



## MODULE FTH 2004

# Etude biomécanique des stratégies de croissance en hauteur de jeunes arbres héliophiles (*Goupia glabra* et *Cecropia obtusa*) de forêt tropicale humide Guyanaise

Paracou,  
Du 16 au 21 Septembre 2004

Sous la responsabilité de :  
Meriem FOURNIER, Isabelle JOZEFZON et Gaëlle JAOUEN

**Blanka SOUKUPOVA**  
**Matthieu JEANNESSON**  
**Corentin LEVESQUE**

## **REMERCIEMENTS**

Nous tenons à remercier Meriem Fournier pour sa patience et son aide lors des mesures, mais surtout au moment des calculs et de la rédaction.

Un grand merci également à Isabelle Jozefzoon qui nous a bien aidé pour la partie terrain dans la recherche des "Georges" et lors des mesures.

Merci à Gaëlle Jaouen pour ce merveilleux protocole et le sujet proposé.

Et enfin merci à Pascal Petronelli, Patrick Heuret, Chris Baraloto et toutes les autres personnes présentes sur le site de Paracou pendant cette semaine mémorable.

# SOMMAIRE

Sommaire .....	2
1. Introduction .....	4
1.1. Contexte de l'étude.....	4
1.2. Les objectifs particuliers de notre travail .....	5
1.3. Situation géographique.....	5
2. Matériel et Méthode .....	6
2.1. Espèces étudiées .....	6
2.2. Echantillonnage .....	7
2.3. Méthode et outils.....	7
2.3.1. Protocole général de mesure sur les individus .....	8
2.3.2. Inclinaison .....	8
2.3.3. Degré d'autoportance .....	9
2.4. Hypothèses à vérifier.....	16
3. Résultats .....	17
3.1. Classes de diamètre .....	17
3.2. Inclinaison .....	18
3.3. Environnement mécanique des arbres.....	20
3.4. Degré d'autoportance .....	20
3.4.1. Valeur de $C'$ .....	20
3.4.2. Valeur de $E$ .....	20
3.4.3. Valeur de $\rho$ .....	20
3.4.4. Valeur de la hauteur critique et du degré d'autoportance .....	21
3.4.5. Estimation de $R$ en fonction de $H$ et de $D_{130}$ .....	22
3.4.6. Variations de $R$ en fonction du milieu et de l'espèce.....	24
3.4.7. Variations de $R$ en fonction de la taille de l'arbre.....	25
3.5. Variations de $R$ en fonction de la taille de l'arbre.....	26
4. Discussion .....	27
4.1. Aspects méthodologiques sur les choix d'indices d'inclinaison.....	27
4.2. Aspects méthodologiques sur les calculs de hauteur critique .....	27
4.3. Les traits biomécaniques qui dépendent du milieu .....	27
4.4. Les traits biomécaniques qui dépendent de l'espèce.....	28
4.5. Les traits biomécaniques qui dépendent de la taille de l'arbre .....	28
5. Conclusion.....	29
6. Bibliographie .....	31

## Résumé :

Les arbres doivent pour survivre accéder rapidement à la lumière. Dans cette recherche, ils vont le plus souvent favoriser leur croissance en hauteur aux dépens de leur stabilité mécanique.

L'écart à la verticalité (ou inclinaison) et la stabilité mécanique ont été caractérisés. Le degré d'autoportance a été défini comme le rapport de la hauteur sur la hauteur critique de flambement. Les observations ont porté sur 150 arbres de 3 types (Goupis en forêt et en bord de piste et Cécropias en clairière) de 1 à 7cm de diamètre à 1,3m (« régénération installée »). Les hauteurs critiques ont été établies en adaptant les formules de Greenhill (1881) à partir de mesures de diamètre, hauteur et masse.

Il est possible d'estimer avec une bonne précision le degré d'autoportance à partir du rapport entre la hauteur et le diamètre à la puissance  $2/3$ , à condition de calibrer la relation pour chaque type d'arbres. De plus, l'inclinaison varie en fonction de l'espèce et du milieu. Par exemple, les Goupis en milieu ouvert sont plus inclinés que les Goupis en sous bois, ce qui conforte l'hypothèse initiale selon laquelle croître le plus verticalement possible est une nécessité pour la survie en sous bois. Le degré d'autoportance varie aussi en fonction de l'espèce et du milieu. Les Cécropias sont moins autoportants. Les Goupis de forêt sont moins autoportants que les Goupis de bord de piste, ce qui conforte également l'hypothèse d'une course vers les strates plus élevées et plus éclairées obligeant à prendre des risques d'effondrement sous couvert fermé. Enfin, des variations des traits biomécaniques avec la taille des arbres ont été observées.

**Mots-clés :** Biomécanique, forêt tropicale humide, héliophile, inclinaison, hauteur critique, *Goupia glabra*, *Cecropia obtusa*

## Abstract:

In order to survive, trees must quickly grow towards the light. In this aim, they will often increase their height growth at the expense of mechanical stability.

Lean and mechanical stability have been characterized. Self-supporting index has been defined as the ratio between height and critical buckling height. Analyses have been performed on 150 saplings of three types (Goupis in forest and in full light areas and Cecropias in full light areas) from 1 to 7cm of DBH. Critical heights have been calculated by adapting Greenhill's formulas using measures of diameter, height and weight.

After calibrating the relation for each type of trees, the self-supporting index can be accurately approximated using the ratio between height and diameter raised to the  $2/3$  power. Furthermore, lean varies between species and light condition. For example, full light Goupis are more bent than forest Goupis, which confirm the initial hypothesis that growing as vertical as possible is necessary to survive in the undergrowth. The self-supporting index also differs between species and between light environments. Cecropias are less self-supporting. Goupis in forest are less self-supporting than Goupis in open areas. This reinforces the hypothesis of a strong competition towards upper layers for light foraging, running the risk of buckling under closed canopy. Lastly, ontogenetical variations of biomechanical traits with height have been observed.

**Keywords:** Biomechanics, tropical rainforest, shade intolerant, lean, critical height, *Goupia glabra*, *Cecropia obtusa*

# 1. INTRODUCTION

## 1.1. CONTEXTE DE L'ETUDE

Les jeunes arbres, lors de leur croissance en forêt, sont confrontés à divers problèmes, notamment atteindre un niveau de lumière suffisant à leur survie en se déportant éventuellement de la verticale pour rejoindre une trouée, ce dans un milieu plus ou moins dense avec un couvert plus ou moins fermé. En forêt tropicale dense humide, les niveaux de lumière dans les premières strates sont très faibles (1% de la lumière arrive au sol) et augmentent graduellement du sol à la canopée, avec des trouées régulières plus ou moins grandes qui concernent chaque année environ 1% de la surface forestière en conditions naturelles, augmentées par les activités humaines telles que l'exploitation forestière. L'accès à la ressource lumière peut donc se concevoir à la fois comme un pari (attendre la trouée en limitant son métabolisme sans mourir) ou une course (grimper vers les strates plus favorables).

En s'adaptant à leur environnement proche, les jeunes arbres peuvent donc se retrouver en déséquilibre dans le champ de gravité et doivent y faire face. Notre projet s'inscrit dans une étude globale de croissance et de biomécanique, visant à estimer les stratégies d'économie de matière d'espèces d'arbres pour réussir la croissance en hauteur à moindre coût. L'hypothèse est que ce problème est important en forêt tropicale dense humide (la compétition pour la lumière, ressource limitante, est très forte). Au stade "régénération installée"<sup>1</sup>, où la croissance devient le processus important de la dynamique forestière (devant la survie).

Par stratégie de croissance, on entend la façon dont l'arbre alloue de la biomasse à son principal organe de soutien aérien (le tronc), interprétée en termes de performance mécanique dans une analyse coût (en biomasse ou en énergie) / bénéfice (en termes de croissance en hauteur et d'interception de la lumière sur toute la vie de l'individu).

Plusieurs stratégies sont alors susceptibles d'exister pour remplir efficacement à moindre coût la fonction de soutien. Elles ont souvent des répercussions sur la forme de futur grand arbre, la qualité du bois (comme la fabrication de bois de tension lors des réactions gravitropiques).

L'hypothèse émise par G. Jaouen après une année de thèse est que 3 stratégies sont susceptibles de co-exister et de différencier les espèces d'arbres forestiers de Guyane. La première, consiste à avoir une croissance en hauteur faible par rapport à la croissance en diamètre. La prise de risque vis-à-vis de l'effondrement (flambement) est alors minimale mais l'investissement de matière important. La deuxième est d'avoir une structure élancée mais avec une possibilité de récupération plus ou moins rapide : fabrication de bois de tension, croissance excentrée. Enfin, la troisième stratégie rencontrée est le comportement lianescent : l'individu se comporte comme une liane en prenant appui sur ses voisins pour croître plus rapidement en hauteur. Cela permet une forte économie de matière allouée à la croissance en diamètre, mais la prise de risque énorme car en cas de décalage ou de disparition de ses supports, l'arbre s'effondre.

---

<sup>1</sup> stade intermédiaire entre la jeune plantule, encore très fragile et souvent sans avenir, et l'adulte qui a atteint la canopée.

Une autre hypothèse à vérifier est que les stratégies biomécaniques de croissance sont liées aux tempéraments des espèces à la lumière. Ainsi les espèces **héliophiles**<sup>2</sup>, moins tolérantes à l'ombre, ne peuvent se maintenir dans un sous-bois dense sans une croissance forte en hauteur pour pouvoir atteindre rapidement un niveau de lumière suffisant. Et donc a priori, soit elles réalisent une croissance très rapide à partir d'une régénération dans des trouées importantes, avec une survie très faible dès que le couvert se referme (héliophiles strictement pionnières inféodées aux grosses trouées). Soit elles sont capables d'utiliser la ressource lumière de façon très économe en prenant un maximum de risque pour réussir leur croissance en hauteur vers les strates plus éclairées de leur stabilité mécanique (**autoportance**), au risque de s'écrouler sous leur propre poids (flambement). Ce comportement serait classique d'héliophiles strictement pionnières et intolérantes à l'ombre néanmoins capables de se maintenir en milieu fermé et de donner de grands arbres qui survivent à la fermeture de la trouée.

## 1.2. LES OBJECTIFS PARTICULIERS DE NOTRE TRAVAIL

Notre objectif est de conduire une analyse comparée des stratégies de croissance de 2 espèces héliophiles, *Goupia glabra*, qui se maintient en forêt, et *Cecropia obtusa*, strictement pionnière inféodées aux grosses trouée.

Pour cela, nous devons définir un ensemble de traits biomécaniques caractérisé à partir de mesures sur les individus, susceptible de définir la stratégie de l'espèce. La thèse de G. Jaouen est un travail complètement original car très peu d'études écologiques sur la diversité des stratégies de croissance des espèces abordent les aspects biomécaniques. Nous devons donc participer à la mise en place d'une méthodologie, qui comprend le choix de l'échantillonnage des individus, des mesures, du traitement des données. En particulier, une stratégie de l'espèce se définit par le comportement de ses individus dans tous leurs stades de développement et dans tous les milieux qu'elle expérimente, il sera donc nécessaire d'étudier l'évolution des caractères biomécaniques individuels avec l'environnement et la taille des individus.

## 1.3. SITUATION GEOGRAPHIQUE

Nos mesures ont été effectuées sur et à proximité du dispositif de Paracou qui se trouve à 56 kilomètres de Kourou en direction de Sinnamary (5°2' N, 53°0' W, 40 m d'altitude) [Buchman et al., 1997]. Ce dispositif a été mis en place au début des années 80 pour étudier les effets d'une exploitation classique des bois d'œuvre et de traitements sylvicoles sur la dynamique forestière afin d'élaborer des règles de gestion durable [De Miguel et al, 2001].

---

<sup>2</sup> Espèce héliophile : espèce végétale ayant d'importants besoins en lumière pour se développer, et donc caractéristique des milieux très éclairés

## 2. MATERIEL ET METHODE

### 2.1. ESPECES ETUDIEES

Voici une courte présentation de ces espèces [ONF, 2001 ; Polak, 1992 ; Spichiger et al., 2000) :

- *Goupia glabra* ~ goupia, bois-caca
  - Espèce de la famille des Célastracées
  - **Héliophile mais capable de supporter des conditions de sous-bois, nécessite un sol bien drainé ; les racines sont capables de pénétrer les couches de sol peu poreuses**
  - Hauteur maximale de 30 à 40 m, cime claire, écorce cendrée et rugueuse
  - Diamètre maximal de 80 cm, contreforts convexes jusqu'à 2 m, racines traçantes
  - Pubescence des jeunes rameaux et jeunes feuilles qui deviennent glabres par la suite ; tiges un peu anguleuses
- *Cecropia obtusa* ~ bois-canon
  - Espèce de la famille des Cécropiacées
  - **Héliophile strict (végétation secondaire et bords de route), à croissance rapide**
  - Hauteur maximale 15 m
  - Racines échasses chez les sujets âgés
  - Présence de myrmécophilie - tige creuse habitée par les fourmis
  - Feuilles simples, alternes, lobées (7 à 9 lobes marqués)
  - Grands stipules en capuchons terminaux laissant de grandes cicatrices
  - Espèce de dioïque
  - Fleurs *haplochamides* (sans pétales) :
  - ♂ : 2 à 4 sépales et 2 à 4 étamines
  - ♀ : 2 à 4 sépales et 2 carpelles
  - Fruits : akènes dans un pseudo-fruit
  - Feuilles simples, alternes, dentées, lancéolées, asymétriques, nervures secondaires très peu nombreuses et ascendantes ; noircissent lors de la sénescence
  - **Stipules** de grande taille (jusqu'à 1cm), restant longtemps
  - Fleurs hermaphrodites, groupées en inflorescence : pétales jaune blanc, rouges à la base

Fruits : petites baies de 0.40 cm de diamètre

## 2.2. ECHANTILLONNAGE

Nous devons étudier ces espèces à leur stade « régénération installée » . Nous avons choisi de prélever des individus entre 1 et 7cm de DBH<sup>3</sup>. D'après les choix du dispositif de Paracou, la régénération installée serait entre 1 et 10cm de DBH, nous avons exclu les plus gros individus pour des raisons pratiques. Nous avons alors essayé d'avoir un échantillonnage représentatif du peuplement dans ces classes de diamètre.

Nous devons étudier les espèces dans des milieux aussi variés que possible. Dans le cas du Goupi, qui est une espèce héliophile capable de se développer en sous-bois, nous avons étudié 50 individus de 1 à 7 cm de diamètre dans 2 milieux très différents : forêt et bord de route (clairière). Les Goupi – forêt ont été prélevés le long d'une ancienne piste de débardage maintenant bien refermée (de l'entrée du Bloc Sud jusqu'aux parcelles 9 et 10 du dispositif de Paracou). Les Goupis de milieu ouvert ont été pris le long de la route Kourou – Sinnamary, à environ 1 km de Paracou (pk 100,5).

Dans le cas du Cécropia qui ne se trouve installé durablement qu'en milieu ouvert, nous avons échantillonné 50 individus dans une clairière à l'entrée de la piste de Paracou.

Nous verrons ensuite que la caractérisation du degré d'autoportance (ou facteur de risque au flambement) demande des mesures assez lourdes et destructives. Celles-ci ont été réalisées sur un sous échantillon de 15 individus (15 Goupis de forêt, 15 Goupis de bord de route, et 15 Cécropias). Les goupis de forêt ont été prélevés à l'entrée du dispositif de Paracou loin des parcelles. Les 15 individus de chaque type ont été sélectionnés pour représenter la gamme de taille la plus variable possible représentative de l'échantillon initial des 50 arbres.

## 2.3. METHODE ET OUTILS

Les traits biomécaniques caractérisables sur chaque individu sont (cf Blanquet et al. , 2002 ; Bruneteau et al., 2003 ; Fournier et al. Com. Pers, présentation orale au colloque Plant Biomechanics à East Lansing en 2003) :

- l'état de perturbation "I" de l'individu dans le champ de gravité par rapport à la verticalité parfaite. Il s'agit typiquement d'indices caractérisant l'inclinaison des troncs et l'écart entre la forme observée et une forme parfaitement rectiligne et verticale qui permettrait d'atteindre une hauteur maximale et qui minimiserait l'effet mécanique (couples de flexion) de la gravité.
- Le degré d'autoportance de l'individu "R", avec R compris entre 0 et 1 pour les arbres autoportants et  $R > 1$  pour les individus lianescents. D'un point de vue mécanique, R est un facteur de "risque au flambement" qui traduit le rapport entre la hauteur actuelle et la hauteur critique au dessus de laquelle la forme érigée n'est plus un état d'équilibre stable.

---

<sup>3</sup> Diameter Breast Height = Diamètre à 1.30m



- les trajectoires de croissance  $dI/dt$  ou  $dR/dt$ . Dans  $dI/dt$ , on va différencier ce qui vient de l'effet passif de la gravité (une perturbation initiale est aggravée par les efforts de flexion dus à la croissance en masse) et des réorientations gravitropiques actives (une perturbation initiale peut être corrigée par des réactions, notamment la formation de bois de tension).

Nous n'avons pas la possibilité d'étudier explicitement les trajectoires  $dI/dt$  ou  $dR/dt$ .

A partir des caractérisations individuelles de I et de R, nous étudierons alors leurs distributions au sein des échantillons (Goupi Forêt, Goupi Bord de Piste et Cécropia) pour comprendre la stratégie de l'espèce. L'observation de l'évolution de I ou R avec la dimension des arbres nous donnera alors des informations indirectes sur les trajectoires de croissance au niveau des espèces en fonction éventuellement des milieux.

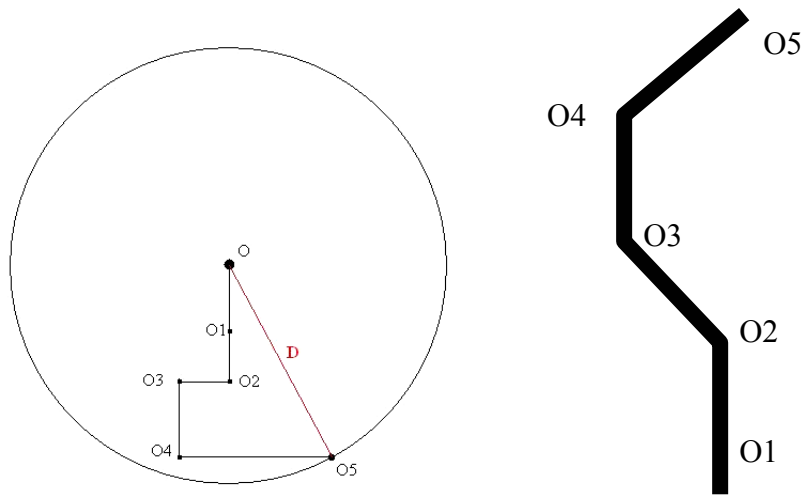
### 2.3.1. Protocole général de mesure sur les individus

- attribution d'un numéro d'identification par arbre (scotch + marqueur)
- critères de localisation (azimut à la boussole et distance par rapport à l'arbre précédent) afin de retrouver les arbres par la suite
- description de l'environnement mécanique
  - *libre* : l'arbre est-il attaché par une ou des lianes ?
  - *dégagé* : le houppier de l'arbre est-il gêné dans son développement, y'a-t-il présence d'un chablis, de branchages, de voisins proches, etc ?
- mesure de diamètre : mesure de la circonférence à la base, à 50 cm, à 1m, à 1,50m et à 2m à l'aide d'un mètre ruban et calcul de diamètre en la divisant par  $\pi$
- mesure de la longueur totale (de la base à l'apex principal) à l'aide d'une perche télescopique

### 2.3.2. Inclinaison

Pour les 150 arbres étudiés, nous avons réalisé sur le terrain des mesures de l'inclinaison par tronçon de 50 cm jusqu'à 2m selon le protocole suivant :

- mesure de l'inclinaison maximale, aux mêmes hauteurs que les diamètres, à l'aide d'un inclinomètre électronique au dixième de degré.
- Notation du changement d'azimut de cette inclinaison maximale en 4 quadrants (0, 90, -90 et 180°) par rapport à l'azimut de l'inclinaison de la base, afin de repérer si l'arbre est incliné toujours dans le même sens ou non.
- Marquage de l'endroit de mesure par un trait vertical de peinture selon l'axe d'inclinaison majeure du tronc en vue d'observations futures de la croissance sur les Goupi de forêt.



**Figure 1 : Schématisation de l'indice d'inclinaison calculé à partir de la projection du point du tronc à 2m sur l'axe horizontal**

A partir des 5 inclinaisons mesurées, il est possible de représenter les inclinaisons du tronc par une vue du dessus (cf figure 1) et de calculer un indice d'inclinaison I. Il s'agit du rapport (en %) entre la distance de la projection du tronc, à 2m sur le plan horizontal par rapport à la base, et la hauteur (2m).  $I=0$  correspondrait à un arbre parfaitement vertical entre 0 et 2m.  $I=90^\circ$  correspondrait à un arbre complètement couché entre 0 et 2m.

La distance de la projection est calculée ainsi : la position (X, Y) sur le plan horizontal du tronc à 2m est :

$$X = \sum_{1^{er} \text{ tronçon}}^{dernier \text{ tronçon}} 0,5 \sin \alpha \cos \theta$$

et  $Y = \sum_{1^{er} \text{ tronçon}}^{dernier \text{ tronçon}} 0,5 \sin \alpha \sin \theta$

où 0,5 représente la longueur des tronçons mesurés (50cm),  $\alpha$  l'inclinaison maximale et  $\theta$  l'angle du changement de l'axe d'inclinaison principale par rapport à la base.

On obtient alors la distance D de la projection de ce point par rapport à la base du tronc :  $D = \sqrt{X^2 + Y^2}$

### 2.3.3. Degré d'autoportance

#### 2.3.3.1. Définitions

Le degré d'autoportance est un indice de "prise de risque" (inverse du "facteur de sécurité" des ingénieurs, parfois utilisé par les écologues<sup>4</sup>, Sterck et Bongers, 1998), qui permet de déterminer si l'arbre risque de flamber, s'il est complètement

<sup>4</sup> Nous préférons utiliser le facteur de risque borné entre 0 et 1 dans la gamme d'autoportance, que le facteur de sécurité qui varie entre 1 et l'infini, avec des valeurs souvent très grandes.

libéré de tout support extérieur. Il est défini comme le rapport R, entre la hauteur mesurée et la hauteur critique, cette dernière étant la hauteur maximale que l'arbre peut atteindre sans s'effondrer sous son propre poids. Cette hauteur critique de l'individu dépend a priori du volume de bois alloué au tronc, de la forme du tronc (plus ou moins conique ou cylindrique, creux dans le cas du Cécropia) , de la masse (bois de tronc, de branches et feuilles) supportée rapportée au volume de tronc, de la rigidité du bois.

Greenhill, 1881 a donné des formules générales permettant de calculer H critique pour des troncs assimilés à des mâts où :

- la masse volumique est constante avec la hauteur
- la rigidité du tronc est constante (on prend une valeur moyenne).
- le tronc a une forme circulaire et le rayon évolue avec la hauteur sous la forme :

$$r(z) = r_0 \left(1 - \frac{z}{l}\right)^n \quad (1)$$

n est alors le facteur de forme du tronc, n=0 pour un cylindre, n=1 pour un cône.

Les formules de Greenhill s'expriment sous la forme générale :

$$R = \frac{H}{H_{crit}} \text{ avec } H_{crit} = C(n) \left(\frac{E}{\rho}\right)^{\frac{1}{3}} r_0^{\frac{2}{3}} \quad (2) \text{ (Greenhill, 1881)}$$

Nous allons utiliser cette formule avec le volume V (Moulia et Fournier, 1992) :

$$H_{crit} = C' \left(\frac{E}{\rho}\right)^{\frac{1}{4}} V^{\frac{1}{4}} \quad (3)$$

avec : C(n) ou C'(n) constantes qui dépendent de la forme générale de l'arbre  
E module d'élasticité de Young moyen de l'arbre  
ρ poids volumique moyen de l'arbre = densité\*g (avec g=9,79m.s<sup>-2</sup>)  
V volume du tronc

n est un entier à déterminer, qui intervient dans la relation entre le rayon d'une section du tronc et la hauteur de cette section sur le tronc :

Moulia et Fournier, 1992 proposent une valeur explicite de C' pour 4 grands types de forme de tige, de conicité n, selon le tableau 1.

Tableau 1 : Valeur de la constante C' selon la forme du tronc

Forme de la tige	cylindre	cône	paraboloïde	paraboloïde quadratique
Conicité "n"	0	1	3/2	2
C	0.89	1.644	1.81	1.67

Cette conicité est susceptible de varier selon l'espèce étudiée, selon son stade de développement, et également, dans une moindre mesure, en fonction du milieu dans lequel pousse l'arbre.

Rq : nous avons choisi la réexpression des formules de Greenhill à partir du volume de tronc plutôt que du diamètre à la base (Moulia et Fournier 1992). En effet, dans une étude sur l'économie de matière allouée au soutien, il semble écologiquement et biologiquement plus fondé de comparer l'arbre actuel avec l'arbre le plus haut que l'on peut fabriquer avec un volume de tissu donné, plutôt qu'avec l'arbre le plus haut que l'on peut fabriquer en s'appuyant sur un diamètre donné. De plus, la formule est très sensible aux variations du rayon de la base  $r_0$ . Ainsi, afin d'éviter que les erreurs de mesures s'y répercutent, il vaut mieux utiliser la formule avec le volume (3). Cette dernière permet en effet de se baser sur le volume dont nous avons de bonnes approximations grâce aux mesures par tronçon.

#### 2.3.3.2. Mesures effectuées pour la caractérisation précise de R

Les 15 arbres coupés dans chaque type ont été amenés à Paracou le plus vite et le plus soigneusement possible afin de conserver la biomasse entière et fraîche. Nous avons ensuite divisé ces arbres en tronçons de 2m (tout en conservant le dernier tronçon qui peut être plus court) afin de :

- les étiqueter et les numéroté
- mesurer la hauteur totale de l'arbre à plat
- mesurer les circonférences tous les mètres donc à la base, au milieu et en haut de chaque tronçon afin de calculer leur volume
- mesurer les poids des tronçons à l'aide d'une balance électronique (précision estimée sur le terrain au g). Ces 2 dernières mesures serviront à déterminer précisément la masse volumique de l'arbre
- mesurer le poids des branches, feuilles et lianes portés par chaque tronçon
- conserver un tronçon de chaque arbre, en particulier celui de la base, pour des mesures ultérieures de rigidité par G. Jaouen. Pour notre étude, nous utiliserons la rigidité moyenne de l'espèce, donnée par la bibliographie.

#### 2.3.3.3 Choix d'un modèle de forme (exposant « n ») et calcul de C(n)

Afin de connaître la valeur du coefficient C que nous utiliserons pour le calcul de la hauteur critique, nous devons d'abord estimer la décroissance diamétrique le long du tronc des Goupis et des Cécropias. En utilisant les valeurs de rayon dont nous disposons sur toute la hauteur de chacun des 45 arbres mesurés, nous avons calculé pour chaque tronçon de 1m :

- le rapport  $\frac{l-z}{l}$  et son logarithme
- le logarithme du rayon à la hauteur z

En effet, la formule (1) peut être assimilée à une fonction du type  $y = ax^n$ . Afin d'obtenir la valeur de n, nous passons au logarithme décimal :  $\log y = \log a + n \log x$ .

Par l'analyse de la fonction  $\log r(z) = \log r_0 + n \log \frac{(l-z)}{l}$ , il est ainsi possible d'obtenir une valeur de  $n$ , ainsi qu'un coefficient de corrélation entre les deux composantes, confirmant la pertinence de notre calcul.

En toute rigueur, il faudrait calculer  $n$  et  $C(n)$  pour chaque tronc, mais Greenhill ne donne pas de formule explicite pour n'importe quel  $n$  (il faut résoudre la racine d'une équation faisant intervenir des fonctions de Bessel). Nous avons donc dû choisir le modèle le plus réaliste entre cône, cylindre ou parabolôide.

Nos résultats montrent que :

$n=1$  (cône) est une bonne approximation pour les Goupi de forêt ou de bord de piste.

$n=0$  (cylindre) est une bonne approximation pour le diamètre externe du Cécropia, qui du fait de son trou central et de son diamètre d'apex variable ne prend pas une forme conique.

#### 2.3.3.4. Cas particulier du Cécropia, tronc creux

Le Cécropia est une espèce d'arbre dont l'intérieur du tronc est creux. Nous avons donc dû adapter la formule de Greenhill pour tenir compte de cette particularité.

##### *Diamètre externe*

D'après la valeur de  $n$ , nous déduisons que le tronc du Cécropia peut être modélisé par un cylindre de diamètre constant. Nous utiliserons donc la moyenne du diamètre observé.

##### *Diamètre interne*

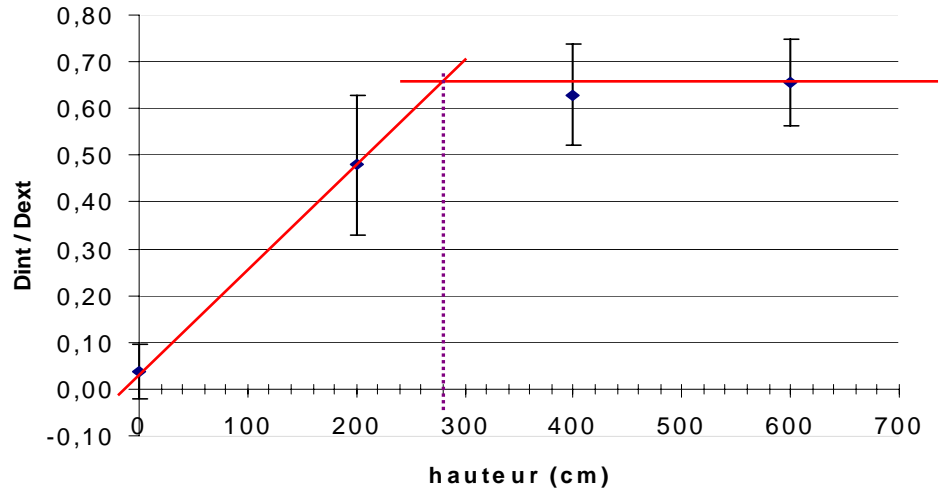
D'après nos observations confirmées par P. Heuret (com. pers de mesures effectuées nœud par nœud sur 4 individus), le diamètre interne du trou, mesuré sur chaque tronçon de 2m, semble varier avec la hauteur. Afin de modéliser cette variation, nous pouvons donc poser :  $D_{int} = az$  où  $D_{int}$  est le diamètre du trou,  $a$  une constante à déterminer et  $z$  la hauteur. Sur nos arbres, nous avons trouvé une relation valable pour tous les arbres du type :

$$\frac{D_{int}}{D_{ext}} = a' z \text{ où } a' \text{ est une constante, pour } z < H$$

$$\frac{D_{int}}{D_{ext}} = a' H \text{ (constante) pour } z > H$$

Les résultats de cette analyse sont représentés sur la figure 2 ci-dessous.

	Hauteur	Somme
Moyenne Dint/Dext	0	0,04
	200	0,48
	400	0,63
	600	0,66
Ecart-type Dint/Dext	0	0,06
	200	0,15
	400	0,11
	600	0,09



**Figure 2 : Evolution du rapport Dint/Dext en fonction de la hauteur chez Cecropia**

Ainsi, il apparaît que pour  $z < 280\text{cm}$ , le diamètre du trou varie linéairement.

$$\text{D'où } \frac{D_{\text{int}}}{D_{\text{ext}}} = \frac{0,48}{200} z = 0,0024z \text{ pour } z < 2,80\text{m}$$

En revanche, pour  $z > 280\text{cm}$ , le diamètre du trou interne est constant et

$$\frac{D_{\text{int}}}{D_{\text{ext}}} = 0,66.$$

Pour adapter la formule de Greenhill, il faut recalculer le moment d'inertie et l'aire de la section pour un tube creux qui valent :

$$I = \frac{\pi}{4}(r_{\text{ext}}^4 - r_{\text{int}}^4) = \frac{\pi}{4}\left(\frac{D_{\text{ext}}^4}{16} - \frac{D_{\text{int}}^4}{16}\right) = \frac{\pi}{64}(D_{\text{ext}}^4 - D_{\text{int}}^4)$$

$$\text{et } S = \pi(r_{\text{ext}}^2 - r_{\text{int}}^2) = \frac{\pi}{4}(D_{\text{ext}}^2 - D_{\text{int}}^2)$$

$$\text{Ainsi, pour } z < 2,80\text{m, } I = \frac{\pi}{64}(D_{\text{ext}}^4 - 0,0024^4 z^4 D_{\text{ext}}^4) = \frac{\pi}{64} D_{\text{ext}}^4 (1 - 0,0024^4 z^4)$$

$$\text{et } S = \frac{\pi}{4}(D_{\text{ext}}^2 - D_{\text{int}}^2) = \frac{\pi}{4} D_{\text{ext}}^2 (1 - 0,0024^2 z^2)$$

$$\text{Et pour } z > 2,80\text{m, } I = \frac{\pi}{64}(D_{\text{ext}}^4 - 0,66^4 D_{\text{ext}}^4) = \frac{\pi}{64} D_{\text{ext}}^4 (1 - 0,66^4) = 0,0398 D_{\text{ext}}^4$$

$$\text{et } S = \frac{\pi}{4}(D_{\text{ext}}^2 - D_{\text{int}}^2) = \frac{\pi}{4} D_{\text{ext}}^2 (1 - 0,66^2)$$

Malheureusement, il n'existe pas actuellement dans la bibliographie de résolution de l'équation différentielle de Greenhill pour I et S variant ainsi en fonction de z.

Nous avons donc choisi de calculer la hauteur critique du tube creux cylindrique de diamètre  $D_{int} = 0,66 D_{ext}$ .

Cela conduit a priori à sous-estimer la hauteur critique (en enlevant de la rigidité à la partie basale), donc à surestimer R. Ceci dit, la différence d'inertie entre le tube plein et le tube creux est faible, donc la surestimation ne devrait pas être grande.

Mais nous avons aussi dû adopter une masse volumique constante avec la hauteur (choix de la masse volumique réelle = moyenne par tronçon de la masse / volume calculé en tenant compte du vrai volume de trou donc un trou beaucoup plus petit en bas), ce qui conduit à surestimer la masse volumique du tube creux équivalent et donc là encore à sous-estimer la hauteur critique, donc encore à surestimer R. Là encore, la surestimation ne devrait pas être trop grande car la surestimation du poids porte sur la base, là où les couples de flexion sont faibles. Il faudrait néanmoins faire une étude plus rigoureuse de l'impact de l'approximation faite.

Voici les calculs permettant d'obtenir C' pour le Cécropia afin d'améliorer au mieux le modèle :

$$H_{crit} = \left( \frac{9Ek^2C^2}{4\rho} \right)^{\frac{1}{3}} = C' \left( \frac{E}{\rho} \right)^{\frac{1}{4}} V^{\frac{1}{4}}$$

$$\text{avec } k^2 = \frac{\text{inertie}}{\text{surface}} = \frac{\pi(1-0,66^4)r^4}{4\pi(1-0,66^2)r^2} = \frac{(1-0,66^4)r^2}{4(1-0,66^2)}$$

$$\text{et } \rho = \frac{\text{masse}}{\text{volume}} = \frac{M}{V}$$

$$\text{De plus, } r_{int} = 0,66r_{ext}$$

$$\text{D'où } V = \pi H(r_{ext}^2 - r_{int}^2) = \pi H(1-0,66^2)r_{ext}^2$$

$$\text{Et } H_{crit} = \left( \frac{9E(1-0,66^4)r^2 1,88^2 \pi H(1-0,66^2)r_{ext}^2}{4 \times 4(1-0,66^2)M} \right)^{\frac{1}{3}}$$

$$\text{Pour } H=H_{crit}, \text{ on obtient : } H_{crit} = \left( \frac{9\pi E 1,88^2 (1-0,66^4) H_{crit} r_{ext}^4}{16M} \right)^{\frac{1}{3}}$$

$$H_{crit}^{\frac{2}{3}} = \left( \frac{9\pi E 1,88^2 (1-0,66^4) r_{ext}^4}{16M} \right)^{\frac{1}{3}}$$

$$H_{crit}^{\frac{2}{3}} = \left( \frac{9\pi E 1,88^2 (1-0,66^4)}{16M} \frac{V^2}{\pi^2 H_{crit}^2 (1-0,66^2)^2} \right)^{\frac{1}{3}}$$

$$H_{crit}^{\frac{4}{3}} = \left( \frac{9\pi E 1,88^2 (1-0,66^4)}{16\rho V} \frac{V^2}{\pi^2 H_{crit}^2 (1-0,66^2)^2} \right)^{\frac{1}{3}}$$

$$H_{crit}^{\frac{4}{3}} = \left( \frac{9\pi}{16} \frac{E}{\rho} \frac{1,88^2 (1-0,66^4)}{\pi^2 (1-0,66^2)^2} \right)^{\frac{1}{3}} V^{\frac{1}{3}}$$

$$H_{crit} = \left( \frac{9}{16} \frac{1,88^2 (1-0,66^4)}{\pi (1-0,66^2)^2} \right)^{\frac{1}{4}} \left( \frac{E}{\rho} \right)^{\frac{1}{4}} V^{\frac{1}{4}}$$

On obtient donc,

$$C' = \left( \frac{9}{16} \frac{1,88^2 (1-0,66^4)}{\pi (1-0,66^2)^2} \right)^{\frac{1}{4}} = 1,13$$

Finalement, cela conduit à calculer un nouveau facteur de forme C intermédiaire entre le cylindre plein et le cône,  $C' = 1,13$ .

#### 2.3.3.5. Estimation de E

Désormais, il nous faut connaître le module de Young E moyen de l'espèce.

Dans la littérature (Guitard, 1987), la rigidité du bois sec est donnée selon la formule :

$$E_{sec} = 14400 \left( \frac{d}{0,65} \right)^{1,03} \text{ où } d \text{ est la densité du bois sec, compris entre } 0,76 \text{ et } 0,88$$

pour le Goupi et entre 0,27 et 0,50 pour le Cécropia (Detienne et al., 1982). Dans le cas de notre étude, nous avons besoin de la rigidité pour le bois frais, donné par la formule  $E_{frais} = 0,73 E_{sec}$ , valable pour toutes les espèces (Niklas, 1992).

Il semblera utile par la suite de vérifier si le module utilisé pour le Goupi est bien représentatif de la rigidité de nos jeunes tiges car Goupi étant une essence commerciale, les données de densité du CIRAD Forêt sont sans doute plutôt obtenues sur de gros arbres.



#### 2.3.3.6. Calcul de la masse volumique $\rho$ (ou du poids volumique $\omega = \rho g$ )

Le calcul de  $\rho$  par tronçon se fait aisément par le rapport masse totale du tronçon (tronc + branches) / volume de bois de tronc du tronçon (en enlevant le trou central pour le Cécropia), toutes les mesures nécessaires pour cela (hauteur, diamètre et masse des tronçons) ayant été effectuées. On vérifie alors que la masse volumique est approximativement constante le long du tronc.

On estime une masse volumique moyenne comme la masse totale sur le volume total du tronc.

#### 2.3.3.7. Calcul de R

Pour calculer  $H_{crit}$ , il suffit d'appliquer la formule (1) de Greenhill. Nous pourrions alors en déduire le degré d'autoportance  $R = \frac{H}{H_{crit}}$ .

### 2.4. HYPOTHESES A VERIFIER

Notre objectif étant de comparer 2 espèces héliophiles dont l'une, le Goupi, se maintient en milieu fermé, nous pouvons émettre les hypothèses suivantes :

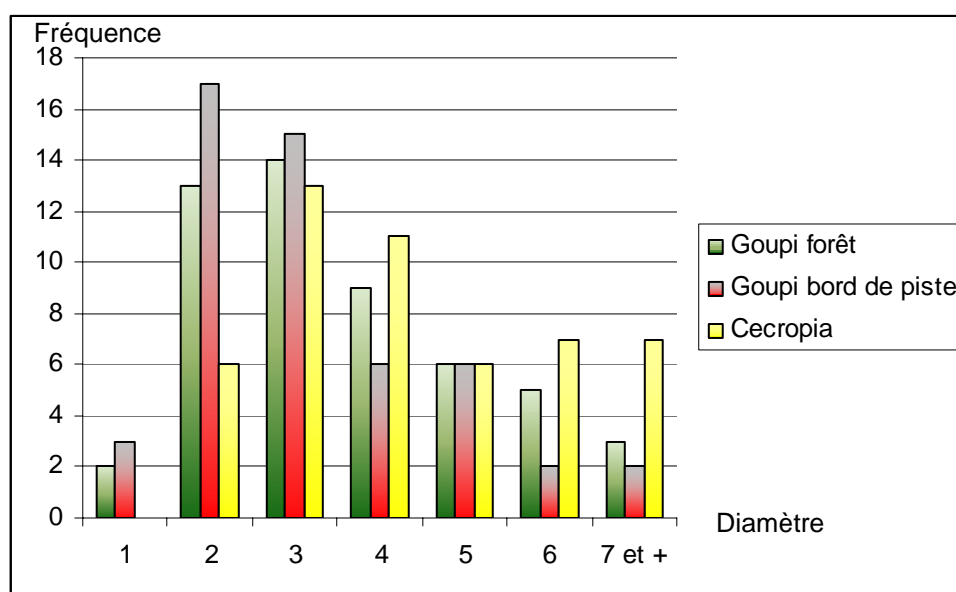
- Par espèce, on s'attend à des ressemblances entre les Goupi en bord de piste et les Cécropias, où la lumière n'est pas limitante et la croissance rapide pour les 2 espèces. Nous n'avons pas d'idées quant à des facteurs provoquant une différence entre ces 2 espèces dans le même milieu, excepté peut-être une croissance plus rapide pour le Cécropia. Nous essaierons donc de trouver s'il existe des différences entre ces 2 espèces.
- L'inclinaison devrait être plus élevée en milieu ouvert où la croissance verticale n'est pas une nécessité pour la survie (acquisition de lumière). L'inclinaison devrait aussi augmenter avec la dimension de l'arbre si la réaction gravitropique n'est pas significative. A l'opposé, une absence de relation entre l'inclinaison et la hauteur montrera que les arbres se redressent activement ou que seuls ceux qui parviennent à se maintenir vertical survivent.
- Le degré d'autoportance R devrait dépendre du milieu. R devrait être plus élevé et devrait même dépasser la limite d'autoportance dans un milieu fermé, parce que la recherche de la lumière impose une prise de risque importante chez les espèces héliophiles. R devrait dépendre de la dimension de l'arbre, et on s'attend à ce que R augmente avec la hauteur car l'économie de matière est une nécessité d'autant plus contraignante que l'arbre monte dans le sous-bois et que le couvert se ferme.
- S'il y a une relation positive entre R et I, alors nous pouvons supposer que la réaction gravitropique n'est pas significative : plus l'arbre

s'approche de sa limite d'autoportance, plus il est sensible à la flexion. A l'opposé, si les arbres moins autoportants sont aussi les plus verticaux, nous pouvons imaginer qu'ils ont recours à des réactions gravitropiques efficaces.

### 3. RESULTATS

#### 3.1. CLASSES DE DIAMETRE

D'après la distribution des classes de diamètre (voir figure 3), on constate une majorité d'individus dans les petites classes (entre 2 et 4cm de diamètre) pour les Goupis. En revanche, dans le cas des Cécropias, la répartition est plus homogène et il n'existe pas vraiment de classe sur-représentée. Nous observons aussi qu'il n'y a aucun individu dans la classe de diamètre des 1 à 2cm, la phase de régénération semble donc être bloquée dans la clairière où nous avons fait nos mesures (certaines hypothèses comme la concurrence avec la strate herbacée ou des conditions pédologiques d'anciennes carrières pourraient en être la cause). Nos Cécropias sont en moyenne plus gros que les Goupis de forêt (test de Mann Whitney  $p=0,0009$ ) et que les Goupis de Bord de piste (test de Mann Whitney  $p=0,03$ ).



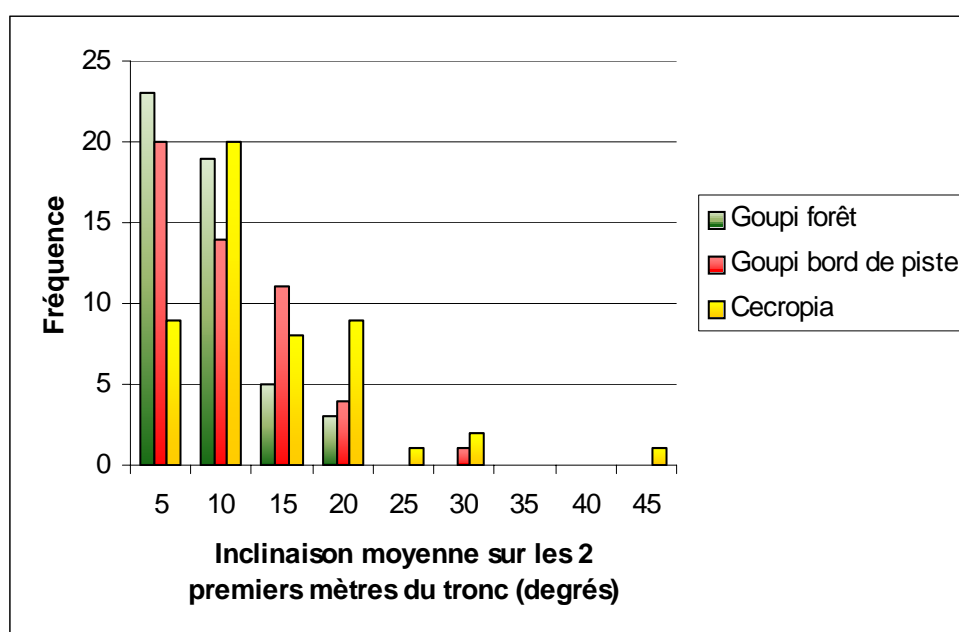
**Figure 3 : Distributions des diamètres pour les 3 types d'arbres étudiés**

Les distributions de diamètre ne sont pas statistiquement différentes entre Goupis de forêt et Goupis de bords de piste (test de Mann Whitney  $p=0,22$ ) ce qui permet de comparer ensuite les deux échantillons sans biais lié à des différences de taille.

## 3.2. INCLINAISON

### 3.2.1. Inclinaison maximale moyenne

D'après nos échantillons de 50 individus par type d'arbre, les Goupis forêt ont une inclinaison maximale moyenne de  $6,8^\circ$ , ceux en bord de pistes de  $8,2^\circ$  et les Cécropias de  $10,7^\circ$ . La distribution des inclinaisons par type d'arbre est représentée sur la figure 4. Le test de Mann Whitney confirme des différences significatives entre Goupis (les Goupis de Forêt sont plus verticaux,  $p=0,04$ ), entre Cécropias et Goupis Bord de piste (les Cécropias sont plus inclinés,  $p=0,02$ ).



**Figure 4 : Distributions de l'inclinaison moyenne sur les 2 premiers mètres du tronc pour les 3 types d'arbres étudiés**

### 3.2.2. Inclinaison de la base

Sur le terrain, nous avons eu l'impression que les premiers 50cm (le tronçon de base) était souvent très incliné. Nous nous sommes donc demandé quelle était l'influence de cette inclinaison sur l'inclinaison moyenne. La figure 5 représente l'inclinaison moyenne sur 2m en fonction de l'inclinaison moyenne sans compter l'inclinaison à la base.

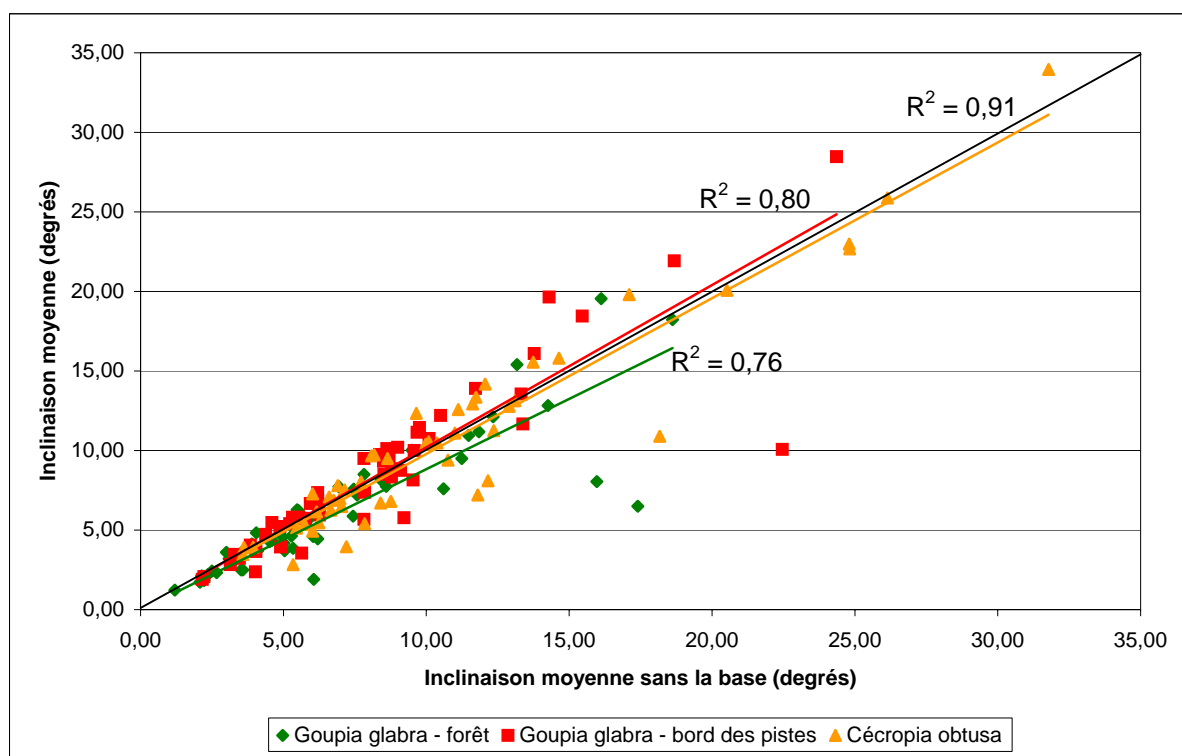


Figure 5 : Influence de l'inclinaison de la base sur l'inclinaison moyenne

Il apparaît que l'inclinaison de la base ne semble pas jouer de rôle important sur l'inclinaison moyenne des 2 premiers mètres dans le cas des Goupis bord de piste et des Cécropias. En revanche, dans le cas des Goupis en forêt, la base augmente significativement l'inclinaison moyenne. Nous pouvons donc supposer qu'en forêt, la base est plus perturbée parce que les arbres au stade plantule subissent plus souvent des perturbations de leur environnement (chute de branches...) mais aussi que les Goupis ont plus tendance à réagir pour maintenir la verticalité du tronc en forêt qu'en milieu très ouvert où la lumière n'est pas structurée en strates de hauteur mais peut par contre être dissymétrique (ombrages latéraux).

### 3.2.3. Indice d'inclinaison

L'indice d'inclinaison (cf matériels et méthodes) permet de tenir compte des changements d'orientation du tronc et de donner a priori une idée plus exacte de l'intensité de l'inclinaison générale du tronc sur les deux premiers mètres.

Il est très étroitement et significativement corrélé ( $p < 0,0000001$ ) quelque soit le type d'arbres avec l'inclinaison moyenne.

Sa valeur moyenne est de  $6,5^\circ$  pour le Goupie Forêt, de  $7,8^\circ$  pour le Goupie Bord de piste et de  $10,8^\circ$  pour le Cécropia. Les différences sont de même nature qu'au 3.2.1.

### 3.3. ENVIRONNEMENT MECANIQUE DES ARBRES

38% des Goupis de forêt portent une liane, et 31% sont imbriqués dans les houppiers des voisins.

Pour les Goupis de bord de piste, ces proportions tombent à 23% et 15%. Pour les Cécropias, elles tombent encore plus, à 14% et 0%.

### 3.4. DEGRE D'AUTOPORTANCE

#### 3.4.1. Valeur de C'

Les valeurs de n obtenues sont présentées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Valeurs de n pour les différents types d'arbres

Valeur de n	Goupi forêt	Goupi bord de piste	Cécropia
Moyenne	0,882	1,055	0,042
Mini	0,779	0,899	0,003
Maxi	1,247	1,600	0,095
Ecart-type	0,120	0,204	0,029

Nous pouvons donc maintenant attribuer une valeur de conicité à chacune des situations étudiées : n = 1 (cône) dans les cas des Goupis en forêt et en bord de piste, n = 0 (cylindre) pour les Cécropias en bord de pistes. **Les valeurs des coefficients C' que nous utiliserons sont donc respectivement 1,644 pour les Goupis et 1,13 pour les Cécropias.**

#### 3.4.2. Valeur de E

D'après la formule  $E_{\text{sec}} = 14400 \left( \frac{d}{0,65} \right)^{1,03}$ , nous avons trouvé une valeur moyenne du module d'Young pour le Goupi frais de 13354 MPa et de 6129 MPa pour le Cécropia frais.

#### 3.4.3. Valeur de ρ

Afin d'avoir une valeur de la masse volumique ρ précise, nous avons choisi de la calculer par tronçon de 2m. Nous avons cependant éliminé les valeurs aberrantes,

en particulier dans le cas des derniers tronçons, de faible masse, où les erreurs de mesures de diamètre provoquent une augmentation de la moyenne de  $\rho$ .

Dans le cas des Goupis, afin de calculer le volume de chaque tronçon, nous nous sommes servi de la formule du volume d'un cône tronqué en utilisant nos mesures de diamètre. La moyenne obtenue sur les 15 Goupis forêt est de  $\rho = 1201 \text{ kg.m}^{-3}$  (écart type  $213 \text{ kg.m}^{-3}$ ) et de  $\rho = 2390 \text{ kg.m}^{-3}$  (écart type  $715 \text{ kg.m}^{-3}$ ) pour les Goupis bord de pistes.

Dans le cas des Cécropias, le calcul du volume est plus difficile car le tronc est creux. Il nous faut donc soustraire par tronçon le volume du creux interne du volume extérieur. Le volume interne et  $\rho$  ont été calculés selon la formule d'un cône en utilisant nos mesures de rayons intérieurs. Les valeurs sont présentées dans le tableau 3 suivant

Tableau 3 : Valeurs de  $\rho$  obtenues pour les Cécropias

arbres n°	volume extérieur (dm <sup>3</sup> )	volume du trou (dm <sup>3</sup> )	volume de bois final (dm <sup>3</sup> )	$\rho$ (kg/m <sup>3</sup> )
48	0,46	0,04	0,42	767
201	19,70	5,84	13,86	725
202	10,11	1,34	8,77	778
203	3,55	0,34	3,21	713
204	16,40	2,32	14,08	768
205	5,04	0,57	4,47	851
206	10,34	0,90	9,44	795
207	1,46	0,14	1,32	704
208	0,69	0,06	0,63	759
209	4,34	0,78	3,56	807
210	3,24	0,06	3,19	762
211	6,56	1,00	5,56	842
212	11,99	1,81	10,18	831
214	0,50	0,01	0,48	837
215	0,26	0,02	0,24	647

Nous obtenons alors aisément la valeur de  $\rho$  pour chaque arbre. La moyenne de  $\rho$  pour le Cécropia est de  $772 \text{ kg.m}^{-3}$  (écart type  $58 \text{ kg.m}^{-3}$ ).

#### 3.4.4. Valeur de la hauteur critique et du degré d'autoportance

A partir des valeurs de  $C'$ , de  $E$ , de  $\rho$  et de  $V$  données ci-dessus, il suffit d'appliquer la formule 3 pour déterminer la hauteur critique et en déduire le degré d'autoportance  $R=H/H_{\text{critique}}$ .

Tableau 4 : Valeurs de H, Hcritique et R pour les 3 types d'arbres (G F = Goupi forêt, G BP = Goupi bord de piste)

Type	H	Hcrit	H/Hcrit	Type	H	Hcrit	H/Hcrit	Type	H	Hcrit	H/Hcrit
G F	2,00	4,84	0,41	G BP	6,23	12,61	0,49	Cecropia	7,70	11,66	0,66
G F	1,34	4,55	0,29	G BP	4,10	10,30	0,40	Cecropia	7,74	11,78	0,66
G F	4,70	10,71	0,44	G BP	2,19	5,93	0,37	Cecropia	4,00	8,20	0,49
G F	8,69	14,79	0,59	G BP	2,16	5,33	0,40	Cecropia	5,40	10,32	0,52
G F	3,43	8,22	0,42	G BP	3,79	9,38	0,40	Cecropia	1,90	4,41	0,43
G F	3,03	7,49	0,40	G BP	3,46	8,19	0,42	Cecropia	1,72	4,85	0,35
G F	5,96	12,77	0,47	G BP	4,59	10,41	0,44	Cecropia	1,94	4,91	0,40
G F	10,45	15,82	0,66	G BP	8,52	17,26	0,49	Cecropia	3,40	6,59	0,52
G F	11,28	17,46	0,65	G BP	5,83	13,09	0,45	Cecropia	5,56	8,17	0,68
G F	9,38	18,68	0,50	G BP	3,90	8,56	0,46	Cecropia	2,70	5,38	0,50
G F	11,35	17,93	0,63	G BP	6,21	13,74	0,45	Cecropia	3,74	8,06	0,46
G F	15,45	23,01	0,67	G BP	6,44	15,90	0,40	Cecropia	3,83	8,53	0,45
G F	7,45	12,28	0,61	G BP	5,58	14,88	0,38	Cecropia	5,94	10,46	0,57
G F	6,95	13,11	0,53	G BP	4,41	13,97	0,32	Cecropia	4,42	9,03	0,49
G F	14,43	21,41	0,67	G BP	3,35	9,40	0,36	Cecropia	4,94	10,54	0,47
<b>Moyenne</b>	<b>7,73</b>	<b>13,54</b>	<b>0,53</b>	<b>Moyenne</b>	<b>4,72</b>	<b>11,26</b>	<b>0,42</b>	<b>Moyenne</b>	<b>4,33</b>	<b>8,19</b>	<b>0,51</b>

### 3.4.5. Estimation de R en fonction de H et de D130

L'analyse de la formule de Greenhill met en évidence une relation entre Hcrit et  $D^{2/3}$ . On s'attend donc à ce que le degré d'autoportance  $R=H/Hcrit$  soit corrélé linéairement à  $H/ D^{2/3}$ .

La variabilité résiduelle autour de cette relation linéaire va traduire l'effet de la variabilité de E,  $\rho$ , n entre individus sur le calcul de la hauteur critique. Si cette variabilité reste faible, on pourra estimer avec une bonne précision le facteur R avec seulement une mesure de H et de D.

L'étude des relations entre R et  $H/ D^{2/3}$  est représentée sur la figure 6.

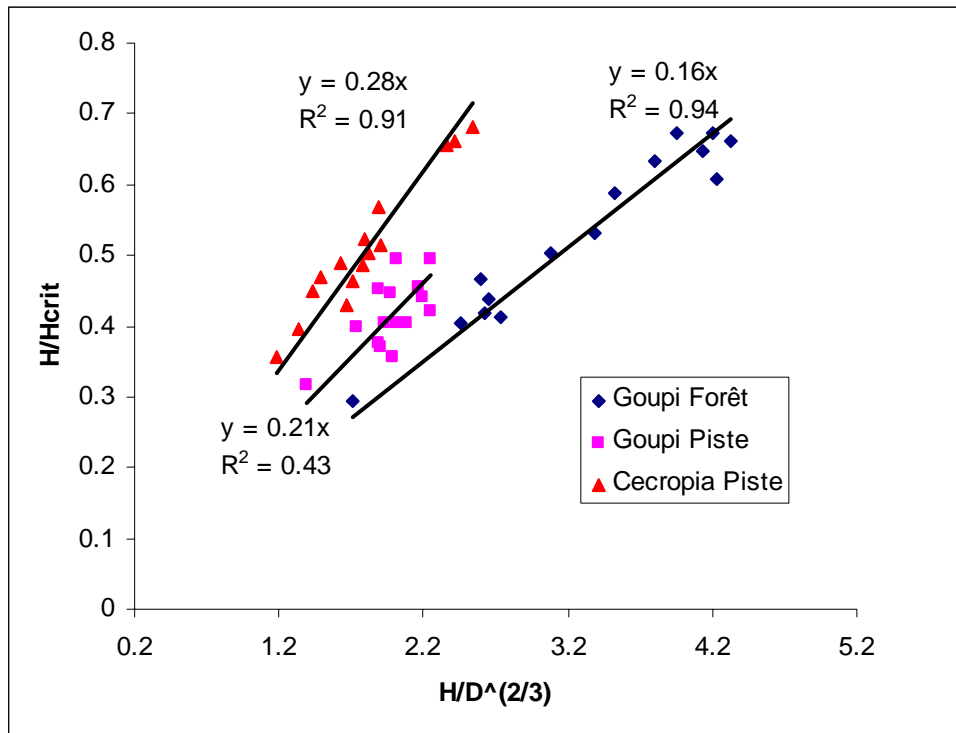


Figure 6 : Relation entre  $H/H_{critique}$  et  $H/D^{2/3}$

Les corrélations sont très bonnes pour le Cécropia et le Goupi de forêt, moins bonnes pour le Goupi de bord de piste pour lequel les variations de  $\rho$  sont grandes.

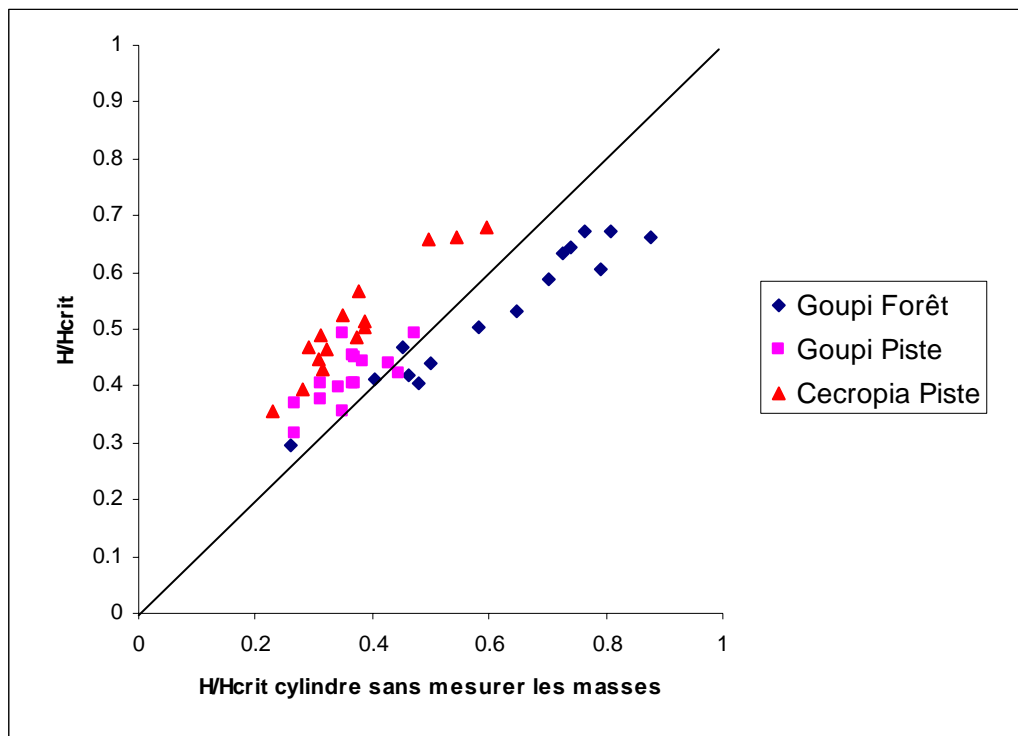
Il est nécessaire de prendre des relations différentes selon les espèces et éventuellement les milieux puisque  $E$ ,  $\rho$  et  $n$  sont susceptibles de varier entre espèces et milieux. Ici par exemple, le Cécropia est beaucoup plus léger que le Goupi de Forêt, lui même plus léger que le Goupi de bord de piste.

Pour la suite, on utilisera ces relations pour estimer  $R$  sur l'échantillon complet des 150 arbres.

**Remarque :** dans la littérature (par exemple Sterck et Bongers, 1998 et Sposito et Santos, 2001), on trouve parfois des estimations de  $R$ , calculés à partir de  $H$  et de  $D_{130}$ , en prenant la formule du cylindre (donc en fixant  $n=0$  sans vérification),  $E$  module moyen de l'espèce (comme nous l'avons fait, sauf que souvent la réduction de rigidité entre bois sec et bois vert est négligée) et  $\rho$  la masse volumique du bois sec (sans tenir compte de l'eau contenue dans l'arbre, ni des branches et des feuilles supportées).

La relation entre cette estimation et notre calcul (avec les mêmes modules d'élasticité) est donnée sur la figure 7.





**Figure 7 : Relation entre notre estimation de  $H/H_{crit}$  et celle calculée avec les formules habituellement utilisées par la littérature (pour un cylindre et sans les masses)**

On voit que ne pas tenir compte des masses réellement portées, ni de la conicité ou du tronc creux conduit à sous estimer  $R$  pour Cécropia et Goupi Piste, à surestimer  $R$  pour Goupi Forêt. Attendu que nous avons aussi des hypothèses discutables (cylindre creux pour Cécropia, masse volumique constante...), une validation approfondie des modèles, en mesurant par exemple directement des charges critiques, semblerait nécessaire.

#### 3.4.6. Variations de $R$ en fonction du milieu et de l'espèce.

Les valeurs moyennes de  $R$  sont :

0,51 (écart type 0,1) pour Cécropia

0,53 (écart type 0,12) pour Goupi Forêt

0,42 (écart type 0,05) pour Goupi Bord de piste

#### **Les tests de Mann Withney montrent que :**

Les hauteurs critiques différent entre Goupis (  $p=0.02$  , les Goupis de Forêt sont moins autoportants)

Elles différent entre Cécropias et Goupis Bord de Piste (  $p=0.000013$ , le Cécropia est moins autoportant)

**Remarque : le forestier utilise souvent le rapport H/D comme indice de stabilité des peuplements.**

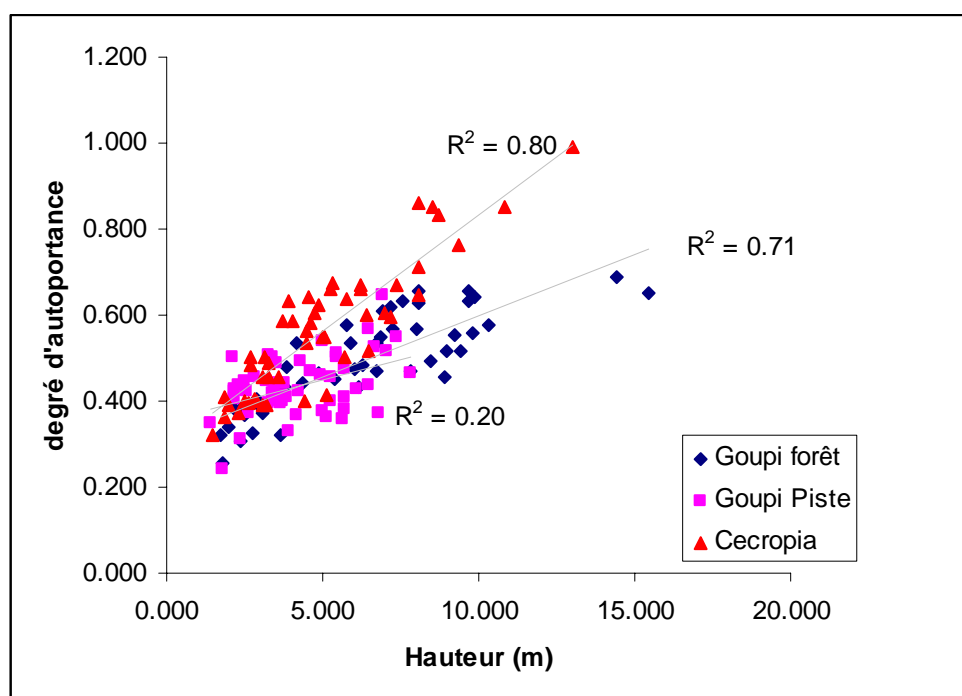
On a montré qu'un indice d'autoportance était plutôt lié à  $H/D^{2/3}$ .

Si l'on avait conduit l'analyse à partir de H/D plutôt que R, on aurait trouvé que :

- Les Goupis diffèrent ( $p < 0.0000001$ ). Le Goupi en forêt est plus élancé, ce qui va dans le même sens que le résultat sur R.
- Le Cécropia diffère du Goupi Bord de piste ( $p = 0.004$ ). Le Goupi est plus élancé, ce qui est contraire au résultat précédent sur R. Cela montre que pour comparer des espèces différentes du point de vue de leur forme, de leur qualité des bois ou de leur densité de troncs et de branches, prendre H/D comme indicateur d'autoportance peut induire des erreurs.

### 3.4.7. Variations de R en fonction de la taille de l'arbre.

La figure 8 montre l'évolution du degré d'autoportance en fonction de la hauteur.



**Figure 8 : Relation entre le degré d'autoportance et la hauteur pour les 3 types d'arbres étudiés**

Les relations entre R et hauteur sont significatives ( $p = 0.02$  pour Goupi Bord de Piste,  $p < 0.000001$  pour Goupi Forêt,  $p < 0.000001$  pour Cécropia). R augmente avec la hauteur, plus les arbres sont hauts, plus ils prennent de risques vis à vis de l'effondrement.

Les différences de degré d'autoportance entre Goupi Piste et Goupi Forêt s'expliquent essentiellement par des différences de hauteur.

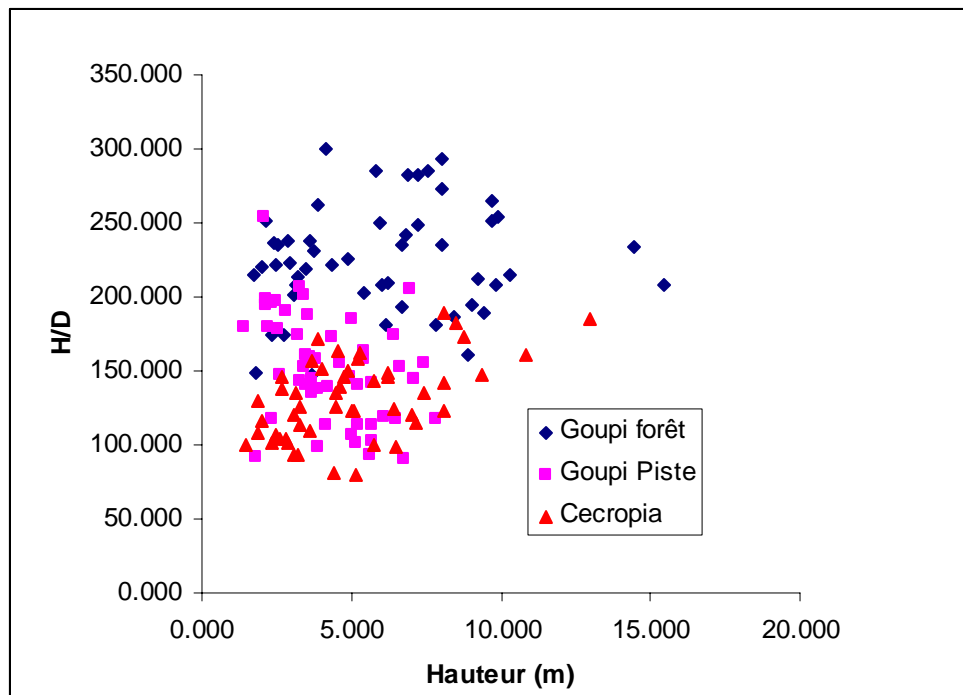


Figure 9 :Relation entre H/D et H pour les 3 types d'arbres étudiés

**Remarque : l'analyse avec H/D au lieu de R ne donne pas les mêmes résultats.**

On retrouve bien que le Goupi forêt est plus élancé que le Goupi Piste et le Cécropia. Mais il n'y a pas d'évolution nette de H/D avec la hauteur pour Goupi de Forêt, pour le Cécropia H/D augmente avec la hauteur ( $p < 0,0003$ ), et H/D diminue avec la hauteur pour le Goupi bord de piste ( $p < 0,001$ ).

### 3.5. CORRELATIONS ENTRE R ET L'INCLINAISON

On ne trouve pas de relation systématique, sauf pour Cécropia où l'inclinaison augmente avec H/Hcrit. Ceci pourrait être un effet indirect lié à l'augmentation de l'inclinaison avec la hauteur chez cette espèce.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. ASPECTS METHODOLOGIQUES SUR LES CHOIX D'INDICES D'INCLINAISON

Le choix d'un indice d'inclinaison (inclinaison moyenne, projection du point à 2m ...) n'a pas d'effet important sur les différences entre échantillons car les indices utilisés sont bien corrélés entre eux.

### 4.2. ASPECTS METHODOLOGIQUES SUR LES CALCULS DE HAUTEUR CRITIQUE

Nous avons montré que le choix du modèle géométrique et la prise en compte précise de la masse volumique ont un impact fort sur les valeurs de Hauteur critique calculées et ensuite sur les résultats concernant les différences entre espèces, milieux ... Cependant la relation est forte entre  $R$  et  $H/D^{2/3}$  qui permet d'espérer estimer avec une bonne précision  $R$  à partir de  $H$  et  $D$ . Il faut pourtant faire attention car l'analyse directe de  $H/D$  ne conduit la plupart du temps pas aux mêmes résultats.

Pour un échantillon donné, la méthode qui consiste à calibrer de façon destructive cette relation sur un échantillon réduit d'individus entièrement mesurés, puis à l'appliquer sur un inventaire large, semble correcte. Il faut se donner la possibilité de choisir des relations différentes entre les espèces, éventuellement les milieux. Il faut également se donner les moyens de développer des modèles plus réalistes pour certaines espèces non conformes aux modèles de Greenhill : tronc creux comme le *Cécropia*, masse volumique non constante ... Il faudra aussi étudier plus profondément la taille optimale de l'échantillon à mesurer pour calibrer la relation avec suffisamment de précision.

### 4.3. LES TRAITS BIOMECHANIQUES QUI DEPENDENT DU MILIEU

Sur le Goupi qui est capable de se trouver à la fois sous couvert fermé et en milieu ouvert, les arbres sont plus verticaux et moins autoportants en milieu fermé.

D'une part, ceci conforte l'hypothèse d'une nécessité d'allouer moins de matière au soutien lorsque la lumière devient limitée au risque de s'effondrer. Nous n'avons cependant pas mis en évidence une stratégie lianescente comme chez *Tachigali melinonii*. En effet, nous avons trouvé un nombre significatif d'individus en contact avec leurs voisins ou pris par une liane mais nous n'avons pas prouvé qu'il existait des individus fortement non autoportants.

D'autre part, la plus faible inclinaison en forêt permet d'imaginer que les réactions gravitropiques de maintien de la verticalité pourraient être plus fortes en forêt. Cela va avec l'observation d'inclinaisons plus fortes à la base et avec l'absence d'augmentation de l'inclinaison avec la hauteur.

#### 4.4. LES TRAITS BIOMECHANIQUES QUI DEPENDENT DE L'ESPECE

Entre *Cecropia obtusa* et *Goupia glabra* en milieu ouvert, nous avons constaté :

- des différences d'inclinaisons : Cécropia tolère et peut être même recherche activement par phototropisme des inclinaisons plus importantes
- des différences de facteur de risque d'effondrement : Cécropia serait plus proche de sa limite d'autoportance, ce qui semble difficile à expliquer par une course vers la lumière compte tenu de l'absence de compétition dans la clairière étudiée. Il faudrait de toutes façons mieux valider le modèle de calcul de la hauteur critique du Cécropia.

#### 4.5. LES TRAITS BIOMECHANIQUES QUI DEPENDENT DE LA TAILLE DE L'ARBRE

L'analyse de l'évolution des caractères avec la hauteur des arbres nous renseigne indirectement sur d'une part la façon dont ces caractères évoluent avec la croissance de l'arbre (effets ontogénétiques), d'autre part sur la façon dont ces caractères sont sélectionnés au fur et à mesure de la mort de certains individus et de la survie des autres. Il est impossible à ce stade de faire la différence entre effets liés à la survie et effets liés à la croissance, sans une étude démographique et des suivis de croissance complémentaire.

Le facteur R augmente très significativement avec la hauteur chez tous les types d'arbres étudiés. Chez les Goupis, la relation entre R et hauteur ne semble pas dépendre du milieu. Dans tous les milieux, chez nos deux espèces héliophiles, dans les stades étudiés de la régénération installée, la tendance est une allocation de matière au soutien de plus en plus économe au fur et à mesure de la croissance en hauteur, au risque éventuellement de s'effondrer. Cette relation a déjà été mentionnée par Sterck et Bongers (1998).

L'inclinaison n'augmente pas avec la taille, sauf pour *Cecropia obtusa*. Cela témoigne en faveur de l'existence de réactions gravitropiques significatives (sinon un arbre initialement déséquilibré ne pourrait que voir son déséquilibre augmenter avec sa croissance) avec de plus une possible sélection des arbres les moins déséquilibrés (les arbres trop inclinés et/ou incapables de se redresser ne survivent pas).

## 5. CONCLUSION

Notre projet avait pour objectif de mettre en évidence, à partir de l'analyse de caractères simples tels l'inclinaison, la hauteur, le diamètre et la masse des arbres, les influences du milieu et de l'espèce sur les traits biomécaniques de 2 espèces héliophiles. Nos résultats permettent d'établir :

- Que H et D sont des paramètres suffisant pour estimer le degré d'autoportance R, en utilisant une relation simple  $R=f(H/D^{2/3})$ . Cependant, cette relation varie avec l'espèce et le milieu et exige une bonne estimation, à partir d'un modèle ad hoc de forme (conique, cylindrique ...), de paramètres comme la masse volumique. Ceci a rarement été analysé dans la littérature, les auteurs se contentant souvent de mesurer la hauteur et le diamètre et d'appliquer une formule en supposant un tronc cylindrique et sans mesurer les masses portées, dans le but d'expliquer des relations allométriques entre hauteur et diamètre.
- Que l'inclinaison I varie en fonction de l'espèce (et donc des caractères génétiques) et du milieu : en milieu ouvert, les Cécropias sont plus inclinés que les Goupis, ce qui pourrait être expliqué par l'isolement des arbres (pas de voisins pour s'appuyer), par une croissance très rapide et des réactions de redressement moins rapides, parfois par un phototropisme actif (ils se penchent vers la lumière). Les Goupis en milieu ouvert sont plus inclinés que les Goupis en sous bois, ce qui conforte l'hypothèse initiale selon laquelle croître le plus verticalement possible est une nécessité pour la survie en sous bois.
- Que R varie en fonction de l'espèce (et donc des caractères génétiques) et du milieu. Les Cécropias sont moins autoportants, ce qui pourrait être également un caractère associé à la croissance rapide, mais qui est difficile à expliquer par la compétition pour la lumière. Les Goupis de forêt sont moins autoportants que les Goupis de bord de piste, ce qui conforte également l'hypothèse d'une course vers les strates plus élevées et plus éclairées obligeant à prendre des risques d'effondrement sous couvert fermé. Il est prévu dans le cadre de la thèse de G. Jaouen de comparer les comportements mis en évidence avec nos 2 espèces héliophiles étudiées à des espèces d'autres tempéraments à la lumière : ombrophiles, semi-tolérants ... en discutant les résultats en fonction des contraintes de compétition pour la lumière (en tenant compte des variations de milieu). En particulier, on va comparer *Goupia glabra* avec *Tachigali melinonii*, espèce de même tempérament (héliophile à vie longue capable de croître en milieu fermé), sur laquelle on a observé fréquemment un port non autoportant. Compte tenu du comportement particulier du *Cecropia obtusa*, il faudrait aussi étudier quelques autres espèces d'héliophiles stricts.
- Qu'on peut observer des variations des traits biomécaniques I et R avec la taille des arbres : l'inclinaison ne varie pas avec la hauteur pour les Goupis, mais augmente pour les Cécropias. R augmente avec H dans tous les cas : plus les arbres sont hauts, plus ils s'approchent de la limite d'autoportance. Cependant, ce dernier résultat ne permet pas de réaliser une véritable dynamique de variation de l'inclinaison et de

l'autoportance avec le temps. Notre projet n'était donc qu'une analyse préliminaire qui exigerait de remesurer, à intervalles de temps réguliers, l'inclinaison et les diamètres des arbres. Dans le cas particulier de l'inclinaison, l'étude d'une dynamique dans le temps et celle plus précise de l'influence des lianes permettrait peut-être d'établir par espèce et milieu des modèles de réaction de l'arbre en fonction de sa hauteur.

Cette étude préliminaire est une première dans le domaine de l'écologie des espèces forestières tropicales. Nous avons utilisé des modèles biomécaniques (degré d'autoportance) en les modifiant pour les adapter à nos espèces et en discutant de leur pertinence biologique (choix de prendre en compte le trou central pour *Cecropia obtusa*, choix d'exprimer la hauteur critique en fonction du volume). Ces modèles permettent d'interpréter des variables géométriques simples (inclinaison, diamètre, hauteur) par rapport à la nécessité pour les arbres de maintenir une verticalité plus ou moins grande, d'allouer la biomasse au soutien de façon plus ou moins économe et performante. Les premiers résultats obtenus sur deux espèces et deux milieux sont encourageants puisque les différences constatées vont dans le sens des hypothèses initiales.

## 6. BIBLIOGRAPHIE

- BLANQUET, P. ; CROUZET, G. ; FOURREAU, P. ; JAOUEN, G. ; GHESTEM, M. ; MARTIN, C. ; RUELLE, J. ; ZUBIETTA, B. ; Etude des stratégies de croissance et d'interception de la lumière mise en place par certaines espèces de la forêt tropicale, Rapport exercice terrain module FTH, 2002.
- BRUNETEAU, G. ; CORNET, J. G. ; DEBEAUSSE, S. ; ETIENNE, L. ; GUILLO, Y. ; LAMOULIE, J. ; PIRLIN, X. ; STEIERER, F. ; Biomécanique d'un jeune peuplement dans une trouée de chablis, Rapport exercice terrain module FTH, 2003.
- BUCHMAN, ET AL. BASIN. *Oecologia*, 1997. n° 110, pp 120-131. [mise à jour : 25 septembre 2004]. Available from : [http://basinisotopes.org/basin/sites/French\\_Guiana/french\\_guiana.html](http://basinisotopes.org/basin/sites/French_Guiana/french_guiana.html)
- DE MIGUEL, S; DEGUERET, A; GAUDRAIN, C; SALVADO, A; TESSIER, L. *Ecologie des bas-fonds*. Module FTH 2001. [mise à jour : 2001]. Available from : <http://kourou.cirad.fr/umr/enseignement/fth2001/projets/BasFonds.pdf>
- DETENNE, P., JACQUET, P., MARIAUX, A. *Manuel d'identification des bois tropicaux*, Tome 3, Guyane Française, 1982. Ed. CTFT Paris.
- GREENHILL, AG. Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and of the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 1881. Vol.4, part 2. pp 65-73.
- GRENAND, P; LOUBRY, D. *Guide de reconnaissance des arbres de Guyane*, 108 essences décrites. ONF, 2001. pp 76 et 80.
- GUITARD, D. *Mécanique du bois et composites*. Cepadues Ed., Toulouse, 1987. 238p.
- MOULIA, B; FOURNIER, M. Mechanics and structures and plants morphology : a critical review of plant mechanical design. In *Architecture, structure, mécanique de l'arbre*, 4ème séminaire interne, Montpellier 24-25 février 1992. pp198-231.
- NIKLAS, K. J. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. University of Chicago Press, Chicago, IL, 1992.
- POLAK, AM. *Major Timber Trees of Guyana : A Field Guide*. Tropenbos Series 2, 1992. pp 96-97.
- SPICHIGER, RE; SAVOLAINEN, V; FIGEAT, M. *Botanique systématique des plantes à fleurs*. Une approche phylogénétique nouvelle des Angiospermes des régions tempérées et tropicales. Presse polytechnique et universitaire Romande, 2000. pp 200 et 238.
- SPOSITO, TC; SANTOS, FAM. Scaling of Stem and crown in eight *Cecropia* (*Cecropiaceae*) species of Brazil. *American Journal of Botany*, 2001. vol. 88 n°5. pp 939-949.
- STERCK, F. J., BONGERS, F. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 1998. vol. 85 n°2. pp 266-272.