



Rapport de stage présenté par **Morgane DERYCKE** en vue de l'obtention d'un Master 2 recherche : Forêt, Agronomie, Génie de l'environnement, spécialité : Agronomie, Forêt, Ecosystèmes, Environnement, option : Ecologie forestière.



Jury : M. Chalot, JF Dhôte, P. Dizengremel, D. Epron, B. Ferry, J. Garbaye, A. Granier, C. Robin

Responsable de stage :
Meriem FOURNIER

Tuteur :
Pierre DIZENGREMEL

Rapporteurs
Jean François Dhôte
Daniel Epron

Remerciements

Je tiens à remercier ma maître de stage Mériem Fournier pour son soutien et son aide au cours de ce stage. Je remercie également Gaëlle Jaouen pour m'avoir fait profiter de son expérience ainsi que de ses conseils et qui s'est occupée de mes plants avant mon arrivée.

Un grand merci à mes différentes colocataires (Gaelle, Anne-Sophie, Mailyn, Sophie et Leticia) pour leur contribution à l'élaboration d'un mode de vie agréable.

Je remercie aussi Saintano et Audin pour leur aide dans les serres.

Je remercie toute l'équipe de l'UMR Ecofog pour l'accueil formidable et l'ambiance qui règne là-bas (Benoît, Aurélia, Louise, Noëlle, Steve, Carole, et bien d'autres...).

Merci beaucoup à Julien Ruelle et Tancrede Almeras pour les formidables coups de pouce qu'ils m'ont donnés au cours de ce travail.

Une remarque spéciale pour l'équipe du laboratoire de Pariacabo qui m'a permis de finir mon stage en beauté.

Enfin un grand merci à ma famille et à mes amis basés en métropole et qui m'ont soutenue tout au long de ce stage.

Résumé

Le redressement gravitropique est un phénomène fondamental dans la vie des jeunes arbres en sous-bois de forêt tropicale. Il leur permet de conserver une croissance en hauteur même après avoir subi la chute de débris ou même un chablis ayant conduit à leur inclinaison. Ce redressement passe principalement par la différenciation de bois de réaction et l'excentrement de la croissance radiale. Le redressement gravitropique est également sous le contrôle de différents paramètres tels que le diamètre des tiges, la dureté du bois, ou les masses portées.

La forêt tropicale humide contient une grande diversité spécifique et de stratégies écologiques. Dans ce travail nous cherchons à savoir si cette diversité se reflète dans les stratégies de redressement des espèces notamment au niveau de l'efficacité de la réaction. Nous avons comparé huit espèces de forêt tropicale humide avec différents comportements écologiques. Nous avons étudié leurs changements de forme au cours du temps, ainsi que leur croissance.

Nous avons réussi à montrer qu'il existe effectivement des différences interspécifiques de redressement. Des comportements particuliers à certaines espèces ont pu être dégagés. Nous avons également montré que pour la majorité des espèces, l'énergie de déformation est fortement corrélée à la croissance relative de l'espèce.

Mots clés : gravitropisme, biomécanique, diversité interspécifique, énergie

Summary

The gravitropic reaction is a fundamental phenomenon in the life of the young trees in under-storey of a tropical rain forest. It enables them to preserve a growth in height even after a fall of remains or a wind fallen wood had leaning them. This reaction passes mainly by the differentiation of reaction wood and the offsetting of the radial growth. The gravitropic reaction is also under the control of various parameters such as the diameter of the stems, the hardness of wood, or masses they carried.

The tropical rain forest contains a great specific diversity and ecological strategies. In this work we seek to know if this diversity is reflected in the strategies of recovery of the species in particular on a level of efficiency of reaction. We compared eight species of tropical rain forest with various ecological behaviours. We studied their changes in form in the course of time, as to their growth.

We showed that there are indeed interspecific differences in the gravitropic reaction. Some behaviours are specific to some species. We also showed that for the majority of the species, the deformation energy is strongly correlated with the relative growth of the species.

Key words: gravitropism, biomechanics, interspecific diversity, energy

Sommaire

Introduction.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Matériel et méthode.....	Erreur : source de la référence non trouvée
I. Matériel végétal.....	Erreur : source de la référence non trouvée
II. Echantillonnage.....	Erreur : source de la référence non trouvée
III. Dispositif expérimental.....	Erreur : source de la référence non trouvée
1. Mesures de croissance.....	Erreur : source de la référence non trouvée
2. Digitalisations.....	Erreur : source de la référence non trouvée
3. Anatomie.....	Erreur : source de la référence non trouvée
IV. Analyses de données.....	Erreur : source de la référence non trouvée
1. Indice de verticalité et de redressement.....	Erreur : source de la référence non trouvée
2. Analyse des formes.....	Erreur : source de la référence non trouvée
3. Analyse des courbures.....	Erreur : source de la référence non trouvée
4. Indice d'énergie de déformation.....	Erreur : source de la référence non trouvée
5. Analyses statistiques.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Résultats.....	Erreur : source de la référence non trouvée
I. Croissance.....	Erreur : source de la référence non trouvée
1. Croissance en hauteur.....	Erreur : source de la référence non trouvée
2. Croissance en diamètre.....	Erreur : source de la référence non trouvée
3. Croissance en volume.....	Erreur : source de la référence non trouvée
II. Redressements gravitropiques.....	Erreur : source de la référence non trouvée
1. Indices de verticalité et de redressement.....	Erreur : source de la référence non trouvée
2. Analyse spatiale du redressement.....	Erreur : source de la référence non trouvée
3. Indice d'énergie de déformation.....	Erreur : source de la référence non trouvée
III. Anatomie du bois.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Discussion.....	Erreur : source de la référence non trouvée
I. Croissance.....	Erreur : source de la référence non trouvée
II. Redressement gravitropique.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Conclusions et perspectives.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Bibliographie.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Annexe 1.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Annexe 2.....	Erreur : source de la référence non trouvée
Annexe 3.....	Erreur : source de la référence non trouvée

Introduction

La gravité est le seul signal environnemental à être constant aussi bien dans le temps que dans l'espace (Barlow,1995; Hangarter,1997). Néanmoins, les forces de gravité, en tant que contraintes écologiques ou stimuli environnementaux, ont des effets qui varient en interaction avec la structure de la plante et sa croissance. Ainsi, du fait de la structure élancée des tiges, les forces de gravité agissent en flexion, occasionnant des courbures et inclinaisons (Gartner,1989).

Cette flexion est une contrainte pour la croissance verticale en hauteur des tiges. Cette contrainte augmente avec le diamètre des tiges, les masses portées, la longueur du bras de levier (i.e. la hauteur du centre de gravité des masses portées) et la flexibilité du bois.

Pour maintenir son orientation par rapport à la verticale et réussir sa croissance en hauteur, l'arbre doit donc réagir continuellement pour s'opposer aux courbures et inclinaisons occasionnées par la gravité : c'est ce qu'on appelle le gravimorphisme (Wilson,1997). Ce gravimorphisme passe par différents mécanismes dont la réorientation des axes (gravitropisme) mais il peut également y avoir d'autres réactions telles que la croissance verticale de nouvelles pousses latérales ou le débourrement de bourgeons adventifs pour former des tiges épicorniques (ou gourmands) lorsque l'inclinaison dépasse une certaine limite (Wilson,1997).

Les réactions gravitropiques passent par différents processus selon le type de tissus :

- Pour les parties jeunes non lignifiées, la pression de turgescence hydrique dans les tissus primaires associée à une croissance asymétrique peut amener à une réorientation de la tige non lignifiée en quelques heures à quelques jours (Salisbury 1992 cité par Fournier, Stokes et al.,2006).
- Quand l'élongation est terminée mais que la croissance radiale est toujours active, la différenciation des cellules du bois pendant la maturation est modifiée et il y a formation de bois de réaction (Wilson 1984 dans Fournier, Stokes et al.,2006), la croissance radiale et l'excentrement de cette croissance interviennent également (Wilson,1997). Dans ces deux cas la réorientation est possible grâce à l'induction d'une dissymétrie des forces internes (Fournier, Stokes et al.,2006).

Les forces périphériques peuvent être rendues dissymétriques de différentes manières :

- En cas d'excentrement de la croissance radiale (plus de cellules néoformées sur une des faces de la tige), la somme des forces de tension¹ est plus importante sur cette face. Cette face va donc tirer sur l'axe et le courber.
- Une autre solution est la différenciation de bois de réaction (Fisher,1985; Yoshizawa, Okamoto et al.,1986; Bamber,1987; Yoshida, Okuda et al.,2000): le

¹ Lors de leur maturation, les cellules de la périphérie de la tige des angiospermes ont tendance à rétrécir, ce qui entraîne un retrait longitudinal (c'est ce qu'on appelle le retrait de maturation). Cette tendance naturelle est empêchée par la forte cohésion qui existe entre les couches existantes et la couche de cellules néoformées. Les nouvelles cellules sont donc mises en tension et, par équilibrage des forces, les anciennes cellules sont en compression. Toute la périphérie du tronc est donc tendue. Cet état mécanique fait que l'arbre est précontraint, on parle de contraintes de maturation (Fournier, Chanson et al.,1994).

bois de tension chez les angiospermes et le bois de compression chez les gymnospermes (quasiment absents de la forêt tropicale humide). Le bois de tension est caractérisé par un retrait de maturation plus important que pour le bois dit « normal » (Bamber,1987; Yoshida, Okuda et al.,2000; Fournier, Stokes et al.,2006). En différenciant ce bois uniquement sur une face (la face supérieure des axes inclinés), la force de tension est de nouveau plus importante sur cette face qui tire sur l'axe et le courbe.

Rien ne s'oppose bien entendu à la coexistence de ces deux phénomènes lors du redressement d'une tige inclinée.

Plus le diamètre de la tige sera important, plus la tige est difficile à courber, et donc plus la courbure de réorientation sera faible (et donc lente) toutes choses égales par ailleurs. Pour une petite tige de quelques centimètres de diamètre, les effets sont visibles en quelques semaines ou mois. Pour un gros arbre, il faut plutôt une à plusieurs années pour espérer observer des déplacements (de la cime par exemple) ou des variations d'inclinaison significatives.

Le gravitropisme de la tige est un phénomène fondamental dans la vie de l'arbre, puisque même dans le sous-bois d'une forêt tropicale humide mature, i.e. avec peu de ressources (notamment lumineuses), les jeunes plants sont capables de se réorienter afin d'adapter leur direction de croissance en vue de rejoindre la canopée et procéder ainsi à la régénération du couvert (Jaouen,2003).

La forêt tropicale humide est une des formations végétales les plus diversifiées de la planète (Whitmore, 1998 dans Turner,2001). En Guyane française, on peut trouver plus de 200 espèces d'arbres différentes sur un seul hectare pour environ 600 tiges de plus de 10cm de diamètre à hauteur de poitrine inventoriées (Sabatier,2001) et plus de 1300 espèces d'arbres identifiés par les botanistes sur la totalité du territoire (Fournier, Bonal et al.,2001). Cette diversité spécifique implique une diversité de fonctionnement et de structure importante. Ces espèces diffèrent par leurs modes d'exploration de l'espace, d'acquisition et d'utilisation des ressources. La lumière est la première ressource limitante pour la croissance des arbres en forêt tropicale humide. Sous canopée fermée, il y a seulement entre 0.2 à 6.5% du plein éclairage qui arrive au sol (Montgomery et Chazdon,2002). Il est donc fréquent de faire un premier classement des stratégies de croissance en terme de tempérament vis-à-vis la lumière.

Les arbres intolérants à l'ombre (héliophiles ou pionniers) ne peuvent survivre et devenir mature que lorsqu'ils évitent les faibles éclairages ou réussissent à leur échapper. A priori, cela ne peut se faire qu'au prix d'un fort investissement dans la croissance en hauteur (pour garder un feuillage toujours dans les strates les plus élevées et les plus éclairées), et donc un élancement extrême de la tige pouvant parfois aboutir à la non-autoportance de la tige. On peut éventuellement observer un changement de tempérament avec l'ontogenèse en modifiant les traits foliaires et la physiologie en général de l'individu pour le rendre apte à vivre dans des éclairages plus faibles. Ces espèces se trouvent généralement dans les trouées où elles peuvent démarrer leur cycle de vie. A l'autre extrémité on trouve les espèces tolérantes à l'ombre (sciaphiles) qui peuvent supporter une luminosité faible. Généralement, elles croissent plus lentement surtout pendant leurs jeunes stades. Selon (Sterck et Bongers,1998), cela leur permet de mettre en place une structure plus massive, avec ainsi une plus forte sécurité mécanique pour survivre aux chutes de débris dans le sous-bois. Les espèces strictement sciaphiles de sous-bois ne percent jamais la canopée, alors que d'autres sciaphiles seront capable d'adapter leurs traits foliaires et leur

physiologie à la pleine lumière en devenant de très grands arbres structurant la voute. (Riera, Puig et al.,1989; Fournier, Bonal et al.,2001; Sabatier,2001; Turner,2001)

Dans le sous bois tropical, dense et peu éclairé, l'élancement des tiges peut être extrême, ce qui les rend particulièrement vulnérables aux flexions induites par la gravité et par des chocs mécaniques tels que des chutes de débris provenant de la canopée. On peut donc supposer que le soutien des masses est une contrainte importante de construction pour les arbres juvéniles de la forêt tropicale en situation de ressource limitante et de faible croissance. L'hypothèse sous jacente des travaux de l'UMR ECOFOG en biomécanique écologique est que cette contrainte écologique a induit des stratégies diversifiées et mécaniquement performantes de croissance en hauteur et d'économie de biomasse allouée au soutien. On suppose également que ces stratégies adaptées ont dues être sélectionnées en interaction avec la stratégie écologique globale de l'espèce, notamment sa place dans la dynamique de végétation (pionnier strict ou tardif, espèce de sous bois ...) et son tempérament à la lumière (héliophile ou tolérant à l'ombre).

Les processus de réaction gravitropique et leur efficience (c'est-à-dire l'analyse des réorientations par rapport à la croissance générale en biomasse ou à l'allocation de croissance en bois de tige) sont à priori fortement impliqués dans la performance mécanique du soutien et la stratégie d'économie de biomasse.

Dans ce contexte général, l'objectif de ce travail est de mettre en évidence des différences interspécifiques de réorientation et de les analyser en essayant de séparer les effets dus à des différences interspécifiques de vitesse de croissance, et les effets dus à des différences plus fines telles que la performance intrinsèque des bois de réaction ou l'énergie allouée au redressement. Ce travail est réalisé dans le cadre du projet WOODIVERSITY financé par l'ANR (<http://kourou.cirad.fr/umr/WooDiversity/index.htm>).

Matériel et méthode

Pour étudier la diversité interspécifique du gravitropisme, on choisit de s'affranchir des conditions naturelles où les stimuli qui provoquant le redressement sont très variables et incontrôlables, et d'étudier le redressement provoqué par une inclinaison initiale identique (entre 30 et 35 degrés), dans des conditions d'éclairement identiques favorables à une bonne croissance de toutes les espèces et en dehors de tout stress hydrique.

I. Matériel végétal

Pour pouvoir comparer des espèces ayant des stratégies de croissance différentes, huit espèces ayant des ports contrastés et des tempéraments différents à la lumière ont été choisies :

- *Eperua falcata* Aubl. (Ep) (Caesalpiniaceae) aussi appelé Wapa ou walaba (nom commercial). C'est un arbre de la canopée d'une hauteur à l'âge adulte variant entre 15 et 30m et dont le diamètre peut atteindre 80 cm. C'est l'essence la plus fréquente en forêt guyanaise, elle peut représenter jusqu'à 20% du volume sur pied. Elle est apte à coloniser les milieux extrêmes à forte contrainte. Il a une répartition géographique allant du Venezuela au Brésil amazonien en passant par les Guyanes (O.N.F.,2001) C'est une essence semi-tolérante émergente à croissance moyenne à forte (groupe 3 de Favrichon,1994), avec un modèle architectural de Troll (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Eperua grandiflora* (Aubl.) Benth. (Eg) (Caesalpiniaceae) aussi appelé Wapa-courbaril, ou walaba (nom commercial). C'est un arbre de canopée de hauteur à maturité variant entre 15 et 30m et dont le diamètre peut atteindre 60cm. C'est une essence grégaire, tolérant des conditions hydriques moyennes et privilégiant les sols minces. Sa croissance est favorisée par des conditions lumineuses modérées. On le retrouve au Surinam, Guyane française jusqu'à la frontière avec le Brésil (O.N.F.,2001). C'est une essence semi-tolérante émergente à croissance moyenne à forte (groupe 3 de Favrichon,1994), avec un modèle architectural de Troll (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Tachigali melinonii* (Harms) Barneby (Tm) (Caesalpiniaceae) aussi appelé Diaguidia. C'est un grand arbre pouvant atteindre 45m de hauteur et 90cm de diamètre. Commun surtout dans les forêts secondaires mais peut également se trouver en forêt primaire et dans les savanes forestières. Essence héliophile préférant les terrains sains mais pouvant se retrouver en bas-fond. Il est considéré comme une essence pionnière (début de succession) longévive (O.N.F.,2004). C'est une essence héliophile persistante appartenant à l'étage supérieur avec une croissance très forte (groupe 4 de Favrichon,1994), et un modèle architectural de Petit (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).

- *Dicorynia guianensis* Amsh. (Dg) (Caesalpiniaceae) aussi appelé Angélique ou basralocus (nom commercial). C'est un des plus grands arbres en forêt primaire. Il peut atteindre 45m de haut et plus de 1m de diamètre. C'est une essence de lumière tolérante à l'ombre et ayant une capacité de germination en trouée et sous couvert. On la trouve le plus souvent sur des terrains et pentes bien drainés. C'est l'essence la plus exploitée en guyane. On peut la trouver au Surinam, en Guyane française, au Para et Amapa brésiliens (O.N.F.,2001) C'est une essence semi-tolérante émergente à croissance moyenne à forte (groupe 3 de Favrichon,1994), avec un modèle architectural de Troll (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Virola michelii* Heckel (Vm) (Myristicaceae) aussi appelé : Yayamadou-montagne ou virola (nom commercial). C'est un arbre pouvant atteindre 35m de hauteur et 1m de diamètre à maturité. On le trouve en forêt primaire sur sols sains. C'est une essence de demi-lumière, qui a une régénération abondante en zone perturbée. Plus tolérant à l'ombre au stade juvénile que *Virola surinamensis*. On peut la trouver au Surinam, en Guyane française, au Para et Amapa brésiliens (O.N.F.,2001). C'est une essence héliophile persistante appartenant à l'étage supérieur avec une croissance très forte (groupe 4 de Favrichon,1994), et un modèle architectural de Massart (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Virola surinamensis* (Rol.) Warb (Vs) (Myristicaceae) aussi appelé : Yayamadou-marécage ou Virola (nom commercial). C'est un grand arbre atteignant 30m de hauteur et 80cm de diamètre au stade adulte. On le trouve fréquemment en association le long des rivières ou en forêt marécageuse. C'est une essence de lumière avec stade juvénile faiblement tolérant à l'ombre et une régénération abondante en zones perturbées. On le trouve au Venezuela, aux Guyanes et au niveau des basses terres d'Amazonie (O.N.F.,2001). C'est une essence héliophile persistante appartenant à l'étage supérieur avec une croissance très forte (groupe 4 de Favrichon,1994), et un modèle architectural de Massard (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Cecropia obtusa* Trecul (Co) (Cécropiaceae) aussi appelé Bois-canon. Cette essence donne des individus de taille moyenne (25-30m). Son tronc est droit et creux. Elle est caractéristique de la végétation secondaire et des bords de route. Durée de vie limitée (25-30ans). C'est une espèce pionnière associée avec les phases initiales de la régénération. On le retrouve dans toute l'Amérique tropicale (O.N.F.,2001). C'est une essence héliophile stricte appartenant à la strate inférieure avec une croissance très forte et un renouvellement rapide (groupe 5 de Favrichon,1994), et un modèle architectural de Rauh (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).
- *Carapa procera* A. DC. (Cp) (Méliaceae) aussi appelé Carapa ou andiroba (nom commercial). Cette essence peut atteindre 30-35m de haut et 1m de diamètre à maturité. C'est une essence de semi lumière abondante sur les terrains humides et aux abords des rivières. En Guyane on la trouve principalement sur le littoral et le bassin des grands fleuves. On le trouve aux Caraïbes, en Amérique subtropicale (dont Guyane française), mais également en Afrique occidentale et équatoriale (O.N.F.,2001). C'est une essence héliophile persistante appartenant à l'étage supérieur avec une croissance très forte

(groupe 4 de Favrichon,1994), et un modèle architectural de Cook (Hallé et al., 1978 dans Marcon et Ollivier,2004).

Selon l'essence, les plantules sont plus ou moins grandes et plus ou moins lignifiées.

Les graines d'*Eperua falcata* et *grandiflora* et les *Virola guianensis* et *surinamensis* ont été plantées en février 2005 (ces jeunes arbres ont donc un an au début de l'expérimentation). Les *Dicorynia* sont issus de plantules repiquées 6 mois avant le début de l'expérience. Comme on sait que le pic de germination de cette espèce est en février (Fournier, com. pers., 2006), on peut conclure que les plants ont également un an au début de l'expérimentation. En ce qui concerne les Tachigali, un premier essai de repiquage en février 2005 ayant échoué, un second essai concluant a été réussi en juillet 2005. De même, les *Cecropia* produisant des graines très petites, il est donc extrêmement difficile de les récolter et de les mettre à germer, des plantules ont donc été récoltées en forêt et transplantées en serre mi-octobre alors qu'elles faisaient de 5 à 15cm. Dans tous les cas, vu la croissance rapide de ces espèces héliophiles, il est probable que les plants sont également âgés d'environ un an (sans doute un peu plus jeunes). Les Tachigali sont de petites dimensions, cette espèce étant connue pour réagir fortement au stress de transplantation (Coste, com. pers.). Les *Carapa* viennent de plantules issues de graines d'un an.

II. Echantillonnage

Sur la base de mesures de hauteurs préliminaires, nous avons effectué une sélection de 16 à 18 individus de chaque essence à l'intérieur d'un échantillon initial de vingt individus pour obtenir des lots d'arbres inclinés et témoins comparables. La taille est un facteur important dans le processus de redressement, elle ne doit pas biaiser les résultats. Il faut donc, d'une part, ne pas avoir de différences initiales significatives de taille moyenne entre les deux lots, d'autre part, avoir une variabilité au sein de chaque lot afin de prendre en compte l'effet « dimensions ». Les analyses statistiques de comparaison de moyenne réalisées sur les données de croissance montrent qu'aucune différence significative n'est décelable sur les dimensions initiales (hauteur et diamètre) des arbres entre les deux lots.

Essence	Nombre d'arbres retenus	Hauteur moyenne initiale (cm)	Diamètre initial moyen à la base (mm)
<i>Eperua falcata</i>	18	71.84 ± 19.77	8.05± 1.35
<i>Eperua grandiflora</i>	16	70 ± 22.54	9.44 ± 1.65
<i>Virola surinamensis</i>	18	50.31 ± 13.43	4.73 ± 2.39
<i>Virola michelii</i>	16	23.66 ± 5.26	5.22 ± 1.24
<i>Dicorynia guianensis</i>	16	14.44 ± 3.61	1.95 ± 0.54
<i>Tachigali melinonii</i>	16	22.16 ± 10.64	4.04 ± 1.42
<i>Cecropia obtusa</i>	16	57.84 ± 22.53	11.02 ± 3.29
<i>Carapa procera</i>	16	39.53 ± 7.05	8.41 ± 1.15

Une fois la sélection effectuée nous avons pu disposer les arbres dans la serre, arranger les supports, et installer aléatoirement le lot des arbres inclinés sur leurs supports. Dans les jours suivants l'installation nous avons effectué la première digitalisation et la première série de mesures précises de croissance (diamètre et hauteur).

III. Dispositif expérimental

Les plants sont répartis dans une seule serre sous ombrière (la quantité de lumière est d'environ 30% du plein éclairage, des mesures précises sont en cours de réalisation), les supports d'inclinaison sont disposés en rectangles et les plants disposés aléatoirement sur ces supports. Les plants témoins sont placés vers l'extérieur de ce rectangle (cf. annexe 1, p. 26). L'inclinaison des pots est vérifiée grâce à un inclinomètre : $32.58^\circ (\pm 3.67)$.

Le choix d'un tel angle tient au fait que l'on veut susciter la réaction gravitropique. Il faut donc une inclinaison suffisante, mais sans dépasser un certain angle au-delà duquel on verrait le développement de tiges épicromiques. Les expériences de même type sont habituellement réalisées avec des inclinaisons comprises entre 10 et 50 degrés (Hejnowicz, 1967; Fisher et Mueller, 1983; Fisher, 1985; Wilson et Gartner, 1996). Yoshida, Okuda et al., 2000, ont montré sur deux angiospermes (*Liriodendron tulipifera*, *Prunus spachiana*) que l'angle d'inclinaison de la tige provoquait une modification proportionnelle des propriétés du bois de réaction (angle des microfibrilles, quantité de cellulose), entre 0 et 20°. Au-delà de 20°, les propriétés du bois n'évoluent plus. On se place donc à un angle supérieur à 20° pour être certains d'observer une réaction maximale.

Les plants ont été placés sur les supports le 07/02/2006. Pour les plants déjà courbés avant leur inclinaison (les *Eperua falcata* en particulier, dont la partie apicale est très plagiotrope), nous les avons placés sur les supports dans le sens de leur courbure et inclinaison naturelle, pour éviter d'induire des formes complexes (vrillées).

Pour repérer des points matériels précis le long des plants, chaque tige est marquée à la peinture ; les plants inclinés sont marqués tout les cm pour les besoins de la digitalisation des formes alors que les témoins sont marqués tout les 5cm pour les mesures de croissance.

i. Mesures de croissance

Toutes les quatre semaines des mesures de croissances en hauteur et en diamètre sont effectuées.

Pour les mesures de croissance en hauteur, on mesure la distance du dernier point jusqu'à l'apex avec un mètre ruban et on comptabilise les feuilles et les ramifications présentes dans cette partie.

Pour les mesures de croissance en diamètre, on utilise un pied à coulisse électronique et on effectue deux mesures perpendiculaires tous les deux cm pour les inclinés et tous les 5cm pour les témoins, ceci afin de vérifier si la tige est circulaire ou déséquilibrée.

ii. Digitalisations

Toutes les deux semaines, on effectue une digitalisation des plants à l'aide d'un digitaliseur magnétique Fastrak 3Space Polhemus constitué d'un pointeur, d'un émetteur et d'une centrale d'acquisition reliée à un ordinateur. L'émetteur émet un champ électromagnétique qui est perturbé à chaque activation du pointeur, la centrale d'acquisition repère ces perturbations et enregistre leurs coordonnées dans un repère géométrique en trois dimensions (x, y, z). On utilise le logiciel Pol95 (Adam, 1999) pour acquérir les données. Avant chaque digitalisation, on digitalise une équerre placée au sol et mise à l'horizontale grâce à un niveau à bulle. Elle constitue le repère de référence dans lequel sont relevées les coordonnées des points. Toutes les mesures sont effectuées par un seul opérateur pour éviter tout effet opérateur.

En activant le pointeur au niveau de chaque point marqué (tous les cm) le long de la tige, une suite de points est obtenue. Ces données de digitalisation sont exploitées grâce à Excel et au logiciel Matlab® version 7.0 (The Mathworks).

Les arbres témoins ne sont pas digitalisés.

iii. Anatomie

On effectue des analyses de tige pour pouvoir étudier la quantité, la disposition et l'évolution le long du tronc du bois de tension.

Cette analyse est faite en fin d'expérience sur deux arbres de chaque espèce, en essayant de choisir un arbre avec un bon redressement et un arbre avec un redressement moins marqué pour pouvoir comparer les éventuelles différences de bois de tension.

On effectue des coupes de 20 à 25 μm à trois niveaux de la tige (à la base, au milieu, et au bout de la tige lignifiée). On effectue ensuite une coloration à base de Safranine et de Fast Green qui colorent respectivement la cellulose et la lignine. Le bois de tension étant moins lignifié et contenant plus de cellulose (particulièrement pour les bois dits à couche « G » (Keller, 1994 dans Grzeskowiak, Sassus et al., 1996)), le bois normal se retrouve coloré en rose alors que le bois de tension est coloré en bleu. On fait ensuite des photos des lames ainsi qu'une observation au microscope qui permet de détecter des particularités du bois de tension. Enfin on fait une analyse d'image (grâce au logiciel gratuit ImageJ © 1.4.3.67) sur les photos pour estimer l'excentrement de la moelle ainsi que la quantité et la localisation du bois de tension.

IV. Analyses de données

La numérisation permet diverses exploitations de données : telles que l'élaboration d'un indice de redressement, l'analyse de l'évolution de la forme globale des arbres, ou l'observation plus précise des courbures dans l'espace et en fonction du temps.

1. Indice de verticalité et de redressement

On construit un indice global de verticalité grâce aux données de numérisation. Cet indice est l'opposé du rapport entre l'abscisse horizontale du dernier point numérisé et son abscisse curviligne mesurée (c'est-à-dire la longueur mesurée de la tige : ne change pas au

cours de l'expérimentation). Cet indice est une indication de l'évolution de la réaction. Plus il tend vers 1, plus la zone apicale se rapproche de la verticale à l'aplomb de la base

Lorsque l'on analyse cet indice au cours du temps, on a une indication sur la verticalité de l'arbre étudié. On peut également étudier la différence entre l'indice à la dernière date et l'indice à la première date pour chaque arbre, ce qui nous donne des renseignements sur le redressement effectif de l'arbre pendant l'expérimentation.

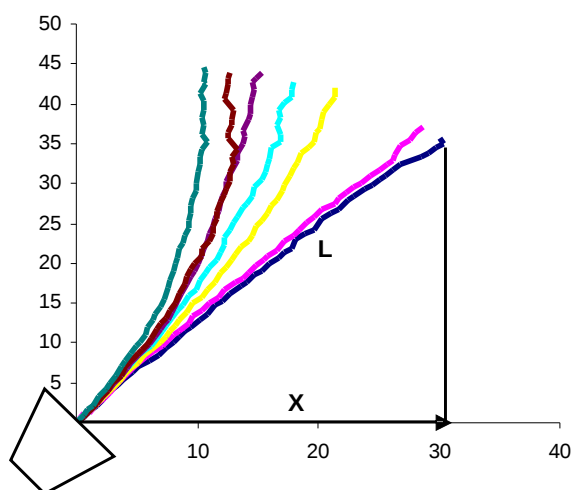


Figure 1: Composantes de l'indice de verticalité.
Indice de verticalité (IV)= $1 - X / L$

ii. Analyse des formes

Pour pouvoir représenter les données de digitalisation de manière simple il faut les replacer dans le plan principal d'inclinaison (contenant la verticale, et représentant au mieux la forme des plants). Or, les données de digitalisation sont dans un repère en trois dimensions, il faut donc effectuer une projection dans ce plan principal. Celle-ci se fait grâce à une routine créée sous Excel par T. Almeras ; on fait une rotation de repère qui permet d'obtenir un plan xz correspondant à une variation maximale des x, ce qui permet de représenter au mieux les différentes formes numérisées. Pour ceci on projette tout l'arbre horizontalement (on élimine donc la variable z qui est la hauteur, et qui restera inchangée), puis on détermine l'axe principal de cette projection. On remet ensuite l'arbre dans le plan moyen xz formé par la verticale et cet axe principal. On peut ensuite utiliser ces données pour représenter les formes numérisées et leur succession dans le temps grâce à un tableur.

iii. Analyse des courbures

Les données de numérisation sont traitées par des procédures mises au point par C. Coutand sur le logiciel Matlab ® version 7.0 (The Mathworks), adaptées avec l'aide de T. Almeras. Ces procédures ont pour but d'ajuster des fonctions polynômiales particulières -les splines lissantes-, sur ces séries discrètes retraçant les formes successives. Ces fonctions sont continues et dérivables en tout point.

Pour permettre l'analyse des courbures, on doit se libérer de l'erreur expérimentale qui induit une trop grande variabilité dans les données. On effectue donc un lissage des

données ; la distance tolérée aux points expérimentaux est une caractéristique fixée par l'utilisateur, qui définit le degré de lissage.

Les dérivées premières et secondes de ces fonctions peuvent alors être calculées (avec les fonctions `fnder` et `fnval` de Matlab). Ces dérivées permettent ensuite de calculer la courbure en chaque point de l'axe selon la formule :

$$C(s) = \frac{d^2P(x_s)/dx_s^2}{[1 + (dP(x_s)/dx_s)^2]^{3/2}}$$

C(s) est la courbure à l'abscisse curviligne **s**

P(x_s) le polynôme d'ajustement au point d'abscisse **x** et d'abscisse curviligne **s**

dP(x_s)/d x_s et **d²P(x_s)/d x_s²** les dérivées premières et secondes de **P(x)**.

Une convention de signe a été prise. Elle correspond à celle adoptée le plus souvent. Il s'agit du sens trigonométrique : si la forme évolue dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, la courbure est positive, sinon, elle est négative.

On analyse les données de courbure de deux manières, soit en observant les variations de courbures le long d'un arbre aux différentes dates, soit en observant les variations de courbures à différentes hauteurs de l'arbre (toutes les 2 ou 5 cm selon la taille de l'arbre) au cours du temps ce qui donne des informations sur l'évolution de la forme dans le temps et selon la hauteur dans l'arbre.

iv. Indice d'énergie de déformation

Le but de cette étude est de quantifier les différences de redressement entre espèces, pour cela il faut utiliser un indice de redressement intégré sur tout l'arbre. L'indice de verticalité construit au début a l'inconvénient de ne pas raisonner sur les courbures (alors que le processus gravitropique est bien l'induction de courbures) et de ne pas prendre en compte le fait que courber une partie épaisse (la base) demande plus d'énergie que de courber une partie plus élancée.

Pour éviter ces problèmes, on souhaite travailler sur une énergie de déformation (c'est à dire le travail mécanique nécessaire pour provoquer les variations de courbure mesurées) sommée le long de la tige. On utilise pour cela une équation permettant d'évaluer l'énergie de déformation d'une poutre en flexion :

$$\text{Énergie de déformation d'une poutre en flexion} = E \int_0^L C^2 dl$$

C : variation de courbure entre deux dates

E : module d'élasticité

I = inertie en flexion : $\frac{\pi}{64} D^4$

dl : longueur du tronçon

Dans la mesure où la force n'est pas induite par un élément externe (comme le poids) mais par la croissance du bois périphérique qui crée des forces internes sur le bois central déjà en place, il est cohérent de se concentrer sur les effets géométriques et d'éliminer l'effet de E : une espèce à bois plus rigide est plus difficile à courber en demandant une énergie supérieure, mais en même temps, comme elle produit du bois plus rigide, elle produit une force plus grande. On obtient donc un indice d'énergie de déformation simplifié, qui a la dimension d'un volume :

$$\text{Indice d'énergie de déformation} = \sum_{i=1}^n C_i^2 I_i L_i$$

On peut donc créer des graphiques représentant l'énergie de déformation mise en œuvre entre deux dates. Avec quatre dates de mesures de diamètre on obtient donc trois graphiques. On fait deux types de graphiques : un premier qui représente l'indice en fonction du volume et qui nous donne une représentation de la répartition des espèces mais qui est fortement dépendant du volume initial. Pour s'affranchir de cela, on fait un deuxième graphique représentant l'indice rapporté au volume initial en fonction de la croissance relative en volume de. Une analyse plus mécaniste, basée sur la modélisation mécanique du processus de réorientation, est en cours d'élaboration par T. Alméras et M. Fournier, qui permettra ultérieurement de relier explicitement cet indice sans dimension à des variables géométriques (diamètres et croissance en diamètre le long du tronc, excentrement de croissance) et matérielles (déformations de maturation du bois avec leur asymétrie). A priori (T. Almeras, com. pers), on peut s'attendre à une augmentation de l'indice avec la croissance relative en volume, mais le facteur multiplicatif peut varier fortement d'une espèce à l'autre et d'un individu à l'autre, de sorte qu'il n'est pas évident de prédire la forme des graphiques a priori.

v. Analyses statistiques

Des analyses de variance (ANOVA à un ou deux facteurs), des tests de Bonferroni (présenté par groupes homogènes), et des régressions linéaires sont utilisées pour déterminer les effets des différentes espèces et traitements sur le redressement gravitropique. Ces tests sont faits avec le logiciel Statistica® version 6.0 sous Windows XP. Les effets des facteurs sont considérés comme significatifs lorsque la probabilité d'être sous l'hypothèse nulle est inférieure à 5%.

Résultats

I. Croissance

On cherche à s'affranchir de la taille initiale des plants pour pouvoir effectuer des comparaisons pertinentes. Pour cela on étudie les croissances relatives ($\frac{\text{Mesurefinale} - \text{Mesureinitiale}}{\text{Mesureinitiale}}$). Cela donne un résultat sans unité qui permet d'évaluer la croissance de l'arbre sans tenir compte de sa taille initiale.

1. Croissance en hauteur

Espèces	Croissance relative en hauteur
<i>Cecropia obtusa</i>	0.24 ± 0.12
<i>Carapa procera</i>	0.07 ± 0.04
<i>Dicorynia guianensis</i>	0.32 ± 0.24
<i>Eperua falcata</i>	0.19 ± 0.15
<i>Eperua grandiflora</i>	0.04 ± 0.05
<i>Tachigali melinonii</i>	0.34 ± 0.17
<i>Virola michelii</i>	0.07 ± 0.07
<i>Virola surinamensis</i>	0.05 ± 0.07

Une analyse de variance à deux facteurs (espèce et inclinaison) montre qu'il n'y a pas d'effet significatif de l'inclinaison ($p=0.06$), mais qu'il y a un fort effet espèce ($p<0.0001$).

Espèce	Groupe			
	a	b	c	d
<i>Eperua grandiflora</i>	*			
<i>Virola surinamensis</i>	*			
<i>Carapa procera</i>	*	*		
<i>Virola michelii</i>	*	*		
<i>Eperua falcata</i>		*	*	
<i>Cecropia obtusa</i>			*	*
<i>Dicorynia</i>			*	*

<i>guianensis</i>				
<i>Tachigali melinonii</i>				*

Le test de Bonferroni ne permet pas de dégager de groupes bien différenciés mais une évolution progressive.

ii. Croissance en diamètre

Espèce	Croissance relative en diamètre
<i>Cecropia obtusa</i>	0.12 ± 0.11
<i>Carapa procera</i>	0.23 ± 0.12
<i>Dicorynia guianensis</i>	0.66 ± 0.29
<i>Eperua falcata</i>	0.17 ± 0.1
<i>Eperua grandiflora</i>	0.09 ± 0.06
<i>Tachigali melinonii</i>	0.43 ± 0.3
<i>Viola michelii</i>	0.35 ± 0.23
<i>Viola surinamensis</i>	0.29 ± 0.17

Une analyse de variance à deux facteurs montre de nouveau qu'il n'y a pas d'effet significatif de l'inclinaison sur la croissance en diamètre ($p=0.45$), mais qu'il y a un effet significatif de l'espèce ($p<0.0001$).

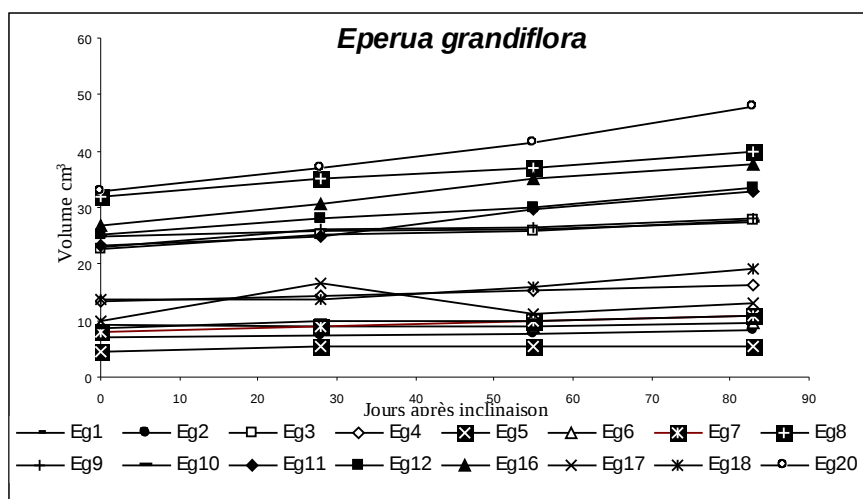
Espèces	Groupes				
	a	b	c	d	e
<i>Eperua grandiflora</i>	*				
<i>Cecropia obtusa</i>	*	*			
<i>Eperua falcata</i>	*	*	*		
<i>Carapa procera</i>	*	*	*	*	
<i>Viola surinamensis</i>		*	*	*	
<i>Viola michelii</i>			*	*	
<i>Tachigali melinonii</i>				*	
<i>Dicorynia guianensis</i>					*

Le test de Bonferroni différencie clairement les *Dicorynia guianensis* des autres espèces, leur croissance relative en diamètre est nettement plus importante que celle des autres.

iii. Croissance en volume

Espèce	Croissance relative en volume
<i>Cecropia obtusa</i>	0.64 ± 0.58
<i>Carapa procera</i>	0.7 ± 0.28
<i>Dicorynia guianensis</i>	2.19 ± 1.28
<i>Eperua falcata</i>	0.67 ± 0.37
<i>Eperua grandiflora</i>	0.27 ± 0.11
<i>Tachigali melinonii</i>	1.36 ± 0.94
<i>Virola michelii</i>	1 ± 0.66
<i>Virola surinamensis</i>	0.75 ± 0.37

Une analyse de variance à deux facteurs révèle logiquement qu'il y a un effet significatif de l'espèce sur la croissance en volume ($p < 0.0001$), et qu'il n'y a pas d'effet de l'inclinaison ($p = 0.6$).



L'observation de la cinétique de la croissance en volume démontre une croissance assez régulière pour toutes les espèces sans période de croissance plus importante marquée pour aucune des espèces.

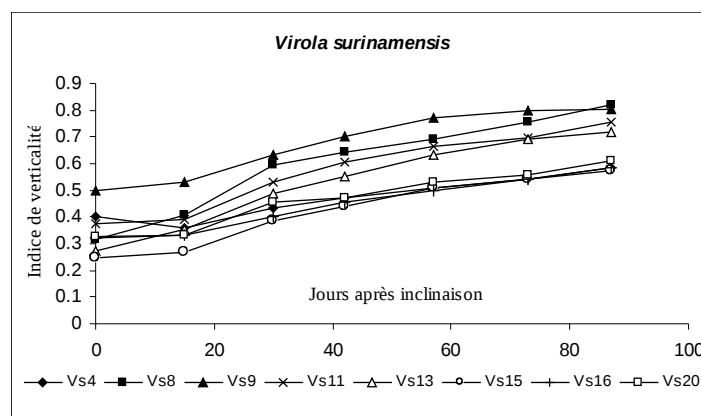
Le test de Bonferroni permet ici aussi de séparer les *Dicorynia* des autres espèces, leur croissance relative étant également significativement plus importante que celle des autres.

Espèces	Groupes		
	a	b	c
<i>Eperua grandiflora</i>	*		
<i>Eperua falcata</i>	*	*	
<i>Cecropia obtusa</i>	*	*	
<i>Carapa procera</i>	*	*	
<i>Virola surinamensis</i>	*	*	
<i>Virola michelii</i>	*	*	
<i>Tachigali melinonii</i>		*	
<i>Dicorynia guianensis</i>			*

II. Redressements gravitropiques

1. Indices de verticalité et de redressement

L'évolution de l'indice de verticalité est semblable pour toutes les espèces, cet indice augmente puis semble ralentir fortement, voire se stabiliser lors des dernières semaines avant d'avoir atteint la verticale (indice=1). Un temps d'expérimentation plus long aurait certainement permis d'observer une stabilisation du redressement plus significative.



On peut également déterminer l'indice de redressement global (indice de verticalité final – indice de verticalité initial) par espèce :

Espèce	Indice de verticalité
<i>Cecropia obtusa</i>	0.39 ± 0.14
<i>Carapa procera</i>	0.3 ± 0.07
<i>Dicorynia guianensis</i>	0.48 ± 0.07
<i>Eperua falcata</i>	0.1 ± 0.01
<i>Eperua grandiflora</i>	0.43 ± 0.14
<i>Tachigali melinonii</i>	0.5 ± 0.16
<i>Virola michelii</i>	0.37 ± 0.14
<i>Virola surinamensis</i>	0.35 ± 0.1

Des analyses de variances à un facteur (espèce) sur l'indice de redressement global permettent de dégager un effet significatif de l'espèce ($p < 0.0001$). On remarque que ce sont les *Dicorynia* et les *Tachigali* qui ont les indices de redressement les plus élevés.

Espèces	Goupes		
	a	b	c
<i>Eperua falcata</i>	*		
<i>Carapa procera</i>		*	
<i>Virola surinamensis</i>		*	*
<i>Virola michelii</i>		*	*
<i>Cecropia obtusa</i>		*	*
<i>Eperua grandiflora</i>		*	*
<i>Dicorynia guianensis</i>		*	*
<i>Tachigali melinonii</i>			*

Le test de Bonferroni montre que les *Eperua falcata* forment un groupe à part puisqu'ils ont un indice de redressement global nettement inférieur à celui des autres espèces.

2. Analyse spatiale du redressement

Pour chaque arbre on confronte trois types de graphique (cf. annexe 3, p. 27, 28, 29): l'évolution de la forme dans le temps, les courbures le long de l'arbre et enfin la courbure en fonction du temps. Même si les différences inter-individus sont non négligeables (notamment en ce qui concerne la vitesse de redressement), on obtient des différences de comportement intéressantes entre les différentes espèces.

Chez *Cecropia obtusa*, les différences de courbures se voient surtout vers le haut et le bas de l'arbre, le milieu de l'arbre reste plutôt stable, on remarque que l'amplitude de la

variation de courbure est assez faible. La réaction est immédiate à l'inclinaison, on observe un redressement dès la deuxième mesure.

Les *Eperua falcata* commencent à se redresser au bout de la troisième date (environ au bout d'un mois). Ce sont des arbres à courbure négative, c'est-à-dire qu'ils ont une forme initiale fortement prostrée avec l'apex orienté vers le bas. On observe peu de variations de courbures dans le temps à part pour certains arbres où l'on observe un affaissement de la partie distale de la tige souvent suivie par un redressement de cette même partie.

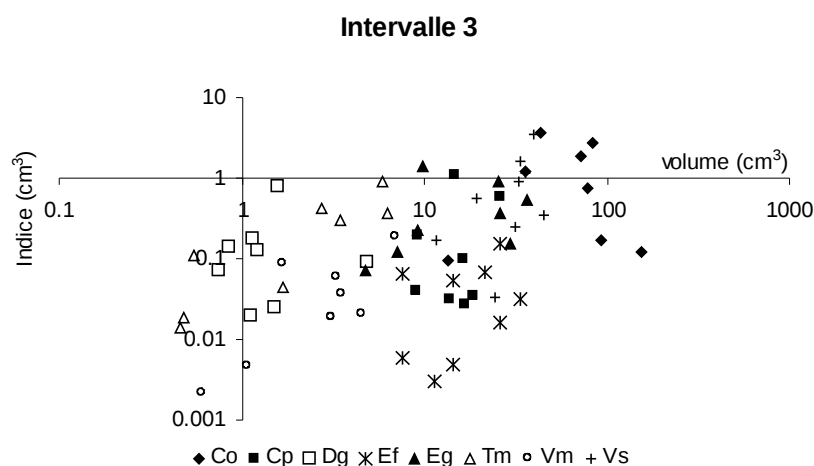
Les *Eperua grandiflora* commencent à se redresser au bout d'un mois. Les changements de courbures se font principalement au niveau de la base, sur le reste de l'arbre, il y a peu de changement de courbure au cours du temps.

Pour les *Virola surinamensis*, le temps pour observer un début de redressement est variable selon les individus (il va de 2 semaines à 1 mois). C'est la partie distale de la tige qui a la plus forte augmentation de courbure au moins pendant les deux premiers mois, puis il y a souvent une inversion, et la courbure de la partie distale a alors tendance à diminuer et à devenir inférieure à celle des autres parties du plant.

On observe le début du redressement au bout d'un mois chez les *Dicorynia guianensis*, les *Virola michelii*, et les *Tachigali melinoni*. Pour les *Carapa procera* c'est plus variable, cela va de deux semaines à un mois. Néanmoins pour ces quatre espèces, l'hétérogénéité des formes initiales des plants mène à une variation importante dans les réactions à l'inclinaison et on ne peut dégager aucune tendance propre à ces espèces suite à l'expérimentation effectuée.

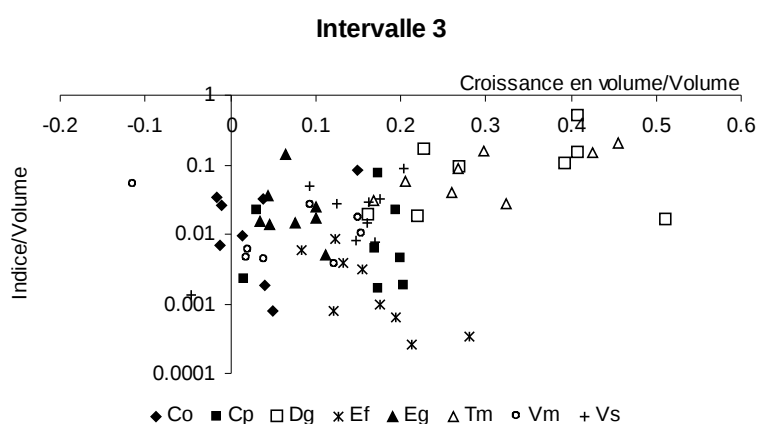
iii. Indice d'énergie de déformation

Dans un premier temps on fait un graphique de l'indice en fonction du volume :



Sur ce graphique, on peut voir que les espèces ont été classées selon leur volume initial ; les espèces avec un fort volume initial (les Cécropia) ayant une énergie de déformation plus importante que les espèces avec un faible volume initial (les Dicorynia). C'est tout à fait logique mais ne nous renseigne pas vraiment sur l'implication effective de chaque espèce dans son redressement. Pour cela il y a le deuxième graphique.

Puis on fait un graphique en divisant l'indice par le volume et en prenant la croissance relative en volume:



Sur ce graphique on pondère par le volume ce qui permet d'obtenir des indices sans unité qui permettent de mieux évaluer quelle énergie est dépensée pour une certaine quantité de matière initiale sans tenir compte du volume initial.

Les régressions linéaires faites sur le deuxième graphique donnent le résultat suivant :

	R ²	p
Intervalle 1	0.12	0.04105
Intervalle 2	0.24	<0.0001
Intervalle 3	0.26	<0.0001

La relation entre énergie volumique de déformation et croissance relative est rapidement fortement significative. Mais elle est fortement liée à la diversité des espèces : la relation n'est généralement pas significative à l'intérieur d'une même espèce.

III. Anatomie du bois

Lors de l'observation des coupes anatomiques on remarque qu'il y a une absence de bois de tension sur les coupes faites au milieu et en haut de la tige de *Cecropia obtusa*. Cependant il y en a une bonne quantité (>30% de la coupe) sur la coupe effectuée à la base

Chez les *Carapa procera*, on observe un excentrement de la moelle sur les coupes effectuées à la base et au milieu. Sur l'arbre qui s'est le plus redressé, le bois de tension est en bandes bien définies sur la moitié supérieure de la tige en haut ; alors que sur celui qui s'est le moins redressé c'est plus diffus.

Chez les *Dicorynia guianensis* et les *Tachigali melinoni* (les espèces les plus petites et les moins lignifiées), on observe tout le long de la tige des plages de parenchyme plus ou moins disposées en cercle qui coupent aussi bien le bois normal que le bois de tension. Pour les deux espèces la moelle est peu excentrée. Pour un des deux *Tachigali* étudiés, on

observe du bois de tension sur la face inférieure et sur la face supérieure de la tige au niveau de la coupe la plus distale.

Pour les *Eperua falcata*, on observe que le bois de tension est disposé en une seule et même bande assez épaisse pour les coupes du bas. Au milieu le bois de tension est plutôt disposé en deux à trois bandes, sur la dernière coupe on observe très peu de bois de tension. Pas d'excentrement de la moelle

Chez les *Eperua grandiflora*, on observe du bois de tension dès la moelle et tout autour de celle-ci sur la coupe faite à la base. Quand on s'éloigne de la moelle le bois de tension se concentre sur la face supérieure de la tige. On trouve très peu de bois de tension sur les coupes effectuées au milieu et en haut.

Chez les *Virola michelii*, on ne trouve pas de bois de tension, les tissus étant encore jeunes et la tige non lignifiée.

Le bois de tension des *Virola surinamensis* diffère des autres du fait qu'il ne possède pas de couche G. On voit cependant des arcs nets de bois de tension (colorés en bleu : non lignifiés) sur la face supérieure de la tige aux trois étages pour l'arbre qui s'est le plus redressé. Celui s'étant le moins redressé présente très peu de bois de tension sur la coupe de haut. Léger excentrement de la moelle à la base et au milieu. Pour l'arbre qui s'est le plus redressé, l'arc de bois de tension sur la partie du milieu s'arrête avant le cambium.

Discussion

I. Croissance

Suite aux mesures effectuées, on remarque qu'il n'y a pas d'effet de l'inclinaison mais qu'il y a un fort effet espèce sur la croissance. Seuls les *Dicorynia* se détachent clairement des autres par les analyses statistiques post-hoc (Bonferroni). Cette espèce a une croissance relative plus importante que les autres, on pourrait s'en étonner vu que les *Dicorynia* étaient les plus petits plants de la serre, mais cela est cohérent avec le fait que c'est une espèce tolérante qui se développe bien dans un milieu ombragé. La serre est donc un milieu idéal pour cette espèce. D'un autre côté on peut s'étonner que les *Cecropia* réputés être une espèce à croissance très rapide n'aient pas plus poussé ; les *Cecropia* sont des plantes très héliophiles, le fait d'avoir été en serre sous ombrière les a certainement empêché d'exprimer leur plein potentiel. Cependant, il faut préciser que le choix d'un éclaircissement commun de 30% a permis une forte croissance (et aucune mortalité) de l'ensemble des plants.

II. Redressement gravitropique

Tous les arbres se sont redressés avec un fort effet espèce. Pour certaines espèces on peut observer des comportements particuliers de redressement vraisemblablement typique de l'espèce. On dégage malgré tout une tendance générale au niveau de l'indice d'énergie de déformation : ce sont les plants avec la plus forte croissance relative qui ont l'indice d'énergie de déformation le plus élevé. Il y a donc dépendance (positive) entre l'énergie volumique de redressement et la croissance relative. Cette dépendance entre croissance et redressement est évidente quand on compare les espèces, beaucoup moins quand on compare les individus d'une même espèce.

Les *Eperua falcata* se démarquent nettement des autres espèces par leur redressement inférieur. Il est vraisemblable que la croissance en masse (croissance en longueur de la tige et ajout de nouvelles feuilles) à l'extrémité a fortement perturbé le redressement (plus fortement que sur les autres espèces, initialement moins affaissées et peut être moins flexibles). Sur les graphiques de courbure on peut voir qu'en général il y a eu peu de changements de courbures au cours du temps à part pour certains arbres au niveau de la partie distale de la tige où l'on a pu observer un affaissement. Ces affaissements se sont néanmoins corrigés au cours du temps. On peut mettre cela en relation avec les observations de bois de tension sur les coupes du bas et du milieu des tiges. On en déduit que cette espèce a produit du bois de tension (et donc bien réagi). Ce bois a permis la correction de l'affaissement mais n'a sans doute pas été suffisant pour aboutir à un redressement, on peut également dire que l'on n'a pas pu observer d'excentrement de la moelle qui aurait pu aider à l'efficacité du redressement. Les *Eperua falcata* font également exception au niveau de l'indice de déformation ; ils ne se comportent pas comme les autres : ce sont les arbres avec la plus forte croissance relative qui ont l'indice de déformation le plus faible. L'explication vient probablement d'un effet perturbateur plus fort chez les plus fortes croissances en masse. Il serait cependant intéressant d'essayer de quantifier la perturbation mécanique causée par la croissance en masse pour éliminer cet

effet. On pourrait ainsi essayer de conclure sur l'efficacité plus ou moins grande du bois de tension des *Eperua falcata*, ainsi que sur un effet possible de leur plagiotropie naturelle au stade plantule qui fait que les *Eperua falcata* ne cherchent peut être pas forcément à se redresser.

Chez les *Cecropia* on observe également un schéma particulier de redressement ; ils ont un redressement significatif, mais il n'y a pas beaucoup de changement de courbures au cours du temps à part au niveau de la base. C'est cohérent avec l'observation du bois de tension dans la tige, puisqu'il est absent des coupes du milieu et du haut. On peut se demander comment l'arbre fait pour se redresser en développant du bois de tension uniquement à la base. Cela laisse penser que son bois de tension est extrêmement efficace, mais le changement de courbure induit ne semble pas suffisant pour expliquer la totalité redressement observé. On peut donc émettre l'hypothèse que d'autres processus entreraient en jeu tel que l'action de la plaque racinaire qui pourrait peut-être jouer un rôle en permettant un redressement global de la tige au niveau de l'ancrage sans fort changement de courbure (Fournier M., Almeras T., com. pers., 2006).

Chez les *Eperua grandiflora* ; le redressement a également lieu principalement au niveau de la base, sur le reste de la tige on distingue très peu de changements de courbure, ce qui coïncide avec la faiblesse de représentation de bois de tension au niveau des coupes du milieu et du haut.

Finalement, pour les *Virola surinamensis*, on peut voir une augmentation de la courbure tout au long de la tige, mais plus particulièrement, et au moins dans un premier temps, au niveau de la partie haute de la tige. Au bout d'environ 60 jours cependant la courbure de la partie haute de la tige a tendance à s'inverser et à diminuer, c'est ce que l'on appelle l'autotropisme. C'est-à-dire que lorsque la tige se redresse il peut arriver que l'apex dépasse la verticale. Pour parer à cela la tige peut se « décourber » afin de conserver sa verticalité (Yoshizawa, Okamoto et al., 1986; Meskauskas, Jurkoniene et al., 1999).

Conclusions et perspectives

Cette étude a permis de confirmer qu'il existe des différences interspécifiques de redressement gravitropique entre les espèces. Celles-ci ne réagissent pas de la même manière ni à la même rapidité à un même stimulus. Il aurait été intéressant d'étudier le phénomène sur une période plus longue, jusqu'à l'observation d'une vraie stabilisation de l'indice de verticalité, ne serait-ce que pour vérifier si cette stabilisation est définitive ou si ce n'est qu'un plateau avant une reprise du redressement. De plus pour certaines espèces, la création de contraintes asymétriques le long de la tige semble ne pas être le seul processus à rentrer en jeu ; il y a un rôle possible de l'ancrage. Des observations plus poussées sont à réaliser pour confirmer les mécanismes moteurs au niveau de l'ancrage.

De plus, ce travail a permis de montrer qu'il existe une dépendance positive entre l'énergie volumique de redressement et la croissance relative. Cette relation est en premier lieu interspécifique et moins évidente au niveau individuel. Cet indice s'avère donc pertinent pour distinguer et classer les espèces. Une analyse mécaniste plus poussée du sens de ces indices globaux par rapport aux paramètres mécaniquement impliqués (dimensions et formes initiales, croissance en diamètre et en masse, rigidité et déformations de maturation du bois...) est en cours de réalisation par T. Almeras et M. Fournier.

Le faible échantillonnage en nombre d'espèces n'a pas permis de dégager de relations nettes entre l'efficacité de la réaction et des traits généraux caractéristiques de l'espèce : tempérament à la lumière, port et modèle architectural... En se fondant sur les méthodes employées et désormais éprouvées, il faudrait rééditer l'expérimentation sur un échantillon d'espèces plus grand, et peut-être avec un spectre de stratégies de croissance plus large (avec des espèces très tolérantes notamment). Un tel échantillon devrait également s'attacher à décrire des relations possibles avec la phylogénie (des espèces proches sont-elles semblables ou au contraire divergentes, avec des convergences entre espèces éloignées ?). A priori, les deux espèces proches étudiées dans le genre *Eperua* montrent déjà de grandes différences de comportement.

Pour certaines de nos espèces, une grande variété des formes initiales a produit des redressements gravitropiques très hétérogènes, ce qui laisse supposer que la forme initiale de l'individu tient un rôle prépondérant sur son redressement. Cela paraîtrait logique, mais nécessiterait une confirmation expérimentale. Une description architecturale initiale de tous les arbres pourrait être intéressante dans ce cadre.

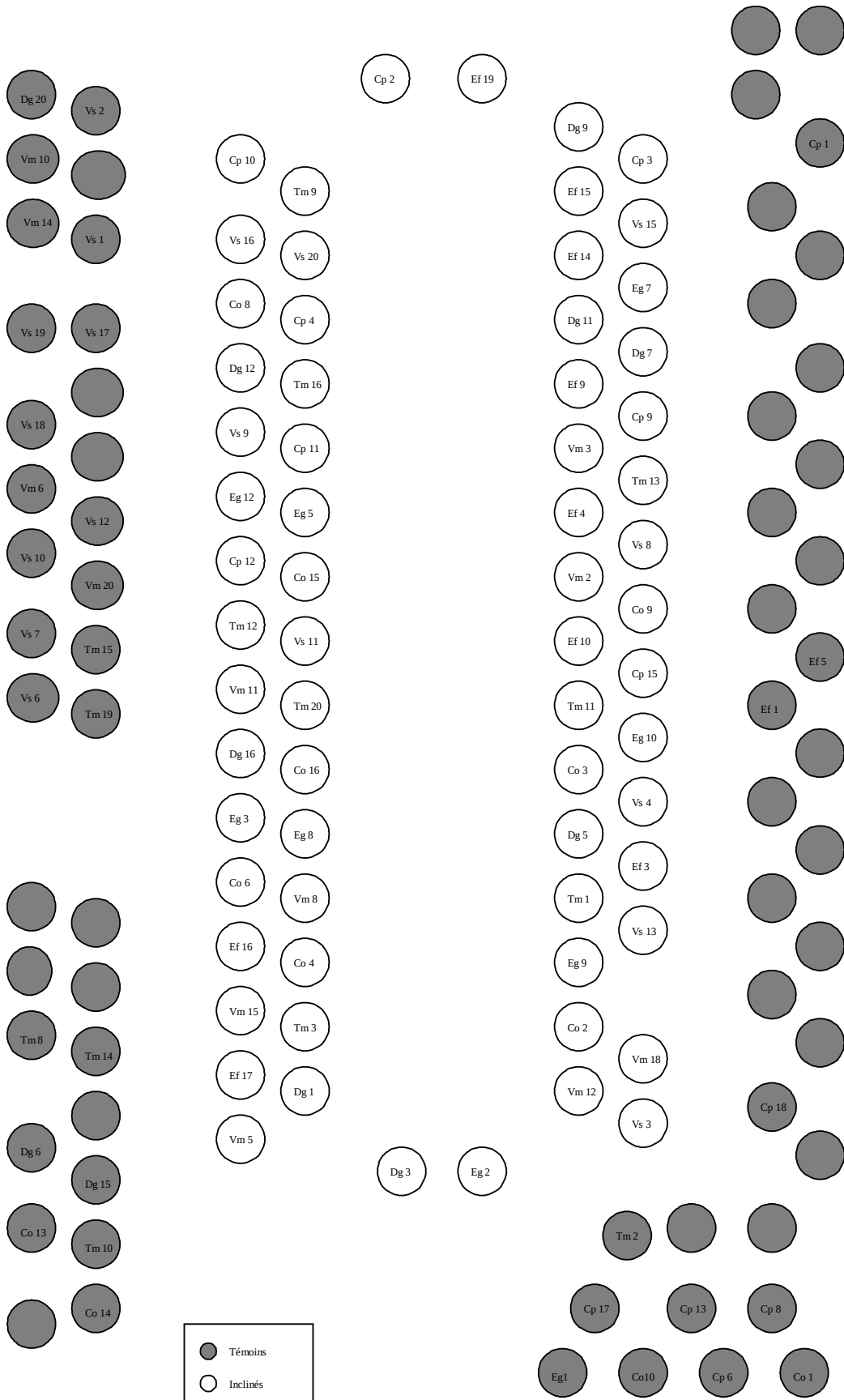
Enfin, parallèlement à ce type d'expérimentation en serre, il faut confirmer que ces études ont une signification pour comprendre le comportement des plants en conditions réelles, lorsque les conditions environnementales et les stimuli sont variables (et éventuellement différents selon les espèces). La thèse de G. Jaouen en cours doit apporter des éléments de réponse à cette question. Il pourrait également être intéressant de savoir si le type de résultats obtenus sur des plantules d'un an garde un sens sur des arbres plus gros, notamment aux stades juvéniles (de l'ordre de 2 à 10cm de diamètre DBH).

Bibliographie

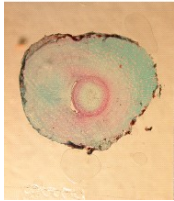
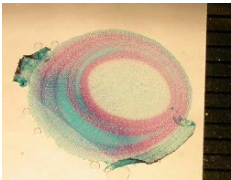
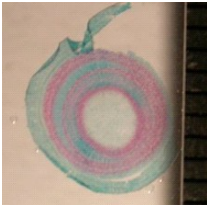
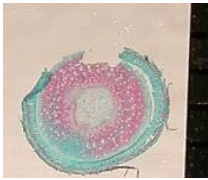
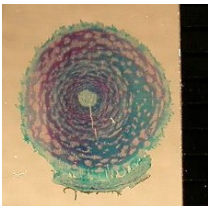

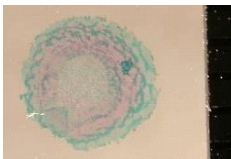
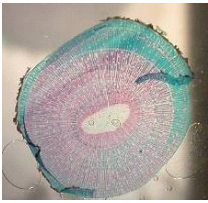
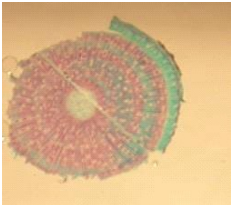
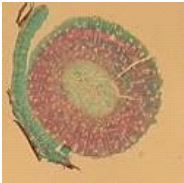
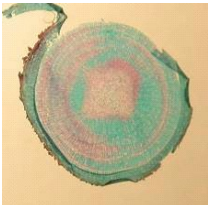
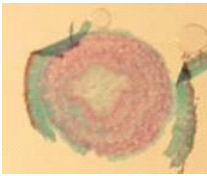
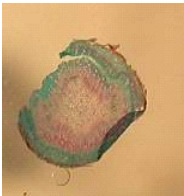
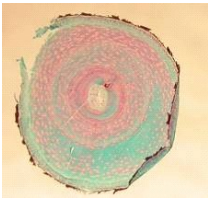

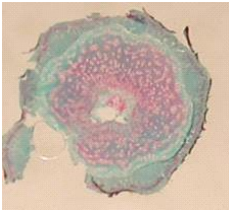
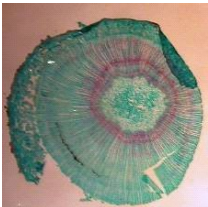

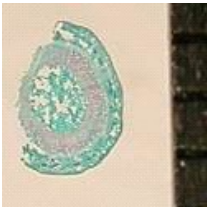

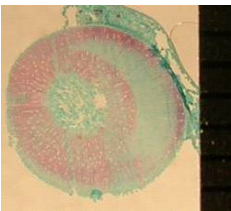
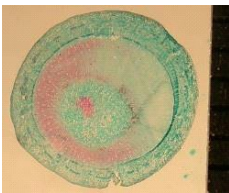
- Adam, B.** (1999). POL95 – software to drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D digitiser. Clermont-Ferrand, UMR PIAF INRA-UBP.
- Bamber, R. K.** (1987). "The origin of growth stresses: a rebuttal." International Association of Wood Anatomists bulletin n.s. 8(1): 80-84.
- Barlow, P. W.** (1995). "Gravity perception in plants: a multiplicity of systems derived by evolution?" Plant Cell and Environment 18: 951-962.
- Favrichon, V.** (1994). "Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise." Revue d'écologie (Terre et Vie) 49: 1994.
- Fisher, J. B.** (1985). "Induction of Reaction Wood in Terminalia (Combretaceae) : Roles of Gravity and Stress." Annals of Botany 55: 237-248.
- Fisher, J. B. et R. J. Mueller** (1983). "Reaction anatomy and reorientation in leaning stems of balsa (Ochroma) and papaya (Carica)." Canadian journal of botany 61.
- Fournier, M., D. Bonal et J.-C. Roggy** (2001). Le tempérament des arbres. Guyane ou le voyage écologique. C. Richard-Hansen et R. Le Guen, Roger Le Guen.
- Fournier, M., A. Stokes, C. Coutand, T. Foucaud et B. Moulia** (2006). Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. Ecology and biomechanics A mechanical approach. A. Herrel.
- Gartner, B. L.** (1989). "Breakage and regrowth of *Piper* species in rain forest understory." Biotropica 21: 303-307.
- Grzeskowiak, V., F. Sassus et M. Fournier** (1996). "Coloration macroscopique, retraits longitudinaux de maturation et de séchage du bois de tension du peuplier (*Populus x euramericana* cv. I.214)." Annales des Sciences Forestières 53: 1083-1097.
- Hangarter, R. P.** (1997). "Gravity, light and plant form." Plant Cell and Environment 22: 796-800.
- Hejnowicz, Z.** (1967). "Some observations on the mechanism of orientation movement of woody stems." American journal of botany 54(6): 684-689.
- Jaouen, G.** (2003). Etude de la réaction gravitropique d'une espèce de forêt tropicale humide : *Symphonia globulifera* L., effets de la disponibilité en lumière. Académie de Nancy-Metz, Université Henri Poincaré: 40.
- Marcon, E. et M. Ollivier** (2004). Base de données des espèces végétales de Guyane, rapport interne ENGREF Ecofog.

- Meskauskas, A., S. Jurkonienė et D. Moore** (1999). "Spatial organization of the gravitropic response in plants: applicability of the revised local curvature distribution model to *Triticum aestivum* coleoptiles." New phytologist 143: 401-407.
- Montgomery, R. A. et R. L. Chazdon** (2002). "Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps." Oecologia 131: 165-174.
- O.N.F.** (2001). Guide de reconnaissance des arbres de Guyane -108 essences décrites-.
- O.N.F.** (2004). Guide de reconnaissance des arbres de guyane -120 essences décrites-.
- Riera, B., H. Puig et J.-P. Lescure** (1989). "La dynamique de la forêt naturelle." Revue Bois et Forêts des tropiques 219: 69-77.
- Sabatier, D.** (2001). Diversité du milieu forestier. Guyane ou le voyage écologique. C. Richard-Hansen et R. Le Guen, Roger Le Guen: 22-31.
- Sterck, F. J. et F. Bongers** (1998). "Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rainforest trees." American journal of botany 85(2): 266-272.
- Turner, I. M.** (2001). The ecology of trees in the tropical rain forest, Cambridge tropical biology series.
- Wilson, B. F.** (1997). "Response to stem bending in forest shrubs: stem or shoot reorientation and shoot release." Canadian Journal of Botany 75: 1643-1648.
- Wilson, B. F. et B. L. Gartner** (1996). "Lean in red alder (*Alnus rubra*): growth stress, tension wood, and righting response." Canadian Journal of Forest Research 26: 1951-1956.
- Yoshida, M., T. Okuda et T. Okuyama** (2000). "Tension wood and growth stress induced by artificial inclination in *Liriodendron tulipifera* Linn. and *Prunus spachiana* Kitamura f. *ascendens* Kitamura." Annals of Forest Science 57: 739-746.
- Yoshizawa, N., Y. Okamoto et T. Idei** (1986). "Righting movement and xylem development in tilted young conifer trees." Wood and Fiber Science 18(4): 559-589.

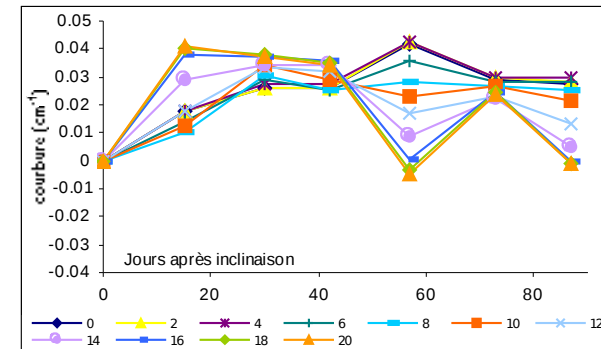
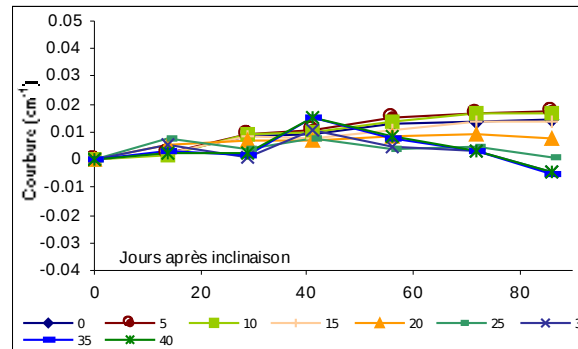
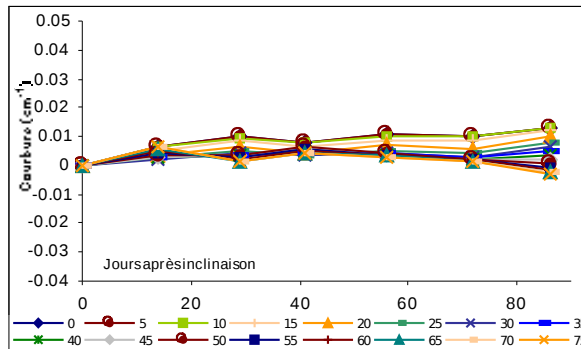
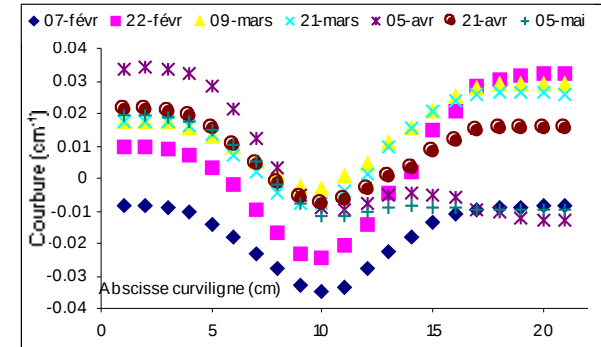
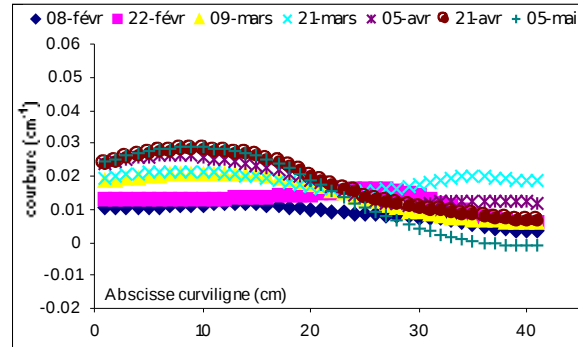
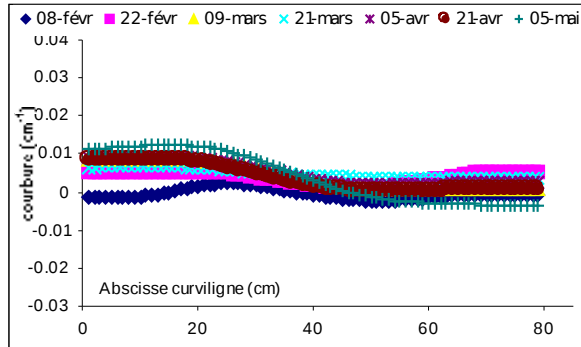
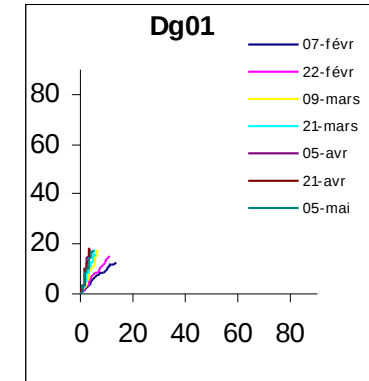
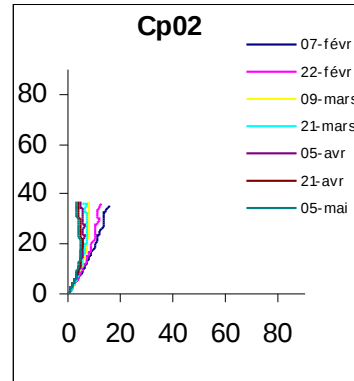
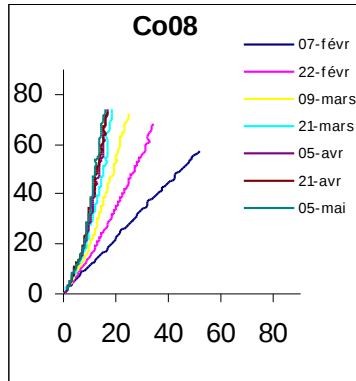
Annexe 1



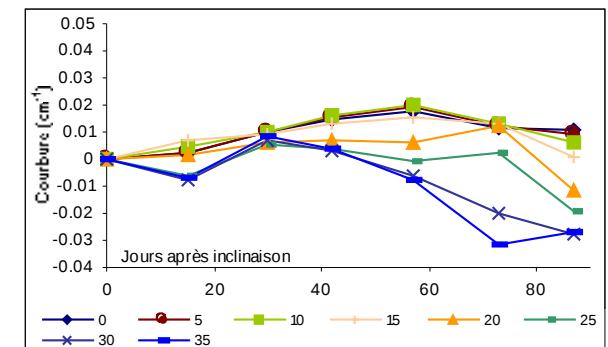
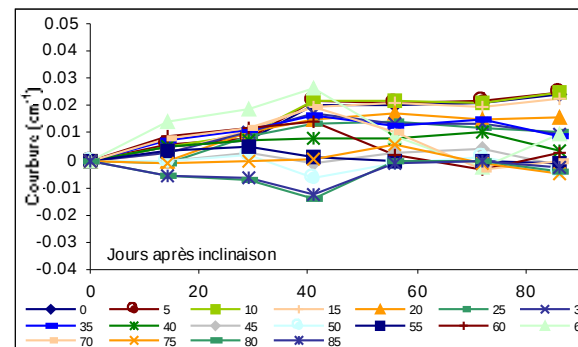
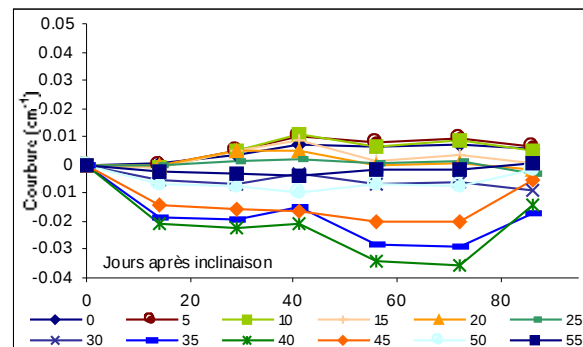
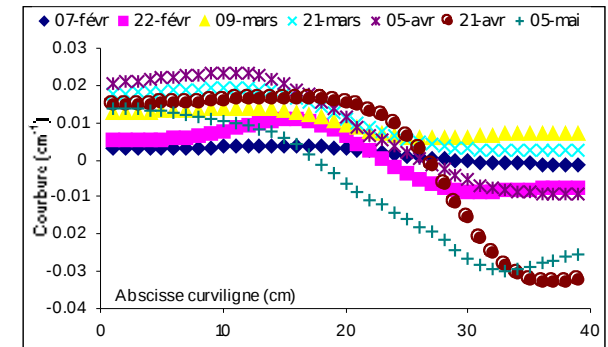
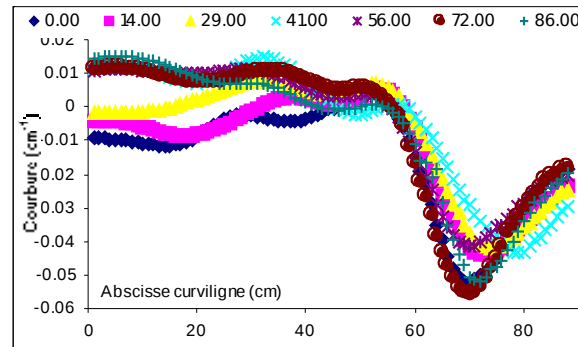
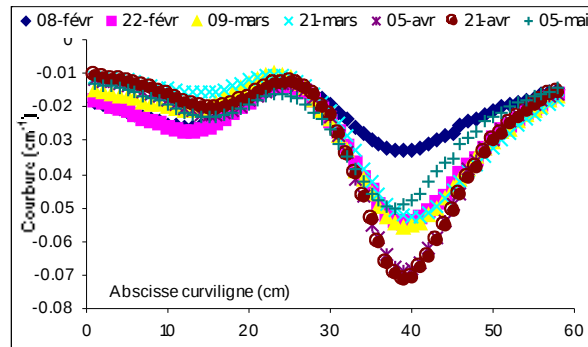
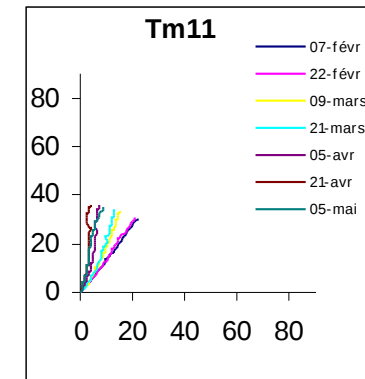
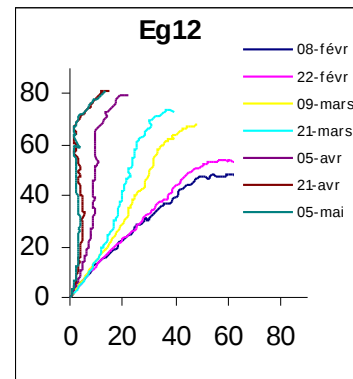
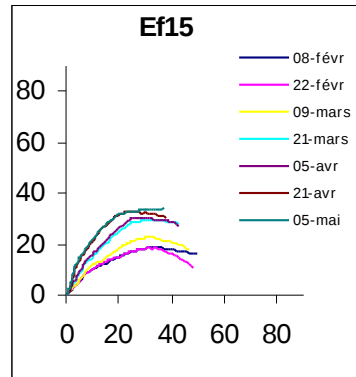
Annexe 2

Espèce	Base	Milieu	Haut
0 <u>Co</u> :			
<u>Cp</u> :			
<u>Dg</u> :			
<u>Ef</u> :			
<u>Eg</u> :			
<u>Tm</u> :			
<u>Vm</u> :			
<u>Vs</u> :			

Annexe 3



Annexe 3



Annexe 3

