

Caractérisation et variabilité des propriétés physiques et structurelles du bois du kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, et de l'okoumé, *Aucoumea klaineana*, provenant des forêts naturelles du Gabon



Photo 1.
Écorce d'okoumé, *Aucoumea klaineana*.
Okoumé bark, *Aucoumea klaineana*.
Photos C. Doumenge.

Jean-Léon ZUE ONDO¹
Julien RUELLE¹
Jana DLOUHÁ¹
Meriem FOURNIER¹

¹ INRAE
UMR Silva
54280 Champenoux
France

**Auteur correspondant /
Corresponding author:**

Jean-Léon ZUE ONDO –
jean-leon.zue-ondo@inrae.fr
jean-leon.zue-ondo@outlook.com

Doi : 10.19182/bft2021.347.a31939 – Droit d'auteur © 2021, Bois et Forêts des Tropiques – © Cirad – Date de soumission : 16 juin 2020 ;
date d'acceptation : 16 décembre 2020 ; date de publication : 25 février 2021.



Licence Creative Commons :
Attribution - 4.0 International.
Attribution-4.0 International (CC BY 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Zue Ondo J.-L., Ruelle J., Dlouha J., Fournier M., 2021. Caractérisation et variabilité des propriétés physiques et structurelles du bois du kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, et de l'okoumé, *Aucoumea klaineana*, provenant des forêts naturelles du Gabon. Bois et Forêts des Tropiques, 347 : 41-57. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2021.347.a31939>

RÉSUMÉ

Caractérisation et variabilité des propriétés physiques et structurales du bois du kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, et de l'okoumé, *Aucoumea klaineana*, provenant des forêts naturelles du Gabon

La caractérisation et l'analyse de la variabilité des paramètres structuraux et des propriétés physiques du bois ont été réalisées chez le kevazingo (*Guibourtia tessmannii*) et l'okoumé (*Aucoumea klaineana*), deux espèces gabonaises à forte valeur économique. En parallèle aux caractéristiques technologiques telles que le retrait ou le point de saturation des fibres, une caractérisation fine de la structure du bois (angle des microfibrilles, angle du fil, microdensité) a été réalisée. Chez les deux espèces, les valeurs moyennes observées pour chaque propriété ont été comparées aux valeurs de la littérature. L'analyse de la variabilité des différentes propriétés permet d'identifier la position radiale (effet de la distance à la moelle) comme principale source de variabilité des propriétés du bois chez le kevazingo, alors que pour l'okoumé la variabilité des propriétés provient non seulement de la distance à la moelle mais aussi de la variabilité entre les rayons (barreaux issus du même arbre) et entre les arbres.

Mots-clés : propriétés physiques du bois, structure du bois, variabilité, espèces tropicales, *Guibourtia tessmannii*, *Aucoumea klaineana*, Gabon.

ABSTRACT

Characterisation and variability of physical and structural properties of Kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, and Okoumé, *Aucoumea klaineana*, wood from natural forests in Gabon

This study characterised and analysed the structural parameters and physical properties of wood from Kevazingo (*Guibourtia tessmannii*) and Okoumé (*Aucoumea klaineana*), two high-value species found in Gabon. In parallel with technological characteristics such as shrinkage and the saturation point of the wood fibres, the study produced a detailed characterisation of the wood structure (microfibril angle, grain angle, microdensity). In both species, the average values observed for each property were compared with values in the literature. Analysis of the variability of the different properties identified radial position (effect of distance from the pith) as the main source of variability of wood properties in Kevazingo wood, while in Okoumé wood, the variability of properties results not only from distance from the pith, but also from variability between radial position (wood rods from the same tree) and between trees.

Keywords: physical wood properties, wood structure, variability, tropical species, *Guibourtia tessmannii*, *Aucoumea klaineana*, Gabon.

RESUMEN

Caracterización y variabilidad de las propiedades físicas y estructurales de la madera de bubinga (*Guibourtia tessmannii*) y de ocume (*Aucoumea klaineana*) provenientes de los bosques naturales de Gabón

Se caracterizaron y analizaron la variabilidad de los parámetros estructurales y las propiedades físicas de la madera en dos especies gabonesas de alto valor económico: bubinga (*Guibourtia tessmannii*) y ocume (*Aucoumea klaineana*). Paralelamente a las características tecnológicas como la contracción o el punto de saturación de las fibras, se llevó a cabo una caracterización fina de la estructura de la madera (ángulo de las microfibrillas, ángulo de fibra, microdensidad...). Para ambas especies, los valores medios observados de cada propiedad se compararon con los valores de la literatura. El análisis de la variabilidad de las diferentes propiedades permite identificar la posición radial (efecto de la distancia a la médula) como la principal fuente de variabilidad de las propiedades de la madera en la bubinga, mientras que para el ocume la variabilidad de las propiedades es causada no solo por la distancia a la médula, sino también por la variabilidad entre los radios (varillas provenientes del mismo árbol) y entre distintos árboles.

Palabras clave: propiedades físicas de la madera, estructura de la madera, variabilidad, especies tropicales, *Guibourtia tessmannii*, *Aucoumea klaineana*, Gabón.

Introduction

Le kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, et l'okoumé, *Aucoumea klaineana*, sont deux espèces à forte valeur économique originaires des forêts tropicales du Gabon. Reconnues pour la qualité exceptionnelle de leurs grumes (rectitude, dimensions), ces deux espèces fournissent un volume considérable de bois pour l'industrie locale et les marchés internationaux. L'okoumé participe à lui seul à environ 50 % du volume de bois transformé et exporté au Gabon (Medzegue, 2007) et le kevazingo pour environ 21 % (Tosso *et al.*, 2015 ; CITES, 2016). La diversification de la filière bois au Gabon repose en grande partie sur la réussite en deuxième et troisième transformations de ces deux espèces. Toutefois, celles-ci ne bénéficient que de très peu de connaissances sur les caractéristiques intrinsèques de leur bois. Les propriétés technologiques et chimiques de base, telles que la densité moyenne, les retraits dimensionnels, la résistance en compression, le pourcentage de lignine, de cellulose ou encore la composition en extractibles, ont été bien étudiées chez ces deux espèces (Medzegue, 2007 ; Tropix 7-CIRAD, 2012a, 2012b ; Tosso *et al.*, 2015 ; Gérard *et al.*, 2017 ; Pambou Nziengui *et al.*, 2018 ; Ngwa Obame *et al.*, 2019 ; Engozogho *et al.*, 2020 ; Bédounguindzi, 2020). Cependant, les sources de variabilité de ces propriétés, telles que la transition bois juvénile-bois mature (Zobel et Sprague, 1998a, 1998b ; Koubaa *et al.*, 2005) ou la variabilité inter- et intraspécifique, demeurent méconnues. De plus, les paramètres de structure tels que l'angle des microfibrilles de cellulose (AMF) et l'angle du fil, qui sont des indices étroitement liés à de nombreuses propriétés physiques et mécaniques comme le retrait au séchage ou la résistance en compression (Senft et Bendtsen, 1985 ; Guilley *et al.*, 1999 ; Cabrolier *et al.*,

2009 ; Cabrolier, 2012 ; Moore *et al.*, 2014), n'ont fait l'objet d'aucune étude. Par ailleurs, caractériser la variabilité des propriétés de ces deux espèces peut s'avérer déterminant pour une valorisation optimale de leur bois, par l'amélioration de la production ligneuse au travers des pratiques de sélection, avant ou après abattage en forêt et au cours des opérations de transformation.

Dans cet article, nous nous proposons d'étudier les sources de variabilité des propriétés du bois du kevazingo et de l'okoumé. Dans une première approche, nous comparons les résultats obtenus avec des valeurs moyennes de leurs propriétés issues de la littérature. Ensuite, nous analysons la variabilité due à trois facteurs : « l'effet arbre » (variabilité individuelle), « l'effet rayon » (variabilité intra-individuelle entre les deux rayons prélevés au sein du même arbre) et la « distance à la moelle » (variabilité intra-individuelle liée à l'âge cambial).

Matériel et méthodes

Matériel végétal et site d'échantillonnage

Les deux essences étudiées proviennent des forêts tropicales du Gabon. Le kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, est une espèce à croissance lente, qui croît en sous-bois dans les premières phases de son développement pour devenir émergente une fois adulte (héli-tolérante) (Meunier *et al.*, 2015). L'okoumé, *Aucoumea klaineana*, est une espèce pionnière, à tempérament héliophile à croissance rapide (Fuhr *et al.*, 2001 ; Meunier *et al.*, 2015). Des arbres ne présentant aucun signe de maladie ou d'attaque d'insecte ont été prélevés. Pour le kevazingo, les individus provenaient des forêts naturelles de la région de Mitzic au nord du Gabon, région



Photos 1.

Okoumé, *Aucoumea klaineana*, l'arbre, l'aubier et l'écorce.

Okoumé, *Aucoumea klaineana*, the tree, the sapwood and the bark.

Photos C. Doumenge.

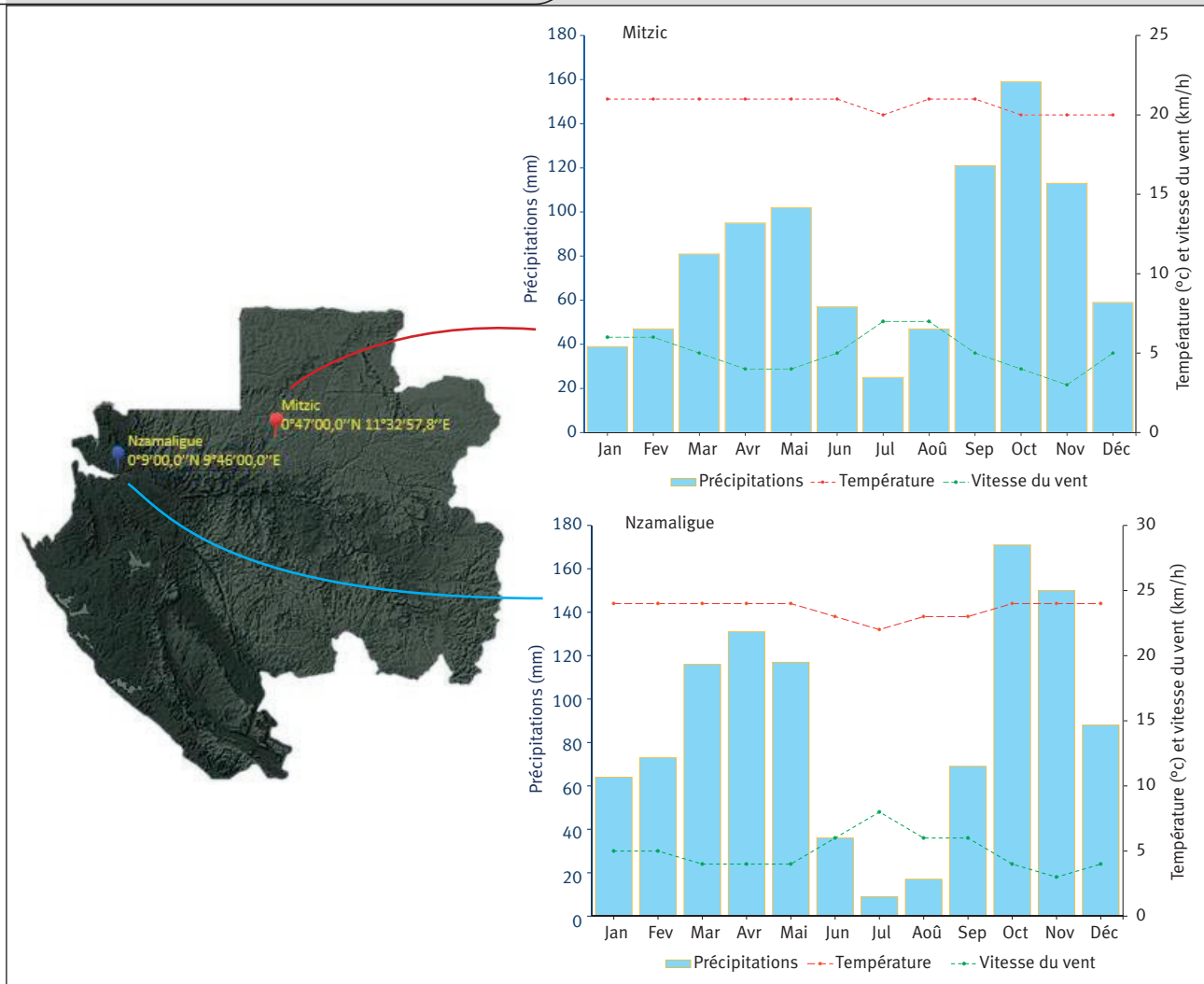


Figure 1.
Localisation géographique des deux sites d'échantillonnage et paramètres climatiques de chaque site.
Geographical location of the two sampling sites and climatic parameters of each site.

dont les caractéristiques physiques du milieu sont les suivantes : climat de savane, précipitations mensuelles variant de 25 mm à 160 mm, températures mensuelles moyennes très peu variables (entre 20 à 21 °C) et vitesse du vent faible (moyennes mensuelles entre 3 et 7 km/h (figure 1). Pour l'okoumé, les individus ont été prélevés en forêt naturelle au nord-ouest du Gabon dans la région de Nzamaligüe qui présente un climat de savane, avec des précipitations mensuelles variant de 9 à 170 mm, une température mensuelle moyenne inférieure à 25 °C et une vitesse du vent faible (moyennes mensuelles entre 5 à 12 km/h).

Nombre d'arbres et paramètres dendrométriques étudiés

Les diamètres moyens des arbres de notre échantillonnage étaient de $78 \pm 4,9$ cm pour le kevasingo et de $78,5 \pm 5,5$ cm pour l'okoumé. Les difficultés de prélèvement d'arbres en forêt tropicale n'ont toutefois pas permis d'obtenir un grand nombre d'individus par essence étudiée. Cinq arbres pour le kevasingo ont été prélevés et quatre arbres pour l'okoumé.

Préparation d'échantillons

Pour chaque arbre, une rondelle de 5 cm d'épaisseur a été prélevée à une hauteur de 1,30 m. Deux barreaux radiaux ont été prélevés dans chaque rondelle, de la moelle vers l'écorce, et ont été utilisés pour la préparation des différents échantillons, destinés à la mesure des caractéristiques du bois (figure 2). Les principales propriétés mesurées sont : la masse volumique, qui par souci de simplification dans la présentation des résultats de ce travail sera nommée densité à l'échelle du cerne (DMoy) ; l'angle des microfibrilles de cellulose (AMF) ; l'angle du fil (GA) ; le retrait radial (Rr) ; le retrait tangentiel (Rt) ; le retrait longitudinal (Rl) ; le retrait volumique (Rv) et le point de saturation des fibres (PSF). Le tableau I renseigne le nombre d'éprouvettes et de mesures réalisées.

Mesure de la densité à l'échelle du cerne

Les mesures de densité à l'échelle du cerne ont été réalisées par microdensitométrie à rayons X (Polge, 1966). Deux barrettes radiales de 2 mm d'épaisseur, diamétrales-



Photos 2.
 Kevazingo, *Guibourtia tessmanii*, l'arbre, la grume et un vieil arbre en 1968.
 Kevazingo, *Guibourtia tessmanii*, the tree, the log, and an old tree in 1968.
 Photos D. Louppe et R. Letouzey.

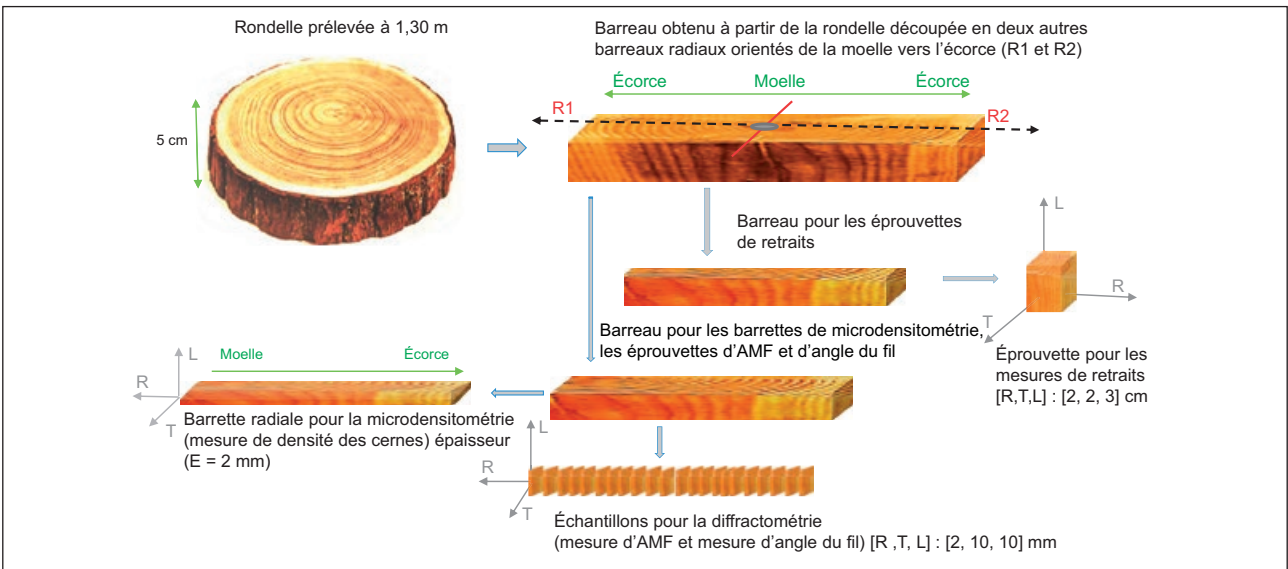


Figure 2.
 Schéma de débit des éprouvettes.
 Sampling flow diagram.

ment opposées, stabilisées à environ 10 % d'humidité, ont été scannées au microtomographe dans lequel elles sont exposées à un rayonnement X. Cette étape a permis l'acquisition d'images radiographiques de chaque barrette. Les profils d'image ont été ensuite analysés grâce au programme CERD (Mothe *et al.*, 1998) qui permet de délimiter les cernes et d'en calculer les valeurs de densité. Chez le kevazingo et l'okoumé, nous n'avons pas pu observer distinctement les cernes sur les images radiographiques, certainement à cause de la croissance continue des arbres en forêt tropicale qui conduit parfois à la formation de plusieurs cernes pour une même année. Pour pallier cela, nous avons donc décidé de tracer de faux-cernes d'une largeur constante arbitraire de 3 mm, nous permettant d'observer les variations radiales de

densité qui peuvent être mises en relation avec les autres propriétés mesurées. Les résultats de ces mesures seront nommés densité, par souci de simplification, dans la suite du manuscrit malgré leur expression en kg/m^3 .

Mesure de l'angle des microfibrilles (AMF)

Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un diffractomètre « Oxford Diffraction Super Nova ». Des barrettes radiales ont été découpées de la moelle vers l'écorce avec un pas constant (2 mm), en échantillons de dimensions $2 \times 10 \times 10 \text{ mm}^3$ (RTL). Chaque échantillon a été ensuite passé au diffractomètre, où un faisceau de rayons X (rayons X Cu-K α , longueur d'onde $\lambda = 1,542 \text{ \AA}$, diamètre du faisceau $300 \mu\text{m}$) est envoyé sur la

Tableau I.

Nombre d'éprouvettes et de mesures réalisées pour chaque arbre pour les bois de kevazingo et d'okoumé.
Number of specimens and measurements taken for each tree for Kevazingo and Okoumé wood.

Espèce	Arbre	Rayon	Microdensitométrie : mesure de densité dans le cerne (DMoy)		Diffractométries : mesure d'angle des microfibrilles de cellulose (AMF)		Analyse d'image : mesure de l'angle du fil		Mesure des retraits : radial (Rr), tangentiel (Rt), longitudinal (Rl), volumique (Rv)	
			Mesure Barrette 1	Mesure Barrette 2	Éprouvette Rayon 1	Éprouvette Rayon 2	Éprouvette Rayon 1	Éprouvette Rayon 2	Éprouvette Rayon 1	Éprouvette Rayon 2
Kevazingo	KV3	2	103	104	125	153	123	146	19	21
	KV4	1	129	NA	158	NA	200	NA	26	NA
	KV5	2	150	119	166	102	248	103	23	22
	KV6	2	160	197	121	168	255	214	22	23
	KV7	2	170	165	165	78	143	145	18	17
Okoumé	OKM1	2	226	167	206	108	212	212	18	17
	OKM2	2	121	113	104	106	99	119	16	15
	OKM3	2	117	106	281	214	152	154	16	16
	OKM4	2	91	84	92	73	81	82	16	16

NA = données manquantes ; NA = *missing data*.

face tangentielle de l'échantillon. Les résultats sont enregistrés sous forme de diffractogrammes qui traduisent graphiquement des pics de diffraction. L'AMF est corrélé à la largeur du pic de diffraction du plan 002 de la cellulose selon la formule de Cave (Cave, 1966) :

$$AMF = 0,6T \text{ (équation 1)}$$

où T est la demi-largeur du pic de diffraction.

Mesure de l'angle du fil

L'angle du fil a été déterminé à partir des échantillons qui ont servi pour la mesure d'AMF. Ces échantillons ont été scannés à l'aide d'un scanner optique (EPSON V750 PRO) et les images obtenues ont été ensuite analysées à l'aide du logiciel ImageJ. Celui-ci permet d'obtenir des mesures d'angle à partir des images de la face tangentielle des échantillons. L'angle du fil est obtenu en mesurant l'inclinaison entre les éléments longitudinaux du bois (fibres, vaisseaux ou trachéides) et la direction axiale. Une seule mesure a été faite par échantillon.

Mesures des retraits et estimation du point de saturation des fibres (PSF)

Les barreaux radiaux prélevés dans les rondelles ont été initialement séchés à l'air. Ensuite, ils ont été découpés en éprouvettes de dimensions 2 x 2 x 3 cm³ (RTL). Ces éprouvettes ont été d'abord saturées en eau puis stabilisées successivement, pendant plusieurs semaines, dans trois ambiances hygrométriques différentes : stabilisation à 18 % (température : 28 °C ± 2 °C ; Rh (humidité relative) : 86 %

± 10 %), puis à 10 % (température : 25 °C ± 2 °C ; Rh : 55 % ± 5 %) et enfin à l'état anhydre atteint après 72 h de séchage à 103 °C. Pour chaque palier de stabilisation, chaque éprouvette a été mesurée dans ses trois directions (D), radiale (r), tangentielle (t) et longitudinale (l), à l'aide d'un pied à coulisse numérique (IP67 Mitutoyo 200 mm) et pesée. Le retrait linéaire (R, en %) a été calculé selon la formule suivante :

$$Rx = (Dx \text{ saturée} - Dx \text{ anhydre}) / Dx \text{ saturée} \times 100 \text{ (équation 2)}$$

où x indique la direction mesurée.

Le retrait volumique a été calculé comme suit :

$$Rv = ((Dr \times Dt \times Dl \text{ saturée}) - (Dr \times Dt \times Dl \text{ anhydre})) / (Dr \times Dt \times Dl \text{ saturée}) \times 100 \text{ (équation 3)}$$

où Dr est la direction radiale, Dt est la direction tangentielle, Dl est la direction longitudinale.

Le point de saturation des fibres (PSF), correspondant à l'humidité théorique en dessous de laquelle le bois commence à se rétracter au cours du séchage, a été déterminé. Il est égal à l'abscisse à l'origine de la droite de régression du retrait volumique en fonction de l'état hygroscopique de l'échantillon.

Analyse statistique

Une analyse descriptive (moyenne et écart-type) a d'abord été effectuée, afin de déterminer les variations moyennes des propriétés du bois des deux espèces. Le package « skimr » (Waring *et al.*, 2020) du logiciel R (R Core Team, 2018) a été utilisé pour générer l'ensemble des résultats de cette analyse. Dans un second temps, un examen de la variabilité de ces propriétés a été réalisé en suivant deux approches :

- Une première approche consistait à examiner la part de variabilité due à trois facteurs : « l'effet arbre » (variabilité individuelle), « l'effet rayon » (variabilité intra-individuelle entre les deux rayons prélevés au sein du même arbre) et la « distance à la moelle » (variabilité intra-individuelle liée à l'âge cambial). Pour cela, un modèle d'analyse de covariance de la forme : propriété = arbre + rayon + distance à la moelle a été utilisé. Nos données ne respectant pas suffisamment les conditions d'application d'une analyse de covariance classique, un test de permutation a donc été appliqué à ce modèle. Le package « lmPerm » (Wheeler et Torchiano, 2016) du logiciel R (R Core Team, 2018) a été utilisé pour réaliser le test de permutation.
- Une seconde approche consistait à déceler le facteur de variabilité prédominant. Pour cela, la variance totale du modèle a été partitionnée en pourcentage de variation expliquée par chaque facteur. Les résultats ont permis ainsi d'identifier le facteur qui rend compte de la plus grande part de variabilité de chaque propriété.

Résultats

Valeurs moyennes des propriétés physiques et des paramètres structuraux du bois des deux espèces

Le tableau II donne les valeurs moyennes des propriétés du bois chez le kevazingo et l'okoumé. Ces valeurs moyennes ont été comparées aux valeurs observées dans la littérature pour ces deux espèces.

Densité moyenne des cernes

Les valeurs de densité moyenne à l'échelle du cerne sont comparables à celles de la densité à 12 % d'humidité présentées dans la littérature des deux espèces (Gérard *et al.*, 1998 ; Medzegue, 2007 ; Tropix 7-Cirad, 2012a, 2012b). Le bois d'okoumé est assez léger, avec une masse volumique inférieure à 650 kg/m³, et celui du kevazingo est mi-lourd à lourd (650 à 950 kg/m³) (figure 3).

Retraits et point de saturation des fibres (PSF)

La figure 3 présente les classements des retraits radial et tangentiel (classement des retraits linéaires). Nos résultats sont comparés ici à ceux de la littérature (Gérard *et al.*, 1998 ; Medzegue, 2007 ; Tropix 7-Cirad, 2012a, 2012b). Le retrait radial est de l'ordre des retraits moyens (3,8 % < Rr < 6,5 %) pour les deux espèces. Le retrait tangentiel est faible chez le kevazingo (RT < 6,5 %) et moyen chez l'okoumé (6,5 % < Rt < 10 %). Le PSF est faible pour le kevazingo (PSF < 25 %) et moyen chez l'okoumé (25 % < PSF < 35 %).

Angle des microfibrilles (AMF)

Jusqu'à présent, l'AMF chez le kevazingo (*G. tessmannii*) et l'okoumé (*A. klaineana*) n'avait encore fait l'objet d'aucune étude. Les variations de cette caractéristique chez ces deux espèces sont comparées à celles d'autres espèces tropicales (Ruelle, 2006 ; Dlouhá, 2009) (figure 4). Chez le kevazingo, l'AMF est de 14 ± 4,8° et chez l'okoumé de 18,1 ± 3,4°. L'examen des variations entre espèces, présentées sur la figure 4, montre un gradient qui semble être lié au tempérament (besoins en lumière). Les espèces héliophiles telles que *A. klaineana* (okoumé) ont des valeurs moyennes plus élevées que celles qui sont hémitolérantes comme *G. tessmannii* (kevazingo). Les autres espèces qui ont un tempérament plus sciaphile présentent les plus faibles valeurs moyennes d'AMF.

Angle du fil

Chez le kevazingo, on trouve des fortes valeurs de l'angle du fil près de la moelle, avec de légères variations d'amplitude qui traduisent un fil en spirale sans périodicité bien marquée. Chez l'okoumé, les variations augmentent fortement de la moelle à l'écorce de manière sinusoïdale, caractérisant la présence d'un contrefil (figure 5). Ces résultats ont été observés pour l'ensemble des arbres des deux espèces.

Tableau II.

Valeurs moyennes des propriétés du bois du kevazingo et de l'okoumé. Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

Average values of the wood properties of Kevazingo and Okoumé. Values in brackets represent standard deviations.

Espèce	Valeurs moyennes des propriétés							
	DMoy (kg/m ³)	AMF (°)	GA (°)	Rr (%)	Rt (%)	RI (%)	Rv (%)	PSF (%)
Kevazingo	868 (95)	14 (4,80)	9,37 (6,07)	4,46 (0,87)	5,85 (1,10)	0,42 (0,14)	10,70 (1,90)	23,80 (1,56)
Okoumé	475 (60)	18 (3,40)	11,30 (7,44)	4,18 (0,54)	6,07 (0,97)	0,46 (0,27)	10,70 (1,37)	29,60 (4,95)

DMoy (densité moyenne des cernes) ; AMF (angle des microfibrilles de cellulose) ; PSF (point de saturation des fibres) ; GA (angle du fil) ; Rr (retrait radial) ; Rt (retrait tangentiel) ; RI (retrait longitudinal) ; Rv (retrait volumique).

DMoy (mean ring density); AMF (angle of the cellulose microfibrils); PSF (fibre saturation point); GA (grain angle); Rr (radial shrinkage); Rt (tangential shrinkage); RI (longitudinal shrinkage); Rv (volume shrinkage).

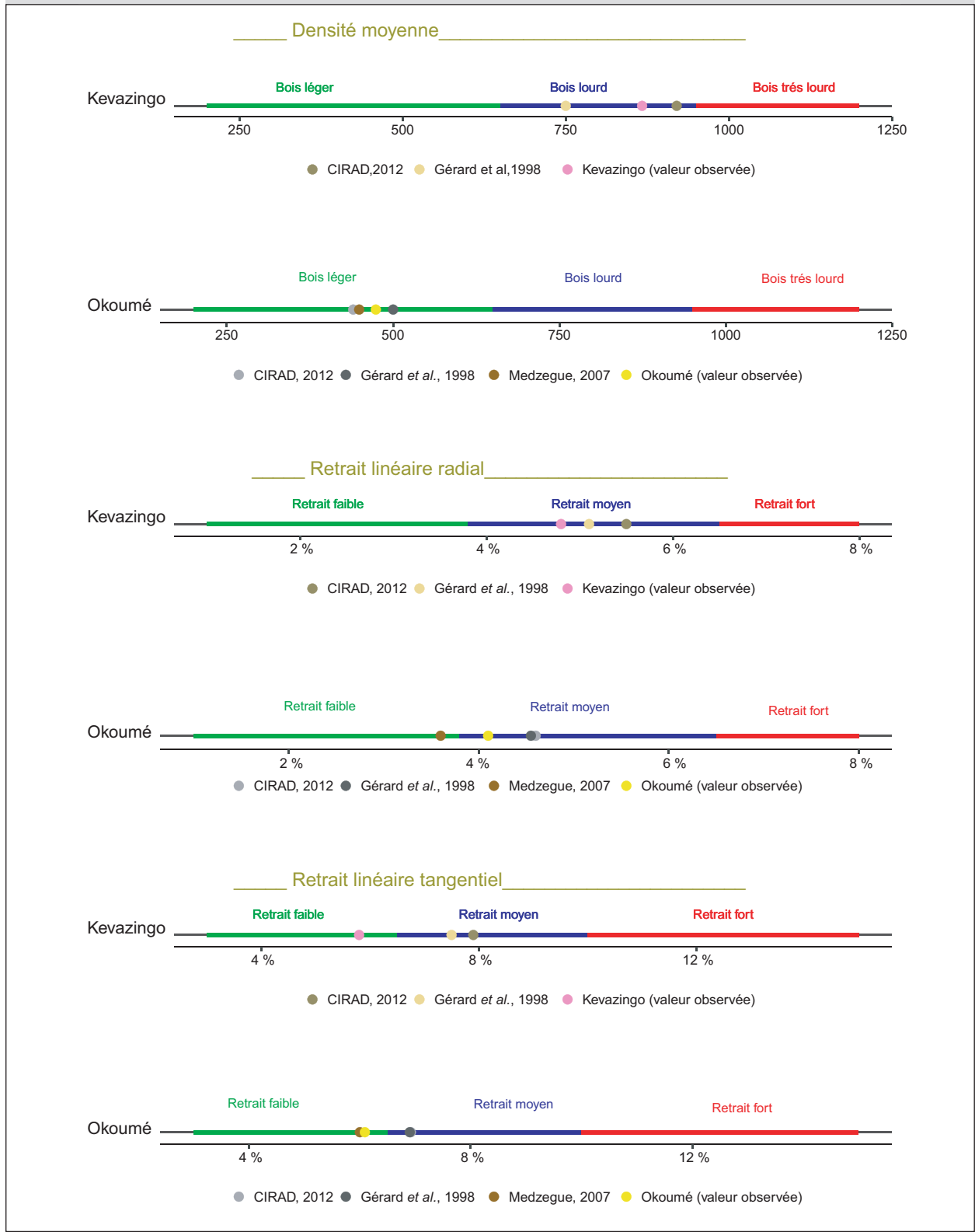


Figure 3. Classe de densité du bois à 12 % d'humidité et du retrait linéaire radial et tangentiel (Gérard *et al.*, 1998). Les valeurs moyennes du kevazingo et de l'okoumé sont comparées aux valeurs de référence de la littérature. *Wood density class at 12% moisture content and linear radial and tangential shrinkage (Gérard et al., 1998). The mean values of Kevazingo and Okoumé are compared with reference values in the literature.*

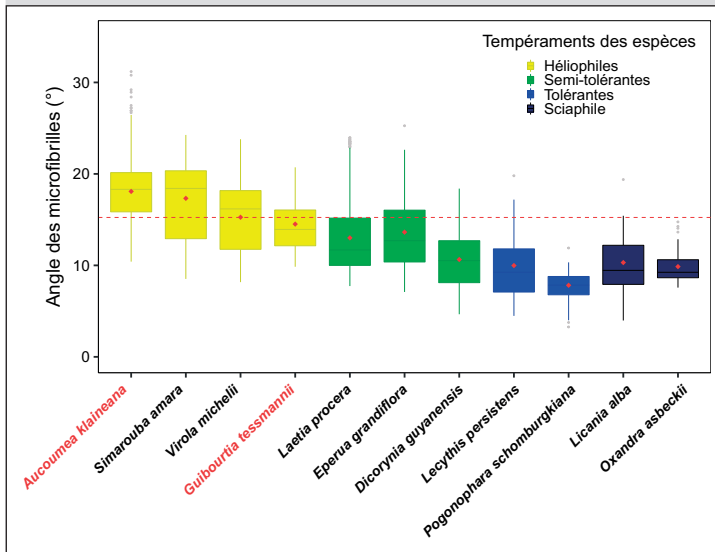


Figure 4.

Variation de l'AMF du kevazingo (*G. tessmannii*), de l'okoumé (*A. klaineana*) et de quelques espèces tropicales dont les données sont issues de la littérature (Ruelle, 2006 ; Dlouhá, 2009). La ligne rouge en pointillé marque la moyenne de l'ensemble.

Variation in the MFA of Kevazingo (*G. tessmannii*), Okoumé (*A. klaineana*) and some tropical species for which data are available in the literature (Ruelle, 2006; Dlouhá, 2009). The dashed red line marks the average of the whole.

Variabilité des propriétés du bois

Sources de la variabilité des propriétés du kevazingo

Les résultats du modèle d'analyse de covariance sont présentés dans le tableau III. L'effet des trois facteurs affecte significativement toutes les propriétés. La variance totale partitionnée en pourcentage de variation de chaque facteur (figure 6) révèle qu'excepté pour le PSF, dont les variations sont expliquées principalement par l'effet du rayon (45,9 %), la variabilité de toutes les autres propriétés est attribuée à l'effet de la distance à la moelle. Celle-ci explique en moyenne 50 et 90 % des variations de chacune de ces propriétés.

Source de la variabilité des propriétés chez l'okoumé

Le modèle d'analyse de covariance révèle des effets importants des trois facteurs sur les propriétés du bois de l'okoumé (tableau III). Le partitionnement de la variance totale en pourcentage de variation de chaque facteur (figure 6) montre que l'AMF et le retrait radial sont affectés majoritairement par l'effet arbre. Celui-ci explique respectivement 57,5 % et 46,7 % de la variabilité de ces deux propriétés. Pour le PSF, le retrait longitudinal et le retrait volumique, les variations sont principalement dues à l'effet rayon, 64,2 %, 55,7 % et 39,7 % des variations de ces caractéristiques sont expliquées par ce facteur. Quant à la densité moyenne, l'angle du fil et le retrait tangentiel, la variabilité est attribuée à l'effet distance à la moelle, qui représente 67,9 %, 92,8 % et 51,6 % des variations de ces propriétés.

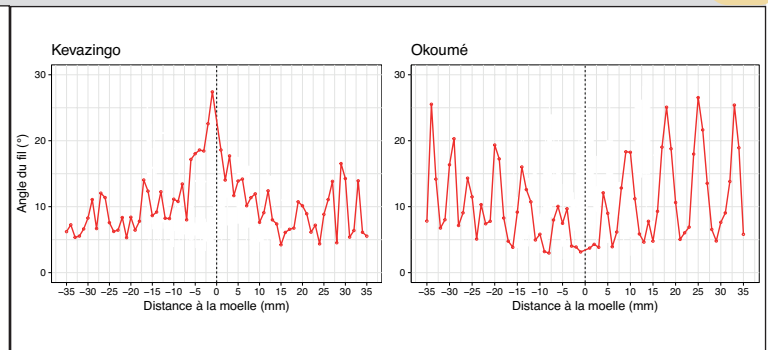


Figure 5.

Profil des variations radiales de l'amplitude de l'angle du fil chez le kevazingo (arbre KV6) et l'okoumé (arbre OK1). La ligne en pointillé représente la moelle.

Profile of radial variations in the amplitude of the wire angle in Kevazingo (tree KV6) and Okoumé (tree OK1). The dotted line represents the medulla.

Discussion

Valeurs moyennes des paramètres structuraux et des propriétés physiques chez le kevazingo et l'okoumé

Les résultats des analyses des propriétés ont des moyennes conformes à celles publiées dans la littérature pour la densité, les retraits et le PSF (Gérard *et al.*, 1998 ; Medzegue, 2007 ; Tropix 7-Cirad, 2012a, 2012b). En ce qui concerne l'AMF et l'angle du fil, il n'y a pas de données dans la littérature. Les variations moyennes d'AMF, comparées à celles d'autres espèces tropicales (Ruelle, 2006 ; Dlouhá, 2009), permettent de distinguer un AMF plutôt élevé chez l'okoumé ($18,1 \pm 3,4^\circ$) tandis que, chez le kevazingo, l'AMF mesuré est de $14 \pm 4,8^\circ$. La figure 4 suggère une possible relation entre l'AMF et le tempérament écologique des espèces. Par ailleurs, chez certaines espèces, ce trait est clairement plus variable que chez d'autres. En ce qui concerne l'angle du fil, c'est surtout sa variation radiale qui est fortement différente entre les deux espèces. Chez le kevazingo, l'angle du fil est fort près de la moelle et s'atténue progressivement à proximité de l'écorce, avec toutefois un léger fil en spirale. Tandis que, chez l'okoumé, le contrefil se développe en s'éloignant de la moelle.

Source de variabilité des paramètres structuraux et des propriétés physiques chez le kevazingo et l'okoumé

Bien que la caractérisation des propriétés moyennes soit une source d'information importante pour la valorisation du bois d'une espèce, la prise en compte de la variabilité de celles-ci est également un aspect non négligeable pour la valorisation optimisée du bois. L'examen des variations des propriétés du bois du kevazingo et de l'okoumé a permis d'analyser l'effet de trois facteurs de variabilité : « l'effet arbre » (variabilité individuelle), « l'effet rayon » (variabilité intra-individuelle entre les deux rayons prélevés

Tableau III.

Analyse de variance, test des effets arbre, rayon des arbres et distance à la moelle sur les propriétés du bois du kevazingo et de l'okoumé.

Analysis of variance, effects test: tree, tree radius and distance to the pith on the wood properties of Kevazingo and Okoumé.

Propriétés	Facteurs	Kevazingo			Okoumé		
		Ddl	Variance	p-value	Ddl	Variance	p-value
DMoy	Arbre	4	114 494	0,0002***	3	24 592	< 0,0002***
	Rayon	4	113 034	0,0002***	4	134 187	< 0,0002***
	Distance moelle	1	5 851 018	0,0002***	1	340 702	< 0,0002***
AMF	Arbre	4	1 137,7	0,0002***	3	1 403,27	< 0,0002***
	Rayon	4	867,7	0,0002***	4	518,28	< 0,0002***
	Distance moelle	1	9 057,3	0,0002***	1	515,29	< 0,0002***
AF	Arbre	4	1 892	0,0002***	3	290,8	< 0,0002***
	Rayon	4	1 671,8	0,0002***	4	397,9	< 0,0002***
	Distance moelle	1	5 340,8	0,0002***	1	9 447,1	< 0,0002***
PSF	Arbre	4	9,22	0,005**	3	84,31	< 0,0002***
	Rayon	4	29,46	0,98	4	245,42	< 0,0002***
	Distance moelle	1	23,81	0,0002***	1	37,94	0,05
Rr	Arbre	4	4,31	0,0002***	3	3,35	< 0,0002***
	Rayon	4	2,5	0,05	4	2,80	< 0,0002***
	Distance moelle	1	50,38	0,0002***	1	0,86	0,05
Rt	Arbre	4	5,93	0,0002***	3	4,20	< 0,0002***
	Rayon	4	2,02	0,0002***	4	9,49	< 0,0002***
	Distance moelle	1	56,73	0,0002***	1	15,09	< 0,0002***
Rl	Arbre	4	0,13	0,0002***	3	0,44	< 0,0002***
	Rayon	4	0,11	0,0001***	4	0,63	< 0,0002***
	Distance moelle	1	1,29	0,0002***	1	0,005	0,05
Rv	Arbre	4	19,45	0,0002***	3	18,93	< 0,0002***
	Rayon	4	6,44	0,0004***	4	28,48	< 0,0002***
	Distance moelle	1	248,63	0,0002***	1	23,79	< 0,0002

DMoy (densité moyenne des cernes) ; AMF (angle des microfibrilles de cellulose) ; PSF (point de saturation des fibres) ; GA (angle du fil) ; Rr (retrait radial) ; Rt (retrait tangentiel) ; Rl (retrait longitudinal) ; Rv (retrait volumique).

*** Ns : non significatif ; * , ** , *** : seuil de significativité. Ddl : degré de liberté.

DMoy (mean ring density); AMF (angle of the cellulose microfibrils); PSF (fibre saturation point); GA (grain angle); Rr (radial shrinkage); Rt (tangential shrinkage); Rl (longitudinal shrinkage); Rv (volume shrinkage).

*Ns: not significant; * , ** , ***: significance threshold. Ddl: degree of freedom.*

au sein du même arbre) et la « distance à la moelle » (variabilité intra-individuelle liée à la position radiale). Ces trois facteurs impactent significativement toutes les propriétés de ces deux espèces (annexes 1-3). L'examen du paramètre de variabilité prépondérant parmi ces trois facteurs nous a permis d'identifier la distance à la moelle comme principale source de variation des propriétés chez le kevazingo. Celle-ci explique en moyenne entre 50 et 90 % des variations de chacune de ces propriétés. Chez l'okoumé, les propriétés sont impactées différemment. Les variations de l'AMF et du retrait radial sont expliquées essentiellement par l'effet arbre. La variabilité du PSF et des retraits longitudinal et volumique est pilotée par l'effet du rayon, tandis que la variabilité de la densité moyenne, de l'angle du fil et du retrait tangentiel est affectée principalement par la distance à la moelle.

La variabilité des propriétés observée avec la distance à la moelle est souvent interprétée comme une adaptation aux besoins fonctionnels (mécanique, hydraulique et protection) qui évoluent avec la taille de l'individu mais aussi en fonction de l'environnement (Lachenbruch *et al.*, 2011). La variation radiale de densité chez les espèces tropicales a fait l'objet d'un grand nombre de publications (Wiemann et Williamson, 1988 ; Chave *et al.*, 2006 ; Plourde *et al.*, 2015 ; Morel *et al.*, 2017, 2018). En général, la tendance est liée à la densité du bois près de la moelle appelée densité initiale. La densité du bois est supposée augmenter pour les bois à densité initiale faible, comme c'est le cas chez l'okoumé, et baisser dans les bois à densité initiale forte, comme c'est le cas chez le kevazingo (Lehnebach, 2015 ; Plourde *et al.*, 2015 ; Lehnebach *et al.*, 2019). On ne dispose que de très peu de données

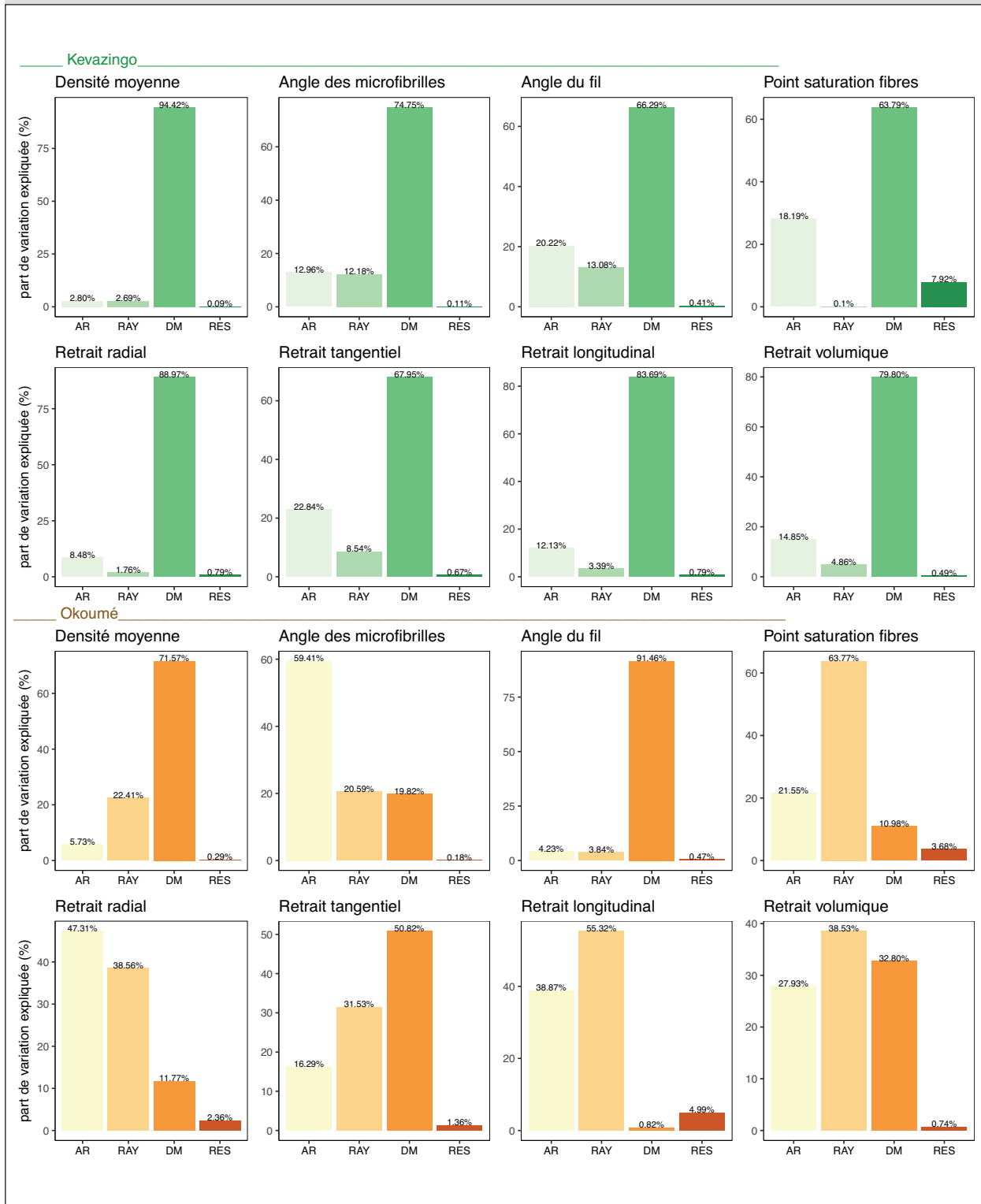


Figure 6.

Partitionnement de la variance de chaque propriété chez le kevazingo et l'okoumé. Les proportions de variance expliquées par chaque facteur sont indiquées sur chaque bande : AR (arbre) ; RAY (rayon des arbres) ; DM (distance à la moelle) ; RES (variance résiduelle).

Partitioning of the variance of each property in Kevazingo and Okoumé. The proportions of variance explained by each factor are indicated on each band: AR (tree); RAY (tree radius); DM (distance to medulla); RES (residual variance).

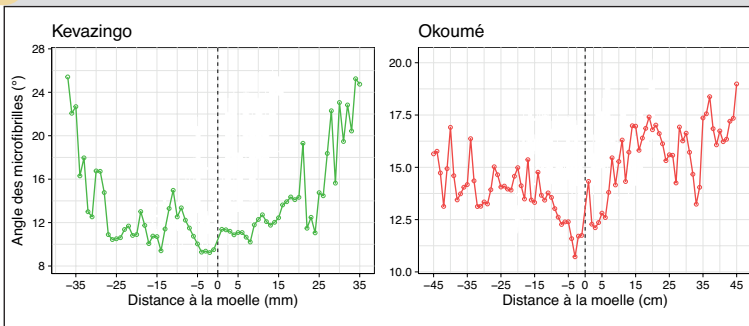


Figure 7.

Profil des variations de l'angle des microfibrilles (AMF) chez le kevazingo (arbre KV6) et l'okoumé (arbre OK1). La ligne en pointillé représente la moelle.

Profile of microfibril angle variations (AMF) in Kevazingo (KV6 tree) and Okoumé (OK1 tree). The dotted line represents the medulla.

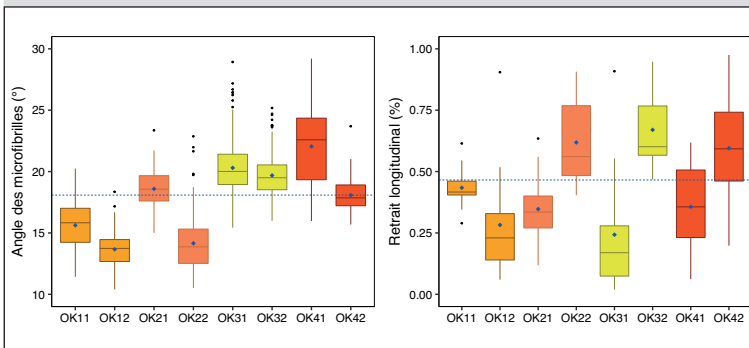


Figure 8.

Variations de l'angle des microfibrilles (AMF) et du retrait longitudinal entre les rayons des arbres chez l'okoumé. La ligne bleue en pointillé représente la valeur moyenne de l'ensemble de la distribution.

Variations in microfibril angle (AMF) and longitudinal shrinkage between tree radii in Okoumé. The dotted blue line represents the mean value of the whole distribution.

sur la variation radiale de l'AMF et de l'angle du fil chez les espèces tropicales (Zhang *et al.*, 2011 ; Bossu *et al.*, 2018). Alors que, chez les résineux des climats tempérés, on observe typiquement une baisse d'AMF suivant la distance à la moelle, attribuée en général à un besoin de flexibilité dans le jeune âge qui disparaît une fois que le diamètre de l'arbre est assez important et donc le tronc plus rigide (Burdon et Cown, 2004 ; Clark *et al.*, 2006 ; Moore *et al.*, 2014), chez certaines espèces tropicales, on observe plutôt une augmentation de l'AMF en partant de la moelle vers l'écorce (Zhang *et al.*, 2011). C'est aussi le cas de l'okoumé et du kevazingo (figure 7). Ceci pourrait s'expliquer par des conditions de croissance très différentes dans une forêt tropicale en comparaison d'une forêt tempérée, notamment la densité de la végétation qui fait que, dans le jeune âge, l'arbre est protégé par la canopée. Néanmoins, la tendance radiale de l'angle du fil chez le kevazingo indique que, pour cette espèce héliophile, une flexibilité de la tige dans le jeune stade reste un besoin fonctionnel. Le développement du contrefil observé suivant le rayon chez l'okoumé (espèce héliophile) (Fuhr *et al.*, 2001) peut être lié à l'établissement du houppier et à son exposition progressive au vent (Skatter et Kučera, 1997 ; Bossu *et al.*, 2018). Il est très intéressant de noter que, chez le kevazingo qui pousse dans

le sous-bois, la position radiale apparaît comme source prédominante de la variabilité des propriétés physiques et des paramètres structuraux. Chez l'okoumé, espèce à caractère héliophile, l'importance de la position radiale est effacée par la différence entre les rayons (retrait longitudinal ou volumique) ou par la différence entre les arbres (angle des microfibrilles ou retrait radial). L'importance de l'effet rayon et de l'effet arbre, notamment pour l'angle des microfibrilles et le retrait longitudinal, peut être liée à une possible présence de bois de tension (figure 8), assez typique des héliophiles qui ont un besoin important de modifier l'orientation de leur tige (Medzegue, 2007). On peut imaginer que chez cette espèce pionnière, à croissance rapide, qui colonise souvent les trouées forestières et les interfaces forêt-savane (Meunier *et al.*, 2015), les contraintes extérieures seraient beaucoup plus présentes, conduisant ainsi l'arbre à exprimer davantage sa plasticité phénotypique. Un approfondissement de la relation entre les différents paramètres mesurés fera l'objet d'une prochaine étude.

Conclusion

Les paramètres structuraux et les propriétés physiques du bois ont été analysés chez le kevazingo, *Guibourtia tessmannii*, et l'okoumé, *Aucoumea klaineana*. L'approche avait pour objectif d'acquérir les principales caractéristiques structurales et physiques qui ont un impact sur l'utilisation potentielle du matériau. Les résultats obtenus dans ce travail permettent d'acquérir de nouvelles connaissances sur la variabilité des propriétés de ces espèces pouvant ainsi permettre d'optimiser leur potentiel de valorisation. Chez les deux espèces, les propriétés examinées correspondent aux valeurs moyennes de la littérature, notamment pour la densité moyenne, les retraits et le PSF. L'angle des microfibrilles de cellulose (AMF) et l'angle du fil ont également fait l'objet d'une première caractérisation. Tandis que le kevazingo montre un léger fil en spirale, l'okoumé développe un contrefil important. L'étude des sources de variabilité a permis de mettre en évidence un fort contrôle ontogénétique de toutes les propriétés mesurées chez le kevazingo tandis que ce contrôle était moins fort chez l'okoumé. En particulier, l'angle des microfibrilles paraît ne pas être lié seulement au gradient radial mais surtout à une différence entre les individus. Un lien entre la stratégie écologique de l'espèce et l'expression de sa plasticité a été suggéré pour expliquer cette différence.

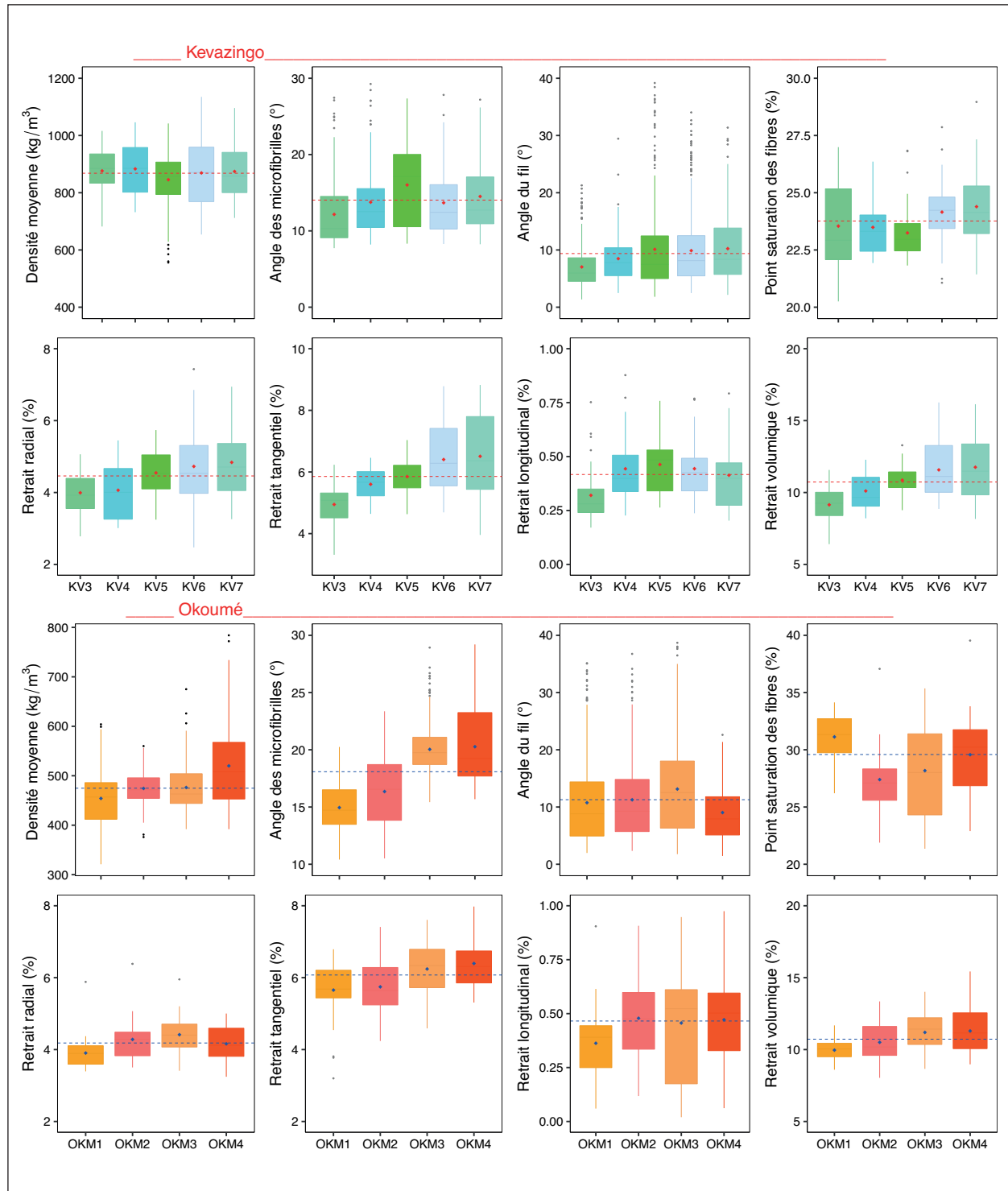
Remerciements

Ce travail a bénéficié de l'appui technique et pédagogique de l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE, France). Les auteurs remercient SILVATECH pour sa participation aux différentes analyses (microdensitométrie, AMF). SILVATECH bénéficie du soutien du laboratoire ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01). Nous tenons également à remercier l'École nationale des eaux et forêts du Gabon (ENEF), qui a permis la réalisation de cette étude.

Annexe 1.

Variations des propriétés entre arbres chez le kevazingo et l'okoumé. Les lignes rouges et bleues en pointillé représentent les valeurs moyennes de l'ensemble des arbres. Les points rouges et bleus de chaque boîte à moustaches représentent la valeur moyenne de chaque arbre.

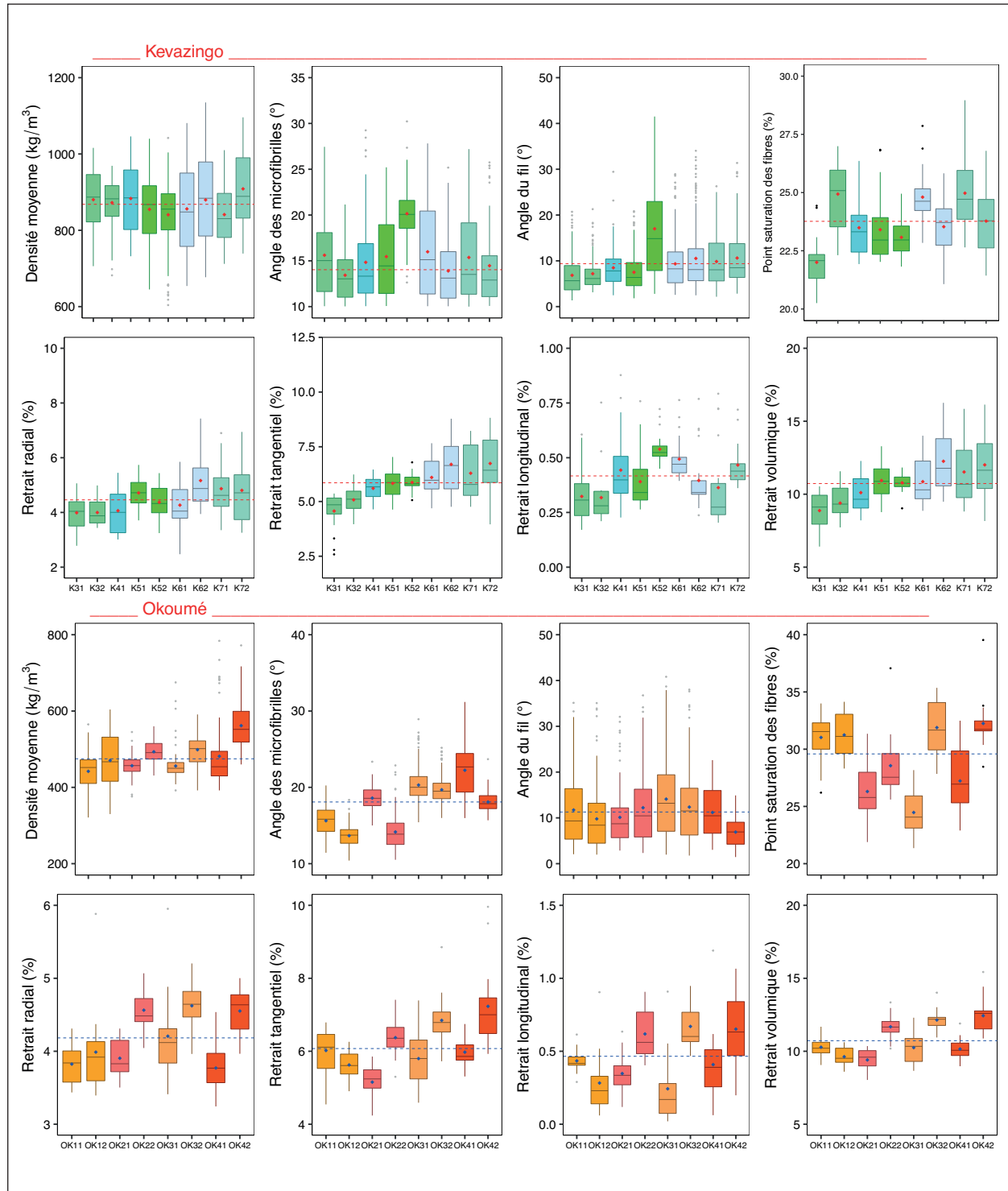
Variations in properties between trees in Kevazingo and Okoumé. The red and blue dotted lines represent the average values for all trees. The red and blue dots on each boxplot represent the average value for each tree.



Annexe 2.

Variations des propriétés entre les rayons chez le kevazingo et l'okoumé. Chaque boîte à moustaches représente un rayon. Les lignes rouges et bleues en pointillé représentent les valeurs moyennes de l'ensemble des arbres. Les points rouges et verts de chaque boîte à moustaches représentent la valeur moyenne de chaque arbre.

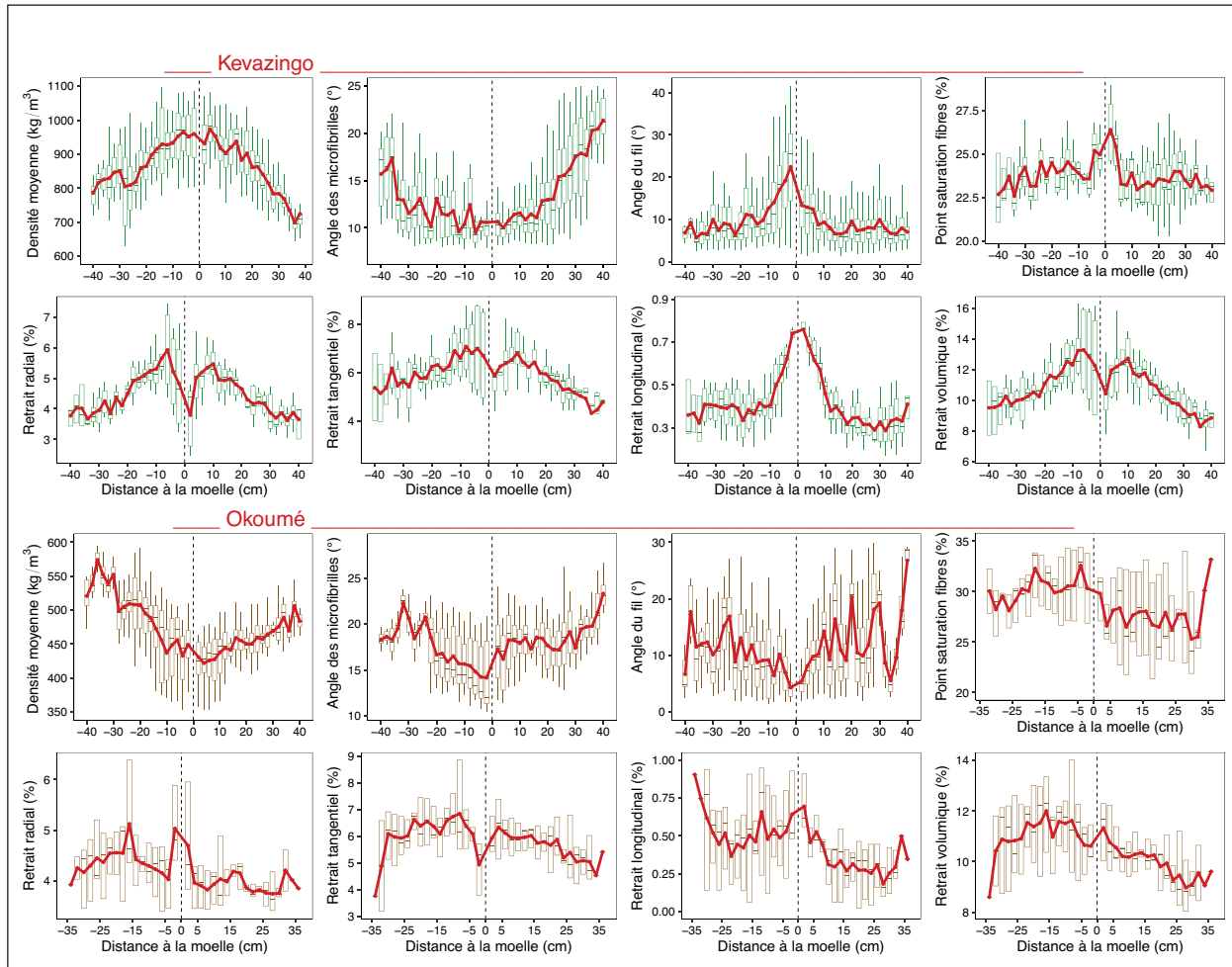
Variations in properties between the radiuses in Kevazingo and Okoumé. Each boxplot represents a radius. The dotted red and blue lines represent the average values of all the trees. The red and blue dots of each boxplot represent the average value of each tree.



Annexe 3.

Variations des propriétés du bois avec la distance à la moelle chez le kevazingo et l'okoumé. Chaque boîte représente la distribution des éprouvettes de l'ensemble des arbres pour une même position radiale. Les profils en rouge représentent les variations moyennes de la distribution le long de chaque rayon. La ligne en pointillé représente la moelle.

Variations in wood properties with distance to the pith in Kevazingo and Okoumé. Each boxplot represents the distribution of specimens from all the trees for the same radial position. The profiles in red represent the average variations of the distribution along each radius. The dotted line represents the medulla.



Références

Bédounguindzi W. F., 2020. Caractérisation chimique et application à la préservation du bois des oléorésines d'*Aucoumea klaineana* (Okoumé), *Canarium schweinfurthii* (Aiélé), *Dacryodes buettneri* (Ozigo) et *Dacryodes edulis* (Safoutier) du Gabon. Thèse, Université de Lorraine, France, 240 p. https://docnum.univ-lorraine.fr/ulprive/DDOC_T_2020_0070_BEDOUNGUINDZI.pdf

Bossu J., Lehnebach R., Corn S., Regazzi A., Beauchêne J., Clair B., 2018. Interlocked grain and density patterns in *Bagassa guianensis*: changes with ontogeny and mechanical consequences for trees. *Trees*, 32 (6): 1643-1655. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1740-x>

Burdon R. D., Cown D. J., 2004. Juvenile versus mature wood: A new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *P. taeda*. *Forest Science*, 50 (4): 399-415. <https://academic.oup.com/forestscience/article-abstract/50/4/399/4617541>

Cabrolier P., Beauchêne J., Thibaut B., 2009. Is interlocked grain an adaptive trait for tropical tree species in rainforest? In: Thibaut B. (ed.). Sixth Plant Biomechanics Conference, November 16th-21st 2009, Cayenne, French Guyana. CNRS, Cirad, INRA, 279-284. http://www.iap.tuwien.ac.at/~gebeshuber/Proceedings_PBM_2009.pdf

Cabrolier P., 2012. Caractérisation des propriétés structurales et mécaniques des composantes pariétales du bois à l'échelle du tissu. Thèse de doctorat, AgroParisTech, France, 254 p. <https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-02998851/document>

- Cave I. D., 1966. Theory of X-ray measurement of microfibril angle in wood. Part 1. The condition for reflection X-ray diffraction by materials with fibre type symmetry. *Wood Science and Technology*, 31 (3): 143-152. <https://doi.org/10.1007/BF00705881>
- Chave J., Muller-Landau H. C., Baker T. R., Easdale T. A., Hans Steege T. E. R., Webb C. O., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16 (6): 2356-2367. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2356:RAPVOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2)
- CITES, 2016. Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction. CITES, CoP17 Prop.56, 39 p. <https://www.atibt.org/wp-content/uploads/2016/12/Examen-des-propositions-damendement-des-annexes-I-et-II.pdf>
- Clark A., Richard F. D., Lewis J., 2006. Juvenile/mature wood transition in loblolly pine as defined by annual ring specific gravity, proportion of latewood, and microfibril angle. *Wood and Fiber Science*, 38 (2): 292-299. <http://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/495>
- Dlouhá J., 2009. Comportement viscoélastique du bois vert : diversité et prédiction à long terme. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, France, 164 p. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00567065/document>
- Engozogho A. S. P., Bikoro Bi Athomo A., Safou Tchiana R., Santiago-Medina F. J., Cabaret T., Pizzi A., et al., 2020. The condensed tannins of Okoume (*Aucoumea klaineana* Pierre): A molecular structure and thermal stability study. *Scientific Reports*, 10 (1): 1773. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58431-7>
- Fuhr M., Nasi R., Delegue M.-A., 2001. Vegetation structure, floristic composition and growth characteristics of *Aucoumea klaineana* Pierre stands as influenced by stand age and thinning. *Forest Ecology and Management*, 140 (2-3): 117-132. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00320-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00320-0)
- Gérard J., Guibal D., Paradis S., Cerre J.-C., 2017. Tropical Timber Atlas. Versailles, France, Édirions Quæ, 1 002 p. https://www.itto.int/files/itto_project_db_input/3028/Technical/E-TMT-SDP-010-12-R1-M-Tropical%20Timber%20Atlas.pdf
- Gérard J., Kouassi A. E., Daigremont C., Détienne P., Fouquet D., Vernay M., 1998. Synthèse sur les caractéristiques technologiques de référence des principaux bois commerciaux africains. Montpellier, France, Cirad-Forêt, série FORAFRI, 11, 185 p. <https://agritrop.cirad.fr/515643/>
- Guilley E., Loubère M., Nepveu G., 1999. Identification en forêt de chênes sessiles (*Quercus petraea*) présentant un angle du fil du bois intrinsèquement faible. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (12) : 1958-1965. <https://doi.org/10.1139/x99-141>
- Koubaa A., Isabel N., Zhang S. Y., Beaulieu J., Bousquet J., 2005. Transition from juvenile to mature wood in black spruce. *Wood and Fiber Science*, 37 (3): 445-455. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/367>
- Lehnebach R., 2015. Étude de la variabilité ontogénique du profil ligneux chez quelques espèces forestières tropicales de Guyane française. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, France, 268 p. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01306246/document>
- Lehnebach R., Bossu J., Amusan N., 2019. Wood Density Variations of Legume Trees in French Guiana along the Shade Tolerance Continuum: Heartwood Effects on Radial Patterns and Gradients. *Forests*, 10 (2): 1-22. <https://doi.org/10.3390/f10020080>
- Lachenbruch B., Moore J. R., Evans R., 2011. Radial Variation in Wood Structure and Function in Woody Plants, and Hypotheses for Its Occurrence. In: Size- and age-related changes in tree structure and function. Meinzer F. C., Lachenbruch B., Dawson T. E. (eds). Springer, 4 : 121-164. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3>
- Mapaga D., Ingeza D., Louppe D., Koumba Zaou P., 2002. Okoumé. Fiches des caractéristiques botaniques, écologiques et des usages du bois des arbres de la forêt équatoriale. Cirad, 6 p. <https://www.atibt.org/wp-content/uploads/2017/06/Okoume.pdf>
- Medzegue M. J., 2007. Étude comparative des bois d'Okoumé (*Aucoumea Klaineana* P.) issus des plantations et de la forêt naturelle : anatomie, durabilité naturelle. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, France, 201 p. <http://www.theses.fr/2007BOR13393>
- Meunier Q., Moumbogou C., Doucet J.-L., 2015. Les arbres utiles du Gabon. Gembloux, Belgique, Presses Agronomiques de Gembloux, 340 p. <https://www.gembloux.ulg.ac.be/gestion-des-ressources-forestieres/2016/12/29/les-arbres-utiles-du-gabon/>
- Moore J. R., Cown D. J., McKinley R. B., 2014. Modelling microfibril angle variation in New Zealand-grown radiata pine. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 44 (25): 1-11. <https://doi.org/10.1186/s40490-014-0025-4>
- Morel H., Lehnebach R., Cigna J., Ruelle J., Nicolini E.-A., Beauchêne J., 2018. Basic wood density variations of *Parkia velutina* Benoist, a long-lived heliophilic Neotropical rainforest tree. *Bois et Forêts des Tropiques*, 335 (1) : 59-69. <https://doi.org/10.19182/bft2018.335.a31518>
- Morel H., Nicolini E., Bossu J., Blanc L., Beauchêne J., 2017. Qualité et usages du bois de cinq espèces forestières adaptées à la plantation à vocation de bois d'œuvre et testées en Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 334 (4) : 61-74. <https://doi.org/10.19182/bft2017.334.a31492>
- Mothe F., Duchanois G., Zannier B., 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): 301-313. <https://doi.org/10.1051/forest:19980303>
- Ngwa Obame S., Ziegler-Devin I., Safou-Tchima R., Brosse N., 2019. Homolytic and Heterolytic Cleavage of β -Ether Linkages in Hardwood Lignin by Steam Explosion. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67 (21): 5989-5996. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b01744>

Pambou Nziengui C. F., Ikogou S., Moutou Pitti R., 2018. Impact of cyclic compressive loading and moisture content on the mechanical behavior of *Aucoumea Klaineana* Pierre. *Wood Material Science and Engineering*, 13 (4): 190-196. <https://doi.org/10.1080/17480272.2017.1307281>

Plourde B. T., Boukili V. K., Chazdon R. L., 2015. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: Inter- and intraspecific variation during secondary succession. *Functional Ecology*, 29 (1): 111-120. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12305>

Polge H., 1966. Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants : applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Annales des Sciences Forestières*, 23 (1): 1-206. <https://doi.org/10.1051/forest/19660101>

R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. <https://www.gbif.org/fr/tool/81287/r-a-language-and-environment-for-statistical-computing>

Ruelle J., 2006. Analyse de la diversité du bois de tension de 3 espèces d'angiospermes de forêt tropicale humide de Guyane Française. Thèse de doctorat, Université Antilles-Guyane, France, 376 p.

Senft J. F., Bendtsen B. A., 1985. Measuring microfibrillar angles using light microscopy. *Wood and Fiber Science*, 17 (4): 564-567. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/289>

Skatter S., Kučera B., 1997. Spiral grain – An adaptation of trees to withstand stem breakage caused by wind-induced torsion. *Holz als Roh- und Werkstoff*, 55: 207-213. <https://doi.org/10.1007/BF02990549>

Tosso F., Kasso D., Olivier J. H., Sinsin B., Doucet J.-L., 2015. Le genre *Guibourtia* Benn., un taxon à haute valeur commerciale et sociétale (synthèse bibliographique). *Bio-technologie, Agronomie, Société et Environnement* 19 (1) : 71-88. <https://www.gembloux.ulg.ac.be/gestion-des-ressources-forestieres/2015/12/01/le-genre-guibourtia-benn-un-taxon-a-haute-valeur-commerciale-et-societale-synthese-bibliographique/>

Tropix 7-Cirad, 2012a. Les principales caractéristiques technologiques de 245 essences forestières tropicales : fiche BUBINGA. Cirad, UR BioWooEB. <https://doi.org/10.18167/74726F706978>

Tropix 7-Cirad, 2012b. Les principales caractéristiques technologiques de 245 essences forestières tropicales : fiche OKOUMÉ. Cirad, UR BioWooEB. <https://doi.org/10.18167/74726F706978>

Waring E., Quinn M., McNamara A., De La Rubia E. A., Zhu H., Shannon E., 2020. skimr: Compact and flexible summaries of data. R package version 2.1.1. <https://github.com/ropensci/skimr>

Wheeler B., Torchio M., 2016. lmPerm: Permutation tests for linear models. R package version 1.1-2. <https://github.com/mtorchio/lmPerm>

Wiernann M. C., Williamson G. B., 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood and Fiber Science*, 20 (3): 344-349. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/1938>

Zhang T., Bai S. L., Bardet S., Alméras T., Thibaut B., Beauchêne J., 2011. Radial variations of vibrational properties of three tropical woods. *Journal of Wood Science*, 57 (5): 377-386. <https://doi.org/10.1007/s10086-011-1189-7>

Zobel B. J., Sprague J. R., 1998a. Characteristics of Juvenile Wood. In: *Juvenile Wood in Forest Trees*. Berlin, Heidelberg, Germany, Springer, Series in Wood Science, 21-55. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-72126-7_2

Zobel B. J., Sprague J. R., 1998b. The Importance of Juvenile Wood. In: *Juvenile Wood in Forest Trees*. Berlin, Heidelberg, Germany, Springer, Series in Wood Science, 188-215. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-72126-7_7

Zue Ondo *et al.* – Contribution des auteurs

Rôle du contributeur	Noms des auteurs
Conceptualisation	M. Fournier, J. Dlouhá, J. Ruelle
Gestion des données	J.-L. Zue Ondo, J. Ruelle, J. Dlouhá
Analyse formelle	J.-L. Zue Ondo
Acquisition du financement	J. Ruelle
Enquête et investigation	J.-L. Zue Ondo, J. Ruelle
Méthodologie	J. Ruelle, J. Dlouhá
Gestion de projet	M. Fournier, J. Ruelle
Ressources	J. Ruelle
Logiciels	J.-L. Zue Ondo, J. Ruelle
Supervision	M. Fournier, J. Dlouhá, J. Ruelle
Validation	J. Dlouhá, J. Ruelle, M. Fournier
Visualisation	J.-L. Zue Ondo, J. Dlouhá
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	J.-L. Zue Ondo, J. Ruelle
Écriture – Révision et édition	J. Dlouhá, J. Ruelle

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad -
© Bois et Forêts des Tropiques © Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier
Cedex 5, France - Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X