



**Analyse des régularités structurelles
morpho-anatomiques chez *Cerberiopsis candelabra*
(Apocynaceae) endémique de Nouvelle-Calédonie**

Jade Fambart

► **To cite this version:**

Jade Fambart. Analyse des régularités structurelles morpho-anatomiques chez *Cerberiopsis candelabra* (Apocynaceae) endémique de Nouvelle-Calédonie. Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. dumas-03451914

HAL Id: dumas-03451914

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03451914>

Submitted on 26 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

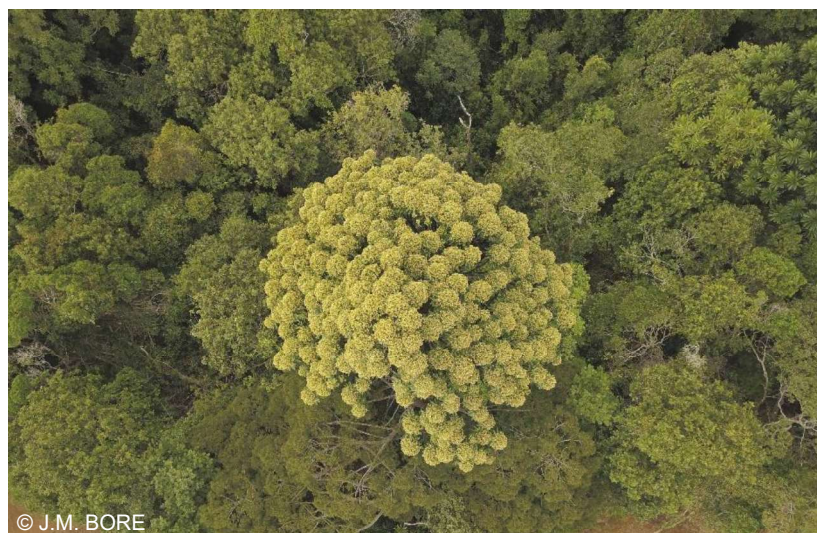
AGROCAMPUS OUEST

☒ CFR Angers ☐ CFR Rennes

Année universitaire : 2020 - 2021 Spécialité : Horticulture Spécialisation : GEEFT (Gestion Environnementale des Ecosystèmes et Forêts Tropicales)	Mémoire de fin d'études ☒ d'ingénieur d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement) ☐ de master d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement) ☐ de Montpellier SupAgro (étudiant arrivé en M2) ☐ d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)
---	--

**ANALYSE DES RÉGULARITÉS STRUCTURELLES MORPHO-
ANATOMIQUES CHEZ *CERBERIOPSIS CANDELABRA*
(APOCYNACEAE) ENDÉMIQUE DE NOUVELLE-CALÉDONIE**

Par : Jade FAMBART



Soutenu à Montpellier, le 14 octobre 2021

Devant le jury composé de :

Examineur : Stéphane PONTON

Maître de stage : Sandrine ISNARD, Patrick HEURET et Camille SALMON

Enseignant référent : Éric MARCON

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier en premier lieu l'ensemble des membres de l'UMR AMAP, en particulier les stagiaires Justine et Quentin, pour leur accueil chaleureux et les bons moments passés ensemble.

Je tiens également à remercier mes deux tuteurs de stage, Sandrine Isnard et Patrick Heuret, pour leurs précieux conseils, leurs enseignements enrichissants, leur patience et leur bienveillance. Ce stage à leur côté fut extrêmement formateur et instructif.

Je remercie Camille Salmon pour son aide précieuse, le partage de ses expériences, ses conseils avisés, ses retours du terrain et sa grande gentillesse. Tout au long du stage, Camille a su prendre le temps de m'accompagner et de me plonger dans un univers fascinant.

Je présente également mes remerciements à Stéphane Fourtier pour m'avoir accordé son temps et son aide dans les analyses et observations en laboratoire.

Je remercie Julien Ruelle et le personnel de la plateforme SilvaTech à Nancy, pour avoir réalisé de nombreuses analyses supplémentaires à notre demande. Leur aide nous a permis un gain de temps considérable lors de ce stage.

Enfin, je remercie mon compagnon Charly pour son soutien et ses encouragements durant tout le stage.

RÉSUMÉ

Les arbres sont des organismes qui se construisent sur eux-mêmes au cours du temps. Ils gardent ainsi souvent au sein de leur structure la trace de leur dynamique de croissance passée (p. ex. les cernes dans le bois) ou des cicatrices des parties qui ont disparu (p. ex. les feuilles ou les branches). Ces marqueurs morpho-anatomiques peuvent être utilisés pour reconstruire *a posteriori* le développement de l'arbre, si l'on est capable de leur associer une temporalité. Cet exercice peut s'avérer difficile sous les tropiques où la saisonnalité est moins marquée qu'en milieu tempéré. Ce travail porte sur la trajectoire de croissance de *Cerberiopsis candelabra*, une espèce monocarpique endémique de Nouvelle-Calédonie. Notre objectif est de poser des hypothèses sur la phénologie des processus de croissance primaire et secondaire à partir de régularités structurelles observées dans le bois, dans les fluctuations de longueur d'entre-nœuds et dans la disposition des branches le long du tronc. Nous mettons en évidence des cernes de croissance dans le bois marqués par (i) une bande de parenchyme tangentiel, (ii) des variations de l'épaisseur des parois des fibres, mais surtout (iii) l'alternance de bois « normal » et de bois à couche gélatineuse. Nos résultats suggèrent que ces cernes sont annuels et que la croissance primaire est polycyclique avec deux phases d'allongement par an. La présence de bois de réaction évoque une réponse adaptative aux cyclones, très fréquents dans la région.

ABSTRACT

Trees are organisms that build upon themselves over time. As a result, they often keep in their structure the trace of their past growth dynamics (e.g. rings in the wood) or scars of parts that have disappeared (e.g. leaves or branches). These morpho-anatomical markers can be used to reconstruct retrospectively the past development dynamics of the tree, if we are able to associate a temporality to them. This can be difficult in the tropics where seasonality is less pronounced than the one in temperate environments. This work focuses on the growth trajectory of *Cerberiopsis candelabra*, a monocarpic species endemic to New Caledonia. Our objective is to make hypotheses about the phenology of primary and secondary growth processes based on structural regularities observed in the wood, in the fluctuations of internodes length and in the arrangement of branches along the trunk. We highlight growth rings in wood marked by (i) a band of tangential parenchyma, (ii) variations in fiber wall thickness, but most importantly (iii) the alternation of "normal" and gelatinous layer wood. Our results suggest that these rings are annual and that primary growth is polycyclic with two elongation phases per year. The presence of reaction wood suggests an adaptive response to cyclones, which are very common in the region.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	- 1 -
RÉSUMÉ	- 2 -
ABSTRACT	- 2 -
TABLE DES MATIÈRES	- 3 -
AVANT-PROPOS	- 4 -
1. INTRODUCTION	- 5 -
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	- 8 -
2.1. SITES D'ÉTUDE	- 8 -
2.2. MATÉRIEL BIOLOGIQUE	- 10 -
2.3. MESURES EFFECTUÉES	- 13 -
2.4. ANALYSE DES DONNÉES	- 15 -
3. RÉSULTATS	- 18 -
3.1. CERNES ET ANATOMIE DU BOIS	- 18 -
3.2. MACRO-DENSITÉ	- 22 -
3.3. MICRO-DENSITÉ	- 23 -
3.4. PROFIL DE TIGE	- 24 -
4. DISCUSSION	- 26 -
4.1. HYPOTHÈSES SUR LES RELATIONS STRUCTURE-TEMPS DANS L'ARBRE	- 26 -
4.2. LE BOIS À COUCHE G : QUELLE INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE ?	- 28 -
4.3. LES PERSPECTIVES D'ÉTUDES	- 28 -
5. CONCLUSION	- 30 -
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	- 31 -
7. TABLE DES TABLEAUX	- 36 -
8. TABLE DES FIGURES	- 36 -
9. TABLE DES ANNEXES	- 37 -
10. ANNEXES	- 38 -

AVANT-PROPOS

Cette étude s'inscrit dans un projet de thèse, réalisé par Camille Salmon, intitulé « La signification adaptative de la monocarpie chez les plantes ligneuses pérennes : investigation autour du genre *Cerberiopsis* ». Le stage s'est déroulé sur six mois du 01/04/21 au 30/09/21. Mon travail a porté sur l'étude de rondelles de bois prélevées par C. Salmon, S. Isnard et P. Heuret en 2020 et l'analyse de données sur la croissance primaire et la ramification recueillies par C. Salmon cette même année. Les recherches de ce stage complètent et précisent les travaux de Master 1 sur la croissance primaire de *Cerberiopsis candelabra* effectués par Charlotte Guichard en 2020.

En raison d'incertitudes sur les possibilités d'accès aux bâtiments de l'UMR AMAP durant mon stage en période de pandémie, mes tuteurs ont calibré le sujet de manière à ce qu'il puisse s'effectuer complètement en télétravail. Ainsi, je n'ai malheureusement pas eu l'occasion d'observer *Cerberiopsis* dans son environnement naturel et de participer au travail de terrain. Durant une première période (d'avril à septembre), j'ai pu accéder au laboratoire deux jours par semaine. Puis à partir du 1^{er} septembre, je suis revenue à temps plein. Mon travail a porté essentiellement sur la délimitation des cernes de croissance sur les rondelles de bois à ma disposition, la réalisation de coupes anatomiques, l'analyse d'images, l'analyse et l'interprétation des données et enfin la rédaction de ce mémoire. Par ailleurs, des visio-conférences régulières étaient organisées avec C. Salmon, présente sur le terrain en Nouvelle-Calédonie, pour permettre d'échanger sur l'avancée des travaux et d'enrichir mes réflexions et hypothèses sur les résultats obtenus.

1. INTRODUCTION

Cerberiopsis candelabra est un arbre monocarpique (= sémelpare, c'est-à-dire se reproduisant une unique fois avant de mourir), endémique des forêts humides de Nouvelle-Calédonie (Veillon, 1971 ; Read *et al.*, 2006). Il fait partie de la catégorie des grands arbres, pouvant atteindre 30 mètres de haut et 80 centimètres de diamètre. C'est une espèce pionnière à longue durée de vie.

La monocarpie, qui se caractérise par l'absence de croissance végétative après la période de floraison (Simmonds, 1980 ; Munné-Bosch, 2008 ; Davies et Gan, 2012), est un caractère adaptatif rare chez les arbres ramifiés. En effet, la valeur sélective des individus dépend d'un unique épisode de reproduction, en partant de l'hypothèse que l'individu reproducteur ne meurt pas prématurément (Read *et al.*, 2008). Seulement trois genres et une trentaine d'espèces d'arbres monocarpiques à longue durée de vie sont actuellement décrits (Poorter *et al.*, 2005). Les connaissances sur la monocarpie sont éparées et se basent majoritairement sur les études des plantes herbacées monocarpiques (Kitajima et Augspurger, 1989 ; Burd *et al.*, 2006). *Tachigali versicolor*, aussi dénommée « l'arbre suicidaire » (Foster, 1977), et *Cerberiopsis candelabra* (Veillon, 1971) font partie des quelques rares cas de monocarpie parmi les espèces pérennes ligneuses les plus connues et étudiées. Ces études ont permis d'identifier certains traits d'histoire de vie associés à la monocarpie chez ces arbres tropicaux, comme le succès de survie des semences et des plantules produites, et le synchronisme des populations (Kitajima et Augspurger, 1989). En effet, dans le cas de *C. candelabra*, l'espèce est monodominante, c'est-à-dire qu'elle contribue à plus de 50% de la canopée après une perturbation à large échelle (p. ex. feux, cyclones) (Pillon *et al.*, 2020). Le synchronisme de floraison des populations permet la formation de larges ouvertures dans la canopée après la mort des individus adultes, favorisant ainsi l'installation des plantules et les chances de colonisation du milieu (Read *et al.*, 2006 ; Read *et al.*, 2008). Si la monocarpie reste un trait d'histoire de vie rare chez les arbres et pourrait sembler peu adapté, on observe tout de même une très forte abondance d'individus chez *Cerberiopsis candelabra* et chez d'autres espèces comme *Tachigali vasquezii* (Poorter *et al.*, 2005).

C. candelabra n'est pas rare en termes d'occurrence et ne semble pas être en danger d'extinction (Read *et al.*, 2008). Au contraire cette espèce est bien représentée sur l'archipel contrairement aux deux autres espèces du genre qui sont polycarpiques (*C. obtusifolia* et *C. neriifolia*), et protégées par les codes de l'environnement des Provinces de la Nouvelle-Calédonie. *C. neriifolia* est d'ailleurs classée en statut vulnérable (Endemia.nc, [s d]). Les études de l'espèce menées par Read *et al.* se sont surtout focalisées sur les caractéristiques de floraison dans le but de comprendre la stratégie de reproduction monocarpique. Les floraisons et fructifications sont ainsi massives, intermittentes et synchronisées à l'échelle d'une population et entre plusieurs populations. Ce phénomène est caractérisé par le terme anglais « masting » (Read *et al.*, 2006 ; Read *et al.*, 2008). Les moments de floraison ne sont pas programmés, ils ne dépendent pas seulement d'un âge ou d'une taille seuil de l'individu (Burd *et al.*, 2006). Les facteurs qui contrôlent et déclenchent les floraisons ne sont pas clairement identifiés (Read *et al.*, 2006), néanmoins il est suggéré qu'un événement traumatique ou un stress (p. ex. cyclone violent) peut en être le déclencheur immédiat (Read *et al.*, 2008).

L'anatomie de *C. candelabra* est décrite de manière très succincte. L'unique article décrivant la structure anatomique du genre a été écrit par Ingle et Dadswell en 1953. La présence de cernes de croissance a été distinctement observée. Le nombre de cernes de croissance et la datation effectuée à l'isotope stable ¹⁴C sont très corrélés (Read *et al.*, 2021). Mais on ignore (i) l'anatomie sous-jacente à ces cernes (qui ne sont pas décrits par Ingle et Dadswell) et (ii) quelle est la phénologie cambiale. Les récentes études de C. Salmon (doctorat en cours) et C. Guichard (Guichard, 2020) ont mis en évidence des fluctuations de longueur

d'entre-nœuds suggérant une croissance rythmique, continue dans le temps, mais avec la présence irrégulière de ralentissement de croissance (Guichard, 2020). Il semblerait ainsi qu'il existe plusieurs cycles d'allongement du point de vue de la croissance primaire au sein d'un cycle d'allongement de la croissance secondaire. En outre, il n'existe aucune donnée sur la dynamique de croissance de l'espèce dans le temps, que ce soit en hauteur ou en diamètre du tronc.

Mieux décrypter la spécificité monocarpique de l'espèce *C. candelabra*, c'est-à-dire les caractéristiques de floraison, passe inéluctablement par une meilleure compréhension de la croissance de l'arbre, tant d'un point de vue primaire (allongement des méristèmes et mise en place des structures) que secondaire (développement cambial).

Pour cela, plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour étudier les régularités structurelles morpho-anatomiques associées à la phénologie de l'arbre : des suivis de croissance et/ou des méthodes rétrospectives. Un suivi de croissance représente une méthode coûteuse en termes de temps et de main-d'œuvre car cela demande un suivi sur le long terme des individus (Taugourdeau *et al.*, 2012). Les analyses rétrospectives permettent d'obtenir des résultats plus rapidement. Elles permettent d'accéder aux séries de croissance primaire et secondaire des arbres. L'analyse de la croissance secondaire en se basant sur la structure des cernes dans le bois est appelée la dendrochronologie (Schweingruber, 2012).

La dendrochronologie est couramment entendue comme étant une méthode scientifique permettant de parcourir la vie d'une espèce végétale ligneuse par la lecture des cernes de bois (Baker *et al.*, 2008). Elle permet ainsi de dater précisément une pièce de bois en comptant et analysant la morphologie et la structure anatomique des cernes de croissance. Elle fait également le lien entre les particularités structurelles des cernes et la phénologie des processus. La phénologie est l'étude de l'organisation temporelle d'événements biologiques récurrents à différentes échelles (de l'organe à la communauté) et des facteurs biotiques et abiotiques sous-jacents (Leith, 1974). Chez les arbres, la phénologie du fonctionnement cambial est majoritairement étudiée pour comprendre la formation du bois et les caractéristiques de mise en place des cernes de croissance, en lien avec les variations saisonnières du climat (Rathgeber *et al.*, 2016). Il est ainsi possible d'obtenir des informations sur les perturbations et événements climatiques passés et de mieux caractériser les réponses futures des espèces au changement climatique (Nicolini *et al.*, 2012). Les caractéristiques d'un cerne (épaisseur, structure) résultent de facteurs intrinsèques (spécifiques et géométriques) et extrinsèques (environnementaux) à l'individu. Les principaux facteurs climatiques pouvant influencer l'activité cambiale d'une espèce sont les variations annuelles et intra-annuelles de la photopériode, des températures et des précipitations. Là où la rythmicité est engendrée par les baisses de températures hivernales et de la durée du jour chez les plantes tempérées, c'est principalement la saisonnalité des précipitations qui détermine le fonctionnement rythmique du cambium en forêt tropicale humide (Vincent *et al.*, 2007 ; Brien *et al.*, 2016). L'étude dendrochronologique dans les tropiques est beaucoup plus complexe qu'en milieu tempéré, du fait du nombre élevé d'espèces présentes, de la diversité des habitats, de la diversité de la phénologie cambiale des espèces ligneuses, des marqueurs anatomiques associés, de la distinction claire ou non des cernes de croissance, et de l'absence de saisons bien définies (Silva *et al.*, 2019). En général dans le cas des arbres tropicaux, les cernes annuels, lorsque présents, sont peu visibles en raison d'une saisonnalité peu marquée (Silva *et al.*, 2019). Si malgré tout les cernes sont distinctement observables, il reste à leur associer un pas de temps qui n'est pas toujours évident. En Nouvelle-Calédonie très peu d'études dendrochronologiques ont été conduites (Vincent *et al.*, 2007). Ainsi, peu d'espèces tropicales produisant des cernes annuels visibles ont été identifiées (Brien *et al.*, 2016). Les connaissances sont plus fragmentaires sur la croissance primaire, mais des cycles annuels sont également observés chez quelques espèces (Loubry, 1994 ; Zalamea *et al.*, 2008 ; Nicolini *et al.*, 2012).

Plusieurs raisons justifient le choix de ces méthodes rétrospectives dans l'étude : (i) l'intérêt de considérer la plante dans son ensemble pour comprendre la phénologie du développement (Nicolini *et al.*, 2012), et (ii) partir des régularités structurelles du bois pour parvenir à des hypothèses temporelles.

Les objectifs de ce travail sont donc : (i) comprendre la nature anatomique des cernes visibles d'un point de vue macroscopique, et (ii) sur la base des régularités structurelles observées à l'échelle de l'arbre entier, et en considérant conjointement croissance primaire, secondaire et ramification : poser des hypothèses sur la phénologie des processus de croissance primaire et secondaire, et les mettre en relation avec le climat de la Nouvelle-Calédonie.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. SITES D'ÉTUDE

La Nouvelle-Calédonie est une collectivité d'outre-mer française, à statut particulier d'autonomie, dit « sui generis » (David, 2017). Cet archipel d'environ 20 000 km² est situé au sud-ouest de l'Océan Pacifique, dans la zone intertropicale entre 19° et 24° de latitude Sud, à l'est de l'Australie et au nord de la Nouvelle-Zélande. Il est composé de la Grande Terre (île principale) et d'îles secondaires : les îles Loyauté à l'est, l'île des Pins au sud et les îles Bélep au nord (Hoff, 1982).

La Nouvelle-Calédonie est considérée comme l'un des hotspots mondiaux d'importance prioritaire (Myers *et al.*, 2000). Elle révèle une richesse et une forte originalité floristique s'expliquant par divers facteurs : (i) l'insularité, (ii) les gradients climatiques, (iii) le relief, (iv) la diversité des sols, et (v) les interactions biotiques particulières (Pillon *et al.*, 2009 ; Isnard *et al.*, 2016). Il existe sur le territoire calédonien plus de 3400 espèces vasculaires autochtones, dont 74,7% sont endémiques, c'est-à-dire uniquement présentes sur ce territoire (Morat *et al.*, 2012 ; Munzinger *et al.*, 2021). L'archipel possède ainsi une concentration exceptionnelle d'espèces endémiques, mais subit également une fragmentation et une perte majeure de ses habitats (Myers *et al.*, 2000). Trois types de sols dominent l'archipel : (i) les sols ultramafiques (terrains miniers), (ii) les sols volcano-sédimentaires, et (iii) les sols calcaires (Isnard *et al.*, 2016).

En raison de son insularité et de sa géographie, la Nouvelle-Calédonie connaît un climat subtropical avec des influences saisonnières. Sur l'archipel il existe deux saisons principales : la saison chaude de décembre à mars qui est également la saison cyclonique caractérisée par d'importantes précipitations, et la saison fraîche de juin à septembre. Ces saisons sont entrecoupées par des intersaisons sèches, dont la plus importante est la période de transition d'août à novembre (Maitrepierre, 2007). Ces terres sont également exposées à des vents réguliers, les alizés du sud et de l'est (CIRAD, 1992), et au phénomène climatique ENSO (El Niño Southern Oscillation). ENSO est caractérisé par les périodes El Niño et La Niña. Les périodes El Niño sont marquées par des risques intenses de sécheresse avec des températures plus froides, et La Niña par des risques de fortes pluies avec des températures plus chaudes (Cavarero *et al.*, 2012).

Les arbres étudiés proviennent de deux zones d'étude : au sud dans la zone de Mouirange (22°11'S, 166°43'E) et à l'est à côté de Thio (21°40'S, 166°19'E) (figure 1). Une synthèse plus détaillée des caractéristiques climatiques de l'île et en particulier des zones d'étude, est disponible en annexes (annexe 4).

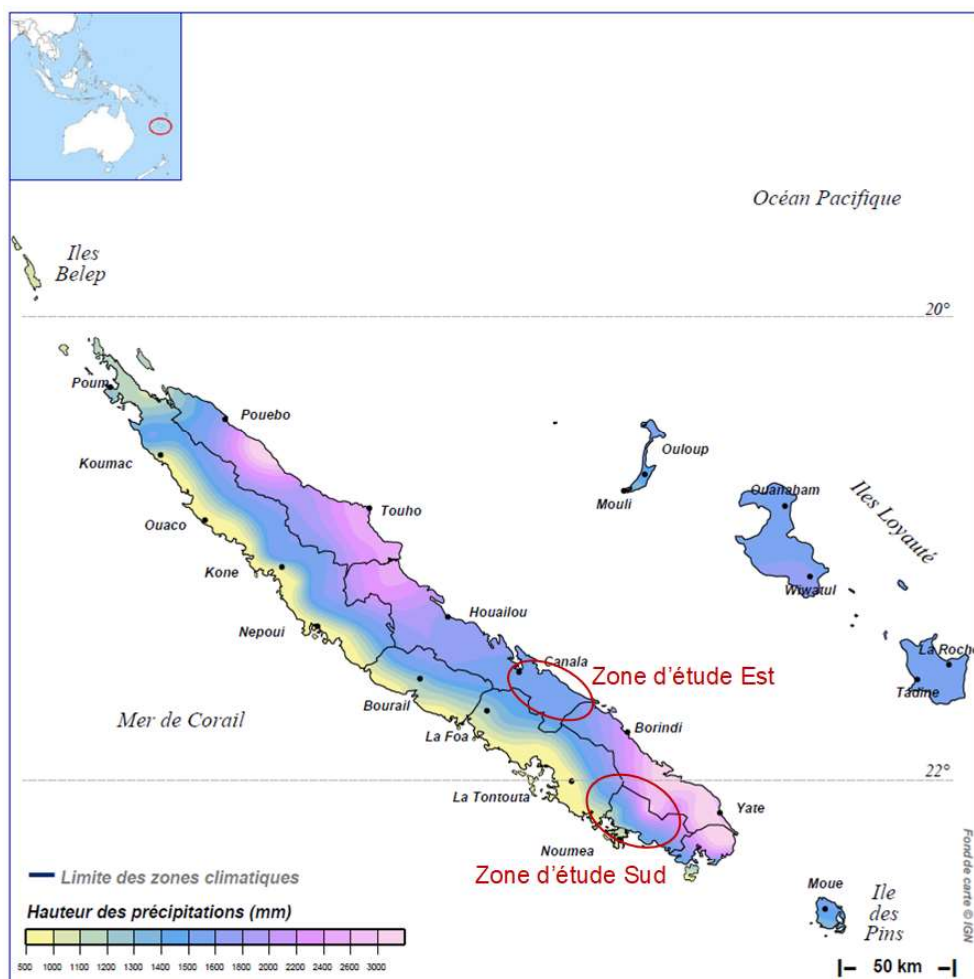


Figure 1 : Moyenne annuelle des cumuls pluviométriques en Nouvelle-Calédonie sur la période 1981-2010, avec la localisation des deux zones d'étude (cercles rouges).
Source : Météo-France

Une attention particulière est apportée à la pluviométrie et au régime de vent car ce sont les variables climatiques qui varient le plus intensément et régulièrement sur l'archipel. Toutes les données climatiques recueillies permettront d'émettre des hypothèses de l'impact du climat sur la formation des cernes de croissance et sur leurs caractéristiques anatomiques.

Les zones d'étude se situent sur des sols ultramafiques (Isnard *et al.*, 2016). Ces sols ont la particularité de présenter une faible fertilité (faibles teneurs en P, K, Ca) et des teneurs parfois très élevées en éléments traces (Ni, Co, Cr, Mn) (Isnard *et al.*, 2016). Les végétations représentatives de ce type de sol sont les forêts denses humides et les « maquis miniers » de basse et moyenne altitudes (Jaffré *et al.*, 2012).

2.2. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Cinq individus de *Cerberiopsis candelabra* ont été abattus et mesurés. Quatre d'entre-eux (nommés C1, C2, C3 et C6) proviennent du sud de la Grande Terre dans la commune du Mont-Dore, entre le col de Mouirange et l'entrée du Parc provincial de la Rivière Bleue (figure 2, figure 3 et figure 4). Ils sont implantés en lisière de talweg ou en bordure de piste. Ils sont tous à proximité d'un cours d'eau et sur sol ultramafique (UM) dérivé de roches péridotiques. Pédologiquement, la plupart poussent sur cuirasse ou sur sol gravillonnaire, il y a donc très peu de litière. L'horizon superficiel, composé de débris végétaux et d'humus, fait maximum 2-3 cm d'épaisseur. L'individu C6 a fleuri en 2019 et a été récolté en 2020 alors qu'il était mort sur pied. L'individu nommé C5 de *C. candelabra* (figure 3) a été prélevé à l'est de la Grande Terre vers Thio (figure 4), en lisière de patch forestier. Il est également sur sol ultramafique (UM) dérivé de roches péridotiques, mais le sol est meuble et la litière est plus abondante (environ 5 cm d'épaisseur).

Le tableau 1 résume les données de collecte des différents individus analysés.

Tableau 1 : Données de collecte des cinq individus de *C. candelabra* analysés.

Individu	Date de collecte	Etat de collecte	Hauteur (en m)	Diamètre à 1,30 m (en cm)	Nombre de cernes de croissance visibles	Coordonnées GPS (en DMS)
C1	07/03/2020	vivant	4,06	4,65	13	22°12'26.97"S 166°40'45.66"E
C2	13/03/2020	vivant	5,43	7,03	14	22°12'49.01"S 166°39'57.21"E
C3	02/04/2020	vivant	7,46	8,60	22	22°11'30.80"S 166°42'40.49"E
C5	25/06/2020	vivant	3,96	3,60	14	21°40'7.31"S 166°19'57.09"E
C6	23/07/2020	mort	10,63	20,30	23	22°11'12.60"S 166°43'23.15"E



Figure 2 : *C. candelabra* - individu C6, région du Mont-Dore. Cet individu est mort après floraison. (À gauche) L'arbre a fleuri - octobre 2019. (À droite) L'arbre est complètement mort - mars 2020. Sources : S. Isnard (photo de gauche), P. Heuret (photo de droite)



Figure 3 : *C. candelabra*, région du Mont-Dore et Thio. De gauche à droite : individu C1, individu C2, individu C3, individu C5 (arbre de droite). Sources : C. Salmon (individus C1 et C5), Jean Lapacas (individu C2), P. Heuret (individu C3)

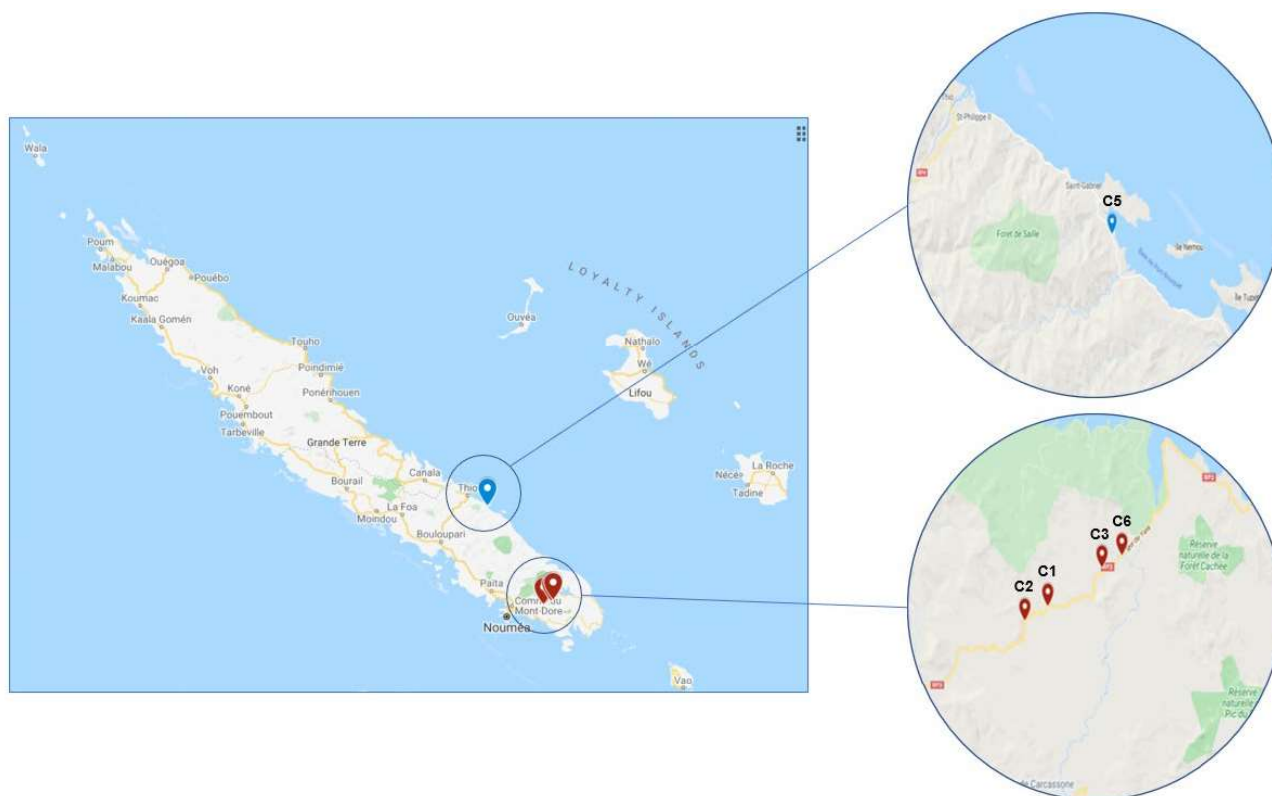


Figure 4 : Sites d'étude avec les points GPS des individus de *C. candelabra* analysés. En rouge : les points GPS des individus C1, C2, C3 et C6 de la région Mont-Dore. En bleu : le point GPS de l'individu C5 de la région de Thio. Source : Google Maps

2.3. MESURES EFFECTUÉES

Les méthodes utilisées sont des méthodes rétrospectives destructives d'échantillonnage. Les individus ont été choisis à des stades ontogéniques¹ variés pour reconstruire du mieux possible une chrono-séquence plausible (Mangenet, 2013).

Mesures architecturales :

Tout d'abord, une analyse architecturale avec la position des ramifications, des mesures de fluctuations de longueur d'entre-nœuds et du rang des nœuds le long du tronc ont été effectuées sur tous les individus l'année précédente (Guichard, 2020). Les nœuds étant très rapprochés les uns des autres, les longueurs d'entre-nœud ont été mesurées à partir des pas de spires phyllotaxiques sur un alignement longitudinal. Pour cela, un angle de divergence séparant deux feuilles a été calculé et le nombre de nœuds inclus dans une spire déterminé. Ainsi, l'angle de divergence s'approche autour de $137,3^\circ$ et chaque pas de spire est constitué de 2,62 nœuds. Les nœuds peuvent être inclus entièrement dans le pas d'une spire ou parfois à cheval sur deux spires. Les formules de calculs des longueurs d'entre-nœud sont détaillées ci-dessous :

(1) Longueur entre-nœud = Angle de divergence * Longueur de spire

(2) Longueur entre-nœud à cheval = (a*longueur de spire 1) + (b*longueur de spire 2)

Où a = proportion de l'angle présent sur la spire 1

b = proportion de l'angle présent sur la spire 2.

Une explication plus détaillée des mesures des entre-nœuds est présente dans le rapport de stage de C. Guichard (2020).

Mesures des rondelles de bois :

Pour l'ensemble des individus, des rondelles de bois ont été découpées à chaque rang de spires (figure 5). L'ensemble des rondelles de l'individu C6 ont ensuite été poncées à l'UMR AMAP de Montpellier au grain 220 et scannées avec le scanner Epson Perfection V700. L'observation des cernes de croissance sur les rondelles de bois a été réalisée à la loupe binoculaire et au microscope numérique Keyence VHX-7000 à l'UMR AMAP.

¹ L'ontogénie est l'étude des trajectoires de développement d'une espèce menant à la floraison.



Figure 5 : Rondelles fraîchement extraites de l'individu C6 (mort) de *Cerberiopsis candelabra*. Chaque rondelle est numérotée et les cernes y sont dénombrés. On observe distinctement des cernes de croissance circulaires et réguliers sur les rondelles.
Source : C. Salmon

Pour l'individu C6, les cernes de 150 rondelles scannées ont été entièrement détournés à l'aide du logiciel Adobe Photoshop 2020, en priorisant les rondelles situées au passage d'un nouveau cerne, non déformées et ne présentant pas une double moelle due à une ramification incluse dans le bois. De surcroît, les moelles de la totalité des rondelles de l'individu (394 rondelles au total) ont été analysées. Sur Photoshop, un calque de couleur a été créé pour chaque cerne et pour la moelle. Les cernes ont été numérotés de l'extérieur vers l'intérieur de la rondelle, ne correspondant donc pas à l'ordre de formation dans le temps des cernes. Ainsi, le cerne le plus à l'extérieur (C1) est le dernier cerne qui s'est formé dans la vie de l'arbre. Le premier cerne formé dans la vie de cet individu est le cerne nommé C23, que l'on retrouve dans les rondelles les plus basses de l'arbre (figure 6).

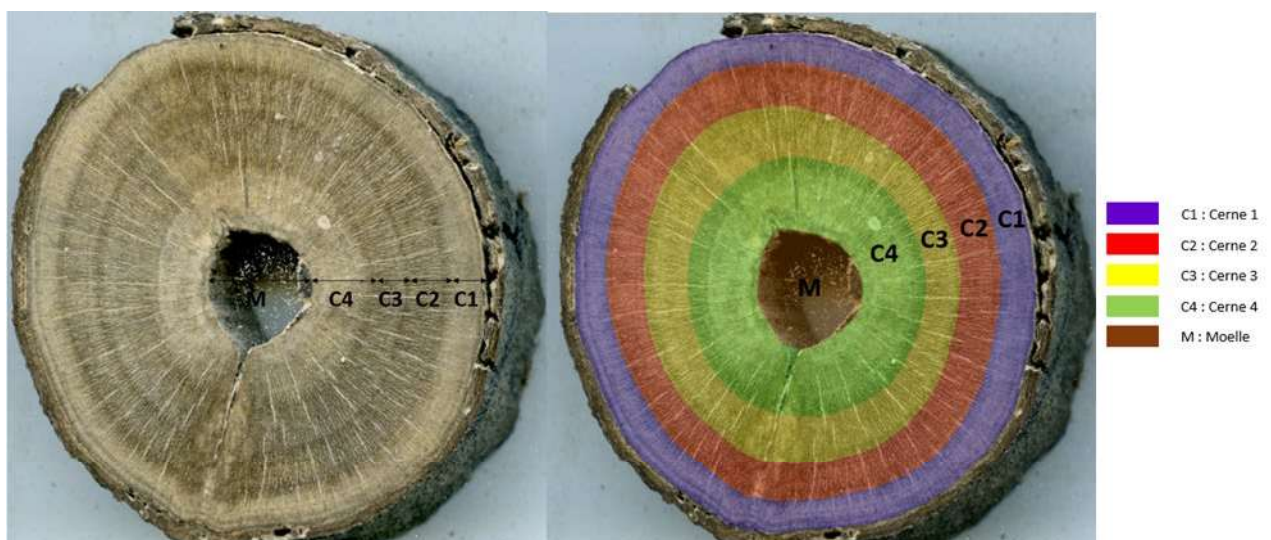


Figure 6 : Comptage et délimitation sur Adobe Photoshop de la moelle et des cernes de la rondelle 318. Un cerne de croissance correspond à une double flèche (photo de gauche).

Mesures anatomiques :

Les coupes anatomiques des individus C1, C2, C3 et C5 ont été effectuées par la plateforme SilvaTech de Nancy sur les rondelles à 1,30 mètre de hauteur (respectivement nommées rondelle 37, 24, 37 et D). Ce sont des coupes en section transversale à double coloration (safranine/bleu alcian). La safranine colore la lignine en rose-rouge et le bleu alcian colore la cellulose en bleu. Les coupes réalisées à l'UMR AMAP ont été effectuées sur la rondelle 147 de l'individu C6 (à environ 6 m de hauteur). Ce sont des coupes en section radiale et tangentielle à simple coloration (bleu de toluidine), réalisées avec un microtome à bois. Les coupes anatomiques sur lame mince ont ensuite été observées et photographiées au microscope numérique Keyence VHX-7000. Les protocoles détaillés de réalisation des coupes anatomiques sont disponibles en annexes (annexe 3).

Des mesures de diamètre et de densité de vaisseaux dans les différentes couches de bois (bois de tension et bois « normal ») ont été menées avec le logiciel de traitement d'images ImageJ. Pour cela, les mesures ont portés sur les trois cernes les plus à l'extérieur de l'image A de la rondelle 37 de l'individu C3. Pour le diamètre, 25 vaisseaux dans chacun des trois cernes pour chaque couche de bois ont été mesurés. Pour la densité, 5 carrés de 1mm x 1mm dans chaque cerne et chaque couche de bois ont été tracés, puis le nombre de vaisseaux par carré dénombré.

Mesures de macro et micro-densité :

Les mesures de densité ont été réalisées par la plateforme SilvaTech de Nancy.

Pour la macro-densité, 20 rondelles² de l'individu C6 ont été tomographiées (scanner à rayons X Brightspeed Exel 4 ; General Electric Healthcare). Le scanner fournit des images de 512 x 512 pixels d'une résolution transverse d'environ 0,3 mm/pixel.

Pour la micro-densité, les rondelles à 1,30 mètre de hauteur et à chaque étage de branche des individus C1, C2, C3 et C5 ont été mesurées. Les images radiographiques ont été réalisées avec le multiscanner Itrax développé par Cox Analytical Systems à Gothenburg, Suède. L'image est ensuite analysée avec le programme Cerd (Mothe *et al.*, 1998) et un profil radial de densité (deux rayons opposés nommés A et B) est enregistré.

2.4. ANALYSE DES DONNÉES

Analyse des cernes de croissance :

Il est d'abord essentiel de définir correctement un cerne de croissance. Il n'existe pas de définition universelle du cerne de croissance chez l'arbre. L'étude se basera donc sur la définition de Silva *et al.* (2019) et de l'IAWA (Alfonso *et al.*, 1989) : un cerne de croissance est une couche de bois visible mise en place de manière concentrique, que l'on peut délimiter par des variations structurelles anatomiques, et qui démontre une période de ralentissement ou d'arrêt de l'activité cambiale.

² Les rondelles analysées sont la 004, 010, 018, 025, 037, 049, 067, 078, 091, 106, 129, 152, 177, 204, 239, 274, 306, 335, 363 et 388.

Les cernes de croissance sont comptés à la main pour chacune des rondelles de l'individu mort et pour les rondelles situées à 1,30 mètre de hauteur des autres individus. Le comptage s'effectue sur la base de critères visuels, permettant de donner une première approximation de l'âge des individus.

Analyse d'images et traitement des données :

A partir des images des calques Photoshop des cernes et moelles des rondelles de l'individu C6, les mesures de surface sont calculées avec le logiciel ImageJ. Les données de surface sont analysées avec le logiciel Microsoft Excel 2019, pour obtenir des graphiques permettant de construire le profil de tige de l'individu entier.

Les images des coupes anatomiques ont été étudiées suivant les critères anatomiques des bois hétéroxylés (« hardwood ») de l'IAWA (Alfonso *et al.*, 1989). Une description anatomique originale de l'espèce est ensuite réalisée, renseignant environ 30 critères anatomiques. La description complète est disponible en annexes (annexe 1 et annexe 2), ainsi qu'une comparaison avec l'unique description anatomique du genre de Ingle et Dadswell (1953). Seules les données nécessaires à la compréhension des cernes de croissance et à la phénologie de l'espèce seront utilisées dans les résultats.

Ensuite, des statistiques inférentielles ont été réalisées avec le logiciel R version 4.0.2 et RStudio sur les données de diamètre et de densité des vaisseaux. Après vérification des postulats d'indépendance, de normalité (test de Shapiro-Wilk) et d'homoscédasticité (test de Bartlett), une ANOVA (analyse de la variance) à un facteur et une comparaison de Newman-Keuls sont réalisées. Pour les jeux de données ne respectant pas les postulats, le test non paramétrique Kruskal-Wallis et une comparaison de Kruskal-Mc sont utilisés. L'intervalle de confiance est fixé à 95 %.

Les images de macro-densité ont été analysées avec le logiciel de traitement d'images ImageJ, permettant d'obtenir des valeurs de macro-densité le long de rayons. Deux rayons opposés sont tracés par rondelle en évitant les zones altérées ou tachées par des champignons. Les analyses sont focalisées sur deux rondelles : la rondelle 004 située à la base de l'arbre à environ 1,10 mètre de hauteur et la rondelle 129 située à mi-hauteur de l'arbre vers 5,50 mètres (figure 7).

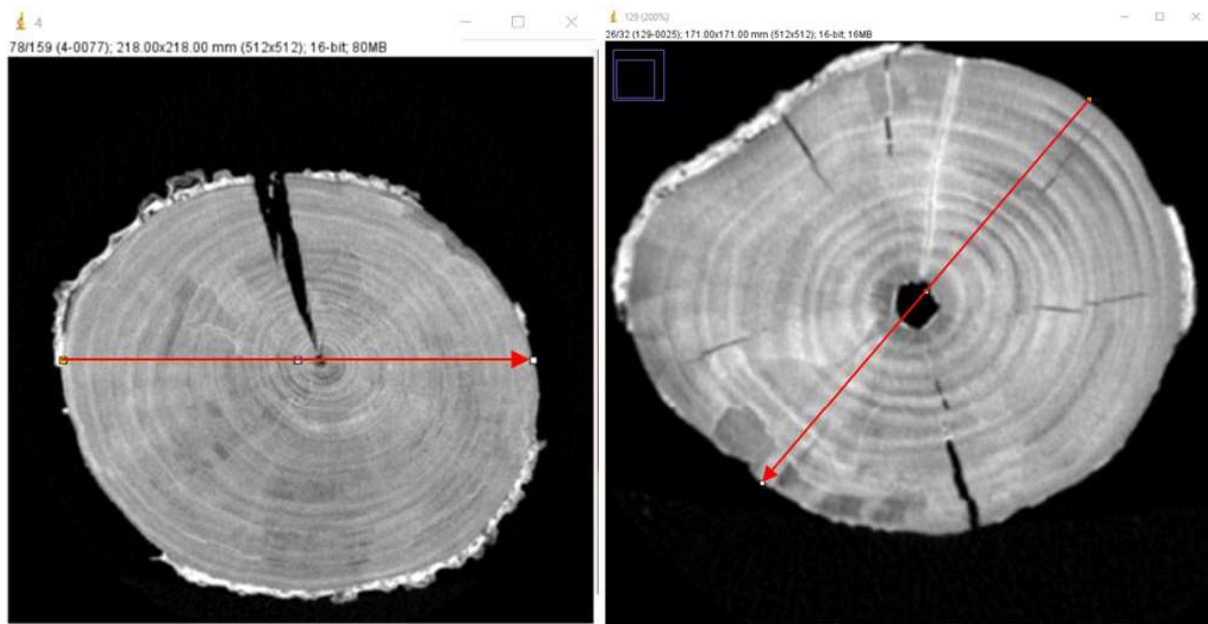


Figure 7 : Acquisition sur ImageJ de la macro-densité de deux rayons opposés (trait rouge) sur des rondelles de l'individu C6. (À gauche) Macro-densité de la rondelle 004. (À droite) Macro-densité de la rondelle 129. Source : images réalisées par la plateforme SilvaTech

Les données de macro et micro-densité recueillies sont centrées et réduites pour s'affranchir de la tendance et homogénéiser la variance des séries de données. Les graphiques de densité sont ensuite tracés avec le logiciel Microsoft Excel 2019. Puis, les courbes de macro-densité obtenues sont superposées aux images des rondelles détournées sur Photoshop. Les courbes de micro-densité sont superposées aux images des coupes anatomiques de Nancy. Les courbes sont correctement replacées le long des rayons analysés.

3. RÉSULTATS

3.1. CERNES ET ANATOMIE DU BOIS

D'un point de vue macroscopique, un phénomène de retrait longitudinal (zone de « dépression » dans le bois) est noté sur les rondelles fraîches après séchage naturel de quelques jours à l'air libre. Des zones concentriques à faible et fort retrait apparaissent ainsi en alternance (figure 8). Par rapport à la délimitation des cernes de croissance effectuée sur les rondelles fraîchement coupées, on s'aperçoit que les cernes préalablement identifiés sont constitués d'une couche à fort retrait et d'une couche à faible retrait. L'examen des coupes anatomiques révèle que cette zone à fort retrait correspond à du bois où les fibres présentent une couche gélatineuse (ou couche G) typique d'un bois de tension. Ce retrait permet de positionner la couche G par rapport à la couche de bois « normal » et d'observer une périodicité et circularité de cette couche dans certaines rondelles.

Par la suite, les cernes de croissance sur les rondelles sèches poncées ont pu être distingués grâce à une inspection visuelle de la couleur des différentes couches. La couche de bois « normal » est la couche la plus foncée. Il semble donc bien y avoir chez *C. candelabra* un changement de structure du bois au passage d'un autre cerne (figure 9).

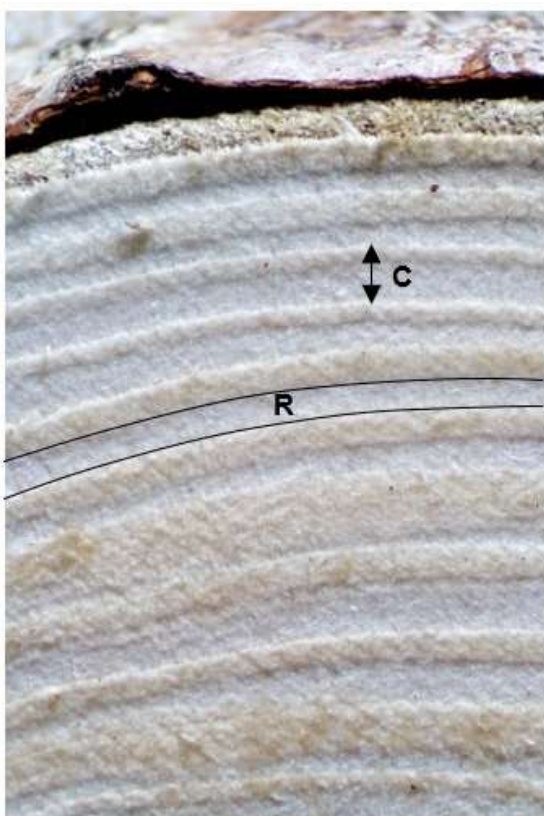


Figure 8 : Individu C3 de *C. candelabra*, rondelle 26 : observation macroscopique du phénomène de retrait de la couche gélatineuse par rapport à la couche de bois « normal », avec *r* : retrait de la couche gélatineuse et *c* : distinction d'un cerne de croissance.



Figure 9 : Individu C6 de *C. candelabra*, rondelle 318 : distinction nette des cernes de croissance en vue macroscopique sur bois sec grâce à une coloration plus foncée d'une couche sur deux. La double flèche avec (c) représente un cerne de croissance.

En comptant et comparant le nombre de cernes distincts sur les rondelles sèches avec le nombre de cernes comptés sur rondelles fraîches, on obtient exactement le même nombre de cernes de croissance pour l'individu C6. Cependant, on observe parfois sur certaines rondelles de fines lignes foncées à l'intérieur d'un cerne. Ces colorations sont souvent des lignes circulaires non continues sur toute la périphérie de la rondelle et non présentes tout le long du tronc.

Les bandes de fibres à couche G sont une caractéristique récurrente et spécifique du bois de *C. candelabra*. Les bandes sont bien circulaires sur toute la périphérie de la rondelle, mais leur épaisseur est très irrégulière le long du rayon. Elles sont généralement moins larges que le bois « normal » vers le centre de la tige et ont tendance à s'élargir au fur et à mesure de la croissance radiale. On aperçoit quelques fois des irrégularités structurales avec la présence de bande très fine de fibres à couche G au sein d'une couche de bois « normal » (figure 11).

Sur la coupe anatomique de l'individu C3 (figure 10), on compte exactement le même nombre de cernes que sur la rondelle sèche. Cela signifie que le détachement de l'écorce n'a pas endommagé la section de bois. L'individu C3 a été collecté début avril 2020, et le dernier type de bois produit est du bois dit « normal ».

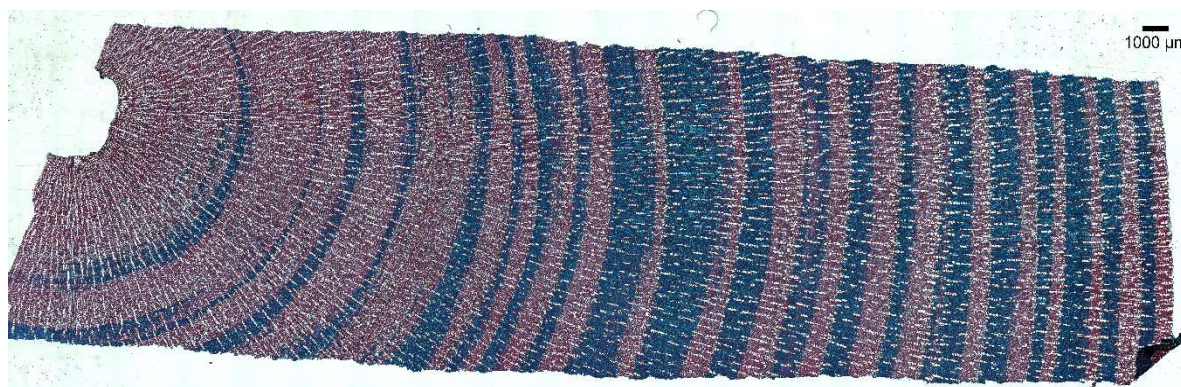


Figure 10 : *C. candelabra* - individu C3, rondelle 37B (située à 1,30 m de hauteur) : coupe anatomique transversale. La coloration safranine/bleu alcian teinte en rose-rouge la lignine caractéristique des fibres lignifiées du bois « normal » et en bleu la cellulose caractéristique des fibres à couche G du bois de tension. Source : coupe anatomique réalisée par la plateforme SilvaTech

L'étude microscopique révèle que les cerne de croissance sont distinctement observés par la présence d'une bande de parenchyme tangentiel, qui est ensuite suivie d'une couche G (colorée ici en bleue par la coloration au bleu alcian) et d'une couche de bois « normal » (colorée ici en rose par la coloration à la safranine) (figure 11). L'observation à fort grossissement confirme que les fibres de la couche de bois « normal » sont complètement lignifiées, alors que les fibres de la couche G sont peu ou non lignifiées, à dominance cellulosique.

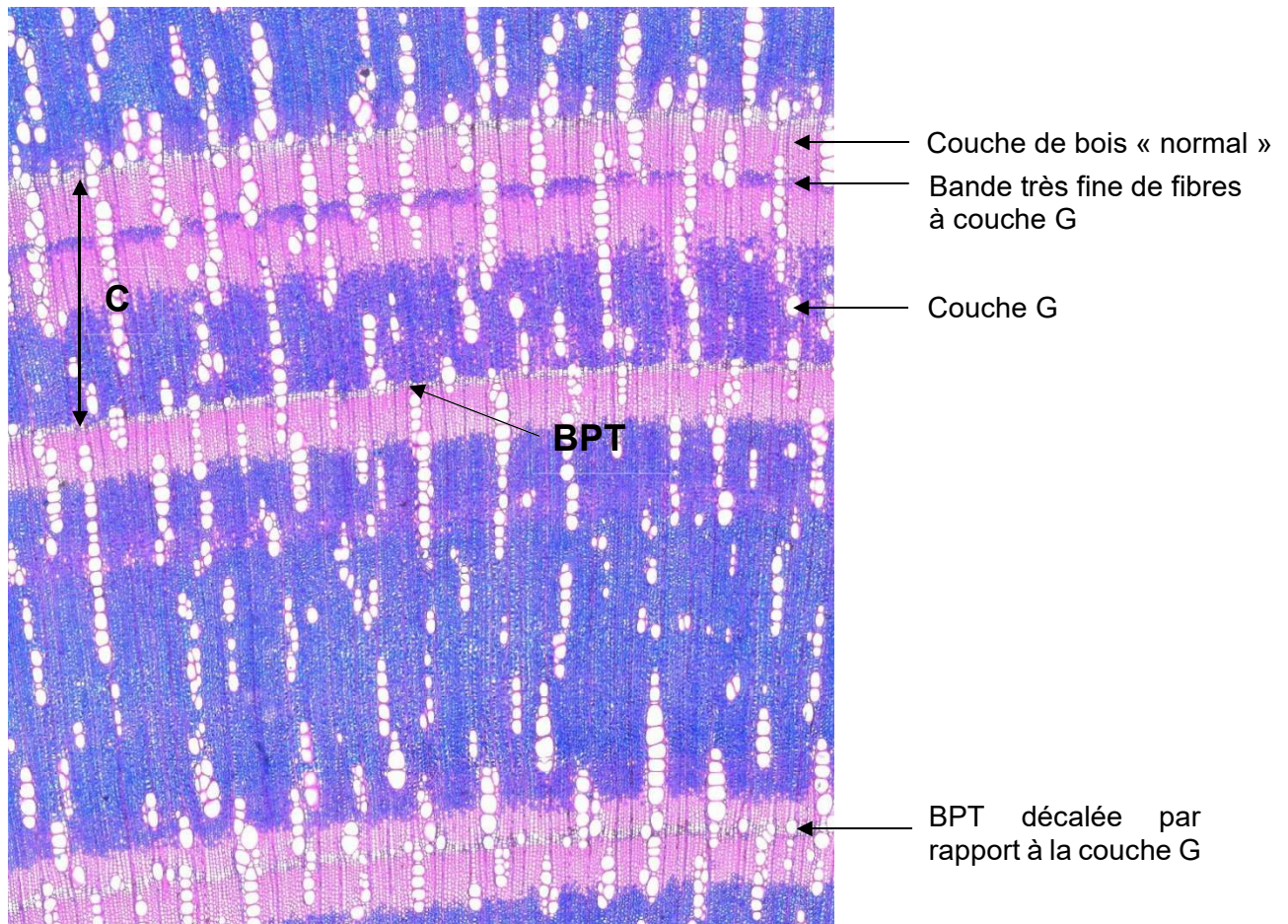


Figure 11 : *C. candelabra* - individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, grossissement x50) : délimitation d'un cerne de croissance par une bande de parenchyme tangentiel (BPT) suivie d'une bande de fibres à couche gélatineuse (ou couche G) colorée en bleue et d'une bande de fibres sans couche G colorée en rose. On remarque également une fine bande de fibres à couche G dans la couche de bois « normal » du cerne de croissance. Cette bande n'est pas accompagnée d'une bande de parenchyme tangentiel. Comme on peut le voir sur le cerne de croissance le plus bas, la BPT est parfois décalée par rapport à la couche G et se retrouve au milieu de la couche de bois « normal » du cerne précédent. Source : coupe anatomique réalisée par la plateforme SilvaTech.

Au niveau des bandes de parenchyme tangentiel, on observe un léger aplatissement des cellules de parenchyme avec une paroi plus fine, typique des variations de l'activité cambiale (figure 12).

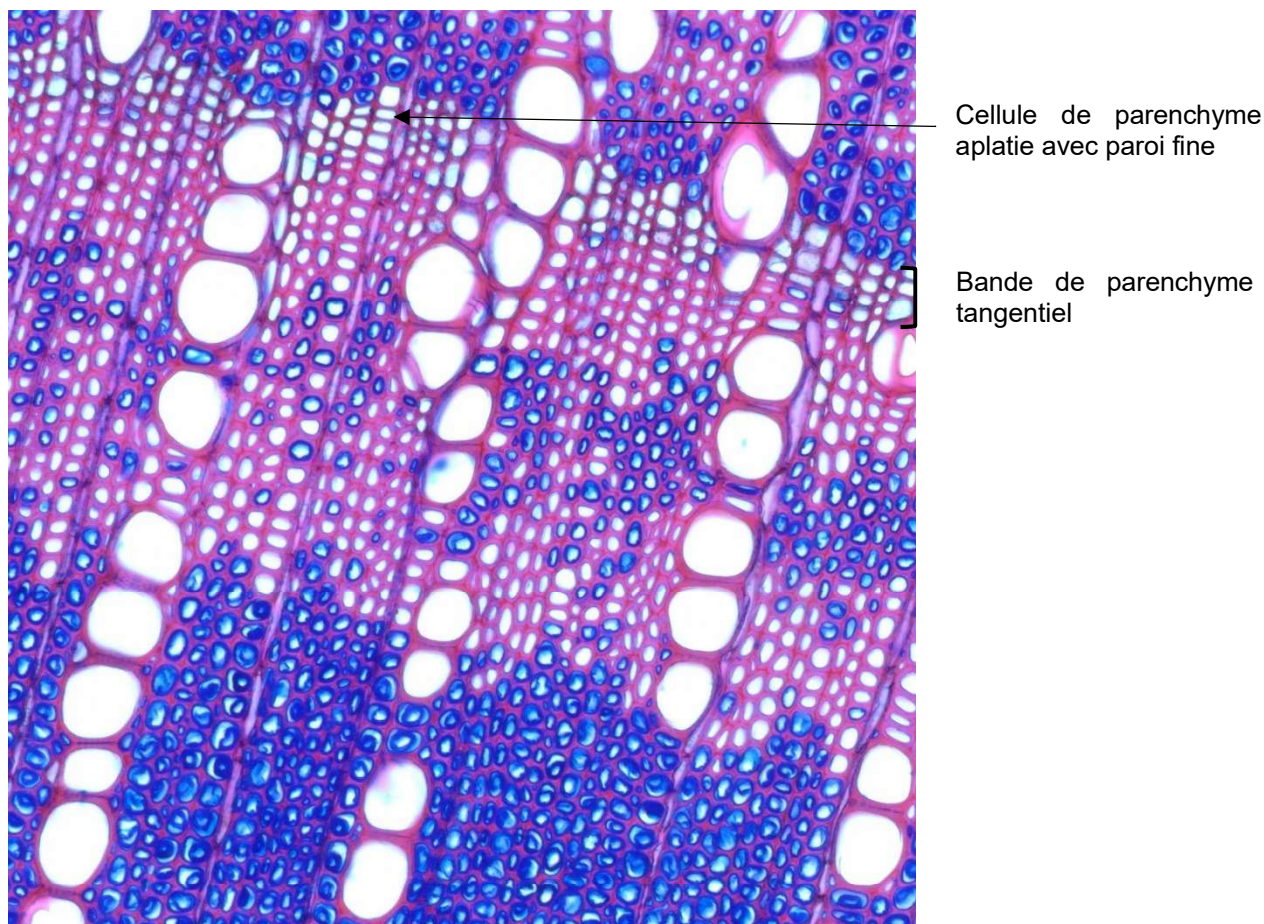


Figure 12 : *C. candelabra* - individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, grossissement x300) : aplatissement des cellules de parenchyme au niveau des bandes de parenchyme tangentiel, avec des parois cellulaires fines. Source : coupe anatomique réalisée par la plateforme SilvaTech.

Les mesures quantitatives révèlent que le diamètre des vaisseaux est légèrement plus grand dans le bois à couche G par rapport au bois « normal » (respectivement 67,02 μm contre 62,6 μm en moyenne, $p = 0,00823$). Ceci s'accompagne d'une densité de vaisseaux significativement plus faible dans le bois à couche G par rapport au bois « normal » (respectivement 14,53 contre 19,93 vaisseaux par mm^2 , $p = 0,0000324$). Lorsque l'on compare la fraction de lumen moyenne des vaisseaux entre les deux types de bois, on obtient une fraction plus faible dans le bois à couche G par rapport au bois « normal » (respectivement 973,80 μm contre 1247,62 μm de lumen de vaisseaux par mm^2).

3.2. MACRO-DENSITÉ

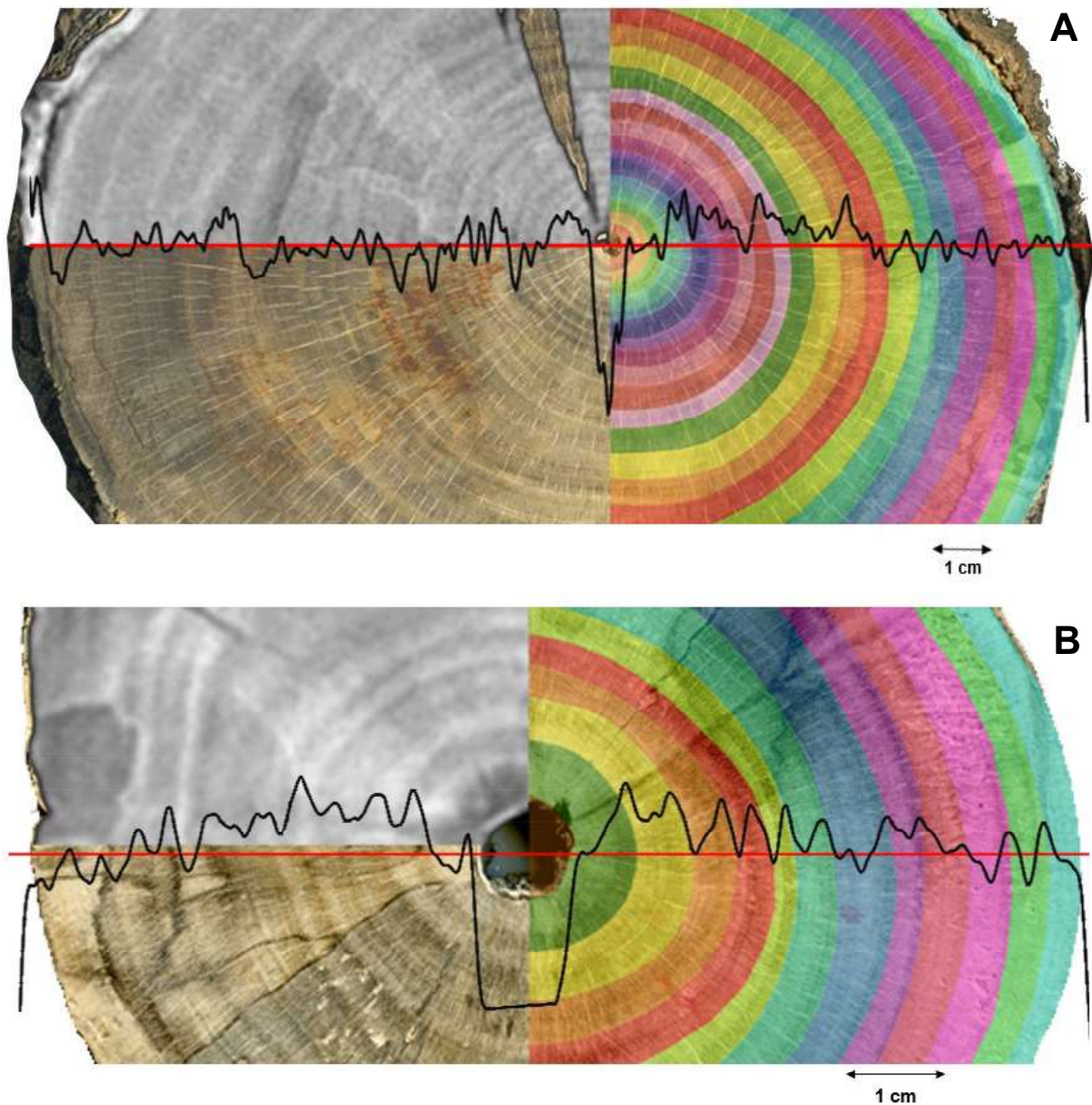


Figure 13 : *C. candelabra*, individu C6 : délimitation des cernes de croissance et superposition des courbes de macro-densité le long d'un rayon. La moitié droite de la rondelle a été réalisée sur Photoshop. Chaque calque de couleur correspond à un cerne de croissance. Le cerne le plus à l'extérieur de la rondelle est nommé cerne 1 (calque bleu clair) et les autres cernes sont nommés de manière croissante jusqu'à l'intérieur de la rondelle. Au centre est présent la moelle (calque marron clair). Le quart supérieur gauche est l'image de la rondelle prise par tomographie et le quart inférieur gauche est l'image réelle de la rondelle scannée. (A) rondelle 004, 23 cernes de croissance délimités, rondelle présente à la base de l'arbre (environ 1,10 m). (B) rondelle 129, 12 cernes de croissance délimités, rondelle présente à mi-hauteur de l'arbre (environ 5,50 m).

Pour les deux sections analysées (figure 13), la densité augmente au cours de la formation d'un cerne de croissance (lecture de la gauche vers la droite). Les pics de forte densité se situent majoritairement à la fin d'un cerne de croissance. Puis, il y a une diminution abrupte de la densité au début de la formation d'un nouveau cerne. On observe aussi d'autres pics de densité plus faible en dehors des passages de cerne. Globalement les fluctuations de macro-densité se superposent assez bien avec les délimitations des cernes et les observations macroscopiques de changement de couleur, même si parfois on note quelques petits décalages.

3.3. MICRO-DENSITÉ

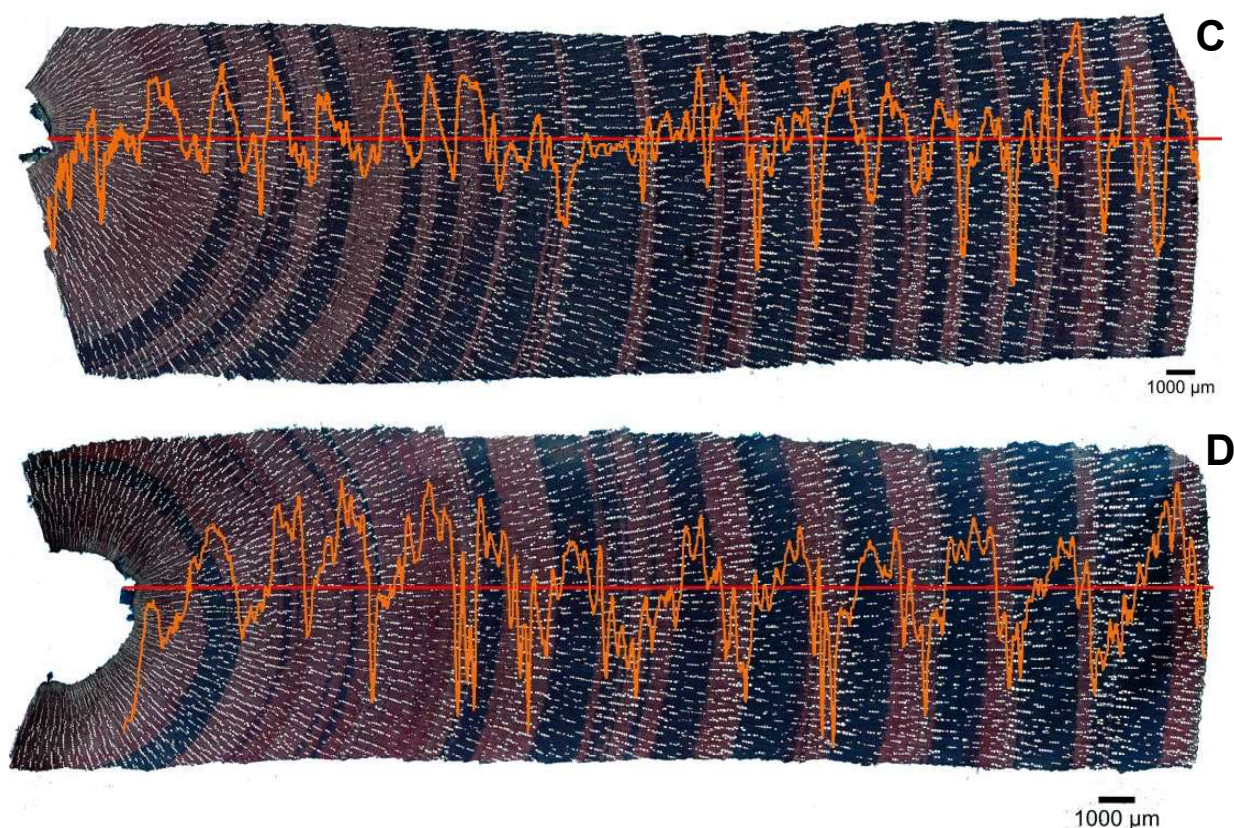


Figure 14 : *C. candelabra* : superposition des courbes de micro-densité le long d'un rayon sur les coupes anatomiques transversales. (C) individu C3, rondelle 37A, 22 cernes de croissance observés, rondelle présente à 1,30 m de hauteur. (D) individu C2, rondelle 24A, 14 cernes de croissance observés, rondelle présente à 1,30 m de hauteur. Source : coupes anatomiques réalisées par la plateforme SilvaTech

Globalement les fluctuations de micro-densité se superposent assez bien avec les délimitations anatomiques des cernes de croissance, même si parfois on remarque quelques petits décalages (figure 14). Les observations de la micro-densité rejoignent bien celles de la macro-densité, avec une augmentation de la densité de la couche G vers le bois « normal ». On note particulièrement bien ici que les pics de baisse de densité concordent généralement avec les bandes de parenchyme tangentiel, mettant en évidence une densité faible en début de cerne et une augmentation progressive de la densité jusqu'en fin de formation du cerne. Ce pattern est plus marqué sur l'extérieur des rondelles.

3.4. PROFIL DE TIGE

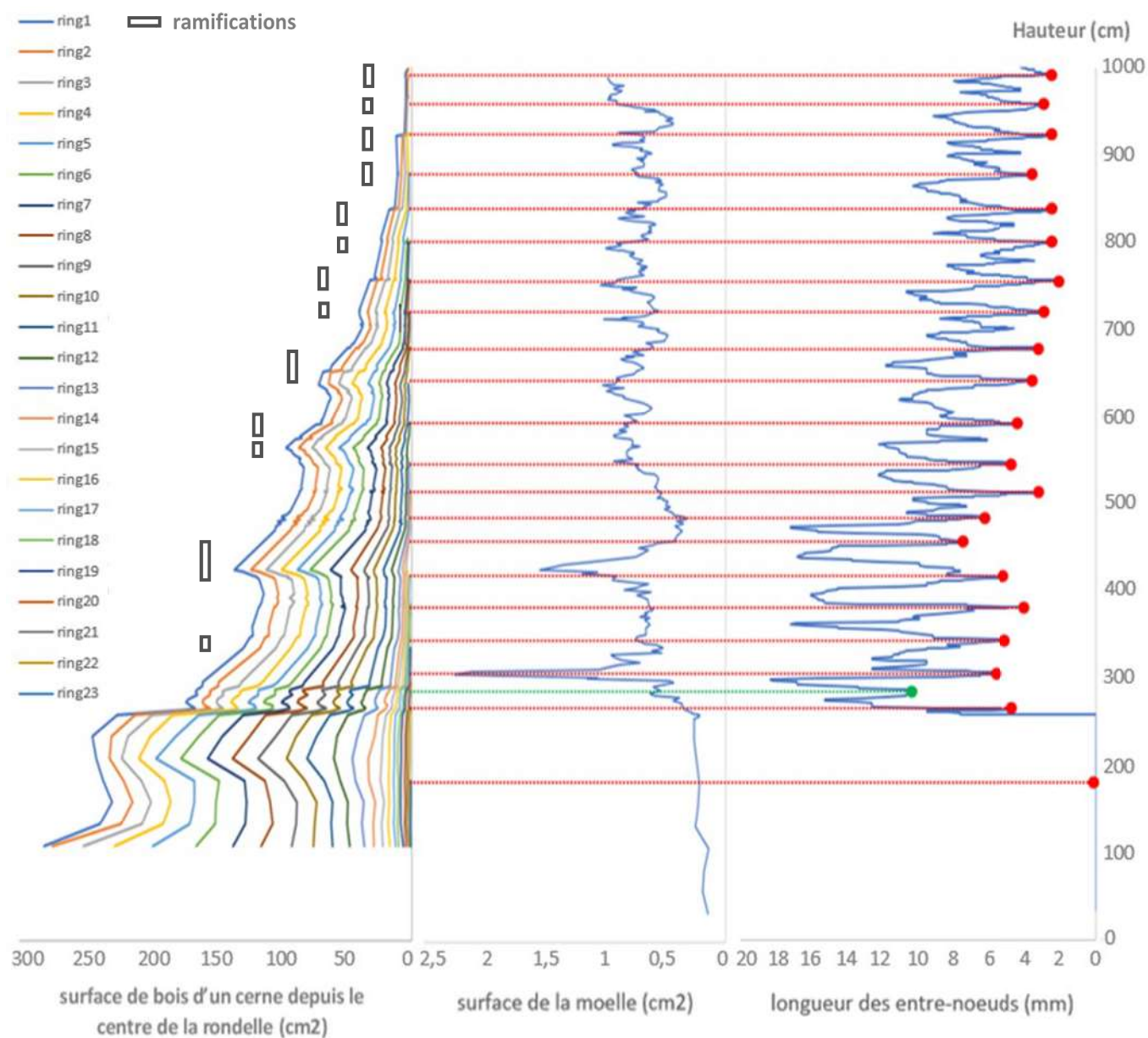


Figure 15 : Profil de tige de l'individu C6 (« ring » = cerne). Graphique de gauche : le premier cerne formé dans la vie de cet arbre se nomme « ring23 » (le plus interne) et le dernier cerne formé s'appelle « ring1 » (le plus externe). Les traits pointillés colorés correspondent aux limites des cerne annuels observés. Les rectangles vides correspondent à une ou plusieurs ramifications : plus le rectangle est grand, plus il représente un nombre élevé de ramifications. Graphique de droite : les traits pointillés rouges correspondent à des cerne annuels et aux entre-nœuds les plus courts. Le trait pointillé vert correspond à un cerne défini comme annuel et à un entre-nœud court intermédiaire. En l'absence de donnée de longueur des entre-nœuds pour le cerne 23, on ne peut exposer nos observations comparatives qu'à partir du cerne 22.

L'ensemble des cerne délimités sur les coupes transversales sont bien continus longitudinalement le long du tronc (figure 15). En comparant les limites des cerne de croissance avec les variations de longueur d'entre-nœuds, on remarque que l'émergence des cerne de croissance se situe à chaque fois au niveau des entre-nœuds les plus courts (entre 1 et 8 mm), excepté pour le cerne 21 (pointillé vert, figure 15). Ce dernier se situe sur des

entre-nœuds courts intermédiaires. Pour les cernes 1, 2 et 3, on remarque un léger décalage entre la position des entre-nœuds courts et les délimitations de cerne.

La courbe de longueur des entre-nœuds présente clairement une fluctuation régulière des allongements, avec l'alternance de séries d'entre-nœuds courts et longs. On note un pattern rythmique avec bien souvent deux allongements des entre-nœuds durant une phase de croissance d'un cerne.

La moelle augmente fortement dans les premières années de croissance de l'arbre, puis ne dépasse pas le seuil de $\approx 1 \text{ cm}^2$ vers ≈ 5 mètres de hauteur. Les étages de branches se situent là où la moelle atteint une taille maximale. La taille de la moelle décroît brusquement sur le tronc juste après la ramification.

4. DISCUSSION

4.1. HYPOTHÈSES SUR LES RELATIONS STRUCTURE-TEMPS DANS L'ARBRE

D'un point de vue morphologique, on observe des fluctuations régulières des longueurs d'entre-nœuds avec l'alternance d'entre-nœuds courts et longs. Cette régularité structurelle est caractéristique de l'alternance entre phases d'élongation et phases de repos propre à la croissance rythmique (Barthélémy et Caraglio, 2007). En effet, la croissance rythmique se manifeste souvent par (i) des séries d'entre-nœuds courts, (ii) la présence d'organes foliaires de taille réduite ou modifiée (p. ex. cataphylles), et/ou (iii) une diminution locale de la taille de la moelle au niveau des arrêts et ralentissements de croissance (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Longuetaud et Caraglio, 2009 ; Buissart *et al.*, 2015). Dans notre cas, les fluctuations de taille de moelle sont assez irrégulières dans la moitié basse de l'arbre. Dans la moitié haute, ces fluctuations deviennent plus rythmiques sans dépasser un seuil maximum d'environ 1 cm². La ramification semble suivre un schéma analogue. Elle est irrégulière sur la première moitié de l'arbre, puis la mise en place d'un ou de plusieurs étages de branches devient presque périodique. Ces observations mettent en évidence deux choses : (i) il n'y a pas de traces claires des arrêts de croissance sur la moelle, et (ii) les fluctuations de la moelle sont essentiellement dues à la ramification et peu aux fluctuations de longueur d'entre-nœuds. Les entre-nœuds courts et la diminution des surfaces foliaires (Guichard, 2020) chez *C. candelabra* sont donc les marqueurs morphologiques d'un ralentissement ou arrêt de croissance. Zalamea *et al.* (2013) l'ont démontré chez *Cecropia sciadophylla* et ont temporellement associé ce ralentissement à la saison sèche, en Guyane française. On ne peut cependant pas statuer entre l'hypothèse d'un arrêt complet de la croissance ou d'un ralentissement de l'allongement. Si l'on fait l'hypothèse que la croissance primaire est annuelle, cela supposerait que l'individu C6 étudié aurait environ une trentaine d'année. En observant les résultats du profil de tige sur les cernes de croissance, cela supposerait également que les cernes chez cet arbre seraient biennaux, c'est-à-dire se formeraient tous les deux ans. Or c'est un phénomène pas ou peu connu et assez improbable. Par contre, l'hypothèse de formation de cernes annuels semble plus cohérente.

Les cernes de croissance observés dans le bois sont continus radialement et longitudinalement. Contrairement à l'affirmation de cernes non distincts ou absents par Ingle et Dadswell (1953), les cernes sont ici anatomiquement distincts chez *C. candelabra*. Ils présentent un schéma régulier débutant toujours par une bande de parenchyme tangentiel avec des cellules légèrement aplaties et des parois fines. On retrouve ensuite du bois composé de fibres à couche G et du bois « normal » composé de fibres lignifiées. La bande de parenchyme est un critère de démarcation des cernes de croissance que l'on retrouve souvent chez les espèces ligneuses hétéroxylées (Alfonso *et al.*, 1989) et chez les espèces tropicales (Mariaux, 2016). L'anatomie du bois de *C. candelabra* ne présente pas de pattern de variation de la taille des vaisseaux au sein d'un cerne. Les cernes affichent au contraire des pores diffus. Les vaisseaux sont distribués majoritairement en bandes radiales courtes et longues (quatre ou plus de vaisseaux adjacents), quelques-uns sont solitaires ou en petits amas.

On observe également des fluctuations très régulières de la macro et micro-densité. La densité augmente au cours du cerne puis chute brutalement au début du cerne suivant. La modification de densité au cours d'un cerne est une observation récurrente chez les arbres produisant des cernes de croissance (Campelo *et al.*, 2019). Plusieurs éléments anatomiques peuvent expliquer les variations de densité au sein d'un cerne : le diamètre et la densité des vaisseaux, l'épaisseur des parois des fibres et le diamètre de leur lumen, la présence de fibres lignifiées ou non et les cellules de parenchyme (Ziemińska *et al.*, 2013 ; Ziemińska *et al.*, 2015 ; Aiso *et al.*, 2016). Les observations de diamètre et de densité des vaisseaux au sein des cernes de croissance chez l'espèce n'ont pas montré de différence très marquée. C'est

probablement la composition chimique et la structure des fibres qui jouent sur les fluctuations de densité. Les variations de densité concordent avec les délimitations par les bandes de parenchyme tangentiel. Les bandes de parenchyme tangentiel semblent être des marqueurs stables de l'arrêt du cambium.

La phénologie cambiale des espèces tropicales est étroitement liée aux variations climatiques saisonnières et surtout aux variations de la pluviométrie (David *et al.*, 2014). La dormance ou le ralentissement cambial est généralement induit par la transition de la saison humide à la saison sèche (Baker *et al.*, 2008 ; Brien *et al.*, 2016 ; Schöngart *et al.*, 2017). La Nouvelle-Calédonie est un territoire marqué par une intersaison très sèche avec des températures basses d'août à novembre (Maitrepierre, 2007). Il est ainsi probable que chronologiquement la bande de parenchyme tangentiel se mette en place à la fin de cette saison sèche. La reprise de l'activité cambiale s'effectuerait alors à l'arrivée des précipitations de la saison chaude, vers le mois de novembre.

On observe en outre que l'initiation des cernes est associée aux entre-nœuds les plus courts. Ces résultats confirment les travaux antérieurs effectués sur d'autres individus de l'espèce (Guichard, 2020). La plante cesse donc de croître à la fois en hauteur et en épaisseur au même moment. Finalement, les résultats montrent que chez cette espèce le cambium et les méristèmes apicaux fonctionnent conjointement, probablement dû à des contraintes imposées par le climat. La formation des cernes de croissance est très certainement annuelle et la croissance primaire est rythmique avec une tendance polycyclique. Le polycyclisme est un phénomène annuel très souvent lié à des facteurs climatiques anormaux (p. ex. sécheresse extrême, chute des températures, photopériode anormale). On peut aussi conclure que contrairement aux affirmations de Veillon (1971), les ramifications ne sont pas des indicateurs de croissance annuelle. Il y a la formation d'étages de branches environ tous les un ou deux cycles de cernes. Il y a donc deux cycles d'allongement de la croissance primaire pour un cycle d'allongement de la croissance secondaire. L'individu C6 analysé aurait donc sous cette hypothèse environ 23 ans.

On observe parfois des irrégularités dans la structure des cernes. D'un point de vue macroscopique, on remarque des dédoublements sectorisés des limites de cerne, ou de fines lignes légèrement foncées entre deux limites de cerne bien nettes. Puis sur les courbes de macro-densité, on peut noter des pics de densité plus faible au centre de cernes de croissance. Ces épisodes sporadiques sont souvent typiques de ralentissement de l'activité cambiale dû à des anomalies climatiques (précipitations irrégulières, sécheresse, froid) (Baker *et al.*, 2008 ; Taugourdeau *et al.*, 2012). On peut donc penser que ces observations sont caractéristiques de la formation de cernes intra-annuels. Ces structures se manifestent à fortiori chez les espèces qui sont génétiquement très sensibles aux stress environnementaux (De Micco *et al.*, 2016 ; Silva *et al.*, 2019). Ces cernes intra-annuels peuvent être de deux catégories : soit infra-annuel c'est-à-dire produit en plus du cerne annuel à cause d'événements climatiques extrêmes, soit supra-annuel c'est-à-dire que le cambium vasculaire répond à des épisodes climatiques qui arrivent sur des intervalles plus grandes qu'une année (épisodes El Niño et La Niña) (Silva *et al.*, 2019). L'archipel calédonien connaît régulièrement des phénomènes ENSO (Cavarero *et al.*, 2012). La représentation du profil de tige révèle qu'à la base de l'arbre, un cerne que nous avons délimité (le cerne 21) est associé à une série d'entre-nœuds courts correspondant manifestement à un arrêt de croissance intra-annuel. Il est donc probable que le comportement polycyclique de la croissance primaire puisse s'accompagner dans certain cas d'un arrêt de croissance intra-annuel. Cet arrêt de croissance est concomitant de la croissance secondaire, aboutissant ainsi à l'expression d'un cerne de croissance. Ces cernes intra-annuels, souvent appelés dans la littérature « faux-cernes », pourraient fausser potentiellement l'estimation de l'âge des individus. On émet donc l'hypothèse de la présence d'un rythme intra-annuel chez *C. candelabra*, dont le climat et la génétique de l'espèce en sont les principales causes. Pour le cerne 21 (« ring21 »), c'est-à-dire la troisième année de vie de l'arbre, on pourrait supposer qu'il est intra-annuel. Cet individu n'aurait donc pas 23 ans en 2020 mais plutôt 22. La cause de sa formation pourrait être due à deux violents cyclones

(Dani et Frank) et à une dépression tropicale forte (Ella) qui ont frappés l'archipel en 1999 (METEO-FRANCE, [s d]), l'année de formation supposée du cerne.

4.2. LE BOIS À COUCHE G : QUELLE INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE ?

Tous les échantillons étudiés de *C. candelabra* présentent des cernes concentriques visibles grâce au retrait d'une couche de bois, après séchage des rondelles à l'air libre. C'est un nouveau type de cerne qui peut être plus ou moins bien discerné selon les secteurs d'étude échantillonnés. Le retrait est un phénomène récurrent dans le bois de tension à couche G, dû notamment à une déformation des microfibrilles de cellulose (Alméras et Clair, 2016).

La couche G se forme dans un bois de tension en réaction à la gravité ou au vent. Elle a surtout été observé chez les angiospermes des milieux tempérés (Roussel et Clair, 2015). Le bois de tension permet le redressement des axes lors de contraintes mécaniques environnementales (Clair *et al.*, 2006) et est en général produit de manière asymétrique le long de la tige (Alméras et Clair, 2016). Dans le cas d'une contrainte au vent, le bois en question est spécialisé et nommé bois de flexion (Badel *et al.*, 2015 ; Telewski, 2016). Les arbres de Nouvelle-Calédonie sont exposés à (i) des tempêtes et cyclones annuels durant la saison chaude, mais également à (ii) des vents dominants (les alizés) constants toute l'année dont la direction (multidirectionnelle ou unidirectionnelle) dépend de la région, et à (iii) des turbulences localisées liées à la topographie (Maitrepierre, 2007). *C. candelabra* est une espèce monocarpique qui vit dans une région cyclonique. L'enjeu majeur est sa survie en résistant notamment à ces vents violents. On s'attend donc à observer chez cet arbre au tronc bien droit, des adaptations biomécaniques. La couche en retrait est probablement le résultat d'une adaptation au vent. Cette espèce produit annuellement du bois de tension composé de fibres à couche G, peu ou non lignifiées, et ce bois semble même être plus précisément du bois de flexion. Ce bois à couche G est une découverte qui n'a encore jamais été observée dans les précédentes études sur l'espèce (Veillon, 1971 ; Read *et al.*, 2006 ; Read *et al.*, 2008).

Cet arbre produit du bois de flexion de manière cyclique pour résister aux sollicitations dans toutes les directions ou selon des vents dominants. De par la régularité de la formation du bois de flexion, cette réponse à l'environnement doit être intégrée au programme génétique de l'espèce. C'est donc un trait adaptatif qui s'exprime en prévention des événements cycloniques et des vents constants. Néanmoins, on relève une variation de l'épaisseur des bandes de fibres à couche G au fur et à mesure de la croissance de l'arbre. La couche G paraît être sensible aux variations climatiques de l'environnement (p. ex. variations des précipitations, influence du phénomène ENSO). La production du bois de flexion semble donc être également un trait d'acclimatation (plasticité phénotypique).

4.3. LES PERSPECTIVES D'ÉTUDES

La présence d'un rythme annuel chez cette espèce néo-calédonienne ouvre la porte à des approches dendrochronologiques (*sensus largo*) et dendroclimatologiques.

Les premiers résultats de cette étude sont observés sous l'hypothèse d'une croissance secondaire annuelle. Pour aller plus loin, il est nécessaire de mettre en place des suivis de croissance primaire et cambiale. Le suivi de la phénologie du cambium peut s'effectuer par micro-carottage au Tréphor (Rossi *et al.*, 2006). Ce sont des méthodes qui demandent cependant du temps. Des travaux en cours sur les plantules donnent de premiers résultats

allant dans le sens des hypothèses de croissance déjà émises (C. Salmon comm. pers., doctorat en cours).

C. candelabra peut être un arbre modèle pour des manipulations en biomécanique. En testant les hypothèses d'adaptation ou de plasticité phénotypique, il permettrait de comprendre les stratégies écologiques des espèces végétales soumises à des contraintes cycloniques fortes.

Une comparaison avec les deux autres espèces (*C. obtusifolia* et *C. neriifolia*) sera essentielle à la compréhension complète du genre *Cerberiopsis*. Une comparaison anatomique succincte entre les trois espèces est déjà disponible en annexes (annexe 2). De plus, la bande de parenchyme tangentiel est un marqueur anatomique saisonnier chez notre espèce d'étude, mais est-ce également le cas chez d'autres essences de l'archipel ?

La confrontation de la croissance primaire et secondaire effectuée lors de cette étude est une démarche originale en analyse rétrospective. Ces observations permettent d'éclaircir des questionnements vis-à-vis de l'adaptation à la monocarpie de l'espèce, d'améliorer les connaissances des plantes de l'archipel (relation entre phénologie, activité cambiale et facteurs climatiques), et de mieux comprendre l'adaptation des arbres de Nouvelle-Calédonie à un environnement contraignant, comme les tempêtes cycloniques. C'est d'autant plus véridique que dans cette zone du Pacifique les cyclones sont annuels, nombreux et souvent très violents. Cette tendance cyclonique tend à se renforcer avec le changement climatique (Cavarero *et al.*, 2012 ; GIEC, 2014). Ainsi à partir des études dendrochronologiques, il y a des enjeux forts d'amélioration des connaissances des espèces tropicales, pour les mettre en valeur, et ainsi améliorer leur protection et résilience future. C'est dans un contexte inévitable de changement climatique, que ces études s'inscrivent dans un objectif crucial de conservation des forêts tropicales.

5. CONCLUSION

L'approche intégrative développée ici, en couplant l'étude des processus de croissance primaire et secondaire et de ramification, nous amène à une compréhension fine des modalités de développement de l'espèce *Cerberiopsis candelabra*, et de sa phénologie au regard des conditions environnementales (surtout climatiques) imposées par l'habitat.

Nous avons distinctement observé les cernes de croissance chez l'espèce grâce à un changement de structure anatomique. L'analyse des régularités structurelles nous a permis de poser des hypothèses fortes sur : (i) l'annualité des cernes de croissance, ainsi la formation d'un cycle d'allongement de la croissance secondaire par an, (ii) la présence irrégulière de cernes intra-annuels, (iii) la formation de plusieurs cycles d'allongement de la croissance primaire par an, (iv) le fonctionnement conjoint du cambium et des méristèmes apicaux, v) l'influence de phénomènes climatiques anormaux sur l'activité cambiale et la croissance de l'arbre, et vi) l'influence de l'intensité et de la direction du vent sur la formation de bois de tension. L'hypothèse phénologique majeure est la mise en place des cernes de croissance au mois de novembre après la saison sèche, et du bois de tension pendant la saison humide durant laquelle frappent les cyclones.

Pour confirmer les hypothèses de cette étude, il faudrait réitérer les mesures sur un plus grand nombre d'individus. Les régularités structurelles observées font de *C. candelabra* un modèle d'étude judicieux pour des approches en dendrochronologie et dendroclimatologie. En tant qu'espèce pionnière de forêts secondaires, son analyse morpho-anatomique peut permettre de mieux comprendre la dynamique des écosystèmes auxquels elle appartient, de reconstruire l'historique des variations du climat des sites d'étude, et enfin de révéler des perturbations environnementales (p. ex. feux, cyclones, inondations...) sur des terrains fragiles d'importance écologique (Baker *et al.*, 2008 ; Pouteau et Birnbaum, 2016 ; Ibanez *et al.*, 2019).

6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aiso H., Ishiguri F., Toyoizumi T., Ohshima J., Iizuka K., Priadi D., et Yokota S. 2016. Anatomical, chemical, and physical characteristics of tension wood in two tropical fast-growing species, *Falcataria moluccana* and *Acacia auriculiformis*. *Tropics*, 25(1), p. 33-41. DOI : 10.3759/tropics.25.33
- Alfonso V.A., Paulo S., Baas P., Carlquist S., Chimelo J.P., Paulo S., Coradin V.T.R., Détienne P., Gasson P.E., Grosser D., Ilic J., Kuroda K., Miller R.B., Ogata K., et Richter H.G. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification with an Appendix on non-anatomical information. *IAWA Bulletin*, 10(3), p. 219-332.
- Alméras T. et Clair B. 2016. Critical review on the mechanisms of maturation stress generation in trees. *Journal of The Royal Society Interface*, 13(122), p. 1-19. DOI : 10.1098/rsif.2016.0550
- Badel E., Ewers F.W., Cochard H., et Telewski F.W. 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: impact of the thigmomorphogenetic process. *Frontiers in Plant Science*, 6. DOI : 10.3389/fpls.2015.00266
- Baker P.J., Palmer J.G., et D'Arrigo R. 2008. The dendrochronology of *Callitris intratropica* in northern Australia: annual ring structure, chronology development and climate correlations. *Australian Journal of Botany*, 56(4), p. 311-320. DOI : 10.1071/BT08040
- Barthélémy D. et Caraglio Y. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3), p. 375-407. DOI : 10.1093/aob/mcl260
- Brienen R.J., Schöngart J., et Zuidema P.A. 2016. Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. Dans : *Tropical tree physiology*. Springer, p. 439-461.
- Buissart F., Caraglio Y., Borianne P., Guérout M., Le Bec J., Pailler F., Vennetier M., Zilliox C., et Sabatier S.-A. 2015. Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Trees*, 29(6), p. 1827-1836. DOI : 10.1007/s00468-015-1264-6
- Burd M., Read J., Sanson G.D., et Jaffré T. 2006. Age-size plasticity for reproduction in monocarpic plants. *Ecology*, 87(11), p. 2755-2764. DOI : 10.1890/0012-9658(2006)87[2755:APFRIM]2.0.CO;2
- Campelo F., Mayer K., et Grabner M. 2019. xRing—An R package to identify and measure tree-ring features using X-ray microdensity profiles. *Dendrochronologia*, 53, p. 17-21. DOI : 10.1016/j.dendro.2018.11.002
- Cavarero V., Peltier A., Aubail X., Leroy A., Dubuisson B., Jourdain S., Ganachaud A., Gibelin A.-L., Lefèvre J., Menkes C., et Lengaigne M. 2012. Les évolutions passées et futures du climat de la Nouvelle-Calédonie. *La Météorologie*, 8(77), p. 13-21. DOI : 10.4267/2042/47371
- CIRAD. 1992. *Bois des DOM-TOM Tome 3 Nouvelle Calédonie*. Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)-Forêt, 188 p.
- Clair B., Ruelle J., Beauchêne J., Prévost M.F., et Fournier M. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. *IAWA Journal*, 27(3), p. 329-338.
- David C. 2017. Domanialité publique maritime et usages coutumiers en Nouvelle-Calédonie. Les 30 ans de la loi littoral. , p. 1-13. DOI : hal-02116999

David E.T., Chhin S., et Skole D. 2014. Dendrochronological Potential and Productivity of Tropical Tree Species in Western Kenya. *Tree-Ring Research*, 70(2), p. 119-135. DOI : 10.3959/1536-1098-70.2.119

Davies P.J. et Gan S. 2012. Towards an integrated view of monocarpic plant senescence. *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(4), p. 467-478. DOI : 10.1134/S102144371204005X

De Micco V., Campelo F., De Luis M., Bräuning A., Grabner M., Battipaglia G., et Cherubini P. 2016. Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, When, Where, and Why? *IAWA Journal*, 37(2), p. 232-259. DOI : 10.1163/22941932-20160132

Endemia.nc. [s d]. *Cerberiopsis Vieill. ex Pancher & Sebert*. Disponible sur : <https://endemia.nc/flore/fiche260> (Consulté le 2 mars 2021).

Foster R.B. 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. *Nature*, 268(5621), p. 624-626. DOI : 10.1038/268624a0

GIEC. 2014. *Changements climatiques 2014 : rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]*. Genève, Suisse : GIEC, 161 p.

Guichard C. 2020. *Analyse rétrospective du développement architectural de Cerberiopsis candelabrum (Apocynaceae) en Nlle-Calédonie : Identification de marqueurs morpho-anatomiques associés à la phénologie des processus de croissance et de ramification*. Nouméa : IRD de Nouvelle-Calédonie, 44 p.

Hoff M. 1982. La végétation de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin de l'association philomatique d'Alsace et de Lorraine*, 19, p. 71-85.

Ibanez T., Birnbaum P., Gâteblé G., Hequet V., Isnard S., Munzinger J., Pillon Y., Pouteau R., Vandrot H., et Jaffré T. 2019. Twenty years after Jaffré et al. (1998), is the system of protected areas now adequate in New Caledonia? *Biodiversity and Conservation*, 28(1), p. 245-254. DOI : 10.1007/s10531-018-1659-y

Ingle H.D. et Dadswell H.E. 1953. The anatomy of the timbers of the south-west Pacific area. II. Apocynaceae and Annonaceae. *Australian Journal of Botany*, 1(1), p. 1-26.

Isnard S., L'huillier L., Rigault F., et Jaffré T. 2016. How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot? *Plant and Soil*, 403(1-2), p. 53-76. DOI : 10.1007/s11104-016-2910-5

Jaffré T., Rigault F., et Munzinger J. 2012. La végétation. Dans : *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*. Marseille-Nouméa : IRD-Congrès de la Nouvelle-Calédonie, p. 77-80.

Kitajima K. et Augspurger C.K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology*, 70(4), p. 1102-1114. DOI : 10.2307/1941379

Leith H. 1974. *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer Science & Business Media

Longuetaud F. et Caraglio Y. 2009. Pith: a marker of primary growth in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees*, 23(2), p. 325-334. DOI : 10.1007/s00468-008-0280-1

Loubry D. 1994. Phenology of deciduous trees in a French-Guianan forest (5 Degrees Latitude North) - Case of a determinism with endogenous and exogenous components. *Canadian Journal of Botany*, 72, p. 1843-1857.

Maitrepierre L. 2007. *Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie*. Disponible sur : <http://www.meteo.nc/en-savoir-plus/comprendre-la-meteo/publications/atlas-climatique-de-la-nouvelle-caledonie-sommaire> (Consulté le 28 mars 2021).

Mangenet T. 2013. *Approche rétrospective des cycles phénologiques chez quelques espèces guyanaise. Vers une nouvelle branche de la dendrochronologie ?* Montpellier 2-Sciences et techniques du Languedoc, 199 p.

Mariaux A. 2016. Nature and periodicity of growth rings in African timber: can they be used to determine the age of trees? *Bois et forêts des tropiques*, 327(1), p. 57-82.

METEO-FRANCE. [s d]. *Météo Nouvelle-Calédonie - Climatologie des cyclones*. Disponible sur : <http://www.meteo.nc/nouvelle-caledonie/cyclone/climatologie-des-cyclones> (Consulté le 27 juin 2021).

Morat P., Jaffré T., Tronchet F., Munzinger J., Pillon Y., Veillon J.-M., Chalopin M., Birnbaum P., Rigault F., Dagostini G., Tinel J., et Lowry P.P. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 34(2), p. 179-221. DOI : 10.5252/a2012n2a1

Mothe F., Duchanois G., Zannier B., et Leban J.-M. 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l'Inra-ERQB (programme Cerd). *Annales des Sciences Forestières*, 55(3), p. 301-313. DOI : 10.1051/forest:19980303

Munné-Bosch S. 2008. Do perennials really senesce? *Trends in Plant Science*, 13(5), p. 216-220. DOI : 10.1016/j.tplants.2008.02.002

Munzinger J., Morat P., Jaffré T., Gâteblé G., Pillon Y., Rouhan G., Bruy D., Veillon J.M., et Chalopin M. 2021. *FLORICAL: Checklist of the vascular indigenous flora of New Caledonia*. Disponible sur : <http://publish.plantnet-project.org/project/florical> (Consulté le 15 avril 2021).

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., et Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), p. 853-858. DOI : 10.1038/35002501

Nicolini E., Beauchêne J., de la Vallée B.L., Ruelle J., Mangenet T., et Heuret P. 2012. Dating branch growth units in a tropical tree using morphological and anatomical markers: the case of *Parkia velutina* Benoist (Mimosoïdeae). *Annals of Forest Science*, 69(5), p. 543-555. DOI : 10.1007/s13595-011-0172-1

Pillon Y., Jaffré T., Birnbaum P., Bruy D., Cluzel D., Ducouso M., Fogliani B., Ibanez T., Jourdan H., Lagarde L., Léopold A., Munzinger J., Pouteau R., Read J., et Isnard S. 2020. Infertile landscapes on an old oceanic island: the biodiversity hotspot of New Caledonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20, p. 1-25. DOI : <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa146>

Pillon Y., Munzinger J., Amir H., Hopkins H.C.F., et Chase M.W. 2009. Reticulate evolution on a mosaic of soils: diversification of the New Caledonian endemic genus *Codia* (Cunoniaceae). *Molecular Ecology*, 18(10), p. 2263-2275. DOI : 10.1111/j.1365-294X.2009.04178.x

Poorter L., Zuidema P.A., Pena-Claros M., et Boot R.G.A. 2005. A monocarpic tree species in a polycarpic world: how can *Tachigali vasquezii* maintain itself so successfully in a tropical rain forest community? *Journal of Ecology*, 93(2), p. 268-278. DOI : 10.1111/j.1365-2745.2005.00958.x

Pouteau R. et Birnbaum P. 2016. Island biodiversity hotspots are getting hotter: vulnerability of tree species to climate change in New Caledonia. *Biological Conservation*, 201, p. 111-119. DOI : 10.1016/j.biocon.2016.06.031

Rathgeber C.B.K., Cuny H.E., et Fonti P. 2016. Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course. *Frontiers in Plant Science*, 7. DOI : 10.3389/fpls.2016.00734

Read J., Sanson G.D., Burd M., Allen K., Hua Q., Kerr S., Isnard S., McCoy S., et Carrasco M. 2021. Population age structures, persistence and flowering cues in *Cerberiopsis candelabra*

- (Apocynaceae), a long-lived monocarpic rain-forest tree in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, , p. 1-13. DOI : 10.1017/S0266467421000389
- Read J., Sanson G.D., Burd M., et Jaffré T. 2008. Mass flowering and parental death in the regeneration of *Cerberiopsis candelabra* (Apocynaceae), a long-lived monocarpic tree in New Caledonia. *American Journal of Botany*, 95(5), p. 558-567. DOI : 10.3732/ajb.2007194
- Read J., Sanson G.D., Jaffré T., et Burd M. 2006. Does tree size influence timing of flowering in *Cerberiopsis candelabra* (Apocynaceae), a long-lived monocarpic rain-forest tree? *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), p. 621-629. DOI : 10.1017/S0266467406003464
- Rossi S., Anfodillo T., et Menardi R. 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IWA Journal*, 27(1), p. 89-97. DOI : 10.1163/22941932-90000139
- Roussel J.-R. et Clair B. 2015. Evidence of the late lignification of the G-layer in *Simarouba* tension wood, to assist understanding how non-G-layer species produce tensile stress. *Tree Physiology*, 35(12), p. 1366-1377. DOI : 10.1093/treephys/tpv082
- Schöngart J., Bräuning A., Barbosa A.C.M.C., Lisi C.S., et de Oliveira J.M. 2017. Dendroecological studies in the neotropics: history, status and future challenges. Dans : *Dendroecology*. Springer, p. 35-73.
- Schweingruber F.H. 2012. *Tree rings: basics and applications of dendrochronology*. Springer Science & Business Media
- Silva M. dos S., Funch L.S., et Silva L.B. da. 2019. The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. *Biological Reviews*, , p. 1-18. DOI : 10.1111/brv.12495
- Simmonds N.W. 1980. Monocarpy, Calendars and Flowering Cycles in Angiosperms. *Kew Bulletin*, 35(2), p. 235-245. DOI : 10.2307/4114566
- Taugourdeau O., Dautat J., Griffon S., Sabatier S., Caraglio Y., et Barthélémy D. 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability. *Annals of Forest Science*, 69(6), p. 713-721. DOI : 10.1007/s13595-012-0188-1
- Telewski F.W. 2016. Flexure Wood: Mechanical Stress Induced Secondary Xylem Formation. Dans : *Secondary Xylem Biology: Origins, Functions, and Applications*. Academic Press, p. 73-91.
- Veillon J.M. 1971. Une Apocynacée monocarpique de Nouvelle-Calédonie *Cerberiopsis candelabrum* Vieill. *Adansonia*, 11(4), p. 625-639.
- Vincent L., Pierre G., Michel S., Robert N., et Masson-Delmotte V. 2007. Tree-rings and the climate of New Caledonia (SW Pacific). Preliminary results from Araucariaceae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(3-4), p. 477-489. DOI : 10.1016/j.palaeo.2007.06.019
- Zalamea P.-C., Sarmiento C., Stevenson P.R., Rodríguez M., Nicolini E., et Heuret P. 2013. Effect of rainfall seasonality on the growth of *Cecropia sciadophylla*: intra-annual variation in leaf production and node length. *Journal of Tropical Ecology*, 29(4), p. 361-365. DOI : 10.1017/S0266467413000394
- Zalamea P.-C., Stevenson P.R., Madriñán S., Aubert P.-M., et Heuret P. 2008. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal of Botany*, 95(3), p. 263-271. DOI : 10.3732/ajb.95.3.263

Ziemińska K., Butler D.W., Gleason S.M., Wright I.J., et Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, 5. DOI : 10.1093/aobpla/plt046

Ziemińska K., Westoby M., et Wright I.J. 2015. Broad Anatomical Variation within a Narrow Wood Density Range—A Study of Twig Wood across 69 Australian Angiosperms. *PLOS ONE*, 10(4), p. e0124892. DOI : 10.1371/journal.pone.0124892

7. TABLE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 : DONNEES DE COLLECTE DES CINQ INDIVIDUS DE <i>C. CANDELABRA</i> ANALYSES.	- 10 -
--	--------

8. TABLE DES FIGURES

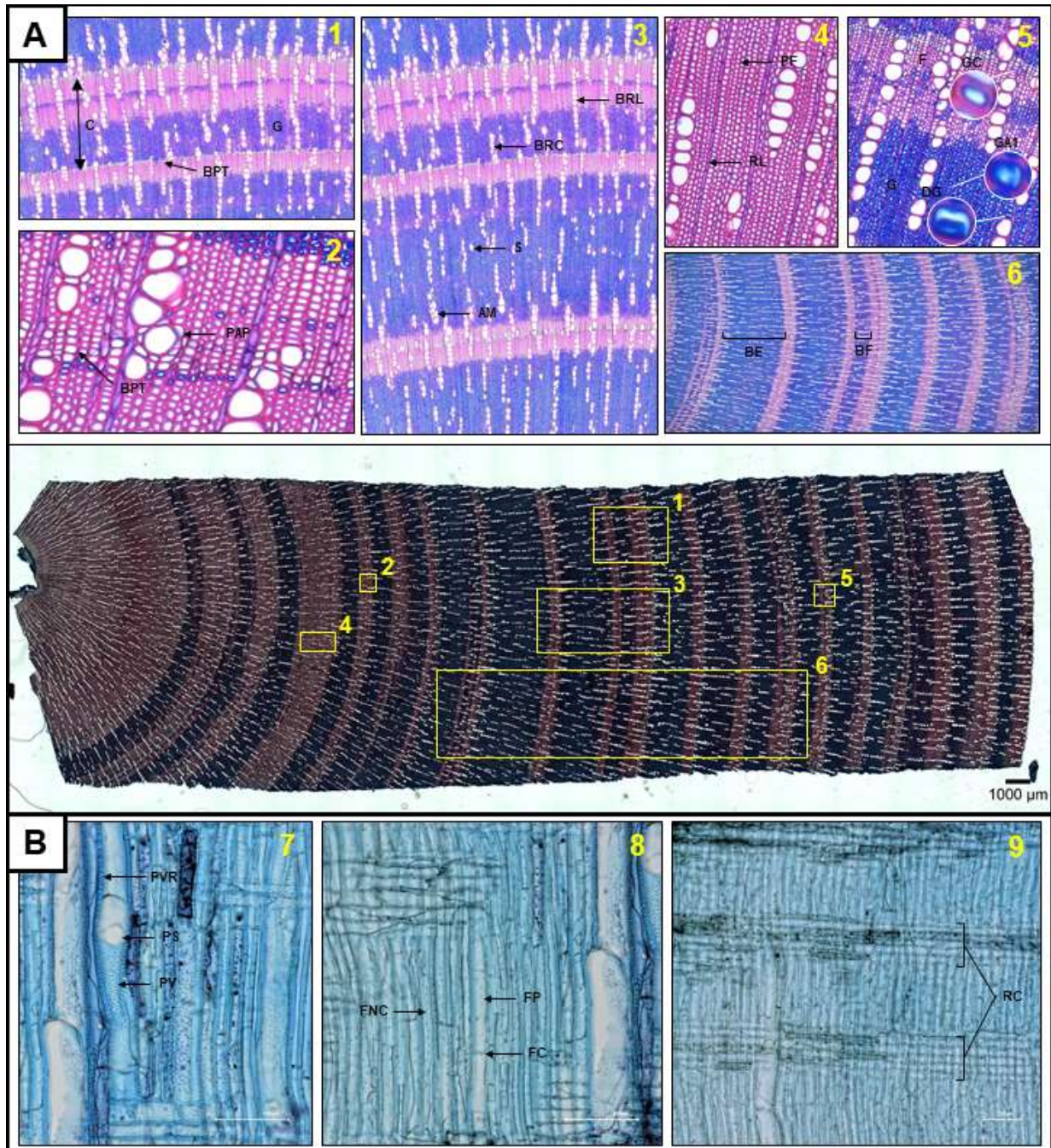
FIGURE 1 : MOYENNE ANNUELLE DES CUMULS PLUVIOMETRIQUES EN NOUVELLE-CALEDONIE SUR LA PERIODE 1981-2010	- 9 -
FIGURE 2 : <i>C. CANDELABRA</i> - INDIVIDU C6, REGION DU MONT-DORE	- 11 -
FIGURE 3 : <i>C. CANDELABRA</i> - INDIVIDU C1, C2, C3 ET C5, REGION DU MONT-DORE ET THIO ..	- 11 -
FIGURE 4 : POINTS GPS DES INDIVIDUS DE <i>C. CANDELABRA</i> ANALYSES.....	- 12 -
FIGURE 5 : RONDELLES FRAICHEMENT EXTRAITES DE L'INDIVIDU C6	- 14 -
FIGURE 6 : COMPTAGE ET DELIMITATION SUR ADOBE PHOTOSHOP DE LA MOELLE ET DES CERNES DE LA RONDELLE 318	- 14 -
FIGURE 7 : ACQUISITION SUR IMAGEJ DE LA MACRO-DENSITE SUR DES RONDELLES DE L'INDIVIDU C6	- 17 -
FIGURE 8 : INDIVIDU C3, RONDELLE 26 : OBSERVATION MACROSCOPIQUE DU PHENOMENE DE RETRAIT ET DISTINCTION D'UN CERNE DE CROISSANCE	- 18 -
FIGURE 9 : INDIVIDU C6, RONDELLE 318 : DISTINCTION NETTE DES CERNES DE CROISSANCE EN VUE MACROSCOPIQUE SUR BOIS SEC	- 18 -
FIGURE 10 : INDIVIDU C3, RONDELLE 37B : COUPE ANATOMIQUE TRANSVERSALE	- 19 -
FIGURE 11 : INDIVIDU C3, RONDELLE 37A (COUPE TRANSVERSALE, GROSSISSEMENT X50) : DELIMITATION D'UN CERNE DE CROISSANCE PAR UNE BANDE DE PARENCHYME TANGENTIEL (BPT).....	- 20 -
FIGURE 12 : INDIVIDU C3, RONDELLE 37A (COUPE TRANSVERSALE, GROSSISSEMENT X300) : APLATISSEMENT DES CELLULES DE PARENCHYME AU NIVEAU DES BANDES DE PARENCHYME TANGENTIEL, AVEC DES PAROIS CELLULAIRES FINES.....	- 21 -
FIGURE 13 : INDIVIDU C6 : DELIMITATION DES CERNES DE CROISSANCE ET SUPERPOSITION DES COURBES DE MACRO-DENSITE LE LONG D'UN RAYON	- 22 -
FIGURE 14 : INDIVIDU C3 ET C2 : SUPERPOSITION DES COURBES DE MICRO-DENSITE LE LONG D'UN RAYON SUR LES COUPES ANATOMIQUES TRANSVERSALES	- 23 -
FIGURE 15 : PROFIL DE TIGE DE L'INDIVIDU C6	- 24 -

9. TABLE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : PLANCHE ANATOMIQUE DE <i>CERBERIOPSIS CANDELABRA</i>	- 38 -
ANNEXE 2 : ANATOMIE DE <i>CERBERIOPSIS CANDELABRA</i>	- 39 -
ANNEXE 3 : PROTOCOLES DES COUPES ANATOMIQUES	- 69 -
ANNEXE 4 : CLIMAT DE NOUVELLE-CALEDONIE	- 70 -

10. ANNEXES

ANNEXE 1 : Planche anatomique de *Cerberiopsis candelabra*



A - Coupes anatomiques transversales de *Cerberiopsis candelabra* (individu C3, rondelle 37A). (1) grossissement x50 : délimitation d'un cerne de croissance (C) par une bande de parenchyme tangentiel (BPT) suivie d'une bande de fibres à couche gélatineuse (ou couche G) colorée en bleu. On remarque ici également une fine couche G dans le cerne de croissance. Cette bande n'est pas caractéristique d'une délimitation annuelle de cerne de croissance car n'est pas accompagnée d'une bande de parenchyme tangentiel. Elle serait plutôt représentative d'un événement intra-annuel. Les couches G sont représentatives d'un bois de tension. (2) x400 : il y a présence de parenchyme axial paratrachéal (PAP) peu abondant associé aux vaisseaux et de parenchyme axial en bande étroite majoritairement apotrachéal (BPT). (3) x50 : bois à pores diffus où les vaisseaux ont tous plus ou moins le même diamètre au sein d'un cerne de croissance. Les vaisseaux sont distribués majoritairement en bandes radiales courtes (BRC) et longues (BRL) (4 ou plus de vaisseaux adjacents), 6 à 9% sont solitaires (S) et quelques-uns sont en petits amas (AM). (4) x400 : fibres à parois épaissies (PF). Les parenchymes de rayons (=rayons ligneux) sont unisériés (RL). (5) x300 : bois de tension composé de fibres avec couche G (cellulosique) (G) et bois « normal » avec des fibres lignifiées (coloré en rose-rouge) (F). Les fibres avec couche G sont de différents types (Ghislain et Clair, 2017). Nous observons ici des fibres de bois de tension avec couche G de type C (GC) avec une diminution progressive de la lignine et de type A1 (GA1) non lignifiée. On remarque également le détachement de la couche G par rapport à la couche S2 de la paroi secondaire (DG). (6) x20 : alternance de bois de tension et de bois « normal ». On note des variations périodiques de l'épaisseur des bandes de bois de tension. Elles sont fines (BF) ou épaisses (BE) et périodiques.

B - Coupes anatomiques radiales de *Cerberiopsis candelabra* (individu C6, rondelle 147), barre d'échelle = 100 µm. (7) perforation simple des vaisseaux (PS). Ponctuations alternes entre les éléments de vaisseau (PV). Ponctuations distinctes et uniformes entre un élément de vaisseau et une cellule de rayon (PVR). (8) fibres avec des ponctuations distinctes (FP). Il y a présence de fibres cloisonnées (FC) et non cloisonnées (FNC). (9) toutes les cellules de rayon sont couchées (RC).

ANNEXE 2 : Anatomie de *Cerberiopsis candelabra*

D'après la liste de caractéristiques de l'IAWA pour les bois hétéroxylés – « harwood » (Alfonso *et al.*, 1989).

1) DESCRIPTION DES CARACTÈRES ANATOMIQUES

Nous prenons les individus C3 et C6³ comme références pour la majorité des illustrations anatomiques des caractéristiques décrites dans ce document. En effet, ce sont les deux individus dont nous avons les coupes anatomiques les plus complètes et précises. Ce sont également les individus les plus âgés. Les coupes anatomiques transversales ont été prises par la plateforme SilvaTech de Nancy et les coupes radiales et tangentiels ont été faites à l'UMR AMAP de Montpellier.

CERNES DE CROISSANCE :

1. Limite distincte des cernes de croissance (« growth ring boundaries distinct »)

On observe distinctivement des limites de cerne au niveau macroscopique (figure 16).



Figure 16 : Limites de cerne de croissance au niveau macroscopique. (À gauche) Individu C6, rondelle 318 : observation des cernes de croissance avec M : moelle, C1 : cerne 1, C2 : cerne 2, C3 : cerne 3 et C4 : cerne 4. On observe quatre cernes distincts sur la rondelle de bois. (À droite) Individu C3, rondelle 26 : observation du phénomène de retrait de la couche gélatineuse (bois de tension) par rapport à la couche de bois « normal », avec r : retrait de la couche gélatineuse (ou couche G) et c : distinction d'un cerne de croissance.

³ Pour la réalisation de cette description anatomique, cinq individus de *Cerberiopsis candelabra* ont été analysés : C1, C2, C3, C5 et C6. Les rondelles de bois utilisées pour chaque individu ont toutes été prélevées à environ 1,30 m de hauteur, sauf pour l'individu C6 dont la rondelle 147 a été prélevée à 5,96 m de hauteur.

Au niveau microscopique, on n'observe pas de changement abrupte de structure, c'est-à-dire pas de changement du diamètre des fibres, ni d'épaisseur de leur paroi. Néanmoins, on remarque la présence de bandes tangentielles de parenchyme axial apotrachéal disposées plus ou moins régulièrement qui semble délimiter les cernes de croissance. Ce parenchyme ne semble pas être marginal car il n'est pas distribué de manière parfaitement régulière et il n'est pas associé à des changements abrupts de structure. Il y a ensuite la présence d'une couche G typique d'un bois de tension (colorée ici en bleue par la coloration au bleu alcian), présente de manière assez périodique, et enfin une couche de bois « normal » avec des fibres sans couche G (colorée ici en rose par la coloration à la safranine). Le bleu alcian colore en bleu la cellulose et la safranine colore en rose-rouge la lignine. La présence régulière des bandes de parenchyme tangentiel peut donc être définie comme un autre critère : « autres types de limites de cerne de croissance » (figure 17).

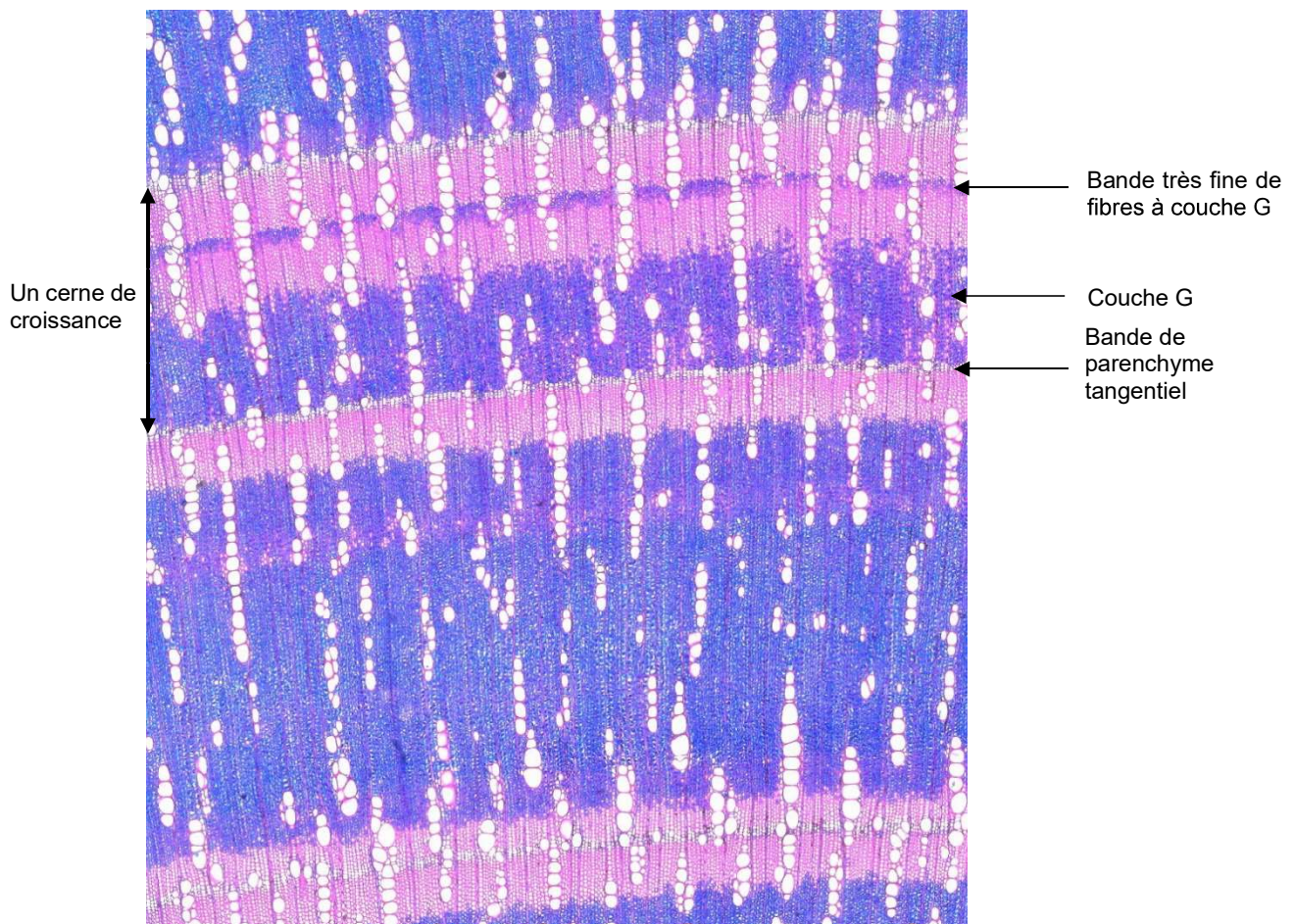


Figure 17 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, grossissement x50) : délimitation d'un cerne de croissance par une bande de parenchyme tangentiel suivie d'une bande de fibres à couche G et d'une bande de fibres sans couche G. On remarque ici également une fine bande de fibres à couche G dans le cerne de croissance, sans être accompagnée d'une bande de parenchyme tangentiel.

Ensuite, on remarque qu'au centre des rondelles, au plus proche de la moelle (environ les trois premiers cerne de croissance), il y a peu ou pas du tout de couche G. On note également que les bandes de parenchyme tangentiel s'accompagnent le plus souvent en amont d'une légère augmentation de la lignification des fibres (visualisé par une augmentation progressive de la coloration de rose en rose foncé) et sont généralement présentes juste avant chaque couche G (figure 18).

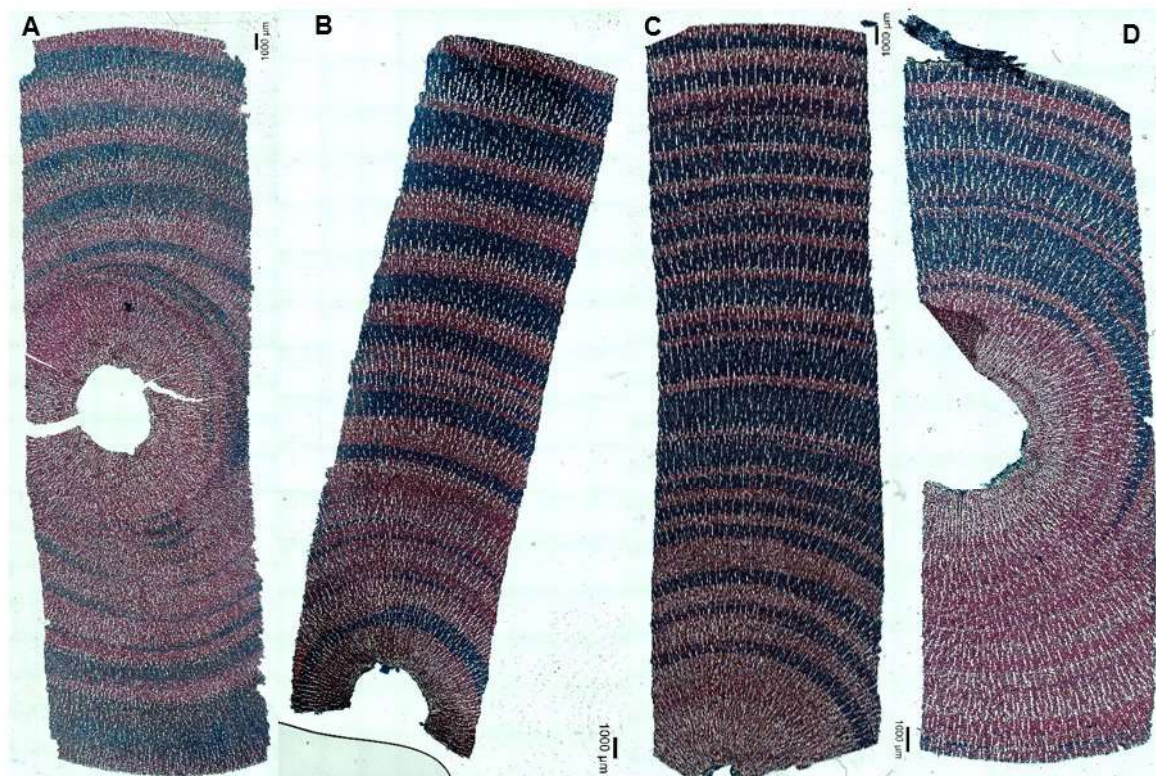
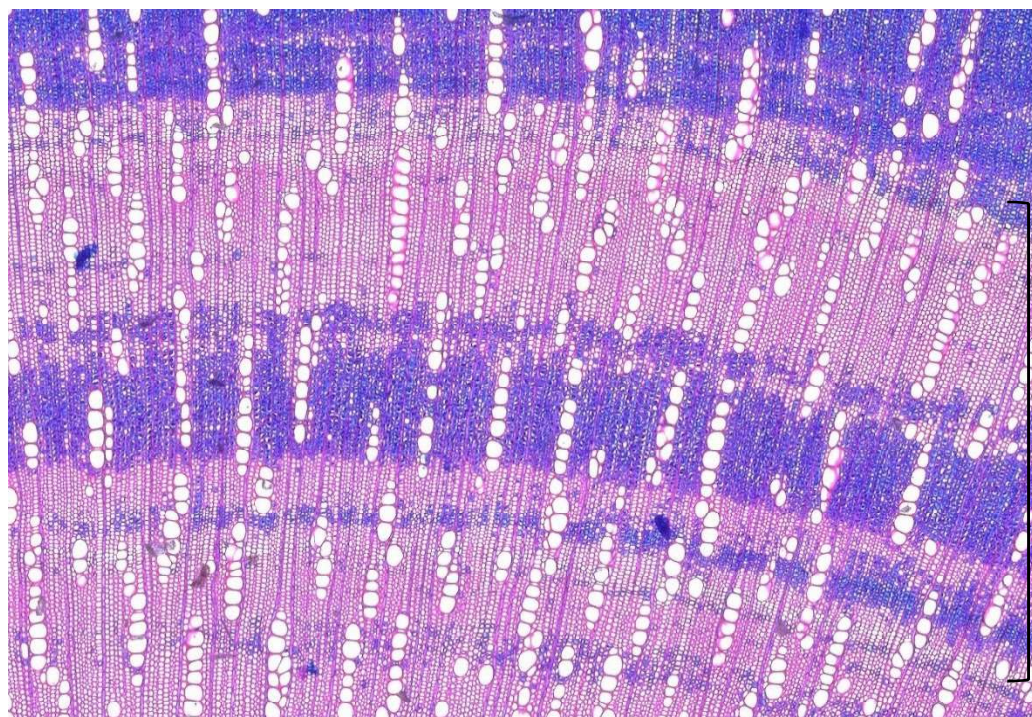


Figure 18 : Coupes transversales des rondelles à 1,30 m chez plusieurs individus montrant la présence régulière et parfois très localisée de bandes de fibres à couche G. Elles sont généralement accompagnées en amont de bande de parenchyme tangentiel. (A) Individu C1, rondelle 37 : on observe environ 9 bandes de parenchyme tangentiel délimitant donc 10 cerne de croissance. Ces bandes de parenchyme sont moins marquées et difficilement identifiables proche de la moelle. Les couches G sont régulières, mais très peu présentes vers le centre de la rondelle. (B) Individu C2, rondelle 24A : on observe environ 12 bandes de parenchyme tangentiel bien marquées, délimitant 13 cerne de croissance. (C) Individu C3, rondelle 37A : on observe environ 21 bandes de parenchyme tangentiel délimitant 22 cerne de croissance. Les bandes de parenchyme sont régulières et plus marquées vers l'extérieur de la rondelle que proche de la moelle. De plus, il n'y a pas de couche G sur les premiers cerne internes de la rondelle. (D) Individu C5, rondelle D : on observe environ 9 bandes de parenchyme tangentiel délimitant 10 cerne de croissance. Les bandes de parenchyme sont bien délimitées et visibles sur toute la rondelle. Les couches G ne sont pas uniformément réparties sur toute la périphérie de la rondelle.

VAISSEAUX :

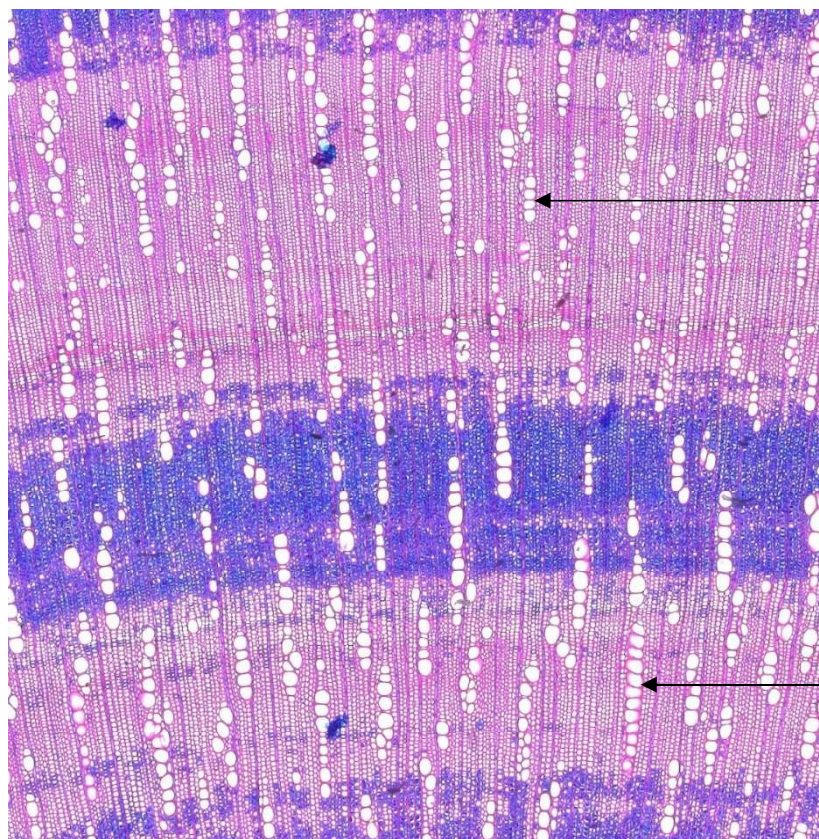
POROSITÉ : 5. Bois à pores diffus (« wood diffuse-porous ») : bois dans lequel les vaisseaux ont plus ou moins le même diamètre dans tout le cerne de croissance (figure 19).



Cerne de croissance
où les vaisseaux ont
tous plus ou moins le
même diamètre

Figure 19 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x50) : vaisseaux de même diamètre dans un cerne de croissance.

AGENCEMENT DES VAISSEaux : 7. Vaisseaux dans une disposition radiale (« vessels in diagonal and/or radial pattern ») : les vaisseaux sont distribués en bandes radiales longues et courtes (figure 20).



Vaisseaux distribués en
bandes radiales courtes

Vaisseaux distribués en
bandes radiales longues

Figure 20 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x50) : vaisseaux distribués en bandes radiales de différentes tailles.

REGROUPEMENT DES VAISSEAUX : 10. Vaisseaux regroupés majoritairement de manière radiale (« vessels in radial multiples of 4 or more common ») : la plupart du temps les vaisseaux sont dans une disposition radiale de 4 ou plus de vaisseaux adjacents. On observe ainsi des vaisseaux pour une partie solitaire (entre 6% et 9% de vaisseaux solitaires), une partie disposée radialement de 4 ou plus de vaisseaux adjacents et de très petits amas de vaisseaux (figure 21).

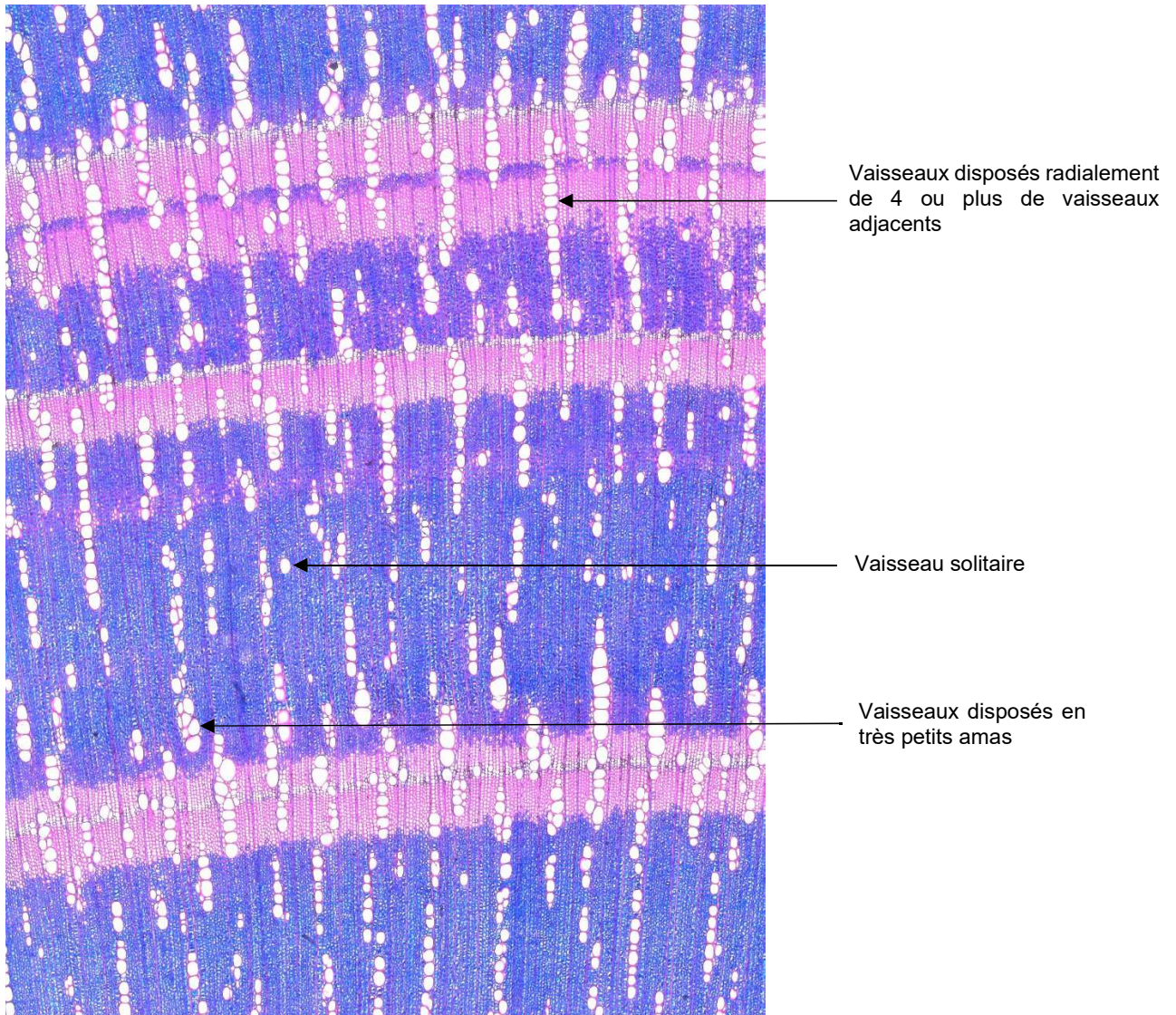


Figure 21 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x50) : trois types de groupements de vaisseaux : disposés radialement de 4 ou plus de vaisseaux adjacents, solitaires et disposés en petits amas.

PROFIL DES VAISSEAUX SOLITAIRES : les vaisseaux solitaires sont de formes arrondies, circulaires à ovales (figure 22).

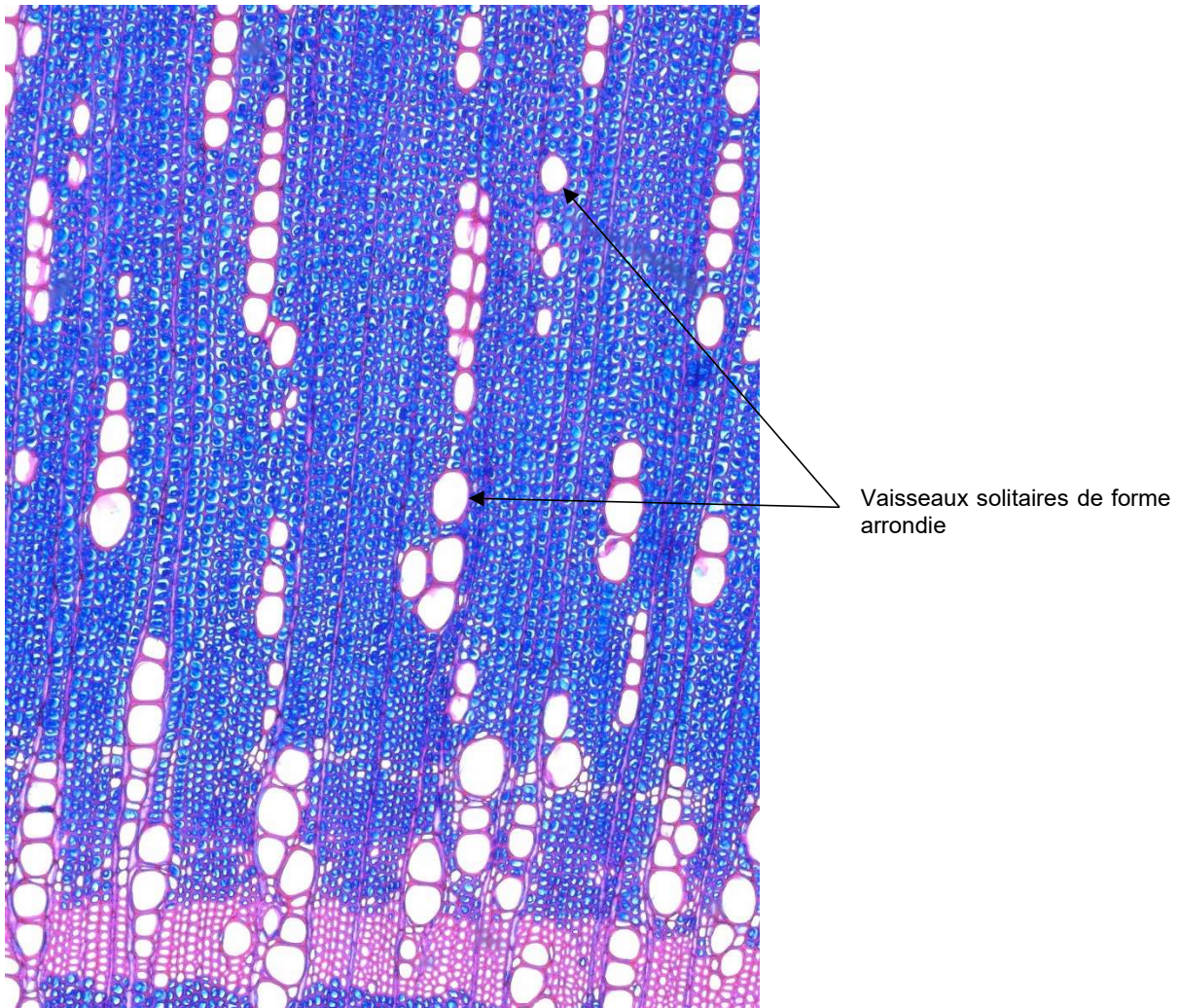


Figure 22 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x150) : vaisseaux solitaires de forme arrondie.

PERFORATION DES VAISSEAUX : 13. Perforation simple des vaisseaux (« simple perforation plates ») : perforation simple avec une seule ouverture circulaire ou elliptique (figure 23).

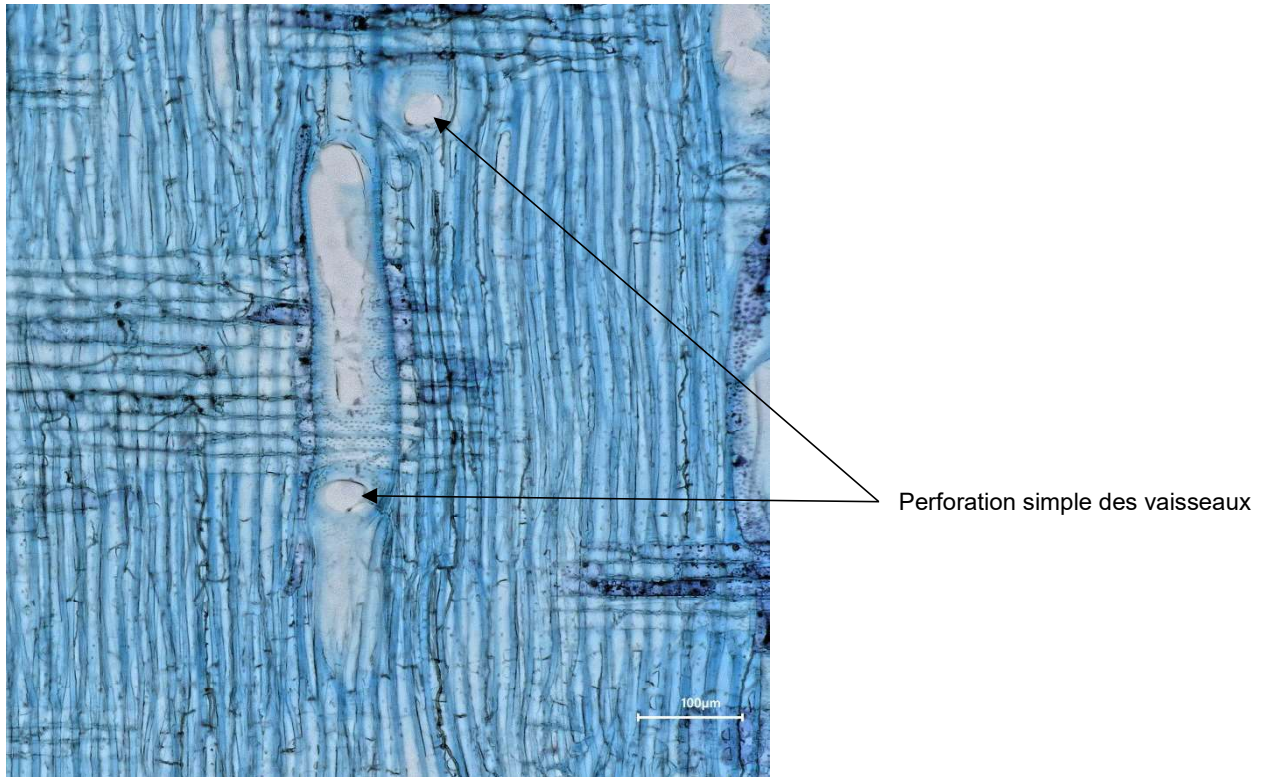


Figure 23 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x300) : perforation simple des vaisseaux avec une ouverture circulaire/elliptique.

DISPOSITION ET TAILLE DES PONCTUATIONS : 22. Ponctuations alternes (« intervessel pits alternate »)

24. Taille des ponctuations minuscule : $\leq 4 \mu\text{m}$ (« intervessel pit size : minute ») (figure 24)

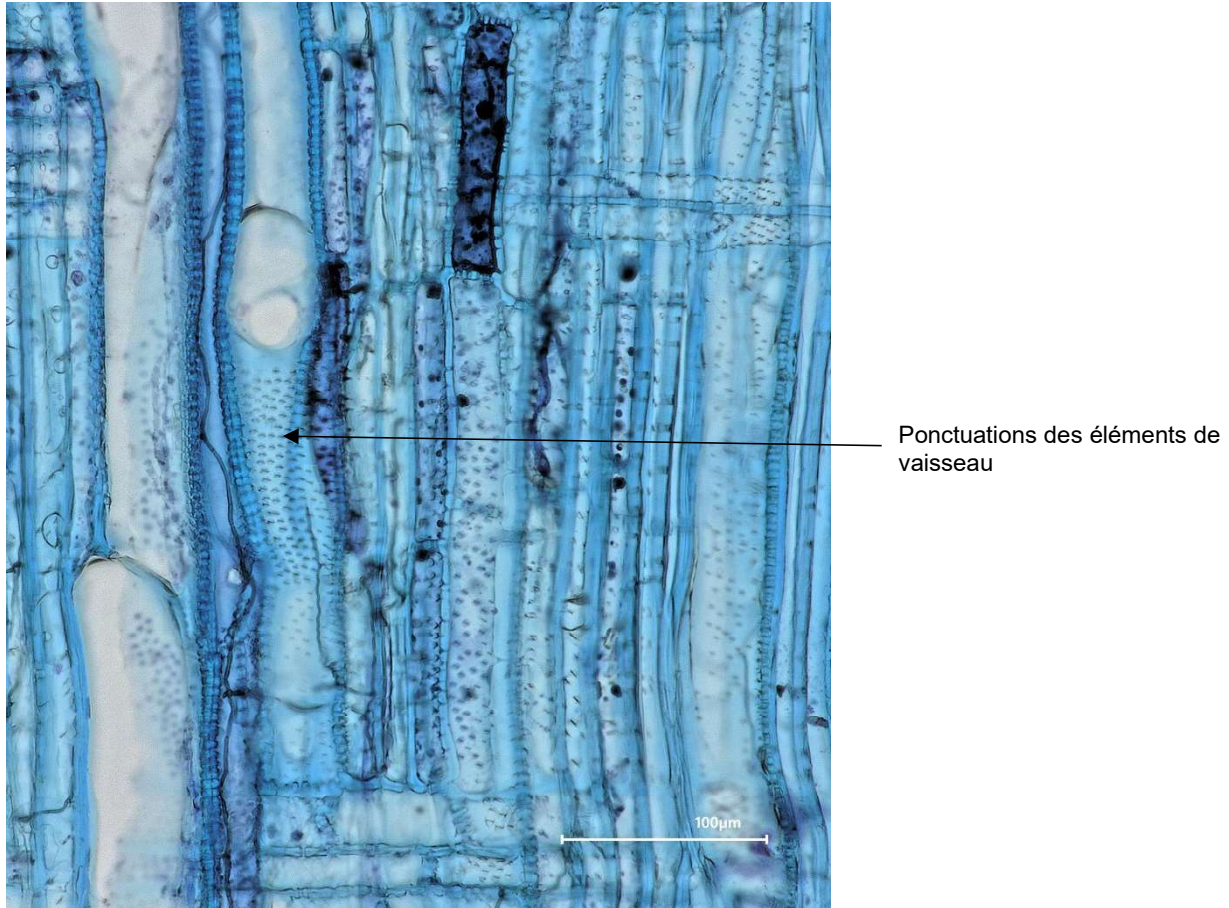


Figure 24 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x500) : ponctuations entre les éléments de vaisseau alternes et de taille minuscule.

PONCTUATION VAISSEAU-RAYON : 30. Ponctuations avec des bordures distinctes (« vessel–ray pits with distinct borders; similar to intervessel pits in size and shape throughout the ray cell ») : les ponctuations entre une cellule de rayon et un élément de vaisseau sont uniformes en taille et en forme (figure 25).

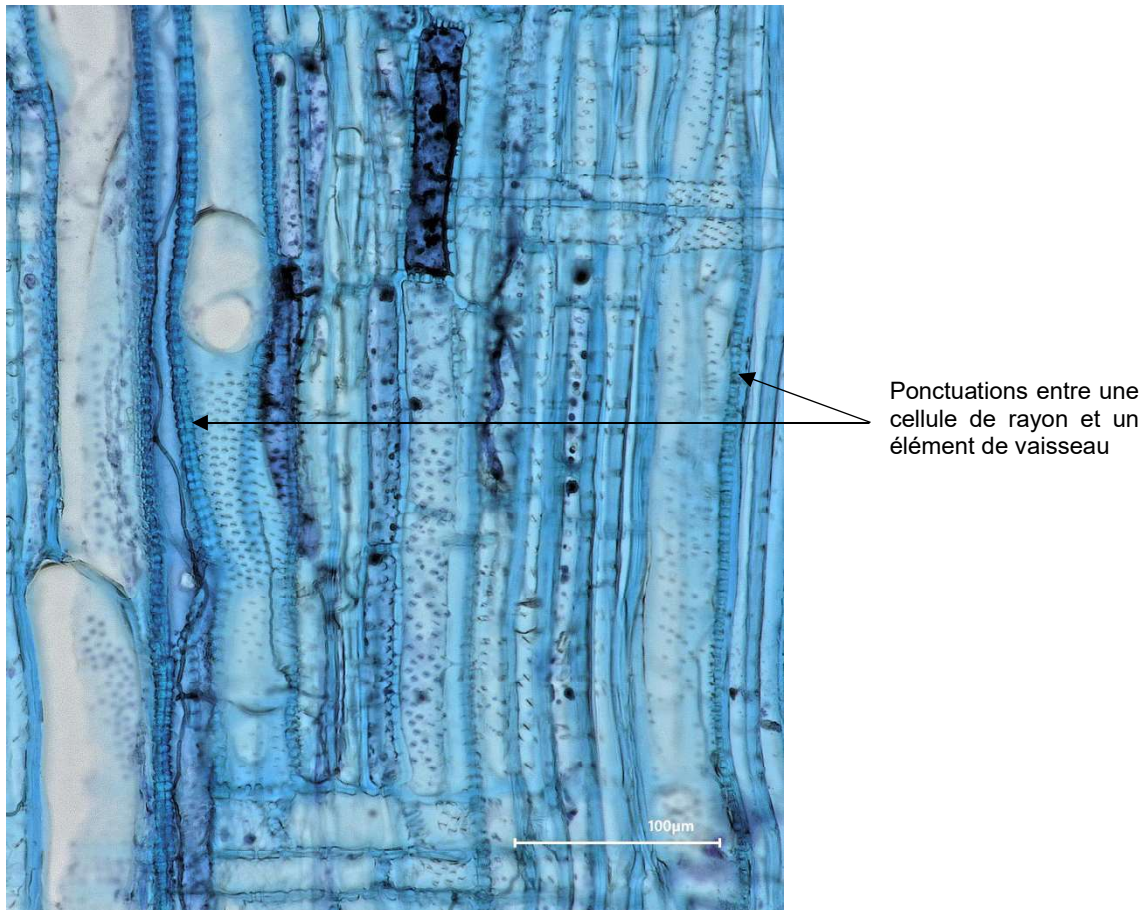


Figure 25 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x500) : ponctuations distinctes et uniformes entre une cellule de rayon et un élément de vaisseau.

PAS D'ÉPAISSISSEMENT SPIRALÉ des éléments de vaisseau (figure 26).

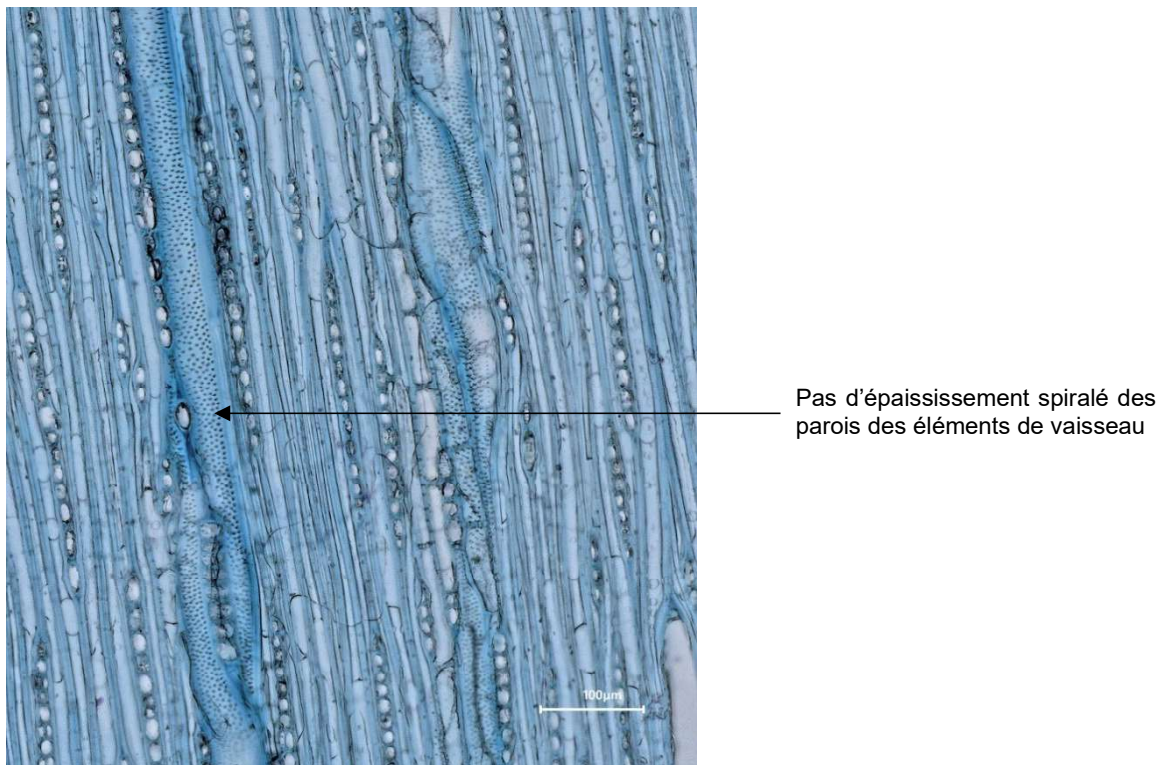


Figure 26 : Individu C6, rondelle 147 (coupe tangentielle, x300) : pas d'épaississement spiralé des parois des éléments de vaisseau.

DIAMÈTRE TANGENTIEL DU LUMEN DES VAISSEAUX :

Méthode : on mesure dans une coupe transversale des rondelles situées à 1,30 m de hauteur des individus C1, C2, C3 et C5. On prend un échantillon de 25 vaisseaux par individu. On mesure ensuite le diamètre du lumen des vaisseaux en excluant la paroi et en prenant la partie la plus large du vaisseau. On mesure en excluant les extrêmes c'est-à-dire les vaisseaux les plus petits et les plus gros.

41. 50–100 μm : pour C1-37 (59,3 μm), C2-24 (65,3 μm), C3-37 (80,6 μm) et C5-D (66,3 μm)

Parmi les quatre individus décrit ici, l'individu de *C. candelabra* le plus âgé avec le diamètre le plus grand (89,3 mm à 1,30 m de hauteur) est C3-37. Il présente le plus grand diamètre de lumen de vaisseau (80,6 μm) parmi tous les individus.

NOMBRE DE VAISSEAUX PAR MILLIMÈTRE CARRÉ :

Méthode : tous les vaisseaux sont comptés individuellement, par exemple une bande radiale de 4 vaisseaux doit être compté comme 4 vaisseaux individuels. On compte les vaisseaux dans au minimum 5 zones différentes sur la coupe, de taille de 1 mm x 1 mm et on convertit en nombre par mm^2 . Si des vaisseaux sont partiellement dans la zone d'étude, seulement 50% d'entre eux sont comptés (exemple figure 27).



Figure 27 : Individu C1, rondelle 37 (coupe transversale, x20) : exemple de comptage des vaisseaux avec 8 zones d'étude de 1mm x 1mm (carrés jaunes).

Les vaisseaux sont plus petits et plus denses vers le centre, proche de la moelle. Les zones d'étude doivent donc éviter la partie centrale de la rondelle.

48. 20–40 vaisseaux par mm^2 : pour C3-37 (moyenne de 40,3 vaisseaux/ mm^2) et C5-D (moyenne de 24,9 vaisseaux/ mm^2)

49. 40–100 vaisseaux par mm^2 : pour C1-37 (moyenne de 54,5 vaisseaux/ mm^2) et C2-24 (moyenne de 45,4 vaisseaux/ mm^2)

L'individu le plus jeune, avec le diamètre le plus petit (32,3 mm à 1,30 m de hauteur) est C5-D. Il présente le plus faible nombre de vaisseaux par mm^2 (24,9 vaisseaux/ mm^2) parmi tous les individus de *C. candelabra*.

LONGUEUR MOYENNE DES ÉLÉMENTS DE VAISSEAUX :

Méthode : on mesure au moins 25 éléments de vaisseaux par individu.

52. $\leq 350 \mu\text{m}$

53. $350\text{--}800 \mu\text{m}$

Sur 25 vaisseaux mesurés chez l'individu 6, la longueur varie entre environ $220 \mu\text{m}$ et $750 \mu\text{m}$. La moyenne est d'environ $490 \mu\text{m}$ (figure 28).

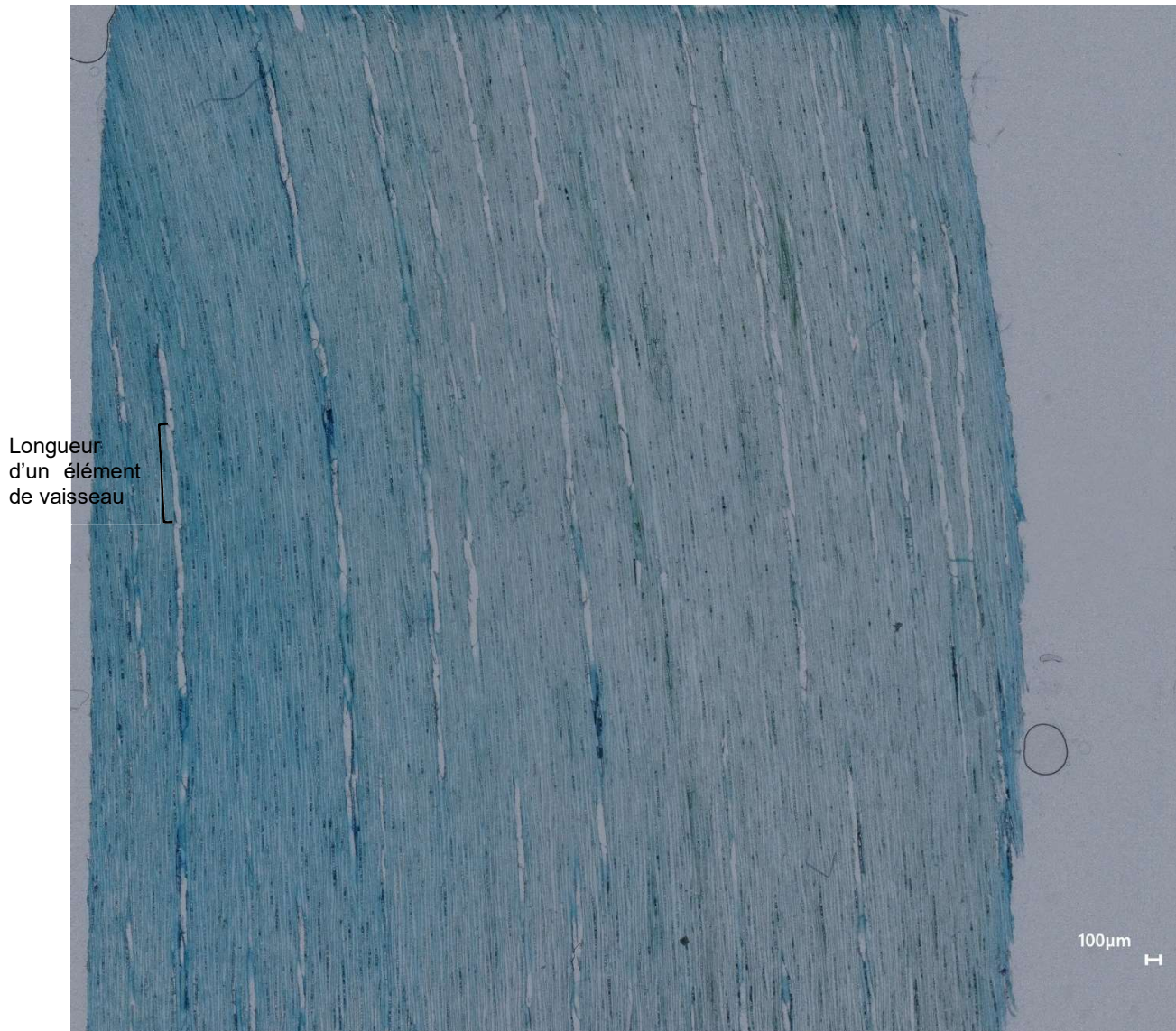
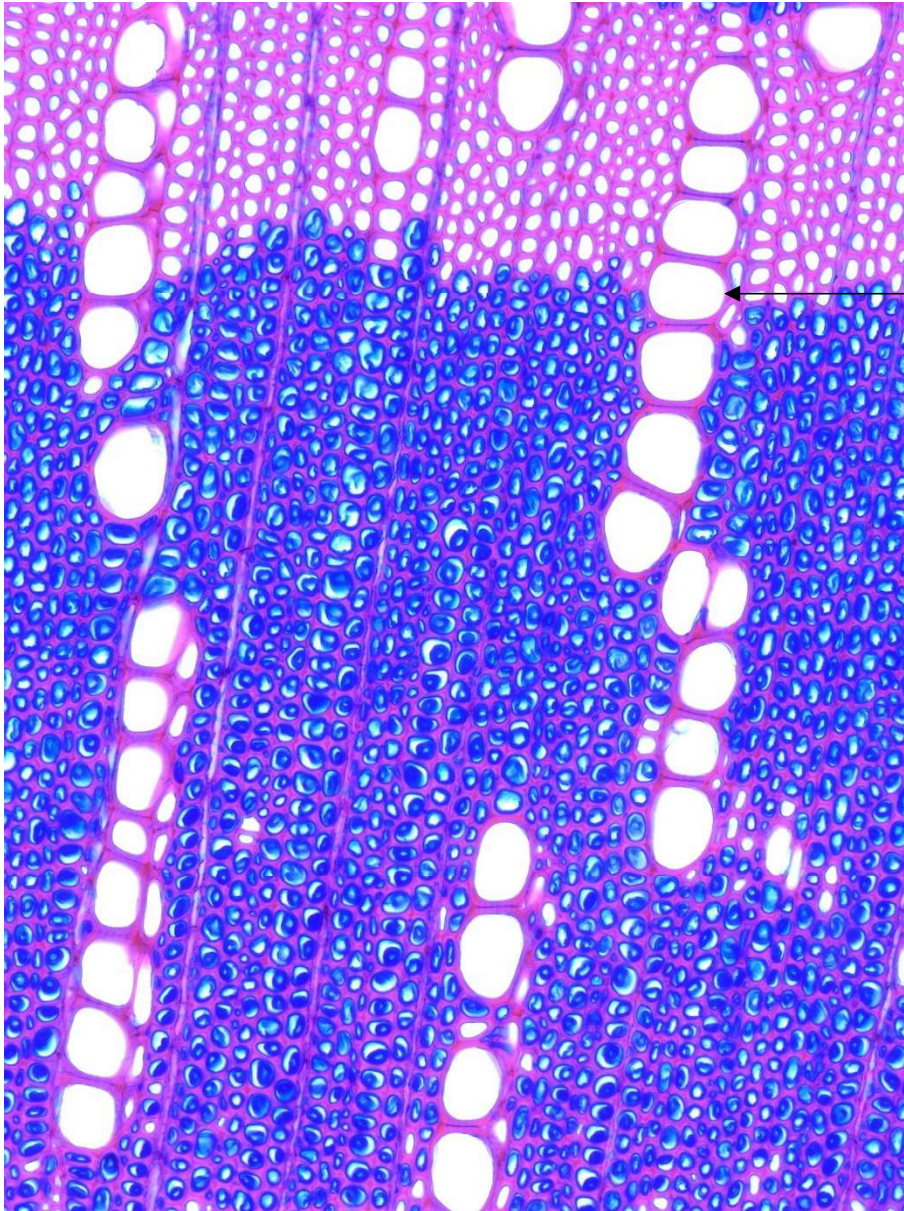


Figure 28 : Individu C6, rondelle 147 (coupe tangentielle, x50) : exemple de mesure de longueur des éléments de vaisseaux.

ABSENCE DE TYLOSES ET DE DÉPÔTS DANS LES VAISSEAUX (figure 29) : une tylose est une excroissance depuis une cellule parenchymateuse axial ou radial adjacente à travers une ponctuation de la paroi du vaisseau. Cela provoque l'obturation partielle ou totale du vaisseau empêchant la conduction de liquides.

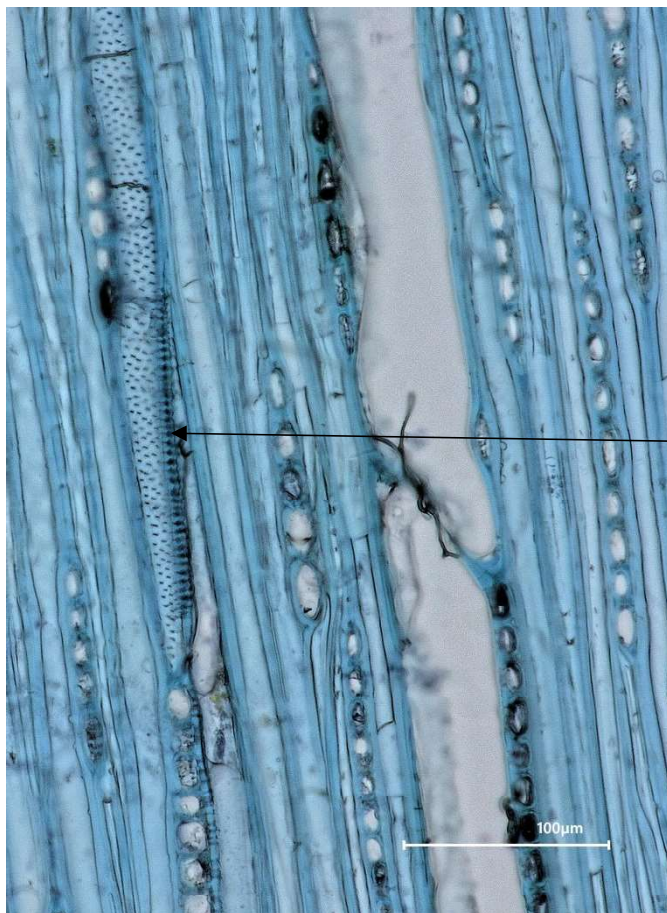


Absence de tyloses ou de dépôts (silice, gomme...) dans les vaisseaux

Figure 29 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x300) : absence de tyloses ou de dépôts dans les vaisseaux.

PAS DE BOIS SANS ÉLÉMENTS DE VAISSEAUX : *Cerberiopsis candelabra* ne présente pas de bois composé uniquement de trachéide et de parenchyme.

TRACHÉIDES ET FIBRES : (figure 30)



Ponctuations entre élément
de vaisseau et trachéide

Figure 30 : Individu C6, rondelle 147 (coupe tangentielle, x500) : ponctuations entre un élément de vaisseau et une trachéide.

FIBRES : 62. Fibres avec des ponctuations bien distinctes (« fibres with distinctly bordered pits ») : les ponctuations des fibres ont des chambres de 3 μm ou plus de diamètre (figure 31).

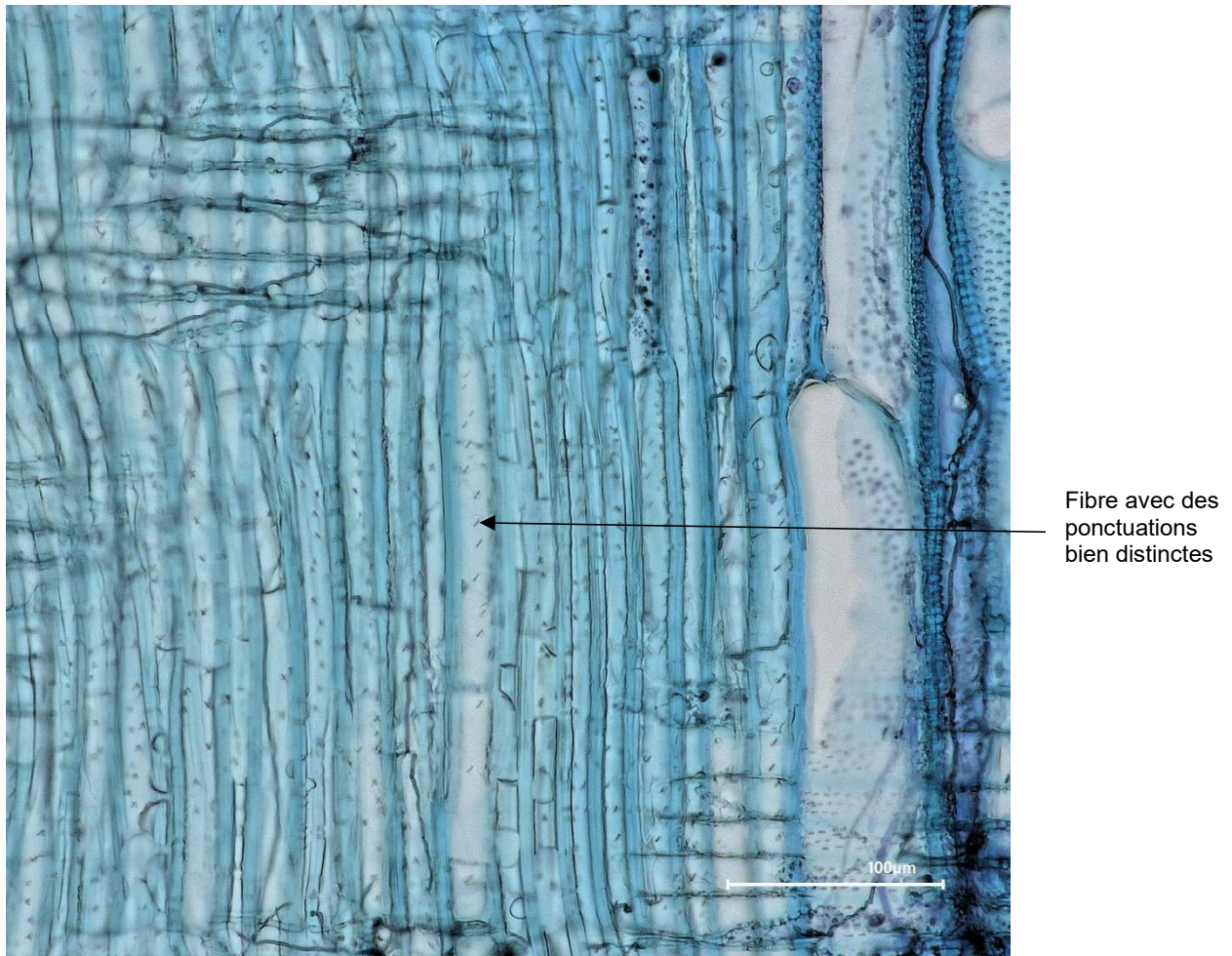


Figure 31 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x500) : présence de fibres avec des ponctuations distinctes.

CLOISONNEMENT DES FIBRES ET PARENCHYME : 65. Fibres cloisonnées (« septate fibres present ») **et 66. Fibres non cloisonnées** (« nonseptate fibres present ») (figure 32).

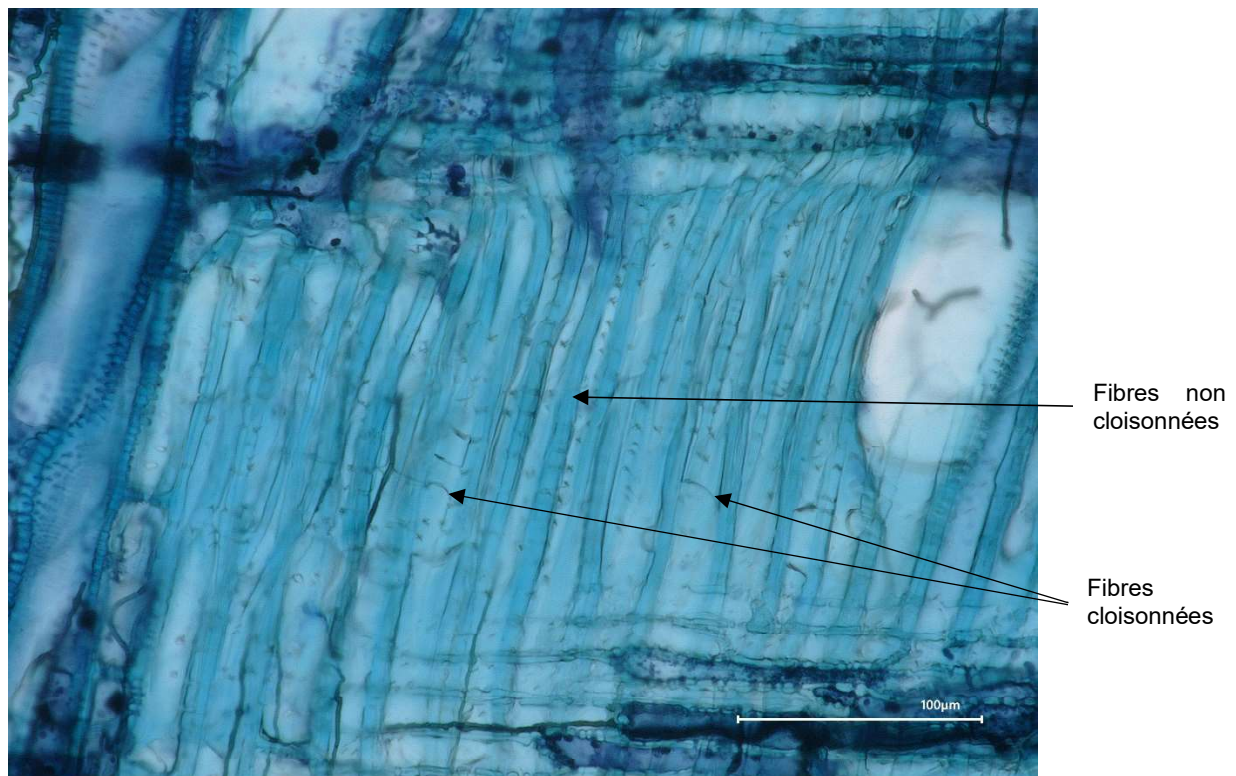
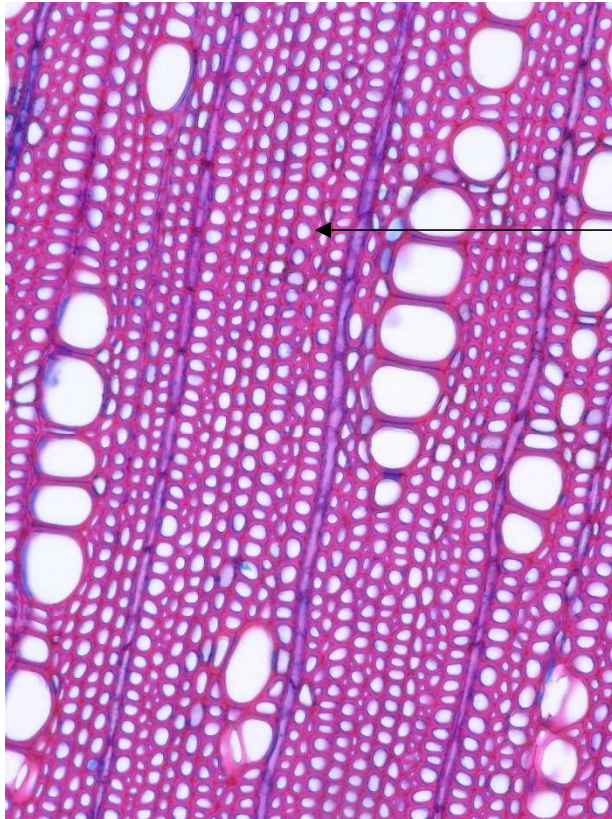


Figure 32 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x700) : présence de fibres cloisonnées et non cloisonnées dans le même échantillon.

ÉPAISSEUR DES PAROIS DES FIBRES : 69. Parois des fibres fines à épaisses (« fibres thin- to thick-walled ») : le lumen des fibres fait moins de 3 fois l'épaisseur de la double paroi cellulaire et est distinctivement ouvert (figure 33).

L'IAWA précise qu'il ne décrit pas les fibres gélatineuses, spécifiques du bois de tension. Ces fibres ont généralement des parois épaisses avec une couche G non lignifiée.



Paroi des fibres fine à épaisses,
lumen ouvert

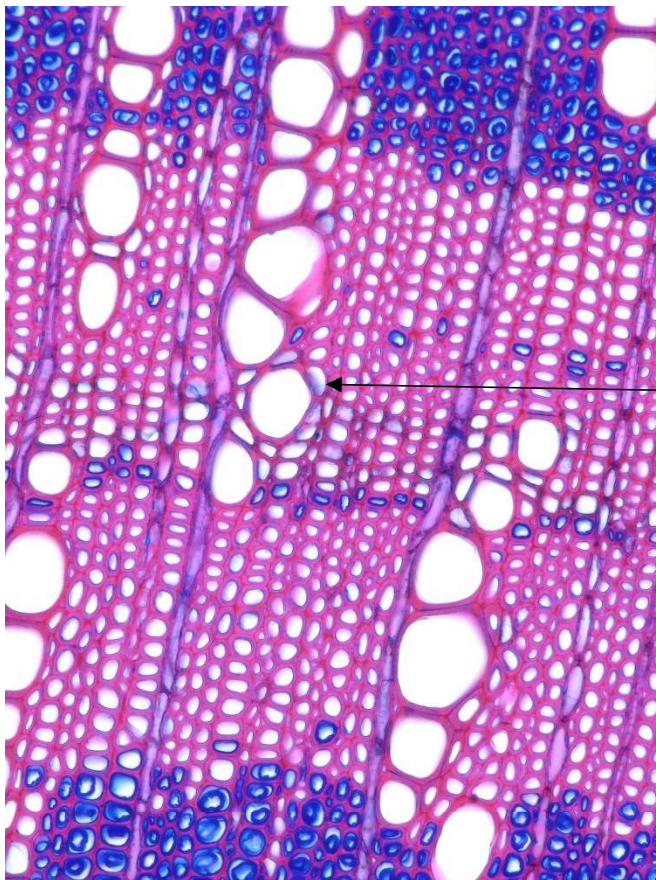
Figure 33 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x400) : la paroi des fibres est fine à épaisses, le lumen reste ouvert.

PARENCHYME AXIAL :

Parenchyme axial apotrachéal : parenchyme axial non associé aux vaisseaux

Parenchyme axial paratrachéal : parenchyme axial associé aux vaisseaux ou aux trachéides. Il y a plusieurs types de parenchyme paratrachéal comme le vasicentrique, l'aliforme, le confluent, etc.

PARENCHYME AXIAL PARATRACHÉAL : 78. Parenchyme axial légèrement paratrachéal (« axial parenchyma scanty paratracheal ») : il y a des cellules de parenchyme occasionnel associées aux vaisseaux ou formant une gaine incomplète de parenchyme autour des vaisseaux (figure 34).



Parenchyme axial paratrachéal
peu abondant

Figure 34 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x400) : parenchyme axial paratrachéal.

BANDE DE PARENCHYME : 86. Parenchyme axial en bande étroite ou de la largeur de 3 cellules alignées (« axial parenchyma in narrow bands or lines up to three cells wide ») : ce parenchyme en bande est majoritairement apotrachéal, mais est quelques fois paratrachéal.

Les bandes de parenchyme sont situées juste avant une bande de couche G ou au milieu d'une zone sans couche G (figure 35).

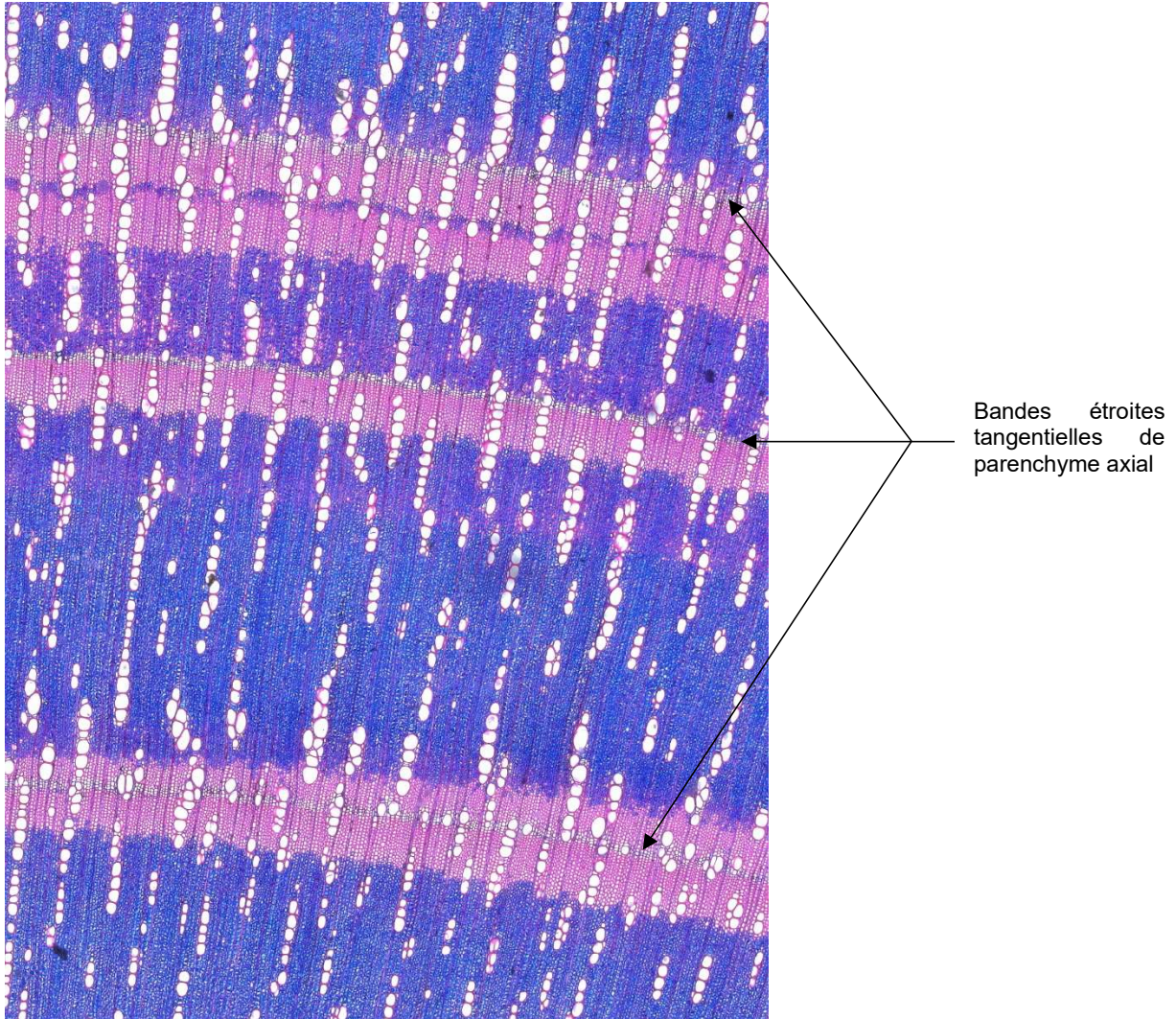
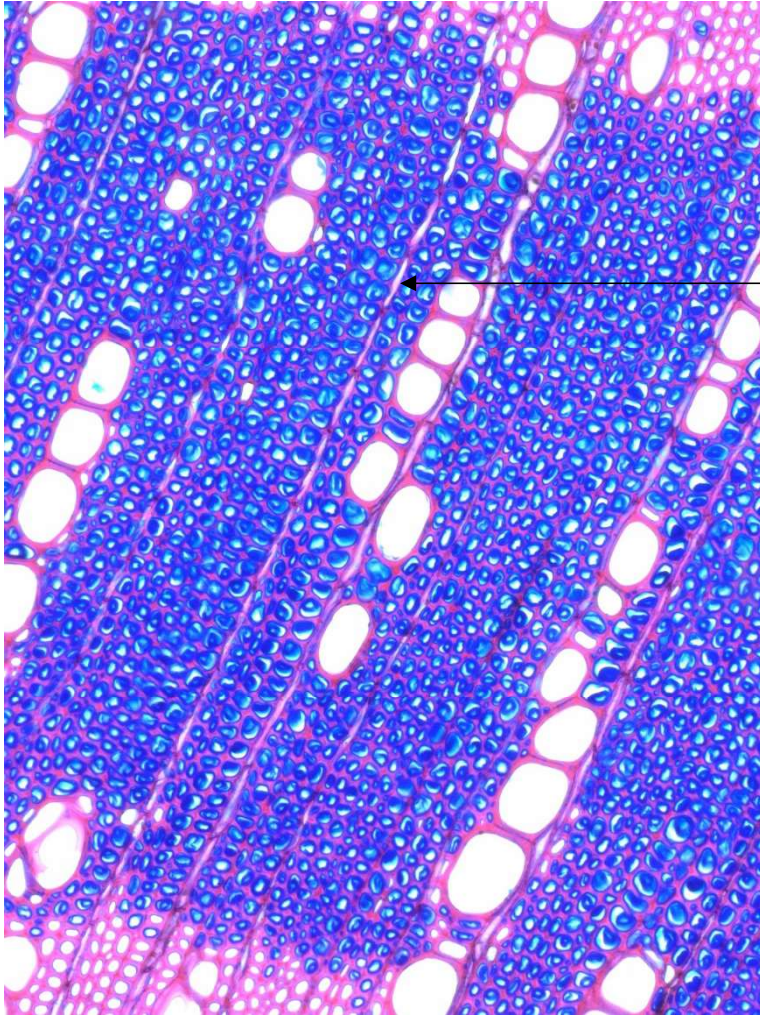


Figure 35 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x50) : bandes tangentielles de parenchyme axial situées avant une couche G ou au milieu d'une zone sans couche G.

RAYONS :

LARGEUR DES RAYONS : 96. Rayons exclusivement unisériés (« rays exclusively uniseriate ») : rayon ligneux unisérié (rayon ayant la largeur d'une cellule - figure 36).



Rayon ligneux unisérié

Figure 36 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x300) : rayons ligneux unisériés.

COMPOSITION CELLULAIRE DES RAYONS : 104. Toutes les cellules de rayon sont couchées (« all ray cells procumbent ») : c'est-à-dire que les cellules de parenchyme de rayon ont leur plus grande dimension en direction radiale (figure 37).

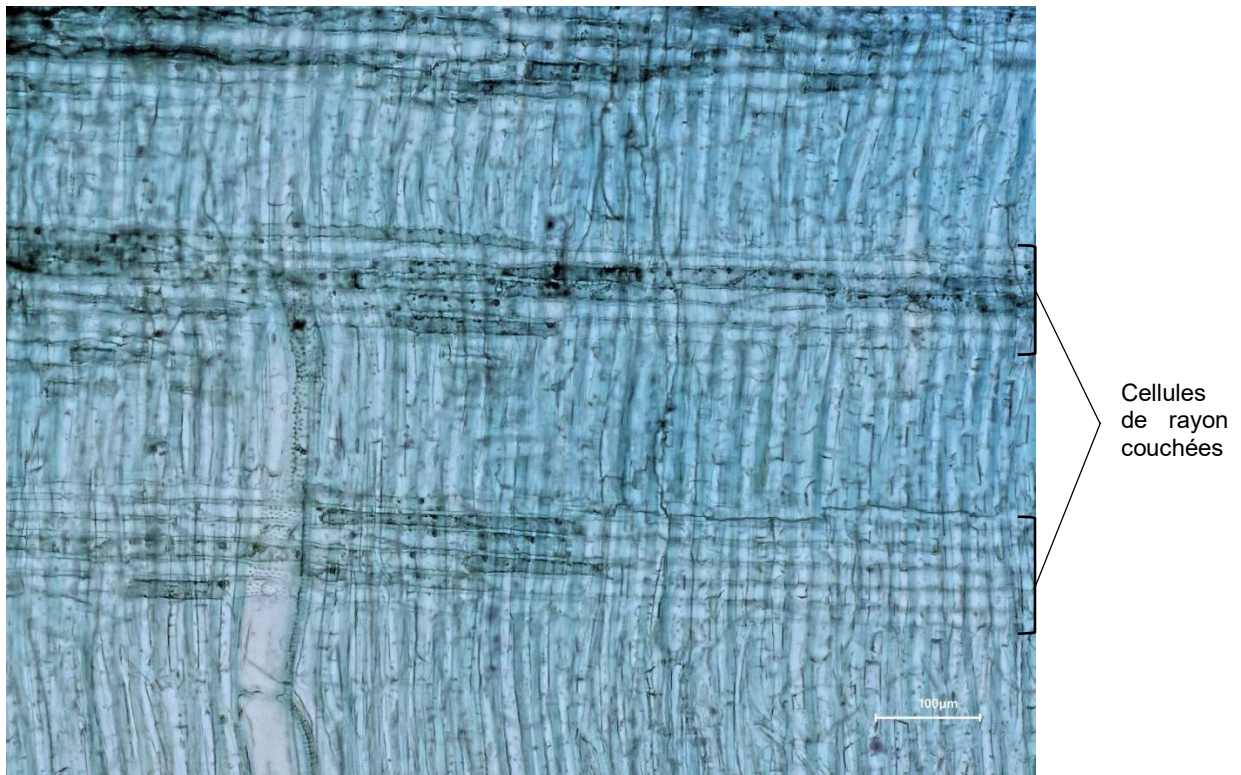


Figure 37 : Individu C6, rondelle 147 (coupe radiale, x300) : les cellules de rayon sont couchées.

Pas de présence de cellules de gaine, ni de cellules verticales dans des rayons ligneux unisériés.

STRATIFICATION DE LA STRUCTURE :

C'est l'organisation horizontale des couches cellulaires, si les cellules sont clairement stratifiées ou non.

119. Peu de rayons stratifiés, beaucoup de rayons non stratifiés (« low rays storied, high rays nonstoried » - figure 38).

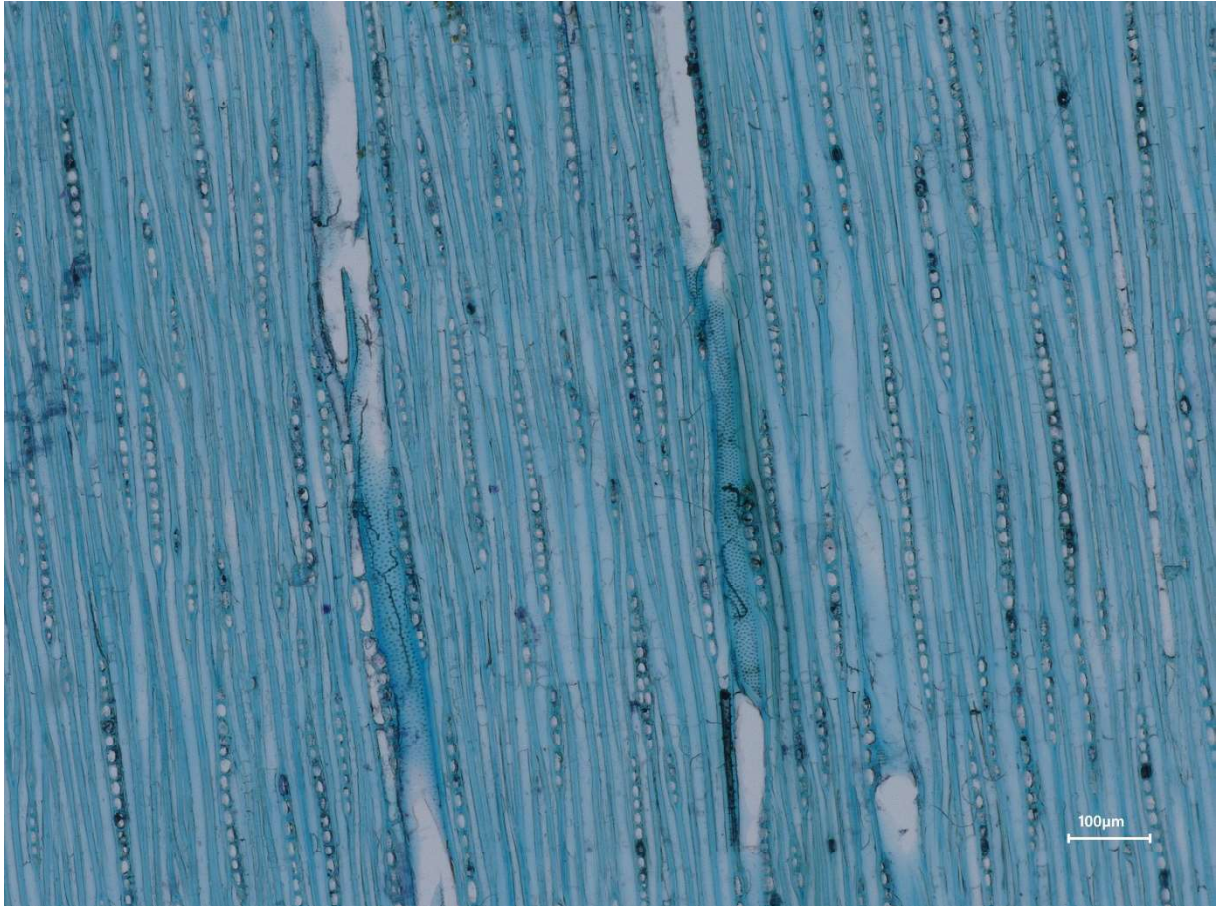


Figure 38 : Individu C6, rondelle 147 (coupe tangentielle, x200) : les cellules sont peu stratifiées.

ÉLÉMENTS SÉCRÉTOIRES :

Pas de présence d'idioblastes parenchymateux rempli d'huile ou de mucilage chez *Cerberopsis candelabra*.

TUBES / TUBULES : 132. Présence de tubes laticifères ou tanninifères (« laticifers or tanniniferous tubes »)

Ce sont des cellules ou séries de cellules de longueur indéterminé, s'étendant de manière radiale ou verticale parmi les fibres. Il existe deux types qui peuvent être distingués : les tubes laticifères contenant du latex et les tubes tanninifères contenant des tanins de couleur bruns-rougeâtres.

Chez *Cerberiopsis candelabra* (Apocynaceae), il y a surtout abondance de tubes contenant du latex, s'étendant de manière radiale. Ces derniers sont surtout localisés dans l'écorce.

PAS D'INCLUSIONS MINÉRALES : il ne semble pas y avoir de cristaux ou alors de manière très sporadique chez cette espèce.

DESCRIPTION SUCCINCTE DE L'ÉCORCE : (figure 39)

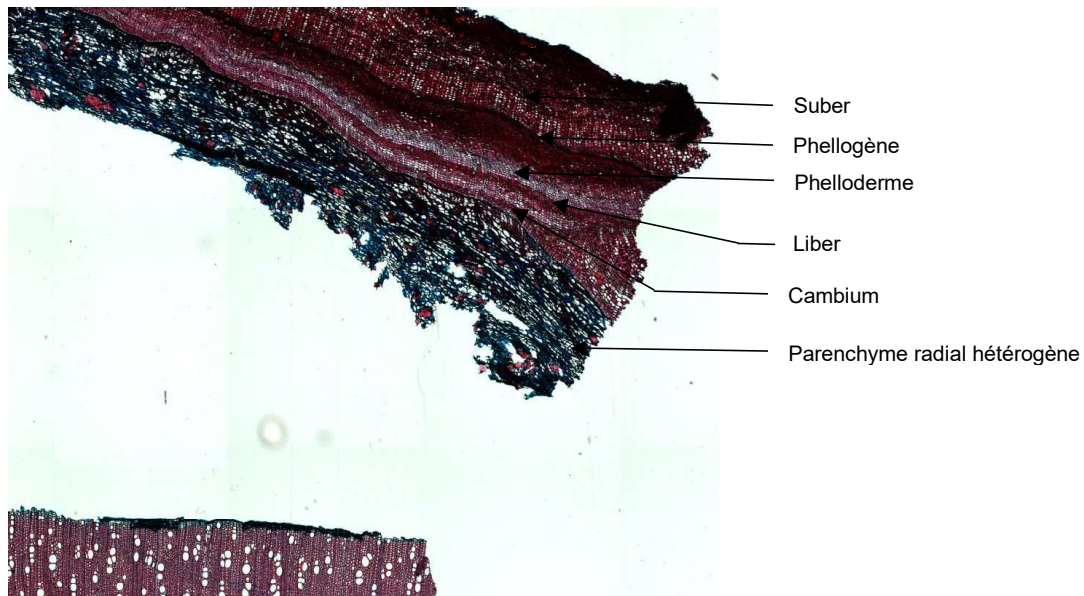
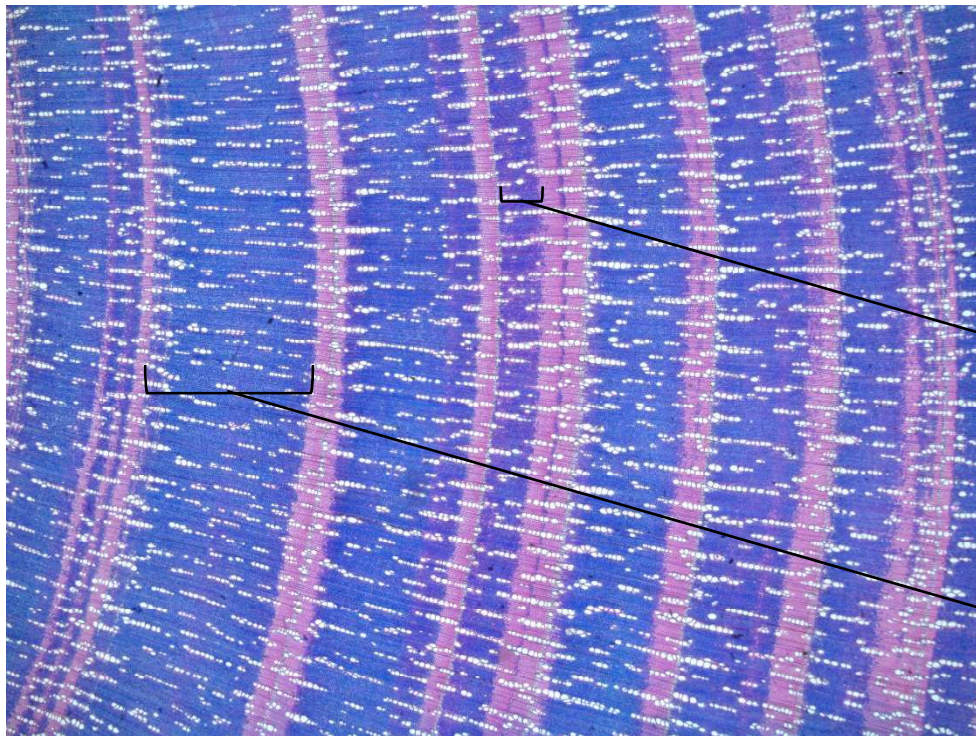


Figure 39 : Individu C2, rondelle 24B (coupe transversale, x20) : caractéristiques anatomiques succinctes d'un morceau d'écorce détaché du bois.

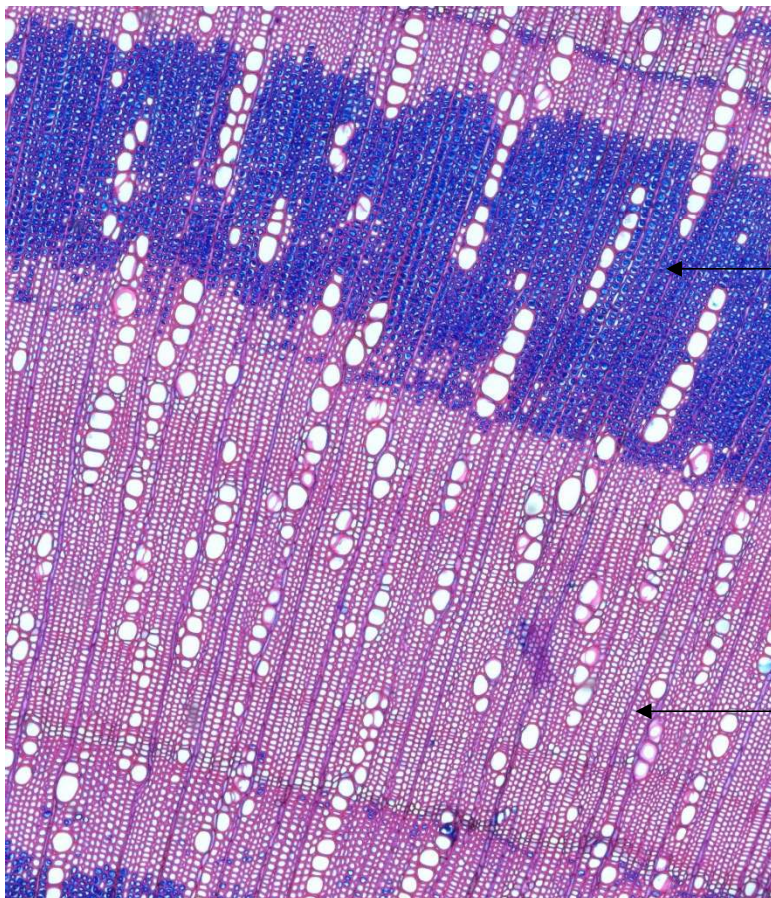
CARACTÉRISTIQUES DE LA COUCHE GÉLATINEUSE (G) :



Bande fine de couche G

Bande épaisse de couche G

Figure 40 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x20) : alternance de couches G (colorées en bleu) et de fibres sans couche G (colorées en rose). Les bandes de fibres à couche G sont représentatives d'un bois de tension. Ici elles sont circulaires, périodiques et d'épaisseur plus ou moins importante.



Fibres avec présence de couche G

Fibres lignifiées sans couche G

Figure 41 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x100) : fibres avec et sans couche G.

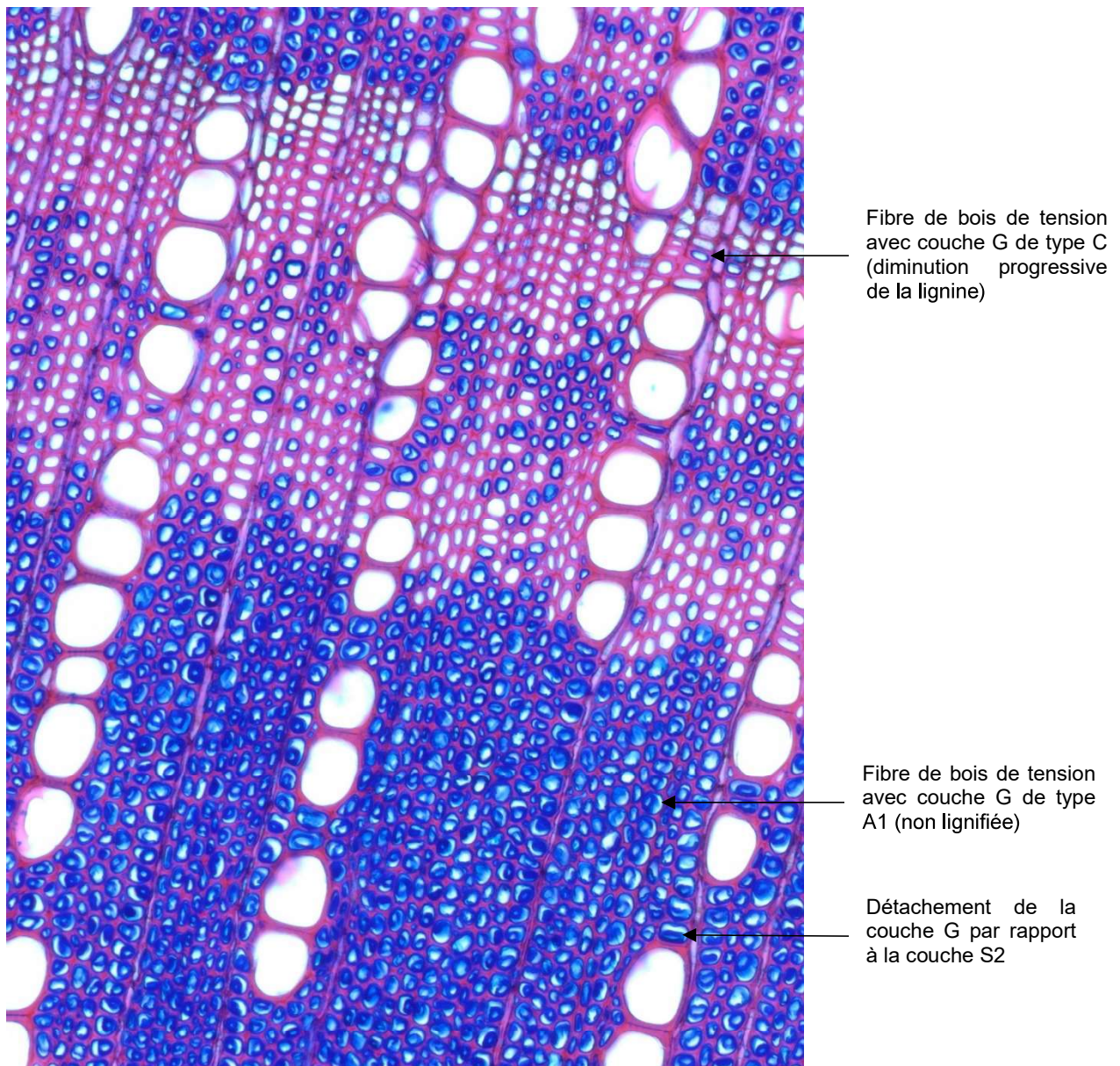


Figure 42 : Individu C3, rondelle 37A (coupe transversale, x300) : les différents types de couche G.

Cerberopsis candelabra est une espèce qui produit un **bois de tension avec une couche gélatineuse (ou couche G)**. Chez les différents individus observés, les bandes de couche G sont majoritairement circulaires, périodiques et présentes soit sur toute la périphérie des rondelles de bois ou soit de manière très localisée (figure 40).

La couche G est composée majoritairement de cellulose cristalline⁴ avec un très faible angle de microfibrille (Clair *et al.*, 2006). Cette couche G est généralement non lignifiée ou très peu et se situe dans la paroi cellulaire des fibres. Ici une coloration safranine/bleu alcian a été effectuée pour montrer la présence de couche G. La safranine teinte les tissus lignifiés en rouge-rose et le bleu alcian teinte les parois de la couche G en bleu car cette dernière est composée essentiellement de cellulose (figure 41). La couche G est homogène dans la

⁴ La cellulose cristalline est composée de chaînes de cellulose liées par des liaisons hydrogènes de manière ordonnée et périodique.

coloration. La coloration est intense et uniforme, c'est-à-dire que la couche G est bien composée majoritairement de cellulose.

On n'observe pas de réelle différence du diamètre et de la densité des vaisseaux entre les bandes de fibres à couche G et les bandes de fibres sans couche G. Pour quantifier le diamètre et la densité, nous effectuons des mesures sur les trois cernes les plus à l'extérieur de l'individu C3, rondelle 37A. Pour le diamètre des vaisseaux, on mesure 25 vaisseaux dans chacun des trois cernes pour chaque couche (rose et bleue). Pour la densité, on trace 5 carrés de 1mm x 1mm dans chaque cerne et chaque couche. On compte ensuite le nombre de vaisseaux par carré. Les résultats obtenus pour le **diamètre** sont les suivants : pour la couche de bois « normal » (rose) le diamètre moyen des trois cernes est de 62,6 µm et pour la couche G (bleue) le diamètre moyen est de 67,02 µm. Les résultats obtenus pour la **densité** sont les suivants : pour la couche de bois « normal » (rose) la densité moyenne des trois cernes est de 19,93 vaisseaux par mm² et pour la couche G (bleue) la densité moyenne est de 14,53 vaisseaux par mm². On remarque une légère hausse de vaisseaux avec un diamètre plus petit dans la couche de bois « normal », ce qui semble cohérent avec les différentes études scientifiques à ce sujet. Généralement, il y a moins de vaisseaux dans le bois de tension avec couche G (Ruelle *et al.*, 2006). Les résultats sont prouvés statistiquement significatifs suite à la réalisation d'une ANOVA avec le logiciel RStudio.

Les fibres de bois de tension sont du type **S1+S2+G** c'est-à-dire que la paroi secondaire est composée d'une couche S1, d'une couche S2 et de la couche G qui remplace la couche S3. Chez *Cerberiopsis candelabra* les fibres de bois de tension avec couche G sont du type des schémas A1 et C (figure 42). Comme présenté dans la figure 43, le schéma A1 représente une fibre avec de la couche G non lignifiée et C représente une fibre avec une diminution progressive de lignine depuis la couche S1 ou S2 à la couche G (Ghislain et Clair, 2017).

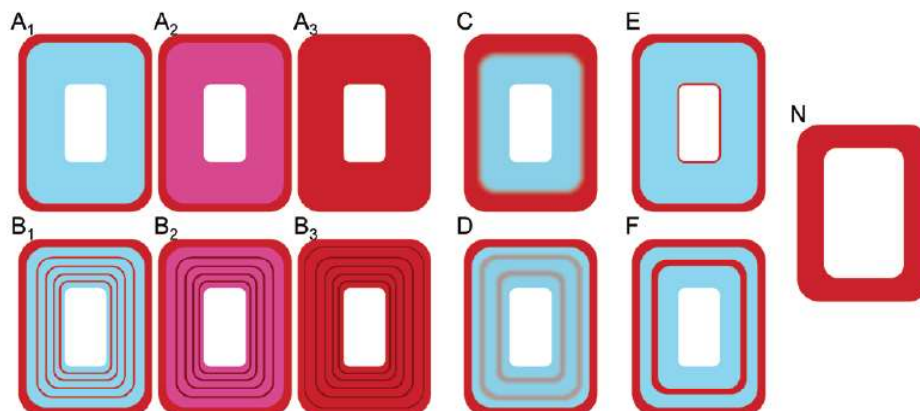


Figure 43 : Représentation schématique de l'anatomie d'une fibre de bois de tension avec la couche S (comprenant la couche S1 et S2) en rouge et la couche G en bleue. Le schéma N est la référence, il représente une fibre de bois normale. (A-F) schémas comparés à une fibre de bois normale (N). (A1-A3) couche G non lignifiée à fortement lignifiée. (B1-B3) couche G multi-couche non lignifiée à fortement lignifiée. (C) diminution progressive de lignine depuis la couche S1 ou S2 à la couche G. (D) dépôt concentrique de lignine dans la couche G. (E) anneau fin lignifié à l'intérieur de la couche G. (F) anneau épais lignifié à l'intérieur de la couche G. Source : Ghislain et Clair, 2017.

On observe également un décollement de la couche G par rapport à la couche S2 (figure 42). Ceci est dû au relâchement du stress interne (faisant coller la couche G à la couche S2) lors de la section de l'échantillon de bois (Ghislain *et al.*, 2019).

Chez les individus de *C. candelabra* **C1, C2 et C3**, les couches G sont réparties de manière **périodique**, délimitant les cernes de croissance, et s'étendent sur l'**entière périphérie** des rondelles. Les couches G sont de différentes largeurs, certaines beaucoup plus épaisses que d'autre (figure 18 – A/B/C). Néanmoins, on observe que chez l'individu **C5** la production de couche G se fait de manière **périodique** mais **pas sur l'entière périphérie** de la rondelle. Une hypothèse liée aux conditions climatiques (principalement à la direction des vents dominants) de la zone de prélèvement de l'individu peut être émise (figure 18 – D).

2) AUTRES INFORMATIONS NON ANATOMIQUES (CIRAD, 1992)

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE :

171. Asie du Sud-Est et Pacifique (Brazier and Franklin région 76)

174. Îles du Pacifique (incluant la **Nouvelle-Calédonie**, Samoa, Hawaï et Fidji)

TYPE :

189. Arbre : plante ligneuse pérenne avec une tige principale généralement de plus de 3 mètres de hauteur)

DENSITÉ :

194. Densité moyenne : 0,40-0,75

COULEUR DU BOIS DE CŒUR :

196. Bois de cœur plus sombre que la couleur de l'aubier

197. Bois de cœur généralement marron ou dans des nuances de brun

ODEUR :

203. Odeur distincte

3) COMPARAISON SUCCINCTE AVEC LES DEUX AUTRES ESPÈCES

Nous utiliserons ici l'individu C3 comme comparaison avec les deux autres espèces, *C. neriifolia* (individu N1) et *C. obtusifolia* (individu O1). En effet, il est l'un des individus les plus âgés parmi les individus de *Cerberiopsis candelabra* analysés et sa description anatomique est la plus complète et précise. Les rondelles de bois, utilisées pour comparer les trois espèces, ont toutes été prises à 1,30 m de hauteur (figure 44).

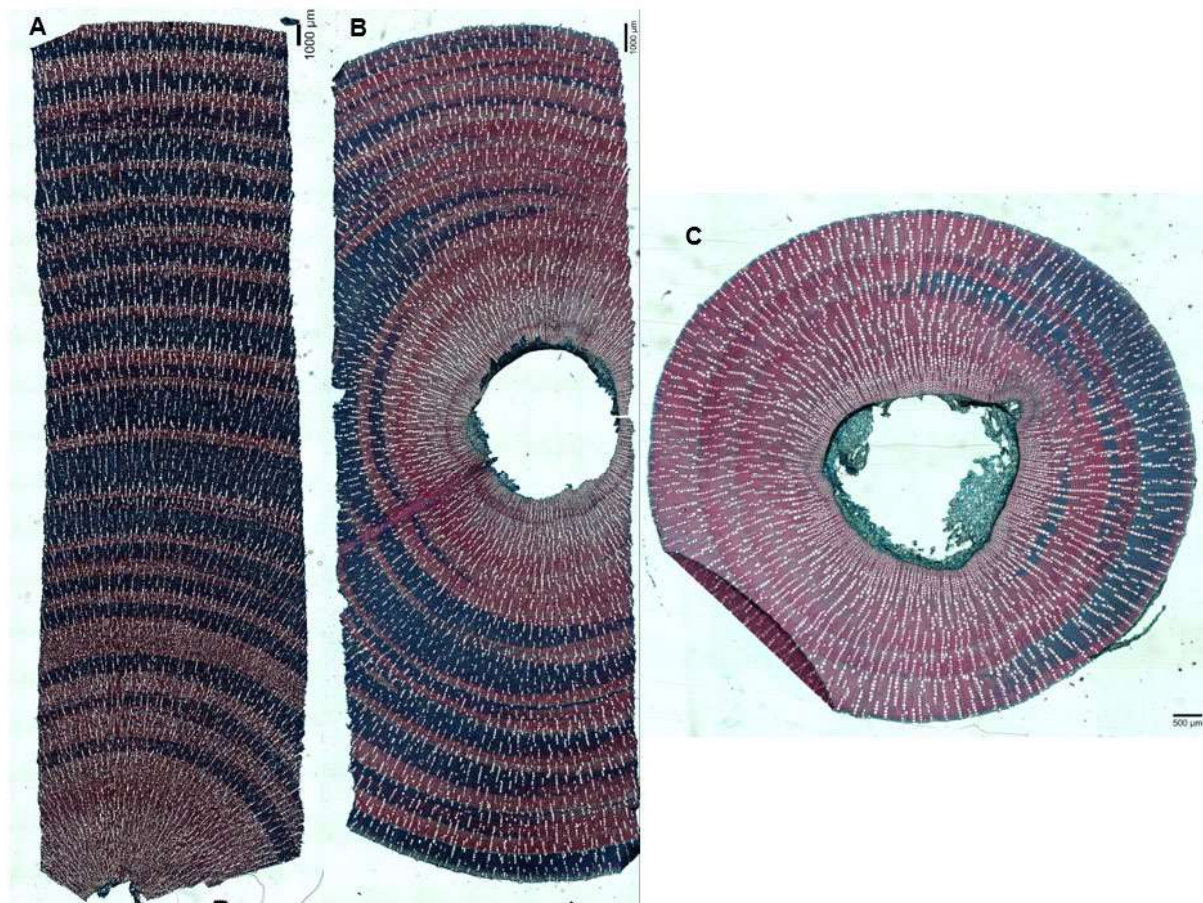


Figure 44 : Coupes transversales (x20) des rondelles de bois analysées pour la comparaison des trois espèces de *Cerberiopsis*. (A) *Cerberiopsis candelabra*, individu C3, rondelle 37A : on observe environ 21 bandes de parenchyme tangentiel délimitant 22 cernes de croissance. (B) *Cerberiopsis neriifolia*, individu N1, rondelle D : on observe environ 9 bandes de parenchyme tangentiel délimitant 10 cernes de croissance. (C) *Cerberiopsis obtusifolia*, individu O1, rondelle D : on observe environ 3 bandes de parenchyme tangentiel délimitant 4 cernes

De manière générale, les trois espèces présentent les mêmes caractéristiques anatomiques. Cependant, nous verrons ci-dessous qu'il y a quelques critères qui varient.

CERNES DE CROISSANCE :

Les individus analysés des espèces *C. neriifolia* (N1) et *C. obtusifolia* (O1) présentent des bandes de parenchyme tangentiel bien marquées, visibles dans toute la rondelle et positionnées en amont des couches G quand celles-ci sont présentes. Ces bandes s'accompagnent juste avant d'une augmentation forte de la lignification des fibres (augmentation de la coloration de rose clair en rose foncé). Il n'y a pas de présence de couches G au centre des rondelles, vers les premiers cernes de croissance. On note

cependant la présence de bande de parenchyme tangentiel sur ces deux premiers cernes, grâce à une forte lignification des fibres au niveau de ces bandes. L'augmentation de la lignification des fibres au niveau des bandes de parenchyme tangentiel est plus intense chez les espèces *C. neriifolia* et *C. obtusifolia* que chez *C. candelabra*. De plus, les bandes de parenchyme tangentiel semblent plus marquées sur toute la périphérie des rondelles chez *C. neriifolia* et *C. obtusifolia*.

DIAMÈTRE TANGENTIEL DU LUMEN DES VAISSEAUX : la méthode utilisée pour analyser les deux individus des espèces *C. neriifolia* et *C. obtusifolia* est la même que celle effectuée pour les individus de l'espèce *C. candelabra*.

40. $\leq 50 \mu\text{m}$: pour individu O1 - *C. obtusifolia* (47,3 μm)

41. 50–100 μm : pour individu N1 – *C. neriifolia* (62,2 μm)

L'individu de *C. obtusifolia* présente un diamètre du lumen des vaisseaux inférieur aux deux autres espèces ($\leq 50 \mu\text{m}$). L'individu de *C. neriifolia* présente un diamètre du lumen des vaisseaux dans la même plage de valeurs que celle de l'individu de *C. candelabra* (50-100 μm), mais restant tout de même inférieur (C3 - *C. candelabra* : 80,6 μm).

Les deux espèces ont le diamètre du lumen des vaisseaux qui reste inférieur à celui de l'espèce *C. candelabra*.

NOMBRE DE VAISSEAUX PAR MILLIMÈTRE CARRÉ : les vaisseaux sont aussi plus petits et plus denses vers le centre de la rondelle chez les espèces *C. neriifolia* et *C. obtusifolia*. Dans la méthode, on évite donc de prendre la partie centrale comme zone d'étude.

48. 20–40 vaisseaux/ mm^2 : pour individu N1 - *C. neriifolia* (moyenne de 20,6 vaisseaux/ mm^2)

50. ≥ 100 vaisseaux/ mm^2 : pour individu O1 - *C. obtusifolia* (moyenne de 126,8 vaisseaux/ mm^2)

C. obtusifolia est l'espèce qui présente le plus de vaisseaux au mm^2 (126,8 vaisseaux/ mm^2), environ 3 fois plus que *C. candelabra* (40,3 vaisseaux/ mm^2) et 6 fois plus que *C. neriifolia* (20,6 vaisseaux/ mm^2).

C. neriifolia est l'espèce qui présente le moins de vaisseaux au mm^2 , environ 2 fois moins que *C. candelabra*.

Le pourcentage de vaisseaux solitaires pour l'individu de *C. obtusifolia* est d'environ 2% et pour l'individu de *C. neriifolia* est d'environ 8%. Il y a moins de vaisseaux solitaires chez l'espèce *C. obtusifolia* et il y a plus de vaisseaux solitaires chez l'espèce *C. candelabra* (6 à 9%). Cependant, on reste dans la même gamme de valeurs, le pourcentage de vaisseaux solitaires pour le genre *Cerberiopsis* ne dépasse pas 10%.

CARACTÉRISTIQUES DE LA COUCHE GÉLATINEUSE (G) :

Les deux espèces *C. neriifolia* et *C. obtusifolia* n'ont pas un développement identique de la couche G par rapport à l'espèce *C. candelabra*. Chez ces deux espèces, la couche G ne s'étend pas toujours sur toute la périphérie de la rondelle et la coloration semble moins intense. On observe néanmoins une certaine périodicité sur les endroits de la rondelle possédant de la couche G.

Quelques similarités sont présentes entre les trois espèces : il y a peu ou pas du tout de couche sur les premiers cernes de croissance (internes à la rondelle, proche de la moelle) ; la coloration de la couche G est homogène, témoignant d'une composition et structure identique de cette couche ; les fibres de la couche G sont pas ou très peu lignifiées.

4) CONFRONTATION AVEC LA DESCRIPTION DE INGLE ET DADSWELL

Ingle et Dadswell (1952) ont réalisé une description anatomique du genre *Cerberiopsis*, alors qu'ici la description est spécifique à l'espèce *C. candelabra*, avec une comparaison succincte avec les deux autres espèces (*C. obtusifolia* et *C. neriifolia*).

Globalement la description et les caractères anatomiques décrits par Ingle et Dadswell correspondent à ce qui a été décrit ici. Il y a cependant quelques critères qui diffèrent :

- Dans le premier critère « cernes de croissance », les auteurs notent la caractéristique 2, c'est-à-dire « limites de cerne de croissance indistinctes ou absentes ». On note ici pour les trois espèces la caractéristique 1 « limites de cerne de croissance distinctes ». En effet, un autre type de délimitation des cernes de croissance est décrit ici : une bande tangentielle de parenchyme axial apotrachéal délimite distinctement les cernes de croissance.
- Dans le critère « nombre de vaisseaux/mm² », on note la présence de trois critères pour les trois espèces : critère 48 (20-40 vaisseaux/mm²), critère 49 (40-100 vaisseaux/mm²) et critère 50 (≥ 100 vaisseaux/mm²). Les deux auteurs n'en observent qu'un : le critère 48.
- Ingle et Dadswell notent environ 10% de vaisseaux solitaires. Dans la description présente ici, on trouve moins et le pourcentage est différent selon les espèces. Néanmoins ce pourcentage ne dépasse pas les 10%.
- Dans le critère « longueur moyenne des éléments de vaisseaux », on note les caractéristiques 52 (≤ 350 μm) et 53 (350-800 μm), alors que Ingle et Dadswell décrivent la 53 et la 54 (≥ 800 μm).
- Les deux auteurs ont aussi décrit la présence de dépôts de calcaires chez *Cerberiopsis*, ce qui n'a pas été observé dans notre cas.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alfonso V.A., Paulo S., Baas P., Carlquist S., Chimelo J.P., Paulo S., Coradin V.T.R., Détienne P., Gasson P.E., Grosser D., Ilic J., Kuroda K., Miller R.B., Ogata K., et Richter H.G. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification with an Appendix on non-anatomical information. IAWA Bulletin, 10(3), p. 219-332.

CIRAD. 1992. Bois des DOM-TOM Tome 3 Nouvelle Calédonie. Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)-Forêt, 188 p.

Clair B., Ruelle J., Beauchêne J., Prévost M.F., et Fournier M. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. IAWA Journal, 27(3), p. 329-338.

Ghislain B. et Clair B. 2017. Diversity in the organisation and lignification of tension wood fibre walls – A review. IAWA Journal, 38(2), p. 245-265. DOI : 10.1163/22941932-20170170

Ghislain B., Engel J., et Clair B. 2019. Diversity of anatomical structure of tension wood among 242 tropical tree species. IAWA Journal, 40(4), p. 765-784. DOI : 10.1163/22941932-40190257

Ingle H.D. et Dadswell H.E. 1953. The anatomy of the timbers of the south-west Pacific area. II. Apocynaceae and Annonaceae. Australian Journal of Botany, 1(1), p. 1-26.

Ruelle J., Clair B., Beauchêne J., Prévost M.-F., et Fournier M. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 2. Comparison of some anatomical and ultrastructural criteria. IAWA Journal, 27(4), p. 341-376. DOI : 10.1163/22941932-90000159

ANNEXE 3 : Protocoles des coupes anatomiques

Des coupes transversales et radiales de 20 μm d'épaisseur et des coupes tangentielles de 25 μm d'épaisseur ont été réalisées à partir d'échantillons de quelques mm³ à l'aide du microtome à glissière HM 440E, équipé de lames jetables (lame jetable FEATHER N 35) (figure 45). L'échantillon de bois est maintenu grâce à un système de serrage. Une vis micrométrique permet d'orienter l'échantillon afin d'optimiser la qualité de la coupe. En effectuant manuellement des mouvements de va et vient, on réalise des coupes fines.



Figure 45 : Microtome à bois

Les coupes transversales sont trempées au minimum une nuit dans la solution FASGA. Cette solution effectue une double coloration à la Safranine 1% et au Bleu Alcian 8 GX 0,5%. La Safranine colore en rose-rouge la lignine et le Bleu Alcian colore en bleu la cellulose. Ensuite, les coupes sont rincées trois fois quelques secondes à l'éthanol 100%. Elles sont séchées quelques secondes et fixées avec de la colle Euparal sur des lames minces.

Les coupes radiales et tangentielles sont trempées quelques secondes dans du Bleu de toluidine qui colore en bleu la lignine. Ensuite, les coupes sont trempées quelques secondes dans deux bacs d'eau et dans de l'éthanol 90%. Les coupes sont fixées sur des lames minces avec de la colle Histoclear et de l'Histolaque.

Enfin, toutes les lames sont laissées à température ambiante pour finir de sécher pendant au moins 72h et elles sont nettoyées si nécessaire avec de l'éthanol 96% ou 100%.

ANNEXE 4 : Climat de Nouvelle-Calédonie

FOCUS SUR DEUX RÉGIONS : LE SUD (MONT-DORE) et SUD-EST (THIO)

Cette synthèse a été réalisée en grande partie à partir de l'Atlas climatique complet de la Nouvelle-Calédonie de Météo-France (Maitrepierre, 2007) et à partir d'autres descriptions (CIRAD, 1992 ; Cavarero *et al.*, 2012).

1) GÉNÉRALITÉS

La Nouvelle-Calédonie se situe en région subtropicale. Elle connaît donc un climat tropical tempéré. Sur l'archipel il existe deux saisons principales, la saison chaude et la saison fraîche, caractérisées par d'importantes précipitations et entrecoupées par des intersaisons sèches.

La **saison chaude** ou dite cyclonique intervient de décembre à mars. L'influence tropicale y est prédominante, les précipitations sont abondantes et les températures sont élevées⁵. Les extrêmes de températures sont cependant atténués par les influences maritimes et les alizés. L'archipel est une zone très touchée par les dépressions tropicales, qui peuvent faire d'importants dégâts sur le territoire (e.g. le cyclone Niran en mars 2021, catégorie 5, avec des rafales de vent à plus de 200 km/h et de fortes pluies).

La **saison fraîche** intervient de juin à septembre⁶. Cette dernière est caractérisée par une grande variabilité des précipitations et des « coups d'ouest » dus à des fronts froids venant du pôle sud.

La **période de transition**, d'août à novembre, est particulièrement sèche avec des températures assez froides la nuit et de plus en plus chaudes la journée sous l'action du rayonnement solaire grandissant. C'est à cette période que les feux de brousse se propagent facilement sous l'action des alizés.

Le **relief** de Nouvelle-Calédonie influence fortement le climat de l'île. La Grande Terre est partagée en deux sur toute sa longueur par une chaîne montagneuse nommée la Chaîne Centrale. L'altitude de cette chaîne est modérée avec des sommets qui culminent à 1 628 m dans le Nord (Mont Panié) et à 1 618 m dans le Sud (Mont Humboldt). Cette chaîne marque une différence nette de climat entre les deux côtes de l'île. Le côté ouest est plutôt sec (précipitations de 800 à 1200 mm/an), le côté est et l'extrémité sud de la Grande Terre sont plus humides (précipitations de 1750 à 4000 mm/an).

La Nouvelle-Calédonie est l'une des régions qui reçoit le plus de **rayonnement solaire global** car elle est située en zone intertropicale. Le rayonnement solaire global (RG) est l'éclairement énergétique solaire d'une surface horizontale, exprimé en J/cm². La nébulosité (couverture nuageuse) joue un rôle important sur ce RG. Le rayonnement solaire est à l'origine des cycles journaliers et annuels qui se manifestent sur tous les paramètres climatiques. La vitesse des vents n'est pas très différente tout au long de l'année, elle est cependant légèrement plus faible en saison fraîche et plus soutenue d'octobre à avril.

⁵ Les précipitations sont maximales pendant les trois premiers mois de l'année et les températures sont maximales en janvier-février avec une moyenne d'environ 25,9°C.

⁶ Les températures sont minimales en juillet-août avec une moyenne d'environ 19,2°C.

Ces terres sont exposées à des vents réguliers, les **alizés** du sud et de l'est (CIRAD, 1992), et au phénomène climatique **ENSO** (El Niño Southern Oscillation). ENSO est caractérisé par les périodes **El Niño** et **La Niña**. Les périodes El Niño sont marquées par des risques intenses de sécheresse, avec des températures plus froides, et La Niña par des risques de fortes pluies, avec des températures plus chaudes (Cavarero *et al.*, 2012). Ces périodes climatiques El Niño et La Niña ont pour origine des anomalies de température des eaux de surface du Pacifique Sud. Si ces eaux deviennent trop chaudes, un phénomène El Niño apparaît et inversement si elles sont trop froides, c'est un phénomène La Niña qui apparaît. Chacun de ses événements se produit à une fréquence irrégulière oscillant entre 2 à 7 ans. Les phénomènes El Niño peuvent néanmoins être plus fréquents que La Niña : environ tous les 4 ans pour El Niño et tous les 5-6 ans pour La Niña.

On observe une très forte variabilité interannuelle des précipitations entre les périodes ENSO (figure 46).

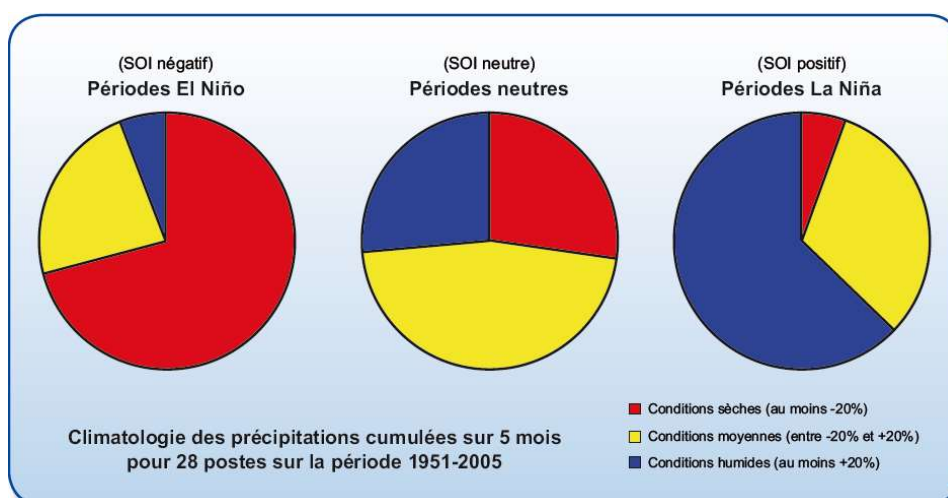


Figure 46 : Répartition des pluies lors des phases ENSO sur la période 1951-2005.
Source : Météo-France

La Nouvelle-Calédonie est une région très exposée au risque cyclonique, surtout pendant la saison la plus chaude de l'année de décembre à février. On n'observe cependant pas d'impact des phases ENSO sur le risque cyclonique dans la région (*Atlas de Nouvelle-Calédonie : Cyclones*, Météo-France, Maitrepierre, 2007).

2) PRÉCIPITATIONS

De manière générale, il y a une grande variabilité des précipitations en Nouvelle-Calédonie dans la distribution géographique, la répartition journalière et saisonnière. La Chaîne Centrale et les vents jouent un rôle très important dans la répartition des précipitations de l'archipel. La côte au vent, désignant la côte Est soumise aux alizés, est beaucoup plus arrosée (entre 1 750 mm et 4 000 mm par an) que la côte sous le vent, désignant la côte Ouest (entre 800 mm et 1 200 mm par an). Les sommets étant plus arrosés que les plaines, les quantités de précipitations dépendent aussi de l'altitude.

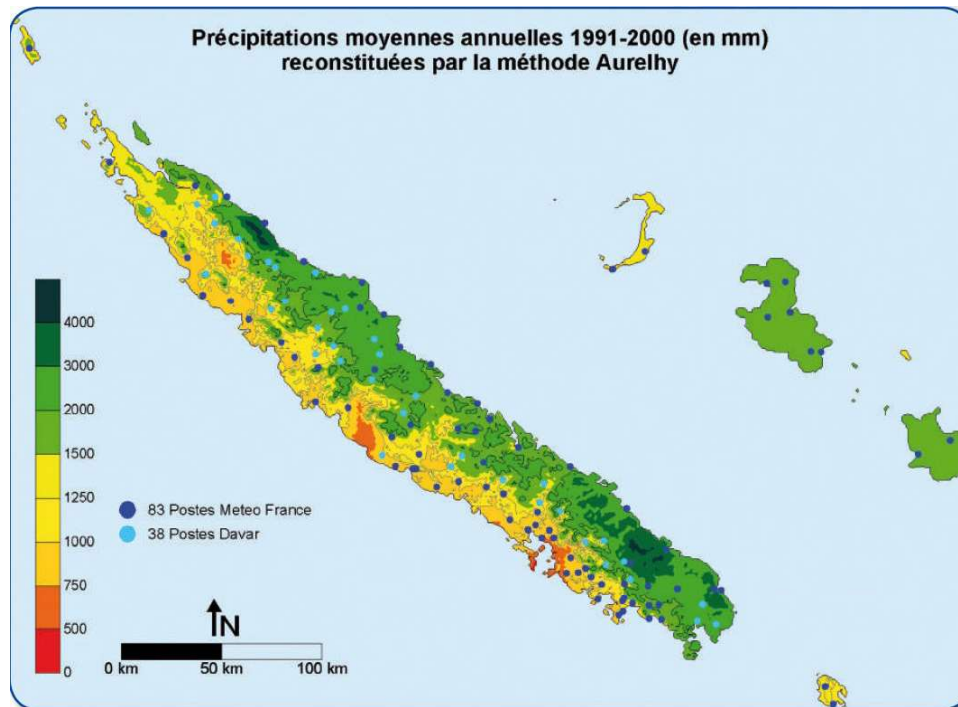


Figure 47 : Précipitations moyennes annuelles réalisées avec le modèle AURELHY sur la période 1991-2000. Source : Météo-France

Sur la figure 47, on observe un fort contraste entre la côte est et ouest et une influence marquée du relief. Les précipitations sur la côte est ne sont pas partout uniformes et le sud de la côte ouest, sous l'influence des amas nuageux transportés par les alizés, enregistre une pluviométrie beaucoup plus importante que le reste de cette côte. On note également que la variabilité temporelle des précipitations, qui est la combinaison des variabilités saisonnière et interannuelle des précipitations, est la plus faible dans la partie sud de l'archipel.

De septembre 1998 à août 1999, il y a eu de fortes précipitations sur tout le territoire calédonien.

3) TEMPÉRATURES

Les températures fluctuent en fonction : (i) de l'altitude, (ii) de la proximité de la mer qui tempère les températures extrêmes par inertie thermique, (iii) du relief, (iv) de la composition des sols, et (v) de la latitude.

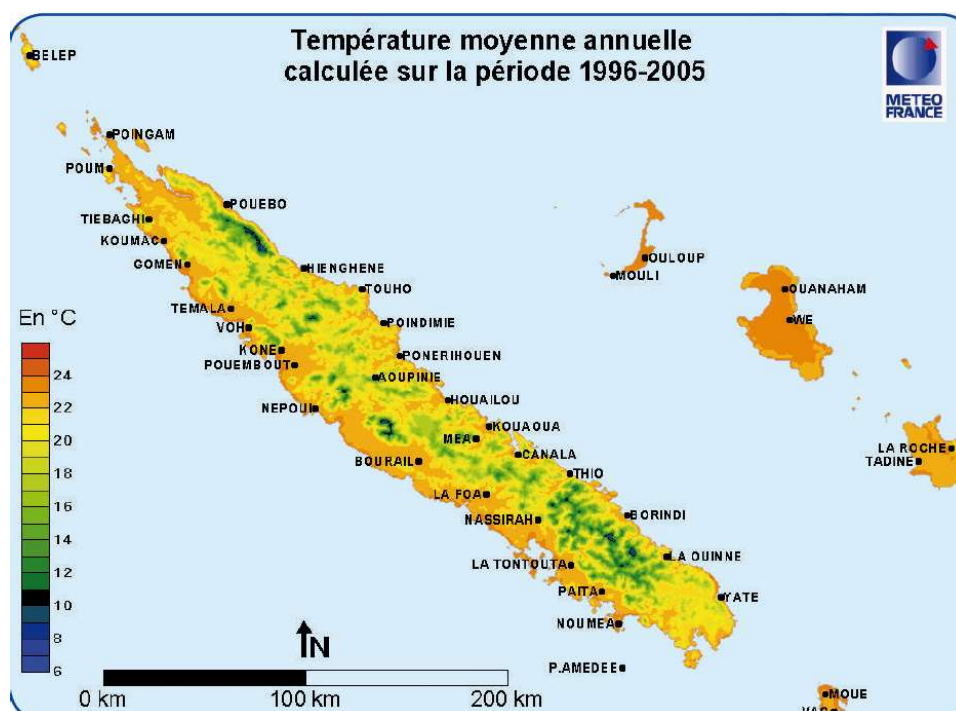


Figure 48 : Température moyenne annuelle sur la période 1996-2005, interpolation avec le modèle AURELHY. Source : Météo-France

On observe sur la figure 48 que les températures les plus fraîches, sur l'île principale, se situent au centre au niveau de la Chaîne Centrale et les températures les plus chaudes sur le littoral ouest et nord-ouest.

Dans le contexte actuel du réchauffement climatique, on observe également une augmentation des températures moyennes sur l'île comprise entre +0,9 °C et +1 °C sur la période de 1954-2003, et cette tendance ne fait que s'accélérer.

De mars 1994 à février 1995, il y a eu une intense sécheresse sur tout le territoire calédonien.

4) VENTS

En Nouvelle-Calédonie on remarque la présence d'alizés. Ces vents viennent du sud-est et soufflent de manière régulière. L'alizé est le régime des vents qui domine toute l'année sur l'archipel. Il a néanmoins tendance à être moins fort et moins constant en saison fraîche.

Il y a aussi la présence de brises sur l'archipel. Il y a la brise de mer due aux effets du rayonnement solaire : les terres se réchauffent plus rapidement que l'océan, et la brise de terre : l'océan se refroidit plus rapidement que les terres durant la nuit. Ces brises sont fortement ressenties sur l'île car les effets du rayonnement solaire sont plus intenses dans la région intertropicale.

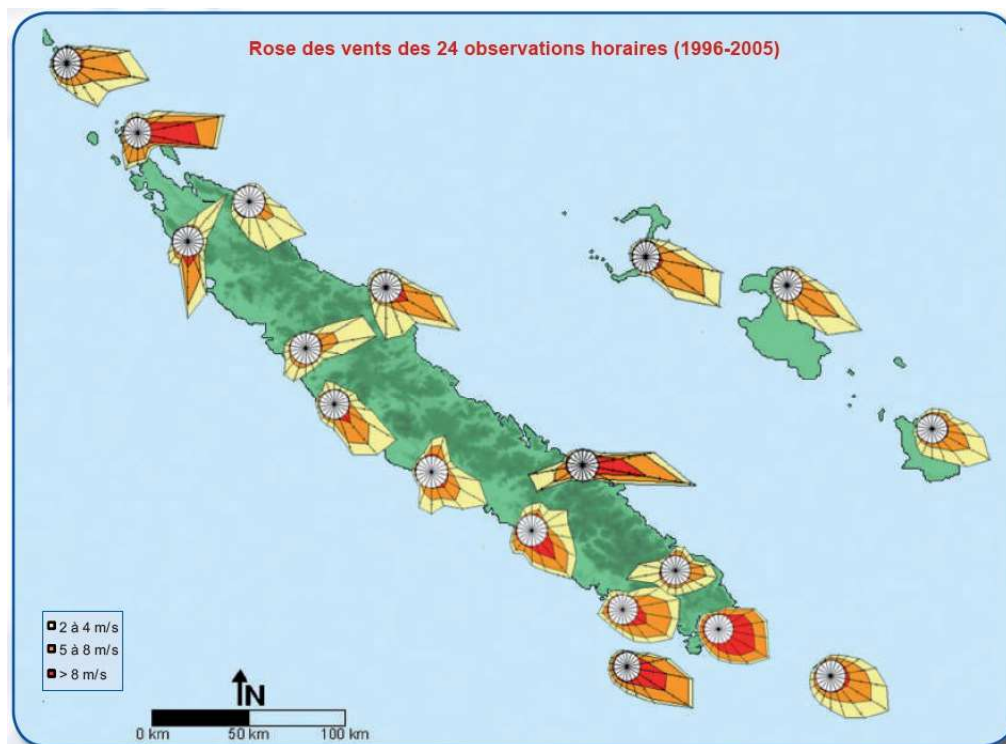


Figure 49 : Roses des vents réalisées sur la période 1996-2005. Source : Météo-France

Le vent observé sur la carte de rose des vents (figure 49) résulte du vent synoptique (vent lié aux conditions de pressions) et d'effets locaux comme la brise et le relief. Ainsi, on observe que globalement la direction du vent est tournée vers le sud, sud-est. Les vents les plus forts sont dans la direction sud-est et concernent principalement le sud, l'est et le nord de la Grande Terre. La direction du vent de la côte ouest s'infléchit progressivement vers le sud.

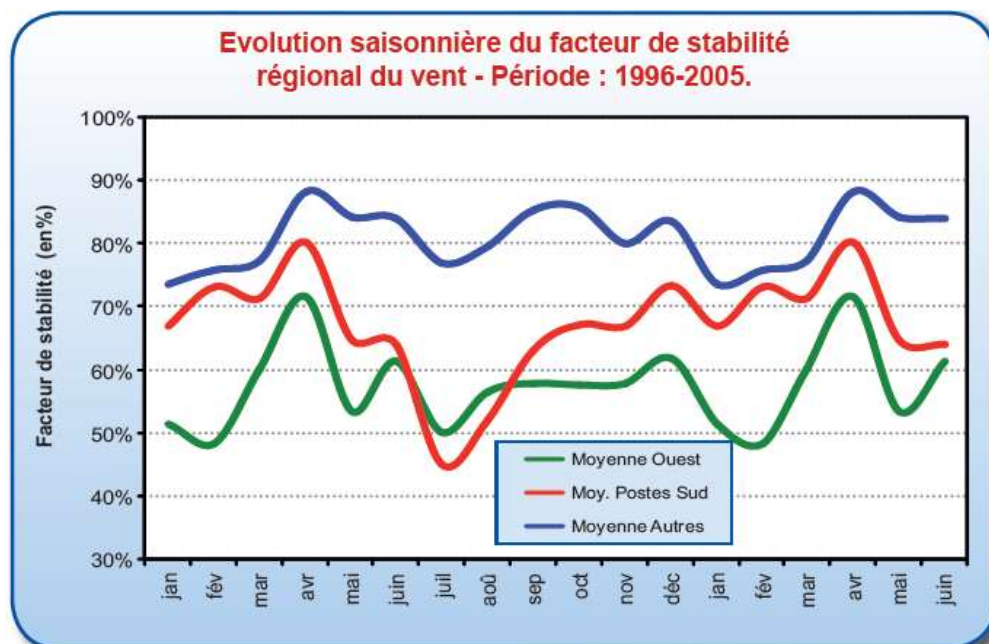


Figure 50 : Variabilité saisonnière du facteur de stabilité du vent sur la période 1996-2005. Source : Météo-France

En hiver, ce sont la présence de « coups d'ouest » consécutifs qui peuvent générer des vents forts, principalement sur le sud de l'île. En effet d'après la figure 50, on remarque une forte diminution du facteur de stabilité uniquement pour les postes du sud durant la saison fraîche.

L'archipel connaît aussi des périodes estivales de cyclones ou de dépressions tropicales responsables de vents violents, causant parfois de sérieux dégâts. Il peut aussi y avoir des vents enregistrés pendant des dépressions subtropicales, ce qui reste néanmoins assez rare.

Pour conclure, en Nouvelle-Calédonie le relief, la proximité de l'océan, la position géographique (côte ouest, côte est et Chaîne Centrale) ont une influence importante sur la direction et la force du vent.

5) CYCLONES

Les cyclones représentent le danger climatique majeur de la Nouvelle-Calédonie. En effet, l'archipel est situé dans la zone la plus exposée du bassin Pacifique Sud. La saison cyclonique est la plus active durant la saison chaude. Les principaux dégâts cycloniques sont dus aux vents violents, aux pluies torrentielles et aux raz de marée.

Les événements cycloniques et orageux les plus importants ayant touchés les régions sud et est sont :

- janvier 1994, le cyclone puis dépression tropicale faible REWA qui a touché la moitié sud de la Grande Terre et les Îles Loyautés, avec des pluies torrentielles, des crues et des rafales de vent.

- mars 1996, le cyclone BETI qui a touché tout le territoire, avec de fortes précipitations et des rafales de vent.

- janvier 1997, le cyclone DRENA qui a touché principalement la côte ouest, avec de fortes inondations et des rafales de vent.

- mars 1998, le cyclone YALI qui a touché le sud de la Grande Terre, les Îles Loyautés et l'Île des Pins, avec de fortes précipitations et des rafales de vent.

- mars 1999, le cyclone DANI suivit de la dépression tropicale forte OLINDA qui a touché Maré et la côte est, avec de fortes précipitations et des rafales de vent.

- octobre 2001, il y a eu un fort orage au sud de la Grande Terre avec des précipitations intenses.

- mars 2003, le cyclone ERICA qui a touché la Grande Terre et l'Île des Pins, avec de nombreux dégâts, des pluies intenses et des rafales de vents.

- mars 2007, la dépression tropicale forte BECKY qui a touché Maré, Lifou et le sud, avec une agitation intense de la mer et de fortes pluies.

- janvier 2011, la dépression tropicale forte VANIA qui a touché tout le territoire, surtout le sud, avec des précipitations intenses, des inondations et des dégâts agricoles importants.

- janvier 2014, la dépression tropicale modérée JUNE qui a touché la Grande Terre, avec d'importantes crues et des rafales de vent.

- avril 2017, le cyclone tropical COOK, qui a impacté tout le territoire, avec des précipitations et des rafales de vent très importantes.

- janvier 2021, la dépression tropicale forte LUCAS, suivit du cyclone tropical NIRAN en mars 2021. Les deux phénomènes ont touché tout le territoire, en particulier la moitié sud pour LUCAS. On observe des précipitations importantes et des rafales de vent très intenses.

Les épisodes cycloniques les plus violents sur la période 1880-2021 sont à ce jour **BETI** en 1996, **ERICA** en 2003, **COOK** en 2017 et plus récemment **NIRAN** en 2021 .

6) DEUX RÉGIONS D'INTÉRÊT : SUD (MONT-DORE) ET SUD-EST (THIO)

Pour les caractéristiques climatiques de ces deux régions, nous nous basons sur les postes d'observation les plus proches de ces deux zones, qui sont souvent Nouméa-Plum pour la région sud et Thio-Canala pour la région sud-est (figure 51).

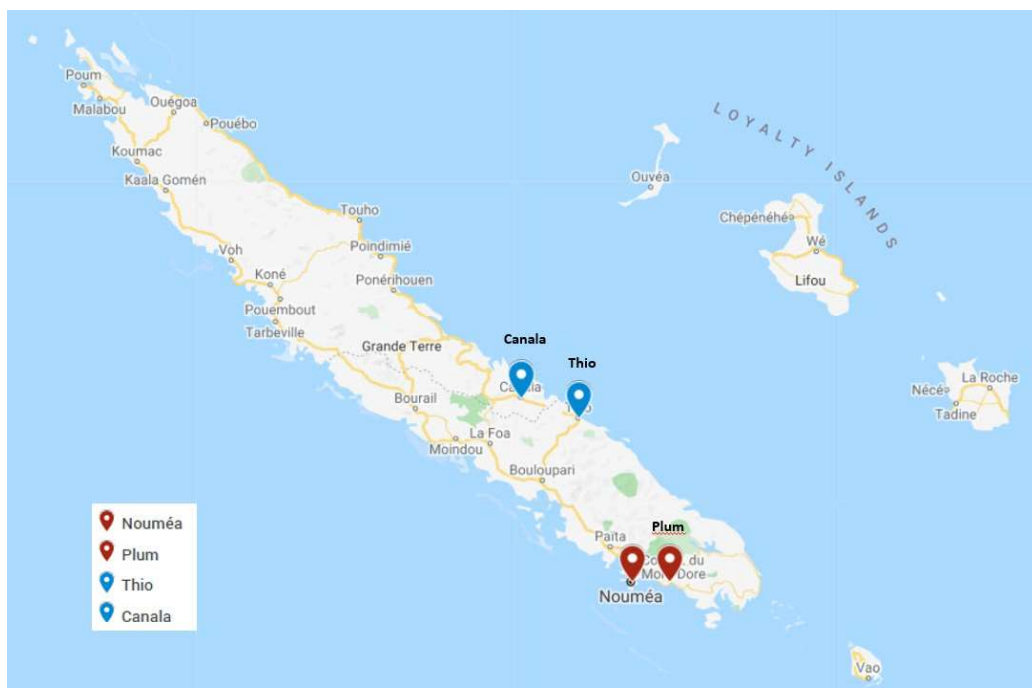


Figure 51 : Carte des deux zones d'étude avec les postes d'observations de la région sud (en rouge) et de la région sud-est (en bleu). Source : Google Maps

Pour l'**actinométrie**, on observe sur la figure 52 que l'intensité du rayonnement moyen à Nouméa est plus forte (presque deux fois plus) en décembre pendant la saison chaude (maximum de 330 J/cm² vers 12h) et plus faible en juin pendant la saison fraîche (maximum de 180 J/cm² vers 12h). On remarque également que la durée des jours est plus longue en été (décembre) qu'en hiver (juin). L'influence du RG sur les événements climatiques est donc majoritaire durant la saison chaude.

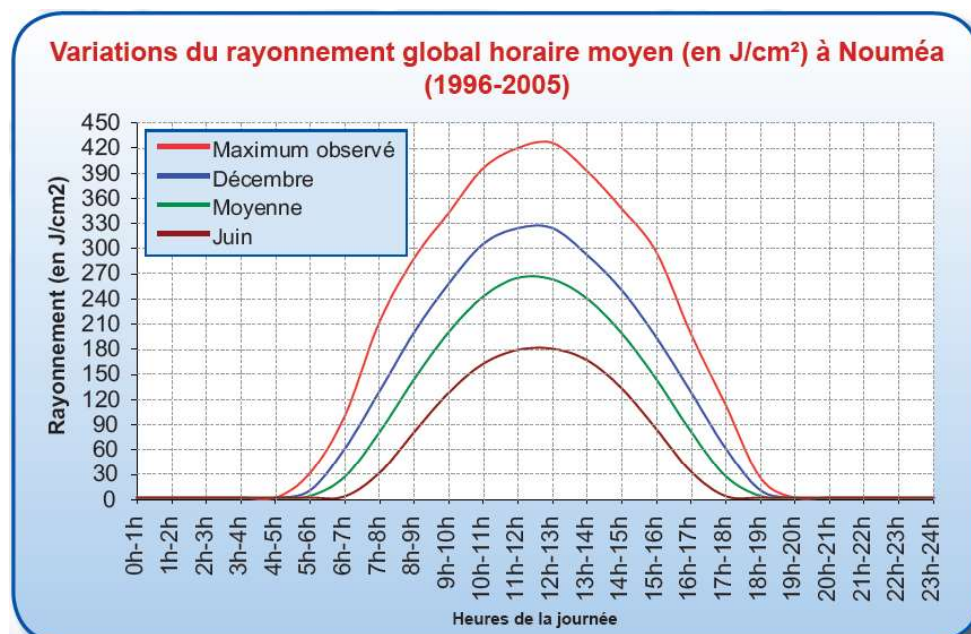


Figure 52 : Cycle diurne du rayonnement solaire global à Nouméa sur la période 1996-2005. Source : Météo-France

Sur la figure 53, en comparant le RG moyen journalier du sud (Nouméa) et du sud-est (Canala), on observe que pour les deux régions le RG est plus fort en été (décembre) qu'en hiver (juin) et qu'en moyenne annuellement le RG est plus intense dans le sud (1908 J/cm²) qu'au sud-est (1664 J/cm²).

Rayonnement global moyen journalier (en J/cm²)														
Postes	Période	Jan	Fév	Mars	Avr	Mai	juin	Juil	Aout	Sep	Oct	Nov	Dec	Annuel
Koumac	1996-2005	2348	2201	1992	1759	1361	1316	1390	1706	2141	2395	2481	2506	1966
Koné	1996-2005	2292	2065	1843	1594	1260	1182	1247	1546	2034	2328	2407	2414	1851
Nessadiou	1996-2005	2190	2020	1785	1556	1229	1183	1221	1510	1938	2266	2404	2334	1803
Nouméa	1996-2005	2362	2241	1956	1650	1263	1169	1262	1568	1999	2372	2512	2536	1908
Koniambo	1999-2005	1794	1694	1467	1355	1145	1162	1213	1421	1796	1970	1950	1978	1579
Aoupinié	1996-2005	1494	1420	1193	1135	960	957	1021	1168	1503	1720	1628	1685	1324
Mgne des Sources	1996-2005	1730	1746	1478	1262	971	919	993	1252	1578	1885	1919	1968	1475
Pouébo	1996-2005	2049	1996	1763	1619	1244	1160	1265	1553	1938	2121	2058	2111	1740
Poindimié	1996-2005	2034	1921	1742	1540	1221	1163	1260	1532	1850	2104	2018	2107	1708
Canala	1996-2005	1944	1864	1675	1496	1201	1132	1235	1462	1815	2035	2008	2099	1664
Moué (île des Pins)	1996-2005	2034	1955	1734	1513	1209	1102	1196	1447	1834	2096	2174	2192	1707
Ouanaham	1996-2005	2235	2118	1886	1639	1282	1173	1307	1548	1892	2216	2335	2379	1834
La Roche	1996-2005	2083	2014	1736	1531	1243	1145	1237	1473	1760	2088	2135	2191	1720

Figure 53 : Rayonnement global moyen journalier sur la période 1996-2005. Nous nous focalisons sur les postes de Nouméa et Canala. Source : Météo-France

Pour les **précipitations**, on observe sur la figure 47 que globalement les deux zones d'étude (sud au Mont-Dore et sud-est à Thio) présentent des précipitations moyennes annuelles importantes entre 1500 et 3000 mm. Au sud de la Grande Terre, environ 40% des précipitations annuelles sont enregistrées de janvier à mars et la région est fortement affectée par les précipitations hivernales issues des perturbations d'origine polaire.

D'après la figure 54, on observe que les précipitations moyennes annuelles pour le sud à Nouméa sont de 1058,1 mm et de 1652,8 mm pour le sud-est à Thio. Il y a donc globalement plus de précipitations au sud-est qu'au sud.

Pour les **températures**, on observe sur la figure 54 que les températures moyennes annuelles sont environ les mêmes pour les deux régions (23,3°C pour Nouméa et 23°C pour Thio).

Statistiques de précipitations et de température								
Les calculs sont réalisés sur la période 1971-2000 pour les normales et sur toute la période de mesure pour les records								
Postes	Précipitations (en mm)			Températures (en ° C)				
	Normales			Normales			Records	
	annuelle	minimum mensuel	maximum mensuel	annuelle	minimum mensuel	maximum mensuel	Tmin	Tmax
Koumac	982,0	33,1	177,7	23,5	20,3	26,5	8,2	35,8
Koné	1095,7	36,5	182,9	23,6	19,8	27,0	6,2	38,5
Bourail	1166,8	41,8	190,8	22,9	18,9	26,5	2,3	38,0
La Foa	1186,0	40,7	191,3	22,5	18,6	26,1	4,2	38,0
La Tontouta	908,8	30,7	136,4	22,8	19,1	26,4	6,3	38,1
Nouméa	1058,1	40,7	148,7	23,3	20,1	26,4	13,2	36,8
Pouébo	1992,5	65,9	326,9	températures disponibles depuis 1991			13,5	34,4
Poindimié	2645,2	90,3	399,7	23,6	20,7	26,2	11,0	34,4
Houailou	1906,6	55,6	299,9	23,0	19,8	26,0	7,0	38,0
Canala	1679,8	51,5	273,1	22,8	19,3	26,1	5,7	38,4
Thio	1652,8	52,0	246,3	23,0	19,8	26,0	7,0	35,5
Yaté	3205,1	112,3	488,3	22,8	19,6	25,7	9,5	34,3
Moué	1531,7	58,6	220,4	22,4	19,2	25,4	10,9	34,4
Ouloup	1440,4	63,9	200,1	24,1	21,0	26,7	6,4	33,9
Ouanaham	1699,4	65,6	242,7	22,9	19,5	26,0	4,4	33,3
La Roche	1703,1	74,2	236,1	22,0	18,4	25,3	2,8	33,5

Figure 54 : Statistiques de température et de précipitation en Nouvelle-Calédonie sur la période 1971-2000. Nous nous focalisons sur les postes de Nouméa et Thio. Source : Météo-France

Pour le régime des **vents**, on observe sur la figure 49 que dans la région de Thio, la rose des vents est assez unidirectionnelle avec un vent fort (>8 m/s) dans la direction sud-est et un vent faible dans la direction opposée. Dans le sud, dans la région du Mont-Dore, la rose des vents est plus multidirectionnelle, le vent est dirigé dans presque les quatre points cardinaux avec une direction plus intense au sud et sud-est. Les vents semblent donc moins turbulents, plus intenses et unidirectionnels dans le sud-est que dans le sud. Néanmoins, il y a aussi des vents d'ouest, appelés «coups d'ouest», qui affectent principalement le sud et l'ouest de l'archipel en saison fraîche, rompant périodiquement le régime d'alizé.

Pour conclure, les deux zones d'étude présentent des températures moyennes annuelles à peu près identiques, mais des différences climatiques au niveau des précipitations annuelles et du rayonnement solaire global. En effet, les précipitations annuelles sont plus importantes au sud-est vers Thio qu'au sud vers le Mont-Dore. Cependant, le RG est plus faible dans le sud-est qu'au sud, ce qui influence grandement tous les paramètres climatiques, tout au long de l'année.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cavarero V., Peltier A., Aubail X., Leroy A., Dubuisson B., Jourdain S., Ganachaud A., Gibelin A.-L., Lefèvre J., Menkes C., et Lengaigne M. 2012. Les évolutions passées et futures du climat de la Nouvelle-Calédonie. *La Météorologie*, 8(77), p. 13-21. DOI : 10.4267/2042/47371

CIRAD. 1992. Bois des DOM-TOM Tome 3 Nouvelle Calédonie. Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)-Forêt, 188 p.

Maitrepierre L. 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Disponible sur : <http://www.meteo.nc/en-savoir-plus/comprendre-la-meteo/publications/atlas-climatique-de-la-nouvelle-caledonie-sommaire> (Consulté le 28 mars 2021).

 agriculture • alimentation • environnement 	Diplôme : Ingénieur en horticulture Spécialisation : GEEFT (Gestion environnementale des écosystèmes et forêts tropicales) Enseignant référent : Eric MARCON
Auteur(s) : Jade FAMBART Date de naissance : 12/01/1997 Nb pages : 79 Annexe(s) : p.38-79 Année de soutenance : 2021	Organisme d'accueil : INRAE Adresse : UMR AMAP – CIRAD – TA A51/PS2 Boulevard de la Lironde 34398 Montpellier CEDEX 5 Maîtres de stage : Sandrine ISNARD, Patrick HEURET et Camille SALMON
Titre français : Analyse des régularités structurelles morpho-anatomiques chez <i>Cerberiopsis candelabra</i> (Apocynaceae) endémique de Nouvelle-Calédonie Titre anglais : Analysis of morpho-anatomical structural regularities in <i>Cerberiopsis candelabra</i> (Apocynaceae) endemic to New Caledonia	
Résumé : Les arbres sont des organismes qui se construisent sur eux-mêmes au cours du temps. Ils gardent ainsi souvent au sein de leur structure la trace de leur dynamique de croissance passée (p. ex. les cernes dans le bois) ou des cicatrices des parties qui ont disparu (p. ex. les feuilles ou les branches). Ces marqueurs morpho-anatomiques peuvent être utilisés pour reconstruire a posteriori le développement de l'arbre, si l'on est capable de leur associer une temporalité. Cet exercice peut s'avérer difficile sous les tropiques où la saisonnalité est moins marquée qu'en milieu tempéré. Ce travail porte sur la trajectoire de croissance de <i>Cerberiopsis candelabra</i> , une espèce monocarpique endémique de Nouvelle-Calédonie. Notre objectif est de poser des hypothèses sur la phénologie des processus de croissance primaire et secondaire à partir de régularités structurelles observées dans le bois, dans les fluctuations de longueur d'entre-nœuds et dans la disposition des branches le long du tronc. Nous mettons en évidence des cernes de croissance dans le bois marqués par (i) une bande de parenchyme tangentiel, (ii) des variations de l'épaisseur des parois des fibres, mais surtout (iii) l'alternance de bois « normal » et de bois à couche gélatineuse. Nos résultats suggèrent que ces cernes sont annuels et que la croissance primaire est polycyclique avec deux phases d'allongement par an. La présence de bois de réaction évoque une réponse adaptative aux cyclones, très fréquents dans la région.	
Abstract: Trees are organisms that build upon themselves over time. As a result, they often keep in their structure the trace of their past growth dynamics (e.g. rings in the wood) or scars of parts that have disappeared (e.g. leaves or branches). These morpho-anatomical markers can be used to reconstruct retrospectively the past development dynamics of the tree, if we are able to associate a temporality to them. This can be difficult in the tropics where seasonality is less pronounced than the one in temperate environments. This work focuses on the growth trajectory of <i>Cerberiopsis candelabra</i> , a monocarpic species endemic to New Caledonia. Our objective is to make hypotheses about the phenology of primary and secondary growth processes based on structural regularities observed in the wood, in the fluctuations of internodes length and in the arrangement of branches along the trunk. We highlight growth rings in wood marked by (i) a band of tangential parenchyma, (ii) variations in fiber wall thickness, but most importantly (iii) the alternation of "normal" and gelatinous layer wood. Our results suggest that these rings are annual and that primary growth is polycyclic with two elongation phases per year. The presence of reaction wood suggests an adaptive response to cyclones, which are very common in the region.	
Mots-clés : <i>Cerberiopsis candelabra</i> , Nouvelle-Calédonie, dynamique de croissance, marqueurs morpho-anatomiques, cernes de bois, bois de tension, climat Key Words: <i>Cerberiopsis candelabra</i> , New Caledonia, growth dynamics, morpho-anatomical markers, wood rings, tension wood, climate	