

Atlas des bois résineux de France

Outil d'identification multi-échelle

Marie-Christine Trouy-Jacquemet



Atlas des bois résineux de France Outil d'identification multi-échelle

Marie-Christine Trouy-Jacquemet

Collection *Guide pratique*

Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière

Marion Gosselin, Yoan Paillet, 2017, 160 p.

Atlas des bois tropicaux. Caractéristiques technologiques et utilisations

Jean Gérard (coord.), Daniel Guibal, Jean-Claude Cerre, Sébastien Paradis (auteurs), 2016, 1 000 p.

Le pin d'Alep en France. 17 fiches pour connaître et gérer

Bernard Prévosto (coord.), 2013, 160 p.

Atlas des bois de Madagascar

Georges Rakotovao, Andrianasola Raymond Rabevohitra,
Philippe Collas de Chatelperron, Daniel Guibal, Jean Gérard, 2012, 418 p.

Utilisation des bois de Guyane dans la construction

Michel Vernay (auteur), Sylvie Mouras, 2009, 160 p.

Durabilité naturelle et préservation des bois tropicaux

Daniel Fouquet, 2009, 128 p.

Forêts de protection contre les aléas naturels. Diagnostics et stratégies

Jean Ladier, Freddy Rey, Antoine Hurand, Frédéric Berger,
Guy Calès, Sylvie Simon-Teissier, 2009, 112 p.

Pour citer cet ouvrage :

Trouy-Jacquemet M.-C., 2023.

Atlas des bois résineux de France. Outil d'identification multi-échelle

Versailles, Éditions Quæ, 240 p.

Photo de couverture :

© Marie-Christine Trouy-Jacquemet.

Ce projet a bénéficié d'une aide de l'État gérée par l'Agence nationale de la recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence n° ANR-11-LABX-0002-01 (Laboratoire d'excellence ARBRE), du GDR 3544 « Sciences du bois » et de l'Association pour la recherche sur le bois en Lorraine (Arborlor).

© Éditions Quæ, 2023

ISBN (papier) : 978-2-7592-3637-4

ISBN (PDF) : 978-2-7592-3638-1

ISBN (ePub) : 978-2-7592-3639-8

ISSN : 1952-2770

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex, France

www.quae.com

www.quae-open.com

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Sommaire

Remerciements	5
Le projet XyloDensMap	7
Avant-propos	11
1. De l'inventaire à la description anatomique des bois	15
Les résineux dans le monde	15
Le projet XyloDensMap	16
L'anatomie systématique des bois	16
L'approche multi-échelle	17
Les résineux recensés par l'inventaire forestier national	18
2. Les critères de la IAWA	23
La distribution géographique	23
Les propriétés physiques	23
Les cernes	24
Les trachéides	24
Le parenchyme longitudinal (ou axial)	30
La composition des rayons	33
Les ponctuations de champ de croisement	36
La taille des rayons	41
Les canaux résinifères	42
Les inclusions minérales	45
3. Anatomie des bois résineux de France métropolitaine	47
Anatomie des bois de la famille des <i>Cupressaceae</i>	47
Anatomie des bois de la famille des <i>Pinaceae</i>	52
Anatomie des bois de la famille des <i>Taxaceae</i>	71
4. Les fiches des espèces	73
Glossaire	235
Bibliographie	237
Crédits iconographiques	240



Pins maritimes de Nouvelle-Aquitaine.

Remerciements

Le projet XyloDensMap

Je remercie vivement Jean-Michel Leban, porteur du projet XyloDensMap, pour la confiance qu'il m'a accordée. J'associe les acteurs du projet, qui ont été des interlocuteurs privilégiés pour moi : Sophie Boulouet, Maxime Lacarin, Lucile Savagner et Amélie Taupin.

Les mesures réalisées dans le cadre du projet XyloDensMap ont permis la représentation dans cet atlas de la variabilité de l'infradensité du bois, des caractéristiques dendrométriques des arbres, de leur âge et de leur accroissement moyen. Pour obtenir ces résultats, il a fallu impliquer, pendant quatre années consécutives : à l'IGN, huit ingénieurs et techniciens du SIFE (Service de l'inventaire forestier et environnemental) ; à Nogent-sur-Vernisson, soixante-dix techniciens chargés des mesures de terrain et du prélèvement des carottes ; à INRAE, quatorze étudiants, deux ingénieurs, trois chercheurs, ainsi que trois techniciens du plateau technique Silvatech. Ces informations illustrent l'ampleur de l'effort qu'il a fallu consentir pour enrichir l'information forestière et montrent que la recherche est nécessairement une aventure collective et soutenue essentiellement par la puissance publique.

La collecte des bois

La collecte des bois dûment identifiés botaniquement a été une tâche d'une complexité insoupçonnée. Elle a pu être menée à bien grâce à Jean-Michel Flandin, collectionneur de bois éclairé. Il a mis son savoir, son énergie, sa rigueur et sa fiabilité au service de ce projet. Menuisier de talent, il s'est également chargé de la réalisation des cylindres et des rondelles poncées. Comprenant parfaitement les exigences de mon travail, il a dépassé mes attentes, en particulier par la qualité du ponçage réalisé. Je lui suis infiniment reconnaissante. Il a tout simplement rendu ce projet réalisable.

Je remercie les personnes qui nous ont aidés à collecter les bois : Marc Averly, Rémi Bonardo (ONF Aubagne), Bertrand Cagnin (espaces verts ville de Lyon), Gilles Chesneau (ONF Nancy), Paul Corbineau, Élise Couderc (ONF Allenc), Emmanuel Cornu (INRAE Champenoux), Pierre Deletraz, Raymond Fassetta, Xavier Féroliard (scierie Jamet), Jesus Garitacelaya (Pro Silva Espagne), Laurent Gautier (ONF Saint-Paul-le-Froid), Claude Gay (parc de Parilly), Laurent Golliard (ONF Rosières), Jacques Hazera (Pro Silva France), Mathieu Lamure (parc de Parilly), Patrick Langbour (Cirad), Benjamin Lefranc (*Bois de Gascogne*), Bernard Michaux (*Le Bois de Lutherie*), Jacques Patron (ONF Luc-en-Diois), Yann Perea (ONF Aubagne), Cédric Pollet, Gildas Prévost (Fibois Bretagne), Scierie Poncin (Treffort-Cuisiat), Scierie Roman (Val-des-Prés), James Wright (ONF Nancy).

Je remercie l'entreprise *Les Menuisiers du Rhône*, qui a accepté de réceptionner et de stocker certains bois collectés.

Je remercie mon ami Fabrice Bastagli, qui a réalisé les cylindres des premiers bois résineux et feuillus collectés.

Les photographies des cylindres et des rondelles

Les confinements successifs de ces dernières années ont conduit non seulement à la mutation du domicile en lieu de travail, mais aussi du conjoint en assistant. Je remercie Dominique Jacquemet, dont les connaissances en photographie ont permis de réaliser les indispensables prises de vue à l'échelle macroscopique dans une chambre d'ami transformée en studio photo. Il m'a aidée à de nombreuses reprises, non seulement pour le

fastidieux travail qui consiste à renommer les fichiers informatiques, mais aussi par sa présence et son soutien de chaque instant.

Je remercie Grégory Yankioua, qui a réalisé le traitement des images avec beaucoup d'efficacité.

Les photographies des coupes transversales

Grâce à Emmanuel Maurin, ingénieur bois au laboratoire de recherche des Monuments historiques de Champs-sur-Marne, j'ai pu y réaliser les premières photographies des rondelles. Qu'il en soit remercié. Par la suite, l'acquisition d'un nouveau matériel par la plateforme Silvatech d'INRAE de Champenoux m'a permis de poursuivre ce travail sans quitter le territoire lorrain. Je remercie Julien Ruelle et Christophe Rose, qui m'ont accompagnée pour la mise en place d'une procédure de travail parfaitement adaptée.

Les aquarelles

Je remercie Fabrice Bonne (INRAE Champenoux), l'auteur des aquarelles botaniques, qui traduit à la fois sa maîtrise de la botanique et de la technique picturale.

Les coupes minces

La préparation soignée des coupes minces était un prérequis pour une observation microscopique satisfaisante. Je remercie Julien Lallemand (École nationale supérieure des technologies et industries du bois, Enstib), qui m'a aidée à découper au laser les petits cubes orientés, sur lesquels j'ai prélevé les coupes minces au microtome. Ces coupes minces ont été ensuite confiées aux bons soins de Maryline Harroué, qui les a colorées et fixées avec la perfection que sa grande expérience donne à son travail. Elle a été secondée dans cette tâche par Amélie Taupin et Adeline Motz. Je les remercie toutes.

Au cours du projet

Pour la gestion financière du projet, je remercie Linda Bosserr du Lermab (Laboratoire d'études et de recherche sur le matériau bois) pour son professionnalisme, sa gentillesse et sa patience.

Je remercie mes collègues enseignants-chercheurs, Arnaud Besserer et Pierre-Jean Meausoone, qui m'ont apporté leur aide, le premier sur l'usinage, le second sur la microscopie.

Je remercie les étudiants de l'Enstib et du master AETPF (Agrosciences, environnement, territoires, paysage, forêt) qui ont participé à la réflexion et à la mise en place des procédures à travers leur projet de fin d'études ou leur stage : Vincent Bracon, Mathilde Doucerain, Marion Jezuita, Paul Sardin, Amélie Taupin.

Je remercie Margareta Tengberg du Muséum d'histoire naturelle de Paris, qui m'a ouvert les portes de sa xylothèque pour que je puisse conforter mes observations, et mon homologue paléobotaniste Anaïs Boura, du Centre de recherche en paléontologie de Paris, pour notre bref mais agréable échange épistolaire.

Je remercie Joseph Niel, qui, à défaut d'avoir encore en sa possession le précieux bois de genévrier thurifère, m'a fourni de non moins précieuses informations et photographies du peuplement de Saint-Crépin.

Enfin, je remercie mon amie Laurence Podgorski pour la photographie des pins maritimes et pour sa fidélité depuis l'époque maintenant lointaine où nous avons découvert le bois, assises côte à côte sur les bancs de l'Université.



Le projet XyloDensMap

Les filières industrielles partagent toutes une caractéristique commune : le besoin impérieux de connaître les volumes et les caractéristiques des matières premières qu'elles transforment. La filière bois française n'a cependant jamais réellement documenté de manière exhaustive et avec précision les propriétés des bois de ses ressources forestières métropolitaines, du fait de leur diversité singulièrement grande, notamment en espèces.

Le contexte de la transition climatique et de l'émergence de la bioéconomie nécessite aujourd'hui d'adapter la gestion forestière à des objectifs nouveaux, qu'il s'agisse de pérenniser l'existence même de forêts à un horizon de quelques décennies, mais également, à plus court terme, d'en optimiser la production, non plus seulement en volume mais aussi en biomasse bois (Roux *et al.*, 2020). Cette optimisation porte sur la production du bois-matériau pour la construction, l'emballage, le papier, voire pour les nouveaux matériaux biosourcés comme des textiles ou des biomolécules destinées à la chimie (Celzard et Leban, 2012 ; Kebbi-Benkeder *et al.*, 2015), ainsi que sur la production du bois-énergie ou sur le captage de CO₂ par la forêt.

Le passage d'une évaluation en volume à une évaluation en biomasse nécessite la connaissance de l'infradensité du bois qui, au-delà de valeurs moyennes par essence ou groupe d'essences, est extrêmement variable selon les espèces, les conditions de milieu, l'origine génétique et les propriétés de structure et de gestion des peuplements.

Réunies, ces sources de variation peuvent causer des variations de l'infradensité du bois allant couramment du simple au double. Ceci est particulièrement vrai en France compte tenu de la grande diversité des espèces forestières (plus de 150 espèces, dont plus d'une vingtaine d'importance significative au moins régionalement, ce qui est un record en Europe), des conditions écologiques (six des sept régions biogéographiques européennes sont présentes en France) et des modes de gestion.

Jusqu'à présent, la biomasse des forêts françaises était estimée globalement à partir des volumes mesurés par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), dans le cadre du programme d'inventaire forestier national (IFN), et par des valeurs moyennes d'infradensité du bois issues de la littérature, sans tenir compte de la variabilité ni de l'origine des bois (Carbofor, 2004).

Tout cela nous a conduits à concevoir et mettre en œuvre le projet XyloDensMap (Leban *et al.*, 2016), afin de caractériser de manière précise et exhaustive la masse volumique du bois pour l'ensemble des ressources forestières en France métropolitaine, en mesurant pendant quatre années consécutives l'infradensité du bois de l'ensemble des carottes de sondage prélevées à 1,3 m de hauteur par les équipes du service de l'inventaire forestier de l'IGN, et cela grâce à une innovation de rupture dans le champ de la métrologie à haut débit (Jacquin *et al.*, 2019). Cette innovation met en œuvre un scanner tomographique à rayons X dont INRAE s'est équipé au départ pour les techniques de scannage RX de grumes (Longuetaud *et al.*, 2005).

Ce projet associe INRAE, l'IGN, le laboratoire d'étude et de recherche sur le matériau bois (Lermab, Université de Lorraine) et la Fédération nationale du bois, et se positionne dans le projet C3 « Promouvoir le suivi et le pilotage intelligents des forêts » du plan Recherche et innovation 2025 (D'Amecourt *et al.*, 2016). Plus précisément, il s'inscrit dans l'action C3-2 « Amélioration des méthodes et outils d'évaluation et de prédiction d'évolution de la ressource forestière à différentes échelles et à partir de sources multiples d'information ».

Le prélèvement de carottes a débuté en octobre 2015 et s'est achevé en octobre 2019. Toutes les mesures d'infradensité ont été finalisées en juin 2020 et les procédures de contrôle et de prétraitement des données se sont achevées en 2021.

Nous avons mis en œuvre le protocole de l'IFN qui prévoit la collecte de deux types de carottes de sondage prélevées à la tarière de Pressler : « les carottes d'âge » des arbres dominants et « les carottes d'accroissement ». Les premières contiennent la moelle, ce qui permet de compter les **cernes annuels** pour déterminer l'âge des arbres, et on y mesure la largeur moyenne des cinq derniers cernes, afin de quantifier l'accroissement biologique. Les secondes, « les carottes d'accroissement », ont une longueur moyenne de 6 cm environ et sont utilisées pour mesurer exclusivement la largeur moyenne des cinq derniers cernes. Le long de chaque carotte, on mesure l'infradensité avec un pas de 0,625 mm, en vue d'obtenir des profils intra-arbre d'infradensité qui seront analysés ultérieurement. On pourra par exemple quantifier la teneur en eau des arbres sur pied, mais également déterminer les valeurs d'infradensité de la zone d'accroissement pour analyser finement les accroissements en biomasse. Pour l'instant, on se limite à calculer pour chaque profil (chaque arbre) une valeur arithmétique moyenne. Ces nouvelles valeurs d'infradensité sont déjà intégrées dans la base de données de l'IFN à Nogent-sur-Vernisson, ce qui facilitera leur valorisation.

L'infradensité du bois est une propriété d'intérêt puisqu'elle permet d'estimer les autres propriétés physiques et mécaniques des bois (Leban *et al.*, 1999 ; Verkasalo et Leban, 2002).

Le bois étant un matériau hygroscopique, toute mesure de la masse volumique (ou de la densité si la masse volumique est rapportée à la masse volumique de l'eau) doit être réalisée en contrôlant l'humidité. Couramment, la masse volumique (ou la densité) du bois est donnée à une humidité de 12 %, ce qui correspond à l'humidité d'équilibre d'un bois conditionné à 20 °C et 60 % d'humidité relative de l'air.

Pour calculer la biomasse, on doit considérer non pas la densité à 12 %, mais l'infradensité qui est le rapport entre la masse anhydre (après séchage à 103 °C) et le volume saturé d'un échantillon de bois (à l'état vert). Cette propriété physique de base est facile à déterminer et d'autant plus utile que, dans la littérature scientifique, les mesures de densité du bois ne sont pas toujours faites dans des conditions d'hygrométrie comparables (Williamson et Wiemann, 2010). Par conséquent, la compilation de données de densité du bois issues de la littérature doit être réalisée avec précaution (Vieilledent *et al.*, 2018).

Au cours du projet XyloDensMap, nous avons mesuré la densité anhydre des bois, puis nous l'avons convertie en infradensité (kg/m^3) à l'aide du retrait volumique (Kerfriden *et al.*, 2021). En multipliant l'infradensité moyenne du bois d'un arbre par son volume, on obtient sa biomasse. Les résultats illustrant les nouvelles estimations de biomasse forestière sont consultables pour les forêts méditerranéennes (Leban *et al.*, 2020). Les nouvelles mesures d'infradensité ont conduit à une réévaluation à la hausse des stocks de biomasse de nos forêts, qui peut être calculée à la même résolution que celle de l'inventaire forestier.

Puisque l'infradensité du bois est le résultat direct de son anatomie, il était pertinent et naturel d'intégrer au projet la production de nouveaux atlas d'anatomie, le premier consacré aux bois résineux, le second aux bois feuillus (à venir). L'idée première était de réaliser des coupes anatomiques à partir des carottes afin d'illustrer la variabilité de l'anatomie en relation avec la variabilité de l'infradensité mesurée. Il s'agissait de sélectionner des carottes de bois ayant des valeurs de densité très différentes pour en extraire des coupes anatomiques, dans le but d'interpréter les variations de densité. Malheureusement, nous avons été confrontés à la difficulté, voire l'impossibilité, de réaliser des coupes anatomiques de qualité suffisante à partir de carottes de sondage. Ce verrou

méthodologique reste à lever et il est vraisemblable que la piste de la microtomographie pourra être envisagée à l'avenir (Van den Bulcke *et al.*, 2009).

Face à ces difficultés, Marie-Christine Trouy-Jacquemet a su mobiliser, avec pugnacité et une belle efficacité, des ressources et des experts qui n'étaient pas initialement associés au projet. Elle a ainsi organisé une collecte parallèle de billons permettant non seulement la réalisation de coupes anatomiques de qualité, mais également la fabrication de pièces pédagogiques, cylindres et rondelles, dont la géométrie optimise l'observation macroscopique. Cette alternative, qui s'est avérée ambitieuse, donne à ces atlas une dimension supplémentaire puisqu'elle permet, pour la première fois dans un même ouvrage, de décrire les essences de bois à l'échelle macroscopique et à l'échelle microscopique, et d'y adjoindre des images de coupes transversales d'écorce.

Pour chaque fiche de bois est indiquée la variabilité de l'infradensité, des largeurs de cernes, des diamètres, des hauteurs et des âges des arbres échantillonnés pour le projet XyloDensMap entre 2016 et 2019, le tout complété par une carte localisant les arbres inventoriés par l'IFN sur la période 2008-2019 (IGN, 2019). La combinaison de l'ensemble de ces informations nouvelles au sein d'un même ouvrage constitue la grande originalité du présent atlas.

À ce jour, les principaux résultats du projet XyloDensMap sont une xylothèque des espèces forestières françaises constituée de plus de 110 000 carottes et localisée dans les locaux de l'unité INRAE de Champenoux, une première base de données d'infradensité des bois français mise en ligne (Leban *et al.*, 2022), des fiches de propriétés technologiques des bois des vingt-et-une principales essences, accessibles librement *via* la page ResearchGate du projet¹, et donc le premier atlas d'anatomie des bois résineux français que voici.

La xylothèque va permettre de réaliser des mesures d'autres propriétés des bois, comme leurs propriétés chimiques et leurs teneurs en éléments minéraux. Cela nécessitera la mise en œuvre de méthodes non destructives comme l'ablation Laser ICPMS, pour optimiser l'usage de la xylothèque dont chaque échantillon ne représente qu'un faible volume de bois. Nous pourrions également réaliser des mesures d'accroissement annuel dans la perspective d'analyser en détail la croissance passée des arbres échantillonnés et relier ces accroissements aux variations climatiques (Franceschini *et al.*, 2013). Elles pourraient également constituer un échantillonnage d'exception pour des mesures de traits fonctionnels anatomiques, permettant de quantifier des stratégies écologiques, cette approche impliquant la description anatomique d'échantillons parfaitement documentés sur le plan temporel et spatial (Beeckman, 2016).

XyloDensMap a été lauréat de l'appel à projets national 2016-2017 « Innovation et investissements pour l'amont forestier » (convention n° A6.01/2017 du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation), a reçu le soutien financier de l'Agence nationale de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie (Ademe), et celui de la Région Grand Est pour la bourse de thèse de Baptiste Kerfriden. Le LabEx Arbre a également soutenu ce projet dans sa phase de lancement.

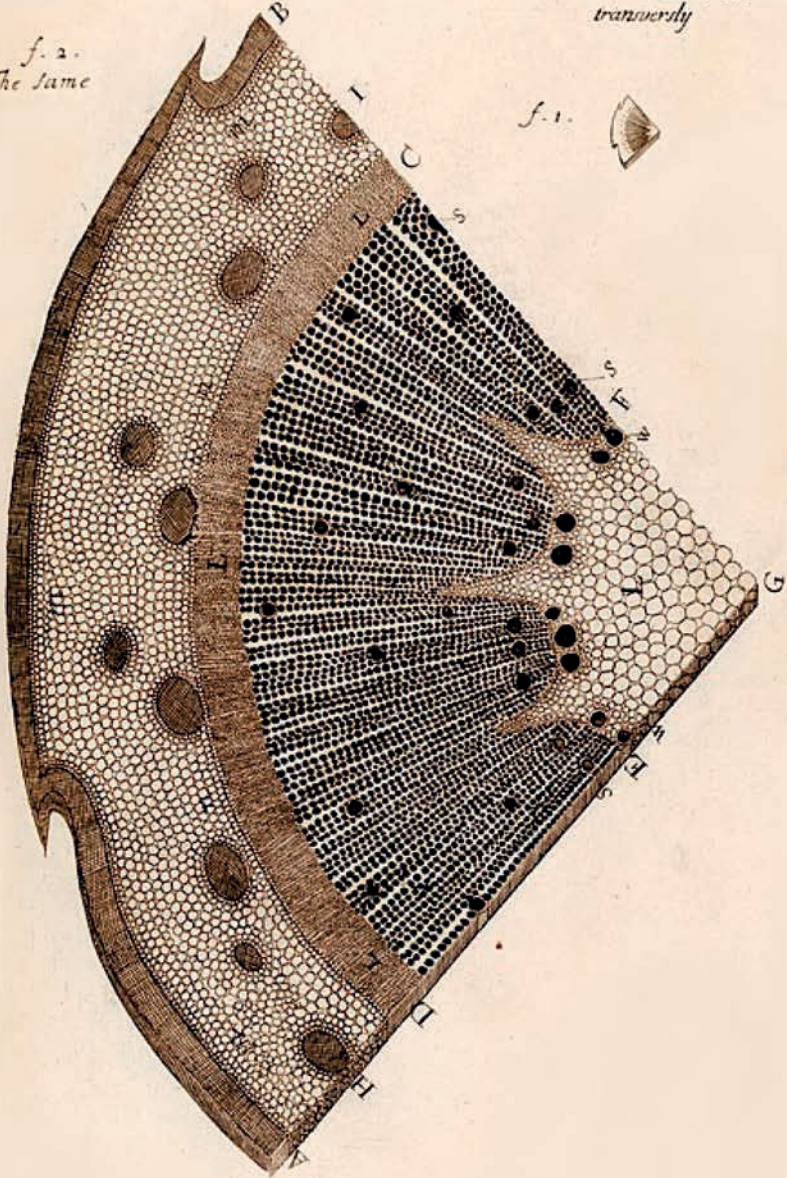
Jean-Michel Leban

¹ https://www.researchgate.net/publication/321698655_Le_projet_XyloDensMap.

f. 2.
The same

Tab. 32

Pine Branch cut
transversely



Branche de pin coupée transversalement. Planche n° 32
de *The Anatomy of Plants* de Nehemiah Grew (1682).

Avant-propos

One who walks about with the meanest stick, holds a piece of nature's handicraft which far surpasses the most elaborate woof or needle-work in the world.

(Celui qui se promène avec un misérable bâton tient dans sa main une œuvre de la Nature qui surpasse de loin le tissage ou le travail d'aiguille les plus élaborés du monde.)

Nehemiah Grew, 1682.

Historiquement, l'anatomie systématique consiste à décrire la structure microscopique des **bois**² en lien avec leur classification botanique. Robert Hooke, dans son célèbre *Micrographia* de 1665, témoigne des premières observations microscopiques de charbons de bois et de bois pétrifié. Il note la présence de pores de différentes tailles et précise que, dans le bois vivant, ces pores sont remplis des « jus naturels et intrinsèques de ces végétaux ». On considère que les fondateurs de l'anatomie végétale sont Marcello Malpighi (1628-1694), Nehemiah Grew (1641-1712) et Antoni Van Leeuwenhoek (1632-1723). Grew et Malpighi ont énormément contribué à la compréhension de la structure tridimensionnelle du bois et ont illustré et décrit un nombre considérable d'espèces de feuillus et de résineux (Baas, 1982).

La plupart des concepts actuels en anatomie systématique du bois ont été formulés vers la fin du XIX^e siècle. La discipline est alors essentiellement descriptive et qualitative, mais les grands microscopistes du bois du XVII^e siècle cités précédemment s'interrogeaient déjà sur les fonctions présumées de ce qu'ils voyaient. Cependant, l'anatomie comparative fonctionnelle et écologique du bois n'a pris son envol que dans la seconde moitié du XX^e siècle avec la publication d'*Ecological Strategies in Xylem Evolution* par Sherwin Carlquist (1975). Aujourd'hui, l'anatomie du bois compte plusieurs sous-disciplines et donne lieu à des interprétations fonctionnelles, écologiques et phylogénétiques, toutes intimement liées, car les corrélations entre facteurs environnementaux et anatomie du bois révèlent des stratégies adaptatives à l'origine de sa diversité anatomique au cours de l'évolution (Baas et Miller, 1985).

L'anatomie quantitative du bois analyse la variabilité des caractéristiques anatomiques pour répondre aux questions de recherche liées au fonctionnement, à la croissance et à l'environnement des végétaux. Parmi les caractéristiques anatomiques les plus fréquemment considérées figurent les dimensions du lumen et l'épaisseur des parois des cellules (Von Arx *et al.*, 2016).

L'anatomie fonctionnelle et écologique du bois, comprise comme l'étude des modifications phénotypiques de la structure du bois en réponse à des changements environnementaux, est liée aux sciences forestières. Elle s'intéresse notamment à l'impact des conditions de croissance de l'arbre sur la xylogénèse et les traits fonctionnels du bois (Cuny *et al.*, 2015 ; De Micco *et al.*, 2019 ; Pandey, 2021). Son intérêt n'a jamais été aussi grand dans un contexte de réchauffement global et de dépérissement des forêts (Choat *et al.*, 2012).

Par ailleurs, le bois constitue l'archive la mieux datée de l'évolution des conditions environnementales et climatiques ainsi que des stress épisodiques auxquels l'arbre a été exposé

² Les termes en gras renvoient au glossaire p. 235.

(Creber, 1977). Cela permet d'étudier les réponses des plantes aux changements environnementaux passés et présents, et d'émettre des hypothèses quant aux effets futurs des changements climatiques. Notamment, la compréhension de la résistance à la sécheresse des espèces végétales revêt aujourd'hui une importance cruciale (Courbet *et al.*, 2022).

La formation de bois, tissu conducteur secondaire, est une innovation dans l'évolution des plantes qui a permis la production de nouvelles formes végétales allant des arbres forestiers massifs aux lianes ligneuses flexibles (Spicer et Groover, 2010). L'intérêt pour l'évolution du bois commence, comme on pouvait s'y attendre, avec Charles Darwin (1809-1882). À partir de ses propres observations et des écrits de contemporains, il émet en 1859 une hypothèse sur l'origine de la singularité des flores insulaires : « les îles possèdent souvent des arbres et des arbustes appartenant à des ordres qui, ailleurs, ne comprennent que des espèces herbacées. Une plante herbacée, qui n'a aucune chance de concurrencer avec succès les nombreux arbres entièrement développés qui poussent sur un continent, pourrait, une fois établie sur une île, acquérir quelque avantage sur d'autres plantes herbacées en poussant de plus en plus haut jusqu'à les dépasser. En ce cas, la sélection naturelle a dû tendre à augmenter la stature de la plante, quel que soit l'ordre auquel elle appartenait, et à la convertir d'abord en arbuste, puis en arbre ».

Plus de 150 ans plus tard, une approche génomique pour comprendre les différences de régulation génétique entre le tournesol commun herbacé et un dérivé ligneux a été décrite (Moyers et Rieseberg, 2013). Cet exemple montre qu'il est aujourd'hui possible d'avancer sur des questions fondamentales de l'évolution et du développement des plantes ligneuses, parfois restées sans réponse depuis Darwin, grâce à la génomique et aux technologies de séquençage à haute capacité. Un défi majeur consiste à intégrer les avancées réalisées grâce à la technologie aux connaissances issues des disciplines traditionnelles de la recherche sur le bois (anatomie, paléobotanique, physiologie et biologie du développement) (Groover et Cronk, 2013).

Dans ce paysage luxuriant que représente aujourd'hui la recherche liée à l'anatomie du bois, l'ambition d'un atlas sur le sujet est de fournir des descriptions pour permettre l'identification d'une espèce végétale à partir de l'observation de son bois. Face aux exaltants défis du moment, force est de constater que l'anatomie descriptive est délaissée, les praticiens se raréfient et les outils nécessaires à l'identification, à savoir les descriptions anatomiques précises des bois, sont parfois difficiles à trouver. Cela est particulièrement vrai pour les bois de conifères, alors que, du fait de la grande simplicité de leur plan ligneux, leur identification est nécessairement réalisée sur la base de différences microscopiques particulièrement ténues. Interroger une base de données informatique comme InsideWood³ est d'une apparente simplicité, mais le résultat d'une requête n'aura de valeur que s'il est conforté et validé par la consultation d'atlas ou de descriptions précises de la littérature (Wheeler *et al.*, 2020).

Par ce travail, j'ai voulu apporter ma modeste contribution. Son originalité réside dans son approche multi-échelle et son enrichissement par les mesures du projet XyloDensMap dans lequel il s'inscrit.

Tout atlas est par définition un outil de travail. Pourtant, il est souvent bien plus que cela : une fenêtre ouverte sur un monde insoupçonné et une invitation à aller plus loin.

3 <https://insidewood.lib.ncsu.edu>.



Genévrier thurifère
de Saint-Crépin (05).



1. De l'inventaire à la description anatomique des bois

Les résineux dans le monde

Les bois couramment appelés « résineux » sont ceux produits par les végétaux du clade des pinophytes ou conifères, dont l'appareil reproducteur est un cône. La résine peut être présente au niveau des feuilles, des cônes, de l'écorce, mais pas toujours au niveau du bois. Les **canaux résinifères** normaux sont essentiellement présents dans le bois des espèces de quatre genres : *Pinus* (les pins), *Picea* (les épicéas), *Larix* (les mélèzes) et *Pseudotsuga* (les douglas). Cependant, le **cambium** d'autres espèces est susceptible de produire localement et ponctuellement des canaux résinifères traumatiques, en réponse à un stimulus tel qu'un choc, une blessure ou une attaque microbienne.

Les cônes, quant à eux, sont parfois modifiés et ne ressemblent pas du tout à la « pomme de pin » : c'est le cas des **galbules** du genévrier ou des **arilles** d'if.

Les pinophytes ou conifères sont des **gymnospermes**, c'est-à-dire des végétaux à graines nues, non incluses dans des fruits fermés. Les autres gymnospermes sont les cycadophytes, les gnétophytes et les ginkgophytes (*Ginkgo biloba*).

On considère aujourd'hui huit familles de conifères dans lesquelles se répartissent 70 genres et 614 espèces (Farjon, 2017) :

- *Araucariaceae*, 3 genres : *Araucaria*, *Agathis*, *Wollemia* ;
- *Cephalotaxaceae*, 1 genre : *Cephalotaxus* ;
- *Cupressaceae*, 30 genres : *Sequoia*, *Sequoiadendron* (séquoia géant), *Cryptomeria* (sugi), *Taxodium* (cyprés chauve), *Callitris*, *Chamaecyparis*, *Cupressus* (cyprés), *Juniperus* (genévriers)... ;
- *Phyllocladaceae*, 1 genre : *Phyllocladus* (anciennement dans la famille des *Podocarpaceae*) ;
- *Pinaceae*, 11 genres : *Abies* (sapins, 47 espèces), *Keteleeria*, *Cedrus* (cèdres, 3 espèces), *Nothotsuga*, *Tsuga* (pruches ou hemlocks, 8 espèces), *Pseudolarix*, *Cathaya*, *Larix* (mélèzes, 11 espèces), *Pseudotsuga* (douglas, 4 espèces), *Picea* (épicéas, 38 espèces), *Pinus* (pins, 113 espèces) ;
- *Podocarpaceae*, 18 genres : *Dacrydium*, *Podocarpus*... ;
- *Sciadopityaceae*, 1 genre : *Sciadopitys* (une seule espèce vivante, *Sciadopitys verticillata*, « pin » parasol du Japon) ;
- *Taxaceae*, 5 genres : *Taxus* (ifs, 10 espèces).

Cette répartition peut évoluer selon les modifications de la classification phylogénétique. On peut mentionner l'ancienne famille des *Taxodiaceae* (*Taxodium*, *Sequoia*, *Cryptomeria*...), aujourd'hui incluse dans la famille des *Cupressaceae*.

D'un point de vue commercial, la famille des *Pinaceae* est la plus importante, du moins dans l'hémisphère nord. Les conifères sont tous des arbres ou des arbustes. Pourtant, certains ont longtemps échappé à l'œil des botanistes. C'est le cas du « pin » de Wollemi

(*Wollemia nobilis*) découvert en 1994 dans le parc de Wollemi en Australie, au fond d'un canyon, et du cyprés doré vietnamien (*Cupressus vietnamensis*), en 1999 dans une région montagneuse du Vietnam près de la frontière chinoise.

Le projet XyloDensMap

Issu de la collaboration entre le Laboratoire d'inventaire forestier (LIF) de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) et l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE), le projet XyloDensMap (XDM) visait à évaluer la biomasse de la forêt française métropolitaine. Les carottes de sondage réalisées dans le cadre de l'inventaire forestier ont été collectées et leur infradensité a été déterminée à INRAE grâce à une technologie mettant en œuvre un scanner tomographique à rayons X. Ainsi, au cours de quatre campagnes annuelles, de 2016 à 2019, 110 605 carottes, prélevées dans autant d'arbres de 156 espèces différentes, ont été collectées et leur infradensité mesurée.

L'infradensité du bois est définie comme le rapport de la masse anhydre sur le volume à l'état saturé. Elle s'exprime en kilogrammes par mètre cube. L'infradensité, et de manière générale toute expression de la densité, est variable, aussi bien entre espèces qu'à l'intérieur d'une même espèce. Par exemple, l'infradensité moyenne du chêne vert est de l'ordre de 850 kg/m³, mais certains spécimens ont une infradensité inférieure à 700 et d'autres supérieure à 950 kg/m³ ; l'infradensité moyenne de l'épicéa commun est de l'ordre de 400 kg/m³, mais certains spécimens ont une infradensité inférieure à 300 et d'autres supérieure à 500 kg/m³.

Dans tous les cas, la densité résulte directement de l'anatomie (Beeckman, 2016). C'est la raison pour laquelle réaliser un atlas d'anatomie est une tâche qui s'inscrit parfaitement dans le projet XyloDensMap.

L'anatomie systématique des bois

L'anatomie systématique des bois, qui consiste à décrire la structure des bois de chaque espèce en liaison avec la classification botanique, est une discipline délaissée, tout comme la botanique ou l'entomologie, ces disciplines étant de moins en moins enseignées à l'Université. De même, une diminution du nombre de spécialistes en anatomie du bois est observée en France et dans tous les pays membres de la IAWA (International Association of Wood Anatomists), alors que le bois, l'arbre et la forêt bénéficient d'un regain d'intérêt de la part du grand public et des pouvoirs publics puisqu'ils représentent un levier important pour l'atténuation des effets du changement climatique.

Les ouvrages de référence sont anciens et pour la plupart épuisés, en particulier ceux décrivant finement l'anatomie des bois de résineux (Jacquot, 1955). La base de données InsideWood⁴ est une compilation de toutes les descriptions disponibles à travers le monde. Accessible en ligne, elle constitue un outil d'une valeur inestimable, mais comme toute base de données, elle repose sur des critères qui, bien que nombreux (124 pour les résineux), restent réducteurs et sujets à interprétation. Elle est pratique mais pas magique, et son utilisation sans expérience peut conduire à des erreurs d'identification. En effet, la particularité du bois est d'être très variable et chaque espèce de la base de données est représentée par un faible nombre de coupes anatomiques (Wheeler *et al.*, 2020). De plus,

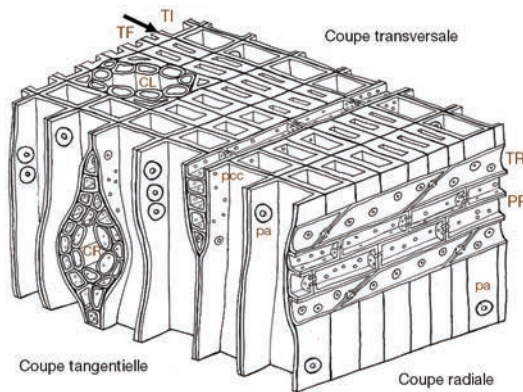
4 <https://insidewood.lib.ncsu.edu>.

l'observation est sujette à interprétation et peut donner lieu à des écarts entre les descriptions réalisées par des experts différents à partir d'échantillons de la même espèce. Des outils de reconnaissance automatique des bois basée sur l'analyse d'images de sections transversales sont en phase de mise au point (Fabijanska *et al.*, 2021), un des enjeux étant de pouvoir identifier rapidement les espèces dont le commerce est réglementé par la Cites, dans le cadre de la lutte contre le commerce illégal des bois⁵. Le développement d'outils performants prendra encore de nombreuses années, en particulier pour le bois des résineux dont la structure est simple et dont l'identification nécessite l'observation de détails uniquement présents à l'échelle pariétale (**ponctuations** et ornementsations de parois).

Entre un passé révolu et un futur encore lointain, l'anatomie du bois est ainsi une discipline scientifique de plus en plus méconnue. L'opportunité de réaliser un atlas d'anatomie des bois français dans le cadre du projet XyloDensMap a été l'occasion de réfléchir à un contenu inédit, du moins revu et corrigé, qui présente deux caractéristiques importantes : l'approche multi-échelle et l'exhaustivité.

L'approche multi-échelle

L'identification d'un bois peut se faire à l'échelle macroscopique ou à l'échelle microscopique. Les deux approches font appel à des critères d'identification différents. Dans le premier cas, on notera la couleur, la densité, la **texture**, la **maillure**, alors que dans le deuxième cas, on pourra, non seulement relever la dimension des éléments, mais aussi observer de manière précise la disposition des tissus, les ornementsations de la paroi ou la nature des ponctuations. Une bonne visualisation dans l'espace est nécessaire, car les descriptions font toujours appel aux directions (longitudinale, radiale et tangentielle) et aux plans (transversal, radial et tangentiel) de référence du bois (fig. 1.1 et 1.2). Par exemple, la section d'un canal résinifère radial (direction de l'élément) est visible sur une coupe tangentielle (plan d'observation).



■ **Figure 1.1.** Représentation schématique d'un bois résineux à l'échelle microscopique.
Flèche : limite de cerne ; TI : **trachéide longitudinal du bois initial** du cerne n+1 ; TF : trachéide longitudinal du **bois final** du cerne n ; CL : canal résinifère longitudinal ; CR : canal résinifère radial ; TR : **trachéide radiale** ; PR : **parenchyme radial** ; pa : **ponctuation aréolée** ; pcc : **ponctuations de champ de croisement**.

⁵ Cites : *Convention on International Trade of Endangered Species*, convention sur le Commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction, dite Cites ou convention de Washington.



■ **Figure 1.2.** Représentation schématique d'un **rayon ligneux** unisériel de résineux à l'échelle microscopique. Les parois terminales et horizontales, communes à deux cellules de parenchyme radial contiguës, portent des **punctuations simples** (non représentées ici). Les parois latérales, communes à une cellule de parenchyme radial et une trachéide longitudinale, portent des punctuations semi-aréolées, dites punctuations de champ de croisement (non représentées ici).

La reconnaissance macroscopique est pratiquée quotidiennement par de nombreux professionnels du bois, dont l'expérience conjointe de l'œil et de la main enrichit chaque jour l'expertise. Cette approche a cependant des limites, en particulier dans le cas d'essences qui présentent des caractéristiques macroscopiques proches.

La reconnaissance microscopique est réalisée dans des laboratoires spécialisés, car elle nécessite une connaissance approfondie de la structure cellulaire du bois, un matériel spécifique et une grande dextérité pour la préparation et l'observation des échantillons. Elle permet d'identifier le genre, et parfois l'espèce. Elle est la seule possible lorsque la demande d'expertise porte sur un échantillon dégradé ou de petites dimensions.

Dans les faits, l'expert identifie le plus souvent le bois en observant le bois aux deux échelles, macroscopique et microscopique.

Les résineux recensés par l'inventaire forestier national

L'inventaire forestier a recensé 156 espèces différentes sur le sol métropolitain français entre 2016 et 2019, 115 espèces feuillues et 41 espèces résineuses. Les relevés dendrométriques et le carottage ne s'effectuent que sur des arbres forestiers d'un diamètre supérieur à 7,5 cm, à 1,3 m de hauteur. Plus de 5 300 carottes de sapin pectiné ont été collectées sur cette période alors que l'échantillonnage de certaines espèces, comme le cyprès de l'Arizona, ne compte qu'une seule carotte. Or, avec les changements climatiques, la composition de nos forêts va être modifiée dans les décennies à venir. Pour aider la forêt à s'adapter, l'ONF et ses partenaires expérimentent des îlots d'avenir. Le cyprès de l'Arizona et le cèdre de l'Atlas, aujourd'hui rares dans nos forêts, font partie des essences envisagées. C'est pourquoi nous avons choisi de décrire l'anatomie des bois de la quasi-totalité des espèces recensées, même celles qui sont aujourd'hui considérées comme secondaires.