

Le bois est défini par l'IAWA (1964) (International Association of Wood Anatomist) comme l'«ensemble des tissus de soutien et de conduction de la sève brute dans les tiges et les racines ; caractérisé par la présence d'éléments conducteurs [...] désignant la masse des tissus résistants issus du fonctionnement du cambium et c'est une déviation abusive de sons sens correct que d'appliquer ce mot à la partie vasculaire des faisceaux conducteurs dans les tiges à structure primaire ». Le bois est donc une des organisations tissulaires de la plante, assurant diverses fonctions, et généré par un méristème secondaire : l'assise génératrice libéro-ligneuse, plus communément appelée 'cambium'. De par sa production, le cambium est l'acteur principal de l'épaississement des axes de la plante, qu'ils soient racinaires ou caulinaires. La production de bois est un caractère partagé par les Spermaphytes (i.e. plantes à graines). D'un point de vue taxonomique et évolutif, on retrouve le bois chez les Gymnospermes (e.g. les conifères) et les Angiospermes (e.g. toutes les plantes à fleurs). La structure du bois chez les angiospermes est dite 'dérivée' alors que chez les Gymnospermes elle présente des caractères plus 'ancestraux'.

II. Le bois et l'apparition de la forme arborée

L'apparition du bois au cours de l'évolution est intimement liée à l'apparition de la structure arborescente chez les plantes. *Archaeopteris* (genre fossile appartenant à l'ordre des Archeopteridales, diversifié à la fin du Dévonien (Figure 1) fut sans doute le premier « arbre moderne ». Sa modernité lui est attribuée par le cumul de 4 caractéristiques le rapprochant des arbres actuels : (1) un syndrome de ramification latérale pérenne, (2) la présence de primordia latents, et de (3) zones nodales comme sites de développement des organes latéraux, ainsi (4) qu'une stratégie anatomique ligneuse minimisant les stress mécaniques causés par la pérennité de la croissance des ramifications latérales (Figure 1) (Meyer-Berthaud *et al.*, 1999).

Archaeopteris est donc le genre fossile frère des Spermaphytes, avec qui il partage un cambium bifacial produisant un bois assurant à la fois la fonction hydraulique et la fonction mécanique (Figure 1). C'était une plante cosmopolite, pouvant résister au froid (Meyer-Berthaud *et al.*, 2010), et ayant une hauteur maximale estimée à 40 m (Meyer-Berthaud, 2000).

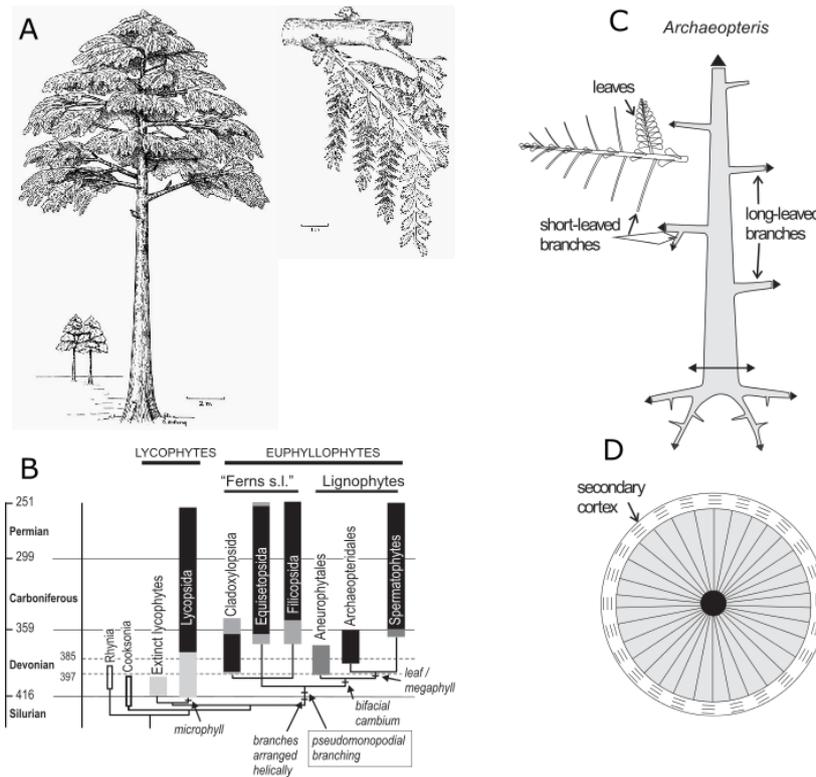


Figure 1 : Les premiers arbres et les premières forêts.

Morphologie générale d'*Archaeopteris* (A). Phylogénie simplifiée des plantes terrestres du Paléozoïque (adapté de Kenrick & Crane (1996) dans Meyer-Berthaud *et al.* (2010)) montrant l'apparition de la ramification chez les Euphyllophytes et l'apparition du cambium chez les lignophytes (B). Schéma de la structure d'*Archaeopteris* illustrant la différenciation d'axe à durée de vie longue, et courte, et la capacité de croissance en épaisseur (C). Schéma de la section transversale du tronc d'*Archaeopteris* illustrant la présence de tissus secondaires (trachéides en gris et cortex secondaire en blanc) (D).

III. Les fonctions du bois

Le bois est un tissu plurifonctionnel assurant (1) la conduction de la sève brute des racines vers les feuilles, (2) le soutien mécanique de la structure de la plante ainsi que (3) le stockage des réserves (i.e. amidon et graisse). Ces trois fonctions sont spécifiques de différents types cellulaires, la spécialisation des cellules étant plus prononcée chez les Angiospermes que chez les Gymnospermes. La conduction est assurée par les vaisseaux, alors que les fibres et les parenchymes assurent respectivement les fonctions de soutien mécanique et de mise en réserves de photosynthétats.

Les vaisseaux et fibres sont des types cellulaires qui perdent leurs contenus cytoplasmiques après maturation. Ces cellules sont mortes et donc incapables de se différencier. *A contrario*, les cellules de parenchymes sont vivantes. Alors que fibres et vaisseaux sont orientés longitudinalement (i.e. parallèle à l'axe de la tige), les parenchymes sont orientés dans le plan longitudinal et radial (i.e. perpendiculaire à l'axe de la tige). De par leurs directions, on distinguera deux types : le parenchyme axial (i.e. vertical ou longitudinal) et le parenchyme de rayon (i.e. transversal) qui permet le stockage et les échanges radiaux. La disposition du parenchyme axial est très variable et d'une assez bonne significativité taxonomique (Détienne *et al.*, 1982). Chez les Légumineuses par exemple, le parenchyme est dit 'circumvasculaire', de par sa disposition autour des vaisseaux, et forme également des bandes dites 'tangentiels'

(i.e. parallèle au cerne de croissance) (Figure 2). Le parenchyme de rayon est également sujet à des variations du nombre et des types de cellules qui le composent. Les tissus longitudinaux et transversaux du bois sont interconnectés et forment un réseau tissulaire tridimensionnel complexe (Figure 3).

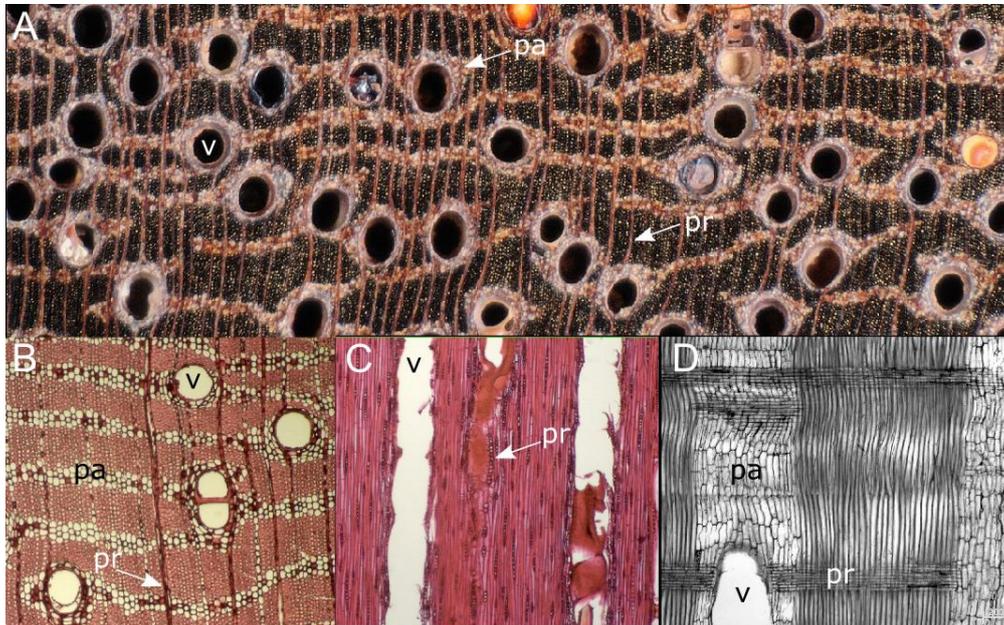


Figure 2 : L'anatomie des plans ligneux chez quelques Fabaceae. Plan transversal chez *Dicorynia guianensis* (A et B). Plan longitudinal tangentiel chez *Inga sp.* (C) et longitudinal radial chez *Parkia bicolor* (D). pa et pr, parenchyme axial et parenchyme de rayon ; v, vaisseau. (Photos : Inside Wood, <http://insidewood.lib.ncsu.edu/>)

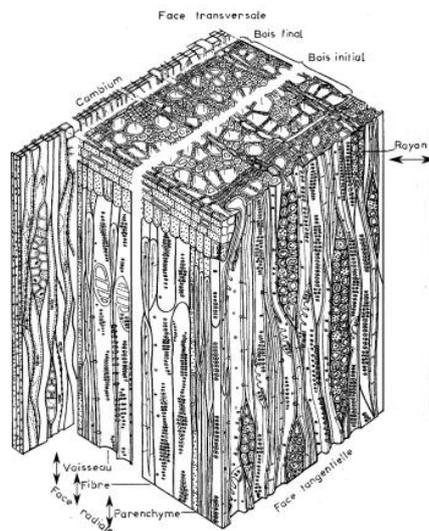


Figure 3 : La structure tridimensionnelle du bois d'après Guinochet (1965). Les flèches indiquent l'orientation des types cellulaires.

IV. L'anisotropie du bois

L'hétérogénéité de sa structure fait du bois un matériau anisotrope. Toutefois, comme la majorité de ses cellules est allongée dans le sens de l'axe de l'arbre, le bois est parfois qualifié de matériau orthotrope. Sa structure et ses propriétés varient en fonction du plan ligneux considéré. On distingue 3 directions dans le bois :

- La direction axiale : dans l'axe des fibres et de la tige
- La direction radiale : perpendiculaire à l'axe de la tige passant par la moelle
- La direction tangentielle : perpendiculaire à l'axe de la tige ne passant par la moelle

La combinaison de ces 3 directions conditionne l'existence de 3 plans ligneux :

- Le plan longitudinal-radial est défini par une direction axiale et radiale : parallèle à l'axe de la tige passant par son centre.
- Le plan longitudinal-tangentiel est défini par une direction axiale et tangentielle : parallèle à l'axe de la tige ne passant par son centre. Par construction, le plan longitudinal-tangentiel est perpendiculaire au plan longitudinal-radial.
- Le plan transversal : perpendiculaire à l'axe de la tige.

Les propriétés de la direction axiale seront bien différentes des propriétés de la direction radiale et tangentielle, alors que les propriétés radiales et tangentielles seront assez similaires. De ce fait, les propriétés intimement liées à la structure tridimensionnelle du bois n'ont de sens que si elles sont considérées dans un plan déterminé (e.g. retrait dimensionnel, élasticité).

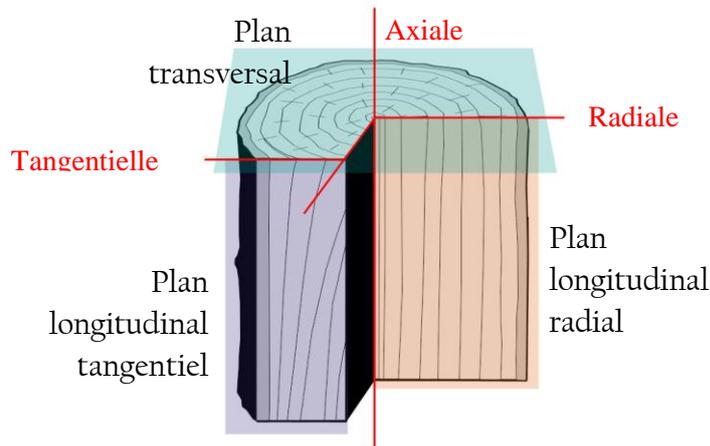


Figure 4 : Définitions des plans ligneux.

Les traits rouges indiquent les trois directions du bois et définissent les 3 plans. Image : Wikipédia.

V. La structure de la paroi des cellules du bois

Toutes les cellules végétales sont séparées par une paroi constituée de 3 parties : une lamelle moyenne (ou lamelle mitoyenne) composée principalement de pectines, recouverte d'une paroi primaire et d'une paroi secondaire. La paroi primaire, généralement très fine, est essentiellement composée de cellulose, hémicelluloses et pectines. La paroi secondaire, plus épaisse est essentiellement composée de cellulose et hémicellulose et imprégnée de lignine.

La paroi secondaire se divise en 3 couches (S1 à S3), différenciées par leur composition chimique, leurs épaisseurs, mais surtout par l'angle des microfibrilles (AMF) de cellulose qui la compose (Figure 5). L'AMF est très fort dans la S1 (-50°), plus faible mais plus variable dans la S2 ($5-30^\circ$) et à nouveau fort dans la S3. L'AMF influence la rigidité longitudinale du matériau, un fort AMF (i.e. forte déviance par rapport à l'axe vertical) entrainera une diminution de rigidité. De par sa plus grande importance dans la paroi, l'AMF de la S2 a le plus d'influence sur les propriétés physiques du matériau (Donaldson, 2008).

D'un point de vue biochimique, la matrice lignocellulosique du bois se compose en moyenne de 50% de cellulose, 25% de lignine et 25% d'hémicellulose (Déjardin *et al.*, 2010). Ce sont les molécules organiques les plus présentes sur terre et représente le stock de biomasse le plus important.

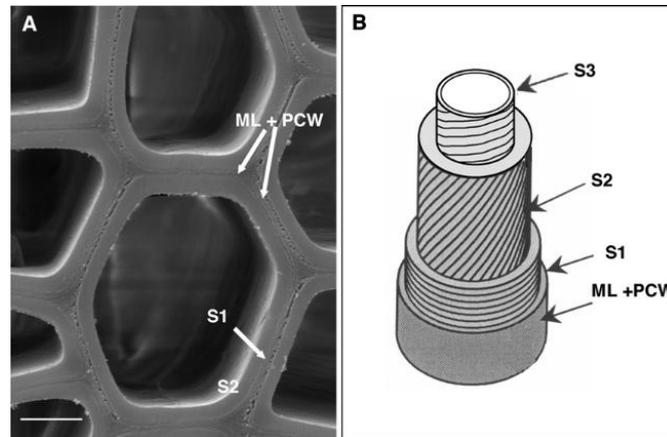


Figure 5 : La structure de la paroi secondaire (Déjardin *et al.*, 2010).

Coupe transversale de fibre de Peuplier en microscopie électronique (A) et schéma de l'agencement des différents constituants de la paroi laissant apparaître l'orientation des microfibrilles dans les différentes couches de la paroi secondaire. ML, lamelle moyenne ; PCW: paroi primaire; S1, S2, S3, couches de la paroi secondaire. Echelle 5µm.

VI. Les traits et les propriétés du bois : une diversité de types, d'échelles et de fonctions

Les traits du bois peuvent être mesurés depuis l'échelle de la paroi cellulaire jusqu'à celle de la plante entière en passant par les échelles cellulaires et tissulaires. Les traits, lorsque décrivant une fonction, sont qualifiés de traits fonctionnels, les traits supposés non liés à des fonctions en ce qui concerne le bois, seront des traits technologiques, dont la mesure n'intéresse, pour l'instant, que les personnes utilisant et/ou étudiant le bois comme matériau.

Pour ce qui est des traits fonctionnels du bois, Lachenbruch & McCulloh (2014) propose un schéma liant traits, propriétés et performance. Un ou plusieurs traits établissent une propriété et l'ensemble des propriétés permet d'établir la performance (Table 1). Par exemple, l'épaisseur des parois des fibres, l'AMF et la teneur en lignine vont avoir un effet sur les propriétés mécaniques du bois. Cette dernière avec la résistance et la déformabilité par exemple vont dicter la performance mécanique.

La performance peut être altérée dans les différentes échelles d'organisation de la plante par une modification de la morphologie cellulaire, de la part relative des tissus et de leur disposition ou encore par une allocation préférentielle d'un tissu plutôt qu'un autre dans une partie spécifique de la plante (Lachenbruch & McCulloh, 2014).

Il convient cependant de préciser que certaines propriétés sont impliquées dans plusieurs performances fonctionnelles comme par exemple la densité qui a une implication directe sur la performance mécanique, par un lien étroit avec la rigidité mais qui pourrait également être impliquée à la performance hydraulique au travers de, la corrélation observée entre densité du bois et résistance à l'embolie (Markesteyn *et al.*, 2011 ; Sterck *et al.*, 2012). Certaines propriétés ayant des implications fonctionnelles auront également des implications technologiques comme l'élasticité.

Ainsi, suivant les cas, on choisira plutôt de mesurer directement la propriété plutôt que le(s) trait(s) impliqués. Si on cherche à comprendre l'investissement carboné de la plante on mesurera directement la densité plutôt que l'épaisseur des parois des fibres ou la teneur en extraits. Si l'on cherche à comprendre la durabilité naturelle d'une essence, on s'attardera sur le déterminisme de la propriété en étudiant les quantités et/ou natures des extraits chimiques. Pour un bon nombre de propriétés du bois, les traits déterminants sont déjà bien connus (e.g. élasticité, densité). Les connaissances au sujet du déterminisme de la densité permettent aujourd'hui d'estimer assez précisément celle d'un bois fossile (Martínez-Cabrera *et al.*, 2012), alors que d'autres propriétés comme la durabilité naturelle sont encore relativement peu comprises et sans doute sujettes à plusieurs déterminismes (Amusant *et al.*, 2014).

Table 1 : Du trait à la performance.

Quelques exemples de traits du bois et leurs implications dans l'établissement de la propriété. Les propriétés ne définissant pas de performance dans l'arbre sont des traits uniquement technologiques.

Trait	Propriétés	Performance
Epaisseur des parois des fibres Quantité d'extraits	Densité	Mécanique
Epaisseur des parois des fibres Angle des microfibrilles	Elasticité	
Nature et/ou quantité des extraits Angle des microfibrilles	Amortissement	Mécanique
Epaisseur des parois des fibres Quantité de parenchymes Nature et/ou quantité des extraits	Retrait dimensionnel	-
Quantité d'aubier	Conductivité Résistance à l'embolie Stockage de l'eau et des sucres	Hydraulique & Stockage
Nature et/ou quantité des extraits Qualité des liaisons des extraits avec la paroi cellulaire	Durabilité naturelle	Protection

Dans ce travail de thèse, des traits comme des propriétés seront mesurés. Certaines propriétés seront également utilisées comme indicateur (ou « proxy ») d'un trait (i.e. module d'élasticité spécifique comme proxy de l'AMF). Ces traits et propriétés seront utilisés à des fins comparatives entre espèces, entre individus de la même espèce et au sein même de l'individu. **C'est sur la description et la compréhension de la variation des propriétés à l'intérieur de l'arbre que l'emphase sera donnée dans cette thèse.**

Le végétal n'étant pas doué de déplacement, il est inévitablement contraint à s'adapter à un environnement changeant. Qui plus est, de par sa croissance et sa fixité, il génère des autocontraintes (i.e. souvent hydrauliques et mécaniques) liées à sa forme et à ses dimensions. La différence de taille observée chez un arbre suggère également que dans son jeune âge il sera très sensible aux variations d'un environnement très local, alors qu'une fois plus grand, il y sera quasi-insensible au profit d'une sensibilité à des variations environnementales plus globales. De ce fait, les fonctions à accomplir seront différentes au cours de la vie de l'arbre, ce qui induira des variations de valeur de traits ou de propriétés qui seront observées au niveau de ce que l'on appellera dans ce travail le «profil ligneux».

VII. Le profil ligneux

Les termes « profil ligneux », ou encore « profil » seront régulièrement employés en référence à la variation d'un trait ou propriété du bois, si variation existe, au sein de la plante.

Les plantes, ne recyclant pas leurs bois, nous laissent l'opportunité de mesurer les traits et propriétés du bois mises en place à différents âges et/ou à différentes tailles atteints au cours du développement. L'analyse rétrospective des traits et propriétés du bois est indicatrice de l'évolution de la performance d'une fonction au cours de la vie de la plante.

Le terme 'profil ligneux' ne doit pas être confondu avec 'plan ligneux' (Figure 4) qui est un descriptif des différentes dimensions du bois. Le 'plan ligneux' réfère également à l'organisation anatomique d'une espèce.

Le profil ligneux, intègre tous types de traits/propriétés du bois (i.e. caractéristiques anatomiques, physiques, mécaniques ou encore technologiques) à diverses échelles (i.e. paroi cellulaire, cellule, tissu, axe caulinaire ou racinaire). Les deux dimensions de la plante permettant son analyse rétrospective sont (1) la dimension radiale de la tige (i.e. de la moelle de la section jusqu'à l'écorce) et (2) la dimension verticale ou longitudinale (i.e. de la base du tronc à l'extrémité des branches).

Les variations radiales de la dimension et de la distribution des vaisseaux ont beaucoup été étudiées (Détienne & Paquis, 1989 ; Helińska-Raczkowska, 1994 ; Leal *et al.*, 2007). Les travaux fondateurs de Williamson & Wiemann et de leurs collègues ont également participé au développement des connaissances au sujet des variations radiales de densité (Wiemann & Williamson, 1989b; 1989a), ces derniers continuant actuellement de nourrir les connaissances à ce propos (Williamson *et al.*, 2012). Certains travaux relatent également les variations radiales de propriétés mécaniques (Niklas, 1997; Thibaut *et al.*, 1997; McLean *et al.*, 2011). Néanmoins, les études des variations radiales de propriétés du bois sont assez rares chez les feuillus tropicaux (Lachenbruch *et al.*, 2011) et généralement concentrées sur une seule espèce et une seule propriété, ne permettant pas l'analyse comparative des différents profils de variation.

Il existe très peu de synthèses intégratrices des diverses propriétés et de leurs fonctions. Néanmoins, Lachenbruch *et al.* (2011) synthétisent les connaissances au sujet de la variation radiale et discutent leurs significations fonctionnelles en proposant 3 hypothèses explicatives quant à l'existence de ce que les auteurs appellent le 'typical radial pattern' (TRP) (Figure 6).

- (1) Les variations observées seraient la conséquence de l'immaturité du cambium contraignant la mise en place d'un bois aux propriétés optimales pour les jeunes stades de développement. Suivant cette '**hypothèse du développement**', les différences de propriétés observées à cœur seraient un sous-produit dépendant du temps et de la maturation cambiale.
- (2) L'**hypothèse hydraulique** stipule que le bois du centre est optimisé pour résister à des phénomènes d'embolies et de cavitations qui peuvent être dramatiques chez une jeune plante, au détriment d'une conduction efficace. Le bois périphérique sera optimisé pour présenter la conduction la plus efficace, au détriment de la résistance à la cavitation qui sera moins dramatique car plus facilement cloisonnée dans le bois d'un grand arbre.

(3) D'un point de vue mécanique, un jeune arbre devra être flexible face aux chutes de branches et feuilles des arbres voisins, alors que l'arbre âgé devra faire face à son poids propre et résister à la tension générée par la déviance à la verticalité de sa couronne (expansion de la couronne, force des vents). L'hypothèse mécanique suggère donc une évolution des propriétés du bois en réponse à la variation des contraintes mécaniques engendrée par la croissance et la forme de la plante.

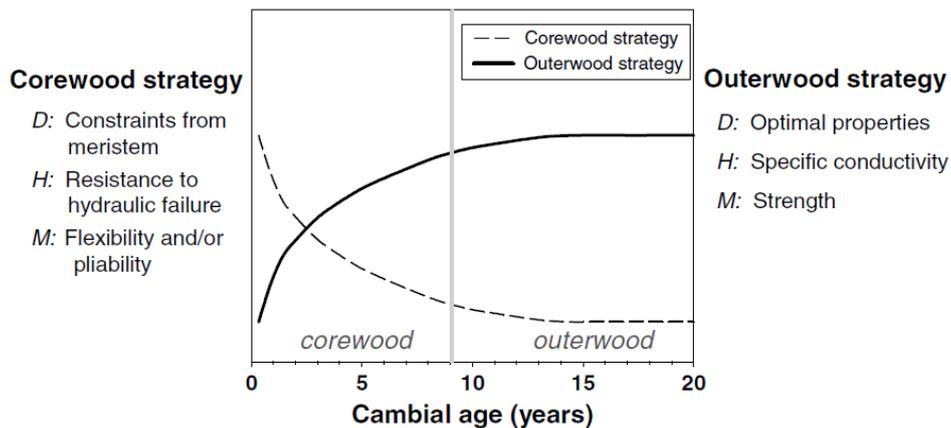


Figure 6 : Schéma des raisons hypothétiques quant à l'occurrence des changements de propriétés le long du rayon.

Le diagramme présente le changement de stratégie du bois du centre ('corewood', pointillés et axe de gauche) et du bois périphérique ('outerwood', ligne pleine et axe de droite). D, H et M réfèrent aux hypothèses énumérées précédemment (Lachenbruch *et al.*, 2011).

L'hypothèse du développement est largement discréditée pour plusieurs raisons. Premièrement, il semble peu probable que l'immatutité du cambium soit l'unique origine de la combinaison de valeurs de traits à la fois adaptée aux besoins mécaniques et hydrauliques. Cette hypothèse implique également que l'évolution de la morphologie des cellules générées par les initiales cambiales soit graduelle, et que par conséquent aucun changement drastique de morphologie cellulaire ne peut être observé. Cette dernière considération est discréditée par la diminution abrupte de densité (i.e. diminution abrupte de l'épaisseur des parois et augmentation abrupte de la quantité de parenchyme) que l'on observe chez les lianes tropicales par exemple (Obaton, 1957; Rowe & Speck, 1996; Lehnebach, 2012).

L'explication du TRP serait en faveur des hypothèses mécaniques et hydrauliques. Néanmoins, il paraît difficile de les considérer séparément étant donné les trade-offs observées entre ces deux fonctions (Lachenbruch & McCulloh, 2014). Dans cette synthèse, l'accent a également été mis sur la nature du processus guidant la variation radiale : est-elle liée à l'âge ou à la taille (DBH, hauteur) de l'individu ? Autrement dit, est-ce que la valeur du trait mesuré est liée au nombre de cernes ou à la taille de la section considérée. Dans le cas où un trait corrèle bien avec la taille comme avec l'âge, il paraît difficile de juger quel est l'effet principal. Néanmoins, certains traits comme la densité du bois sont clairement liés à l'âge (De Castro *et al.*, 1993; Williamson & Wiemann, 2010b; Williamson & Wiemann, 2011). Chez les conifères comme chez les feuillus, des effets liés à l'âge et à la taille ont été observés (Lachenbruch *et al.*, 2011).

Les études se sont logiquement concentrées sur la variation radiale à la base de l'arbre, pour des aspects pratiques mais également parce que cette dimension est intégratrice de la vie

complète de la plante, du premier cerne formé par le jeune arbre au cerne le plus contemporain. Jusqu'à ce jour, la variation verticale est considérée comme le reflet de la variation radiale (Lachenbruch *et al.*, 2011), néanmoins le peu d'études intégrant la dimension verticale (Rueda & Williamson, 1992; Sarmiento *et al.*, 2011) ne suffisent pas à confirmer cette approximation.

Deux aspects de la variation des propriétés du bois sont également absents ou très peu représentés dans la littérature. Tout d'abord, il y a très peu d'auteurs qui ont tenté de corréler le tempérament écologique de la plante (i.e. pionniers, héliophiles, sciaphiles) avec la forme du profil de variation de la propriété (exceptés quelques travaux au sujet de la densité (Wiemann & Williamson, 1988; Woodcock & Shier, 2002; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014)). Enfin, très peu de travaux prennent en compte la présence du bois de cœur (i.e. duramen) (Niklas, 1997), qui a pourtant un effet significatif sur certaines propriétés mécaniques (Brémaud, 2008), ou encore sur la densité (Parolin, 2002; Woodcock & Shier, 2002).

VIII. La duraminisation : changement secondaire 'majeur' du bois

1. Le processus de duraminisation

C'est au cours de ce processus que sont synthétisés les métabolites secondaires qui confèrent au bois ses propriétés technologiques dont la plus remarquable est la résistance aux agressions extérieures (Hillis, 1971). Au sujet de la nature de ce processus, deux écoles s'affrontent.

Le peu d'auteurs ayant travaillé sur la formation du bois de cœur, ont premièrement émis l'hypothèse d'un processus de nature passive, exclusivement due à la mort des cellules de parenchyme (Ziegler, 1968 ; Yang, 1990), et ils généralisèrent l'idée que la duraminisation est un processus âge-dépendant.

Néanmoins, cette hypothèse est discréditée par le fait que le duramen ne suit pas toujours un cerne de bois particulier, mais peut traverser des cernes d'âge différents au sein de la même section (Busgen & Munch, 1929) (Figure 7).



Figure 7 : L'excentricité du duramen suit l'excentricité de la section.

A gauche, *Cordia alliodora* (Boraginaceae) (Photo Julie Bossu). A droite, *Dicorynia guianensis* (Fabaceae).

Cette considération est encore plus explicite lorsque des sections transversales de tiges inclinées sont observées (Berthier *et al.*, 2001). Ainsi, des cernes d'âges différents sont convertis en duramen par l'activité chimique de cellules de parenchyme d'âges différents.

Appuyé par cette considération, Bamber (1976) n'interprète pas la mort des cellules de parenchyme comme la conséquence de la formation du duramen, mais plutôt comme sa cause. Il argumente ses propos tout d'abord au sujet des cellules de parenchyme. Hillis (1977) démontra que les cellules peuvent maintenir leur vitalité plus de 100 ans chez certaines espèces. Elles sont également capables de croissance (i.e. formation de thylles (Chattaway, 1949)) au moment de la formation du bois de cœur et présentent souvent une activité cellulaire élevée dans la zone de transition aubier-duramen. Toutes ces considérations ne sont pas en faveur de cellules vieilles et dégradées. La manière dont est produit le duramen attira également son attention. Il fit l'observation simple mais pertinente que le duramen se forme régulièrement par la transformation des couches d'aubier les plus profondes. Il remarqua également que la formation de thylles associée à la duraminisation débute au même moment dans chaque élément de vaisseaux et suivant une séquence radiale stricte. Si la mort des cellules était simplement due au vieillissement ou à une perte de vitalité, ces dernières ne mourraient pas suivant une séquence si stricte. Bamber (1976) interpréta donc la duraminisation comme un phénomène développemental, actif et régulé par une HIS ('heartwood inducing substance'), transportée longitudinalement depuis les feuilles par le phloème et radialement au travers du cambium et dans le bois par les rayons parenchymateux (Figure 8).

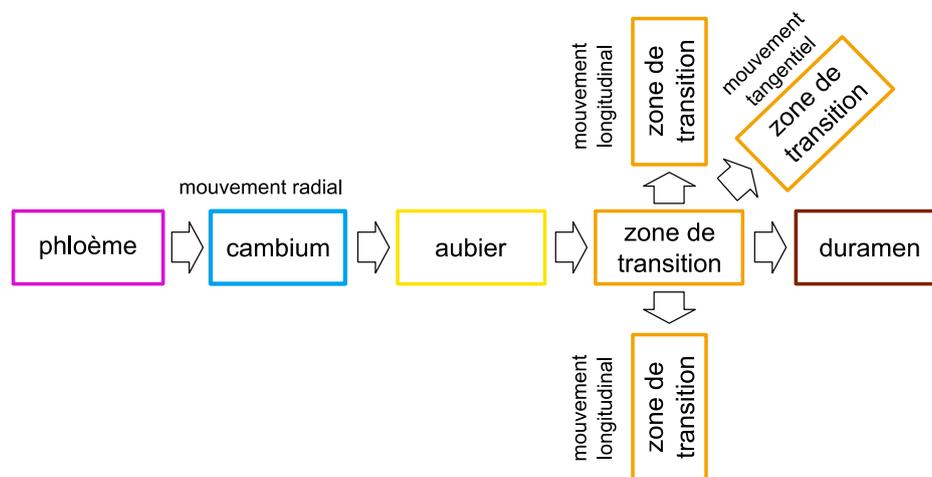


Figure 8 : Schéma fonctionnel de l'hypothèse hormonale de Bamber (1976).

L'hormone induisant la formation du bois de cœur traverserait le cambium puis s'accumulerait dans la zone de transition et suivrait un mouvement longitudinal, radial et tangentiel.

2. Les fonctions de la duraminisation et du duramen dans l'arbre

On associe également au bois de cœur une fonction de protection. Au cours du processus de duraminisation, le bois est imprégné de composés métaboliques secondaires conférant au bois sa durabilité naturelle. Cette dernière témoigne de la capacité du duramen à résister aux attaques des champignons et des insectes xylophages. Par cette protection, le duramen résiste au cours du temps et conserve ainsi l'intégrité mécanique de l'arbre. Il a été suggéré que le

duramen soit le lieu du stockage des déchets des voies métaboliques et des surplus issus de la photosynthèse (Stewart, 1966).

Mais pour Bamber (1976) et Bamber & Fukazawa (1985), la fonction du duramen serait d'ordre physiologique. Plus précisément, sa formation permettrait de conserver une quantité d'aubier à un niveau physiologique optimal, le facteur principal étant la disposition de l'aubier au stockage des réserves et principalement de l'amidon. Il a été montré que l'amidon stockée dans l'aubier est requis pour le rétablissement de la structure de la couronne (Bamber & Humphreys, 1965 ; Kile *et al.*, 1981). Les travaux plus contemporains au sujet de la régulation génétique de la formation du bois de cœur (Kampe & Magel, 2013) et de la physiologie des cellules de parenchyme (Spicer, 2005) confirment l'idée que la formation du bois de cœur est un processus développemental actif.

De ce point de vue, le duramen agit comme un économiste en limitant l'effet 'puits' de l'aubier sur les quantités de carbohydrates. Cette considération n'a de sens que si la production de métabolites secondaires est moins coûteuse que le maintien de l'aubier. A ce jour, il n'existe aucun travail tentant de quantifier l'énergie requise à la fabrication des métabolites secondaires et à leur pénétration dans la paroi cellulaire. Il est donc suggéré que des analyses de coût/bénéfices au sujet de la formation du duramen aident à la compréhension des différentes stratégies de duraminisation (Taylor *et al.*, 2002).

3. Les stratégies de duraminisation

A ce jour, il existe très peu de connaissances au sujet de différentes stratégies de duraminisation. Cependant, basé sur un état de fait, on peut imaginer des différences d'ordre temporelles entre espèces, impliquant des différences de longévité de l'aubier.

Certaines espèces de Guyane française sont connues pour duraminer précocement. C'est le cas de *Vouacapoua americana* Aubl. (Fabaceae), qui présente une épaisseur d'aubier allant de 2 à 3 cm (Cirad, 2011). D'autres essences présentent une duraminisation tardive, comme *Dicorynia guianensis* Amsh. (Fabaceae) avec une épaisseur d'aubier allant de 2 à 10 cm (Cirad, 2011) et même jusqu'à 15 cm (Beauchêne, commentaire personnel). Les essences à duraminisation tardive pourraient alors bénéficier d'une quantité de matériel de réserves disponible plus élevée que les espèces à duraminisation précoce, soulignant une différence potentielle de stratégie dans le stockage et l'allocation de la ressource.

On peut également envisager la diversité des stratégies de formation par la nature du processus biochimique lui-même et sa localisation dans la tige.

Les travaux de Magel et ses collaborateurs (synthétisés dans (Kampe & Magel, 2013)) ont mis en évidence au moins deux types biochimiques de formation du bois de cœur. Le type I ('Robinia-Type'), qui semble être le plus courant (dans la limite des connaissances actuelles), se caractérise par (1) la synthèse de métabolites secondaires au niveau de la zone de transition entre l'aubier et le duramen et (2) l'absence de précurseurs de métabolites dans l'aubier. On parle souvent de synthèse 'de novo' dans ce cas. Le type II ('Juglans-type'), bien moins fréquent et par conséquent relativement peu étudié, se caractérise par (1) une accumulation de précurseurs dans l'aubier ancien, et (2) la concomitance d'une synthèse 'de novo' (comme dans le type I) et d'une synthèse secondaire qui transforme les précurseurs accumulés dans l'aubier au niveau de la zone de transition. Ce type II entraîne généralement des colorations de l'aubier le plus profond.

Les produits de la duraminisation permettent également la discrimination de stratégies de duraminisation potentielles. Dans une étude comparative de la durabilité naturelle chez 3 essences très durables de Guyane Française, Amusant *et al.* (2014) entrevoient une opposition entre deux types de stratégies : quantité des extraits vs qualité des extraits. Il est alors suggéré que l'accomplissement de la durabilité naturelle de *Vouacapoua americana* est due à une forte quantité d'extractibles (-18% de la masse sèche) alors que celle de *Bocoa prouacensis* est due à une grande qualité et/ou spécificité/toxicité des extractibles à défaut d'une forte quantité (-2-3% de la masse sèche). Cette opposition de stratégies questionne également sur la quantité de sucres et l'apport énergétique requis pour la fabrication d'une grande quantité d'extraits. Qui plus est, il semble exister une relation directe entre la quantité de sucres disponibles dans l'aubier et la quantité d'extractibles produits (Hillis *et al.*, 1962), ce qui justifierait aussi la forte appétence de l'aubier de *Vouacapoua americana* et par conséquent sa faible durabilité naturelle (Amusant *et al.*, 2014).

4. Terminologie

Les essences ne présentant pas de distinctions de couleurs entre le bois central et périphérique sont généralement considérées comme des espèces sans duramen. En effet, la déposition d'extractibles ne semble pas obligatoire, au regard de nombreuses essences à croissance rapide (e.g. *Parkia*, *Shefflera*, *Cecropia*). Néanmoins, l'absence de production d'extraits n'est pas un gage de la vitalité de toutes les cellules de parenchymes. Il semble peu probable, pour des raisons économiques, que les essences à bois blanc conservent toutes leurs cellules vivantes. Dès lors, le bois blanc présent à cœur sera considéré comme étant du duramen, mais un duramen clair à différencier du duramen coloré.

IX. Enjeux autour de la variabilité du profil ligneux en Guyane Française

Cette étude s'inscrit à l'interface entre la science fondamentale (biologie et écologie végétale tropicale) et la science appliquée (foresterie et sciences du bois). La filière « bois » en Guyane française a été identifiée comme une industrie d'avenir qui doit être développée pour faire face à une démographie grandissante et répondre aux enjeux socio-économiques de demain.

Comprendre la variabilité du profil ligneux chez les essences guyanaises est donc source de sorties directement imputables à l'industrie du bois, notamment par l'amélioration de la production ligneuse en milieu forestier au travers du développement et de l'optimisation des pratiques de sélection avant abattage.

D'autre part, la compréhension de cette variabilité est d'une importance capitale dans la compréhension des fonctions de la plante et du peuplement forestier. A l'échelle de l'individu, la compréhension de cette variabilité revient à investiguer les fonctionnalités des différents tissus (i.e. conduction, stockage, soutien mécanique, protection) et ainsi comprendre la diversité de stratégies de développement du profil ligneux en forêt tropicale.

Un accent particulier sera donné au cours de cette thèse sur les variations de densité du bois entre espèces, au sein de la même espèce, ainsi qu'au sein même de l'individu. La densité du bois est une propriété à forte valeur fonctionnelle car elle semble être corrélée avec les dimensions de la plante (Niklas, 1993) et est également perçue comme une propriété intégratrice d'autres propriétés du bois (Chave *et al.*, 2009).

Un courant récent de publication intègre la densité du bois comme une variable importante à l'échelle de l'écosystème. La densité serait un bon proxy du temps de dégradation du bois (Héroult *et al.*, 2010), de la répartition des espèces ligneuses le long de gradients environnementaux (Baker *et al.*, 2004) et de la dynamique du stock de carbone hors-sol (Chave *et al.*, 2005).

La compréhension de la variabilité des quantités d'aubier dans l'arbre est également très importante puisqu'il est le lieu du stockage de sucres non-structuraux présentant des turnover plus ou moins rapides participant ainsi à la dynamique du cycle du carbone (Carbone *et al.*, 2013; Richardson *et al.*, 2013; Richardson *et al.*, 2015). De par sa fonction de stockage et de conduction d'eau, l'aubier est également impliqué dans le cycle de l'eau.

X. L'approche de cette thèse : de l'individu au statut écologique de l'espèce

Ce travail de thèse a été réalisé suivant une approche ascendante ('bottom-up') allant de l'individu jusqu'au statut écologique de l'espèce.

Nous sommes partis du postulat qu'il fallait d'abord être capable d'entrevoir au mieux les variations de propriétés du bois à l'intérieur d'un même individu afin de comprendre les variations à l'échelle spécifique et de fait, être capable de comparer les traits de différentes espèces en lien avec leurs statuts écologiques. Une approche individu-centrée est pertinente puisque c'est l'individu qui répond à son environnement et non l'espèce (Clark *et al.*, 2011). Par conséquent, la somme des réponses des individus de la même espèce conditionnera la distribution et la variation des propriétés apparentes de cette dernière. La compréhension du fonctionnement des arbres et plus particulièrement la compréhension de sa croissance se révèle être beaucoup mieux perçue par une approche intégrant des mesures intensives à l'échelle individuelle (Van Pelt & Sillett, 2008; Sillett *et al.*, 2010).

Ainsi, il a été décidé dans un premier temps de se concentrer sur une seule espèce en fournissant un effort de mesure intensive intégrant l'évolution de la structure de l'arbre et des propriétés de son bois au cours de l'ontogénie.

Dans un deuxième temps, l'échantillonnage s'est ouvert à un panel varié d'espèces en mettant l'accent sur la caractérisation de leurs valeurs de traits/propriétés ainsi que leurs variations afin de déterminer le cortège de propriétés révélateur de la stratégie écologique de l'espèce.

a. Emphase sur l'Angélique de Guyane (*Dicorynia guianensis*, Amsh. Fabaceae)

Les deux premiers volets de cette thèse ont été dédiés à l'étude d'une essence forestière emblématique du plateau des Guyanes : *Dicorynia guianensis*. Ce choix n'est évidemment pas arbitraire puisqu'il s'agit d'une essence importante tant sur des aspects écologiques qu'économiques.

Sur son importance régionale dans l'écosystème

L'Angélique est une espèce d'arbre endémique du plateau des Guyanes (Koeppen, 1967). On la retrouve sur les crêtes, les pentes et les sols bien drainés, son abondance dans l'ouest Guyanais peut dépasser 8 individus d'un diamètre supérieur à 20 cm à l'hectare (Guitet *et al.*, 2014). C'est un arbre qui peut mesurer 50m et 120cm de diamètre. Le statut successional de cette essence est assez original puisqu'il s'agit d'une « héli-tolérante à l'ombre » (Favrichon, 1994), capable de se régénérer dans les trouées comme dans le sous-bois. Néanmoins, sa forte

capacité de croissance en milieu ouvert souligne une forte tendance à l'héliophilie (Forget, 1988).

Sur son importance régionale dans la filière bois

La notoriété de l'Angélique (nom commercial : Basralocus) résulte surtout de sa grande utilisation comme bois d'œuvre. Son abondance dans l'est de la Guyane, ses fûts longs et rectilignes ainsi que les qualités de son bois, font que depuis 2001 son importance dans l'industrie du bois guyanaise ne cesse d'augmenter (Bonjour, 2015). En effet, l'Angélique représente 60% du cubage au sortir de scierie sur la période 2011-2014 (Brunaux *et al.*, 2009). En raison de sa bonne durabilité, de ses bonnes caractéristiques physiques, mécaniques et esthétiques, l'Angélique est employée de diverses manières (menuiserie intérieure et extérieure, meuble, décoration, parquet, charpente, etc ...).

Sur son importance en Amazonie

L'importance de l'Angélique ne s'arrête pas aux frontières du plateau des Guyanes, puisque des études récentes la positionne comme la 341^{ème} espèce la plus abondante en Amazonie (ter Steege *et al.*, 2013). De par son abondance et une densité du bois généralement plus importante dans le nord et le nord-est amazonien (Baker *et al.*, 2004), l'Angélique est fortement impliquée dans la dynamique du carbone puisqu'elle est la 9^{ème} espèce qui participe le plus à la biomasse (sur les 182 qui participent à 50% de la biomasse) et la 16^{ème} qui participe le plus à la productivité amazonienne (sur les 184 qui participent à 50% de la productivité) (Fauset *et al.*, 2015).

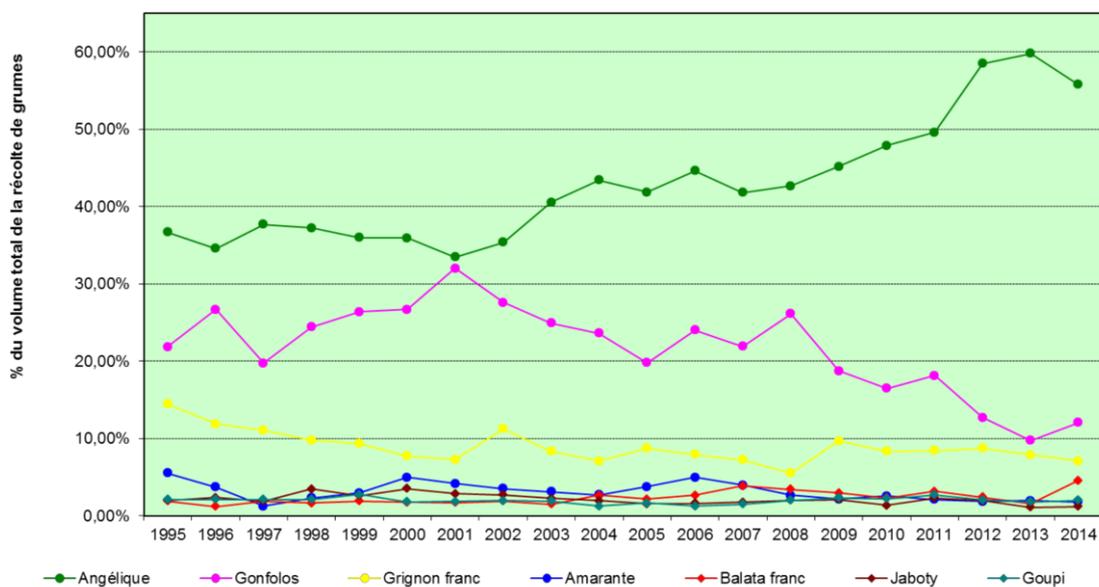


Figure 9 : Proportion des récoltes des 8 essences les plus récoltées pendant les 20 dernières années (Bonjour, 2015).

Sur la variabilité de ses propriétés

Malgré son importance écologique et son abondance en Guyane, l'Angélique en tant que bois d'œuvre souffre d'une grande variabilité de sa quantité d'aubier (Fournier *et al.*, 2003), mais également de sa durabilité naturelle (Déon, 1980; Bonjour, 1996; Amusant *et al.*, 2004). Le

statut écologique original, l'importance dans le cycle du carbone, l'abondance en Guyane et la variabilité des propriétés de l'Angélique en font le candidat pertinent pour une étude détaillée des propriétés de son bois.

b. Le bois chez les Légumineuses :

Le dernier volet de cette thèse a été consacré à la mise en relation entre les propriétés du bois, leurs variations et le statut écologique des espèces. L'échantillonnage s'est concentré sur la famille des Fabaceae pour plusieurs raisons. Tout d'abord, c'est une des 5 familles les plus représentées en Guyane (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004). Les Fabaceae couvrent également une vaste gamme de valeurs de densité et de tempérament vis-à-vis de la lumière (i.e. héliophiles jusqu'à sciaphiles). Qui plus est, les relations phylogénétiques dans la famille sont relativement bien connues (Baraloto *et al.*, 2012) et permettent d'analyser les résultats en regard de la parenté entre essences. Pour finir, c'est une famille très bien représentée dans les essences commerciales de Guyane, allant du bois de charpente jusqu'au bois de tranchage (Annexe 1).

c. Objectifs :

Les objectifs de ce travail de thèse sont les suivants :

- (1) Comprendre la dynamique de formation du duramen par une approche individuelle centrée intégrant l'évolution de la plurifonctionnalité de l'aubier et du duramen au cours de l'ontogénèse.
- (2) Apporter des éléments quant à la variation des propriétés du bois dans l'arbre et l'effet de la duraminisation sur ces propriétés.
- (3) Dresser le cortège de traits indicateurs du tempérament écologique de l'espèce.