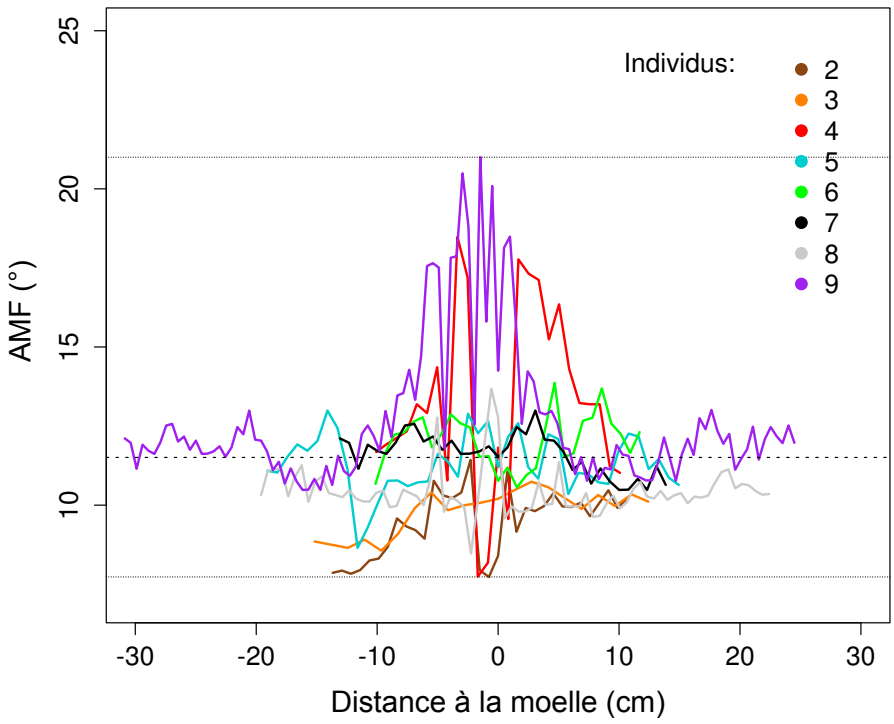


Figure 48 : Variation de l'AMF selon le rayon sur les rondelles bases des individus de *B. guianensis*. Les traits pointillés et le trait mixte représentent respectivement les valeurs extrêmes et la valeur médiane pour l'ensemble de l'échantillonnage.

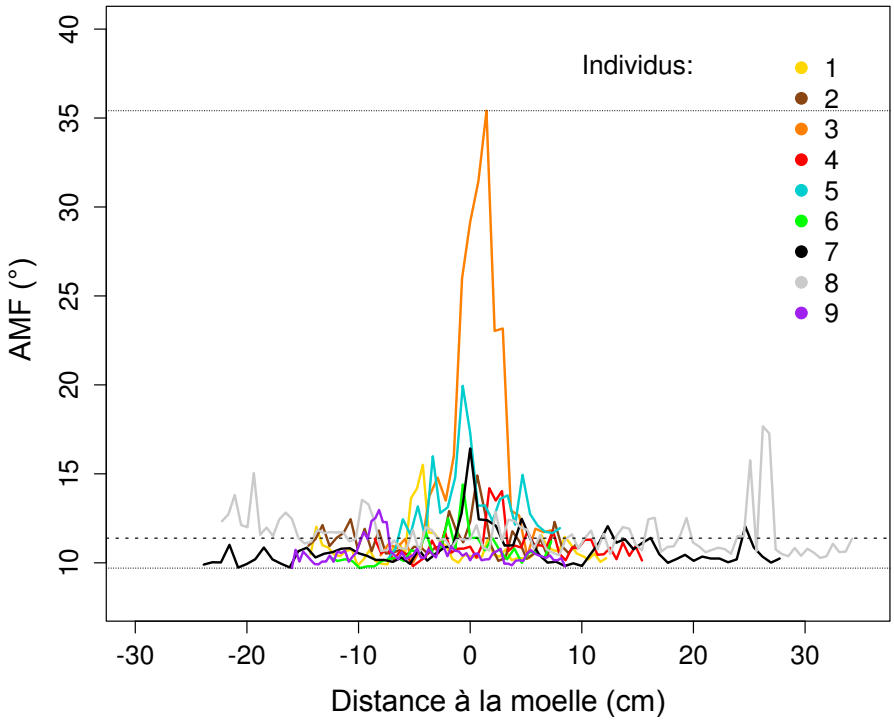


Figure 49 : Variation de l'AMF selon le rayon sur les rondelles bases des individus de *C. alliodora*. Les traits pointillés et le trait mixte représentent respectivement les valeurs extrêmes et la valeur médiane pour l'ensemble de l'échantillonnage.

2.2.3 – Analyse du développement

2.2.2.a - Bagassa guianensis

Les stades ontogéniques des individus échantillonnés sont contrastés : les diamètres des arbres varient entre 13 et 55,5 cm. Les ASD (stades architecturaux) estimés à partir des indicateurs de forme et de ramification sont variables selon les individus. Les arbres d'ASD 1, 2 et 3 représentent respectivement 18.2 %, 27.3 % et 54.5 % de l'échantillonnage. La variabilité de $D_{1.30m}$ observée pour chaque ASD permet d'identifier les limites de tailles successives du passage d'un ASD au suivant (Figure 50). Pour les individus échantillonnés, la fourche de l'arbre s'établit donc à partir d'un $D_{1,30m}$ d'environ 20 cm et l'élagage complet des branches séquentielles est observée dès 30 cm de diamètre.

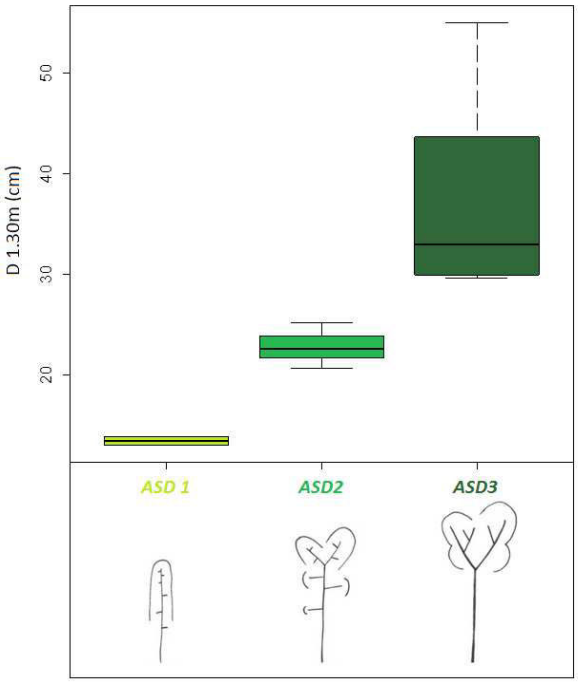


Figure 50 : Variabilité du $D_{1.30m}$ des individus de B. guianensis en fonction de leur stade architectural (ASD). Les limites de diamètres séparant les ASD 1, 2 et 3 valent respectivement 20 et 30 cm.

Le nombre de cimettes (branches vivantes feuillées dont le diamètre est supérieur à 10 cm) augmente peu avec le diamètre jusqu'à un $D_{1.30m}$ de 30 cm puis fortement (Figure 51). Le développement du houppier se traduit par une augmentation du nombre d'axe feuillés en croissance mais aussi par son élongation : la contribution de la hauteur du houppier à la hauteur totale de l'arbre augmente avec le diamètre de l'arbre. La Figure 52 montre que la hauteur totale de l'arbre, qui dépend du stade ontogénique mais aussi de la hauteur du couvert forestier, augmente linéairement avec le diamètre (sur la gamme des diamètres échantillonnés) selon une pente supérieure à celle de l'augmentation de la hauteur du tronc sous fourche, qui elle se stabilise avec le diamètre. La différence observée entre ces deux hauteurs correspond à celle du houppier, qui augmente donc avec le diamètre de l'arbre. Nos résultats n'indiquent pas de stabilisation de la hauteur du houppier, qui semble donc advenir pour un diamètre supérieur à ceux des individus échantillonnés au cours de la thèse.

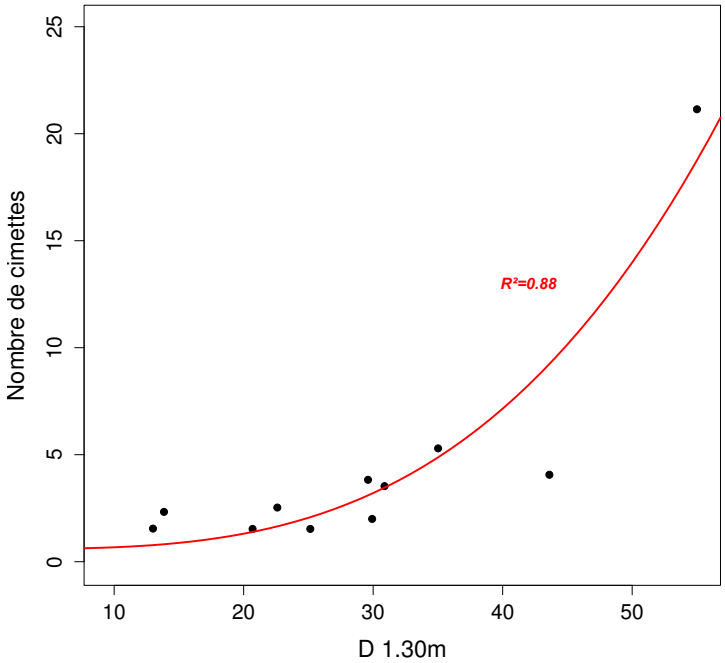


Figure 51 : Variation du nombre de cimettes en fonction du $D_{1.30m}$ chez les individus de B. guianensis. Le modèle ajusté aux données est représenté en rouge (modèle polynomial d'ordre 3 de type « $y=a+b*x^3$ » avec a=0,37 ; b=1,1e-04 ; R^2=0,87 ; p.value=3,088e-05).

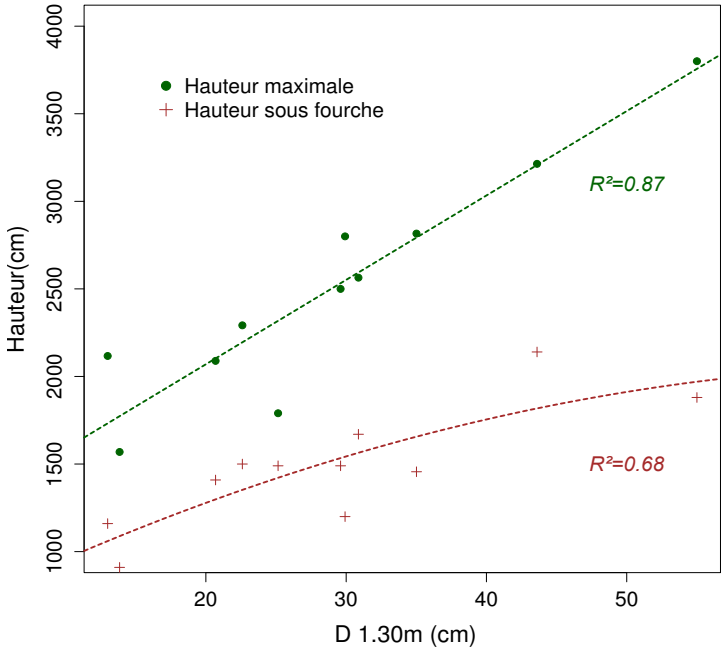


Figure 52 : Variation de la hauteur maximale et sous fourche en fonction du $D_{1.30m}$ chez les individus de B. guianensis. Les modèles linéaires et coefficients de corrélations associés sont indiqués en traits pointillés (coefficients directeurs respectifs de 22,18 et 48,18 pour les modèles linéaires associés à la hauteur sous fourche et la hauteur maximale).

Enfin le rapport H/D1.30m qui traduit l'élancement de l'arbre selon son diamètre (Figure 53) suit une décroissance non linéaire classique qui indique que l'arbre croit davantage en hauteur dans ses stades jeunes puis en diamètre lorsqu'il est plus gros. Les jeunes arbres possèdent donc un houppier peu développé et leur tronc croit fortement en hauteur et peu en diamètre tandis que chez les plus gros individus, l'augmentation en hauteur est principalement supportée par l'élongation du houppier alors que le tronc ne croit plus en hauteur.

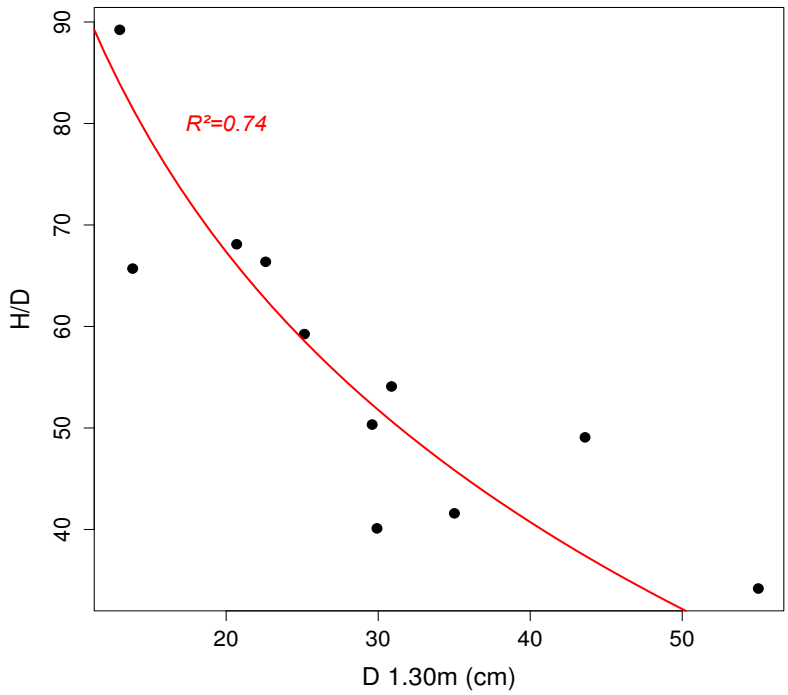


Figure 53 : Evolution du rapport H/D en fonction du D1.30m pour les individus de B. guianensis. Le modèle ajusté sur les valeurs est représenté en rouge (R^2=0,74).

2.2.2.b - Etude dendrochronologique et datation des individus de cèdre sam grâce à l'étude des espèces pionnières de cecropia (C. obtusa et C. sciadophylla)[1].

Le nombre d'unités de croissance des individus des espèces du genre Cecropia (C. obtusa et C. sciadophylla, que l'on simplifiera sous le terme de « cecropias » dans la suite du document) permet de calculer leur âge avec précision (voir Chapitre2, paragraphe 2.1.3 b). Les cecropias qui se sont développés sur les mêmes sites que les individus de cèdre sam possèdent à priori le même âge puisque les deux espèces colonisent les mêmes environnements simultanément. L'étude conjointe des cernes chez les cèdres sam et des unités de croissance chez les cecropias voisins permet ainsi de dater indirectement chacun des arbres. Sur les quatre sites d'étude, le nombre de cernes des individus de C. alliodora est proche de l'âge moyen des cecropias échantillonnés sur le même site (Figure 54).

---

[1] Cette partie a fait l'objet d'une collaboration avec Patrick Heuret (UMR AMAP, Montpellier) pour la description et la datation des espèces de Cecropia. Un article décrivant les résultats obtenus est actuellement en cours de rédaction mais n'est pas encore suffisamment abouti pour être présenté avec ce manuscrit.

[2] Pour plus de lisibilité on utilisera le terme « poussées annuelles » pour caractériser la croissance en hauteur

Il existe cependant deux cas de figure différents:

- Sur les sites 1-A et 1-B, le nombre moyens des cernes chez C. alliodora (5 et 14,5 respectivement) sont très proches de l'âge moyen des cecropias associés (3,8 et 15 respectivement)
- Sur les sites 2 et 4, les individus de C. alliodora comptent plus de cernes que l'âge moyen des cecropias : 20,6 cernes contre 17,9 ans sur le site 2 ; 7 cernes contre 4,4 ans sur le site 4).

La différence moyenne observée entre l'âge des cecropias et le nombre de cerne des C. alliodora est de 10,7 %, soit une différence faible devant les potentielles erreurs de mesures.

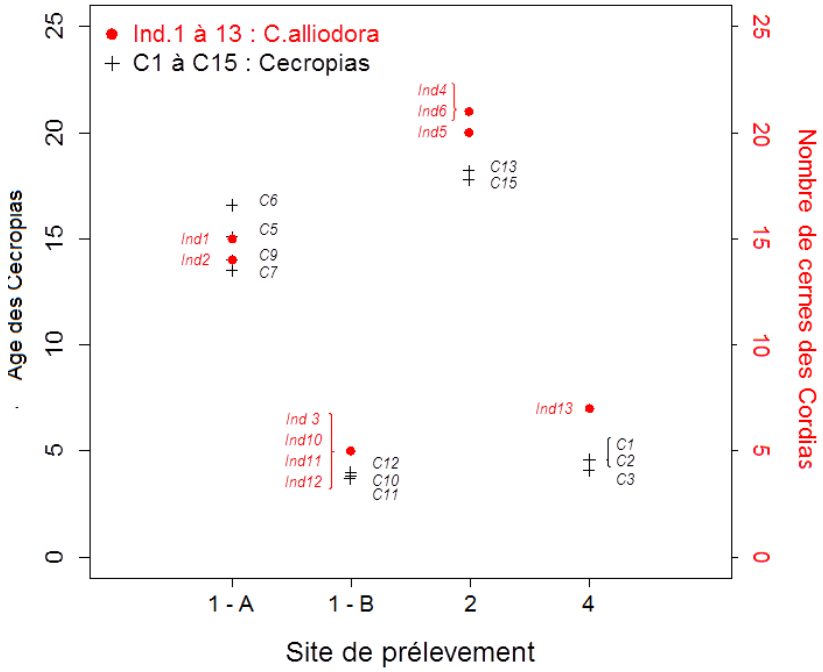


Figure 54 : Comparaison entre le nombre de cernes des individus C. alliodora et l'âge des cecropias associés selon les différents sites de prélèvement.

Les pousses annuelles[2] varient selon le site de prélèvement chez C. alliodora. Par exemple, l'individu 3 qui est le plus petit des arbres échantillonnés atteint 14 m et ne possède que 5 cernes alors que les individus du site 2 mesuraient tous moins de 10 m au même âge. L'évolution des longueurs des pousses annuelles successives représentées en Figure 55a permet de voir que les individus des sites 1-A et 1-B ont un accroissement plus fort que les individus du site 2.

La croissance en hauteur des cecropias est également variable selon le site d'étude (Figure 55b). Les individus de C. alliodora et C. obtusa issus des mêmes sites présentent des courbes de croissance similaires à celles des cèdres sam. Sur le site 1-B, elles sont quasiment superposables. Pour le site 1-A et le site 2, on peut néanmoins remarquer un certain décrochage à environ 5 et 10 m de hauteur respectivement, point à partir duquel la

[2] Pour plus de lisibilité on utilisera le terme « poussées annuelles » pour caractériser la croissance en hauteur résultant de la mise en place d'un nouveau cerne bien qu'il n'ait pas encore été prouvé à ce stade que les cernes soient annuels. La démonstration de ce point est détaillée au cours de la discussion relative à cette partie, en chapitre 2.2.2.1.

croissance des cecropias devient plus faible que celle des cèdres sam. Sur le site 1-A par exemple, les cecropias mesurent en moyenne 19,6 m contre 26,1 m pour les cèdres sam (20,9 m contre 25,7 m pour les cèdres sam sur le site 2).

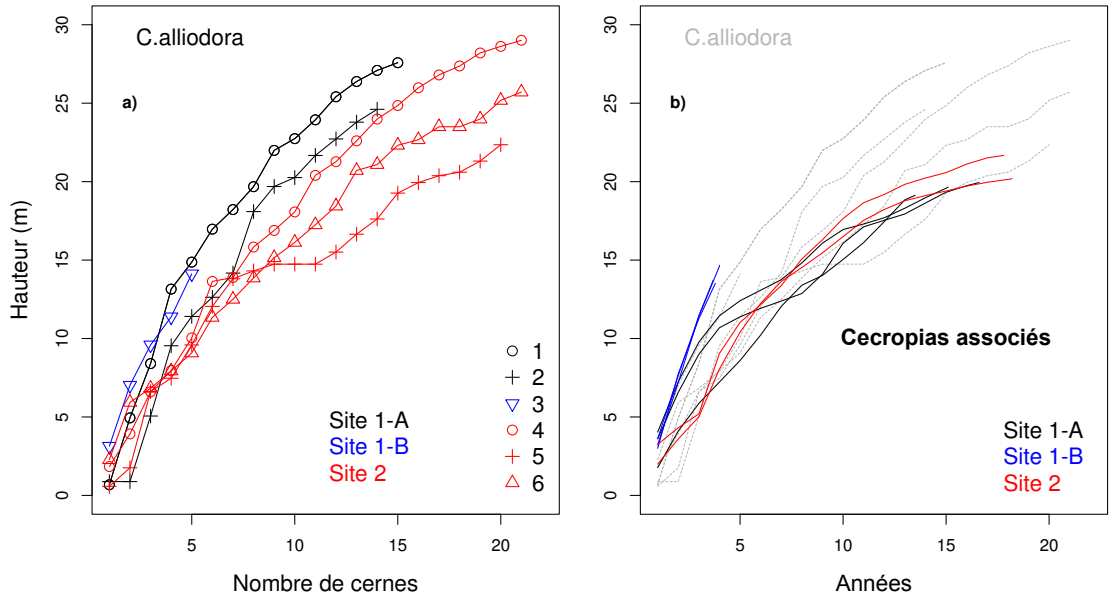


Figure 55 : Comparaison entre la croissance des individus de C. alliodora et celle des cecropias associés. a) variation de la hauteur en fonction du nombre de cernes chez les individus de C. alliodora. b) variations de la hauteur en fonction des années des individus de cecropia associés (C. obtusa et C. sciadophylla) ; les traits gris représentent les valeurs obtenues pour les hauteurs des individus de C. alliodora. Les couleurs représentent les différents sites de prélèvement comme indiqué en légende.

La Figure 56, représente la succession des pousses annuelles selon les individus échantillonnés et leur site de prélèvement. En comparant les individus du site 1-A à ceux du site 2 dont la hauteur totale est similaire, il est possible d'observer deux choses :

- Bien que les hauteurs moyennes des individus soient proches dans les deux sites, les diamètres des individus du site 1-A sont plus forts que ceux du site 2
- Les individus du site 1-A ont atteint le même niveau de hauteur et un diamètre plus important que ceux du site 2 alors que le nombre de cernes de ces individus est bien plus faible (14,5 cernes en moyenne contre 20,6 pour le site 2). Par exemple, l'individu 3 issu du site 1-A possède la plus forte croissance secondaire et atteint 16 cm de diamètre en seulement 5 cernes de croissance.

Pour tous les individus, il est possible d'observer une diminution des pousses annuelles au cours du développement (Figure 57). L'extrapolation de la relation hauteur / nombre de cerne indiquerait que les arbres ont atteint leur hauteur maximale peu après le 25ème cerne. On peut supposer que par la suite, l'arbre gagne en diamètre sans augmentation significative en hauteur. Plus les individus sont jeunes, plus les longueurs de pousses annuelles sont importantes, puis elles diminuent graduellement au fur et à mesure de la croissance. La croissance de cette espèce, comme pour les cecropias, est donc très forte dans les premières années, puis ralentie.

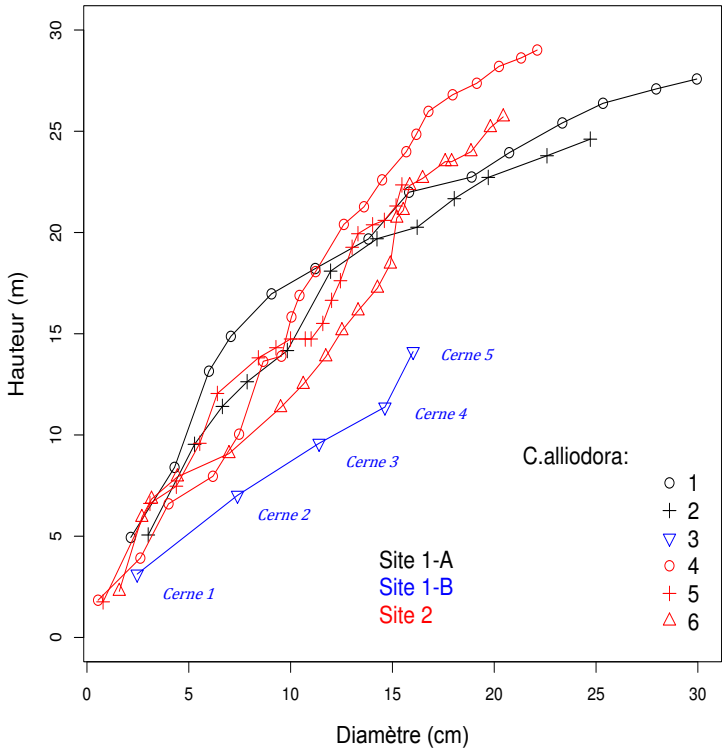


Figure 56 : Observations des pousses annuelles des différents individus de C. alliodora. Variation de la hauteur (croissance primaire) en fonction du diamètre des rondelles associées à la mise en place d'un nouveau cerne (croissance secondaire). Chaque point correspond à un cerne supplémentaire comme indiqué pour l'individu 3. Les sites de prélèvement et les individus sont indiqués en légende.

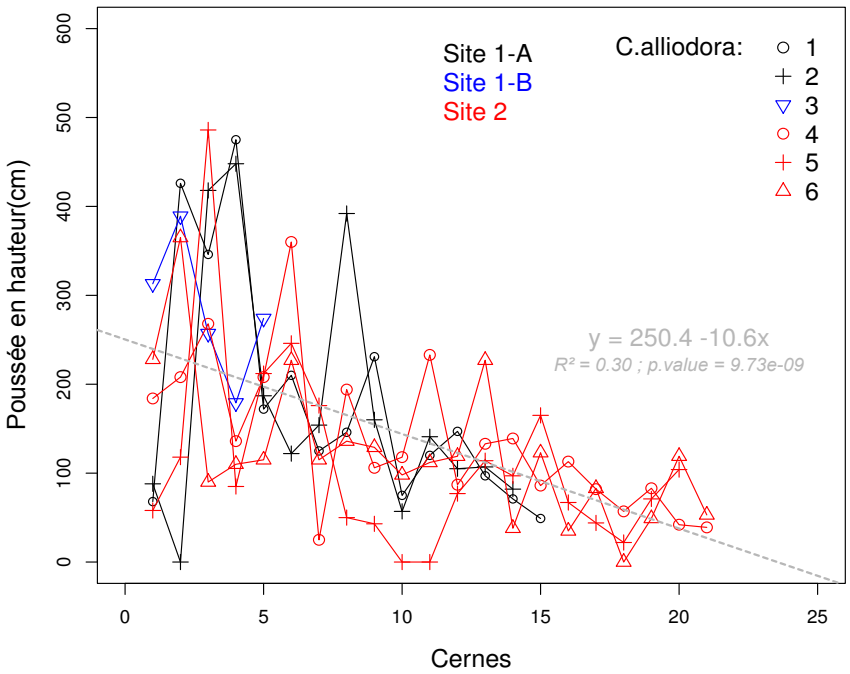


Figure 57 : Variation de la longueur des pousses annuelles selon les individus chez C. alliodora. Le modèle ajusté sur l'ensemble des points est représenté par la ligne pointillée et le détail des modèles sont indiqués en gris. Les sites de prélèvement et les individus sont indiqués en légende.

Le défilement des cernes sur l'intégralité du fut n'a pas pu être établie pour tous les individus, cependant, les épaisseurs successives des cernes des rondelles base ont été mesurées pour chacun d'entre eux. Ces mesures permettent de comparer la croissance secondaire des individus (
Figure 58) et permettent d'intégrer les individus 8 et 9 issu du site 3, dont les cernes étaient très difficilement lisibles et pour lesquels l'analyse dendrochronologique n'a été menée que sur les rondelles basses (pour l'individu 7 les cernes ne sont pas lisibles, même dans la rondelle basse. Cet individu n'apparait donc dans aucune des analyses). Les principales observations relatives aux individus 8 et 9 sont les suivantes :

- L'individu 9 possède 20 cernes, soit le même nombre que les individus du site 2 (individus 4, 5 et 6 ayant respectivement 21, 20 et 21 cernes). Son diamètre est néanmoins plus fort que tous les individus du site 2 (25,4 cm contre 19,3 cm en moyenne pour les individus 4, 5 et 6). Le très fort diamètre mesuré à 1.30m pour le premier cerne laisse penser que certains cernes n'ont peut être pas été repérés.
- L'individu 8 est le plus mature : il possède 28 cernes et mesure 39,4 cm de diamètre, soit deux fois plus que les individus du site 1-A.

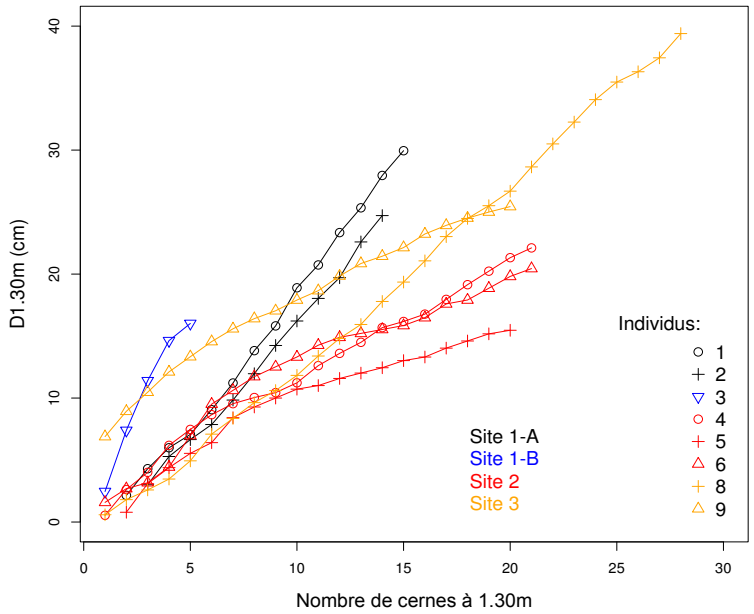


Figure 58 : Evolution du $D_{1.30m}$ selon le nombre de cernes dans les rondelles bases des individus de C. alliodora. Les sites de prélèvement et les individus sont indiqués en légende.

Le défilement complet des individus 1 à 6 est illustré en Figure 59. Il est intéressant de remarquer que les cernes des individus du site 2 sont plus étroits et moins réguliers que ceux des sites 1-A et 1-B. Il a été observé précédemment que la quantité de duramen au sein de l'arbre est variable selon les individus chez C. alliodora (voir Chapitre 2, paragraphe 2.2.1 b). La comparaison des proportions de duramen aux profils de cernes permet d'observer que la variabilité de la quantité de duramen dans l'arbre est plus forte chez les individus qui présentent des irrégularités de croissance. En effet, les proportions de duramen sont plus hétérogènes selon la hauteur pour les arbres issus du site 2, individus pour lesquels les accroissements annuels sont les plus variables parmi notre échantillonnage.

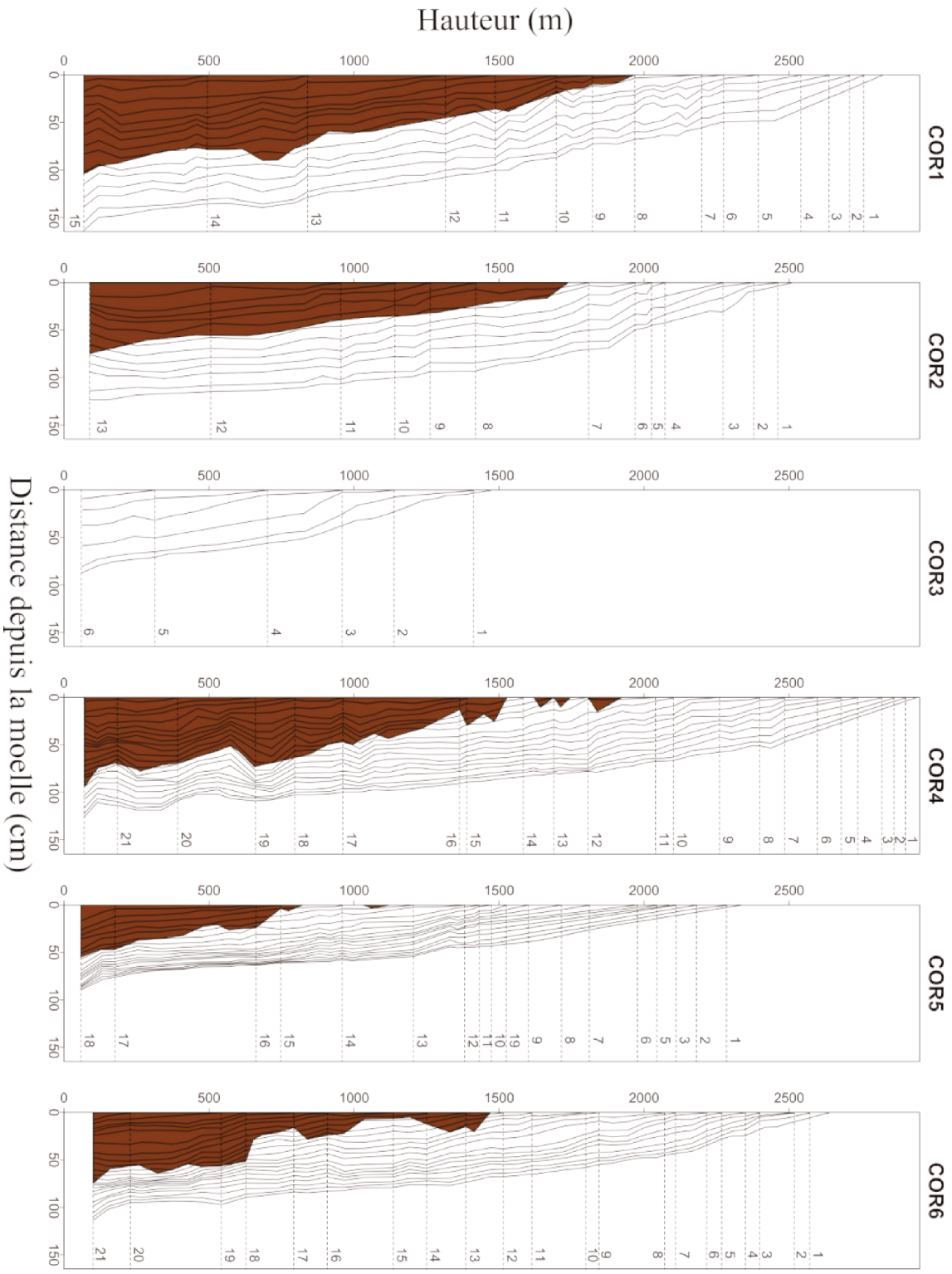


Figure 59 : Profils de tige et défilement des cernes de croissance au sein des différents individus de C. alliodora. Chaque trait noir correspond à un cerne, dont le numéro est reporté au-dessus de la ligne pointillée à son sommet, depuis le plus récent au plus ancien. Les aires en marrons représentent la proportion de duramen dans le tronc. Les trois premiers individus sont issus du site 1, milieu ouvert caractérisé par une faible densité de tiges. Les trois individus suivants sont issus du site 2 caractérisé par une forte compétition.

2.2.3 – Volume de bois

2.2.3.a – Bagassa guianensis

La contribution du tronc et de la couronne au volume total des individus de B. guianensis échantillonnés varie au cours de l'ontogénie (Figure 60). Jusqu'à 35 cm de diamètre le volume du houppier augmente peu avec le diamètre (moins de 0,1 m^3 par tranche de 10 cm sur le diamètre en moyenne). Pendant cette première phase, le volume du tronc représente plus de 95 % du volume total de l'arbre. Passé ce diamètre, le houppier commence à se développer (plus de 0,5 m^3 par pas de 10 cm sur le diamètre en moyenne). Lors de cette seconde phase, le volume total de l'arbre et du tronc ne sont plus équivalents et le volume de la couronne représente une proportion croissante du volume total lorsque le diamètre augmente. Le détail des coefficients utilisés pour paramétrer les modèles polynomiaux sont présentés dans le Tableau 4.

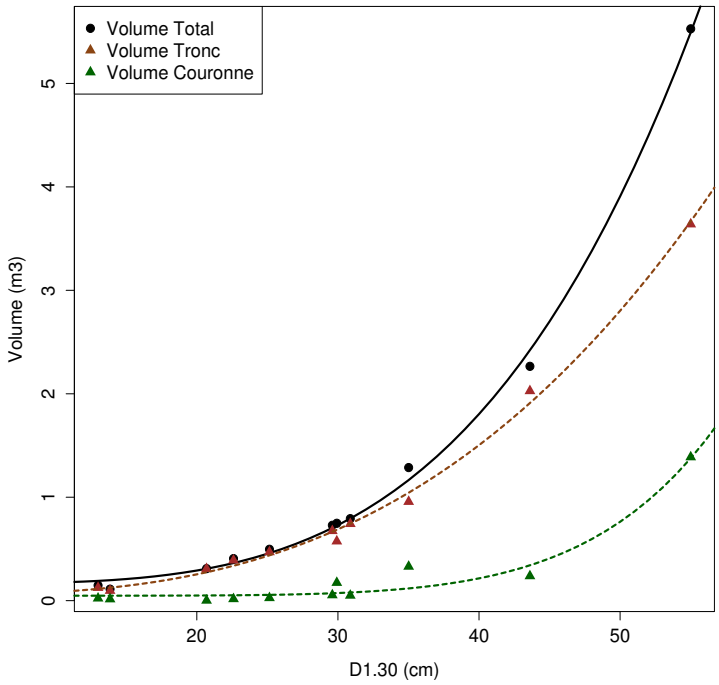


Figure 60 : Augmentation du volume total, du tronc et de la couronne en fonction du $D_{1.30m}$ chez B. guianensis. Les lignes associées à chaque nuage de point représentent les modèles polynomiaux de type « y = a + (bx)^c » ajustés aux données.

Tableau 4 : Coefficients utilisés lors de l'ajustement des modèles polynomiaux de type « y = a + (bx)^c » utilisés pour décrire l'augmentation du volume total, du volume du tronc et du volume de la couronne en fonction du $D_{1.30m}$ des individus de B. guianensis.

Coefficients du modèle de type : **« y = a + b*x^c »**

	V.Tot	V.Tronc	V.Couronne
a :	0,16	0,06	0,05
b :	1,9e-06	3,6e-05	6,4e-12
c :	3,70	2,87	6,5

Chez B. guianensis, les volumes totaux d'aubier et de duramen dans l'arbre sont variables selon le diamètre et les volumes associés à chaque type de bois n'évoluent pas de la même façon avec le $D_{1.30m}$ (Figure 61). Le volume de duramen augmente avec le $D_{1.30m}$ selon un modèle de type puissance. Le volume d'aubier augmente plus faiblement et plus régulièrement avec le diamètre, selon un modèle linéaire, résultat traduisant la constance de l'épaisseur d'aubier selon la hauteur chez cette espèce comme décrit précédemment. Avant 30 cm de diamètre, le volume total de duramen augmente faiblement (0,02 m^3 par cm sur le diamètre en moyenne) et est légèrement inférieur au volume total d'aubier. A partir de 28 cm de diamètre, le volume de duramen augmente plus rapidement avec le diamètre (0,1 m^3 par cm sur le diamètre en moyenne) et est supérieur au volume d'aubier. A partir de 40 cm de diamètre, le volume d'aubier représente moins de 50 % du volume de duramen dans l'arbre.

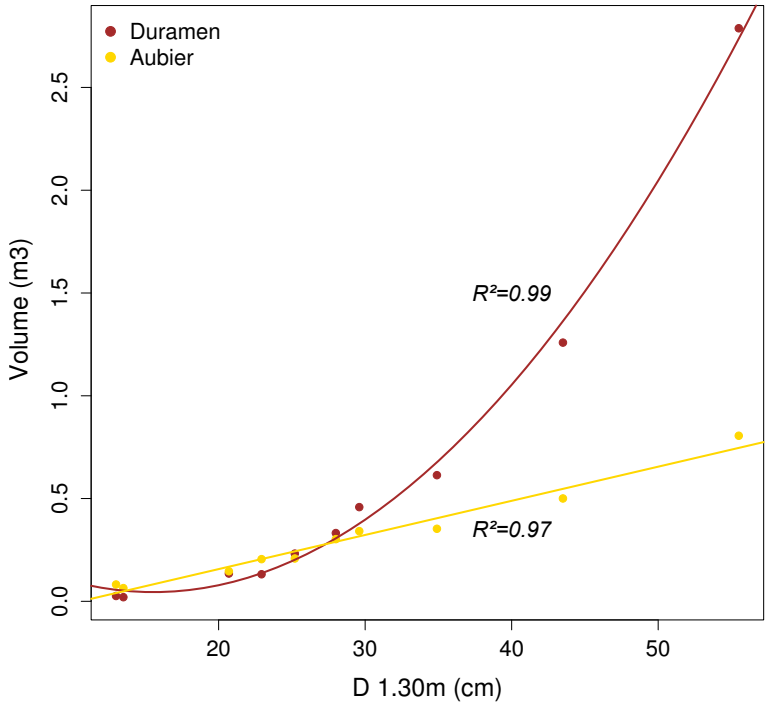


Figure 61 : Variation des volumes de duramen et d'aubier dans l'arbre en fonction du $D_{1.30m}$ chez B. guianensis.

2.2.3.b Cordia alliodora

Chez C. alliodora, le volume total d'aubier dans l'arbre augmente fortement avec la taille de l'arbre et est toujours supérieur au volume total de duramen pour les diamètres inférieurs à 45 cm (Figure 62). Le volume de duramen augmente avec le diamètre selon un modèle équivalent à celui obtenu pour les individus de B. guianensis, mais plus lentement. Le volume d'aubier n'augmente pas linéairement avec le diamètre comme chez B. guianensis : il augmente fortement avec le diamètre, puis plafonne autour de 0,8 m^3 pour un diamètre proche de 50 cm. Les volumes de duramen dans les futs sont en conséquent plus faibles chez C. alliodora que chez B. guianensis à diamètre égal.

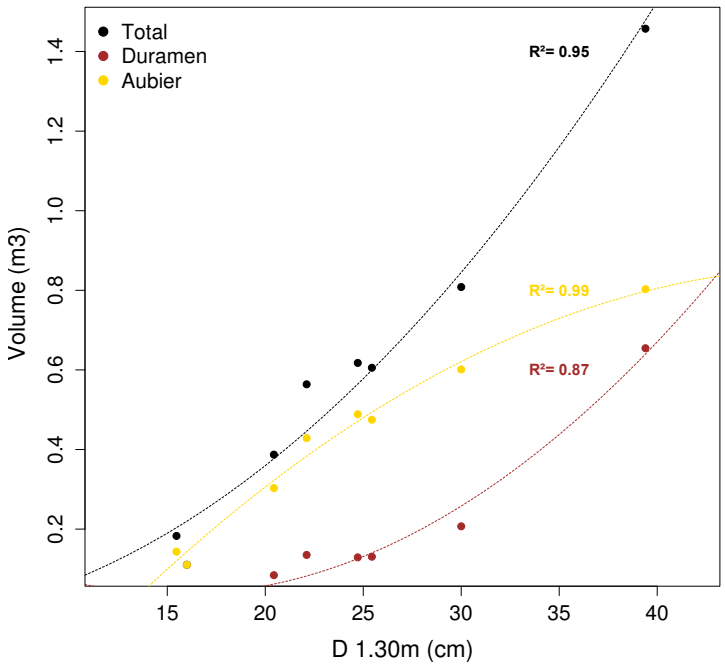


Figure 62 : Variation du volume total, de duramen et d'aubier dans l'arbre en fonction du $D_{1.30m}$ des chez C. alliodora.

2.2.4 – Une croissance optimisée par des traits efficaces

2.2.4a - Contrôle de la trajectoire lors de la croissance

Le contrôle de la trajectoire de croissance est essentiel pour assurer la stabilité de l'arbre et optimiser l'interception de la lumière au cours du développement de l'arbre. Plusieurs modes de réaction sont mis en place par les espèces pour réguler la forme de l'arbre dans le cas d'une déstabilisation ou pour orienter le développement dans une direction préférentielle. Ces techniques permettent le redressement de l'arbre ou sa réorientation en réponse à des conditions de croissance particulières. Les différents outils dont dispose l'arbre pour ce faire sont les suivants : l'établissement de précontraintes de maturation, la mise en place de bois de tension ou encore l'excentricité.

- Contraintes de maturation

Les valeurs d'ICC obtenues pour les deux espèces varient entre 20 et 325 µm avec des valeurs médianes de 60 et 74 µm respectivement pour B. guianensis et C. alliodora. Les valeurs d'ICC (Indicateur de Contrainte de Croissance) sont spécifiques à chaque individu indépendamment du site (Figure 63). Parmi les 4 mesures d'ICC effectuées autour de l'arbre, l'écart type enregistré est élevé pour les individus 2, 3, 5 et 8 chez B. guianensis et les individus 1 et 2 chez C. alliodora. Pour les autres individus, l'ICC est homogène sur les quatre faces, avec une valeur moyenne de 57 µm pour B. guianensis (écart type = 37 µm) et 68 µm pour C. alliodora (écart type = 27 µm). Pour chacun des profils, les valeurs maximales d'ICC sont mesurées sur la face opposée à la direction d'inclinaison des troncs (position angulaire de 180°). Les individus 2 chez la bagasse et 1 chez le cèdre sam sont ceux qui présentent un cas de déséquilibre marqué.

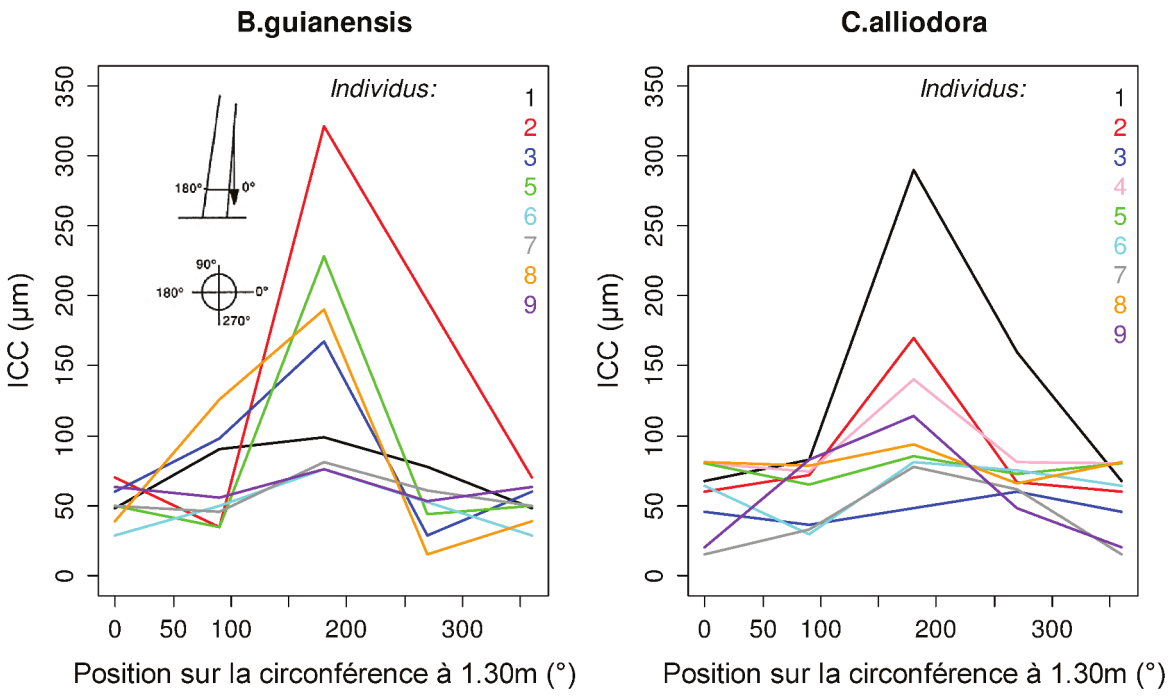


Figure 63 : Profils de variation des mesures d'ICC selon la position sur la circonférence chez les deux espèces. Le point de mesure effectué sur la face penchée de l'arbre correspond à la position angulaire de 180°. Chaque couleur correspond à un individu comme indiqué en légende.

Les ICC mesurés sur les individus de B. guianensis dont les indices d'enlianement et de mortalité sont nuls, sont faibles et homogènes sur la circonférence en comparaison aux autres individus, ce qui indique que les conditions de croissance sont également liées aux niveaux de contrainte observés dans le tronc chez cette espèce (Figure 64). Chez C. alliodora, il n'y a pas de relation entre les contraintes de maturation et les conditions de croissance : certains individus enlianés ou ayant perdus des branches ont malgré tout des ICC faibles et peu variables sur la périphérie de l'arbre. Pour cette espèce, le diamètre est le paramètre le mieux relié aux variations d'ICC : chez les individus dont le diamètre est inférieur à 30 cm, les valeurs d'ICC augmentent avec le diamètre. A l'inverse, pour les deux plus gros individus les valeurs d'ICC sont très faibles. L'influence du site sur les valeurs d'ICC est non significative pour les deux espèces.

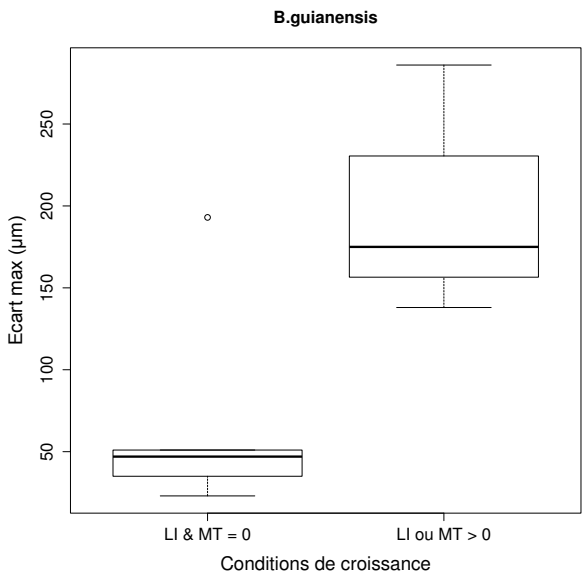


Figure 64 : Influence des conditions de croissance sur la différence entre les valeurs extrêmes d'ICC chez B. guianensis. LI et MT représentent les indices d'enlianement et de mortalité des charpentières sur le tronc estimés lors de la description architecturale des arbres (0 : pas de lianes ni de dommages ; >0 : enlianement ou/et tronc endommagé). La première et la seconde boîte à moustache ont été tracées à partir de 6 et 3 individus respectivement.

- Excentrement de la moelle

Les individus de B. guianensis ne présentent pas d'excentrements marqués. Les rondelles sont centrées sur la moelle et les épaisseurs d'aubier et de duramen évoluent proportionnellement avec la hauteur selon un ratio stable dans la plupart des cas.

Chez C. alliodora à l'inverse, tous les individus présentent un excentrement moyen (Exc_{moy}) sur toute la hauteur supérieur à 1,50 (Tableau 5). L'arbre 8 est le plus excentré ($Exc_{moy} = 2,29$) et l'excentrement maximal parmi les rondelles aux différentes hauteurs dans l'arbre atteint 4,07. La variabilité de l'excentrement est maximale pour l'individu 4 qui atteint 6,99 à la base du tronc. Le détail de la géométrie des rondelles de cet individu à plusieurs niveaux dans l'arbre est décrit en Figure 66. Les rondelles sont volontairement alignées selon leur moelle pour rendre compte de leur dissymétrie. Les photographies des rondelles correspondant au défilement montrent que la surface de duramen suit la géométrie de la rondelle et possède donc un excentrement similaire. Les rondelles les plus excentrées se trouvent à la base de l'arbre. C'est également le cas pour les 8 autres individus : passé les 10 mètres de hauteur en moyenne, les rondelles sont plus concentriques (Figure 65). En effet les excentrements extrêmes (Exc > 3) sont tous mesurés en dessous de 10 m. Chez l'individu 4, les excentrements moyens en dessous et au-dessus de ce point valent respectivement 3,36 et 1,86.

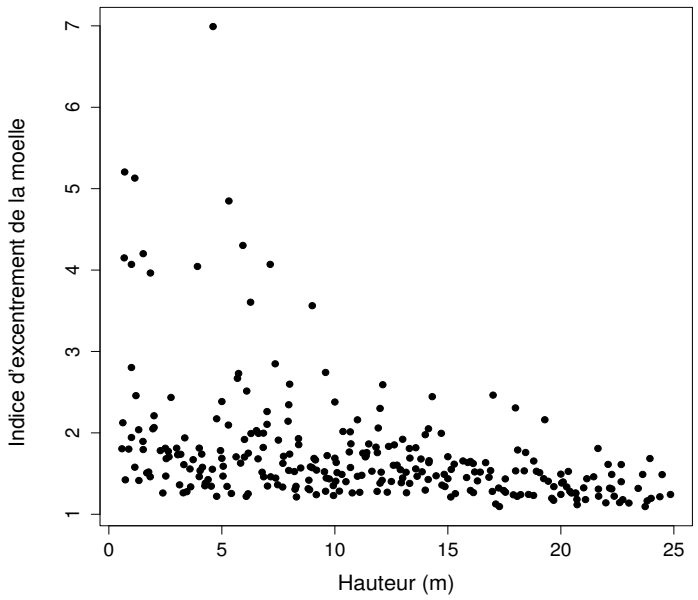


Figure 65 : Influence de la hauteur sur l'indice d'excentrement de la moelle chez C. alliodora.

Tableau 5 : Détail des valeurs d'excentrements moyens et extrêmes pour les 9 individus de C. alliodora. Les paramètres renseignés sont les suivants : $D_{1.30m}$, diamètre à 1,30m ; Exc_{moy}, excentrement moyen ; sd, écart type ; Exc_{min}, excentrement minimum ; Exc_{max}, excentrement maximal.

Individus	Site	$D_{1.30m}$ (cm)	Exc_{moy} (sd)	Exc_{min}	Exc_{max}
1	1	27,1	**1,58** (0,48)	1,09	4,15
2	1	24,0	**1,50** (0,25)	1,12	2,16
3	1	15,9	**1,53** (0,38)	1,21	2,74
4	2	26,1	**1,93** (1,25)	1,09	6,99
5	2	17,2	**1,71** (0,38)	1,23	2,67
6	2	20,5	**1,74** (0,59)	1,16	4,30
7	3	47,3	**1,72** (0,58)	1,26	4,07
8	3	47,5	**2,29** (0,66)	1,.65	4,07
9	3	27,0	**1,71** (0,42)	1,29	2,80
		Moyennes:	**1,74** (0,41)	1,23	3,77

- Bois de tension

Chez B. guianensis on identifie visuellement la présence de bois de tension chez tous les individus, formant une zone de bois plus sombre après rabotage et brillante sous lumière incidente, comme montré sur peuplier par Barbacci et al. (2008). L'observation des coupes anatomique après coloration confirme l'existence de bois de tension chez B. guianensis dans les zones identifiées visuellement (Figure 67) et permet la caractérisation du type de bois de tension formé par l'espèce. Le bois de tension mis en place par B. guianensis est caractérisé par une paroi secondaire non lignifiée gélatineuse : le bois de tension à couche G (Figure 68).

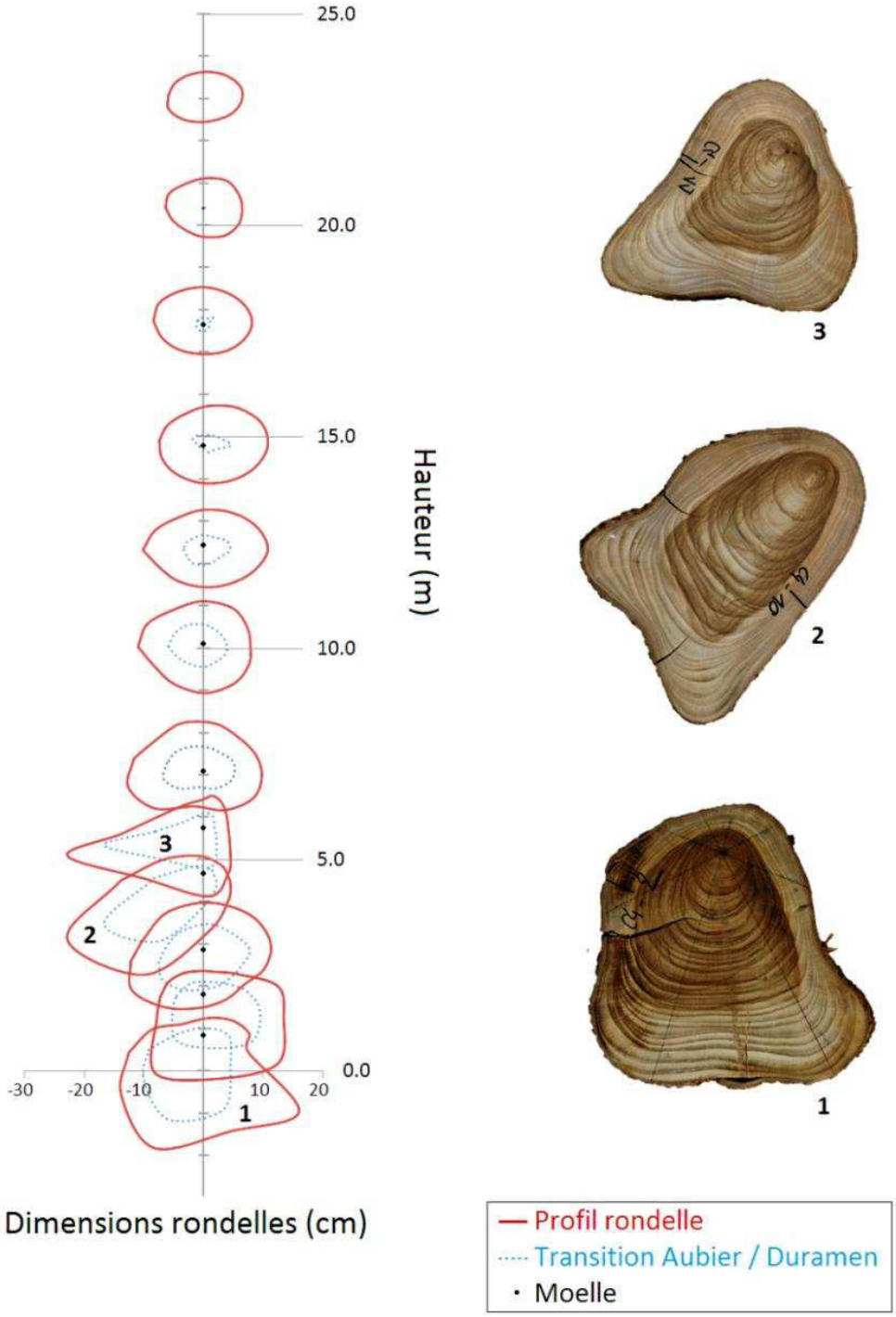


Figure 66 : Détail de la géométrie des différentes rondelles de l'individu 4 de C. alliodora selon la hauteur dans l'arbre. La circonférence et la transition aubier/duramen sont respectivement indiquées par un trait rouge et un trait pointillé bleu. Les rondelles sont alignées sur la moelle (indiqué par un point noir) pour rendre compte de leur excentrement.

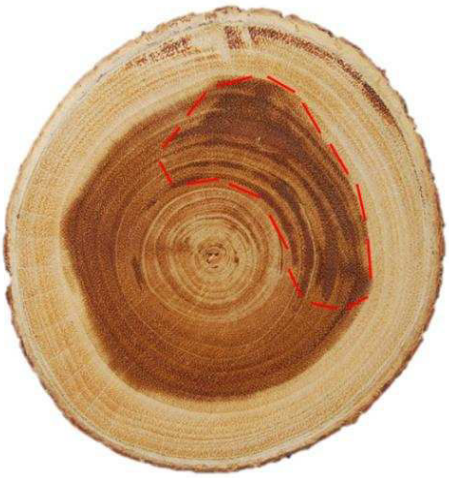


Figure 67 : Exemple d'identification d'une zone de bois de tension chez B. guianensis.
La zone identifiée visuellement est représentée par les pointillés rouges. Le bois de tension dans l'aubier est plus difficilement identifiable, mais non pour autant inexistant.

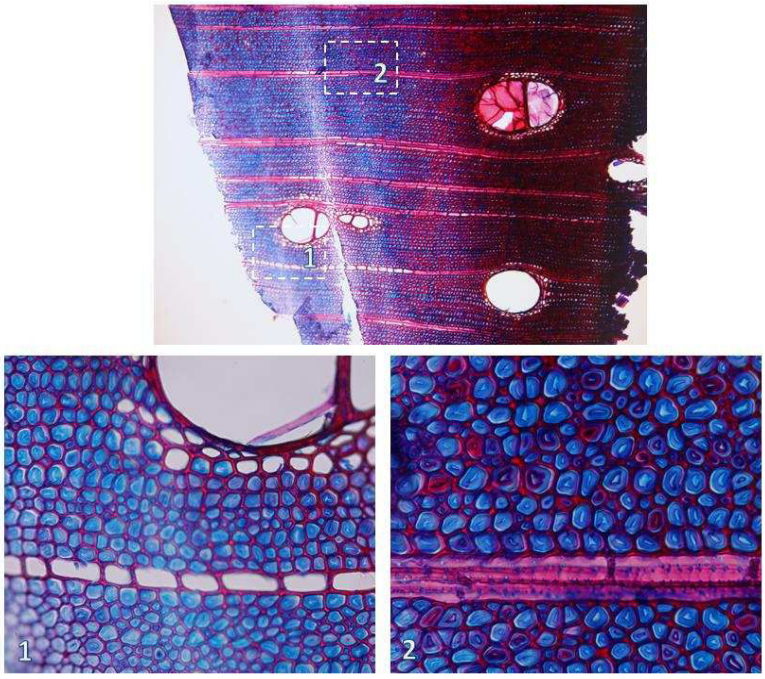


Figure 68 : Coloration d'une coupe anatomique effectuée dans une zone de bois de tension chez B. guianensis.
Les zones rouges indiquent les cellules dont la paroi est lignifiée. Les zones bleues permettent d'identifier les cellules dont la paroi est non lignifiée. Les zooms sur les zones 1 et 2 permettent d'observer la présence de fibres de bois de tension à couche gélatineuse épaisse. De gauche à droite et de haut en bas, les grossissements sont les suivants : x10, x60 et x100. Coupes, coloration et photographie effectuées par Barbara Ghislain.

Au sein de l'arbre, les zones de bois de tension sont préférentiellement localisées près de la moelle. La surface de bois de tension a été calculée pour chacune des rondelles de l'individu 7 (Figure 69). Le défilement du bois de tension au sein du tronc indique la présence de bois de tension jusqu'à 14 m avec un pic aux alentours de 9 m, hauteur pour laquelle le tronc présente une déformation visible. L'orientation de la zone de bois de tension peut varier selon la hauteur. Les rondelles sous fourche possèdent du bois de tension dans la direction correspondant à l'axe des branches principales. On note aussi la présence de bois de tension dans les branches.

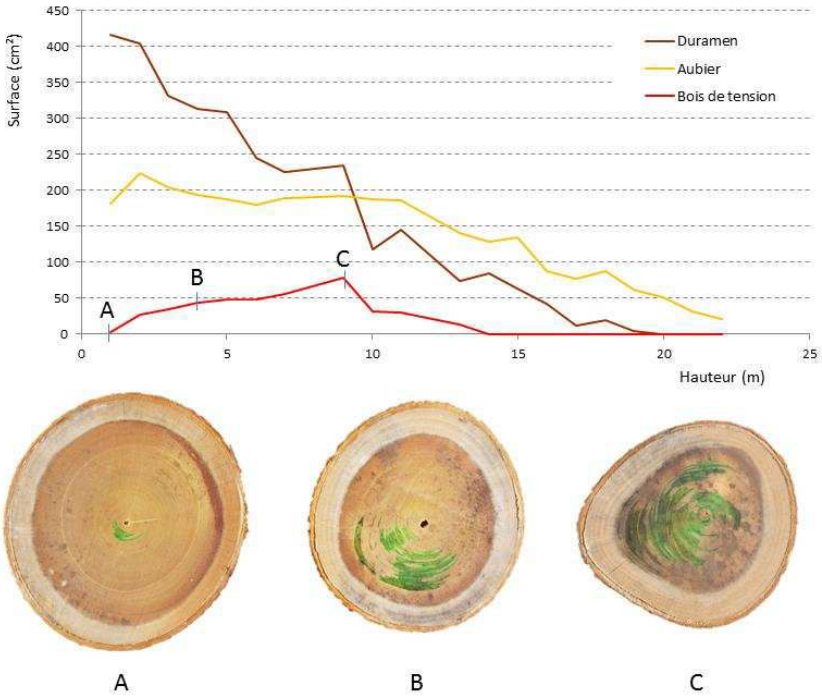


Figure 69 : Variation des surfaces d'aubier, de duramen et de bois de tension selon la hauteur chez B. guianensis. Les zones vertes sur les rondelles correspondent aux zones identifiées visuellement comme bois de tension. Le bois de tension dans l'aubier est plus difficilement identifiable, mais non pour autant inexistant.

Chez les individus de C. alliodora le bois de tension n'est pas identifiable visuellement sur les rondelles et ne présente aucun problème d'usinage ou de séchage. Une coupe a néanmoins été effectuée sur une des rondelles excentrée de l'individu 1, individu en situation de redressement avec des valeurs d'ICC importantes, sur le plus court des rayons correspondant à la face penché de l'arbre. Après coloration, on n'identifie pas de zone non lignifiée en bleu sur les coupes anatomiques, mais il est toutefois possible d'observer un épaississement de la paroi cellulaire des fibres (Figure 70). La paroi de ces cellules est intégralement lignifiée mais plus épaisse que les cellules de bois normal, ce qui suppose que le bois de tension chez C. alliodora ne forme pas de couche G non lignifiée.

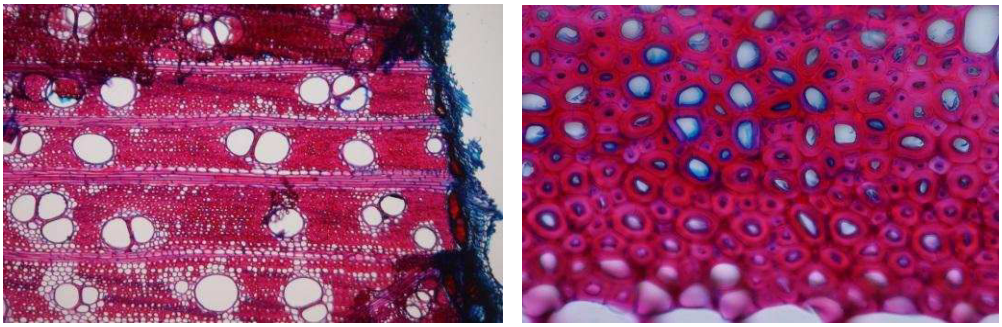


Figure 70 : Coloration d'une coupe anatomique effectuée dans une zone de bois de tension chez C. alliodora. Aucune zone n'indique la présence de tissus non lignifiées (qui apparaitraient en bleu). On note cependant que l'épaisseur de la paroi des fibres est importante dans cette zone. De gauche à droite, les grossissements sont x10 et x100. Coupes, coloration et photographie effectuées par Barbara Ghislain.

2.2..4b Performance des traits foliaires

Pour les deux espèces, les traits foliaires sont différents d'un individu à l'autre et varient peu en moyenne pour un même arbre. Le SLA (« Specific Leaf Area », surface foliaire par unité de masse) moyen, tous individus confondus, est plus faible chez B. guianensis que C. alliodora (moyennes respectives de 8,64 et 10,86 $m^2.kg^{-1}$). Les valeurs de SLA sont également plus contrastées chez B. guianensis (coefficient de variation de 32,2 %) que chez C. alliodora (coefficient de variation de 18,9 %) et il existe davantage de différences entre les individus chez B. guianensis. La tendance globale est à la diminution du SLA avec le diamètre, excepté pour les trois plus gros individus de C. alliodora pour lesquels le SLA se stabilise (Figure 71a). L'épaisseur des feuilles multipliée par le SLA renseigne sur le volume de matière par unité de masse des limbes. L'inverse de ce produit correspond donc à la densité des feuilles. La Figure 72 indique que cette densité augmente avec le diamètre de l'arbre chez les deux individus puis, chez C. alliodora seulement, les résultats se stabilisent pour les gros arbres.

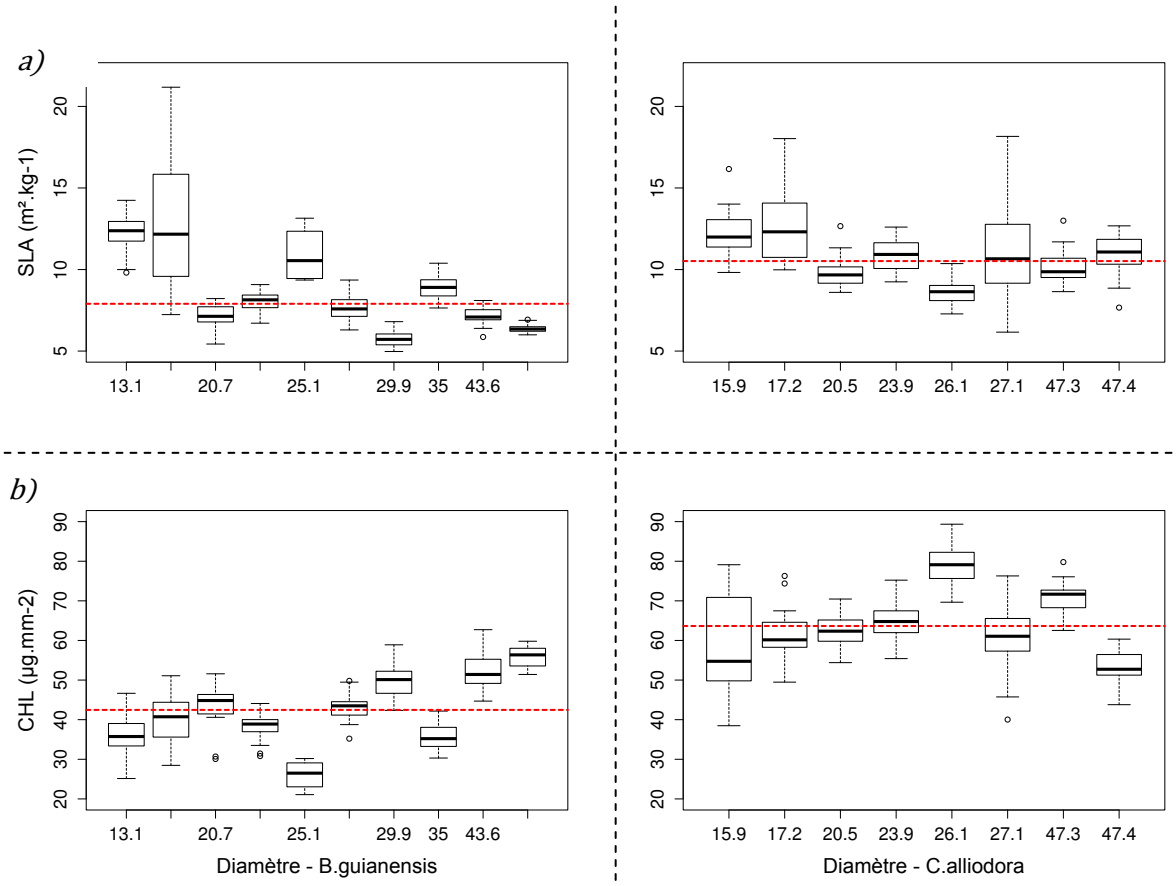


Figure 71 : Variabilité de traits foliaires en fonction du $D_{1.30m}$ chez B. guianensis et C. alliodora. De bas en haut : SLA et CHL. De gauche à droite : B. guianensis et C. alliodora. Les lignes pointillées rouges représentent les valeurs médianes obtenues pour chacune des espèces.

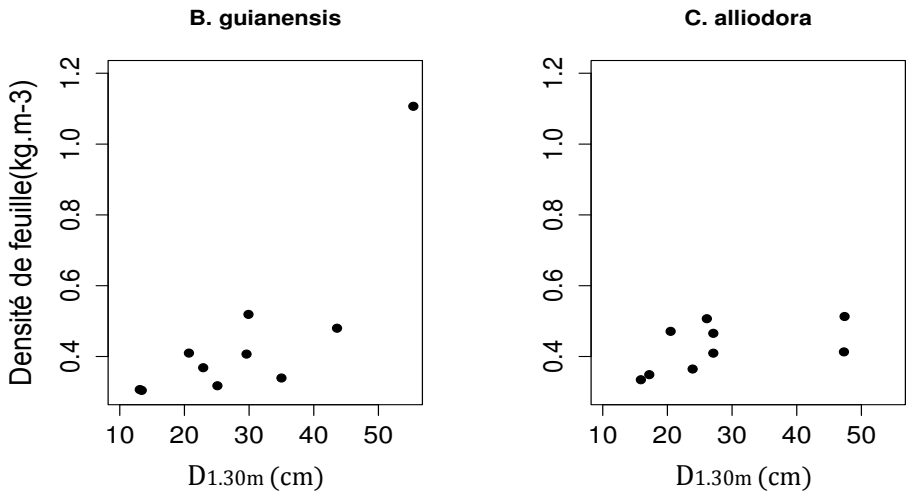


Figure 72 : Densité moyenne des feuilles des individus de B. guianensis et de C. alliodora en fonction de leur $D_{1.30m}$..

Les valeurs de CHL (quantité de chlorophylle par unité de surface) sont également plus faibles chez B. guianensis que C. alliodora (valeurs moyennes respectives de 42,8 et 63,9 µg.mm^{-2}). Comme le SLA, le CHL est variable d'un individu à l'autre et les valeurs extrêmes mesurées vont de 21,1 à 62,7 µg.mm^{-2} chez B. guianensis (coefficient de variation de 18,7 %) et de 38,5 à 89,3 µg.mm^{-2} chez C. alliodora (coefficient de variation de 15,1 %). La variabilité des résultats est semblable pour les deux espèces bien que la variabilité intra individu soit plus forte chez C. alliodora (coefficient de variation maximale de 20,7 % pour l'individu 3). Chez les deux espèces la tendance globale est à l'augmentation du CHL avec le diamètre de l'arbre excepté pour les gros arbres chez C. alliodora : chez B. guianensis, le CHL augmente avec le diamètre pour l'ensemble du jeu de données; chez C. alliodora, le CHL augmente avec le diamètre jusqu'à 26 cm de diamètre puis diminue (Figure 71b). Les résultats obtenus pour le CHL sont exactement inverses à ceux de la tendance observée pour le SLA.

Le CHL et le SLA sont également liés à l'infradensité sous écorce chez les deux espèces, soit à l'infradensité du bois récemment mis en place, correspondant à la dernière poussée annuelle de l'individu (Figure 73). La variation des traits foliaires avec l'infradensité sous écorce est semblable à celle décrite précédemment selon le diamètre à l'exception d'un point : le SLA est peu variable selon ce paramètre chez C. alliodora. L'ensemble des résultats pour chaque individu est détaillé en Tableau 6.

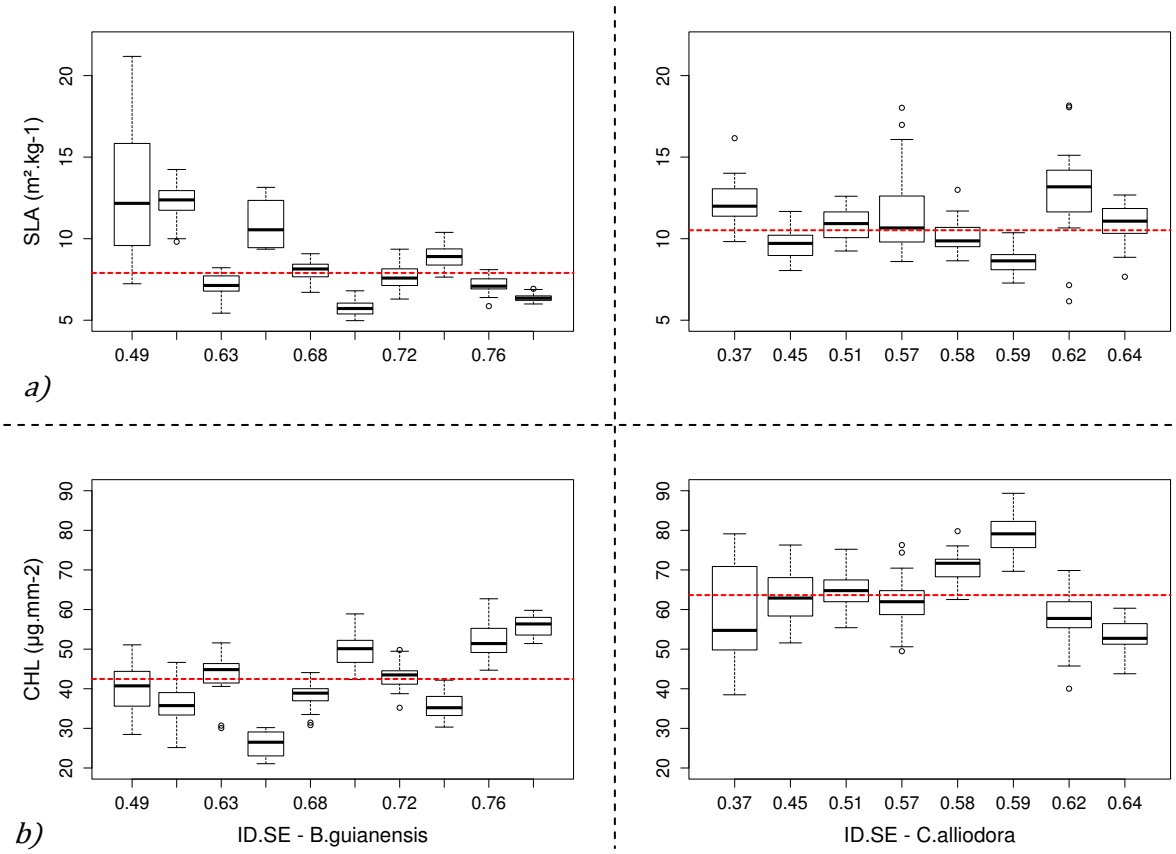


Figure 73 : Variabilité de traits foliaires en fonction de l'infradensité sous écorce (ID.SE) chez B. guianensis et C. alliodora. De bas en haut : SLA et CHL. De gauche à droite : B. guianensis et C. alliodora. Les lignes pointillées rouges représentent les valeurs médianes obtenues pour chacune des espèces.

Tableau 6 : Valeurs moyennes des traits foliaires par individu chez B. guianensis et C. alliodora. Les paramètres renseignés sont : $D_{1.30m}$: diamètre de l'arbre à 1.30m ; Epaisseur : épaisseur des feuilles ; CHL : teneur en chlorophylle des feuilles ; Dureté : dureté des feuilles ; Aire : aire des limbes ; SLA : Aire spécifique des feuilles.

	Individu	D1.30m cm	Epaisseur mm	CHL µg.mm-2	Dureté N	Aire cm²	SLA m².kg-1
B. guianensis	2	25,1	0,29	26,07	1,18	122,05	10,90
	3	29,6	0,34	43,04	1,37	109,97	7,29
	4	20,7	0,34	43,77	0,84	94,64	7,16
	5	35,0	0,33	35,65	1,19	124,02	8,93
	6	22,9	0,34	38,46	1,27	135,29	8,01
	7	29,9	0,33	50,01	1,26	158,57	5,79
	8	43,6	0,29	52,13	1,26	147,44	7,16
	9	55,4	0,14	55,92	1,37	101,67	6,41
	10	13,1	0,27	35,81	0,47	120,55	12,18
	11	13,4	0,26	40,08	0,41	184,40	12,69
		Moyennes:	**0,29**	**42,0**	**1,06**	**129.86**	**8.65**

C. alliodora	1	27,1	0,22	63,35	1,59	42,30	9,63
	2	23,9	0,25	64,84	1,54	47,66	10,92
	3	15,9	0,25	58,84	1,20	44,04	12,15
	4	26,1	0,23	79,48	1,03	30,89	8,65
	5	17,2	0,23	61,23	1,17	54,98	12,74
	6	20,5	0,22	61,45	0,95	38,55	9,74
	7	47,3	0,24	70,87	1,13	52,58	10,17
	8	47,4	0,18	52,98	1,06	43,19	10,77
	9	27,1	0,19	56,31	1,00	35,87	12,85
		Moyennes:	**0,22**	**63,26**	**1,19**	**43,34**	**10,85**

Chez les deux espèces le SLA et le CHL sont corrélés et inversement proportionnels. Le SLA représenté en fonction du CHL permet d'observer la répartition des individus au sein du nuage de point (Figure 74). Chez C. alliodora, le diamètre des individus et le site de prélèvement n'influencent pas la relation entre SLA et CHL. A l'inverse chez B. guianensis, il est possible d'identifier plusieurs regroupements de points appartenant au même site ou à la même classe de diamètre :

- Les individus 10 et 11 prélevés sur le site 3 présentent un SLA plus fort que les autres individus (SLA moyen de 9,77 $m^2.kg^{-1}$ contre 8,65 pour les autres individus)
- L'individu 2 prélevé sur le site 1 présente les plus faibles valeurs de CHL (26,1 $\mu g.mm^{-2}$ soit 39 % de moins que la moyenne pour l'espèce)
- Les individus prélevés sur le site 2 suivent la même tendance. Seul le diamètre influence les valeurs de SLA et CHL : l'individu le plus gros est celui dont le CHL est maximal (52,13 $\mu g.mm^{-2}$) et le SLA minimal (7,16 $m^2.kg^{-1}$).

Les résultats obtenus pour B. guianensis sont plus variables que ceux obtenus pour C. alliodora en raison des deux plus petits individus. La Figure 74 montre que les traits foliaires chez B. guianensis sont finalement plus stables que chez C. alliodora lorsqu'on ne considère pas les jeunes individus.

Enfin les résultats obtenus lors la mesure des échanges gazeux avec le CIRAS sur un individu mature de B. guianensis indiquent de fortes capacités d'acquisition de l'énergie lumineuse en comparaison aux autres espèces dont les valeurs usuelles d'assimilation maximale nette de CO2 sont plutôt de l'ordre de 4 µmol CO2 m-2 s-1 chez les sciaphiles et de 7 µmol CO2 m-2 s-1 chez les héliohpyles selon les travaux de Barigah et al. (1998). Les résultats obtenus pour B. guianensis sont détaillés en Tableau 7.

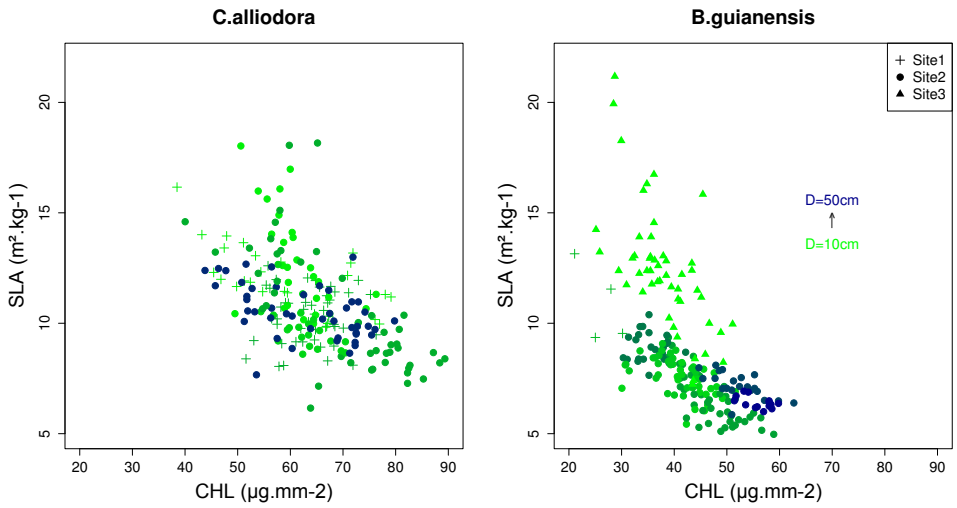


Figure 74 : Corrélations entre deux traits foliaires (SLA et CHL) chez C. alliodora et B. guianensis. La forme des points correspond au site de prélèvement comme indiqué en légende et la couleur des points est fonction du diamètre à 1,30 m des individus (de 10cm en vert clair à 50 cm de diamètre en bleu foncé).

Tableau 7 : Valeurs moyennes des échanges gazeux mesurés chez l'individu 2 de B. guianensis. Les résultats correspondent à la moyenne des valeurs mesurée trois feuilles de l'apex prélevées sur l'individu 2.Les réglages utilisés pour cette mesure sont les suivants: PAR : densité de flux de photons ; CO2 : concentration de CO2. Conditions de l'essai : concentrations de CO2 : 500 ± 3.7 ppm, densité de flux de photons : 1000 m-2 s-1.

PAR (µmol m-2 s-1.)	**CO2** (ppm)	**Assimilation nette de CO2** (µmol CO2 m-2 s-1)
1000	500	13,3
2000	500	11,3
2000	2000	22,8

La confrontation des résultats à ceux de la base de données BRIDGE permet de comparer l'ensemble des traits foliaires observés chez B. guianensis et C. alliodora à de très nombreuses autres espèces guyanaises (Figure 75). Les principales observations sont les suivantes :

- SLA : Les valeurs de SLA sont moyennes vis-à-vis des autres espèces ;
- CHL : pour C. alliodora les valeurs de CHL sont moyennes, tandis que chez B. guianensis, les valeurs sont parmi les valeurs faibles ;
- Epaisseur des feuilles : pour C. alliodora les valeurs sont dans la moyenne. Chez B. guianensis les feuilles sont plus épaisses comparées aux autres espèces ;
- Dureté des feuilles : pour les deux espèces, les feuilles présentent des valeurs comparables aux valeurs les plus faibles de la base de données BRIDGE.

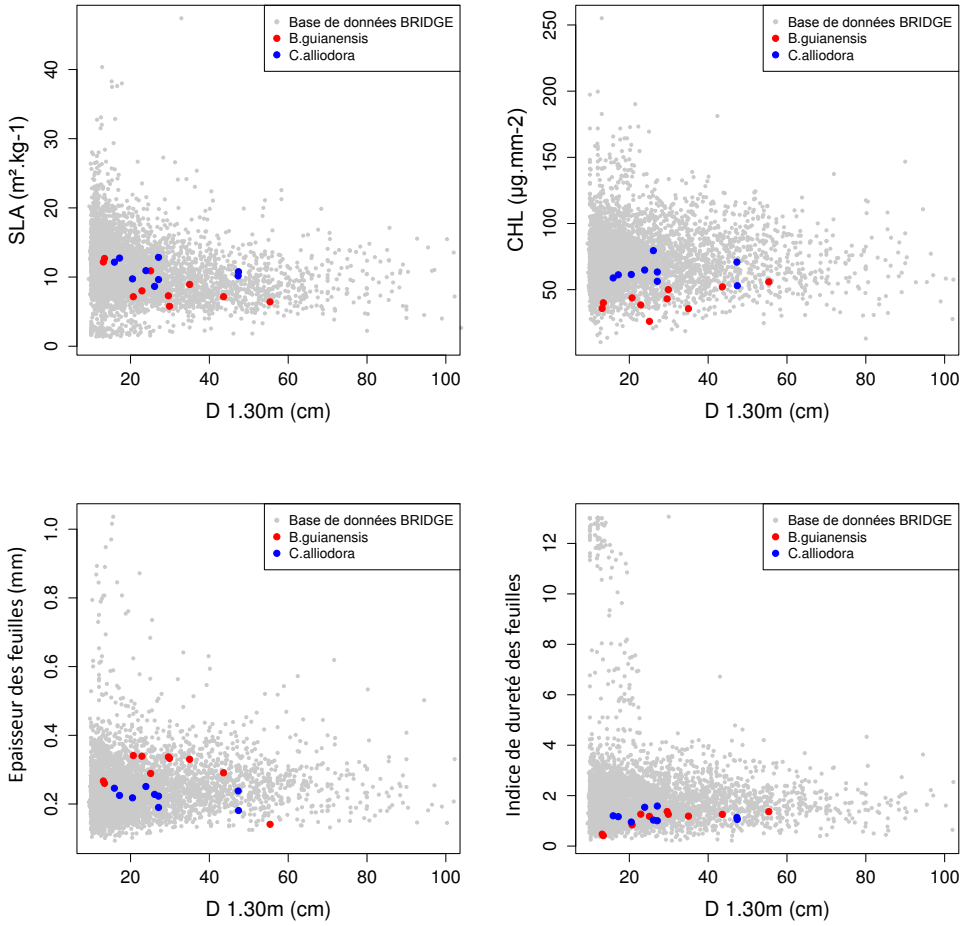


Figure 75 : Comparaison des traits foliaires mesurés aux valeurs issues de la base de données BRIDGE. Les 4 traits foliaires mesurés sont de gauche à droite et de haut en bas : le SLA, le CHL, l'épaisseur et la dureté des feuilles. Les données issues de la base Bridge sont indiquées en gris. Les points rouges (B. guianensis) et bleus (C. alliodora) représentent les valeurs moyennes obtenues pour les 25 feuilles prélevées sur chaque individu échantillonné.

La Figure 76 et la Figure 77 permettent d'identifier les espèces qui se rapprochent le plus des deux espèces d'étude relativement aux traits foliaires. On note que pour B. guianensis, les valeurs de SLA issues de la base BRIDGE sont très supérieures aux valeurs mesurées (Figure 76) tandis que les valeurs de CHL sont proches (Figure 77). Selon le paramètre observé, il est possible d'observer des groupes d'espèces qui ont des caractéristiques foliaires proches de B. guianensis et C. alliodora :

- Selon le SLA : B. guianensis est très proche du Maho noir (Eschweilera grandiflora) et de l'Alimiao (Pseudopiptadenia suaveolens) et C. alliodora se rapproche du Tachigali (Tachigali melinonii) et du Carapa (Carapa procera) ;

- Selon le CHL : B. guianensis est proche de l'ébène verte (Tabebuia serratifolia) et C. alliodora est proche du Tachigali encore une fois et de l'Alimiao.

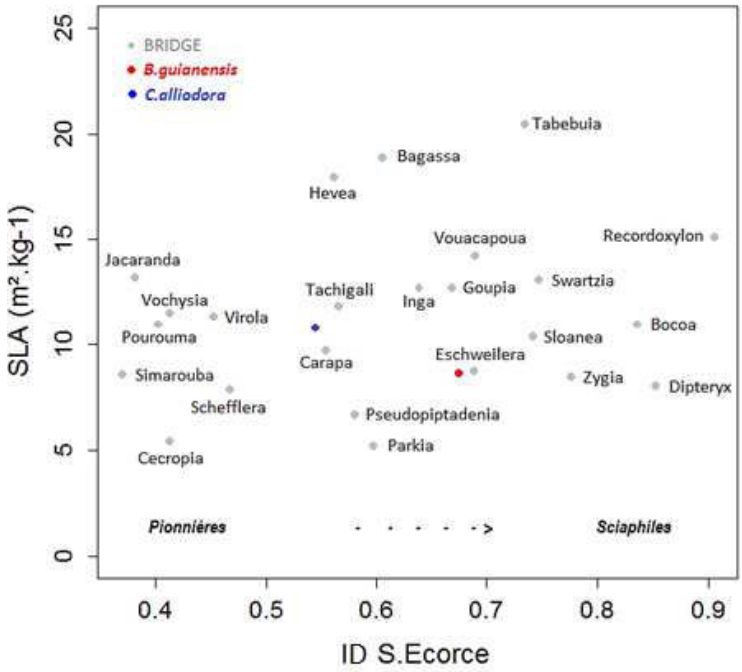


Figure 76 : Comparaison des mesures de SLA à la base BRIDGE en fonction de l'infradensité sous écorce ($ID_{S.Ecorce}$). Les points rouges et bleus représentent respectivement les valeurs mesurées pour les individus de B. guianensis et C. alliodora. Les points gris correspondent aux valeurs moyennes par genre issues de la base BRIDGE pour plusieurs espèces guyanaises communes.

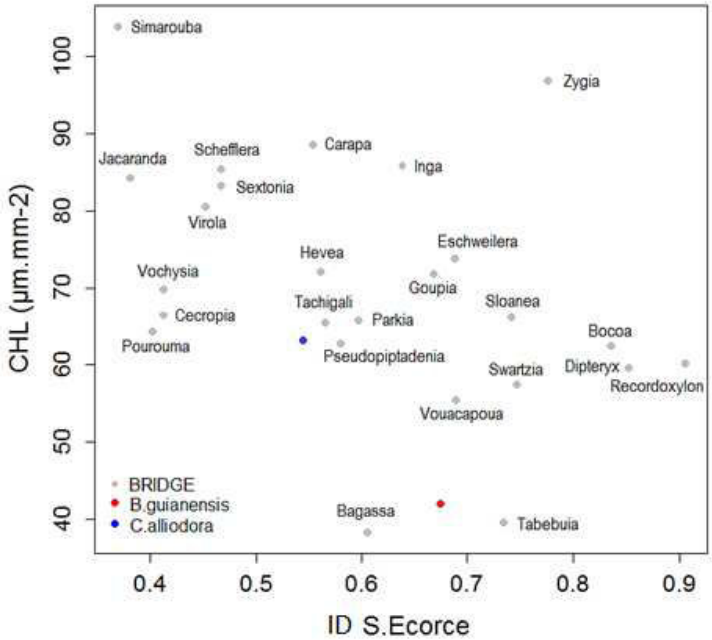


Figure 77 : Comparaison des mesures de CHL à la base BRIDGE en fonction de l'infradensité sous écorce ($ID_{S.Ecorce}$). Les points rouges et bleus représentent respectivement les valeurs mesurées pour les individus de B. guianensis et C. alliodora. Les points gris correspondent aux valeurs moyennes par genre issues de la base BRIDGE pour plusieurs espèces guyanaises communes.

2.3 – Discussion

2.3.1 – Développement des deux espèces

Les individus de B. guianensis possèdent une forme de fût ainsi qu'une proportion de duramen très régulière au sein de l'arbre. Cette caractéristique est observable tout au long du gradient ontogénique couvert par l'échantillonnage. L'incidence du site semble être minime pour cette espèce en comparaison aux individus de C. alliodora dont la forme et la proportion de duramen sont très variables, bien que les sites de prélèvement des individus de B. guianensis soient plus distants et les individus en leur sein plus éloignés les uns des autres en comparaison à l'échantillonnage effectué pour C. alliodora. Les résultats obtenus montrent que la bagasse est une espèce dont la croissance est très homogène. L'épaisseur d'aubier est quasiment invariable sur la longueur du tronc et équivalente pour tous les stades de développement. Les variations liées à la proportion des tissus ne sont observées que dans deux cas de figures : chez les individus dont le diamètre est supérieur à 30 cm, avec une légère diminution de l'épaisseur d'aubier et une augmentation de l'épaisseur d'écorce ; ou chez les individus présentant des traumatismes avec une augmentation de la proportion de duramen au niveau de la blessure (
Figure 78), traduisant dans les deux cas un compromis entre protection du tronc et maintien d'une zone conductrice suffisante pour assurer l'approvisionnement en ressource de l'ensemble de l'arbre. Les proportions de duramen chez C. alliodora sont plus faibles mais aussi plus variables. Ce dernier point s'explique par le fait que la croissance des cèdres sam est fortement influencée par le milieu. Cette grande plasticité permet à l'espèce de se développer dans des sites contrastés et de s'adapter à la compétition. Les individus de bagasse n'auraient peut-être pas réussi à survivre dans de telles conditions (on note d'ailleurs qu'il n'y aucune bagasse sur le site 2 à Saül, caractérisé par une forte densité de tiges). Cette caractéristique est néanmoins responsable de l'hétérogénéité de certains individus. Chez cette espèce, on observe la mise en place de duramen traumatique et la forme du fut est plus irrégulière pour les individus ayant poussé en milieu dense. Les épaisseurs de duramen mesurées sont donc plus variables sur la hauteur mais aussi plus contrastées parmi les individus en comparaison à B. guianensis. Le volume total de duramen dans l'arbre est néanmoins estimable avec précision en fonction du D1.30m pour les deux espèces, information essentielle pour la sélection des diamètres exploitables.

Figure 78 : Observation de la mise en place de duramen traumatique chez C. alliodora.
Les rondelles ont été prélevées à 10, 11 ,12 et 13 m et appartiennent à l'individu 1. Avant et après les deux zones dont la proportion de duramen est anormalement forte (11 et 12 m), les rondelles présentent une zone de duramen normale, centrée sur la moelle. Ce type de singularité explique en partie les hétérogénéités observées dans les profils de variation de la proportion de duramen selon la hauteur dans l'arbre. La formation de duramen traumatique s'accompagne d'une augmentation locale de la production de matière ligneuse, que l'on observe facilement sur les rondelles à 11 et 12 m.

Les résultats de l'analyse architecturale indiquent que la croissance de B. guianensis se décompose en trois phases (Figure 79), dont chacune correspond à un stade de développement:

- Une première phase de croissance rapide en hauteur pour atteindre rapidement une position dominante dans la canopée. Seules des branches séquentielles sont mises en place puis élaguées naturellement mais aucun axe secondaire durable n'est mis en place. Le développement de la tige est essentiellement supporté par la croissance en hauteur (rapport H/D très fort à ce stade) et le fut est très élancé et le houppier de faible volume
- Une phase plutôt transitoire entre 20 cm et 30 cm de diamètre qui correspond à l'installation de l'arbre dans la canopée avec la mise en place de la fourche. La croissance en hauteur est ralentie, le rapport H/D fortement diminué et les premiers axes secondaires sont.
- Une phase de développement de la couronne à partir de 30 cm de diamètre avec une forte augmentation du nombre de cimettes et une croissance principalement supportée par la croissance en diamètre. Le poids et la surface des axes secondaires augmentent et la couronne est davantage soumise aux contraintes extérieures telles que le vent.

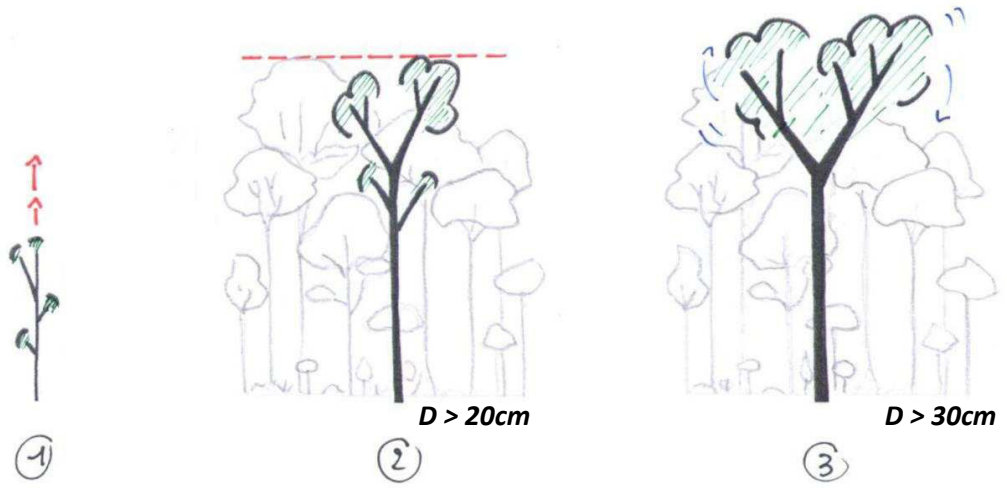


Figure 79 : Différents stades de développement observés chez B. guianensis.
1) stades juvénile caractérisé par une croissance rapide ; 2) $D_{1.30m}$ supérieur à 20 cm, stade d'établissement dans la canopée et mise en place de la fourche principale, ralentissement de la croissance en hauteur ; 3) $D_{1.30m}$ supérieur à 30 cm, stade de développement de la couronne, croissance principalement supportée par la croissance en diamètre, forte proportion de duramen.

Chez C. alliodora, l'analyse des cernes comparée àl'analyse des marquers primaires des individus voisins du genre cecropia qui ont été datés permet d'affirmer que les cernes sont annuels. En effet le nombre de cernes des 13 individus échantillonnés est toujours très proche de l'âge mesuré sur les cecropias ayant poussé dans le même laps de temps. Cette information essentielle sur le développement de cette espèce permet de réinterpréter les graphiques de croissance en hauteur et en diamètre en observant cette fois leur variation annuelle (Figure 80). Les taux de croissance annuels sont très forts, avec des croissances moyennes sur la hauteur et le rayon de 1,27 m/an et 2,3 cm/an respectivement. Les croissances en hauteur et en diamètre sont plus fortes pour les

individus du site 1 (croissance moyenne sur la hauteur et le rayon de 1,92 m/an et 4 cm/an). La croissance en diamètre, quant à elle, augmente linéairement avec l'âge au fur et à mesure du développement de l'arbre. Les individus issus du site 2 possèdent les plus faibles taux de croissance en raison des difficultés rencontrées lors de leur développement relativement à la compétition et aux traumatismes dont les marques sont présentes sur plusieurs rondelles. Le défilement des cernes pour ces individus indique des accroissements annuels faibles, irréguliers selon les années mais aussi selon la hauteur. Cette observation explique l'hétérogénéité observée quant à la forme des arbres et aux proportions de duramen. Les individus issus du premier site présentent à l'inverse des accroissements annuels forts et très réguliers et une proportion de duramen plus importante et plus homogène dans l'arbre. Enfin, les résultats obtenus montrent que la croissance en hauteur est très forte dans les 15 premières années (correspondant à un diamètre moyen de 18cm) puis ralentie. Cette observation est concordante avec la stratégie de croissance de l'espèce qui cherche à coloniser rapidement l'environnement dans lequel elle se développe.

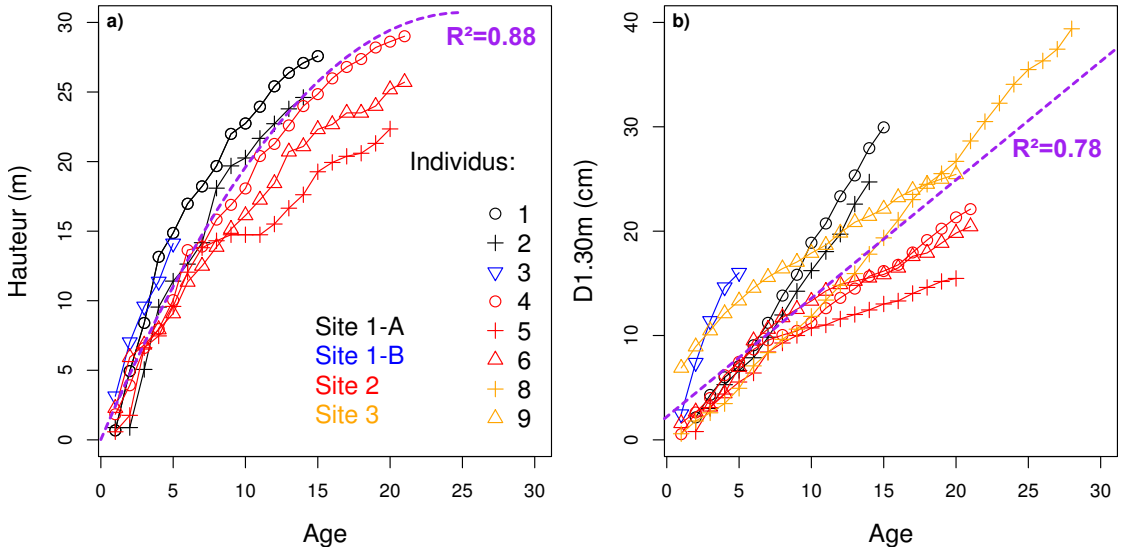


Figure 80 : Croissance en hauteur et en diamètre pour les individus de C. alliodora en fonction de leur âge. Les modèles ajustés sur les valeurs et leur coefficient de corrélation sont indiqués en violet. Les sites de prélèvements et les individus sont indiqués en légende.

Les individus de B. guianensis et C. alliodora possèdent un fort angle des microfibrilles à cœur uniquement. Cette caractéristique est associée à une plus grande souplesse des fibres. Le bois correspondant est donc plus flexible. Cette caractéristique est une technique qui assure un meilleur taux de survie chez les jeunes plants, mis en danger à ce stade de développement par l'action du vent (les milieux ouverts sur lesquels les deux espèces poussent sont à découverts et moins protégés du vent) mais aussi par le passage d'animaux. Plus tard, lorsque la compétition commence à s'accentuer, les arbres mettent en place un bois qui leur permet d'être plus rigides : l'AMF diminue et se stabilise entre 10 et 12° en moyenne. L'individu 3 de C. alliodora est celui qui présente les plus forts taux de croissance annuels à la fois en diamètre et en hauteur. C'est aussi celui qui possède le plus fort angle d'AMF. Les conditions de croissance sont à l'origine de la corrélation entre fort AMF et croissance rapide (Erickson&Arima, 1974). Des études sur le Pinus taeda en plantation ont montré que les individus qui

possédaient un fort taux de croissance produisait un bois dont l'AMF était plus fort que les individus qui poussaient lentement (Herman et al., 1999). Enfin, l'AMF peut également être mis en lien avec les conditions hydriques. C'est ce que montre (McMillin, 1973), appuyé par Wimmer et al. (2002) quelques années plus tard. Tous deux mesurent des AMF plus forts chez les individus ayant été soumis à des sécheresses cycliques. L'individu 3 de C. alliodora qui a poussé en milieu très ouvert et donc peu ombragé, possède un AMF exceptionnellement fort en comparaison aux autres individus. Cet arbre a effectivement pu être sujet à des conditions de stress hydriques. Le peu d'informations que nous possédons relativement aux précipitations annuelles propres à chaque site ne nous permet néanmoins pas d'appuyer les observations de Mc Millin et Wimmer avec certitude.

La morphologie générale des deux espèces diffère, mais leur mode de développement est proche. Les deux espèces poussent en milieu ouvert, conjointement avec les individus de cecropia (C. obtusa et C. sciadophylla). Sur le site 3, où les individus sont plus gros, aucun cecropia n'est présent. Les trois espèces colonisent les espaces récemment ouverts et anthropisés puis poussent rapidement côte à côte. Les individus de cecropia fleurissent et cessent de pousser en hauteur. Pendant ce temps, les individus de B. guianensis et C. alliodora continuent leur croissance en hauteur et s'installent dans une position dominante, au-dessus des individus de cecropias. Cette hypothèse est appuyée par l'observation pour chaque site d'observation d'une année à partir de laquelle la croissance des cecropias est ralentie tandis que celle des cèdres sam se poursuit selon la même tendance. Plus tard, les cecropias disparaissent et les individus de B. guianensis et C. alliodora perdurent. Ils cessent de croitre en hauteur mais leur diamètre continue d'augmenter et leurs couronnes se développent. La présence de C. obtusa permet de stimuler la croissance des individus de C. alliodora et B. guianensis alors en compétions puis enrichit la litière après sa disparition. La Figure 81 schématise la croissance des trois espèces.

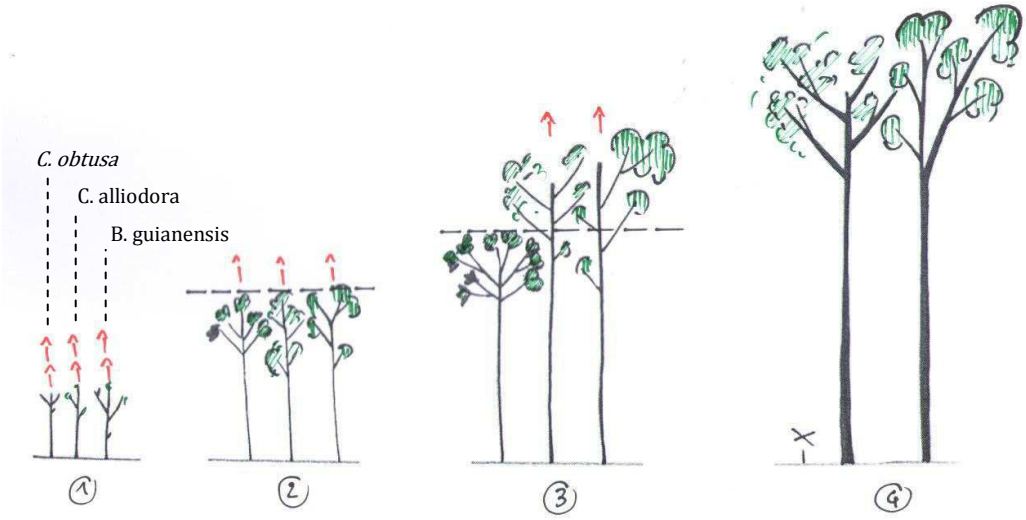


Figure 81 : Comparaison de la croissance de trois espèces en milieux ouverts : C. obtusa, C. alliodora et B. guianensis. 1) les individus débutent leur croissance la même année ; 2) la croissance des individus juvéniles sont comparables et caractérisés par de fort taux de croissance en hauteur; 3) l'individu de C. obtusa stoppe sa croissance en hauteur au moment de sa fleuraison, les individus de C. alliodora et de B. guianensis le dépassent et codominent; 4) l'individu de C. obtusa disparait et peu de temps après les individus de C. alliodora et B. guianensis stoppent leur croissance en hauteur et continuent de croitre en diamètre.

2.3.2 - Contrôle de la trajectoire

La mesure des contraintes de maturation traduit l'état actuel de la différenciation du bois et peut être reliée à la morphologie et l'architecture de l'arbre (Fournier et al., 1994). Cette mesure permet d'identifier la face de l'arbre soumise aux plus fortes contraintes. Chacun des individus échantillonnés possède une valeur d'ICC maximale indiquant la face tendue du tronc. Celle-ci correspond bien à la face opposée à la direction d'inclinaison du tronc, identifiée avant abattage. L'ICC traduit donc bien un processus de restauration de la verticalité en cours ou de maintien d'une faible inclinaison en l'absence de bois de tension).

Parmi l'échantillonnage, un individu au sein de chaque espèce était dans une situation de fort déséquilibre. Ces arbres correspondent aux profils les plus contrastés avec un écart type maximal entre les valeurs d'ICC et des mesures variant entre 35 et 321 µm. Ces résultats sont du même ordre de grandeur que les résultats obtenus par Fournier et Ruelle sur des arbres tempérés et tropicaux réactifs (Fournier, et al., 1994 , Ruelle, et al., 2007). Les profils d'ICC des individus BAG 2 et COR 1 sont proches de profils reportés par Fournier pour le châtaignier, le peuplier et le wapa (Figure 82). Le wapa (Eperua falcata), également originaire de Guyane française, est l'espèce la plus proche de B. guianensis et C. alliodora.

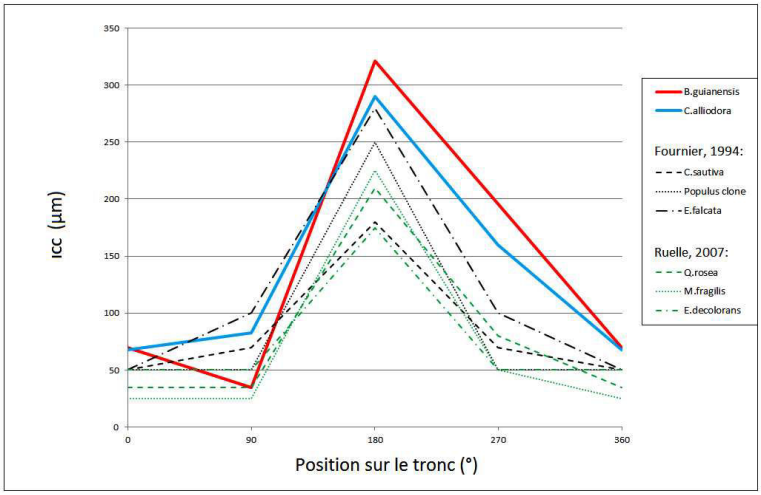


Figure 82 : Comparaison des profils d'ICC moyens mesurés aux résultats obtenus par Fournier (1994) et Ruelle (2007).

On note aussi une corrélation entre le niveau d'ICC, la mortalité du tronc et l'enlianement chez B. guianensis. Ceci s'explique par le fait que les individus enlianés ou ayant perdu une grosse branche sont en position de déséquilibre. Les précontraintes de maturation des nouvelles couches de bois permettent alors le redressement du tronc dans ces cas de figure. Chez C. alliodora les individus enlianés ou sujets à endommagements ne présentent pas nécessairement les plus fortes valeurs d'ICC, mais sont tous excentrés ce qui est une autre façon de créer un couple de réaction. L'individu le plus excentré, COR8 présente une blessure importante à la base du tronc, témoin d'un endommagement passé.

L'excentrement est également fortement corrélé au site de prélèvement. Sur le site 1, très dégagé, les excentrements moyens sont les plus faibles enregistrés parmi tous les individus. Sur les deux autres sites, plus fermés, les excentrements moyens sont plus forts. COR4, le second individu le plus excentré, n'est pas endommagé mais est situé dans une zone de forte compétition et à proximité d'un chablis. L'excentrement permet à COR4 de maintenir sa tige dans la direction de la trouée ouverte par le chablis pour capter davantage de lumière. Les zones excentrées sont orientées dans une même direction et présentes jusqu'à 10 m de hauteur en moyenne.

Chez C. alliodora, le bois de tension n'est pas visible mais les valeurs d'ICC chez l'individu COR1 montrent que cette espèce est aussi capable de générer de très fortes tensions de maturation. Sur l'échantillon de bois correspondant à la face supérieure de cet individu, l'épaississement des parois cellulaires observé sur les coupes microscopiques montre que le bois de tension formé chez cette espèce est lignifié contrairement à celui de B. guianensis, résultat déjà observé chez une autre espèce guyanaise : le simarouba, Simarouba amara (Roussel&Clair, 2015). Cette observation n'ayant été observée que sur une coupe, il faudrait davantage d'échantillons pour confirmer ce résultat.

Contrairement à B. guianensis, C. alliodora est capable d'orienter la production de bois dans une direction préferentielle. L'excentrement est un mécanisme complémentaire mis en place par cette espèce en réponse à un stress ou à une ouverture du couvert forestier dans les stades jeunes de l'arbre, pour maximiser le redressement de son tronc en cas de déséquilibre, mais aussi pour maintenir une trajectoire initiale penchée afin de bénéficier d'une trouée lumineuse. La production de bois est inégale sur la circonférence de l'arbre et se fait dans la direction lui permettant de compenser le couple induit par la croissance inclinée de l'arbre. Ce mécanisme est illustré en Figure 83.

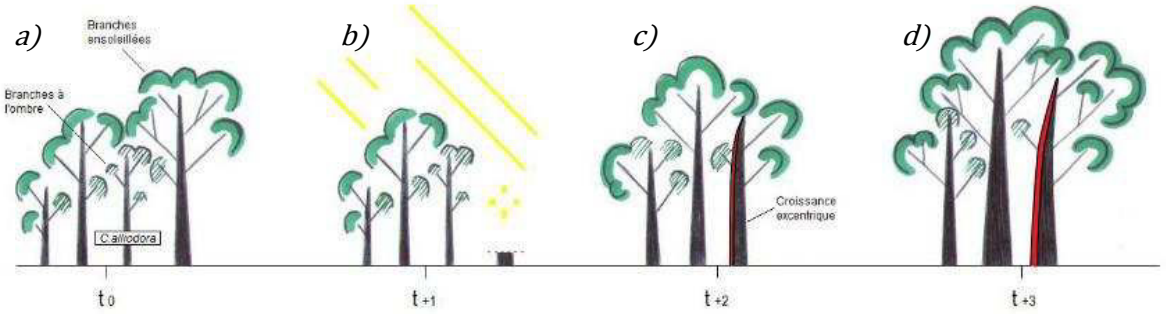


Figure 83 : Hypothèse du rôle de la stratégie d'excentrement chez C. alliodora.
L'échelle en abscisse représente la chronologie des différents événements : a) l'arbre est initialement dominé au temps t_0 ; b) l'arbre dominant meurt et le chablis crée une trouée lumineuse ; c) l'individu de C. alliodora oriente sa croissance vers la zone de lumière et produit davantage de matière dans la direction opposée pour créer un hauban permettant à l'arbre de résister au déséquilibre ; d) tandis que l'arbre de gauche ayant poussé normalement est presque entièrement dominé (majorité de feuilles à l'ombre), l'individu de C. alliodora est parvenu à profiter de la trouée et possède un houppier co-dominant avec une majorité de feuilles ensoleillées.

B. guianensis ne produit pas de plus de bois dans une direction préférentielle pour se redresser mais se contente d'un bois de tension à couche G très efficace. La zone identifiée visuellement comme étant du bois de tension sur une des rondelles présente effectivement des cellules non lignifiées à couche gélatineuses (couche G) sur les coupes microscopiques colorées. La méthodologie d'identification macroscopique du bois de tension est donc valide. D'autres espèces créent également du bois de tension à couche G : des espèces tempérées comme le peuplier (Populus cv) et le hêtre (Fagus sylvatica) (Clair&Thibaut, 2001); mais aussi plusieurs espèces tropicales comme le Tachigali (Tachigali melinolii), l'Inga (Inga alba), le Cèdre blanc (Ocotea guianensis) ou le Louro vermelho (Sextonia rubra). B. guianensis crée du bois de tension à couche G épaisse, capable d'induire de fortes précontraintes longitudinales à l'origine de la mise en tension d'une zone de bois (Fang, et al., 2008). Les zones de bois de tension sont identifiées dans une direction préférentielle variable selon la hauteur, et dans les 2 premiers tiers du tronc. Le bois de tension est le mécanisme mis en place par B. guianensis dans les stades jeunes de l'arbre, pour redresser le tronc en cas de déséquilibre, mais aussi pour réorienter les axes secondaires prenant le relais dans le cas d'élagages précoces et optimiser la trajectoire de croissance dans un contexte de forte compétition (Figure 84). Une fois l'arbre mature ces rectifications de trajectoire sont gommées par une croissance secondaire très régulière (Figure 85a). Les fûts de tous les individus échantillonnés sont circulaires. Il est également intéressant de noter la présence de bois de tension sur la face supérieure à la base des branches secondaires formant la fourche principale de l'arbre, indiquant la création d'un fort couple compensateur pour empêcher l'affaissement des branches maîtresses. B. guianensis présente une architecture particulière avec un houppier composée de deux branches principales sans apex véritable. Le redressement des axes secondaires permet de maximiser la hauteur atteinte par le houppier pour dominer le peuplement (Figure 85b).

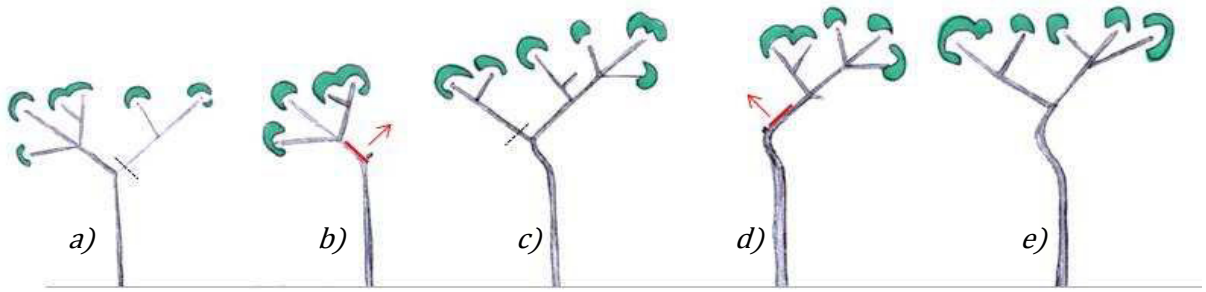


Figure 84 : Hypothèse de stratégie de contrôle de la trajectoire grâce au bois de tension chez B. guianensis. a) l'individu auto-élague rapidement une branche qui freine son développement ; b) la branche secondaire prend le relai et se redresse grâce à la formation de bois de tension (zone rouge) ; c) encore une fois l'arbre se sépare d'une branche et le houppier se retrouve en déséquilibre ; d) la mise en place de bois de tension lui permet de se rééquilibrer ; e) l'individu continuera à enchaîner ces différentes phases de croissance jusqu'à atteindre la canopée, stade auquel il établira sa fourche définitive. A force de croissance secondaire une fois sa position dominantes établie, les marques des différents redressements successifs ne seront plus visibles et le fût sera cylindrique.

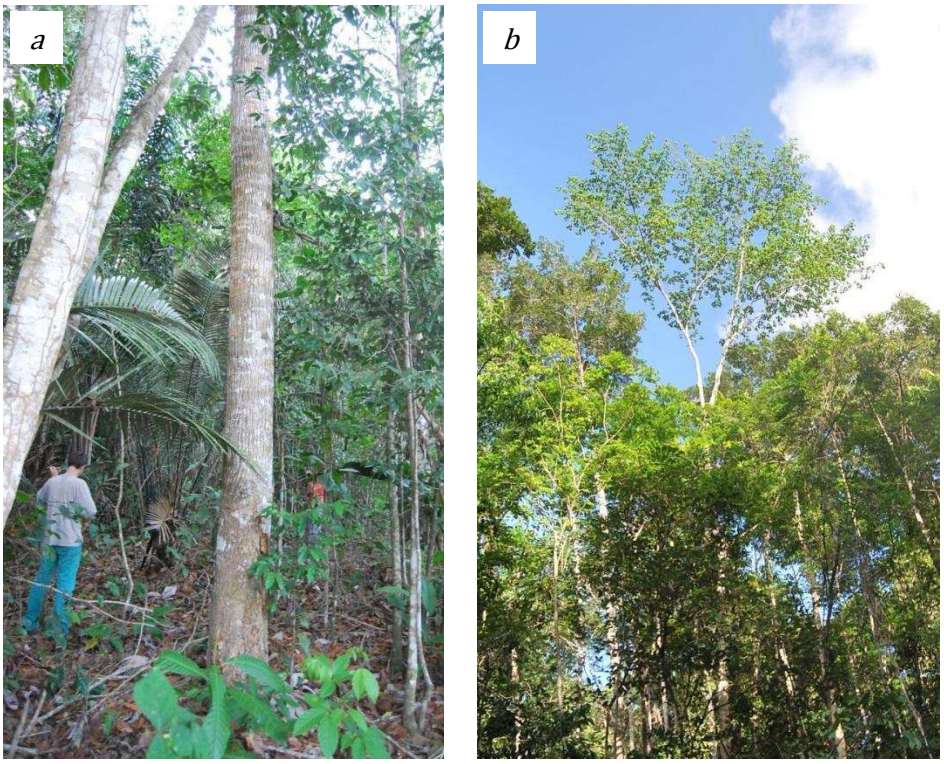


Figure 85 : Illustration de la conformation du tronc et du houppier chez B. guianensis. Observation de la rectitude du fût d'un individu mature (a) et de sa position dominante dans la canopée grâce à la stratégie de croissance mise en place et à la forme singulière de son houppier (b).

2.3.3 - Traits foliaires

Les SLA moyens des deux espèces se situent dans la moyenne des individus échantillonnés lors du projet Bridge, proches des espèces du genre Vochysia, Pourouma, Virola et Tachigali pour C. alliodora ; Eschweleira, Carapa et Simarouba pour B. guianensis. Toutes ces espèces sont des espèces de pleine lumière. Cependant, les traits foliaires sont très variables d'un individu à un autre. La variabilité ontogénique est très forte devant la variabilité inter espèces. Ce résultat rappelle que l'échantillonnage doit rendre compte de cette variabilité pour pouvoir discuter des propriétés photosynthétiques d'une espèce. Les résultats ne sont donc pas exhaustifs lorsque l'espèce est décrite par un nombre restreint d'individus. On peut donc considérer que les données issues de la base de données Bridge pour lesquels le nombre d'échantillons est inférieur à 5 sont discutables.

Le SLA moyen est positivement corrélé au taux de croissance pour de nombreuses espèces dans des conditions contrôlées de lumière, d'eau et de nutriments (Grime, 2001 , Reich et al., 1998, Westoby, 1998). En général, les espèces ayant les plus larges feuilles et un faible SLA ont de plus fort taux de croissance que les espèces ayant de petites feuilles et un fort SLA (Martinez-Garza et al., 2005). Chez B. guianensis, le SLA est plus fort chez les jeunes individus et diminue lorsque l'arbre se développe. La valeur de SLA issue des données du projet BRIDGE est bien plus élevée que les mesures obtenues pour les 11 individus échantillonnés. Ceci s'explique par le faible diamètre des individus de bagasse prélevés pour ce projet, plus faible que celui des individus

échantillonnés au cours de cette thèse. Dans ses premières années jusqu'à 20 cm de diamètre, B. guianensis pousse rapidement en hauteur et met en place des feuilles dont le SLA est fort, puis la croissance de l'arbre diminue et les feuilles mises en place possèdent un SLA plus faible. Il n'existe pas d'individus très jeunes au sein de l'échantillonnage de C. alliodora qui permettent de mesurer de plus fort SLA. Néanmoins, le SLA moyen de cette espèce est supérieur à celui de B. guianensis, même pour les arbres matures, ce qui est cohérent avec l'analyse du développement de cette espèce dont le taux de croissance est supérieur à celui de B. guianensis.

La teneur en chlorophylle des deux espèces augmente au cours du développement de l'arbre mais reste relativement basse comparativement aux autres espèces, surtout chez B. guianensis qui possède un CHL moyen proche de celui de Tabebuia serratifolia (ébène verte). Chez C. alliodora, la teneur en chlorophylle augmente sensiblement avec l'infradensité sous écorce, représentative du stade de développement de l'arbre, jusqu'à 0,6 d'infradensité, puis diminue. Le taux de chlorophylle serait donc négativement corrélé à l'âge des individus. Le CHL est plus fort chez les feuilles d'ombre que chez les feuilles exposées (Coste, 2008). La diminution du CHL au cours de l'ontogénie chez les deux espèces étudiées est donc conforme à leur type de développement : les espèces poussent initialement dans un milieu ouvert en pleine lumière puis se développent au sein d'un peuplement de plus en plus dense et donc dans un environnement de moins en moins exposé. Les valeurs de CHL à nouveau élevées chez les deux plus gros individus de C. alliodora semblent alors indiquer que leur houppier est largement exposé et domine donc celui des arbres voisins. B. guianensis et C. alliodora mettraient donc en place un petit nombre de feuilles fines, peu couteuse et peu durables mais efficaces dans leurs premières années puis, lorsque le houppier est davantage développé et la croissance ralentie, des feuilles moins efficaces mais plus durables et plus nombreuses. On observe des modifications importantes des feuilles au cours de l'ontogénie avec des feuilles plus fines et moins résistantes (supposées moins durables) dans les stades jeunes et s'épaississant au cours du développement (supposées plus longévives).

Les performances foliaires de B. guianensis ont déjà été mises en évidence. Sabrina Coste a étudié la variabilité d'un ensemble de traits foliaires relatifs à l'acquisition du carbone de 13 espèces guyanaises au cours de ses travaux de thèse (Coste, 2008). Parmi les 13 espèces, les coûts nécessaires au déploiement de la surface foliaire assimilatrice les plus faibles sont ceux des individus de B. guianensis et C. obtusa. De manière générale ces deux espèces se distinguent par de très fortes capacités photosynthétiques, de fortes concentrations en azote foliaire, une durée de vie des feuilles très courte, ainsi que par des pétioles et entre nœuds très peu couteux à mettre en place (coût par unité de surface). La faible dureté des feuilles vis-à-vis des autres espèces est également un indicateur de leur faible durée de vie. Ces observations sont confirmées par les mesures effectuées au CIRAS sur un des individus de B. guianensis, indiquant de très forts échanges de CO2. Les efflux moyens de CO2 observés par Barigah chez plusieurs espèces sciaphiles et héliophiles sont deux à trois fois plus faibles selon les espèces (Barigah, et al. (1998). Pour l'individu de B. guianensis, on mesure un maximum de 22,8 µmol.m-2.s-1, résultat élevé. B. guianensis met donc en place des feuilles capables d'assimiler l'énergie lumineuse avec un maximum d'efficience, dont la longévité est très limitée mais facilement renouvelables car très peu couteuses à mettre en place, et ce d'autant plus dans les stades jeunes. Il n'existe aucune étude dans la littérature qui décrive les traits

foliaires de C. alliodora mais les traits enregistrés pour les deux espèces sont similaires. On peut imaginer que la capacité d'acquisition des ressources lumineuses chez C. alliodora est tout aussi importante.

Enfin, les traits foliaires des individus de B. guianensis présentent une plus forte variabilité intra spécifique comparativement aux individus de C. alliodora. Les espèces dont la variabilité intraspécifique relative au SLA est élevée survivent et poussent mieux parmi les différents micro-habitats des milieux ouverts (Martinez-Garza, et al., 2005). B. guianensis serait donc plus à même de coloniser des milieux plus ou moins exposés. Cette hypothèse est appuyée par le fait que les traits foliaires de B. guianensis sont fortement corrélés au site de prélèvement et par le fait que l'aire de répartition de cette espèce en Guyane est bien supérieure à celle de C. alliodora. Les individus de B. guianensis sont également caractérisés par une forte anisophyllie : la forme du limbe est variable et peut être trilobée comme entière, un autre caractère qui illustre la grande variabilité des feuilles de cette espèce. Cette conclusion est toutefois en contradiction avec l'observation d'une plus grande plasticité chez C. alliodora relativement à la production de matière ligneuse. Les accroissements annuels, proportions de duramen et profils d'infradensité très variables selon le site de prélèvement chez C. alliodora en comparaison à l'impressionnante régularité de l'épaisseur d'aubier et des profils d'infradensité chez B. guianensis semblaient plutôt désigner C. alliodora comme l'espèce la plus généraliste, avec une meilleure adaptation au milieu. Il est possible que la plasticité des deux espèces ne s'exprime pas dans les mêmes domaines : chez B. guianensis elle semble davantage marquée par le niveau d'éclairement, tandis qu'elle serait plutôt liée à la densité du peuplement et donc à la compétition chez C. alliodora.

3. Une production de matière ligneuse adaptée au stade de croissance grâce au gradient d'infradensité

L'infradensité est une propriété fondamentale du bois liée à sa structure anatomique. La capacité de l'arbre à faire varier ce paramètre au cours de l'ontogénie est un des outils essentiels dont l'arbre dispose pour contrôler sa vitesse de croissance. En effet, les coûts de construction et de maintien sont corrélés à l'infradensité et l'arbre doit faire le choix de la mise en place d'un bois plus ou moins dense dans un contexte de compromis entre vitesse de croissance, soit rapidité de positionnement du houppier à une hauteur suffisante et pérennité de la structure, soit capacité à résister à l'influence du vent, au risque de flambement et aux attaques fongiques et d'insectes. Les profils de variations de l'infradensité au sein du tronc permettent d'observer l'évolution du type de bois produit par l'arbre en fonction du stade de développement et de retracer ainsi l'histoire de l'arbre.

3.1 – Méthodologie de la mesure d'infradensité (ID)

3.1.1 – Préparation des échantillons

Selon le nombre d'échantillons désirés, une rondelle entre 30 et 40 mm d'épaisseur est prélevée pour chacune des hauteurs étudiées sur l'arbre. Avant tout prélèvement, l'écorce du tronc est griffée sur toute sa longueur sur

la face accessible après la chute de l'arbre pour permettre l'orientation des rondelles. Il faut vérifier que la portion de tronc sélectionnée ne présente pas de nœuds ni traumatismes et se placer à distance des fourches pour éviter de prélever une rondelle située dans un empattement, qui correspond à une zone particulière dans le tronc non représentative du type de bois majoritairement rencontré dans l'arbre.

Si l'on veut estimer la teneur en eau du bois dans l'arbre, le matériel doit être testé vert, et doit donc rester dans les conditions d'humidité d'origine. Pour éviter que l'eau libre ne s'évapore pendant le transport, les rondelles sont immédiatement conditionnées dans des sacs plastiques individuels, résistants et placées de préférence dans un lieu ombragé. Les mesures sont réalisées au plus vite après le prélèvement des rondelles (dans les 24 h qui suivent l'abattage. De retour au laboratoire, chacune des rondelles est rabotée. Un barreau radial passant par la marque de la griffe est ensuite coupé à la scie à ruban. Les dimensions finales du barreau sont d'environ 35mm d'épaisseur pour 25 mm de large, la longueur correspondant au diamètre à la hauteur prélevée. Les éprouvettes sont ensuite obtenues en fendant longitudinalement le barreau dans le plan LT tous les 5 mm. La méthodologie de préparation des éprouvettes est résumée en Figure 86. Pour les très larges barreaux il est possible de faire des échantillons tous les centimètres, et conserver les échantillons de 5 mm pour les zones de transition). Pour obtenir une éprouvette centrale incluant la moelle, les traits de découpe sont faits à partir du cœur et jusqu'à l'écorce. Les éprouvettes sont ensuite numérotées depuis le côté griffé jusqu'à l'extrémité du barreau pour conserver la même orientation pour les rondelles prélevées sur le même arbre.

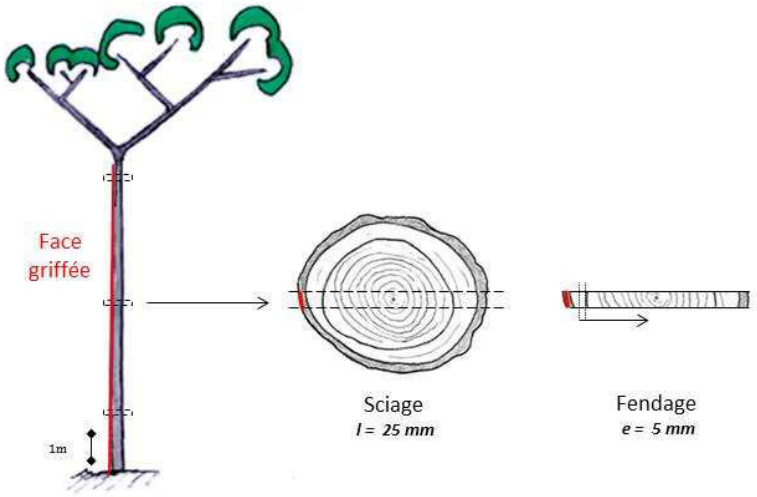


Figure 86 : Plan de découpe des échantillons d'infradensité depuis l'arbre sur pied jusqu'à la planche diamétrale. Trois rondelles sont prélevées à trois hauteurs différentes (base du tronc, mi-hauteur et sous fourche). La griffe effectuée sur le tronc après abattage (en rouge) permet de maintenir l'orientation des rondelles. Un barreau est scié à partir de cette marque jusqu'à la face opposée en passant par la moelle puis les échantillons sont fendus radialement dans le barreau tous les 5 mm.

3.1.2 - *Mesure d'infradensité*

La masse fraiche des éprouvettes (Mv) est pesée à l'aide d'une balance Sartorius CP224S de précision 0,2 mg, immédiatement après la découpe par fendage (Figure 87). Le type de bois est spécifié pour chaque éprouvette : aubier, zone de transition, duramen, moelle. Chaque éprouvette est référencée selon sa distance à la moelle.

Le calcul du volume à partir des dimensions des éprouvettes fendues est incertain. Nous utilisons donc la méthode de la « double pesée d'Archimède ». La masse immergée (Mi), correspondant au volume d'eau déplacé par l'échantillon, donne une mesure précise du volume. Une tige munie d'un panier à son extrémité, est reliée à la balance par un système d'arc boutants et plongée dans le bécher (Figure 87). Le panier maintient l'échantillon immergé sans qu'il touche ni la surface ni le bécher. La masse mesurée correspond à la masse immergée de l'échantillon. La balance est tarée après chaque mesure pour éviter que la perte de masse due à l'eau extraite du bécher lors des manipulations de l'échantillon ne fausse la mesure.

Les échantillons peuvent, selon leur densité, flotter ou couler. Pour chaque cas de figure, il faudra utiliser respectivement une tige qui empêche l'échantillon de remonter à la surface de l'eau contenue dans le bécher ou, à l'inverse, qui le soutient pour qu'il ne coule pas. Dans le cas des éprouvettes qui flottent, il faut veiller à ce qu'il n'y ait aucune bulle sous la grille à l'extrémité de la tige (Figure 87), erreur qui sous-estime le volume réel de l'éprouvette. Pour optimiser l'utilisation du dispositif un trou au milieu de la grille a été effectué, permettant l'évacuation de toute bulle d'air. Dans le cas d'échantillons de faible densité, il est plus commode de saturer les échantillons dans l'eau à la cloche à vide pendant 24 ou 48h pour éviter qu'ils ne flottent. La mesure est plus rapide est moins délicate. La masse à l'air dans l'état vert est aussi indispensable pour calculer la teneur en eau du bois dans cet état, soit dans l'arbre au moment de l'abattage.
Une fois mesurées dans les conditions vertes, les éprouvettes sont réparties de façon homogène dans des racks puis séchées dans une étuve ventilée Memmert à 103°C jusqu'à stabilisation de la masse (48 à 72 h). Après séchage et stabilisation, les éprouvettes sont pesées pour obtenir la masse anhydre ($M_{0\%}$).

L'infradensité (ID), est définie comme étant le rapport de la masse anhydre ($M_{0\%}$) sur le volume saturé (V_{Sat}) (Kollmann&Côté, 1984 , Williamson&Wiemann, 2010). Les masses vertes et anhydres permettent de calculer la teneur en eau (MC) et l'humidité saturée ($H\%_{Sat}$) des éprouvettes :

$$ID = \frac{M0\%}{VSat} = \frac{M0\%}{Mv - Mi}$$

$$MC = \frac{Mv - M0\%}{M0\%}$$

$$H\% \, Sat = \frac{1}{SG} - \frac{1}{1.5}$$

A partir de ces données, on peut obtenir la teneur en eau, en gaz et en matière ligneuse en calculant la porosité, ou taux de cavités comme suivant :

$$C\% = 1 - \left(\frac{SG}{1.5}\right)$$

Où 1.5 est la densité moyenne de la matière ligneuse

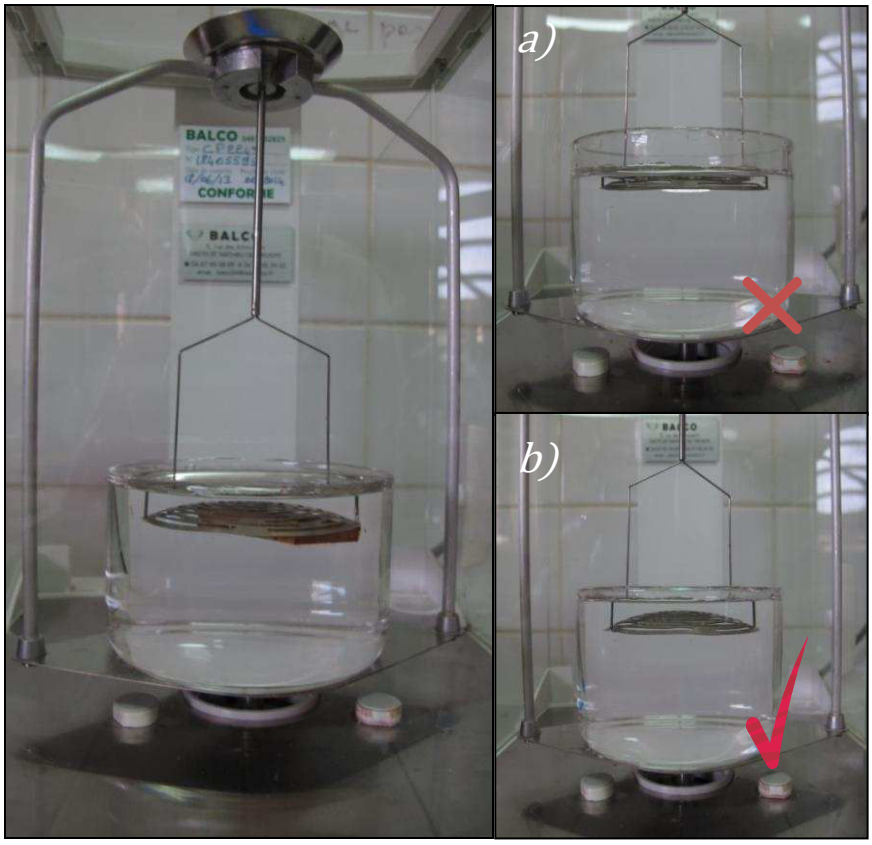


Figure 87 : Détail de la mesure du volume saturé dans le cas d'une éprouvette flottante lors de la mesure d'infradensité. L'échantillon après avoir été pesé vert est immédiatement plongé dans le bécher et positionné sous le panier de la tige reliée à la balance. Il faut veiller à ce qu'aucune bulle ne se forme entre l'échantillon et le panier, erreur qui surestime le volume saturé. a) : mauvaise utilisation du dispositif ; b) : mesure correctement effectuée

Le taux de matière ligneuse, (%ML) est le complément à 100% de la porosité, et les taux d'eau et de gaz réellement contenus dans les éprouvettes (%Gaz, %Eau) sont conditionnés par la porosité de l'éprouvette, soit par C%. Au final on obtient:

$$\%Gaz = \frac{H\%\,Sat - MC}{H\%\,Sat} \times 1 - \frac{SG}{1.5}$$

$$\%Eau = \frac{MC}{H\%\,Sat} \times 1 - \frac{SG}{1.5}$$

$$\%ML = \frac{SG}{1.5}$$

A partir de ces résultats, il est possible de construire le diagramme eau/gaz/matière ligneuse pour chaque éprouvette, et d'observer le gradient radial de cette distribution sur toute la rondelle prélevée (ces mesures ont été réalisées mais ne sont pas discutées dans ce document, les données sont présentées en Annexe 2 pour les individus de bagasse et en Annexe 3 pour les individus de cèdre sam).

L'ID sous écorce ($ID_{S.Ecorce}$) et à cœur ($ID_{Cœur}$) représentent respectivement l'ID moyenne calculée sur les 2cm sous écorce et à cœur. Le gradient d'IF est définit comme le rapport de $ID_{S.Ecorce}$ sur $ID_{Cœur}$.

3.2 – Résultats d'infradensité

3.2.1 – Bagassa guianensis

3.2.1.a –Variation radiale de l'infradensité dans les rondelles basses chez B. guianensis

Parmi l'ensemble des échantillons de bagasse analysés, la valeur moyenne d'infradensité (ID_{moy}) obtenue est de 0,59 et l'écart type (SD) de 0,12. Les valeurs d'ID_{moy} par individu varient de 0,43 à 0,69. Les profils d'ID propres à chaque arbre échantillonné sont représentés en ANNEXE 4. Le test de Kruskal-Wallis utilisé pour déterminer si les échantillons proviennent d'une même population indique qu'il existe des différences significatives au sein de l'échantillonnage (chi-squared = 126,35 ; p-value < 2,2e-16). Le test de Tukey permet d'identifier 8 groupes significativement différents parmi les 11 individus (Figure 88). Quatres individus se dégagent de la tendance globale : les individus 8 et 9, dont le diamètre est supérieur à 40 cm, avec une ID_{moy} au dessus de la tendance génerale ; et les individus 10 et 11, dont le diamètre est inférieur à 16 cm, avec des valeurs plus faibles que les autres individus (Tableau 8).

Pour tous les individus, l'ID est croissante depuis la moelle jusqu'à l'écorce. Le facteur multiplicatif entre moelle et écorce varie entre 2,1 (arbre de petit diamètre) et 2,9 (arbre de gros diamètre). L'$ID_{Cœur}$ est toujours plus faible et varie entre 0,25 et 0,4 parmi les individus. Sous écorce, l'ID est maximale et dépend du diamètre de l'arbre. Lorsque l'on représente les variations d'ID selon la distance à la moelle pour les rondelles basses, on observe une très nette superposition des profils propres à chaque individu (Figure 89).

Tableau 8 : Résultats des mesures d'infradensité des rondelles basses de Bagassa guianensis pour chaque individu. Les paramètres suivants sont indiqués pour chaque arbre : $D_{1.30m}$: diamètre à 1,30 m ; ID_{moy} : infradensité moyenne sur tout le rayon; $ID_{S.Ecorce}$: infradensité des trois premiers échantillons sous écorce ; $ID_{Cœur}$: infradensité des trois échantillons à cœur, Gradient : le ratio entre $ID_{S.Ecorce}$ et $ID_{Cœur}$, Modèle : type de modèle validé pour le profil de variation de l'ID en fonction du rayon (Seg : segmenté ; L :linéaire) ; Rupt : Limite de linéarité dans le cas d'un modèle segmenté qui ajuste deux modèles linéaires successifs en maximisant la variance expliquée ; CV : coefficient de variation (écart type/moyenne).

Individu	D1.30m (cm)	IDmoy	CV (%)	IDS.Ecorce	IDCoeur	Gradient	Modèle	Rupt
1	28	0,56	21,4	0,68	0,38	1,79	Seg	7,77
2	25,5	0,51	25,5	0,65	0,35	1,86	Seg	9,38
3	29	0,6	20	0,72	0,47	1,53	Seg	8,24
4	21	0,58	15,5	0,63	0,48	1,31	L	-
5	34	0,6	21,7	0,74	0,46	1,61	Seg	12
6	22,5	0,58	22,4	0,68	0,41	1,66	L	-
7	27,5	0,59	20,3	0,71	0,44	1,61	Seg	8,15
8	42,5	0,69	17,4	0,76	0,52	1,46	Seg	11
9	55,3	0,66	22,7	0,81	0,38	2,13	Seg	11,2
10	14	0,48	18,7	0,56	0,43	1,3	L	-
11	15,5	0,43	16,3	0,49	0,38	1,29	L	-
Moyenne	**28,6**	**0,57**	**0,12**	**0,68**	**0,43**	**1,6**		**9,68**
CV (%)	**39,82**	**12,55**	**18,24**	**12,78**	**11,61**	**15,57**		**16,38**

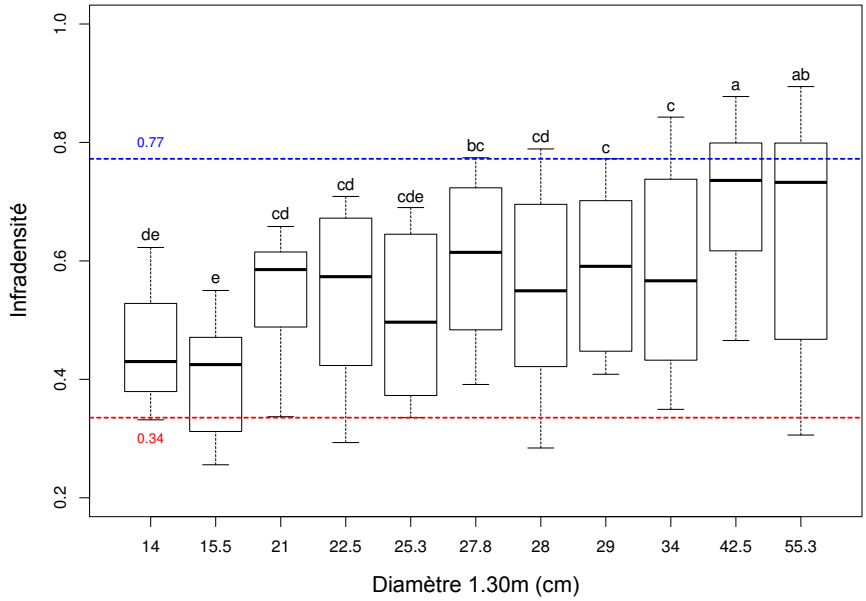


Figure 88 : Variabilité de l'infradensité sur le rayon des rondelles à 1m30 selon le diamètre des individus de B. guianensis. Le trait bleu pointillé représente la moyenne des ID maximales mesurées par individu et le trait rouge la moyenne des ID minimales. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents.

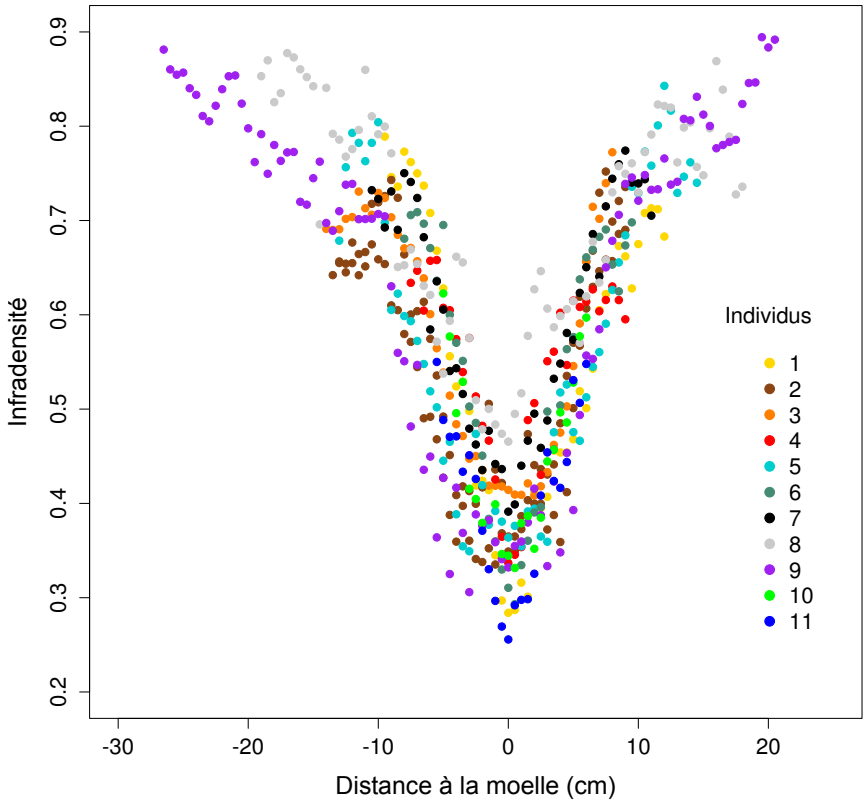


Figure 89 : Infradensité en fonction de la distance à la moelle chez les individus de Bagassa guianensis. Chaque couleur est attribuée à un individu, comme indiqué en légende.

Chaque profil est caractérisé par une première phase, jusqu'à 10 cm de rayon en moyenne, pour laquelle on observe une augmentation linéaire de l'ID avec le rayon, puis par une phase de stabilisation. Le modèle segmenté apparait comme le mieux adapté pour décrire ces résultats ($R^2 = 0,83$) : il ajuste deux modèles linéaires successifs en maximisant la variance expliquée (Figure 90). Le changement de pente entre le premier et le second modèle linéaire indique un point de rupture significatif entre les deux phases de variation de l'ID pour une position radiale de 9,3 cm, soit un diamètre de 18,6 cm, lorsque l'on considère l'ensemble des arbres. En observant le profil de variation d'ID propre à chaque individu cette fois, le modèle segmenté s'avère non approprié pour les arbres de diamètre inférieur à 25 cm : le nombre de points au-delà de la rupture de pente est insuffisant pour valider l'existence de deux régimes de variations au sein du profil d'ID (on préfère dans ce cas conserver un modèle linéaire simple pour décrire les données). Le détail de l'ajustement des modèles pour chaque individu est présenté en ANNEXE 6.

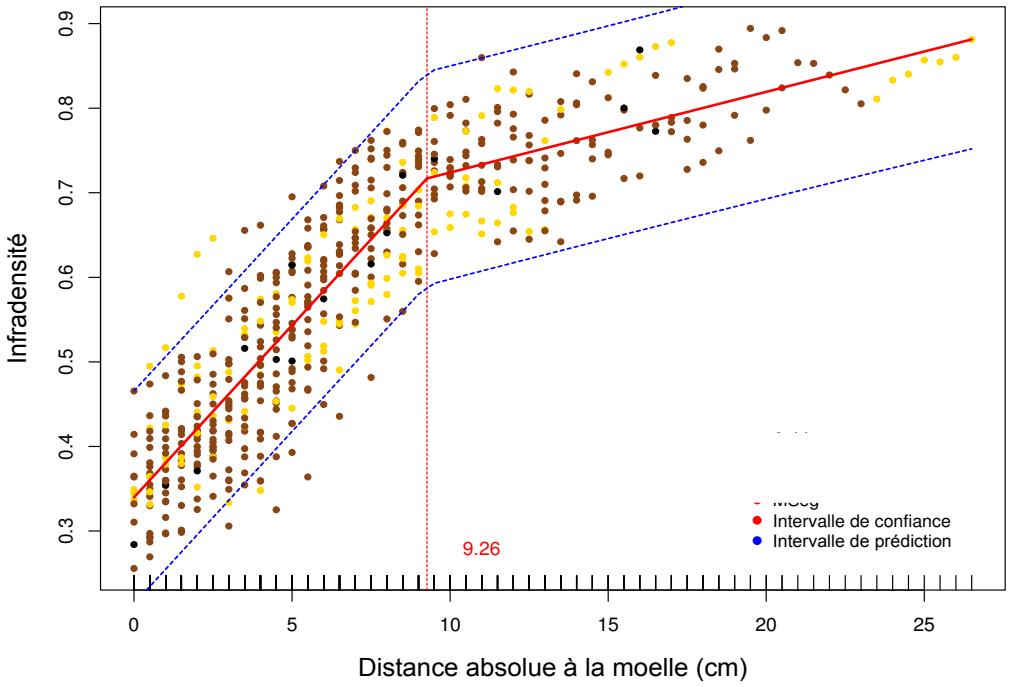


Figure 90 : Infradensité en fonction de la distance absolue à la moelle pour l'ensemble des individus de bagasse. Le modèle segmenté calculé est représenté en rouge. La limite de linéarité est indiquée par le trait rouge en pointillé, pour une distance à la moelle de 9,26 cm. Les traits en pointillés bleus définissent l'intervalle de confiance du modèle.

L'ID est influencée par la teneur en extraits des échantillons, ce qui peut modifier l'allure du profil de variation radial. Les échantillons d'aubier et de duramen ne contiennent pas la même teneur en extraits (voir Projet de publication 1) et ne sont pas répartis uniformément au sein de nuage de points. Les profils de variation selon le rayon sont similaires dans l'aubier comme dans le duramen. Les points de rupture des modèles segmentés propres aux deux types de bois se superposent. La tendance générale reste donc la même, que ce soit dans l'aubier comme de le duramen, ce qui indique que ce profil est une caractéristique propre au bois lors de sa formation et n'est pas du à la mise en place des extraits.

L'ID représentée en fonction de la distance au cambium permet d'identifier trois groupes, caractérisés par un régime de variation commun (Figure 91).

- Pour les individus 1 à 7 de taille moyenne, l'ID varie peu sur une courte zone (5 cm) puis décroit linéairement avec la distance au cambium. Le modèle segmenté est valide pour chacun des individus, mais pas pour l'ensemble des points ;
- Pour les plus gros individus 8 et 9, l'ID varie peu sur large zone (12 cm) puis décroit linéairement avec la distance au cambium ;
- Enfin, pour les plus petits individus 10 et 11, l'ID décroit linéairement avec la distance au cambium.

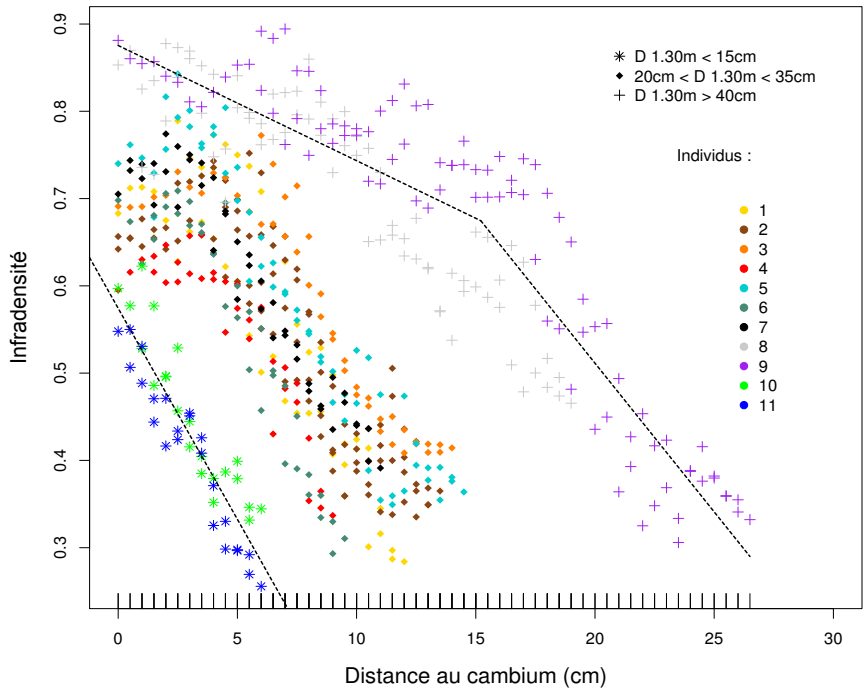


Figure 91 : Variation de l'infradensité de la bagasse en fonction de la distance au cambium. Chaque individu est représenté par une couleur, comme indiqué en légende. On distingue trois types de profils correspondant à trois classes de diamètres comme indiqué en légende.

2.3.2.b - Variation de l'infradensité en fonction de la hauteur

Le gradient radial d'ID dans l'arbre varie peu selon le niveau de hauteur. La deuxième colonne du Tableau 9 indique une différence de 0,04 sur l'ID_{moy} entre la base et le sommet du tronc pour tous les individus. L'$ID_{S.Ecorce}$ et l'ID ne sont pas significativement différentes selon les trois niveaux de hauteur de prélèvement. La Figure 92 indique que les profils de variation d'ID pour de plus grandes hauteurs se superposent au nuage de point obtenu pour les rondelles basses. Le détail des profils d'ID selon la hauteur de prélèvement par individu est présenté en ANNEXE 7.

Le modèle segmenté appliqué précédemment aux rondelles basses est également valide pour les rondelles à mi-hauteur et sous fourche. La limite de linéarité calculée par le modèle segmenté diminue, la pente p1 varie très peu et la pente p2 diminue avec la hauteur (Tableau 9). Il n'y a pas de différence significative d'ID selon le niveau de hauteur pour les échantillons dans les 10 premiers centimètres de rayon ou sous écorce (Figure 94). On note cependant une augmentation de l'IDCœur avec la hauteur.

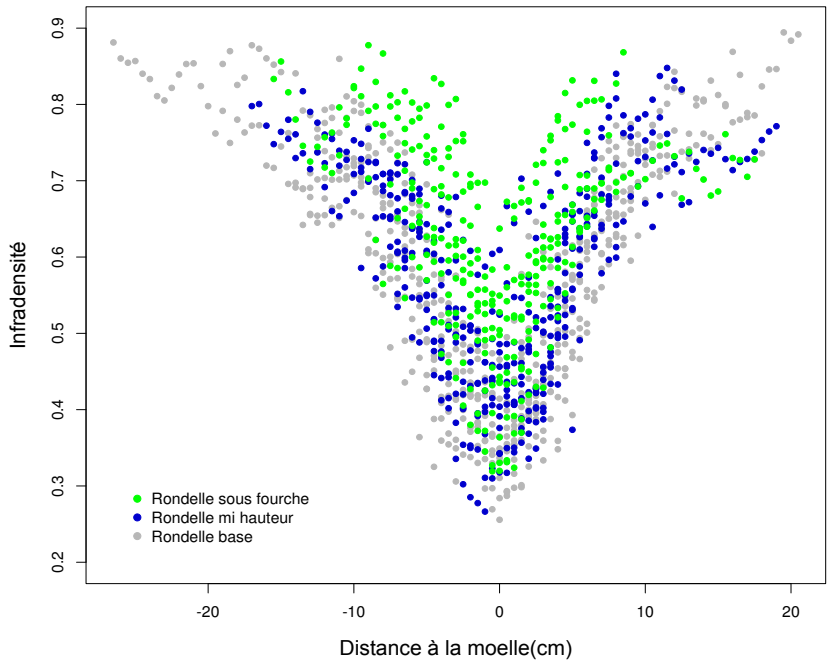


Figure 92 : Profil de variation de l'infradensité chez Bagassa guianensis en fonction du niveaux de hauteur. (en gris à la base du tronc ; en bleu à mi hauteur ; en vert sous la fourche).

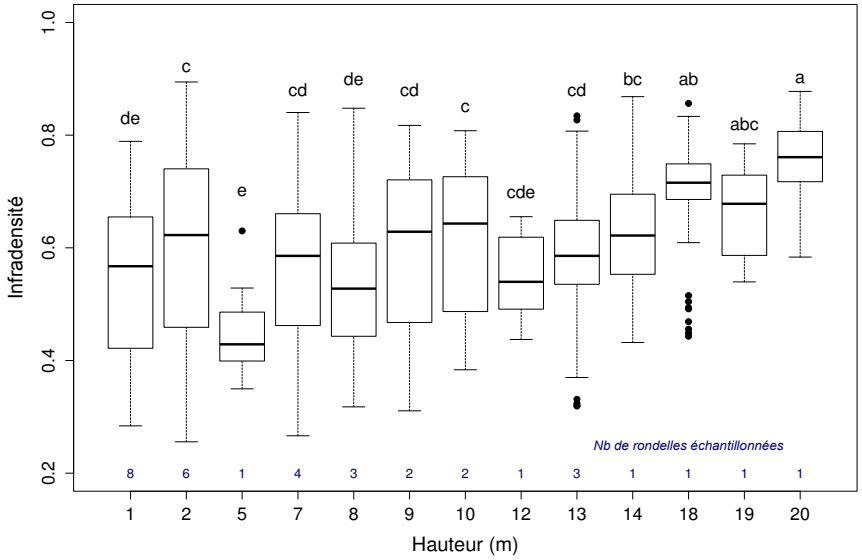


Figure 93 : Variabilité de l'infradensité selon la hauteur réelle de prélèvement des rondelles chez de B. guianensis. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents. Le nombre de rondelles utilisées pour la construction de chaque boîte à moustache est indiqué en bleu, au-dessus de l'axe des abscisses.

Tableau 9 : Résultats des mesures d'infradensité par niveau de hauteur chez B. guianensis.
Les paramètres suivants sont indiqués pour chaque arbre : H_{moy} : hauteurs moyennes de prélèvement ; ID_{moy} : infradensité moyenne sur tout le rayon ; SD : l'écart type sur tout le rayon ; $ID_{S.Ecorce}$: infradensité des trois premiers échantillons sous écorce ; $ID_{Cœur}$: infradensité des trois échantillons à cœur, Modèle : type de modèle validé pour le profil de variation de l'ID en fonction du rayon (Seg : segmenté ; L : linéaire) ; Rupt : Limité de linéarité dans le cas d'un modèle segmenté. p1 et p2 représentent les pentes avant et après rupture du modèle segmenté.

Hauteur	Hmoy (m)	IDmoy	SD	IDS.Ecorce	IDCoeur	Modèle	Rupt	Intercept	p1	p2
1 - Base	1,6	0,59	0,16	0,69	0,36	Seg	9,27	0,34	0,04	0,01
2 - Mi hauteur	8,3	0,58	0,13	0,66	0,45	Seg	8,78	0,39	0,04	0,00
3 - Sous fourche	15,1	0,63	0,13	0,67	0,47	Seg	5,72	0,46	0,05	0,00

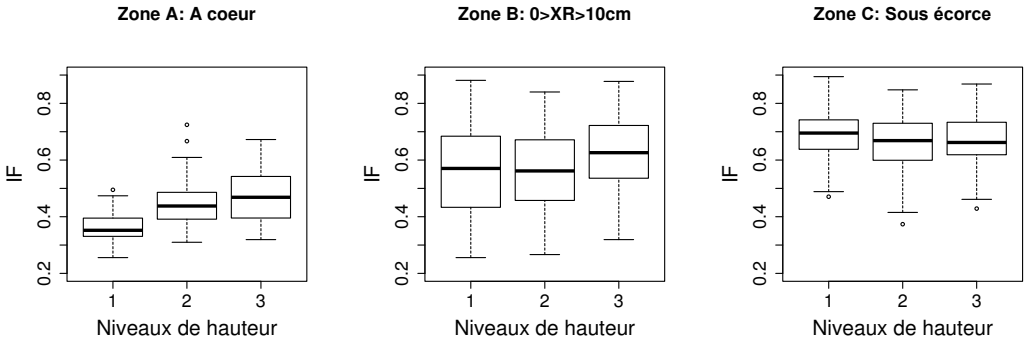


Figure 94 : Variabilité de l'infradensité à cœur, au centre et sous l'écorce selon le niveau de hauteur chez la bagasse. (Niveaux de hauteur : 1 : base ; 2 : mi-hauteur ; 3 : sous fourche).

3.2.2 –Cordia alliodora

3.2.2.a - Variation radiale de l'infradensité dans les rondelles basses

L'ID_{moy} pour l'ensemble des échantillons des 9 individus est de 0,45. L'écart type maximum mesuré pour un même arbre est de 0,12. Les profils d'ID propres à chaque arbre échantillonné sont représentés en ANNEXE 5. Le test de Kruskal-Wallis indique qu'il existe des différences significatives au sein de l'échantillonnage (chi-squared = 78,92 ; p-value < 8,05e-14). Le test de Tukey permet d'identifier 7 groupes significativement différents parmi les 9 individus (Figure 95). L'ensemble des résultats propre à chaque individu est détaillé en Tableau 10. La varition de l'ID est corrélée positivement à la distance à la moelle pour tous les individus (Figure 96), mais cette représentation ne permet pas de dégager une tendance globale pour tous les individus. Aucun modèle géneral valide ne décrit l'évolution de l'ID avec la distance à la moelle. Si on construit une variable distance relative par rapport à la moelle (soit 0 % : au niveau de la moelle ; 100 % : sous écorce) on constate que l'ID augmente linéairement selon ce paramètre (Figure 97).

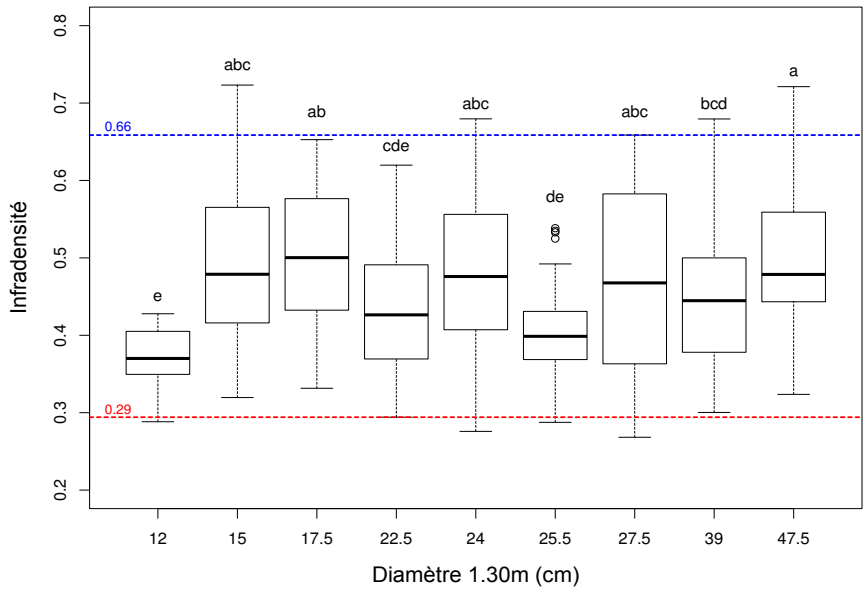


Figure 95 : Variabilité de l'infradensité sur le rayon des rondelles à 1m30 selon le diamètre chez Cordia alliodora. Le trait bleu pointillé représente la moyenne des ID maximales mesurées par individu et le trait rouge la moyenne des ID minimales. Les individus 8 et 9 présentent des moyennes d'ID sur le rayon supérieures aux autres individus. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents.

Tableau 10 : Résultats des mesures d'infradensité des rondelles basses de Cordia alliodora pour chaque individu. Les paramètres suivants sont indiqués pour chaque arbre : $D_{1.30m}$: diamètre à 1,30 m ; ID_{moy} : infradensité moyenne sur tout le rayon ; SD : l'écart type sur tout le rayon ; $ID_{S.Ecorce}$: infradensité des trois premiers échantillons sous écorce ; $ID_{Cœur}$: infradensité des trois échantillons à cœur, Gradient : ratio entre $ID_{S.Ecorce}$ et $ID_{Cœur}$.

Individu	D1.30m	IDmoy	CV%	IDCoeur	IDS.Ecorce	Gradient
1	27,1	0,4	18	0,32	0,45	1,41
2	24,0	0,43	19	0,31	0,51	1,65
3	15,9	0,37	8	0,35	0,37	1,06
4	26,1	0,48	19	0,31	0,59	1,90
5	17,2	0,49	22	0,38	0,57	1,50
6	20,5	0,5	18	0,46	0,57	1,24
7	47,3	0,45	20	0,33	0,58	1,76
8	47,5	0,5	18	0,46	0,64	1,39
9	27,0	0,47	26	0,28	0,62	2,21
Moyenne	**28,1**	**0,45**	**0,09**	**0,36**	**0,54**	**1,57**

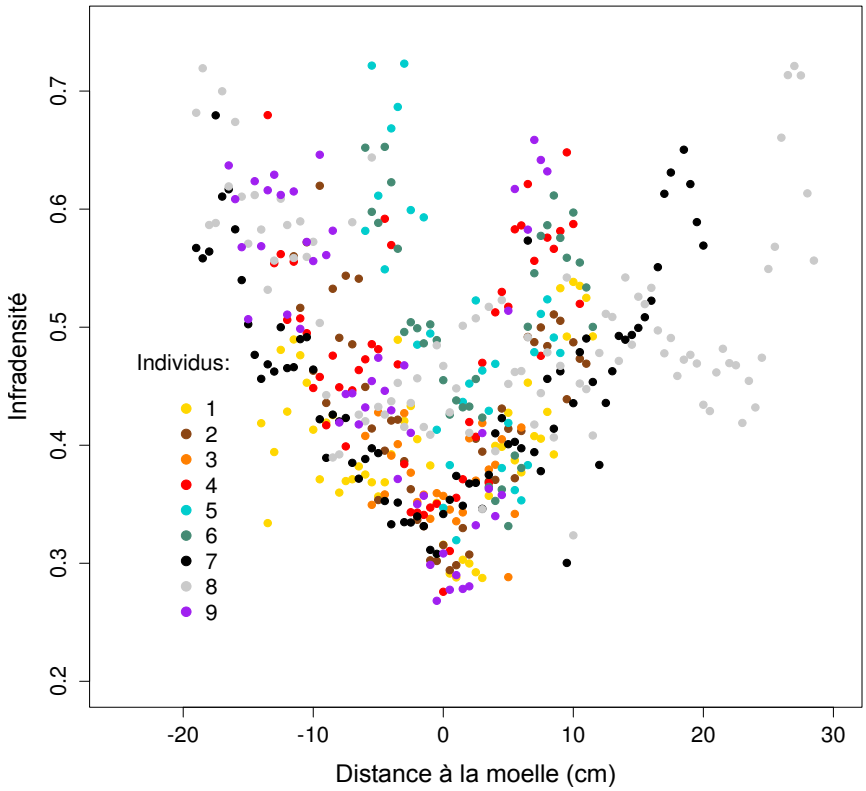


Figure 96 : Infradensité en fonction de la distance à la moelle chez les individus de Cordia alliodora. Chaque couleur est attribuée à un individu, comme indiqué en légende.

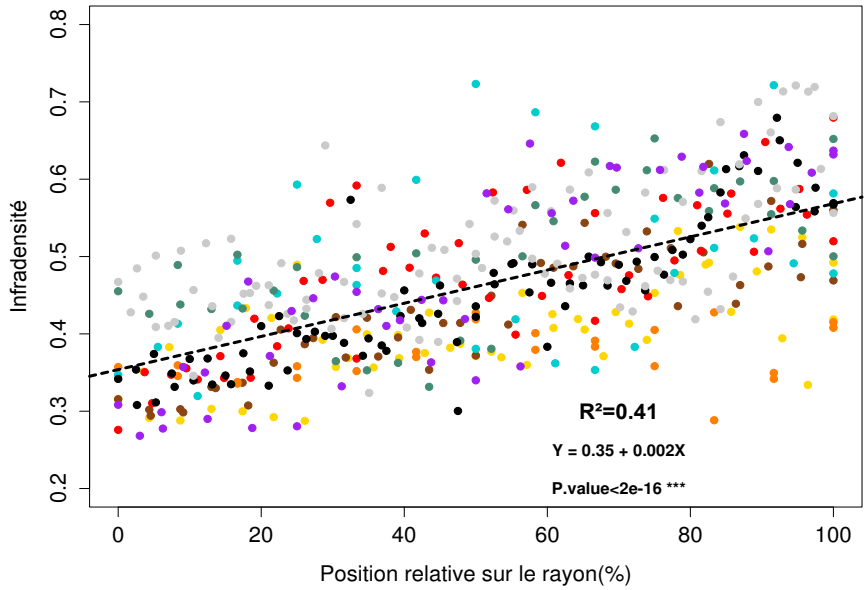


Figure 97 : Variation de l'infradensité selon la position relative sur le rayon chez les individus de Cordia alliodora. La position relative est définie comme suivant : 0 % : moelle, 100 % : sous écorce. Chaque couleur est attribuée à un individu, comme indiqué en légende dans la figure précédente. Le trait noir pointillé représente le modèle linéaire appliqué au jeu de données (R^2= 0,41, équation et P.value en gras en bas à droite).

Les profils des individus ne sont pas semblables pour une même classe de diamètre (détail des profils par individu en ANNEXE 9). De la même façon, l'ID maximale n'est pas corrélée au diamètre à 1,30 m chez les individus de C. alliodora. Les profils d'ID dépendent davantage du site de prélevement (Figure 98) : le gradient de la moelle à l'écorce est peu elevé chez les individus du site 1 et les profils sont globalement symétriques; sur le site 2 le gradient y est beaucoup plus elevé et les profils très asymétriques ; enfin sur le site 3, les individus présentent un gradient d'ID_{moy} fort et les profils sont dissymétriques.

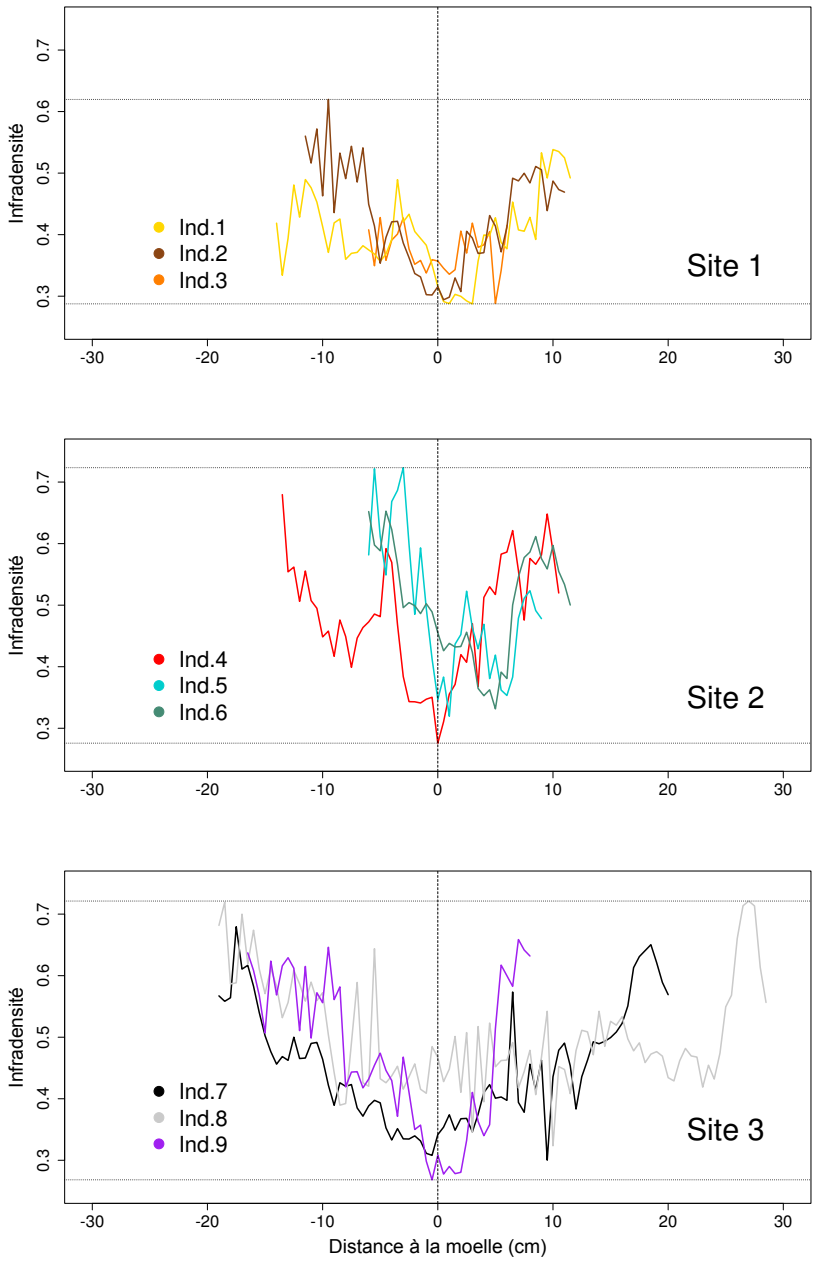


Figure 98 : Profils d'infradensité par individu selon le site de prélèvement chez C. alliodora.
(Site 1 - bord piste aéroport ; Site 2 - layon proche du bourg de Saul ; Site 3 - layon proche piste aéroport. Position et caractéristiques des sites explicitée en matériel et méthode)

3.2.2.b - Variation de l'infradensité en fonction de la hauteur

Chez C. alliodora, l'ID_{moy} pour tous les individus augmente de 0,07, soit de 15,2 %, depuis la base jusqu'au sommet du tronc (Figure 99). Les individus prélevés sur le site 2 présentent la plus faible variation d'ID avec la hauteur (+0,02 d'ID_{moy}. Cf Tableau 11). La hauteur ne modifie néamoins pas l'allure du profil de variation : on observe la même variabilité d'ID pour les trois niveaux de hauteur échantillonnés (Figure 100). Le détail de la variabilité du profil d'ID avec la hauteur pour chaque individu est présenté en ANNEXE 8. L'$ID_{S.Ecorce}$ ne varie pas avec la hauteur tandis que l'$ID_{Cœur}$ augmente légerement (de 0,36 à la base du tronc à 0,44 sous fourche en moyenne). La différence entre IDCoeur et IDS.Ecorce diminue lorsque la hauteur augmente, puisque le bois au centre des rondelles a été formé de plus en plus récemment et possède donc une ID de plus en plus elevée. Néanmoins l'augmentation de l'ID par unité de longueur est conservée.

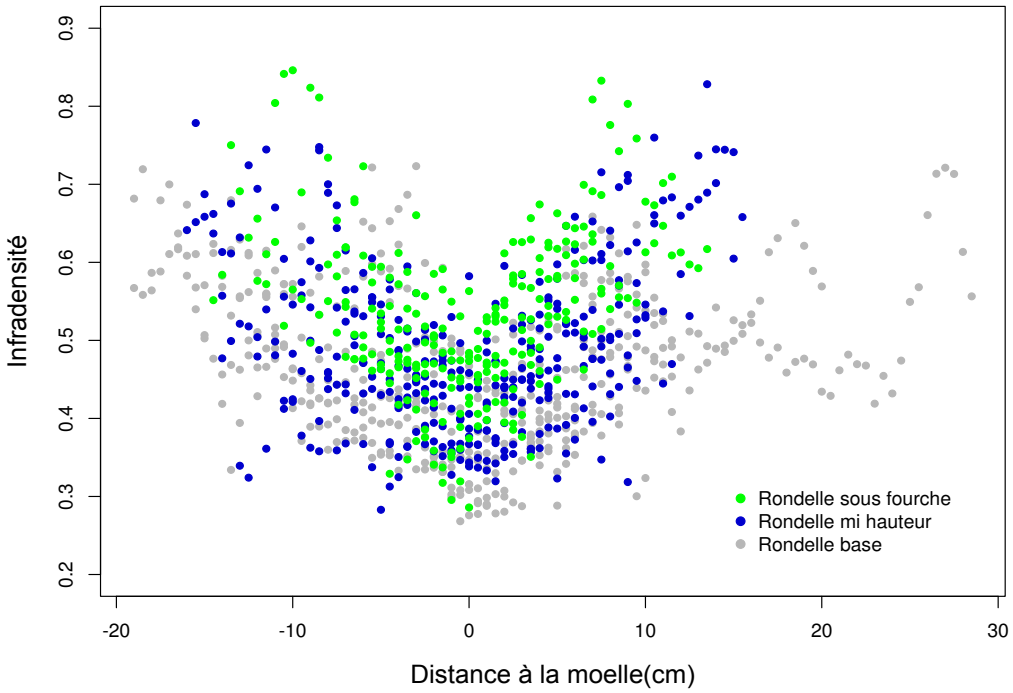


Figure 99 : Profil de variation de l'infradensité chez Cordia alliodora en fonction selon trois niveaux de hauteur. (en gris à la base du tronc ; en bleu à mi-hauteur ; en vert sous la fourche).

Tableau 11 : Résultats des mesures d'infradensité par niveau de hauteur chez Cordia alliodora. Les trois niveaux de hauteurs sont les suivants :1- Base ; 2- Mi-hauteur ; 3- Sous fourche. Les paramètres suivants sont indiqués pour chaque niveau de hauteur : Hmoy : hauteur moyenne de prélevement ; ID_{moy} : infradensité moyenne sur tout le rayon ; SD : l'écart type sur tout le rayon ; $ID_{S.Ecorce}$: infradensité des trois premiers échantillons sous écorce ; $ID_{Cœur}$: infradensité des trois échantillons à cœur ; ID_{moy}(Site1), ID_{moy}(Site2) et ID_{moy}(Site3): infradensité moyenne sur tout le rayon des individus prélevés sur les Sites 1, 2 et 3 (Cf matériel et méthodes).

Hauteur	Hmoy (m)	IDmoy	SD	IDS.Ecorce	IDCoeur	IDmoy(Site1)	IDmoy(Site2)	IDmoy(Site3)
1 - Base	1,8	0,46	0,1	0,54	0,36	0,41	0,49	0,48
2 - Mi hauteur	8,3	0,49	0,1	0,56	0,4	0,43	0,49	0,53
3 - Sous fourche	17,5	0,53	0,11	0,55	0,44	0,47	0,51	0,57

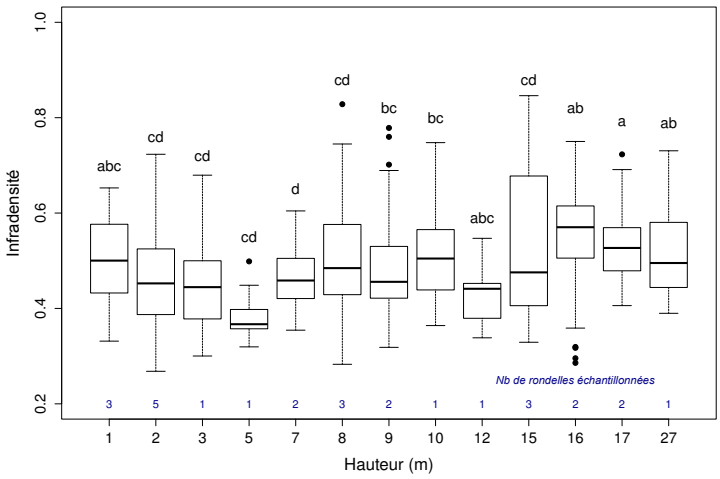


Figure 100 : Variabilité de l'infradensité selon la hauteur réelle de prélèvement des rondelles des individus de C. alliodora. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents. Le nombre de rondelles utilisées pour la construction de chaque boîte à moustache est indiqué en bleu, au-dessus de l'axe des abscisses.

3.2.3 – Comparaison entre B. guianensis et C. alliodora

Les résultats de l'analyse de l'ID chez B. guianensis (en rouge) et C. alliodora (en vert) sont comparés en Figure 101. L'ID augmente avec le rayon chez les deux espèces bien que la tendance soit plus marquée chez B. guianensis : entre deux points de mesure successifs, on observe davantage de variabilité chez les échantillons de C. alliodora (ANNEXE 5).

Chez B. guianensis on observe une rupture de pente autour de 10cm de rayon qui différencie deux régimes de variations de l'ID. Chez les individus de C. alliodora, on n'observe pas de modèle de variation net entre l'ID et la distance à la moelle qui soit commun à tous les individus. Chez les deux espèces par contre, l'ID varie linéairement en fonction de la position relative sur le rayon (Figure 102). On obtient une pente moyenne de variation d'ID par cm de rayon de 4 % chez B. guianensis et de 2 % chez C. alliodora. Chez les deux espèces, l'$ID_{Cœur}$ est proche de 0,4 en moyenne (0,36 pour C. alliodora et 0,43 pour B. guianensis) (Figure 102). Enfin, l'effet de la hauteur sur l'ID est le même chez B. guianensis et C. alliodora : l'ID_{moy} augmente depuis la base jusqu'au sommet du tronc.

Les différences observées entre les deux espèces sont les suivantes :

- Aucun effet individu ou influence du site de prélèvement n'est observé chez B. guianensis. A l'inverse chez C. alliodora, les profils de variations d'ID sont corrélés au site de prélèvement ;
- Chez C. alliodora, il est courant d'observer une soudaine chute d'ID sur plusieurs centimètres, que l'on ne retrouve pas forcément sur la face opposée et les profils d'ID sont souvent asymétriques. Chez B. guianensis à l'inverse, l'ID croit régulièrement avec le rayon et tous les profils sont symétriques ;
- L'$ID_{S.Ecorce}$, l'ID_{moy} et la variabilité de l'ID sont plus faibles chez C. alliodora que chez B. guianensis ;
- Chez B. guianensis, la variabilité de l'ID décroit avec la hauteur tandis qu'elle reste identique pour C. alliodora.

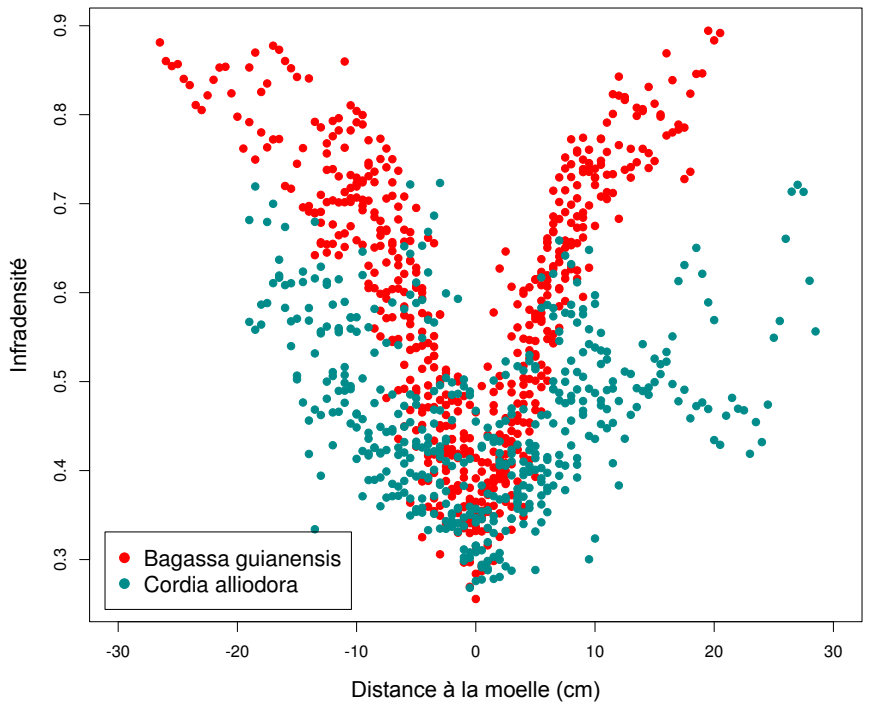


Figure 101 : Comparaison des profils d'infradensité à la base du tronc entre C. alliodora et B. guianensis. Pour chaque espèce, le nuage de point correspond à l'ensemble des mesures effectuées sur les rondelles bases de tous les individus.

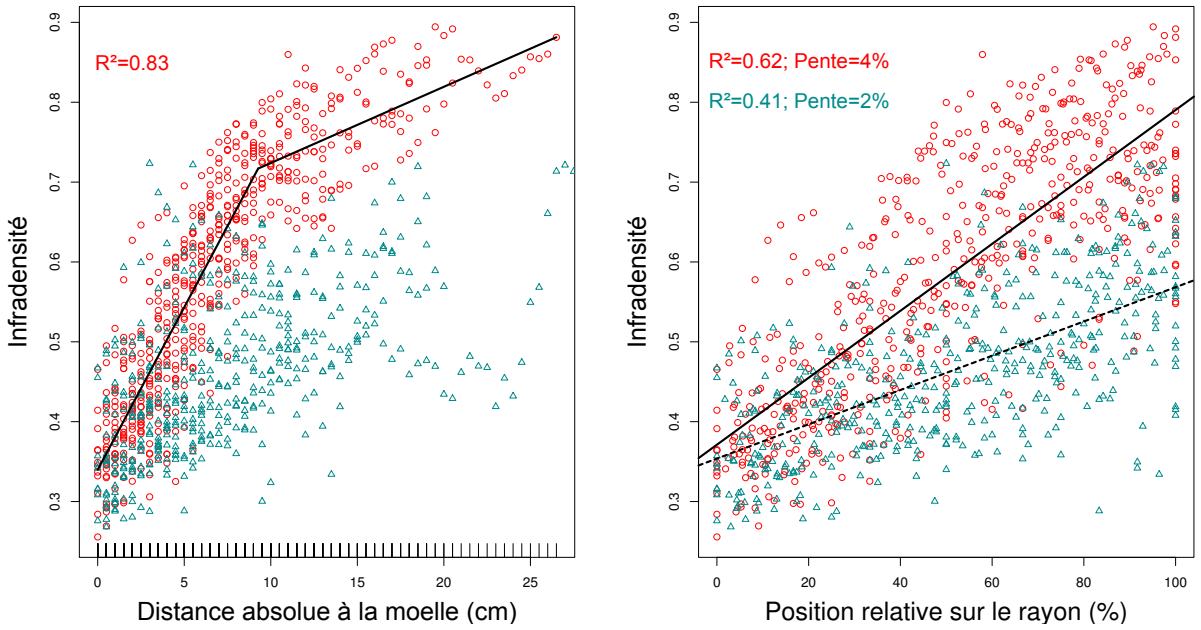


Figure 102 : Comparaison des profils d'infradensité à la base du tronc entre C. alliodora et B. guianensis selon la distance absolue à la moelle et la position relative sur le rayon.
A gauche : Le modèle segmenté validé pour B. guianensis est représenté en noir. A droite : Les lignes noires pleines et pointillées représentent respectivement les modèles linéaires ajustés pour B. guianensis et Cordia alliodora. La position relative est définie comme suivant : 0 % : moelle, 100 % : sous écorce.

3.3 – Discussion

Chez B. guianensis comme C. alliodora, une unique valeur d'ID pour caractériser l'espèce est un indicateur non représentatif de la variabilité intra espèce et surtout intra arbre. L'échantillonnage réalisé pour cette analyse a permis de mettre en évidence la forte variabilité radiale de l'ID au sein d'un même individu. Il est important de rappeler que les individus ont été selectionnés selon un gradient ontogénique et par conséquent représentent différentes classes de diamètres. En comparant les résultats obtenus pour des arbres de diamètres différents il est alors possible d'estimer la variabilité de l'ID d'une espèce au cours de son développement.

La bagasse met en place un bois faiblement dense dans ses premières années. Jusqu'à 20 cm de diamètre environ la densité du bois produit augmente linéairement au cours du temps. Après 20 cm, la densité augmente peu avec le rayon et le type de bois produit est plus homogène. Les individus les plus matures (8 et 9) possèdent une moyenne d'ID plus élevée car ils ont depuis plus longtemps atteint la phase de stabilisation (autour de 0.9). A l'inverse, pour les petits arbres (individus 10 et 11), la densité n'a pas encore atteint ce plateau et l'ID est plus faible.

L'interprétation des profils de variation d'ID peut néamoins être faussée par la présence d'extractibles : les extraits présents dans le duramen modifient la valeur d'ID, renforcent la masse volumique qui intègre alors la masse de la matière ligneuse et la masse des extraits. Dans le cas d'essences caractérisées par un fort taux d'extractibles, ce qui est le cas de la bagasse (Royer et al., 2012), la différence entre ID et ID corrigée est d'autant plus marquée. Les valeurs observées ne sont alors pas représentatives de l'ID du bois lors de sa biosynthèse dans le proche cambium mais après processus de duraminisation. C'est ce qu'observe Romain Lehnebach dans ses travaux de thèse avec l'exemple d'une autre espèce guyanaise, le boco (Bocoa proacensis), qui possède une densité elevée et un fort taux d'extracibles (10 % dans le duramen ; 2 % dans l'aubier) (Lehnebach, 2015). Le profil d'ID initiale présente un échelon à cœur alors qu'il est quasiment plat si l'on retire l'apport des extractibles (Figure 103). Pour B. guianensis, les résultats montrent que la variation de l'ID avec le rayon conserve le même profil une fois corrigée, malgré son fort taux d'extractibles. Le gradient est par conséquent lié au premier ordre à l'épaississement de la paroi des fibres lors de la maturation du xylème et non à l'établissement secondaire des extractibles au sein de celui-ci. L'évolution de l'ID au cours du développement de la bagasse est donc bien divisé en deux phases. Cette observation n'est pas un artefcat du à la présence d'un fort taux d'extractibles dans le duramen chez cette espèce.

Chez C. alliodora le régime de variation n'est pas aussi clair que chez B. guianensis. Cette observation peut s'expliquer dans un premier temps par l'influence du site sur la variation de l'ID chez C. alliodora. Les profils d'ID chez cette espèce sont également moins réguliers en raison du fréquent excentrement des troncs. Les profils ne sont alors pas superposables comme pour B. guianensis et il est alors plus difficile de définir une tendance globale de variation de l'ID avec le rayon. Ces irrégularités permettent néanmoins d'établir un lien entre compétition et variations d'ID. Le gradient d'ID est plus fort chez les individus prélevés sur le site 2 par

exemple. Ce site est caractérisé par une densification des tiges alors soumises à une forte compétition. Les individus 5 et 6 qui en sont issus sont dominants et ont poussé côte à côte. Ils présentent deux profils très proches. L'influence du site sur l'ID du bois produit est ici évidente. La densification du bois mis en place au cours du développement est très rapide en raison des conditions de croissance liées à ce site. La comparaison des profils de tiges des individus 1 et 5 au niveau du diamètre à 1,30 m permet d'observer les épaisseurs de cernes successives ainsi que le gradient d'infradensité sur le rayon à cette hauteur (Figure 104). L'individu 5 a poussé plus lentement en raison des conditions environnementales : ses cernes sont plus étroits et l'ID et le gradient d'ID plus fort. L'individu 1 prélevé sur le site 1, zone ouverte en bord de piste, présente des cernes plus larges et un profil d'ID dont le gradient est beaucoup moins fort. Plus le milieu est ouvert, plus l'ID du bois produit semble faible et inversement.

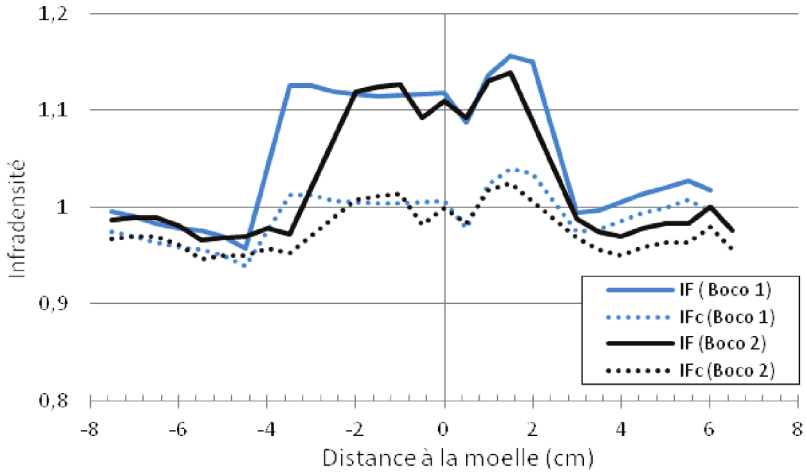


Figure 103 : Variabilité de l'infradensité simple et corrigée selon le rayon chez deux individus de Boco (Bocoa proacensis). Les lignes pleines et pointillées correspondent respectivement aux mesures d'ID et d'ID corrigées. Les deux individus, Boco1 et Boco2, sont respectivement représentés en bleu et en noir. Adapté des résultats de thèse de Lehnebach (2015)

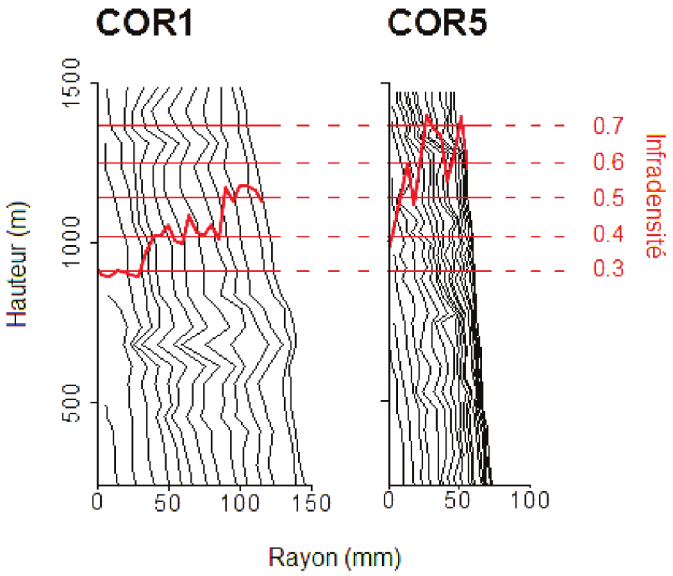


Figure 104 : Lien entre épaisseur de cerne et infradensité chez deux individus de C. alliodora ayant poussé différemment. L'individu 1, à gauche, à poussé en zone ouverte éclaircie ; l'individu 5, à droite, a poussé en zone plus fermée avec une plus forte compétition.

Cette hypothèse est appuyée par l'observation de fortes variations de largeur de cernes chez C. alliodora. La Figure 105 permet d'observer l'évolution de l'infradensité et de l'épaisseur des cernes au sein de la rondelle basse de l'individu 4 de C. alliodora. Il apparait que les pics d'ID correspondent aux faibles épaisseurs de cernes (cas A) tandis que les chutes d'ID correspondent aux cernes les plus épais (cas B). En diminuant l'ID du bois produit, l'arbre est capable de créer davantage de volume de bois. Chez B. guianensis, les cernes ne sont pas discernables mais le bois est d'apparence bien plus homogène ce qui porte à croire qu'il n'existe pas de telles variations de largeur de cernes chez cette espèce. Ces variations montrent que le C. alliodora est capable de modifier rapidement le type de bois produit en fonction des conditions de croissance.

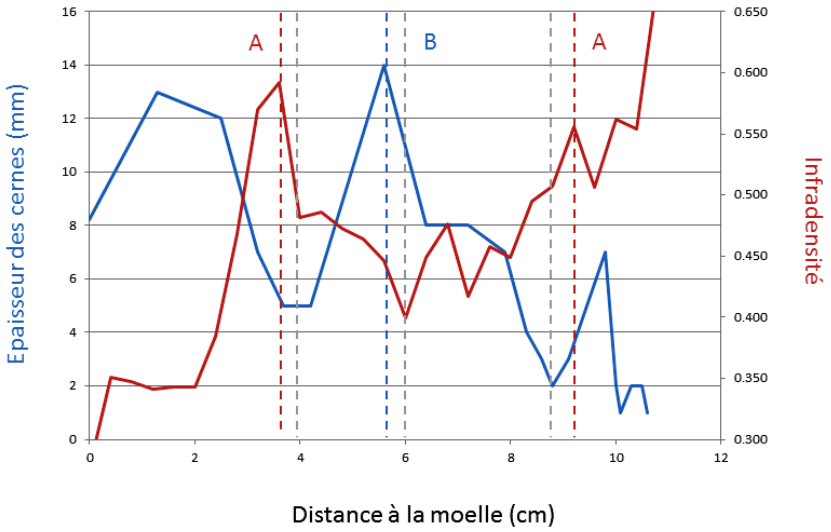


Figure 105 : Lien entre épaisseur des cernes et infradensité chez l'individu 4 de C. alliodora. Les pics d'infradensité correspondent à un diminution de l'épaisseur des cernes (cas A) ; les pics de croissance correspondant à des cernes larges correspondent aux faibles densité (cas B). Les variations d'infradensité et d'épaisseur des cernes depuis la moelle jusqu'à l'écorce sont opposées.

Les variations de l'ID avec la hauteur sont faibles chez les deux espèces. Les valeurs à cœur augmentent avec la hauteur mais les valeurs sous écorce varient peu. Ces variations s'expliquent :

- A cœur, nos échantillons de densité n'ont pas été produits au même âge de l'arbres selon la hauteur de prélevement. Le bois de coeur sous fourche est produit dans un arbre plus agé que le bois de cœur à la base du tronc. L'arbre a atteint un stade de développement plus avancé lors de la production du bois de cœur sous fourche. L'ID, qui croit avec l'âge du cambium, croitrait donc aussi avec l'âge de l'arbre qui a produit ce cambium.
- Sous écorce, les échantillons sont tous produits à un même âge de l'arbre, sur toute la longueur du tronc. Le bois des échantillons sous écorce a été mis en place au même stade développement de l'arbre, mais par des cambiums d'âge différents. L'ID y est quasiment identique, quelle que soit la hauteur de prélevement, ce qui indiquerait une prédominance de l'âge de l'arbre sur l'âge du cambium dans l'épaississement des parois des fibres.

Au vu du gradient d'ID croissant observé chez les deux espèces, on peut maintenant se demander quelle est la valeur maximale d'ID qui serait atteinte pour des arbres dont le diamètre serait supérieur à 50 cm. Chez B. guianensis, un modèle polynomial de second ordre décrit bien l'évolution de l'ID maximale avec le diamètre à 1,30 m, qui augmente puis se stabilise autour d'une valeur maximale. Un modèle asymptotique de la forme ID = a - exp (-b*$D_{1.30m}$ + c) permet de décrire les résultats observés (Figure 106). Le modèle indique une valeur d'ID maximale significative de 0,93 (p-value = 1,29e-07). L'absence de relation entre le diamètre et l'ID maximale chez C. alliodora ne permet pas d'estimer une valeur maximale d'ID pour de plus gros arbres, sans doute parce que les diamètres des arbres échantillonnés sont trop faibles.

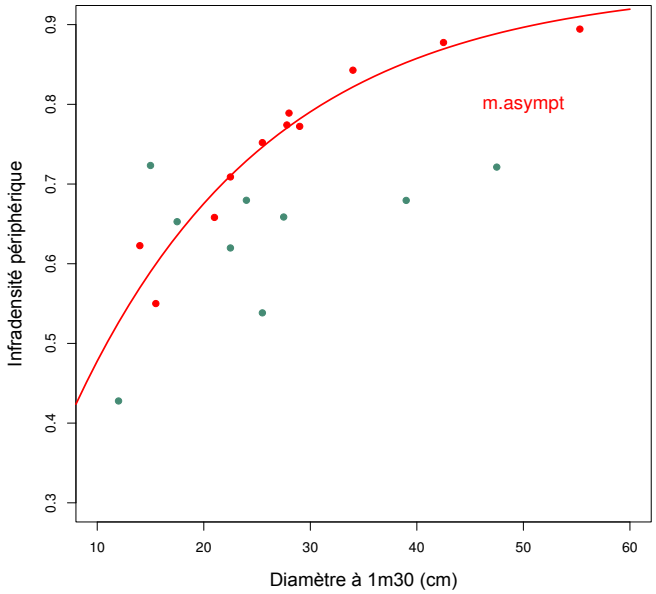


Figure 106 : Comparaison de l'infradensité maximale par individu selon D_{1m30} entre B. guianensis et C. alliodora. Les ronds rouges et verts correspondent respectivement aux individus de Bagassa guianensis et de Cordia alliodora. Les valeurs d'IF maximales sont prédites par un modèle asymptotique (m asympt) de la forme ID = a - exp (-b*$D_{1.30m}$ + c) pour Bagassa guianensis (ligne rouge). Il n'y a pas de modèle simple ou mixte valide pour Cordia alliodora.

La rondelle basse de l'individu de bagasse d'1,20 m de diamètre prélevée à Saül permet d'observer la variation de l'ID pour de plus grandes position radiales (Figure 107). A cœur, la rondelle est pourrie et les échantillons inexploitables sur un disque central de 10cm de diamètre, ce qui ne permet pas de comparer les valeurs d'ID à coeur. Le profil de cet arbre se superpose néanmoins très bien aux profils obtenus précédemment. Les valeurs d'ID varient très peu dès 25 cm de rayon et plafonnent à 0,91. Ces données supplémentaires viennent confirmer l'hypothèse d'une stabilisation de l'ID pour les gros diamètres autour de la valeur de 0,9 identifiée précédemment. Il est aussi intéressant de noter que l'ID diminue à nouveau sur les 6 derniers centimètres et retombe à 0,8 sous l'écorce, phénomène assez fréquent chez les gros arbres.

Les sciaphiles, espèces d'ombres, tendent à créer du bois dense, en opposition aux pionnières, espèces de pleine lumière, qui produisent un bois plus léger (Larjavaara&Muller-Landau, 2010). Les coûts de construction et de maintien augmentent linéairement avec l'ID. Les densités faibles ne favorisent pas la rigidité du bois mais permettent une croissance rapide permettant, par inertie, une forte augmentation de la rigidité de la tige.

B. guianensis et C. alliodora partagent ces deux comportements et peuvent être qualifiées en ce sens de pionnières longévives, capables de croitre rapidement dans les stades jeunes, tout en assurant la pérennité de leur structure grâce à la mise en place d'un bois plus dense dans les stades plus âgés. D'après Larjavaara (2010), le bénéfice le plus important apporté par l'ID est la réduction de la surface de l'arbre, qui implique une diminution des coûts de maintien du tronc et des coûts de construction de l'écorce (énergie dépensée par unité de temps). Augmenter l'infradensité semble être la solution la plus efficace pour le maintien du tronc après la phase de croissance rapide. Cette hypothèse est soutenue par les observations de Williamson Wiemann (2010): l'augmentation radiale de l'ID concentre le bois dense à une distance plus éloignée de la moelle, ce qui permet d'obtenir une structure plus solide pour une quantité de matière limitée. Le gradient d'ID au sein du tronc représente ainsi un dispositif efficace pour compenser les risques pris pendant la première phase de croissance rapide de l'arbre.

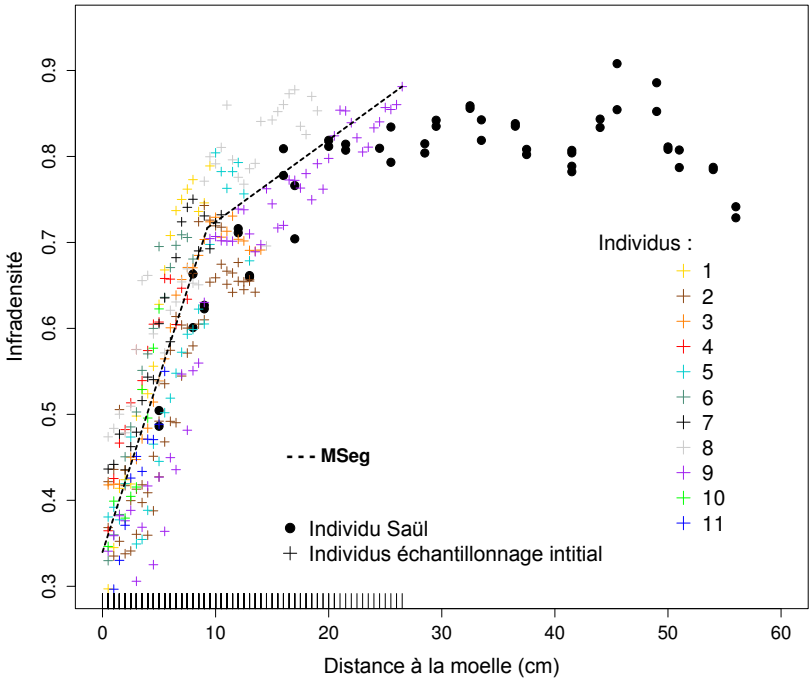


Figure 107 : Variation de l'infradensité dans la rondelle de bagasse prélevée à Saül en comparaison aux autres individus. Les points noirs correspondent à l'individu supplémentaire prélevé à Saul. Les profils d'ID des autres individus sont représentés par des croix. Chaque individu est représenté par une couleur spécifique, comme indiqué en légende.

4. Avantage adaptatif du contrefil chez B. guianensis

Le contrefil est une propriété peu étudiée parmi les différentes espèces et malgré tout fréquemment observée en forêt tropicale. L'origine de sa mise en place comme son rôle pour l'arbre sont mal connus et pourtant l'ensemble des individus de B. guianensis présentent un contrefil très prononcé. En décrivant précisément la variabilité de l'angle du fil au sein l'arbre mais aussi en observant les corrélations existantes avec les autres propriétés du bois, cette partie a pour objectif de fournir des éléments de réponse à la question suivante : le contrefil est-il un avantage adaptatif pour l'arbre ? Si oui, lequel ? L'hypothèse testée dans cette partie est que le contrefil joue un rôle dans le maintien de la structure de l'arbre mature, sujet à de fortes contraintes induites par le poids de sa couronne et sa prise au vent.

4.1 – Méthodologie

4.1.1 - Mesure du contrefil à différentes échelle

La géométrie des arrangements entre les différentes fibres de bois peut être observée à différentes échelles. L'analyse des propriétés du bois nécessite l'utilisation d'échantillons de forme et de taille variables. Pour cette raison la méthodologie de l'analyse de l'angle du fil comme du contrefil doit être adaptée à chacune de ces géométries et donc aux différentes échelles d'observation correspondantes. Les techniques spécifiques qui ont été mises en place pour permettre chaque mesure sont les suivantes :

4.1.1.a – Echelle millimétrique: analyse visuelle sur échantillons fendus longitudinalement

A trois hauteurs différentes, on prélève des rondelles coupées perpendiculairement à l'axe de la tige. Les rondelles sont dégauchies et rabotées à 2 cm d'épaisseur. Dans le barreau diamétral provenant de chaque rondelle (1.5 cm de largeur sur 2 cm d'épaisseur) on fend les échantillons depuis l'écorce jusqu'à la face opposée tous les 5 mm. On effectue ensuite l'analyse de l'angle du fil au goniomètre. Les faces LR et RT de l'échantillon sont plaquées sur le bâti de l'appareil de mesure. Sur la face LT on mesure la déviation des fibres par rapport à l'axe de la tige (Figure 108).

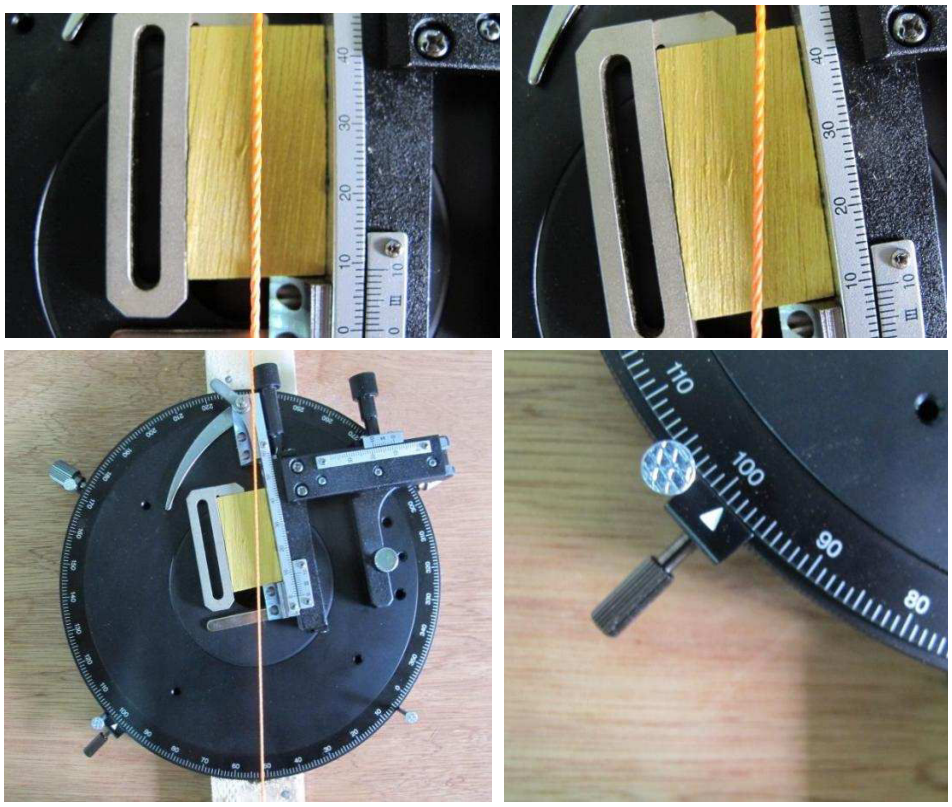


Figure 108 : Mesure de l'angle moyen du fil d'échantillons de bagasse à l'échelle millimétrique à l'aide d'un goniomètre. Les mesures sont effectuées visuellement sur la face LT d'échantillons fendus longitudinalement. L'alignement de la direction moyenne du fil de l'échantillon avec le repère vertical permet de lire l'angle de déviation du fil (ici 9°).

4.1.1.b – Echelle microscopique: analyse du fil moyen localisé au diffractomètre sur échantillons fins sciés

Les échantillons utilisés pour la mesure du module spécifique (R*T*L = 2*12*150 mm ; Cf Chapitre 3, paragraphe 3.1.1) sont mesurés avec un diffractomètre aux rayons X. Cette mesure est un résultat indirect de la mesure de l'angle des microfibrilles. La déviation du faisceau X donne une mesure de l'angle du fil moyen sur les 2 mm d'épaisseur (Figure 109). Cette mesure est plus fine qu'une observation visuelle au goniomètre et intègre l'angle moyen dans l'épaisseur de l'échantillon.

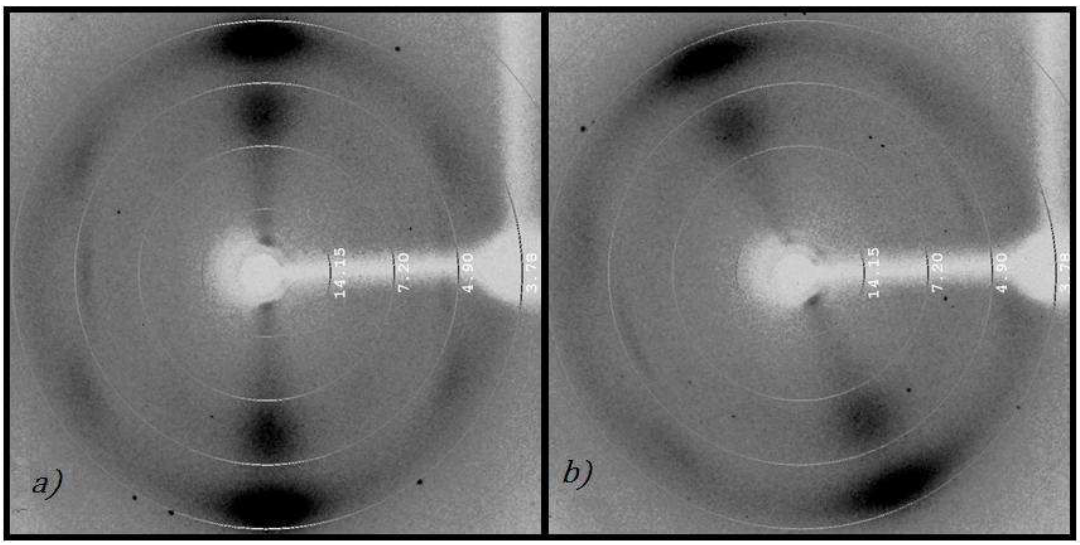
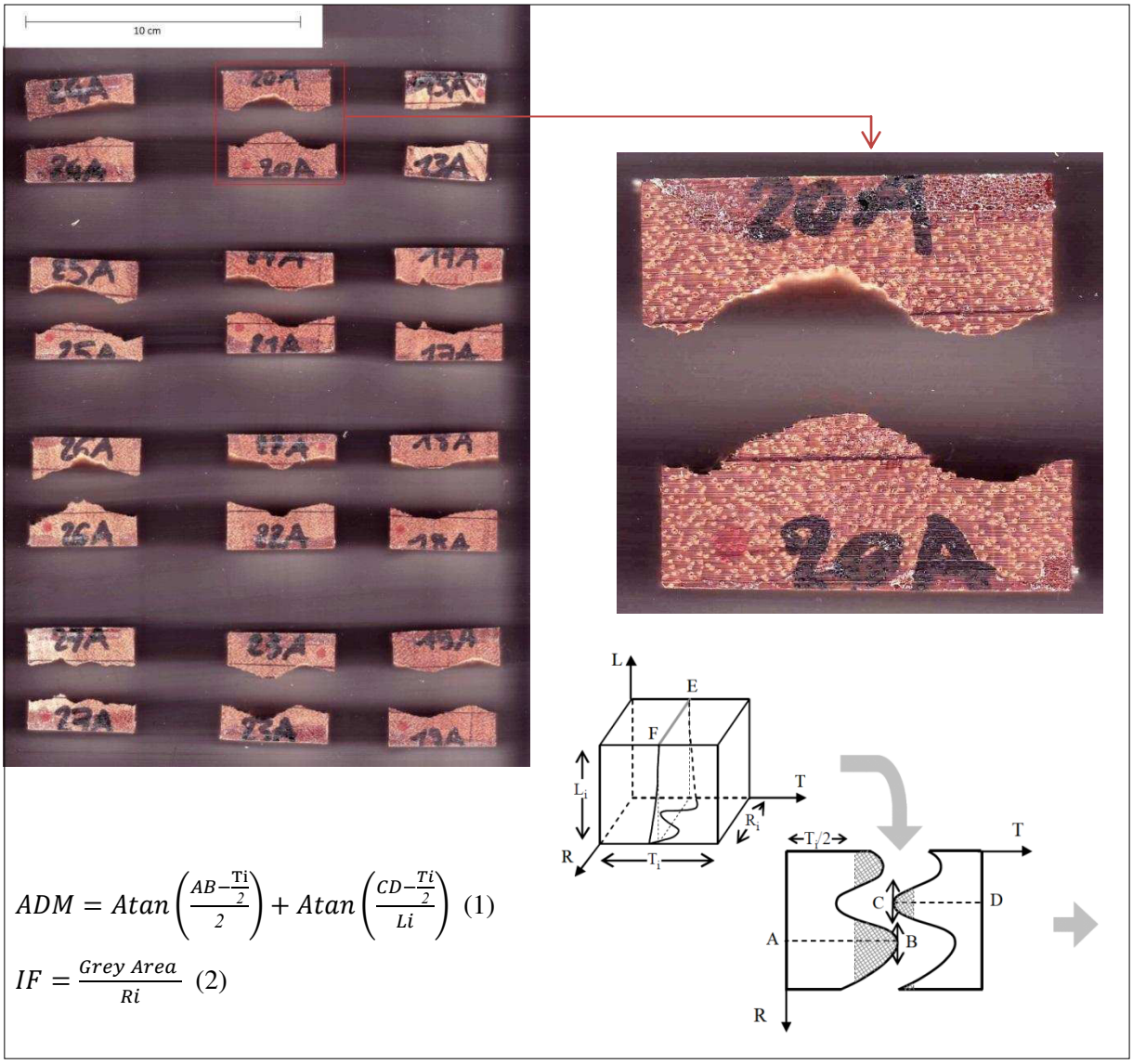


Figure 109 : Mesure de l'angle du fil à l'échelle microscopique par la méthode de diffraction aux rayons X. Observation de la diffraction et de la déviation du faisceau incident perpendiculaire à la surface d'un échantillon a) de fil droit, b) de fil incliné.

4.1.1.c - Echelle macroscopique: analyse numérique des profils de fente sur blocs contrefilés

Les échantillons fendus lors du test de ténacité sont scannés sur la face RT avec une échelle. Les images sont analysées à l'aide du logiciel ImageJ pour calculer deux indices de la variation de l'angle du fil au sein de l'échantillon (Figure 110): l'angle de déviation maximal (ADM) et l'indice du fil (IF) (Cabrolier, 2009).



$$ADM = Atan\left(\frac{AB-\frac{Ti}{2}}{2}\right) + Atan\left(\frac{CD-\frac{Ti}{2}}{Li}\right) \quad (1)$$

$$IF = \frac{Grey\ Area}{Ri} \quad (2)$$

Figure 110 : Mesure du contrefil à l'échelle macroscopique sur les blocs de bagasse fendus à l'aide du logiciel Image J. Les deux parties constituant initialement chaque éprouvette sont scannées, puis la mesure des longueurs AB, CD, Ti, Ri et de l'aire hachurée en gris permettent le calcul des deux indices caractérisant le contrefil au sein de l'échantillon : ADM, l'angle de déviation moyen du fil ; et IF, l'indice du fil. Dessin de P. Cabrolier

4.1.2 - Essais mécaniques

4.1.2.a – Mesure de la ténacité

L'analyse de la ténacité est effectuée sur un individu supplémentaire vis-à-vis de l'échantillonnage initial. L'étude vise à tester la résistance à la propagation des fentes dans des éprouvettes de contrefil variable. Un large diamètre est donc nécessaire pour rendre compte de la variabilité du fil au sein de l'arbre. Les éprouvettes sont débitées dans la rondelle de bagasse d'1,20 m de diamètre prélevée dans la région de Saul et cédée par le Parc Amazonien de Guyane pour cette étude. Un premier lot d'éprouvettes est destiné au calibrage de l'expérimentation : une série de 48 échantillons (deux réplicats par échantillon) permet d'observer l'influence des conditions d'humidité du bois et du plan de fente sur la mesure de ténacité. Un échantillon sur deux est testé

vert et le second est séché en salle climatisée jusqu'à stabilisation de la teneur en eau autour de 12 %. Pour chaque niveau d'humidité, un premier réplicat est fendu dans le plan longitudinal-radial (LR) et le second dans le plan longitudinal-tangentiel (LT).

L'échantillonnage final compte 51 échantillons (2 réplicats par échantillon), tous testés secs à l'air et fendus dans le plan LR. Les éprouvettes sont débitées aux dimensions suivantes : R*T*L = 40*30*30 mm (dans le plan T : R*T*L = 30*40*30 mm). Sur chacune des faces LR des éprouvettes, deux bras (R*T*L = 40*30*100 mm) sont collés sous presse à la colle polyuréthane. Une pré-fente de 16mm de profondeur est ensuite effectuée au centre de l'éprouvette. La mesure de ténacité, présentée en Figure 111, consiste à décrire la déformation à la contrainte de l'éprouvette jusqu'à rupture, lors d'un test de flexion trois point piloté en force.

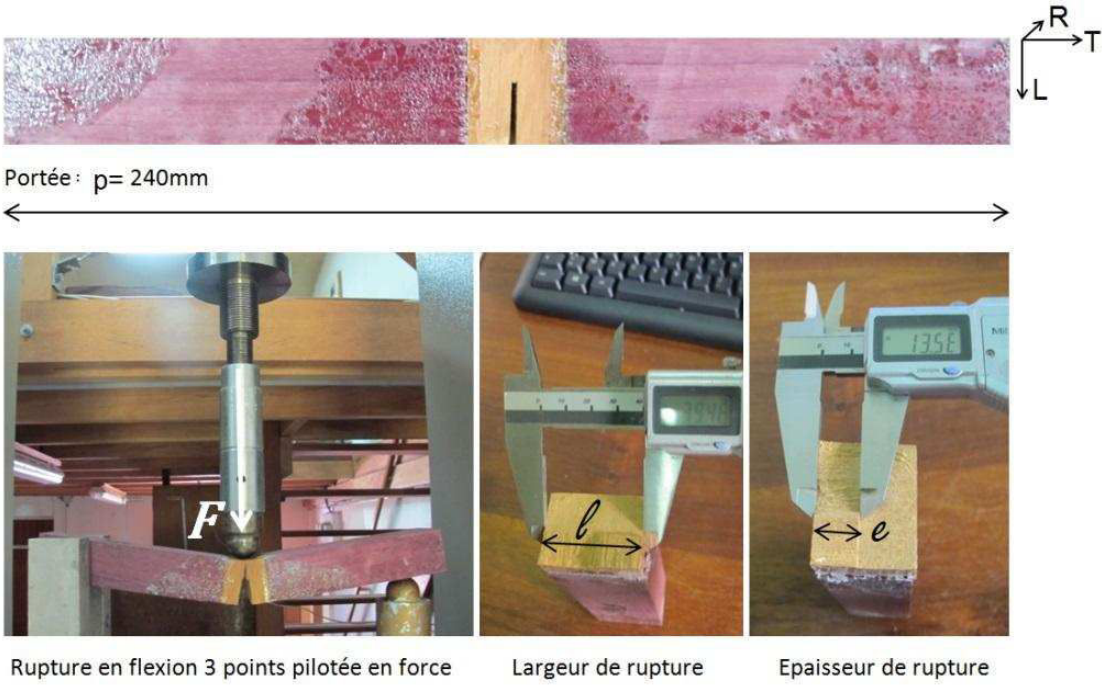


Figure 111 : Dimensions des éprouvettes et étapes du test de ténacité sur des blocs contrefilés de bagasse. Les dimensions (largeur l et épaisseur e) de la surface de fente après rupture sont mesurées au pied à coulisse.

Les variables suivantes sont calculées à partir de cet essai :

- Contrainte (σ):
$$\sigma = \frac{1.5 * F * p}{1 * e^2}$$
- Déformation (ε):
$$\varepsilon = \frac{6 * \text{Déplacement} * e}{\text{Portée}^2}$$
- Module d'élasticité équivalent (E):
$$E = pente(\sigma\ ,\ \varepsilon\ )$$

- Energie de rupture (Gfl):

$$Gfl = \left(\frac{1}{1+e}\right) * \int f(Force, Déplacement)$$

4.1.2.b – Evaluation de la flexibilité

Cette partie a fait l'objet d'une collaboration avec Tancrède Alméras et le laboratoire du LMGC à Montpellier pour la mise en place de l'expérimentation, l'exploitation des données et la réflexion autour de l'influence du contrefil sur la limite d'élasticité du bois et de son potentiel avantage adaptatif pour l'arbre.

Cette analyse a pour objectif de quantifier l'influence de l'organisation singulière des fibres dans le cas du contrefil sur la résistance mécanique du bois dans l'arbre. Lors de la mise en mouvement du tronc, l'arbre est localement soumis à des efforts de compression et de traction. L'essai de flexion sélectionné pour cette analyse permet d'observer les deux effets conjointement. Les périodes des oscillations de l'angle du fil propre à B. guianensis sont comprises entre 30 et 40 mm en moyenne (voir Projet de Publication N°2). Pour de telles dimensions, il est difficile de satisfaire les conditions d'élancement nécessaires à la mise en place d'un essai de flexion. Des multi-plis artificiellement contrefilés sont donc réalisés à partir de lots d'échantillons de fil variable. Les plis sont sélectionnés parmi les échantillons de module dédiés à l'analyse vibratoire (Cf Chapitre3, paragraphe 3.1).

- Angle du fil de la lamelle centrale :

En flexion simple, la contrainte normale se situe à la périphérie d'une pièce, tandis que la contrainte de cisaillement maximale se situe au centre. Si les deux plis centraux sont de fil opposés, la contrainte de cisaillement à cœur est maximisée et la colle fortement sollicitée. Avec une lamelle centrale de droit fil, la première zone sujette au cisaillement se situe plus loin du centre, ce qui minimise les efforts appliqués à la ligne de colle.

- Nombre de plis :

Les plis situés au-dessus et en dessous de la lamelle neutre sont respectivement en état de compression et de tension lors de l'essai de flexion. Pour tester l'incidence de plis de fils opposés sur chacune de ces contraintes il faut donc deux plis minimum de part et d'autre de la lamelle centrale, soit 5 au total.

- Organisation des plis :

Les deux plis supérieurs sont en compression, et de fil opposé. Il existe un couplage compression-cisaillement dû à l'angle du fil qui génère une contrainte de cisaillement dans le sens de la déviation du fil relativement à la direction de l'éprouvette. En traction, à l'inverse, la contrainte de cisaillement tend à réorienter le pli dans le sens de l'axe principal de l'éprouvette. Ces couplages traction-compression/cisaillement propres à chaque pli se traduisent, au niveau de l'éprouvette, en d'éventuels couplages flexion/cisaillement et flexion/torsion. Le calcul de la résultante des efforts théoriques présenté en Figure 110 permet de comparer deux cas de figure :

a) organisation symétrique des plis ; b) organisation antisymétrique des plis. La résultante des efforts de cisaillement et des moments de torsion est nulle dans le cas b). Les multi-plis sont donc composés selon cette configuration.

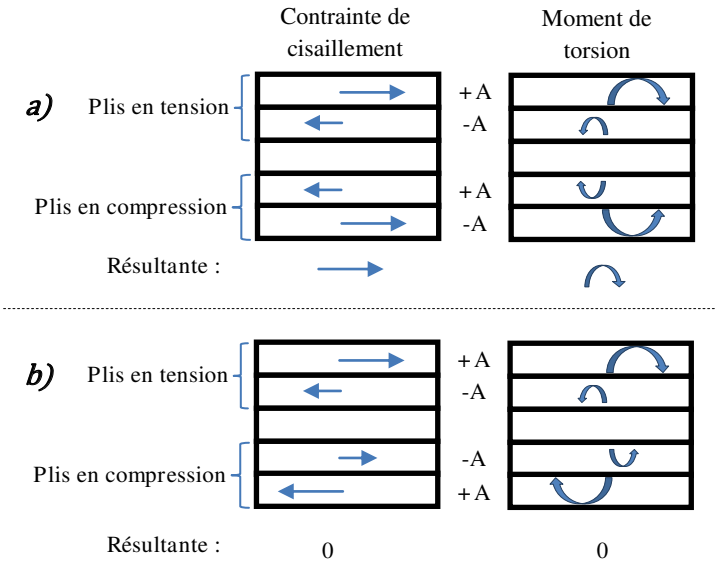


Figure 112 : Choix de l'organisation des plis au sein des éprouvettes de bagasse artificiellement contrefilés. Comparaison de la résultante de cisaillement et des moments de torsion dans le cas d'une organisation : a) symétrique ou b) antisymétrique. Les plis possèdent un angle d'inclinaison des fibres positif (+A) ou négatif (-A).

- Sélection des plis :

Chaque éprouvette est composée de 5 plis : 4 plis repartis asymétriquement de part et d'autre d'une lamelle de fil droit (Figure 113). Par souci de comparaison, tous les plis sont sélectionnés parmi les échantillons de densité et d'AMF proches. La forte variabilité de la densité chez B. guianensis restreint le nombre de lots. L'angle du fil de la lamelle centrale (A_{F0}) est compris entre 0 et 1 degré en moyenne. Les multi-plis sont ainsi caractérisés par l'angle moyen des quatre plis inclinés : l'Indice de Contrefil (ICF) (Figure 114). Le détail des caractéristiques de chaque lot est décrit en Tableau 12.

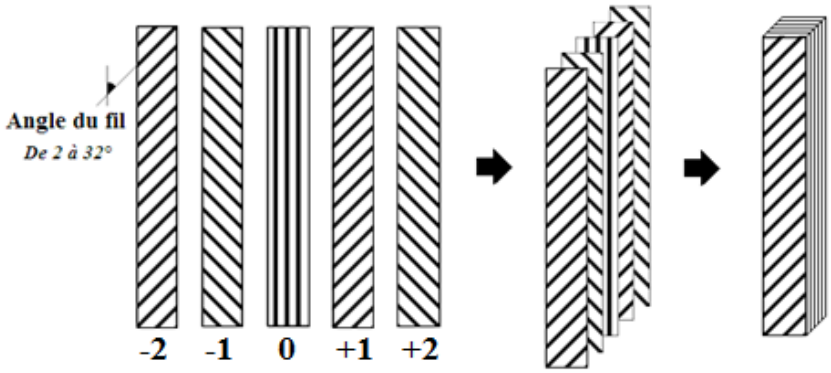


Figure 113 : Composition finale des multi-plis artificiellement contrefilés de bagasse.

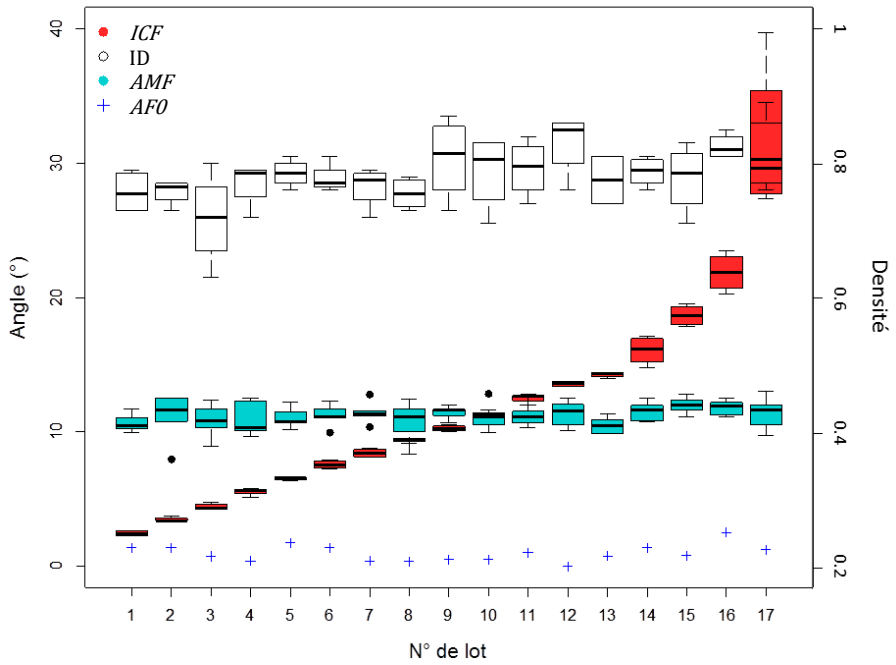


Figure 114 : Composition finale des lots d'échantillons pour la constitution des multi-plis contrefilés de bagasse. Variabilité de l'ICF, l'ID, l'AF0 et l'AMF pour chacun des 17 multi-plis.

Le module de chacun des plis composant les échantillons a été calculé lors des essais vibratoires (Cf Chapitre 3, paragraphe 3.2). Le module résultant du multi-pli dépend du module de chaque pli et de sa position h par rapport à la ligne neutre. Il est mesuré expérimentalement comme indiqué ci-dessous mais peut aussi être calculé théoriquement en utilisant la formule de l'inertie.

L'inertie totale du multi-pli est :

$$I = I_0 + I_1 + I_2 + I_{-1} + I_{-2} \qquad (1)$$

Avec Ii correspondant à l'inertie du ième pli comme indiqué en Figure 113

Avec l'inertie de chaque pli équivalent à :

$$I_0 = \frac{bh^3}{12}$$

$$I_1 = I_{-1} = I_0 + bh^3 \times h^2 = 13\ I_0$$

$$I_2 = I_{-2} = I_0 + bh^3 \times (2h)^2 = 49\ I_0$$

Soit Ei, le module d'élasticité du ième pli. Le module d'élasticité total duS multi-pli calculé selon la formule d'inertie de chaque pli Einertie peut alors s'écrire de la façon suivante:

$$E_{inertie} = E_0 + E_1 + E_2 + E_{-1} + E_{-2} = \frac{E \times I}{I} \qquad (2)$$

$$(1)\ \&\ (2) : \qquad E_{inertie} = \frac{1}{125} \times E_0 + \frac{13}{125} \times (E_1 + E_{-1}) + \frac{49}{125} \times (E_1 + E_{-1})$$

Tableau 12 : Détail des caractéristiques propres à chaque multi-pli contrefilé de bagasse.
ICF, Indice du Contrefil ; A_{F0} : Angle du fil de la lamelle centrale ; AMF_{moy} : angle des microfibrilles moyen ; $D_{12\%moy}$: densité à 12% moyenne ; E_{moy} : module d'élasticité moyen des plis ; $E_{inertie}$: module d'élasticité calculé via la formule d'inertie pour prendre en compte la position relative de chaque pli (2)

Lots	ICF degrés	AF0 degrés	AMFmoy degrés	D12%moy -	Emoy Gpa	Einertie Gpa
1	2.4	1.4	10.7	0.77	19.8	16.6
2	3.5	1.4	11.1	0.78	20.8	19.3
3	4.4	0.8	10.8	0.70	18.6	16.1
4	5.5	0.4	10.9	0.76	18.3	15.3
5	6.5	1.8	11.0	0.78	18.5	15.2
6	7.6	1.4	11.2	0.79	15.7	12.6
7	8.4	0.4	11.4	0.74	14.3	12.4
8	9.4	0.4	10.7	0.77	16.0	13.8
9	10.3	0.5	11.4	0.80	17.0	13.8
10	11.3	0.5	11.1	0.79	14.3	12.7
11	12.5	1.0	11.3	0.78	14.8	11.4
12	13.6	0.0	11.3	0.80	12.9	10.5
13	14.3	0.8	10.5	0.77	14.1	12.4
14	16.1	1.4	11.5	0.76	12.9	9.3
15	18.7	0.8	12.0	0.78	15.1	12.7
16	21.9	2.5	11.8	0.82	10.1	6.3
17	31.6	1.3	11.4	0.79	10.7	6.3
Moyenne	**11.6**	**0.97**	**11.19**	**0.78**	**15.52**	**12.75**
Maximum	**31.6**	**2.50**	**11.98**	**0.82**	**20.77**	**19.30**
Minimum	**2.4**	**0.00**	**10.48**	**0.70**	**10.15**	**6.30**
SD	**7.2**	**0.61**	**0.38**	**0.03**	**2.92**	**3.30**

- Conditions expérimentales

Deux colles sont testées pour l'assemblage des multi-plis : a) la colle polyuréthane (PU) ; b) l'époxy. Les plis sont collés, assemblés sous presse pendant 12h puis rabotés. Trois types de traitements sont testés sur un premier échantillonnage de calibrage de 7 multi-plis de fil droit (Calibr.1) : (i) séchage par stabilisation pendant 48h en pièce climatisée (20°c +/-3° ; H% = 10 % +/-2 %) ; (ii) saturation par immersion pendant 48h dans l'eau sous cloche à vide ; (iii) saturation puis séchage. La Figure 8 rend compte de la finition obtenue selon les deux types de colles.

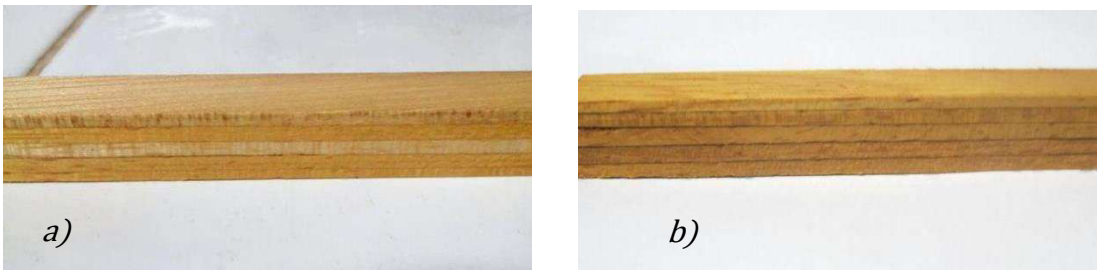


Figure 115 : Détail de la finition des multi-plis contrefilés de bagasse selon le type de colle (a : colle polyuréthane ; b : époxy)

Les 17 multi-plis de l'échantillonnage final sont collés à l'époxy et testés secs. Pour rendre compte malgré tout de l'effet de la teneur en eau sur les résultats, un deuxième échantillonnage de calibrage de 10 échantillons de bois massif est testé (Calibr.2). 5 échantillons sont testés verts (teneur en eau moyenne de 30,5 %) et 5 secs à

l'air (teneur en eau moyenne de 12,3 %). L'essai de flexion génère une compression locale des fibres au niveau du contact supérieur : l'indentation (Figure 116a). Pour observer l'intensité de l'indentation selon les conditions hygroscopiques de l'échantillon, on mesure la déformation locale post-rupture pour les 10 échantillons de bois massif. L'indentation, même chez les échantillons secs, est un défaut qui fausse la mesure de la déformation. Pour s'affranchir de ce biais, un clinquant souple est disposé sur la face supérieure de chaque multi-pli, minimisant ainsi l'écrasement local des fibres lors du test (Figure 116b). L'indentation des échantillons testés avec clinquant est diminuée de 90 % en moyenne.

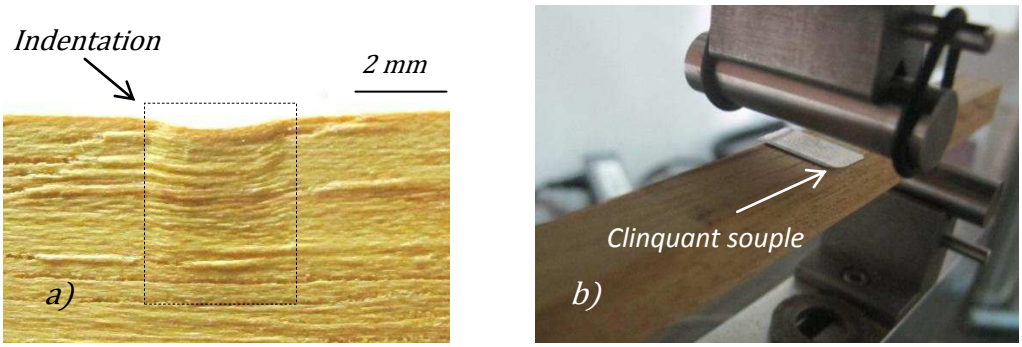


Figure 116 : Cas d'indentation lors de l'essai de flexion sur des échantillons de massif et résolution du problème. a) Détail de l'effet de l'indentation sur les fibres de l'échantillon ; b) installation d'un clinquant souple sur la face supérieure de l'échantillon pour limiter l'indentation au niveau du contact avec le bras de force.

- Test de flexion et analyse des résultats

La dimension finale des multi-plis est dans les limites d'élancement acceptable pour un essai de flexion 3 points (R*T*L=10*10*150 mm). L'écart entre les points d'appuis inférieurs est maximisé (14 cm) pour augmenter le rayon de courbure de l'échantillon lors du test. L'essai est piloté en déplacement selon une rampe de 0,1 mm/sec jusqu'à rupture de l'échantillon (Figure 117). La charge maximale est de 100 N.

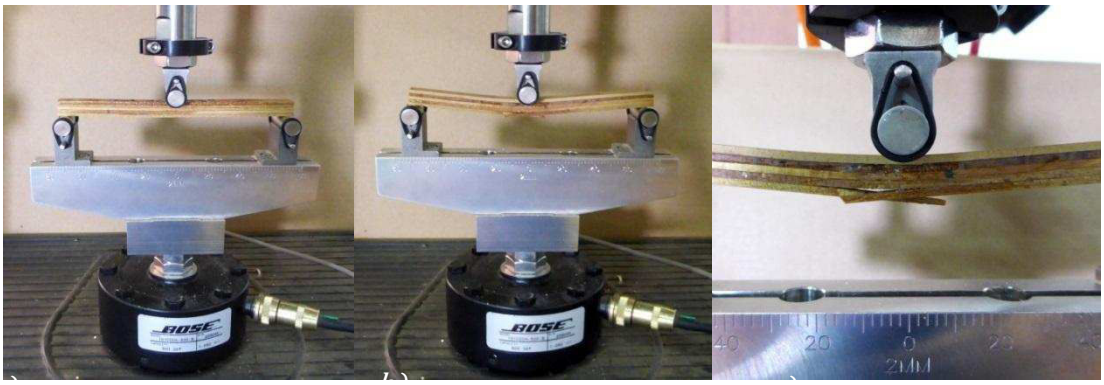


Figure 117 : Observation d'un essai de flexion 3 points jusqu'à la rupture sur un multipli contrefilé sec collé à l'époxy. a) phase initiale ; b) déplacement progressif du bras de force c) rupture de l'éprouvette sans délamination.

Les 6 paramètres suivants sont calculés à partir des courbes Contrainte - Déformation obtenues lors des essais de flexion: contrainte maximale à la rupture (σ_{max}); déformation maximale à la rupture (ε_{max}) ; contrainte élastique

limite (σ_{lim}) ; déformation élastique limite (ε_{lim}) ; largeur de la zone plastique ($\delta\varepsilon$) ; module d'élasticité (E) : tangente à la base après le pied de courbe (Figure 118).

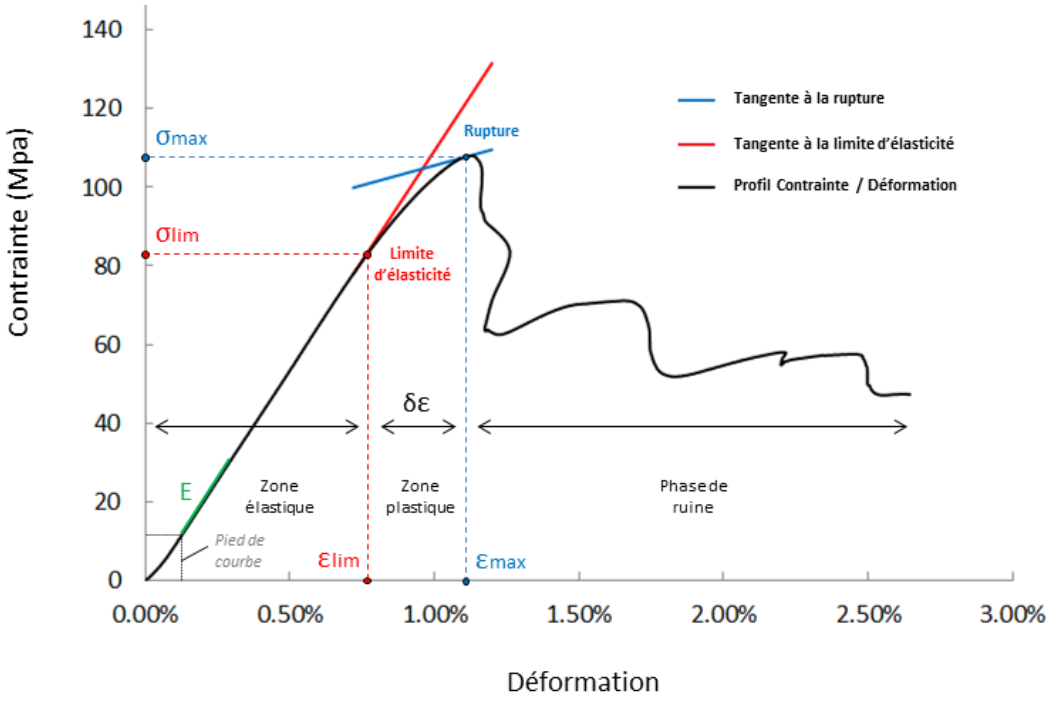


Figure 118 : Analyse des courbes contrainte-déformation issues des essais de flexion sur les éprouvettes de multi-pli. Les premiers points correspondant au pied de courbe sont purgés. A l'aide d'un modèle polynomial dont les coefficients sont ajustés en fonction des mesures, les tangentes au point de rupture, à la base de la courbe et au niveau de la limite de la zone d'élasticité sont identifiées, permettant le calcul de six paramètres : σmax ; εmax ; σlim ; εlim ; δε et E.

4.2– Résultats

4.2.1 - Description de la variation du contrefil chez la Bagasse

Cette partie a fait l'objet d'un article, intitulé "Interlocked grain and density in Bagassa guianensis: changes with ontogeny and consequences for tree", co-écrit avec Bruno Clair et Jacques Beauchêne. Ce projet de publication est à ce jour en cours de rédaction et sujet à modifications. Il est disponible en fin de document (voir Projet de Publication N°2).

4.2.2 - Test de ténacité

La répartition des échantillons utilisés pour la calibration de l'essai est homogène et chaque groupe observe la même variabilité d'infradensité. La teneur en eau joue peu sur l'énergie de rupture quel que soit le plan de fente. Il existe néanmoins une forte influence du plan de fente sur les mesures: les échantillons fendus dans le plan LR présentent une plus forte variabilité et une énergie de rupture moyenne plus élevée que les échantillons fendus dans le plan LT (Figure 119). C'est dans ce même plan que l'on observe une forte variabilité de l'angle du fil.

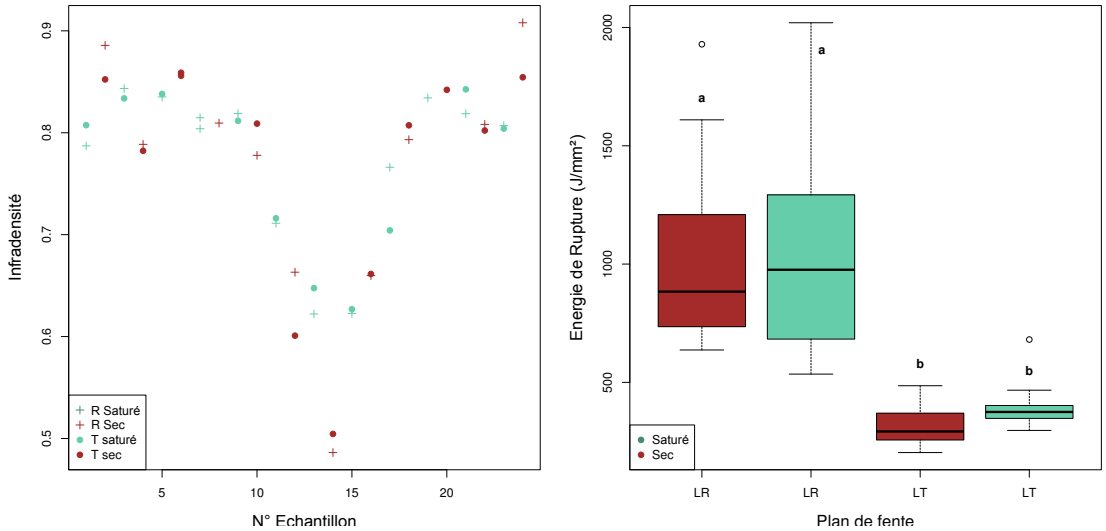


Figure 119 : Caractéristiques de l'échantillonnage de calibrage et résultat des essais selon les conditions hygroscopiques et le plan de fente lors de la mesure de la ténacité de blocs contrefilés de bagasse.
a) répartition des différents échantillons au sein du profil d'infradensité ; b) variabilité de l'énergie de rupture mesurée pour les quatre lots. Les plans de fentes LR et LT sont simplifiés en R et T. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents.

L'énergie de rupture augmente avec l'angle de déviation maximal (ADM) des échantillons (modèle linéaire valide : intercept *** ; coefficient directeur *** ; p-value: 7,62.10-05). L'énergie de rupture est cependant mieux corrélée à l'indice du fil (IF) avec un R² de 0,43 (modèle m1) contre 0,27 avec l'angle de déviation maximal (ADM) (Figure 120). Un modèle mixte (modèle m2) intégrant à la fois l'indice du fil (IF) et le module spécifique (E'/ρ) permet d'expliquer 55 % de la variance (détails des modèles m1 et m2 en Tableau 13. L'ajout du paramètre d'infradensité (ID) au modèle m2 ne permet pas d'augmenter la variance expliquée. ID n'est pas un paramètre qui influence significativement les valeurs de ténacité ici (p-value de 0,054 contre 7,23.10-6 avec l'IF).

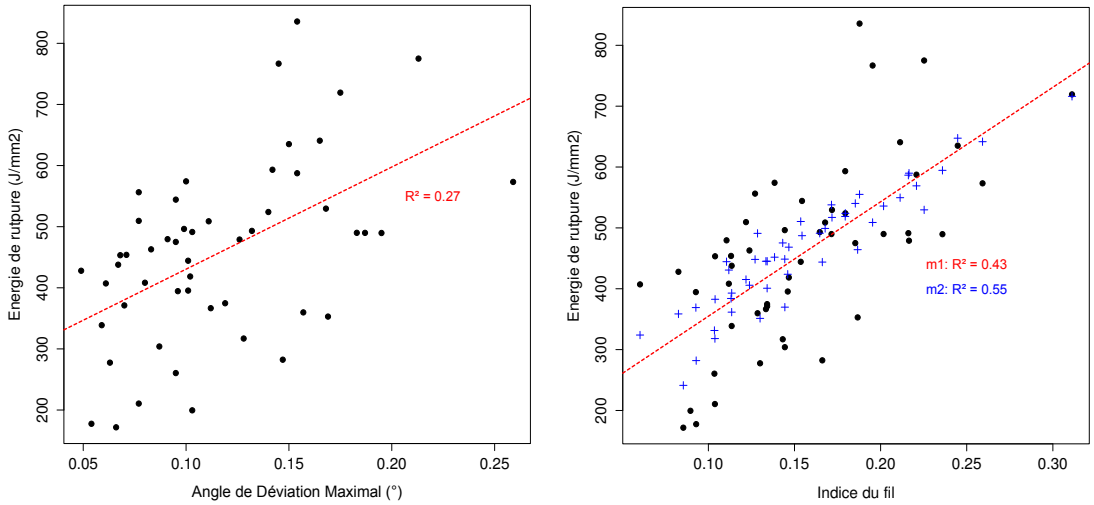


Figure 120 : Influence de la variation de l'angle du fil au sein des échantillons de bagasse sur les valeurs de ténacité. Variation de l'énergie de rupture selon : l'Angle de Déviation Maximal (ADM) et l'Indice du Fil (IF) à droite. Les droites pointillées rouges représentent les modèles linéaires simples. Les croix bleues correspondent aux prédictions du modèle linéaire mixte m2.

Tableau 13 : Modèles de prédiction de l'énergie de rupture des multi-plis de bagasse en fonction de l'indice du fil et du module spécifique.
m1 : modèle linéaire simple selon IF (Indice du fil) et m2 : modèle linéaire mixte intégrant IF et E'/ρ (module spécifique). Les point d'interception (Intercept), valeur estimée (Est.), écart type (SE), t et p-values et niveaux de significativité (sig; *:0.05e-0.01; **:0.01e-0.001; ***<0.001) sont renseignés pour chaque variable. Le nombre d'échantillon (N), la variance expliquée ajustée (R2) et le degré de liberté (df) sont indiqués pour chacun des deux modèles.

models	**m1**					**m2**				
	n	**df**	**R²**			**n**	**df**	**R²**		
	51	49	0,43			51	49	0,55		
	Est.	**SE**	**t**	**p**	**Sig**	**Est.**	**SE**	**t**	**p**	**Sig**
Intercept	166,75	49,85	3,34	0	**	-127,8	95,9	-1,33	0,19	
IF	1880,86	306,33	6,14	0	***	1406	308,5	4,56	0	***
E'/ρ						321	925	3,48	0	**

4.2.3 - Flexibilité

Les principaux résultats obtenus pour l'échantillonnage Calibr.1, résumés en Tableau 14, sont les suivants:

- Saturés, les multi-plis sont trop flexibles et ne cassent pas dans les limites de la rampe maximale programmable pour l'essai (Fmax = 100 N).
- Les échantillons secs collés à la PU sont sujet à la délamination : les plis se décollent avant que l'ensemble ne rompe (Figure 121). Aucun test n'est mené avec succès.
- Les échantillons secs collés à l'époxy ne présentent pas de problème pendant l'essai néanmoins un échantillon saturé puis séché délamine avant rupture. La délamination dans le cas de l'époxy peut être attribué à la dilution de la colle lors de la saturation.

Tableau 14 : Résultats des tests de flexion sur les multiplis de bagasse pour l'échantillonnage de calibrage Calibr.1.

Traitement :		SATURES	SATURES - SECHES		SECHES
N° Echantillon :		1	1	2	1
Colle :	PU	ne casse pas	délamination	délamination	délamination
	Epoxy	ne casse pas	délamination	OK	OK

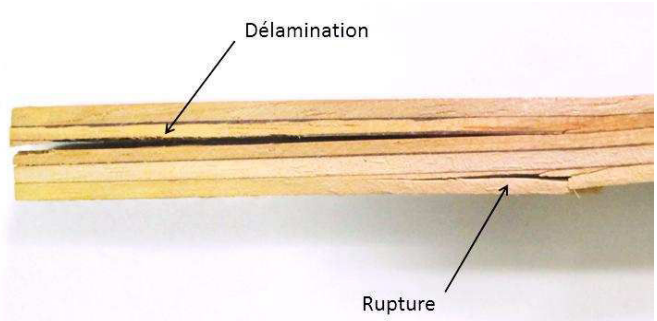


Figure 121 : Observation d'un cas de délamination des différents plis avant rupture lors de la mesure de la flexibilité. Cas d'un essai non valide.

Les résultats obtenus sur l'échantillonnage Calibr.2 montrent que les échantillons saturés sont plus déformables (Figure 122) : l'indentation (2,53 % en moyenne) et la contrainte avant rupture (149,7 MPa en moyenne) sont plus importantes que pour les échantillons secs (1,57 % ; 125,9 MPa), notamment grâce à un module plus faible (7800 MPa contre 11 680 Mpa pour les échantillons secs).

Lors des essais finaux sur les 17 multi-plis décrits précédemment, les échantillons 10 et 14 présentent une délamination avant rupture. Tous les autres échantillons cassent normalement et les courbes force-déplacement sont exploitables. Les courbes contrainte-déformation propres à chaque individu sont présentés en ANNEXE 10. Le module d'élasticité est négativement corrélé à l'ICF ($R^2 = 0,77$) (Figure 123). Le module d'élasticité calculé avec la formule d'inertie est proche du module mesuré (erreur moyenne : 5,45 %) tandis qu'une simple moyenne du module des différents plis surestime le module final (erreur moyenne : 30,6 %).

La Figure 124 représente la variabilité des paramètres obtenus à partir des profils de déformation en fonction de l'ICF. σ_{max} et la σ_{lim} sont négativement corrélées à l'ICF (R^2 respectifs de 0,81 et 0,77). Les points correspondant aux deux multi-plis ayant subi une délamination avant rupture sortent de la tendance générale. ε_{max}, ε_{lim} et $\delta\varepsilon$, à l'inverse, varient peu selon les échantillons. Aucune corrélation validée par un modèle n'est observée entre ces paramètres et l'ICF des multi-plis. La Figure 125 qui représente les profils des multi-plis correspondant à un ICF de 2, 10 et 22° permet d'observer la diminution de la contrainte à la rupture avec l'ICF pour des déformations proches.

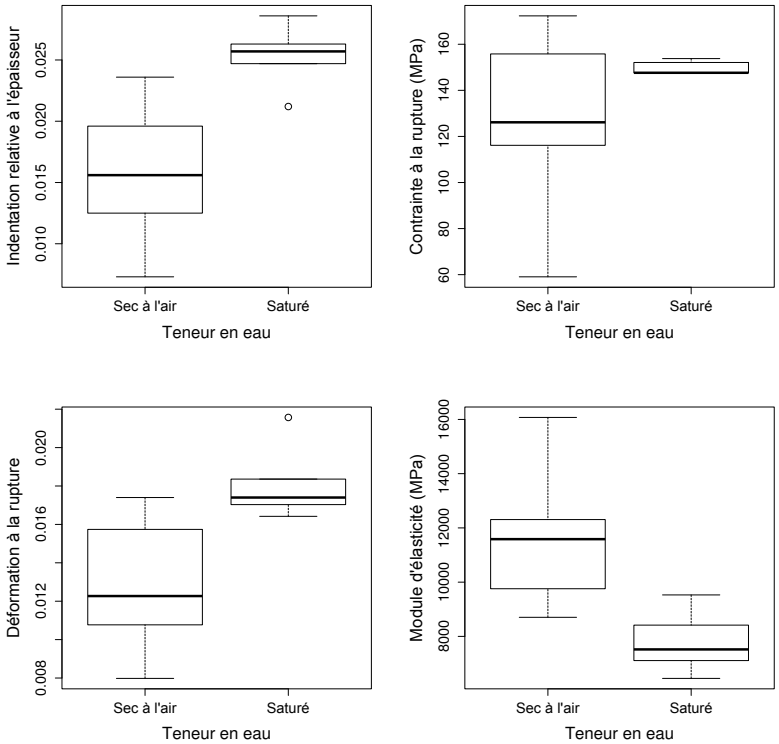


Figure 122 : Résultats obtenus lors du test préliminaire de flexibilité pour l'échantillonnage de calibration Calibr.2. La variabilité des résultats selon la teneur en eau des éprouvettes est observée, de haut en bas et de droite à gauche, pour les paramètres suivants : indentation relative à l'épaisseur ; contrainte à la rupture ; déformation à la rupture ; module d'élasticité.

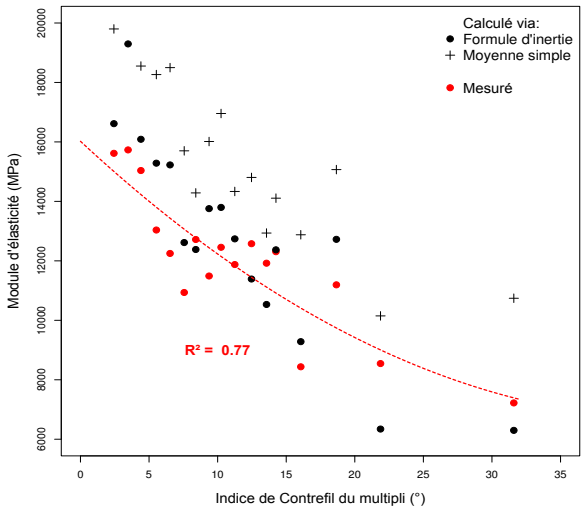


Figure 123 : Variation du module d'élasticité de l'éprouvette sèche selon l'ICF et comparaison aux valeurs calculées. Les points rouges représentent les valeurs mesurées. Les ronds et les croix noires correspondent aux modules calculés $E_{inertie}$ et E_{moy}. La droite pointillée rouge représente le modèle ajusté pour les valeurs mesurées (R^2=0,77).

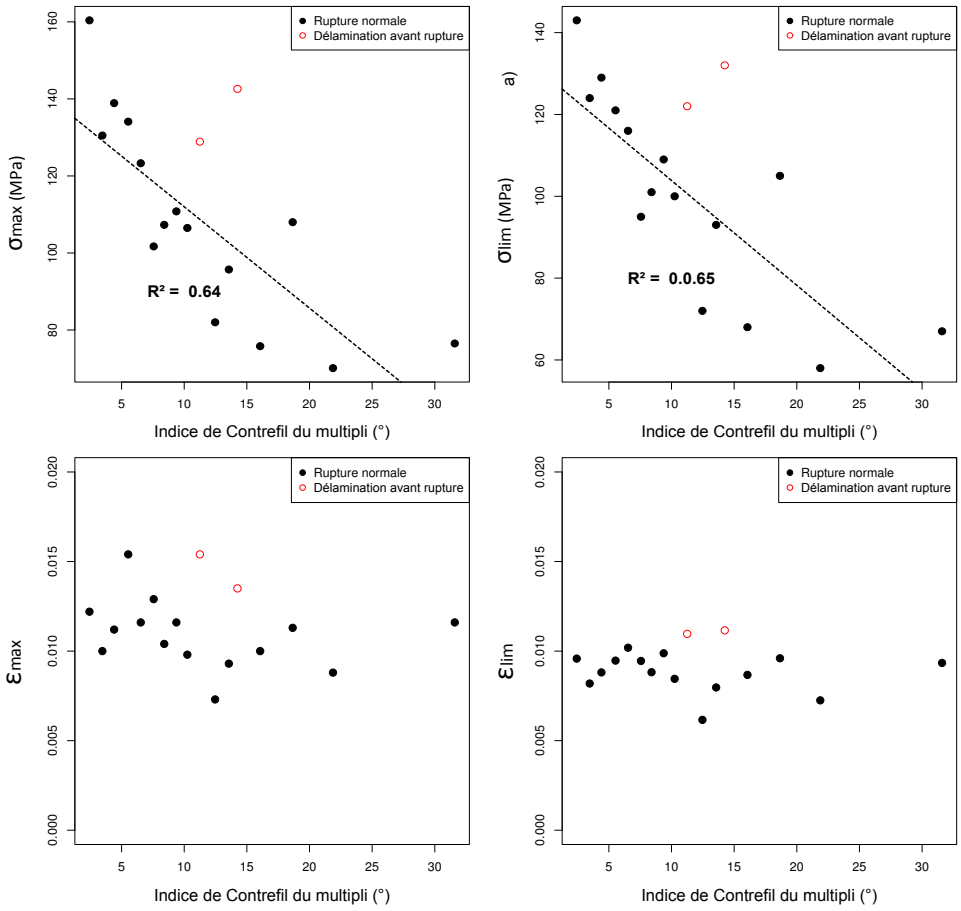


Figure 124 : Variations selon l'ICF sur bois sec des paramètres calculés à partir des profils de rupture lors du test de flexibilité.

De haut en bas et de droite à gauche : σ_{max}, contrainte maximale à la rupture ; σ_{lim}, contrainte à la limite d'élasticité, ε_{max}, déformation maximale à la rupture ; ε_{lim}, déformation à la limite d'élasticité. Les lignes pointillées noires représentent les prédictions des modèles linéaires ajustées aux observations.

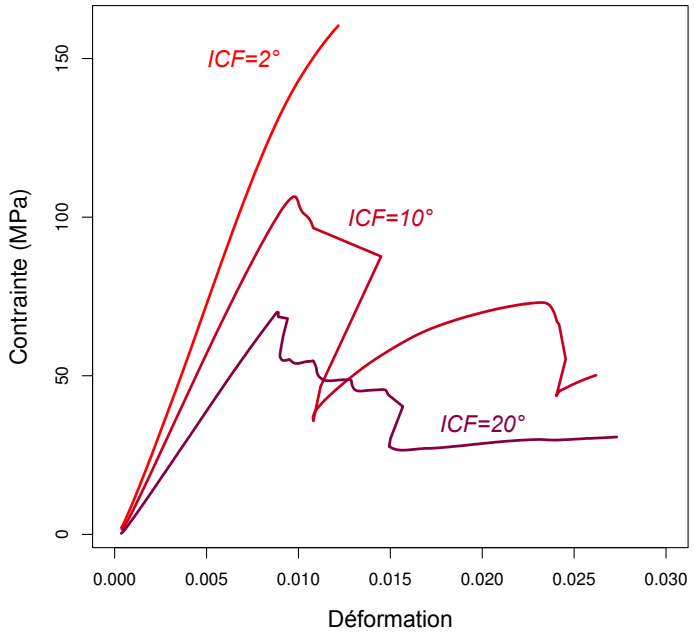


Figure 125 : Profils de contrainte-déformation pour les multi-plis de bagasse correspondant à un ICF de 2, 10 et 22°. (Le profil du multi-pli dont l'ICF vaut 10° présente une brusque chute de la contrainte et une diminution de la déformation dues à un rebond de la tige lors de la rupture de l'échantillon).

4.3 - Discussion

Les deux essais ont été réalisés à partir d'échantillons secs. Les essais préliminaires menés sur les échantillonnages de calibrage montrent que la teneur en eau n'affecte pas les résultats de ténacité. Pour le test de flexibilité les mesures dans l'état vert ne sont pas réalisables notamment en raison du collage. En effet le lessivage de la colle lors de la saturation de l'échantillon provoque une délamination avant rupture. De plus, en condition saturée, les multi-plis sont trop flexibles et l'essai de flexion n'est pas réalisable. Il n'est donc pas possible de tester l'effet de la teneur en eau sur cet essai. Le sous échantillonnage effectué sur bois massif permet néanmoins de mesurer une déformation à la rupture plus forte pour les échantillons saturés que pour les secs. Lors de cet essai, on note une diminution de la contrainte avant rupture avec l'ICF. Deux limites doivent néanmoins être apportées à ce résultat. La première est que les résultats obtenus sur bois sec pour cet essai ne sont pas représentatifs des véritables contraintes existantes au sein de l'arbre dans son état vert. La seconde est que la contrainte maximale enregistrée correspond souvent à la rupture dans le sens des fibres du dernier pli inférieur, subissant les efforts de tension les plus importants (concentration des contraintes). On pourrait croire, à l'observation des échantillons fracturés que le paramètre testé soit davantage l'angle du fil du dernier pli plutôt que l'ICF propre au multi-pli complet. Pourtant, le module d'élasticité du multi-pli complet calculé est très proche du module mesuré, ce qui porte à penser que l'essai est valide et représentatif du multi-pli complet. Les résultats obtenus montrent qu'une augmentation de l'ICF diminue la contrainte maximale avant rupture mais modifie peu la déformation à la rupture et à déformation à la limite d'élasticité. On peut supposer, au vue des tests préliminaires, que dans le cas d'éprouvettes vertes, l'augmentation de l'ICF se traduise par une diminution

de la contrainte maximale mais une augmentation de la déformation à la rupture, soit une augmentation de la zone élastique et donc de la flexibilité de l'éprouvette. En effet, les fibres de bois sont plus flexibles dans leur état vert, caractéristique que l'on observe d'ailleurs pour les échantillons de massif utilisés pour le calibrage de l'instrument de mesure. Si chaque pli est moins résistant mais plus flexible, on peut s'attendre effectivement à ce que les multi-plis se déforment davantage avant rupture.

Dans le cas du test de ténacité, l'échantillonnage de calibrage montre que l'énergie de rupture est supérieure et plus variable lorsque l'éprouvette est fendue dans le plan LR que dans le plan LT. Ce résultat n'est pas étonnant. En effet dans le plan de fente LT les fibres sont organisées uniformément tandis que dans le plan de fente LR, l'IF est très variable. Les variables les plus explicatives sont celles liées à l'organisation géométrique des fibres dans l'échantillon. L'IF est l'indice le mieux corrélé à l'énergie de rupture, plutôt que l'ADM. Cela signifie que l'énergie de rupture est fonction de la variation moyenne de l'angle du fil dans l'échantillon et pas seulement des valeurs extrêmes. Le modèle incluant l'IF et le module spécifique est celui qui décrit le mieux les résultats. La résistance de l'éprouvette à la fente est donc liée au contrefil d'une part et aux propriétés mécaniques intrinsèques aux fibres d'autre part.

Ces deux expérimentations ont permis de montrer que tout comme l'inclinaison de l'angle du fil des fibres dans le bois, le contrefil a également une influence sur les propriétés mécaniques du matériau bois. L'essai de ténacité montre que le contrefil est une barrière à la propagation des fentes radiales au sein de l'arbre. Or, comme l'infradensité, le contrefil augmente avec le rayon chez B. guianensis (voir Projet de Publication N°2). Il est intéressant de constater que lors de cette phase, l'arbre met également en place du bois contrefilé. Cette observation va dans le sens de l'existence d'un avantage adaptatif du contrefil pour l'arbre : lorsque l'arbre croit, l'énergie élastique accumulée dans le tronc augmente plus rapidement avec le diamètre que l'énergie nécessaire pour propager une fente radiale dans le bois de ce tronc. Chez les gros arbres, le risque de fissuration est donc très élevé. Le type bois produit par l'arbre à ce stade de développement devient de plus en plus contrefilé puisque le contrefil permet d'augmenter cette énergie de propagation de fente radiale, ce qui réduit le risque de fissuration. pour résister à ces efforts. Il serait alors intéressant de réaliser de plus grandes éprouvettes de bois contrefilées et de les tester dans les conditions vertes pour tenter de mieux décrire quel est le rôle du contrefil pour l'arbre. Pour finir, on fait aussi l'hypothèse que le contrefil pourrait permettre au tronc de mieux résister à la torsion induite par le mouvement du houppier des arbres matures et dominants exposés au vent. Cette propriété peu décrite, mal connue aujourd'hui et pourtant observée chez de nombreux individus en forêt tropicale gagnerait à être étudiée davantage. B. guianensis fait l'objet d'un parfait exemple pour étudier l'influence du contrefil sur les propriétés du bois et le potentiel avantage adaptatif de cette organisation singulière des fibres pour l'arbre.

CHAPITRE 3

CHAPITRE 3
Propiétés du bois des deux espèces

1. Introduction

Le taux de croissance et le mode de développement d'une espèce sont deux données primordiales dans l'estimation du rendement d'une plantation. Le volume de bois produit n'est malgré tout pas un critère suffisant pour la sélection d'espèces d'avenir pour la filière bois. Pour un usage en bois d'œuvre, la qualité du bois prime sur la quantité et les performances technologiques du produit fini doivent être en accord avec les besoins de l'utilisateur. Développement de l'arbre et propriétés du bois ne sont néanmoins pas indissociables. Bien au contraire, ces deux aspects sont particulièrement liés et le type de bois produit à un moment précis de la vie de l'arbre dépend à la fois du stade de développement de l'arbre et des conditions du milieu.

Les deux espèces étudiées possèdent une stratégie de croissance singulière caractérisée par une grande adaptabilité au milieu et une production de matière ligneuse liée aux conditions de croissance. Le chapitre précèdent a permis de mettre en évidence que B. guianensis et C. alliodora sont capables de modifier le type de bois produit au cours du temps : à l'échelle de la paroi cellulaire, en modulant l'AMF et l'infradensité ; comme à l'échelle de la fibre, avec la mise en place de contrefil chez B. guianensis par exemple.
Deux questions peuvent donc être avancées : qu'en est-il de la variabilité des propriétés physiques et mécaniques du bois au sein de l'arbre chez chacune des espèces ? Et comment le développement de l'arbre influence-t-il chacune d'entre elle ?

Une autre source de variabilité reste néanmoins à prendre en compte : les cellules de bois mises en place lors de sa genèse, sont ensuite imprégnées de métabolites secondaires lors de la duraminisation. Le bois alors duraminisé voit plusieurs de ses propriétés modifiées. Pour les deux espèces, le taux de duramen est variable selon les individus et les conditions de croissance. Cette observation fait alors émerger deux nouvelles questions : est-ce seulement la quantité ou bien également la qualité des métabolites secondaires mises en place lors de la duraminisation qui varie selon les individus ? Et quelles sont leur impact sur les propriétés du bois ?

Pour répondre à ces questions, ce chapitre a pour objectif d'analyser les trois propriétés suivantes, propriétés essentielles lorsqu'il s'agit d'estimer la qualité d'une essence : le comportement du bois au séchage, les propriétés mécaniques et viscoélastiques des fibres et la durabilité naturelle du bois. Pour chacune d'entre elles, deux paramètres principaux seront étudiés : la variabilité au sein de l'arbre ; la variabilité au sein de l'espèce; et enfin l'influence des conditions de croissance et des autres propriétés sur les valeurs mesurées. Chacune de ces trois propriétés correspond à une échelle d'observation différente. Le dimensionnement des éprouvettes et le choix du dispositif expérimental doivent donc permettre à la fois précision de mesure, répétabilité de la mesure et comparaison aux autres mesures.

2. Retrait

2.1 - Méthodologie

2.1.1 - Plan de coupe des individus

Quatre billons sont prélevés au sein de chaque individu. L'orientation des billons une fois sciés est conservée grâce à une marque tracée à l'aide d'une griffe sur toute la longueur de l'arbre après abattage. Les billons B1, B2, B3 et B4 sont respectivement prélevés à la base du tronc, à hauteur de poitrine (environ 1,30 m de hauteur), à mi-hauteur et sous fourche (Figure 126). Il faut vérifier que la portion de tronc sélectionnée ne présente pas de nœuds ni traumatismes et se placer à distance des fourches pour éviter de prélever une rondelle située dans un empattement, qui correspond à un type de bois trop éloigné d'un système orthotrope de droit fil et donc peu comparable aux autres zones dans le tronc. Le premier billon est utilisé pour l'étude de la durabilité et les trois suivants pour l'analyse des propriétés physiques et mécaniques. Une planche diamétrale est sciée depuis la face griffée jusqu'à la face opposée en passant par la moelle. La correspondance entre échantillons est renseignée grâce à leur position relative à la moelle.

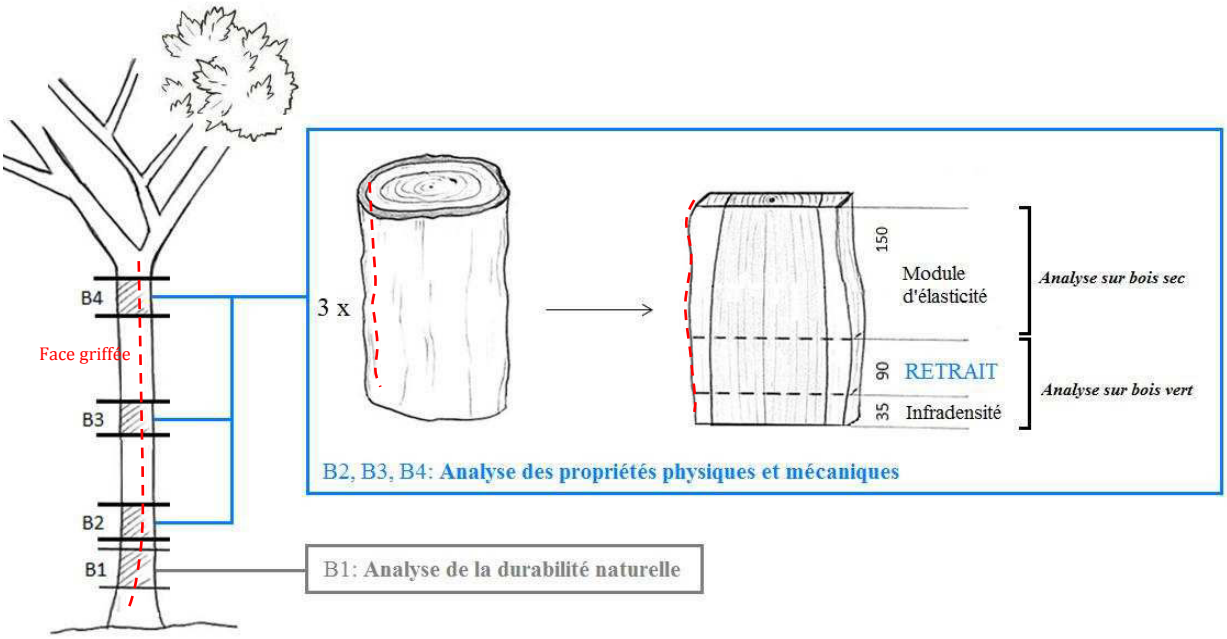


Figure 126 : Détail du billonnage des individus sélectionnés et de la découpe des planches diamétrales. La face griffée (trait pointillé rouge) permet de conserver l'orientation des échantillons même après découpe.

2.1.2 – Préparation des échantillons

Les planches dédiées à l'étude du retrait doivent restées dans les conditions d'humidité du bois vert jusqu'à l'usinage en atelier. Après sciage sur le terrain, elles sont conditionnées dans des sacs plastiques et maintenues à l'ombre. Pour B. guianensis, le lieu de prélèvement est proche du laboratoire et le sciage des éprouvettes est effectué au maximum 12 h après abattage de l'arbre. Pour C. alliodora, le lieu de prélèvement, Saül, ne permet

pas une découpe quotidienne des échantillons de retrait. Les planches sont donc disposées dans des sacs isothermes étanches et entreposés à l'ombre.

Les éprouvettes sont usinées à l'état frais comme indiqué en Figure 127 et ont pour dimensions finales:

- Analyse du retrait longitudinal : R*T*L = 20*20*80 mm
- Analyse du retrait radial et tangentiel : R*T*L = 20*20*10 mm
-

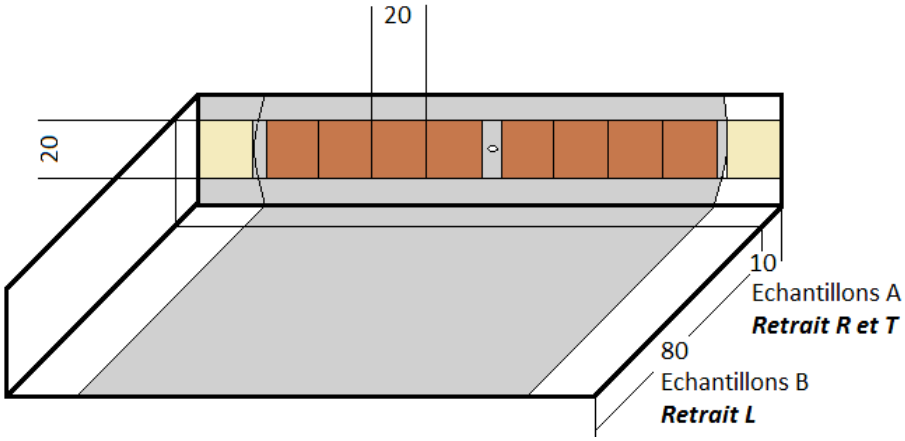


Figure 127 : Plan de découpe des échantillons de retrait à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. Les échantillons sont découpés dans l'aubier (en beige) comme dans le duramen (en marron). Chaque planche permet la découpe des échantillons de type A destinés à l'analyse du retrait radial et le retrait tangentiel, ainsi des échantillons de type B destinés à l'analyse du retrait longitudinal.

Une planche supplémentaire est prélevée sur l'individu 8 au niveau d'une zone présentant une forte proportion de bois de tension sur la moitié du profil radial pour l'analyse du collapse au séchage. Plusieurs lots d'éprouvettes au sein de ce billon sont usinées selon le plan de découpe usuel, en différenciant aubier, duramen et bois juvénile (deux premières éprouvettes de chaque côté de la moelle) dans chacune des deux zones : bois normal et bois de tension.

2.1.3 – Mesures du retrait

Le retrait du bois correspond à la variation des dimensions des échantillons dans chacune des directions radiale (R), tangentielle (T) et longitudinale (L). Cette propriété est mesurée pour chaque type de bois. Pour ce faire, les échantillons sont classés selon trois groupes : aubier, duramen et moelle (échantillon central centré sur la moelle). Le retrait du bois est anisotrope et les déformations mesurées diffèrent selon chacune de ces directions. Le retrait L est très inférieur aux retraits R et T, pour lesquels de courtes éprouvettes (Echantillons A) sont suffisantes pour observer les déformations dues au séchage. L'analyse du retrait dans l'axe de l'arbre est effectuée sur de plus longues éprouvettes (Echantillons B), de façon à mesurer des déplacements suffisants par rapport à la précision des capteurs.

Les échantillons sont stabilisés pour atteindre quatre niveaux de teneur en eau (moisture content : MC) différents :

1. MC vert, après abattage ;
2. MC = 18 % (+/-2%), stabilisation en salle non climatisée (température : 28°C +/-2° ; Rh= 86% +/-10%);
3. MC = 10 % (+/-1%), stabilisation en salle climatisée sous conditions hygroscopiques contrôlée (température : 25°C +/-2° ; Rh : 55% +/-5%) ;
4. MC = 0 %, état anhydre atteint après 72h de séchage à 103°C en étuve.

Pour les essais de collapse selon le type de séchage, un second processus est utilisé, qualifié de « séchage rapide » (séchage au dessu de la température vitreuse de la lignine dès le début du séchage), en comparaison au protocole usuel dit « lent ». Pour le « séchage rapide », les échantillons sont séchés en une seule étape depuis l'état vert jusqu'à l'état anhydre, en étuve à 103°C pendant 72 h. A chaque type d'éprouvette correspond un dispositif spécifique permettant la mesure des déformations au séchage (Figure 128) :

- Eprouvettes de type A ; Retrait R et T :

Sur chacune des faces R et T, un repère est effectué pour indiquer le point de mesure, en prenant garde d'être le mieux orienté possible vis-à-vis des cernes dans le cas d'échantillon sur faux quartier, qui peuvent être observés proche de la moelle dans le cas de planches diamétrales légèrement excentrées (Figure 129). Les mesures sont effectuées à l'aide d'un comparateur micrométrique (de type Mitutoyo, précision 1 µm, répétabilité 3 µm). L'acquisition se fait directement sur ordinateur.

- Eprouvettes de type B ; Retrait L :

La méthode utilisée ici est une adaptation de la méthode mise au point par François Sassus (1998). Les dimensions radiales et longitudinales sont mesurées relativement à une référence en aluminium de dimension connue. Les dimensions des éprouvettes sont mesurées relativement à cette référence, à l'aide de deux comparateurs (de type Mitutoyo, précision 1 µm, répétabilité 3 µm) fixés au bâti de l'appareil. Le point d'appui de l'éprouvette sur le bâti est : plan dans la direction longitudinale ; ponctuel dans la direction radiale. Un marquage sur les faces mesurées permet de conserver la même configuration tout au long du processus de la mesure. L'acquisition se fait directement par ordinateur. Sassus estime entre 12 et 27 µm l'erreur sur la dimension L, soit une incertitude inférieure à 1/4000 pour des mesures variant de 1/1000 à 10/1000. Pour effectuer la mesure T en un point le plus stable possible et dont la position n'est pas affectée par le retrait longitudinal de l'éprouvette, le comparateur est placé le plus près possible de l'appui point. On préfèrera cependant conserver les valeurs de retrait T donnés par la première technique.

La mesure du retrait pour chaque stade de stabilisation est donnée par la formule :

$$\varepsilon(i) = \frac{Lvert - Li}{Lvert}$$

Avec ε(i) ***: retrait dimensionnel entre l'état vert et l'état hygroscopique MC = i %,***
Lvert ***: dimension dans l'état vert*** **; Li** ***: dimension dans l'état hygroscopique MC = i %.***

Le PSF est obtenu à partir de l'observation des déformations successives à chaque étape du processus de séchage. Le PSF est égal à l'ordonnée à l'origine de la courbe des déformations selon la direction tangentielle ε(t) en fonction de l'état hygroscopique de l'échantillon :

$$PSF = Ordonnée\ à\ l'origine(\varepsilon(t) = f(MC)$$

Le retrait volumique est calculé en considérant la contribution des variations dimensionnelles mesurées dans chacune des directions : c'est une valeur bien approximée par la somme du retrait radial, tangentiel et longitudinal.

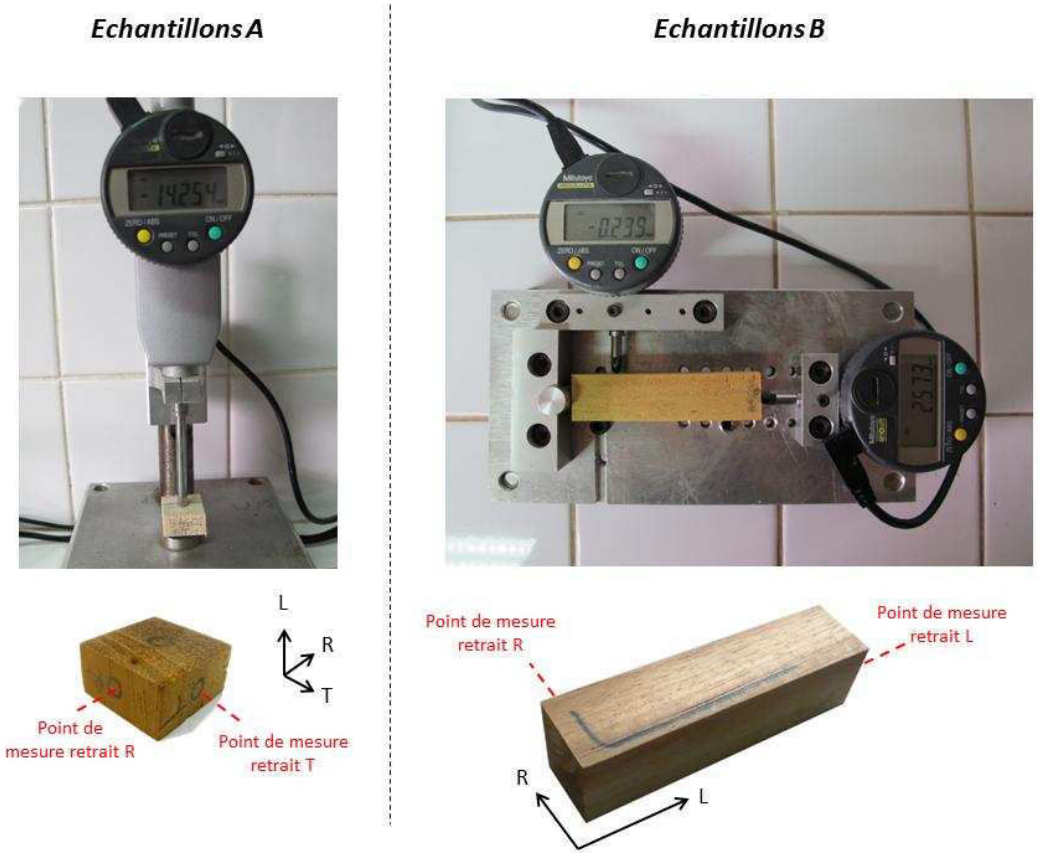


Figure 128 : Détail du dispositif de mesure pour l'analyse du retrait selon le type d'échantillons.
Le retrait radial et le retrait tangentiel sont mesurés sur les échantillons de type A à l'aide d'un comparateur micrométrique ; le retrait longitudinal est mesuré sur les échantillons de type B, à l'aide du dispositif mis au point par François Sassus (1998).

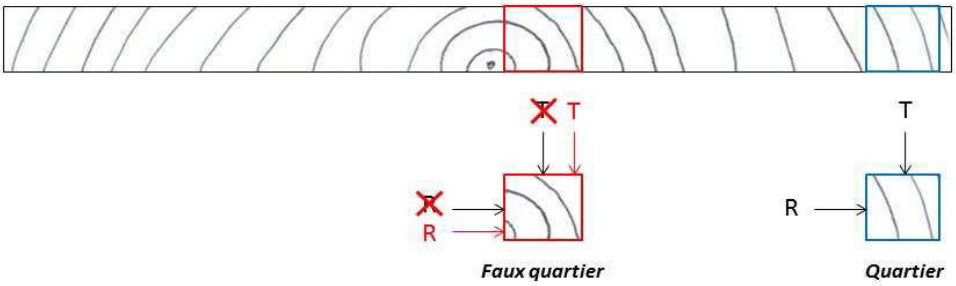


Figure 129 : Ajustement de la mesure de retrait, dans le cas d'échantillons de type A usinés sur faux quartier. Les échantillons loin de la moelle sont de vrais quartiers (en bleu) et l'orientation des cernes en leur sein ne pose pas de problème pour les mesures de retrait. Les échantillons proches de la moelle peuvent être de faux quartier (en rouge) et les points de mesures doivent être décalés comme indiqué pour se rapprocher au mieux des directions radiales et tangentielles et optimiser la précision de la mesure.

2.2 - Résultats

2.2.1 – Retrait chez B. guianensis

Le retrait volumique moyen obtenu pour l'ensemble de l'échantillonnage est de 8,67 %. Les résultats selon les individus ne sont pas significativement différents (Figure 130). Néanmoins, la distribution des résultats met en valeur l'existence de deux lots d'éprouvette dont les résultats de retrait sont centrés autour d'une valeur spécifique, correspondant au type de bois (Figure 131) : aubier et duramen (valeur moyennes de retrait volumique de 11,87 % et 7,28 % respectivement). Le retrait moyen des échantillons d'aubier est en moyenne 60 % plus fort que celui des échantillons de duramen. le coefficient de variation du retrait est moindre dans les échantillons de duramen en comparaison aux autres, et ceci dans toutes les directions. L'anisotropie du retrait est homogène et faible pour l'ensemble de l'échantillonnage, variant entre 1,33 et 1,41. Le détail des mesures est indiqué en Tableau 15.

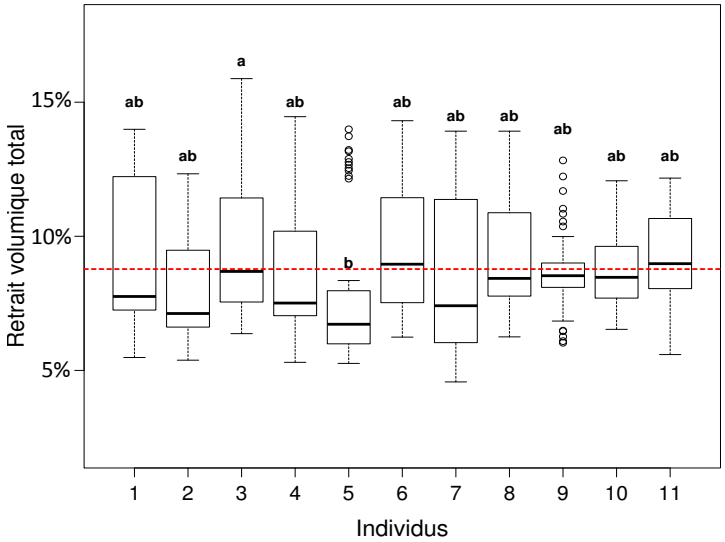


Figure 130 : Variabilité des résultats de retrait total volumique selon les individus chez B. guianensis. La ligne pointillée rouge représente la valeur moyenne de retrait volumique pour l'ensemble de l'échantillonnage.

Tableau 15 : Synthèse des résultats obtenus pour l'analyse du retrait chez B. guianensis selon le type de bois. Les paramètres renseignés pour l'ensemble des échantillons et pour chaque type de tissu sont les suivants : Radial, retrait radial ; Tang., retrait tangentiel ; T/R : anisotropie du retrait ; Longi., retrait longitudinal, Total%, retrait volumique total. Les moyennes et écarts type sont respectivement indiqués en gras et en italique.

Retrait:	Radial (%)	Tang. (%)	T/R	Longi. (%)	**TOTAL (%)**
Echantillonnage complet	**3,60** (1,3)	**4,94** (1,3)	1,37	**0,24** (0,2)	**8,67** (2,4)
Aubier	**4,96** (1,1)	**6,61** (0,7)	1,33	**0,31** (0,3)	**11,87** (1,7)
Duramen	**2,93** (0,7)	**4,13** (0,6)	1,41	**0,19** (0,2)	**7,28** (1,6)
Moelle	**3,35** (1,0)	**3,92** (1,2)	1,41	**0,19** (0,2)	**7,35** (1,6)

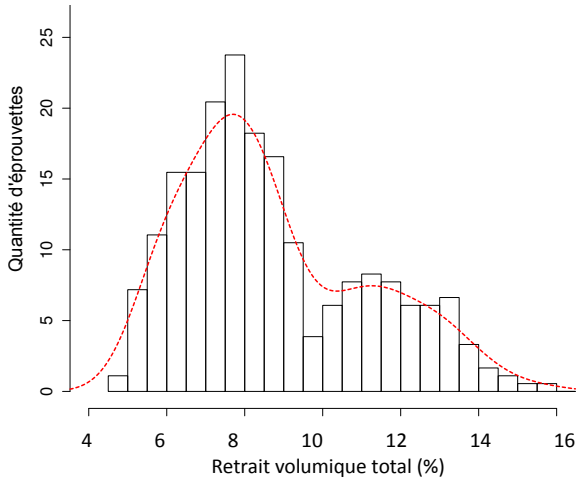


Figure 131 : Distribution des mesures de retrait volumique total pour tous les échantillons de B. guianensis.

Les profils de variation du retrait dans les directions radiales et tangentielles ont des allures semblables (Figure 132) :

- Le retrait des échantillons de duramen varie très peu avec la distance à la moelle dans le plan tangentiel et peu dans le plan radial ;
- Au sein de l'aubier par contre, le retrait tend à augmenter avec la distance à la moelle ;
- La hauteur de prélèvement ne modifie pas les profils de variation du retrait.

Plusieurs échantillons correspondant à des échantillons de bois de tension possèdent des valeurs de retrait pouvant être le double des valeurs usuelles. Sur la Figure 132, les points associés à ces échantillons sont ceux qui sortent clairement de la tendance générale, avec notamment des échantillons de duramen dont le retrait tangentiel varie entre 7 et 8%. Le PSF est plus fort dans les échantillons d'aubier que pour le reste de l'échantillonnage (20,4 % dans l'aubier contre 16,65 % dans le duramen et 20 % dans la moelle (Figure 133).

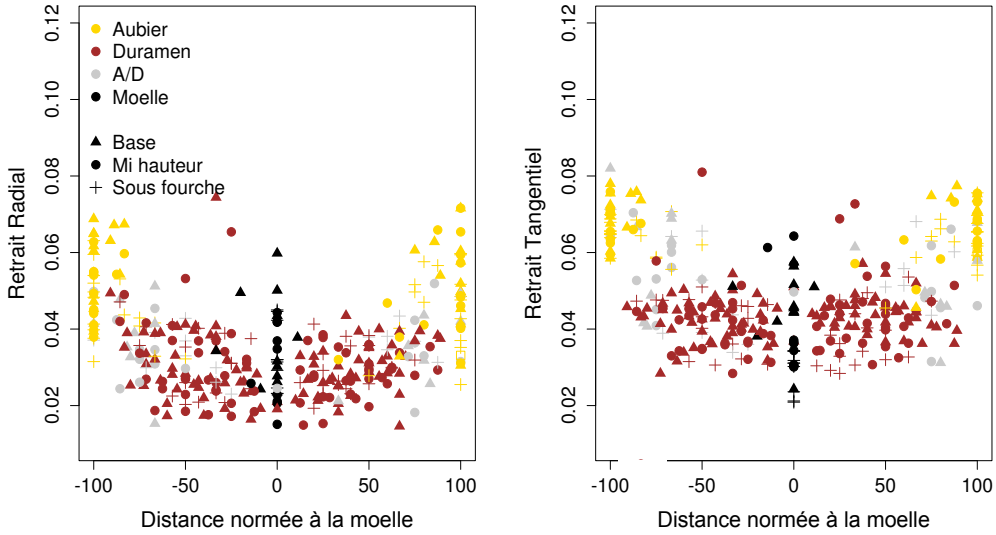


Figure 132 : Retrait radial et tangentiel en fonction de la distance normée à la moelle selon le type de bois et la hauteur de prélèvement dans l'arbre chez B. guianensis.

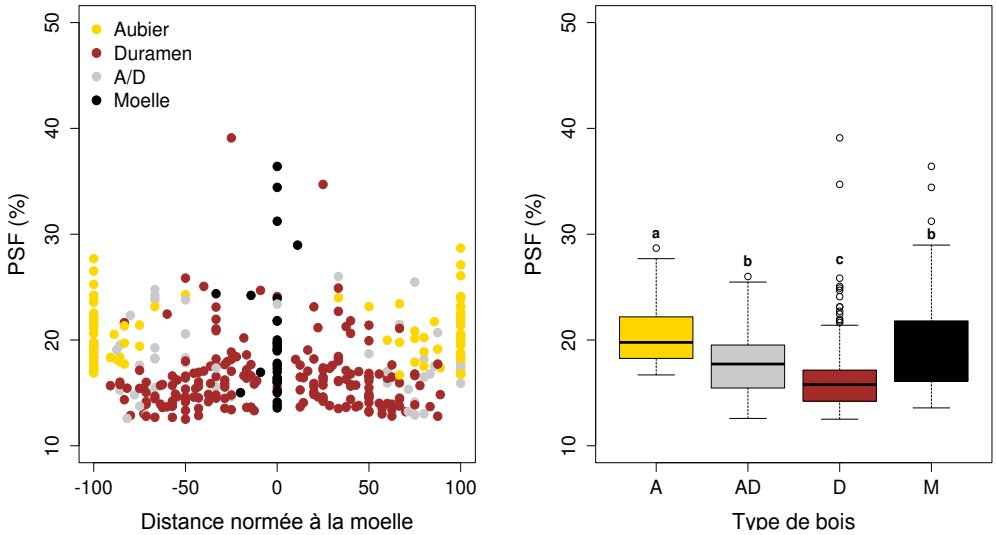


Figure 133 : Valeurs de PSF en fonction de la distance normée à la moelle et variabilité du PSF associées à chaque type de bois chez B. guianensis.

2.2.2 - Retrait chez C. alliodora

Le retrait volumique total moyen obtenu pour l'ensemble de l'échantillonnage est de 8,87 %. La variabilité des résultats est faible (écart type moyen de 2,2 %) et la distribution des résultats est plus homogène que chez B. guianensis (Figure 135). Cependant la variabilité des résultats observée entre les différents individus est forte (Figure 134). L'individu 3 est celui dont le retrait est le plus faible (retrait volumique moyen de 5,9 %) et les individus 8 et 9 ceux dont les retraits sont les plus forts (retraits volumiques moyens de respectifs de 11,7 % et 12,1 %). Dans les directions radiale, tangentielle et longitudinale, les retraits totaux moyens mesurés valent respectivement 3 %, 5,69 % et 0,17 %. Contrairement à B. guianensis, la variabilité du retrait selon le type de bois est très faible (Tableau 16). Il est intéressant cependant de noter que deux individus possèdent un retrait plus fort, autour de 12,5 %.

Tableau 16 : Synthèse des résultats obtenus pour l'analyse du retrait chez C. alliodora selon le type de bois. Les paramètres renseignés pour l'ensemble des échantillons et pour chaque type de tissu sont les suivants : Radial, retrait radial ; Tang., retrait tangentiel ; T/R : anisotropie du retrait ; Longi., retrait longitudinal, Total%, retrait volumique total. Les moyennes et écarts type sont respectivement indiqués en gras et en italique.

Retrait:	Radial (%)	Tang. (%)	T/R	Longi. (%)	**TOTAL (%)**
Echantillonnage complet	**3,00** (0,8)	**5,69** (1,5)	1,84	**0,17** (0,08)	**8,87** (2,2)
Aubier	**3,05** (0,9)	**5,72** (1,3)	1,96	**0,18** (0,10)	**8,95** (2,07)
Duramen	**2,96** (0,8)	**5,89** (1,9)	1,83	**0,17** (0,07)	**9,01** (2,37)
Moelle	**2,87** (0,8)	**4,80** (1,2)	1,83	**0,18** (0,08)	**7,86** (1,79)

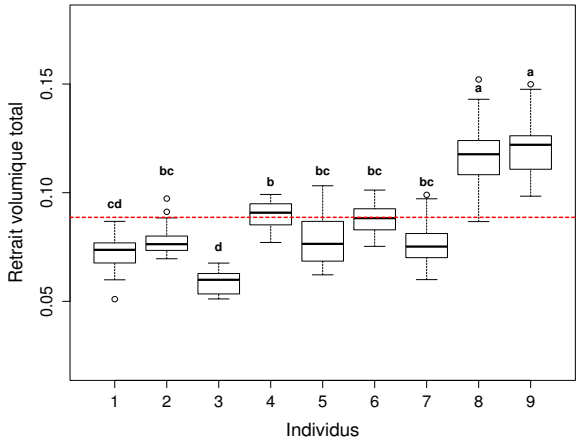


Figure 134 : Variabilité des résultats de retrait total volumique selon les individus chez C. alliodora. La ligne pointillée rouge représente la valeur moyenne de retrait volumique pour l'ensemble de l'échantillonnage.

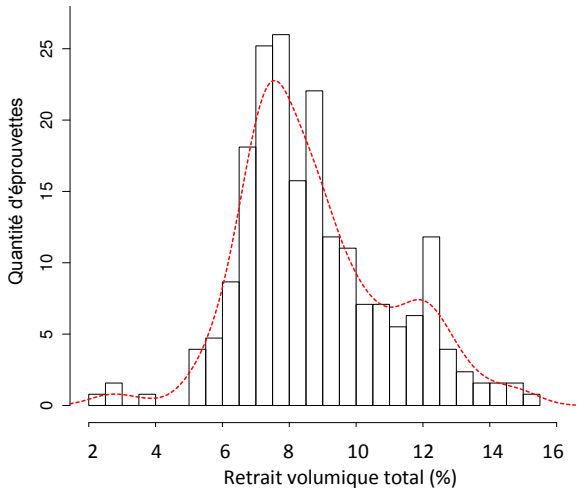


Figure 135 : Distribution des mesures de retrait volumique total pour tous les échantillons de C. alliodora.

Il existe peu de différences entre les mesures obtenues à partir des échantillons d'aubier et de duramen (écart relatif moyen de 0,06 % sur le retrait volumique total). Le retrait moyen le plus faible correspond aux échantillons de moelle (retrait volumique moyen de 7,86 %). La variabilité du retrait est plus forte dans la

direction tangentielle avec plusieurs échantillons de duramen au retrait supérieur à 8 % (Figure 136). Enfin, pour tous les individus, le PSF est maximal à cœur et diminue avec le rayon (Figure 137). Les PSF moyens dans l'aubier et le duramen valent respectivement 34,9 % et 22,0 %.

Les valeurs de retraits sont très contrastées selon les individus et peu variables au sein du même arbre : le retrait varie peu autour de la valeur moyenne propre à l'individu. Parmi tous les individus, les mesures effectuées à mi-hauteur et sous fourche montrent que la hauteur de prélèvement n'a pas d'influence sur le retrait des échantillons d'aubier comme ceux de duramen (Figure 138).

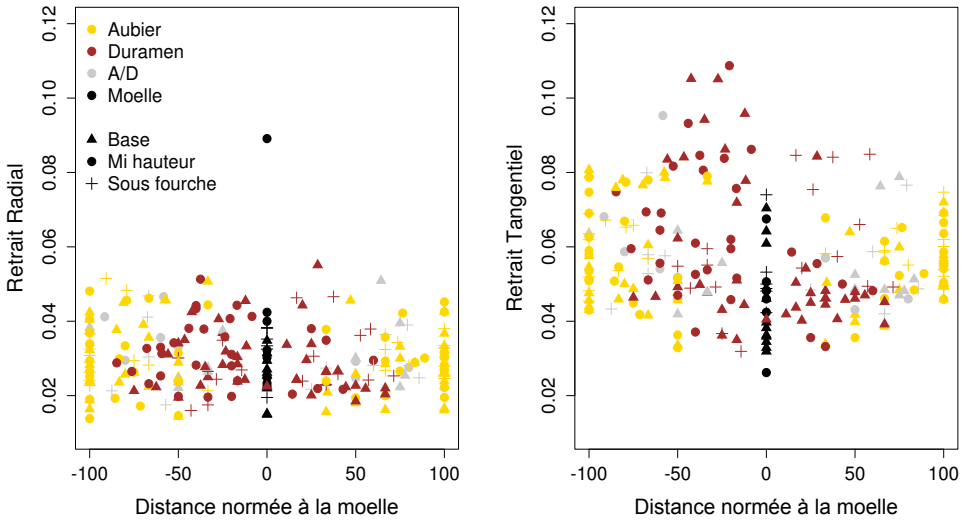


Figure 136 : Valeurs de retrait radial et tangentiel en fonction de la distance normée à la moelle selon le type de bois et la hauteur de prélèvement chez C. alliodora.

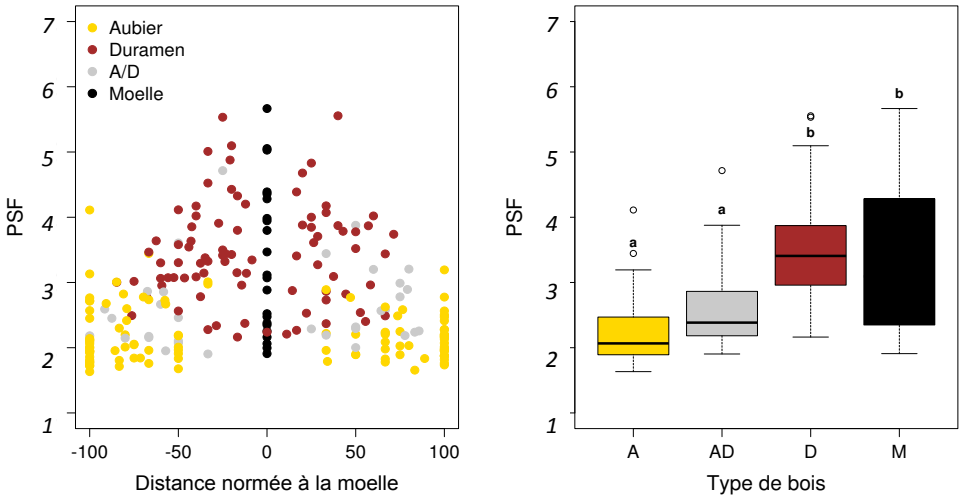


Figure 137 : Valeurs de PSF (en %) en fonction de la distance normée à la moelle et variabilité du PSF associées à chaque type de bois chez C. alliodora.

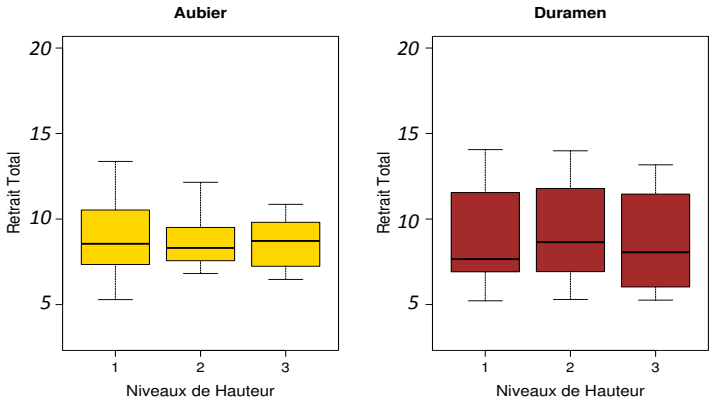


Figure 138 : Retrait volumique total en % dans l'aubier et le duramen selon le niveau de hauteur dans l'arbre chez C. alliodora.
(1 : 1.30m ; 2 : mi-hauteur ; 3 : sous fourche). Aucun des groupes n'est significativement différent des autres (Tukey).

2.3 – Discussion

2.3.1 – Paramètres influençant le retrait

2.3.1.a – Infradensité

- B. guianensis

La Figure 139 représente l'influence de l'infradensité sur le retrait volumique total pour chaque type de bois. Dans l'aubier, le retrait est corrélé à l'infradensité. Le retrait volumique total augmente linéairement avec l'infradensité dans cette zone (R^2 = 0,50). A l'inverse dans le duramen interne, le retrait est moins variable et n'est pas corrélé à l'infradensité. Plusieurs échantillons de duramen ayant collapsé présentent des valeurs de retrait très supérieures aux autres. Les échantillons de moelle sont répartis en deux groupes : certains échantillons de moelle se comportent de la même façon que les échantillons de duramen ; d'autres échantillons d'infradensité plus faible (inférieure à 0,4) présentent un fort retrait, supérieur à celui de l'aubier et du duramen.

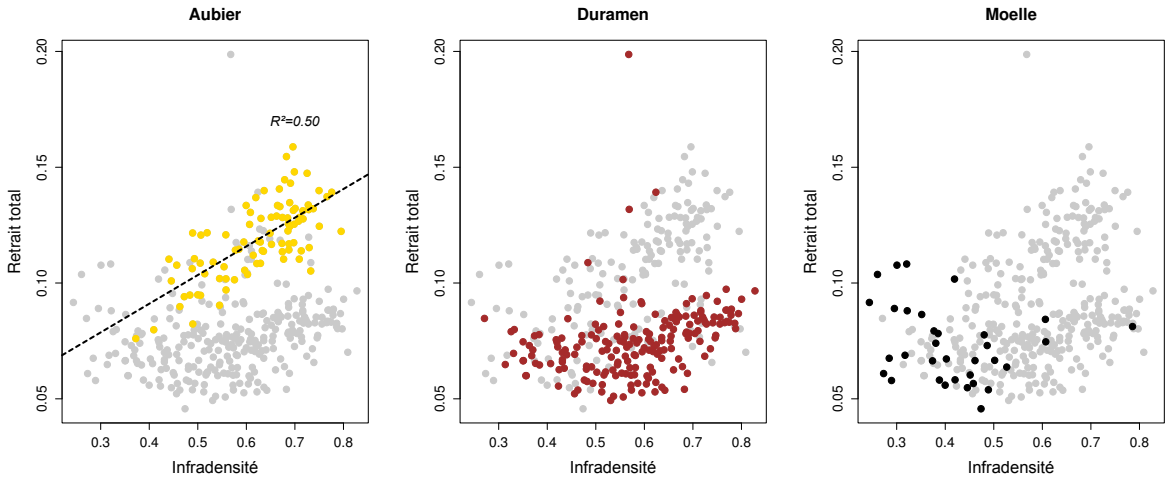


Figure 139 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le type de bois chez B. guianensis.
Les points gris permettent de situer les points d'aubier (en jaune), de duramen (en marron) et de moelle (en noir) en fonction du reste de l'échantillonnage. Dans l'aubier seulement, le retrait volumique total augmente linéairement avec l'infradensité (R^2=0,50).

- C. alliodora

Le retrait volumique n'augmente pas linéairement avec l'infradensité. Ce résultat reste valide pour les sous échantillonnages propres à l'aubier, au duramen et à la moelle (

Figure 140). Aucun modèle linéaire valide ne permet de décrire les résultats, même si le retrait est davantage lié à l'infradensité dans l'aubier et la moelle. Les valeurs extrêmes de retrait mesurées dans le duramen ne correspondent pas aux échantillons ayant les plus fortes valeurs d'infradensité. Une division du jeu de données selon le site permet de remarquer que les échantillons prélevés sur un même site possèdent des caractéristiques proches (Figure 141) :

- pour les individus issus premier site, le retrait est positivement corrélé à l'infradensité. Le retrait augmente linéairement avec l'infradensité. D'autre part, sur les sites 2 et 3, le retrait n'est pas lié à l'infradensité. Le retrait moyen est faible ;
- Sur le site 2, les individus ont un comportement au séchage très proche et les valeurs de retrait sont moyennes et très peu variables ;
- Enfin sur le site trois les valeurs de retrait sont plus élevées, à l'exception de l'individu 7 qui se différencie nettement des deux autres avec un plus faible retrait.

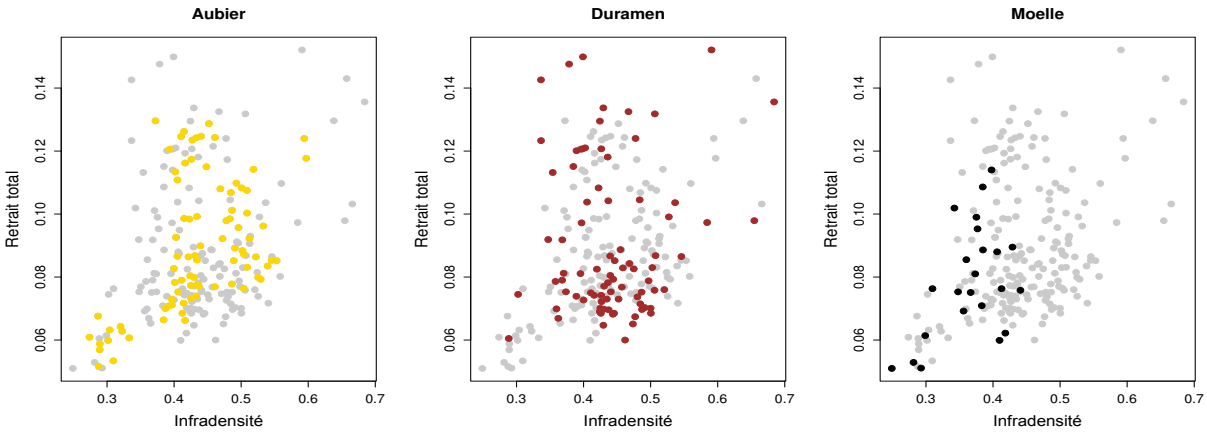


Figure 140 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le type de bois chez C. alliodora. Les points gris permettent de situer les points d'aubier (en jaune), de duramen (en marron) et de moelle (en noir) en fonction du reste de l'échantillonnage. Aucun des trois sous-échantillonnages n'est corrélé à l'infradensité.

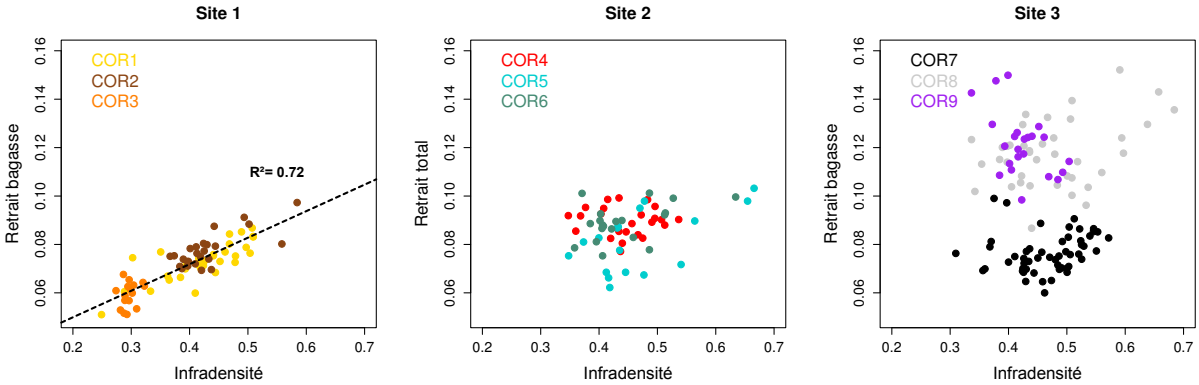


Figure 141 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le site de prélèvement chez C. alliodora. A chaque couleur correspond un individu, comme indiqué en légende. Pour les individus du site 1 seulement, le retrait augmente linéairement avec l'infradensité (R^2=0,72).

2.3.1. b – Influence des extractibles sur les propriétés hygroscopiques de B. guianensis

Cette partie a fait l'objet d'un article, intitulé " New insights on wood dimensional stability influenced by secondary metabolites: the case of a fast-growing tropical species Bagassa guianensis Aubl.", co-écrit avec Bruno Clair, Christophe Duplais, Yannick Etsevez et Jacques Beauchêne. Ce projet de publication est à ce jour soumis au journal Plos One. Il est disponible en fin de document (voir Projet de publication 1).

2.3.1. c – AMF

Chez B. guianensis, les valeurs d'AMF n'excèdent pas 20° et influencent peu les résultats de retrait (Figure 142a). Les points dont les retraits sont les plus faibles ne correspondent pas aux échantillons dont l'AMF est élevé. On remarque néanmoins une faible diminution du retrait radial (et du retrait tangentiel dans une moindre mesure) pour les forts angles d'AMF. L'apparente diminution du retrait longitudinal avec l'AMF n'est en fait qu'un effet indirect du bois de tension. Le bois de tension à couche G mis en place par cette espèce est caractérisé par un retrait longitudinal anormalement fort (Clair, et al., 2008). Chez la bagasse, ce type de bois se trouve majoritairement à cœur, zone pour laquelle on observe également les plus fort AMF. Le retrait longitudinal ne diminue donc pas avec l'augmentation de l'AMF, il est tout simplement plus fort à cœur en raison du bois de tension. Cette conclusion est appuyée par le fait que le retrait longitudinal est beaucoup plus stable chez C. alliodora, qui ne produit pas de bois de tension à couche G à priori. Malgré la forte influence des extractibles puis de la densité sur le retrait chez B. guianensis, il est intéressant de remarquer que l'AMF joue aussi un rôle, même si son effet est plus léger. La présence du contrefil a cependant également tendance à élargir les AMF apparent lors de la mesure en DRX mais cet effet est absorbé par les autres paramètres entrant en jeu et les valeurs d'AMF et de contrefil ne sont pas corrélées pour ce jeu de données. Chez C. alliodora les valeurs d'AMF sont moins variables mais quelques échantillons présentent un fort AMF. Ces mêmes échantillons sont ceux dont les retraits sont les plus faibles (Figure 142b). Les retraits R et T sont affectés par l'AMF mais le retrait longitudinal varie peu. On remarque bien ici que les AMF moyens influencent peu le retrait, que les angles faibles augmentent le retrait transverse et que les angles supérieurs à 30° le diminuent. Ces résultats sont en accord avec les observations de Yamamoto, et al. (2001).

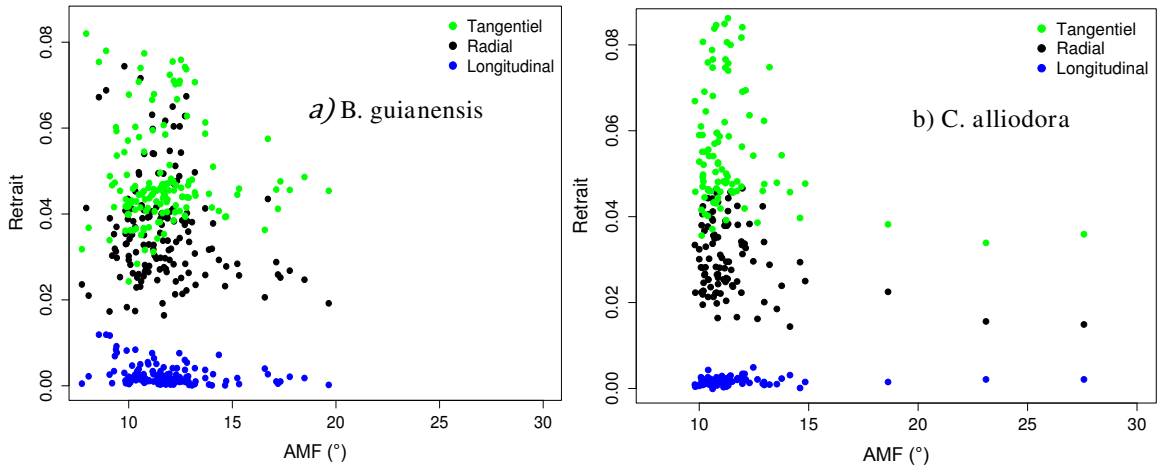


Figure 142 : Variabilité du retrait radial, tangentiel et longitudinal en fonction de l'AMF chez B. guianensis et C. alliodora.

2.3.1. d – PSF

Le point de saturation de fibres (PSF) détermine la teneur en eau à partir de laquelle l'échantillon de bois commence effectivement à se déformer. Depuis l'état vert jusqu'à cette teneur en eau, seule l'eau libre du lumen est évacuée sans qu'il n'y ait de défromation de l'échantillon. Puis, lorsque la teneur en eau passe en dessous du PSF, les molécules d'eau liée sont évacuées de la paroi secondaire des cellules de bois, provoquant leur retrecissement. Chez B. guianensis, le PSF est plus faible dans l'aubier que dans le duramen. La déformation finale apparaît donc comme plus importante dans l'aubier qui s'est déformé plus longtemps depuis le PSF jusqu'à l'état anhydre en comparaison au duramen (Figure 143). Cette différence de PSF est liée à la teneur en extraits et influence le retrait chez cette espèce. Toutefois les deux pentes de déformation observées pour les échantillons de duramen et d'aubier ne sont pas tout à fait similaires et suggèrent donc que les extractibles modifient non seulement le PSF, mais aussi le processus d'évacuation de l'eau liée en agissant tels des élements bloquants au sein de la paroi secondaire (voir Projet de Publication N°1).

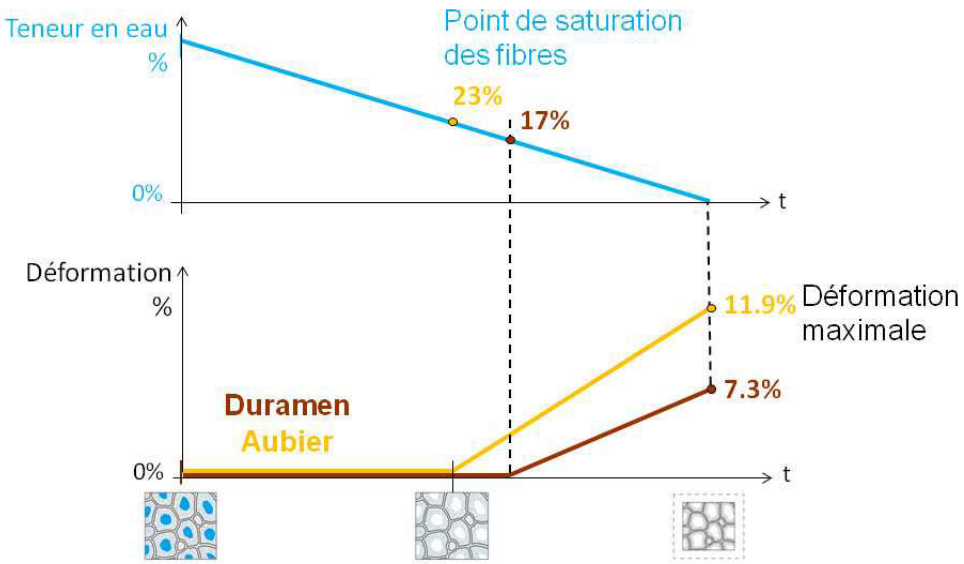


Figure 143 : Trajectoires de séchage moyennes et observation du PSF selon le type de bois chez B. guianensis. La déformation expirmée en % est représentée pour les échantillons d'aubier (en jaune) et de duramen (en marron) selon la teneur en eau des échantillons. Les deux courbes correspondent à aux courbes moyennes calculées à partir des résultats obtenus pour l'ensemble des échantillons appartenant à chaque type de bois.

2.3.2 – Défauts potentiels chez B. guianensis

Plusieurs échantillons de B. guianensis présentent des retraits anormalement forts dus au phénomène de collapse. Le collapse des cellules des fibres est le résultat des tensions internes induites durant le séchage du bois à haute température et implique des déformations irréversibles sur les dimensions des échantillons.

De nombreux eucalyptus australiens sont connus pour l'apparition fréquente de ce type de défauts (Chafe, 1986, Tiemann, 1915). De nombreux travaux visent à réduire les cas de collapses tout en maintenant une vitesse de

séchage acceptable. La température compte parmi les paramètres qui influent sur l'apparition de ce type de défaut. Le modèle à l'échelle de la fibre développé par Innes (1996) montre qu'une très légère augmentation de la température peut engendrer le collapse soudain des cellules. La présence de bois de tension favorise également le phénomène de collapse. Washusen montre chez l'eucalyptus, que les échantillons présentant du bois de tension à couche G sont ceux qui sont associés aux plus forts retraits et au plus grand nombre de cas de collapse (Washusen&Ilic, 2001). Le bois de B. guianensis forme du bois de tension à couche G (Cf Chapitre 2, paragraphe 2.2.4). Ce type de bois associé à un séchage rapide (passage de l'état vert à l'état anhydre direct par séchage en étuve à 103°C sans palier de transition) augmente fortement le retrait dans chacun des types de bois (Figure 144). Plusieurs échantillons présentent alors des retraits surfaciques (RT) très élevés, allant jusqu'à 0,162 dans le duramen, correspondant à des cas de collapse.

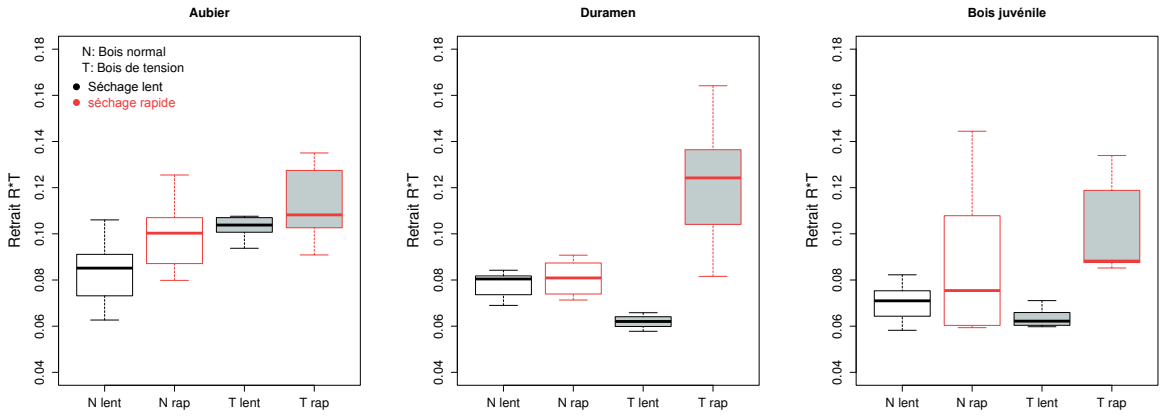


Figure 144 : Variabilité du retrait surfacique selon le type de bois et le processus de séchage chez B. guianensis. Le retrait surfacique correspond à la somme des retraits R et T. Les boîtes à moustaches dont le fond est gris correspondent aux échantillons qui contiennent du bois de tension. Celles dont le contour est rouge correspondent aux résultats obtenus avec un séchage rapide. Par bois juvénile on entend le bois situé à cœur (diamètre < 5cm).

Néanmoins, même en présence de bois de tension il est possible de limiter l'apparition de ces défauts en conservant une vitesse de séchage lente (processus de séchage progressif par paliers utilisé pour l'échantillonnage complet détaillé dans la méthodologie). Pour le duramen, ce procédé permet d'éliminer 100 % des cas de collapse dus au bois de tension et le retrait surfacique (retrait R*T : somme des retrait radial et tangentiel) reste faible. Dans l'aubier la présence de bois de tension augmente le retrait surfacique quel que soit le type de séchage. Ralentir la vitesse de séchage ne permet pas d'éviter l'augmentation du retrait, néanmoins il n'y a pas de cas de collapse. Dans le bois juvénile le séchage rapide est à proscrire puisqu'il augmente notablement le retrait surfacique chez les échantillons de bois normal comme ceux de bois de tension. La faible densité du bois semble être à l'origine de l'apparition de défauts de séchage si le processus est trop rapide.

En conclusion, le bois de tension chez B. guianensis peut donc favoriser l'émergence de défauts de séchage irréversibles, mais l'utilisation d'un processus de séchage lent permet d'éviter ce type de problèmes (Figure 145).

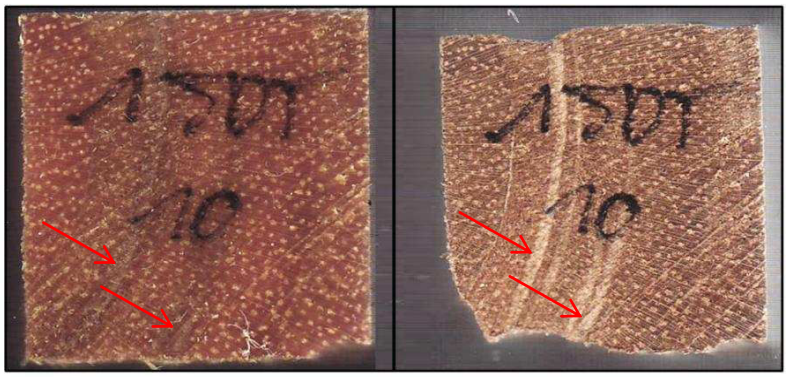


Figure 145 : Influence du type de séchage sur l'apparition de collapse dans les zones de bois de tension chez B. guianensis. Les deux échantillons sont proches et possédent les mêmes zones de bois de tension (indiquées par les flèches rouges).

3. Propriétés visco-élastiques

3.1 - Méthodologie

Cette partie expérimentale a été menée dans l'optique de répondre à plusieurs objectifs :

D'une part, caractériser les propriétés mécaniques des deux espèces. Dans la direction longitudinale, les deux paramètres suivant sont mesurés : le module d'élasticité spécifique (E'/ρ) et le coefficient d'amortissement (tan δ) grâce à la méthode dite de vibrations forcée.

D'autre part, décrire précisément la variabilité intra arbre et intraspécifique chez les deux espèces. Pour ce faire, l'échantillonnage doit être dimensionné pour observer au mieux le gradient de ces propriétés au sein de l'arbre, en gardant un nombre d'éprouvettes raisonnable. Il est donc nécessaire d'explorer à la fois le profil radial, du bois juvénile au bois récemment formé, et le gradient longitudinal, en prélevant à différentes hauteurs.

Pour finir, les sources de variabilité étant nombreuses parmi les différents échantillons, il faut être un maximum reproductible, en travaillant selon des conditions les plus régulières possibles et en assurant au mieux l'homogénéité des éprouvettes.

3.1.1 – Préparation des échantillons

3.1.1. a - Découpe des éprouvettes:

La méthodologie de prélèvement des planches dans l'arbre est identique à celle décrite pour l'analyse du retrait (Figure 127). La découpe des échantillons est spécifique à cette analyse. Le plan de découpe influe directement sur l'orientation du fil des éprouvettes prélevées. C. alliodora possède un fil très légèrement ondulé, mais relativement droit. B. guianensis quant à elle, est caractérisée par un angle du fil relativement variable. Il faut donc faire un choix entre une découpe suivant la direction locale moyenne du fil ou une découpe simple dans le plan LT de l'arbre, suivant cette fois la direction principale de la tige. Un échantillonnage de droit fil donne accès aux propriétés viscoélastiques propres aux fibres. Avec des échantillons coupés verticalement, sans suivre

la direction du fil, il est possible d'observer l'influence de l'inclinaison des fibres sur les propriétés viscoélastiques du matériau. Ce type de mesures est plus proche de la réalité, puisque les planches sont débitées en scierie selon la direction principale de la tige, sans tenir compte du fil. Le débit est donc réalisé selon l'axe principal de la tige pour les deux essences, méthode qui induit une grande variabilité de l'angle du fil des éprouvettes chez B. guianensis, mais qui présente l'intérêt de pouvoir observer l'influence du fil sur le module d'élasticité ainsi que sur l'amortissement. Le débit des éprouvettes est détaillé en Figure 146.

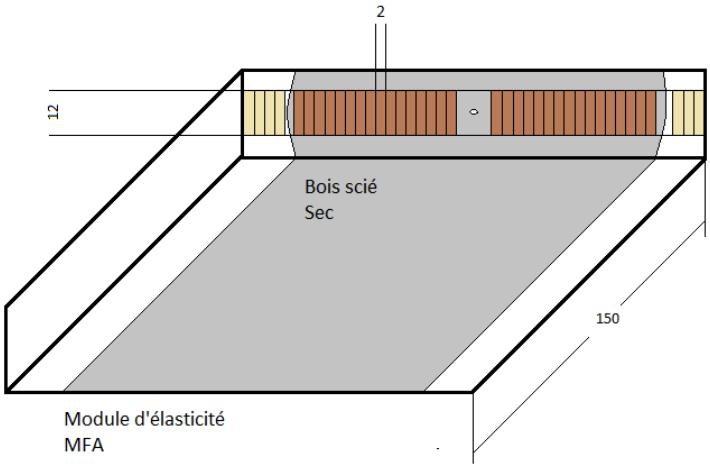


Figure 146 : Plan de découpe des échantillons de module à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. Les échantillons sont découpés dans l'aubier (en beige) comme dans le duramen (en marron).

Remarque sur le dimensionnement des éprouvettes :

Le dimensionnement des éprouvettes doit satisfaire plusieurs conditions :

- précision des dimensions finales : l'incertitude relative sur l'épaisseur intervient au cube dans la détermination des modules spécifiques ;
- grand élancement pour respecter l'hypothèse de Bernouilli lors de l'analyse vibratoire (méthode détaillée plus loin) ;
- faible épaisseur : la précision de détermination des paramètres d'amortissement dépend de celle des mesures d'amplitude. 0,2 mm supplémentaires sur l'épaisseur diminuent de façon significative la précision sur le décrément logarithmique pour des bois à forts modules.

L'échantillonnage complet compte 547 éprouvettes pour B. guianensis et 499 pour C. alliodora. L'AMF est mesuré pour l'ensemble des éprouvettes. Pour l'analyse du module et de l'amortissement, une éprouvette sur deux seulement est mesurée.

La découpe des échantillons est donc délicate et il est très important d'obtenir une épaisseur homogène sur tout l'échantillon. Les lamelles sont très fines de 150*12*2 mm (L*R*T) et nécessitent une très grande précision d'usinage. L'épaisseur nominale n'est pas critique, tant qu'elle n'augmente pas trop la raideur de l'échantillon. A l'inverse, l'homogénéité de l'épaisseur sur toute la longueur de l'éprouvette est un paramètre fondamental

(Brémaud, 2006). La technique de coupe doit assurer un parfait parallélisme entre les différentes faces et un bon état de surface.

Détails sur l'usinage des éprouvettes :

Deux cales permettent le serrage de la planche à débiter, préalablement rabotée à 12 mm et coupée à 150 mm de longueur, à l'aide d'une tige vissée dans la table de sciage. Cette technique évite toute vibration lors de la découpe et permet d'obtenir un trait de scie net (2 mm d'épaisseur) et une avancée rapide. La fine lamelle tend à être aspirée par la rotation de la scie en fin de découpe et retenir l'extrémité de l'échantillon à la main est dangereux et peut créer une fente en bout. Un système d'aspiration est installé en sortie de scie, générant une aspiration supérieure à celle créée par rotation de la scie. Une fois coupé, l'échantillon est ainsi plaqué contre la plaque d'aspiration puis récupéré et placé dans un casier de rangement sur mesure, en respectant toujours la même orientation. La Figure 147 illustre les différentes parties du dispositif mis en place.

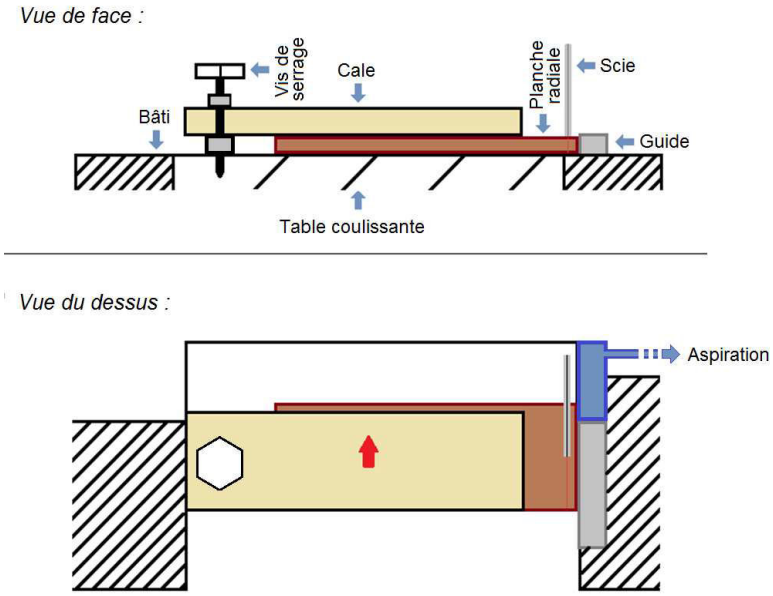


Figure 147 : Schéma du dispositif mis en place pour la découpe précise des échantillons de module. De haut en bas : vue de face et vue de dessus de la planche radiale à débiter. La planche est positionnée en butée sur le guide puis serrée sous la cale à l'aide d'une vis de serrage solidaire de la table coulissante de la scie à format. L'avancée de la table coulissante de la scie à format (dans le sens de la flèche rouge) permet la découpe de l'échantillon, aspiré en fin de processus par le système d'aspiration positionné près de la scie, en bleu sur le schéma.

C. alliodora est caractérisé par un fil droit, ce qui facilite l'usinage et permet d'obtenir un bon état de surface. Pour les échantillons de bagasse, dans le cas de forte déviation de l'angle du fil ou de présence de bois de tension, l'état de surface final est pelucheux, et doit être retravaillé. Tous les échantillons sont polis finement en surface (sur un polissoir ou lapidaire grain 600), en utilisant un gabarit légèrement moins profond que l'épaisseur standard des échantillons (2 mm) pour contrôler l'homogénéité du polissage sur la longueur de l'échantillon. Un défaut cette fois irréversible : la déformation immédiate suite à la libération de contraintes internes

immédiatement après la découpe. La qualité des échantillons est fortement liée à l'état de contrainte du bois dans la planche radiale prélevée sur l'arbre. Les échantillons de C. alliodora sont relativement stables et les contraintes internes du bois faibles. Cette espèce ne présente pas de difficulté à la découpe. A l'inverse, chez B. guianensis, certaines zones de bois de tension induisent de fortes contraintes internes dans l'arbre. Plusieurs échantillons sont ainsi sujets à une déformation immédiate après découpe et sont inutilisables pour la mesure de module (Figure 148).

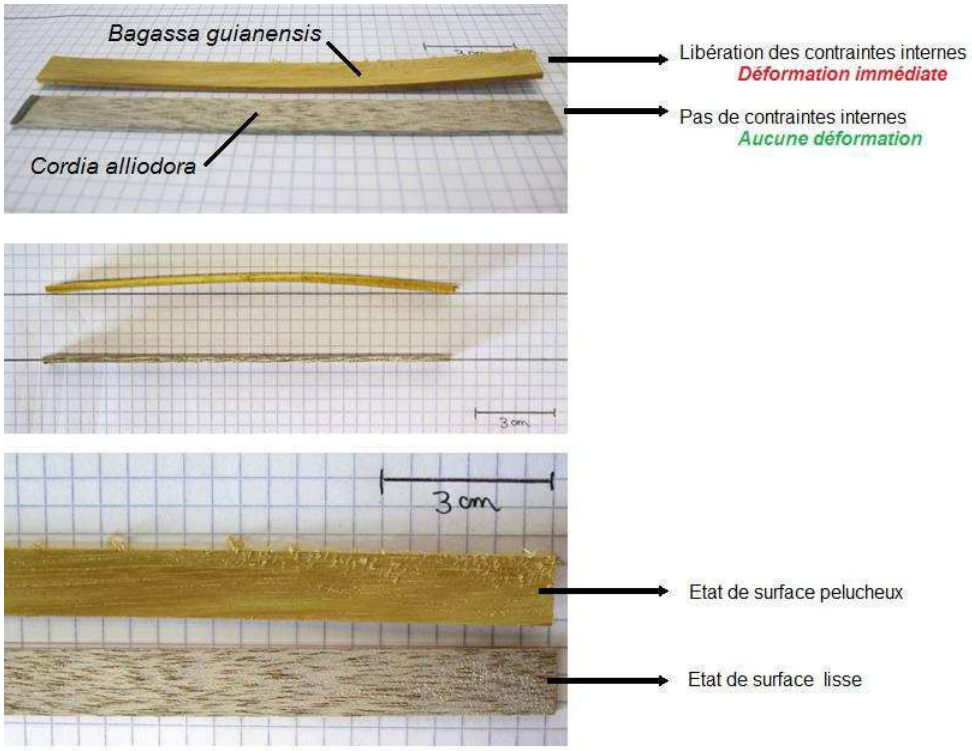


Figure 148 : Effet du bois de tension sur la qualité de l'usinage des échantillons de module chez B. guianensis. Les échantillons de C. alliodora ne présentent ni flambement ni défaut de surface en comparaison à B. guianensis.

3.1.1. b - Préparation des éprouvettes :

Les échantillons sont ensuite marqués en préparation de la mesure. On marque sur l'éprouvette la position des nœuds de vibrations des modes de résonance en flexion. Pour le premier mode les nœuds sont situés à une distance depuis le bord égale à 0,274 fois la longueur de l'éprouvette. Un gabarit permet d'aligner toutes les éprouvettes pour tracer plusieurs marques en même temps (précision du trait ≈ 0,5 mm). Ces repères serviront à placer précisément l'échantillon sur l'appareil de mesure, en calant les fils de maintien exactement au niveau des nœuds de vibration de l'éprouvette. Au centre de l'éprouvette l'amplitude de vibration est maximum. Pour permettre une mesure précise des déplacements de l'échantillon, une pastille blanche est collée à cet endroit pour homogénéiser la surface. La mesure de déplacement vertical de l'échantillon par un faisceau laser est très ponctuelle. Lors de la vibration le point de mesure touche des endroits différents de la surface de l'échantillon. Si celle-ci est rugueuse, la mesure enregistrera aussi les variations de rugosité et parfois la fréquence de variation

des rugosités atteintes par le rayon laser est plutôt celle de modes de vibration différents de celui qui est recherché. Le résultat en fréquence et amortissement est alors très différent. Le bois, même poncé a toujours des rugosités « anatomiques » de l'ordre de la dizaine de µm, ce qui n'est pas le cad d'une surface « glacée » de la pastille. Enfin, une fine pastille d'acier (clinquant de 0,05 mm) est collée à une extrémité de l'éprouvette sur toute sa largeur avec une goutte de colle cyanoacrylate. Les différentes étapes de la préparation des éprouvettes sont illustrées en Figure 149.

De façon à ce que tous les échantillons soient comparables, les conditions hygroscopiques doivent être contrôlées avec précision et identiques pour chaque éprouvette. Pour ce faire, les échantillons sont séchés en étuve à 103° pendant 72 h pour atteindre l'état anhydre. Une fois séchés, les échantillons sont placés sous cloche, tapissée au préalable de carbonate de calcium pour s'assurer que les échantillons ainsi conditionnés conservent une teneur en eau inférieure à 5 % (Figure 150). On se place ici en adsorption, ce qui garantie une meilleure homogénéité des teneurs en eau parmi les échantillons. Les mesures sont effectuées dès lors qu'ils sont sortis de la cloche de stabilisation pour éviter toute reprise d'humidité pendant l'essai (environ une minute).

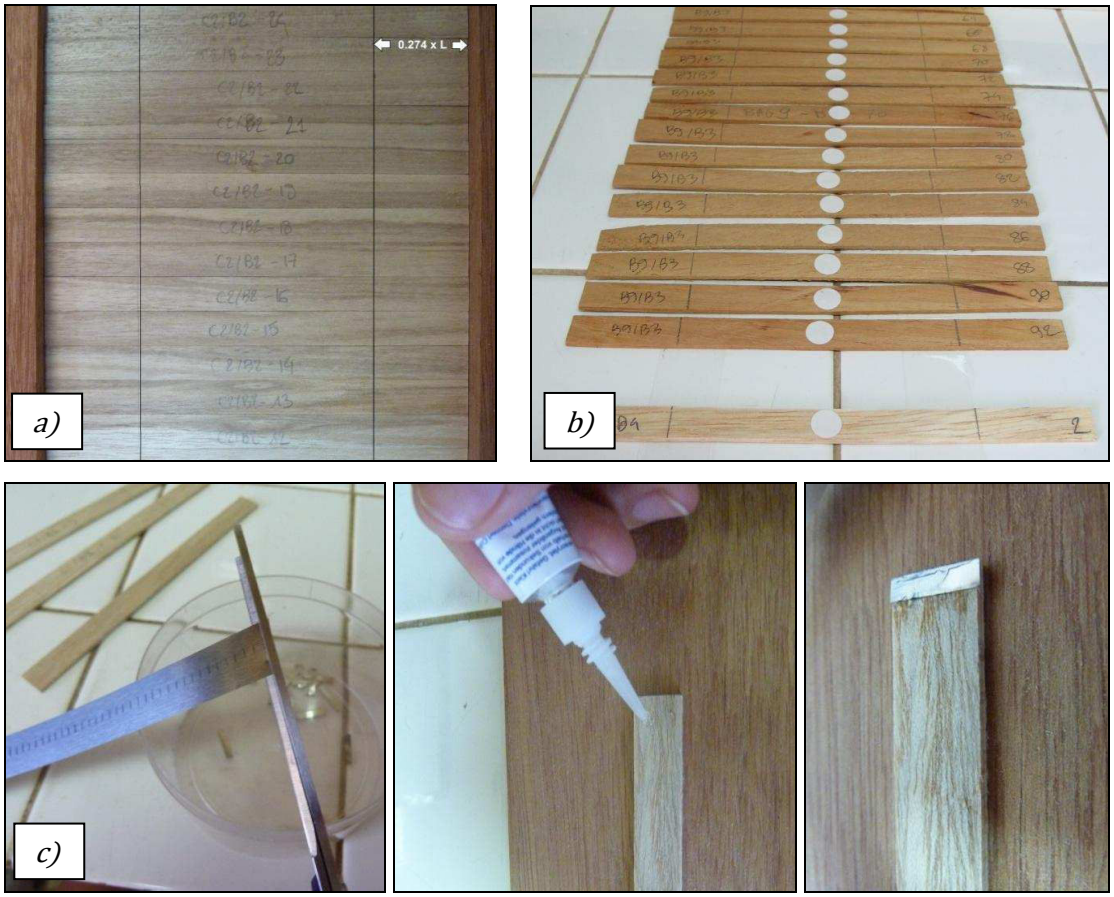


Figure 149 : Préparation des échantillons de module après découpe pour les mesures vibratoires.
a) notations des positions des nœuds de vibrations du premier mode (0.274*L depuis le bord de l'échantillon) ; b) collage des pastilles blanches au niveau du point de mesure de l'amplitude maximale de vibration (au centre de l'échantillon) ; c) découpe puis collage à la colle cyanoacrylate du clinquant sur l'extrémité de l'échantillon (5mm d'épaisseur).

Figure 150 : Conditionnement et stabilisation hygrométrique des échantillons avant la mesure du module. A gauche : dans les raques avant l'étape de séchage en étuve à 103° pendant 72 h ; à droite : conditionnement dans la cloche de stabilisation en sortie d'étuve jusqu'au moment de la mesure.

3.1.2 – Mesures des propriétés visco-élastiques

Pour caractériser les propriétés visco-élastiques des deux espèces, deux paramètres sont mesurés : le module d'élasticité (E') et l'amortissement (Tanδ). La méthode utilisée pour cette analyse est une méthode de vibrations forcées sans contact sur poutres flottantes élancées. Cette technique a pour principe l'observation des amplitudes de vibration de l'éprouvette pour un balayage en fréquence imposé. Le module d'élasticité spécifique (E'/ρ, où ρ représente la densité de l'éprouvette) est calculé pour la fréquence de résonance considérée, à partir du modèle de Bernoulli.

Cette technique, initialement développée par le Pr Minato (Université de Kyoto), puis adaptée et optimisée par Iris Brémaud lors de sa thèse (Brémaud, 2006), permet de s'affranchir des paramètres de contact. Les faibles dimensions des éprouvettes (imposées par les conditions d'élancement du modèle de Bernouilli) permettent d'observer avec précision les variations des propriétés visco-élastiques le long du rayon. La possibilité d'utiliser ce dispositif en routine, et sa grande répétabilité permettent d'effectuer de nombreuses mesures successivement.

La Figure 151 décrit les différentes parties constitutives du dispositif. Les éprouvettes sont suspendues au niveau des nœuds de vibrations du mode 1 par des fils très fins. L'extrémité de l'échantillon sur laquelle a été préalablement collé le clinquant est positionnée en vis-à-vis de l'électro-aimant. La pastille blanche collée au milieu de l'échantillon permet d'éviter tout artefact de mesure du laser de triangulation dû à une irrégularité de surface qui mesure l'amplitude de vibration de l'éprouvette lorsque l'électro-aimant impose à l'éprouvette un balayage en fréquence via le clinquant solidaire de l'éprouvette.

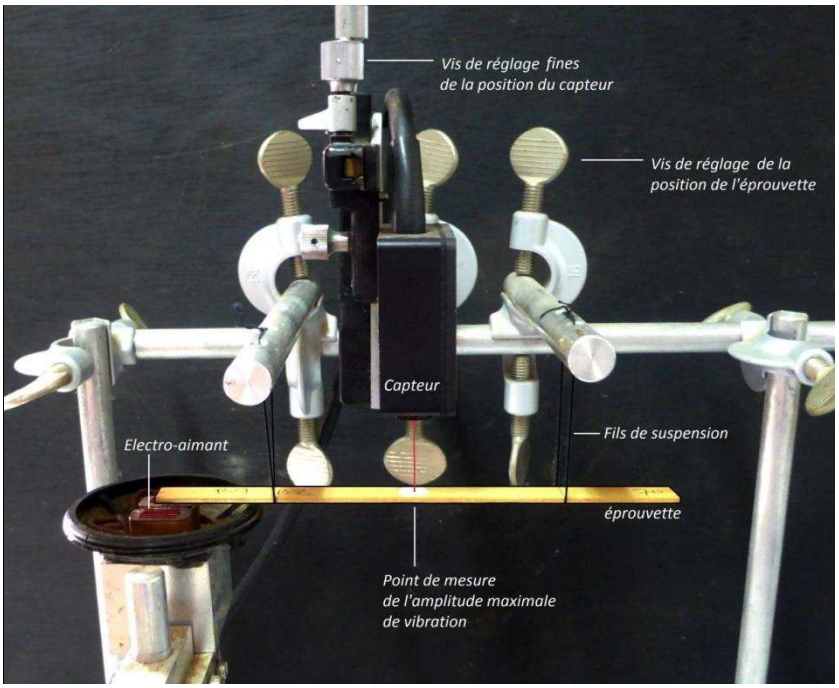


Figure 151 : Dispositif de vibrations forcées sur poutres flottantes pour la mesure du module et de l'amortissement. L'éprouvette est suspendue par deux fils fins au niveau des nœuds de vibration et le balayage en fréquence généré par l'électro-aimant est transmis à l'échantillon via le clinquant. L'amplitude de vibration est enregistrée par le capteur de position dont le laser de triangulation est réglé pour frapper la pastille blanche au centre de l'éprouvette. Matériel fourni par le laboratoire du LMGC à Montpellier.

Le dispositif possède une carte d'émission et d'acquisition (National Instrument, Conversion A/D : 16 bits), qui jointe à un programme d'interfaçage, permettent d'avoir une mesure quasi automatique, nécessitant néanmoins plusieurs réglages et précautions :

- L'acquisition du capteur est mise à zéro avant chaque mesure à l'aide de la vis micrométrique situé au-dessus du dispositif, après s'être assuré que le laser de triangulation est bien centré sur la pastille blanche indiquant le point de mesure de l'amplitude maximale de vibration ;
- Le premier balayage en fréquence piloté depuis le PC permet de détecter la première fréquence de résonance (Figure 152). Par défaut, il est réglé sur 10 secondes, mais pour cette mesure on le réglera sur 20 secondes pour plus de précision. L'étendue de la fréquence est un balayage de 150 à 750 Hz, ce qui correspond à un E'/ρ de 3 à 43 Gpa, gamme valide pour les deux espèces étudiées. L'amplitude de sortie est réglée à 2.4V (plutôt que 2V par défaut) pour plus de précision ;
- Un second balayage plus fin permet de mesurer la largeur de bande à mi puissance (-3dB) et le facteur de qualité afin de vérifier la fréquence de résonance enregistrée (Figure 153) ;
- Enfin, l'éprouvette est à nouveau excitée à la fréquence détectée précédemment, puis après quelques secondes de stabilisation, l'excitation est stoppée. L'acquisition de la décroissance en amplitude est enregistrée. Après élimination des zones de bruits, une courbe exponentielle est automatiquement ajustée aux points expérimentaux (Figure 154 ; régularité des points exprimée par le coefficient R^2) permettant le calcul du décrément logarithmique.

L'amortissement (tanδ) est déterminé par le décrément logarithmique de l'amplitude des vibrations après arrêt net de l'excitation (Figure 154).

Le module spécifique E'/ρ est donné par la formule suivante:

$$\frac{E'}{\rho} = \left(\frac{48 * \pi^2 * l^4}{\varepsilon * h^2}\right) * Freq(res)$$

où ρ : densité de l'échantillon; l et h : largeur et épaisseur de l'éprouvete **; ε : constante qui dépend du mode (ε = 4.730 pour le mode 1) ; Freq(res) ; fréquence de résonance.**

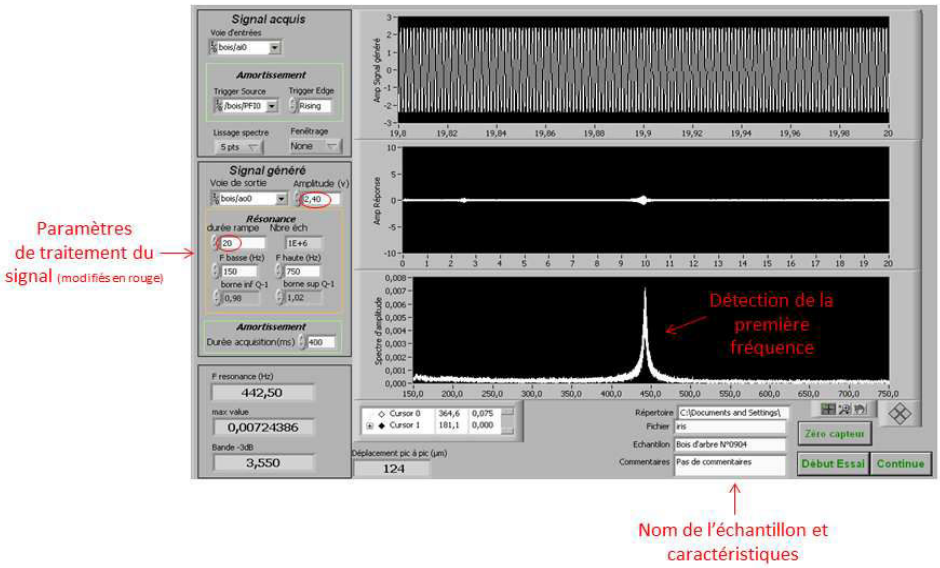


Figure 152 : Visualisation de l'écran de commande après le 1er balayage et détection du 1er pic de fréquence.

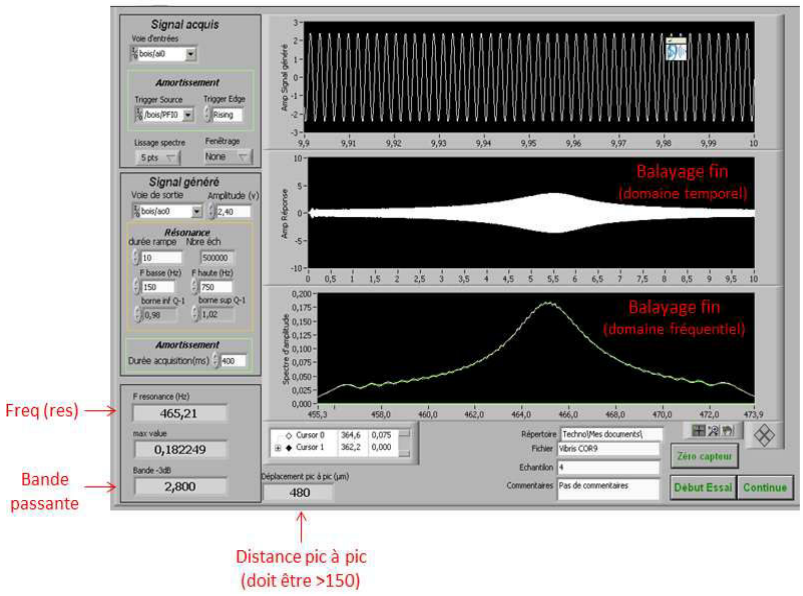


Figure 153 : Visualisation de l'écran de commande après le 2nd balayage et confirmation du 1er pic de fréquence détecté. La précision de la mesure (ici 465.21 Hz) peut être vérifiée à ce stade grâce à l'indicateur « Distance pic à pic » qui doit être supérieur à 150 µm (ici 480µm).

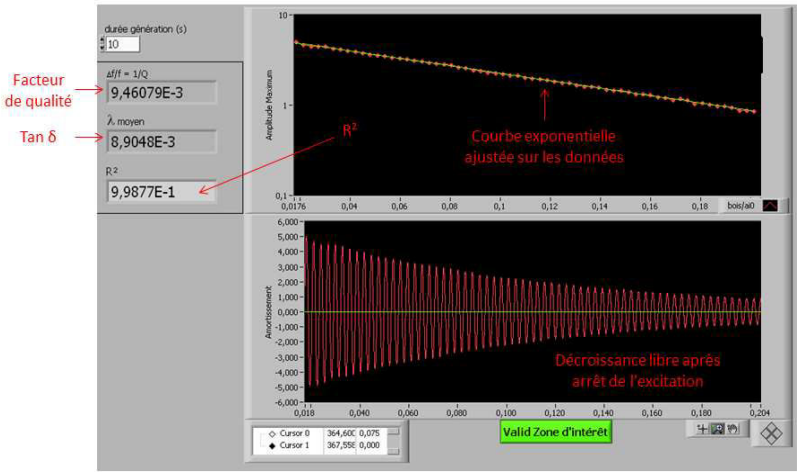


Figure 154 : Visualisation de l'écran de commande lors de la décroissance libre après excitation. La décroissance en amplitude en fonction du temps donne accès au décrément logarithmique de l'amplitude (calculée grâce à la courbe exponentielle ajustée aux données en haut de la fenêtre de visualisation).

Selon Brémaud (2011), les erreurs relatives liées à chacune des grandeurs mesurées sont les suivantes :

- Fréquence : 0,06 à 0,02 % (soit 0,1 Hz en erreur absolue) ;
- Amplitude : erreur absolue de 0.01mm pour le capteur ;
- Amortissement : + de 20 % d'erreur relative ;
- E'/ρ : 7 % d'erreur relative ;
- E' : 10 % d'erreur relative (erreur relative liée à l'épaisseur de l'éprouvette et supérieure à celle de E'/ρ due à l'incertitude supplémentaire due à la mesure de la densité).

L'homogénéité dans la longueur et l'épaisseur des échantillons influe directement sur la précision des résultats. Pour vérifier que la modification de l'état de surface induite par le polissage n'a pas d'impact sur les mesures, les échantillons d'un arbre (individu 1) ont été mesurés bruts puis polis. Les résultats indiquent que la différence moyenne obtenue entre deux réplicats (6,8 % pour E'/ρ) est inférieure à l'erreur relative induite par le dispositif lui-même (Figure 155). Le polissage des échantillons permet d'obtenir des dimensions très précises et permet de contrer la perte de module induite par l'état de surface pelucheux des échantillons bruts.

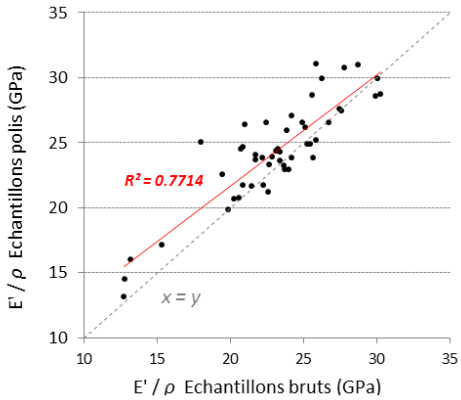


Figure 155 : Influence de l'état de surface sur la mesure du module spécifique avec la méthode vibratoire. Différence observée entre les échantillons bruts et polis. La droite pointillée en noir correspond à la droite y=x et la droite de régression ajustée à partir des mesures est indiquée en rouge (R^2 = 0,7714). Le polissage des échantillons bruts pelucheux induit une légère augmentation du module spécifique.

3.2 - Résultats

3.2.1 – *Module d'élasticité*

3.2.1.a – Bagassa guianensis

La Figure 156 indique la variabilité du module d'élasticité longitudinal (E') au sein de l'arbre chez tous les individus de B. guianensis. Les modules mesurés dans les rondelles basses des 8 individus de B. guianensis varient autour de la valeur moyenne de 14,48 GPa. Les valeurs extrêmes enregistrées sont de 5,04 et 26,57 GPa, correspondant respectivement aux individus 9 et 8. Pour tous les individus, la valeur moyenne et la variabilité du module sont différentes selon la position sur le rayon:

- Au centre de l'arbre, pour un rayon inférieur à 5 cm, le E' moyen et l'écart type valent respectivement 14,29 et 4,48 GPa. Depuis la moelle jusqu'à la moitié du rayon, le E' augmente graduellement pour 6 arbres sur les 8. L'individu 3 se distingue des autres arbres avec un fort E' à cœur (18,04 GPa) ;
- Plus loin du bois juvénile, pour rayon compris entre 5 et 10 cm, E' est plus fort (15,3 GPa en moyenne pour tous les arbres) et l'écart type est de 3,8 ;
- Enfin, pour un rayon supérieur à 15cm, E' diminue à nouveau (14,7 GPa en moyenne pour tous les arbres) et l'écart type est de 4,7. Dans cette zone la variation du E' avec le rayon est caractérisée par une alternance de phases croissantes et décroissantes avec une forte variabilité entre deux échantillons successifs.

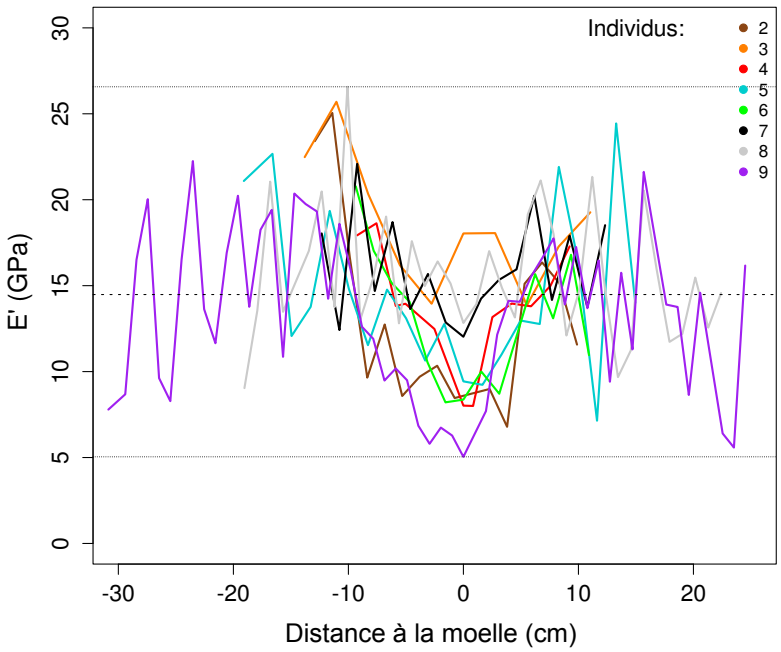


Figure 156 : Variations du module d'élasticité en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez B. guianensis. Les valeurs extrêmes sont indiquées par les lignes pointillées et la moyenne par le trait mixte.

La Figure 157 représente le gradient radial du module spécifique (E'/ ρ) pour tous les individus. La valeur moyenne de E'/ρ est de 21,32 GPa. E'/ρ est moins variable sur le rayon pour les individus 3 et 4. Pour tous les autres, E'/ρ varie fortement et diminue depuis la moelle jusqu'à l'écorce.

Enfin, E' est plus fort dans l'aubier que dans le duramen et la moelle mais E'/ρ est équivalent en moyenne dans chacun des types de bois (Figure 158).

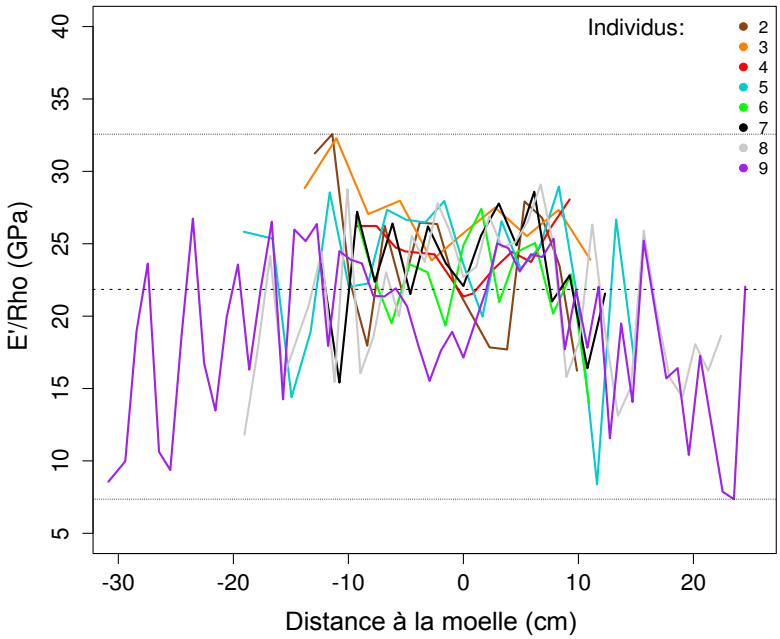


Figure 157 : Variations du module spécifique en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez B. guianensis. Les valeurs extrêmes sont indiquées par les lignes pointillées et la moyenne par le trait mixte.

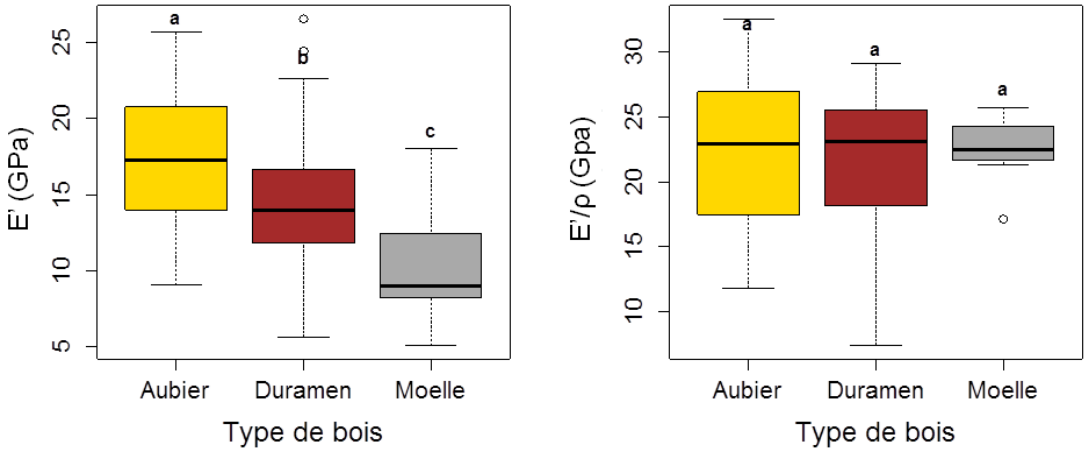


Figure 158 : Variabilité du module d'élasticité et du module spécifique selon le type de bois chez B. guianensis

3.2.1.b – Cordia alliodora

La Figure 160 représente la variabilité du module au sein de l'arbre chez tous les individus de C. alliodora. E' vaut en moyenne 10,54 GPa pour les 9 individus de C. alliodora. La valeur maximale de 18,91 GPa est mesurée pour l'individu 9. L'individu 3 se distingue nettement des autres arbres avec un E' moyen de 4,69 GPa très inférieur à celui des autres individus et un E' à cœur est de 2,47 GPa correspondant à la valeur minimale mesurée pour l'ensemble du jeu de données. Chez C. alliodora, les valeurs maximales de E' proviennent des échantillons centraux des individus 8 et 9 issus du site 3. Pour les autres individus, le E' est en moyenne plus faible à cœur. Pour l'ensemble de l'échantillonnage le E' moyen à cœur et sous écorce sont assez proches (10,6 GPa et 11,5 GPa respectivement pour un rayon inférieur à 5 cm et supérieur à 10cm respectivement). Les variations de E' selon le rayon sont néanmoins peu homogènes excepté pour les individus 4, 5 et 6 pour lesquels E' augmente de façon homogène avec le rayon. Les profils de E'/ρ sont peu différents des profils de E' chez C. alliodora. En moyenne, le module spécifique est de 21,60 GPa. Le type de bois influence peu la variabilité de E'/ρ sur le rayon chez cette espèce (Figure 161). Seuls les échantillons proches de la moelle présentent des valeurs légèrement plus faibles en moyenne que les autres. Les résultats de E'/ρ sont encore plus homogènes selon le type de bois comparativement à B. guianensis (Figure 159).

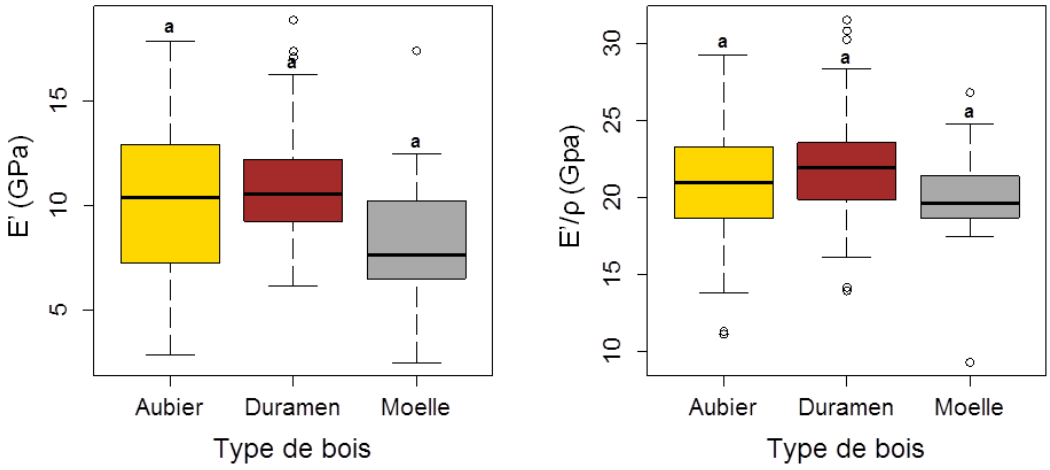


Figure 159 : Variabilité du module d'élasticité et du module spécifique selon le type de bois chez C. alliodora.

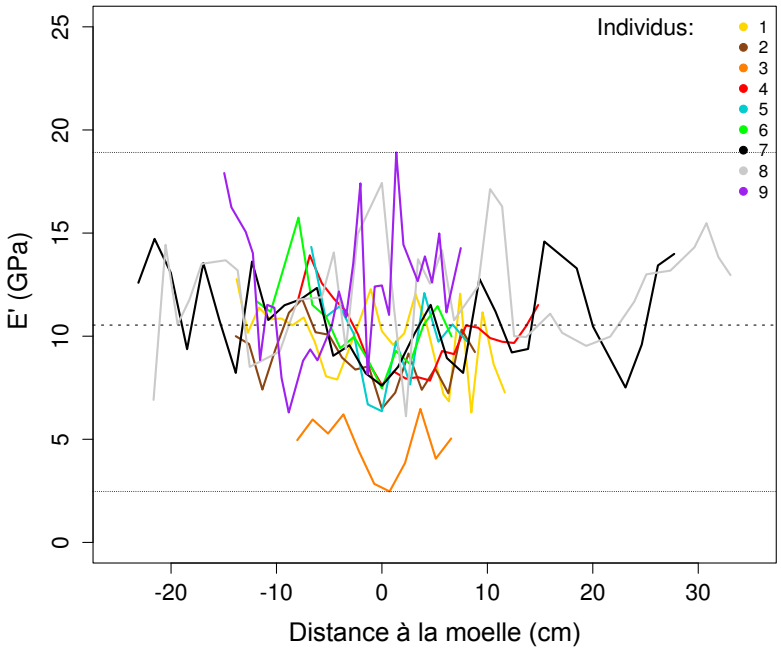


Figure 160 : Variations du module d'élasticité en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez C. alliodora. Les valeurs extrêmes sont indiquées par les lignes pointillées et la moyenne par le trait mixte.

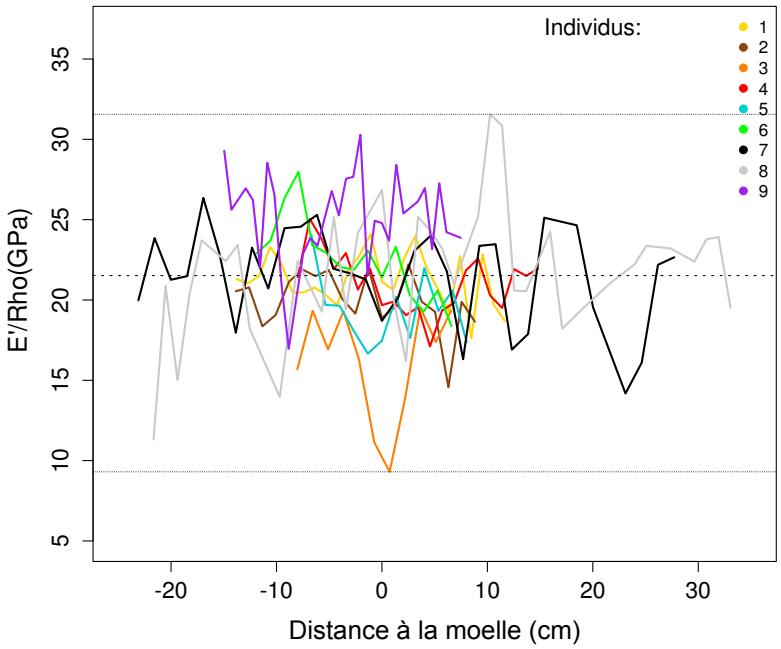


Figure 161 : Variations du module spécifique en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez C. alliodora. Les valeurs extrêmes sont indiquées par les lignes pointillées et la moyenne par le trait mixte.

3.2.2 – Amortissement

3.2.2.a – Bagassa guianensis

La Figure 162 indique la variabilité des résultats d'amortissement selon les individus d'une part et selon le profil radial et le type de bois d'autre part. L'amortissement moyen chez B. guianensis est de $6{,}85.10^{-3}$. Les valeurs moyennes d'amortissement varient entre $5{,}31.10^{-3}$ et $7{,}22.10^{-3}$ pour les individus 3 et 9 respectivement. Les individus 3, 4 et 6 présentent une faible variabilité de l'amortissement au sein de l'arbre (écart type moyen de $1{,}05.10^{-3}$). A l'inverse, l'amortissement est plus variable pour les individus 2, 8 et 9 (écart type moyen de $1{,}71.10^{-3}$). La variabilité de l'amortissement augmente avec la distance à la moelle (Figure 162). Les amortissements moyens mesurés dans le duramen et l'aubier sont de $7{,}18.10^{-3}$ et $6{,}77.10^{-3}$ respectivement et non significativement différents.

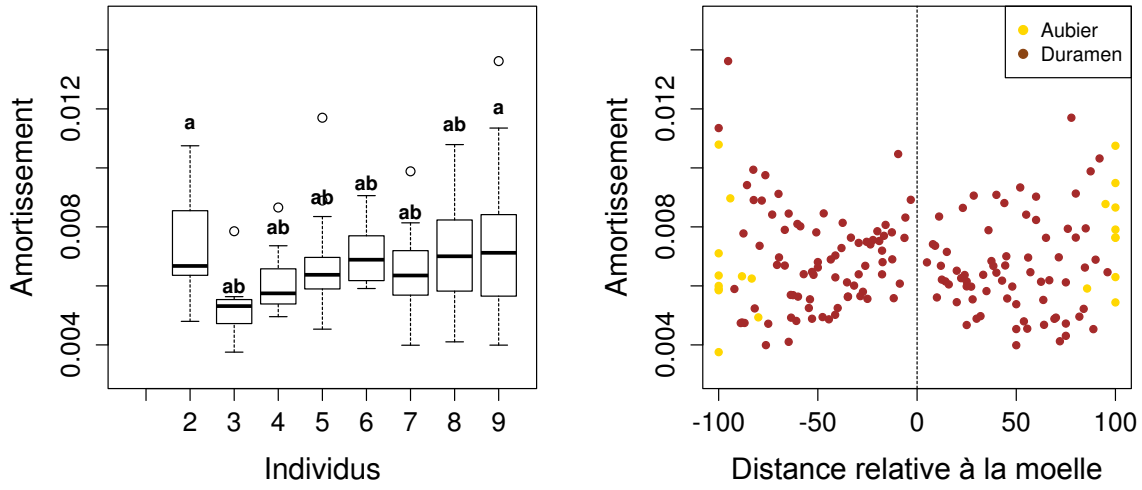


Figure 162 : Variabilité de l'amortissement chez B. guianensis selon les individus, la distance à la moelle et le type de bois.

3.2.2.b – Cordia alliodora

L'amortissement moyen pour tous les individus est de $7{,}37.10^{-3}$ (Figure 163). Les amortissements moyens extrêmes correspondent aux individus 3 ($6{,}4.10^{-3}$) et 5 ($8{,}7.10^{-3}$). La variabilité intra arbre de l'amortissement est faible pour tous les individus, exceptés pour l'individu 7 avec un écart type de $1{,}59.10^{-3}$ contre $1{,}05.10^{-3}$ en moyenne pour les autres individus. L'amortissement varie peu sur le rayon et les valeurs moyennes d'amortissement dans l'aubier et le duramen sont très proches ($7{,}23.10^{-3}$ et $7{,}4.10^{-3}$ respectivement). Les échantillons de duramen proche écorce dont l'amortissement est plus fort appartiennent à l'individu 8. A l'exception de ces points, la variabilité de l'amortissement dans le duramen est plus forte à cœur.

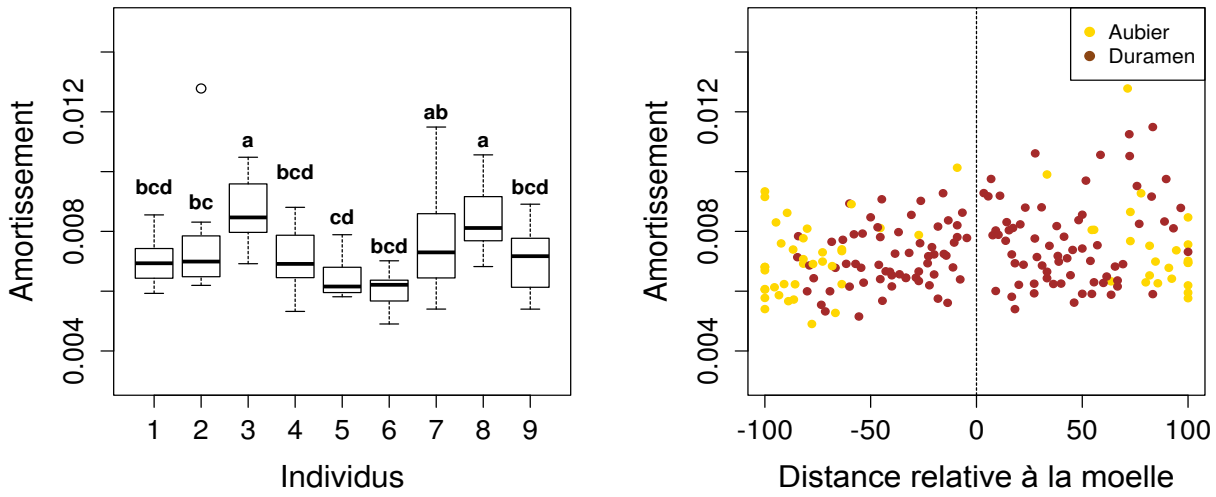


Figure 163 : Variabilité de l'amortissement chez C. alliodora selon les individus, la distance à la moelle et le type de bois.

3.3 - Discussion

3.3.1– Paramètres influençant les propriétés viscoélastiques du bois

3.3.1.a – Bagassa guianensis

Le module augmente classiquement avec l'infradensité selon un modèle linéaire significatif jusqu'à une infradensité de 0,7 (Figure 164). Les valeurs d'E' deviennent ensuite très variables et l'infradensité ne joue plus au premier ordre sur ce paramètre une fois cette limite passée.

La valeur absolue de l'angle du fil des éprouvettes est négativement corrélée à E'/ρ (Figure 165). Le modèle linéaire ajusté aux observations indique que l'augmentation d'un degré d'angle du fil diminue le module spécifique de 0,59 GPa en moyenne. Cette corrélation est moins évidente pour E' et on observe une plus large variabilité pour les points dont l'angle du fil est faible. Les échantillons caractérisés par un angle du fil proche de 0 possèdent des valeurs d'infradensité très contrastées en raison du profil de variation sinusoïdal de l'angle du fil avec le rayon (profil de variations décrits dans le Projet de Publication N°2. Ainsi les échantillons dont l'angle du fil est proche de zéro se trouvent à des positions radiales différentes et possèdent donc des valeurs d'infradensité très contrastées (en raison du fort gradient radial d'infradensité décrit dans le chapitre précédent). C'est pourquoi, lorsque l'on passe de E' à E'/ ρ, la variabilité est très inférieure pour les angles faibles car l'effet de l'infradensité est gommé.

L'amortissement est négativement corrélé à E'/ρ (Figure 166). Les résultats sont proches du modèle d'Ono Norimoto (1983) Néanmoins, ce modèle est calé sur des échantillons de droit fil et plusieurs points s'écartent de la tendance générale et du modèle d'Ono & Norimoto. Ces points correspondent aux échantillons d'aubier ou aux échantillons dont l'angle du fil est élevé. Un nouveau modèle est créé en réajustant les coefficients du modèle d'Ono et Norimoto en fonction des mesures obtenues pour B. guianensis. Ce modèle permet de minimiser les résidus et représente mieux les valeurs observées.

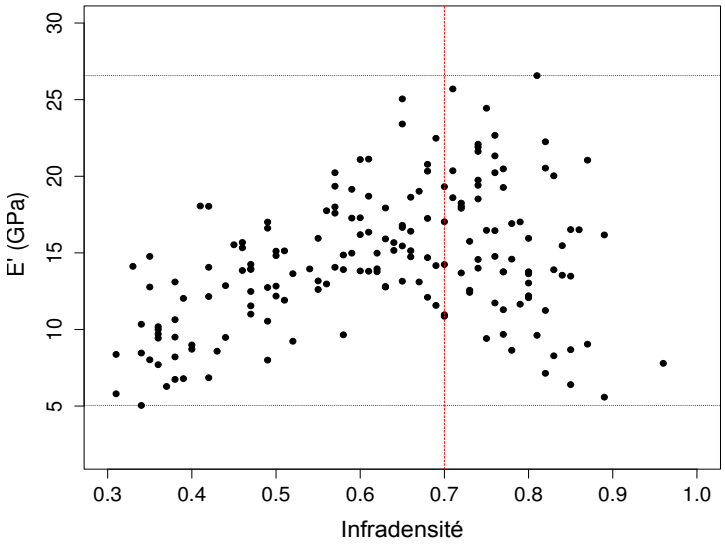


Figure 164 : Influence de l'infradensité sur le module d'élasticité chez B. guianensis.
Les traits pointillés représentent les valeurs extrêmes de module mesurées pour l'espèce. Le trait mixte rouge indique la valeur d'infradensité à partir de laquelle la tendance s'inverse, soit 0,7.

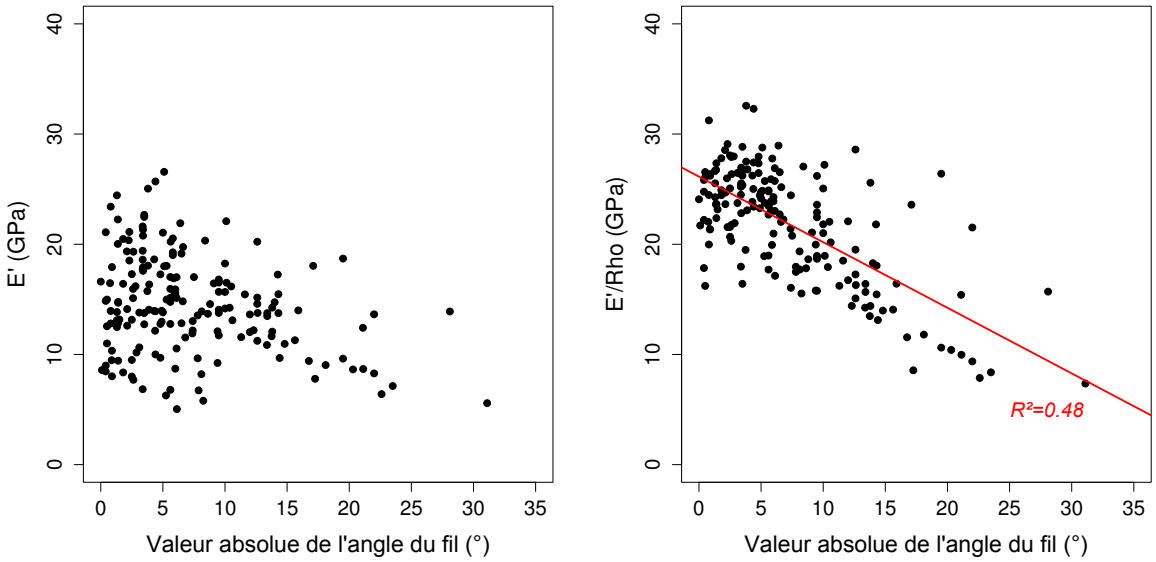


Figure 165 : Influence de l'angle du fil sur le module d'élasticité et sur le module spécifique chez B. guianensis.
Le module spécifique décroit linéairement avec la valeur absolue du fil, selon le modèle linéaire simple représenté en rouge (R^2 = 0,48).

Brémaud et al. (2012) a comparé les modules spécifiques et amortissements de 65 feuillus tropicaux et a également réajusté le modèle initial d'Ono et Norimoto pour ces espèces, en séparant son jeu de données en deux groupes selon le taux d'extractibles moyen de chaque espèce (premier modèle: espèces ayant un taux d'extractibles < 7 % ; second modèle : espèces ayant un taux d'extractibles > 7 %).

La comparaison entre le modèle d'Ono et Norimoto, le modèle associé à B. guianensis et les deux modèles proposés par Brémaud est présentée en Figure 167. Le modèle ajusté pour B. guianensis est davantage proche de celui d'Ono et Norimoto et du premier modèle de Brémaud, correspondant aux espèces ayant peu d'extraits. Le taux d'extraits de B. guianensis est fort (12 % en moyenne dans le duramen) et pourtant le modèle ne correspond pas à celui de Brémaud pour les espèces à fort taux d'extrait (excepté pour les très faibles modules spécifiques). Il est toutefois important de rappeler ici que les essais ont été menés dans des conditions légèrement différentes : les éprouvettes ont été stabilisées autour d'une teneur en eau de 5 % tandis que ceux d'Ono & Norimoto et de Brémaud ont été stabilisés autour de 10 %. Il est donc possible que les différences observées entre nos mesures et ces deux modèles soient le résultat de l'influence des conditions hygroscopiques sur l'amortissement notamment.

En comparaison aux espèces à fort taux d'extraits du modèle de Brémaud, les échantillons de B. guianensis présentent pour la majorité un amortissement plus fort pour un même module spécifique dans l'aubier comme le duramen. L'effet des extraits sur les propriétés visco-élastiques du bois est donc moins clair chez cette espèce. L'influence du contrefil sur l'amortissement comme E'/ ρ n'est pas nécessairement la même, ce qui pourrait expliquer que l'on ne retrouve pas tout à fait les mêmes résultats que dans la littérature. Enfin, aucune corrélation valide ne lie l'amortissement à l'infradensité ou à l'AMF et l'influence de l'AMF sur le module spécifique est très faible (Figure 171).

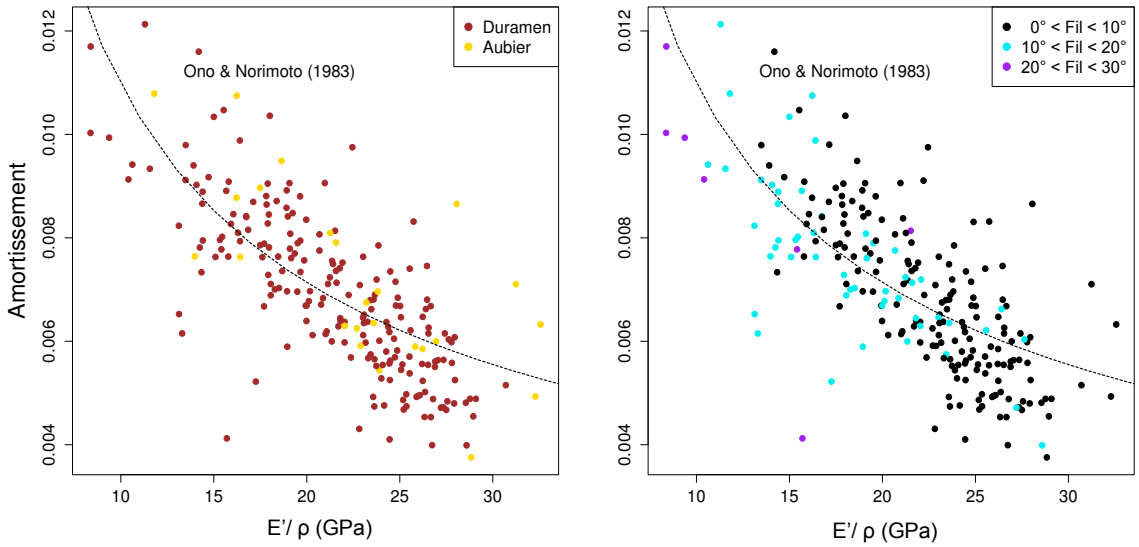


Figure 166 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez B. guianensis. Les traits pointillés noir représentent le modèle d'Ono & Norimoto (1993). A gauche, la couleur des points correspond au type de bois (duramen ou aubier) ; à droite, la couleur des points correspond au niveau d'inclinaison du fil dans l'échantillon comme indiqué en légende.

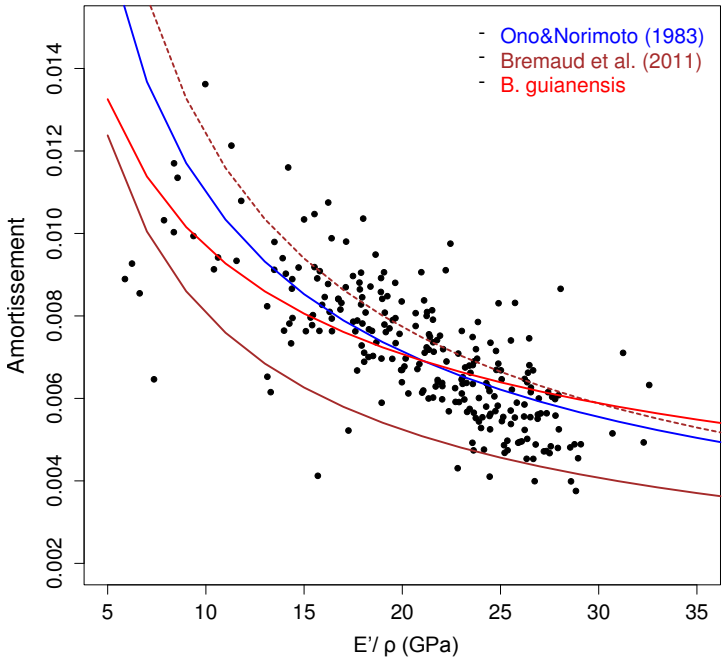


Figure 167 : Modèle de variation de l'amortissement en fonction du module spécifique chez B. guianensis. Le trait bleu représente le modèle d'Ono&Norimoto (1993). Les traits marron pleins et pointillés sont issus des travaux de Bremaud et al. (2011) et représentent respectivement les modèles associés aux essences dont le taux d'extractible est inférieur à 5 % et supérieur à 7 %. Le modèle ajusté aux observations pour B. guianensis est représenté en rouge.

3.3.1.b – Cordia alliodora

Chez C. alliodora il n'y a pas de corrélation entre E' et infradensité en prenant en compte l'ensemble des échantillons. L'étude des sous échantillonnage propres à chacun des sites de prélèvement indique que les deux paramètres sont corrélés pour le site 2 (Figure 168). Pour les deux autres sites, E' n'est pas corrélé à l'infradensité.

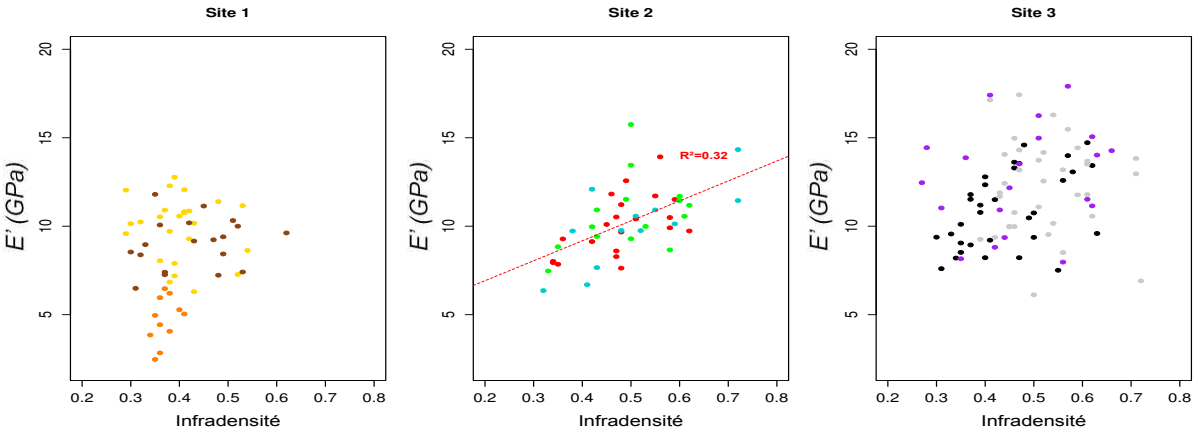


Figure 168 : Variation du module en fonction de l'infradensité selon le site de prélèvement chez C. alliodora. A chaque couleur correspond un individu, comme indiqué en légende.

Comme pour B. guianensis l'amortissement est négativement corrélé à E'/ρ (Figure 169). Les ordres de grandeurs sont une fois encore en accord avec le modèle d'Ono & Norimoto. Néanmois l'ajustement du modèle ne permet pas une diminution conséquente des résidus dans le cas de C.allidora. Comme pour B. guianensis, les échantillons d'aubier et de duramen sont uniformément répartis au sein du nuage de point et la présence d'extraits ne semblent donc pas influencer la relation entre amortissement et E'/ ρ. La relation entre module spécifique et amortissement est toutefois moins variable pour les points d'aubier. La comparaison entre le modèle d'Ono et Norimoto, le modèle ajusté pour les mesures des individus de C. alliodora et les deux modèles proposés par Brémaud est présentée en Figure 170. Comme pour B. guianensis, les deux modèles les plus proches de celui calculé pour C. alliodora sont ceux d'Ono et Norimoto et de Brémaud (pour les espèces à faible taux d'extraits).

Enfin il n'y a pas de corrélation entre AMF et E' validée par un modèle. Pour les deux espèces E'/ρ est très variable pour des valeurs d'AMF en dessous de 15°. Néanmoins, pour les échantillons dont l'AMF est fort, E'/ρ est fortement diminué (Figure 171). Chez B. guianensis, pour un AMF compris entre 20° et 25°, E'/ρ est inférieur à 15 GPa. Chez C. alliodora, caractérisé par des AMF extrêmes plus forts, les valeurs de E' tombent en dessous de 5 GPa pour des valeurs d'AMF comprises entre 20° et 35°.

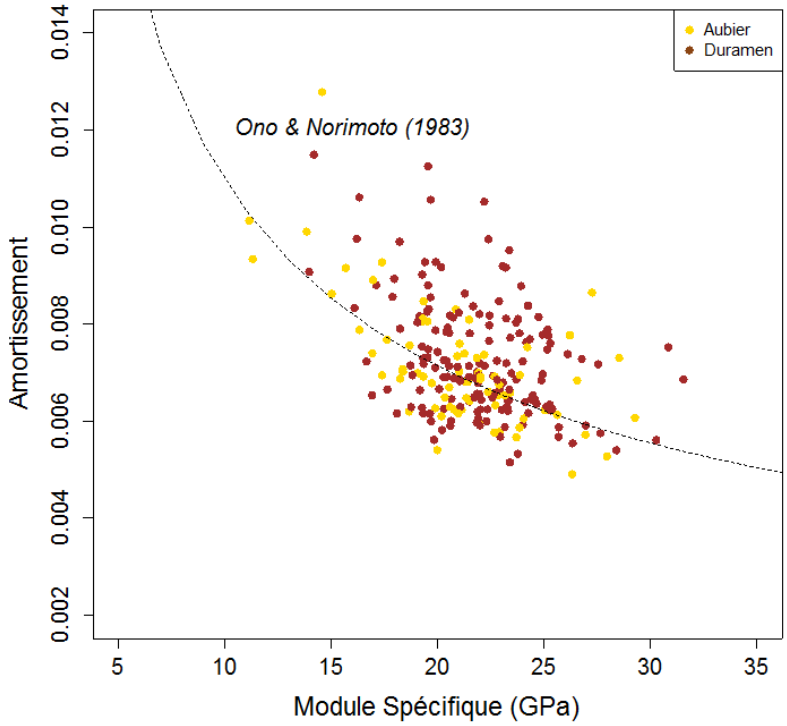


Figure 169 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez C. alliodora. Les traits pointillés noir représentent le modèle d'Ono&Norimoto (1993). La couleur des points correspond au type de bois (duramen ou aubier) comme indiqué en légende.

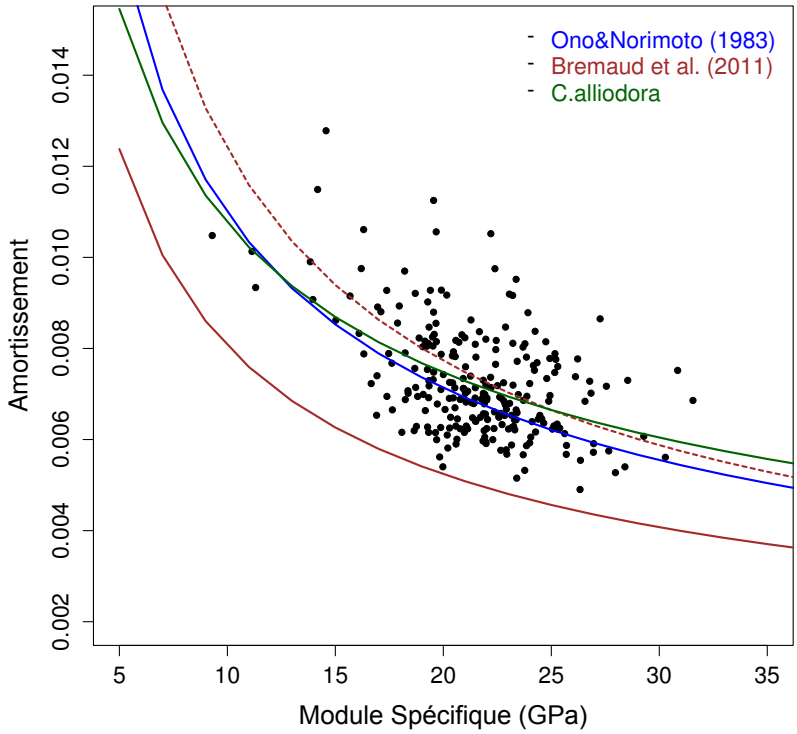


Figure 170 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez C. alliodora.
Le trait bleu représente le modèle d'Ono&Norimoto (1993). Les traits marron pleins et pointillés sont issus des travaux de Bremaud et al.(2011) et représentent respectivement les modèles associés aux essences dont le taux d'extractible est inférieur à 5 % et supérieur à 7 %. Le modèle ajusté aux observations pour C. alliodora est représenté en vert.

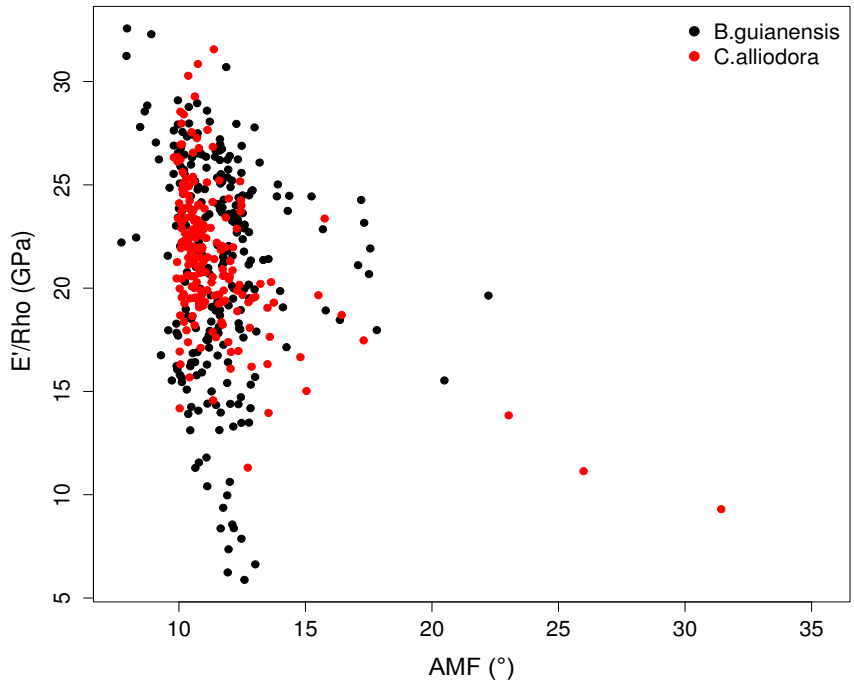


Figure 171 : Variations du module spécifique en fonction de l'AMF chez B. guianensis et C. alliodora.

3.3.2 – Comparaison des deux espèces

Le module d'élasticité moyen est plus fort chez B. guianensis que chez C. alliodora (16,1 contre 9,97 GPa respectivement). En module spécifique, les résultats sont toutefois plus proches (23.06 GPa chez B. guianensis et 20,94 GPa chez C. alliodora) (Figure 172). Cette observation est le résultat de la différence d'infradensité que l'on observe entre les deux espèces. B. guianensis est en effet plus dense en moyenne que C. alliodora (0,57 contre 0,45 respectivement). La valeur du module spécifique s'affranchit de l'effet densité et représente davantage la rigidité intrinsèque de la paroi cellulaire des fibres de bois. Si les deux espèces possèdent un module différent mais le même module spécifique, on peut donc en conclure qu'elles produisent des fibres de qualité proche, simplement plus épaisses chez B. guianensis que chez C. alliodora.

La variabilité du module d'élasticité est également plus grande chez B. guianensis. Cette différence s'explique par la présence de contrefil chez cette espèce. L'angle du fil impacte largement le module d'élasticité comme décrit précédemment et induit une variabilité plus forte sur les résultats.

Les résultats d'AMF comme d'amortissement sont proches chez les deux espèces, à la différence près que les résultats sont plus variables chez C. alliodora. Les individus échantillonnés pour cette espèce possèdent des taux de croissance contrastés, résultat de leur adaptation au milieu. La corrélation entre AMF et vitesse de croissance qui a été illustrée en Chapitre 2 explique cette plus grande variabilité : les espèces qui se sont développées très rapidement comme l'individu 3 présentent des résultats d'AMF très fort qui élargissent la gamme de variation des résultats.

L'ensemble des résultats moyens par individu et par espèce sont présentés en Tableau 17.

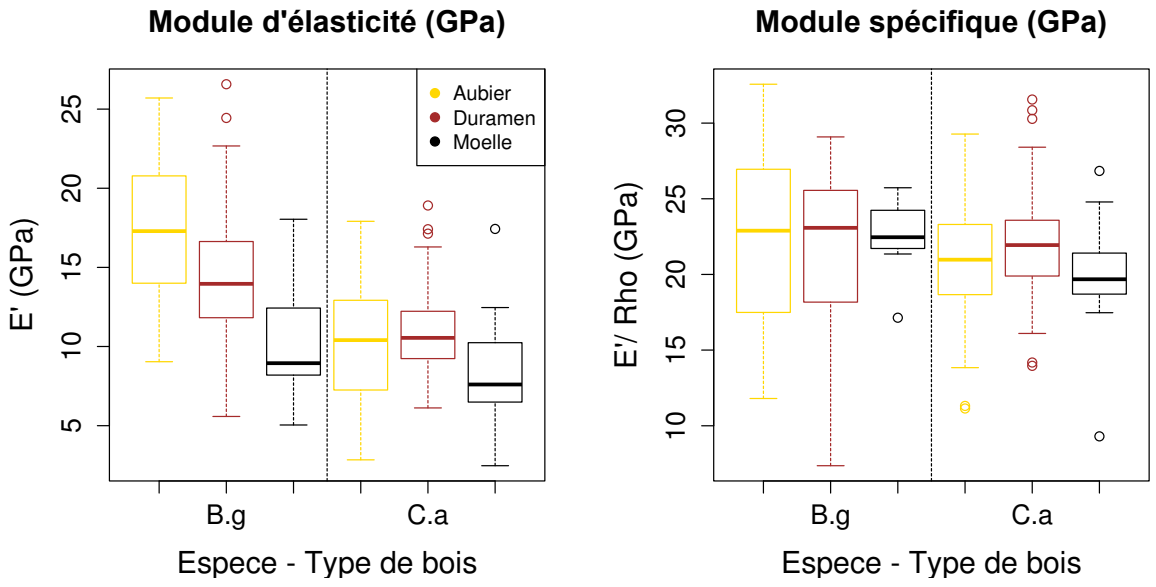


Figure 172: Influence du type de bois sur le module et le module spécifique chez B. guianensis et C. alliodora.

Tableau 17 : Comparaison des propriétés viscoélastiques moyennes par individu entre B. guianensis et C. alliodora. Les paramètres indiqués sont les suivants : E', module d'élasticité ; E'/ρ, module spécifique ; AMF : angle des microfibrilles ; Tan δ : amortissement.

B. guianensis

Individu	E'	E'/ρ	AMF	Tan δ
	GPa	GPa	°	x 10-3
1	-	-	-	-
2	13,24	23,81	9,44	0,73
3	28,51	27,00	9,80	0,53
4	13,84	24,53	13,29	0,61
5	14,57	23,12	11,32	0,66
6	12,97	22,50	12,05	0,71
7	15,99	23,36	11,62	0,65
8	15,57	21,06	10,44	0,70
9	13,39	19,15	12,64	0,72
Moyenne	**16,01**	**23,06**	**11,33**	**0,66**
CV (%)	**30,21**	**9,44**	**11,19**	**9,46**

C. alliodora

Individu	E'	E'/ρ	AMF	Tan δ
	GPa	GPa	°	x 10-3
1	9,90	21,24	10,84	0,70
2	9,00	19,96	11,28	0,73
3	4,69	16,19	16,46	0,87
4	10,01	21,04	10,99	0,71
5	9,95	19,39	13,21	0,64
6	10,68	22,50	10,70	0,61
7	10,92	21,47	10,71	0,76
8	12,19	21,81	11,60	0,84
9	12,33	25,21	10,55	0,70
Moyenne	**9,97**	**20,94**	**11,94**	**0,73**
CV (%)	**22,63**	**11,65**	**15,81**	**11,58**

3.3.3– Interprétation du gr*adient de module au sein de l'arbre chez les deux espèces*

Plusieurs études reportent l'existence d'un gradient de module au sein de l'arbre. Les études menées sur les résineux décrivent généralement un module croissant depuis le cœur jusqu'à l'écorce (Adamopoulos et al., 2007, Bendtsen&Senft, 1986 , Koponen et al., 2005 , McLean, 2008). Chez certains feuillus néanmoins, comme l'espèce tropicale Eperua falcata (wapa) originaire de Guyane française, il est possible d'observer le phénomène inverse, avec une décroissance du module d'élasticité selon le rayon (Thibaut et al., 2006). McLean et al. (2011) montrent que les conditions environnementales ont une forte influence sur ce gradient et qu'il peut être inversé selon les conditions de croissance des espèces et leur stratégie de croissance. Ils montrent chez trois espèces guyanaises (Eperua falcata, Carapa procera et Symphonia globulifera) que le sens du gradient du module d'élasticité est croissant lorsque les individus poussent en forêt primaire et qu'il s'inverse en plantation. Le bois est créé en fonction des contraintes environnementales imposé et répond à des besoins spécifiques, propres à chaque milieu :

- En milieu ouvert, les individus se développent en plein découvert et sont soumis à des stimulations mécaniques dues au vent. Cordero (1999) montre par exemple que la rigidité des jeunes tiges de Cecropia schreberiana est fortement corrélée aux régimes de vent Il privilégiraient donc leur croissance en diamètre pour augmenter l'inertie de leur tronc, soit la résistance en flexion. Malgré tout, cette inertie augmente aussi la rigidité du tronc alors que les arbres doit également être flexibles pour se

mettre dans le sens du vent. Le compromis trouvé ici peut être d'augmenter leur croissance en diamètre tout en faisant diminuer la rigidité de leur structure en augmentant l'angle des microfibrilles, ce qui augmente aussi la déformation maximale avant rupture.

- En forêt primaire, les espèces ne sont pas exposées au vent mais la compétition pour la lumière est importante. L'objectif est de pousser au maximum en hauteur pour atteindre une trouée lumineuse. Chez le pin radiata (Pinus radiata) en Nouvelle Zélande par exemple, l'augmentation du niveau de compétition dans les plantations s'accompagne d'une augmentation de la rigidité des fûts (Waghorn et al., 2007). Pour atteindre la lumière les arbres peuvent également favoriser leur croissance en hauteur. Malgré tout, cette allure élancée les rend plus sensibles aux risques de flambement. Une stratégie pour parer à ce risque peut être la mise en place de cernes plus étroits, plus denses, et d'un faible angle des microfibrilles pour augmenter leur rigidité.

C. alliodora et B. guianensis présentent toutes deux un gradient positif du module d'élasticité depuis la moelle jusqu'à l'écorce. Cette caractéristique est bien en accord avec le type de milieu dans lequel elles se développent. Ces essences poussent dans des zones anthropisées et/ou ouvertes et sont exposées au vent. Chez C. alliodora, dont les individus sont plus contrastés, on peut citer l'exemple de l'individu 3. Cet individu est celui dont la croissance est la plus forte, indiquant que les conditions de croissance étaient favorables à son développement. C'est l'arbre dont le module spécifique à cœur est le plus faible parmi tous les individus (16,19 GPa). A l'inverse, les arbres ayant poussé dans des zones de plus forte compétition ont un module à cœur plus fort, même si le sens du gradient est conservé.
Chez B. guianensis, les individus semblent avoir poussé dans des conditions plus comparables et ne présentent pas de différences aussi marquées que chez C. alliodora au niveau du module. Néanmoins, le plus gros arbre de bagasse issu de l'échantillonnage (individu 9) a poussé aux abords de la même piste, soit sensiblement au même moment, que d'autres individus de B. guianensis dont le diamètre n'est pas aussi fort. Cet arbre a donc très probablement bénéficié d'un espace plus propice à son développement, soit un espace plus ouvert. C'est également l'individu dont le module spécifique est le plus faible à cœur parmi l'ensemble de l'échantillonnage. L'individu 3 de B. guianensis présente au contraire un module plus élevé que les autres. Cet individu est le seul qui présente des pourritures à cœur, résultat de blessures antérieures. Cet arbre semble avoir poussé dans un environnement plus contraignant que les autres et a subi des traumatismes jeune. Le bois mis en place par cet arbre, qui est plus rigide que celui des autres individus, peut également être mis en lien avec les conditions de croissance.

Le module d'élasticité est donc plus faible chez les individus ayant poussé rapidement, et le gradient selon le rayon est bien croissant chez tous les individus échantillonnés. Ces observations valident le fait que le module d'élasticité est déterminé en fonction des conditions de croissance et représente un outil efficace pour permettre à l'arbre d'adapter sa stratégie de croissance à son milieu.

4. Durabilité

4.1 – Methodologie

4.1.1 – Echantillonnage

Le protocole des essais de durabilité naturelle des bois en relation aux attaques fongiques est basée sur la norme européenne CEN/TS 15083-2. Pour chaque individu, une planche diamétrale issue du billon prélevé à la base du tronc (Figure 127) est utilisée pour l'analyse de la durabilité naturelle du bois. Les échantillons sont usinés selon le plan de coupe illustré en Figure 173 au sein de trois zones, correspondant chacune à un stade de duraminisation :

- Aubier, manchon externe proche de l'écorce: absence de métabolites de duraminisation ;
- Duramen externe, manchon intermédiaire au contact de la transition aubier/duramen : métabolites récemment déposés ;
- Duramen interne, noyau central, proche de la moelle : métabolites plus anciens.

Pour l'individu 3 de C. alliodora ne possédant pas de duramen, les deux zones échantillonnées sont l'aubier et la moelle (echantillons de part et d'autre du centre).

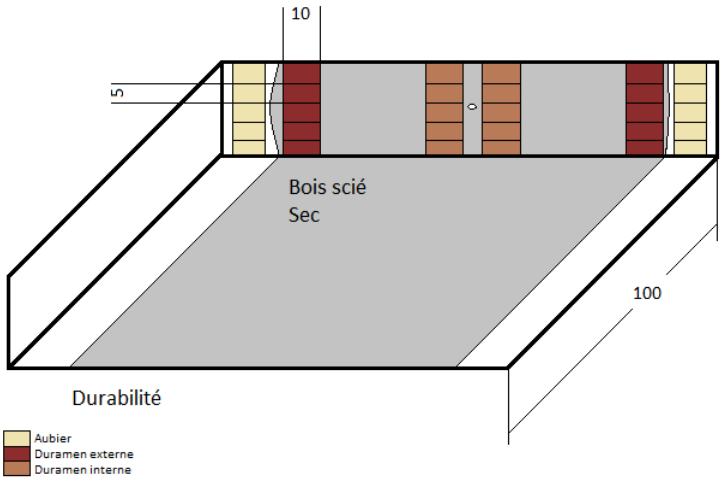


Figure 173: Plan de découpe des échantillons de durabilité à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. Les échantillons sont découpés dans l'aubier (en beige), le duramen externe (en marron foncé) et le duramen interne (marron clair).

4.1.2 – Préparation du matériel biologique

Les échantillons sont référencés selon l'individu et la zone (aubier, duramen interne, duramen externe), avec 18 réplicats par zone. Après 72 h de séchage en étuve à 103°, la masse anhydre des échantillons est pesée et servira de masse de référence pour les prochaines étapes. Les échantillons sont ensuite répartis dans des bacs étanches contenant chacun 20 kg de sol forestier prélevé à la station de recherche de Pointe Combi (commune de Sinamary), constituant le milieu de culture de l'étude. Deux litres d'eau sont versés dans les bacs pour obtenir un

seuil d'humidité initial équivalent à 95% de la saturation en eau du sol pour chacun d'entre eux. Les 54 échantillons correspondant à chaque individu sont disposés dans un même bac de la façon suivante : les échantillons sont alignés selon 6 colonnes correspondant au mois de prélèvement et plantés aux trois quarts dans le milieu de culture. Six échantillons de Yayamadou (Virola surinamensis), bois blanc peu durable utilisé ici comme témoin permettant de contrôle la virulence de la microflore du sol, sont uniformément répartis entre les échantillons (Figure 174). Ces témoins sont des indicateurs de l'activité fongique des différents bacs. Un plan est établi pour chaque bac, indiquant la position précise de chaque échantillon. Ce plan permettra d'identifier les échantillons lors des prélèvements successifs, même si leur état de dégradation ne permet plus de lire leur numéro de référence.

4.1.4 – Mesure de la durabilité

Chaque mois à partir de la mise en culture, 3 échantillons par zone, soit 9 échantillons par individu, et un témoin de Yayamadou sont prélevés dans chacun des bacs. 500 ml d'eau sont ensuite versés dans les bacs pour maintenir leur niveau d'humidité.

Lors du prélèvement, les échantillons sont identifiés puis disposés dans des casiers de rangement sur mesure. Les échantillons sont lavés à l'eau chaude pour retirer tout excédent de terre puis séchés à nouveau pendant 72 h en étuve à 103°. La différence avec la masse de référence permet de calculer la perte de masse relative au nombre de mois au contact du sol forestier, due à la dégradation du bois par les agents fongiques de la microflore du sol.

La dégradation des éprouvettes de yayamadou permet d'estimer l'activité de chacun des bacs.

Le test de Kruskal Wallis indique que les différents bacs sont peu différents (p-value respectives de 0,822 et 0,5612 pour les bacs correspondant aux individus de C. alliodora et B. guianensis respectivement). Le test de Tukey indique que les dégradations des témoins de Yayamadou dans chacun des bacs ne sont pas significativement différentes (Figure 175). La variabilité des résultats propre à chaque bac est égale à la variabilité observée entre ceux-ci. Les résultats obtenus pour tous les individus peuvent donc être analysés en considérant que chacun d'entre eux a été testé dans des conditions similaires.

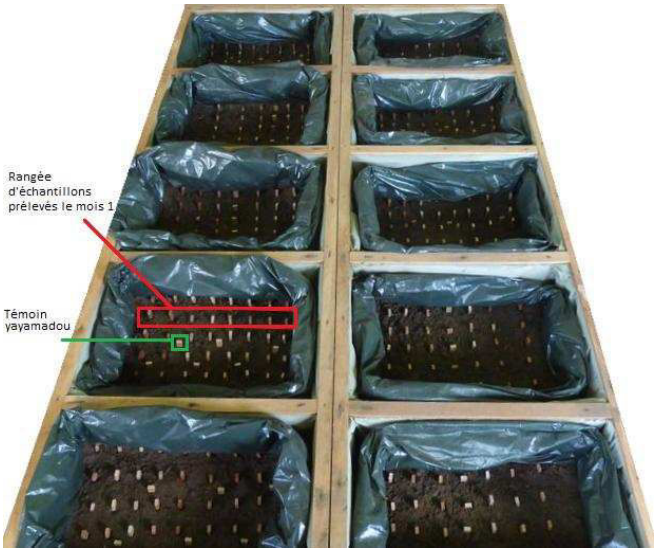


Figure 174: Disposition des échantillons au sein des bacs de culture.
Les échantillons issus du même individu sont plantés dans le sol forestier du même bac. Chaque rangée d'échantillons correspond à un mois de prélèvement. Les échantillons de Yayamadou sont répartis uniformément parmi les échantillons de B. guianensis ou C. alliodora. La disposition de tous les échantillons est indiquée sur chaque bac.

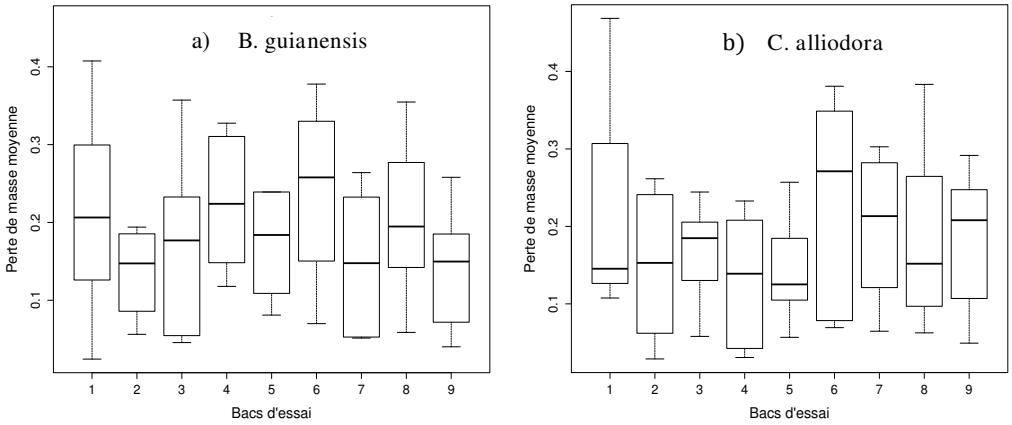


Figure 175 : Variabilité de la perte de masse à 6 mois des échantillons témoin de yayamadou dans chaque bac. (1=100% de perte de masse). Ces échantillons représentent l'activité fongique du milieu de culture propre à chaque individu pour les échantillons de B. guianensis (à gauche) et de C. alliodora (à droite). Le test de Tukey indique qu'aucun des groupes n'est significativement différent des autres.

4.2 - Résultats

4.2.1 – Bagassa guianensis

L'évolution de la perte de masse en fonction du temps dépend du type de bois. Les profils de variation propres à chaque type de bois sont similaires pour tous les individus (Figure 176).

Dans l'aubier, la perte de masse moyenne à 6 mois est de 18,47 %. Seuls les deux premiers individus échantillonnés appartenant au même site de prélèvement ont perdu moins de 15 %. Les individus 3 et 6 sont à l'inverse ceux dont la perte de masse à 6 mois est maximale dans l'aubier, atteignant respectivement 28,01 % et 24,98 %.

Dans le duramen externe, la perte de masse moyenne à 6 mois est de 7,45 %, soit 2,5 fois inférieure à celle de l'aubier et les résultats de durabilité sont moins variables (coefficient de variation de 17,12 % contre 28,10 % dans l'aubier). Pour tous les individus, la perte de masse à 6 mois est inférieure à 10 % dans cette zone. Les valeurs minimales correspondent aux individus 1, 2 et 5.

Dans le duramen interne, incluant la moelle, la perte de masse moyenne à 6 mois est proche de celle du duramen externe (7,68 %) mais les résultats sont plus variables selon les individus (coefficient de variation de 29,36 %). Les individus sont significativement différents selon le test de Tukey pour cette zone uniquement (Test de Kruskal Wallis pour l'aubier, le duramen externe et le duramen interne de 0,48, 0,69 et 0,003 respectivement ; résultats du test de Tukey pour le duramen interne présenté en Figure 177). Le détail des résultats obtenus pour tous les individus est présenté en Tableau 18.

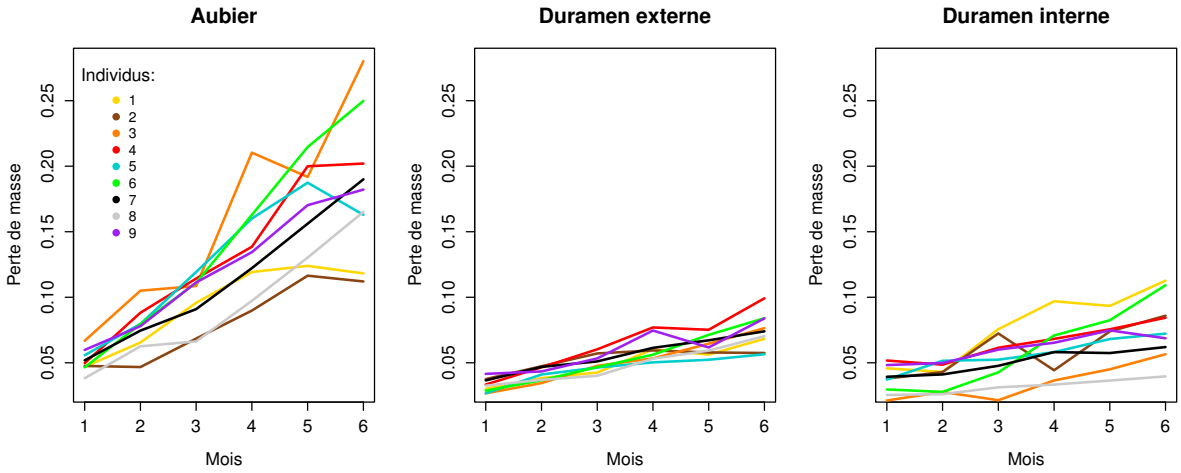


Figure 176: Profil des pertes de masses mensuelles moyennes par individu selon le type de bois chez B. guianensis. La couleur de chaque ligne correspond à un individu comme indiqué en légende.

Tableau 18 : Pertes de masse moyennes à 6 mois par individu selon le type de bois chez B. guianensis. (A : aubier ; D.ext : duramen externe ; D.int : duramen interne ; y : témoins de Yayamadou) Les moyennes et les coefficients de variation (CV = écart-type/moyenne) propres à chaque zone sont indiqués en bas du tableau.

Individu	Pertes de masse à 6 mois			
	A	D.ext	D.int	(Y)
	%	%	%	%
1	**11,82**	**6,83**	**11,27**	40,75
2	**11,20**	**5,75**	**8,59**	19,40
3	**28,01**	**7,64**	**5,65**	35,72
4	**20,20**	**9,92**	**8,44**	31,05
5	**16,29**	**5,65**	**7,22**	46,09
6	**24,98**	**8,40**	**10,91**	37,78
7	**19,00**	**7,40**	**6,20**	26,40
8	**16,51**	**7,03**	**3,96**	35,48
9	**18,21**	**8,39**	**6,87**	18,51
Moyenne (%)	**18,47**	**7,45**	**7,68**	**32,35**
CV (%)	**28,10**	**17,12**	**29.36**	**27,38**

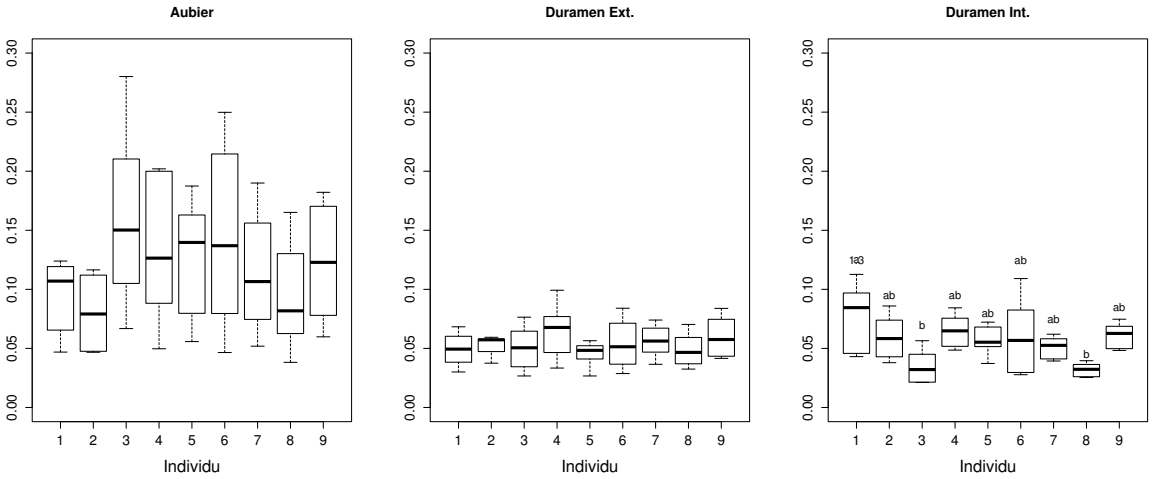


Figure 177: Coefficient de variabilité de la perte de masse à 6 mois en fonction des individus et du type de bois chez B. guianensis.
De gauche à droite : aubier, duramen externe, duramen interne. Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents. Pour l'aubier et le duramen externe, le test de Tukey indique qu'aucun groupe n'est différent des autres.

4.2.2– Cordia alliodora

Les résultats varient en fonction du type de bois et des individus (Figure 178). Les profils de variation sont proches selon le type de bois, excepté pour deux individus qui sortent de la tendance générale : l'individu 1 et l'individu 6, dont les pertes de masse dans l'aubier et le duramen sont respectivement 2,5 et 2,8 fois supérieures aux moyennes enregistrées pour tous les individus. Les pertes de masses à 6 mois dans l'aubier et dans le duramen interne valent respectivement 22,52 % et 14,13 % pour l'ensemble des individus et 17,3 % et 9,83 % en retirant les individus 1 et 6, dont les profils sont singuliers vis-à-vis du reste de l'échantillonnage. La dégradation des échantillons dans le duramen interne est plus élevée et plus variable que dans le duramen externe. Dans le duramen externe les profils de variation sont tous similaires selon les individus. La perte de masse moyenne à 6 mois est de 7,58 %. Les individus 5 et 7 présentent les dégradations les plus faibles avec 3,85 et 4,02 % de perte de masse moyenne à 6 mois. Les résultats propres à chaque individu ne sont pas significativement différents dans le duramen externe selon le test de Tukey (Test de Kruskal Wallis pour l'aubier, le duramen externe et le duramen interne de 0,12, 0,09 et 0,026 respectivement ; résultats du test de Tukey pour l'aubier et le duramen interne présenté en Figure 179). Les pertes de masses moyennes à 6 mois de tous individus sont détaillées en Tableau 19.

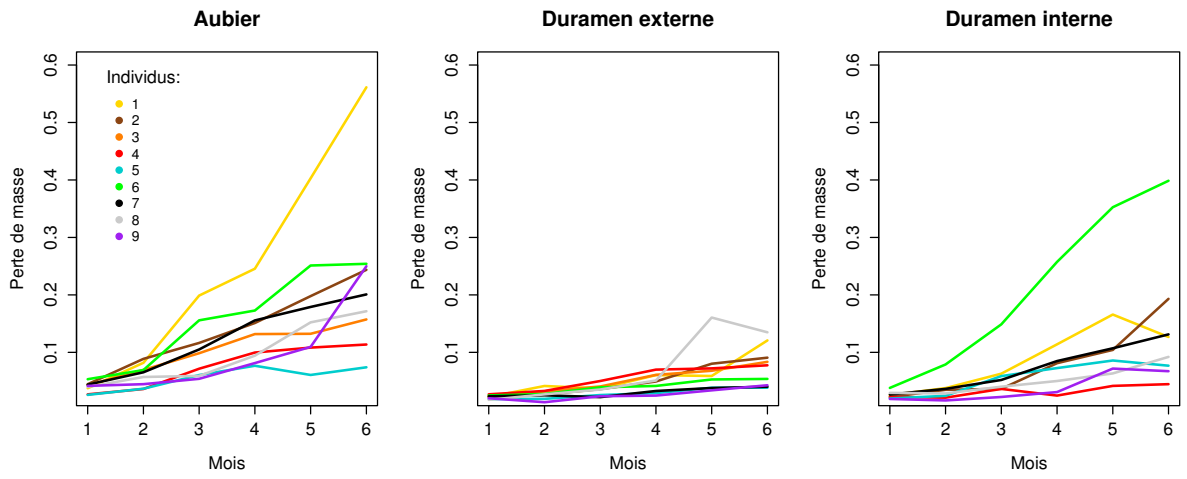


Figure 178: Profil des pertes de masses mensuelles moyennes par individu selon le type de bois chez C. alliodora. La couleur de chaque ligne correspond à un individu comme indiqué en légende.

Tableau 19 : Pertes de masse moyennes à 6 mois par individu selon le type de bois chez C. alliodora. (A : aubier ; D.ext : duramen externe ; D.int : duramen interne ; y : témoins de yayamadou) Les moyennes et les coefficients de variation (CV= écart-type/moyenne) propres à chaque zone sont indiqués en bas du tableau.

Individu	Perte de masses à 6 mois			
	A	D.ext	D.int	(Y)
	%	%	%	%
1	56,13	12,08	12,67	-
2	24,37	9,07	19,31	26,15
3	15,73	-	8,35	24,44
4	11,37	7,75	4,46	20,80
5	7,40	3,85	7,68	25,70
6	25,41	5,38	39,86	38,09
7	20,09	4,02	13,13	30.27
8	17,16	13,49	9,21	38,33
9	24,99	4,27	6,73	24,74
Moyenne (%)	22,52	7,58	14.13	28,56
CV (%)	58,86	44,04	75,32	21,26

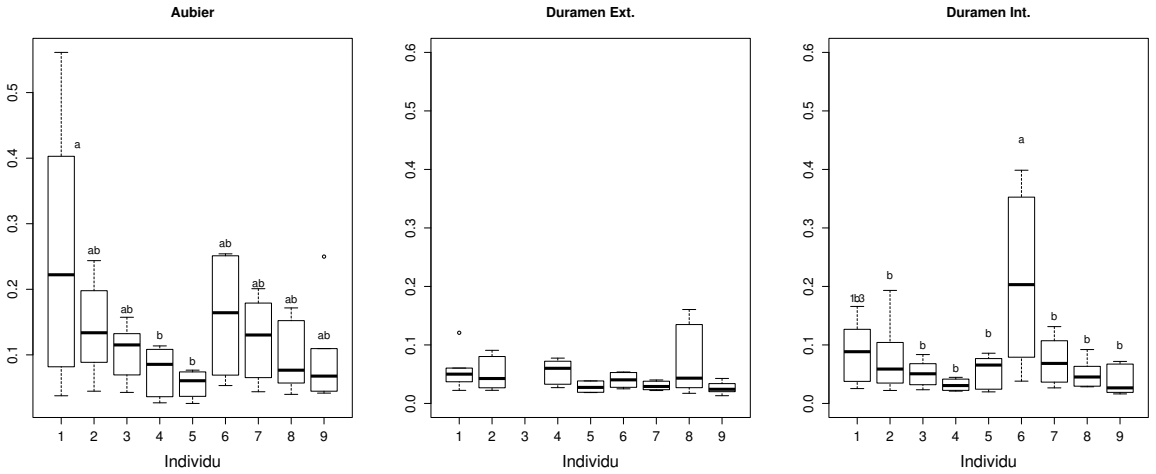


Figure 179: Coefficient de variabilité de la perte de masse moyenne à 6 mois en fonction des individus de C. alliodora selon type de bois.
Les lettres attribuées à chaque boîte à moustache correspondent aux lettres résultantes du Test de Tukey. Deux groupes possédant la même lettre sont apparentés alors que deux groupes dont la lettre est différente sont significativement différents. Pour le duramen externe, le test de Tukey indique qu'aucun groupe n'est différent des autres.

4.3 - Discussion

4.3.1 – Comparaison des deux espèces

La comparaison des résultats obtenus pour les deux espèces montre que la variabilité des résultats est plus forte chez C. alliodora que B. guianensis pour chacune des trois zones testées (Figure 180). Les valeurs moyennes de dégradation de l'aubier sont très proches pour les deux espèces (médianes respectives de 19,3 % et 19,8 % pour B. guianensis et C. alliodora). La perte de masse médiane des échantillons de duramen externe est plus faible chez C. alliodora que chez B. guianensis. Cependant la variabilité des résultats y est plus forte. Chez C. alliodora, la dégradation des éprouvettes est plus forte dans le duramen interne que dans le duramen externe. Chez B. guianensis, les pertes de masse à 6 mois sont très proches dans les deux zones et moins variables. Enfin chez B. guianensis, il n'y a pas d'individus sortant clairement de la tendance générale. Pour C. alliodora à l'inverse, les individus 1 et 6 ont un comportement très différent des autres, dans l'aubier et le duramen interne, avec des profils de dégradation très élevés en comparaison aux autres individus.

La durabilité d'une essence est liée à la quantité mais aussi à la qualité de ses composés secondaires. Ces molécules sont caractérisées par une large variabilité qualitative et quantitative chez les feuillus, et plus particulièrement chez les essences tropicales (Cornwell et al., 2009). Cette variabilité est à l'origine de la diversité des comportements observés face aux attaques fongiques et aux attaques d'insectes selon les espèces. La résistance à la dégradation du bois de cœur est une caractéristique acquise lors de la duraminisation (Taylor et al., 2002). Les deux espèces étudiées confirment cet état de fait : en effet pour B. guianensis comme C. alliodora, les dégradations observées dans le duramen sont très inférieures à celles mesurées dans l'aubier (les dégradations mesurées dans le duramen chez B. guianensis et C. alliodora valent respectivement 40,3 % et 33,7 % des dégradations observées dans l'aubier).

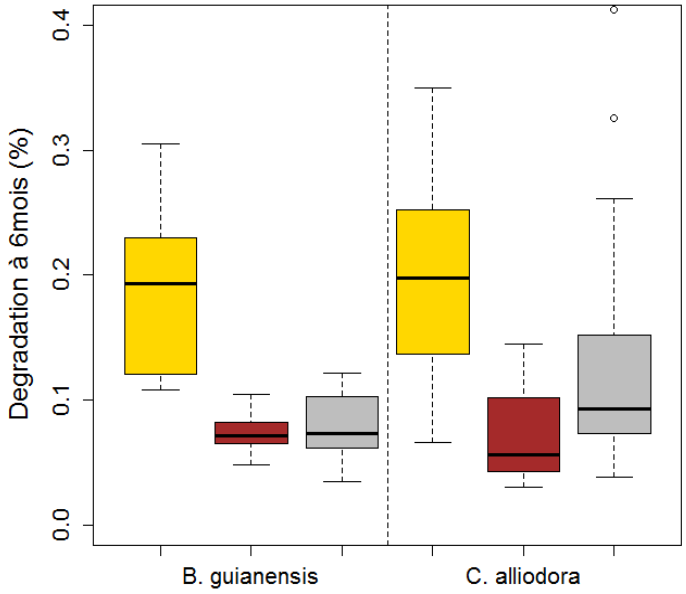


Figure 180: Influence du type de bois sur la durabilité chez B. guianensis et C. alliodora selon le type de bois.

4.3.2 – Efficacité des composés secondaires

La durabilité d'une essence ne dépend pas uniquement du taux d'extractibles mis en place pendant la transformation de l'aubier. D'autres éléments entrent en compte dans le processus de défense d'une espèce. Nadine Amusant identifie trois stratégies de protection parmi plusieurs espèces tropicales (Amusant et al., 2014) :

- Le Boco (Bocoa prouacensis Aublet), qui malgré un taux d'extractible moyen, possède une excellente durabilité avec très peu de perte de masse dans l'aubier et le duramen (respectivement 7,5 % et 2 % après 5 mois d'essais) grâce à des composés bioactifs fongicides très efficaces qui présentent une forte liaison avec les cellules de la paroi cellulaire ;
- L'Inga (Inga alba (Sw.) Wild) possède un faible taux d'extraits dans l'aubier comme dans le duramen et une faible densité. Malgré tout, la dégradation de ses tissus reste comparable aux essences usuelles grâce à l'action de molécules antifongiques et à son écorce composée de polyphenols reconnus pour leur activité antifongique ;
- Enfin le Wacapou (Vouacapa americana Aublet) possède un très fort taux d'extraits dans le duramen (17,5 %) et reste pourtant moins durable que les deux premières essences. Cette caractéristique s'explique par le fait que la forte production d'extraits nécessite une grande quantité de matériel de réserve dans l'aubier dont des sucres, qui favorisent la colonisation des tissus par les champignons. La durabilité de cette essence est assurée par un procédé de synergie entre plusieurs composés, qui permettent au duramen d'être trois fois plus résistant que l'aubier. Cette stratégie avait déjà été observée chez le Wapa (Eperua falcata) par (Rodrigues et al., 2009).

En se basant sur ces trois exemples, il est possible d'émettre plusieurs hypothèses quant à la stratégie de protection des deux espèces d'étude. Les extractions des échantillons d'aubier et de duramen chez B. guianensis ont permis de montrer que le taux d'extraits valait respectivement 12 % et 3 % en moyenne dans le duramen et dans l'aubier. Mariana Royer a montré lors de sa thèse que les extraits de cette espèce étaient majoritairement composés de stilbènes (Royer, 2008). Selon Schultz et al. (1990), cette famille chimique joue un rôle prépondérant dans la durabilité naturelle, et surtout grâce à la bioactivité des oxyresveratrol. Royer montre néanmoins que l'oxyresveratrol n'est pas le composé le plus actif : la moracine l'est davantage. Mais c'est uniquement grâce à un mécanisme de synergie entre ces composés que le duramen de B. guianensis montre si peu de dégradations. Mariana Royer décrit cette essence comme l'exemple d'un excellent cocktail protecteur pour un nombre modéré de métabolites actifs et inactifs. En ce sens, cette espèce est semblable au cas du Boco décrit par Amusant, mais possède aussi une ressemblance avec le cas du Wacapou quant à la synergie des composés secondaires.

Peu d'études se sont interessées à la composition chimique du duramen de C. alliodora à l'exception des travaux de Manners et Jurd (1977), qui ont permis l'identification de métabolites secondaires de la famille des terpénoïdes, molécules proches des stilbénoïdes identifiés chez B. guianensis. Les niveaux de dégradation observés chez C. alliodora selon les différents tissus sont effectivement similaires à ceux observés chez B. guianensis, avec des différences de dégradation entre aubier et duramen proches, ce qui laisse imaginer que les deux espèces possèdent des stratégies de défense comparables. Malgré tout la durabilité du duramen interne, proche de la moelle, est plus variable et plus faible en moyenne chez C. alliodora. Cette information permet de comparer la longévité des composés secondaires des deux espèces : les extraits de B. guianensis semblent donc se dégrader moins rapidement que ceux de C. alliodora, dont l'activité après plusieurs années est notablement diminuée chez certains individus. On peut faire l'hypothèse que les extraits de B. guianensis sont plus fortement fixés à la paroi cellulaire ou plus durables que chez C. alliodora. Une limite à cette hypothèse reste l'âge assez faible des individus prélevés. Il serait nécessaire d'effectuer une analyse similaire sur de plus gros arbres pour valider ce point.

4.3.3 – Utilisation potentielle

En fonction des résultats de cette analyse, la durabilité naturelle de chaque type de bois de ces deux essences peut être classée selon la norme CEN/TS 15083-2, qui utilise les mêmes protocoles expérimentaux, en fonction des critères détaillés en Tableau 20. Chez B. guianensis, le duramen interne comme externe appartient à la classe 1 et est considéré comme « très durable » et l'aubier est classé comme « durable ». Chez C. alliodora, le duramen externe est lui aussi classé comme « très durable » mais le duramen interne est seulement « durable ». Enfin l'aubier de C.alliodora appartient à la classe 3 et est donc « modérément durable » contrairement à B. guianensis.

A l'exception du bois de cœur de C. alliodora dont la dégradation présente une trop grande variabilité, le duramen des deux espèces peut être utilisé en construction en extérieur.

Tableau 20 : Classes de durabilité naturelle des bois en relation aux attaques fongiques basées sur la norme européenne CEN/TS 15083-2.

Classe de durabilité	*Description*	*x = % de perte de masse médiane*
1	*Très durable*	$x \leq 10$
2	*durable*	$10 < x > \leq 20$
3	*Modérément durable*	$20 < x \leq 45$
4	*Peu durable*	$45 < x \leq 80$
5	*Non durable*	$x > 80$

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. Bagassa guianensis et Cordia alliodora : un modèle de développement optimal

Bagassa guianensis et Cordia alliodora possèdent un type de développement peut décrit jusqu'ici, à la frontière entre deux schémas classiques. Leur stratégie de croissance est divisée en deux phases dont la première, allouée à la croissance, se calque sur le modèle des pionnières, et la seconde, dédiée à la longévité cette fois, est plus proche du modèle des espèces d'ombre.

Les espèces d'ombre, ou sciaphiles, se développent lentement (Oldeman, 1974) et le bois qu'elles produisent est davantage conçu pour résister à la forte compétition qu'il ne favorise la croissance. Par définition, ces espèces sont capables de pousser à l'ombre et donc la nécessité d'atteindre rapidement une trouée lumineuse est mineure devant celle de prévenir les risques mécaniques. Une fois établies, les espèces d'ombre possèdent une stabilité structurelle et une durabilité qui leur confère une grande longévité, et maintiennent leur posture sur de nombreuses années au sein de la canopée. Leur type de développement les rend néanmoins vulnérables à plusieurs types de situations : la tige est peu flexible et une exposition à de forts régimes de vents entraîne souvent la casse ou le déracinement (Laurance&Curran, 2008); leur système physiologique est adapté aux milieux non exposés ce qui les empêche de pousser en milieu ouvert. A l'inverse, les espèces pionnières, ou héliophiles, se développent très rapidement. Le bois qu'elles mettent en place est conçu dans l'objectif de favoriser l'accroissement de l'arbre au détriment de sa sauvegarde. Les pionnières sont des espèces de lumière, intolérantes à l'ombre, qui nécessitent un apport important en énergie lumineuse pour pouvoir se développer. Pour cette raison, la croissance est une condition essentielle à leur survie car en zone ouverte, la compétition pour la lumière est importante et il est vital de se positionner au sein d'une trouée lumineuse avant les autres. La nécessité d'assurer la pérennité de la structure est ici mineure devant celle de croitre plus vite que les individus environnants. Mais comme pour les espèces d'ombre, la stratégie de croissance des pionnières les rend vulnérables dans plusieurs situations : leur intolérance à l'ombre ne permet leur installation que dans des zones anthropisées, ouvertes par l'homme, ou au sein de trouées forestières (chablis), mais ne permet pas leur développement en forêt primaire dense ; le développement de leur couronne une fois arrivée à maturité représente une charge que leur structure légère n'est pas capable de supporter et ne permet pas le développement de gros arbres.

Bagassa guianensis et Cordia alliodora sont au croisement de ces deux grandes stratégies écologiques, et tirent profit des avantages de chacun de ces deux modèles extrêmes. Elles se développent en pleine lumière et empruntent donc aux pionnières leur stratégie de croissance pour atteindre rapidement une position dominante au sein du peuplement forestier leur permettant de capter un maximum d'énergie lumineuse. Mais contrairement aux pionnières, Bagassa guianensis et Cordia alliodora semblent être prévoyantes : plus elles se développent, plus elles assurent leurs arrières. Elles mettent en place lors de chaque poussée successive un type de bois

spécifique, qui leur permet de supporter leur volume croissant. Leur bois s'apparente de plus en plus à celui des espèces d'ombre au fur et à mesure de leur développement. Enfin, une fois établies dans la canopée, elles s'installent durablement, mettent en place leur fourche principale et leur houppier se développe. A partir de cet instant, la production de matière ligneuse est plus régulière et le bois formé possède les propriétés que l'on connait des espèces d'ombres. Cette technique permet aux deux espèces de poursuivre leur développement, sans toutefois faire les frais de leur croissance juvénile rapide. En ce sens, nous qualifierons Bagassa guianensis et Cordia alliodora de « pionnières longévives », un modèle écologique hybride entre les espèces pionnières et les espèces tolérantes. Un tel dévelopement est rendu possible grâce à leur position dominante au sein du peuplement et au fort gradient d'infradensité croissant depuis la moelle jusqu'à l'écorce observé pour les deux espèces, spécificité également observée chez le teck (Tectona grandis) (Thibaut, et al., 1997) dont les capacités de croissance sont reconnues. La bagasse et le cèdre sam, qui depuis l'état de pionnières prennent progressivement la teinte des espèces sciaphiles, se fondent dans le décor en toute situation : en milieu ouvert parmi les espèces de pleine lumière puis en forêt secondaire plus fermée parmi les grands arbres.

A Saül, on observe que les individus de bagasse et de cèdre sam colonisent les mêmes espaces que les bois canon, espèces du genre Cecropia considérées comme pionnières par excellence. Les trois genres cohabitent au sein des jeunes peuplements et se développent en parallèle selon le mode de fonctionnement des pionnières. Dans les zones de forêts secondaires plus âgées, les bois canon ont disparu alors que l'on trouve encore des individus de bagasse et de cordia parmi les gros arbres. L'existence d'individus de plus d'un mètre de diamètre à Paracou pour la bagasse (36 m de hauteur, 120 cm de diamètre) et au mont Galbao pour le cèdre sam (58 m de hauteur, 180 cm de diamètre au-dessus des contreforts) justifie l'utilisation du qualificatif « longévif » pour ces deux espèces pionnières d'origine et prouve qu'elles sont capables d'atteindre d'aussi gros diamètre que les espèces tolérantes (Figure 181).

La stratégie de croissance singulière de la bagasse et du cèdre sam leur confère cette habileté exceptionnelle. Ce grand écart entre deux modèles écologiques illustrant chacun un des versants du compromis existant entre croissance et pérennité montre que croitre vite et bien ne sont pas nécessairement deux notions antagonistes. L'existence de cas transitoires tels que ceux-ci rappelle qu'il est illusoire de penser que nous sommes capables de catégoriser l'ensemble des espèces selon quelques archétypes. Déjà en 1974, Oldeman avançait la même conclusion : « les modèles arborescents ne représentent nullement des «casiers» dans lesquels tout arbre peut être rangé. Il s'agit au contraire de points de repère dans un domaine plus ou moins continu de formes arborescentes, et il existe des cas de transition entre ces points ». Notre définition actuelle des modèles écologiques doit être davantage nuancée si elle veut prétendre décrire la diversité des stratégies de croissance des différentes espèces d'arbres, remarque qui s'avère être d'autant plus vraie en milieu tropical.

La capacité d'adaptation dont font preuve les deux espèces n'est possible que grâce à l'ajustement constant du matériel de construction produit au fur et à mesure du développement. Cette caractéristique implique l'existence de gradients importants au sein de l'arbre vis-à-vis des propriétés du bois. Ces performances sont également favorisées par des techniques spécifiques permettant à la fois le contrôle de la trajectoire et la consolidation du

tronc tels que le bois de tension et le contrefil chez la bagasse ou bien l'excentrement et la mise en place de contreforts chez le cèdre sam. Tous ces éléments contribuent à la variabilité des propriétés observées au sein des individus échantillonnés.

Figure 181 : Identification de gros individus C. alliodora et de B. guianensis en forêt primaire.
a) et c) individu de Cordia alliodora identifié sur le Mont Galbao à proximité du village de Saül (58 m de haut et 180 cm de diamètre au-dessus des contreforts). b) et d) individu de Bagassa guianensis présent sur les parcelles expérimentales de Paracou, à proximité de la commune de Sinnamary (36 m de haut et 120 cm de diamètre).

2. Décrire pour mieux comprendre

Etudier une caractéristique du bois spécifique sans prendre en considération les autres est difficilement envisageable. En raison de la structure complexe de ce matériau, la quasi-totalité des paramètres utilisés pour en définir le comportement et en estimer la qualité sont interdépendants. Le comportement final d'un échantillon est fonction de la variabilité de chaque propriété mais aussi de l'influence des unes sur les autres. Pour caractériser une espèce avec précision il est donc nécessaire de réaliser tout un ensemble de mesures, et d'en dimensionner chacune dans le but de permettre la comparaison entre tous les traits. Une multitude de travaux ont permis de constituer la connaissance que l'on a aujourd'hui des liens existants entre ces propriétés et de nombreuses interactions sont désormais considérées comme état de fait grâce à ces expériences. Cet effort de recherche a non seulement cherché à caractériser l'existence de ces liens mais aussi à les expliquer et rendre compte de leur sens physique. Ainsi aujourd'hui, on est par exemple capable d'expliquer précisément pourquoi la densité influence les valeurs de module d'élasticité ou de retrait. De la même façon, la mise en évidence d'une grande diversité d'extraits naturels à l'activité fongicide à priori variable a permis d'expliquer les différences de durabilité naturelle observées entre les espèces.

La caractérisation simultanée de nombreux traits du bois menée ici pour la bagasse et le cèdre sam permet d'ajouter une nouvelle pierre à l'édifice en matière de connaissance vis-à-vis du matériau bois et des adaptations potentielles d'une espèce aux conditions environnementales :

- Des nouveautés vis-à-vis des propriétés du bois ont été mises en évidence comme la présence d'extraits qui jouent au premier ordre sur le retrait chez la bagasse ;
- Les observations ont montré le lien existant entre stade de développement et gradient d'infradensité dans l'arbre chez les deux espèces ;
- L'étude du contrefil chez la bagasse, caractère répandu en milieu tropical et pourtant peu connu jusqu'ici, a permis de lui attribuer un rôle adaptatif jusqu'ici peu considéré : celui de renfort mécanique pour le tronc ;
- Les résultats viennent aussi étoffer la discussion quant à d'autres relations déjà connues mais peu illustrées dans la littérature telles que l'influence de l'angle du fil sur les propriétés mécaniques, le lien entre vitesse de croissance et AMF, les stratégies de défense naturelle des espèces, le lien entre bois de réaction et compétition, etc.

Le jeu de données accumulé au cours de cette thèse permet une multitude d'analyses et rappelle que les propriétés du bois dans l'arbre ne sont pas figées mais très variables bien au contraire. Les espèces commerciales fréquemment utilisées dont l'usage rassure car on pense qu'elles sont immuables, peuvent en réalité elles aussi produire du bois de qualité variable. C'est ce que Romain Lehnebach montre dans ses travaux de thèse en décrivant une variabilité intra arbre et intra espèce importante chez l'angélique vis-à-vis de sa durabilité notamment, dont la qualité est dépendante de l'histoire du développement de l'arbre (Lehnebach, 2015). Les résultats qu'il obtient pour cette espèce sont encore plus contrastés que ceux observés pour B. guianensis et C. alliodora, ce qui n'en fait pas pour autant une espèce de mauvaise qualité. C'est au contraire la première essence

exploitée et demandée en Guyane. La variabilité lorsqu'elle est connue et maîtrisée n'est pas nécessairement un défaut et peut au contraire constituer un avantage certain : si on connait bien le patron des propriétés du bois au sein de l'arbre et les facteurs qui les influencent, il est alors possible de contrôler les conditions de croissance pour optimiser la qualité du bois produit en accord avec le type d'usage que l'on veut en faire. De la même façon on peut établir un plan de coupe qui permettra de séparer les différents types de bois destinés à des usages différents pour valoriser un maximum de bois après abattage mais aussi pour dynamiser une plus grande diversité de filières de transformation du bois (charpente, bois énergie, industrie papetière, bio polymères, etc..). La bagasse et le cèdre sam constituent deux espèces idéales pour l'étude de la variabilité des traits du bois mais possèdent également des propriétés technologiques très attractives pour la filière bois locale.

3. Deux espèces qui réconcilient croissance et qualité

La bagasse et le cèdre sam se développent rapidement mais leur fort taux de croissance n'impacte pas la qualité de leur bois dont les caractéristiques sont en accord avec les qualités requises pour la commercialisation d'un produit bois. Leur bois possède une belle couleur et un grain qui leur confère un bel aspect. Les planches de bagasse sont rubanées sur leur face radiale en raison de la présence de contrefil et leur couleur jaune vif observée en sortie d'usinage s'assombrit progressivement pour finalement atteindre une teinte brune homogène et lumineuse. Chez le cèdre sam, la progression marquée de la duraminisation forme des sortes de « cernes » de duramen et dessinent sur les pièces de bois des formes esthétiques de teintes nuancées, qui rappellent le chêne ou le noyer. Son grain permet également un très bon état de finition. Outre l'aspect, la qualité technologique de ces deux essences permet un usage en tant que bois d'œuvre. En effet, les deux essences possèdent une densité moyenne permettant une certaine facilité d'emploi tout en garantissant d'une part de bonnes propriétés mécaniques, peu de problèmes de séchage et une bonne durabilité, soit l'ensemble des qualités requise pour un bois d'œuvre.

La comparaison aux autres essences guyanaises permet de se rendre compte de la polyvalence des deux espèces étudiées, qui sont parmi les plus performantes pour la majorité des propriétés observées (Figure 183). Leur densité et leur propriétés mécaniques sont bonnes, elles comptent parmi celles qui poussent le plus vite mais aussi parmi celles dont le retrait au séchage et les dégradations biologiques sont les plus faibles. Les deux espèces sont « paradoxales » en ce sens, parce qu'elles ne répondent pas à la règle classique qui associe croissance rapide et faible qualité technologique. C'est grâce à un duramen dont les extraits sont efficaces que la bagasse et le cèdre sam se distinguent du lot et se différencient des autres espèces à croissance rapide, dont la durabilité naturelle est faible pour la plupart. Les extractibles de bagasse jouent aussi un rôle dans la stabilité dimensionnelle du bois en diminuant le retrait au séchage. La qualité de leur duramen en fait des espèces de très bonne qualité au regard des propriétés du bois. Cette caractéristique est finalement l'élément clé qui transforme ces pionnières longévives en espèces à haute valeur ajoutée. De la même façon que le gradient d'infradensité constitue une stratégie efficace pour pousser vite et durablement, la qualité des métabolites mises en place lors de la duraminisation est un processu physiologique qui assure une très bonne intégrité de la matière ligneuse au

sein de l'arbre et représente donc un véritable atout pour l'utilisateur, surtout chez B. guianensis. Chez C. alliodora cependant, il faut noter que le cœur possède une durabilité plus variable, mais les valeurs de durabilité restent toutefois satisfaisantes,

Ces espèces présentent néanmoins quelques défauts. La bagasse forme du bois de tension dont le retrait peut être anormalement fort, notamment dans la direction longitudinale, voire provoquer des cas de collapse des cellules et entrainer des déformations non réversibles au séchage, très dommageables pour la valeur commerciale du produit fini. Ce défaut peut toutefois être évité en séchant lentement les pièces « à risque ». Le cèdre sam lorsqu'il est en situation de forte compétition pour la lumière ou bien après un traumatisme, produit du bois de façon non homogène et présente des cas d'excentricité. Ceci ne représente pas en soi un problème pour le volume de duramen produit, puisque l'avancée du front de duraminisation ne suit pas les cernes de croissance mais plutôt la géométrie de la section transversale. Par contre, la croissance préférentielle selon une direction mène généralement à une déformation du fut qui n'est alors plus parfaitement cylindrique, ce qui complique le processus de transformation. Les arbres qui se développent dans des conditions favorables ne présentent pas ce genre de défauts. Il est donc raisonnable d'avancer qu'ils poseront moins de problèmes dans un contexte de compétition contrôlée en plantation. C. alliodora présente néanmoins le désavantage d'une faible production de duramen comparativement à B. guianensis.

Ce défaut est toutefois compensé par son plus fort taux de croissance : l'espèce produit moins de duramen en proportion mais finalement tout autant en volume. La Figure 182 présente les volumes des troncs et les volumes de duramen de chaque individu sont représentés en fonction de leur âge (l'âge des individus de B. guianensis a été estimé selon la courbe moyenne de croissance en diamètre selon l'âge obtenue à partir de la base de données de croissance Guyafor et des résultats obtenus en plantation à Paracou : l'équation de cette courbe a permis de calculer l'âge théorique de chacun des individus échantillonnés à partir de leur $D_{1.30m}$). Il faut noter que les individus échantillonnés ne sont pas assez âgés pour observer une stabilisation de l'augmentation du volume avec l'âge. Cette comparaison permet d'observer que même si les individus de C. alliodora possèdent une proportion de duramen plus faible que ceux de B. guianensis, leur croissance plus importante leur permet de produire un volume de duramen assez proche finalement de celui de B. guianensis au même âge.

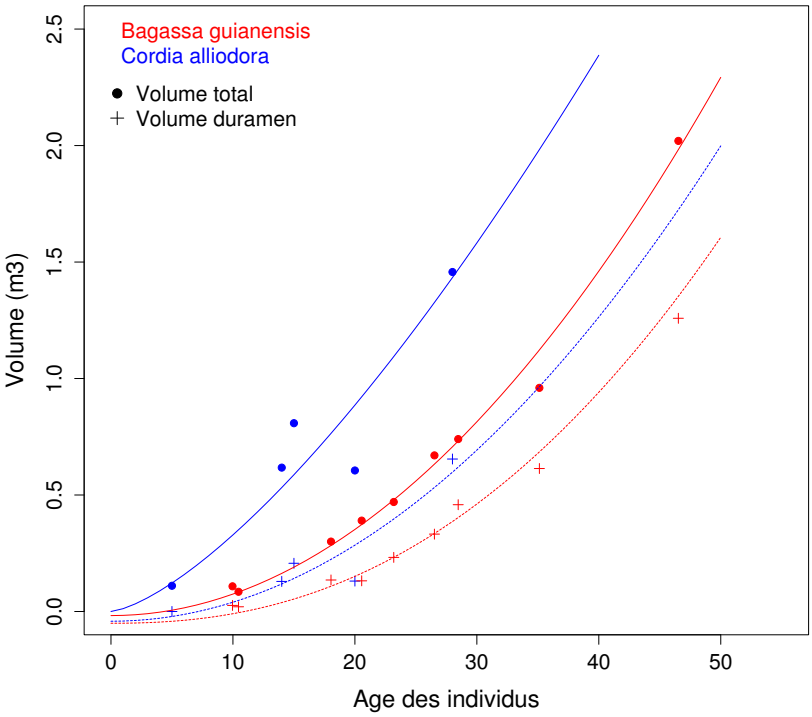


Figure 182 : Comparaison des volumes de bois et de duramen selon l'âge des arbres chez B. guianensis et C. alliodora. Les traits pleins correspondent aux volumes des troncs et les traits pointillés aux volumes de duramen. L'âge des individus de B. guianensis a été estimé à partir de leur diamètre à 1,30 m selon la courbe âge-diamètre issu des suivis de croissance des parcelles experimentales de Paracou et des résultats des essais de plantation.

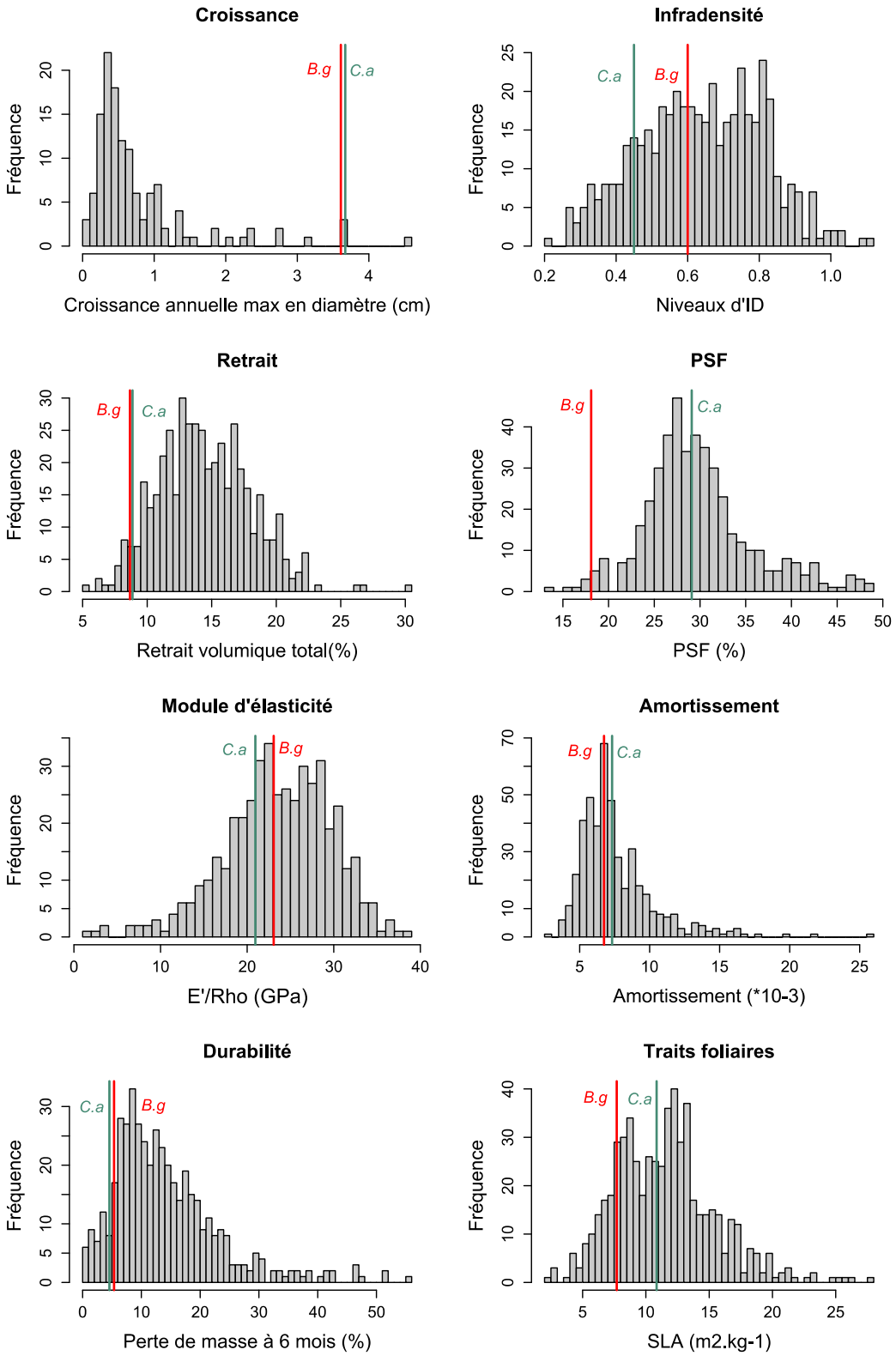


Figure 183 : Comparaison des propriétés moyennes chez B. guianensis et de C. alliodora aux autres espèces guyanaises. Les valeurs moyennes des traits pour les autres essences (représentées en gris) proviennent des bases de données Bridge, Guyafor et de la xylothèque du Cirad. De gauche à droite et de bas en haut, les traits analysés sont les suivants : croissance annuelle maximale (quantile 95 des courbes de croissance en diamètre) ; infradensité ; retrait volumique total ; point de saturation des fibres ; module d'élasticité ; amortissement ; perte de masse à 6 mois en sol forestier ; aire foliaire spécifique.

4. Un potentiel avéré pour la plantation en Guyane

Les espèces d'ombre qui poussent naturellement en forêt primaire présentent davantage de difficultés à se développer en plantation. Les feuilles qu'elles mettent en place et leur système hydraulique sont fondamentalement non appropriés à ces nouvelles conditions et leur survie dépend de leur capacité d'adaptation au milieu, soit leur plasticité, qualité que seule l'expérience permet de révéler. Dans le cas d'essais de ce type, le taux de survie des plants est globalement incertain. Les essais réalisés par le passé l'ont prouvé. Avec Bagassa guianensis et Cordia alliodora, les conditions de mise en culture relatives au sol, à l'ensoleillement et au régime de vent seront proches des conditions naturelles. Les plants ne seront pas en situation d'adaptation et se développeront au contraire dans des conditions qui leur sont familières. On s'attend par conséquent à de faibles taux de mortalité. La production de bois et de duramen observée chez les deux espèces présage de bons rendements en plantation et on peut s'attendre à des rotations courtes, de l'ordre de 35 ans.

Néanmoins, l'expérience a montré que dans certains cas, même si les arbres poussent correctement, les propriétés du bois peuvent être modifiées lors du passage à la plantation. Le type de bois formé à un instant précis dépend du patrimoine génétique de l'espèce mais est également fonction des conditions de croissance. La densité de plantation peut par exemple modifier les conditions de compétition qui stimulent la croissance des deux espèces dans leurs premières années. La compétition pour la lumière alimente le besoin de pousser plus vite que le voisin et on peut imaginer que dans le cas d'une densité de plantation trop faible, la croissance rapide ne soit alors plus la priorité si les conditions de croissance sont déjà optimales. De la même façon, une densité de tiges trop importante n'est pas non plus favorable. Chez Cordia alliodora par exemple, les trois individus ayant poussés en milieu de forte compétition présentent des défauts qui posent problèmes tels que des fûts non réguliers avec de forts excentrements, un taux de croissance en diamètre plus faible et une proportion de duramen moins homogène sur la hauteur. A l'inverse, chez la bagasse, les individus sont bien plus homogènes et peu différents selon les sites de prélèvement. Des essais réalisés en 2001 par l'EMBRAPA (équivalent du CIRAD au Brésil) dans l'état du Pará confirment cette observation (Carvalho&Carvalho, 1998). Les résultats de cette étude ont montré que, sur ce site, la densité de plantation de la bagasse n'influençait pas sa densité moyenne: pour des espacements allant de 2x3 m jusqu'à 4x4 m, elle ne variait que de 0,54 à 0,59.

L'effort expérimental mené récemment sur le bois des plantations du CIRAD (travail de H. Morel, projet Feder « ForesTree Culture ») a permis de constituer une base de référence pour comparer les propriétés du bois en forêt naturelle et en plantation pour plusieurs espèces guyanaises. Pour la bagasse, même si les plantations n'ont pas bénéficiées d'un suivi optimal, les résultats obtenus montrent que les propriétés sont globalement conservées voir améliorés sur les bois de plantation (Figure 184). Dans les stades jeunes, l'infradensité est légèrement supérieure aux mesures effectuées en forêt naturelle (Figure 185), mais se stabilise à un niveau similaire. Le gradient est donc moins fort et le bois plus homogène, ce qui représente un avantage pour l'exploitation. Les essais de durabilité n'ont pas été menés en plantation, mais la conservation du niveau moyen de retrait laisse imaginer que la qualité des métabolites secondaires du duramen n'a pas été altérée et qu'elles sont par conséquent toutes aussi efficaces contre les agents pathogènes.

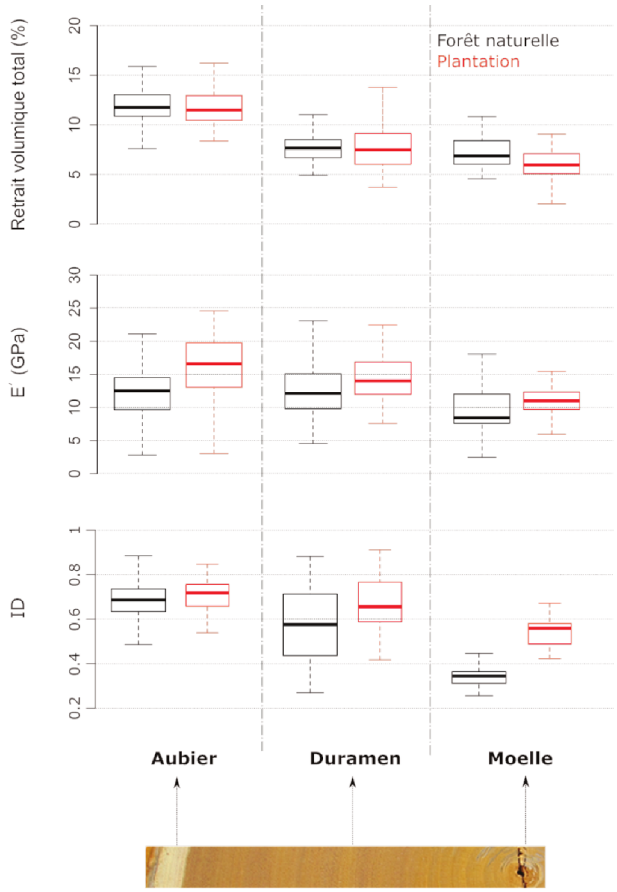


Figure 184 : Comparaison entre les traits du bois des espèces issues de forêt naturelle et de plantation pour B. guianensis. De haut en bas : observation des valeurs de retrait, de module d'élasticité et d'infradensité en fonction des différents types de bois entre les individus prélevés en forêt naturelle échantillonnés au cours de la thèse (en noir) et les individus de plantation échantillonnés au cours du projet Feder « ForesTree Culture » (en rouge).

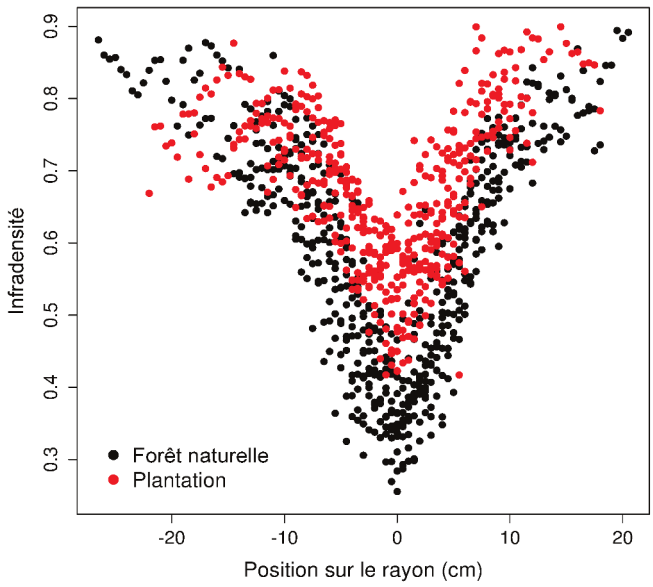


Figure 185 : Comparaison des gradients d'infradensité dans l'arbre entre plantation et forêt naturelle chez B. guianensis. Les individus prélevés en forêt naturelle échantillonnés au cours de la thèse sont représentés en noir et les individus de plantation échantillonnés au cours du projet Feder « ForesTree Culture » en rouge.

Pour Cordia alliodora, il est plus difficile d'avoir une référence de base en matière de plantation. Les essais de plantations pour cette espèce n'ont pas fonctionné en raison de la mauvaise qualité du sol et de l'abandon complet de la parcelle correspondant à cet essai. Les quelques plantules installées ont toutes disparu et il n'existe aujourd'hui aucun cèdre sam de plantation en Guyane. Néanmoins, les études relatives au comportement de cette espèce en plantation sont nombreuses, notamment en Amérique centrale. Les résultats sont encourageants et annoncent de bons rendements bien que toutes les propriétés du bois n'aient pas été mesurées. Les rendements sont bons et les futs bien conformés, ce qui était le point le plus inquiétant concernant cette espèce. La Figure 186 donne un exemple des rendements obtenus dans une plantation de cèdre sam en Equateur au bout de cinq ans. Quant à la bagasse, c'est l'espèce la plus exportée de l'état du Pará au Brésil. Les locaux en connaissent bien la valeur commerciale et le potentiel en plantation. Selon une étude réalisée en 2006 par l'EMBRAPA, les rendements des plantations de bagasse selon le type de terrain sont 4,9 m3/ha/an en parcelle défrichée, m3/ha/an en parcelle défrichée avec enrichissement du sol et enfin 10,7 m3/ha/an en parcelles agricoles, terrains qui semblent le mieux adapté pour cette espèce. Ils identifient également les espèces de Bagassa guianenis, Cordia goeldiana et Jacaranda copaia comme celles qui ont le meilleur indice de survie et la meilleure adaptation (Sabogal et al., 2006).

Figure 186 : Résultats d'une plantation de mélanges de clones de Cordia alliodora en Equateur au bout de 5 ans. Les conditions météorologiques de cette région sont les suivantes : 2,5 m pluie/an, 6 mois de saison sèche. Source : Olivier Monteuuis, communication personnelle.

Le potentiel de la bagasse et du cèdre sam en agroforesterie est également avéré. L'expérience des pays voisins a montré que le cèdre sam fonctionnait très bien en plantation mixte avec le café au Costa Rica (Alpizar et al., 1986 , Beer et al., 1990 , Somarriba et al., 2001). La même observation a été faite quant au mélange entre la bagasse et le cacao ou le maïs au Brésil (Bolfe&Batistella, 2011 , Marquez, 1990). Ce type de culture permet à

l'agriculteur d'obtenir des revenus supplémentaires avec la vente des espèces forestières mais lui garantit aussi une meilleure production grâce à l'ombre parsemée des petits houppiers, favorable au développement des cultures, surtout en saison sèche. Cette solution est aussi à envisagée en Guyane et pourrait constituer un exemple à suivre en matière d'exploitation durable grâce à l'agroforesterie.

Figure 187 : Croissance naturelle d'une bagasse au sein d'une culture de cacao, dans l'état du Pará au Brésil. Le terrain agricole en question n'a reçu aucun enrichissement du sol. Source : Embrapa, Brésil.

Figure 188 : Plants de café arabica se développant sous des individus de C. alliodora dans des plantations au Costa Rica. Source : Jean-Michel Harmand, CIRAD.

5. D'autres prétendantes parmi les espèces guyanaises ?

L'étude de ces deux espèces a également permis de mettre en évidence de nouveaux critères de sélection dans la recherche d'espèces de plantation. Une analyse en composantes principales a été réalisée sur le jeu de données rassemblant les mesures effectuées au cours de ces travaux de thèse et les données issues des bases Guyafor et du CIRAD, permettant de comparer le développement et les propriétés du bois des espèces guyanaises (Figure 189).

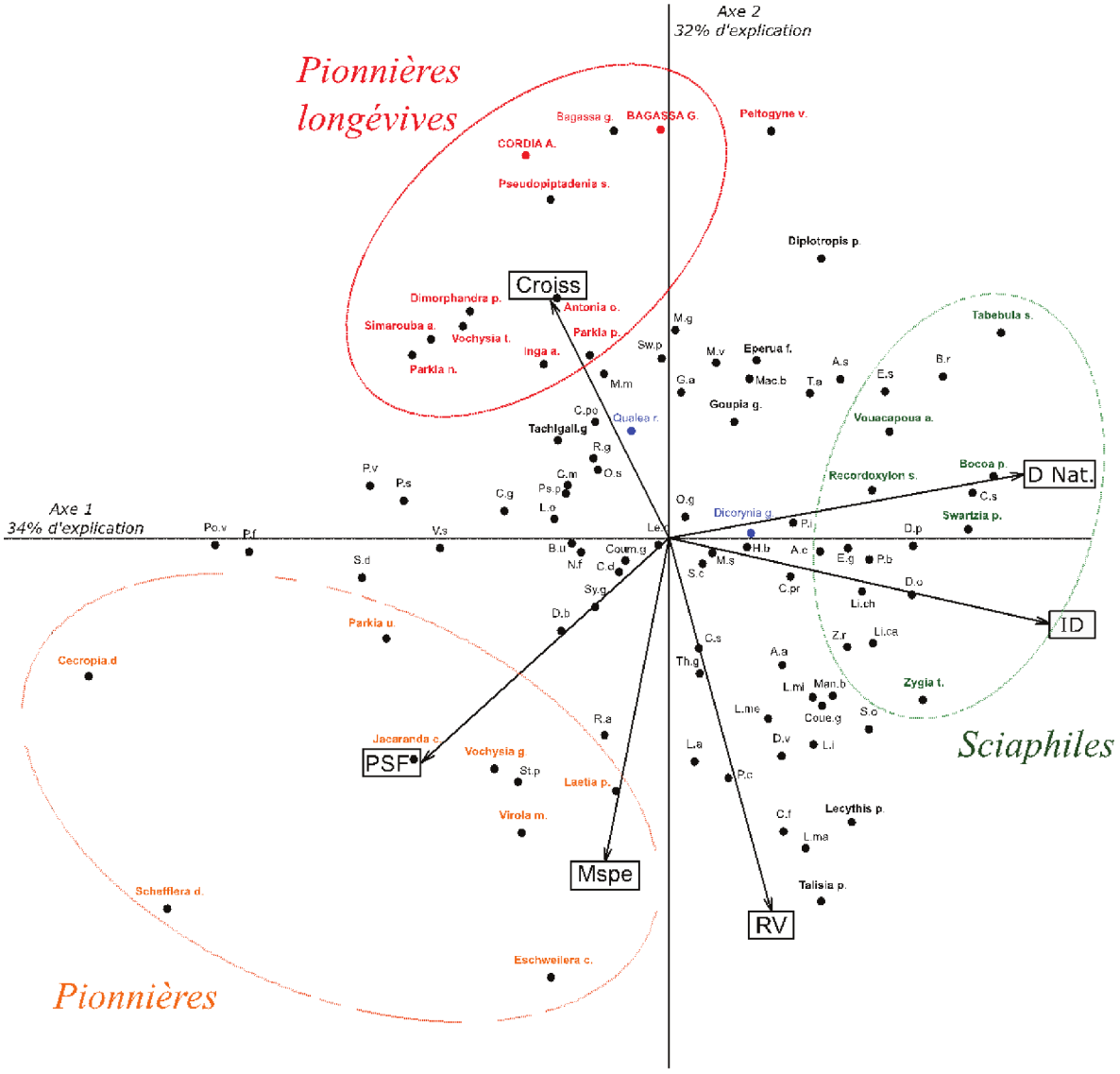


Figure 189 : Analyse en Composantes Principales comparant les propriétés de croissance et du bois des deux espèces d'études, B. guianensis et C. alliodora, aux autre espèces locales et permettant l'identification d'espèces prometteuses. Les résultats issus des travaux de thèses sont indiqués en lettres capitales et ceux issus des bases de données Guyafor et xylothèque du CIRAD en lettres minuscules. Les facteurs utilisés sont : Croiss : taux de croissance maximal de l'espèce ; PSF : point de saturation des fibres ; RV : retrait volumique total ; Mspe : module spécifique ; ID : infradensité ; D Nat. : indice de durabilité naturelle (D Nat. = 1 – pourcentage de perte de masse au bout de 6 mois en sol forestier). Les espèces en orange, vert et rouge, se rapprochent davantage des groupes écologiques des pionnières, des sciaphiles et des pionnières longévives respectivement. Les espèces les plus exploitées en Guyane sont indiquées en bleu. L'ensemble des taxons et des valeurs moyennes de chaque paramètre correspondant aux abréviations sont détaillés en Annexe 8. Le pourcentage d'explication de la variance est indiqué sur chacun des deux axes.

Le résultat de cette analyse permet d'identifier des espèces proches de la bagasse et du cordia. Parmi elles, on distingue un premier groupe d'espèce dont les propriétés de durabilité et de retrait sont un peu moins bonnes. Ces espèces sont le simarouba (Simarouba amara), le wana kwali (Vochysia tomentosa), le kwata kaman (Parkia pendula), le bois bouchon (Parkia nitida), l'aieoueko (Dimorphandra polyandra), l'inga (Inga Alba) et Antonia ovata, quina-do-campo en brésilien. Ces espèces possèdent plusieurs points communs avec la bagasse et le cordia, et seraient en ce sens potentiellement intéressantes elles aussi pour la plantation, mais certaines d'entre elles présentent des défauts rédhibitoires. Le wana kwali fait partie des espèces ayant été plantées par le CIRAD sur le site de Paracou. Les résultats de ces essais indiquent que les tiges possèdent une bonne conformation avec des fûts droits et une quantité de duramen convenable mais un retrait tangentiel très élevé provoquant des défauts au séchage. Les deux essences de parkia et l'inga possèdent une faible durabilité naturelle et sont également très sensibles aux termites (paramètre qui ne fait pas parties des facteurs utilisés pour l'analyse en composantes principale), caractéristique qui impose donc un traitement avant utilisation, contrainte non désirable car impliquant des coûts importants (financiers et environnementaux). L'aieoueko est une essence qui possède de bonnes propriétés mais dont le fût est irrégulier et le cœur peu durable (Tropix). Ces espèces, malgré plusieurs qualités intéressantes, possèdent donc certains défauts qui ne présagent pas de bons résultats en plantation.

D'autres espèces sont plus intéressantes, comme le simarouba, identifiée comme prometteuse selon les résultats du projet feder « ForesTree Culture», qui recommande son utilisation en plantation en raison d'un bois léger associé à de bonnes propriétés technologiques. La description des spécimens plantés montre toutefois que les individus peuvent fourcher rapidement en l'absence d'entretien, défaut qui peut être évité grâce à des techniques sylvicoles adaptées.

Cette analyse met également en lumière une espèce peu connue en Guyane, Antonia ovata, une espèce de la famille des loganiacées présente au Brésil, en Bolivie, au Pérou, au Vénezuela et sur le plateau des Guyanes. Cette espèce est un arbuste en savane qui, lorsqu'il se développe en forêt, atteint les dimensions d'un arbre et peut atteindre jusqu'à 35 mètres de haut (Roosmalen, 1985). Le tronc est généralement droit et cylindrique avec de faibles contreforts. Il peut être non ramifié jusqu'à 20 mètres de hauteur ou 40 à 50cm de diamètre, voir jusqu'à 60cm pour certains spécimens (Longwood, 1962). Selon Longwood, le bois est de densité moyenne, se travaille facilement et recommandé pour des usages en tant que bois de menuiserie, de charpente ou pour la fabrication de panneaux. De récents travaux ont mis en évidence la présence d'extraits aqueux hautement insecticides, présageant une bonne durabilité naturelle pas seulement aux champignons comme le suggère cette analyse, mais aussi aux attaques d'insectes (Luitgards-Moura et al., 2002). Cette espèce, utilisée dans la construction des carbets sans contact avec le sol par les populations noir marrons, reste peu connue en Guyane et gagnerait donc à être décrite pour évaluer son potentiel.

Une autre espèce, bien que plus dense, se rapproche de la bagasse et du cèdre sam : l'amarante (Peltogyne venosa). Sa couleur violette singulière lui confère l'avantage d'un esthétisme singulier et elle est considérée en Guyane comme espèce rare, utilisée en artisanat pour la création de bijoux ou d'objet précieux. En comparaison à la bagasse et au cèdre sam, cette espèce est plus dense et plus siliceuse, ce qui rend son usinage plus difficile,

mais les valeurs de croissance, de retrait comme de durabilité sont satisfaisantes et en font une espèce d'intérêt. Son potentiel en plantation reste toutefois assez incertain. Même si les essais de plantation n'ont pas été réalisés dans des conditions optimales, les parcelles installées à Paracou ont donné de mauvais rendements.

L'espèce qui semble la plus intéressante dans cette analyse est l'alimiao (Pseupiptadenia suaveolens). Elle est la plus proche des deux espèces étudiées et possède quasiment les mêmes caractéristiques. Cette espèce est peu exploitée car peu abondante sur les parcelles forestières selon les scieurs locaux, tout comme le cèdre sam. Pour cette raison la plantation semble la solution idéale pour contrecarrer le problème de disponibilité de la ressource. Si cette espèce se comporte comme la bagasse et le cèdre sam, elle doit avoir les mêmes préférences écologiques et devrait se développer sans problèmes en milieu ouvert, et donc en plantation. Cette espèce nécessite d'être caractérisée avec davantage de précision pour confirmer cette hypothèse.

6. Demain se prépare dès aujourd'hui !

Les deux espèces décrites au cours de cette thèse, Bagassa guianensis et Cordia alliodora, présentent les qualités requises pour la plantation en Guyane. On peut d'ores et déjà préconiser leur utilisation et prétendre à définir les conditions d'un projet de sylviculture adapté à ces deux espèces. En s'appuyant à la fois sur les résultats obtenus mais aussi sur l'expérience des essais de plantations menés en Guyane au cours des dernières années, nous possédons désormais une idée plus précise des conditions nécessaires au succès d'une telle entreprise :

- Choix du terrain et préparation du sol

  Le terrain sélectionné pour la mise en place du projet ne doit pas présenter de dénivelé, ce qui compliquerait à la fois le drainage du sol mais aussi la mécanisation. Les sols n'ont à priori pas besoin de correspondre au niveau de qualité des sols forestiers de forêt primaire mais il faut veiller toutefois à éviter les sols hydromorphes ou compactés. Le site de Kaw a donné de très bons résultats lors des essais passés et semble donc être une bonne option. Une parcelle située dans cette zone sur d'anciens terrains agricoles maximiserait les chances de réussite du projet. La végétation existante doit être défrichée mais le sol ne doit pas être décapé. Pour maximiser le taux de survie, les graines devront être plantées au début de la saison humide.

- Densité de plantation

  Pour permettre de maintenir un niveau de compétition suffisant pour dynamiser le développement des jeunes plants sans toutefois les gêner par la suite, la solution de bourrage avec des arbres du genre Cecropia apparait comme une solution adaptée. Bagasse, cèdre sam et cecropias poussent naturellement ensemble en milieu ouvert. Ce mélange suppose donc une cohabitation naturelle entre les essences et non stressante pour les plants. Les larges feuilles de cecropias, une fois tombées au sol, permettront d'enrichir la litière et de maintenir une hygrométrie stable même en saison sèche. Enfin, arrivés à maturité les pieds de cecropia disparaitront et pourront enrichir la litière, laissant alors place aux deux

espèces cibles qui pourront se développer sans gêne. Cette solution représente aussi un avantage économique en raison du faible coût des graines de cecropia et de la valeur commerciale de leur écorce qui pourrait être récoltée avant sénescence (vendue pour l'efficacité de leurs extraits naturels sur le marché des cosmétiques par exemple).

- Entretien

  Cette étape a souvent été négligée dans les essais passés, et a eu de très mauvaises conséquences sur la forme des arbres et le rendement des plantations. Il est essentiel d'apporter aux jeunes plants ainsi qu'au terrain, des soins réguliers pour optimiser le rendement des cultures. Le terrain doit être nettoyé régulièrement pour éviter le développement d'autres espèces indésirables ou l'envahissement par les lianes.

Plusieurs acteurs de la filière bois guyanaises se sont d'ores et déjà mobilisés dans l'optique de planter dès aujourd'hui pour préparer demain. Les résultats obtenus ont suscité l'émergence d'un premier de projet de plantation à grande échelle intégrant les espèces de bagasse et de cèdre sam, récemment déposé auprès de la région pour l'obtention de subventions. Les objectifs futurs auxquels la filière bois en Guyane devra répondre pour subvenir aux besoins de la génération future dépendent de la réussite de telles ambitions. Les résultats obtenus au cours de cette thèse apportent une nouvelle pierre à l'édifice quant à la compréhension du développement des espèces en milieu tropical mais n'ont de sens que s'ils s'intègrent au sein d'une perspective plus large. Ils s'inscrivent au sein d'un effort de recherche collectif dont les acteurs se mobilisent pour valoriser la richesse du patrimoine local et dynamiser la filière bois guyanaise. La concrétisation de cette ambition commune dépend aujourd'hui du maintien de cette dynamique, de la continuité de projets de recherche tels que celui-ci et de l'implication des différents les acteurs de la filière bois en Guyane.

PROJETS DE PUBLICATION

PROJETS DE PUBLICATION

Projet de publication 1:

Article soumis et accepté le 29/02/2016 Journal Plos One, écrit en collaboration avec l'équipe de chimie de l'UMR.

New insights on wood dimensional stability influenced by secondary metabolites: the case of a fast-growing tropical species Bagassa guianensis Aubl.

Julie Bossu[1,2*], Jacques Beauchêne[2], Yannick Estevez[1], Christophe Duplais[1¶], Bruno Clair[1¶]

[1]CNRS, Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG) INRA - CIRAD - AgroParisTech - Université des Antilles - Université de Guyane, Kourou, French Guiana, France

[2]CIRAD, Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG) INRA - CNRS - AgroParisTech - Université des Antilles - Université de Guyane, Kourou, French Guiana, France

* Corresponding authors
E-mail: julie.bossu@ecofog.gf

These authors contributed equally to this work.

Short title: Wood dimensional stability influenced by secondary metabolites.

Abstract

Challenging evaluation of tropical forest biodiversity requires the reporting of taxonomic diversity but also the systematic characterization of wood properties in order to discover new promising species for timber industry. Among wood properties, the dimensional stability is regarded as a major technological characteristic to validate whether a wood species is adapted to commercial uses. Cell structure and organization are known to influence the drying shrinkage making wood density and microfibrils angle markers of choice to predict wood dimensional stability. On the contrary the role of wood extractive content remains unclear. This work focuses on the fast-growing tropical species Bagassa guianensis and we report herein a correlation between heartwood drying shrinkage and extractive content. Chemical extractions and shrinkage experiments were performed on separate wood twin samples to better evaluate correctly how secondary metabolites influence the wood shrinkage behaviour. Extractive content were qualitatively and quantitatively analysed using HPLC and NMR spectroscopy. We found that B guianensis heartwood has a homogeneous low shrinkage along its radius that could not be explained only by its basic density. In fact the low drying shrinkage is correlated to the high extractive content and a corrected model to improve the prediction of wood dimensional stability is presented. Additionally NMR experiments conducted on sapwood and heartwood extracts demonstrate that secondary metabolites biosynthesis occurs in sapwood thus revealing B. guianensis as a Juglans-Type heartwood formation. This work demonstrates that B. guianensis, a fast-growing species associated with high durability and high dimensional stability, is a good candidate for lumber production and commercial purposes.

Introduction

Tropical forests are much studied for their high plant species diversity. The creation of taxonomies, a process which has been being undertaken for centuries, still faces the challenge of this tremendous biodiversity. Unfortunately, data gathered from new species are mostly genetic, and diversity of wood properties remains poorly understood. Systematic wood characterization offers a unique opportunity to discover original materials with promising properties that could greatly impact the timber industry.

Dimensional stability is a sought after characteristic largely used as the criterion to determine wood uses. Commercial species possess tangential and radial shrinkage from 5% to 10% and 2% to 6% respectively [1]. The shrinkage variability between wood species originates from the structure and organization of cells as well as their chemical properties. At the macroscopic scale, one can observe variations in the grain angle, ie the wood fibres are not parallel to the trunk axis but form a helix around the tree, in some species the helix can alternate from S to Z and is named interlocked grain. At the microscopic scale variations in wood cell wall thickness directly impact the macroscopic wood basic density. Finally, cell wall composition (cellulose, lignin, extractives) and organization (angle of cellulose microfibrils helix around the cell) affect the physical and mechanical behaviour of wood. These characteristics vary among species and are known to also change during tree life stages or in different environments.

Shrinkage mechanisms were initially investigated by Newlin and Wilson [2] and volumetric shrinkage has been shown to be positively correlated to basic density [3, 4]. However the simple linear regression was later contested [5]. So far several intrinsic parameters have been shown to influence drying shrinkage.

Transverse shrinkage is described as mostly influenced by basic density whereas in longitudinal shrinkage fibre organization is known to prevail. At the microscopic scale, the wood cell wall is first made of a middle lamella, which acts as joint between cells, then a thin primary wall and a thick secondary wall. Secondary wood cell walls are divided into three layers, an outer S1 with transversely oriented cellulose microfibrils, a thick S2 layer with microfibrils oriented at an angle (MFA) varying

from 10 to 30° from the cell axis, and an inner S3 layer also with more transversely oriented microfibrils [6, 7]. Cellulose microfibrils are embedded in a matrix of lignin and amorphous polysaccharides [8] characterized by swelling potential. S1 and S3 layers are relatively thin, but play an important role in strengthening the cell against transversal deformation such as during drying shrinkage under varying humidity conditions [9]. Nonetheless, the behaviour of the S2 layer, being much thicker than the others, dominates the physical properties of the cell wall [10, 11]. Yamamoto et al [11] show that, with basic density, microfibril angle in the S2 layer is strongly related to the longitudinal modulus of elasticity and to longitudinal drying shrinkage: low MFA influences tangential shrinkage, while high MFA (30-40°) influences longitudinal shrinkage.

Secondary metabolites in heartwood are mostly formed in the transition zone during heartwood formation (Robinia-Type) [12]. The biosynthesis of extractives in sapwood (Juglans-Type) can also occur, but this has only been identified in a limited number of species [13]. Newly formed extractives diffuse from their production site (parenchyma cells) to the lumen before crossing cell membranes [14]. Metabolites partly fill the mesopores of the heartwood cell walls during the transformation from the sapwood [15] and are quantitatively and qualitatively quite different among species. These small molecules have different functions, contributing to plant fitness and impacting variability of wood properties of interest for industrial and commercial purposes. The effects of chemical extraction on drying shrinkage have been investigated for several species [16 -19] demonstrating that the removal of wood extractives impacts shrinkage behaviour. Presumably sorption sites formed after metabolite extraction represent additional vacant spaces responsible for tangential dimension increase [20, 21]. In 1986, the study of twelve Eucalyptus species after chemical extraction [5] revealed positive and negative correlations between extractive content and shrinkage, dependent upon which solvent was chosen. This indicates that all metabolites do not have the same effect. Therefore the need to identify biomarkers of dimensional stability is now of interest. Usually the effect of extractives on wood shrinkage is studied by comparing dimensional variability during the drying process of twin samples,

one raw and one extracted. However removing extractives damages the wood structure, impacts the shrinkage behaviour and disrupts cell wall behaviour [22]. Dimensional variability of extracted samples may therefore not be fully representative of the influence of extractive compounds on wood shrinkage.

The objective herein is to study the influence of basic density and extractive content, as well as interlocked grain and MFA, on the drying shrinkage of B. guianensis, described as a "paradoxical" species given its singular behaviour. Contrary to most fast growing species, generally associated with low wood basic density and low durability, B. guianensis is a fast growing heliophilous species with excellent middle basic density and high durability. Its dimensional stability is an unexpected technical characteristic for fast growing species. Previously, heartwood extractives of B. guianensis have been studied for their contribution to wood durability [23] but their impact on shrinkage is unknown so far. In this study we measure shrinkage, basic density and extractive content in order to gain insight into the dimensional stability of B. guianensis.

Materials and Methods

1. Samples collection

Bagassa guianensis Aubl. trees were sampled in a natural secondary forest near the Paracou experimental station (5°16'27N; 52°55'26W) [24], in French Guiana, in a field that belongs to CIRAD institution which is dedicated to experimental researches. B. guianensis (commercially known as Tatajuba), grows in secondary and or anthropized forest. All individuals (N = 11) have homogeneous size distribution in diameter from 13 cm to 55 cm. Samples were collected at three different heights (1.30 m, mid-height, under the crown) of the trunk and diametric planks were carefully sampled in order to keep constant orientation for each height. Longitudinal, radial and tangential shrinkage were measured along the diameter of each plank from bark to bark every 2.5 cm. Experiments allowing the

comparison of drying shrinkage, basic density and extractive content were performed on wood from a board sampled at 1.3 m height in an additional individual of 22 cm of diameter . This tree was chosen with a regular shape, in order to reduce the probability of growth defects and singularities. We used a board at 1.3 m height and carried out four close matched samples. Chemical extraction and physical properties were measured on twin samples (on the same growth ring), as detailed in the sampling scheme (S1 Fig).

The originality of this method is the use of twin samples for each measurement, which allows preserving the integrity of the structure of each sample.

2. Shrinkage measurement protocol

Dimensional variations during the drying process were calculated for each orthotropic direction. The methods used to conduct this analysis were selected to fit the different scales of observation. Longitudinal shrinkage measurements were adapted from Clair et al [25] and performed on large samples (RxTxL=20x20x80mm) using pinpoint measuring devices fixed to a metallic frame in which samples were secured. Radial and tangential shrinkage measurements were performed on small samples (RxTxL=20x20x10mm). The total volumetric shrinkage used to characterize each sample is computed as the sum of longitudinal, radial and tangential strains. Saturated conditions were ensured by suspending samples in water after sawing. Samples then passed through four different moisture content (MC) stages: saturated, 10% (+/-1%) MC in a climate controlled room, 6% (+/1%) MC in an enclosure with $MgCl_2$ salts solution, and in an oven-dried state reached after 3 days at 103°C.

3. Basic density measurement protocol

Basic density (BD) is defined as the ratio between dry mass (M0%) and saturated volume (V_{Sat}) (Equation 1) [26, 27]. Measurements were performed on small samples (RxTxL=20x20x10 mm). Sample volume (V_{Sat}) was calculated using an inversed Archimedes Principle method on a Sartorius CP224S balance (precision: 0.2 mg). For each step of stabilization, the real MC was calculated at the

end, after measurement of M0% (Equation 2). In order to take into account the influence of extractive content on wood basic density, we calculated a corrected basic density (excluding extraneous substances (BDc) to be used instead of BD as recommended by Hernandez [28] (Equation 3). This corrected basic density is independent of the extractive content of the material and can be seen as substantive structural information.

(1) $$BD = \frac{M0\%}{V_{Sat}} = \frac{M0\%}{Mv - Mi}$$

(2) $$MC = \frac{Mx - M0\%}{M0\%}$$

(3) $$BDc = \frac{M0c}{V_{Sat}} = \frac{M0\%}{V_{Sat}}(1 - EC) = SG * (1 - EC)$$

With BD = Basic density, MC = moisture content, BDc = corrected Basic density, M0% = oven-dry mass, VSat = saturated volume, Mv = fresh mass, Mi = immersed mass, Mx = mass at given moisture content, M0c is the oven-dry mass without extractive content, EC = extractive content.

4. Fiber saturation point (FSP)

FSP is defined as the moisture content at which the cell wall is still saturated but no more free water remains in the lumen. Practically, it is considered as the moisture content at which wood samples start to shrink. It is determined as the y-intercept of the linear regression between tangential shrinkage and MC measured at 10% MC, 6% MC and oven-dry. As for BD, a corrected FSP (FSPc) was calculated by subtracting the mass of extractives from the dry mass. FSP is therefore function of cell wall MC (MC_{CW}), whereas FSPc refers to the moisture content of the lignocellulosic material (MC_{LCM}) within cell wall (excluding extractives).

5. Interlocked grain and MFA

Interlocked grain was measured by visual assessment with a graduated goniometer on samples used for density measurement. Microfibril angle (MFA) measurements were carried out using X-ray diffraction (XRD) following same procedure as described previously [29].

6. Chemical extractions, HPLC and NMR profiling

Samples were stabilized at MC 10% (± 1%), in a climate controlled room and ground into a coarse powder. Next, a centrifugal mill (0.2 mm) was used to produce a homogeneous fine powder, which optimizes extraction efficiency and process repeatability. Powders were dried at 60°C for two days and two replicates per sample were performed. Each sample of dry wood powder (2 g) was introduced into a 150 ml Erlenmeyer and then 50 ml of water/methanol solution (ratio 1:4) was added. The wood material was dynamically macerated on a mechanical stir plate for 48h at room temperature (25°C). After filtration on a sintered-glass filter, the organic phase was concentrated under low pressure with a rotatory evaporator (Heidolph Laborota 4000) below 37°C. The concentrated extract was transferred into a test tube and evaporated at 40°C using a speedvac concentrator (Savant SPD121P, Thermo Scientific). Finally samples were dried under high vacuum (10^{-3} bar) for 2 hours. Test tubes were weighed on a precision balance to calculate the final extractive content (EC).

To perform Nuclear Magnetic Resonance (NMR) analysis, 50 mg of extract was dissolved in deuterated methanol (CD_3OD) and filtered (0.22 µm) prior to introduction into the NMR test tube. Spectra (^1H, ^{13}C, HMBC) were acquired on a Varian spectrometer operating at 399.834 MHz proton frequency at 25°C. Water suppression was achieved by applying presaturation. For proton ^1H NMR spectroscopy 64 transients were recorded with an acquisition time of 2 s and a relaxation delay of 2.0 s. For HMBC spectra, 64 × 256 increments were recorded in a spectral width of 6410.3 Hz with a relaxation delay of 5 s. All NMR spectra were phased and baseline corrected with MestReNova software (version 6.0.2; Mestrelab Research SL, Santiago de Compostela, Spain).

HPLC samples were prepared from extracts diluted in methanol (10 mg/mL), filtrated (0.22 µm) before injection (5 µL) in Varian 920-LC system equipped with UV-VIS detector and a photodiode array detector (C_{18} Discovery column, Sigma, 5 µm, 4.6 ×150 mm, flow rate 1 mL/min). All samples were analysed using a linear gradient of H_2O/CH_3CN/formic Acid (95:5:0.1 to 5:95:0.1).

7. Statistical analysis

We developed simple and multiple linear models using lm function in R statistical software [30]. For all fitted model, variance homoskedasticity and residuals normality were checked. The relative importance of each predictor per model was computed with the relaimpo function available in R package "relaimpo" [31].

Results

1. Basic density and shrinkage

Basic density of B. guianensis revealed a significant and rarely observed wood variability within the trunk. Indeed we recorded extreme values from 0.256 $g.cm^{-3}$ near the pith to 0.894 $g.cm^{-3}$ in samples close to the bark. No significant variation was detected (ANOVA, df=1, F=1.04, p.v.=0.31) between the 11 trees sampled. On the contrary, we recorded a similar density profile for each trunk. Based on 726 wood samples from 11 trees, we obtained a mean value of 0.59 $g.cm^{-3}$ (median: 0.61 $g.cm^{-3}$) with standard error of 0.007. Variations within tree heights were negligible compared to the radial gradient. The mean volumetric shrinkage is 8.67% (SD=2.4) for the entire sample set. Surprisingly, while radial density displayed a high gradient, we measured homogeneous shrinkage. Significant difference was observed between heartwood and sapwood samples where heartwood samples have low deformations (volumetric shrinkage of 7.28%) whereas sapwood samples are characterized by higher values (volumetric shrinkage of 11.87%) (Table 1). Shrinkage anisotropy was found to be very low with a mean ratio of 1.37 and a mean difference of 1.49 between tangential and radial shrinkage. Ratio only slightly differs from sapwood to heartwood whereas the difference T-R appears significantly lower in heartwood. Such low difference between T and R shrinkage indicates that this wood will be less prone to distortion and cracks during drying.

Table 1. Radial shrinkage, tangential shrinkage, ratio tangential/radial (T/R), difference tangential-radial (T-R), longitudinal shrinkage and total volumetric shrinkage of B. guianensis wood at three heights (1.30 m, mid-height, under the crown). Mean values for 11 individuals. SD are presented in parentheses.

Shrinkage measures	Radial (%)	Tangential (%)	T/R	T-R	Longitudinal (%)	**TOTAL (%)**
All samples	**3.60** (1.3)	**4.94** (1.3)	1.37	**1.49**	**0.24** (0.2)	**8.67** (2.4)
Sapwood	**4.96** (1.1)	**6.61** (0.7)	1.33	**1.69**	**0.31** (0.3)	**11.87** (1.7)
Heartwood	**2.93** (0.7)	**4.13** (0.6)	1.41	**1.35**	**0.19** (0.2)	**7.28** (1.6)

The influence of BD on total shrinkage differs considerably between sapwood and heartwood. Fig 1 illustrates the influence of BD on total shrinkage both in sapwood and heartwood. In sapwood, subsampling of BD and shrinkage are linearly correlated (intercept = 0,041; coefficient = 0.125; p-value = 8.66e-15; $R^2 = 0.51$), whereas in heartwood samples no clear linear trend could be pointed out.

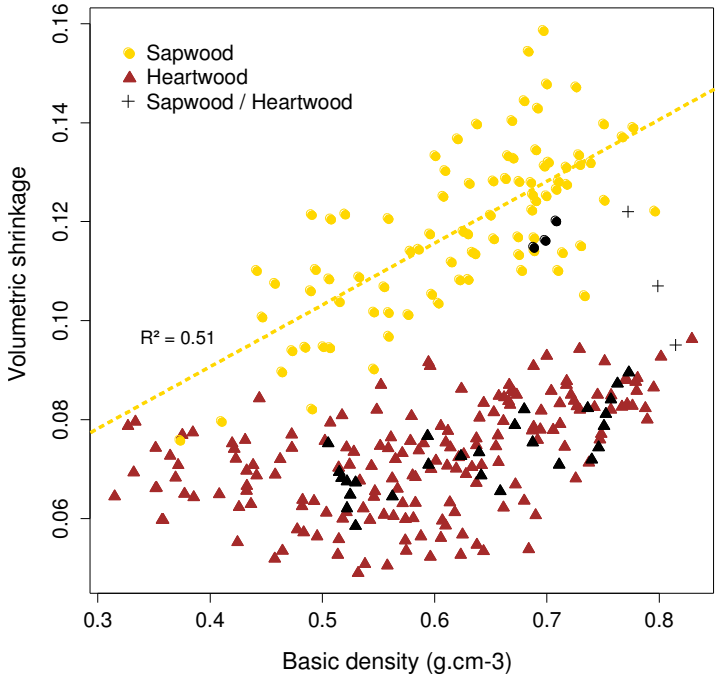


Fig 1. Influence of basic density on total volumetric shrinkage in sapwood and heartwood samples for 11 individuals of B.guianensis. Black symbol represent samples used for extraction experiments.

FSP values also evidences clusters between wood types (Fig 2). FSP is significantly higher in sapwood (mean value: 21%) than in heartwood (mean value: 17%) and within the subsampling used for

chemical extractions, mean FSP value was 23% in sapwood and 17.5% in heartwood. From this subsampling where extractive contents are known, FSPc values are 20% in HW and 23.5% in SW.

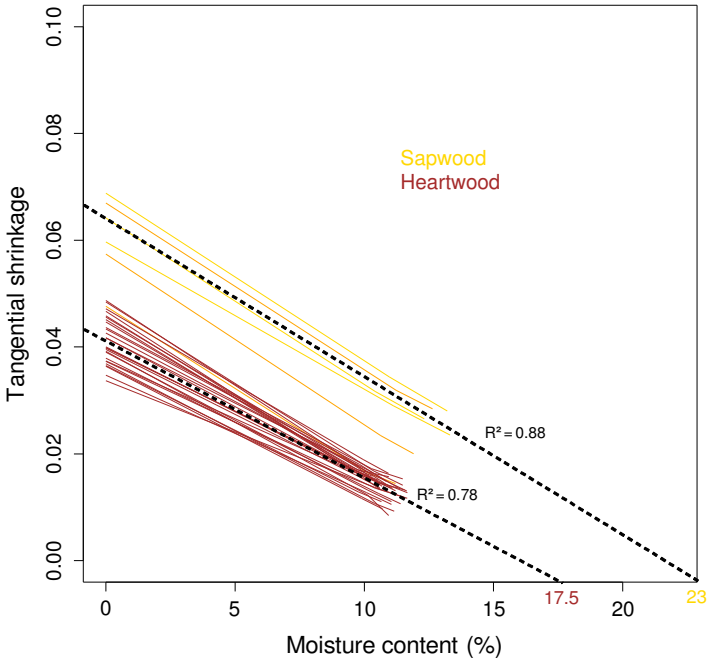


Fig 2. Relationship between tangential shrinkage and moisture content (MC) for sapwood and heartwood subsampling of B. guianensis used for chemical extractions (N = 33). Yellow and brown lines respectively correspond to sapwood and heartwood measures and black dashed lines indicate the mean values calculated for each subsampling.

2. Interlocked grain and MFA

B. guianensis is characterized by a high variability in grain orientation within the radial profile. The interlocked grain angle is initially low near the pith and regularly increases towards the bark. In larger specimens, the interlocked grain angle can reach 25°. Profiles observed for the 11 individuals were very similar despite the strong differences in stages of development or growing conditions between trees. Contrary to interlocked grain, the X-ray measurements revealed that MFA was mainly constant in mature wood with little variation around the mean value of 11.6° (variance of 3.6° obtained with 548 samples measured). MFA was slightly higher (20°) in the first 5 cm around the pith, with similar results for juvenile wood.

Despites this high variability, we did not notice any significant effect of the grain angle on shrinkage for the whole dataset or for sapwood and heartwood subsamples. A linear model using grain angle as a

factor was not valid to explain either radial or tangential shrinkage (respectively: R^2=0.001, p-value=0.68; R^2=0.002, p-value=0.61). Similarly, statistical analysis did not reveal any correlation between MFA and shrinkage in each three directions.

3. Phytochemical analysis

Extractive content of heartwood samples (N=9) from the B. guianensis individuals used for extraction analysis were qualitatively and quantitatively similar, with a mean value of 12.17% (Fig 3). Proton (^{1}H) and proton-carbon correlation (^{1}H-^{13}C HMBC) NMR spectra revealed signals corresponding to aromatic compounds, one glycoside compound, fatty acids, and/or esters (S1 and S2 Figs). Additionally, ^{13}C signals from olefinic double bonds were correlated with fatty derivatives proton signal and several correlations reflect the presence of glycosylated phenylpropanoids. HPLC chromatograms confirmed the presence of multiple molecules. Based on previous phytochemical studies [32] trans-oxyresveratrol was identified as the major phenylpropanoid product of heartwood extractives. In contrast sapwood sample 5 in Fig 3 contained only 2.75% extractive content, and its composition differs. ^{1}H and HMBC NMR spectra show the presence of carbohydrates as major metabolites along with a small amount of phenylpropanoids, including trans-oxyresveratrol, and saturated fatty acids (S3 and S4 Figs). We did not observe olefinic double bonds of fatty derivatives previously identified in heartwood EC. Sapwood HPLC chromatogram revealed the presence of more lipophilic molecules and the absence of heartwood metabolites. Sample 1, a mix between sapwood and heartwood, gives similar results to exclusively heartwood samples i.e. high extractive content (11.78%) that are mostly composed of trans-oxyresveratrol.

All extractive content measurements from heartwood and sapwood are supported by high levels of reliability between two replicates (max diff. = 1.05% on average) and low rates of experimental incertitude (0.38%).

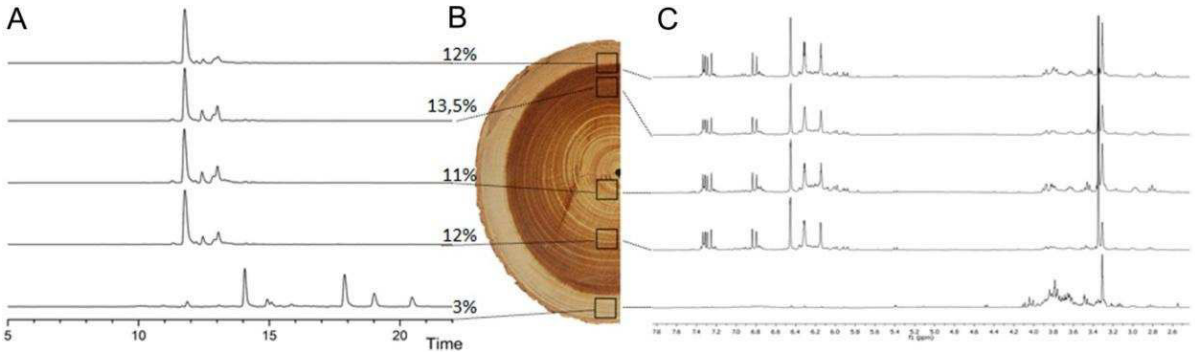


Fig 3. Stacked view of HPLC chromatograms (A), ^{1}H NMR spectra of heartwood and sapwood extractives (C) and corresponding extraction yield (B).

Fig 4 shows the volumetric shrinkage of one individual as a function of extractive content and basic density. The shrinkage decreases from 12 % to 6 %, which correlates with extractive content increasing. The highest shrinkage value corresponds to sapwood sample 1 with the lowest extractive content.

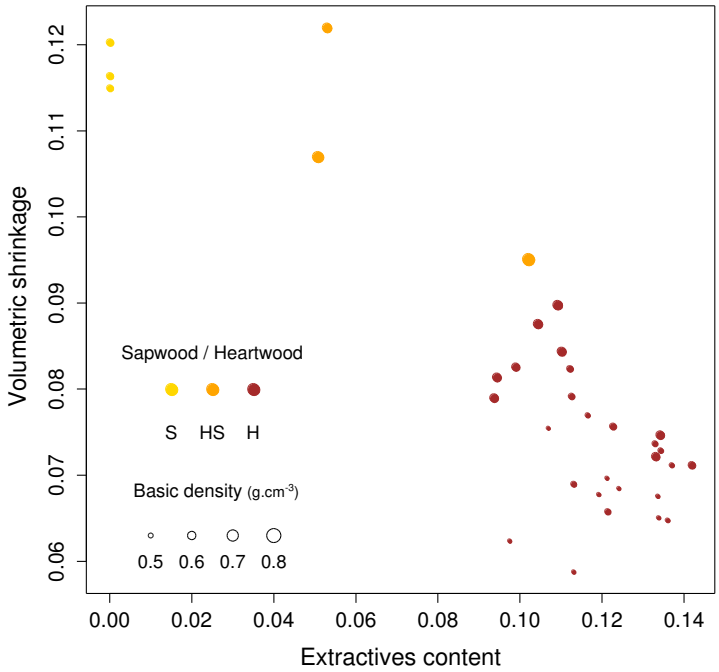


Fig 4. Effect of extractive content on the total volumetric shrinkage for one individual of B. guianensis. Basic density is represented by the thickness of the circles and colours correspond to different wood types.

4. Statistical models

The variance in the simple linear model using BD or extractives separately explained, respectively 35.9% and 44.9% of the shrinkage variability. In order to better account for the original heartwood structure, the density can be corrected to eliminate the additional mass of secondary metabolites. Fig 5 compares the linear models obtained using BD and corrected BD (BDc) in correlation to volumetric shrinkage. The shrinkage predictive model is significantly improved ($r^2 = 0.38$ without correction; $r^2 = 0.53$ using BDc).

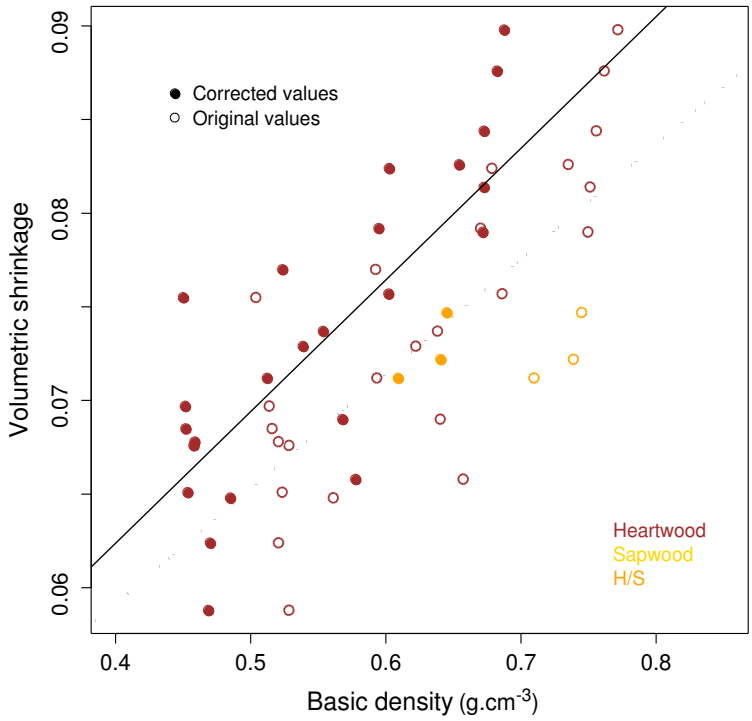


Fig 5. Relationship between volumetric shrinkage and basic density (empty circles) or corrected basic density (filled circles) in B. guianensis.

To better understand which parameter is involved in the volumetric shrinkage, three different multilinear models were tested. Models 1 (m1) and 2 (m2) used extractive content and, respectively, BD or BDc as independent variables. The third model (m3) differentiated three variables: BDc, sapwood extractive content (ECs) and heartwood extractive content (ECh). The final model (m3_h) was restricted to heartwood subsampling and used BDc. Statistical results are summarized in Table 2.

Table 2. Multiple linear models linking shrinkage with basic density (BD) and extractive content (EC). Intercepts, estimate (Est.), standard errors (SE), t and p values and significance levels (sig; *:0.05-0.01; **:0.01-0.001; ***<0.001) are given for each predictive variable. Sample size (N), adjusted explained variance (R2) and degrees of freedom (df) are given for each model.

models	**m1**					**m2**					**m3**					**m3_h**				
	n	**df**	**R^2**			**n**	**df**	**R^2**			**n**	**df**	**R^2**			**n**	**df**	**R^2**		
	33	30	0.71			33	30	0.71			33	29	0.91			30	24	0.65		
	Est.	**SE**	**t**	**p**	**Sig**	**Est.**	**SE**	**t**	**p**	**Sig**	**Est.**	**SE**	**t**	**p**	**Sig**	**Est.**	**SE**	**t**	**p**	**Sig**
Intercept	0.06	0.01	4.25	0	***	0.05	0.02	3.34	0	**	0.07	0.01	7.52	0	***	0.05	0.01	4.15	0	***
BD	0.09	0.02	5.02	0	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BDc	-	-	-	-	-	0.1	0.02	5.04	0	***	0.06	0.01	4.68	0		0.06	0.01	5.72	0	***
EC	0.34	0.06	-5.85	0	***	-0.27	0.06	-4.38	0		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EC_s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.22	0.03	-6.17	0	***	-	-	-	-	-
EC_h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.31	0.08	3.89	0	***	-0.13	0.08	-1.67	0.1	

All three models predict the drying shrinkage with at least 65% of the variance explained. The use of BDc instead of simple BD (m1 and m2) results in a low gain of 0.1 point. However m3 model, which differentiates heartwood and sapwood extracts, increases notably by more than 20 points to reach 91% of variance.

When heartwood samples are analysed independently, extractive content appears as an explanatory factor. Does the presence of extractives minimize shrinkage in a binary manner or is shrinkage quantitatively linked to the extractive content? The model (m3_h) is less explicative (65%) than m3, however, it confirms that drying shrinkage in heartwood is highly correlated to extractive content. To illustrate these results, comparison between predictions and observations are depicted in Fig 6.

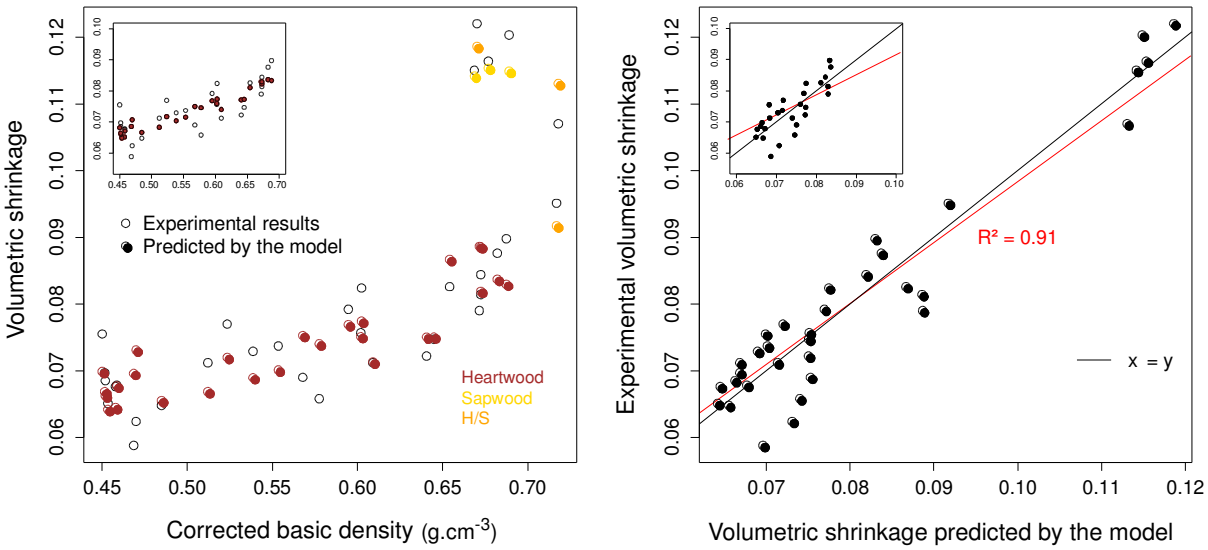


Fig 6. Relationship between total volumetric shrinkage and corrected specific density in sapwood, heartwood and mixed samples. Empty circles and full circles represent experimental results and predictions from the model m3 respectively. On the top-left corner is presented the heartwood-subsampling predictions using model m3_h.

Discussion

1. Heartwood and sapwood: two different shrinkage behaviours

Analysis of 11 tree individuals shows that heartwood commonly represents 70% of the radial profile at breast height. Heartwood is therefore subject to a large radial gradient impacting its properties. The density variability is higher in heartwood than in sapwood, but shrinkage nonetheless remains homogeneous all along the heartwood samples. Indeed, internal and external heartwood deformations were equivalent between samples despite having strong variation in density from juvenile wood to mature wood. Also, samples with similar BD value showed contrasted results depending on wood type. For example, heartwood and sapwood samples with the same BD of 0.6 g.cm^{-3} have a volumetric shrinkage ranging from 5.2% to 9% and 10.5% to 13.8% respectively, suggesting that low extractive content in sapwood do not prevent shrinkage.

To illustrate the remarkably low and homogeneous shrinkage of heartwood samples, a stacked view of BD, shrinkage, FSP and EC for the individual used for chemical extractions is presented in Fig 7.

Clearly the shrinkage profile is driven principally by extractive content. Indeed in the heartwood, the shrinkage is homogeneous as well as extractive content whereas BD varies from 0.52 g.cm^{-3} near the pith to 0.79 g.cm^{-3} in samples close to sapwood. Secondly, one can also observe the dependence of shrinkage upon basic density within the heartwood samples. FSP results also evidenced clear heartwood/sapwood dissociation, with different responses to the drying process.

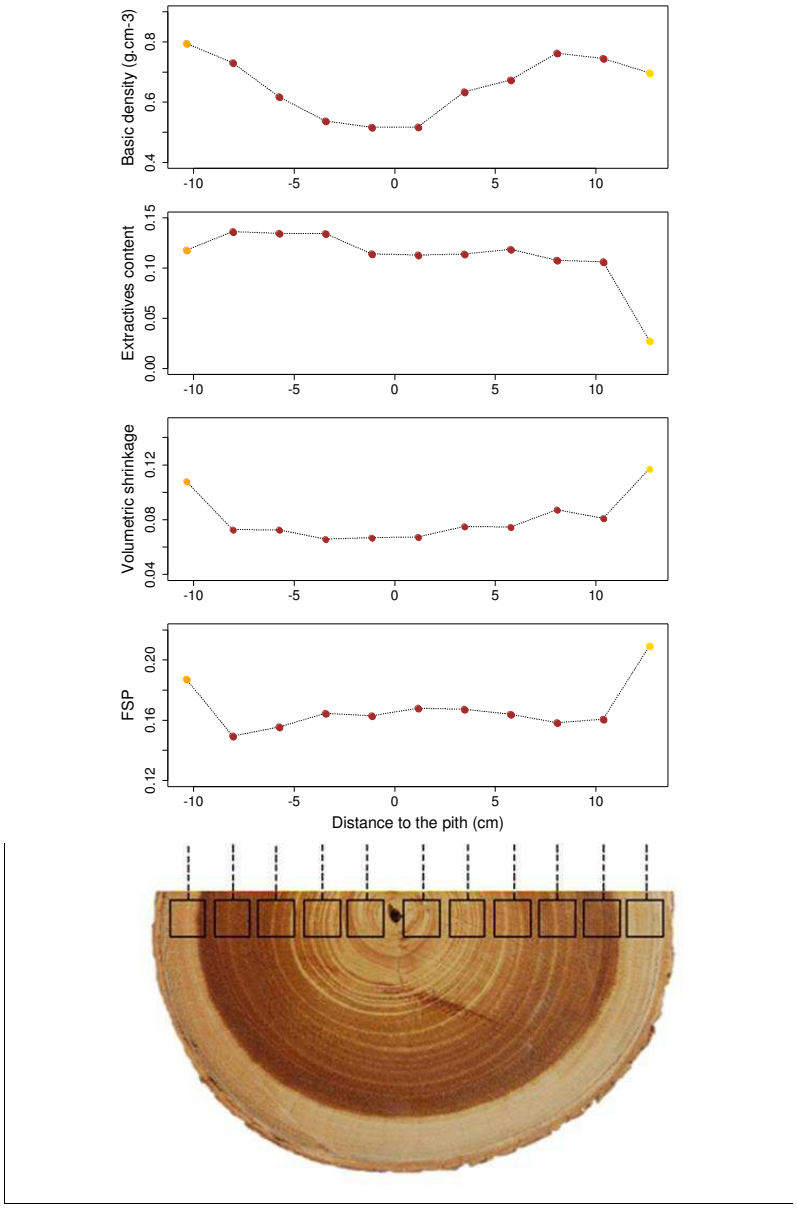


Fig 7. Stacked view of basic density, extractive content, shrinkage and FSP along one individual truck cross-section.

We did not observe any significant correlation between interlocked grain and shrinkage nor between MFA and shrinkage in each 3 directions (data not shown). This is in accordance with Yamamoto's work [11], that evidenced the contribution of MFA to shrinkage only for MFA values under 5° (transversely) or over 30° (longitudinally).

2. Coupled effect density - extractives

Physical and chemical analyses were conducted in parallel on twin samples. This approach allowed us to reconsider BD measurements. Extractives played a direct role in the dimensional stability of wood samples during the drying process. It was necessary to take into account the amount of extractives in samples in the model as a consistent parameter to explain more precisely the variability of this species regarding shrinkage behaviour. A mixed model using both BDc and EC is the best adapted to predict shrinkage for B. guianensis. In the final model m3, BDc explained 23.5% of the variance whereas extractives explained 67.8%. Within heartwood, where EC variability between samples was low compared to changes in density, the rate of variance of explanation from the chemical characteristics is reduced and BDc becomes the most impacting variable.

3. Localization of the biosynthesis machinery in B. guianensis wood

Heartwood secondary metabolites are crucial components that ensure the natural durability and the mechanical stability of heartwood. Better understanding the heartwood metabolites biosynthesis is crucial to lift the veil on the tree chemical strategy associated with the heartwood formation process. In B. guianensis sapwood and heartwood extractives are composed of the same class of metabolites (phenylpropanoids, carbohydrates, olefinic compounds), but in different ratios. Sapwood HPLC chromatograms reveal the absence of most heartwood metabolites, beside trans-oxyresveratrol, and the presence of more lipophilic molecules not detected in heartwood. We assume these lipophilic

compounds could undergo enzymatic biotransformation cascade during the duraminisation process in addition to de novo synthesis in parenchyma cells, thus leading to the new formation of heartwood extractives. So far the detection of newly formed olefinic carbon-carbon double bonds was observed using the HMBC NMR experiment, and the main heartwood constituent trans-oxyresveratrol was detected in sapwood extractives. This implies that B. guianensis can be considered as a Juglans-Type heartwood formation.

4. Toward a comprehensive explanation of the drying process of B. guianensis heartwood.

Considering our results, a new hypothetical mechanism of drying shrinkage in wood cell walls in B. guianensis can be proposed. This model must account for a given density for both: (i) a lower total shrinkage when amount of extractives increases; (ii) a lower FSP in heartwood compared to sapwood. The lower FSP in heartwood (17.5%) compared to sapwood (21%) supports the idea that extractives, during the maturation process, take the place of water sorption sites. Therefore, wood cell walls, even fully hydrated, contain less water in heartwood than sapwood. However, the calculation of FSPc, which takes into account the mass of extractives and therefore refers exclusively to the water content of the lignocellulosic material, shows that not only the cell walls but also the lignocellulosic material itself contains less water in heartwood than sapwood when the shrinkage starts (FSPc). From this first observation we can conclude that in heartwood, some water started to desorb without producing strains on the sample. This implies that the way to measure FSP, based on dimensional changes, would not be adapted to determine FSP in heartwood. We hypothesis that the "real" FSP (the moisture content at which the sample contains no more free water and the cell walls are still full saturated, 23% in our subsampling) would be the same in both sapwood and heartwood, but because of the presence of extractives, heartwood may lose bonded water without starting to shrink (Fig. 8). We propose that a zone of hydrophobicity acts as a barrier in the vicinity of the extractives, preventing water diffusion in some parts of the cell walls when the water content is high. This assumption is supported by the

lipophilic character of phenylpropanoid and fatty derivatives (>80% of heartwood extractives composition) that move as lipophilic droplets from their production site to heartwood tissues [33]. Metabolite diffusion into hydrated cell walls creates hydrophobic interaction with water thus leading to a heterogeneous mixture. Only water in the vicinity of the lumen, and when not trapped by groups of extractives, starts to dry. This small amount of water desorbed reduces the moisture content of the sample without changing cell wall dimensions.

When the sample continues to dry, the potential becomes high enough to let water pass through the hydrophobic barrier and the sample starts to shrink. Finally, lignocellulosic material continues to desorb but cell wall strains are blocked by the steric hindrance of extractives in the wall, resulting in a lower shrinkage in heartwood than sapwood; with the higher extractive content, the total shrinkage is lower.

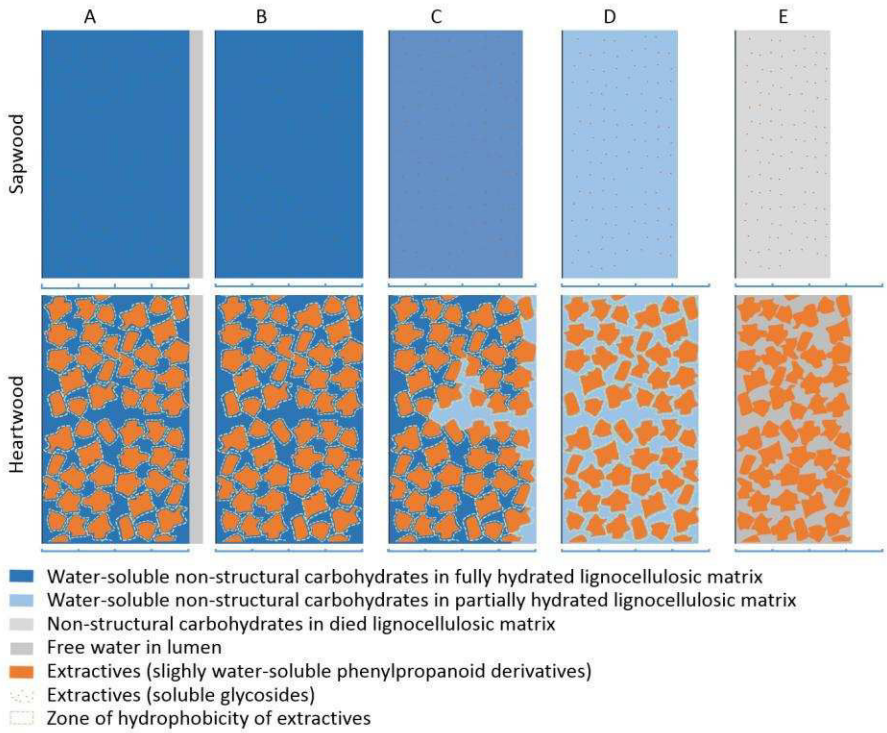


Fig 8. Tentative representation of the drying process of B. guianensis's wood. A. Over FSP, cell wall fully hydrated, free water in lumen. B. Fibre saturation point (FSP), cell wall (CW) and lignocellulosic material (LCM) fully hydrated (MC_{CW}~23%, MC_{LCM}~23.5%), no water in the lumen. C. Bellow FSP (23% > MC_{CW} > 17.5%, 23.5% > MC_{LCM} > 20%), CW and LCM partially hydrated, sapwood (SW) shrinks, heartwood (HW) still un-shrunk. D. drying continuation (MC_{CW} < 17%, MC_{LCM} < 20%), both SW and HW shrink. E. Oven-dry, HW shrinkage prevented by steric hindrance of extractives. Levels of moisture contents used in this representation are proposed in accordance with measurement made on the sub-sampling used for extraction experiments.

Conclusions

This study provides an unbiased method to evaluate how secondary metabolites impact wood properties. We demonstrate that B. guianensis present an excellent dimensional stability during heartwood drying process that could not be only correlated to basic density. Quantitative analysis of heartwood chemical extracts shows high extractive content that are clearly correlated to the low drying shrinkage. These results confirm that secondary metabolites must be taken in account in the characterisation of wood properties and future predictive models must integrate qualitative and quantitative analysis of their EC. NMR spectroscopy analysis demonstrates that heartwood metabolites biosynthesis begins in sapwood and most of production sites are located in the transition zone.

Finally the combination of rapid growth, high durability, low drying shrinkage and low anisotropy in heartwood makes B. guianensis a suitable species for industrial use. Moreover B. guianensis is adapted to growth in anthropized forest clearings and secondary forests, a clear advantage for future plantation projects. This Amazonian species deserves to be further studied and employed in tropical areas.

Acknowledgement

The authors thank Eric Nicolini (CIRAD - AMAP) and Onoefé NGwete (CIRAD - ECOFOG) for their help in trees identification and field work. This research project has been financially supported by the Labex CEBA, INSIS and European Social Founds awards.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: JBo JBe YE CD BC. Performed the experiments: JBo YE CD. Data analysis and critical discussion of the results: JBo JBe YE CD BC. Wrote the paper: JBo CD BC.

References

1. Walker JCF (1993) Dimensional instability of timber. Primary Wood Processing: Springer Netherlands. pp. 95-120.
2. Newlin JA, Wilson TRC (1919) The relation of the shrinkage and strength properties of wood to its specic gravity. Report from the Forest Service, US Department of Agriculture 676: p. 60.
3. Stamm AJ (1935) Shriking and swelling of wood. Industrial & Engineering Chemistry 27: 401-406.
4. Stamm AJ (1952) Surface properties of cellulosic materials. Wood Chemistry 2: 691-814.
5. Chafe SC (1986) Collapse, volumetric shrinkage, specific gravity and extractives in Eucalyptus and other species. Wood Science and Technology 20: 293-307.
6. Barnett JR, Bonham VA (2004) Cellulose microfibril angle in the cell wall of wood fibres. Biological Reviews 79: 461-472.
7. Abe H, Funada R (2005) The orientation of cellulose microfibrils in the cell walls of tracheids in conifers. IAWA Journal 26: 161-174.
8. Harris JM, Meylan B (2009) The influence of microfibril angle on longitudinal and tangential shrinkage in Pinus radiata. Holzforschung 19: 144-153.
9. Koponen S (1998) Effect of wood micro-structure on mechanical and moisture physical properties. In: Butterfield BG, editor. Significance of microfibril angle to wood quality. Westport; New Zealand: University of Canterbury. pp. 348-366.
10. Donaldson L (2008) Microfibril angle: measurement, variation and relationships, a review. IAWA Journal 29: 345-386.
11. Yamamoto H, Sassus F, Ninomiya M, Gril J (2001) A model of anisotropic swelling and shrinking process of wood. Wood Science and Technology 35: 167-181.
12. Filippis LD, Magel E (1998) Differences in genomic DNA extracted from bark and from wood of different zones in Robinia trees using RAPD-PCR. Trees 12: 377-384.

13. Kampe A, Magel E (2013) New insights into heartwood and heartwood formation. In: Fromm J, editor. Cellular Aspects of Wood Formation: Springer Berlin Heidelberg. pp. 71-95.

14. Nakada R, Fukatsu E (2012) Seasonal variation of heartwood formation in Larix kaempferi. Tree Physiology 32: 1497-1508.

15. Yin J, Song K, Lu Y, Zhao G, Yin Y (2015) Comparison of changes in micropores and mesopores in the wood cell walls of sapwood and heartwood. Wood Science and Technology 49: 987-1001.

16. Stamm AJ, Loughborough WK (1942) Variation in shrinking and swelling of wood. Trans Am Soc Mech Eng 64: 379-386.

17. Hernandez RE (2006) Swelling properties of hardwoods as affected by their extraneous substances, wood density and interlocked grain. Wood and Fiber Science 39: 146-158.

18. Hernández RE, Almeida G (2007) Effects of extraneous substances, wood density and interlocked grain on fiber saturation point of hardwoods. Wood Material Science & Engineering 2: 45-53.

19. Adamopoulos S (2002) Influence of hot-water extractives on radial and tangential shrinkage of black locust wood (Robinia pseudoacacia L.). Holz als Roh- und Werkstoff 60: 377-378.

20. Taylor FW (1974) Effect of extraction on the volume dimensions and specific gravity of solid wood blocks. Wood Science and Technology 6: 396-404.

21. Kryla JM (1980) Characteristics of carbonized wood affected by extraction. Wood Sci 13: 18-25.

22. Mantanis GI, Young RA, Rowell RM (1994) Swelling of wood. Wood Science and Technology 28: 119-134.

23. Royer M, Rodrigues AMS, Herbette G, Beauchêne J, Chevalier M, Hérault B et al. (2012) Efficacy of Bagassa guianensis Aubl. extract against wood decay and human pathogenic fungi. International Biodeterioration and Biodegradation 70: 55-59.

24. Flores O, Gourlet-Fleury S, Picard N (2006) Local disturbance, forest structure and dispersal effects on sapling distribution of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. Acta Oecologica 29: 141-154.

25. Clair B, Ruelle J, Thibaut B (2003) Relationship between growth stresses, mechano-physical properties and proportion of fibre with gelatinous layer in chestnut (Castanea Sativa Mill.). Holzforschung 57: 189-195.

26. Kollmann FFP, Côté WA (1968) Principles of Wood Science and Technology: Solid wood: Springer-Verlag.

27. Williamson GB, Wiemann MC (2010) Measuring wood specific gravity…Correctly. American Journal of Botany 97: 519-524.

28. Gilbert B, Wright SJ, Muller-Landau HC, Kitajima K, Hernandéz A (2006) Life history trade-offs in tropical trees and lianas. Ecology 87: 1281-1288.

29. Clair B (2012) Evidence that release of internal stress contributes to drying strains of wood. Holzforschung 66: 349-353.

30. R-Core-Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

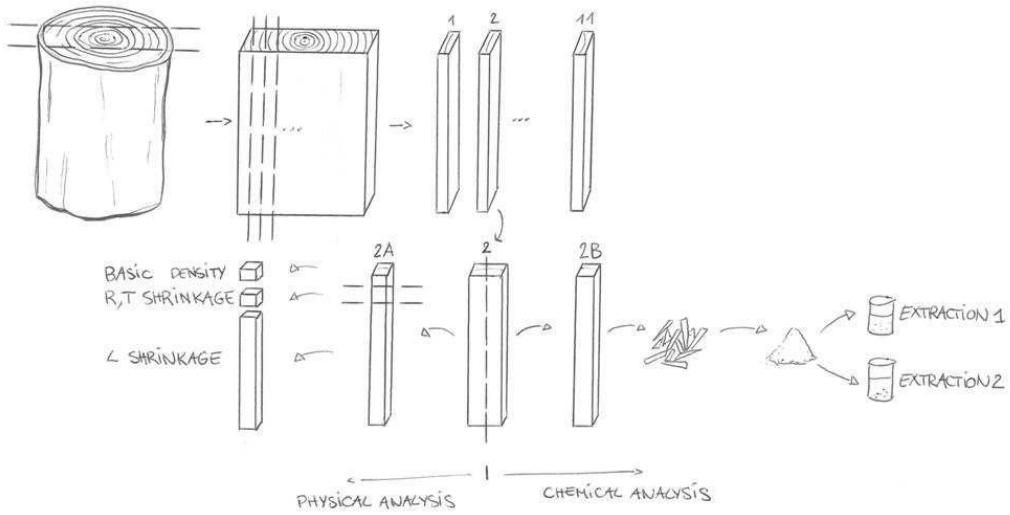
31. Groemping U (2006) Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. 17: 27.

32. Royer M, Herbette G, Eparvier V, Beauchene J, Thibaut B, Stien D (2010) Secondary metabolites of Bagassa guianensis Aubl. wood: a study of the chemotaxonomy of the Moraceae family. Phytochemistry 71: 1708-1713.

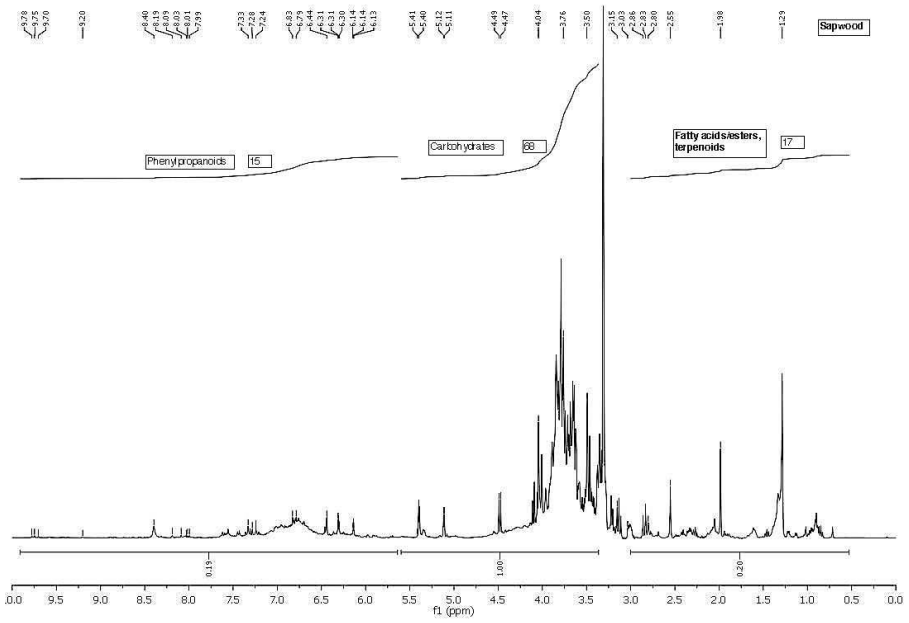
33. Déjardin A, Laurans F, Arnaud D, Breton C, Pilate G, Leplé JC (2010) Wood formation in Angiosperms. Comptes Rendus Biologies 333: 325-334.

Supporting Information

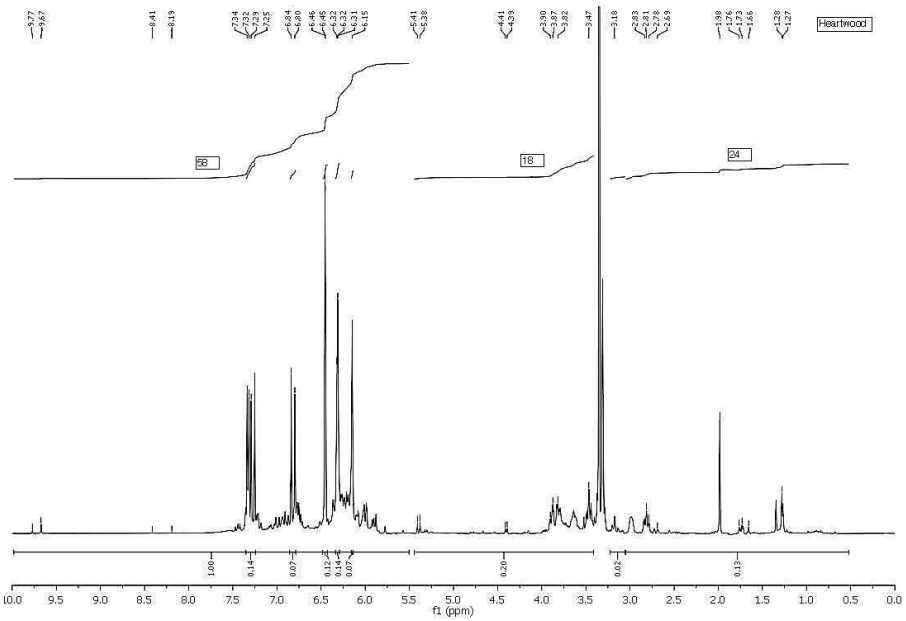
S1 Fig. Sampling scheme used for the experiments allowing the comparison of drying shrinkage, basic density and extractive content



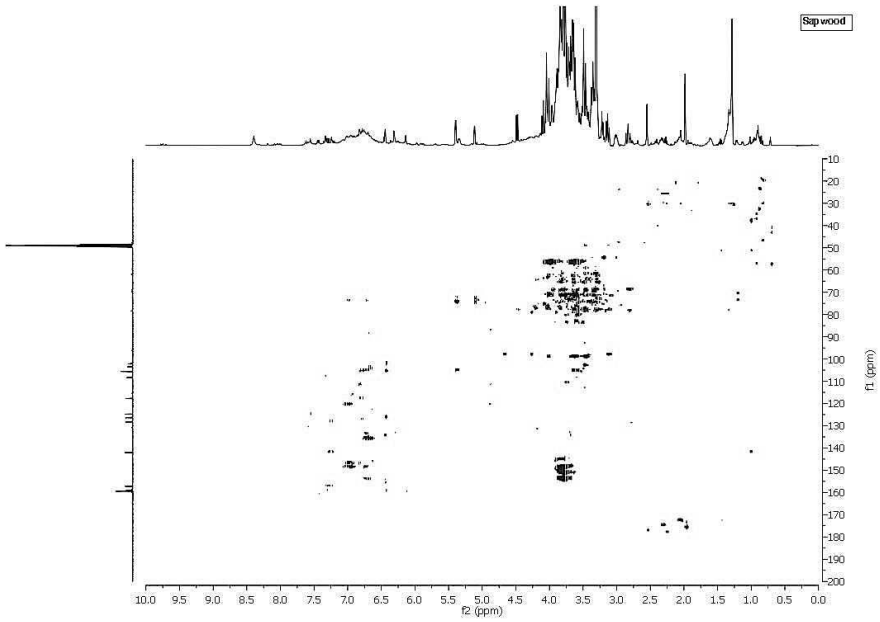
S2 Fig. Proton NMR spectra of B. guianensis heartwood



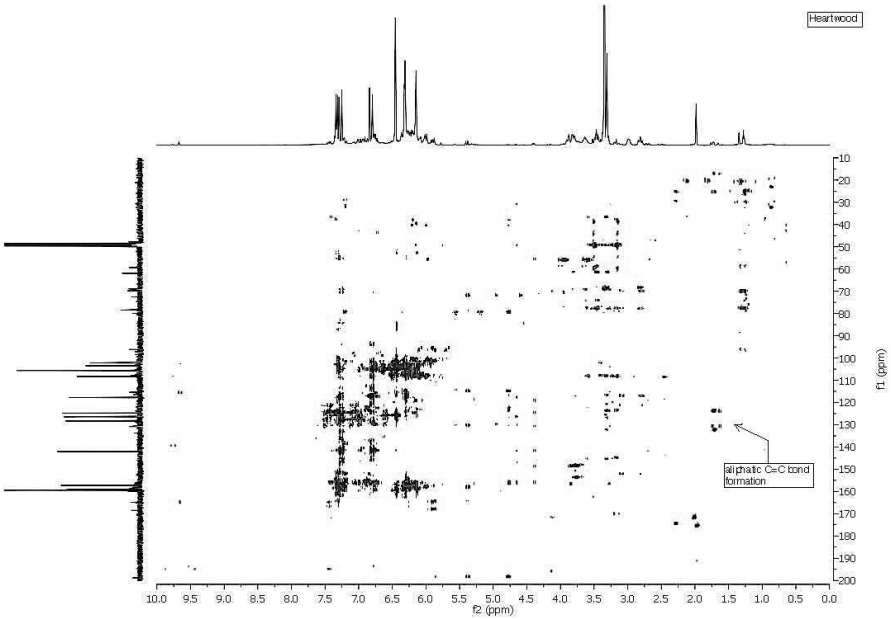
S3 Fig. HMBC NMR spectra of B. guianensis heartwood



S4 Fig. Proton NMR spectra of B. guianensis sapwood



S5 Fig. HMBC NMR spectra of B. guianensis sapwood



Projet de publication 2:

Article en cours de rédaction non soumis à ce jour et sujet à corrections.

Interlocked grain and density in Bagassa guianensis: changes with ontogeny and consequences for tree

BOSSU J., BEAUCHENE J., CLAIR B.

Introduction

In tropical forests, plasticity of plants is a key factor of their maintenance within the strong competition between species and contributes to the high level of diversity (Muller-Landau, 2004, Wright et al., 2010). During development of the plant, numerous traits are modified. Their variability with ontogeny reflects the plasticity of the species. In trees, wood is accumulated and conserved all along tree life. It then plays the role of a recorder of tree life history and the final growth form reflects the plant growing strategy to handle competition for available light. Among wood traits, basic density (BD) is a convenient tree development indicator (Hernandez&Almeida, 2003). Wiemann and Williamson (Wiemann&Williamson, 1988) proposed that BD is associated with successional position within the canopy, as it is linked with wood construction costs and strength. Indeed, high density wood is commonly associated with higher survival in the shade (Falster&Westoby, 2005), longevity and low growth rate because of high construction costs. Reversely, low density wood is generally associated to high light demands, low longevity and high growth rate, since less biomass is required to produce the same volume of tissue (Arets et al., 2003, King et al., 2005, Muller-Landau, 2004).

However, BD is not a fixed parameter in a tree and a species can't be characterized by a single BD value. Several studies demonstrated that BD can be highly variable within the tree (Yao, 1970, Fimbel&Sjaastad, 1994, Woodcock&Shier, 2003, Williamson et al., 2012) and BD has been shown to highly depend on growth

conditions (McLean et al., 2011). Similarly, variations in BD within a tree are assumed to reflect the evolution of plant strategy along tree life (Williamson&Wiemann, 2010). At each ontogenic stage, tree adapts its constitutive material to make the better use of accessible resources and support its mechanical and hydraulics needs. In open condition, with exposure to wind, the tree needs to be more flexible whereas in a competitive context, where the need to reach the canopy quickly leads to risks of self-buckling, the tree produces a stiffer wood (McLean et al., 2011, Fournier et al., 2013).

Plasticity not only acts at the level of fibre wall thickness, piloting BD, but also controls the organization of the cellulose microfibrils within fibre cell wall (microfibril angle, MFA) which is also known to affect wood properties. Numerous studies report that MFA varies through ontogeny from large MFA in juvenile wood, to low MFA in mature wood (Li et al., 2011). At a larger scale, another mechanism plays a similar role in the tree: modifying the inclination of fibres around the trunk, wood can become stiffer when fibres are aligned along the tree axis or more compliant when fibres are inclined. This character, only observable in a reduced number of species, has been very few studied. Depending on the species, different patterns of fibres arrangement can be observed. When fibres show small variations of inclination in the radial direction, it is called wavy grain (observed in Fraxinus excelsior or Acer platanoides for example). When fibres are all inclined in the same direction in the tangential plane, with a continuous intensification of the inclination from pith to bark, it is named spiral grain (observed in Norway spruce or Pinus sylvestris for example). Finally, when fibres direction periodically changes from Z to S helix in the tangential plan, it is referred to interlocked grain (IG) (Hejnowicz&Romberger, 1979, Krawczyszyn&Romberger, 1979, Włoch et al., 2009). This late conformation is observable in numerous tropical trees. According to Kribs (1950) cited by HernandezAlmeida (2003), 75% of the 258 tropical trees analysed showed interlocked grain.

IG effect on mechanical properties is known to be damaging at the local scale. Cabrolier (2009) calculated the theoretical modulus of elasticity in the fibre direction of inclined grain samples. He observed a mean loss of 0.5 GPa in modulus of elasticity for an increase of 1° on grain angle. Specific modulus of elasticity, which is linked to wood strength and damping (Ono&Norimoto, 1984) is also affected by grain angle. One advantage advanced by Webb (1969) and supported by Détienne (1979) is that IG might improve water distribution from the roots to

the crown. But there is no information about the effect of interlocked grain on mechanical wood properties, even less at trunk scale.

Among species known to develop high interlocked grain, Bagassa guianensis Aubl. is a good model to study the impact of fibre organisation on wood mechanical properties. This Amazonian species, characterised by a singular behaviour, associating fast growth (like pioneer species) and long life (like shade tolerant species), produces a highly variable type of wood along ontogeny. The aim of the present work is to characterize the change in BD and IG in relation with tree development stages in B. guianensis and attempt to clear how these traits may contribute to the species growth strategy, combining high growth rate and longevity.

Material and methods

Material:

Eleven trees of Bagassa guianensis Aubl. (commercially known as Tatajuba) were sampled near to the Paracou experimental station (5°19'N; 52°56'W) in French Guiana, on a trail plot opened almost 30 years ago. Specimens were chosen in order to cover a homogeneous distribution of diameters from 13 to 55 cm at breast height (DBH). Tree dimensions were precisely evaluated by the measurement of each successive growth units within the bole and the crown. Each growth unit is characterized by its length and both initial and final diameter. Volumes of the trunk and crown axis were calculated by adding the volumes of each segment considering them as successive cones. Descriptive indicators has been used to determine the Architectural State of Development (ASD) following procedure described in Nicolini et al. (Nicolini et al., 2012): ASD 1 is defined by the presence of sequential branches and absence of fork; ASD 2 by the presence of both young fork and sequential branches; ASD 3 represents a mature stage where the fork is well established with ramified branches and the bole is pruned. The number of living branches has been measured for each tree. Wood properties were measured on diametric planks collected at three different heights along the trunk (1.30 m, mid-height and under the crown). Planks were sampled with care to keep the same orientation at the different heights. Basic density (BD), interlocked grain (IG), modulus of elasticity (MOE), tenacity and microfibril angle (MFA) were measured along the whole radial positions from bark to bark on each of these planks.

An additional disk of 1.20 of diameter from an old B. guianensis tree sampled in the region of Saül (3°37'25"N 53°12'26"W) enables complementary measurement on a larger radial gradient.

Basic density (BD):

Measurements were performed on small samples (RxTxL=20x20x10 mm). BD is defined as the ratio between dry mass ($M_{0\%}$) and saturated volume (V_{Sat}): $BD = M_{0\%} / V_{Sat}$ (Kollmann&Côté, 1968, Williamson&Wiemann, 2010). Sample volume (V_{Sat}) was calculated using the Archimedes Principle method on a Sartorius CP224S balance (precision: 0.2 mg): volume is given by the difference of weight of the wet sample in air and immersed in water (V_{sat} = weight $_{in\ air}$ - weight $_{in\ water}$). Dry mass was measured on the same balance after 3 days stabilization at 103°C.

Modulus of elasticity (MOE):

MOE was measured on thin samples ($R^xT^xL=2^x10^x150$mm) using the vibrational method following procedure described in Brémaud et al. (2012).

Microfibril angle (MFA):

Microfibril angle (MFA) measurements were carried out using X-ray diffraction (XRD) on a 4-circle diffractometer (Gemini, Agilent Technologies, Santa Clara, USA) following procedure used in Clair (2012). The average MFA of each sample was estimated using the ‘‘improved Cave’s method’’ (Yamamoto et al., 2001) which is more accurate when MFA is below 25°, which is the case for B. guianensis.

Tenacity test:

Tenacity was measured on varying interlocked grain samples (R^xT^xL=40*30*30 mm). Samples were glued on RL faces to handles (R^xT^xL=100*40*30 mm) and a 16mm pre-slit has been sawn in the middle of the sample. Rupture energy was measured using a strength piloted 3-points flexion test in the RL plane (Figure 1). Test were performed on air-dry wood after preliminary test proving the neglectible impact of moisture content compare to GI on tenacity measurement (see supplementary material).

Interlocked grain (IG):

IG has been measured using three different methods in order to analyse its effect on other wood properties. Each of these methods ensures to perform the measurement on the same samples as those scaled to fit to BD, MOE and MFA and tenacity analysis:

i. BD samples: using a goniometer, grain angle deviation to trunk direction is evaluated by visual assessment on the tangential-longitudinal plane of each split sample used for BD measurement. Resulting measure gives access to the absolute grain angle value each 0.5 mm over the radial profile ;

ii. MOE and MFA samples: X-ray incident beam is diffracted by cellulose microfibrils angle. It therefore gives information on both the microfibril angle and mean fibre orientation within the sample (2 mm in thickness) (method described in Brémaud et al., 2010) ;

iii. Tenacity samples: After splitting, samples from tenacity test are photographed and analysed with ImageJ software (Schneider et al., 2012). An Interlocked Grain Index (IGI) is proposed to characterize each sample, given by the ratio of the surface deviation due to inclined grain to the radial dimension (respectively S and R on Figure 1).

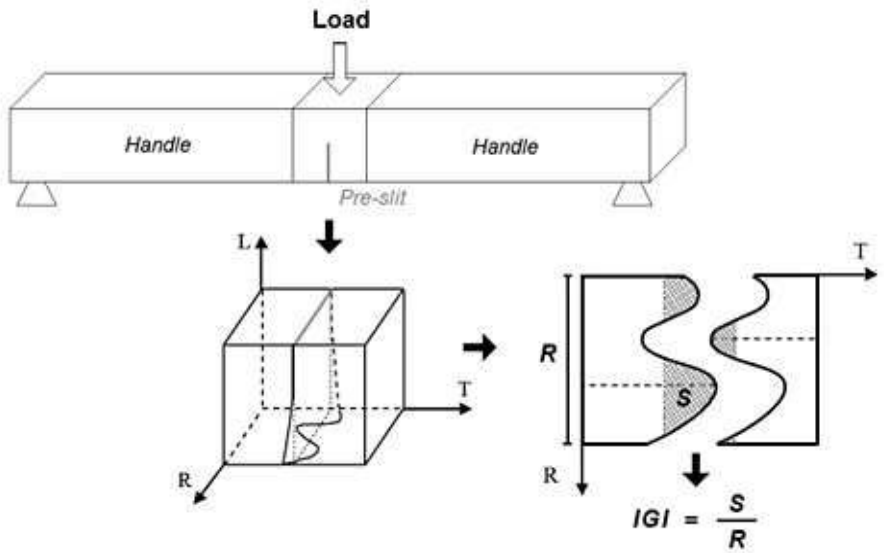


Figure 1: Tenacity test and measure of the Interlocked Grain Index (IGI) on split samples. Each sample is glued on the RL faces to two handles (R^xT^xL=100*40*30) and a 16mm pre-slit is sawn in the middle of the sample. After the 3-points flexion test in the RL plane, samples are characterized by a specific crack profile, observable on the RT face. The split surface S obtained by numerical analysis give access to the Interlocked Grain Index (IGI) as the ratio between S and the radial dimension R.

Results

A/ Description

1 - Tree development

Analysis of the ASD indicates that trees smaller than about 15 cm only develop sequential branches (ASD1). Development of the first fork occurs when trees reach a DBH between 13 and 20 cm (ASD2). Finally, the final mature stage is achieved when the fork is well established with ramified branches and the bole is pruned (ASD3). The passage from the first to the second ASD corresponds to a DBH of about 20 cm and the third is observed when the tree oversteps around 30 cm of DBH. In this last stage, crown development increases as fast as trunk volume. Figure 2 illustrate the evolution of ASD jointly with diameter at breast height (DBH) for the 11 individuals sampled.

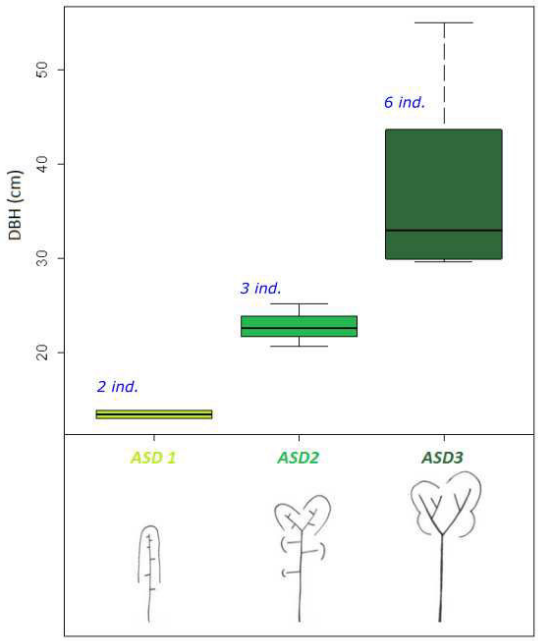


Figure 2 : Diameter at Breast Height (DBH) of the 11 individuals of B. guianensis in function of their Architectural State of Development (ASD). The number of individuals belonging to each group is indicated above each box in blue.

Figure 3a represents the increase in total tree volume and trunk and crown volumes with DBH. It shows that at first, total volume increases is almost due to trunk volume increase only. Then, when DBH ranges from 20 to 30 cm, crown volume starts to increase strongly up to represent half of the total volume in the biggest mature tree.

This result concurs with the strong increase number of living branches after 30 cm in DBH, as illustrated in Figure 3b.

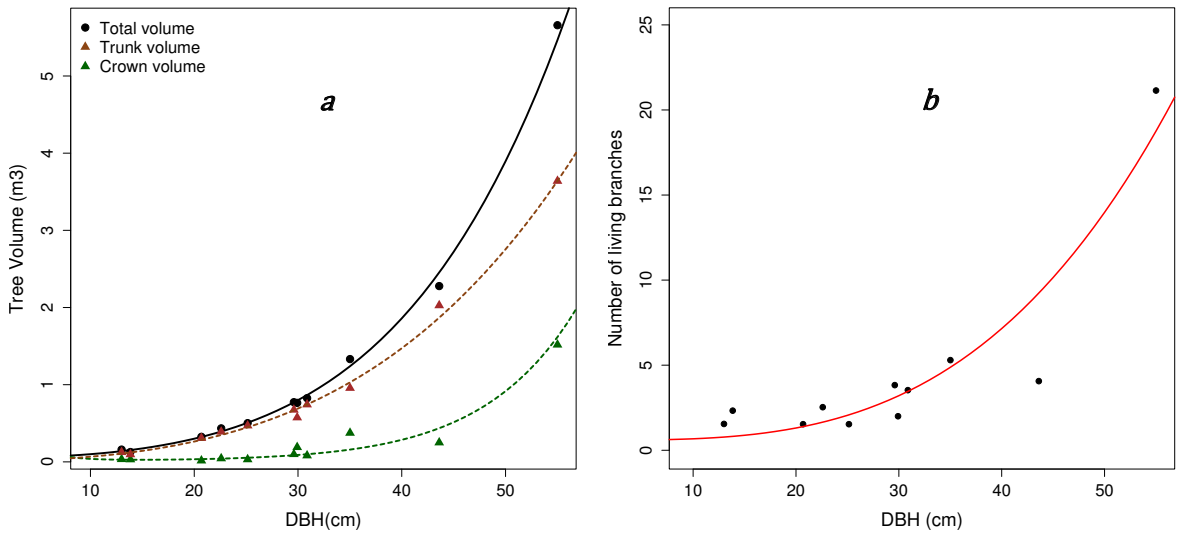


Figure 3: a) Contribution of trunk (brown triangles) and crown (green triangles) volumes to the total volume (black circles) as a function of the Diameter at Breast Height (DBH). b) Increase of the number of living branches with DBH.

2 - BD variations within the tree

In each of the trees, BD highly depends on the radial position with a strong increase from pith to bark. Near the pith, BD is always low with mean BD ranging from 0.35 to 0.52 g.cm^{-1} with some significant differences observed from tree to tree. Results from Kruskal-Wallis statistical test performed on the sample at maximum 2 cm from pith on the basal disks showed that there are significant differences between individuals (chi-squared = 69.577, p-value = 5.351e-11). Tukey's test identifies 4 groups significantly different. Farther from the pith (radial position > 5 cm), there is no significant difference in BD between individuals for a given class of diameter. Except near the pith, results are then comparable for the same radial position. Figure 4a illustrates how BD profiles from disks collected at the basis of the trunk of each individual (height=1.30m) are clearly superimposable.

For individuals with DBH higher than 20 cm, one can observe two stages in the increase of BD from pith to bark. During a first stage, BD increases linearly with distance to the pith with a slope of 0.04 g.cm-3/cm, then the

increase is reduced to 0.01 g.cm-3/cm. When plotted all together (Figure 4b), the adjustment of a segmented model - adjusting two successive linear models maximizing the explicated variance - indicates a significant rupture point between the two different stages for a radial position of 9.3 cm, ie a diameter of 18.6 cm. This point corresponds to a mean BD of 0.72 g.cm^{-1}. At mid-height and under the crown, the BD under the bark is not significantly different than at 1.30 m. However, BD at the vicinity of the pith is higher under the fork, especially for bigger trees (the mean BD in the first 2cm next to the pith varies from 0.36 at the basis of the trunk to 0.47 under the fork).

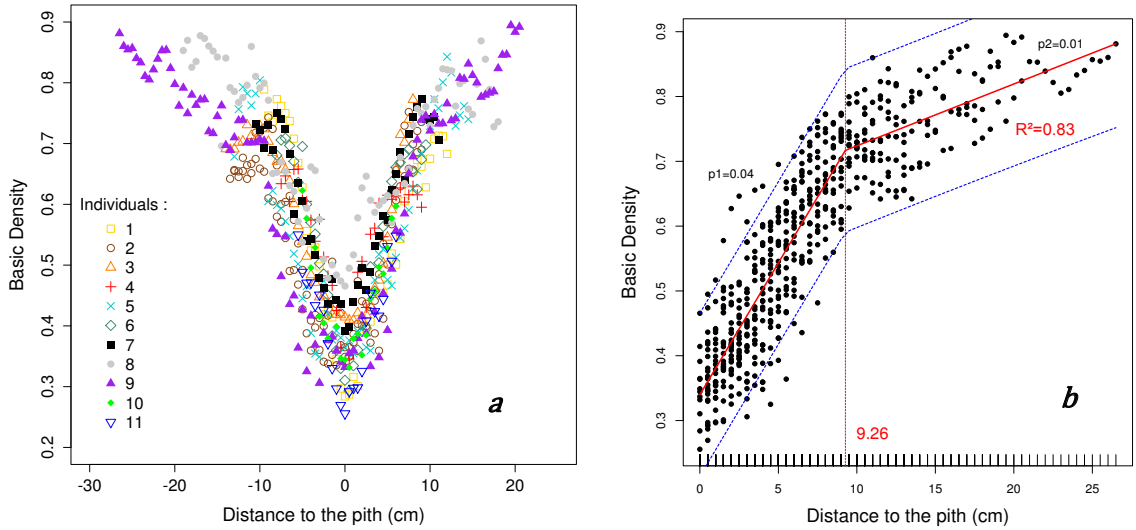


Figure 4: a) Basic density (BD) variations with distance from the pith for sample collected at the basis of the trunk. Each individual is represented by a color as mentioned on the legend. b) Basic density (BD) variations with absolute distance from the pith. The continuous red line corresponds to the segmented model and the vertical red dotted line to the rupture point. The blue dotted lines represent the interval of prediction of the model. Slopes of each linear model that composes the segmented model (p1 and p2) are mentioned in italic red letters.

3 - Variations of interlocked grain within the tree

Each of the 11 trees presents interlocked grain, ie, fibres orientation periodically change from Z to S inclination. Samples collected in basal rings show very low IG amplitudes near the pith up to the first centimetres then IG amplitude linearly increases toward the bark. Figure 5 shows the IG variations profile for the biggest tree of the sampling (individual 9). All trees follows similar trend but in this tree, extreme values of -23 and 31° were recorded. It is observed that the number of periods is nearly the same on each side of the pith, even on eccentric disk. Consequently, IG is not perfectly symmetric along diameters. When observing the grain angle under the

bark for a given height, IG is not constant all around the periphery and can even change direction from Z to S direction for a given age; fibre therefore do not form an helix all around the trunk but is better represented by a wavy organization in the LT plane.

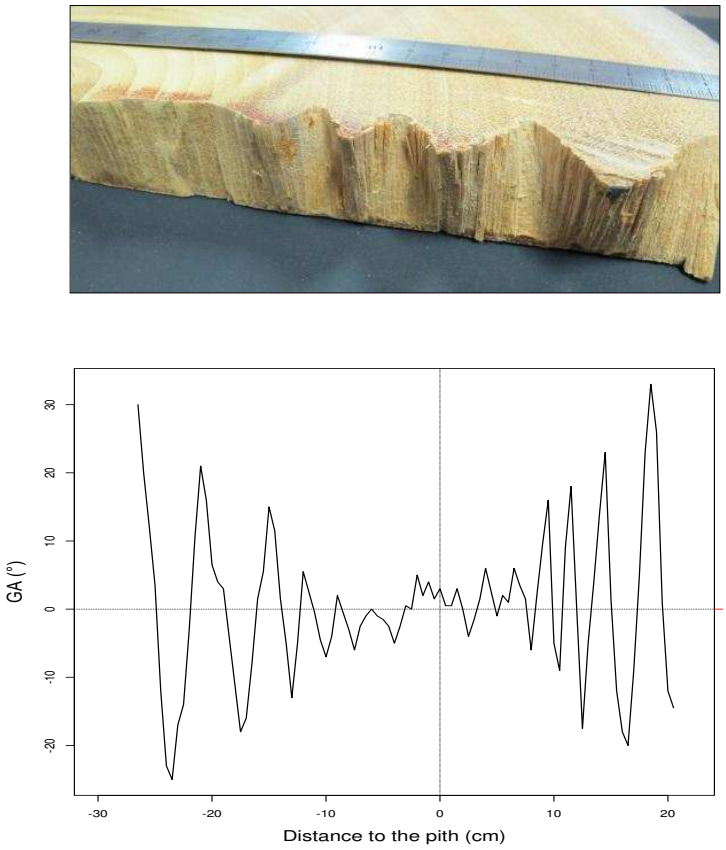


Figure 5: Example of IG variations within a diametrical plank. Here are the results observed for the bigger tree of the sampling, the individual 9. The corresponding ring used for these measured is represented above the graph. IG amplitudes are increasing with distance from the pith and there are the same numbers of period in each side of the pith.

Maximal IG amplitudes (absolute value of successive amplitude peaks), are positively correlated with tree diameter (Figure 6b). A linear model is adapated to described the variations of extreme IG values with absolute distance to the pith (R^2=0.53). Each peak corresponds to a half period width (P1/2). Figure 6a shows that $P_{1/2}$ are mostly constant all along the radial profile. For all individuals, IG periods are characterized by a $P_{1/2}$ of 1.65cm in mean. $P_{1/2}$ variability is higher for the first IG periods but mean values remains constant. As for BD, there is no significant effect of height on IG variations: mean variance in IG values for the different levels are respectively of 6, 5.2 and 5.5 °. The same trends are observed at mid-height and under the crown.

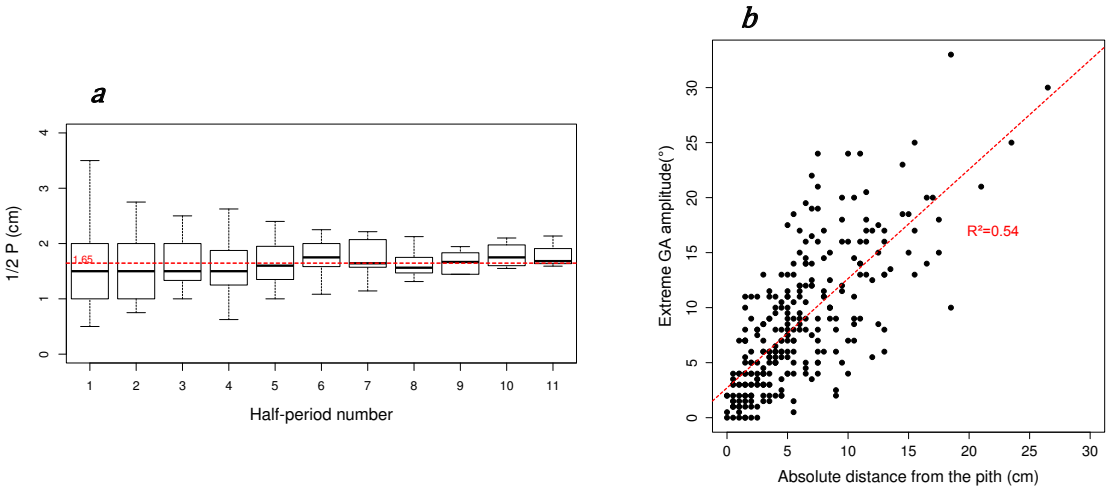


Figure 6: a) Width of the IG half-period (P1/2) depending on their number. The red dotted line represents the median P1/2 value obtained for all IG periods. Tukey test indicates that all similar. b) Maximal IG amplitudes corresponding to the amplitudes peaks with absolute distance from the pith. The blue line represents the moving average for each radial position. The red dotted line represent the linear model (R^2=0.54).

4 - Extra tree from Saul

The additional disk of 1.20 m of diameter sampled in Saül enables the measurement of BD and IG on a larger disk (Figure 7). At a distance less than 20 cm from the pith, BD measurements fit with previous measured trees. Farer from the pith, BD is stabilized at around 0.8 g.cm-3 then decrease after 50 cm. Regarding IG, mean level of amplitude is clearly lower for this tree, however the trend is similar to smaller trees: First a strong increase of GA amplitude, then the increase continue with a lower rate. After one meter of diameter, IG steeply decreases.

B/ Link between fibers geometrical parameters and mechanical properties

MOE variations profile with BD is divided into two parts (Figure 8). For BD under 0.7 g.cm-3, the relation between the two parameters is linear. For BD above 0.7 g.cm-3, there is not any more relationship as MOE variability increases with extreme values from 6 to 20 GPa. This high variability is related to the small dimension of the specimen that includes only part of the period of IG. When sample include only straight fibres, MOE is maximum whereas when the fibre are out of axis of the sample, MOE largely decreases.

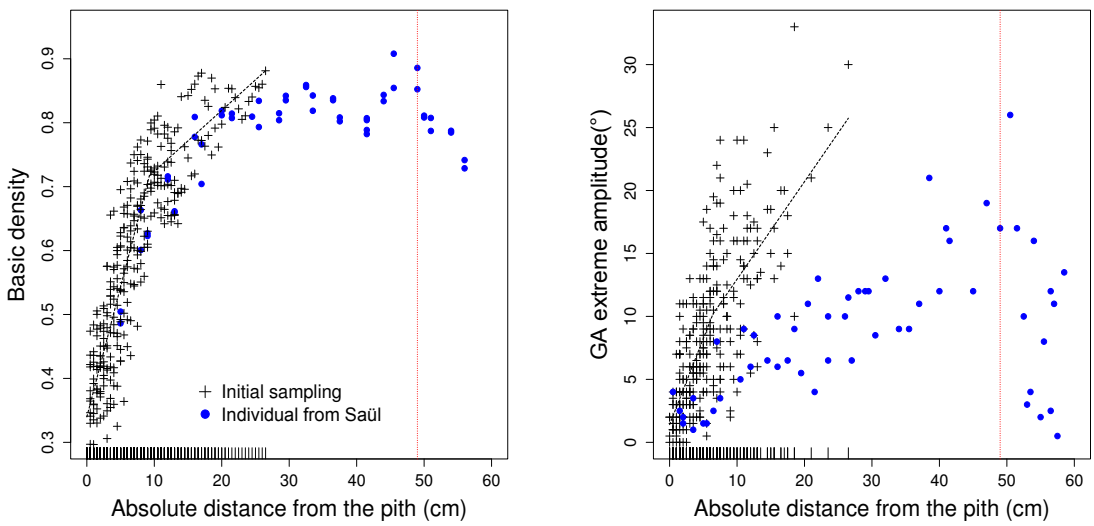


Figure 7: Variation in IG extreme amplitude (°) and Wood Specific Gravity (BD) with absolute distance to the pith (cm). Black crosses correspond to the results from the original dataset and blue dots correspond to the measures obtained with the extra individual sampled in Saül.

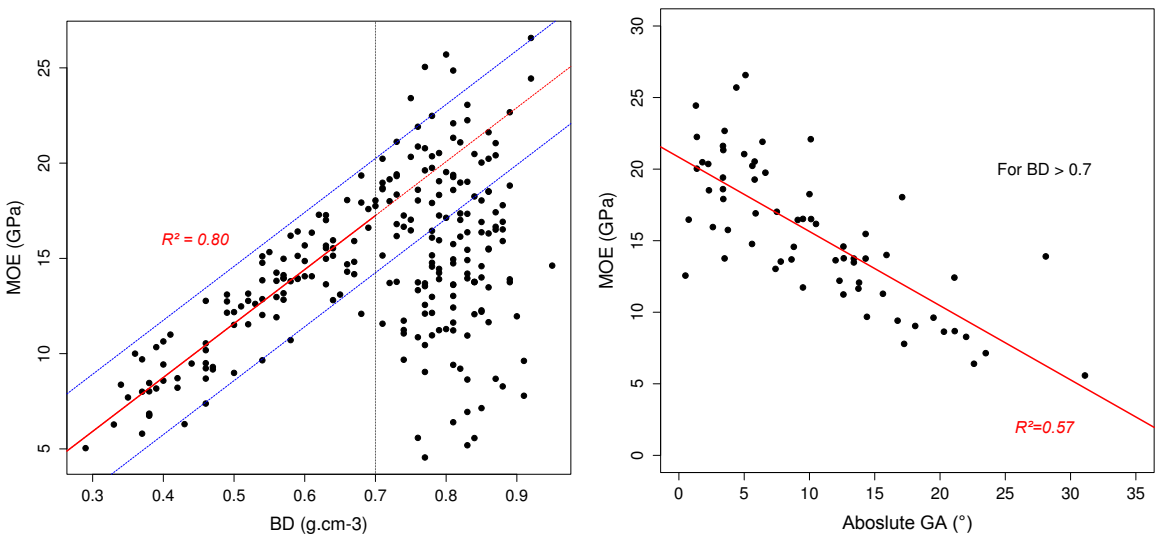


Figure 8: Variations of Modulus of Elasticity (MOE) with Wood Specific Gravity (BD). The linear model applied on samples on which BD is under 0.7 is represented in red (R^2=0.80). The continuity of this model for denser samples is represented with a red dotted line. Blue dotted lines represent the interval of prediction.

Results from tenacity test show positive correlation between IG and Rupture energy necessary to split the sample (Figure 9). A simple linear model (m1) using Grain Index as only parameter explains 43% of the variance (Table 1). A multi linear model (m2) integrating Grain Index and MOE explains 55% of the variance. (Anova test confirms that m2 is better adapted that m1; m1 and m2 are both validated by Shapiro Test and BPtest).

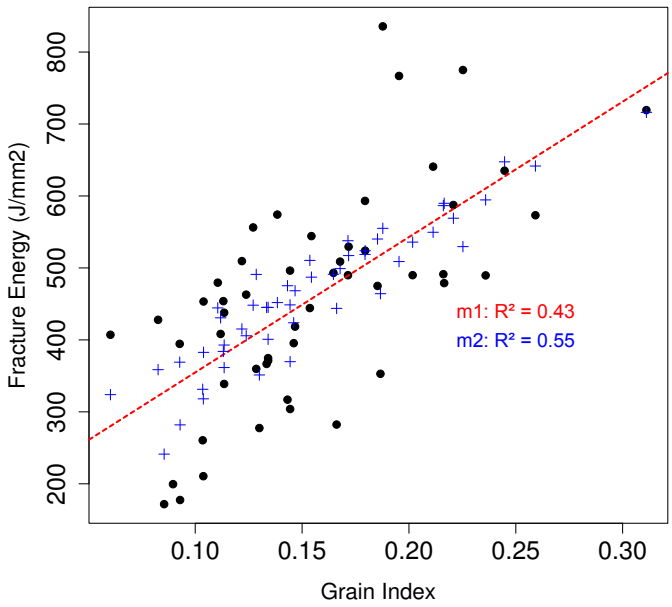


Figure 9: Variation of Rupture Energy from tenacity test on the Grain Index measured on split samples. The red dotted line represents the simple linear model (m1) and the blue crosses represent the predicted values given by the multi linear mode using Grain Index and MOE as parameters. R squared value are reported on the figure for each model (in red: m1; in blue: m2)

Table 1 : Details of the model used to describe Rupture Energy from tenacity test. M1 correspond to the simple linear model using Grain Index as unique parameter and m2 to the multi linear model using Grain Index and MOE as parameters. Intercepts, estimate (Est.), standard errors (SE), t and p values and significance levels (sig; *:0.05-0.01; **:0.01-0.001; *<0.001) are given for each predictive variable. Sample size (N), adjusted explained variance (R2) and degrees of freedom (df) are given for each model.**

models	**m1**					**m2**				
	n	**df**	**R²**			**n**	**df**	**R²**		
	51	49	0.43			51	48	0.55		
	Est.	**SE**	**t**	**p**	**Sig**	**Est.**	**SE**	**t**	**p**	**Sig**
Intercept	166.75	49.85	3.34	0	**	-127.8	95.9	-1.33	0.19	
GI	1880.86	306.33	6.14	0	***	1406	308.5	4.56	0	***
MOE						321	925	3.48	0	**

Discussion

B. guianensis individuals have been selected among a contrasted ontogenic gradient. Comparing the results from trees with different DBH, it is then possible to identify the different stages of development of the species. In the first years, B. guianensis produces low density wood with low interlocked grain. During this stage, BD strongly increases up to 18.5 cm (DBH) then increase slow down. This range of DBH, close to 20 cm, corresponds to the emergence of ASD 2. For larger diameters, overstepping the limit of 30 cm, interlocked grain amplitudes are maximal and BD nearly stabilizes.

From these results, it is possible to divide the development of B. guianensis into several main steps:

1. Fast growth during the first years of tree development in a context of competition for light with other surrounding pioneer species. AMF is high in juvenile wood (first central 5 cm). Basic density starts from low values and increases quickly with diameter and height;
2. The tree settles it first fork, which means that increase in height is only supported by crown development from this point. This step can be consider as the event marking the transition between two main stages in tree life, consecutively dedicated to fast growth and maintenance of the trunk. Increase in BD is slowed from that time;
3. Settlement over the canopy. Sequential branches disappear and crown volume increases. BD stabilizes and IG amplitudes keep increasing;

The larger tree sampled in Saül allows for the formulation of hypothesis on a last stage:

4. When tree is fully established and close to senescence, BD and IG start to decrease.

From these observations, it is then possible to characterize B. guianensis growth strategy, analysing its shared characters with existing ecological models. Shade tolerant species has been shown to have high wood density when pioneers tend to have low wood density (Larjavaara&Muller-Landau, 2010). Strength and construction costs increase linearly with BD. Low BD doesn't improve strength but enables fast growth. B. guianensis appears to shares both behaviours: in the young stage, it produces low density wood, ie with reduced construction costs, allowing fast growth despite the low number of branches and leaves. But contrary to others short-lived pioneer species, B. guianensis adapts the type of wood it produces to its dimensions: BD, and then

strength, increases jointly with tree growth, enabling a support adapted to the increasing loads carried by the trunk at all times. When the crown is settled, B. guianensis produces a regular and denser wood (more than two times denser than in the young stage) similar to wood produced by shade tolerant species. In that sense, it can be qualified as a "long-lived" pioneer, capable of high growth and long-life jointly. It is the key characteristic that makes B. guianensis a species of interest as regards its development and wood properties, and BD variability within the tree is mainly responsible for this performance. Larjavaara found that the most important benefit of high BD is the reduction of trunk surface area leading to the decrease in trunk maintenance and bark construction costs (energy spent per unit of time). Increasing wood density might be then the more efficient way for trunk sheathing after the high growth stage. This hypothesis is supported by the observations of Williamson&Wiemann (2010): radial increase in BD concentrates denser wood at greater distance from the neutral axis of the stem, resulting in a stronger stem from a limited amount of material. Shifts in BD therefore represent an efficient tool to offset damage risks resulting from the first high growth-rate stage of development of the tree.

But other wood traits come into account in the control of tree development. As an adaptive wood trait too, high MFA in juvenile wood enables stem bending in the first years of the tree and increases the chance of survival of the young stem. The comparative representation of wood properties gradient in the tree represented in Figure 10 enables to identify the first stage of development allocated to growth (ASD1) and the last one dedicated to reinforcement (ASD3), clearly separated by the occurrence of the fork (ASD2). This representation also enables to observe the consequent effect on modulus of elasticity at each stage of development of the tree. For large diameters, MOE remain macroscopically low despite the high wood density because of the high IG.

IG has a strong impact on mechanical properties along the trunk axis when highly inclined. MOE is generally well linked with BD, but when grain angle is high, the orientation of the fibres out of the axis of the sample strongly decreases MOE and results in an especially low MOE for high BD. Locally, inclined grain can then be considered as a defect for wood mechanical behaviour. Nonetheless the effect of interlocked grain, seen as crossing fibres alternating positive and negative grain angles, on mechanical wood behaviour must be different.

Wood produced at the same time along the bole have the same specificities regardless of height (Rueda&Williamson, 1992). That's why variations of BD and IG are maintained with height. Nonetheless wood

characteristics depend of the biotic and abiotic conditions when settled. (Williamson&Wiemann, 2010). Considering wood variations as markers of tree history strategy, any other secondary xylem modifications along wood production with tree age can be interpreted as strategic too. Variations of BD among species are the result of adaptation and then variations across radius must likewise be adaptive and serve one or more functions. Both BD and IG showed the same variations depending on the stage of development. Radial increase in BD has been shown to be concomitant with IG amplitude increase. As BD is related to the need for structural support, then interlocked grain should have a similar role for the tree.

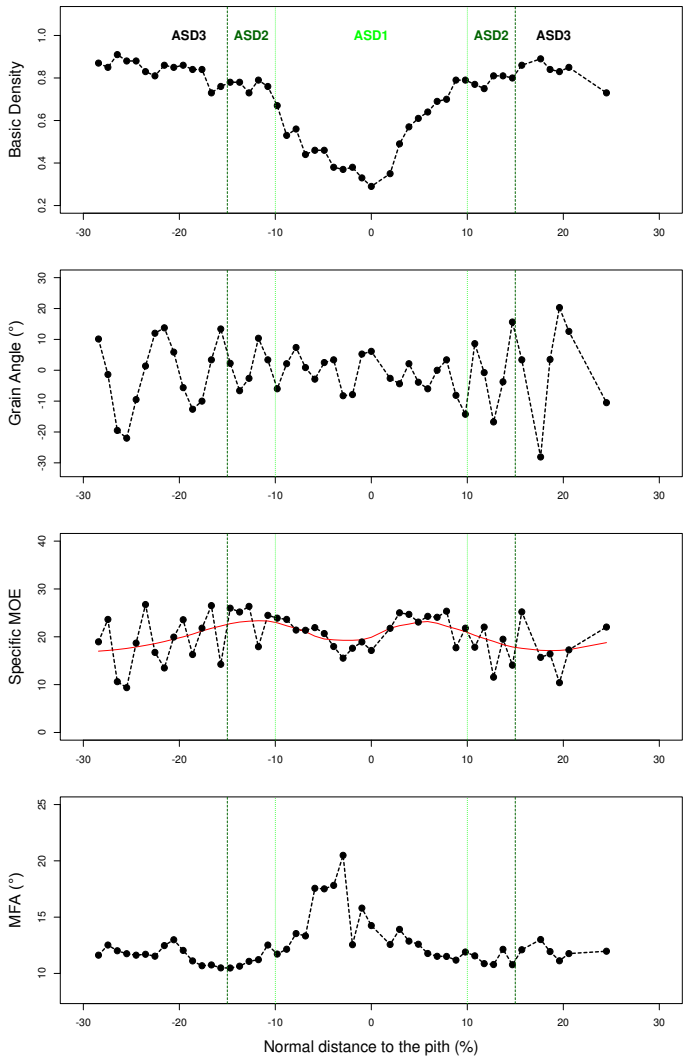


Figure 10: Variations in BD, IG, MOE, Specific MOE and MFA with the absolute distance from the pith (%) for the individual 9 in B. guianensis. The two stages of development mentioned in the discussion are represented by the black dotted lines and correspond to a radial distance from the pith of 9.2 cm. The red line on specific MOE profile indicates the mobile average on four points.

Results coming from the tenacity test support this hypothesis, in the sense that ICF has been proved to prevent the propagation of cracks. Interlocked grain could therefore be a good way to prevent risks of radial splitting for adult trees as suggested by Cabrolier (2009). We also assume the hypothesis that interlocked grain improves resistance to increasing torsion efforts induced by rotations of the growing crown more and more exposed to wind. This hypothesis is supported by the parallel increase of IG with crown volume. Another support of this hypothesis is the lower IG measured within the tree sampled in Saül compare to the 11 other ones sampled in the coastal area. In the region of Saul, forests are submitted to lower wind regimes and crown movements can be reasonably assumed less intensive. Torsion solicitations induced by crown movements might be lower in that case, and would be correlated to the low grain angle values observed for that specimen.

Conlusion

B. guianensis is a singular tropical tree species characterized by high growth rates and high wood quality. Wood specific gravity shift within the radial profile appeared to be linked with architectural stages of development. Our observations confirm the prevalence of this wood trait in growth performances in long-lived species. Similarly but with a light delay, one can observe an increasing variations in grain angle with diameter observed in B. guianensis. The comparison between grain angle variations and others wood traits proposes a new understanding of this unfamiliar characteristic. In B. guianensis, interlocked grain is assumed to be an adaptive response to growing conditions. With such a growth rate and light inner wood, interlocked grain appears as a good strategy at low costs to offset the risks taken by the species to reach quickly the canopy. Indeed, it provides structural support and prevents the apparition of cracks without producing more wood. In any cases, variations in wood specific gravity and grain angle within the tree and their adaptive advantage deserve more interest, as they appear to be correlated to tree performances. B. guianensis is a good example of a tree capable to combine high growth and perenity of the structure thanks to its ability to vary both setting. This versatility might be the final sought characteristic in the search for effective plantation species in French Guiana. B. guianensis is a promising species for local logging and plantations projects as exploitable wood is produced quickly with high growth rate, homogeneously with predictable accurate volumes by the tree diameter and efficiently with high quality. The description of this singular species also gives access to the definition of new criterions in the research of species of interest for plantation projects.

Reference

Arets, E., P. van der Hout and R. Zagt. "Responses of Tree Populations and Forest Composition to Selective Logging in Guyana. ." In *Long-Term Changes in Tropical Tree Diversity: Studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo, and Melanesia*, edited by ter Steege H., 95-116. Wageningen, Netherlands: Tropenbos International, 2003.

Brémaud, Iris, Pierre Cabrolier, Joseph Gril, Bruno Clair, Jean Gérard, Kazuya Minato and Bernard Thibaut. "Identification of Anisotropic Vibrational Properties of Padauk Wood with Interlocked Grain." *Wood Science and Technology* 44, no. 3 (2010): 355-367.

Brémaud, Iris, Yves El Kaïm, Daniel Guibal, Kazuya Minato, Bernard Thibaut and Joseph Gril. "Characterisation and Categorisation of the Diversity in Viscoelastic Vibrational Properties between 98 Wood Types." *Annals of Forest Science* 69, no. 3 (2012): 373-386.

Cabrolier, Pierre. "Is Interlocked Grain an Adaptive Trait for Tropical Tree Species in Rainforest ?" In *6th Plant Biomechanics Conference*. Cayenne, 2009.

Détienne. "Contrefil À Rythme Annuel Dans Les Faro, Daniellia Sp." *Bois et Forêts des Tropiques*, no. 183 (1979).

Falster, D. S. and M. Westoby. "Tradeoffs between Height Growth Rate, Stem Persistence and Maximum Height among Plant Species in a Post-Fire Succession." *Oikos* 111, (2005): 57-66.

Fimbel, Robert and Espen Sjaastad. "Wood Specific Gravity Variability in Ceiba Pentandra≪/I&Gt." *Wood and Fiber Science* 26, no. 1 (1994): 91-96.

Fournier, M., J. Dlouhá, G. Jaouen and T. Almeras. "Integrative Biomechanics for Tree Ecology: Beyond Wood Density and Strength." *Journal of Experimental Botany*, (2013).

Hejnowicz, Z. and J. A. Romberger. "The Common Basis of Wood Grain Figures Is the Systematically Changing Orientation of Cambial Fusiform Cells." *Wood Science and Technology* 13, no. 2 (1979): 89-96.

Hernandez, R.E. and G. Almeida. "Effects of Wood Density and Interlocked Grain on the Shear Strength of Three Amazonian Tropical Hardwoods." *Wood and Fiber Sci.* 35, no. 2 (2003): 89-96.

King, D. A., S. J. Davies, M. N. Nur Supardi and S. Tan. "Tree Growth Is Related to Light Interception and Wood Density in Two Mixed Dipterocarp Forests of Malaysia." *Functional Ecology* 19, no. 3 (2005): 445-453.

Kollmann, F.F.P. and W.A. Côté. *Principles of Wood Science and Technology: Solid Wood*: Springer-Verlag, 1968.

Krawczyszyn, J. and J. A. Romberger. "Cyclical Cell Length Changes in Wood in Relation to Storied Structure and Interlocked Grain." *Canadian Journal of Botany* 57, no. 7 (1979): 787-794.

Larjavaara, Markku and Helene C. Muller-Landau. "Rethinking the Value of High Wood Density." *Functional Ecology* 24, no. 4 (2010): 701-705.

Li, Xinguo, Harry Wu and Simon Southerton. "Transcriptome Profiling of Pinus Radiata Juvenile Wood with Contrasting Stiffness Identifies Putative Candidate Genes Involved in Microfibril Orientation and Cell Wall Mechanics." *BMC Genomics* 12, no. 1 (2011): 480.

McLean, J. Paul, Tian Zhang, Sandrine Bardet, Jacques Beauchêne, Anne Thibaut, Bruno Clair and Bernard Thibaut. "The Decreasing Radial Wood Stiffness Pattern of Some Tropical Trees Growing in the Primary Forest Is Reversed and Increases When They Are Grown in a Plantation." *Annals of Forest Science* 68, no. 4 (2011): 681-688.

Muller-Landau, Helene C. "Interspecific and Inter-Site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees." *Biotropica* 36, no. 1 (2004): 20-32.

Nicolini, Eric, Jacques Beauchêne, Benjamin Leudet de la Vallée, Julien Ruelle, Thomas Mangenet and Patrick Heuret. "Dating Branch Growth Units in a Tropical Tree Using Morphological and Anatomical Markers: The Case of Parkia Velutina Benoist (Mimosoïdeae)." *Annals of Forest Science* 69, no. 5 (2012): 543-555.

Ono, T. and M. Norimoto. "On Physical Criteria for the Selection of Wood for Soundboards of Musical Instruments." *Rheologica Acta* 23, no. 6 (1984): 652-656.

Rueda, R. and G. B. Williamson. "Radial and Vertical Wood Specific Gravity in Ochroma Pyramidale (Cav. Ex Lam.) Urb. (Bombacaceae)." 24, no. 4 (1992).

Schneider, C.A., W.S. Rasband and K.W. Eliceiri. "Nih Image to Imagej: 25 Years of Image Analysis." *Nat Methods* 9, (2012): 671:675.

Webb, C. D. "Variation of Interlocked Grain in Sweetgum." *Forest Products Journal* 19, no. 8 (1969).

Wiemann, Michael and G. Williamson. "Extreme Radial Changes in Wood Specific Gravity in Some Tropical Pioneers." *Wood and Fiber Science* 20, no. 3 (1988): 344-349.

Williamson, G. Bruce and Michael C. Wiemann. "Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica." *Biotropica* 42, no. 5 (2010): 590-597.

Williamson, G. Bruce and Michael C. Wiemann. "Measuring Wood Specific Gravity…Correctly." *American Journal of Botany* 97, no. 3 (2010): 519-524.

Williamson, G. Bruce, Michael C. Wiemann and James P. Geaghan. "Radial Wood Allocation in Schizolobium Parahyba." *American Journal of Botany* 99, no. 6 (2012): 1010-1019.

Włoch, Wiesław, Joanna Jura-Morawiec, Paweł Kojs, Muhammad Iqbal and Józef Krawczyszyn. "Does Intrusive Growth of Fusiform Initials Really Contribute to Circumferential Growth of Vascular Cambium?" *Botany* 87, no. 2 (2009): 154-163.

Woodcock, D. W. and A. D. Shier. "Does Canopy Position Affect Wood Specific Gravity in Temperate Forest Trees?" *Annals of Botany* 91, no. 5 (2003): 529-537.

Wright, S. Joseph, Kaoru Kitajima, Nathan J. B. Kraft, Peter B. Reich, Ian J. Wright, Daniel E. Bunker, Richard Condit, James W. Dalling, Stuart J. Davies, Sandra Díaz, Bettina M. J. Engelbrecht, Kyle E. Harms, Stephen P. Hubbell, Christian O. Marks, Maria C. Ruiz-Jaen, Cristina M. Salvador and Amy E. Zanne. "Functional Traits and the Growth–Mortality Trade-Off in Tropical Trees." *Ecology* 91, no. 12 (2010): 3664-3674.

Yamamoto, H., F. Sassus, M. Ninomiya and J. Gril. "A Model of Anisotropic Swelling and Shrinking Process of Wood." *Wood Science and Technology* 35, no. 1-2 (2001): 167-181.

Yao, Joe. "Influence of Growth Rate on Specific Gravity and Other Selected Properties of Loblolly Pine." *Wood Science and Technology* 4, no. 3 (1970): 163-175.

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1

Figure 1 : Production moyenne annuelle de grumes entre 2010 et 2014 selon les espèces exploitées en Guyane. 27
Figure 2 : Evolution des importations de produits bois en Guyane depuis 2003. 28
Figure 3 : Evolution du nombre d'habitants en Guyane en comparaison aux Antilles et à la France métropolitaine. 29
Figure 4 : croissance en hauteur et en diamètre des individus de Bagassa guianensis selon les sites expérimentaux. 33
Figure 5 : Facteurs de variabilité des propriétés du bois à différentes échelles. 39
Figure 6 : Principe de la mise en contrainte des cellules lors de leur maturation. 41
Figure 7 : Schématisation des contraintes dans a) un arbre droit équilibré ; b) un arbre penché. 41
Figure 8 : Comparaison anatomique entre le bois de tension et le bois normal chez un arbre en situation de redressement. 43
Figure 9 : Observation de la variation de l'angle des fibres de bois sur le rayon dans le cas de bois contrefilé. 45
Figure 10 : Influence de la croissance maximale en diamètre sur la densité à 12 % chez 102 espèces guyanaises. 47
Figure 11 : Houppier d'un individu de bagasse de 15m de haut, situé sur la piste de Combi, aux alentours de Sinnamary. 48
Figure 12 : Ecorce et fruits de bagasse. 48
Figure 13 : Exsudation de latex blanc et poisseux juste après la découpe d'un fût de bagasse. 49
Figure 14 : Plan ligneux et aspect du bois de la bagasse. 50
Figure 15: Répartition mondiale du Cordia alliodora (Ruiz & Pavon) Oken. 50
Figure 16 : Individu de cèdre sam dominant un peuplement forestier proche du bourg de Saül. 51
Figure 17 : Ecorce d'un individu mature et jeune plant de cèdre sam originaire de Saül. 52
Figure 18 : Plantules de cèdre sam rencontrées aux abords du belvédère de Saül. 52
Figure 19 : Position géographique du village de Saül en Guyane française. 53
Figure 20 : Plan ligneux et aspect du bois du cèdre sam. 53
Figure 21 : Critères d'attribution du stade architectural (ASD) pour chaque individu. 60
Figure 22: Schéma simplifié du principe de la description architecturale. 61
Figure 23 : Codage de la structure des arbres au format MTG (Multi Tree Graph). 62
Figure 24 : Mesure des surfaces d'aubier, de duramen et d'écorce sur une rondelle de B. guianensis avec Image J. 63
Figure 25 : Comparaison des surfaces d'aubier et de duramen de 32 rondelles mesurées et calculées via Image J. 64
Figure 26 : Identification des cernes de croissance chez C. alliodora. 65
Figure 27: Observation de deux faux cernes chez C. alliodora. 65
Figure 28 : Méthode de calcul des épaisseurs moyennes de cernes chez C. alliodora. 66
Figure 29 : Mesure de l'ICC à partir de la méthode du trou unique. 67
Figure 30 : Observation d'une zone de bois de tension chez un individu de B. guianensis à la lumière rasante. La surface brillante correspond à la zone de bois de tension. 68
Figure 31 : Principaux plans de diffraction du cristal de cellulose contribuant au diffractogramme du bois. 70
Figure 32: Calcul du paramètre T (Cave, 1966) à partir du diffractogramme de l'échantillon, permettant le calcul de l'AMF. 71
Figure 33: Profil de tige de plusieurs individus de B. guianensis. 72
Figure 34 : Analyse des rondelles successives et épaisseur des différents tissus chez B. guianensis. 73

Figure 35 : Proportion des différents tissus dans le tronc en fonction de la hauteur chez B. guianensis. 74
Figure 36: Variabilité de l'épaisseur d'aubier et d'écorce à 1,30 m en fonction du $D_{1.30m}$ chez B. guianensis. 74
Figure 37: Variabilité de l'épaisseur et de la proportion d'aubier en fonction du niveau de hauteur chez les 11 individus de B. guianensis. 75
Figure 38 : Variation de la proportion de duramen en surface à 1,30 m chez les individus de B. guianensis selon la hauteur. 75
Figure 39 : Variation des surfaces de duramen, d'aubier et d'écorce dans les rondelles base en fonction du D1.30m des individus chez B. guianensis. 76
Figure 40 : Cartographie de la répartition des individus de C. alliodora recensés autour du bourg du village de Saül. 77
Figure 41 : Evolution du rapport H(D0%) / Htot en fonction du D1.30m chez les individus de C. alliodora. 77
Figure 42 : Profil de tige de plusieurs individus de C. alliodora. 78
Figure 43 : Analyse des rondelles successives et épaisseur des différents tissus chez C. alliodora. 79
Figure 44 : Proportion des différents tissus dans le tronc en fonction de la hauteur chez C. alliodora. 80
Figure 45 : Variabilité de l'épaisseur et de la proportion d'aubier en fonction du niveau de hauteur chez C. alliodora. 80
Figure 46 : Variation de la proportion de duramen en fonction de la hauteur chez les individus de C. alliodora. 81
Figure 47 : Variation des surfaces de duramen (marron) et d'aubier (jaune) et des surfaces totales (noir) dans les rondelles base en fonction du D1.30m chez les individus de Cordia alliodora. 81
Figure 48 : Variation de l'AMF selon le rayon sur les rondelles bases des individus de B. guianensis. 82
Figure 49 : Variation de l'AMF selon le rayon sur les rondelles bases des individus de C. alliodora. 83
Figure 50 : Variabilité du D1.30m des individus de B. guianensis en fonction de leur stade architectural (ASD). 84
Figure 51 : Variation du nombre de cimettes en fonction du D1.30m chez les individus de B. guianensis. 85
Figure 52 : Variation de la hauteur maximale et sous fourche en fonction du D1.30m chez les individus de B. guianensis. 85
Figure 53 : Evolution du rapport H/D en fonction du D1.30m pour les individus de B. guianensis. 86
Figure 54 : Comparaison entre le nombre de cernes des individus C. alliodora et l'âge des cecropias associés selon les différents sites de prélèvement. 87
Figure 55 : Comparaison entre la croissance des individus de C. alliodora et celle des cecropias associés. 88
Figure 56 : Observations des pousses annuelles des différents individus de C. alliodora. 89
Figure 57 : Variation de la longueur des pousses annuelles selon les individus chez C. alliodora. 89
Figure 58 : Evolution du D1.30m selon le nombre de cernes dans les rondelles bases des individus de C. alliodora. 90
Figure 59 : Profils de tige et défilement des cernes de croissance au sein des différents individus de C. alliodora. 91
Figure 60 : Augmentation du volume total, du tronc et de la couronne en fonction du D1.30m chez B. guianensis. 92

Figure 61 : Variation des volumes de duramen et d'aubier dans l'arbre en fonction du D1.30m chez B. guianensis. *93*
Figure 62 : Variation du volume total, de duramen et d'aubier dans l'arbre en fonction du D1.30m des chez C. alliodora. *94*
Figure 63 : Profils de variation des mesures d'ICC selon la position sur la circonférence chez les deux espèces. *95*
Figure 64 : Influence des conditions de croissance sur la différence entre les valeurs extrêmes d'ICC chez B. guianensis. *96*
Figure 65 : Influence de la hauteur sur l'indice d'excentrement de la moelle chez C. alliodora. ... *97*
Figure 66 : Détail de la géométrie des différentes rondelles de l'individu 4 de C. alliodora selon la hauteur dans l'arbre. *98*
Figure 67 : Exemple d'identification d'une zone de bois de tension chez B. guianensis. *99*
Figure 68 : Coloration d'une coupe anatomique effectuée dans une zone de bois de tension chez B. guianensis. *99*
Figure 69 : Variation des surfaces d'aubier, de duramen et de bois de tension selon la hauteur chez B. guianensis. *100*
Figure 70 : Coloration d'une coupe anatomique effectuée dans une zone de bois de tension chez C. alliodora. *100*
Figure 71 : Variabilité de traits foliaires en fonction du D1.30m chez B. guianensis et C. alliodora. *101*
Figure 72 : Densité moyenne des feuilles des individus de B. guianensis et de C. alliodora en fonction de leur D1.30m. *102*
Figure 73 : Variabilité de traits foliaires en fonction de l'infradensité sous écorce (ID.SE) chez B. guianensis et C. alliodora. *103*
Figure 74 : Corrélations entre deux traits foliaires (SLA et CHL) chez C. alliodora et B. guianensis. *105*
Figure 75 : Comparaison des traits foliaires mesurés aux valeurs issues de la base de données BRIDGE. *106*
Figure 76 : Comparaison des mesures de SLA à la base BRIDGE en fonction de l'infradensité sous écorce (IDS.Ecorce). *107*
Figure 77 : Comparaison des mesures de CHL à la base BRIDGE en fonction de l'infradensité sous écorce (IDS.Ecorce). *107*
Figure 78 : Observation de la mise en place de duramen traumatique chez C. alliodora. *108*
Figure 79 : Différents stades de développement observés chez B. guianensis. *109*
Figure 80 : Croissance en hauteur et en diamètre pour les individus de C. alliodora en fonction de leur âge. *110*
Figure 81 : Comparaison de la croissance de trois espèces en milieux ouverts : C. obtusa, C. alliodora et B. guianensis. *111*
Figure 82 : Comparaison des profils d'ICC moyens mesurés aux résultats obtenus par Fournier (1994) et Ruelle (2007). *112*
Figure 83 : Hypothèse du rôle de la stratégie d'excentrement chez C. alliodora. *113*
Figure 84 : Hypothèse de stratégie de contrôle de la trajectoire grâce au bois de tension chez B. guianensis. *114*
Figure 85 : Illustration de la conformation du tronc et du houppier chez B. guianensis. *115*
Figure 86 : Plan de découpe des échantillons d'infradensité depuis l'arbre sur pied jusqu'à la planche diamétrale. *118*
Figure 87 : Détail de la mesure du volume saturé dans le cas d'une éprouvette flottante lors de la mesure d'infradensité. *120*
Figure 88 : Variabilité de l'infradensité sur le rayon des rondelles à 1m30 selon le diamètre des individus de B. guianensis. *122*
Figure 89 : Infradensité en fonction de la distance à la moelle chez les individus de Bagassa guianensis. *122*

Figure 90 : Infradensité en fonction de la distance absolue à la moelle pour l'ensemble des individus de bagasse. *123*
Figure 91 : Variation de l'infradensité de la bagasse en fonction de la distance au cambium. *124*
Figure 92 : Profil de variation de l'infradensité chez Bagassa guianensis en fonction du niveaux de hauteur. *125*
Figure 93 : Variabilité de l'infradensité selon la hauteur réelle de prélèvement des rondelles chez de B. guianensis. *125*
Figure 94 : Variabilité de l'infradensité à cœur, au centre et sous l'écorce selon le niveau de hauteur chez la bagasse. *126*
Figure 95 : Variabilité de l'infradensité sur le rayon des rondelles à 1m30 selon le diamètre chez Cordia alliodora. *127*
Figure 96 : Infradensité en fonction de la distance à la moelle chez les individus de Cordia alliodora. *128*
Figure 97 : Variation de l'infradensité selon la position relative sur le rayon chez les individus de Cordia alliodora. *128*
Figure 98 : Profils d'infradensité par individu selon le site de prélèvement chez C. alliodora. *129*
Figure 99 : Profil de variation de l'infradensité chez Cordia alliodora en fonction selon trois niveaux de hauteur. *130*
Figure 100 : Variabilité de l'infradensité selon la hauteur réelle de prélèvement des rondelles des individus de C. alliodora. *131*
Figure 101 : Comparaison des profils d'infradensité à la base du tronc entre C. alliodora et B. guianensis. *132*
Figure 102 : Comparaison des profils d'infradensité à la base du tronc entre C. alliodora et B. guianensis selon la distance absolue à la moelle et la position relative sur le rayon. *132*
Figure 103 : Variabilité de l'infradensité simple et corrigée selon le rayon chez deux individus de Boco (Bocoa proacensis). *134*
Figure 104 : Lien entre épaisseur de cerne et infradensité chez deux individus de C. alliodora ayant poussé différemment. *134*
Figure 105 : Lien entre épaisseur des cernes et infradensité chez l'individu 4 de C. alliodora. *135*
Figure 106 : Comparaison de l'infradensité maximale par individu selon D1m30 entre B. guianensis et C. alliodora. *136*
Figure 107 : Variation de l'infradensité dans la rondelle de bagasse prélevée à Saül en comparaison aux autres individus. *137*
Figure 108 : Mesure de l'angle moyen du fil d'échantillons de bagasse à l'échelle millimétrique à l'aide d'un goniomètre. *138*
Figure 109 : Mesure de l'angle du fil à l'échelle microscopique par la méthode de diffraction aux rayons X. *139*
Figure 110 : Mesure du contrefil à l'échelle macroscopique sur les blocs de bagasse fendus à l'aide du logiciel Image J. *140*
Figure 111 : Dimensions des éprouvettes et étapes du test de ténacité sur des blocs contrefilés de bagasse. *141*
Figure 112 : Choix de l'organisation des plis au sein des éprouvettes de bagasse artificiellement contrefilés. *143*
Figure 113 : Composition finale des multi-plis artificiellement contrefilés de bagasse. *143*
Figure 114 : Composition finale des lots d'échantillons pour la constitution des multi-plis contrefilés de bagasse. *144*
Figure 115 : Détail de la finition des multi-plis contrefilés de bagasse selon le type de colle *145*
Figure 116 : Cas d'indentation lors de l'essai de flexion sur des échantillons de massif et résolution du problème. *146*
Figure 117 : Observation d'un essai de flexion 3 points jusqu'à la rupture sur un multipli contrefilé sec collé à l'époxy. *146*

Figure 118 : Analyse des courbes contrainte-déformation issues des essais de flexion sur les éprouvettes de multi-pli. *147*
Figure 119 : Caractéristiques de l'échantillonnage de calibrage et résultat des essais selon les conditions hygroscopiques et le plan de fente lors de la mesure de la ténacité de blocs contrefilés de bagasse. *148*
Figure 120 : Influence de la variation de l'angle du fil au sein des échantillons de bagasse sur les valeurs de ténacité. *148*
Figure 121 : Observation d'un cas de délamination des différents plis avant rupture lors de la mesure de la flexibilité. *149*
Figure 122 : Résultats obtenus lors du test préliminaire de flexibilité pour l'échantillonnage de calibration Calibr.2. ..... *150*
Figure 123 : Variation du module d'élasticité de l'éprouvette sèche selon l'ICF sur bois sec et comparaison aux valeurs calculées. *151*
Figure 124 : Variations selon l'ICF sur bois sec des paramètres calculés à partir des profils de rupture lors du test de flexibilité. *151*
Figure 125 : Profils de contrainte-déformation pour les multi-plis de bagasse correspondant à un ICF de 2, 10 et 22°. *152*
Figure 126 : Détail du billonnage des individus sélectionnés et de la découpe des planches diamétrales. *158*
Figure 127 : Plan de découpe des échantillons de retrait à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. *159*
Figure 128 : Détail du dispositif de mesure pour l'analyse du retrait selon le type d'échantillons. *161*
Figure 129 : Ajustement de la mesure de retrait, dans le cas d'échantillons de type A usinés sur faux quartier. *162*
Figure 130 : Variabilité des résultats de retrait total volumique selon les individus chez B. guianensis. *162*
Figure 131 : Distribution des mesures de retrait volumique total pour tous les échantillons de B. guianensis. *163*
Figure 132 : Retrait radial et tangentiel en fonction de la distance normée à la moelle selon le type de bois et la hauteur de prélèvement dans l'arbre chez B. guianensis. *164*
Figure 133 : Valeurs de PSF en fonction de la distance normée à la moelle et variabilité du PSF associées à chaque type de bois chez B. guianensis. *164*
Figure 134 : Variabilité des résultats de retrait total volumique selon les individus chez C. alliodora. *165*
Figure 135 : Distribution des mesures de retrait volumique total pour tous les échantillons de C. alliodora. *165*
Figure 136 : Valeurs de retrait radial et tangentiel en fonction de la distance normée à la moelle selon le type de bois et la hauteur de prélèvement chez C. alliodora. *166*
Figure 137 : Valeurs de PSF (en %) en fonction de la distance normée à la moelle et variabilité du PSF associées à chaque type de bois chez C. alliodora. *166*
Figure 138 : Retrait volumique total en % dans l'aubier et le duramen selon le niveau de hauteur dans l'arbre chez C. alliodora. *167*
Figure 139 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le type de bois chez B. guianensis. *167*
Figure 140 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le type de bois chez C. alliodora. *168*
Figure 141 : Influence de l'infradensité sur le retrait volumique selon le site de prélèvement chez C. alliodora. *168*
Figure 142 : Variabilité du retrait radial, tangentiel et longitudinal en fonction de l'AMF chez B. guianensis et C. alliodora. *169*

Figure 143 : Trajectoires de séchage moyennes et observation du PSF selon le type de bois chez B. guianensis. *170*
Figure 144 : Variabilité du retrait surfacique selon le type de bois et le processus de séchage chez B. guianensis. *171*
Figure 145 : Influence du type de séchage sur l'apparition de collapse dans les zones de bois de tension chez B. guianensis. *172*
Figure 146 : Plan de découpe des échantillons de module à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. *173*
Figure 147 : Schéma du dispositif mis en place pour la découpe précise des échantillons de module. *174*
Figure 148 : Effet du bois de tension sur la qualité de l'usinage des échantillons de module chez B. guianensis. *175*
Figure 149 : Préparation des échantillons de module après découpe pour les mesures vibratoires. *176*
Figure 150 : Conditionnement et stabilisation hygrométrique des échantillons avant la mesure du module. *177*
Figure 151 : Dispositif de vibrations forcées sur poutres flottantes pour la mesure du module et de l'amortissement. *178*
Figure 152 : Visualisation de l'écran de commande après le 1er balayage et détection du 1er pic de fréquence. *179*
Figure 153 : Visualisation de l'écran de commande après le 2nd balayage et confirmation du 1er pic de fréquence détecté. *179*
Figure 154 : Visualisation de l'écran de commande lors de la décroissance libre après excitation. *180*
Figure 155 : Influence de l'état de surface sur la mesure du module spécifique avec la méthode vibratoire. *180*
Figure 156 : Variations du module d'élasticité en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez B. guianensis. *181*
Figure 157 : Variations du module spécifique en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez B. guianensis. Les valeurs extrêmes sont indiquées par les lignes pointillées et la moyenne par le trait mixte. *182*
Figure 158 : Variabilité du module d'élasticité et du module spécifique selon le type de bois chez B. guianensis. *182*
Figure 159 : Variabilité du module d'élasticité et du module spécifique selon le type de bois chez C. alliodora. *183*
Figure 160 : Variations du module d'élasticité en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez C. alliodora. *184*
Figure 161 : Variations du module spécifique en fonction de la distance à la moelle selon les individus chez C. alliodora. *184*
Figure 162 : Variabilité de l'amortissement chez B. guianensis selon les individus, la distance à la moelle et le type de bois. *185*
Figure 163 : Variabilité de l'amortissement chez C. alliodora selon les individus, la distance à la moelle et le type de bois. *186*
Figure 164 : Influence de l'infradensité sur le module d'élasticité chez B. guianensis. *187*
Figure 165 : Influence de l'angle du fil sur le module d'élasticité et sur le module spécifique chez B. guianensis. *187*
Figure 166 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez B. guianensis. *188*
Figure 167 : Modèle de variation de l'amortissement en fonction du module spécifique chez B. guianensis. *189*
Figure 168 : Variation du module en fonction de l'infradensité selon le site de prélèvement chez C. alliodora. *189*

Figure 169 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez C. alliodora. 190
Figure 170 : Variations de l'amortissement en fonction du module spécifique chez C. alliodora. 191
Figure 171 : Variations du module spécifique en fonction de l'AMF chez B. guianensis et C. alliodora. 191
Figure 172: Influence du type de bois sur le module et le module spécifique chez B. guianensis et C. alliodora. 192
Figure 173: Plan de découpe des échantillons de durabilité à partir des planches diamétrales prélevées sur les individus. 195
Figure 174: Disposition des échantillons au sein des bacs de culture. 197
Figure 175 : Variabilité de la perte de masse à 6 mois des échantillons témoin de yayamadou dans chaque bac. 197
Figure 176: Profil des pertes de masses mensuelles moyennes par individu selon le type de bois chez B. guianensis. 198
Figure 177: Coefficient de variabilité de la perte de masse à 6 mois en fonction des individus et du type de bois chez B. guianensis. 199
Figure 178: Profil des pertes de masses mensuelles moyennes par individu selon le type de bois chez C. alliodora. 200
Figure 179: Coefficient de variabilité de la perte de masse moyenne à 6 mois en fonction des individus de C. alliodora selon type de bois. 201
Figure 180: Influence du type de bois sur la durabilité chez B. guianensis et C. alliodora selon le type de bois. 202
Figure 181 : Identification de gros individus C. alliodora et de B. guianensis en forêt primaire. 210
Figure 182 : Comparaison des volumes de bois et de duramen selon l'âge des arbres chez B. guianensis et C. alliodora. 214
Figure 183 : Comparaison des propriétés moyennes chez B. guianensis et de C. alliodora aux autres espèces guyanaises. 215
Figure 184 : Comparaison entre les traits du bois des espèces issues de forêt naturelle et de plantation pour B. guianensis. 217
Figure 185 : Comparaison des gradients d'infradensité dans l'arbre entre plantation et forêt naturelle chez B. guianensis. 217
Figure 186 : Résultats d'une plantation de mélanges de clones de Cordia alliodora en Equateur au bout de 5 ans. 218
Figure 187 : Croissance naturelle d'une bagasse au sein d'une culture de cacao, dans l'état du Pará au Brésil. 219
Figure 188 : Plants de café arabica se développant sous des individus de C. alliodora dans des plantations au Costa Rica. 219
Figure 189 : Analyse en Composantes Principales comparant les propriétés de croissance et du bois des deux espèces d'études, B. guianensis et C. alliodora, aux autre espèces locales et permettant l'identification d'espèces prometteuses. 220

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

Tableau 1 : Evolution de la production annuelle de bagasse entre 2010 et 2014 en comparaison aux productions des trois espèces commerciales majeures guyanaises : l'angélique, le gonfolo rose et le grignon franc. 49
Tableau 2 : Caractéristiques des individus prélevés lors de la thèse. 59
Tableau 3 : Détail des tarifs de cubage en fonction du D1.30m selon le type de bois chez B. guianensis. 76
Tableau 4 : Coefficients utilisés lors de l'ajustement des modèles polynomiaux de type « y = a + (bx)^c » utilisés pour décrire l'augmentation du volume total, du volume du tronc et du volume de la couronne en fonction du D1.30m des individus de B. guianensis. 92
Tableau 5 : Détail des valeurs d'excentrements moyens et extrêmes pour les 9 individus de C. alliodora. 97
Tableau 6 : Valeurs moyennes des traits foliaires par individu chez B. guianensis et C. alliodora. 103
Tableau 7 : Valeurs moyennes des échanges gazeux mesurés chez l'individu 2 de B. guianensis. 105
Tableau 8 : Résultats des mesures d'infradensité des rondelles basses de Bagassa guianensis pour chaque individu. 121
Tableau 9 : Résultats des mesures d'infradensité par niveau de hauteur chez B. guianensis. 126
Tableau 10 : Résultats des mesures d'infradensité des rondelles basses de Cordia alliodora pour chaque individu. 127
Tableau 11 : Résultats des mesures d'infradensité par niveau de hauteur chez Cordia alliodora. 130
Tableau 12 : Détail des caractéristiques propres à chaque multi-pli contrefilé de bagasse. 145
Tableau 13 : Modèles de prédiction de l'énergie de rupture des multi-plis de bagasse en fonction de l'indice du fil et du module spécifique. 149
Tableau 14 : Résultats des tests de flexion sur les multiplis de bagasse pour l'échantillonnage de calibrage Calibr.1. 149
Tableau 15 : Synthèse des résultats obtenus pour l'analyse du retrait chez B. guianensis selon le type de bois. 163
Tableau 16 : Synthèse des résultats obtenus pour l'analyse du retrait chez C. alliodora selon le type de bois. 165
Tableau 17 : Comparaison des propriétés viscoélastiques moyennes par individu entre B. guianensis et C. alliodora. 193
Tableau 18 : Pertes de masse moyennes à 6 mois par individu selon le type de bois chez B. guianensis. 198
Tableau 19 : Pertes de masse moyennes à 6 mois par individu selon le type de bois chez C. alliodora. 200
Tableau 20 : Classes de durabilité naturelle des bois en relation aux attaques fongiques basées sur la norme européenne CEN/TS 15083-2. 204

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : Macro Image J pour le calcul des surfaces d'aubier et duramen à partir des images des rondelles. *289*
Annexe 2 : Profils d'infradensité et teneur en eau au sein des rondelles prélevées dans chaque individu de bagasse. *290*
Annexe 3 : Profils d'infradensité et teneur en eau au sein des rondelles prélevées dans chaque individu de cèdre sam. *301*
ANNEXE 4: Profil de variation d'ID selon la distance à la moelle pour les 11 individus de B. guianensis. *310*
ANNEXE 5 : Profil de variation d'ID selon la distance à la moelle pour les 9 individus de C. alliodora. *311*
ANNEXE 6 : Ajustement des modèles segmentés aux profils de variation d'ID selon le rayon chez B. guianensis. *312*
ANNEXE 7 : Variabilité du profil d'ID avec la distance à la moelle selon le niveau de hauteur chez B. guianensis. *313*
ANNEXE 8 : Variabilité du profil d'ID avec la distance à la moelle selon le niveau de hauteur chez C. alliodora. *314*
ANNEXE 9 : Variabilité du profil d'ID avec le rayon pour les 9 individus de C. alliodora selon les classes de diamètre. *315*
ANNEXE 10 : Profils contrainte - déformation des essais de flexion effectués sur les multiplis contrefilés de B. guianensis. *316*

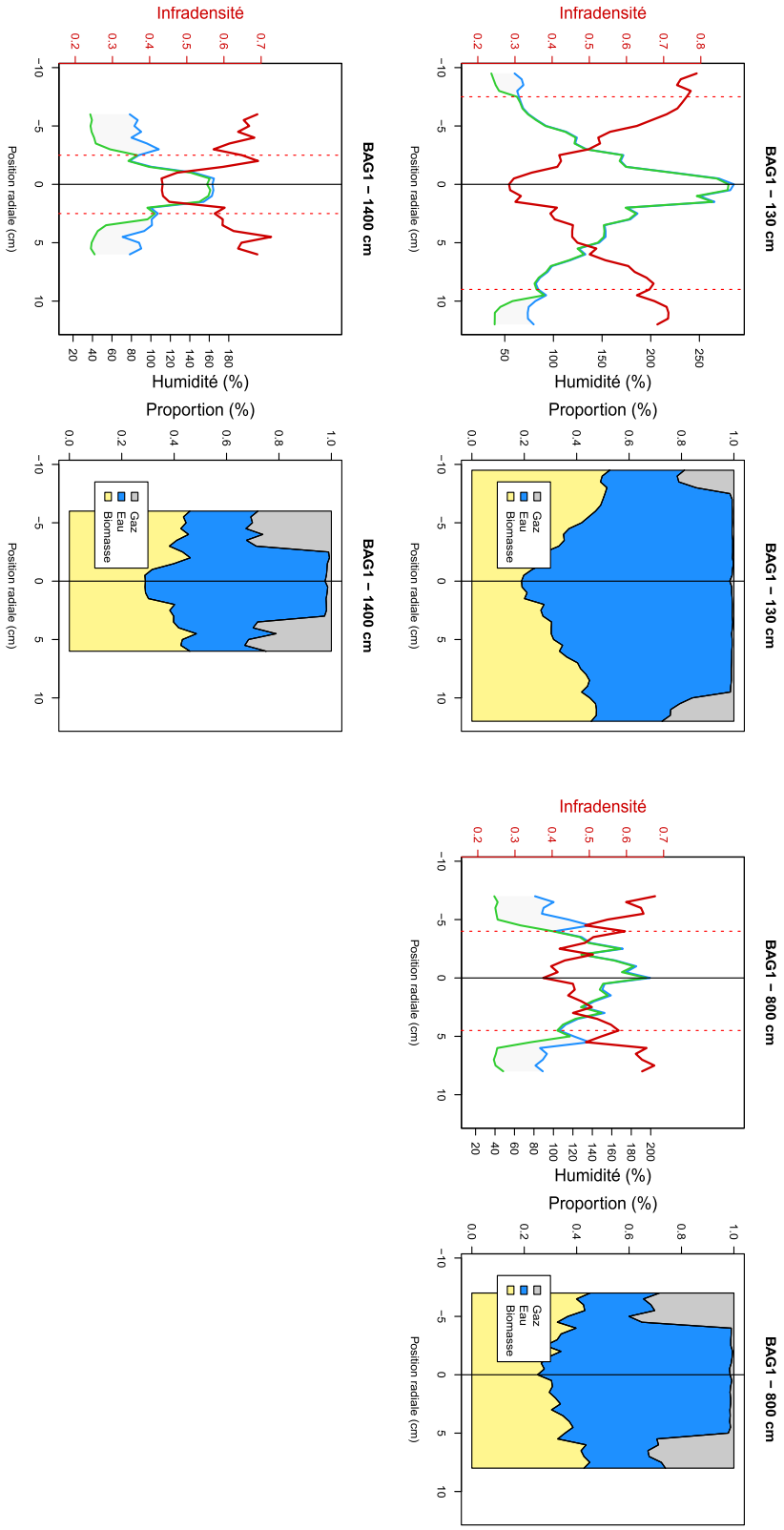
ANNEXES

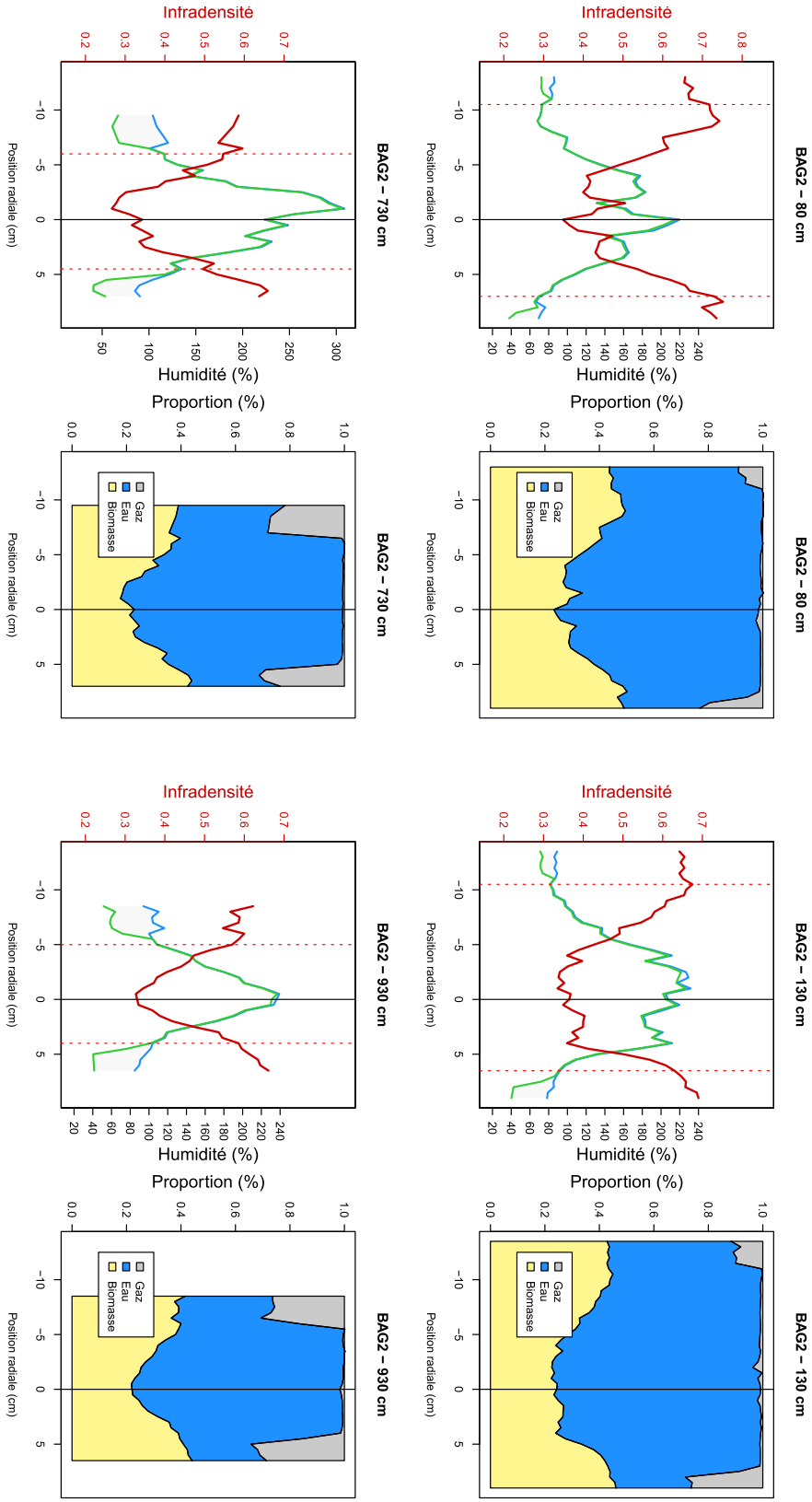
ANNEXES

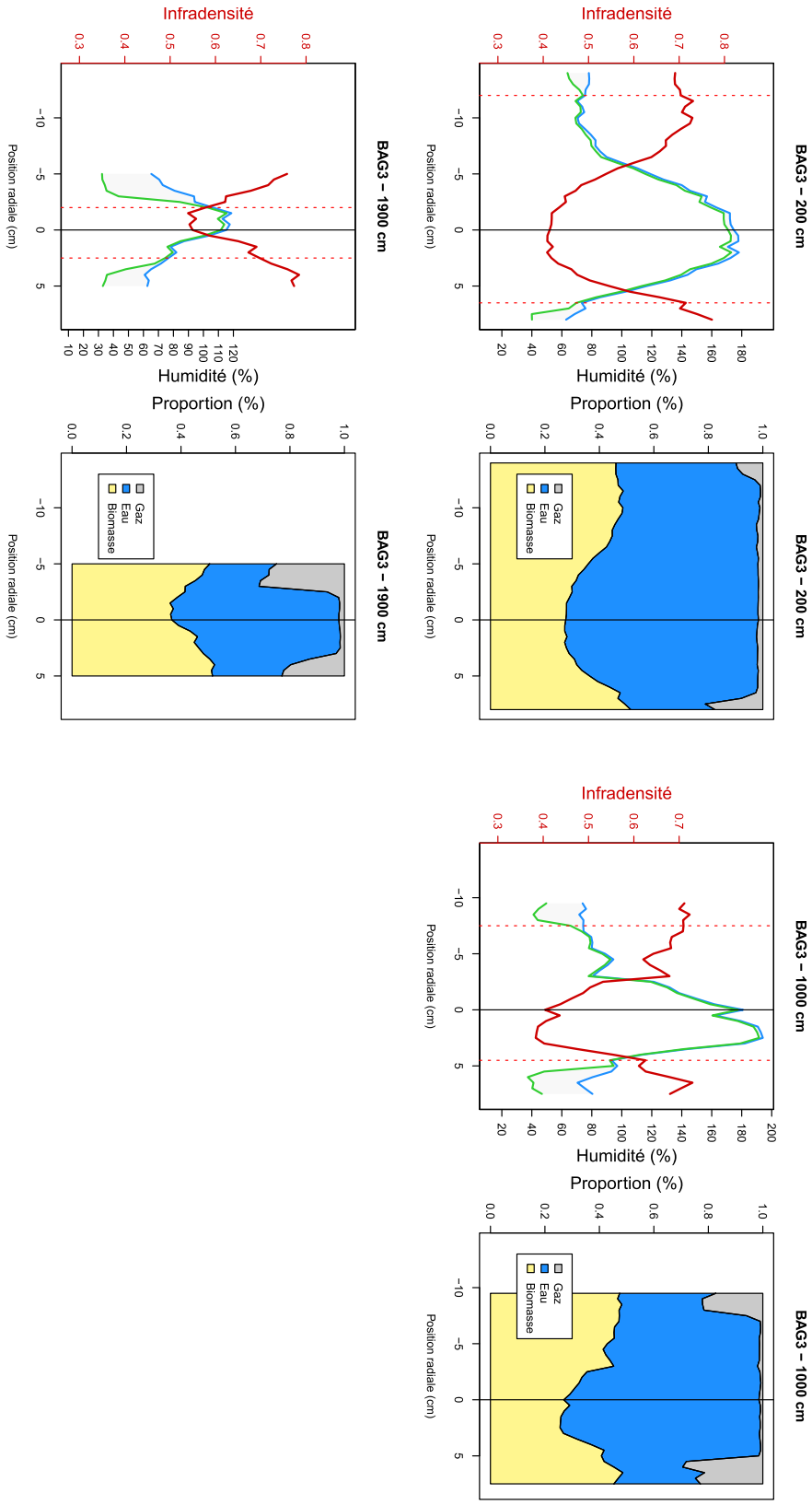
ANNEXE 1 : Macro Image J pour le calcul des surfaces d'aubier et duramen à partir des images des rondelles.
Pour une série de photos de rondelles « Image1.jpg » à « Imagen.jpg » ayant la même échelle et dont l'orientation des rondelles selon la griffe est indiquée (orientation line), la macro trace 12 rayons depuis la moelle dont le premier passe par la ligne d'orientation. En pointant les transitions aubier/duramen et duramen/écorce, la macro calcule pour chaque rondelle la longueur des rayons correspondant à l'aubier et au duramen, permettant ainsi le calcul des surfaces à l'aide de la formule : S = Pi * (moyenne des rayons)².

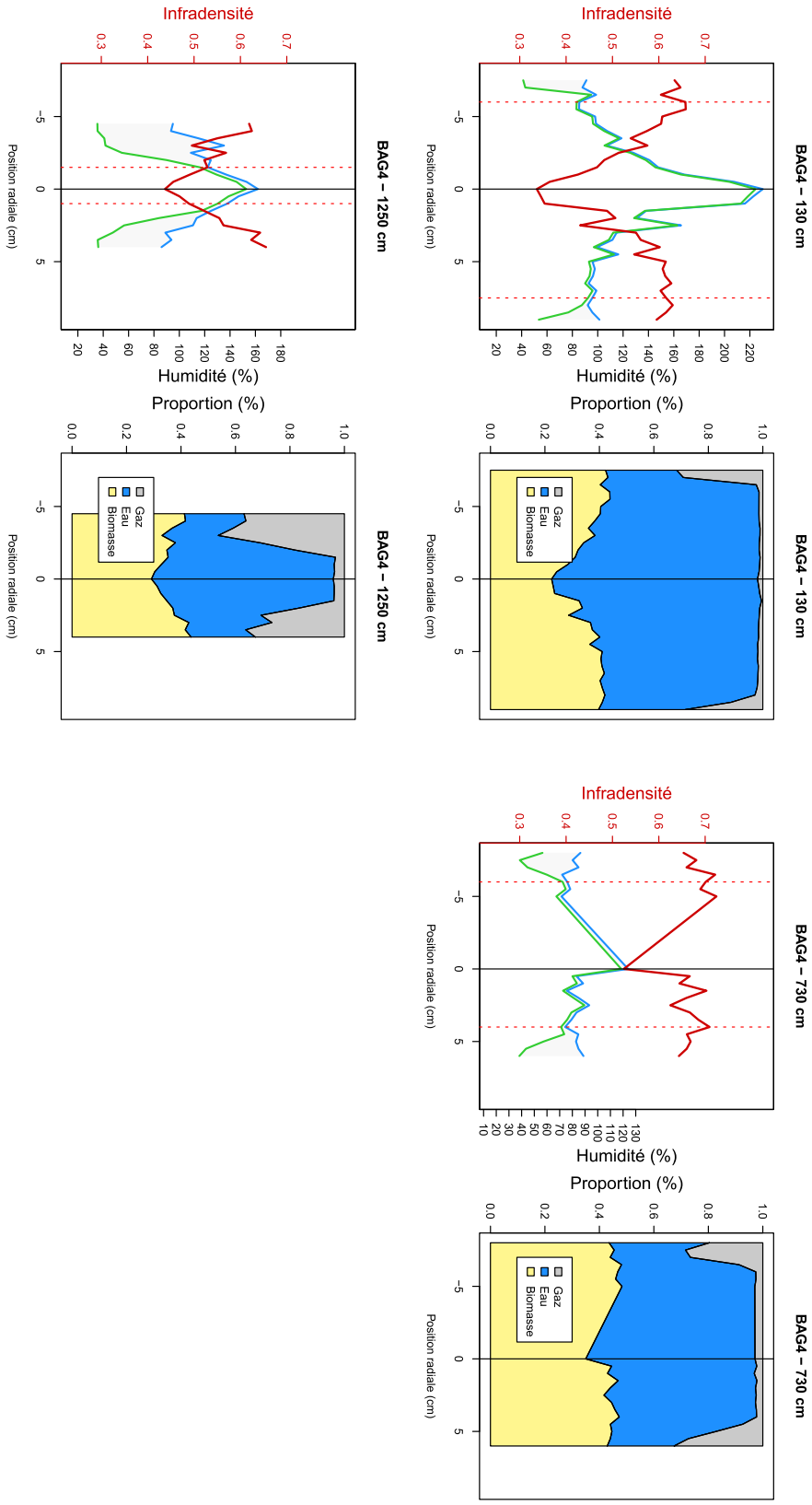
```
ImName = "Image";
ImPath = "Nom du dossier";

print("Image Name - Position - Index - x - y - lenght");

for(i = 1; i < N; i+=1)
	{open("Image" + i + ".jpg"); run("In");

// coordonnée rayon du haut
	setTool("line");
	waitForUser("Centre et rotation", "Select pith then orientation line then ok");
	getSelectionCoordinates(x,y);
	x_center = x[0];
	y_center = y[0];
	alpharad = atan((y[1]-y[0])/(x[1]-x[0]));
	alpha = alpharad*PI/180;

	print(ImName + "_" + i + "- Pith - -" + x_center + "-" + y_center);

// plot radial grid
	for(k = 0;k<12;k+=1)
		{xx = 1000*cos(alpharad + k*PI/6)+x_center;
		yy = 1000*sin(alpharad +k*PI/6)+y_center;
		makeLine(x_center, y_center, xx, yy);
		setForegroundColor(255, 0, 255);
		run("Draw");}

	setTool("point");

// Select sapwood points
	waitForUser("Intersects", "Select the 12 sapwood points then ok");
	getSelectionCoordinates(xs,ys);

	for(j = 0; j < 12 ; j+=1)
		{Xspoint = xs[j];
		Yspoint = ys[j];
		Lenght = sqrt((xs[j]-x_center)*(xs[j]-x_center) + (ys[j]-y_center)*(ys[j]-y_center));
		print(ImName + "_" + i +"- Sapwood -" + j+1 + "-" + Xspoint + "-" + Yspoint + "-" + Lenght);}

// Presence of heartwood ?
	HW=getBoolean("Do you want to plot heartwood?");

// Select heartwood points
	if (HW == 1)
		{makePoint(x_center, y_center);
		waitForUser("Intersects", "Select the 12 heartwood point then ok");
		getSelectionCoordinates(xw,yw);

		for(j = 0; j < 12 ; j+=1)
			{Xwpoint = xw[j];
			Ywpoint = yw[j];
			Lenght = sqrt((xw[j]-x_center)*(xw[j]-x_center) + (yw[j]-y_center)*(yw[j]-y_center));
			print(ImName + "_" + i +"- Heartwood -" + j+1 + "-" + Xwpoint + "-" + Ywpoint + "-" + Lenght);}}
	else	{for(j = 0; j < 12 ; j+=1)

			{print(ImName + "_" + i +"- No Heartwood -");}}
	close();}
```

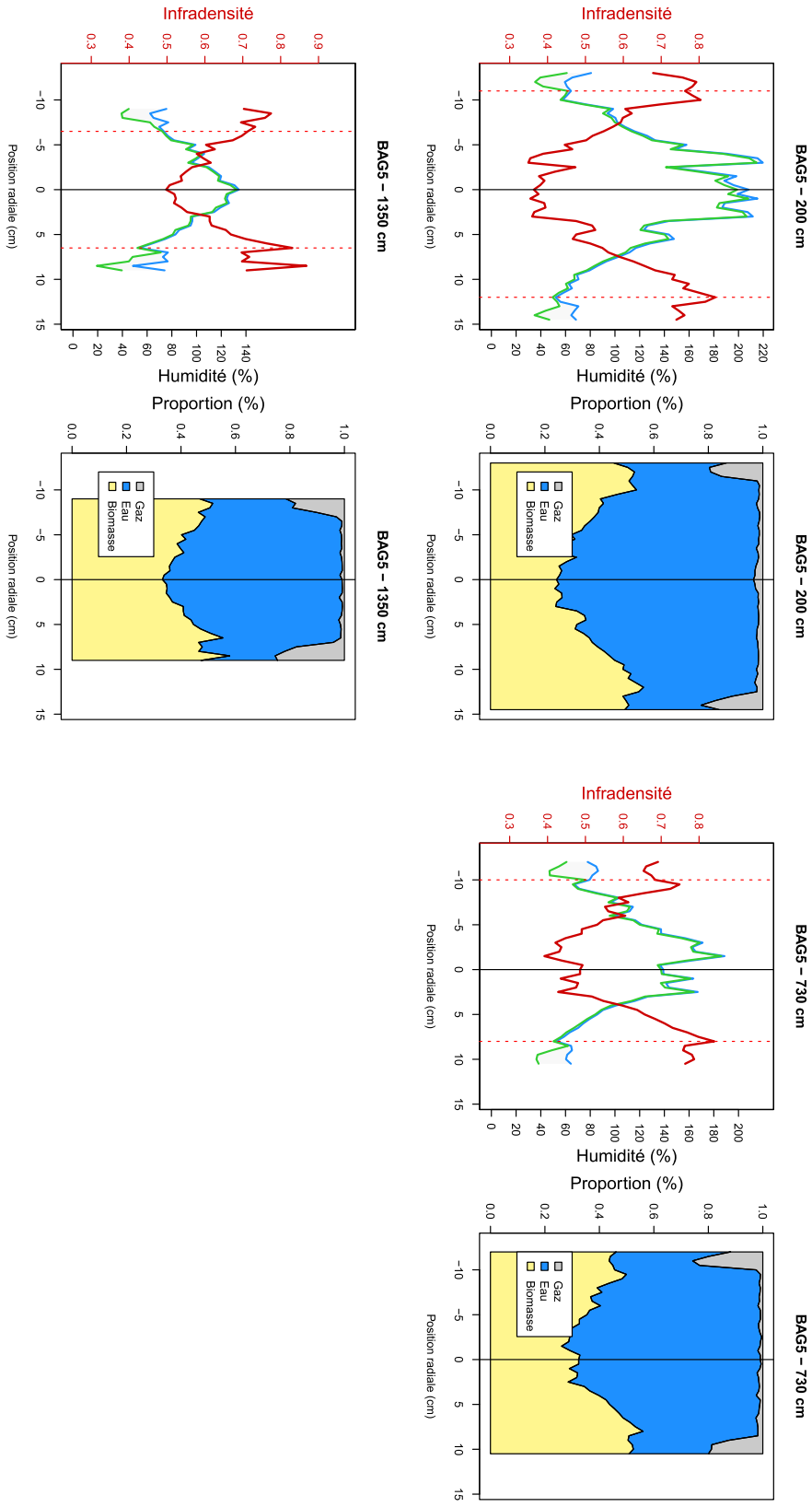
Annexe 2 : Profils d'infradensité et teneur en eau au sein des rondelles prélevées dans chaque individu de bagasse. Les courbes rouge, bleue et verte correspondent respectivement aux profils d'infradensité, d'humidité saturée et d'humidité verte selon la position radiale. Les diagrammes représentant la proportion d'eau (en bleu), de gaz (en gris) et de matière ligneuse (en jaune) correspondants sont représentés à droite de chaque profil. La hauteur de la rondelle est indiquée pour chacun des graphes.

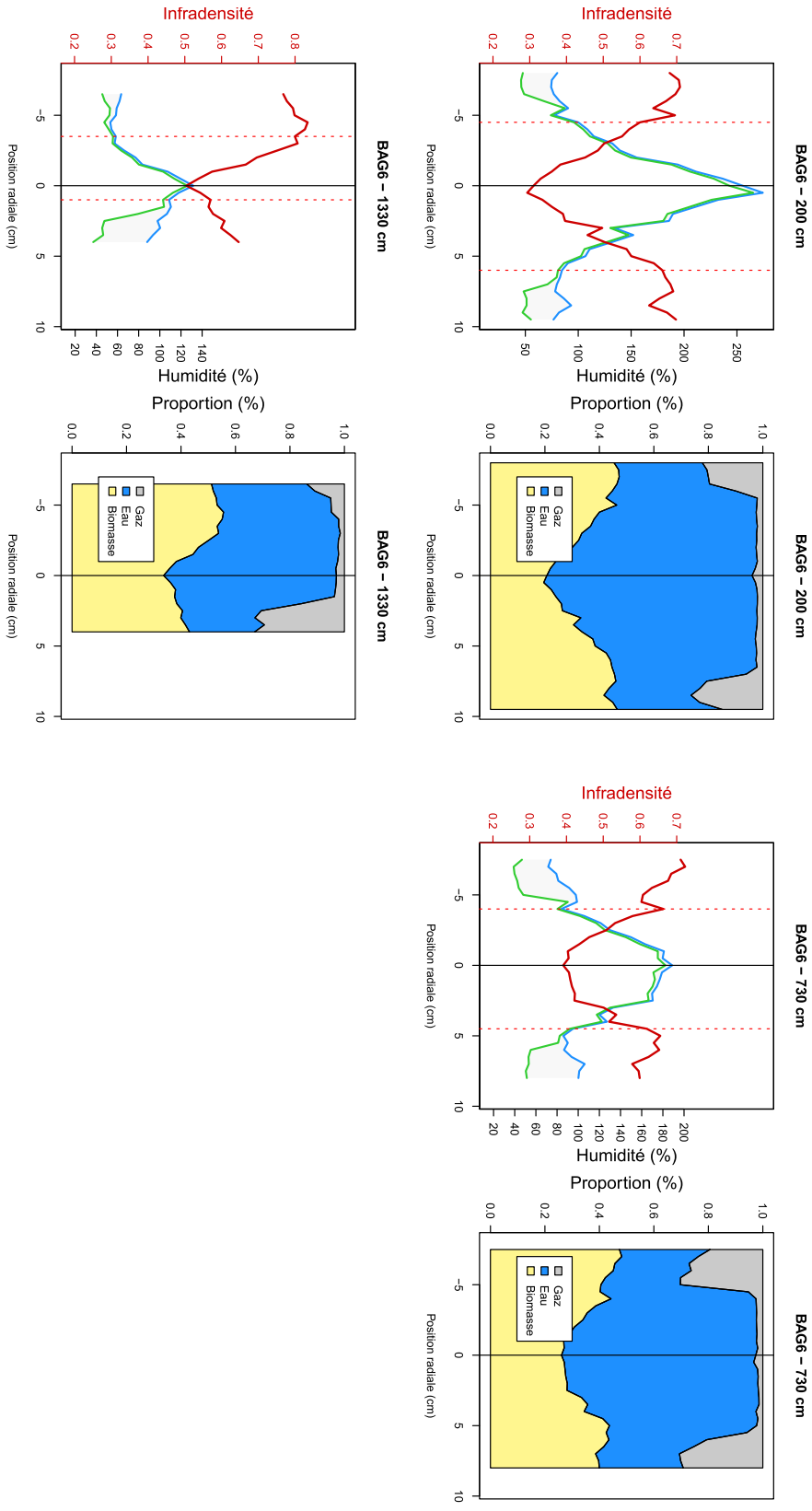


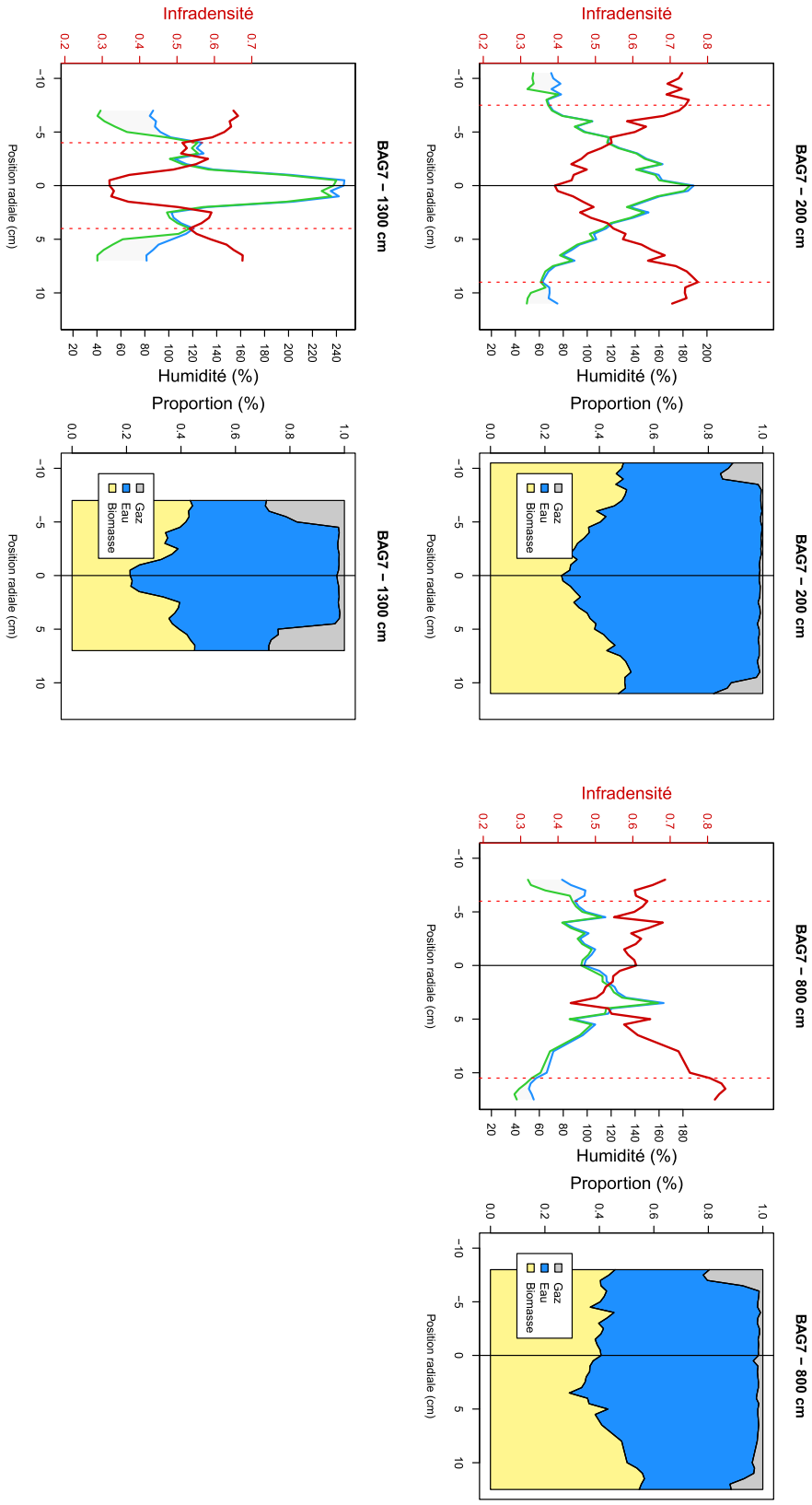

BAG2 – 80 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG2 – 130 cm
BAG2 – 730 cm
BAG2 – 930 cm

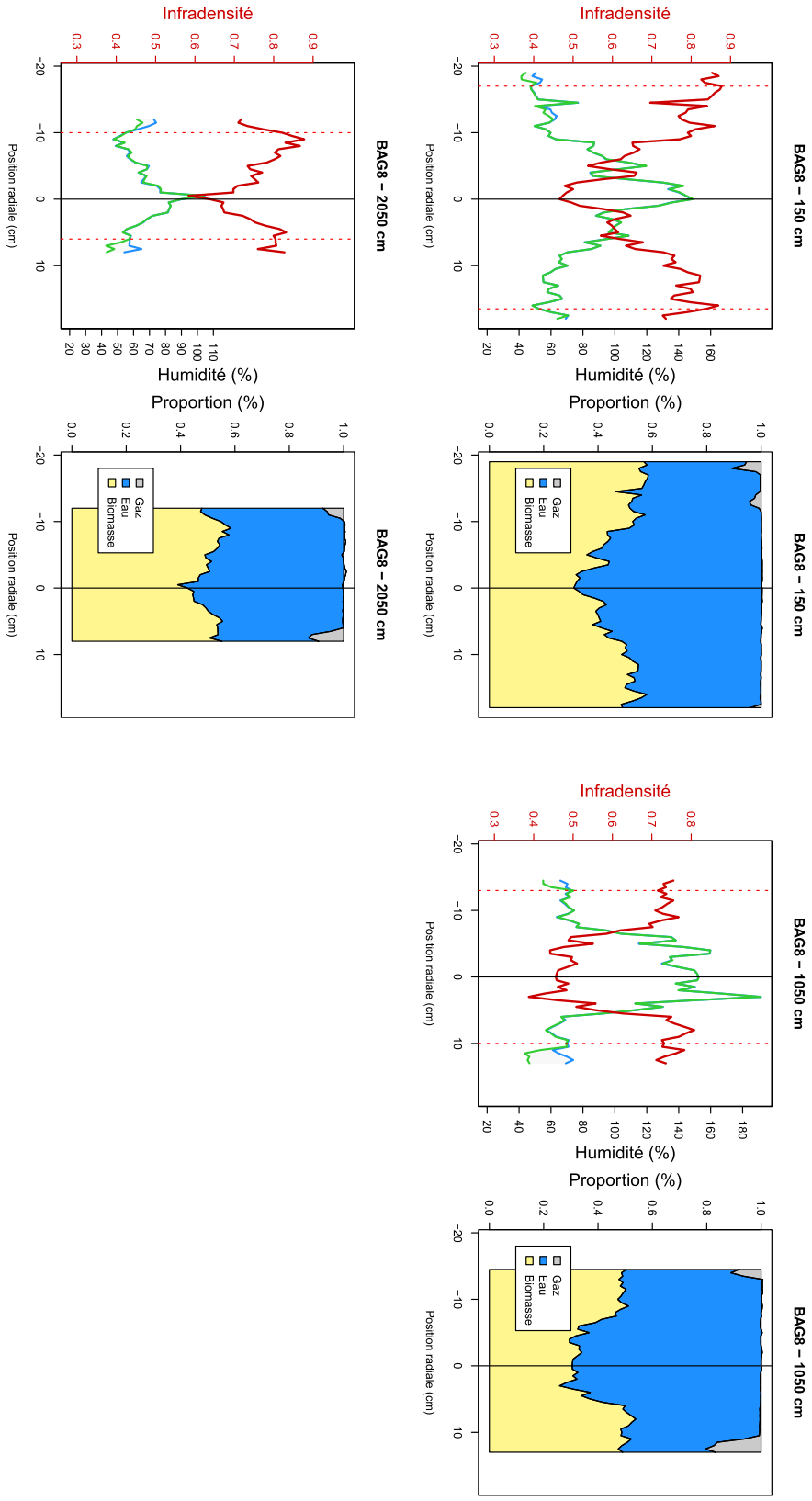

BAG3 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG3 – 1000 cm
BAG3 – 1900 cm

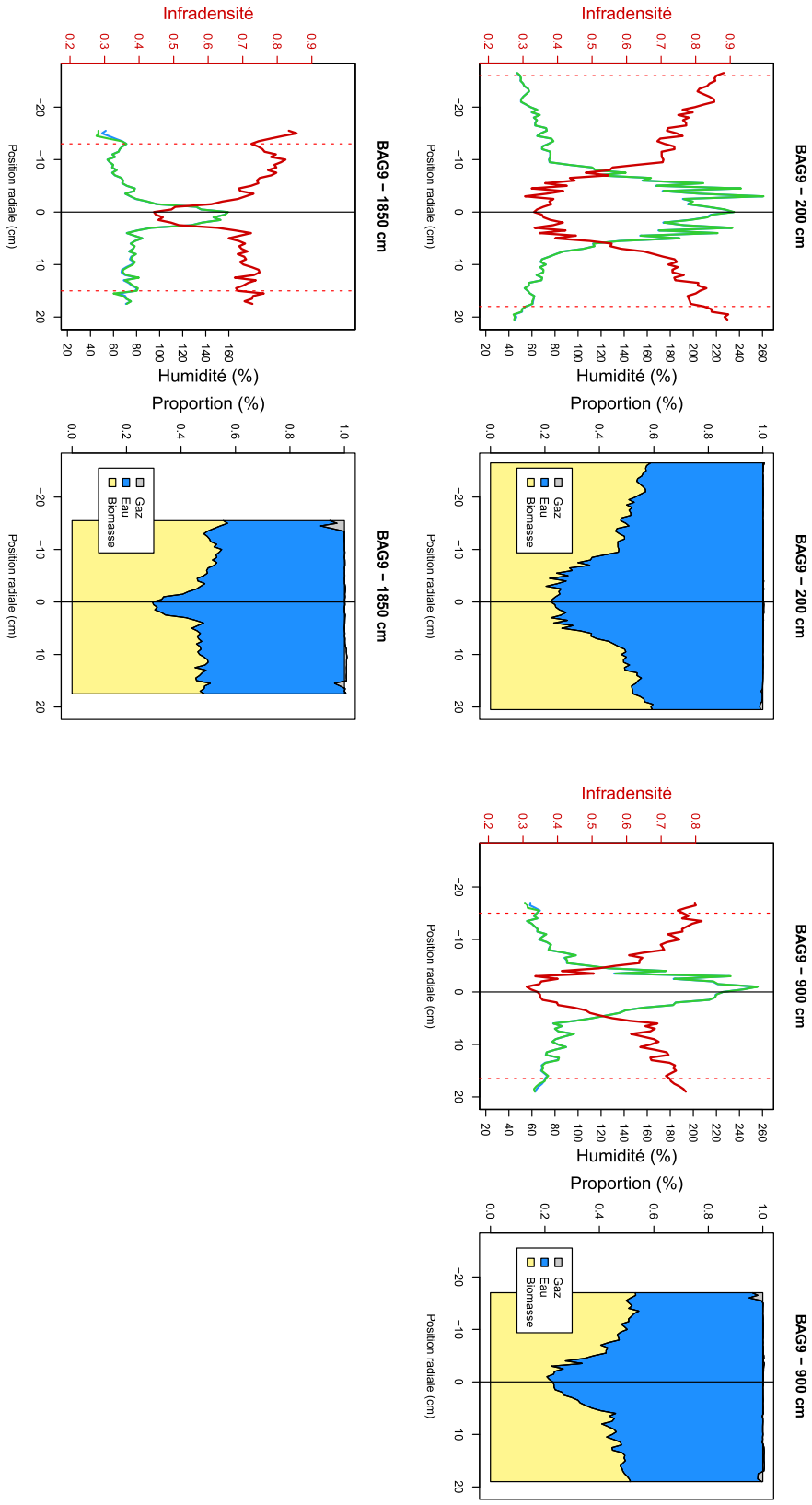

BAG4 – 130 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG4 – 1250 cm
BAG4 – 730 cm

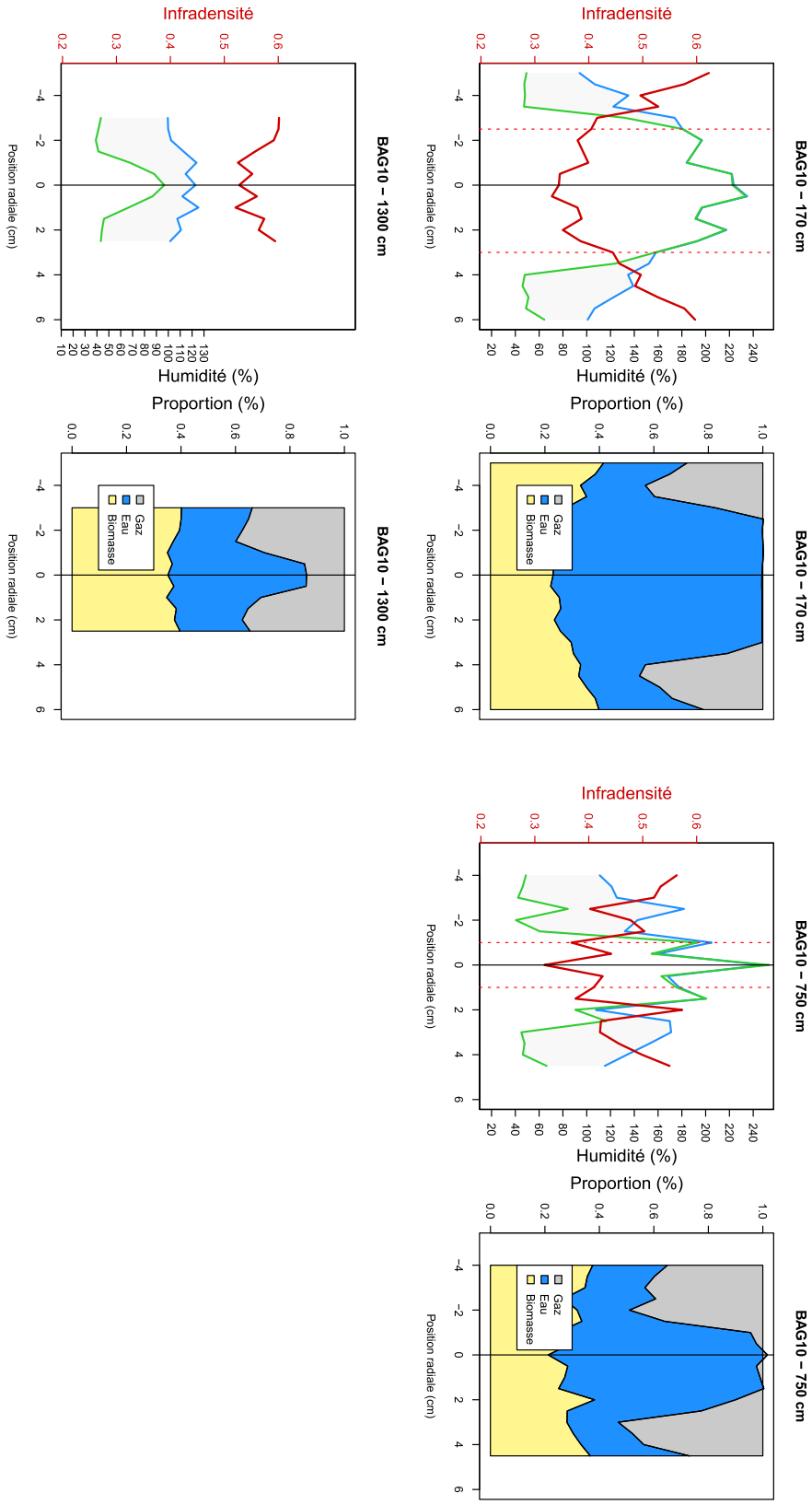

BAG5 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG5 – 1350 cm
BAG5 – 730 cm

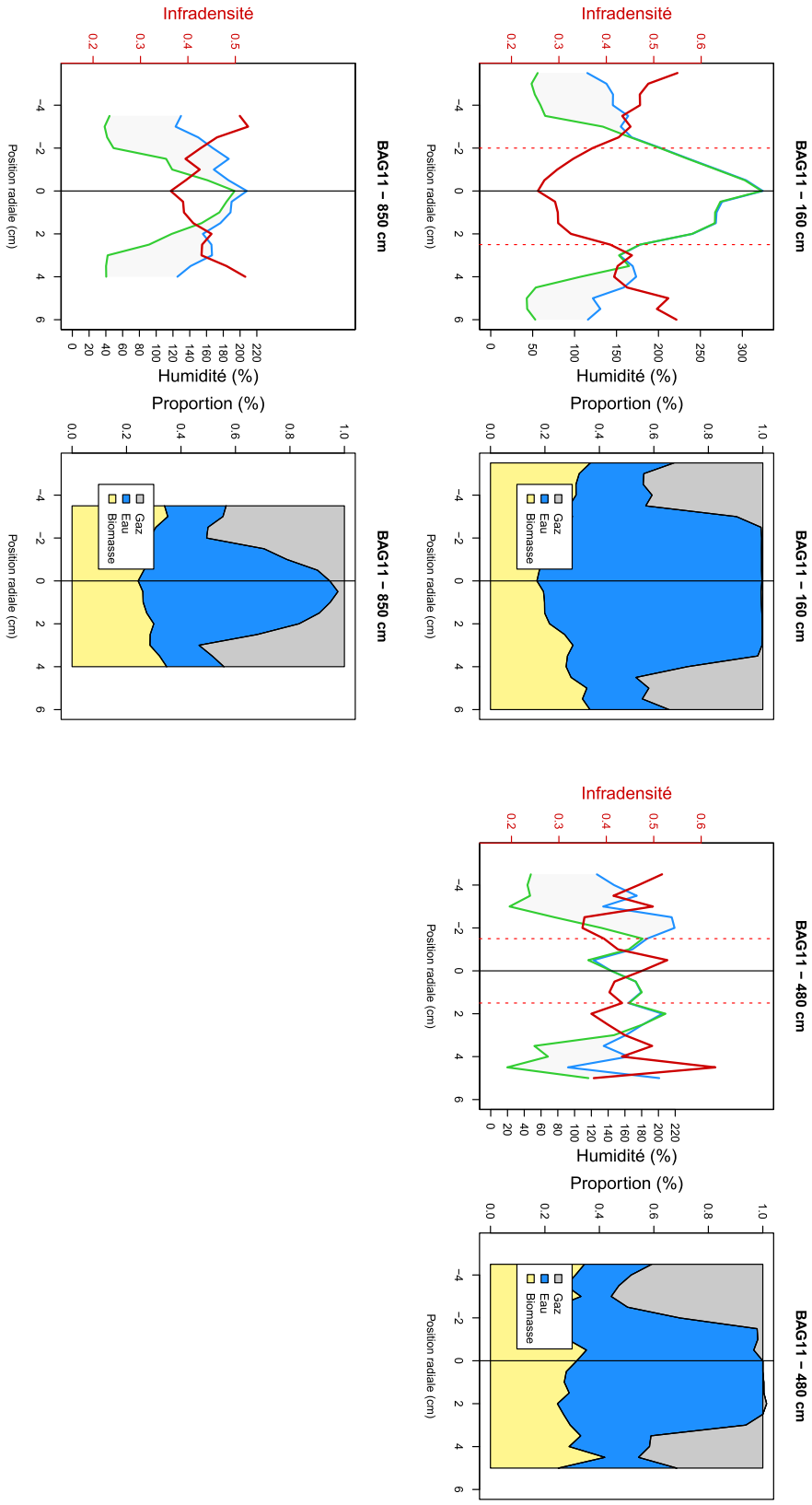

BAG6 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG6 – 1330 cm
BAG6 – 730 cm


BAG7 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG7 – 200 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG7 – 1300 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG7 – 1300 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG7 – 800 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG7 – 800 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

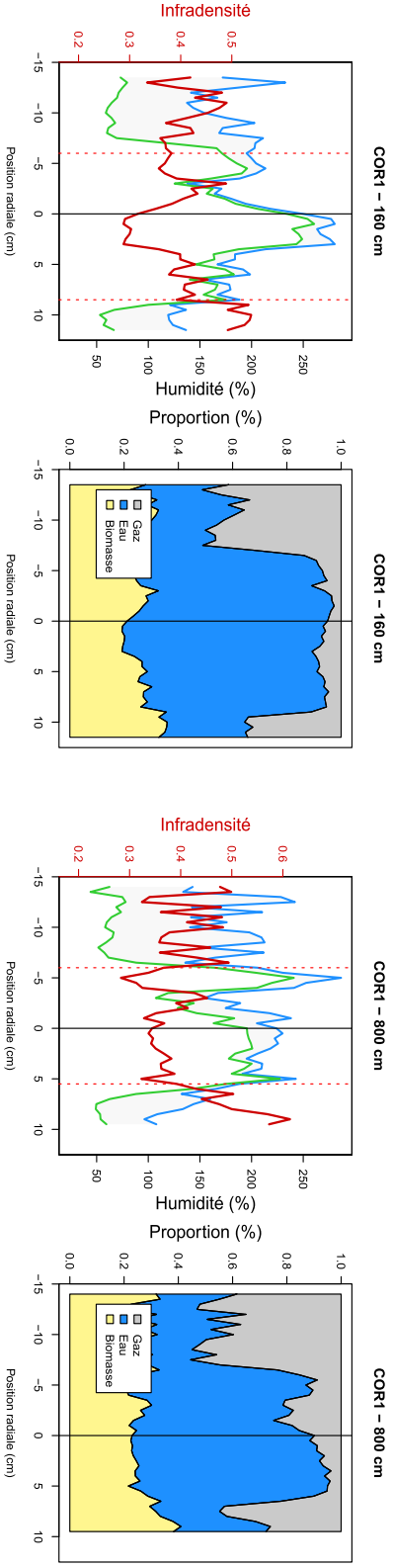

BAG8 – 150 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG8 – 150 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG8 – 2050 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG8 – 2050 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG8 – 1050 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG8 – 1050 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

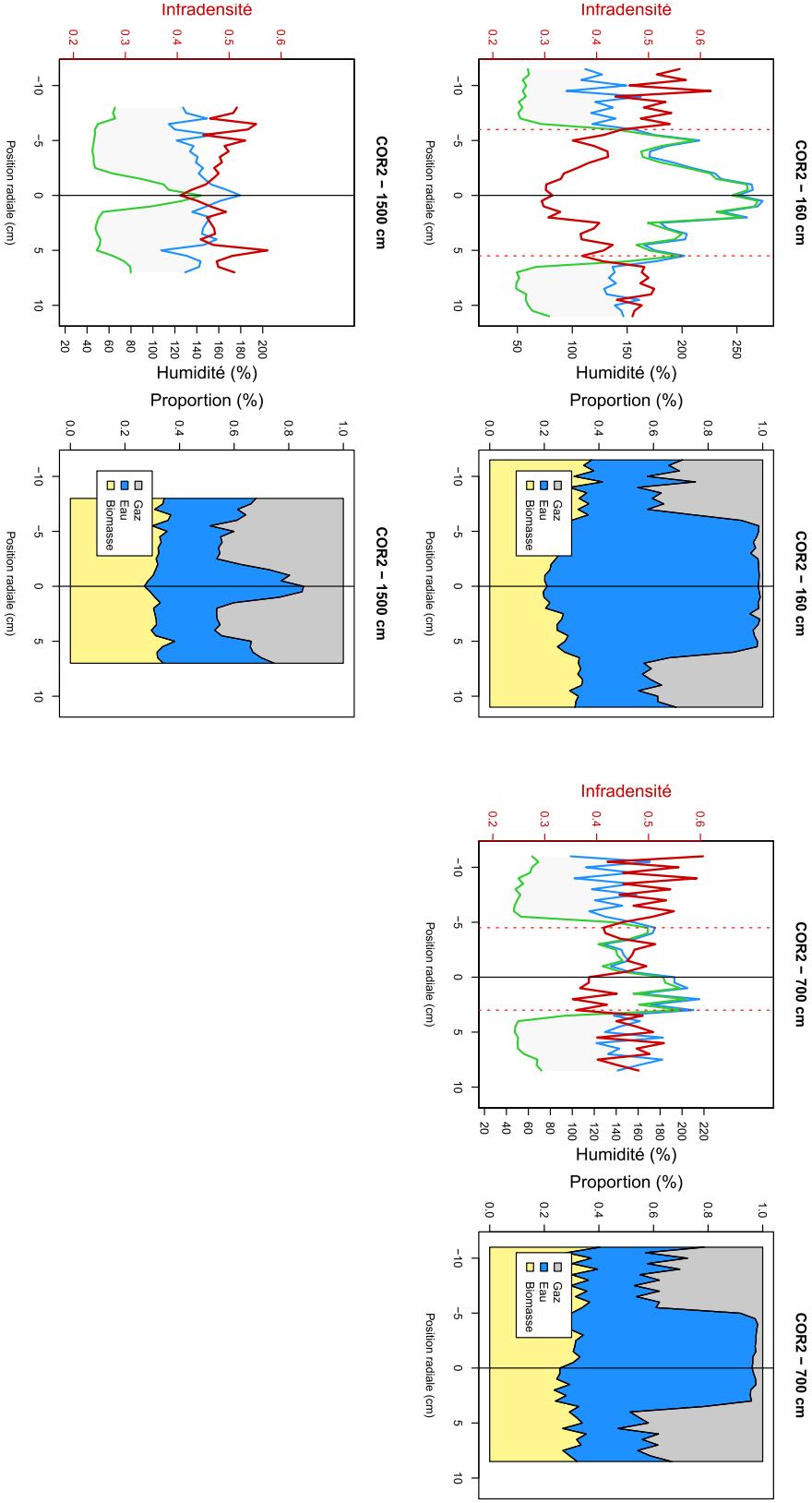

BAG9 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG9 – 200 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG9 – 1850 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG9 – 1850 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG9 – 900 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG9 – 900 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

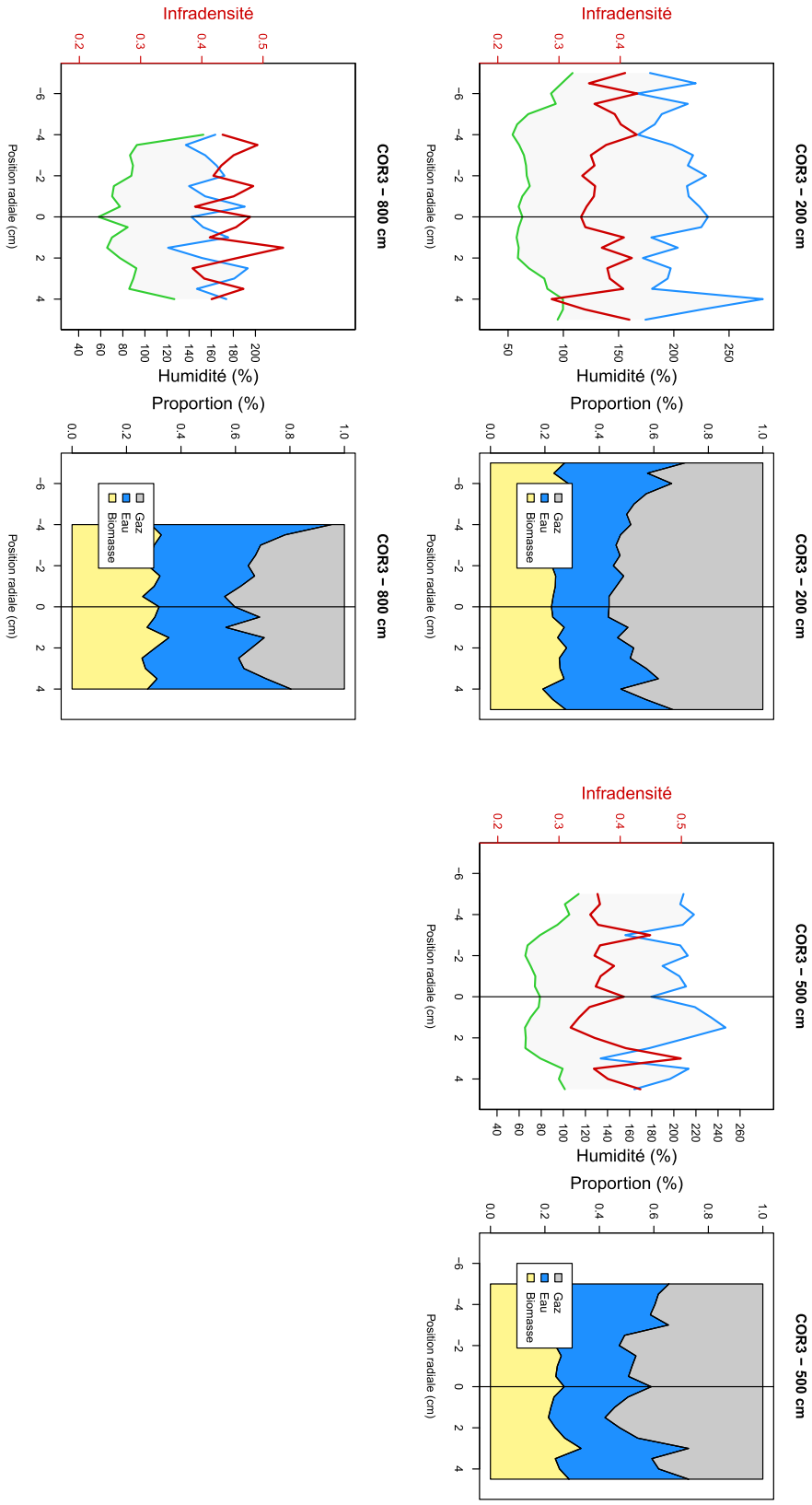

BAG10 – 170 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG10 – 170 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG10 – 1300 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG10 – 1300 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG10 – 750 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG10 – 750 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

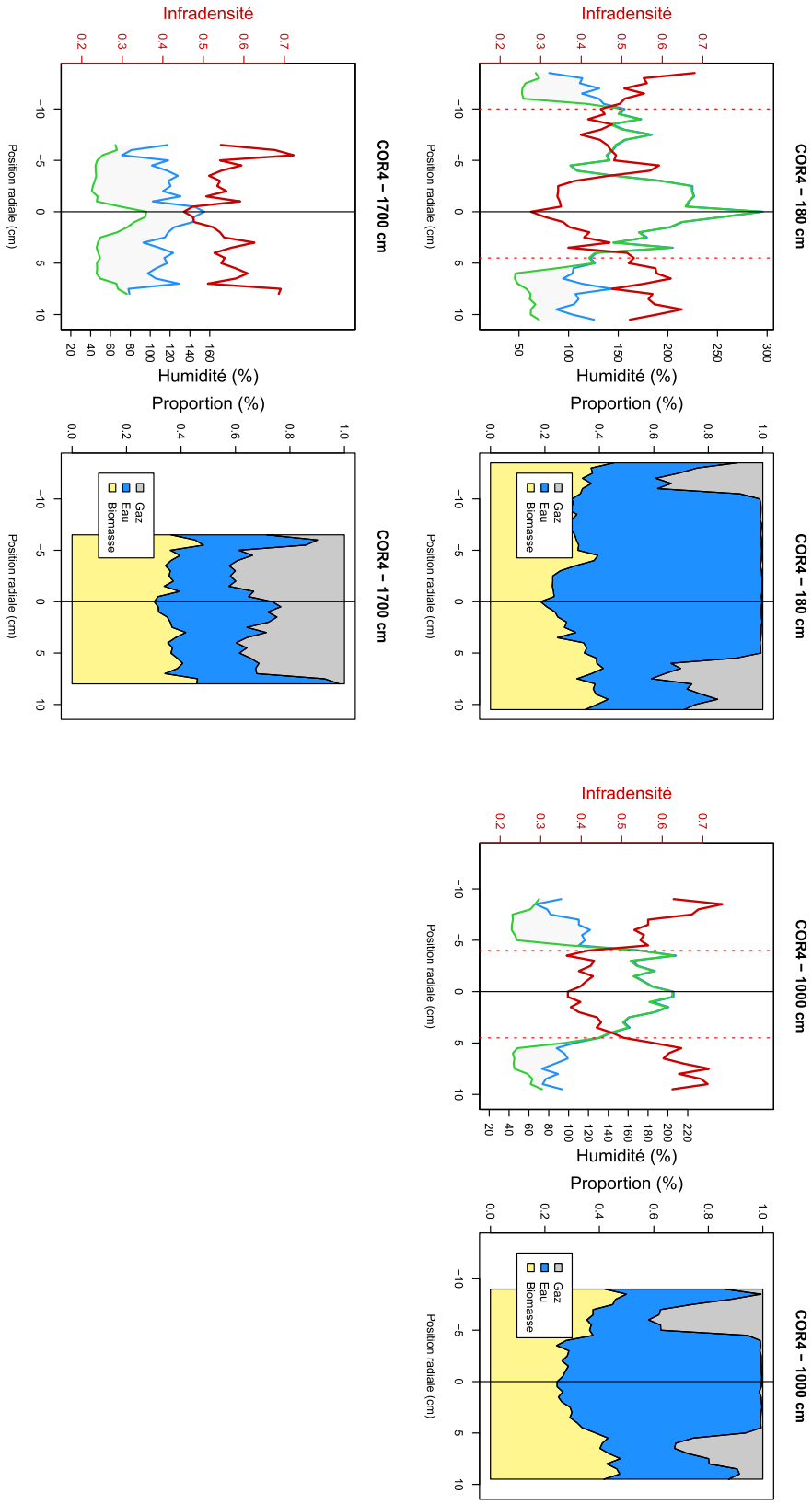

BAG11 – 160 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG11 – 160 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG11 – 850 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG11 – 850 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
BAG11 – 480 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
BAG11 – 480 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

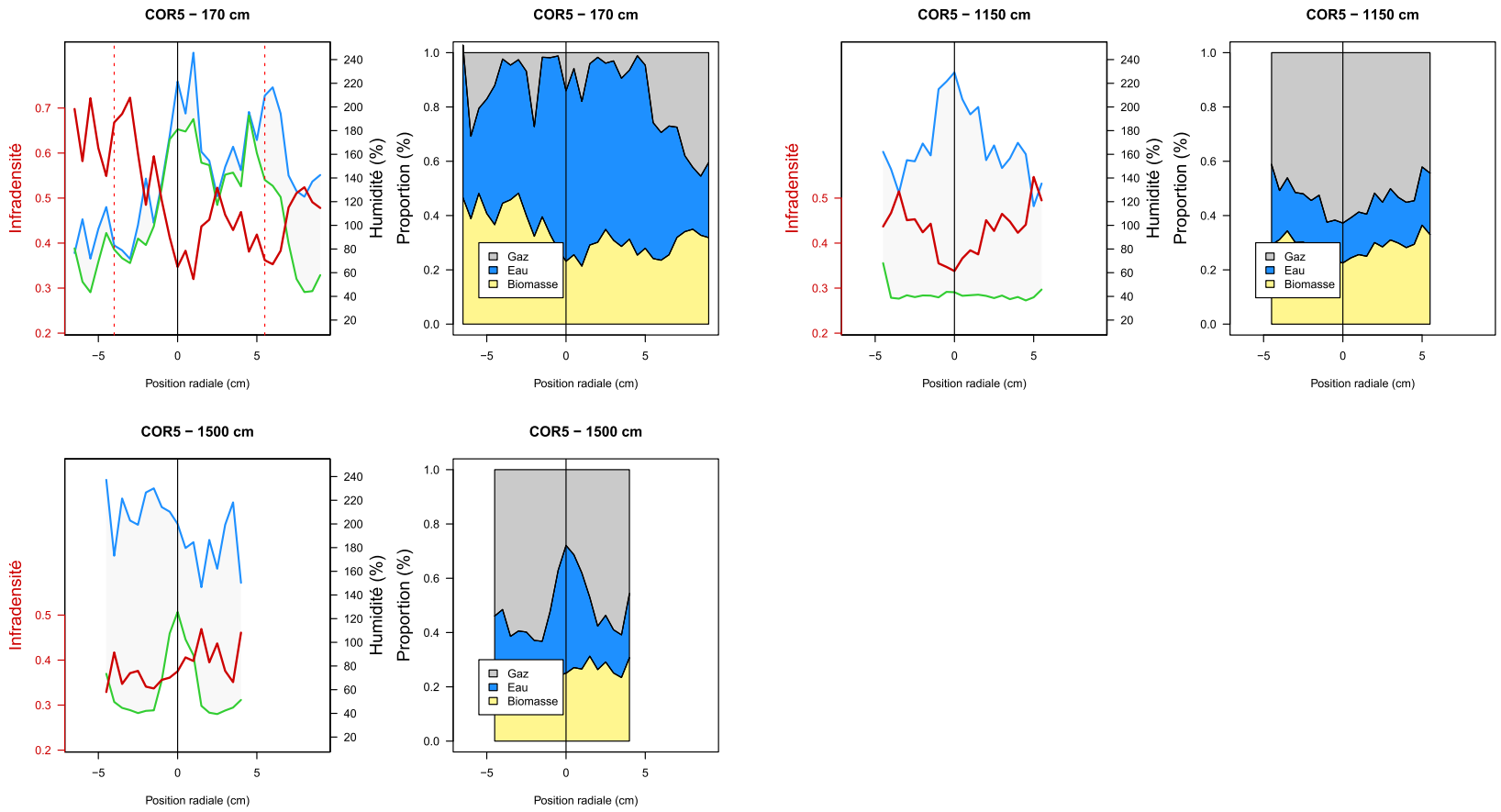
Annexe 3 : Profils d'infradensité et teneur en eau au sein des rondelles prélevées dans chaque individu de cèdre sam. Les courbes rouge, bleue et verte correspondent respectivement aux profils d'infradensité, d'humidité saturée et d'humidité verte selon la position radiale. Les diagrammes représentant la proportion d'eau (en bleu), de gaz (en gris) et de matière ligneuse (en jaune) correspondants sont représentés à droite de chaque profil. La hauteur de la rondelle est indiquée pour chacun des graphes.

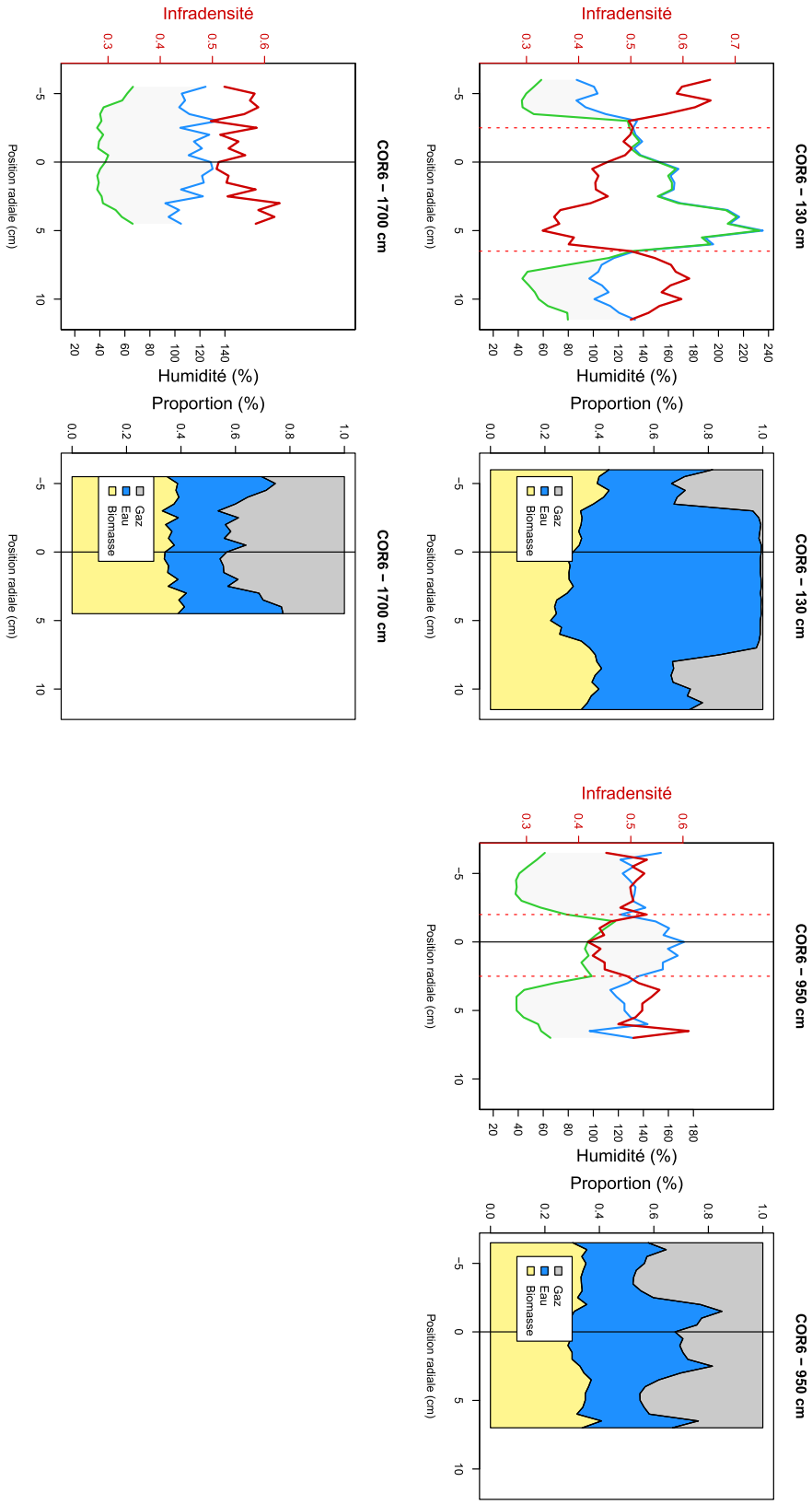


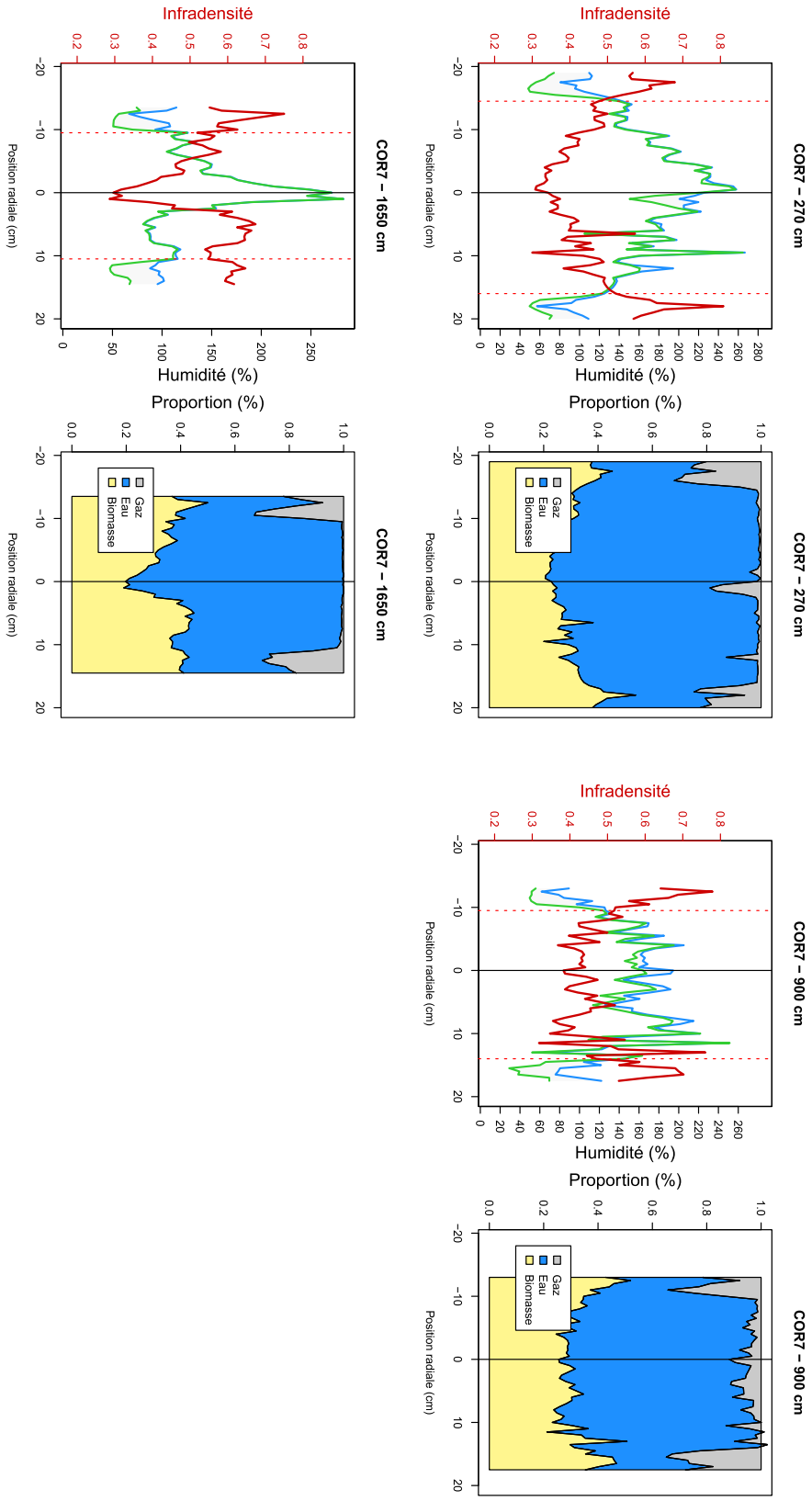

COR2 – 160 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR2 – 160 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR2 – 1500 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR2 – 1500 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR2 – 700 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR2 – 700 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

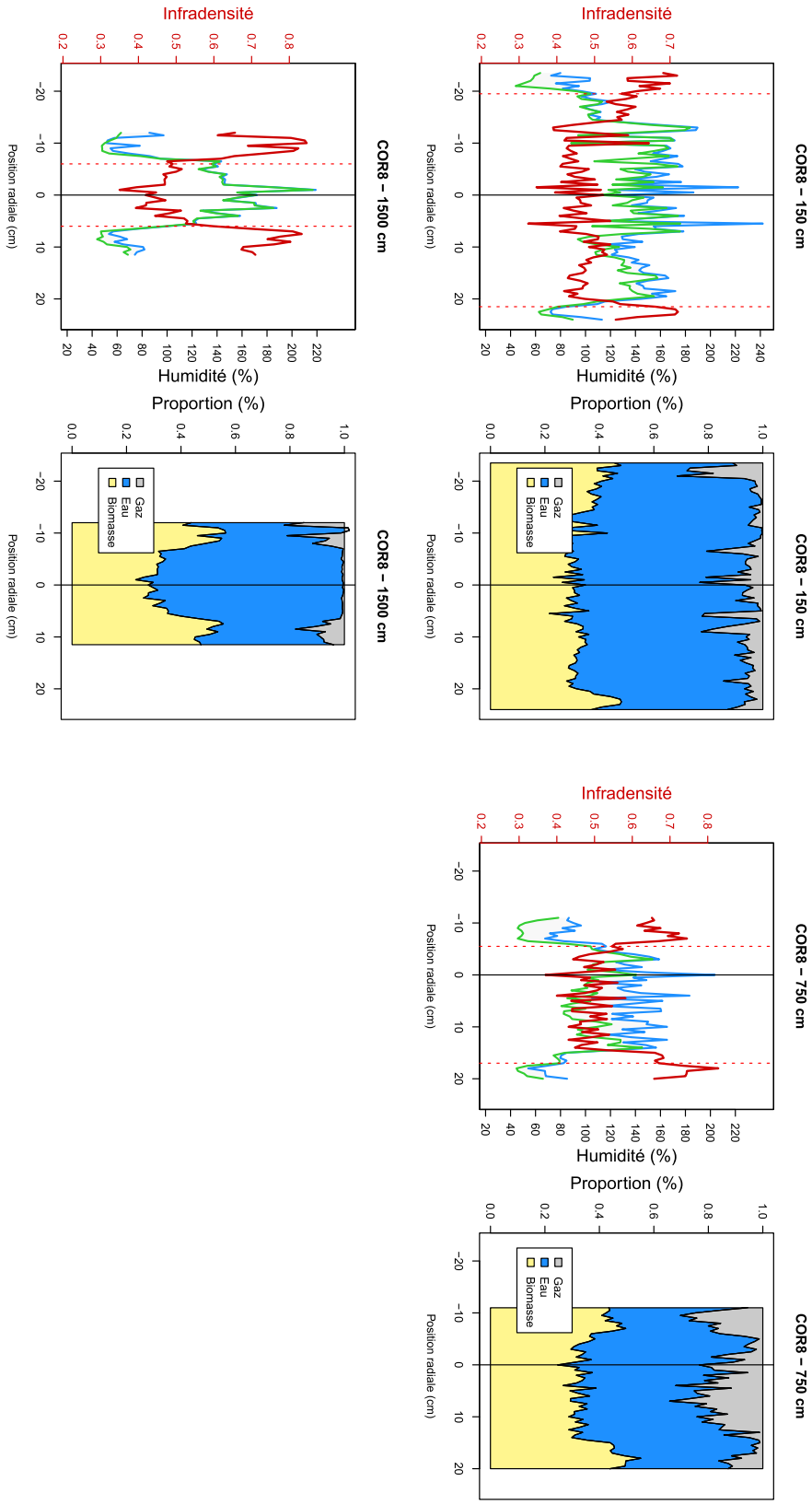

COR3 – 200 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR3 – 200 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR3 – 800 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR3 – 800 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR3 – 500 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR3 – 500 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

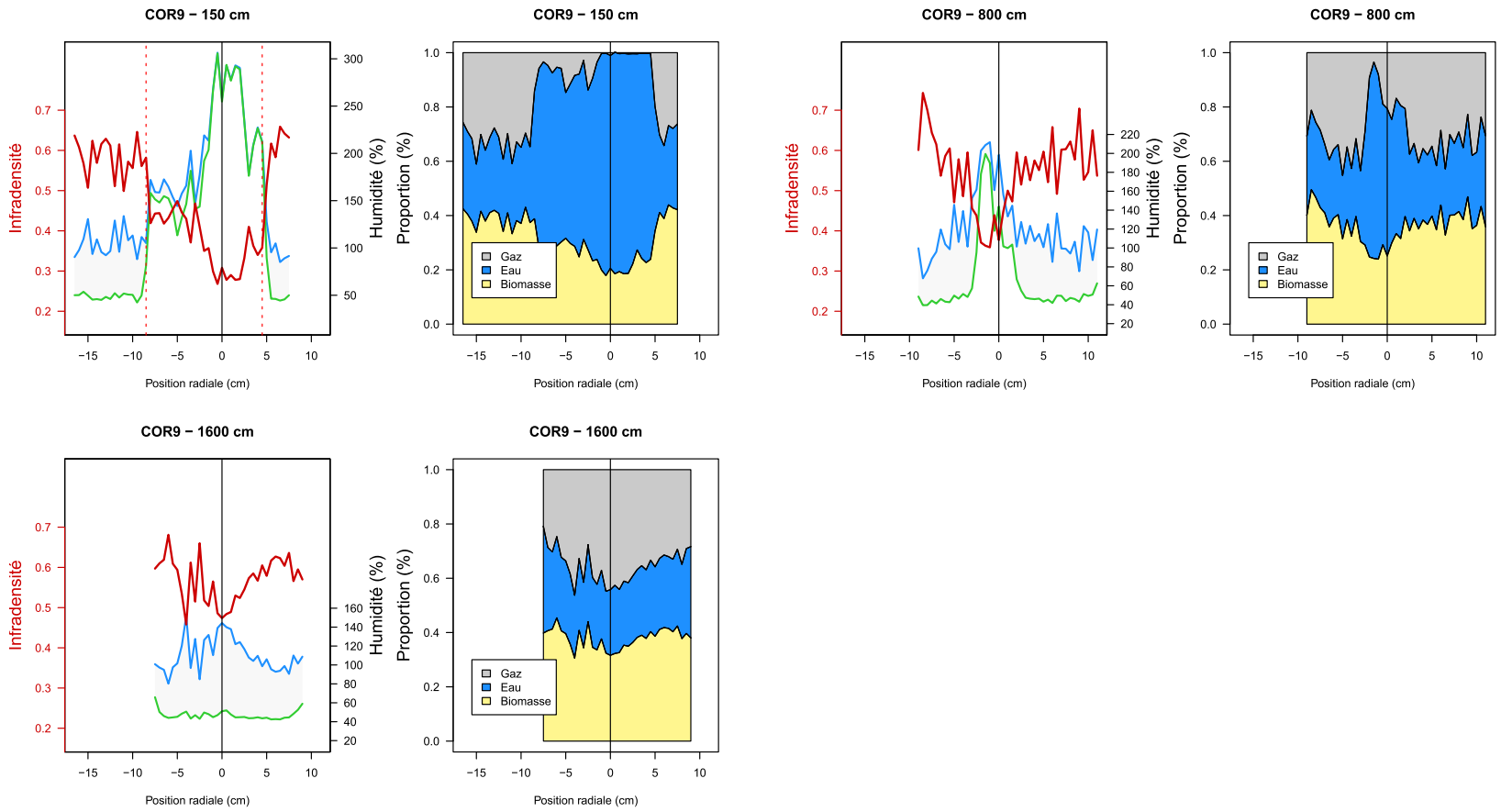

COR4 – 180 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR4 – 180 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR4 – 1700 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR4 – 1700 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR4 – 1000 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR4 – 1000 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)


COR5 – 170 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR5 – 170 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR5 – 1150 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR5 – 1150 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR5 – 1500 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR5 – 1500 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

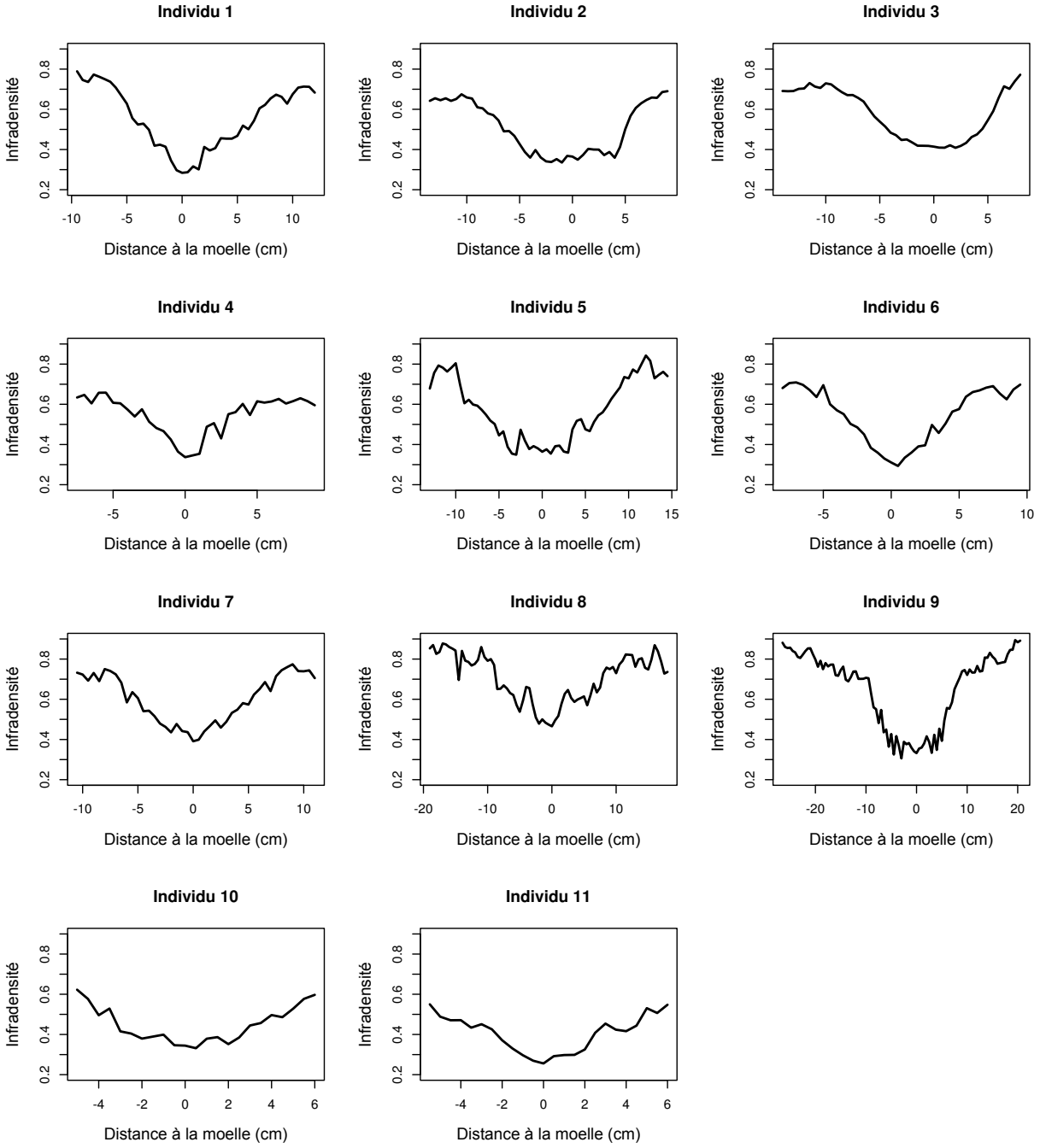

COR6 – 130 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR6 – 1700 cm
COR6 – 950 cm


COR7 – 270 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR7 – 270 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR7 – 1650 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR7 – 1650 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR7 – 900 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR7 – 900 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

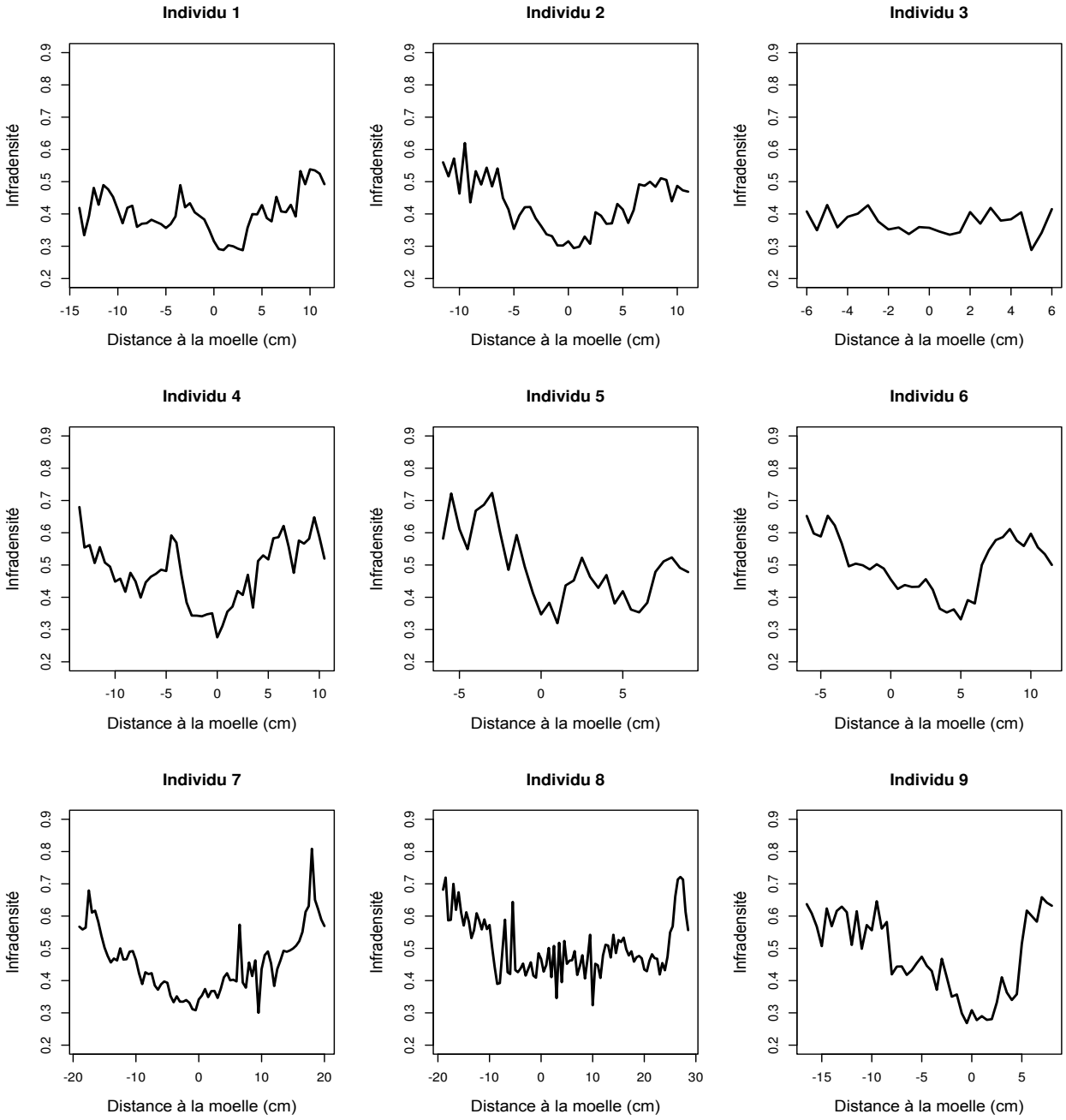

COR8 – 150 cm
Infradensité
Humidité (%)
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR8 – 1500 cm
COR8 – 750 cm


COR9 – 150 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR9 – 150 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR9 – 800 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR9 – 800 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)
COR9 – 1600 cm
Infradensité
Humidité (%)
Position radiale (cm)
COR9 – 1600 cm
Proportion (%)
Gaz
Eau
Biomasse
Position radiale (cm)

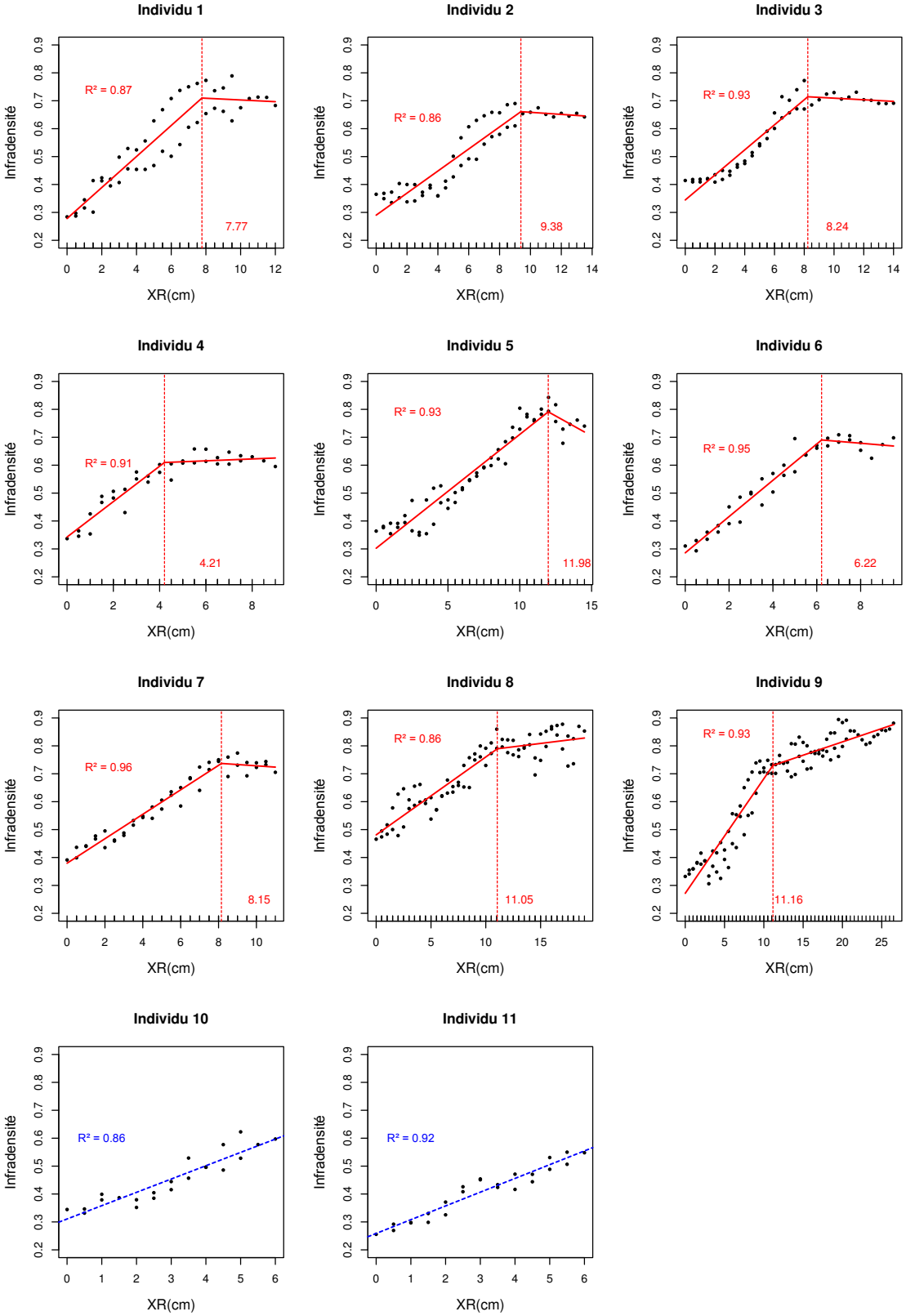
ANNEXE 4: Profil de variation d'ID selon la distance à la moelle pour les 11 individus de B. guianensis.



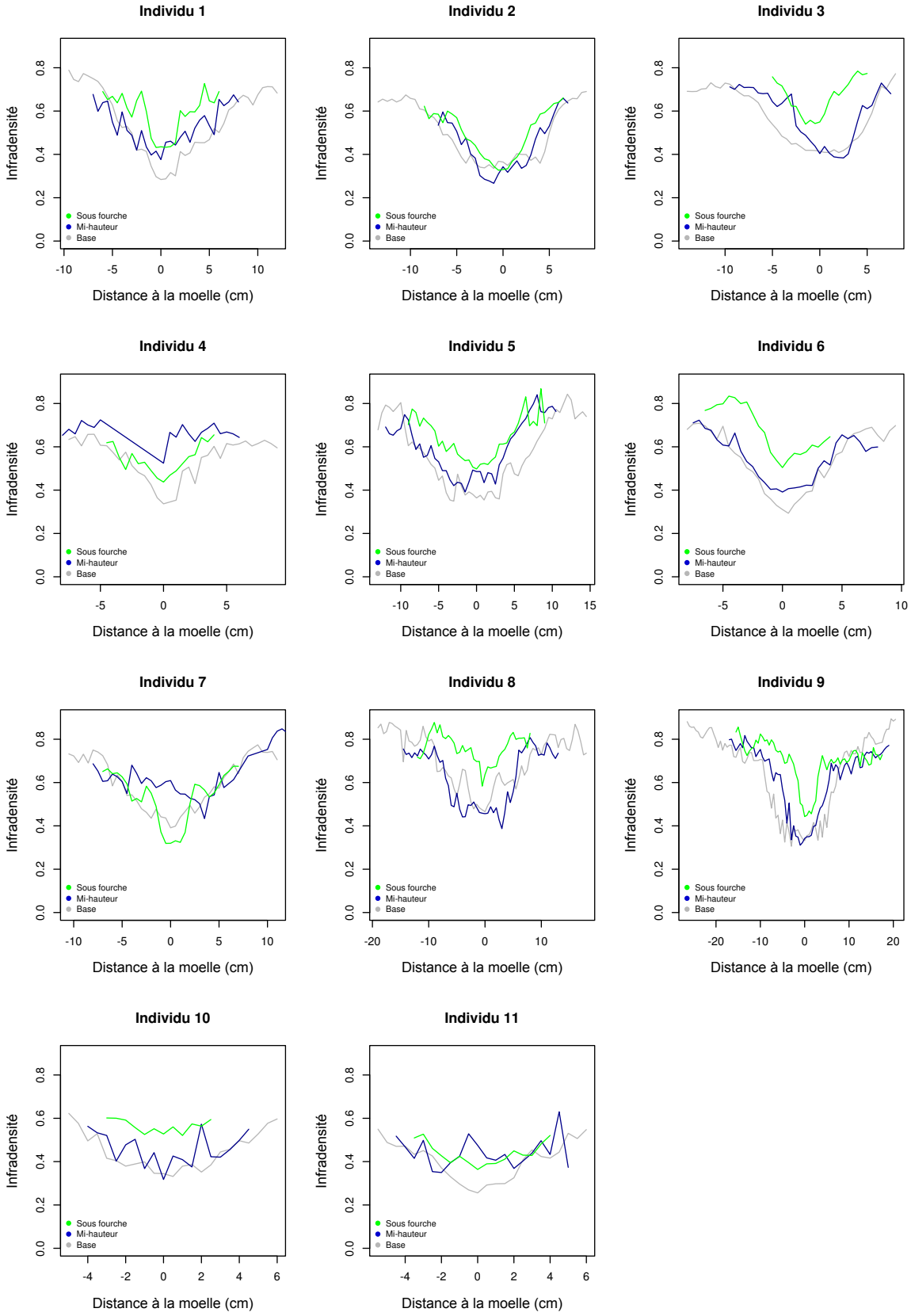
ANNEXE 5 : Profil de variation d'ID selon la distance à la moelle pour les 9 individus de C. alliodora.



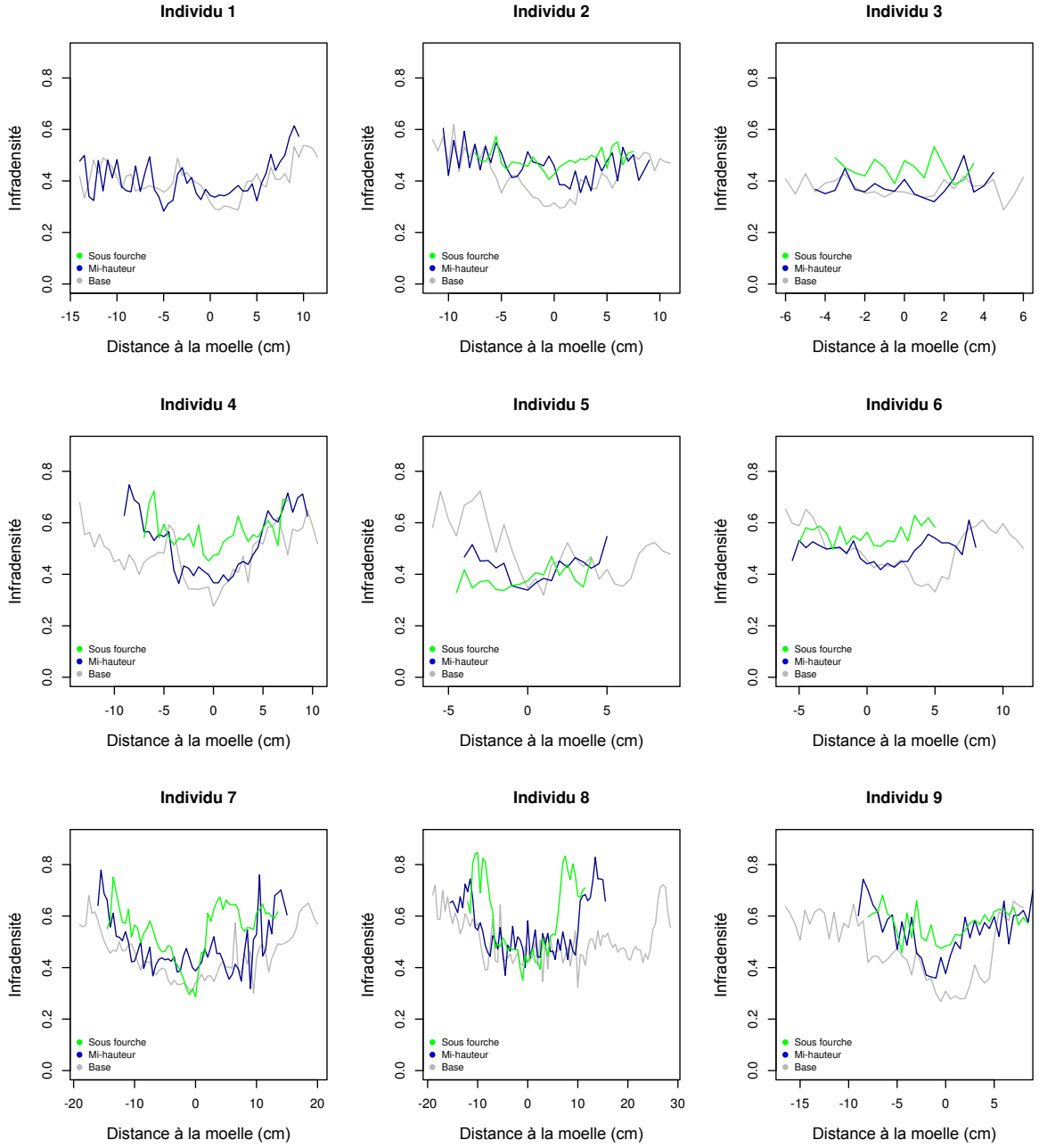
ANNEXE 6 : Ajustement des modèles segmentés aux profils de variation d'ID selon le rayon chez B. guianensis.
Les points noirs représentent les valeurs mesurées et la courbe rouge représente les valeurs prédites par le modèle segmenté. La ligne verticale en pointillée rouge représente la limite de linéarité du modèle. Le modèle segmenté n'est pas applicable aux individus 10 et 11. Dans ce cas, les courbes bleues représentent les modèles linéaires simples.



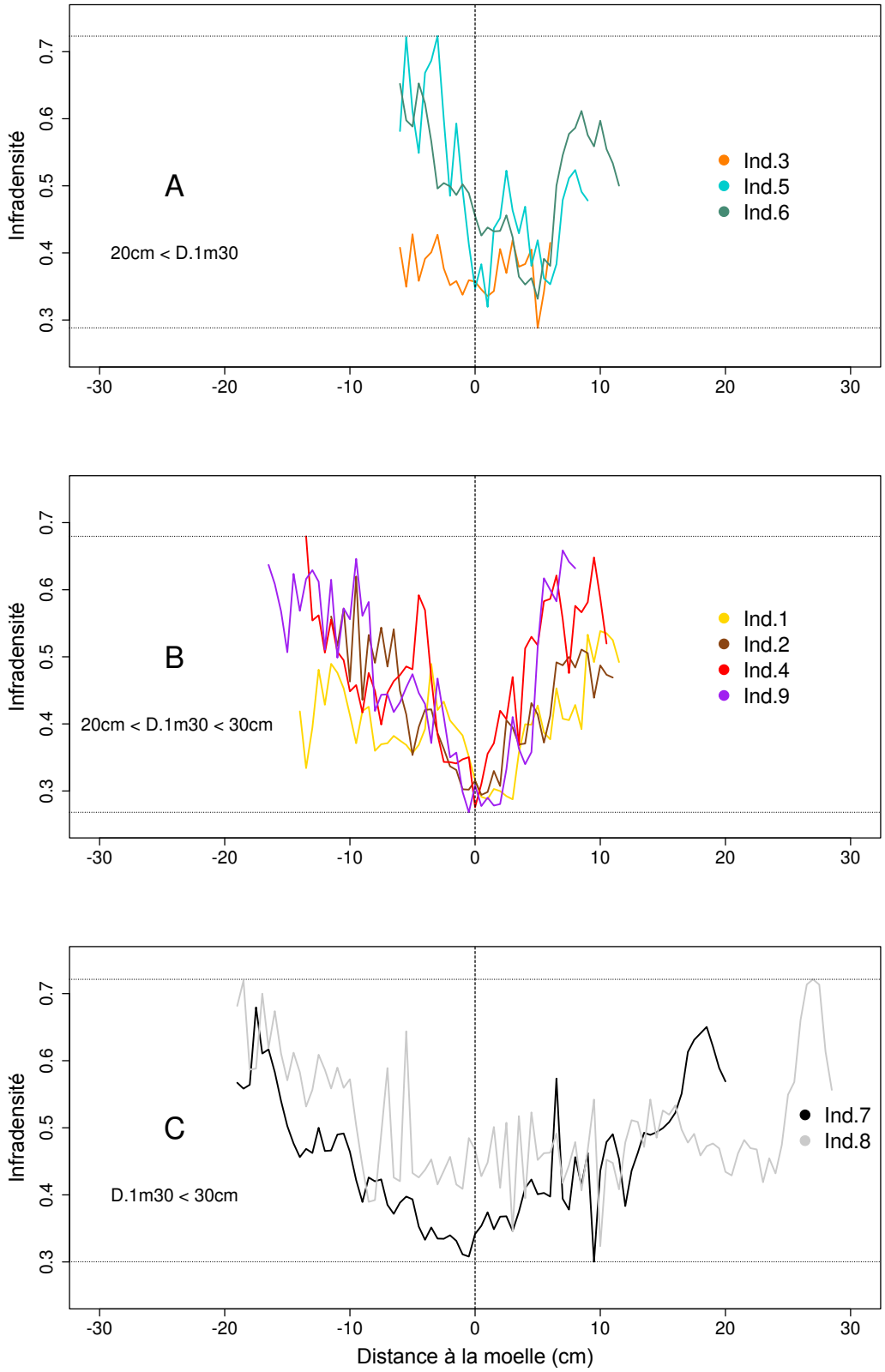
ANNEXE 7 : Variabilité du profil d'ID avec la distance à la moelle selon le niveau de hauteur chez B. guianensis. Les courbes grises, bleues et vertes représentent respectivement les profils de variation à la base du tronc, à mi-hauteur et sous fourche.



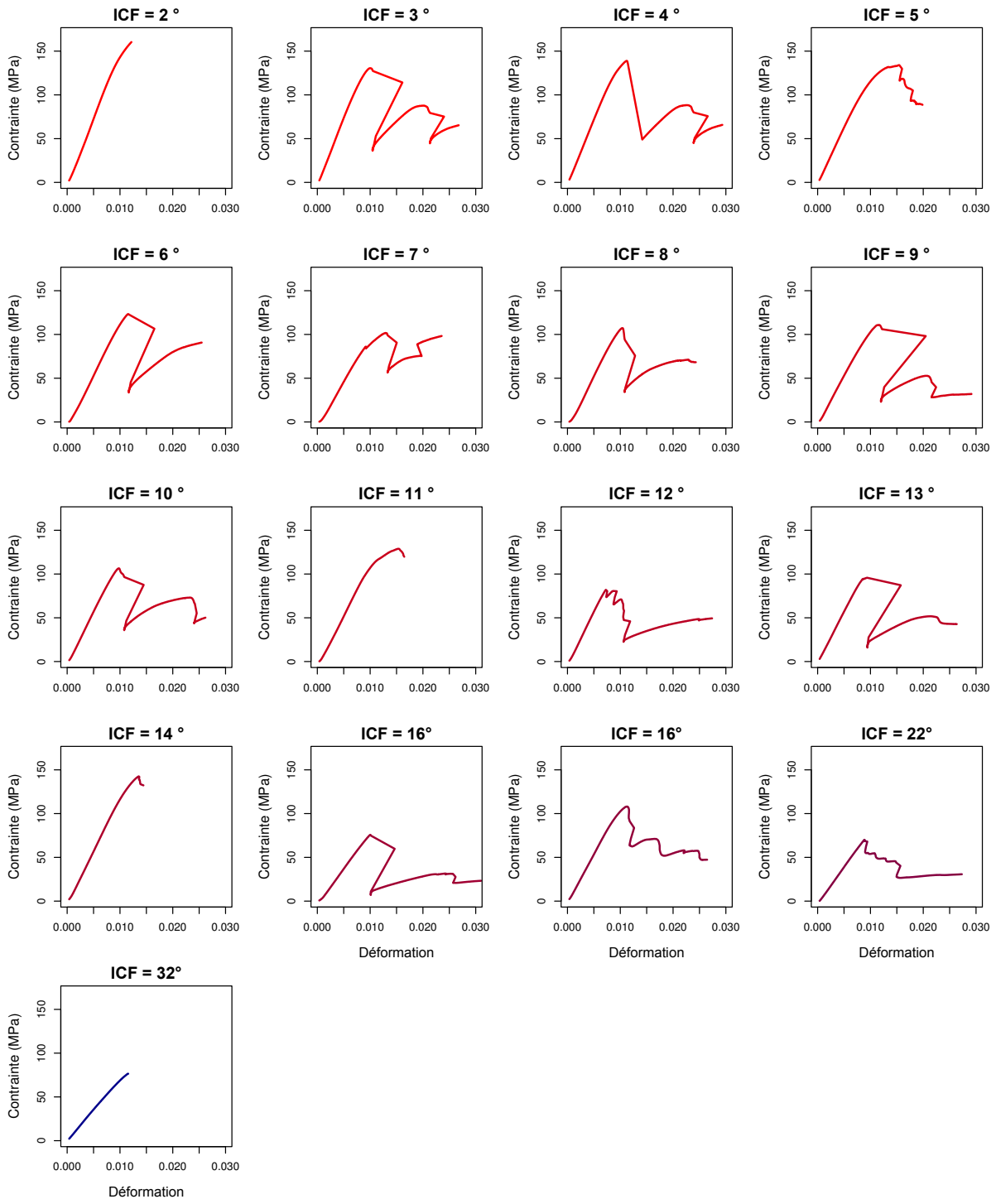
ANNEXE 8 : Variabilité du profil d'ID avec la distance à la moelle selon le niveau de hauteur chez C. alliodora.
Les courbes grises, bleues et vertes représentent respectivement les profils de variation à la base du tronc, à mi-hauteur et sous fourche.



ANNEXE 9 : Variabilité du profil d'ID avec le rayon pour les 9 individus de C. alliodora selon les classes de diamètre.
Les classes A, B et C correspondent respectivement aux classes de diamètres à 1m30 suivantes : A : diamètre strictement inférieur à 20cm ; B : diamètre compris entre 20 et 30cm ; C : diamètre strictement supérieur à 30cm.



ANNEXE 10 : Profils contrainte - déformation des essais de flexion effectués sur les multiplis contrefilés de B. guianensis. L'ICF représente l'Indice du fil et caractérise l'angle moyen des plis de fil opposés du multipli. Les éprouvettes 11 et 14 ont délaminé avant rupture.



BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

Adamopoulos, S. "Influence of Hot-Water Extractives on Radial and Tangential Shrinkage of Black Locust Wood (Robinia Pseudoacacia L.)." European Journal of Wood and Wood Products. 60, no. 5 (2002): 377-378.

Adamopoulos, S., Passialis, C. et Voulgardis, E. "Strength Properties of Juvenile and Mature Wood in Black Locust (Robinia Pseudoacacia L.)." Wood and Fiber Sci. 39, no. 2 (2007): 241-249.

Alpizar, L., Fassbender, H. W., Heuveldop, J., Fölster, H. et Enriquez, G. "Modelling Agroforestry Systems of Cacao (Theobroma Cacao) with Laurel (Cordia Alliodora) and Poro (Erythrina Poeppigiana) in Costa Rica." Agroforestry Systems 4, (1986): 175-189.

Amusant, N., Nigg, M., Thibaut, B. et Beauchene, J. "Diversity of Decay Resistance Strategies of Durable Tropical Woods Species: Bocoa Prouacencsis Aublet, Vouacapoua Americana Aublet, Inga Alba (Sw.) Wild." International Biodeterioration & Biodegradation 94, (2014): 103-108.

Angel Badia, M., Mothe, F., Constant, T. et Nepveu, G. "Assessment of Tension Wood Detection Based on Shiny Appearance for Three Poplar Cultivars." Annals of Forest Science 62, no. 1 (2005): 43-49.

Archer, R. R. "On the Measurement and Interpretation of Surface Growth Strains." Dans Growth Stresses and Strains in Trees, 3, 16-49: Springer Berlin Heidelberg, 1987.

Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Patiño, S., Bonal, D., Hérault, B. et Chave, J. "Functional Trait Variation and Sampling Strategies in Species-Rich Plant Communities." Functional Ecology 24, no. 1 (2010): 208-216.

Barbacci, A., Constant, T., Farré, E., Harroué, M. et Nepveu, G. "Shiny Beech Wood Is Confirmed as an Indicator of Tension Wood." IAWA J. 29, no. 1 (2008): 35-46.

Barigah, T. S., Imbert, P. et Huc, R. "Croissance Et Assimilation Nette Foliaire De Jeunes Plants De Dix Arbres De La Forêt Guyanaise, Cultivés À Cinq Niveaux D'éclairement." Ann. For. Sci. 55, no. 6 (1998): 681-706.

Barnett, J. R. et Bonham, V. A. "Cellulose Microfibril Angle in the Cell Wall of Wood Fibres." Biological Reviews 79, no. 2 (2004): 461-472.

Beer, J., Bonnemann, A., Chavez, W., Fassbender, H. W., Imbach, A. C. et Martel, I. "Modelling Agroforesty Systems of Cacao (Theobroma Cacao) with Laurel (Cordia Alliodora) or Poro (Erythrina Poeppigiana) in Costa Rica." Agroforestry Systems 12, (1990): 229-249.

Bendtsen, A. B. et Senft, J. F. "Mechanical and Anatomical Properties in Individual Growth Rings of Plantation-Grown Eastern Cotton Wood and Loblolly Pine." Wood and Fiber Sci. 18, (1986): 23-38.

Bézard, V., Guitet, S. et Boucher, E. Valorisation De La Biodiversité Par Plantations D'espèces Locales En Guyane Française. Bagassa Guianensis : Une Essence D'avenir ? Vol. 29-30 Rendez-Vous Techniques: Office National des Forêts (ONF), 2010.

Bloor, J. M. G. et Grubb, P. J. "Morphological Plasticity of Shade-Tolerant Tropical Rainforest Tree Seedlings Exposed to Light Changes." Functional Ecology 18, no. 3 (2004): 337-348.

Bolfe, E. L. et Batistella, M. "Análise Florística E Estrutural De Sistemas Silviagrícolas Em Tomé-Açu, Pará." Pesquisa Agropecuária Brasileira 46, no. 10 (2011).

Bonjour, I. La Filière Forêt Et Bois En Guyane : Etat Des Lieux À Fin 2014 Et Perspectives. Maison de la Forêt et des Bois de Guyane, 2015.

Boshier, D. H. et Lamb, A. T. "Cordia Alliodora : Genetics and Tree Improvement." Dans Tropical Forestry Papers, 36, 96p: Oxford university press, 1997.

Brémaud, I. Diversité Des Bois Utilisés Ou Utilisables En Facture D'instruments De Musique : Étude Expérimentale Des Propriétés Vibratoires En Direction Axiale De Types De Bois Contrastés En Majorité Tropicaux : Relations À Des Déterminants De Microstructure Et De Composition Chimique Secondaire. Montpellier, 2006.

Brémaud, I., Amusant, N., Minato, K., Gril, J. et Thibaut, B. "Effect of Extractives on Vibrational Properties of African Padauk (Pterocarpus Soyauxii Taub.)." Wood Science and Technology 45, no. 3 (2011): 461-472.

Brémaud, I., El Kaïm, Y., Guibal, D., Minato, K., Thibaut, B. et Gril, J. "Characterisation and Categorisation of the Diversity in Viscoelastic Vibrational Properties between 98 Wood Types." Annals of Forest Science 69, no. 3 (2012): 373-386.

Brunaux, O. et Demenois, J. "Aménagement Forestier Et Exploitation Forestière En Forêt Tropicale Humide Guyanaise." Revue Forestière Française 55, (2003): 260-272.

Cabrolier, P. "Is Interlocked Grain an Adaptive Trait for Tropical Tree Species in Rainforest ?" Dans 6th Plant Biomechanics Conference. Cayenne, 2009.

Calmont, A. "La Forêt Guyanaise, Entre Valorisation Et Protection Des Ressources Écosystémiques." VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement [En ligne], no. Hors-série 14 (2012).

Carvalho, M. S. P. et Carvalho, J. O. P. Influência Do Espaçamento Nas Características Físico-Mecânicas Da Madeira De Bagassa Guianensis Aubl. (Tatajuba) No Planalto De Belterra, Pará. Belém, Brésil, 1998.

Cave, I. D. " X-Ray Measurement of Microfibril Angle. ." Journal of Forest Product 44, (1966): 37-43.

Chafe, S. C. "Collapse, Volumetric Shrinkage, Specific Gravity and Extractives in Eucalyptus and Other Species." Wood Science and Technology 20, no. 4 (1986): 293-307.

Clair, B., Gril, J., Di Renzo, F., Yamamoto, H. et Quignard, F. "Characterization of a Gel in the Cell Wall to Elucidate the Paradoxical Shrinkage of Tension Wood." Biomacromolecules 9, no. 2 (2008): 494-498.

Clair, B., Ruelle, J., Beauchêne, J., Prévost, M.-F. et Fournier, M. "Tension Wood and Opposite Wood in 21 Tropical Rain Forest Species. 1. Occurence and Efficiency of G-Layer." IAWA Journal 27, no. 3 (2006): 329-338.

Clair, B., Ruelle, J. et Thibaut, B. "Relationship between Growth Stresses, Mechano-Physical Properties and Proportion of Fibre with Gelatinous Layer in Chestnut (Castanea Sativa Mill.)." Holzforschung 57, (2003): 189-195.

Clair, B. et Thibaut, B. "Shrinkage of the Gelatinous Layer of Poplar and Beech Tension Wood." IAWA J. 22, (2001): 121-131.

Cordero, R. A. "Ecophsiology of Cecropia Schreberiana Saplings in Two Wind Regimes in an Elfin Cloud Forest: Growth, Gas Exchange, Architecture and Stem Biomechanics." Tree Physiol 19, (1999): 153-163.

Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Allison, S. D., Bauhus, J., Eggleton, P. et Preston, C. M. "Plant Traits and Wood Fates across the Globe: Rotted, Burned, or Consumed?" Global Change Biol. 15, (2009): 2431-2449.

Coste, S. "Diversity and Plasticity of Leaf Traits in Tropical Rain Forest : A Cost/Benefit Analysis of Carbon Gain." AgroParisTech, 2008.

Coste, S., Roggy, J.-C., Imbert, P., Born, C., Bonal, D. et Dreyer, E. "Leaf Photosynthetic Traits of 14 Tropical Rain Forest Species in Relation to Leaf Nitrogen Concentration and Shade Tolerance." Tree Physiology 25, no. 9 (2005): 1127-1137.

Coutand, C., Jerominidis, G., Chanson, B. et Loup, C. "Comparison of Mechanical Propreties of Tension and Opposite Wood in Populus." Wood Science and Technology 38, no. 1 (2004): 11-24.

Dalling, J. W. et Hubbell, S. P. "Seed Size, Growth Rate and Gap Microsite Conditions as Determinants of Recruitment Success for Pioneer Species." Journal of Ecology 90, no. 3 (2002): 557-568.

Dassot, M. Relations Entre Morphologie, Croissance, Bois De Réaction Et Contraintes De Maturation. : Apport De La Technologie Lidar Terrestre Pour Répondre À Des Questions Écologiques Et Sylvicoles, AgroParisTech.

Détienne. "Contrefil À Rythme Annuel Dans Les Faro, Daniellia Sp." Bois et Forêts des Tropiques, no. 183 (1979).

Erickson, H. D. et Arima, T. "Douglas Fir Wood Quality Studies. Part Ii. Effects of Age and Stimualted Growth on Fibril Angle and Chemical Constituents." Wood Science and Technology 8, (1974): 255-265.

Fang, C.-H., Guibal, D., Clair, B., Gril, J., Liu, Y.-M. et Liu, S.-Q. "Relationships between Growth Stress and Wood Properties in Poplar I-69 (Populus Deltoides Bartr. Cv. "Lux" Ex I-69/55)." Annals of Forest Science 65, no. 3 (2008): 307-307.

Filippis, L. D. et Magel, E. "Differences in Genomic DNA Extracted from Bark and from Wood of Different Zones in Robinia Trees Using Rapd-Pcr." Trees 12, no. 6 (1998): 377-384.

Fimbel, R. et Sjaastad, E. "Wood Specific Gravity Variability in Ceiba Pentandra≪/I&Gt." Wood and Fiber Science 26, no. 1 (1994): 91-96.

Fournier, M., Amusant, N., Beauchene, J. et Mouras, S. "Qualité Des Bois De Guyane." Revue Forestière Française 55, no. sp. (2003): 340-351.

Fournier, M., Bordonné, P. A., Guitard, D. et Okuyama, T. "Growth Stress Patterns in Tree Stems." Wood Science and Technology 24, no. 2 (1990): 131-142.

Fournier, M., Chanson, B., Thibaut, B. et Guitard, D. "Mesures Des Déformations Résiduelles De Croissance À La Surface Des Arbres, En Relation Avec Leur Morphologie. Observation Sur Différentes Espèces." Annals of Forest Science 51, (1994): 249-266.

Godin, C. et Caraglio, Y. "A Multiscale Model of Plant Topological Structures." Journal of Theoretical Biology 191, no. 1 (1998): 1-46.

Godin, C., Costes, E. et Caraglio, Y. "Exploring Plant Topology Structure with the Amapmod Software : An Outline." Silva Fennica 31, no. 3 (1997): 355-366.

Gourlet-Fleury, S. Dispositif Sylvicole Experimental De Paacou (Guyane Française). Aperçu Sur L'état Et La Dynamique Des Peuplement 13 Ans Après Installation.: CIRAD, 2000.

Greaves, A. et McCarter, P. S. "Cordia Alliodora : A Promising Tree for Tropical Agroforestry. ." Tropical Forestry Papers 22, (1990): 37p.

Grime, J. P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Chichester, UK, 2001.

Guitet, S., Brunaux, O. et Traissac, S. "Sylviculture Pour La Production De Bois D'oeuvre Des Forêts Du Nord De La Guyane. Etat Des Connaissances Et Recommandations.": Office National des Forêts, 2014.

Hautbois, M. "La Forêt Guyanaise Et Son Exploitation " Revue de géographie alpine 67, no. 67-4 (1979): 447-461.

Herman, M., Dutilleul, P. et Avella-Shaw, T. "Growth Rate Effects on Intra-Ring and Inter-Ring Trajectories of Microfibril Angle in Norway Spruce (Picea Abies)." IAWA Journal 20, no. 1 (1999): 3-21.

Hernandez, R. E. et Almeida, G. "Effects of Wood Density and Interlocked Grain on the Shear Strength of Three Amazonian Tropical Hardwoods." Wood and Fiber Sci. 35, no. 2 (2003): 89-96.

Hernández, R. E. et Almeida, G. "Effects of Extraneous Substances, Wood Density and Interlocked Grain on Fiber Saturation Point of Hardwoods." Wood Material Science & Engineering 2, no. 1 (2007): 45-53.

Heuret, P., Barthéléemy, D., Guédon, Y., Coulmier, X. et Tancre, J. "Synchronization of Growth, Branching, and Flowering Processes in the South American Tropical Tree Cecropia Obtusa (Cecropiaceae)." American Journal of Botany 89, no. 7 (2002): 1180-1187.

Hillis, W. E. "Formation and Properties of Some Wood Extractives." Phytochemistry 11, (1972): 1207-1218.

Innes, T. C. "Pre-Drying of Collapse Prone Wood Free of Surface and Internal Checking." Holz als Roh- und Werkstoff 54, no. 3 (1996): 195-199.

Johnson, P. et Morales, R. "A Review of Cordia Alliodora (Ruiz & Pav.) Oken. ." Turrialba 22, no. 2 (1972): 210-220.

Julliot, C. et Sabatier, D. "Diet of Red Howler Monkey (Alouatta Seniculus) in French Guiana." International Journal of Primatology 14, no. 4 (1993): 527-549.

Kojs, P., Rusin, A., Iqbal, M., Włoch, W. et Jura, J. "Readjustments of Cambial Initials in Wisteria Floribunda (Willd.) Dc. For Development of Storeyed Structure." New Phytologist 163, no. 2 (2004): 287-297.

Kollmann, F. F. P. et Côté, W. A. Principles of Wood Science and Technology: Solid Wood: Springer, 1984.

Koponen, T., Karppinene, T., Heeggstrom, E., Saranpää, P. et Serimaa, R. "The Stiffness Modulus in Norway Spruce as a Function of Year Ring." Holzforschung 59, (2005): 451-455.

Lachenbruch, B., Moore J.R et Evans R. "Radial Variation in Wood Structure and Function in Woody Plants, and Hypotheses for Its Occurrence." Tree Physiology 4 (2011): 121-164.

Larjavaara, M. et Muller-Landau, H. C. "Rethinking the Value of High Wood Density." Functional Ecology 24, no. 4 (2010): 701-705.

Laurance, W. F. et Curran, T. J. "Impacts of Wind Disturbance on Fragmented Tropical Forests: A Review and Synthesis." Austral Ecology 33, no. 4 (2008): 399-408.

Lehnebach, R. Rapport De Premier Comité De Thèse - Développement Architectural Et Variabilité Ontogénique Du Profil-Aubier-Duramen Chez Quelques Espèces Forestières De Guyane Française 2013.

Lehnebach, R. Variabilité Ontogénique Du Profil Ligneux Chez Quelques Légumineuses De Guyane Française, 2015.

Lehnebach, R. "Wood Variations within Tree Trunk: The Case Study of Legumes Representatives in French Guiana." Dans Wood Science Underpinning Tropical Forest Ecology and Management. Tervuren, Belgium, 2015.

Leonardon, M., Altaner, C., Vihermaa, L. et Jarvis, M. "Wood Shrinkage: Influence of Anatomy, Cell Wall Architecture, Chemical Composition and Cambial Age." European Journal of Wood and Wood Products 68, no. 1 (2010): 87-94.

Longwood, F. R. Present and Potential Commercial Timbers of the Caribbean. Washington, DC.: USDA Forest Service, 1962.

Luitgards-Moura, J. F., Castellón Bermudez, E. G., Rocha, A. F. I. d., Tsouris, P. et Rosa-Freitas, M. G. "Preliminary Assays Indicate That Antonia Ovata (Loganiaceae) and Derris Amazonica (Papilionaceae), Ichthyotoxic Plants Used for Fishing in Roraima, Brazil, Have an Insecticide Effect on Lutzomyia Longipalpis (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae)." Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 97, (2002): 737-742.

Manners,G.D. et Jurd, L."The Hydroquinone Terpenoids of Cordia alliodora." Journal of Chemical Society 1, (1977):405-410.

Marquez, L. C. T. Comportoment Inicial De Parica, Tatajuba E Eucalipto, Em Plantio Consorciado Com Milho E Capim-Marandu, Em Paragominas, Para. Minas Gerais, Brésil, 1990.

Martinez-Garza, C., Peña, V., Ricker, M., Campos, A. et Howe, H. F. "Restoring Tropical Biodiversity: Leaf Traits Predict Growth and Survival of Late-Successional Trees in Early-Successional Environments." Forest Ecology and Management 217, (2005): 365-379.

McLean, J. P. Wood Properties of Four Genotypes of Sitka Spruce. Glasgow, 2008.

McLean, J. P., Zhang, T., Bardet, S., Beauchêne, J., Thibaut, A., Clair, B. et Thibaut, B. "The Decreasing Radial Wood Stiffness Pattern of Some Tropical Trees Growing in the Primary Forest Is Reversed and Increases When They Are Grown in a Plantation." Annals of Forest Science 68, no. 4 (2011): 681-688.

McMillin, C. "Fibril Angle of Loblolly Pine Wood as Related to Specific Gravity, Growth Rate, and Distance from Pith." Wood Science and Technology 7, no. 4 (1973): 251-255.

Moulia, B., Coutand, C. et Lenne, C. "Posture Control and Skeletal Mechanical Acclimation in Terrestrial Plants: Implications for Mechanical Modeling of Plant Architecture. ." American Journal of Botany 93, (2006): 1477-1489.

Muller-Landau, H. C. "Interspecific and Inter-Site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees." Biotropica 36, no. 1 (2004): 20-32.

Nicolini, E., Morel, H. et Descroix, L. "Résultats Des Plantations Menées Par Le Cirad Et L'onf Au Cours Des 30 Dernères Années." Kourou, Guyane, 2015.

Oldeman, R. A. A. "L'architecture De La Forêt Guyanaise." Mémoire ORSTOM 73, (1974): 204p.

Ono, T. et Norimoto, M. "Study on Young's Modulus and Internal Friction of Wood in Relation to the Evaluation of Wood for Musical Instruments. ." Japanese Journal of Applied Physics 22, no. 4 (1983): 611-614.

Polge, H. "Le Bois Juvénile Des Conifères." Revue forestière française 6, (1964).

Poorter, L. "Light-Dependent Changes in Biomassallocation and Their Importance for Growth of Rain Forest Tree Species." Functional Ecology 15, (2001): 113:123.

Poorter, L. et Bongers, F. "Leaf Traits Are Good Predictors of Plant Performance across 53 Rain Forest Species." Ecology 87, no. 7 (2006): 1733-43.

Puig, H. "La Forêt Tropicale Humide." Ed. Belin, (2001).

Reich, P. B., Ellsworth, D. S. et Wlaters, M. B. Leaf Structure (Specific Leaf Area) Modulates Photosynthesis-Nitrogen Relations: Evidence from within and across Species and Functional Groups. Functional Ecology, 1998.

Rodrigues, A. M. S., Royer, M., Amusant, N., Beauchene, J. et Herbette, G. "Antinomic Natural Self-Protection Mechanism in Long-Lasting Woods : A Case Study with Three Tropical Species from French Guiana." Dans 40th annual meeting of the International Research Group on Wood Preservation. Beijing, China, 2009.

Roggy, J. C., Nicolini, E., Imbert, P., Caraglio, Y., Bosc, A. et Heuret, P. "Links between Tree Structure and Functional Leaf Traits in the Tropical Forest Tree Dicorynia Guianensis Amshoff (Caesalpiniaceae)." Annals of Forest Science 62, no. 6 (2005): 553-564.

Roosmalen, M. G. M. Fruits of the Guianan Fora. Utrecht, Netherlands: Institute of Systematic Boyany, 1985.

Roussel, J.-R. et Clair, B. "Evidence of the Late Lignification of the G-Layer in Simarouba Tension Wood, to Assist Understanding How Non-G-Layer Species Produce Tensile Stress." Tree Physiology, (2015).

Royer, M. Les Molécules Responsables De La Stabilité Des Bois: Cas Des Bois Tropicaux De Guyane, 2008.

Royer, M., Rodrigues, A. M. S., Herbette, G., Beauchêne, J., Chevalier, M., Hérault, B., Thibaut, B. et Stien, D. "Efficacy of Bagassa Guianensis Aubl. Extract against Wood Decay and Human Pathogenic Fungi." International Biodeterioration and Biodegradation 70, no. 1 (2012): 55-59.

Ruelle, J., Beauchene, J., Thibaut, A. et Thibaut, B. "Comparison of Physical and Mechanical Properties of Tension and Opposite Wood from Ten Tropical Rainforest Trees from Different Species." Annals of Forest Science 64, no. 5 (2007): 503-510.

Rymer, P. D., Dick, C. W., Vendramin, G. G., Buonamici, A. et Boshier, D. "Recent Phylogeographic Structure in a Widespread 'Weedy' Neotropical Tree Species, Cordia Alliodora (Boraginaceae)." Journal of Biogeography 40, no. 4 (2013): 693-706.

Sabogal, C., Almeida, E., Marmillod, D. et Carvalho, J. O. P. Silvicultura Na Amazônia Brasileira: Avaliação De Experiências E Recomendações Para Implementação E Melhoria Dos Sistemas. Belém, Brésil, 2006.

Schulgasser, K. et Witztum, A. "The Mechanism of Spiral Grain Formation in Trees." Wood Science and Technology 41, no. 2 (2007): 133-156.

Schultz, T. P., Hubbard, J. T. F. et Jin, L. "Role of Stilbenes in the Natural Durability of Wood: Fungicidal Structure-Activity Relationships." Phytochemistry 29, (1990): 1501-1507.

Senft, J. F. et Bendtsen, A. B. "Measuring Microfibrillar Angles Using Light Microscopy." Wood and Fiber Sci. 17, (1985): 564-567.

Somarriba, R., Valdivieso, R., Vasquez, W. et Galloway, G. "Survival, Growth, Timber Productivity and Site Index of Cordia Alliodora in Forestry and Agroforestry Systems." Agroforestry Systems 51, (2001): 11-118.

Tabarant, P. Stratégie De Croissance En Hauteur Des Jeunes Arbres Héliophiles En Couvert Dense Tropical. Ajustement Du Fonctionnement Hydraulique Et Mécanique, 2006.

Taylor, A. M., Gartner, B. L. et Morrell, J. J. "Heartwood Formation and Natural Durability - a Review." Wood and Fiber Science 34, no. 4 (2002): 587-611.

Thibaut, B., Baillères, H., Chanson, B. et Fournier-Djimbi, M. "Plantation D'arbres À Croissance Rapide Et Qualité Des Produits Forestiers Sous Les Tropiques." Bois et Forêt des Tropiques 252, (1997): 49-53.

Thibaut, B., Thibaut, A., Beauchene, J. et Ruelle, J. "Unusual Juvenile Wood Features in Eperua Falcata (Aubl.): An Adaptive Choice to Cope with Mechanical Instabilities During Early Growth in Tropical Rain Forest." Dans fifth plant biomechanics conference, edité par L. Salmén, 1, 99-102. Stockholm, Sweden, 2006.

Tiemann, H. D. "The Effect of Different Methods of Drying on the Strength of Wood." Lumber World 28, (1915): 19-20.

Waghorn, M. J., Mason, E. G. et Watt, M. S. "Influence of Initial Stand Density and Genotype on Longitudinal Variation in Modulus of Elasticity for 17-Year-Old Pinus Radiata." Forest Ecology and Management 252, (2007): 67-92.

Washusen, R. et Ilic, J. "Relationship between Transverse Shrinkage and Tension Wood from Three Provenances of Eucalyptus Globulus Labill." Holz als Roh- und Werkstoff 59, no. 1-2 (2001): 85-93.

Westoby, M. "A Leaf-Height-Seed (Lhs) Plant Ecology Strategy Scheme." Plant and Soil 199, (1998): 213-227.

Wiemann, M. et Williamson, G. "Extreme Radial Changes in Wood Specific Gravity in Some Tropical Pioneers." Wood and Fiber Science 20, no. 3 (1988): 344-349.

Williamson, G. B. et Wiemann, M. C. "Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica." Biotropica 42, no. 5 (2010): 590-597.

Williamson, G. B. et Wiemann, M. C. "Measuring Wood Specific Gravity…Correctly." American Journal of Botany 97, no. 3 (2010): 519-524.

Williamson, G. B., Wiemann, M. C. et Geaghan, J. P. "Radial Wood Allocation in Schizolobium Parahyba." American Journal of Botany 99, no. 6 (2012): 1010-1019.

Wilson, P. J., Thompson, K. E. N. et Hodgson, J. G. "Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies." New Phytologist 143, no. 1 (1999): 155-162.

Wimmer, R., Downes, G. M. et Evans, R. "Temporal Variation of Microfibril Angle in Eucalyptus Nitens Grown in Different Irrigation Regimes." Tree Physiology 22, (2002): 449-457.

Woodcock, D. W. et Shier, A. D. "Does Canopy Position Affect Wood Specific Gravity in Temperate Forest Trees?" Annals of Botany 91, no. 5 (2003): 529-537.

Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J. W., Davies, S. J., Díaz, S., Engelbrecht, B. M. J., Harms, K. E., Hubbell, S. P., Marks, C. O., Ruiz-Jaen, M. C., Salvador, C. M. et Zanne, A. E. "Functional Traits and the Growth–Mortality Trade-Off in Tropical Trees." Ecology 91, no. 12 (2010): 3664-3674.

Yamamoto, H., Sassus, F., Ninomiya, M. et Gril, J. "A Model of Anisotropic Swelling and Shrinking Process of Wood." Wood Science and Technology 35, no. 1-2 (2001): 167-181.

Yao, J. "Influence of Growth Rate on Specific Gravity and Other Selected Properties of Loblolly Pine." Wood Science and Technology 4, no. 3 (1970): 163-175.