

I. Introduction

La première partie de cette thèse a dressé le tableau de l'évolution de la quantité d'aubier dans le tronc en fonction de l'ontogénie de l'arbre. En plus de présenter des quantités d'aubier variable, l'Angélique présente aussi une grande variabilité de la durabilité naturelle de son duramen (Déon, 1980 ; Bonjour, 1996 ; Amusant *et al.*, 2004). L'accent sera donné sur l'étude des propriétés physiques et mécaniques (i.e. infradensité et élasticité) ainsi que technologiques (i.e. retrait, durabilité) en fonction de la position dans l'arbre et en fonction de l'ontogénèse tout en intégrant les effets liés à la duraminisation.

L'Angélique est une accumulatrice de biomasse importante à l'échelle Amazonienne (Fauset *et al.*, 2015) (voir Introduction générale). Il est donc d'un grand intérêt de comprendre les variations d'infradensité (ID) à l'échelle intraspécifique comme intra-individuelle. Et ainsi être capable de partitionner la variation attribuée à l'effet de l'individu et à celui de la position dans l'arbre. A ce jour, différents profils de variation d'ID ont été observés. Les essences pionnières présentent une augmentation d'ID le long du rayon (Wiemann & Williamson, 1988 ; 1989b) alors que celle de fin de succession présenteraient une ID décroissante du cœur vers l'écorce (Woodcock & Shier, 2002). Néanmoins, Nock *et al.* (2009) ont observé un gradient radial croissant chez *Vitex penduncularis* et *Azelia xylocarpa* deux essences à ID assez forte (0.65-1.00) et respectivement de milieu et de fin de succession. Les auteurs ont mis en avant l'importance de l'intégration de la plante entière et de l'histoire de vie des espèces comme la clé de compréhension des relations entre les variations radiales, la biomécanique et le statut successional des essences.

Au sujet de la variation verticale chez des espèces tropicales, la littérature est pauvre. Rueda & Williamson (1992) ont cependant étudié la variation verticale d'ID chez *Ochroma pyramidale* et ont constaté qu'elle augmente à cœur avec la hauteur, mais que sous écorce, elle est similaire quelle que soit la hauteur, excepté dans les parties basses du tronc, là où elle est légèrement plus faible. Les auteurs ont également émis l'hypothèse du 'time constant-model', suggérant que l'ID du bois mis en place au même moment est similaire quelle que soit la position considérée. L'Angélique étant une essence héliophile, on s'attend alors à observer un profil radial d'ID croissant. Néanmoins, sa capacité à pousser en milieu fermé comme ouvert (Forget, 1988) peut laisser place à des variations de profils de densité.

D'un point de vue technologique, il y a peu d'études qui prennent en compte les effets de la position dans l'arbre sur les propriétés technologiques (e.g. McLean *et al.* (2011)). Le retrait dimensionnel (la diminution d'une ou plusieurs dimensions du bois au cours du séchage) est également une propriété technologique très importante puisqu'elle va engendrer des déformations du produit en bois tout au long du processus de transformation. L'intensité du retrait est cependant moins problématique que les fortes différences de retrait entre différentes dimensions du bois (i.e. anisotropie du retrait) qui peuvent entraîner des

voilements et des fentes au cours du séchage (Fournier *et al.*, 2003). Qui plus est, l'étude du retrait dimensionnel dans un contexte ontogénétique est très intéressante puisque de par ses déterminismes multiples, il en devient une propriété intégratrice de traits/propriétés anatomiques, physiques et chimiques.

Les causes de la variabilité du retrait dimensionnel au séchage trouvent leurs origines à diverses échelles. D'un point de vue macro-anatomique, l'angle du fil a une influence, alors qu'au niveau cellulaire, l'épaisseur des parois, et par conséquent l'ID, ont un effet positif sur le retrait radial et tangentiel (Stamm, 1935; 1952). A l'échelle pariétale, les proportions relatives de lignine, cellulose et extractible ainsi que l'angle des microfibrilles (AMF) influencent le retrait. Un AMF faible et un AMF fort (30-40°) ont un effet positif respectivement sur le retrait transverse et sur le retrait longitudinal (Yamamoto *et al.*, 2001). Les métabolites infiltrent les pores de la paroi au moment de la duraminisation et par conséquent ont un effet sur le retrait (Yin *et al.*, 2015). Des essais sur des bois extraits et non extraits produisent des valeurs de retrait significativement différentes (Adamopoulos, 2002; Hernández, 2007). Par leurs liaisons avec la paroi, les extraits modifieraient la disponibilité des sites d'absorption de l'eau (Taylor, 1974; Kryla, 1980). Mais cet effet ne semble pas être unidirectionnel, puisqu'après l'extraction de métabolites différents chez différents *Eucalyptus*, Chafe (1986) a observé des effets positifs et négatifs sur le retrait, suggérant que la diversité des métabolites présent dans les parois cellulaires serait la source de réponses variées au séchage. Ainsi l'étude comparative du retrait dimensionnel du duramen et de l'aubier peut être indicatrice de la nature des molécules synthétisées lors de la duraminisation et par conséquent informatrice de la stratégie de duraminisation de l'espèce.

Chez l'Angélique, le retrait tangentiel, radial et volumique sont respectivement de 8.2, 5.1 et 13% (Cirad (2011)), ce qui correspond aux valeurs moyennes de retrait des essences commerciales (Walker *et al.*, 1993). L'anisotropie du retrait transverse de l'Angélique est donc relativement faible (i.e. $8.2/5.1 = 1.6$).

Ce chapitre vise également à caractériser le module d'élasticité spécifique (Module d'élasticité / densité) de l'Angélique depuis la moelle vers l'écorce, qui est une propriété décrivant la rigidité du matériau en s'affranchissant des effets liés à sa densité. Dans le cas du matériau bois, le module d'élasticité spécifique est un proxy de l'AMF.

Les objectifs de ce chapitre sont donc (1) la compréhension des sources de variation d'ID dans l'arbre et en fonction de l'ontogénèse ainsi que (2) la description des variations de propriétés technologiques tout en prenant en compte les effets de la présence d'extraits par la comparaison de l'aubier et du duramen.

II. Matériels et Méthodes

1. Sélection et description des arbres

Les arbres ont été abattus sur le site de Paracou, dans une forêt secondaire (Route Nationale 1, PK 98). La description des arbres a été effectuée de la même manière que dans le chapitre précédent.

2. Sélection des rondelles de bois et de la bille

A la suite de la description de l'arbre, une rondelle de bois a été prélevée à 1m30 (Figure 10). Pour les arbres à fort empâtement, la rondelle a été prélevée à la hauteur la plus basse pour

laquelle la section du tronc a été jugée circulaire. Une rondelle de bois a ensuite été prélevée dans le tronc tous les 3m jusqu'en dessous de la fourche. Suivant la taille de l'arbre, 1 à 3 rondelles de bois ont été prélevées dans les branches de la couronne. Nous avons également collecté une bille de bois de 50 cm de long (Figure 10) provenant de la base du tronc en position inférieure de la première rondelle. Dans le cas d'arbre à fort empâtement, la bille de bois a été collectée en position supérieure de la première rondelle. Une marque à la griffe le long du tronc a permis de conserver l'alignement des rondelles de bois et de la bille.

3. Photographies des rondelles de bois

Toutes les rondelles de bois prélevées ont été photographiées avec un étalon d'échelle pour procéder à une analyse d'image afin de reconstituer le défilement des différents tissus dans l'arbre (Duramen, Aubier, Ecorce) (Résultats présentées dans le Chapitre I)

4. Débit des éprouvettes

Un plateau diamétral de la longueur de la bille a été extrait puis raboté à 5 cm d'épaisseur (Figure 10A2). Ce dernier a ensuite été divisé en deux parties de 8 cm et 30 cm de hauteur respectivement (Figure 10A3 et 4). Les éprouvettes de mesure du retrait dimensionnel et du module d'élasticité ont été repérées respectivement dans la première partie et la seconde partie, suivant le même alignement dans le plan tangentiel. La partie supérieure a ensuite été rabotée à 2 cm d'épaisseur et débitée tous les 2 cm dans le plan tangentiel. Chacune des faces des éprouvettes a ensuite été polie afin de garantir un état de surface optimal. La partie inférieure a été rabotée à 2.3 cm d'épaisseur puis débitée tous les 2.3 cm dans le plan tangentiel. Chacune des éprouvettes a ensuite été rabotée jusqu'à obtention d'une section carrée. Les rondelles basales, distales et médianes du tronc, ainsi que celles de la couronne, ont été sélectionnées pour les mesures de la variation radiale d'ID (Figure 10B1).

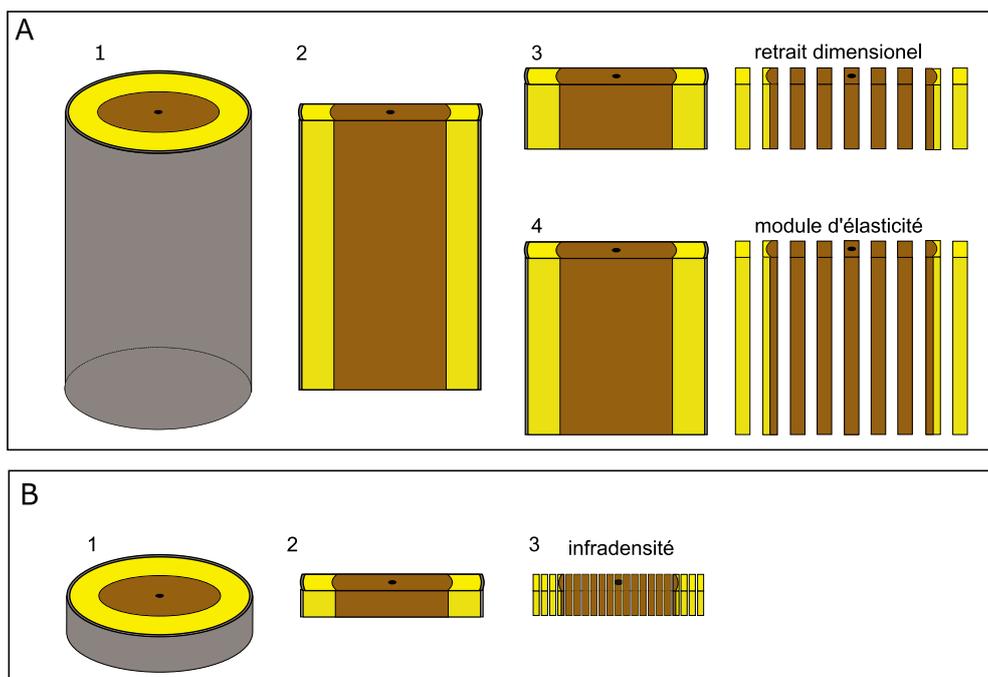


Figure 10 : Organigramme du débit des éprouvettes. Voir explication paragraphe précédent (A), et paragraphe suivant (B).

5. Mesures

d. Mesure de l'infradensité (ID) et de l'humidité verte (HV)

Ce paragraphe est extrait et adapté de la fiche méthodologique rédigée par Julie Bossu.

Stockage des rondelles :

Le matériel est 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 une fois collectées, ont été immédiatement conditionnées dans des sacs plastiques individuels, résistants et placées de préférence dans un lieu ombragé. Les mesures ont été réalisées au plus vite après le prélèvement des rondelles (au maximum 24h après l'abattage)

Usinage des éprouvettes

De retour au laboratoire, chacune des rondelles a été rabotée. Un barreau radial passant par la marque de la griffe a ensuite été coupé à la scie à ruban (Figure 10B2). Les dimensions finales sont d'environ 3,5 cm x 2,5 cm (Tangentiel X Longitudinal). Les éprouvettes ont été obtenues par fendage longitudinal du barreau dans le plan longitudinal-tangentiel tous les 5mm (Figure 10B3). Pour les très grands barreaux, les éprouvettes ont été fendues tous les 1 cm dans les zones homogènes, et tous les 0.5 cm proche du cœur, sous écorce et dans la zone de transition aubier-duramen. Pour obtenir une éprouvette centrale incluant la moelle, les traits de découpe sont faits à partir du cœur et jusqu'à l'écorce. On numérote ensuite les éprouvettes depuis le côté griffé jusqu'à l'extrémité du barreau pour conserver la même orientation des rondelles prélevées sur le même arbre.

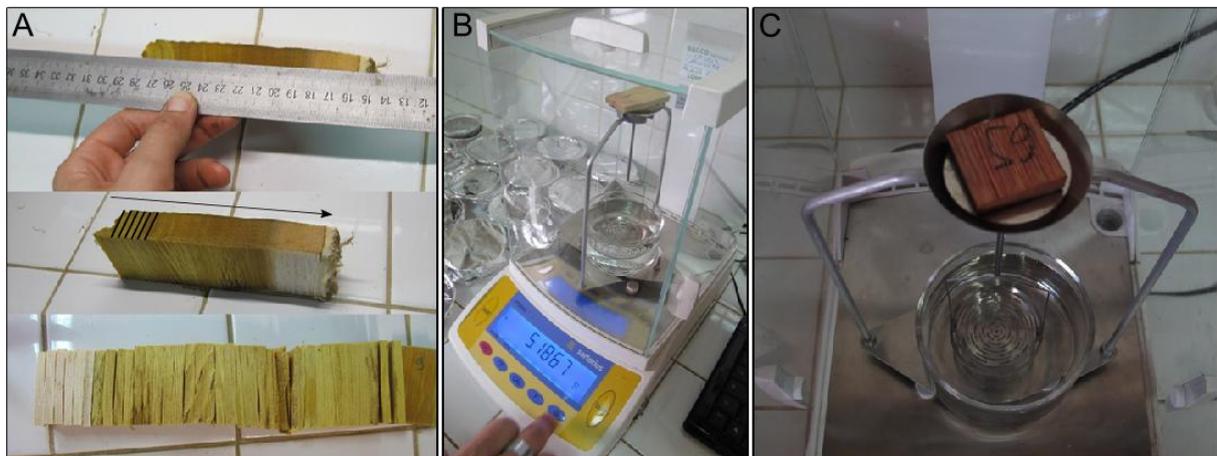


Figure 11 : Débit des éprouvettes d'ID et pesée de la masse verte.

(A) Positionnement de la moelle et marquage des traits de découpe (trait noirs) depuis la moelle vers l'écorce (flèche). (B et C) Pesée de la masse verte de l'éprouvette.

Mesures sur bois vert

Masse verte (Mv): une simple pesée des éprouvettes à l'aide d'une balance Sartorius CP224S de précision 0,2 mg est effectuée immédiatement après la découpe par fendage (Figure 11). Le type de bois (aubier, duramen, moelle, écorce) de chaque éprouvette a été spécifié.

Le calcul du volume à partir des dimensions géométriques d'éprouvettes fendues est incertain. La méthode la plus précise est celle du déplacement de la masse d'eau (Williamson

& Wiemann, 2010a). De cette manière, le volume de l'éprouvette correspond à la différence entre M_v et la masse immergée saturée M_s .

Masse immergée saturée (M_s) : le kit de détermination de densité (Sartorius YDK) se compose d'une tige terminée par un panier à son extrémité plongée dans un bécher. L'ensemble, relié à la balance par un système d'arc boutant, permet de maintenir l'échantillon immergé sans qu'il ne touche ni la surface ni le bécher et permet ainsi de peser la masse immergée de l'échantillon (Figure 12). Le zéro de la balance a été fait avant peser le premier échantillon afin de ne pas prendre en compte la masse correspondant au volume d'eau déplacé par le panier et la portion de tige métallique immergée. Suivant que l'éprouvette flotte ou coule, nous avons utilisé respectivement une tige qui soutient l'échantillon ou qui le maintient sous l'eau (Figure 12A et B).



Figure 12 : Pesée de la masse immergée saturée. L'utilisation d'un panier concave (A) ou convexe (B) permet de peser respectivement la masse immergée d'un échantillon qui coule ou qui flotte.

Séchage et mesures sur bois sec

Masse anhydre (M_0) : les éprouvettes ont ensuite été séchées dans une étuve (Memmert Type UNE) pendant 48H à 103°C, passé ce délai la masse anhydre (M_0) des éprouvettes est mesurée immédiatement après la sortie de l'étuve.

Calcul de l'infradensité, de l'humidité du bois vert et de l'humidité saturée théorique

Grâce aux mesures précédentes on calcule :

- (1) Le volume de l'échantillon, $Vol = M_v - M_s$
- (2) L'infradensité, $ID = M_0 / Vol$
- (3) Le taux d'humidité du bois vert, $H\%_{ov} = (M_v - M_0) / M_0$
- (4) Le taux d'humidité saturé, $H\%_s = (1 / ID) - (1 / 1.5^1)$

NB : 1.5 est la valeur empirique de la densité de la paroi (Kollmann & Côté, 1984)

Calcul des taux et proportions d'eau, de gaz et de matière ligneuse

Les calculs des variables précédentes sont prérequis pour estimer les taux suivants :

(1) Le taux de cavité, $C\% = 1 - (ID / 1.5)$

(2) Le taux de gaz théorique est l'écart entre l'humidité saturée et l'humidité du bois vert rapporté à l'humidité saturée, $Gaz\% = (H\%_s - H\%_v) / H\%_s$

(3) Le taux d'eau correspond au taux d'humidité du bois vert rapporté à l'humidité maximale théorique, $Eau\% = H\%_v / H\%_s$

On peut ensuite calculer les proportions de chacun des constituants du bois :

(1) La proportion de gaz, $Gaz_p = Gaz\% * C\%$

(2) La proportion d'eau, $Eau_p = Eau\% * C\%$

(3) La proportion de matière ligneuse : $ML_p = ID / 1.5$

e. Retrait dimensionnel

Principe: La mesure du retrait dimensionnel consiste à quantifier les variations de dimensions (i.e. longueur dans les différents plans d'orthotropie) des éprouvettes au cours du séchage. Le séchage n'est pas continu, il se fait par pallier à différents taux d'humidité d'équilibre du bois (HE), depuis une saturation en eau complète jusqu'à un état anhydre. Le passage d'un HE donné vers un autre HE donné n'est pas immédiat. Il faut attendre la stabilisation de l'échantillon avant de procéder à sa mesure. Pour un HE donné, la stabilisation est atteinte dès lors que la masse de l'éprouvette est stable. Cet état de stabilisation est donc apprécié par des pesées régulières de l'éprouvette: d'abord hebdomadaires, puis quotidiennes. La Table 2 présente les combinaisons d'humidité relative de l'air (HR) et de température appliquées aux échantillons permettant la stabilisation des échantillons pour un HE requis.

Table 2 : Description des combinaisons d'humidité relative de l'air (HR) et de température (T) du milieu de stabilisation des éprouvettes en lien avec le taux d'humidité en équilibre du bois (HE).

Le traitement 1 est effectué dans l'eau, les traitements 2,3 et 4, dans une enceinte climatique et le traitement 5, dans une étuve. Les durées de stabilisation sont spécifiques de l'essence considérée.

Traitement	HE(%)	HR(%)	T(°C)	Durée de stabilisation
1	Maximale	Eau liquide	Température de l'eau	~3-4 jours
2	18	90	55	~ 3 semaines
3	10	56	26	~ 2 semaines
4	5	29	55	~ 3 semaines
5	0	0	103	48h

Mesures : A l'issue de la stabilisation et pour chaque traitement, l'éprouvette a été mesurée dans ces 3 dimensions (i.e. radiale, tangentielle, longitudinale) (Figure 13), à l'aide de jauges de mesures (Mitutoyo ID-H0530 et 543401b) (Figure 14).

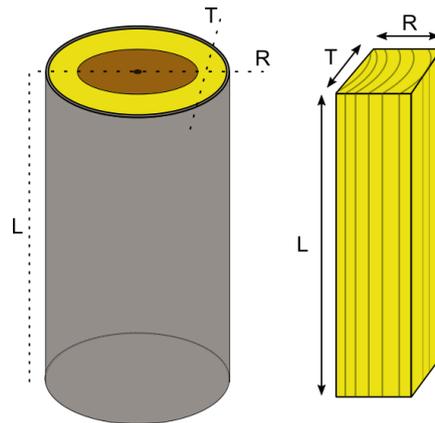


Figure 13 : Les plans d'une éprouvette de bois.

Le plans longitudinal (L) est parallèle aux fibres, le plan radial (R) est perpendiculaire et normal au cernes, le plan tangentiel (T) est perpendiculaire et tangent au cerne.

Le retrait est calculé en pourcentage de diminution de l'épaisseur (E_p) considéré au cours du passage d'un état d'humidité d'équilibre (HE_i) à un autre. 5 types de retraits ont été calculés :

$$\text{Le retrait radial : } R_{\text{rad}} = (E_p. \text{ radiale}_{i+1} * 100) / E_p. \text{ radiale}_i$$

$$\text{Le retrait tangentiel : } R_{\text{tan}} = (E_p. \text{ tangentielle}_{i+1} * 100) / E_p. \text{ tangentielle}_i$$

$$\text{Le retrait longitudinal : } R_{\text{lon}} = (E_p \text{ longitudinale}_{i+1} * 100) / E_p. \text{ longitudinale}_i$$

$$\text{Le retrait surfacique : } R_{\text{RT}} = (E_p. \text{ tangentielle}_{i+1} + E_p. \text{ radiale}_{i+1} * 100) / E_p. \text{ tangentielle}_i + E_p. \text{ Radiale}_i$$

$$\text{Le retrait volumique : } R_{\text{vol}} = ((E_p. \text{ tangentielle}_{i+1} + E_p. \text{ radiale}_{i+1} + E_p. \text{ longitudinale}_{i+1}) * 100) / (E_p. \text{ tangentielle}_{i+1} + E_p. \text{ radiale}_{i+1} + E_p. \text{ longitudinale}_{i+1})$$

Le coefficient d'anisotropie (Ani) du retrait transverse a également été calculé :

$$Ani = R_{\text{tan}} / R_{\text{rad}}$$

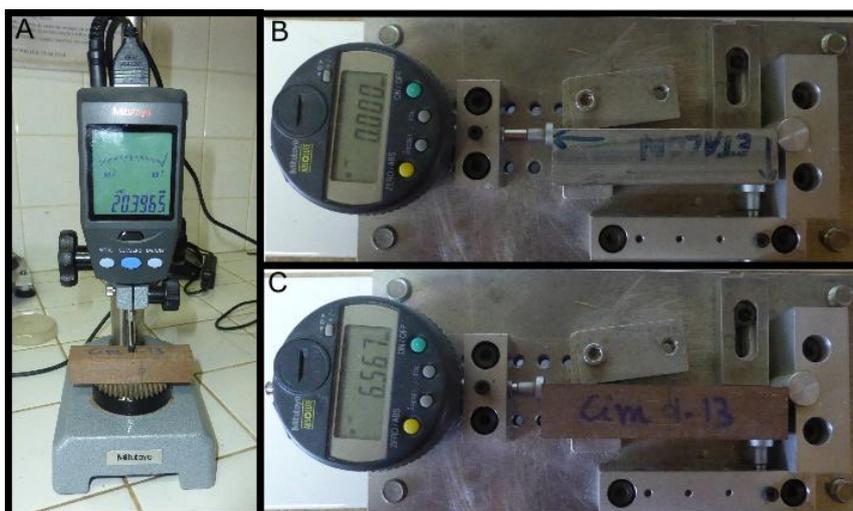


Figure 14 : Mesure des dimensions des éprouvettes de retrait.

Les jauges de mesures Mitutoyo servant à mesurer les dimensions radiales et tangentielles (A) ainsi que la dimension longitudinale (B et C). La référence de la dimension longitudinale est établie par un étalon en aluminium de 8cm de longueur.

f. Module d'élasticité

Le module d'élasticité a été estimé par la méthode BING® (Beam Identification by Non destructive Grading, <http://www.cirad.fr/innovation-expertise/produits-et-services/equipements-et-procedes/bing-r>). Il s'agit d'une méthode non destructive basée sur la théorie de la poutre (Euler & Bernouilli, Timoshenko) qui établit le lien entre les fréquences vibratoires d'un échantillon à géométrie régulière et ses propriétés mécaniques. Plus techniquement, la méthode consiste à appliquer une sollicitation impulsionnelle perpendiculaire à l'axe de l'échantillon (dans le cas d'un test en flexion) au niveau d'une de ses extrémités (Figure 15). Les ondes vibratoires sont propagées le long de l'échantillon qui repose sur deux élastiques de manière à ce que la propagation soit la plus libre possible. A l'autre extrémité de l'échantillon, un microphone enregistre les vibrations propagées et les transmet à un oscilloscope de précision (Pico Technology, PicoScope 3224). Les ondes sont ensuite transmises à un ordinateur. Le logiciel BING enregistre un signal numérique interprétable dans le domaine fréquentiel. Le traitement mathématique des fréquences du signal tenant compte des caractéristiques géométriques et de masse de l'échantillon, permet l'estimation de son module d'élasticité. Les résultats de cette partie sont disponibles en Annexe 3.



Figure 15 : Mesure du Module d'élasticité par la méthode BING. L'échantillon à tester est posée sur deux élastiques accrochés à un portoir. La sollicitation est appliquée à une extrémité et perpendiculairement à l'axe de l'échantillon (flèche blanche). Le signal analogique est enregistré par le microphone puis transformé en signal numérique par l'oscilloscope (flèche noire).

g. Prédiction de la durabilité naturelle

La durabilité naturelle est généralement mesurée par des essais standardisés (décrits dans le prochain chapitre) de perte de masse (en % de la masse anhydre initiale de l'échantillon). Ces essais requièrent un temps d'expérimentation sur une durée minimale de 2 à 3 mois. Cependant la technologie spectroscopie NIRS (Near Infrared Spectroscopy) se révèle être un moyen efficace de prédiction des propriétés chimiques et mécanique du bois (Kelley *et al.*, 2004 ; Taylor *et al.*, 2008). Cette méthode est basée sur la reconnaissance des combinaisons de liaisons atomiques constitutives des molécules de l'échantillon dans le domaine du proche infrarouge générée par une diode laser. Les spectres couvrent une large gamme de longueur d'ondes du proche infrarouge (800-2500 nm) dont les valeurs d'absorbance sont utilisées en combinaison pour discriminer le trait d'intérêt. La prédiction par NIRS nécessite en amont

(1) une phase de calibration sur des échantillons couvrant la variabilité du trait, (2) une phase d'identification du jeu de longueurs d'ondes discriminante de la variable à prédire, (3) l'ajustement d'un modèle multi-variable basé sur le jeu de longueurs d'ondes et (4) la validation du modèle par validation croisée basée sur un jeu de données différent de celui utilisé pour l'établissement du modèle. Une fois que le modèle est établi et validé, il peut alors être utilisé pour prédire la propriété d'un autre échantillon.

Le modèle propre à l'Angélique, développé par Nadine Amusant, calibré sur 5 zones par arbre et sur 4 arbres, a été utilisé pour prédire la durabilité naturelle des échantillons récoltés.

Le modèle « Angélique » utilise 12 variables latentes (i.e. variables synthétiques des Variables mesurées) produites par une régression des moindres carrés partiels (PLS, 'Partial Least Squares regression'). La performance du modèle se mesure par le rapport de l'écart type du trait mesuré sur l'erreur standard de la validation croisée (i.e. 'Ratio of performance deviation', $RPD = SD / SECV$). Ici, la valeur du RPD est de 3.645, valeur traduisant une bonne performance du modèle dans le cas de matériaux de nature complexe comme le bois (Williams, 2014). La mesure est réalisée grâce à un scanner : les éprouvettes utilisées pour le BING ont été « scannées » à 3 reprises sur les faces longitudinales tangentielles. Les 3 spectres par éprouvettes ont été moyennés et utilisés pour prédire la perte de masse de l'échantillon (Figure 16).

La perte de masse n'est pas corrélée à la quantité d'extraits du bois à l'échelle interspécifique (Amusant *et al.*, 2014), mais sera considérée comme corrélée à la quantité d'extraits du bois à l'échelle intraspécifique, en faisant l'hypothèse que l'essence en question produit le même cortège de molécules quel que soit l'individu, et qu'une concentration plus importante de ces molécules aura un effet antifongique ou astringent plus important.



Figure 16 : Mesure de la durabilité par la méthode NIRS.

6. Analyse des variations de l'ID

a. La variation inter-individuelle

Afin d'étudier la variation inter-individuelle de l'ID et de ne pas surreprésenter les individus de grande taille, nous avons sélectionnés 3 niveaux de hauteurs dans le tronc (base du tronc, mi-hauteur du tronc et sous la fourche) et 2 niveaux de hauteur dans la couronne (mi-couronne et haut de couronne) pour chaque arbre. Les autres hauteurs mesurées n'ont pas été intégrées à l'analyse. Toutes les éprouvettes mesurées appartenant à ces différentes hauteurs ont fait l'objet d'une analyse de variance entre individus.

b. La variation radiale et verticale intra-individuelle

Les variations d'ID ont été analysées suivant les directions radiales et longitudinales dans l'arbre. Le gradient de variation radiale est classiquement estimé par le ratio ($\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$) de la moyenne de l'ID sous écorce (μ_{new}) et de la moyenne de la densité à cœur (μ_{old}) (Wiemann & Williamson, 1988; Wiemann & Williamson, 1989b). Cette variable est indépendante des valeurs d'ID initiales et finales rencontrées sur le rayon et permet une évaluation directe de variation de l'ID observée sur un rayon. Si, $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}} > 1$, on observe une augmentation de l'ID, et inversement. Les différentes valeurs de $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$ ont été calculées à partir de trois rondelles appartenant au tronc (i.e. base, mi-hauteur du tronc et sous-fourche) et deux rondelles de la couronne (mi-hauteur et sommet de la couronne). Les ratios mettant en jeu deux valeurs moyennes, leur significativité respective a été estimée par un test de Student entre les deux moyennes constitutives du ratio (i.e. si les deux moyennes sont significativement différentes, le ratio est considéré comme significativement différent de 1).

La variation verticale de l'ID a été analysée par analyse de variance non-paramétrique des valeurs d'ID mesurées à chaque hauteur et entre les valeurs d'ID qui ont servi à calculer μ_{old} à chaque hauteur.

c. La tendance radiale à l'échelle intra-individuelle

L'analyse de la tendance radiale de variation de l'ID a été effectuée suivant 2 étapes :

(1) L'établissement d'un *profil de variation* reliant l'ID des éprouvettes successives à leur position radiale respective le long du barreau (cm) (i.e. distance médullaire, correspondant à la distance entre la moelle et la position de l'éprouvette considérée) en prenant en compte le type de bois (aubier, duramen).

(2) La modélisation du profil de variation sur les deux rayons de la section de bois considérée. Un profil radial d'ID est constitué par des mesures effectuées sur des éprouvettes successives plus ou moins proches de la moelle au sein d'un même individu. Ces mesures rendent donc compte de la valeur de l'ID à différents âges et/ou à différents degrés de développement, attesté par la distance à la moelle. Ces données reliant l'évolution de la caractéristique d'un individu au cours de sa vie sont dites « longitudinales ». Les méthodes de modélisation linéaire à effets aléatoires et effets fixes (i.e. effets mixtes) sont les plus adaptées. Ici, l'effet fixe est la position radiale de l'éprouvette, tandis que l'effet aléatoire peut-être la hauteur de la rondelle ou le rayon de mesure sur le barreau qui en a 2. Les modélisations ont été effectuées avec le package 'nlme' (Pinheiro *et al.*, 2013) implémenté dans R (R Development Core Team, 2010).

d. Partitionnement de la variation intra- et inter-individuelle

Le lien entre variation intra- et inter-individuelle a été également analysé par le biais d'un modèle linéaire mixte. Cette fois-ci, seulement des effets aléatoires ont été intégrés. Ces derniers sont l'individu, la hauteur et le rayon. Ces 3 effets aléatoires sont emboîtés : on retrouve 9 individus contenant chacun 5 hauteurs de prélèvements contenant chacune 2 rayons de mesure.

7. Analyse des variations du retrait, du module spécifique et de la durabilité naturelle

Les différents retraits mesurés, le module spécifique et la perte de masse des échantillons ont été analysés à l'échelle individuelle comme à l'échelle tissulaire (i.e. aubier, duramen).

Chacune de ces propriétés ont permis l'établissement de profils radiaux par des méthodes classiques de modèle linéaires, d'analyse de variance et de corrélation de rang. L'accent a été donné sur l'analyse du retrait et des liens entretenus par le retrait avec les autres propriétés mesurées. L'analyse a également fait l'objet de corrélations entre les propriétés mesurées.

III. Résultats

1. Les individus échantillonnés

Les arbres échantillonnés dans ce chapitre présentent une gamme de DBH allant de 15 à 62 cm (Table 3). De manière générale, ils sont assez bien répartis sur la gamme de valeur de traits d'intérêt identifiés au cours du premier chapitre (Figure 17) sans pour autant occuper des positions extrêmes (i.e., compris dans l'enveloppe de prédictions). On remarque cependant que ces arbres font partie des plus grand arbres échantillonnés. L'épaisseur d'aubier étant corrélés à la vigueur de l'arbre pour un DBH donné, on peut dès lors émettre l'hypothèse que l'arbre Cim11 est plus vigoureux que l'arbre HP3, de même que l'arbre Cim04 est plus vigoureux que l'arbre Cim09.

Table 3 : Caractéristiques des individus échantillonnés.

DBH/DUF, ratio DBH et diamètre sous-fourche ; SWt, épaisseur d'aubier ; HWd, diamètre de duramen ; H/D, ratio hauteur-diamètre ; H, hauteur ; Ht, hauteur du tronc ; Hc, hauteur de la couronne ; VolC, VolT, volumes des tiges de la couronne et du tronc ; nARB, nLRB et nDRB, nombre de branches réitérées totales, vivantes et mortes ; pDRB, proportions de branches mortes.

Ind.	DBH	DUF	DBH/DUF	SWt	HWd	H/D	H	Ht	Hc	VolC	VolT	nARB	nLRB	nDRB	pDRB
Cim10	15,0	10,0	1,5	4,1	6,4	127,0	19,0	12,9	6,1	0,03	0,17	1,0	1,0	0,0	0,0
Cim07	20,0	9,1	2,2	4,2	10,7	136,8	27,0	21,0	6,0	0,02	0,37	1,0	1,0	0,0	0,0
Cim09	26,0	20,4	1,3	4,7	15,4	97,7	25,5	16,0	9,5	0,23	0,52	2,3	2,3	0,0	0,0
Cim04	27,0	10,0	2,7	7,0	12,1	105,2	28,3	25,3	3,0	0,02	0,75	3,2	3,2	0,0	0,0
HP2	33,0	23,1	1,4	6,1	19,9	96,7	32,0	22,6	9,4	0,26	1,38	8,6	8,6	0,0	0,0
Cim13	34,0	22,3	1,5	7,5	17,6	100,4	34,2	22,7	11,5	0,28	0,89	5,8	5,8		0,0
Cim01	43,0	26,4	1,6	6,6	28,8	74,5	32,0	28,2	3,9	0,30	2,66	23,0	8,8	14,2	61,6
Cim02	50,5	33,4	1,5	7,7	32,8	66,6	33,5	25,5	8,0	1,14	3,53	27,2	17,2	10,1	36,9
HP3	58,0	40,7	1,4	3,8	48,6	61,3	35,5	27,7	7,9	1,28	5,52	27,9	7,9	20,0	71,6
Cim11	62,0	41,4	1,5	9,0	42,1	62,0	38,5	29,4	9,1	1,21	5,74	30,2	16,0	14,2	46,9

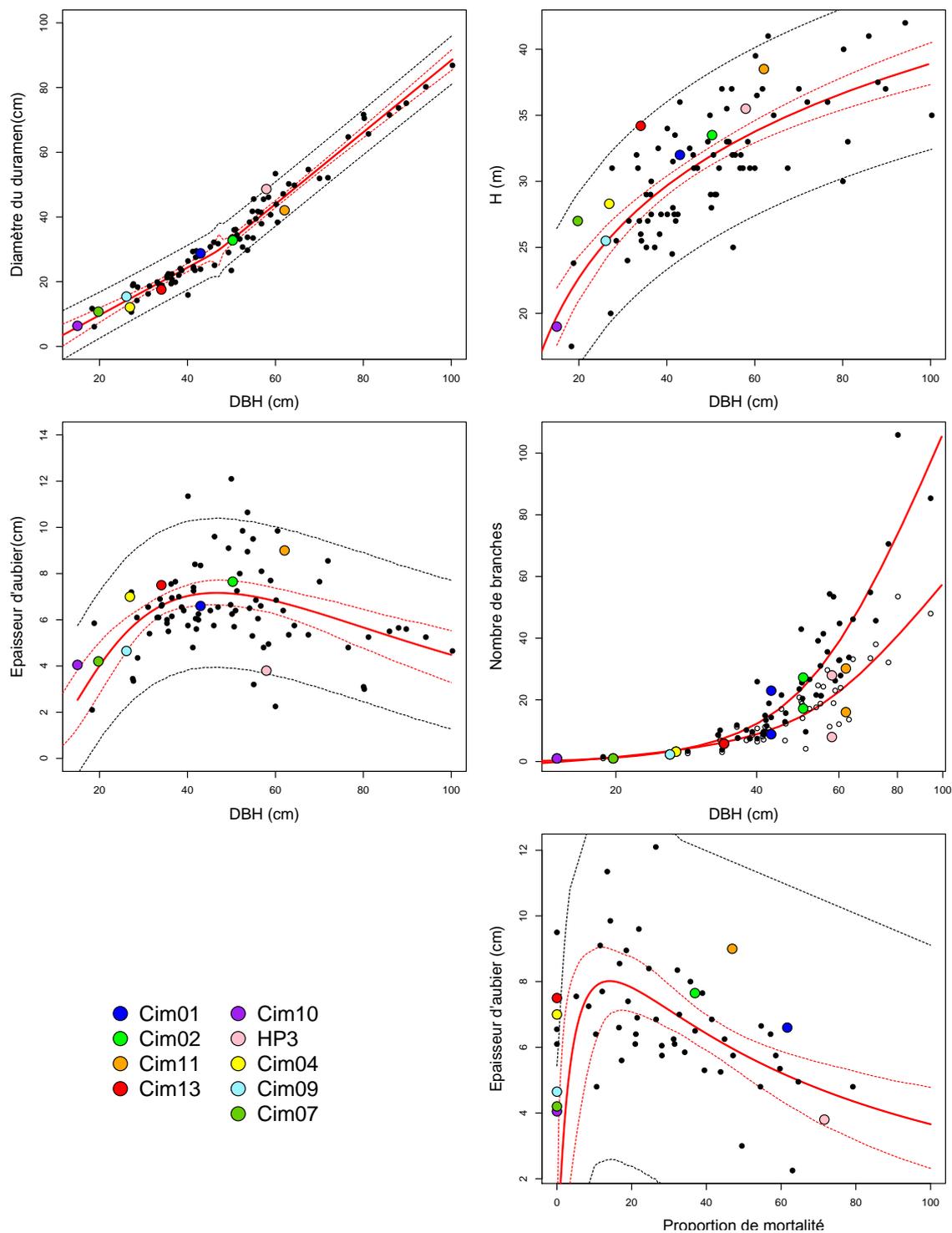


Figure 17 : Résultats des mesures dendrologiques sur les Angéliques échantillonnées. Les points colorés correspondent aux arbres abattus au sein du jeu de données complet des arbres mesurés. Les graphiques permettent le positionnement des arbres échantillonnés dans ce chapitre en fonction des variables d'intérêt identifiées dans le premier chapitre. Les lignes pleines rouges correspondent à l'ajustement moyen, les pointillés rouges et noir correspondent respectivement à l'enveloppe de confiance et de prédiction.

2. La physiologie de la section de l'Angélique

La Figure 18 présente 4 rondelles de bois prélevées à la base de 4 arbres. Pour chacun de ces arbres, les tissus qui composent la tige sont bien discernables (i.e. écorce, aubier et duramen).

Chez les plus petits arbres (rondelle A et B), l'aubier comme le duramen présentent une couleur homogène. Chez les plus gros arbres (rondelle C et D) l'aubier est de plus en plus coloré à mesure que l'on s'éloigne de l'écorce. Dans le plus gros arbre (rondelle C), on distingue deux zones dans l'aubier, une zone claire en périphérie et une zone plus foncée en profondeur, néanmoins la limite entre ces deux zones n'est pas franche. Au sein du duramen, on distingue également des différences de couleurs dans les gros arbres (rondelle C et D). Le duramen proche de la moelle est plus clair que le duramen périphérique. Suivant ces différences de couleurs dans l'aubier, l'aubier clair et l'aubier coloré seront distingués dans la suite de ce chapitre.

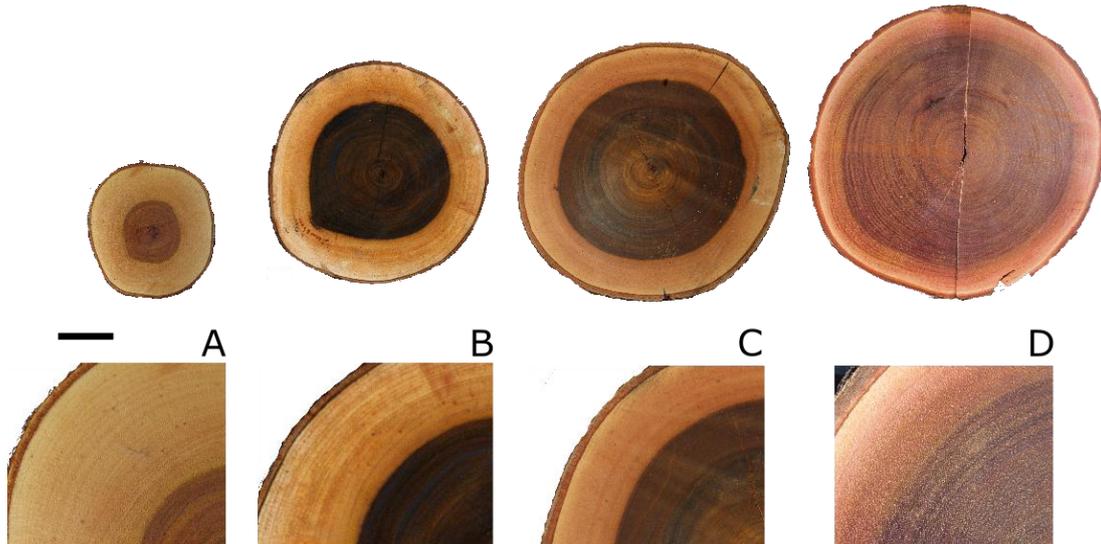


Figure 18 : La physionomie de la section de bois chez l'Angélique.
Barre d'échelle : 10cm.

3. Infradensité (ID)

a. La variation inter-individuelle

Les infradensités que nous avons mesurées varient de 0.459 à 0.874 pour une moyenne de 0.687, cependant des différences significatives entre individus sont observées (Figure 19). Les arbres Cim01 et HP3 sont les plus denses (i.e. respectivement 0.742 et 0.728 d'ID moyenne), alors que les arbres les moins denses sont Cim10 et Cim13 (i.e. respectivement 0.646 et 0.644 d'ID moyenne). La moyenne, la variance et la valeur maximale d'ID ne sont corrélées ni au DBH de l'arbre (Corrélation de Spearman respectives, p-v. : 0.97, 0.70, 0.99), ni au nombre d'éprouvettes mesurées par arbre (Corrélation de Spearman respectives, p-v. : 0.70, 0.93, 0.97).

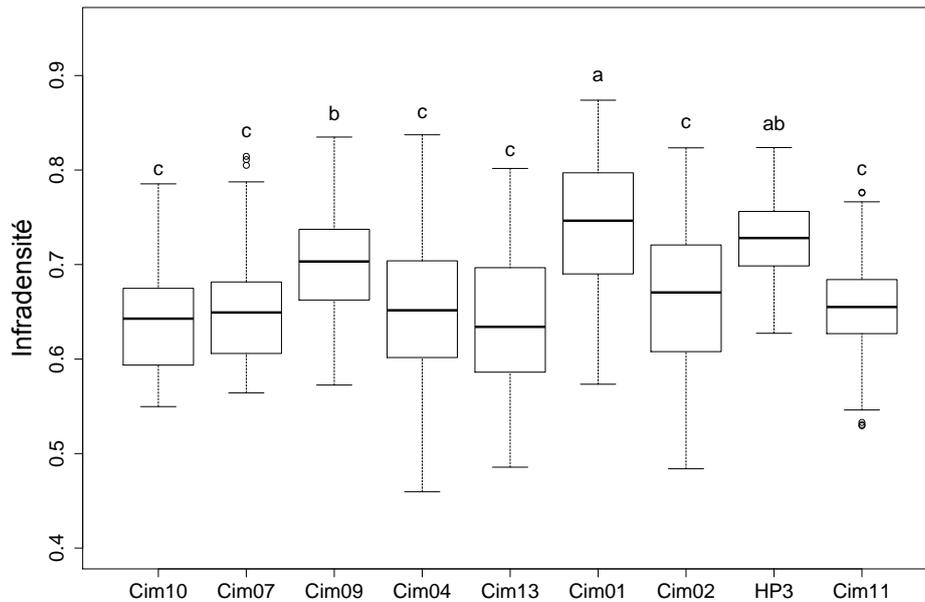


Figure 19 : Variations inter-individuelles de l'ID.

Les arbres sont ordonnés suivant un ordre croissant de DBH. Les groupements sont issus de test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 341.2$, ddl = 8, p-v < 0.001).

b. Les variations radiales et verticales à l'échelle intra-individuelle

Les valeurs des ratios $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$ révèlent une ID significativement plus forte sous l'écorce qu'à cœur ($\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}} > 1$) à la base de l'arbre, et cela pour tous les individus étudiés (Table 4). Ce patron est également observé dans les parties plus hautes de l'arbre, néanmoins les valeurs des ratios sont moins élevées qu'à la base de l'arbre, et souvent non-significatives. La variation radiale est donc plus forte à la base de l'arbre que dans les parties les plus hautes. De manière générale, l'ID à cœur dans le tronc (μ_{old}) ne varie pas en fonction de la hauteur, excepté pour les arbres Cim13, Cim01 et HP3 pour lesquels on dénote respectivement (1) une diminution puis une augmentation, (2) une augmentation stricte, (3) et une augmentation puis une diminution de l'ID. La valeur d'ID à cœur est généralement significativement supérieure dans la couronne. La gamme de variation de l'ID sous écorce (μ_{new}) est cependant plus restreinte, et généralement, on n'observe pas ou peu de différences significatives entre les valeurs d'ID sous-écorce issues des différentes hauteurs.

c. La tendance radiale à l'échelle intra-individuelle

La Figure 21 présente les tendances radiales de l'ID à la base de chaque arbre et confirme l'augmentation de l'ID le long du rayon. L'allure typique du profil de l'Angélique est un profil en 'V' visible pour tous les arbres, mais cependant moins marqué pour HP3 et Cim11. L'ID de Cim11 augmente peu dans la zone proche de la moelle, puis fortement en périphérie. L'arbre HP3 présente également une légère augmentation d'ID dans la zone proche de la moelle, puis une augmentation forte et une stabilisation. Pour ces deux individus, on observe des oscillations fortes de l'ID le long du rayon, que l'on ne retrouve pas chez les autres arbres, excepté dans la zone la plus périphérique de l'arbre Cim01. Tous les profils d'ID mesurés chez l'Angélique sont disponibles en Annexe 2.

Table 4 : Variations radiales en fonction de la hauteur chez les arbres échantillonnés. μ_{ID} , moyenne de l'ID à la hauteur considérée ; μ_{new} , moyenne de l'ID sous écorce ; μ_{old} , moyenne de l'ID à cœur. Les lettres différentes signifient des valeurs significativement différentes au sein de l'arbre considéré. Les lettres différentes précédées de "/" dans la colonne μ_{old} signifient des différences significatives entre arbres. Les étoiles suivant la valeur du ratio μ_{new}/μ_{old} indiquent le seuil de significativité du ratio ('***', $P \leq 0,001$, '**', $P \leq 0,01$, '*', $P \leq 0,05$, ' ', $P > 0,05$)

Individu	Distance (m)	Hauteur	μ_{ID}	μ_{new}	μ_{old}	μ_{new}/μ_{old}
Cim10 (DBH=15 cm)	130	base	0,697 a	0,766 a	0,632 a / ab	1,212***
	600	mi-tronc	0,635 b	0,67 b	0,593 a	1,129**
	910	top-couronne	0,657 b	0,658 b	0,586 a	1,122
Cim07 (DBH=20 cm)	130	base	0,715 a	0,763 a	0,654 a / ab	1,167**
	900	mi-tronc	0,661 b	0,675 b	0,652 a	1,036
	1800	mi-couronne	0,638 b	0,623 b	0,574 b	1,085
	1870	top-couronne	0,63 b	0,663 b	0,605 ab	1,096
Cim09 (DBH=26.2 cm)	130	base	0,719 a	0,778 a	0,666 a / ab	1,168***
	900	mi-tronc	0,678 b	0,755 a	0,586 b	1,288***
	2100	sous-fourche	0,711 ab	0,763 a	0,666 a	1,146*
	2365	top-couronne	0,694 ab	0,721 a	0,653 a	1,105
Cim04 (DBH=27 cm)	130	base	0,707 a	0,805 a	0,609 a / b	1,323**
	1200	mi-tronc	0,622 b	0,665 b	0,572 a	1,163**
	2250	sous-fourche	0,59 b	0,63 b	0,616 a	1,022
	2270	top-couronne	0,65 ab	0,664 b	0,587 a	1,132
Cim13 (DBH=34 cm)	130	base	0,711 a	0,796 a	0,651 a /ab	1,224***
	1200	mi-tronc	0,624 b	0,727 b	0,538 c	1,35***
	2100	sous-fourche	0,596 b	0,659 c	0,541 bc	1,218**
	2650	mi-couronne	0,632 b	0,661 c	0,597 ab	1,106**
	2950	top-couronne	0,581 b	0,614 c	0,556 bc	1,104
Cim01 (DBH=43 cm)	130	base	0,774 a	0,838 a	0,656 a / ab	1,278***
	1200	mi-tronc	0,704 c	0,84 a	0,654 a	1,284***
	2400	sous-fourche	0,742 b	0,828 ab	0,691 b	1,199***
	2675	mi-couronne	0,747 ab	0,801 bc	0,684 ab	1,171***
	3090	top-couronne	0,71 bc	0,757 c	0,671 ab	1,128
Cim02 (DBH=50.5 cm)	270	base	0,681 ab	0,782 a	0,518 a / c	1,51***
	1200	mi-tronc	0,648 bc	0,737 ab	0,538 a	1,371***
	2250	sous-fourche	0,621 ab	0,638 c	0,529 a	1,206***
	2860	mi-couronne	0,699 bc	0,668 ab	0,746 b	0,895*
	3100	top-couronne	0,742 c	0,793 a	0,751 b	1,056
HP3 (DBH=58 cm)	300	base	0,733 b	0,746	0,688 bc / a	1,085***
	1200	mi-tronc	0,742 ab	0,746 a	0,754 a	0,989
	2400	sous-fourche	0,695 c	0,755 a	0,668 c	1,131***
	3785	mi-couronne	0,721 b	0,766 a	0,725 abc	1,056*
	3930	top-couronne	0,748 a	0,789 a	0,743 ab	1,061
Cim11 (DBH=58 ??cm)	300	base	0,675 a	0,757 a	0,623 a / ab	1,214**
	1200	mi-tronc	0,647 a	0,693 b	0,621 a	1,115*
	2100	sous-fourche	0,658 a	0,694 b	0,637 a	1,089*
	3070	mi-couronne	0,623 b	0,635 c	0,609 a	1,044*
	3780	top-couronne	0,689 a	0,758 a	0,657 a	1,153

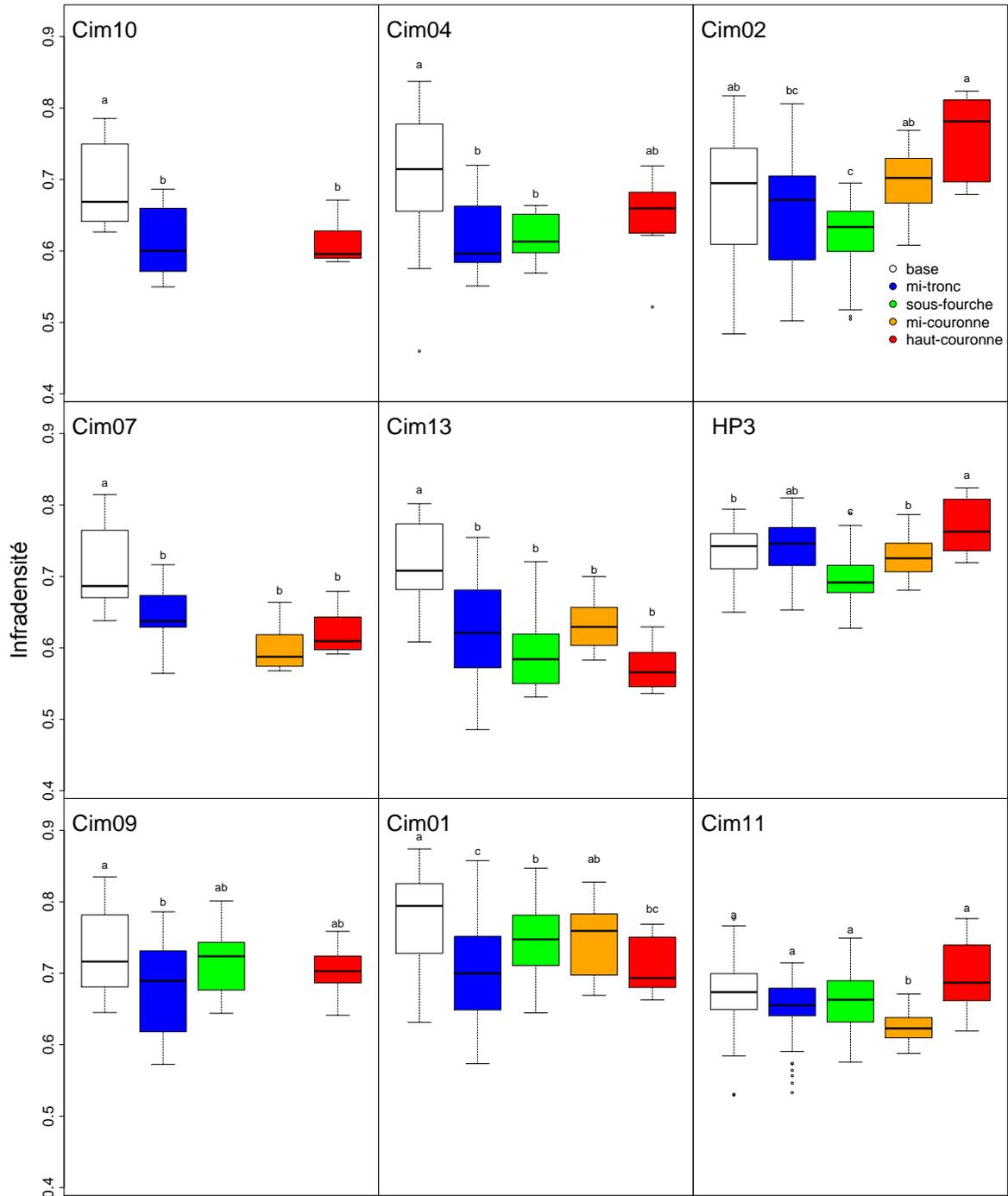


Figure 20 : Variations verticales de l'ID au sein de chaque arbre. Les arbres sont ordonnés par taille (de haut en bas et de gauche à droite). Toutes les éprouvettes mesurées ont été intégrées à l'analyse. Les groupements sont issus de test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif et permettent les comparaisons de chaque hauteur pour un arbre donné. Les couleurs représentent les différentes hauteurs de prélèvements (voir graphique en haut à droite).

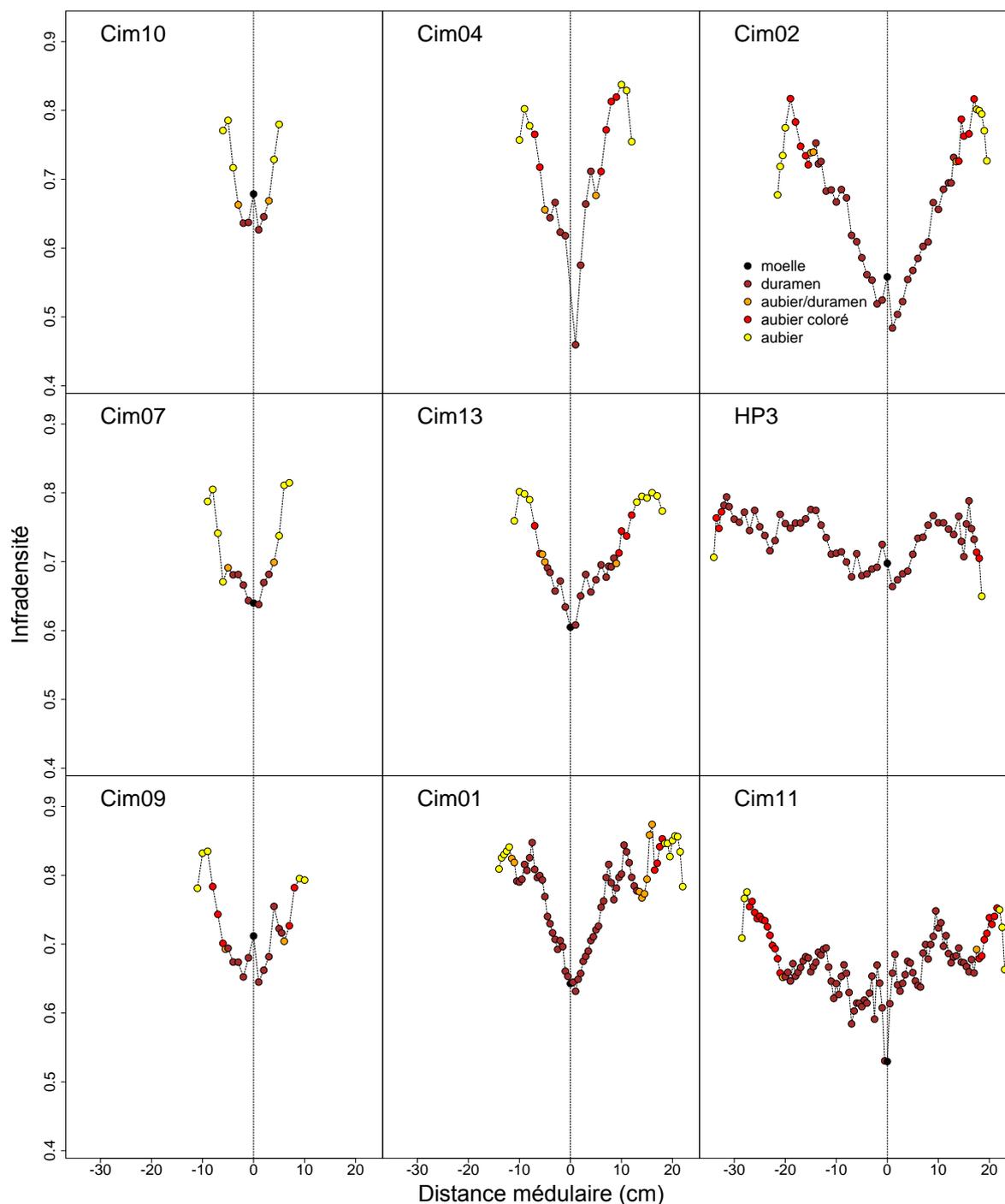


Figure 21 : Profils radiaux d'infradensité des rondelles basses de chaque arbre. Les arbres sont ordonnés par taille (de haut en bas et de gauche à droite). Les couleurs représentent les différents types de bois (voir graphique en haut à droite).

Le profil n'est cependant pas continu le long des rayons échantillonnés. Une caractéristique commune à tous les individus est la chute de l'ID dans les zones les plus périphériques. Cette zone d'ID décroissante sous écorce est petite pour les petits arbres (Cim10, Cim07, Cim09, Cim04), plus grande pour les arbres de taille intermédiaire (Cim13, Cim01, Cim02), et à nouveau petite pour les plus grands arbres (HP3, Cim11).

Cette zone d'ID décroissante se compose exclusivement d'éprouvettes d'aubier clair. L'aubier coloré, lorsque présent, participe comme le duramen à la phase d'augmentation de l'ID le long

du rayon. Dans les modélisations suivantes, les éprouvettes participant à cette décroissance ont été retirées. Une autre caractéristique intéressante, visible ou non selon l'individu considéré, est la diminution locale de l'ID à la limite aubier-duramen. Cette caractéristique est remarquable pour les arbres Cim07, Cim09, Cim04 et Cim02, pour lesquels, les éprouvettes mixtes (à la fois aubier et duramen) présentent une ID plus faible que l'éprouvette de duramen adjacente, suggérant un effet des extractibles sur l'ID au moment de la transition aubier-duramen.

Les Figures 17 et 18 ainsi que la Table 5 présentent les résultats de la modélisation des profils d'ID en fonction de la position radiale. Afin de prendre en compte l'effet potentiel des extraits de duramen sur l'allure du profil, l'ID corrigée (IDc) a été calculé sur la base de la teneur en extrait de l'aubier clair, de l'aubier coloré et du duramen. Les teneurs en extraits de chacun des types de bois sont issues de la base de données du CIRAD et de données recueillies récemment par Nadine Amusant au cours de ses travaux. Pour chaque éprouvette d'aubier clair, d'aubier coloré et de duramen, la masse accordée aux extraits a été déduite de la masse mesurée de l'éprouvette. L'IDc a ensuite été calculée comme le rapport entre la masse corrigée et le volume mesuré. Les masses des éprouvettes d'aubier clair, d'aubier coloré et de duramen ont été réduite respectivement de 6.7, 4.03 et 7.9 % de la masse mesurée. Les éprouvettes mixtes (aubier-duramen) ont été retirées des modélisations concernant l'IDc.

Les arbres échantillonnés présentent 3 types de profils en fonction de la position radiale : (1) un profil linéaire (de la forme $ax+b$), un profil (2) curviligne convexe (de la forme $y = -ax + cx^2 + b$) ainsi qu'un profil (3) curviligne concave (de la forme $y = ax - cx^2 + b$).

Le profil linéaire est le plus commun, on le retrouve chez 6 arbres (HP3, Cim04, Cim07, Cim10, Cim11, Cim13). Le profil curviligne convexe a été établi pour 2 arbres (Cim01, Cim02). Le profil curviligne concave se retrouve chez un seul arbre (Cim09).

On retrouve, chez les plus petits arbres, des profils linéaires et curvilignes concaves (Figure 22). Les grands arbres et ceux de taille intermédiaire présentent des profils linéaires et curvilignes convexes (Figure 23). Une simple analyse graphique montre que les droites de régressions de l'IDc en fonction de la distance ont la même allure que celle de l'ID.

Les pentes des régressions de l'ID et l'IDc sont corrélées, comme les ordonnées à l'origine (Test de corrélation de (Spearman respectif, $Rho=0.97$, $p.v. < 0.001$, $Rho=1$, $p.v. < 0.001$), suggérant que les extractibles du bois n'ont pas d'effet sur l'allure et le type de profil observé mais seulement sur la valeur d'ID. Il est intéressant de constater que les valeurs extrapolées des droites de régressions de l'IDc dans les zones sous écorce sont plus ou moins similaires aux valeurs d'ID des éprouvettes d'aubier participant à la diminution de l'ID sous écorce. On peut alors imaginer que ces éprouvettes sous-écorce ne sont pas ou peu chargées en extraits.

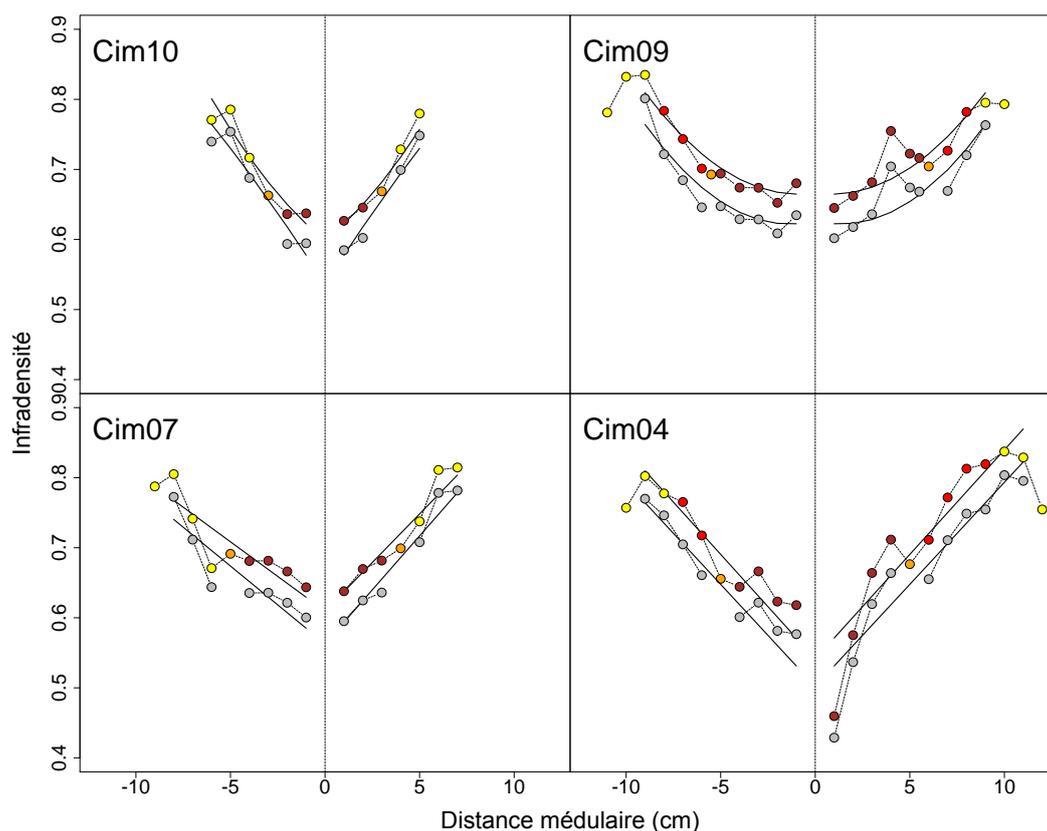


Figure 22 : Profils radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (IDc) (gris) des petits arbres.

Se référer à la Figure 21 pour la légende des couleurs.

Table 5 : Résultats des modèles linéaires mixtes appliqués à l'ID et l'IDc.

La différence entre les coefficients atteste de l'effet du rayon. b, a et c représentent respectivement l'intercept, le terme linéaire et le terme quadratique. Si le terme quadratique 'c' est absent, un modèle linéaire simple a été sélectionné.

		Rayon 1			Rayon 2		
		b (Inter.)	a	c	b (Inter.)	a	c
Cim10	ID	0,5813	0,03511	-	0,5813	0,03511	-
	IDc	0,54155	0,03767	-	0,54155	0,03766	-
Cim09	ID	0,66638	-0,00389	0,0022	0,66638	-0,00389	0,0022
	IDc	0,62678	-0,0068	0,00245	0,62678	-0,0068	0,00245
Cim07	ID	0,60954	0,01978	-	0,60954	0,02773	-
	IDc	0,56287	0,02219	-	0,56287	0,0308	-
Cim04	ID	0,54122	0,02985	-	0,54122	0,02985	-
	IDc	0,50205	0,02913	-	0,50205	0,02913	-
Cim13	ID	0,61278	0,01181	-	0,61278	0,01924	-
	IDc	0,56429	0,01241	-	0,56429	0,02037	-
Cim02	ID	0,47593	0,02176	-0,00024	0,47593	0,02176	-0,00024
	IDc	0,44187	0,02131	-0,0003	0,44187	0,0213	-0,0003
Cim01	ID	0,64387	0,02277	-0,00059	0,64387	0,02135	-0,00059
	IDc	0,59841	0,02196	-0,0005	0,59841	0,01986	-0,0005
HP3	ID	0,69903	0,00237	-	0,69903	0,69903	-
	IDc	0,65322	0,00213	-	0,65322	0,00213	-
Cim11	ID	0,6186	0,00515	-	0,6186	0,00392	-
	IDc	0,57801	0,00463	-	0,57801	0,00357	-

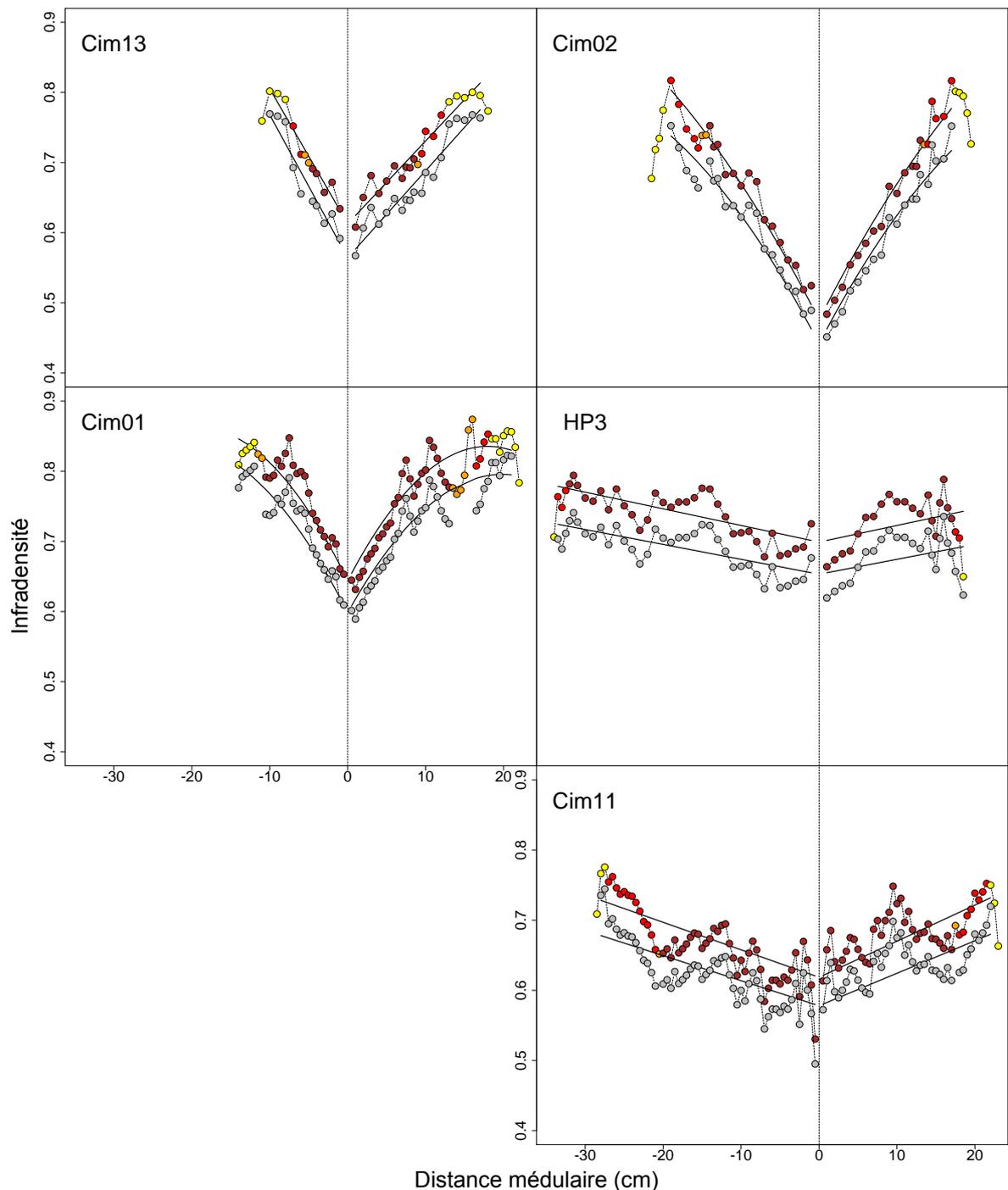


Figure 23 : Profil radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (ID) (gris) des gros arbres.
 Se référer à la Figure 21 pour la légende des couleurs.

La Table 6 présente les coefficients des ajustements de $\log(\text{ID})$ en fonction du \log de la position radiale. La pente de chaque arbre renseigne sur la dynamique de l'augmentation de la densité le long du rayon. Les individus HP3 et Cim11 présentent les pentes les plus faibles respectivement 0.035 et 0.048. Les individus Cim02, Cim04 et Cim10 présentent les pentes les plus fortes, respectivement 0.172, 0.175 et 0.127. Les autres individus ont des pentes intermédiaires. L'intercept et la pente sont négativement liés malgré le manque de détection d'une corrélation significative (Test de corrélation de Spearman, $\text{Rho} = -0.63$, $p\text{-v.} = 0.07$),

suggérant que les arbres ayant une densité élevée au niveau de la moelle ont une augmentation d'ID, en rapport à la distance radiale, plus faible. Cette considération pourrait être fermement validée par un effectif plus important.

Table 6 : Régression linéaire entre $\log(\text{ID})$ et $\log(\text{Distance radiale})$.
 (**** $P \leq 0.001$, *** $P \leq 0.01$, ** $P \leq 0.05$, ' ' $P > 0.05$).

Ind	Intercept	Pente	R ²	Sig.
Cim10	-0,496	0,127	0,801	***
Cim09	-0,466	0,092	0,671	***
Cim07	-0,472	0,098	0,661	***
Cim04	-0,630	0,175	0,807	***
Cim13	-0,498	0,089	0,752	***
Cim02	-0,780	0,172	0,877	***
Cim01	-0,423	0,085	0,813	***
HP3	-0,397	0,035	0,405	***
Cim11	-0.506	0.048	0.432	***

d. Le lien entre variation intra- et inter-individuelle

L'établissement d'un modèle linéaire mixte composé seulement d'effets aléatoires attribués au rayon de mesure, à la hauteur de section mesurée et à l'individu a permis un partitionnement de la variation et l'attribution d'un pourcentage d'explication de la variation de la part de chacun de ces « contributeurs » (Figure 24).

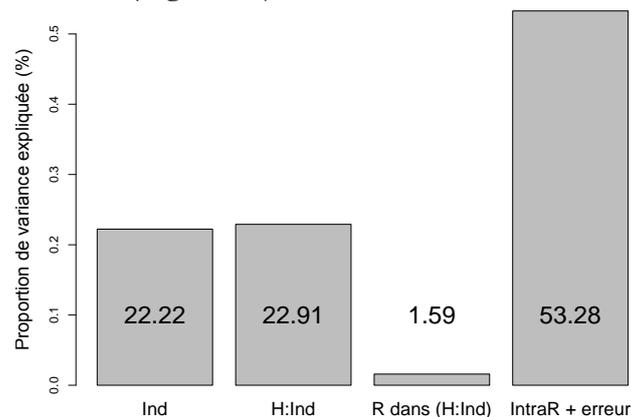


Figure 24 : Variance de l'infradensité expliquée par l'individu, la hauteur et le rayon de mesure.

L'échelle individuelle représente 22.23% de la variation de l'ID dans le jeu de données. La proportion de variance exprimée par la hauteur de coupe à l'intérieur de l'individu est similaire (22.9%). Le rayon de mesure de l'ID n'exprime que 1.59 % de variation, alors que 53.28% de la variation sont attribués à la variation intra-rayon et à une potentielle erreur de mesure, suggérant que la non prise en compte de la variation radiale d'ID chez l'Angélique laisse place à une part considérable de variance non expliquée à l'échelle de l'arbre.

4. Retrait dimensionnel du bois

a. Retrait et type de bois

La Figure 25 présente les variations du retrait dimensionnel en fonction des types de bois considérés (i.e. aubier clair, aubier coloré, aubier-duramen (i.e. éprouvettes mixtes), duramen, moelle). Les éprouvettes d'aubier coloré et d'aubier clair présentent un retrait (i.e. radial,

tangentiel, surfacique et volumique) significativement plus faible que les éprouvettes d'aubier-duramen, de duramen et de moelle. Ce patron ne se retrouve pas au travers du retrait longitudinal (R_{lon}) pour lequel, les éprouvettes de moelle ont un retrait significativement plus fort que celle d'aubier clair, alors que les éprouvettes d'aubier coloré, d'aubier-duramen et de duramen ne présentent pas un retrait significativement différent des autres types. Le retrait tangentiel (R_{tan}) est plus élevé que le retrait radial (R_{rad}). La différence entre R_{tan} et R_{rad} est très accusée pour les éprouvettes d'aubier clair et coloré, alors qu'elle l'est moins pour les éprouvettes d'aubier-duramen, de duramen et de moelle, comme en témoigne le coefficient d'anisotropie qui est donc significativement plus fort dans l'aubier.

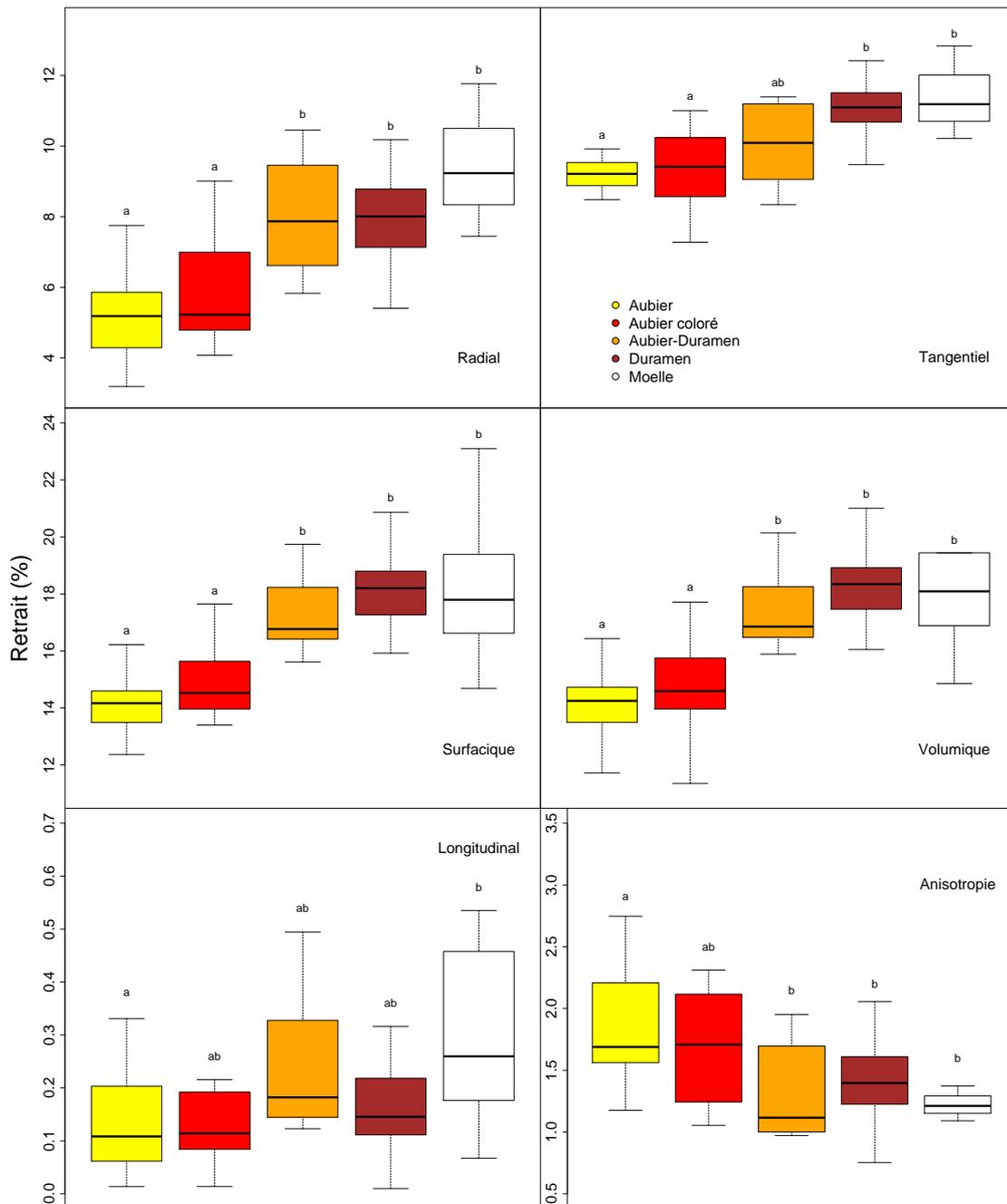


Figure 25 : Variations des différents retraits mesurés et de l'anisotropie en fonction du type de bois. Le type de retrait est mentionné dans chaque graphique. Les couleurs représentent le type de bois (cf. graphique en haut à droite). Les lettres correspondent au groupement établi par un test de Tukey.

b. Cinétique du retrait radial, tangentiel et surfacique

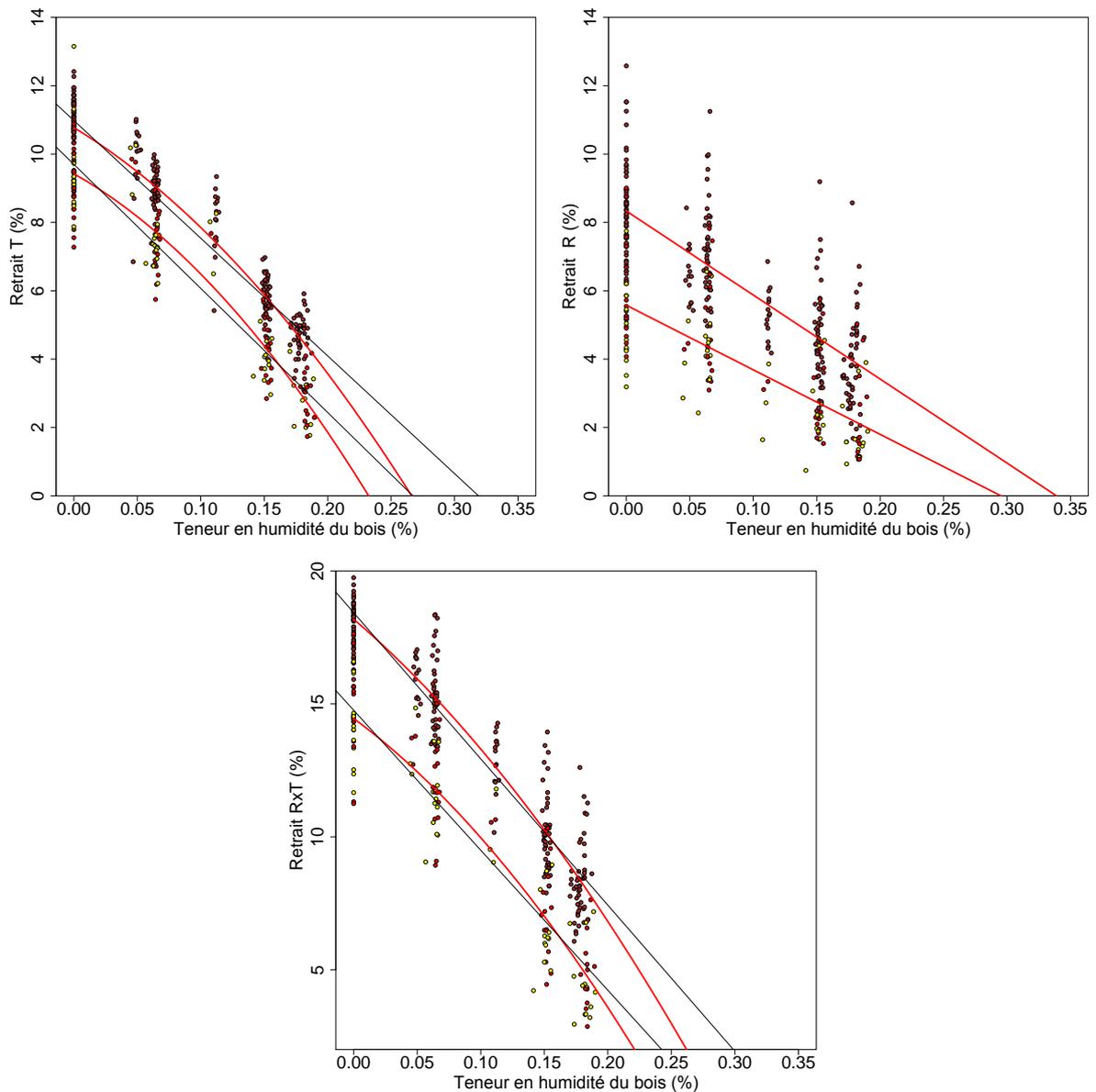


Figure 26 : Cinétique des retraits tangentiels (R_{tan}), radiaux (R_{rad}) et surfaciques (R_{RT}) au cours du séchage.

Les courbes rouges (voir Table 7) sont ajustées sur les éprouvettes de duramen (marron) et d'aubier (jaune et rouge). L'aubier coloré (rouge) a été intégré à l'aubier clair (jaune). Dans le cas des modèles curvilignes, la droite issue d'un modèle linéaire a été ajustée et permet d'apprécier les différences d'estimation du PSF (interception entre l'ajustement et l'axe des abscisses) et la déviance à la linéarité suivant l'ajustement utilisé.

R_{rad} et R_{tan} présentent deux cinétiques bien différentes en fonction du degré d'humidité du bois (Figure 26 et Table 7). Alors que l'aubier comme le duramen présentent une cinétique de R_{tan} au cours du séchage curviligne (i.e. retrait plus fort en début de séchage), R_{rad} présente une cinétique linéaire. Les deux courbes de R_{tan} (i.e. aubier et duramen) suggèrent que le retrait du duramen est proportionnel à celui de l'aubier tout au long de l'expérimentation. A *contrario*, la différence de pente de R_{rad} entre l'aubier et le duramen (Table 7) suggère que le retrait de ces deux tissus réagit différemment à la diminution de l'humidité du bois. Par rapport à l'aubier, l'augmentation du retrait engendrée par la diminution d'humidité du

duramen est plus forte. Ces différences de cinétique de retrait entre les plans T et R influencent alors la cinétique de retrait surfacique (R_{RT}) (Figure 26), qui est curviligne dans l'aubier comme dans le duramen, mais avec une pente plus forte dans le duramen.

Table 7 : Résultats des modèles prédisant le retrait en fonction de l'humidité relative du bois (HE) au cours du séchage.

Variable prédite	Type de bois		Est.	Std.	t	Sig.
Tangentiel	Duramen ($R^2=0,88$)	Intercept	10,78	0,11	99,54	***
		HE	-22,47	3,26	-6,90	***
		HE ²	-67,64	17,79	-3,80	***
	Aubier ($R^2=0,85$)	Intercept	14,46	0,28	52,28	***
		HE	-35,36	8,09	-4,37	***
		HE ²	-95,07	42,97	-2,21	*
Radial	Duramen ($R^2=0,61$)	Intercept	8,33	0,15	56,87	***
		HE	-24,59	1,29	-19,03	***
	Aubier ($R^2=0,51$)	Intercept	5,58	0,20	28,06	***
		HE	-18,89	1,69	-11,18	***
Radial x Tangentiel	Duramen ($R^2=0,88$)	Intercept	18,19	0,17	105,31	***
		HE	-40,85	5,20	-7,86	***
		HE ²	-80,07	28,38	-2,82	**
	Aubier ($R^2=0,85$)	Intercept	14,46	0,28	52,28	***
		HE	-35,36	8,09	-4,37	***
		HE ²	-95,07	42,97	-2,21	*

a. Profil radial du retrait

L'observation des profils individuels de R_{tan} et R_{rad} (Figure 28) et de R_{RT} (Figure 29) confirme les résultats précédemment énoncés : dès lors que le bois est duraminisé, on observe une augmentation abrupte du retrait liée au changement de type de bois. On remarque également pour les arbres Cim01 et Cim11, que R_{rad} dans le duramen est plus faible à cœur, résultant dans un R_{RT} également plus faible. Chez Cim09, R_{rad} comme R_{tan} sont plus faibles dans le duramen à cœur. Le retrait radial R_{rad} (Figure 28) présente un profil similaire à celui de R_{RT} (Figure 29), alors que R_{tan} présente un profil différent dans les grands arbres (i.e. Cim01, Cim02, HP3, Cim11), mais similaire dans les petits arbres (i.e. Cim09, Cim04, Cim13). Ces différences se traduisent par des différences significatives d'anisotropie entre arbres dans le duramen (Figure 27) comme dans l'aubier coloré (Kruskal-Wallis, $\chi^2= 13.89$, ddl = 5, p-v = 0.01) ainsi qu'une tendance dans l'aubier clair (Kruskal-Wallis, $\chi^2= 12.57$, ddl = 6, p-v = 0.05). Les arbres les plus gros tendent à avoir une anisotropie dans le duramen plus forte que celle observée chez les petits arbres.

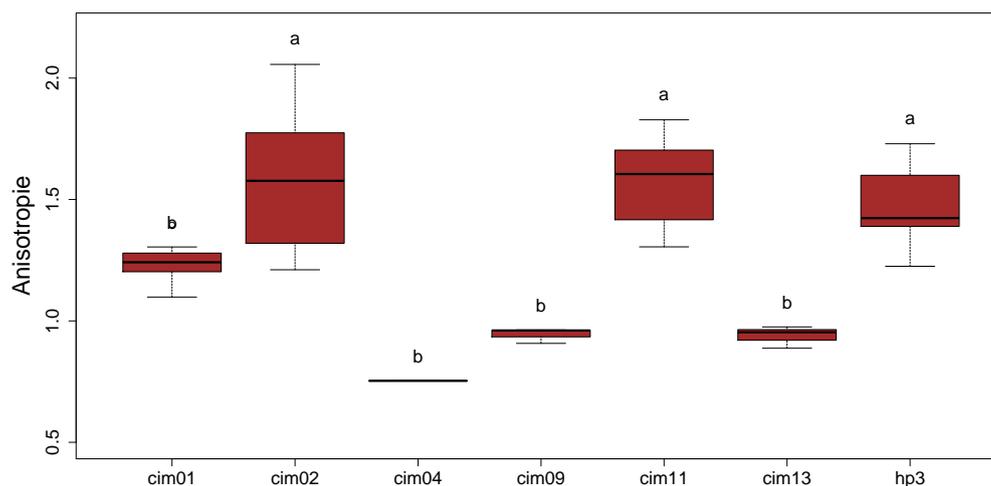


Figure 27 : Variations inter-individuelle du coefficient d'anisotropie du retrait dans le duramen.

Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2= 31.55$, ddl = 6, p-v <0.001).

Pour les arbres Cim02 et HP3, le R_{tan} est stable dans le duramen, quelle que soit la position radiale, alors que chez les arbres Cim01 et Cim11, on constate une augmentation de R_{tan} de la moelle vers la périphérie du duramen. Le R_{rad} n'est pas corrélé au R_{tan} dans le duramen, excepté pour l'arbre HP3 (Table 8).

Table 8 : Corrélation de Spearman entre le retrait tangentiel (R_{tan}) et radial (R_{rad}) pour chaque arbre.

ρ , coefficient de corrélation de rang de Spearman ; p-v. p.value.

	ρ	p-v.
Cim01	0,25	0,492
Cim02	0,05	0,892
Cim04	-0,50	1,000
Cim09	0,80	0,133
Cim11	0,11	0,689
Cim13	0,90	0,083
HP3	0,77	0,001

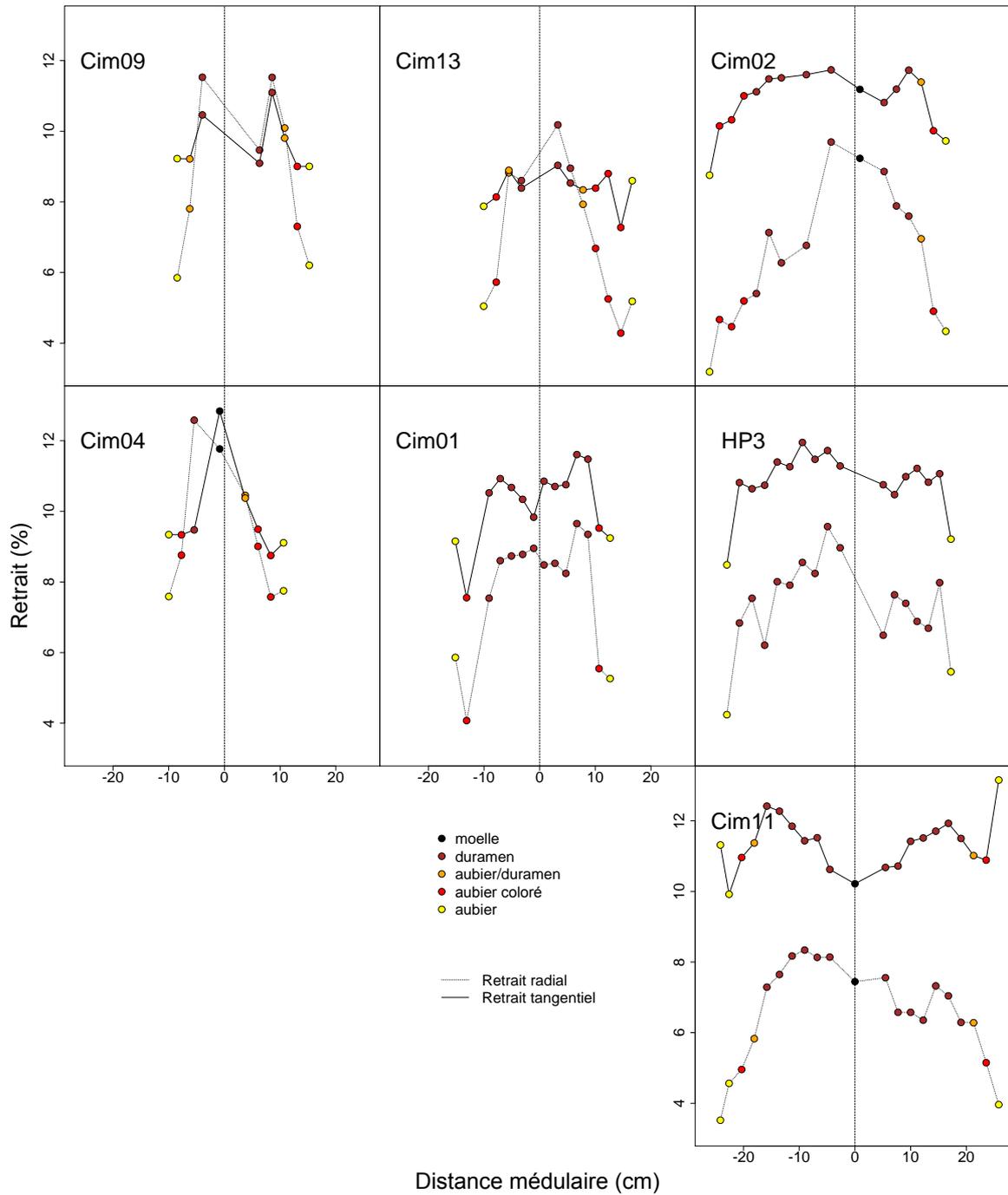


Figure 28 : Le retrait radial (R_{rad}) et tangential (R_{tan}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.

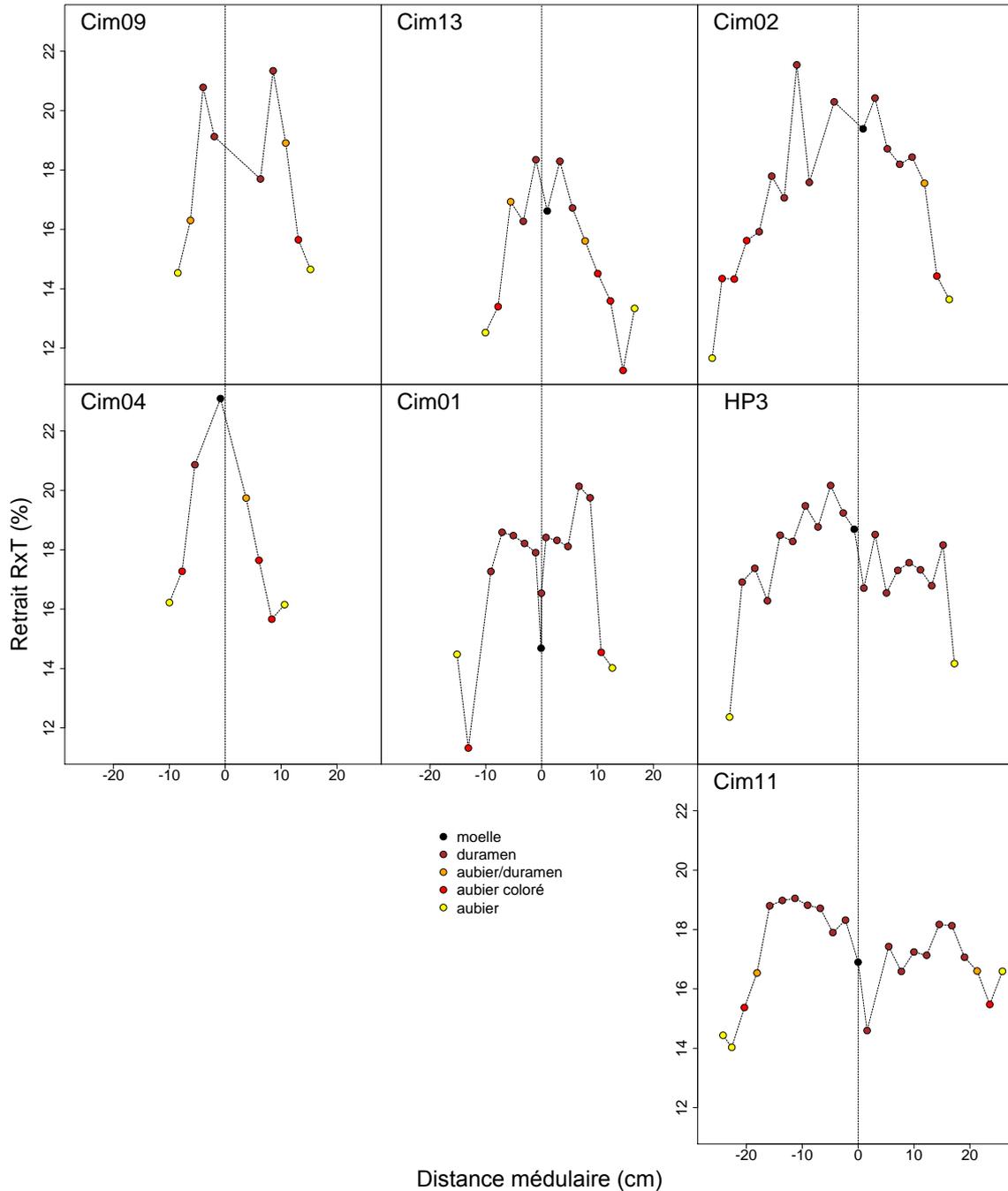


Figure 29 : Le retrait surfacique (R_{RT}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.

a. Variabilité inter-individuelle du retrait

Tous types de bois confondus, des différences significatives entre arbres pour R_{rad} et R_{tan} sont observées (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.08$, ddl = 6, p-v = 0.01, et $\chi^2 = 45.01$, ddl = 6, p-v. < 0.001), mais pas pour R_{RT} (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 10.34$, ddl = 6, p-v = 0.1). Pour chaque type de retraits mesurés dans le duramen, on distingue des différences significatives entre individus (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 26.63$, ddl = 6, p-v < 0.001, $\chi^2 = 21.55$, ddl = 6, p-v = 0.001 et $\chi^2 = 13.43$, ddl = 6, p-v = 0.03) alors qu'il n'y en a aucune dans l'aubier clair (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 11.89$, ddl = 6, p-v =

0.06, $\chi^2 = 10.05$, ddl = 6, p-v = 0.1 et $\chi^2 = 10.49$, ddl = 6, p-v = 0.1), même si l'arbre Cimll a un retrait plus important.

Les retraits R_{tan} , et R_{RT} de l'aubier coloré présentent des différences significatives entre individus (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 11.9$, ddl = 5, p-v = 0.03 et $\chi^2 = 11.38$, ddl = 5, p-v = 0.04), alors que l'on en détecte aucune pour R_{rad} (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 9.8$, ddl = 5, p-v = 0.08).

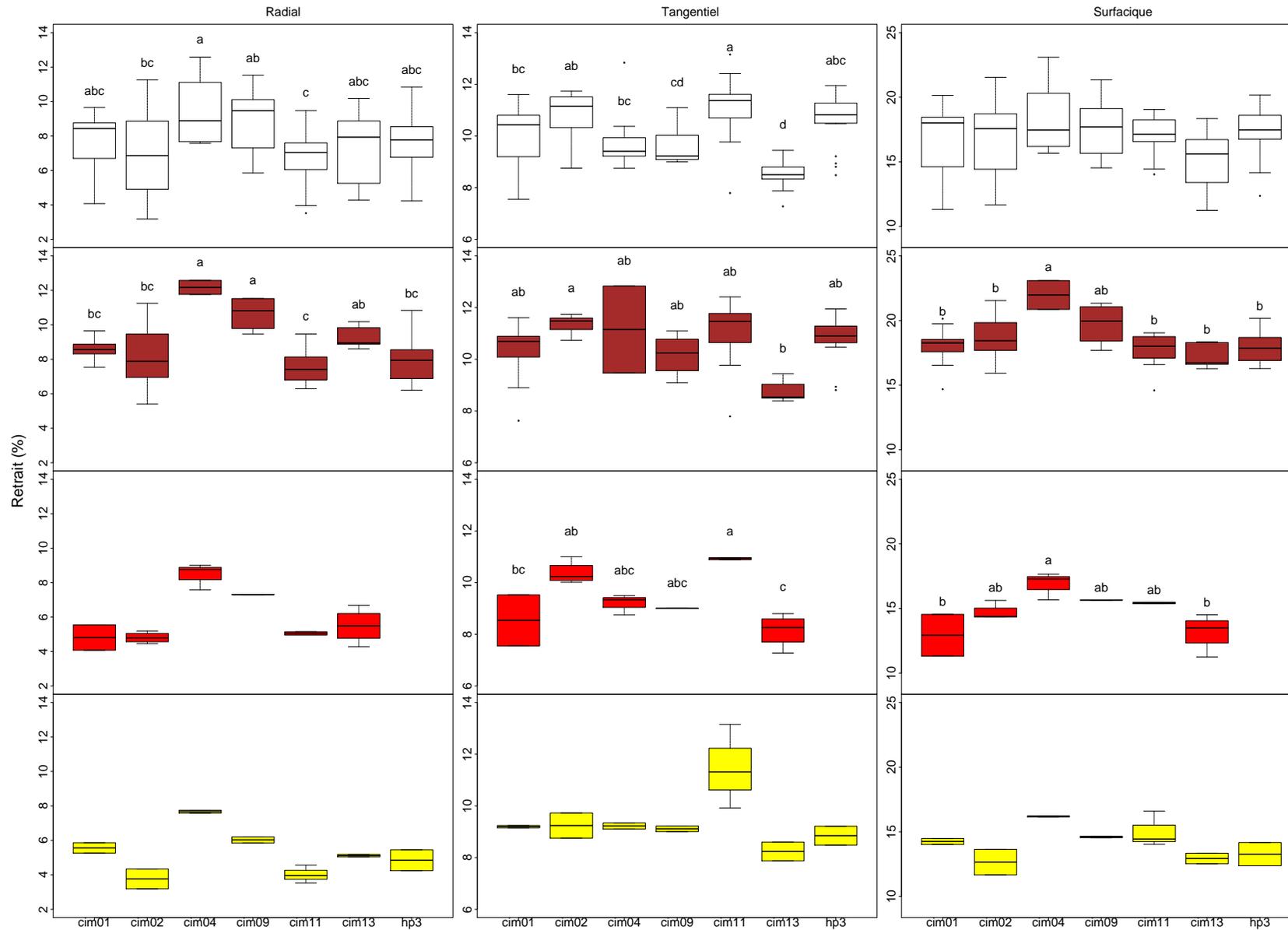


Figure 30 : Variations inter-individuelles du retrait en fonction des différents types de bois. Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif.

5. Durabilité naturelle

a. Durabilité naturelle et type de bois

La durabilité naturelle des éprouvettes varie clairement en fonction du type de bois considéré. Avec une moyenne de perte de masse de 16.3%, les éprouvettes d'aubier clair sont les moins durables, alors que les éprouvettes de duramen sont les plus durables (4.35%). Il est intéressant de noter que les éprouvettes d'aubier coloré sont significativement plus durables (13.5%) que les éprouvettes d'aubier clair. Les éprouvettes mixtes (aubier-duramen) occupent une position intermédiaire (8.1%). Il convient de rappeler que ces données de durabilité ne sont valables que pour le type d'essai court que nous avons utilisé.

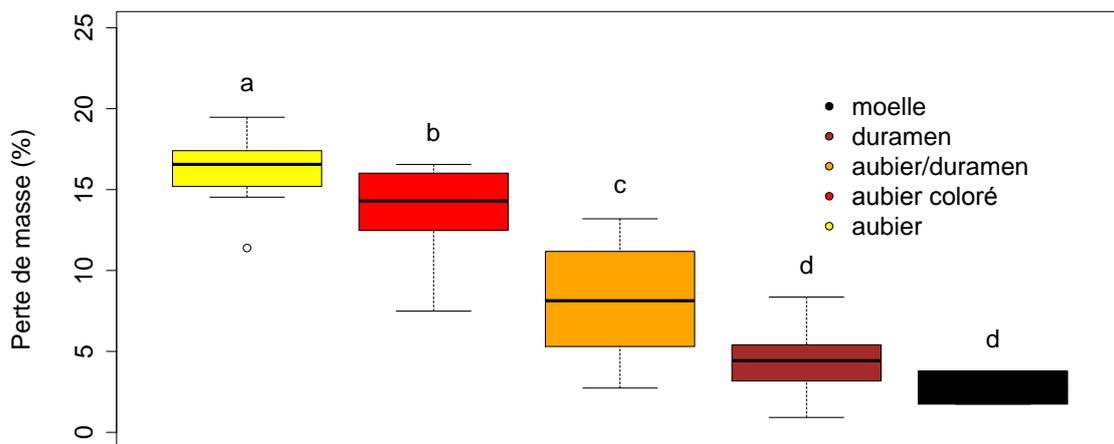


Figure 31 : Variations de la perte de masse en fonction du type de bois.

Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 60.9$, ddl = 4, $p < 0.001$).

b. Profil radial de la durabilité naturelle

La perte de masse est forte en périphérie du tronc (i.e. dans l'aubier) et faible au centre du tronc (i.e. dans le duramen) (Figure 32). Au sein du duramen, depuis la moelle vers la périphérie, on dénote une légère diminution de la perte de masse dans les 10 premiers centimètres suivie d'une augmentation. Depuis la moelle vers la périphérie, le duramen est peu durable, puis un peu plus durable, et peu durable aux abords de la zone de transition aubier-duramen. Cependant, malgré de légères variations dans le duramen en fonction de la position radiale, la durabilité du duramen reste relativement stable chez certains arbres (Cim13, Cim09). On constate également une diminution graduelle de la durabilité depuis la zone de transition aubier-duramen vers l'écorce, avec des éprouvettes d'aubier coloré relativement plus durables que les éprouvettes d'aubier clair, justifiant la différence significative de perte de masse observée entre ces deux tissus (Figure 31).

c. Variations inter-individuelle de la durabilité naturelle

Pour l'aubier coloré et l'aubier clair, il n'existe aucune différence significative de durabilité naturelle entre les individus échantillonnés (test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6.79$, ddl = 6, $p.v = 0.3$ et $\chi^2 = 2.97$, ddl = 5, $p.v = 0.7$). Par contre, il existe des différences significatives de durabilité naturelle pour le duramen entre individus (test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 20.94$, ddl = 5, $p.v < 0.001$) (Figure 33). Les arbres Cim02 et Cim09 sont significativement moins durables que l'arbre HP3, les autres arbres formant un groupe à durabilité naturelle intermédiaire.

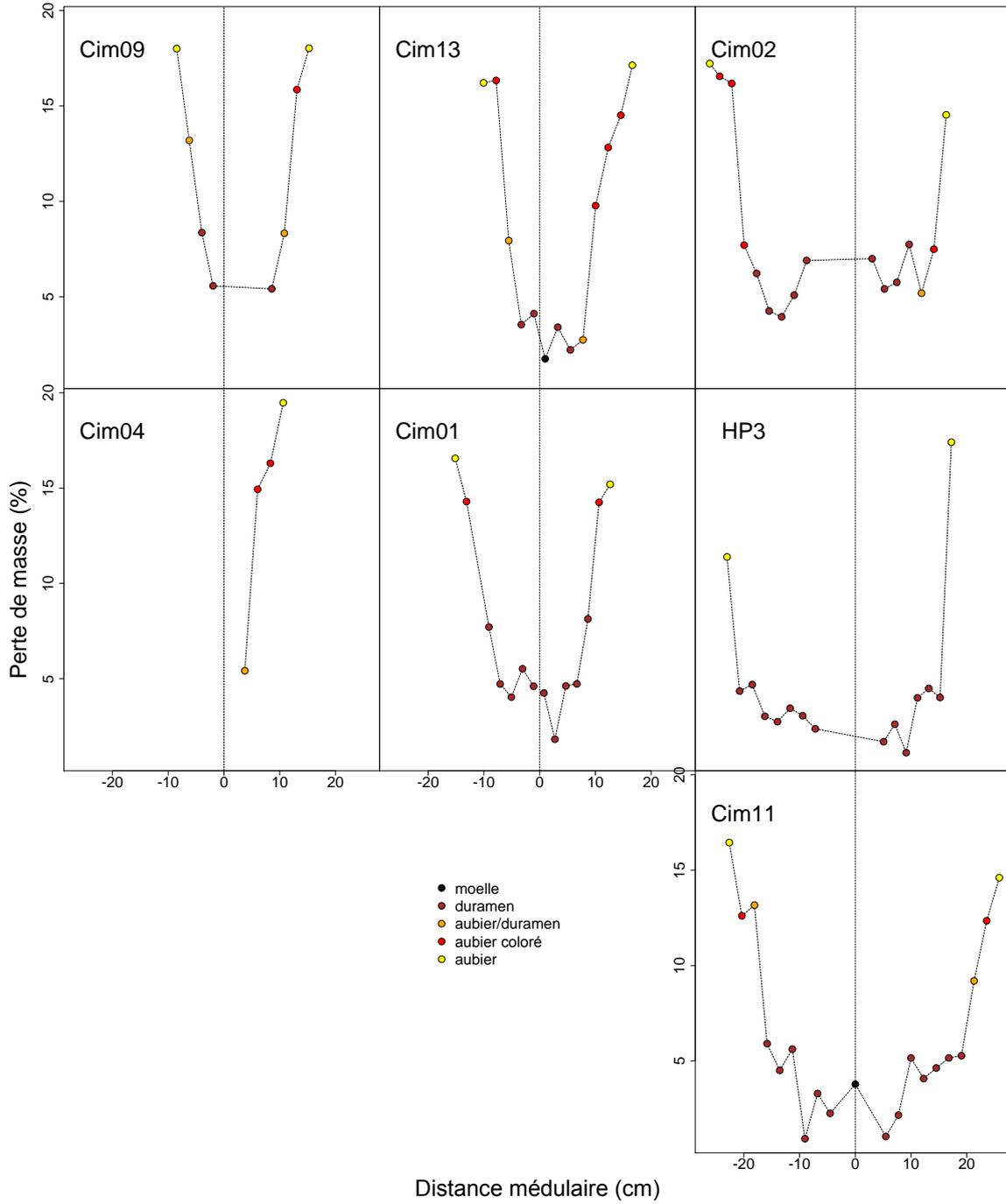


Figure 32 : Le profil radial de perte de masse.

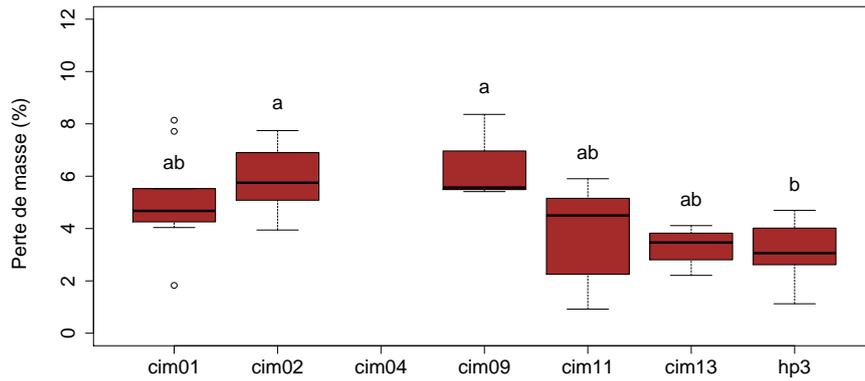


Figure 33 : Variations inter-individuelles de la perte de masse (%) du duramen.

6. Corrélation entre les propriétés mesurées

La Table 9 présente les corrélations entre les propriétés énoncées précédemment des échantillons des 3 types de bois séparément. La position radiale est positivement corrélée à l'ID et D12 dans le duramen mais négativement corrélée dans l'aubier clair. Quel que soit le type de bois, on observe une corrélation négative entre la position radiale et R_{rad} et une corrélation négative avec l'anisotropie. R_{tan} est négativement relié à la position radiale dans le duramen et l'aubier coloré seulement. On ne détecte aucune corrélation entre la position radiale et R_{RT} quel que soit le type de bois. L'ID n'est pas corrélée à R_{RT} alors que R_{rad} est positivement relié à ID dans l'aubier et négativement dans le duramen. Logiquement, R_{tan} et R_{rad} ont des effets inverses sur le coefficient d'anisotropie (Ani) néanmoins, la significativité de l'effet de R_{tan} s'estompe dans l'aubier.

La perte de masse est corrélée à R_{RT} et R_{tan} dans le duramen seulement.

On observe également une corrélation négative entre la perte de masse et le module d'élasticité spécifique (E/ρ). Le lien entre E/ρ et la perte de masse n'étant pas attendue, la relation entre ces deux variables a été vérifiée par analyse graphique et s'avère être due à l'effet de l'arbre Cim11, dont la contribution à l'échantillonnage est importante, pour lequel le profil de perte de masse le long du rayon est l'inverse du profil de E/ρ .

Des modèles linéaires montrent que R_{rad} est significativement expliqué par la position radiale et l'ID uniquement pour les arbres Cim02 ($p-v. < 0.001$, $R^2 = 0.8$, $R^2 = 0.88$) et HP3 ($p-v. < 0.01$, $R^2 = 0.4$, $R^2 = 0.43$). R_{tan} est significativement expliquée par la position radiale et l'ID uniquement pour les arbres Cim01 ($p-v. < 0.05$, $R^2 = 0.4$, $R^2 = 0.58$) et Cim11 ($p-v. < 0.01$, $R^2 = 0.66$, $R^2 = 0.42$). Les corrélations négatives entre R_{rad} et position radiale et ID et positives entre R_{tan} et position radiale et ID (Table 9) sont attribuées aux effets des 4 arbres mentionnés précédemment.

Table 9 : Matrice des corrélations de Spearman des traits mesurés, prenant en compte séparément les éprouvettes de duramen, d'aubier coloré et d'aubier clair.

Significativité *** <0.001, ** <0.01, * <0.05, . <0.1. E/ρ : module d'élasticité spécifique ; E, module d'élasticité ; ID, infradensité ; D12, densité à 12%, R_{rad}, retrait radial ; R_{tan}, retrait tangentiel ; R_{RT}, retrait surfacique ; Ani, coefficient d'anisotropie ; PSF_{RT}, point de saturation des fibres estimé sur retrait surfacique ; Pos, position radiale : pm, perte de masse.

E/ρ	E	ID	D12	R _{rad}	R _{tan}	R _{lon}	R _{RT}	Ani	PSF _{RT}	Pos	
-0.42**	-0.36*	0.14	-0.06	0.02	0.31*	-0.09	0.29*	0.09	0.31.	0.24.	pm
	0.69***	-0.16	-0.02	0.00	-0.38**	0.18	-0.17	-0.14	-0.46***	-0.31*	E/ρ
		0.52***	0.66***	-0.16	-0.06	-0.01	-0.07	0.12	-0.64***	0.18	E
			0.90***	-0.31*	0.35**	-0.02	0.00	0.41**	-0.31*	0.60***	ID
				-0.16	0.26.	-0.14	0.13	0.24.	-0.39**	0.50***	D12
					-0.21	0.02.	0.70***	-0.92***	0.24.	-0.66***	R _{rad}
						-0.24	0.44***	0.52***	0.23.	0.48***	R _{tan}
							-0.17	-0.13	-0.10	-0.09	R _{lon}
								-0.41**	0.39**	-0.21	R _{RT}
									-0.15	0.76***	Ani
										-0.05	PSF _{RT}
DURAMEN											
-0.37	-0.31	0.15	0.47.	0.11	-0.32	0.12	-0.11	-0.21	0.04	-0.15	pm
	0.95***	-0.48.	-0.56*	0.20	-0.01	0.04	0.20	-0.18	0.03	0.03	E/ρ
		-0.26	-0.34	0.09	-0.23	0.10	0.04	-0.23	-0.13	-0.02	E
			0.81***	-0.25	-0.46.	0.03	-0.46.	-0.11	-0.44.	-0.21	ID
				-0.14	-0.53*	0.23	-0.36	-0.19	-0.30	-0.21	D12
					-0.10	0.34	0.75***	-0.81***	0.50*	-0.79***	R _{rad}
						-0.56*	0.41	0.61*	0.42.	0.55*	R _{tan}
							0.11	-0.47.	0.03	-0.45	R _{lon}
								-0.42.	0.86***	-0.34	R _{RT}
									-0.22	0.90***	Ani
										-0.12	PSF _{RT}
AUBIER COL											
0.09	0.20	0.29	0.03	0.70**	-0.17	0.33	0.42	-0.63*	-0.19	-0.34	pm
	0.92***	0.16	-0.02	-0.09	-0.40	-0.08	-0.19	-0.05	-0.51.	-0.03	E/ρ
		0.45.	0.34	0.18	-0.42	-0.03	-0.07	-0.29	-0.57*	-0.31	E
			0.79***	0.50.	-0.25	0.15	0.12	-0.57*	-0.57*	-0.70**	ID
				0.59*	-0.21	0.15	0.17	-0.59*	-0.30	-0.75**	D12
					-0.16	0.45	0.55*	-0.91***	0.03	-0.80***	R _{rad}
						-0.18	0.54*	0.47.	0.60*	0.17	R _{tan}
							0.06	-0.59*	0.01	-0.36	R _{lon}
								-0.31	0.59*	-0.31	R _{RT}
									0.14	0.82***	Ani
										0.18	PSF _{RT}
AUBIER											

a. Lien entre retrait et perte masse

De l'aubier vers le duramen, le retrait augmente, suggérant une forte implication de la présence d'extraits dans l'augmentation du retrait. La perte de masse est plus faible dans le duramen grâce à la présence d'extraits. Si l'on considère la perte de masse du duramen inversement proportionnelle à la quantité d'extraits, on s'attend alors à observer un effet de la quantité d'extrait du duramen sur le retrait et donc, une relation négative entre le retrait et la perte de masse. Cependant, on observe une relation positive entre la perte de masse et R_{tan} et R_{RT} (Table 9). Cette relation est vérifiée par le lien entre la perte de masse moyenne du duramen de l'individu en fonction de son R_{RT} moyen (p-v. <0.01, $R^2=0.72$), qui est cependant absent pour les autres types de retraits. Dans le duramen, plus l'arbre présente une perte de masse importante, plus son retrait surfacique est important.

b. Corrélation entre les caractéristiques des arbres et les propriétés du bois

Table 10 : Corrélations de Spearman entre les traits du bois et les caractéristiques des arbres.

Inter., intercept ; μID_c , moyenne IDc ; μID , moyenne ID ; μID_{top} , moyenne ID du haut de l'arbre ; R_{rad} , R_{tan} , R_{RT} , retrait radial, tangentiel et surfacique ; DBH/DUF, ratio DBH et diamètre sous-fourche ; SWt, épaisseur d'aubier ; HWd, diamètre de duramen ; H/D, ratio hauteur-diamètre ; H, hauteur ; Ht, hauteur du tronc ; Hc, hauteur de la couronne ; VolC, VolT, volumes des tiges de la couronne et du tronc ; nARB, nLRB et nDRB, nombre de branches réitérées totales, vivantes et mortes ; pDRB, proportions de branches mortes. (Significativité: '***' <0.001, '**' <0.01, '*' <0.05 et '.' <0.1)

Infradensité					Retrait							Perte de masse		E/ρ		
Gradient Radial		Moyennes			Duramen			Aubier			Anisotropie		Duramen	Aubier		
Inter.	Pente	μID_c	μID	μID_{top}	R_{rad}	R_{tan}	R_{RT}	R_{rad}	R_{tan}	R_{RT}	Aub	Dur				
-0.06	-0.45	0.30	0.37	0.61.	-0.90**	0.77*	-0.66.	0.79*	0.55	-0.34	0.83*	0.95**	-0.49	-0.88**	0.31	DBH
-0.27	0.51	-0.31	-0.30	-0.38	0.73.	-0.40	0.71.	0.74.	-0.02	0.68.	-0.45	-0.57	-0.26	0.69.	-0.97***	DBH/DUF
-0.50	0.16	-0.33	-0.32	-0.07	-0.13	0.00	-0.17	-0.29	0.53	0.13	0.53	0.14	-0.09	0.07	-0.46	SWt
0.03	-0.54	0.35	0.40	0.64.	-0.95**	0.77*	-0.74.	0.87*	0.46	-0.47	0.82*	0.96***	-0.46	-0.93**	0.57	DUF
0.08	-0.55	0.43	0.50	0.69*	-0.87*	0.78*	-0.63	0.72.	0.42	-0.36	0.69.	0.92**	-0.48	-0.91**	0.43	HWd
0.10	0.34	-0.46	-0.50	-0.71*	0.89**	-0.90**	0.57	0.78*	-0.48	0.37	-0.78*	0.98***	0.23	0.88**	-0.42	H/D
-0.05	-0.44	0.15	0.20	0.27	-0.82*	0.40	-0.81*	0.75.	0.43	-0.38	0.74.	0.75.	-0.77.	-0.79*	0.15	H
-0.14	-0.16	0.23	0.29	0.32	-0.31	0.33	-0.19	-0.14	0.41	0.18	0.34	0.42	-0.56	-0.35	-0.49	Ht
0.16	-0.50	-0.12	-0.12	-0.06	-0.55	0.06	-0.69.	0.68.	-0.01	-0.65	0.43	0.34	-0.24	-0.48	0.77*	Hc
-0.16	-0.39	0.20	0.27	0.68*	-0.84*	0.80*	-0.57	0.83*	0.44	-0.45	0.82*	0.93**	-0.33	-0.82*	0.42	VolC
0.03	-0.51	0.30	0.38	0.67*	-0.83*	0.79*	-0.56	0.70.	0.58	-0.23	0.77*	0.92***	-0.46	-0.83*	0.29	VolT
-0.10	-0.37	0.38	0.44	0.72*	-0.88**	0.86*	-0.59	0.77*	0.50	-0.35	0.79*	0.97***	-0.28	-0.86*	0.30	nARB
-0.44	-0.09	0.05	0.10	0.54	-0.76*	0.75.	-0.50	0.84*	0.58	-0.36	0.93**	0.86*	-0.05	-0.63	0.13	nLRB
0.20	-0.50	0.64.	0.70*	0.76*	-0.78*	0.75*	-0.52	-0.53	0.29	-0.29	0.47	0.82*	-0.32	-0.85*	0.35	pDRB
0.17	-0.53	0.57.	0.64.	0.76*	-0.81*	0.78*	-0.54	-0.58	0.36	-0.28	0.55	0.86*	-0.37	-0.87*	0.36	nDRB

L'infradensité (ID) et ses différentes variables corrént relativement peu avec les traits structuraux des arbres. On observe cependant une corrélation positive entre la moyenne de l'ID et le nombre et la proportion de branches mortes (pDRB et nDRB). La moyenne de l'ID au sommet de l'arbre (μID_{top}) est corrélée positivement aux traits eux-mêmes positivement (DBH, HWd, VolC, VolT, ...) et négativement (H/D) corrélés à la taille de l'arbre. De la même

manière, R_{rad} dans le duramen comme dans l'aubier est négativement corrélé à la taille des arbres (DBH, DUF, VolC, VolT), alors que R_{tan} dans le duramen est positivement corrélé à la taille de l'arbre. L'anisotropie est également plus forte pour les grands arbres. La perte de masse du duramen ne corrèle pas avec les traits structuraux, alors que la perte de masse de l'aubier est négativement corrélée à la taille des arbres, suggérant que les gros arbres présentent un aubier plus durable que les petits. Le module d'élasticité spécifique moyen (E/ρ) corrèle positivement avec la hauteur de la couronne et négativement avec le ratio DBH/DUF. Les forts ratios DBH/DUF décrivent de jeunes arbres avec un tronc très conique. L'arbre Cim04 présente un ratio très fort et une couronne longue mais également E/ρ moyen très faible contrairement aux autres arbres (Annexe 3). La corrélation observée peut être attribuée à l'effet de cet arbre.

IV. Discussion

1. La variation ontogénique de l'infradensité dans les différentes dimensions de l'arbre

L'analyse des mesures d'infradensité (ID) dans les arbres échantillonnés révèle une forte variabilité expliquée tant à l'échelle inter-individuelle (22.2 %) qu'à l'échelle intra-individuelle (22.9% expliquée par la hauteur et 53.3% expliquée par la variation le long du rayon). La dimension radiale (i.e. de la moelle vers l'écorce) est donc porteuse de la plus grande part de variabilité chez l'Angélique. Le gradient observé est plus fort à la base de l'arbre, incluant du bois formé par l'arbre très jeune jusqu'au bois formé récemment. Ce gradient radial à la base est en quelque sorte un récit de l'ontogénèse de l'arbre au travers de son bois ; L'ID mise en place dans les parties jeunes des tiges de la couronne est souvent plus dense et est également contemporain du bois mis en place au centre du tronc. Cette considération illustre un gradient ontogénique d'ID longitudinal dans l'arbre, porteur de moins de variabilité que le gradient radial, mais qui demeure tout de même non négligeable (22.9%). La discussion portera dans un premier temps sur le gradient radial observé à la base des arbres.

a. Le gradient radial : variabilité de forme et implications fonctionnelles

La caractéristique commune de tous les arbres échantillonnés est l'augmentation d'ID depuis la moelle vers l'écorce. Ce type de variation d'ID est généralement considéré comme une caractéristique de plantes pionnières ou héliophiles (Wiemann & Williamson, 1988 ; Wiemann & Williamson, 1989a; Wiemann & Williamson, 1989b) et interprété comme une adaptation à un mode de croissance favorisant dans un premier temps une croissance en hauteur importante à défaut d'un bois dense, puis favorisant dans un second temps la rigidification et la pérennisation de la structure arborescente par la mise en place d'un bois plus dense à défaut d'une croissance en hauteur plus faible. Les variations radiales d'ID, extrêmes chez les pionniers (Wiemann & Williamson, 1988), peuvent donc être également importantes chez des plantes hémi-tolérantes comme l'Angélique, confirmant les résultats de (Nock *et al.*, 2009). L'hémi-tolérance de l'Angélique (Forget, 1988) se traduit par la capacité à croître rapidement en réponse à une luminosité importante ou plus lentement en réponse à une luminosité plus faible. Cette plasticité de stratégie vis-à-vis de la lumière peut potentiellement expliquer la diversité de patron de variations d'ID rencontrées à la base du

tronc. L'effort de modélisation à l'échelle individuelle a permis l'établissement de 3 patrons de variations radiales d'ID : linéaire, convexe ou concave. Le profil linéaire, le plus courant, suggère une augmentation proportionnelle de l'ID par unité de distance à la moelle quelle que soit la position radiale considérée. Les patrons convexes et concaves se distinguent par la présence de 2 phases d'augmentation de l'ID le long du rayon. Le patron convexe suggère une première phase au cours de laquelle, l'ID reste faible et varie peu suivie d'une phase de forte augmentation. Ce type de profil a été observé chez *Schizolobium parahyba* (Williamson *et al.*, 2012), une essence héliophile, et est considéré comme l'adaptation à la distinction bien marquée d'une première phase de croissance du tronc très rapide (monopodiale chez *Schizolobium*) avec très peu d'investissement dans la ramification, suivie d'une phase de mise en place de la couronne accompagnée par une augmentation rapide de l'ID le long du rayon. Le patron concave suggère une stratégie de croissance différente, avec une première phase au cours de laquelle l'ID augmente très rapidement à mesure que l'on s'éloigne de la moelle suivie d'une seconde phase au cours de laquelle l'augmentation est beaucoup plus faible suggérant l'atteinte d'une ID quasi-stable le long du rayon. De nombreux travaux ont montré que pour une même espèce, la valeur d'ID atteinte sous écorce est proportionnelle à l'âge de la plante (Rueda & Williamson, 1992; De Castro *et al.*, 1993 ; Williamson & Wiemann, 2010b). De ce fait, deux arbres de la même espèce et du même âge mais de taille différentes présenteront la même ID sous écorce, seules les pentes décrivant la relation entre l'ID et la position sur le rayon de bois seront différentes (Williamson & Wiemann, 2010b). On peut alors émettre une hypothèse quant au lien entre la forme du profil radial d'ID et le dynamisme de la plante, lui-même influencé par les conditions lumineuses de croissance. Pour simplifier le propos, prenons l'exemple de 3 Angéliques ayant le même âge, la même taille mais présentant 3 profils radiaux d'ID distincts (convexe, linéaire et concave) (Figure 34).

L'Angélique A est exposée à une forte luminosité lui permettant une forte croissance en hauteur pendant plusieurs années. La prise de hauteur est synonyme d'un risque accru face au flambement (i.e. perte d'autoportance de la tige), et sera contrecarré par la mise en place de cernes plus épais, dans les premières années de la vie de la plante. Une fois une hauteur suffisante atteinte, la couronne se développera, la densité sous écorce augmentera avec l'âge de la plante et les cernes mis en place seront moins épais au profit du développement de la couronne. Ce type de développement engendrera un profil convexe.

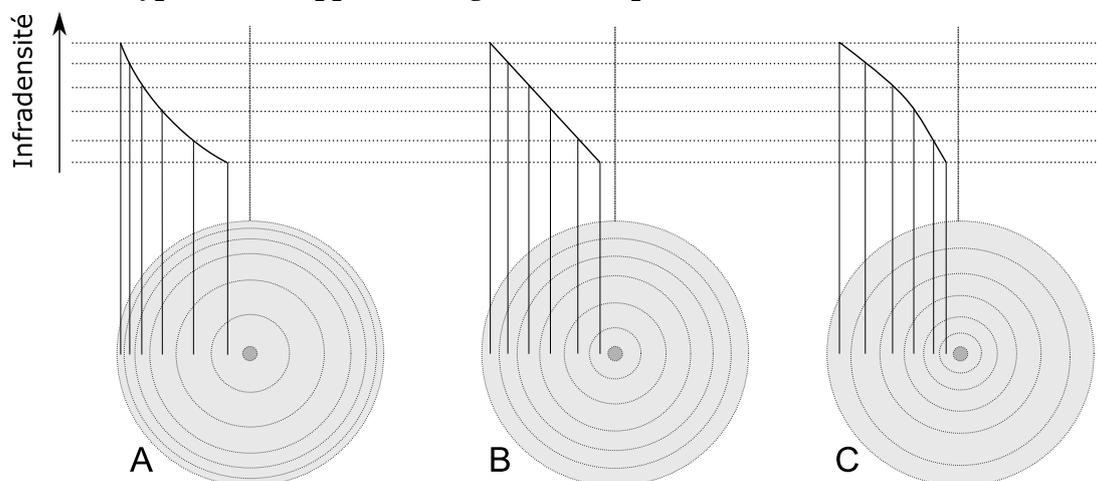


Figure 34 : Lien potentiel entre conditions de croissance et type de profil radial d'ID chez l'Angélique.

L'Angélique B est exposée à une luminosité intermédiaire, ne permettant pas une croissance en hauteur si rapide que l'Angélique A, mais tout de même assez importante. La plante poussera en hauteur de manière modérée et graduelle résultant dans une constance ou une augmentation faible de l'épaisseur de cerne. Ce type de développement résultera dans un profil linéaire.

L'Angélique C est exposée à une luminosité très faible, permettant seulement une croissance en hauteur très lente résultant dans la mise en place de cerne très fins, durant les premières années. Après une croissance en hauteur pénible les premières années, l'arbre bénéficiera de la chute d'un arbre voisin ou aura atteint une luminosité assez importante lui permettant d'initier la mise en place de sa couronne. Cette libération plus tardive que celle des Angéliques A et B, induit une ID atteinte au moment de la réitération plus importante. Pour répondre aux besoins mécaniques induits par le développement de la couronne, l'arbre mettra alors en place des cernes plus épais et atteindra les diamètres des Angéliques A et B. Ce type de développement résultera dans un profil concave.

Les 3 exemples présentés peuvent partiellement répondre à la diversité des profils d'ID rencontrés chez l'Angélique, et représentent une hypothèse plausible expliquant le lien entre types de profils d'ID et condition de croissance au sein d'une même espèce présentant une plasticité importante de tempérament vis-à-vis de la lumière.

Malheureusement, la lecture des cernes chez l'Angélique reste relativement complexe due à leur petite taille et à la difficulté d'identifier leurs limites spécialement à cœur (Détienne & Barbier, 1988). Cette hypothèse mériterait d'être vérifiée chez une essence à croissance rapide, présentant une importante diversité de profils, ainsi que des cernes épais et bien marqués.

b. Le gradient vertical

Dans le tronc, quelle que soit la taille de l'arbre, on observe une diminution de l'ID moyenne avec la hauteur alors qu'à cœur elle ne varie pas (Figure 35). Cette observation vient contrecarrer le patron observé chez *Ochroma pyramidale* (Rueda & Williamson, 1992), chez qui il a été observé une augmentation de l'ID à cœur avec la hauteur. Chez *Ochroma*, la densité sous-écorce est également plus faible en bas du tronc, le patron inverse est observé chez l'Angélique (Figure 35).

Dans la couronne au contraire, l'ID augmente avec la hauteur chez les grands arbres. Ce patron ne s'exprime pas chez les arbres plus petits, dans lesquels l'ID reste stable dans la couronne. Cette différence pourrait alors s'expliquer par un effet lié au petit diamètre des branches de la couronne des petits arbres. Ces résultats ne sont pas en accord avec le 'time constant model' qui stipule que le bois mis en place au même moment présente la même ID quelle que soit la position dans l'arbre.

La variation verticale, même si elle est plus faible que la variation radiale, explique plus de 20% de la variance de l'ID au sein de tous les arbres échantillonnés et représente donc une source d'imprécision potentielle dans les méthodes actuelles d'estimation de biomasse.

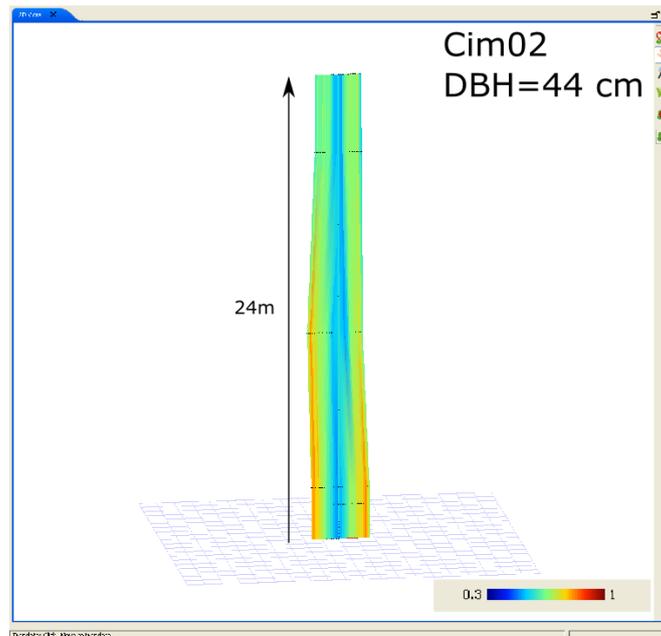


Figure 35 : Représentation de l'infradensité dans le tronc d'un arbre prélevé avec le logiciel Xplo (Griffon & de Coligny, 2014).

La méthode consiste en une interpolation linéaire entre plusieurs profils radiaux de référence.

c. La prise en compte de l'ID corrigée.

L'effort de prise en compte de l'ID corrigée révèle que (1) l'accumulation de métabolites dans le duramen n'a pas de conséquences sur l'allure du profil radial d'ID et que chez l'Angélique le duramen ne présente pas une ID plus forte que l'aubier, ce qui est généralement accepté. Le gain en masse d'un volume de bois donné par l'accumulation de métabolites n'est donc pas suffisant pour masquer la forte variation d'ID observée sur le rayon.

La prise en compte de l'ID révèle également (2) que l'aubier est très chargé en composés secondaires impactant l'ID et permet de comprendre la différence d'ID observée entre l'aubier situé en périphérie de la section, (i.e. très proches de l'écorce), et l'aubier plus profond. En effet, la limite de ces deux zones d'aubier se distingue par une chute abrupte d'ID dans la zone très proche de l'écorce. De manière générale, l'extrapolation du patron de variation radiale d'ID corrigée dans la zone sous écorce coïncide bien avec l'ID non-corrigée de cette zone. Il semble peu probable que cette zone correspondent à un bois dont la maturation est inachevée puisqu'elle peut mesurer plusieurs cm d'épaisseur et donc contenir plusieurs cernes formés de bois mature. On peut donc en déduire que cette zone d'aubier ne contient pas ou très peu d'extractibles. Il serait intéressant de comprendre pourquoi l'accumulation d'extraits de l'aubier ne commence pas directement dans les cernes les plus contemporains. Une hypothèse intéressante serait que cette zone soit dédiée à la conduction des sèves brutes et qu'au moment de la perte de fonctionnalité des vaisseaux, l'aubier commence à se charger en composés secondaires. Ces composés peuvent être des précurseurs des métabolites qui imprégneront plus tard les parois cellulaires pour former le duramen ou encore des composés secondaires participant à la défense active de l'aubier. Ils peuvent également rentrer dans la composition de gommés et être responsables du remplissage et de la protection des vaisseaux qui ne sont plus fonctionnels (Chattaway, 1949; Saitoh *et al.*, 1993).

Si cette hypothèse était confirmée, la variation d'ID dans la zone proche de l'écorce pourrait être utilisée comme un indicateur de la zone d'aubier effective dans la fonction hydraulique.

L'accumulation de composés secondaires dans l'aubier suggère une duraminisation de type II ('Juglans-type'), que l'on oppose au type I ('Robinia-type') pour lequel, l'aubier est exempt d'extractibles. Le type II est peu fréquent (Magel, 2000 ; Kampe & Magel, 2013) et n'a été observé que chez des espèces de zone tempérée. L'Angélique et le Teck (Niamké *et al.*, 2011) pourraient être les deux seules espèces tropicales actuellement connues pour une formation de bois de cœur de type II.

2. Le retrait dimensionnel du bois au séchage

a. Les effets de la duraminisation sur le retrait dimensionnel

Un résultat fort de ce chapitre réside dans la différence importante de retrait au séchage entre l'aubier et le duramen. Chez l'Angélique, le retrait est plus important dans le duramen que dans l'aubier. Le fort retrait du duramen est attribué à l'effet des extractibles. Ce résultat est appuyé par la valeur du retrait observé dans l'aubier coloré qui est intermédiaire à celui de l'aubier clair et du duramen, même si la différence de retrait entre l'aubier clair et l'aubier coloré n'est pas significative. L'accumulation de composés secondaires dans l'aubier profond pourrait avoir un effet positif sur le retrait. Ce résultat contraste avec les résultats de J. Bossu (Bossu, 2015) au sujet de la Bagasse (*Bagassa guianensis*, Moraceae) et chez qui, le duramen présente un retrait plus faible que l'aubier. La différence de comportement au séchage observée entre le duramen de l'Angélique et de la Bagasse réside sans doute dans la nature chimique des extractibles. Alors que chez la Bagasse, le Point de Saturation des Fibres (PSF) du duramen est plus faible que celui de l'aubier, celui de l'Angélique est plus élevé dans le duramen que dans l'aubier. On imagine donc que les extraits de l'Angélique ont un effet antagoniste à ceux de la Bagasse sur le retrait, expliqué par une différence d'affinité entre les extraits et l'eau. Les extraits seraient hydrophiles chez l'Angélique et serait responsable de l'augmentation du PSF par une augmentation des sites de liaisons entre la paroi et l'eau. Chez la Bagasse, les extraits seraient hydrophobes et diminueraient par conséquent les sites de liaisons de l'eau et le PSF.

La présence des extraits augmente le retrait dans le duramen, mais quel est l'effet quantitatif de ces extraits sur le retrait ? Il paraît logique que la perte de masse (i.e. l'opposé de la durabilité naturelle) soit négativement liée à la quantité d'extraits à l'échelle intraspécifique. On s'attend donc à ce que les éprouvettes de bois où les arbres présentant un duramen très durable, présentent également un retrait très important en réponse à une forte teneur en extractibles. Étonnamment, on observe une relation positive entre la perte de masse moyenne et le retrait surfacique (R_{RT}) moyen de l'individu. Cette relation est également observée concernant R_{RT} ainsi que le retrait tangentiel (R_{tan}) à l'échelle du jeu de données complet. Ce résultat contre-intuitif peut être expliqué par des effets de complexation entre les extraits du duramen lorsque présents en grande quantité. La forte quantité d'extraits augmenterait les liaisons entre les extraits eux-mêmes, diminuant ainsi les sites de liaisons des extraits à l'eau, réduisant le retrait. Cette hypothèse est renforcée par la significativité marginale de la corrélation positive observée entre le PSF_{RT} et la perte de masse des échantillons de duramen (Table 9).

b. L'anisotropie du retrait

Nous avons également constaté une augmentation de l'anisotropie du retrait en fonction de la position radiale, résultant d'un aubier plus anisotrope que le duramen. L'effet des extraits sur le retrait dimensionnel présenté précédemment interroge sur l'implication des extraits dans la valeur de l'anisotropie. Les extraits, de par leur présence, pourraient-ils augmenter ou diminuer le retrait préférentiellement dans une ou dans deux dimensions simultanément ? Il paraît peu probable que les extraits aient un effet sur l'anisotropie car cela suggérerait une imprégnation préférentielle des parois des fibres dans le plan tangentiel ou radial. On favorisera alors une hypothèse expliquant la modification de la « géométrie anatomique » au cours de l'ontogénèse appuyé par le fait que les plus gros arbres présentent la plus forte anisotropie du retrait et que cette dernière est fortement positivement corrélée à la position radiale au sein de chaque type de bois.

De par sa construction mathématique l'anisotropie (i.e. R_{tan}/R_{rad}) est négativement corrélée au retrait radial (R_{rad}) et positivement au retrait tangentiel (R_{tan}). Néanmoins, sans considération du sens de la relation, les corrélations effectuées dans ce chapitre montrent que, quel que soit le type de bois considéré, R_{rad} est plus fortement corrélé à l'anisotropie que R_{tan} (i.e. valeur absolue du coefficient de corrélation plus forte). Cette différence s'explique facilement par le fait que la valeur de R_{rad} évolue plus fortement le long du rayon que R_{tan} . R_{rad} est négativement corrélé à la position radiale quel que soit le type de bois. La relation positive entre R_{tan} et la position radiale, est considérée comme le résultat de l'effet de deux arbres ($Cim01$, $Cim11$), chez lesquels R_{tan} augmente de la moelle vers l'extérieur dans le duramen. Néanmoins, cette relation peut également être attribuée à la relation positive existant entre la densité et le retrait (Stamm, 1935; 1952), qui n'est cependant pas vérifiée pour R_{rad} .

La diminution de R_{rad} peut cependant s'expliquer par des variations de caractères anatomiques, et plus précisément par la disposition et les proportions des différents tissus qui composent le bois.

Lorsque l'on compare la disposition des tissus en coupe transversale le long du rayon d'un même arbre, on observe un changement dans la disposition des bandes tangentielles de parenchyme (Figure 36). A mesure que l'on s'éloigne de la moelle, les bandes de parenchyme sont de plus en plus sinueuses et de moins en moins parallèles entre elles, résultant dans la perte graduelle de l'organisation régulière alternant bandes de fibres et bandes de parenchyme. Qui plus est, la quantité de parenchyme pour une surface donnée paraît plus importante en périphérie de la section. Une organisation plus diffuse du tissu parenchymateux pourrait être à l'origine de phénomènes de compensation du retrait dans le plan radial, engendrant une anisotropie plus forte en périphérie de la section de bois étant donné la faible variation du retrait tangentiel.

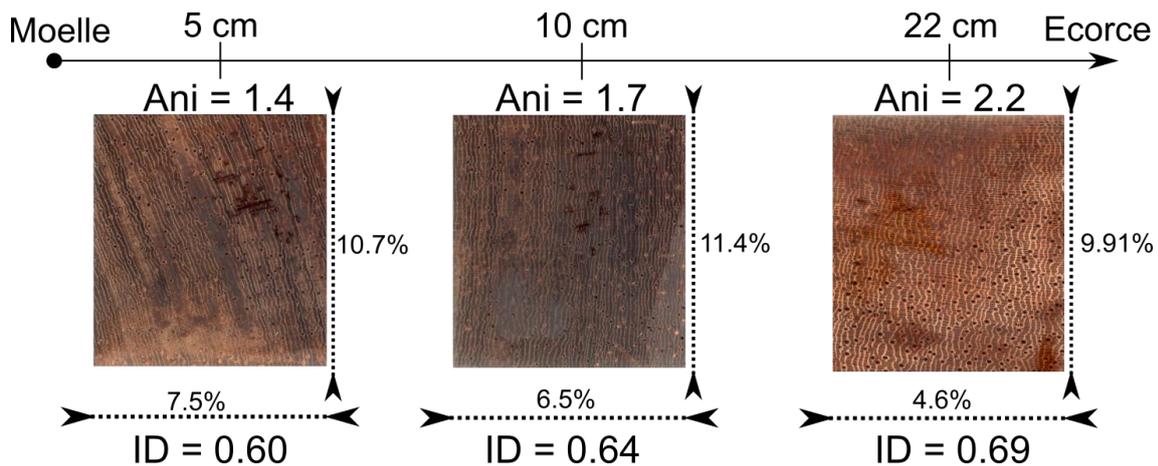


Figure 36 : Surface transversale de 3 éprouvettes de retrait.

Les sections mesure 2X2cm. La position radiale et l'orientation par rapport à la moelle ainsi que les valeurs d'ID, d'anisotropie et des deux retraits transverses sont mentionnés.

c. Cinétique du retrait : implications sur l'usage

L'étude du retrait au cours du séchage révèle une cinétique bien différente en fonction de la dimension considérée. Alors que R_{tan} présente la même cinétique dans l'aubier comme dans le duramen, R_{rad} présente une cinétique plus rapide dans le duramen que dans l'aubier. Le retrait tangentiel est donc catalysé par les effets des extractibles. Une différence essentielle réside également dans la différence de la forme de la relation entre l'humidité du bois et le retrait dimensionnel. R_{tan} est curviligne et suggère qu'une majeure partie du retrait s'opère pour des taux d'humidité du bois relativement élevés, alors que R_{rad} est linéaire suggérant un retrait proportionnel à l'humidité du bois quels que soit le moment de l'expérimentation.

Ces différences de cinétique entre R_{rad} et R_{tan} résultent dans une cinétique de retrait surfacique (R_{RT}) curvilinéaire dans l'aubier comme dans le duramen, cependant plus rapide dans le duramen (Figure 26).

La non-linéarité du retrait montre également que l'on aura tendance à surestimer le PSF (i.e. le taux d'humidité au-dessus duquel les dimensions du bois ne varient plus) s'il est estimé par des méthodes linéaires simples et sur la base du retrait radial ou du retrait surfacique. Néanmoins cette considération ne peut être appliquée à toutes les essences (par exemple, la cinétique du retrait chez la Bagasse est linéaire, quelle que soit la dimension considérée).

La comparaison du retrait (surfacique ou volumique) mesuré au cours de ce travail avec les données de la base de données du Cirad révèle une différence notable de 5% (18% dans ce travail contre 13% dans la base de données). La différence de méthode utilisée est sans doute à l'origine de cette différence. Au cours des essais du Cirad, le bois était d'abord stabilisé au cours d'un premier séchage non suivi (du bois vert au bois « sec » stabilisé). Après séchage, il était ensuite trempé jusqu'à obtention des dimensions maximales par gonflement (Figure 37). A partir de cet état saturé, le bois était stabilisé à 12%, puis amené vers un état anhydre. Ces essais de retrait étaient donc réalisés sur des échantillons réhydratés. Au cours de ce travail, en revanche, nous avons réalisé les essais de retrait sur des échantillons frais.

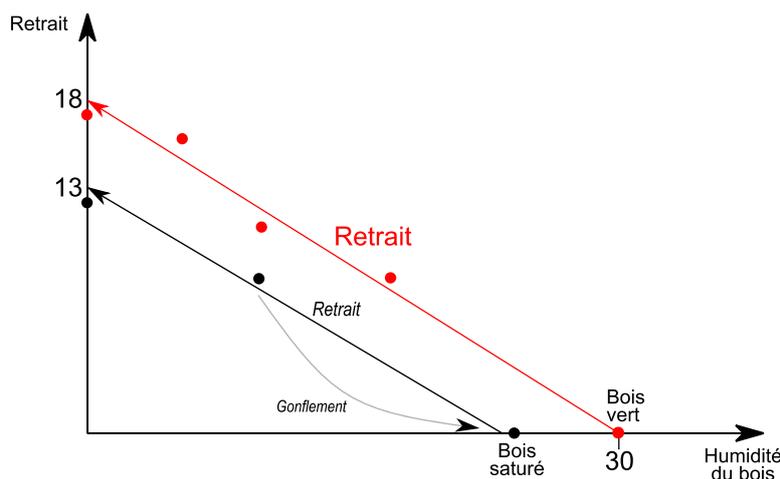


Figure 37 : Hystérèse du retrait au séchage.

Le retrait au premier séchage (rouge) serait la cause d'un retour à l'humidité au PSF plus faible après gonflement (noir).

La différence réside potentiellement dans l'existence d'une hystérèse suggérant que la première stabilisation après séchage a un effet irréversible sur la structure du bois, empêchant le bois de revenir dans un état d'humidité au PSF et de dimension similaire à celui du bois vert résultant dans une sous-estimation du retrait (Figure 37).

Dans l'industrie guyanaise du bois, celui-ci est récolté, puis scié encore « vert ». Les constructions sont montées alors que le bois n'est pas encore stabilisé. Cette manière de procéder est similaire à la méthode utilisée au cours de nos essais. Il en résultera donc un plus fort retrait du bois sur la structure, et les conséquences en terme de déformation des pièces et des structures peuvent être préjudiciables ; toutefois, ces conséquences mécaniques restent limitées étant donnée l'anisotropie relativement faible de l'Angélique (Fournier *et al.*, 2003).

d. Durabilité naturelle

Un des objectifs de ce volet était la mise en relation de la variabilité de la durabilité naturelle du duramen avec le stade de développement et les variations structurelles de la plante. Malheureusement, les résultats n'ont pas permis d'établir de telles relations. Les raisons potentielles sont diverses. Premièrement, il est possible que la variabilité de la durabilité naturelle du duramen trouve son origine dans des différences d'ordre génétique plutôt qu'ontogénique ou structurel. Les arbres échantillonnés, provenant de la même zone, appartiennent au même agrégat et peuvent être considérés comme potentiellement génétiquement semblables ; ils présenteraient alors une valeur de trait semblable. Cette hypothèse semble plausible au regard de la faible dispersion des graines, et de la tolérance à l'autofécondation chez cette espèce (Latouche-Hallé, 2004).

On constate chez les plus gros arbres que le duramen proche de la moelle présente une durabilité plus faible que le duramen plus extérieur, suggérant un vieillissement des extraits entraînant une diminution de la protection dans les parties anciennes du tronc. De ce point de vue, la durabilité du duramen mise en place au début de la vie de la plante ne peut être évaluée. On ne peut également pas écarter l'hypothèse d'une distribution variable des quantités d'extractible en fonction de la position radiale, résultant dans les profils observés.

Un résultat intéressant émerge au travers de la relation positive entre la durabilité de l'aubier et la taille de l'arbre. Chez les plus gros arbres, la durabilité plus forte de l'aubier peut être

attribuée à de plus faibles quantités d'amidon qui laissent présager d'une appétance plus faible de l'aubier des gros arbres dans le cadre d'un essai « champignon ».

On peut facilement faire un lien avec les résultats du premier chapitre qui suggèrent une diminution de la quantité de réserves dans l'aubier du tronc au profit d'une allocation préférentielle dans la couronne. Une meilleure durabilité naturelle peut néanmoins être aussi attribuée à l'effet de composés chimiques de défense, soit déjà présents dans l'aubier mais dont l'effet était masqué par la présence d'amidon, soit par une production plus importante à mesure que la plante vieillit.

V. Conclusion

La présence du gradient radial d'ID, observé chez des essences pionnières, s'observe également chez l'Angélique, une essence hémi-tolérante et confirme les observations faites chez des essences de forêt tropicale humide Thaïlandaise (Nock *et al.*, 2009). Cependant, une diversité de patron de variation s'observe dans la même espèce. Cette diversité est attribuée à la plasticité de l'espèce en réponse à son statut d'hémi-tolérante. La diversité de patron résulte probablement de différences de conditions de croissance, mais cela reste à approfondir. De ce fait, il est nécessaire de travailler à l'échelle individuelle, puisque la réponse individuelle à l'environnement conditionnera les variations des propriétés du bois.

Peu de relations ont été mises en évidence entre la structure de l'arbre et les propriétés du bois. Néanmoins, l'étude du retrait dimensionnel a montré la complexité des interactions entre la chimie, la structure du bois et la taille de l'arbre. Elle a également permis de proposer l'hypothèse d'une nature hydrophile des métabolites de l'Angélique. Ces métabolites semblent s'accumuler dans l'aubier profond des grands arbres lui conférant son aspect coloré et une meilleure durabilité naturelle.

Par ailleurs, la considération de l'ontogénie dans l'estimation de la durabilité a permis d'envisager (ou de confirmer) que la quantité de réserves de sucres dans l'aubier change au cours du développement, et se déplace vers la couronne au détriment du tronc. Il faudrait donc faire des essais de durabilité (ou des estimations par la méthode du Nirs) permettant la comparaison de l'aubier de la couronne et du tronc du même arbre et cela sur des arbres ayant des stades de développement différents.