

Mémoire de Master 2 Recherche Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie

Spécialité Ecologie, Biodiversité, Evolution

à l'université Pierre et Marie Curie

de Perrine TABARANT

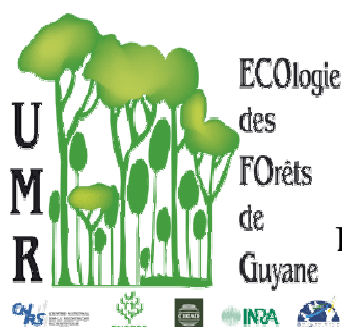
Stratégies de croissance en hauteur des jeunes arbres héliophiles en couvert dense tropical Ajustement du fonctionnement hydraulique et mécanique

Soutenu le 18 juin 2007

Président du Jury : L. ABBADIE

Rapporteur : E. DUFRENE

Maître de stage : T. ALMERAS



Laboratoire d'Ecologie des Forêts de Guyane, UMR INRA 745

à Thomas,

Je tiens d'abord à remercier Tancrede ALMERAS qui, à tout moment, m'a guidée et accompagnée au cours du stage. J'ai découvert grâce à lui l'esprit de la Recherche, toujours soucieux d'apprendre et de partager ses connaissances et ses démarches intellectuelles. Même si parfois « mettre en exergue les différences plutôt que les similitudes », c'est Don Quichotte contre les moulins à vent, il est vrai que cela reste une entreprise enrichissante. Merci de m'avoir accompagnée pendant ces longs mois, autant dans les moments agréables que dans la difficulté. Merci d'avoir été là.

Merci à Sandra PATINO, alias Mac Gyver, dont la présence et la douceur ont été agréables et réconfortantes.

Merci à tous ceux qui m'ont aidée, de près comme de loin, dans la réalisation de ce projet.

Un petit signe pour tous les « jeun's » avec lesquels j'ai partagé des moments indélébiles...

Merci d'être indulgents envers la qualité de mes remerciements, écrits dans la précipitation. J'aimerais dire plus, mais les mots me manquent.

Ma dernière pensée va à Thomas LECLERC, disparu beaucoup trop tôt, et à sa famille. Merci à tous ceux qui nous ont aidés et qui nous soutiennent encore pour franchir cette terrible épreuve.

Thomas, j'ai aimé te rencontrer.

INTRODUCTION.....	1
1. DYNAMIQUES DE LA FORET TROPICALE HUMIDE.....	1
2. CONTRAINTES HYDRAULIQUES DE LA CROISSANCE: CONDUIRE OU NE PAS CONDUIRE ?	3
3. CONTRAINTES MECANQUES DE LA CROISSANCE : LES DURES LOIS DE LA PHYSIQUE	4
4. LA CROISSANCE : POUR UNE POIGNEE DE PHOTONS	5
5. LE DILEMME DE LA MECANIQUE ET DE L'HYDRAULIQUE.....	7
6. PROBLEMATIQUE ET CONTEXTE.....	9
MATERIEL ET METHODES	10
1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL.....	10
1.1. Sites d'études	10
1.2. Sélection des arbres	10
1.3. Schéma expérimental	11
2. CARACTERES MORPHOLOGIQUES	12
3. CARACTERES ANATOMIQUES	12
3.1. Infradensité	12
3.2. Observations anatomiques	12
4. TRAITS BIOMECHANIQUES.....	13
4.1. Détermination du module d'élasticité et du module spécifique	13
4.2. Détermination de la hauteur critique et du facteur de risque.....	14
5. TRAITS HYDRAULIQUES	14
5.1. Etudes préliminaires	14
5.1.1. Architecture hydraulique.....	14
5.1.2. Détermination de la longueur des vaisseaux.....	14
5.2. Mesure de la conductivité spécifique des segments et calcul de celle du tronc	15
5.3. Calcul de la Huber Value et du K_{LA}	15
6. ANALYSE DES DONNEES	16
6.1. Linéarisation des relations et tests statistiques	16
6.2. Décomposition des traits synthétiques en facteurs élémentaires	16
6.3. Décomposition de la variance des traits synthétiques	17
RESULTATS.....	18
1. CARACTERISATION DES 2 POPULATIONS	18
1.1. Luminosité	18
1.2. Morphologie générale	18
1.3. Caractérisation des principaux traits.....	19

2.	VARIATIONS SYSTEMATIQUES AVEC LA TAILLE	20
2.1.	<i>Mise en évidence de variations ontogéniques du matériau</i>	20
2.2.	<i>Mise en évidence de variations ontogéniques de la morphologie des arbres</i>	21
2.3.	<i>Mise en évidence de variations ontogéniques des traits fonctionnels des arbres</i>	22
3.	ANALYSE DE LA VARIABILITE FONCTIONNELLE DU MATERIAU BOIS	23
3.1.	<i>Analyse des sources de variation du module d'élasticité de la tige</i>	23
3.1.1.	Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie.....	23
3.1.2.	Variances résiduelles : réactions adaptatives.....	24
3.2.	<i>Analyse de la variabilité de la conductance</i>	24
3.2.1.	Relation entre la rigidité et la conductivité du bois	24
3.2.2.	Anatomie vasculaire.....	25
4.	ANALYSE VARIABILITE FONCTIONNELLE A L'ECHELLE DE L'ARBRE	26
4.1.	<i>La suffisance hydraulique</i>	26
4.1.1.	Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie.....	26
4.1.2.	Variances résiduelles : réactions adaptatives.....	26
4.2.	<i>Le facteur de risque</i>	27
4.2.1.	Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie.....	27
4.2.2.	Variances résiduelles : réactions adaptatives.....	27
	DISCUSSION	29
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	37
	ANNEXES	ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

La forêt tropicale guyanaise comporte 280 espèces d'arbres par hectare, alors qu'une forêt tempérée n'en compte qu'une quinzaine. Les forêts tropicales humides sont des écosystèmes qui recèlent une des plus grandes biodiversités de la planète où les interactions entre les espèces et avec le milieu environnant atteignent des degrés de complexité élevés.

Les éléments nutritifs du système sont presque tous stockés dans la biomasse. La couche d'humus étant très mince, leurs sols sont pauvres en éléments nutritifs : la matière est recyclée très rapidement. Mais, le facteur limitant principal en forêt tropicale est la lumière. La capture des rayons lumineux régit essentiellement les dynamiques de la forêt et le comportement des espèces.

1. DYNAMIQUES DE LA FORET TROPICALE HUMIDE

1.1. Structure spatiale de la forêt : la stratification

La compétition pour la lumière conduit à une structuration verticale étagée de la végétation [41, 45]. Chacun de ces étages est constitué de végétaux dont les exigences pour la lumière sont similaires.

La canopée reçoit la totalité de la lumière. Elle se situe à une hauteur qui dépend de la forêt considérée, entre 25 et 45 mètres. Par ses caractéristiques microclimatiques, sa structure et sa dynamique propre, la canopée peut être considérée comme un véritable écosystème. Si elle n'est pas indépendante des strates sous-jacentes, elle n'en constitue pas moins une entité originale de la forêt. Au-delà de la canopée, les plus grands arbres émergent ponctuellement. La voûte dense de la canopée protège le sous-bois, milieu tamponné, très stable, dont les caractéristiques sont tout à fait opposées à celles de la canopée, où seulement 1 ou 2% de la luminosité atteignent le sol [annexe 1].

1.2. Structure temporelle de la forêt : cycles sylvigénétiques

La grande longévité des arbres rend improbable les études de cohortes, de la plantule jusqu'à l'adulte. Ce problème favorise donc des approches structurées en classe de taille pour étudier la dynamique des populations.

Le comportement dynamique des forêts tropicales est apparemment dichotomique. D'une part, la forêt, prise dans sa globalité et sans perturbations extérieures, reste en équilibre et semble persister dans sa structure, sa physionomie et sa composition. D'autre part, ce sont des écosystèmes en perpétuelle évolution, un arbre mort permet à un autre arbre, ayant besoin de plus d'espace, d'assurer sa croissance. La dynamique temporelle de la forêt tropicale et sa régénération sont constituées de successions de phases dynamiques, où la structuration de l'ensemble forestier est faible, et de phases homéostatiques, où la forêt est au contraire bien structurée [41]. Chaque étape est caractérisée par des ensembles floristiques depuis les espèces pionnières colonisatrices jusqu'aux espèces ultimes « primaires ». La régénération naturelle est la base de l'équilibre et de la démographie des populations. Le chablis joue un rôle important dans la

régénération qui succède à une perturbation naturelle. En effet, la chute d'un arbre provoque une ouverture dans la canopée, modifiant le microclimat et déclenchant les processus de reconstitution du couvert forestier. La germination des graines et l'installation des plantules, suite à cet événement, sont les étapes clés et déterminantes de la future structure forestière.

1.3. Les comportements écologiques des espèces

La perturbation apportée par le chablis met donc à disposition une quantité d'énergie importante, essentiellement en terme de luminosité. Les arbres de forêt tropicale sont souvent classés en deux groupes basés sur leur germination et leurs besoins pour se régénérer [35, 41]. Les espèces sciaphiles, ou tolérantes à l'ombre, peuvent germer, croître et survivre avec une faible luminosité, alors que les héliophiles, non-tolérantes à l'ombre, ont besoin d'un environnement très lumineux. Ces deux groupes sont les extrêmes d'une graduation de réponses à la lumière. Toutefois, cette vision reste arbitraire et occulte les continuums de paramètres édaphiques.

Du sous-bois jusqu'à la canopée, un gradient vertical de microclimats s'établit : une luminosité et un vent croissants, une humidité et une concentration en CO₂ décroissantes. Les espèces d'arbres peuvent ainsi se répartir selon un gradient vertical de taille et un gradient horizontal de lumière [37]. On obtient donc quatre groupes fonctionnels : les tolérants à l'ombre, qui peuvent s'établir et survivre en faible luminosité ; les hémi-tolérants à l'ombre, qui peuvent survivre à l'ombre mais qui ont besoin d'une trouée pour croître ; les pionniers de faible stature, à vie courte et avec un besoin important de lumière ; et enfin, les pionniers longévifs capables de persister en forêt si leur besoin important en lumière est satisfait [annexe 1].

1.4. La lumière : mourir de soif ou mourir de faim ?

La lumière joue un rôle très important, car les variations de son intensité et de son spectre influencent la croissance, la reproduction et la productivité de la forêt. La matière carbonée, gagnée grâce à la photosynthèse, est une ressource précieuse, mais l'acquisition de matière carbonée se réalise au détriment de l'eau dans la plante. En effet, 90% de l'eau absorbée par la plante n'est pas directement utilisée pour la croissance ou la photosynthèse, mais est simplement perdue par la transpiration lorsqu'elle absorbe du CO₂ à travers ses stomates. Pour amplifier la production de matière, la plante peut ouvrir ses stomates. Mais cette augmentation de surface photosynthétique est autant une augmentation de surface évaporante. La plante fait donc face à une contrainte hydrique et à un dilemme d'allocation du carbone. Perpétuellement en recherche de lumière et de stabilité physique, la plante gère sa balance en carbone entre, d'une part, sa croissance en hauteur pour accéder à une meilleure luminosité, et d'autre part, sa croissance en épaisseur afin d'assurer sa stabilité et son intégrité physique, le tout sous la menace d'une défaillance hydraulique. L'investissement de la plante pour les fonctions secondaires limite celui pour la recherche de la lumière.

2. CONTRAINTES HYDRAULIQUES DE LA CROISSANCE: CONDUIRE OU NE PAS CONDUIRE ?

2.1. Mécanismes de la conduction hydraulique

Chez les Angiospermes, l'appareil conducteur est constitué de deux types cellulaires : les vaisseaux et les trachéïdes. Ces tubes forment un réseau de conduits interconnectés, dans lesquels l'eau circule par les ponctuations.

L'eau est conduite dans la plante par un transport passif de type cohésion-tension. Le moteur du transport est la lumière, qui induit une perte d'eau au niveau du feuillage. La transpiration est intensifiée quand les stomates sont ouverts pour faire de la photosynthèse. L'eau ainsi perdue par les feuilles doit être récupérée par les racines. C'est donc cette différence de potentiel hydrique qui provoque la montée de l'eau depuis le sol vers les feuilles *via* le xylème. Les caractéristiques physiques du système conducteur sont responsables de la résistance rencontrée par le flux hydrique depuis le sol vers les feuilles [4, 5, 26], comme le montre la relation suivante :

$$\Psi_{sol} - \Psi_{feuille} = \frac{E}{K_{plante}}$$

où Ψ sont les potentiels hydriques, E l'évaporation et K la conductance.

Mais, sous l'effet d'une transpiration importante, de fortes tensions entre les molécules d'eau peuvent se développer dans le xylème [25, 33]. Quand les différences de pressions entre le xylème et l'air excèdent ces forces capillaires, l'air menace de s'infiltrer dans le conduit : c'est la cavitation [15, 16].

2.2. La limitation de la photosynthèse par la conductance

Un aspect intéressant de la relation précédente est que la conductivité hydraulique du système vasculaire de la plante doit donc déterminer le taux maximal de transpiration et de photosynthèse du feuillage. En effet, une diminution de la conductivité du xylème entraîne une chute rapide de la conductance stomatique ou du potentiel hydrique de la feuille [5]. L'efficacité de la photosynthèse dépend donc en partie de l'efficacité conductrice de l'appareil vasculaire [5, 17, 30]. Ainsi, l'échange gazeux à travers la feuille est limité par la conductance des stomates [46], qui dépend du potentiel hydrique de la feuille, elle-même liée aux capacités conductrices du tronc.

Le comportement hydraulique est hautement variable entre les espèces. Cependant, malgré cette variabilité, des coordinations entre hydraulique et caractères photosynthétiques se sont maintenues au cours de l'Evolution [5].

2.3. Le compromis entre la conduction et la résistance

Le diamètre des conduits peut aller de 5µm (pour les aiguilles de conifères) jusqu'à 500µm (lianes tropicales). Selon la loi de Poiseuille, la conductance est proportionnelle au diamètre à la puissance 4, et ne dépend que linéairement de la pression hydrostatique et de la fréquence des conduits [10, 33]. Donc, plus un vaisseau a un gros diamètre, meilleur conducteur il est. Mais, la grande sensibilité des gros vaisseaux au dysfonctionnement hydraulique limite leur diamètre effectif : plus les vaisseaux sont larges, moins ils

résistent à la cavitation [8, 15]. Il a fréquemment été montré une relation négative forte entre la taille et la fréquence des vaisseaux [7, 40].

D'autre part, en agissant comme des valves de sécurité, les ponctuations des vaisseaux influencent directement la conductivité hydraulique du xylème et la résistance à la cavitation. Il existe donc un conflit entre la conductivité et la sécurité du système car une ponctuation qui est plus perméable à l'eau est aussi plus vulnérable à la cavitation [15, 16].

Le conflit entre la sécurité et l'efficacité détermine donc la limite supérieure du diamètre des vaisseaux. Néanmoins, l'analyse d'un compromis entre la résistance à la cavitation et la conductivité des vaisseaux montre des résultats antagonistes [16, 19], même s'il est généralement admis que la plante coordonne la sécurité et l'efficacité de transport de l'eau. Il se pourrait que les fibres du bois jouent un rôle important dans la sécurité de la conduction. La résistance à la cavitation est largement considérée comme étant dépendante des ponctuations des vaisseaux, mais elle pourrait être fortement influencée par les propriétés mécaniques du xylème.

Enfin, la « limitation hydraulique » est une théorie qui explique l'arrêt de la croissance en hauteur des arbres avec l'âge. Le coût pour transporter l'eau augmente progressivement avec la largeur et la longueur des tiges [3, 25, 29]. Les risques d'embolie et de rupture du système deviennent de plus en plus grands [9]. Par conséquent, les stomates sont contraints à se fermer plus souvent, réduisant ainsi l'efficacité de la photosynthèse. La contrainte hydraulique limiterait la croissance en hauteur des plantes *via* la production de carbone.

3. CONTRAINTES MECANQUES DE LA CROISSANCE : LES DURES LOIS DE LA PHYSIQUE

3.1. Quelques caractéristiques générales sur la biomécanique

La biomécanique est de plus en plus incluse dans le contexte de l'écologie fonctionnelle. La mécanique des arbres est dominée par l'étude du développement des structures de soutien pour acquérir des ressources et de l'espace, et par conséquent sur comment les arbres allouent leur biomasse.

La croissance secondaire des arbres produit un tissu de soutien complexe et efficace : le bois. Sa structure et ses propriétés varient aux échelles intra et interspécifique.

Deux traits biomécaniques indépendants dominent les analyses du bois et de la tige : la rigidité et la résistance [annexe 2]. La rigidité (*vs* souplesse) concerne le potentiel élastique du matériau. Elle est caractérisée par le module de Young (ou module d'élasticité, noté MOE), qui correspond à la force nécessaire pour obtenir une déformation donnée. C'est un paramètre efficace pour comparer les propriétés mécaniques des tiges de taille et de forme différentes, et crucial pour les plantes, puisqu'il affecte leur réponse aux forces internes et externes. La résistance (*vs* fragilité) correspond à la force nécessaire pour casser le matériau. L'écorce contribue significativement à la rigidité à la flexion de la tige. L'importance de son rôle mécanique diminue quand l'âge augmente. Ainsi, le rôle de l'écorce ne peut pas être négligé quand on considère le comportement mécanique des tiges des juvéniles ligneux [31].

Enfin, l'infradensité du bois (rapport entre la masse sèche et le volume humide du bois) joue un rôle central dans la variation des traits d'histoire de vie des arbres, puisqu'elle reflète l'allocation de carbone au soutien

de la structure. Elle a des conséquences importantes sur les propriétés mécaniques du bois et sur l'architecture de l'arbre. Dans une communauté, la densité est typiquement comprise entre 0,2 et 1 g.cm⁻³ [2].

3.2. Pousser toujours plus haut ! Mais que faire de la hauteur critique ?

La taille, reconnue comme étant un trait fondamental de la plante, lui permet de capturer de la lumière, et donc intervient dans sa stratégie écologique.

Dans le sous-bois des forêts tropicales, la rareté de la lumière et le gradient lumineux vertical induisent un fort élancement des tiges des juvéniles en quête d'énergie, et par conséquent des risques importants de flambement de l'arbre [21, 22, 43]. En effet, une petite part des juvéniles ne sont pas autoportants. Ils atteignent un point d'instabilité et prennent appui sur les arbres voisins. Ces arbres dépassent leur hauteur critique, taille maximale pour laquelle ils sont encore capables de se porter mécaniquement. Au-delà, l'arbre flambe sous son propre poids. Le risque de flambement [21], pris par l'arbre pour sa croissance en hauteur, est appelé facteur de risque. Il correspond au ratio de sa taille effective sur sa hauteur critique, et indique la marge de sécurité que les arbres maintiennent contre des chargements dynamiques ou statiques.

La formule d'Euler-Greenhill [14] a été développée au 19^{ème} siècle pour calculer la hauteur critique et le facteur de risque d'un arbre avant que la tige ne s'écroule sous son propre poids [28]. Mais sa version simplifiée, très largement utilisée dans la littérature, pose l'hypothèse que les tiges sont des colonnes parfaitement droites et uniformes, et soumis uniquement à leur propre poids. Clairement, les tiges d'arbre ne se conforment pas du tout à ce patron. Les facteurs de risque calculés à partir de cette formule sont quelque peu artificiels. C'est pourquoi, une autre version de calcul de la hauteur critique plus complète, et donc du facteur de risque, a été utilisée [21]. Cette formule prend en compte, non seulement les caractéristiques mécaniques du bois, mais aussi l'architecture, la géométrie de l'arbre et la distribution de son chargement. Il a été souvent observé que le facteur de risque augmente avec la taille des juvéniles quand la compétition pour la lumière devient plus intense [12] et qu'il est plus important chez les héliophiles [24].

La densité du bois, les modules d'élasticité et de rupture et le facteur de risque sont reliés à deux importants traits d'histoire de vie : le besoin en lumière des juvéniles et la taille maximale des adultes. Par ailleurs, les contraintes mécaniques exercées par la gravité sont intrinsèquement dues à un effet d'échelle [32] : si les proportions et les matériaux sont inchangés, alors le risque augmente avec la taille.

4. LA CROISSANCE : POUR UNE POIGNEE DE PHOTONS

Les plantules sont certainement la classe d'âge la mieux étudiée des arbres tropicaux. Elles sont importantes d'un point de vue écologique car leur succès relatif peut influencer la taille totale de la population et la distribution spatiale des espèces dans la forêt tropicale. Cependant, il y a une tendance à considérer les jeunes arbres comme des adultes miniatures, et inversement, ce qui est loin d'être pertinent dans un contexte écologique. Chez les arbres, la croissance correspond à la fois à des changements magistraux d'échelle et d'environnement qui ne doivent être négligés.

La densité du bois, la taille de couronne et l'environnement lumineux sont les déterminants majeurs de la croissance des arbres. Les différences de densité et de réception de la lumière entre les espèces expliquent la plupart des variations interspécifiques du taux de croissance [23].

4.1. Héliophiles *versus* sciaphiles

Une pléthore d'études porte sur la comparaison des stratégies de croissance entre les héliophiles et les sciaphiles. Les pionniers ont une croissance verticale efficace leur permettant de dépasser les arbres voisins. Ils font des tiges fines, des feuilles et des branches à courte durée de vie. Un haut turn-over des feuilles les rend capable de se débarrasser des feuilles non-productives et de les remplacer par des feuilles qui ont un meilleur accès à la lumière [35, 36, 37, 38]. Ils possèdent un bois de faible densité, ce qui optimiserait leur croissance dans les trouées [2, 11, 37, 44], mais ils sont plus fragiles à la cassure et au flambement [24, 44, 48]. Au contraire, les espèces sciaphiles ont une couronne épaisse pour optimiser la surface de captation de la lumière. Ils portent des feuilles longévives, ce qui amortit le coût de construction des feuilles. Cette tactique leur permet de persister en sous-bois, alors que les pionniers succomberaient à cause d'un coût métabolique trop fort pour maintenir la balance de carbone positive [35, 36, 37, 38]. Etant donné le temps que passent les sciaphiles dans le sous-bois, ils subissent probablement des dommages. Un bois dense rend donc ces espèces moins vulnérables à la cassure. Il améliore aussi la survie de la plante après la cassure, car cela les protège probablement des attaques de pathogènes.

Il existe donc un tradeoff entre les traits promouvant la croissance et les traits de survie [3, 24]. En effet, un bois de faible densité est « bon marché », et permet une croissance rapide, alors qu'un arbre avec un bois dense investit plutôt dans une structure persistante [2, 11].

4.2. Stratégies de croissance : l'enfer, c'est les autres

En quête de lumière dans un contexte de compétition, une croissance rapide en hauteur des plantules est importante pour s'assurer qu'elles ne seront pas recouvertes par les voisins. Trois types de stratégies ont été observés [6] : la fuite, la persistance et l'exploration, avec des traits corrélés (comme le poids des graines, la hauteur). Une même stratégie optimale est retrouvée chez la plupart des individus d'une même espèce, mais certaines espèces peuvent adopter des stratégies transversales.

Parce que les arbres voisins plus hauts peuvent faire de l'ombre, la stratégie de croissance d'une plante dépend de celles des autres, et surtout s'ils se trouvent dans un système de non-coopération. Selon la théorie des jeux, la croissance devrait continuer même après le déclin de la production du bois, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'avantage compétitif d'augmenter sa productivité [3].

La compétition pour la lumière est probablement le premier facteur responsable de l'évolution et du maintien de la forme arborée [2]. L'arrangement des feuilles à l'intérieur d'une couronne est un paramètre fondamental affectant la capture de la lumière. L'investissement dans un bon support mécanique et une suffisance hydraulique des tiges est coûteux. Cela se fait au détriment de la surface foliaire et donc la capture de la lumière. D'après le modèle Y-plant [34], l'augmentation du diamètre requise pour maintenir un soutien mécanique acceptable est plus que suffisant pour maintenir la suffisance hydraulique. La

mécanique, plutôt que l'hydraulique, apparaît donc contraindre le design architectural, au moins pour la capture de la lumière et l'assimilation photosynthétique.

L'augmentation du risque mécanique, associé à un élancement plus grand, est corrélée à une augmentation du ratio MOE/densité, réduisant ainsi le risque de flambement de la tige [47]. Pour une masse donnée, un arbre plus mince aura un niveau de contraintes en compression dans la tige plus grand. Les arbres seraient capables de sentir et de répondre à ces hauts niveaux de stress et peuvent produire du bois neuf avec un MOE plus fort, en manipulant probablement l'angle des microfibrilles de cellulose dans la paroi secondaire [47]. Deux processus de croissance existent qui mettent en jeu un certain contrôle mécanique : la thigmomorphogenèse, phénomène « tactile » qui permet de redistribuer la biomasse et de réadapter l'architecture et l'anatomie de l'arbre en fonction de chargements mécaniques externes, et le gravitropisme, qui assure la verticalité de l'arbre par une perception de la gravité terrestre [12].

4.3. Les lianes : une stratégie originale

Les lianoïdes diffèrent des plantes autoportantes dans beaucoup de caractères, et plus particulièrement dans les propriétés mécaniques de la tige. Les études biomécaniques récentes indiquent que les plantes autoportantes ont un MOE qui augmente avec l'ontogénie, alors qu'il décroît chez les lianes [42, 43]. Pour la majorité des lianes, deux stratégies biomécaniques sont observées au cours de leur croissance : une phase juvénile autoportante et une phase adulte souple. La plus grande flexibilité des vieilles tiges correspond probablement à une protection contre la contrainte mécanique due aux mouvements et à la chute de son hôte. Les jeunes ont, quant à eux, besoin de traverser des espaces ouverts et de trouver des supports potentiels. Si le support n'est pas disponible, la trajectoire de croissance peut être modifiée selon les contraintes et les opportunités de l'environnement. Il existe de plus une variabilité du comportement biomécanique chez des individus sympatriques de la même espèce [18, 42, 43]. Ces propriétés mécaniques rendent compte d'une particularité écologique : les lianes n'investissent pratiquement pas d'énergie dans la fonction de soutien, renonçant à construire des structures indépendantes mécaniquement et préférant « miser leur carbone » sur d'autres traits et fonctions.

5. LE DILEMME DE LA MECANIQUE ET DE L'HYDRAULIQUE

5.1. Une affaire d'anatomie

Le bois n'est pas un simple bloc homogène [annexe 3]. Fonctionnellement, il est constitué de trois éléments principaux : les conduits du xylème (trachéides et/ou vaisseaux) qui conduisent l'eau, les fibres du xylème qui procurent la plupart du soutien mécanique et le parenchyme qui joue un rôle de stockage [27, 45]. Il est souvent admis que l'arbre ne peut pas être performant dans tous ces caractères. En effet, de gros vaisseaux favorisent l'efficacité conductrice, mais du fait du « vide » créé, ce bois serait médiocre pour le soutien mécanique. Les compromis entre les traits hydrauliques ont été largement investigués, mais peu d'études ont abordé la possibilité de compromis entre ces deux fonctions, alors qu'elles doivent coexister au sein d'un même tissu, le bois.

5.2. Quels compromis mécaniques et hydrauliques ?

La majorité des études ont montré un compromis interspécifique entre les traits mécaniques et hydrauliques, en particulier entre la rigidité et la conductivité du bois [7, 13, 20, 40]. Le bois composé de larges vaisseaux aurait une faible densité, mais une bonne conductance hydraulique. Un arbre qui produira un xylème faible mécaniquement, sera efficace hydrauliquement, ce qui lui permet une croissance en hauteur rapide et un développement important de sa couronne.

Des modifications dans la rigidité du bois peuvent être associées à des adaptations anatomiques du xylème. Une porosité réduite du xylème et un nombre restreint de vaisseaux sont associés à une rigidité croissante. Ainsi, un compromis entre la résistance à la cavitation et le coût de construction de la tige (la densité) a été plusieurs fois identifié [15, 16]. Cette relation suggère que transporter l'eau sous de fortes pressions représentent un coût de construction, assurant une meilleure sécurité face aux embolies, mais réduisant le taux de croissance et les capacités de stockage. Cette relation ne serait pas la conséquence d'une relation directe entre le risque de cavitation et le diamètre des conduits [40].

La rigidité de la tige est d'autre part corrélée avec la taille des feuilles et la surface foliaire. Cette relation reflète les besoins fonctionnels pour le soutien hydraulique et biomécanique de la couronne portée [39].

Preston et al. [40] ont mis en évidence une relation négative forte entre la fréquence des vaisseaux et la taille maximale que peut atteindre une espèce, les espèces les plus grandes ayant un bois plus léger. De même, la densité du bois est faiblement corrélée négativement à la taille maximale. Cette relation reflète probablement l'influence opposée des deux traits de vaisseaux. Une augmentation de la surface des vaisseaux avec la taille devrait tendre à diminuer la densité du bois, mais cette relation est contrebalancée par une diminution de la fréquence des vaisseaux. Cette variation peut donc permettre aux espèces de maintenir une densité du bois suffisante.

6. PROBLEMATIQUE ET CONTEXTE

La croissance des juvéniles, et les exigences écophysiologiques associées, est une étape clé dans le cycle de vie d'une espèce qui va influencer sa régénération, donc sa distribution spatiale au sein de la forêt et globalement son succès écologique. Les exigences en lumière déterminent le besoin de croissance en hauteur, d'autant plus que l'arbre se trouve sous un couvert forestier qui se densifie. Les stratégies de croissance en hauteur apparaissent donc comme des traits fondamentaux qui déterminent en partie l'écologie de l'espèce.

La croissance en épaisseur est un puits concurrent de matière organique qui correspond à une réponse à des besoins vitaux : la persistance et la stabilité mécanique de l'arbre, et l'alimentation hydrique du feuillage.

Ainsi, quand les ressources sont limitantes, la croissance en hauteur ne peut être favorisée qu'aux dépens de la croissance diamétrale, ce qui induit *a priori* des risques hydrauliques et/ou mécaniques. Comment se détermine le compromis entre une croissance en hauteur efficace et une croissance en diamètre suffisante pour minimiser ces risques ?

Cette problématique est celle du projet ANR WOODIVERSITY, dans lequel s'inscrit ce travail. Cette étude porte sur une espèce héliophile (*Tachigali melinonii*) pour laquelle la lumière contraint la croissance des juvéniles. Deux sites d'études ont été choisis, avec des environnements lumineux différents. L'analyse porte sur les changements des traits morphologiques, hydrauliques et mécaniques au cours de l'ontogénie et en réponse à l'environnement.

L'objectif est de déterminer :

- (1) quel est l'effet de l'environnement lumineux sur la morphologie et le fonctionnement hydraulique et mécanique
- (2) s'il existe un compromis entre ces deux fonctions vitales *a priori* antagonistes
- (3) dans quelle mesure les contraintes hydrauliques et mécaniques limitent la croissance en hauteur des juvéniles
- (4) quelles sont les stratégies de croissance qui en découlent. chez cette espèce.

1. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

1.1. Sites d'études

L'étude a été réalisée en Guyane française, sur deux sites situés entre Kourou et Sinnamary, distants d'une vingtaine de kilomètres. Les conditions macroclimatiques sont par conséquent homogènes : une grande saison des pluies de janvier à août, une saison sèche entre septembre et décembre. La moyenne des précipitations annuelle est de 2900 mm, dont plus de 60% tombent pendant la saison des pluies. La moyenne des températures est de 26°C, avec peu de variations saisonnières. Les deux sites choisis diffèrent par leur histoire, leur composition floristique et par la quantité de lumière atteignant le sol [annexe 4].

L'étude a été principalement menée au sein du site expérimental de Paracou (52°56'W, 5°16'N), près de Sinnamary, en forêt tropicale humide. Les arbres ont été prélevés au sein d'une zone de 40m² située en bord de piste, en février et en mars. La parcelle présente une composition floristique habituelle en forêt guyanaise : des arbres héliophiles, de sous-bois, quelques lianes, une canopée qui atteint une trentaine de mètres.

Un second site sur la route de Petit-Saut a été choisi. C'est un milieu très perturbé (dû aux travaux réalisés dans les années 1980) présentant une faible diversité spécifique. Il est composé principalement d'héliophiles dans un environnement plus ouvert que celui de Paracou et dont le couvert n'atteint qu'une vingtaine de mètres. Les arbres ont été prélevés sur une zone d'environ 40m².

Les relevés de luminosité ont été effectués dans chaque site avec un capteur de lumière de type ACUPAR. Pour chaque site, 50 mesures ont été prises à un mètre du sol à différents points distribués dans la zone d'étude. Chaque mesure correspond à l'intégration de 13 capteurs positionnés sur une rampe de 60 cm. Le degré de luminosité des sites est calculé comme le ratio entre la quantité de lumière à un mètre du sol des sites sur la quantité de lumière en milieu complètement ouvert.

1.2. Sélection des arbres

L'étude porte sur *Tachigali melinonii* (Caesalpiniaceae), espèce forestière tropicale. C'est une espèce de début de succession, avec un comportement héliophile, mais qui est capable de persister au sein de la forêt, en formant de grands arbres de canopée.

Un relevé exhaustif de la morphologie principale (hauteur, diamètre à la base) et des conditions d'interactions mécaniques avec la végétation environnante (enliement, enchevêtrement, degré d'autoportance) a été réalisé sur tous les individus d'une circonférence comprise entre 2 et 12 cm dans chaque zone d'étude. A partir de ces données, un échantillon représentatif a été sélectionné (31 arbres à Paracou et 30 arbres à Petit Saut). Les jeunes arbres choisis ne présentent pas de traumatismes apparents et

ne sont pas attaqués par des pathogènes. Ce sont des juvéniles, d'une hauteur comprise entre 1 et 10 m et de circonférence comprise entre 3 et 10 cm.

1.3. Schéma expérimental

L'étude porte sur la morphologie, l'anatomie vasculaire, ainsi que sur les fonctions hydrauliques et mécaniques des arbres. Les arbres ont été prélevés le matin dans la zone d'étude, et traités dans les heures qui suivent. Les traits morphologiques sont mesurés sur le terrain. Ensuite, 3 segments de tiges d'une longueur comprise entre 25 et 60 cm, représentatifs des parties basale, médiane et apicale de la tige sont sélectionnés et conservés humides. Les mesures fonctionnelles (conductance hydraulique et module d'élasticité) sont effectuées au laboratoire dans les deux jours qui suivent. Ensuite, le segment est conservé pour les analyses destructives finales (mesure de densité et observations anatomiques). Les méthodes de mesures sont décrites dans les paragraphes qui suivent, et les principales variables mesurées sont rassemblées dans le tableau 1.

		Symbole	Traits mesurés (m) ou calculés (c)	Unité	
Morphologie	arbre	H	Hauteur (m)	m	Tableau 1. Traits morphologiques, mécaniques et hydrauliques, mesurés ou calculés à l'échelle de l'arbre ou du matériau.
		M_t	Masse tronc (m)	kg	
		M_b	Masse branche (m)	kg	
		M_f	Masse feuille (m)	kg	
		M	Masse totale (m)	kg	
		S_F	Surface foliaire (m)	m ²	
		D	Diamètre à la base (m)	cm	
Mécanique	arbre	\bar{E}_{tige}	Module d'élasticité de la tige (c)	MPa	
		\bar{E}_{bois}	Module d'élasticité du bois (c)	MPa	
		$\bar{\rho}$	Infradensité (c)	kg m ⁻³	
		H_{crit}	Hauteur critique (c)	m	
		F_R	Facteur de risque (c)	sans unité	
		\bar{E}_s	Module spécifique (c)	MPa m ³ kg ⁻¹	
	matériau	E_{tige}	Module d'élasticité de la tige (m)	MPa	
		E_{bois}	Module d'élasticité du bois (m)	MPa	
		ρ	Infradensité (m)	kg m ⁻³	
		E_s	Module spécifique (c)	MPa m ³ kg ⁻¹	
		p_a	Position par rapport à apex (m)	m	
		d	Diamètre moyen du segment (m)	cm	
	arbre	K_{\square}	Conductivité spécifique (c)	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	
		H_v	Huber value (c)	m ² m ⁻²	
		K_{LA}	Suffisance hydraulique??? (c)	kg s ⁻¹ MPa ⁻¹ m ⁻²	
Hydraulique	matériau	K_s	Conductivité spécifique (m)	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	
		d	Diamètre moyen du segment (m)	cm	
Anatomie	arbre	f_v	Fréquence des vaisseaux (m)	mm ⁻²	
		d_v	Diamètre moyen des vaisseaux (m)	μm	

2. CARACTERES MORPHOLOGIQUES

La longueur totale de la tige est mesurée, puis la tige est divisée en 6 tronçons de longueur égale. Les deux tronçons apicaux sont à leur tour divisés en deux, afin d'avoir une plus grande précision sur l'évolution du diamètre et du chargement dans la partie haute de l'arbre. Sur chaque tronçon sont mesurés le diamètre de la tige, sa masse, la masse des branches, celle des feuilles et la surface foliaire totale.

A partir de ces données, sont calculés des descripteurs à l'échelle de l'arbre : diamètre à la base, diamètre moyen, volume du tronc, masse du tronc, des branches et des feuilles, masse totale de l'arbre et surface foliaire. Par ailleurs, l'évolution du diamètre et la distribution des masses le long de l'arbre sont décrits par deux paramètres synthétiques, appelés respectivement n et m [21]. Le paramètre n définit la façon dont le diamètre varie le long du tronc : $n=0$ pour une tige cylindrique et $n=1$ pour une tige conique. Le paramètre m définit la distribution du chargement de l'arbre : $m=1$ pour une distribution des masses uniformes, $m<1$ quand le chargement est concentré vers le haut de l'arbre, et $m>1$ pour des chargements plutôt localisés à la base du tronc. Ils sont déterminés par régression à partir des relations suivantes :

$$r(z) = r_0((H-z)/H)^n \quad M(z) = M_{tot} ((H-z)/H)^m,$$

où $r(z)$ est le rayon de la tige à la hauteur z , r_0 le rayon à la base, $M(z)$ est la masse totale portée au dessus de la hauteur z , et M_{tot} la masse totale.

3. CARACTERES ANATOMIQUES

3.1. Infradensité

Sur chaque segment de tige dont les propriétés fonctionnelles (mécanique et hydraulique) ont été mesurées, un tronçon central de 4 cm est extrait et écorcé. Le volume est évalué à partir de 10 mesures de diamètre effectuées le long du segment. Les tronçons sont séchés pendant 48h dans une étuve à 103°C, puis pesés. L'infradensité ρ (en kg m⁻³) est calculée par la relation suivante :

$$\rho = \frac{m_{sèche}}{V_{humide}}$$

Elle représente la quantité de solide dans un volume de bois frais. C'est un meilleur prédicteur des propriétés de la tige que la densité verte (m_{verte}/V_{vert}) ou saturée, car celle-ci dépend fortement de la quantité d'eau libre et d'air contenue dans les lumens, qui n'affecte pas les propriétés mécaniques.

A l'échelle de l'arbre, l'infradensité moyenne $\bar{\rho}$ (en kg m⁻³) correspond à celle déterminée pour le seul segment des *T. melinonii* de Petit-Saut, et à la moyenne des densités caractérisées pour les trois segments des arbres de Paracou.

3.2. Observations anatomiques

Huit segments issus des arbres de Paracou ont été observés anatomiquement par microscopie optique. Chaque coupe transversale a été échantillonnée par dix encarts de 1mm², dans lesquels le nombre de vaisseaux, le diamètre des vaisseaux (axe majeur d_1 et mineur d_2), la fraction de surface de vaisseaux et la distance à la moelle du centre de l'encart ont été relevés à l'aide du logiciel ImageJ [1].

Les vaisseaux étant elliptiques, le diamètre moyen hydraulique (D_{MH}) pour chaque encart est calculé avec la formule suivante :

$$D_{MH} = \sqrt[4]{\frac{\sum \left(\frac{2 d_1^3 d_2^3}{d_1^2 + d_2^2} \right)}{N}}$$

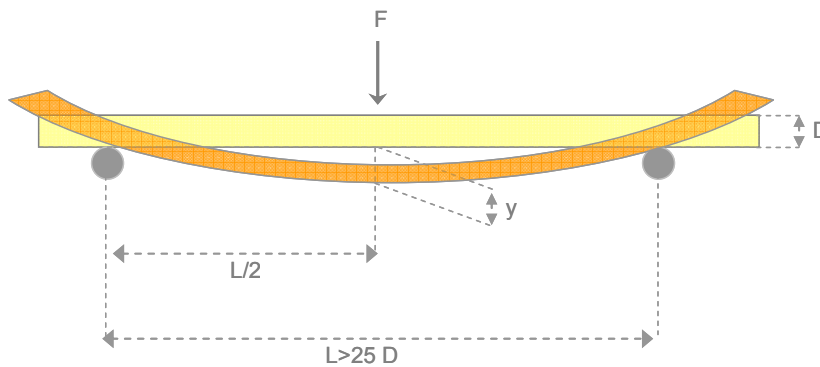
L'indice de conductivité I_K , est estimé en utilisant la loi de Poiseuille :

$$I_K = f \times D_{MH}^4$$

4. TRAITS BIOMECHANIQUES

4.1. Détermination du module d'élasticité et du module spécifique

Le module d'élasticité longitudinal de chaque segment de tige a été déterminé. Le module du segment complet avec écorce (E_{tige} en Pa) a d'abord été mesuré, puis, après écorçage le module du bois (E_{bois} en Pa) a été mesuré. Le module d'élasticité, ou module d'Young, correspond à la force nécessaire pour obtenir une déformation donnée. Plus le module est grand et plus le matériau est rigide. Ils ont été déterminés par la méthode du test trois-points, représentée schématiquement ci-dessous (voir par exemple [42] pour plus de détails) :



Le test trois-points consiste à poser le segment de diamètre D sur deux appuis distants d'une longueur L , une force connue est appliquée sur la tige à une distance $L/2$ à l'aide d'un chargement P . Cette contrainte crée une déflexion y . Le module est ensuite calculé d'après la formule générale suivante :

$$E = \frac{PL^3}{48Iy}$$

Avec I , l'inertie en flexion, calculée à partir du diamètre : $I = \pi D^4/64$

Le module spécifique est calculé à partir de la formule suivante : $E_s = E_{bois}/\rho$. Il représente la rigidité élastique du bois ramenée à la quantité totale de matière, et est représentatif de la qualité mécanique des parois cellulaires.

Les modules d'élasticité de tige, de bois et le module spécifique moyen de l'arbre (\bar{E}_{tige} , \bar{E}_{bois} et respectivement \bar{E}_s) ont ensuite été calculés à partir des modules des segments.

4.2. Détermination de la hauteur critique et du facteur de risque

La hauteur critique, taille maximale pour laquelle un arbre est encore capable de se porter mécaniquement, est calculée d'après la méthode de Jaouen et al. [21] [annexe 5]:

$$H_{crit} = 5 E^{1/4} F^{1/2} V^{1/4} L^{-1/4}$$

- E (en Pa) est le module d'élasticité moyen de la tige.

- F (sans unité) est le facteur de forme, avec $F=c(m-4n+2)(2n+1)$. F dépend de la distribution de la biomasse le long du tronc, déterminé par m et de la forme du tronc, caractérisée par n , indépendamment de la hauteur de l'arbre. Le facteur c est une fonction de n et m , plus précisément la première racine d'une fonction de Bessel [14].

- L (en kg.m^{-3}) est le facteur de chargement, avec $L=M_{totale}/V_{tronc}$. L représente la densité « structurale », *i.e.* le ratio de la masse portée sur le volume de la structure de soutien.

- V (en m^3) est le volume de la tige, *i.e.* le facteur de taille qui représente la somme du matériau de soutien.

C'est une formule qui permet de prendre en compte, non seulement les caractéristiques mécaniques du bois, mais aussi la géométrie du tronc et la distribution du chargement, contrairement à la formule simplifiée d'Euler-Greenhill [14, 28] majoritairement utilisée dans la littérature, qui est basée sur une hypothèse forte : les tiges sont des colonnes parfaitement droites et uniformes, chargées uniquement par leur propre poids.

Le facteur de risque, qui détermine le degré d'instabilité de l'arbre, est déterminé par le ratio suivant :

$$F_R = \frac{H_{réelle}}{H_{crit}}$$

Le risque de flambement mécanique est considéré très important à partir d'un facteur de risque de 0.85. Les arbres deviennent non-autoportants.

5. TRAITS HYDRAULIQUES

5.1. Etudes préliminaires

5.1.1. Architecture hydraulique

L'architecture hydraulique a été étudiée sur trois jeunes arbres de *T. melinonii*, dans le but de déterminer la manière dont la résistance au flux hydrique s'organise à l'intérieur de la plante [annexe 6]. Il en résulte que la majorité de la résistance rencontrée par l'eau se trouve dans la tige (moyenne de 60%, le reste étant situé dans les branches, les rachis et les limbes). Il est donc pertinent d'étudier la résistance du tronc car elle apparaît comme limitante du transport de l'eau.

5.1.2. Détermination de la longueur des vaisseaux

Voulant étudier la résistance de la tige au flux d'eau, il faut conserver entier les vaisseaux connectés par les ponctuations. Il faut donc au préalable déterminer la longueur minimale d'un segment de tige dans lequel la conductance va pouvoir être calculée. La longueur des vaisseaux étant très conservée chez les individus d'une même espèce, la longueur minimale sera déterminée une fois pour toute.

D'après la méthode proposée par Ewers et Fisher [10], l'extrémité d'une tige de plusieurs mètres est raccordée à une bouteille d'air sous pression, l'autre bout étant immergé dans l'eau. Le protocole consiste à

couper quelques centimètres de tige jusqu'à ce que des bulles d'air s'échappent du segment : la longueur minimale a ainsi été atteinte. Pour *Tachigali melinonii*, la longueur seuil est de 30 à 40 cm selon le diamètre de la tige.

5.2. Mesure de la conductivité spécifique des segments et calcul de celle du tronc

La conductance (en $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) a été mesurée sur tous les segments étudiés en utilisant l'High Pressure Flow Meter (HPFM) [annexe 7]. C'est un appareillage destiné à perfuser un objet (racine, tige...) avec de l'eau sous pression en mesurant simultanément la pression et le flux. L'HPFM est utilisé pour mesurer la conductance à l'état de quasi-équilibre, *i.e.* sous des conditions où le flux et la pression appliquée sont constants et connus au cours du temps. D'après la loi d'Ohm ($U=RI$), $\Delta P = rF$, où ΔP est la pression différentielle à laquelle est soumise la tige et F est le flux d'eau la traversant, la résistance r (ou la conductance $k=1/r$) peut être ainsi calculée. Cette résistance dépend des propriétés conductrices intrinsèques au bois, mais aussi des dimensions du segment utilisé. La conductivité spécifique K_s (en $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) caractérise les propriétés du bois indépendamment des dimensions du segment mesuré. Elle est calculée par la relation suivante :

$$K_s = \frac{k L}{S}$$

où k est la conductance du segment de tige mesurée par l'HPFM, S la surface moyenne de la section du segment, et L sa longueur.

A l'échelle de l'arbre, la conductivité spécifique moyenne du tronc \bar{K}_s (en $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) correspond à celle du segment unique à Petit-Saut et à la moyenne des trois valeurs pour Paracou.

La conductance totale du tronc K (en $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) est reconstituée à partir de la conductivité spécifique du bois et des dimensions de la tige complète [annexe 8].

5.3. Calcul de la Huber Value et du K_{LA}

La Huber Value (H_V) mesure le ratio entre la quantité de feuilles et la quantité de bois :

$$H_V = \frac{S_F}{S_T} \quad \text{avec, } S_F \text{ la surface foliaire, et } S_T, \text{ la surface de la section de tronc à la base.}$$

Elle permet d'apprécier de degré d'exigence hydraulique sur le bois, c'est-à-dire la surface évaporante que chaque unité de surface de bois doit alimenter.

La conductance de l'arbre par unité de surface foliaire (K_{LA}) indique le niveau de suffisance hydraulique de l'arbre, en tenant compte à la fois des caractères morphologiques et de la qualité du bois. Plus le K_{LA} (en $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-2}$) est grand, plus la plante est suffisante au niveau hydraulique. L'arbre perd de l'eau au niveau des feuilles et surtout quand les stomates sont ouverts pour faire de la photosynthèse. Donc plus le K_{LA} est important, moins la plante est limitée hydrauliquement pour la photosynthèse. Le K_{LA} est calculé avec la formule suivante :

$$K_{LA} = \frac{K}{S_F}, \quad \text{où } K \text{ est la conductance totale du tronc [annexe 8] et } S_F \text{ la surface foliaire.}$$

6. ANALYSE DES DONNEES

6.1. Linéarisation des relations et tests statistiques

Les variables considérées sont à valeurs positives. Elles ont une distribution étalée à droite et s'étendent souvent sur plusieurs ordres de grandeur. Par conséquent, une transformation logarithmique sera appliquée à la plupart des variables avant leur analyse. Cette transformation a pour conséquence de normaliser les résidus, ce qui permet l'application des tests statistiques usuels. Les relations linéaires présentées sur les log des variables correspondent donc à des relations en loi puissance sur les paramètres de base.

Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica. La significativité des différences de moyenne entre sites est évaluée par un test de Student. La significativité des relations linéaires est évaluée par un test de significativité de la pente. Les différences de pentes entre sites sont évaluées par le test d'homogénéité des pentes.

6.2. Décomposition des traits synthétiques en facteurs élémentaires

Les traits synthétiques analysés dans cette étude, tels que le module d'élasticité des segments de tiges (E_{tige}), le facteur de risque mécanique (F_R) et la suffisance hydraulique (K_{LA}) de l'arbre sont liés à des paramètres plus simples résultant de fonctions biologiques élémentaires. La décomposition explicite de ces traits synthétiques permet d'étudier l'influence de chacun de ces paramètres. La décomposition sous forme de produit de facteurs et la signification de chaque paramètre élémentaire sont montrées ci-dessous :

$$E_{tige} = E_s \times \rho \times \frac{E_{tige}}{E_{bois}}$$

$$K_{LA} = K_s \times H_V \times \left(\frac{H}{D}\right)^{-1} \times \frac{1}{D}$$

$$F_R = 5 \times \left[\frac{E_{tige}}{E_{bois}}\right]^{-1/4} \times \left[\frac{E_{bois}}{\rho}\right]^{-1/4} \times [\rho]^{-1/4} \times [\delta]^{1/4} \times [\tau]^{1/4} \times [F']^{1/2} \times \left[\frac{H}{D}\right]^{3/4} \times [D]^{-1/4} \text{ [annexe 9]}$$

L'exposant auquel chaque paramètre est élevé dans les formules indique le sens et la magnitude de son influence potentielle sur le trait synthétique.

	Trait synthétique	Facteurs	Signification
Matériau	Module d'élasticité de la tige E_{tige}	$E_s = E_{bois} / \rho$	Module spécifique
		ρ	Infradensité
		E_{tige} / E_{bois}	Contribution de l'écorce au module de la tige
Arbre	Suffisance hydraulique K_{LA}	$K_s = K.H / S_{bois}$	Conductivité spécifique de tronc
		$H_V = S_{bois} / S_F$	Hubber value
		D/H	Elancement
		$1/D$	Diamètre à la base
Arbre	Facteur de risque F_R	$E_s = E_{bois} / \rho$	Module spécifique
		ρ	Infradensité
		E_{tige} / E_{bois}	Contribution de l'écorce au module de la tige
		$\delta = M_{tronc} / V_{tronc}$	Densité verte
		$\tau = M_{totale} / M_{tronc}$	Taux de chargement
		F	Facteur forme
		H/D	Elancement
		D	Diamètre à la base

Tableau 2. Décomposition des trois traits synthétiques en facteurs plus simples.

6.3. Décomposition de la variance des traits synthétiques

La transformation logarithmique de ces relations permet d'obtenir des formules additives de la forme :

$$F = c + \sum_i F_i, \text{ où } F \text{ est le paramètre synthétique, } c \text{ est une constante et les } F_i \text{ représentent les}$$

différents facteurs (*i.e.* les paramètres élémentaires, élevés à la puissance adéquate). Ce sont des formules exactes « par définition » et purement mécanistes, sans terme aléatoire. A partir de cette formule, on peut étudier le lien entre la variance du trait synthétique et celle des facteurs. La variance de F est égale à :

$$Var(F) = \sum_i Var(F_i) + 2 \sum_{i>j} Cov(F_i, F_j)$$

Si les facteurs sont linéairement indépendants, alors les termes de covariance sont nuls.

On peut alors directement exprimer la contribution de chaque facteur à la variance de F : $x_i = \frac{Var(F_i)}{Var(F)}$

Cependant, très souvent, les facteurs ne sont pas indépendants entre eux. Les contributions des termes de covariance à la variance de F ($x_{ij} = 2Cov(F_i, F_j)/Var(F)$) ne sont pas négligeables et leur interprétation est complexe. Ces co-variations peuvent résulter d'une dépendance commune à un cofacteur C (par exemple un effet d'échelle). L'influence du cofacteur peut être séparée des variations qui en sont indépendantes.

Pour cela, on suppose une relation statistique linéaire entre chaque facteur et le cofacteur C :

$$F_i = a_i + b_i \cdot C + \varepsilon_i \quad \text{où } \varepsilon_i \text{ est le résidu du facteur } i \text{ avec } Cov(C, \varepsilon_i) = 0$$

La valeur du trait synthétique F étant définie comme une somme de plusieurs traits F_i , on obtient :

$$F = (c + \alpha) + \beta \cdot C + \sum_i \varepsilon_i \quad \text{avec } \alpha = \sum_i a_i \text{ et } \beta = \sum_i b_i$$

Les variations systématiques du trait synthétique F en fonction du cofacteur C , représentées par la pente β , apparaissent donc comme la somme des pentes de chaque facteur. La variance de F entre s'écrit alors :

$$Var(F) = \beta^2 Var(C) + \sum_i Var(\varepsilon_i) + 2 \sum_{i>j} Cov(F_i, F_j)$$

Cette méthode permet donc de :

(i) séparer la part de variance expliquée par la tendance systématique avec le cofacteur C :

$x_C = \frac{\beta^2 Var(C)}{Var(F)}$, et analyser les effets de compensation entre facteurs liés à la corrélation avec le cofacteur, grâce à la décomposition de β , chaque terme représentant l'évolution d'un facteur avec le cofacteur.

(ii) séparer la part de variance expliquée indépendamment par chaque facteur : $x_{i/C} = \frac{Var(\varepsilon_i)}{Var(F)}$

(iii) séparer la part de variance expliquée par les covariations entre facteurs : $2 \sum_{i>j} Cov(F_i, F_j)$

Chaque terme de covariance représente l'effet d'une corrélation entre les résidus de deux facteurs (*i.e.* de leur corrélation indépendamment de la tendance avec le cofacteur C) sur la variance totale de F . Les termes positifs indiquent une synergie entre ces facteurs, alors que les termes négatifs correspondent à une compensation entre facteurs.

1. CARACTERISATION DES 2 POPULATIONS

1.1. Luminosité

L'étude a été menée au sein du site expérimental de Paracou, près de Sinnamary, en forêt tropicale humide et dans un milieu forestier perturbé sur la route de Petit-Saut. Les mesures de lumière ont montré que seulement 1.9% de la lumière traverse le couvert forestier de Paracou. Pour Petit-Saut, 5.5% de la luminosité atteint le sol. La luminosité est donc trois fois plus importante à Petit-Saut qu'à Paracou.

1.2. Morphologie générale

Les populations des deux sites présentent une morphologie générale différente et se différencient clairement (figure 1). Le test du modèle d'homogénéité des pentes indique que la hauteur est très fortement corrélée au diamètre ($P \leq 0.001$) et que les pentes des deux régressions sont significativement différentes ($P \leq 0.05$). Les 176 individus de Paracou recensés montrent un rapport Hauteur/Diamètre en moyenne plus fort que les 106 arbres recensés de Petit-Saut. Les échantillons étudiés (31 arbres à Paracou et 30 à Petit-Saut) sont bien représentatifs de leur population (figure 1).

D'autre part, la population de Paracou montre une plus grande dispersion dans le ratio Hauteur/Diamètre que Petit-Saut, dont le spectre morphologique est plus restreint. Ainsi, les individus de Petit-Saut pourraient très bien s'intégrer dans la population de Paracou, mais pas l'inverse.

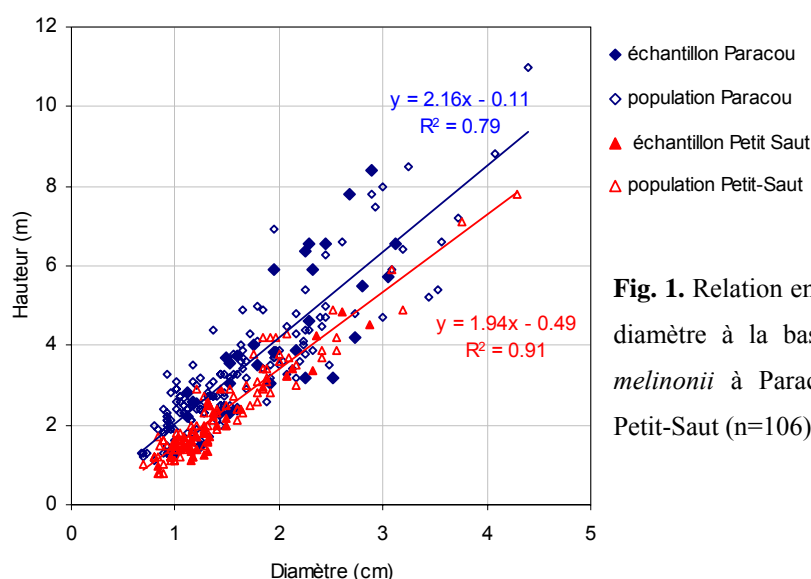


Fig. 1. Relation entre la hauteur et le diamètre à la base chez *Tachigali melinonii* à Paracou (n=176) et à Petit-Saut (n=106).

Les sites diffèrent par leur degré d'ouverture (luminosité), et la présence d'individus plus élancés dans couvert le plus dense.

1.3. Caractérisation des principaux traits

Les jeunes arbres recensés à Paracou sont en moyenne de plus grande dimension qu'à Petit-Saut : les diamètres et hauteurs, les masses de tronc, de branches et les masses totales sont significativement plus importantes (tableau 3). Les arbres de Petit-Saut sont plus trapus. Cependant, les surfaces foliaires moyennes sont équivalentes dans les deux sites malgré la taille réduite à Petit-Saut, ce qui induit une Huber value plus grande à Petit-Saut.

Les arbres de Paracou ont un bois plus dense et plus rigide, mais un facteur de risque supérieur à ceux de Petit-Saut. Ces derniers possèdent un bois plus conducteur, mais montrent une suffisance hydraulique inférieure aux arbres de Paracou. Ces observations apparemment paradoxales suggèrent des effets différentiels de la morphologie.

		symboles	Paracou (n=31)	Petit-Saut (n=30)	P
Morphologie	Diamètre à la base (cm)	D	1.9±0.7	1.4±0.5	**
	Hauteur (m)	H	4.2±1.9	2.2±1.0	**
	Masse de tronc (g)	M_t	706±657	240±315	**
	Masse de branches (g)	M_b	178±187	58±79	**
	Masse de feuilles (g)	M_f	94±80	107±107	ns
	Masse totale (g)	M	978±906	405±493	**
	Surface foliaire (m²)	S_F	0.75±0.63	0.86±0.82	ns
Hydraulique	Conductivité spécifique du tronc ($10^{-5} \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)	K_s	1.65±1.04	2.62±0.72	*
	Hubber value (m² m⁻²)	H_V	2030±269	4589±1736	**
	K_{LA} ($10^{-5} \text{ kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ m}^{-2}$)	K_{LA}	7.7±5.5	4.2±2.5	**
Mécanique	Module d'Young de la tige (10^9 Pa)	\bar{E}_{tige}	11.5±2.4	8.3±1.5	**
	Infradensité (g cm⁻³)	ρ	0.62±1.10	0.54±0.09	**
	Module spécifique ($10^6 \text{ Pa m}^3 \text{ kg}^{-1}$)	E_s	27.1±5.4	22.5±4.3	**
	Facteur de risque	F_R	0.74±0.13	0.63±0.08	**

Tableau 3. Description des traits mesurés chez *Tachigali melinonii* pour les sites de Paracou et de Petit-Saut. Les moyennes (±écart-type) et significativités des tests de Student sont montrés. ns, $P > 0.05$; *, $P \leq 0.1$, **, $P \leq 0.01$.

De façon cohérente avec les résultats précédents, la distribution des valeurs de K_{LA} de Petit-Saut est inférieure à celle de Paracou (figure 2). D'autre part, l'échantillon de Paracou montre un plus grand étalement de valeurs, avec un K_{LA} variant d'un facteur 6 (4 seulement à Petit-Saut). Cela suggère que les arbres sont plus limités hydrauliquement à Petit-Saut.

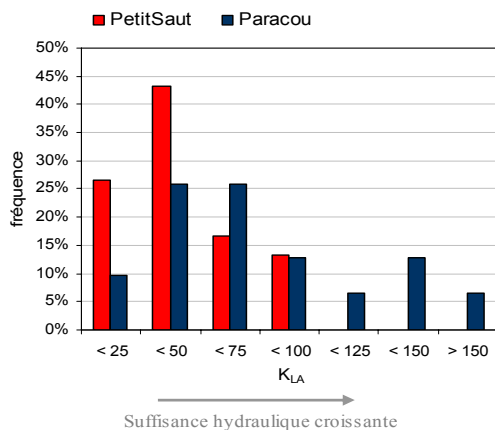


Fig. 2. Distribution du K_{LA} sur les deux sites

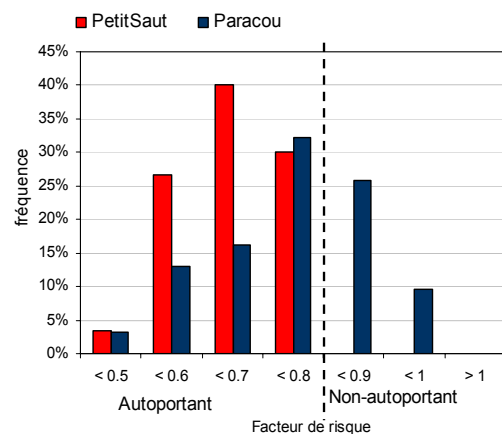


Fig. 3. Distribution du facteur de risque sur les deux

Les mêmes types de profils sont observés pour la distribution du facteur de risque (figure 3). Les arbres sont considérés comme non-autoportants à partir d'un facteur de risque de 0.85. Dans la population de Petit-Saut, aucun arbre ne dépasse ce seuil, alors que plus d'un tiers des individus de Paracou prennent un risque mécanique. Pour les deux sites, aucun arbre ne possède un facteur de risque supérieur à 1. Les observations sur le terrain ont révélé des arbres non-autoportants à Paracou, flambant sous leur propre poids, mais aucun à Petit-Saut. De plus, les interactions physiques entre les *Tachigali melinonii* et leur environnement sont plus intenses à Paracou : enlèvement, enchevêtrement du feuillage dans la couronne et les branches des autres arbres. A Petit-Saut, les arbres sont relativement isolés les uns des autres. Ces observations ont permis de mettre en évidence des défaillances mécaniques, mais aucune défaillance hydraulique observable n'a été relevée dans les deux sites.

Le facteur de risque augmente très clairement avec la hauteur ($R^2 = 0.75$, $P \leq 0.001$ à Paracou, $R^2 = 0.50$, $P \leq 0.001$ à Petit-Saut) (figure 4). Ainsi, plus les arbres sont hauts et plus ils prennent de risque de flamber. D'autre part, la pente est plus grande à Paracou qu'à Petit-Saut bien que la différence ne soit pas significative ($P > 0.05$). Les valeurs numériques suggèrent que la prise de risque augmente plus vite avec la taille à Paracou.

A Paracou, les paramètres mécaniques sont meilleurs qu'à Petit-Saut, mais les arbres prennent plus de risque de flambement, alors que les arbres de Petit-Saut montrent une moins bonne suffisance hydraulique. Le risque de flambement augmente avec la hauteur de l'arbre dans les deux sites.

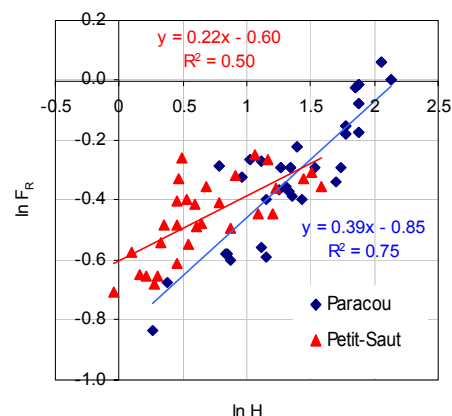


Fig. 4. Relation entre les logs du facteur de risque et de la hauteur. Les régressions linéaires et les coefficients de détermination sont montrés.

2. VARIATIONS SYSTEMATIQUES AVEC LA TAILLE

Une analyse préliminaire des corrélations a montré que la plupart des variables sont fortement corrélées aux dimensions des segments et individus considérés.

2.1. Mise en évidence de variations ontogéniques du matériau

Les liaisons entre les traits mécaniques et hydrauliques du matériau (infradensité ρ , module d'élasticité de la tige E_t , module du bois E_b , module spécifique E_s et conductivité spécifique K_s) et le diamètre moyen du segment mesuré ou sa position par rapport à l'apex ont été étudiées (tableau 4, figure 5). La plupart des traits mesurés sont fortement corrélés au diamètre ou à la position, à l'exception du module d'élasticité

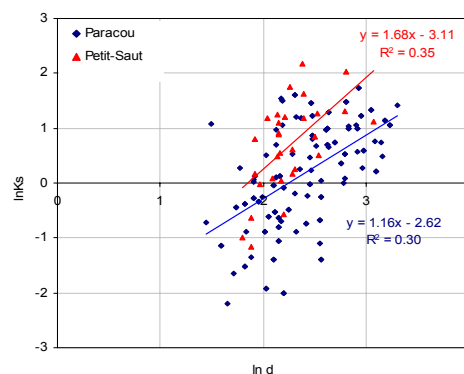


Fig. 5. Evolution de la conductivité spécifique (en log) avec le log du diamètre pour Petit-Saut et Paracou. Les pentes de régressions sont significativement différentes ($P < 0.05$).

du bois qui ne se trouve que faiblement corrélé à la position pour les arbres de Petit-Saut ($r=0.44$; $P \leq 0.05$), et de l'infradensité, dont la corrélation n'est pas statistiquement significative pour Petit-Saut.

Le diamètre moyen du segment et sa position par rapport à l'apex sont eux-mêmes fortement corrélés ($r=0.87$, $P \leq 0.001$). Après avoir pris en compte la corrélation des traits avec le diamètre, on note que les résidus de ces régressions ne sont plus corrélés avec la position par rapport à l'apex [annexe 10]. Les gradients positionnels sont donc en fait un effet caché du diamètre.

			E_t	E_b	E_s	ρ	K_s
Paracou	diamètre	r	0.41	0.07	0.47	-0.56	0.54
		P	***	ns	***	***	***
	position à l'apex	r	0.46	0.11	0.40	-0.39	0.34
		P	***	ns	***	***	**
Petit-Saut	diamètre	r	0.48	0.26	0.54	-0.34	0.59
		P	**	ns	**	ns	***
	position à l'apex	r	0.61	0.44	0.51	-0.12	0.52
		P	***	*	**	ns	**

Tableau 4. Coefficients de corrélation de Pearson entre le log des traits mécaniques du matériau et les logs du diamètre et de la position par rapport à l'apex, à Paracou et à Petit-Saut. ns, $P > 0.05$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$.

2.2. Mise en évidence de variations ontogéniques de la morphologie des arbres

A l'échelle de l'arbre, les traits morphologiques (la hauteur de l'arbre H , les masses de tronc M_t , de branches M_b , de feuilles M_f , la masse totale de l'arbre M et la surface foliaire S_F) sont très fortement corrélés positivement au diamètre à la base de l'arbre (tableau 5).

		Morphologie					
		H	M_t	M_b	M_f	M	S_F
Paracou	r	0.85	0.97	0.97	0.95	0.98	0.95
	P	***	***	***	***	***	***
Petit-Saut	r	0.92	0.98	0.95	0.89	0.97	0.87
	P	***	***	***	***	***	***

Tableau 5. Coefficients des corrélations linéaires entre le log des traits à l'échelle de l'arbre et le log du diamètre à la base, à Paracou et à Petit-Saut séparément. ns, $P > 0.05$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$.

Les figures 6, 7 et 8 montrent les relations entre les logarithmes du diamètre, de la hauteur, la surface foliaire et la masse totale. Les pentes de ces relations indiquent la façon dont les rapports de dimension changent avec l'échelle : si la croissance était homothétique, les pentes vaudraient 1 pour les dimensions linéaires, 2 pour les surfaces et 3 pour les variables homogènes à un volume (telle que la masse).

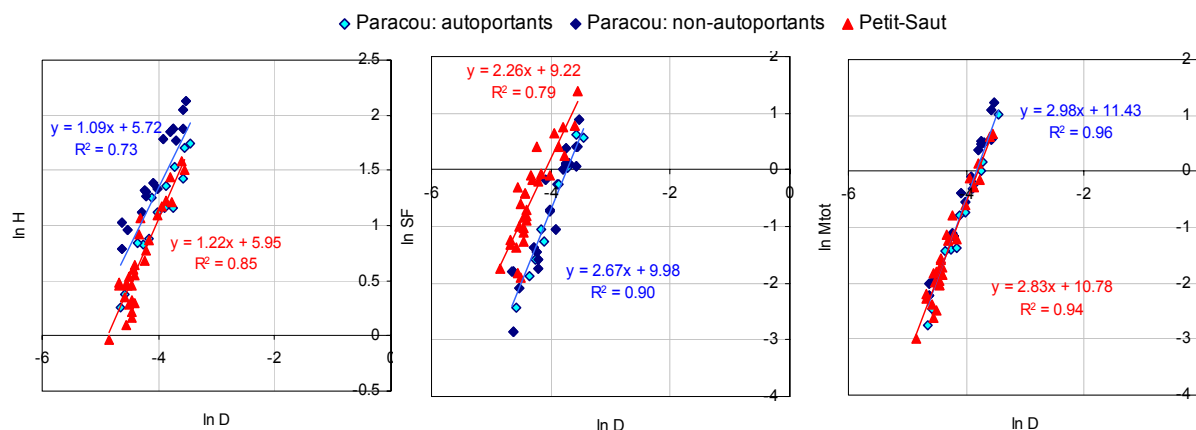


Fig. 6. Relation entre le log de la hauteur de l'arbre et le log de son diamètre.

Fig. 7. Relation entre le log de la surface foliaire et le log du diamètre à la base.

Fig. 8 Relation entre le log de la masse totale de l'arbre et le log de son diamètre.

Les pentes indiquées sur la figure 6 montrent que, sur les deux sites, la hauteur croît plus que proportionnellement au diamètre (c'est-à-dire que le rapport d'élancement augmente avec la taille). La relation avec la surface foliaire indique que cette surface croît plus qu'homothétiquement, c'est-à-dire plus vite que la surface d'une section du tronc. Ces effets allométriques de la croissance, et leur différence entre sites, sont illustrés par la figure 9, qui met clairement en évidence que la surface foliaire est très inférieure à Paracou dans les stades jeunes, mais que les morphotypes des deux sites tendent à converger quand l'arbre devient plus grand.

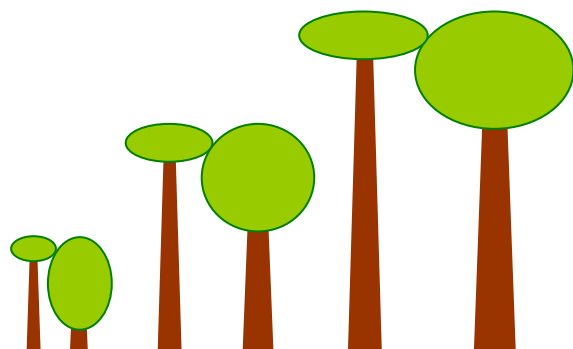


Fig. 9. Proportions respectives d'arbres de 1.5m, 3m et 4.5m, à Paracou (à gauche) et à Petit Saut (à droite). Les dimensions verticales sont divisées par 20 pour la commodité de la représentation.

2.3. Mise en évidence de variations ontogéniques des traits fonctionnels des arbres

De nombreux traits fonctionnels de l'arbre sont corrélés au diamètre (tableau 6).

		Mécanique					Hydraulique		
		\bar{E}_t	\bar{E}_b	$\bar{\rho}$	\bar{E}_s	F_R	K_S	H_V	K_{LA}
Paracou	r	0.23	0.14	-0.72	0.43	0.35	0.71	0.61	-0.32
	P	ns	ns	***	***	*	***	***	ns
Petit-Saut	r	0.19	-0.05	-0.76	0.64	0.46	0.80	0.21	0.04
	P	ns	ns	***	***	**	***	ns	ns

Tableau 6. Coefficients des corrélations linéaires entre le log des traits à l'échelle de l'arbre et le log du diamètre à la base, à Paracou et à Petit-Saut séparément. ns, $P > 0.05$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$.

Pour les caractères mécaniques, le facteur de risque F_R est positivement corrélé au diamètre à Petit-Saut comme à Paracou (figure 10). Les pentes de l'évolution du facteur de risque avec le diamètre sont équivalentes dans les deux sites, mais le niveau de risque est plus fort à Paracou pour un diamètre donné. Sur les figures, on distinguera deux types d'individus à Paracou : ceux à plus fort risque (au-dessus de la droite de régression, en bleu foncé), et ceux au moindre prise de risque, (en bleu clair).

La corrélation négative entre l'infradensité moyenne de l'arbre et son diamètre est forte ($r = -0.72$, $P \leq 0.001$ à Paracou ; $r = -0.76$, $P \leq 0.001$ à Petit-Saut). Les modules d'élasticité moyens de la tige et du bois ne sont pas significativement corrélés au diamètre pour Petit-Saut comme à Paracou. Le module spécifique est très corrélé positivement au diamètre dans les deux sites.

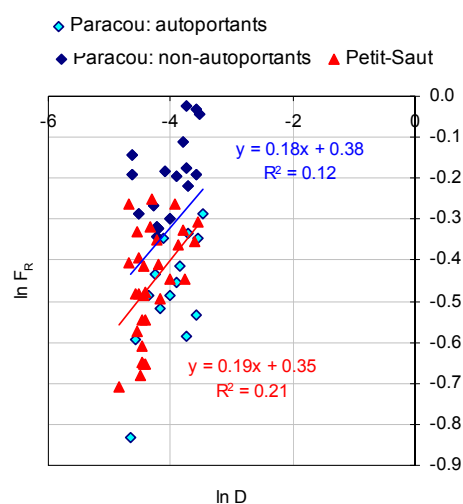


Fig.10. Relation entre le log du facteur de risque et le log du diamètre à la base à Paracou et à Petit-Saut.

Parmi les trois traits hydrauliques, seule la conductivité spécifique moyenne du tronc $\overline{K}_{s,s}$ est fortement et positivement corrélée au diamètre ($r=0.71$, $P \leq 0.001$ à Paracou et $r=0.80$, $P \leq 0.001$ à Petit-Saut). La Huber value H_V est positivement corrélée au diamètre à la base pour les deux sites, mais la corrélation n'est statistiquement significative qu'à Paracou. Enfin, le K_{LA} n'est pas corrélé au diamètre à la base.

La plupart des traits relevés à l'échelle du matériau de l'arbre sont fortement corrélés au diamètre du segment et au diamètre à la base de l'arbre respectivement. Il existe donc un effet ontogénique évident pour ces caractères, que l'on peut résumer ainsi : une diminution de la densité, une augmentation du module spécifique et du facteur de risque, et une augmentation de la Huber value de la conductivité spécifique. C'est pourquoi une méthode d'analyse des principaux traits a été développée permettant de séparer les variations systématiques avec le diamètre (qualifiée de variations ontogéniques) et les variations qui ont lieu pour une classe de diamètre (qu'on considérera *a priori* comme adaptatives).

3. ANALYSE DE LA VARIABILITE FONCTIONNELLE DU MATERIAU BOIS

3.1. Analyse des sources de variation du module d'élasticité de la tige

3.1.1. Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie

Le module d'élasticité de la tige est décomposé comme le produit de différents facteurs se rapportant aux propriétés suivantes: le module spécifique E_s , l'infradensité ρ et un terme E_{tige}/E_{bois} lié à l'effet de l'écorce. On a observé que le module de l'écorce est d'environ dix fois plus petit que celui de la tige. Le rapport E_{tige}/E_{bois} indique dans quelle mesure l'écorce pénalise la rigidité de la tige par rapport à celle du bois. Plus le ratio tend vers 1, plus le rôle de l'écorce est négligeable sur les propriétés d'élasticité de la tige.

La corrélation entre le module de tige et le diamètre n'est pas négligeable (elle explique 16.9% de la variance totale du module de tige à Paracou et 22.8% à Petit-Saut) [annexe 10]. La pente est de 0.269 à Paracou et de 0.298 à Petit-Saut (tableau 7), indiquant que la rigidité de la tige augmente avec le

	E_t	E_s	ρ	E_t/E_b
Paracou	0.269	0.287	-0.243	0.224
Petit-Saut	0.298	0.371	-0.208	0.135

Tableau 7. Valeurs des pentes des corrélations entre le module de tige et ses trois composantes (en log) avec le diamètre (en log), à Paracou et à Petit-Saut

diamètre. La pente observée pour le module de tige en fonction du diamètre est la résultante des évolutions systématiques de ses trois composantes. Ainsi, on observe que le rapport E_t/E_b augmente avec le diamètre, donc la contribution de l'écorce devient de plus en plus négligeable. Quand le diamètre augmente, l'épaisseur relative de l'écorce diminue, si bien que le pourcentage de bois augmente, ce qui induit une augmentation du module. De même, le module spécifique augmente avec le diamètre de la tige. Cependant, l'infradensité du bois diminue alors que le diamètre de la tige augmente. Les changements de la qualité des parois et de la contribution de l'écorce surcompensent la baisse de densité, permettant ainsi de garder, et même d'augmenter légèrement, la rigidité de la tige au cours de l'ontogénie.

3.1.2. Variances résiduelles : réactions adaptatives

L'analyse des résidus des relations au diamètre nous informe sur les sources de variation du module d'élasticité au sein d'une classe de diamètre. En détaillant chaque variance et covariance [annexe 10], on remarque que les variations de rigidité du bois sont principalement déterminées par les variations de densité et de module spécifique (figure 11). A Petit-Saut, ces variations sont antagonistes, réduisant partiellement la variabilité du module. Par contre, à Paracou, ces variations se font indépendamment (la covariance entre le module spécifique et la densité est presque nulle). Les variations de l'épaisseur de l'écorce expliquent peu les variations de module au sein d'une même classe de diamètre.

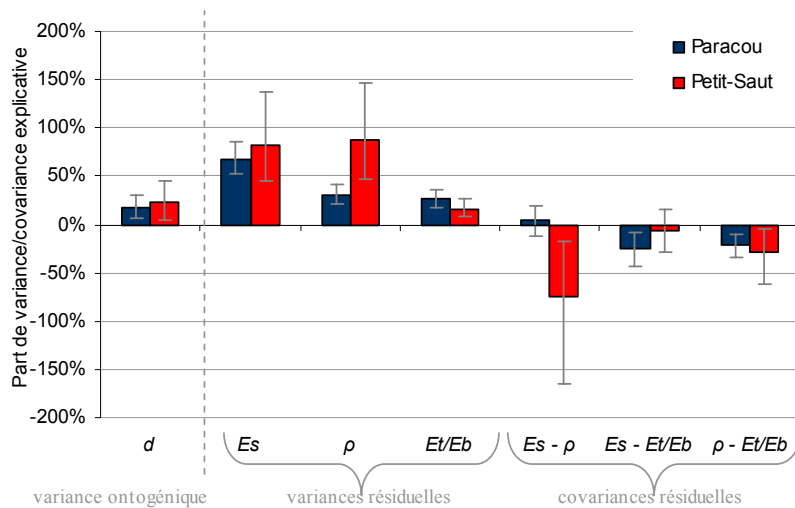


Fig. 11. Détail des sources de variation du module d'élasticité de la tige, à Paracou et à Petit-Saut : part des variances et covariances des facteurs. d le diamètre ; E_s le module spécifique ; ρ la densité ; Et/Eb effet de l'écorce sur le module de tige.

La rigidité augmente de façon non-négligeable avec le diamètre. Cette augmentation résulte d'une baisse de la contribution de l'écorce et d'une amélioration des parois cellulaires, qui compensent la diminution de densité. Les variations de module au sein d'une classe de diamètre sont bien supérieures aux variations systématiques avec le diamètre (73% vs 27% à Paracou, et 77% vs 23% à Petit Saut). Elles sont principalement dues aux variations du module spécifique et de l'infradensité.

3.2. Analyse de la variabilité de la conductance

3.2.1. Relation entre la rigidité et la conductivité du bois

Pour les deux sites étudiés, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre la conductivité spécifique de la tige et le module d'élasticité du bois ($R^2=0.001$, $P=0.74$ à Paracou et $R^2=0.02$, $P=0.49$ à Petit-Saut) (figure 12).

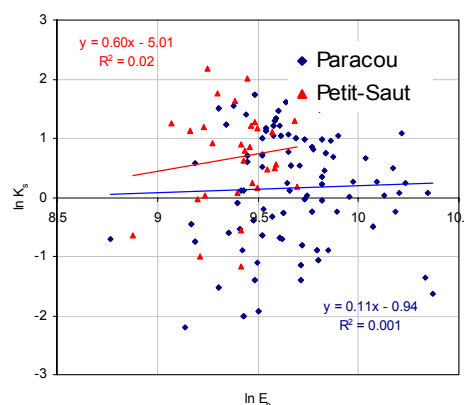


Fig. 12. Relation entre les logs de la résistivité spécifique (en $m s MPa kg^{-1}$) et du module d'élasticité du bois (Pa). Les régressions et les coefficients de détermination sont montrés.

Une étude plus approfondie a été réalisée sur les capacités conductrices des tiges, afin de mettre en évidence quels sont les déterminants anatomiques de la variabilité de la conductivité.

3.2.2. Anatomie vasculaire

En s'éloignant de la moelle, le diamètre des vaisseaux augmentent de façon significative ($R^2=0.51$, $P \leq 0.001$) alors que leur nombre diminue ($R^2=0.60$, $P \leq 0.001$) (figures 13 et 14). Ainsi, plus la tige est grosse, plus les vaisseaux sont plus larges et rares.

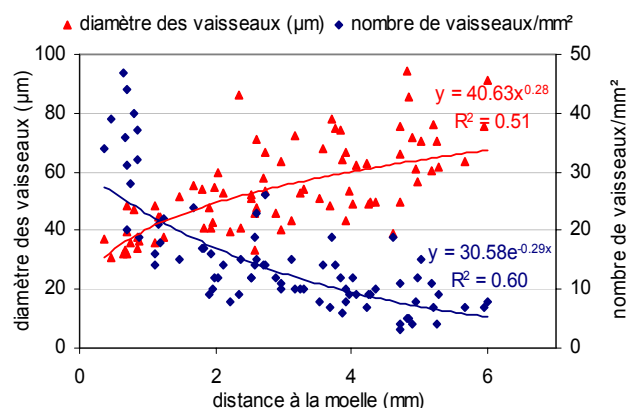


Fig. 13. Evolution du diamètre des vaisseaux et de leur fréquence au cours de l'ontogénie. Les régressions et les coefficients de détermination sont montrés.

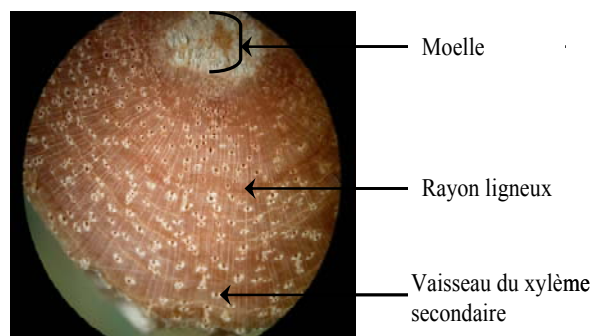


Fig. 14. Coupe transversale de tige de *Tachigali melinonii*.

L'indice de conductivité augmente significativement avec la distance à la moelle pour tous les échantillons étudiés sauf pour un, pour lequel la corrélation est très faible [annexe 10]. L'évolution de la surface des lumens des vaisseaux par rapport à la surface totale du bois est très hétérogène : la part de lumen diminue légèrement pour six échantillons, mais cette chute n'est significative que pour deux d'entre eux. Les deux échantillons restants montrent une légère augmentation de la part de lumen dans la section, mais une seule est significative. En moyenne, la surface de lumen représente entre 2 et 4% de la section totale du bois. Comme le montre la figure 15, l'augmentation de la conductivité dépend surtout de l'augmentation du diamètre des vaisseaux ($R^2=0.71$, $P \leq 0.001$), alors que la diminution de la fréquence des vaisseaux n'est pas corrélée significativement avec l'augmentation de l'indice de conductivité ($R^2=0.0013$, $P=0.75$).

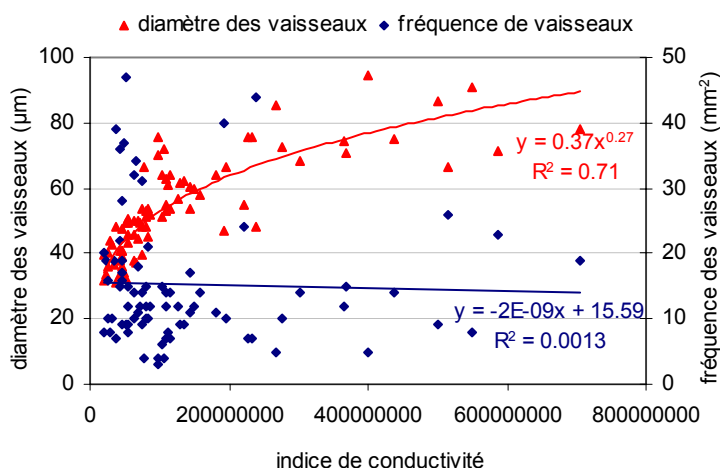


Fig. 15. Relation entre le diamètre des vaisseaux, la fréquence et l'indice de conductivité calculée. Les régressions et les coefficients de détermination sont montrés.

L'efficacité hydraulique augmente donc avec l'ontogénie, et cela est dû principalement à une augmentation du diamètre des vaisseaux, même si leur fréquence diminue. La proportion de tige dévolue à l'hydraulique reste constante.

4. ANALYSE VARIABILITE FONCTIONNELLE A L'ECHELLE DE L'ARBRE

4.1. La suffisance hydraulique

4.1.1. Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie

La suffisance hydraulique diminue avec le diamètre à Paracou et est constante à Petit-Saut. L'analyse des composantes montre que, sur les deux sites, la conductivité spécifique du matériau augmente fortement avec le diamètre, et compense l'effet d'échelle (*i.e.* la diminution du K_{LA} qui aurait lieu si la croissance était homothétique et le matériau inchangé) (tableau 8). A Paracou, la surface foliaire augmente plus vite que la section de tige (effet de H_V), ce qui induit une tendance globale négative.

	K_{LA}	K_s	$(H_V)^{-1}$	$(Elancement)^{-1}$	$(Echelle)^{-1}$
Paracou	-0.60	1.16	-0.67	-0.09	-1.00
Petit-Saut	0.06	1.55	-0.26	-0.22	-1.00

Tableau 8. Valeurs des pentes des corrélations entre le log du diamètre, le K_{LA} et ses quatre composantes (en log), à Paracou et à Petit-Saut.

NB : Les pentes négatives pour un facteur avec un exposant négatif équivalent à une corrélation positive sur la composante de base.

4.1.2. Variances résiduelles : réactions adaptatives

Les variations systématiques de K_{LA} ne représentent qu'une faible part des variations totales (10.4% à Paracou et 0.1% à Petit-Saut) [annexe 10]. L'essentiel des variations observées se font au sein d'une classe de diamètre. En détaillant chaque variance et covariance, on remarque que les variations de conductivité spécifique du tronc déterminent très largement les variations de la suffisance hydraulique de l'arbre indépendamment du diamètre (figure 16). La Huber value et l'élancement jouent un rôle secondaire dans la détermination du K_{LA} . Cependant, on peut noter que la covariance entre la résistivité spécifique et la Huber value est importante dans les deux sites et qu'elles interagissent négativement : une forte conductivité est accompagnée d'un plus grand ratio surface foliaire/surface de bois, ce qui tend à modérer les variations de la suffisance hydraulique.

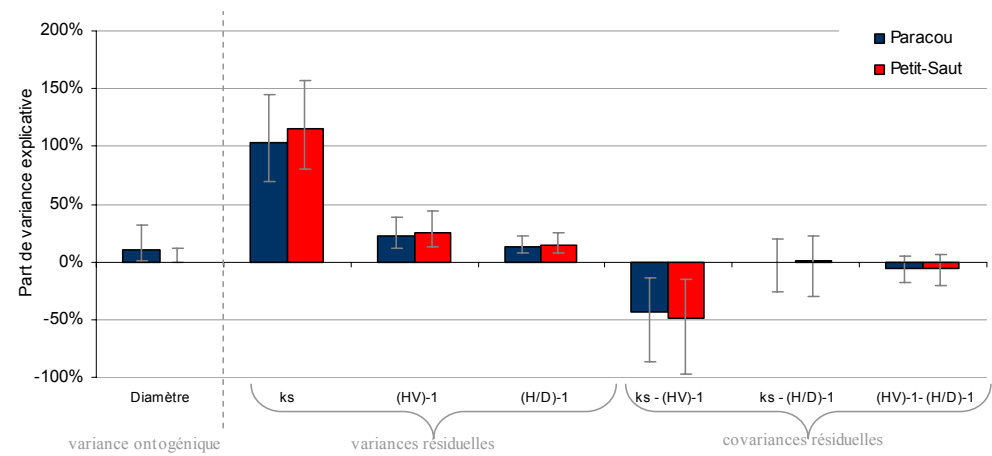


Fig. 16. Détail des sources de variation du KLA à Paracou et à Petit-Saut : part des variances et covariances des facteurs. ks la « conductivité spécifique du tronc », H_V la Huber value, H/D l'élancement.

La suffisance hydraulique du feuillage est principalement déterminée par la conductivité spécifique du tronc autant au cours de l'ontogénie qu'au sein d'une classe d'âge. La Huber value, paramètre géométrique des capacités conductrices, participe aux variations ontogéniques car la surface de feuilles croît disproportionnellement par rapport à celle du tronc, mais elle ne joue qu'un rôle mineur dans les réactions adaptatives.

4.2. Le facteur de risque

4.2.1. Tendances systématiques avec le diamètre : effet de l'ontogénie

Le facteur de risque augmente globalement avec le diamètre basal des arbres et cette évolution est équivalente dans les deux sites (pente de 0.18 à Paracou et 0.19 à Petit-Saut). Les pentes observées pour le facteur de risque proviennent des interactions systématiques des facteurs le constituant (tableau 9). Le taux de chargement et la densité verte de l'arbre changent peu au cours de l'ontogénie. Le risque de flambement est diminué au cours de l'ontogénie par une augmentation du module spécifique, du ratio bois/écorce dans la tige et une forme de l'arbre de plus en plus conique. Au contraire, la diminution de la densité et l'augmentation de l'élancement avec le diamètre induisent une augmentation de la prise de risque, qui se cumule à l'effet d'échelle (*i.e.* le fait que si l'arbre croissait de façon homothétique, sans changer son matériau, son risque augmenterait).

	F_R	(Infradensité) ^{-1/4}	(Module spécifique) ^{-1/4}	(Ecorce) ^{-1/4}	(Charge) ^{1/4}	(Densité verte) ^{1/4}	(Forme) ^{1/2}	(Elancement) ^{3/4}	(Echelle) ^{-1/4}
Paracou	0.18	0.08	-0.06	-0.05	0.03	-0.04	-0.11	0.07	0.25
Petit-Saut	0.19	0.10	-0.10	-0.03	-0.04	-0.01	-0.15	0.17	0.25

Tableau 9. Valeurs des pentes des corrélations entre le F_R et ses huit composantes accompagnées de leur exposant (en log) avec le diamètre (en log), à Paracou et à Petit-Saut. Les pentes négatives pour un facteur avec un exposant négatif équivalent à une corrélation positive sur la composante de base.

4.2.2. Variances résiduelles : réactions adaptatives

La corrélation du facteur de risque avec le diamètre ne représente que 12.1% de la variance à Paracou et 20.9% à Petit-Saut [annexe 10]. Les variations du facteur de risque entre individus d'une même classe de diamètre sont beaucoup plus importantes et très largement déterminées par le niveau d'élancement de l'arbre (figure 17). Le facteur de forme est le troisième déterminant du facteur de risque, après l'effet ontogénique. Une forme d'arbre de plus en plus conique diminue le risque de flambement.

Les autres déterminants ne jouent qu'un rôle mineur, en particulier les paramètres anatomiques (infradensité, module spécifique et écorce). De façon surprenante, le taux de chargement joue également un rôle négligeable dans le risque de flambement, car il est très peu variable.

Enfin, seules les interactions entre l'élancement et les autres déterminants du facteur de risque jouent un rôle important dans le facteur de risque (les 15 autres covariations, inférieures à 5%, ne sont pas montrées ici [annexe]). En général, ces facteurs viennent partiellement compenser l'effet de l'élancement. Seule la densité, qui diminue avec l'élancement, agit en synergie avec lui. L'essentiel des variations du facteur de

risque n'est pas ontogénique mais résulte des réactions adaptatives, en particulier du rapport entre la hauteur et le diamètre basal de l'arbre.

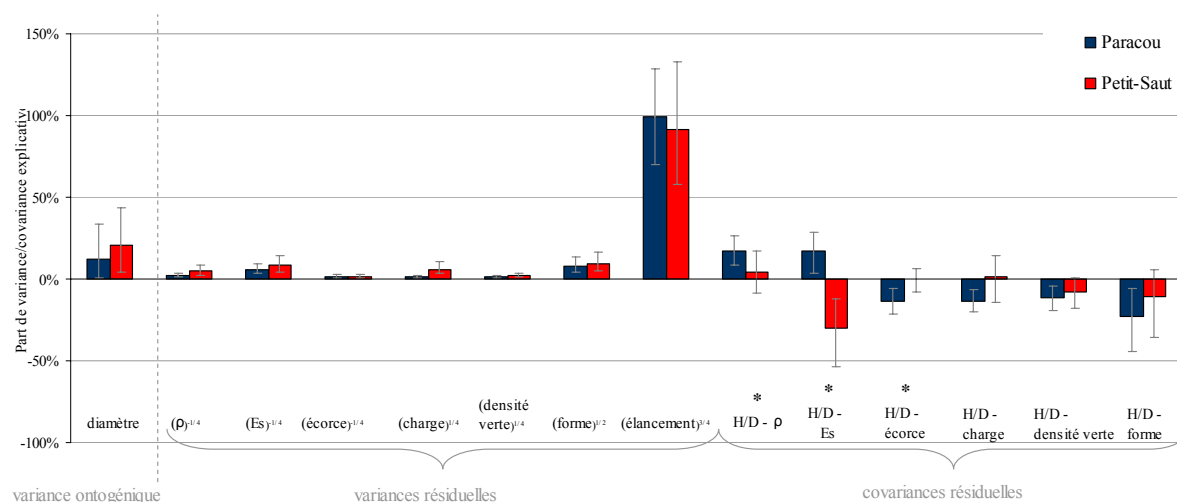


Fig. 17. Détail des sources de variation du facteur de risque F_R , Part de la variance et des principales covariances entre les facteurs, à Paracou et à Petit-Saut. NB :* : dû à un exposant négatif, le signe de la covariance entre les variables de bases est en fait l'opposé de celui montré.

Pour les deux sites, le facteur de risque est largement déterminé par le niveau d'élancement de l'arbre, puis par un effet du stade ontogénique. Les autres facteurs se compensent plus ou moins. De façon surprenante, les variations de la forme de l'arbre, le taux de chargement ou même la qualité du matériau ne jouent pas un rôle déterminant dans le niveau de risque de flambement pris par l'arbre.

CONTRAINTES ALLOMETRIQUES SUR L'ANALYSE ECOLOGIQUE

Il existe des corrélations évidentes entre les traits morphologiques, fonctionnels et écologiques avec le stade ontogénique de l'arbre. C'est un paramètre important qu'il ne faut pas négliger en écologie forestière et qui peut influencer de façon importante les traits étudiés et nous induire en erreur. Cela crée des corrélations apparentes, dues en fait à une tendance externe. Prenons par exemple l'explosion de vente d'ordinateurs et le réchauffement climatique : il existe une corrélation positive nette, mais est-ce pour autant qu'il faut en conclure que ce sont les moteurs des ordinateurs et la défaillance de leur système de refroidissement qui cause le réchauffement climatique actuel ! Cela renforce l'idée que de considérer un trait unique et homogène d'espèce, quelque soit le stade de développement, peut induire une erreur importante. Notamment quand il s'agit d'arbres héliophiles persistants, dont les conditions et les besoins sont bouleversés tout au long de l'ontogénie, depuis la germination et le développement précoce en milieu ouvert, la juvénilité dans un contexte de fermeture du couvert et en compétition, et enfin la persistance de l'adulte qui a atteint la canopée.

En outre, cette étude ne porte que sur des juvéniles d'une gamme de taille plus ou moins homogène (1.50–10 mètres), alors que cette espèce peut croître jusqu'à une quarantaine de mètres. On peut s'attendre donc à encore plus de différences dans les traits. Un exemple frappant est celui de la fourmi et de l'éléphant, la fourmi miniature est capable de transporter des charges de plus de 10 fois son poids, alors que l'éléphant n'est pas capable de supporter une charge égale au sien. Bien que la gravité soit constante, les variations du rapport poids sur surface impliquent un changement des conditions mécaniques. La gravité n'est pas subie de la même manière selon l'échelle considérée. Ce sont les caractéristiques de l'allométrie et les lois de la biophysique qui limitent et qui gouvernent en partie les trajectoires écologiques. Les contraintes et les besoins n'ont rien à voir que l'on soit fourmi ou éléphant, plantule ou arbre adulte. En ce sens, pour les arbres, les variations ontogéniques impliquent des variations environnementales. Les conditions microclimatiques sont totalement différentes, par exemple, la luminosité n'est que de 1% au niveau du tapis forestier, 10% à 10 mètres et 40% à 30 mètres.

Un problème général en analyse comparative des traits d'histoire de vie est de séparer les facteurs génétiques et allométriques des facteurs écologiques. Les différences observées au niveau du matériau et de la structure entre les sites, sont probablement dues aux différences de conditions environnementales. Néanmoins, un effet de la différenciation génétique entre les sites ne peut pas être écarté totalement, puisqu'il s'agit *a priori* de deux populations différentes. Cependant, il existe aussi des variabilités génétiques intra-sites non-résolvables. Une solution à l'inconnue génétique serait certainement de multiplier les sites

d'observation afin de la tamponner ou de faire des expérimentations en serre. Mais dans ce cas, l'étude ne serait plus une étude *in situ*, dans des conditions naturelles.

REPONSES FONCTIONNELLES ADAPTATIVES DES CONSTITUANTS ELEMENTAIRES DU BOIS

La conductivité hydraulique du bois augmente avec l'ontogénie et est meilleure à Petit-Saut où l'environnement est plus lumineux. Cela est principalement dû à une augmentation du diamètre des vaisseaux du xylème, même si leur fréquence diminue. Une relation négative forte entre la taille et la fréquence des vaisseaux a fréquemment été montrée [7, 40]. D'après la loi de Hagen-Poiseuille, la conductance est proportionnelle au diamètre des vaisseaux à la puissance 4, et ne dépend que linéairement de la fréquence des conduits [10, 33]. Ainsi, si on a un vaisseau unique d'un diamètre relatif de 1, il faut 16 vaisseaux d'un diamètre relatif de $\frac{1}{2}$, et 256 avec des diamètres relatifs de $\frac{1}{4}$, pour obtenir une conductance égale (figure 18).

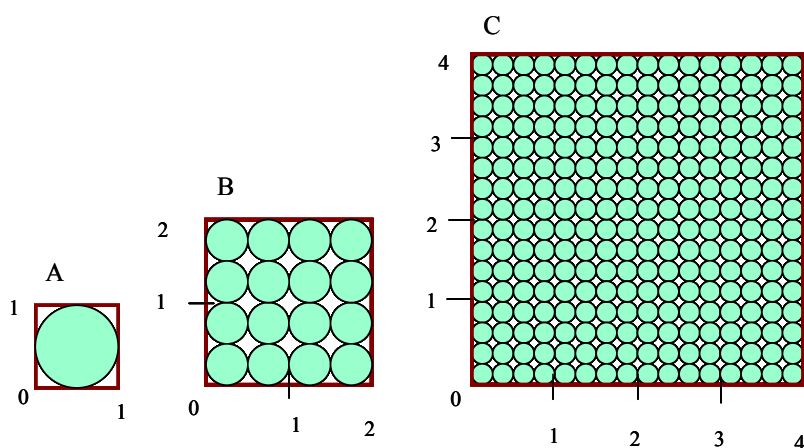


Fig. 18. Les vaisseaux des blocs A, B et C ont une conductivité hydraulique égale. Les diamètres relatifs d'un vaisseau sont de 1, $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{4}$ respectivement. La surface relative occupée par l'ensemble des conduits est de 1, 4 et 16 respectivement. La conductivité pour un vaisseau est de 1, $\frac{1}{16}$ et $\frac{1}{256}$.

La surface de lumen par rapport à la section totale de la tige reste à peu près constante, une certaine surface est donc dévolue à la conduction chez les juvéniles, et l'agencement de celle-ci détermine l'efficacité de la conduction. Cette variation est basée uniquement sur une réorganisation sans coût organique supplémentaire direct pour la plante. Cependant, augmenter le diamètre des vaisseaux peut se faire au prix d'un risque croissant de cavitation. Les gros vaisseaux sont plus sensibles au dysfonctionnement hydraulique [8, 15]. Même si certaines études donnent des résultats différents [16, 19], la sécurité contre les embolies et la performance de la conduction hydraulique se révèlent certainement antagonistes.

La rigidité est plutôt stable au cours de l'ontogénie, quelque soit le site considéré. Cependant, la qualité des parois cellulaires s'améliore, pendant que la densité du bois diminue. La rigidité est principalement déterminée par les actions antagonistes de la densité et de la qualité des parois. Les autres interactions sont mineures et se compensent les unes les autres. Ainsi, à rigidité de tige équivalente, l'arbre peut construire une tige avec moins de matière (figure 19). Celle-ci est « bon marché » alors qu'elle est aussi performante, elle permet à l'arbre de grimper rapidement [11, 37, 44]. C'est une variation dans l'organisation interne des parois cellulaires (angle des microfibrilles de cellulose au sein des parois) qui permettrait l'ajustement entre ces deux fonctions. La chute de densité ne pénalise probablement pas la rigidité mécanique et peut même,

au contraire, diminuer le risque de flambement de la tige. En effet, avec une même quantité de matière, une tige construite dans un bois moins dense aura un diamètre supérieur, et le gain d'inertie lié à l'augmentation du diamètre est plus important que la diminution de la rigidité liée à celle de la densité, si bien que la tige devient globalement plus rigide.

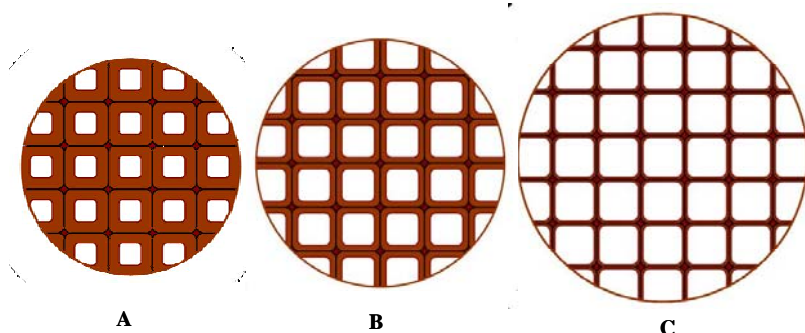


Fig. 19. Les tiges A, B et C ont une rigidité en flexion égale. Les densités relatives sont de 1, $2/3$ et $1/3$ respectivement. Le diamètre relatif de la tige est de 1, 1.14 et 1.34 respectivement. La quantité totale relative de matière organique est de 1, $3/4$ et $1/2$ respectivement. Il est possible de construire des tiges de même rigidité, mais à moitié prix.

Cependant, cela pénalise probablement la sécurité du tronc d'un point de vue de casse mécanique et de résistance contre les traumatismes [3, 24]. Là encore, le coût réel de l'adaptation est peut-être lié au compromis entre la sécurité et la performance mécanique [24, 44, 48].

L'écorce a une épaisseur importante chez les juvéniles (10-20% du diamètre), mais ne joue pas de rôle important dans la rigidification des tiges de *Tachigali melinonii*. L'écorce est moins rigide que le bois (environ dix fois), cependant du fait de son importance géométrique chez les plus petites tiges, elle peut jouer quand même un rôle non négligeable pour les plantules [31]. Ce tissu joue aussi un rôle autre dans l'arbre, tels qu'une action de protection contre les pathogènes, d'imperméabilité et d'isolement des autres fonctions dans l'arbre.

Aucun compromis entre l'efficacité hydraulique et mécanique n'a été mis en évidence chez *T. melinonii*, quelque soit le site d'étude. La majorité des études ont montré un compromis interspécifique entre les traits mécaniques et hydrauliques, en particulier entre la rigidité et la conductivité du bois [7, 13, 20, 40]. Mais ce paradigme plus ou moins admis dans la littérature n'a finalement rien d'évident. Les proportions entre la surface de fibre et la surface de vaisseaux restent plus ou moins constantes chez *T. melinonii*, ce qui explique que ces deux fonctions peuvent être découplées. On peut donc en conclure qu'une certaine surface de tige est allouée à la conduction, l'agencement de celle-ci va définir l'efficacité hydraulique de l'arbre, sans aucune conséquence sur la fonction mécanique. Ce résultat va dans le sens de l'étude de Woodrum *et al.* [48] qui n'ont observé aucun compromis entre ces fonctions entre cinq espèces du genre *Acer*.

Il existe donc des variations 'gratuites' de la qualité du matériau. L'individu peut modifier la qualité du matériau au cours de son développement ou en réponse à l'environnement. Ces ajustements ne coûtent rien en termes d'énergie et de matière, mais peuvent se faire au prix d'une diminution de la sécurité mécanique et hydraulique. Les compromis fonctionnels résideraient donc plutôt à l'intérieur d'une même fonction, entre la sécurité et la performance.

REACTION ADAPTATIVE MORPHOLOGIQUE

A Paracou et à Petit-Saut, les trajectoires de croissance sont différentes. A Petit-Saut, la conductivité du bois est meilleure, mais la suffisance hydraulique est plus petite qu'à Paracou: le besoin en eau est peut-être plus grand, et le feuillage moins bien alimenté, car ces arbres possèdent plus de feuilles pour une surface de tronc donnée qu'à Paracou et reçoivent plus de lumière. Les défaillances hydrauliques sont très restreintes dans nos observations, elles ne jouent probablement pas de rôle limitant à ces stades ontogéniques. Cependant, l'hydraulique devient certainement une contrainte importante pour les arbres adultes [9, 25].

D'autre part, le risque de flamber augmente avec la taille [22] : plus les arbres sont grands, plus ils prennent de risque mécanique. Dans les deux sites, le facteur de risque est très largement déterminé par l'élancement de l'arbre, puis par un effet de l'ontogénie. La forme du tronc (degré de conicité), le chargement, ou même la qualité du matériau, ne jouent pas un rôle déterminant dans l'ajustement de la prise de risque de flambement de l'arbre. Les différentes interactions sont complexes, mais elles ne jouent qu'un rôle mineur, se compensant entre elles. Une étude [47] a montré qu'une augmentation du risque mécanique, liée à un élancement plus fort, serait associée à une augmentation du module spécifique (qualité des parois), réduisant ainsi le risque de flambement de la tige. Ce fait est confirmé par notre étude, mais l'interprétation causale est discutable. D'après nos résultats, la qualité des parois et le facteur de risque augmentent avec l'ontogénie mais le module spécifique n'ajuste pas le degré de risque de flambement. La corrélation observée ici serait probablement due à la corrélation positive des deux paramètres avec l'ontogénie, la qualité des parois ajustant la rigidité du matériau, mais ne déterminant que très peu la stabilité de la structure.

Le risque de flamber pris par l'arbre serait donc essentiellement déterminé en grande partie par le ratio géométrique entre sa hauteur et son diamètre.

QUELLES LIMITATIONS DE LA CROISSANCE ?

Les arbres de Paracou prennent plus de risques mécaniques que ceux de Petit-Saut, ce que l'on a pu aussi directement observer sur le terrain. L'hydraulique est apparemment plus limitante à Petit-Saut qu'à Paracou, mais aucun résultat ne permet de conclure qu'il existe un quelconque stress hydrique.

D'autre part, les vaisseaux ne représentent que 5% de la surface de la tige. En doublant cette surface, la conductivité spécifique et la suffisance hydraulique doubleraient alors que la rigidité ne serait diminuée que de 5%. Le fait de ne pas observer de telles adaptations laissent penser que l'hydraulique n'est pas une contrainte limitante chez *T. melinonii*.

Cependant, les arbres sont limités par la mécanique. Aux stades juvéniles, le risque de flambement est important, les observations *in situ* ont montré que certains arbres s'écroulaient sous leur propre poids à Paracou (figure 20).



Fig. 20. *Tachigali melinonii* flambant sous son propre poids.
L'arbre est tenu à la base de la tige, soulignée en rouge.

La limitation mécanique est certainement une caractéristique de la juvénilité, les grands arbres ne subissant plus le risque de flamber [22]. On peut donc en conclure que, chez *Tachigali melinonii*, la croissance des juvéniles serait contrainte par les paramètres mécaniques, alors qu'une fois adulte, c'est l'hydraulique qui deviendrait limitante.

Chez les juvéniles, une stratégie d'allocation des ressources est peut-être effective entre les croissances primaire et secondaire. La croissance secondaire serait sacrifiée le temps que l'arbre réussisse à assouvir ses besoins vitaux de lumière grâce à la croissance primaire. Le faible diamètre et la baisse de densité avec l'ontogénie laissent penser que la matière organique est économisée et plutôt allouée à la croissance en hauteur.

TACHIGALI MELINONII ET LES LIANES : QUAND LE NIVEAU D'AUTOPORTANCE DEFINIT DES TRAJECTOIRES ONTOLOGIQUES ORIGINALES

Les études récentes, portant sur la croissance et la biomécanique des lianes, indiquent que les plantes autoportantes ont un module d'élasticité de la tige qui augmente avec l'ontogénie, alors qu'il décroît chez les lianes non-autoportantes [42, 43]. Une troisième catégorie intermédiaire a été définie : les plantes semi-autoportantes qui peuvent faire varier leur degré d'autoportance, et dont la rigidité de la tige est constante au cours de la croissance. Chez *Tachigali melinonii*, le module ne varie pas significativement au cours des phases jeunes. Cette caractéristique correspond à la stratégie semi-autoportante. On observe aussi des différences, au cours de l'ontogénie, dans le type de bois mis en place : le bois est de meilleure qualité, mais la densité est plus faible. Cette économie de bois rapproche *Tachigali melinonii* des lianes qui mettent en place au maximum un bois économique. De même, *T. melinonii* n'a pas un comportement timide, au contraire, il interagit intensément avec son environnement : il n'hésite pas à s'appuyer sur les arbres voisins, et cela ne bloque pas *a priori* sa croissance. Les lianes constituent un groupe écologique extrême, dépendant du support physique des autres arbres pour croître et persister à l'état adulte. Dans le cas de *Tachigali melinonii*, ces interactions peuvent exister transitoirement aux stades juvéniles et les arbres

deviennent indépendants mécaniquement au stade adulte. Les lianes possèdent des systèmes d'accroche efficaces et élaborées, qui sont des feuilles transformées au cours de l'Evolution. Parallèlement, *T. melinonii* possèdent des feuilles composées, dont la morphologie des folioles laisse penser (observations sur le terrain) qu'elles agissent comme des crans d'arrêt et renforcent l'enchevêtrement de la couronne.

Enfin, les lianes sont aussi capables d'adapter leur degré d'autoportance en fonction des conditions du milieu. Quand elles perdent leur support aux stades adultes, elles subissent un stress mécanique. Elles sont alors capables de revenir à une stratégie de semi-autoportance qu'elles adoptaient aux stades juvéniles. A l'inverse, le comportement de non-autoportance de *Tachigali melinonii* aux stades jeunes correspond plutôt à une opportunité environnementale.

STRATEGIES DE CROISSANCE : QUAND LE RISQUE DEVIENT SALUTAIRE

Le facteur de risque varie systématiquement avec l'ontogénie et le degré de luminosité. L'augmentation de la prise de risque avec la taille est peut-être expliquée par la courbe de luminosité exponentielle au sein de la forêt. Le gain de photons est d'autant plus fort que l'arbre accède à des strates supérieures. *Tachigali melinonii* est une espèce héliophile persistante. Son besoin en lumière est important. Sa stratégie est de croître le plus vite possible avant les voisins, pour éviter de se faire dépasser, intercepter la lumière et faire de la photosynthèse. Chez ce type d'espèce, la photosynthèse sature difficilement, et elle a besoin de fortes quantités de photons pour 'tourner' efficacement [26]. Les héliophiles ont un coût métabolique fort associé à la photosynthèse et ils ne peuvent pas profiter d'une faible luminosité comme le font les tolérants à l'ombre. Cela explique donc en partie les tailles différentes qu'atteignent ces deux extrêmes écologiques, et en partie la structuration étagée de la forêt tropicale humide. La croissance en hauteur est donc vitale pour les héliophiles, surtout dans un contexte de compétition et de risque de se faire étouffer par les voisins. La croissance en hauteur chez cette espèce, et probablement pour les espèces héliophiles persistantes en général, est contrainte par la faible quantité de lumière qui atteint le sol. Les plantules et les juvéniles sont en recherche vitale de lumière, et cet accès se fait au prix d'un risque de flambement potentiellement fatal. La prise de risque mécanique, en privilégiant la croissance en hauteur plutôt que la croissance secondaire, est une stratégie développée par *Tachigali melinonii*. Cette prise de risque s'accroît avec la fermeture du couvert végétal. Néanmoins, le risque n'augmente pas indéfiniment, et il diminue même à partir d'un certain seuil de taille [22]. Cette diminution résulterait de l'investissement de l'arbre dans la croissance secondaire, ce qui correspondrait au moment où l'arbre commence à atteindre une strate suffisamment éclairée et que la photosynthèse commence à saturer. D'autre part, plus le couvert forestier est dense, plus la prise de risque est intense. Le risque mécanique de l'arbre est peut-être alors inférieur à celui de mourir de faim.

L'efficacité de la croissance en hauteur, associée à une prise de risque de flambement, peut être limitée par le risque croissant de casse mécanique. La casse est peu fréquente dans ce micromilieu, mais elle est probablement un véritable problème chez les espèces tolérantes à l'ombre, qui persistent et doivent séjourner longtemps en sous-bois. La performance et la sécurité mécanique joueraient des rôles dualistes

par rapport aux stratégies de croissance en hauteur. La prise de risque de flamber est aussi contrebalancée par le comportement non timide de l'espèce qui n'hésite pas à s'appuyer sur les voisins pour rester en position érigée.

Deux stratégies extrêmes ont été observées chez *T. melinonii* : l'autoportance et la non-autoportance, qui correspondent à des stratégies de sécurité ou de risque mécaniques respectivement. Parmi les quinze espèces étudiées par Jaouen *et al.* [22], *Tachigali melinonii* est l'espèce dont les traits mécaniques réagissent le plus à la dynamique du milieu. Cela laisse penser que les arbres de cette espèce sont capables d'ajuster leur phénotype aux conditions et aux contraintes de l'environnement. Cette espèce ferait preuve de flexibilité phénotypique : différents phénotypes peuvent être exprimés de manière réversible par le même individu au cours de sa vie.

Tachigali melinonii interagit intensément avec son environnement physique. Ces arbres sont dans un contexte de recherche et de combats intenses pour la lumière et l'espace. Ces observations peuvent être interpréter comme un cas de compétition par interférence et par exploitation simultanément, puisqu'il existe des interactions comportementales directes entre les individus, mais aussi que chaque individu est affecté par la quantité de ressources restantes après utilisation par les autres (ici la lumière et l'espace). Néanmoins, ce raisonnement peut paraître simpliste. En effet, les interactions physiques peuvent aussi clairement aider deux individus non-autoportants à rester droits, chacun servant de tuteur à l'autre. Cette hypothèse est cohérente avec les observations faites sur le terrain, où la plupart des enchevêtrements sont conspécifiques, ou avec des lianes. *T. melinonii* est une espèce agrégative. L'arbre mère relâche les graines par paquet et les juvéniles se retrouvent donc agglomérés. Cette caractéristique renforce l'idée de coopération intra-spécifique, sans laquelle les jeunes pourraient se retrouver dans une situation de stress mécanique.

Chez *Tachigali melinonii*, les caractères morphologiques et fonctionnels des juvéniles varient au cours de l'ontogénie et en fonction de l'environnement lumineux. Les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois sont modifiées via une réorganisation des éléments anatomiques propres à chacune de ces fonctions (fibres du bois et vaisseaux). Cela implique qu'il n'y aurait pas de compromis entre ces deux fonctions : une certaine surface de tige est dévolue à la conduction, l'agencement de celle-ci va déterminer la performance hydraulique de l'arbre, sans pénaliser la fonction mécanique. Ces deux fonctions apparaissent donc découplées. Les adaptations se font sans coût organique supplémentaire direct pour la plante, mais le coût pourrait être indirect via un compromis entre performance et sécurité au sein de chacune de ces fonctions.

Les juvéniles sont en recherche vitale de lumière, d'autant plus que le couvert forestier se densifie. Pour résoudre ce problème, *T. melinonii* peut adopter une stratégie de prise de risque

mécanique. Les jeunes arbres semblent moduler leur niveau de prise de risque en fonction de la quantité de lumière disponible.

Si la disponibilité de la lumière est inférieure à leur exigence écologique, alors la croissance en hauteur ne peut se faire qu'au prix d'une forte économie de matière aux dépens de la croissance en épaisseur. Cela entraîne une forte baisse de la stabilité mécanique de la tige, à tel point que certains individus ne sont plus capables de se maintenir droits. Ils dépassent alors leur propre limite mécanique. Le maintien en position érigée se fait grâce aux appuis sur les arbres voisins, en particulier sur les individus de la même espèce. Les juvéniles se trouvent en fait confrontés à choisir entre la peste ou le choléra, *i.e.* entre un risque de défaillance mécanique ou un risque de défaillance photosynthétique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Abramoff, MD, Magelhaes, PJ, Ram, SJ. 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11(7) : 36-42.
2. A. van Gelder, H., Poorter, L. & Sterck, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171: 367-378.
3. Becker, P., Meinzer, F.C. & Wulschleger, S.D. 2000. Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology* 14: 4-11.
4. Brodribb, T.J. & Field, T.S. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell, Environment* 23: 1381-1388.
5. Brodribb, T.J., Holbrook, N.M. & Gutiérrez, M.V. 2002. Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell, Environment* 25: 1435-1444.
6. Carlyle, C.N. & Fraser, L.H. 2006. A test of three juvenile plant competitive response strategies. *Journal of Vegetation Science* 17(1): 11-18.
7. Christensen-Dalsgaard, K.K., Fournier, M., Ennos, R. & Barfod, A. *In press*. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in buttressed versus non-buttressed tropical trees. *New Phytologist*.
8. Davis, S.D., Sperry, J.S. & Hacke, U.G. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86(10): 1367-1372.
9. Domec, J.C. & Gartner, B.L. 2003. Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, cell and environment* 26(3): 471-483.
10. Ewers, F.W. & Fisher, J.B. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany* 76(5): 645-656.
11. Falster, D.S. 2006. Sapling strength and safety: the importance of wood density in tropical forests. *New Phytologist* 171: 237-239.
12. Fournier, M., Stokes, A., Coutand, C., Fourcaud, T. & Moulia, B. 2005. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. *In* Herrel, A. Speck, T. & Rowe, N.P., *Ecology and biomechanics* Ed. Taylor and Francis CRC Press.
13. Gartner, B.L. 1991. Stem hydraulic properties of vines vs. shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. *Oecologia* 87: 180-189.
14. Greenhill, G. 1881. On height consistent with stability. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 4 PT. II.: 65-73.
15. Hacke, U.G. & Sperry, J.S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 7-115.
16. Hacke, U.G., Sperry, J.S. & Pittermann, J. 2005. Efficiency versus safety tradeoffs for water conduction in Angiosperm vessels versus Gymnosperm Tracheids. *Vascular Transport in Plants*. Ed. ELSEVIER Academic Press.
17. Hubbard, R.M., Ryan, M.G., Stiller, V. & Sperry, J.S. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell, Environment* 24: 113-121.
18. Isnard, S., Rowe, N.P. & Speck, T. 2003. Growth habit and mechanical architecture of the sand dune-adapted climber *Clematis flammula* var. *maritima* L. *Annals of Botany Company* 91: 407-417.
19. Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock III, W.A. & Davis, S.D. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139(1): 546-556.
20. Jagels, R., Visscher, G.E., Lucas, J. & Goodell, B. 2003. Paleo-adaptive properties of the xylem of Metasequoia: Mechanical/Hydraulic Compromises. *Annals of Botany* 92: 79-88.
21. Jaouen, G., Alméras, T., Coutand, C. & Fournier, M. *in press*. How to accurately determine tree's buckling risk with only a few measurements? *American Journal of Botany*.
22. Jaouen, G., Alméras, T. & Fournier, M. *in press*. Diversity of mechanical stability in saplings in a tropical

- rain forest understory: trait trade-offs relative to shade tolerance. *Ecology*.
23. King, D.A., Davies, S.J. & Nur Supard, M.N. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* 19: 445-453.
 24. King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & MD. Noor, N.S. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670-680.
 25. Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M. & Davis, S.D. 2004. The limits to tree height. *Nature* 428: 851-854.
 26. Leclerc, J-C. 1999. *Ecophysiologie végétale*. Publications de l'université de Saint-Etienne.
 27. Lüttge, U., Kluge & M., Bauer, G. 1992. *Botanique. Traité fondamental*. Ed. TEC & DOC – Lavoisier.
 28. McMahon, T. 1973. Size and shape in biology: Elastic criteria impose limits on biological proportions, and consequently on metabolic rates. *Science* 179: 1201-1204.
 29. Midgley, J.J. 2003. Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. *Trends in Ecology and Evolution* 18(1): 5-6.
 30. Nardini, A. & Salleo, S. 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees-structure and function* 15(1): 14-24.
 31. Niklas, K.J. 1999b. The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* 86(4): 465-469.
 32. Niklas, K.J. & Spatz, H-C. 2004. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(44): 15661-15663.
 33. Nobel, P.S. 1983. *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. Ed. Freeman.
 34. Percy, R.W., Muraoka, H. & Valladares, F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166: 791-800.
 35. Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
 36. Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.
 37. Poorter, L., Bongers, L. & Bongers F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5): 1289-1301.
 38. Portsmouth, A. & Niinemets, Ü. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21: 61-77.
 39. Preston, K.A. & Ackerly, D.D. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany* 90(10): 1502-1512.
 40. Preston, K.A., Cornwell, W. & DeNoyer, J.L. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170: 807-818.
 41. Puig, H. 2001. *La forêt tropicale humide*. Ed. Belin.
 42. Rowe, N., Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. *Journal of Plant Growth Regulation* 23: 108-128.
 43. Rowe, N. & Speck, T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New phytologist* 166: 61-72.
 44. Sterck, F.J., A. van Gelder, A. & Poorter, L. 2006. Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *Journal of Ecology* 4, 1192-1200.
 45. Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Ed. Cambridge Tropical Biology Series.
 46. Tyree, M.T. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees* 17: 95-100.
 47. Watt, M.S., Moore, J.R., Façon, J-P., Downes, G.M., Clinton, P.W., Coker, G., Davis, M.R., Simcock, R., Parfitt, R.L., Dando, J., Mason, E.G. & Bown, H.E. 2006. Modelling environmental variation in Young's modulus for *Pinus radiata* and implications for determination of critical buckling height. *Annals of Botany* 98: 765-775.
 48. Woodrum, C.L., Ewers, F.W. & Telewski, F.W. 2003. Hydraulic, biomechanical, and anatomical interactions of xylem from five species of *Acer* (Aceraceae). *American Journal of Botany* 90(5): 693-699.

RESUME

♦ *Contexte.* Les besoins en lumière des jeunes arbres déterminent leur besoin de croissance en hauteur afin d'intercepter un maximum de lumière. Quand le couvert est dense et les ressources lumineuses sont limitantes, la croissance en hauteur ne peut être favorisée qu'aux dépens de la croissance diamétrale, ce qui induit *a priori* des risques hydrauliques et/ou mécaniques. Comment se détermine alors le compromis entre une croissance en hauteur efficace et une croissance en diamètre suffisante pour minimiser ces risques ?

♦ *Méthode.* Une espèce héliophile (*Tachigali melinonii*), pour laquelle la lumière contraint la croissance des juvéniles, a été étudiée sur deux sites où la luminosité diffère. L'analyse porte sur les changements des traits morphologiques, hydrauliques et mécaniques au cours de l'ontogénie et en réponse à l'environnement.

♦ *Résultats clés.* Les caractères morphologiques et fonctionnels des juvéniles varient au cours de l'ontogénie et en fonction de l'environnement lumineux. Aucun compromis entre les fonctions hydrauliques et mécaniques n'a été mis en évidence. C'est la contrainte mécanique qui apparaît limiter la croissance en hauteur des juvéniles. Ceux-ci modulent leur niveau de risque de flambement en fonction de la disponibilité de la lumière, essentiellement en modifiant leur rapport hauteur/diamètre.

♦ *Conclusions.* Les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois sont modifiées *via* une réorganisation des éléments anatomiques propres à chacune de ces fonctions, sans coût organique supplémentaire direct pour la plante ni interférence entre ces deux fonctions. Si la lumière est limitante, la croissance en hauteur se fait au prix d'une forte économie de matière aux dépens de la croissance en épaisseur, si bien que certains individus ne sont plus suffisants mécaniquement. Face à un risque passif de défaillance photosynthétique, les juvéniles de *T. melinonii* sont capables d'adopter une stratégie active de prise de risque mécanique.

Mots-clés : stratégies de croissance en hauteur, biomécanique, hydraulique, lumière, forêt tropicale humide, trajectoire ontogénique

ABSTRACT

♦ *Aims and scope.* The need for juvenile trees to grow in height and capture light is related to their light requirements. When the forest is dense and the light resource is limiting, height growth can only be promoted at the expense of a reduced diameter growth, which may induce mechanical and/or hydraulic risk. What influences the trade-off between an efficient height growth and a sufficient diameter growth to prevent these risks?

♦ *Methods.* A long-lived pioneer species (*Tachigali melinonii*) for which light demand is a limiting factor of juvenile growth has been studied in two sites differing in their light availability. The study focused on the changes in morphological, hydraulic and mechanical traits of saplings during the ontogeny and in response to the environment.

♦ *Key results.* Morphological and functional traits of saplings change with ontogeny and in response to light availability. No trade-off could be evidenced between the hydraulic and mechanical functions. The mechanical constraint appears to limit the height growth of saplings. They modulate their buckling risk in response to the environment, mainly by changing the height/diameter ratio.

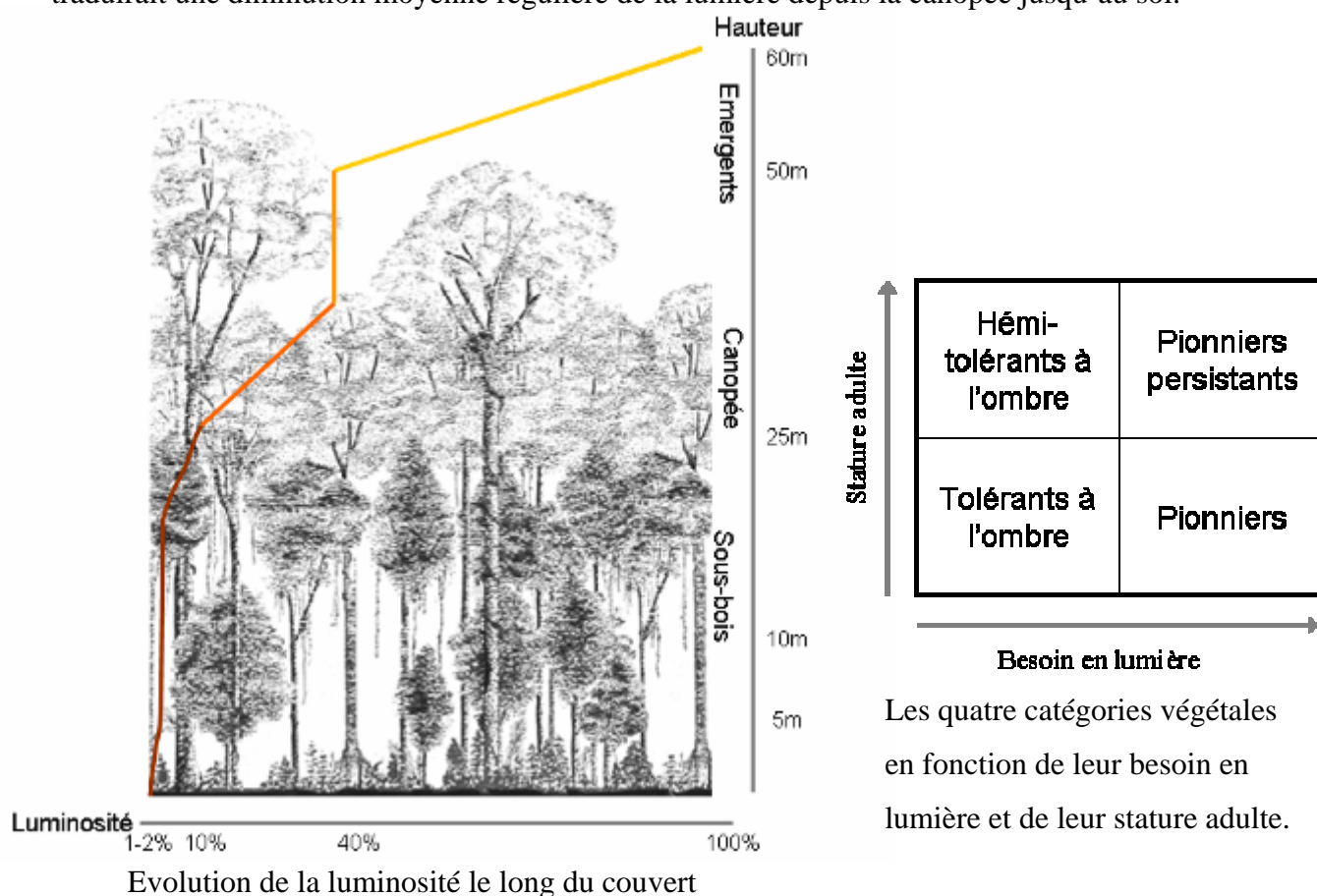
♦ *Conclusions.* Hydraulic and mechanical wood properties are modulated through a re-organization of related anatomical features, without any additional organic investment or interference between these functions. When light is limiting, height growth is achieved through a severe reduction in diameter growth, so that some saplings are no more self-supporting. When facing the passive risk of a photosynthetic deficiency, sapling of *T. melinonii* can actively take mechanical risks as part of their growth strategy.

Key words: growth strategies, biomechanics, hydraulics, light, tropical forest, ontogenetic changes.

ANNEXE 1 : LA LUMIERE ET LA STRUCTURATION ETAGEE DE LA FORET TROPICALE HUMIDE

L'hétérogénéité structurale et microclimatique au sein des forêts tropicales est une des causes de la diversité des biotopes qui s'y trouvent, et donc de la biodiversité foisonnante. Le facteur lumière et la structure de la forêt sont donc intimement liés. La pénétration de la lumière dans le sous-bois, notamment au niveau des tâches de lumière, est fonction de cette structure ; ainsi, elle permet la croissance et le développement des plantes du sous-bois, mais aussi des plantules et des arbres aux stades juvéniles.

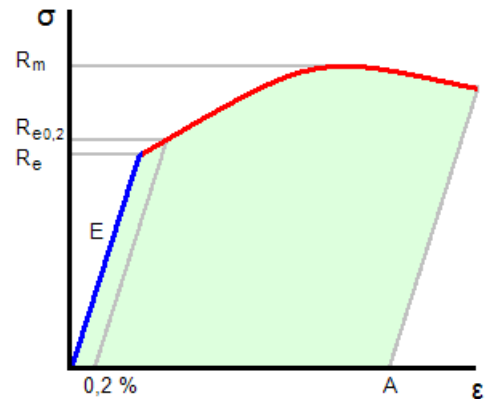
La forme de la courbe des gradients verticaux d'éclairement traduit la structure du couvert forestier. En forêt moyennement dense, la diminution régulière de l'intensité lumineuse entre la canopée et le sol se traduit par une courbe de régression linéaire. Une densité accrue du couvert forestier se manifeste par une courbe concave, alors qu'une densité plus faible permettant une pénétration plus forte de la luminosité, est représentée par une courbe convexe. Ces courbes signifient qu'une forêt tropicale humide est constituée d'une succession de couches horizontales où la luminosité est tantôt plus forte, tantôt plus faible, que ne le traduirait une diminution moyenne régulière de la lumière depuis la canopée jusqu'au sol.



ANNEXE 2 : QU'EST-CE QUE LA RIGIDITE ?

Le physicien britannique Thomas Young (1773-1829) avait remarqué que le rapport entre la contrainte de traction appliquée à un matériau et la déformation qui en résulte (un allongement relatif) est constant, tant que cette déformation reste petite et que la limite d'élasticité du matériau n'est pas atteinte. Cette constante est le module de Young ou module d'élasticité longitudinal. La loi d'élasticité est la loi de Hooke : $\sigma = E\varepsilon$

où σ est la contrainte, E est le module d'Young, ε est la déformation.



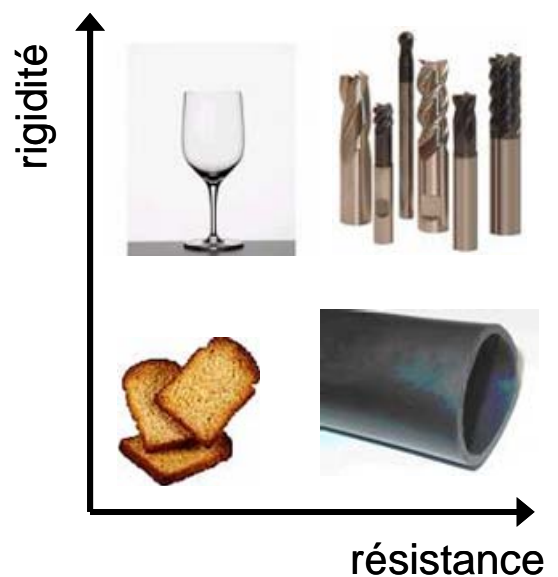
Evolution de la contrainte en fonction de la déformation.

Un matériau dont le module de Young est très élevé est dit rigide. L'acier, l'iridium, le diamant, sont des matériaux très rigides, l'aluminium et le plomb le sont moins, les matières plastiques et organiques sont généralement peu rigides. Il ne faut cependant pas confondre élasticité et rigidité puisque la rigidité d'une poutre par exemple dépend, de son module de Young mais aussi de son inertie.

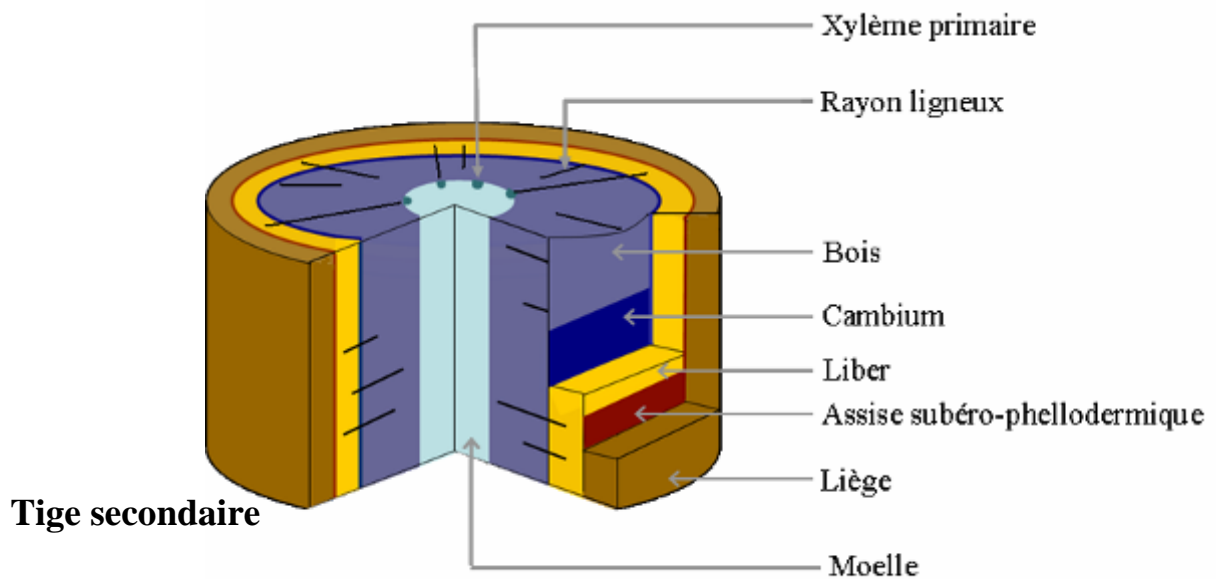
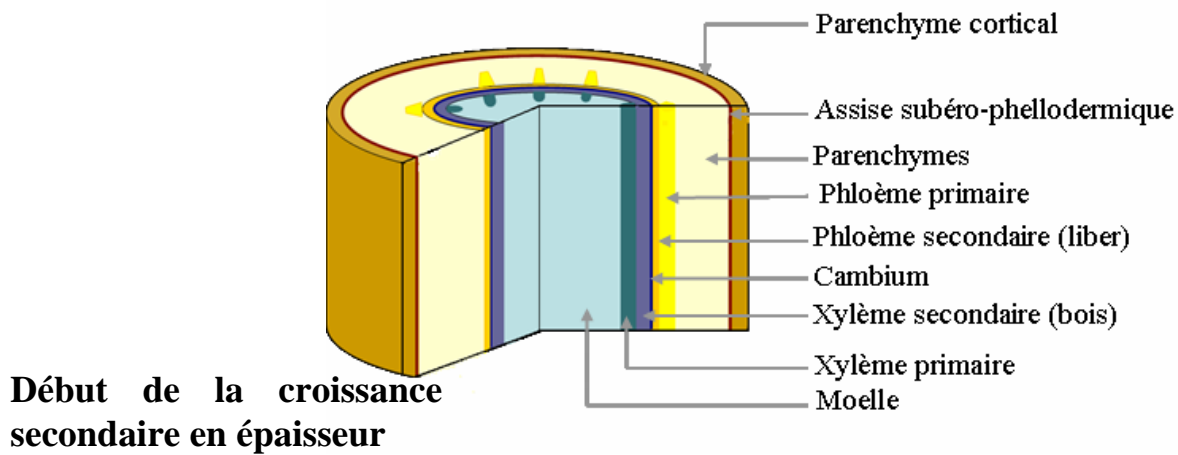
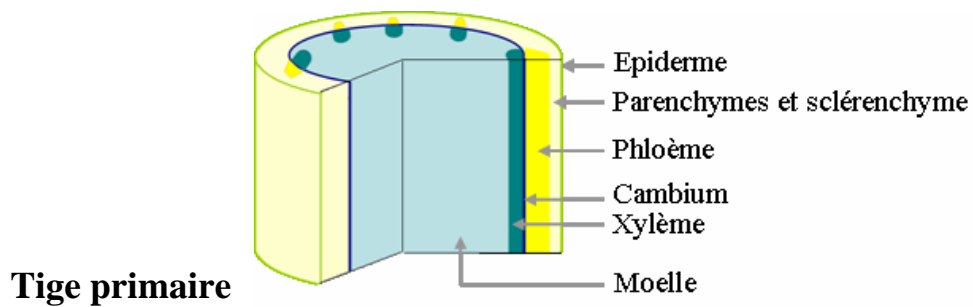
Le module d'élasticité prend des valeurs très variables selon les matériaux, reflétant les grandes différences du potentiel élastique.

La résistance (*versus* fragilité) correspond à la force nécessaire pour casser le matériau. La rigidité et la résistance sont deux propriétés mécaniques *a priori* indépendantes.

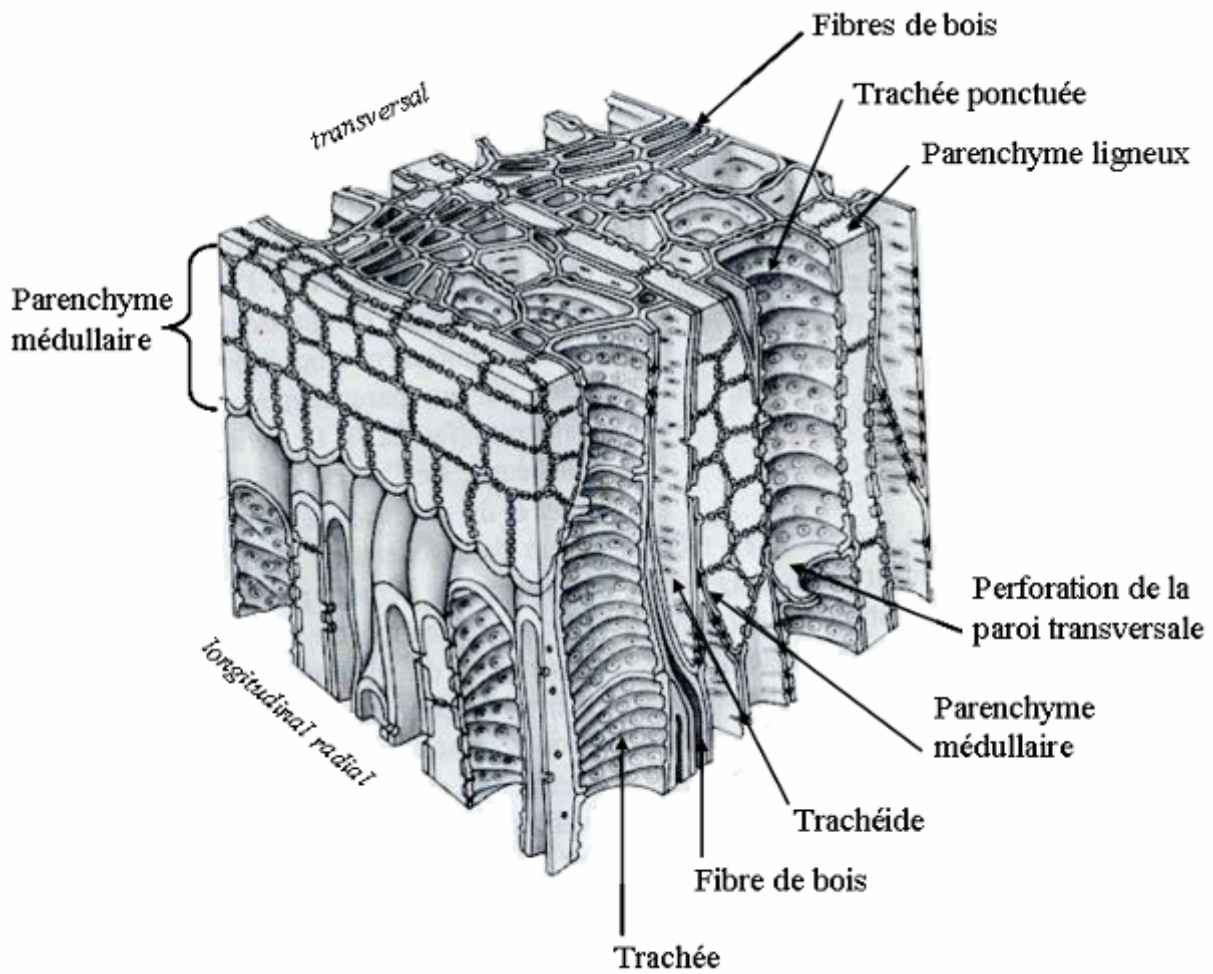
Selon l'intensité de la contrainte, il y a d'abord déformation élastique (lorsque la sollicitation disparaît, le matériau reprend sa forme et sa position initiale) puis déformation plastique (lorsque la sollicitation disparaît, une certaine déformation subsiste) et enfin rupture lorsque les limites intrinsèques du matériau sont dépassées. Ainsi, le verre est très rigide mais peu résistant, alors que le caoutchouc montre une bonne résistance avec un faible potentiel rigide. L'acier est performant pour les deux propriétés. Au contraire, la biscotte se casse sous une faible contrainte et est peu élastique.



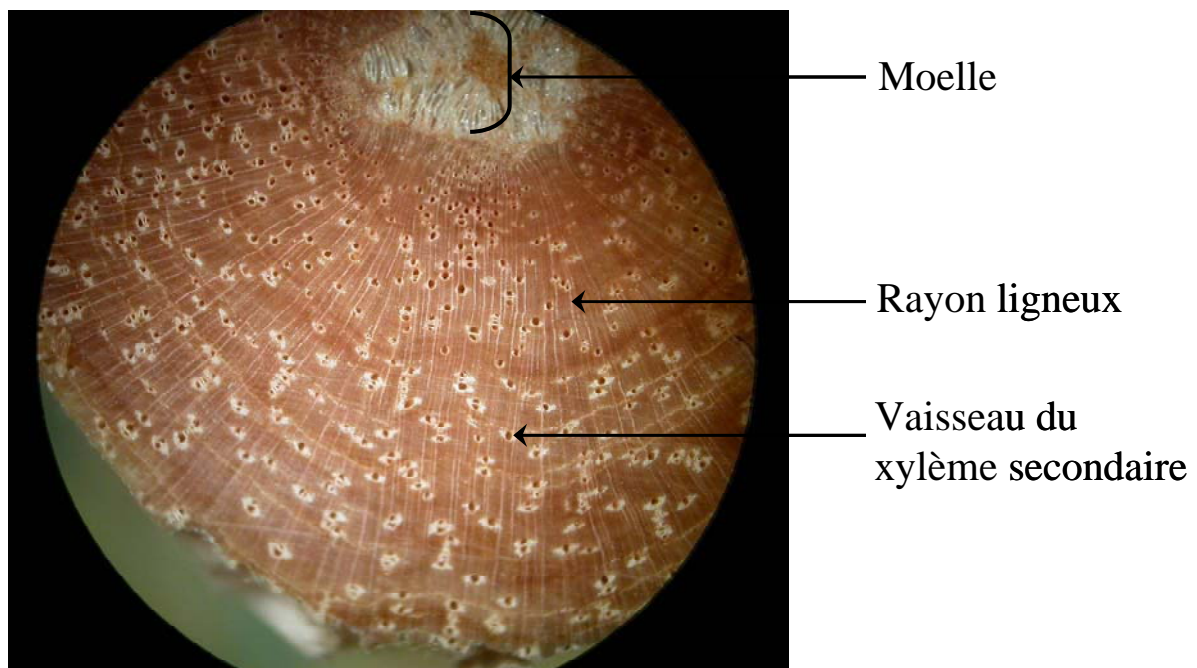
ANNEXE 3 : STRUCTURE ANATOMIQUE DE LA TIGE



Modèle tridimensionnel de la tige d'un Cormophyte en coupes transversales



Structure du bois d'Angiosperme : modèle tridimensionnel d'une coupe dans le bois



Tige de *Tachigali melinonii* en coupe transversale

ANNEXE 4 : DESCRIPTION DES DEUX SITES

Famille	Espèce	Nom vernaculaire	Abondance relative à la strate		Taille observée (m)
			Paracou	Petit-saut	
Aecaceae	<i>Astrocaryum sp.</i>	Palmier	++	-	
Annonaceae	<i>Xylopia nitida</i> Dunal	-	+	-	10
	<i>Rollinia exsucca</i> (DC. ex Dunal) A. DC.	-	+	-	4 / 5
Apocynaceae	<i>Ambelania acida</i> Aubl.	-	+	-	3 / 4
Araceae	<i>Philodendron sp.</i>	-	-	+	
	inconnu	-	++	++	1
Bignoniaceae	<i>Jacaranda sp.</i>	-	-	++	1 / 2
Caesalpiniaceae	<i>Tachigali melinonii</i>	Diaguidia	++	+++	
	<i>Dicorynia guianensis</i>	Angélique	++	-	3
Cecropiaceae	<i>Pourouma sp.</i>	-	++	-	10
	<i>Cecropia obtusa</i>	-	-	++	5 / 15
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Goupi	++	-	1 / 2 et 35
Clusiaceae	<i>Vismia sp.</i>	-	+	++	8
Melastomataceae	<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	-	-	++	4
	<i>Loreya mespiloides</i> Miq.	-	-	+++	2
	<i>Henriettella flavescens</i> (Aubl.) Triana	-	++	++	3 / 4
	<i>Votomita guianensis</i> Aubl.	-	-	+++	4 / 5
Euphorbiaceae	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	Croton	-	++	15 / 20
	<i>Conceveiba martiana</i> Baill.	-	+	-	2
Fabaceae	<i>Hymenolobium flavum</i> Kleinh.	Saint-Martin jaune	+	-	2 / 3
Heliconiaceae	<i>Heliconia sp.</i>	Balisier	+	++	3
Lauraceae	<i>Ocotea rubra</i> Mez	Grignon	++	-	35
Mimosaceae	<i>Parkia nitida</i> Miq.	Dodomisinga	+	-	35
	<i>Inga stipularis</i> DC.	-	+	+	1 / 3
	<i>Inga alba</i> (Swartz) Willd.	Bois-pagode	+++	-	25
Rubiaceae	<i>Iseria spiciformis</i> DC.	-	+	++	3 / 4
Sapindaceae	<i>Cupania hirsuta</i> Radlk.	-	+	-	2
Cyperaceae	<i>Scleria secans</i>	Lianes rasoirs	+	+++	1 / 10

Composition floristique relevée sur les sites d'étude à Paracou et à Petit-Saut

- absent
+ rare
++ fréquent
+++ abondant

PARACOU

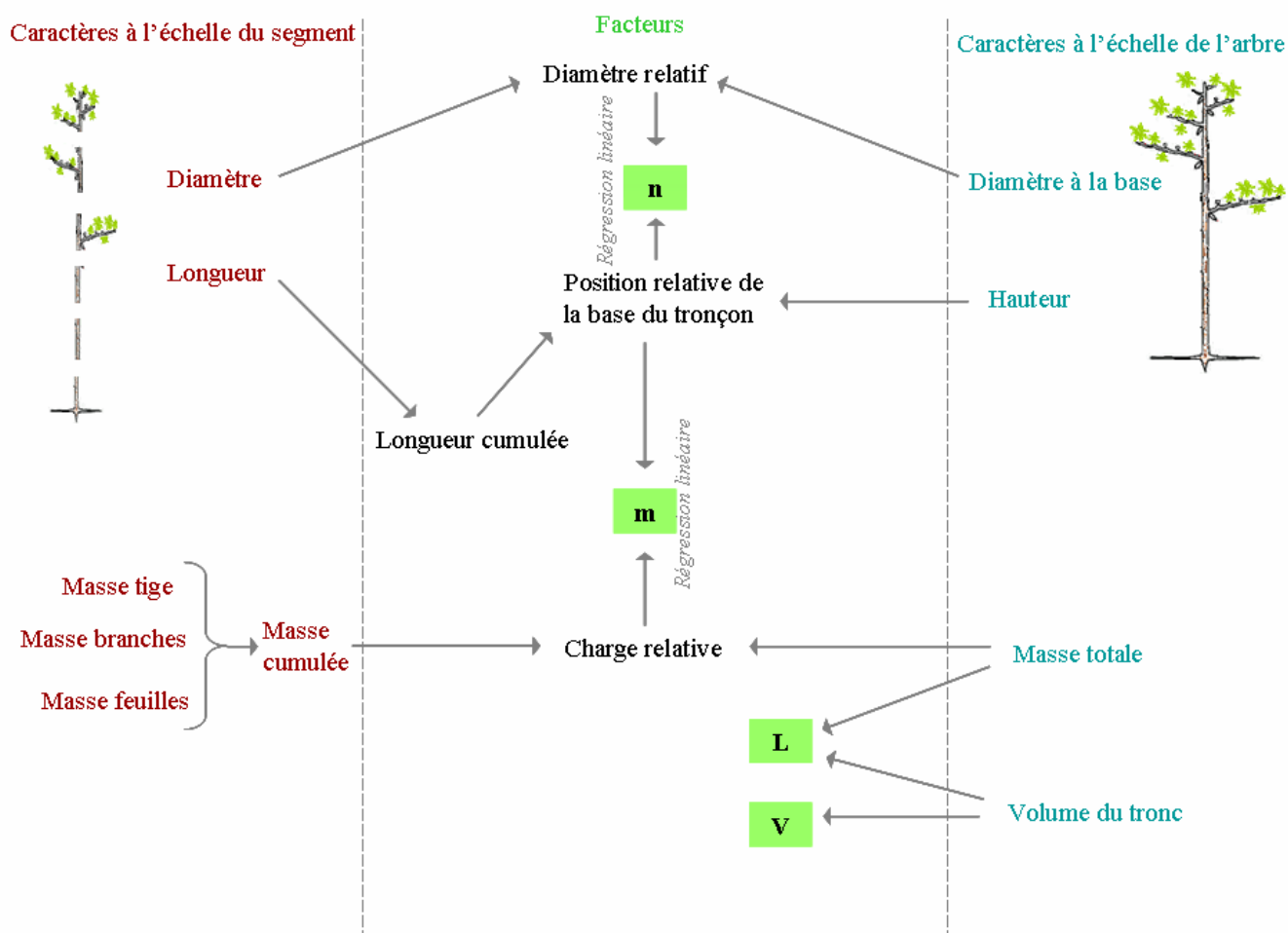


PETIT-SAUT



ANNEXE 5 : DETERMINATION DES PARAMETRES MORPHOLOGIQUES IMPLIQUES DANS LE CALCUL DU FACTEUR DE RISQUE

Le calcul des différents paramètres est montré dans le schéma ci-dessous :



ANNEXE 6 : ARCHITECTURES HYDRAULIQUES

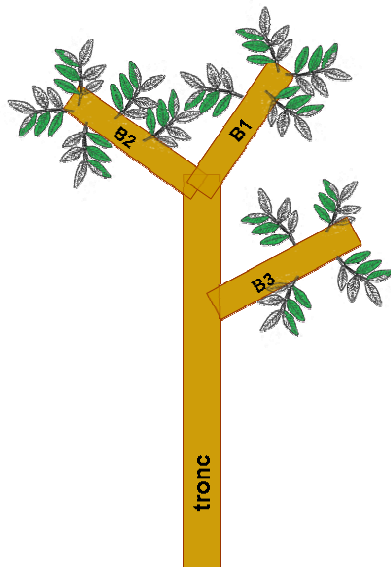
Protocole

Le but d'une architecture hydraulique est de déterminer la part de la résistance au flux hydraulique ascendant des différentes composantes de l'arbre. Chez *Tachigali melinonii*, on en distingue quatre : le tronc principal, les branches, les rachis et les folioles (cette espèce possède des feuilles composées). Les branches sont subdivisées en plusieurs niveau quand cela est nécessaire, les branches terminales (de niveau 3), les branches médianes (de niveau 2) et les branches les plus proches de l'axe caulinaire (de niveau 1). Il faut donc éliminer chaque composante successivement, en partant des folioles pour terminer au seul tronc, et relever chaque résistance en utilisant l'appareillage High Pressure Flow Meter (HPFM).

Résultats

Architecture hydraulique 1

L'arbre mesure 2m10 et a une surface foliaire totale de 1514cm². Les caractéristiques architecturales et hydrauliques sont montrées ci-dessous.



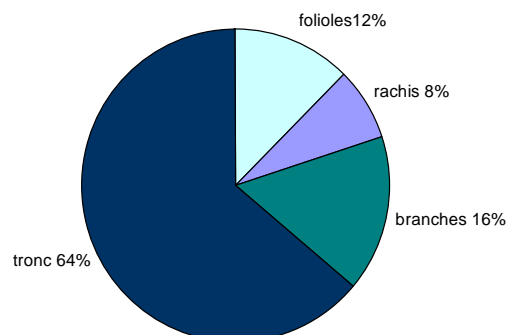
Etape	résistance de la structure restante	résistance des parties ôtées	part de résistance
arbre entier	4.50E+04	-	100%
folioles ôtées	3.94E+04	5.60E+03	12%
rachis ôtés	3.60E+04	3.40E+03	8%
branches ôtées	2.88E+04	7.20E+03	16%
tronc	2.88E+04	-	64%

Résistance au flux d'eau rencontrée dans chacune des parties

contribution de chaque composante à la résistance totale de l'arbre

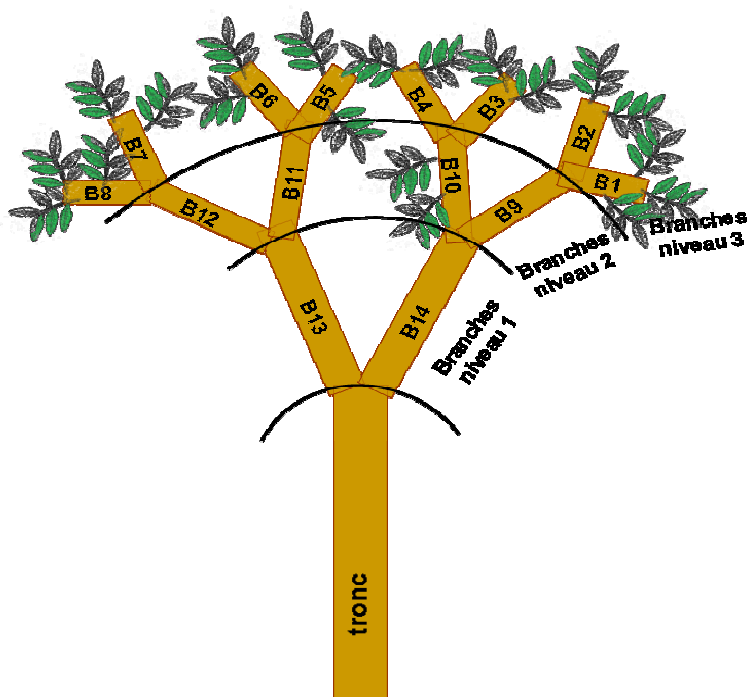
longueur des branches (cm)	
B1	37
B2	33
B3	30
tronc	168

Morphologie générale de



Architecture hydraulique 2

Cet arbre de 3m30 comporte trois niveaux de branches et possède 23947cm² de surface foliaire. Les caractéristiques architecturales et hydrauliques sont montrées ci-dessous :

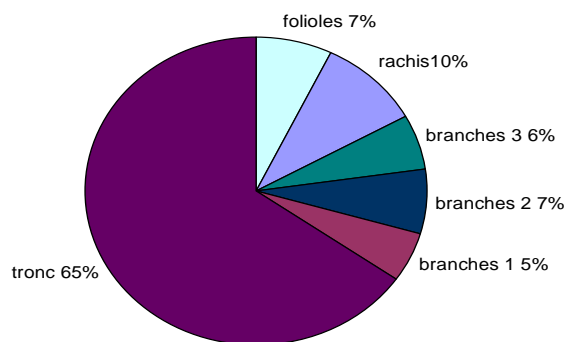


longueur des branches (cm)	
B1	11
B2	25
B3	13
B4	8
B5	14
B6	10
B7	17
B8	25
B9	15
B10	22
B11	43
B12	24
B13	28
B14	31
tronc	237

Morphologie générale de

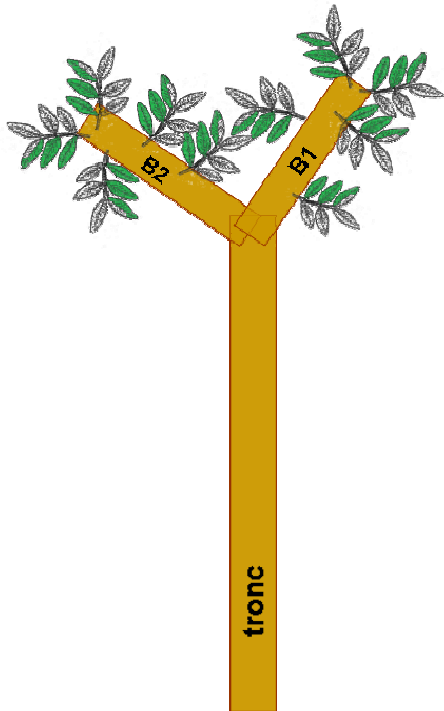
Etape	résistance de la structure restante	résistance des parties ôtées	part de résistance de
arbre entier	2.59E+04		100%
folioles ôtées	2.40E+04	1.90E+03	7%
rachis ôtés	2.15E+04	2.50E+03	10%
branches de niveau 3 ôtées	2.00E+04	1.50E+03	6%
branches de niveau 2 ôtées	1.83E+04	1.70E+03	7%
branches de niveau 1 ôtées	1.69E+04	1.40E+03	5%
tronc	1.69E+04		65%

Résistance de la structure restante à la résistance totale de l'arbre



Architecture hydraulique 3

Cet arbre juvénile mesure 1m50 de haut et possède 880cm² de surface foliaire. Les caractéristiques architecturales et hydrauliques sont montrées ci-dessous :



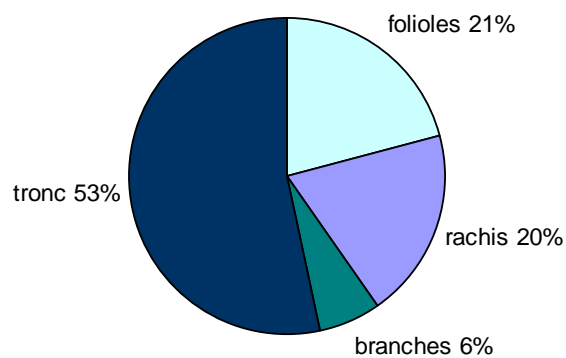
longueur des branches (cm)	
B1	34
B2	16
tronc	116

Morphologie générale de l'arbre

Etape	résistance de la structure restante	résistance des parties ôtées	part de résistance
arbre entier	1.04E+05	-	100%
folioles ôtées	8.24E+04	2.16E+04	21%
rachis ôtés	6.21E+04	2.03E+04	20%
branches ôtées	5.56E+04	6.50E+03	6%
tronc	5.56E+04	-	53%

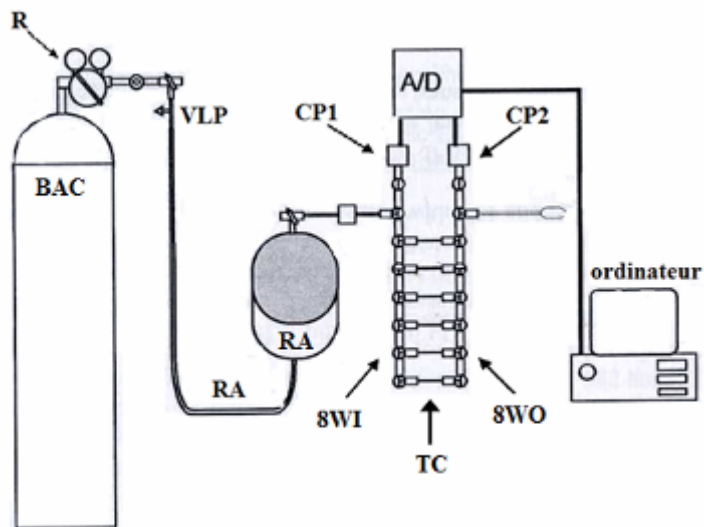
Résistance au flux d'eau rencontrée dans chacune des parties de l'arbre

contribution de chaque composante à la résistance totale de l'arbre



ANNEXE 7 : PRINCIPE ET FONCTIONNEMENT DE L'HPFM

L'High Pressure Flow Meter (HPFM) est un appareillage destiné à perfuser un objet (racine, tige..) alors que la pression délivrée peut être changée rapidement, tout en mesurant le flux d'eau envoyée. L'HPFM est utilisé pour mesurer la conductance à l'état de quasi-équilibre, *i.e.*, sous des conditions où le flux et la pression appliquée sont constants au cours du temps. L'HPFM est montré schématiquement ci-dessous :



La pression d'eau, envoyée dans la tige, peut être rapidement changée grâce à un régulateur de pression (R) relié à une bouteille d'air comprimé (BAC). Le régulateur de pression délivre de l'air à un réservoir d'air (RA). Le régulateur de pression permet de conserver l'air à une pression comprise entre 4 et 5 MPa. Une valve (VLP) empêche une sur-pressurisation accidentelle.

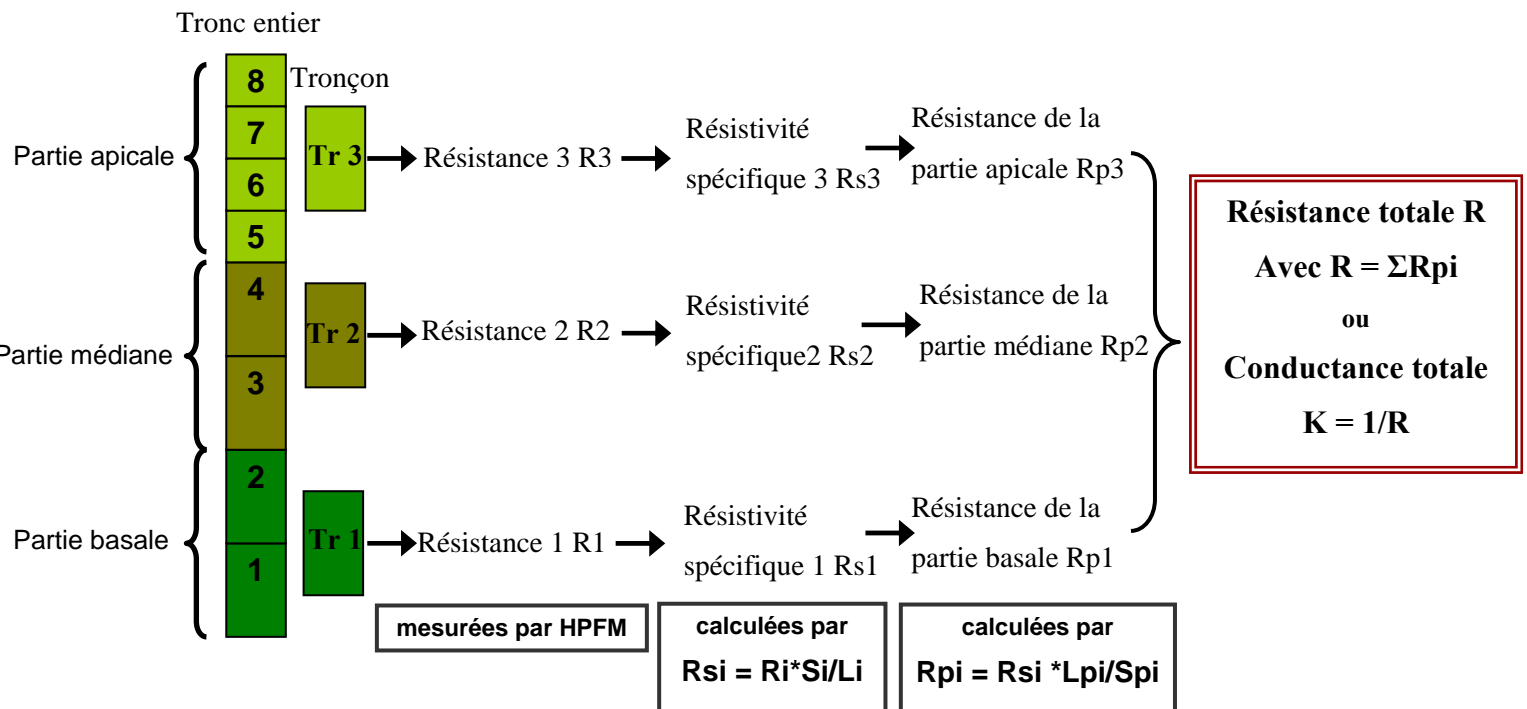
Une membrane imperméable sépare l'air de l'eau dans le réservoir. L'eau pressurisée circule depuis le réservoir jusqu'à une multi-valve à huit entrées (8WI). Celle-ci est connectée à une autre multi-valve à huit sorties (8WO) par 8 tubes capillaires de diamètre et de longueur différents, reliant les valves deux à deux. Une multi-valve est donc composée d'un capteur de pression (CP), d'une entrée ou d'une sortie d'eau, et de six valves disponibles. Les tubes ont été calibrés, *i.e.*, leur conductance a été mesurée K_{TC} (ou la résistance $R_{TC} = 1/K_{TC}$). Pendant une mesure, un tube capillaire est sélectionné en ouvrant les valves d'entrée et de sortie correspondantes. Le flux d'eau traversant le tube choisi cause une chute de pression différentielle dP ($P_1 - P_2$), dépendant mesurée par les manomètres (CP1 et CP2, respectivement). L'ordinateur, relié à l'HPFM, contrôle la différence de pression à travers le tube capillaire. Le programme calcule ainsi le flux F : $F = K_{TC} dP$ ou $F = dP/R_{TC}$, d'après la loi d'Ohm. Puisque le flux traversant la tige est très proche du flux de sortie, la résistance de la tige inconnue, R_t , peut donc être calculée par : $R_t = (P_2 - P_0)/F$ Où P_2 est la pression enregistrée par le capteur de pression à la sortie, CP2, et P_0 est la pression de l'eau qui sort de la tige. P_0 est donc égal à 0.

L'eau envoyée dans la tige est constituée de 5mM de NaCl et 5mM de KCl, dilués à 10% dans de l'eau distillée. Ce mélange mime la composition réelle de la sève brute qui est conduite par le xylème. Il ne doit pas y avoir de bulles d'air dans le système, ni de fuite au niveau de la jonction HPM/tige.

ANNEXE 8 : CALCUL DE LA RESISTANCE POUR LA TIGE ENTIERE :

Pour Paracou :

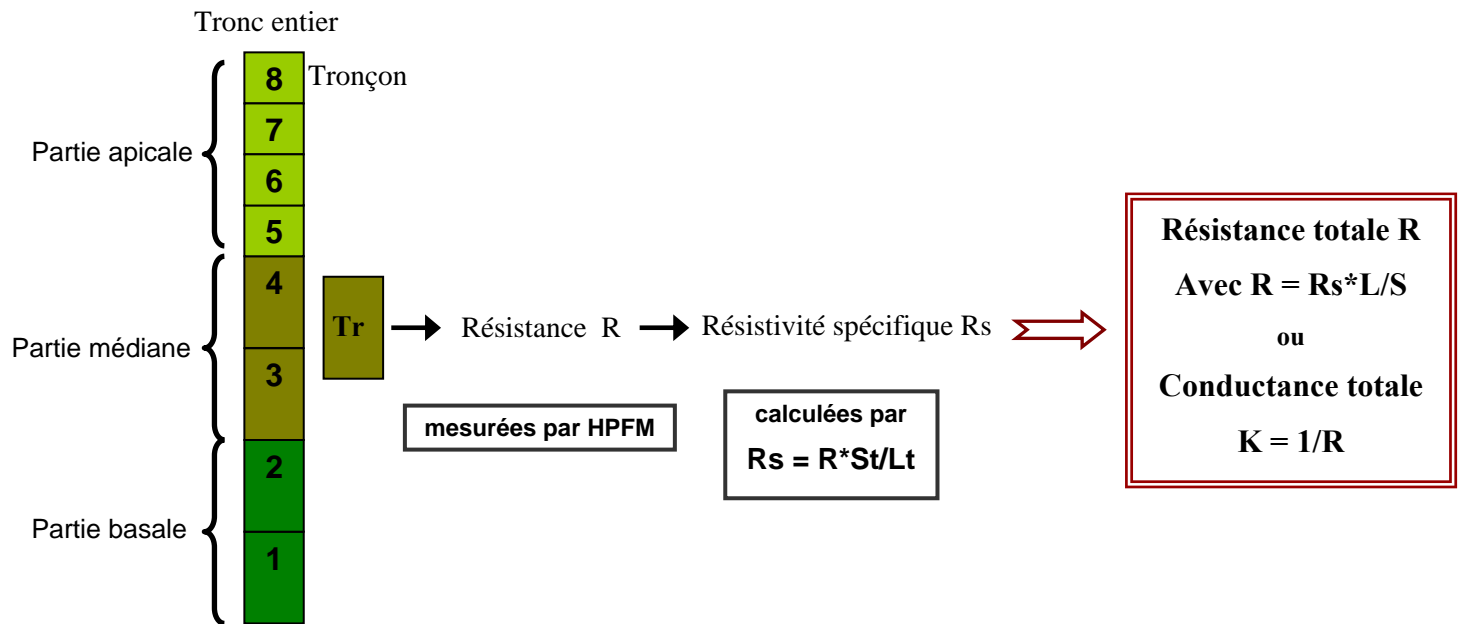
Trois segments par arbre sont choisis, représentatif de sa partie (basale, médiane et apicale), pour lesquels leur résistance R est mesurée par l'HPFM. Le calcul de la résistance entière du tronc à partir des trois résistances des segments est montré ci-dessous :



Avec S_i , la surface moyenne de la section du tronçon i , L_i , la longueur du tronçon i , L_{pi} , la longueur de la partie i , et S_{pi} , la surface moyenne de la section de la partie i .

Pour Petit-Saut :

La résistance R d'un segment unique a été déterminée par l'HPFM. Le calcul de la résistance totale du tronc à partir de cette donnée est montré ci-dessous :



Avec St , la surface moyenne de la section du tronçon, Lt , la longueur du tronçon, L , la longueur de la tige entière, et S , la surface moyenne de la section du tronc.

ANNEXE 9: DECOMPOSITION DES TRAITS SYNTHETIQUES EN PLUSIEURS FACTEURS

La décomposition du facteur de risque en paramètres pertinents se fait de la façon suivante :

$$F_R = 5E^{-1/4} F^{-1/2} L^{1/4} V^{-1/4} H = 5E^{-1/4} F^{-1/2} L^{1/4} \left(\frac{H^4}{V} \right)^{1/4}$$

$$F_R = 5E^{-1/4} L^{1/4} F^{-1/2} \left(\frac{4(2n+1)}{\pi} \right)^{1/4} \times \left(\frac{H^3}{D^2} \right)^{1/4}$$

$$F_R = 5E^{-1/4} L^{1/4} F'^{-1/2} S^{1/4} \text{ avec } F' = F \times \sqrt{\frac{\pi}{4(2n+1)}} \text{ et } S = \frac{H^3}{D^2}$$

La décomposition totale du facteur de risque est donc :

$$F_R = 5 \times \left[\frac{E_{t\acute{e}ge}}{E_{bois}} \times \frac{E_{bois}}{\rho} \times \rho \right]^{-1/4} \times [\delta \times \tau]^{1/4} \times [F']^{1/2} \times \left[\frac{H}{D} \right]^{3/4} \times [D]^{-1/4}$$

Après transformation logarithmique, les huit facteurs sur lesquels on travaillera sur la variance sont donc :

$$F_1 = -\frac{1}{4} \ln \frac{E_t}{E_b} \quad F_2 = -\frac{1}{4} \ln \frac{E_b}{\rho} \quad F_3 = -\frac{1}{4} \ln \rho \quad F_4 = \frac{1}{4} \ln \delta$$

$$F_5 = \frac{1}{4} \ln \tau \quad F_6 = -\frac{1}{2} \ln F' \quad F_7 = \frac{3}{4} \ln \frac{H}{D} \quad F_8 = -\frac{1}{4} \ln D$$

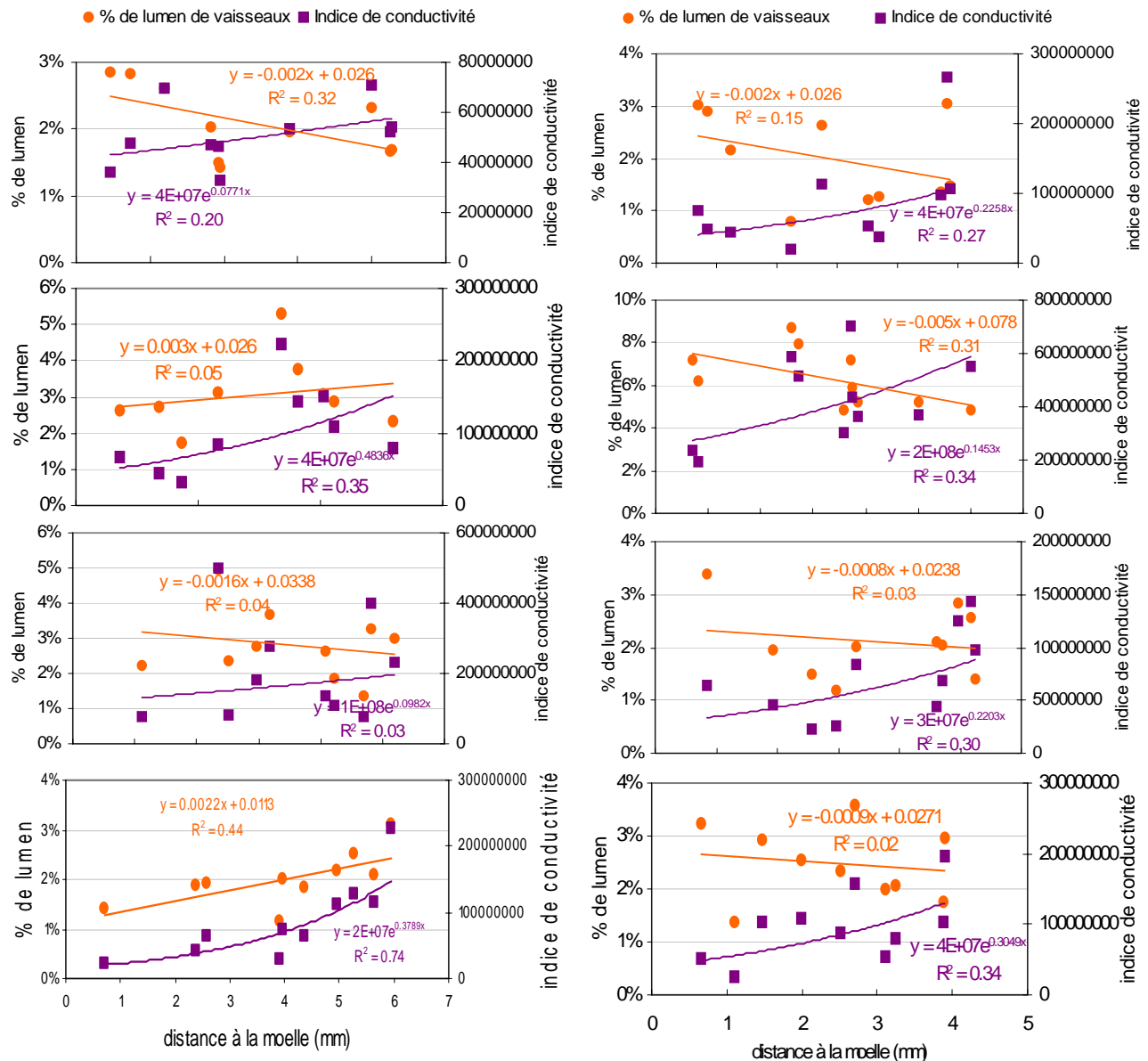
ANNEXE 10

Corrélations des traits mécaniques et hydrauliques à l'échelle du matériau avec la position à l'apex une fois la corrélation avec le diamètre ôtée

			E_t	E_b	E_s	ρ	K_s
Paracou	position à l'apex	r	0.00	0.05	0.06	0.00	0.12
		P	ns	ns	ns	ns	ns
Petit-Saut	position à l'apex	r	0.13	0.12	0.01	0.13	0.10
		P	ns	ns	ns	ns	ns

Coefficients de corrélation de Pearson entre le log des traits mécaniques du matériau et le log de la position par rapport à l'apex, à Paracou et à Petit-Saut, après avoir pris en compte la corrélation des traits avec le diamètre. ns. $P > 0.05$.

Evolution des la surface de vaisseaux et de l'indice de conductivité avec la distance à la moelle



Relation entre la fraction de lumen des vaisseaux, l'indice de conductivité et l'ontogénie pour huit coupes de tige de *Tachigali melinonii*. Les régressions et leur coefficient de détermination sont montrés.

Variation du module d'élasticité de la tige E_{tige}

	Diamètre	Module spécifique	Infradensité	Ecorce
Paracou	16.9%	57.8%	22.4%	2.9%
Petit-Saut	22.8%	42.0%	36.9%	-1.8%

Part de l'ontogénie et de chaque composante du module d'élasticité de la tige dans sa variation

		Paracou			PetitSaut		
		% de variance	IC-	IC+	% de variance	IC-	IC+
variance	Diamètre d	16.9%	6.9%	29.5%	22.8%	5.4%	46.0%
	Module spécifique E_s	67.9%	52.4%	85.8%	82.2%	46.0%	137.5%
	Infradensité ρ	30.5%	21.6%	41.6%	88.1%	47.9%	147.1%
	Ecorce E_t/E_b	25.8%	17.8%	36.4%	15.2%	8.0%	27.1%
covariance	Module spécifique - infradensité	4.7%	-12.4%	19.6%	-74.5%	-165.9%	-17.0%
	Module spécifique - écorce	-25.0%	-43.6%	-9.0%	-5.9%	-29.3%	16.2%
	Infradensité - écorce	-20.9%	-34.4%	-10.2%	-28.0%	-61.1%	-5.4%

Participation de chaque variance et covariance (valeur moyenne \pm indice de confiance) entre les composantes du module de tige déterminant sa variation globale

Variation de la suffisance hydraulique

	Diamètre	"conductivité spécifique du tronc"	Huber value	Elancement
Paracou	10.4%	81.9%	-2.7%	10.5%
Petit-Saut	0.1%	64.4%	25.0%	10.4%

Part de l'effet ontogénique et de chaque composante de la suffisance hydraulique (K_{LA}) dans sa variation

		Paracou			PetitSaut		
		% de variance	IC-	IC+	% de variance	IC-	IC+
variance	Diamètre D	10.4%	0.4%	31.6%	0.1%	0.01%	11.2%
	"conductivité spécifique du tronc" ks	103.8%	69.5%	144.3%	115.7%	79.9%	157.1%
	Huber Value H_v	22.0%	11.6%	39.2%	24.5%	12.8%	44.0%
	Elancement H/D	13.1%	7.1%	22.4%	14.6%	7.8%	25.7%
covariance	"conductivité spécifique du tronc" - Huber value	-22.0%	-43.3%	-6.8%	-24.6%	-48.6%	-7.3%
	"conductivité spécifique du tronc" - élancement	0.1%	-13.1%	10.1%	0.1%	-15.1%	11.0%
	Huber Value - élancement	-2.7%	-8.8%	2.3%	-3.0%	-10.0%	2.9%

Participation de chaque variance et covariance (valeur moyenne \pm indice de confiance) entre les composantes du K_{LA} déterminant sa variation globale

Variation du facteur de risque F_R

	Diamètre	Densité	Module spécifique	Ecorce	Chargement	Densité verte	Forme	Elancement
Paracou	27.7%	6.2%	6.3%	1.4%	-3.9%	-3.1%	-3.8%	69.1%
Petit-Saut	20.9%	2.6%	-6.7%	1.4%	7.7%	-2.4%	6.8%	69.7%

Part de l'effet ontogénique et de chaque composante du facteur de risque dans sa variation

	Paracou				PetitSaut		
	source	% de variance	IC-	IC+	% de variance	IC-	IC+
variance	%Vd	12.1%	0.6%	33.8%	20.9%	4.1%	43.8%
	%V1	2.2%	1.3%	3.6%	4.7%	2.4%	8.4%
	%V2	5.7%	3.3%	9.3%	8.3%	4.4%	14.5%
	%V3	1.5%	0.8%	2.5%	1.5%	0.8%	2.7%
	%V4	1.3%	0.8%	2.2%	6.0%	3.2%	10.5%
	%V5	1.4%	0.7%	2.4%	2.1%	1.1%	3.7%
	%V6	7.5%	4.0%	13.4%	9.6%	5.1%	16.6%
	%V7	99.5%	69.9%	128.3%	91.4%	57.9%	133.1%
covariance	%C12	0.3%	-2.1%	2.3%	-1.6%	-5.9%	2.2%
	%C13	-1.8%	-3.2%	-0.7%	-0.1%	-1.9%	1.5%
	%C14	-0.9%	-1.9%	0.1%	-2.07%	-6.2%	1.1%
	%C15	-1.6%	-3.0%	-0.5%	-1.6%	-4.0%	0.3%
	%C16	-2.1%	-5.1%	0.3%	-3.1%	-8.4%	1.0%
	%C17	17.4%	8.7%	26.3%	4.2%	-8.8%	17.3%
	%C23	-1.8%	-3.8%	-0.2%	-1.5%	-4.2%	0.6%
	%C24	-2.2%	-4.1%	-0.6%	0.0%	-4.3%	4.6%
	%C25	1.8%	0.1%	4.4%	0.09%	-2.6%	2.7%
	%C26	-2.4%	-6.8%	1.7%	3.10%	-2.0%	9.7%
	%C27	17.2%	3.5%	28.7%	-30.0%	-53.8%	-12.2%
	%C34	0.6%	-0.3%	1.4%	0.3%	-1.6%	2.3%
	%C35	0.6%	-0.2%	1.6%	0.3%	-0.8%	1.5%
	%C36	1.7%	-0.3%	4.1%	1.2%	-1.0%	3.9%
	%C37	-13.3%	-21.1%	-6.0%	-0.3%	-8.0%	6.5%
	%C45	0.4%	-0.5%	1.1%	-0.2%	-2.3%	2.1%
	%C46	1.6%	-0.2%	4.0%	3.9%	-0.7%	9.5%
	%C47	-13.3%	-20.3%	-6.4%	1.5%	-14.5%	14.3%
	%C56	0.7%	-1.3%	2.8%	0.2%	-2.6%	3.2%
	%C57	-11.2%	-19.6%	-4.2%	-7.8%	-17.8%	0.5%
	%C67	-22.9%	-44.2%	-6.0%	-10.9%	-35.4%	5.9%

Participation de chaque variance et covariance (valeur moyenne \pm indice de confiance) entre les composantes du facteur de risque déterminant sa variation globale