

## LES NŒUDS : UN BOIS MÉCONNU ET UNE SOURCE IMPORTANTE DE COMPOSÉS EXTRACTIBLES

ZINEB KEBBI-BENKEDER – STÉPHANE DUMARÇAY – NASSIM TOUAHRI – RUBEN MANSO – PHILIPPE GÉRARDIN – FRANCIS COLIN

Cet article présente une synthèse des connaissances sur le bois des nœuds et les composés extractibles qu'il contient. Il s'avère que ces composés sont en concentrations particulièrement fortes et présentent des propriétés très utiles notamment en pharmaceutique, cosmétique et agroalimentaire. Ces composés constituent par conséquent une source importante de composés biosourcés, que l'on peut extraire des arbres de nos forêts et surtout de coproduits de certaines industries du bois, notamment les papeteries (ADEME, Hugues de Cherisey, 2015). Les raisons de cette richesse ne sont pour l'instant qu'hypothétiques. Après avoir précisé ce qu'est un nœud, en termes de structure de son bois et des fonctions qu'il assure, l'article synthétisera les principaux résultats obtenus durant la thèse de Zineb Kebbi-Benkeder (2015), consacrée à l'analyse de la biodiversité inter- et intraspécifique des extractibles présents dans les nœuds. Dans une dernière partie seront tracées des pistes de recherches futures.

### LE NŒUD

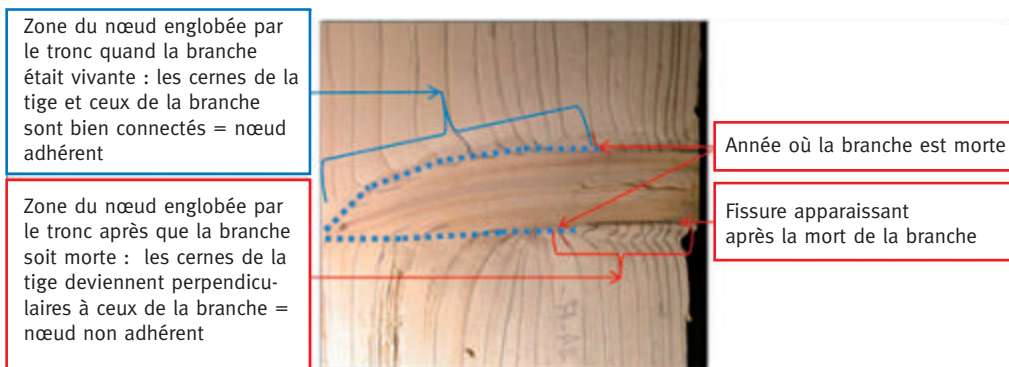
#### Définition

Le nœud est défini comme la partie de la branche progressivement incorporée dans le tronc. Le nœud se forme initialement par le prolongement des cernes du tronc dans les cernes de la branche (figure 1, p. 8). La limite extérieure du nœud est placée au niveau de l'écorce de l'arbre sous la forme d'un bourrelet d'insertion. Les limites supérieures et inférieures du nœud peuvent être tracées, dans le plan radial-longitudinal passant par les moelles du tronc et de la branche, en rejoignant les points de plus forte courbure des cernes du tronc se prolongeant dans les branches. Ce nœud, dit adhérent, est également souvent qualifié de jonction branche-tronc. Lorsque la branche cesse de croître, les cernes de bois du tronc ne sont plus prolongés par des cernes de branche et la courbure n'est plus présente. Une séparation nette se met en place entre le nœud et le tronc, parfois remplie de l'écorce de la branche. Le nœud devient non adhérent (figure 1, p. 8).

L'ensemble des branches vivantes d'un arbre forme le houppier vert ou couronne. Les branches sont le support des organes photosynthétiques et reproducteurs des arbres, et assurent aussi des fonctions hydrauliques et mécaniques tout en étant en compétition pour la lumière avec les branches du même arbre et celles de ses voisins. Cette compétition conditionne la longueur, le diamètre et l'angle d'insertion sur le tronc (Spathelf, 2003 ; Hein *et al.*, 2007 ; Hein *et al.*, 2008 ; Lundqvist et Elfving, 2010 ; Newton *et al.*, 2012) et par la suite, la grosseur et la forme des nœuds. Ainsi les branches fines et redressées situées dans la cime des arbres sont prolongées par des nœuds fins, de forme linéaire et redressés (Duchateau *et al.*, 2013). La base du houppier est constituée par

**FIGURE 1 ILLUSTRATION DES PARTIES ADHÉRENTE ET NON ADHÉRENTE D'UN NŒUD D'ÉPICÉA**

En pointillé sont figurées les limites supérieure et inférieure du nœud, limites passant par les points de plus forte courbure des cernes d'accroissement annuels.



des branches âgées, plus chargées (rameaux, feuilles, fruits, vent, etc.) et plus rigides que les branches du haut, avec des nœuds de forme courbée et orientés horizontalement à leur sortie du tronc (Houllier *et al.*, 1995 ; Makinen *et al.*, 2003 ; Kantola *et al.*, 2007 ; Hein *et al.*, 2007 ; Hein *et al.*, 2008 ; Courbet *et al.*, 2012 ; Duchateau *et al.*, 2013). Les branches en dessous du houppier déclinent naturellement par manque de lumière, de nutriments et par diminution de la conduction (Protz *et al.*, 2000), ou à la suite d'endommagements et de casses causés par exemple par un vent fort, des interventions sylvicoles ou bien par frottement avec les autres houppiers. Les branches cessent alors de croître et des microorganismes déjà présents sur les branches les dégradent progressivement depuis leur extrémité jusqu'à leur base ; elles finissent par disparaître plus ou moins rapidement ; c'est le phénomène d'élagage naturel. Les nœuds sont progressivement recouverts par les cernes du tronc et son écorce, d'où le terme de « nœuds recouverts ».

**Formation et caractéristiques du bois des nœuds**

Le bois des branches et des nœuds est formé selon des processus très proches de ceux du bois du tronc à partir d'un cambium qui recouvre comme un gant, sans discontinuités, l'ensemble des axes vivants (pour plus de précisions, voir Trouy, 2015). Le bois des branches a été très peu étudié. D'après nos premiers résultats obtenus sur deux épicéas seulement (Guo, 2013), la texture (largeur de bois final divisée par largeur de cerne) et la porosité (somme des surfaces des lumens divisée par surface des images analysées, réalisées dans un plan transversal) des branches ne sont pas différentes de celles des troncs. Le bois des nœuds se distingue néanmoins du bois du tronc par une orientation du fil plus ou moins perpendiculaire à celle du tronc, des cernes beaucoup plus fins, des parois des trachéides plus épaisses et des lumens plus petits qui donnent une densité plus forte chez les résineux. Le nœud se caractérise aussi par des volumes très importants occupés par la moelle et par l'écorce. Par ailleurs, le bois de nœud contient du bois de réaction qui permet de contrôler la stature plus ou moins redressée de la branche (Fisher et Stevenson, 1981 ; Huang *et al.*, 2010).

**Les fonctions du bois des nœuds**

Les quatre fonctions principales du bois sont le support mécanique et le redressement des axes, la conduction de l'eau et des nutriments des racines vers les feuilles, le stockage de réserves carbonées ou d'eau, la défense et la protection : ces fonctions sont également assurées par le bois de nœud.

- *La fonction mécanique*

Le nœud étant la jonction entre le tronc et la branche, il doit assurer le support de la branche avec ses différents chargements et sollicitations mécaniques tels que le poids propre, le poids de la neige et de la pluie, le vent, les frottements avec les branches des autres houppiers. Le nœud participe également au positionnement plus ou moins redressé de la branche. La fonction mécanique est assurée en partie par le bois de réaction.

Dans le cas des résineux, le bois de réaction, dit bois de compression, se forme sur la face inférieure des branches et présente des cernes d'accroissement et un bois final plus larges. Il est plus dense, plus coloré et constitué de trachéides plus courtes à parois plus épaisses et de forme arrondie en coupe transversale. La paroi contient plus de lignine et moins de cellulose. La couche S<sub>3</sub> de la paroi secondaire n'existe pas et la couche S<sub>2</sub> est plus épaisse avec un angle des microfibrilles de cellulose plus important (Timell, 1982 ; Donaldson et Singh, 2013 ; Li *et al.*, 2014). Le bois de compression procure à la branche plus de flexibilité pour contrer un moment de flexion important subi à sa base. Ainsi, la forme et les propriétés mécaniques du nœud sont optimisées pour répartir les contraintes de façon homogène sur toute la section transversale de la base de la branche (Farber *et al.*, 2001 ; Burgert et Jungnickl, 2004 ; Muller *et al.*, 2006 ; Jungnickl *et al.*, 2009).

Dans le cas des feuillus, le bois de réaction, dit bois de tension, se forme sur la face supérieure des branches. Ce bois est caractérisé par une forte proportion de fibres par rapport aux vaisseaux, par plus de rayons mais moins de parenchyme axial que le bois normal. C'est surtout la présence d'une couche gélatineuse (couche G) qui caractérise le plus souvent le bois de tension. Cette couche gélatineuse est essentiellement formée de cellulose cristalline (Trouy, 2015).

- *La fonction hydraulique*

La jonction tronc-branche provoque une chute de la conductivité hydraulique, quoique plus faible que dans la partie proximale de la branche (Zimmermann, 1978 ; Tyree et Alexander, 1993). Cette chute serait due à la présence de conduits (vaisseaux ou trachéides) plus fins dans la jonction et de grands vaisseaux circulaires non fonctionnels (Lev-Yadun et Aloni, 1990 ; Tyree et Ewers, 1991). André (2002) observe que les vaisseaux sont organisés en zigzag au niveau des jonctions, donnant l'illusion que de nombreuses extrémités de vaisseaux se situent dans les nœuds (Zimmermann, 1983). Cette disposition pourrait être à l'origine d'une diminution de la conductivité. Deux autres facteurs participeraient à la baisse de conductivité des branches et donc des nœuds : la proportion importante de bois de réaction et le positionnement dans le houppier.

Dans les branches des résineux, il a été ainsi montré que la conductivité hydraulique spécifique est nettement plus faible dans le bois de compression que dans le bois opposé (Spicer et Gartner, 1998a ; Spicer et Gartner, 1998b ; Spicer et Gartner, 2002 ; Mayr et Cochard, 2003). Il s'avère que cette conductivité plus faible n'est pas accompagnée d'une plus grande sécurité hydraulique. Au contraire, les risques d'embolie y sont plus grands, probablement à cause de la plus grande quantité relative de bois final pour certaines espèces telles que le Douglas, qui présenterait une plus grande difficulté à fermer les ponctuations en cas d'embolie (Domec et Gartner, 2002a). Cette plus grande vulnérabilité du bois final du Douglas, également constatée par Dalla-Salda *et al.* (2014), n'est pas conforme à l'observation générale selon laquelle les trachéides du bois initial caviteraient souvent plus tôt que les trachéides du bois final (Dixon *et al.*, 1984 ; Tyree *et al.*, 1984 ; Sperry et Tyree, 1990). Il a par ailleurs été suggéré que la forme arrondie des trachéides du bois de compression ménagerait davantage d'espaces intercellulaires remplis d'air, propices au démarrage d'embolies (Mayr et Cochard, 2003).

Cette faible conductivité dans le bois de réaction pourrait être compensée par les deux phénomènes suivants. D'une part, des trachéides « normales » existent dans le bois de compression des branches ; elles ont une forme rectangulaire avec de fines parois et de larges lumens. Elles seraient les toutes premières formées chaque année (Mayr *et al.*, 2005). De plus, ces trachéides normales dans le bois de compression ont trois fois plus de ponctuations que le reste des trachéides arrondies du bois de compression [les ponctuations sont des zones de la paroi des éléments conducteurs (vaisseaux ou trachéides) qui permettent la communication entre éléments conducteurs voisins ou avec des cellules de parenchyme (Trouy, 2015)]. Ces ponctuations y sont aussi plus nombreuses que dans le bois opposé : 1,6 fois plus de ponctuations. Ces trachéides seraient donc particulièrement impliquées dans le transport hydrique du bois de compression. D'autre part, il a été montré dans les branches de *Pinus radiata* que le bois de compression n'est pas présent dans les quelques 3-4 premiers cerne (Li *et al.*, 2014). Ces cerne pourraient avoir un rôle de conduction important.

Les caractéristiques hydrauliques des branches et de leur nœud sont influencées par leur position le long du houppier vert, les branches basses ayant une conductivité plus faible et une vulnérabilité à la cavitation plus grande. Ainsi, les branches basses de *Pinus contorta*, situées à l'ombre, présentent une zone de bois initial, un diamètre moyen de trachéide et une conductivité hydraulique réduits par rapport aux branches hautes (Protz *et al.*, 2000). La conductivité hydraulique réduite serait en particulier due à une proportion de bois final plus grande (Domec et Gartner, 2002b). Sur un certain nombre de conifères, Cochard (1992) montre que plus une branche a un gros diamètre (et donc elle est plus âgée et située vers le bas du houppier) plus sa conductivité par surface de section de branche est forte. Les plus petites et plus jeunes branches apparaissent moins vulnérables à la cavitation que les plus grosses branches. Sur un tronc de *Sequoia sempervirens* d'une soixantaine de mètres de hauteur, les branches insérées à 50 mètres sont plus conductrices que les branches insérées à 30 mètres (Burgess, 2006). Ceci est attribué au diamètre des trachéides légèrement plus grand et au plus fort pourcentage de bois initial, plus conducteur que le bois final, chez les branches à 50 mètres. De plus, les branches à 50 m sont moins vulnérables à la cavitation.

Chez le Hêtre, les branches âgées situées à l'ombre, en bas du houppier, ont des vaisseaux de plus petit diamètre et des densités de vaisseaux plus faibles. Elles sont bien moins conductrices par unité de surface foliaire que les branches en haut du houppier situées au soleil (Lemoine *et al.*, 2002b) et présentent une plus grande vulnérabilité à la cavitation. Chez le Hêtre au moins, il n'y a donc pas de relation entre la vulnérabilité des branches et le diamètre des vaisseaux (Cochard, communication personnelle). Et il n'y a pas de relation non plus avec la taille des ponctuations (Cochard, communication personnelle). Au milieu des ponctuations est ménagé un pore, qui est l'ouverture elle-même dans la paroi (Trouy, 2015). Ce serait la taille des pores (d'un diamètre d'une fraction de micron) et d'autres propriétés mécaniques de la paroi, qui contrôlèrent la vulnérabilité à la cavitation. Ainsi les branches du bas auraient des pores larges et une forte vulnérabilité tandis que les branches hautes auraient des pores étroits et une faible vulnérabilité. Au final, les branches au soleil sont acclimatées à une forte demande évaporative tout en pouvant résister aux forts déficits hydriques, grâce à leurs ponctuations et pores étroits mais également grâce à une fermeture stomatique efficace (Lemoine *et al.*, 2002a).

Il est à noter que pour les branches jeunes situées en haut du houppier, la montée de la sève est facilitée du fait de leur angle d'insertion faible par rapport au tronc (Dahle et Grabosky, 2009). Au contraire, les branches du bas, perpendiculaires au tronc, opposeraient davantage de résistance à la circulation (Eisner *et al.*, 2002). Enfin, il a été montré que de fortes contraintes mécaniques sur des branches sous la forme de forts déplacements latéraux n'affectent que très peu le fonctionnement hydraulique et donc ne déforment que très peu les ponctuations (Mayr *et al.*, 2014).

- *La fonction de stockage de réserves*

Dans l'aubier, ce sont les cellules de parenchyme, qui sont des cellules vivantes au milieu des éléments conducteurs morts, qui servent au stockage et au transport de produits de réserve tels que l'amidon et à leur remobilisation notamment au printemps.

Très peu d'informations sont disponibles sur le stockage des réserves dans le bois de nœud sinon un article qui démontre que les jonctions entre les branches et le tronc sont des zones riches en composés de réserve comme l'amidon et les sucres (Haddad *et al.*, 1995). Aucune information n'est disponible quant à la fonction de réserve en eau des nœuds.

- *La fonction de protection, de défense, de réparation contre l'embolie, les pathogènes et les microendommagements mécaniques*

Les cerne les plus anciennement formés d'un axe, proches de la moelle, se transforment à partir d'un certain âge en duramen (ou bois parfait) dans lequel les cellules de parenchyme sont mortes. Cette transformation débute à la fin de l'été et se poursuit jusqu'au début de l'hiver. Une étape majeure de la transformation de l'aubier en duramen est la libération de composés chimiques bioactifs, facilement extractibles par l'eau ou par des solvants organiques. Ces composés sont biosynthétisés et stockés par les cellules de parenchyme, puis ils sont libérés dans le duramen lorsque les cellules de parenchyme meurent. Les extractibles sont responsables non seulement de la protection du bois mais également de sa couleur et de son odeur (Taylor *et al.*, 2002). Très peu de résultats sont disponibles à ce jour quant à la duraminisation des branches comparée à celle du tronc, excepté dans Kyker-Snowman et Wilson (1988).

Concernant les éléments de parenchyme radial, leur disposition majoritairement rayonnante depuis la moelle vers la périphérie fait que des axes peu épais comme les branches présentent des densités plus fortes de parenchyme radial que des axes très épais comme les troncs (Guo, 2013).

Si, comme nous l'avons vu à propos de la fonction hydraulique, des embolies pouvaient intervenir plus facilement au niveau du bois de réaction des branches et donc des nœuds, on peut supposer que des mécanismes seront mis en place pour circonscrire les zones embolisées. Ceci fait intervenir la formation de thylles (Chênes, Robinier) ou de gomme (Merisier) chez les feuillus (Trouy, 2015), la fermeture des ponctuations, la production et la migration de résines dans les trachéides devenues inefficaces chez les résineux. Dans tous les cas, le dessèchement des zones concernées pourrait accélérer la formation de duramen et, par conséquent, la libération des extractibles.

Klein (1992) suggère qu'à la suite de contraintes mécaniques fortes s'exerçant dans le plan vertical (arbres soumis à des charges en pluie, neige, glace), les nœuds des épicéas pourraient présenter des microfissures qui nécessitent des réparations notamment avec des résines. Ceci est à confirmer.

Les nœuds doivent assurer une fonction de défense contre l'entrée de pathogènes dans le tronc. Ainsi lorsqu'une branche est coupée, de l'air et des spores sont aspirés dans le système vasculaire. Ceci peut provoquer des réactions oxydatives, des réactions de décoloration du bois du tronc et surtout la prolifération de pathogènes (Grosclaude, 1993). Lorsque la branche décline puis meurt, des réactions chimiques se produisent dans une zone située entre la branche et le nœud, zone dite de protection, afin d'isoler la partie morte de la branche de l'aubier vivant du tronc. Dans le cas des résineux, cette zone rougeâtre est délimitée par un cône au niveau du nœud. Dans ce cône, le xylème est très concentré en composés terpéniques imperméabilisants. Dans le cas des feuillus, c'est une zone de protection sombre enrichie en composés plutôt phénoliques qui se met en place au niveau des nœuds (Aufsess, 1984 ; Shigo, 1985 ; Klein, 1992 ; Gilman et Grabosky, 2006). La préservation de cette zone de protection, au niveau du collet d'insertion de la branche, est reconnue comme une absolue nécessité dans la pratique des tailles de branches vertes (Shigo, 1985).

Chez les végétaux en général, et dans le bois du tronc en particulier où les structures anatomiques participent à la compartimentation (Shigo, 1985), la fonction de protection est principalement assurée par des composés extractibles qui appartiennent à différentes familles chimiques telles que les terpènes, les flavonoïdes, les lignanes, les tanins, etc. Les nœuds contiennent également ces composés extractibles. Ainsi, il a été trouvé que les nœuds d'Épicéa contiennent dix fois plus de résine que le duramen du tronc (Köester, 1934 dans O'Hara, 2007). Les nœuds chez des individus d'*Araucaria angustifolia*, demeurés en forêt sans se dégrader, contiennent des concentrations élevées d'extractibles (30 % de la masse sèche du bois) majoritairement sous forme de lignanes (secoisolaricirésinol, isolaricirésinol, pinorésinol, hinokirésinol), de norlignanes (cryptorésinol et 2,3-bis-(4-hydroxyphényl)-cyclopent-2-ènone) et de dihydroxychalcone (Anderegg et Rowe, 1974 ; Ohashi *et al.*, 1992). Plus récemment d'autres essences — principalement des conifères — ont été étudiées pour déterminer les concentrations d'extractibles dans leurs nœuds. C'est le cas de plusieurs espèces de pins, de sapins, d'Épicéas, de mélèzes, de chênes et de hêtres (Krutul et Sacharczuk, 1997 ; Ekman *et al.*, 2002 ; Willför *et al.*, 2003 ; Willför *et al.*, 2006 ; Krutul *et al.*, 2004 ; Willför *et al.*, 2004a ; Willför *et al.*, 2004b ; Willför *et al.*, 2005a ; Krutul *et al.*, 2007 ; Neacsu *et al.*, 2007 ; Smeds *et al.*, 2012).

La distribution des extractibles dans le nœud est loin d'être homogène. Ainsi existe-t-il, pour l'Épicéa commun, une nette diminution des concentrations de lignanes depuis la moelle vers la périphérie du nœud dans un plan transversal au nœud (Willför *et al.*, 2005b). De même, il existe une forte diminution des concentrations de lignanes depuis le nœud vers la branche située en dehors du tronc (Willför *et al.*, 2003), avec des concentrations globalement plus fortes dans le bois opposé que dans le bois de compression. Il est à noter que les lignanes ne sont qu'une fraction des extractibles nodaux, composés également d'acides résiniques. On ne connaît pas la variation de concentration de ces derniers ni dans une direction ni dans l'autre.

## **LES EXTRACTIBLES IDENTIFIÉS DANS LES NŒUDS DE PLUSIEURS ESSENCES FORESTIÈRES** (Kebbi-Benkeder, 2015)

### **Le protocole expérimental**

Vingt-trois espèces ont été choisies pour l'étude de la biodiversité interspécifique des extractibles nodaux (figure 2, p. 13). Les caractéristiques des arbres échantillonnés peuvent être retrouvées dans Kebbi-Benkeder (2015). Un seul arbre a été abattu par espèce et sur chaque arbre des rondelles contenant des nœuds ont été sciées ainsi qu'une rondelle à une hauteur de 1,30 m pour prélever le duramen. Une rondelle prélevée à la souche a servi à déterminer l'âge des arbres. Les rondelles fraîchement sciées ont été transportées à l'atelier du Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB) pour prélever les copeaux de bois. Une fois les copeaux de nœuds et de duramen prélevés, ceux-ci ont été séchés à 50 °C pendant 48 heures puis broyés et stockés au congélateur jusqu'à extraction au Laboratoire d'Études et de Recherche sur le Matériau Bois (LERMAB).

Les extractions des molécules à partir des broyats de bois ont été réalisées à l'aide d'appareils à Soxhlet et en utilisant successivement quatre solvants : le dichlorométhane, l'acétone, un mélange toluène-éthanol (2/1, v/v) et de l'eau. Cet enchaînement respecte l'ordre croissant de polarité des solvants ; il permet de solubiliser progressivement les molécules présentes dans les poudres de bois des plus lipophiles (comme les terpènes extraits par le dichlorométhane) aux plus hydrophiles (comme les sucres extraits par l'eau). Le taux massique d'extractibles solubilisés par chaque solvant est exprimé en pourcentage par rapport à la masse sèche de la poudre utilisée. Le taux d'extractibles totaux est la somme des taux massiques extraits par chacun des quatre solvants.

L'identification des molécules a été réalisée à l'aide de la chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectromètre de masse (GC-MS) qui permet la séparation de chacune des molécules présentes dans le mélange extrait par chacun des solvants précédents.

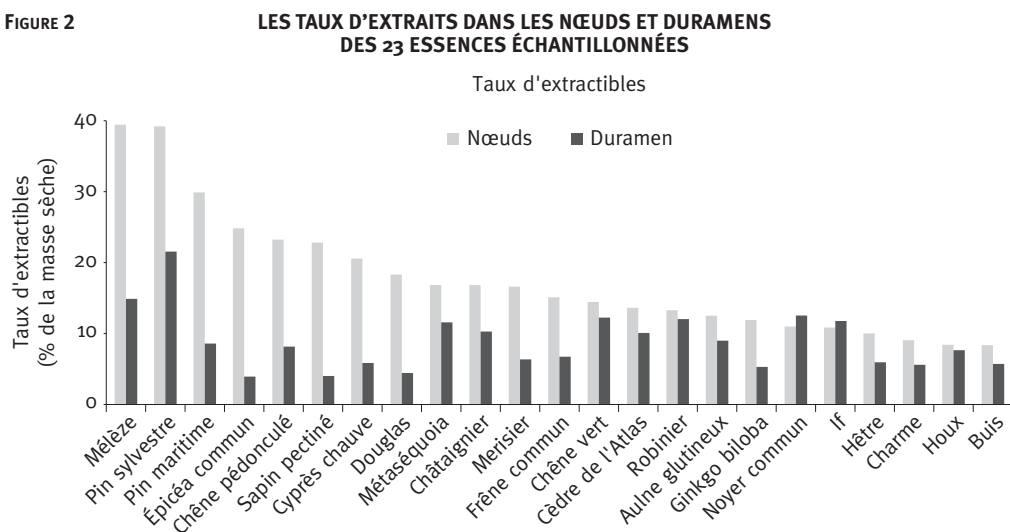
### Richesse en extractibles des nœuds comparée à celle du duramen

La figure 2 (ci-dessous) présente les concentrations d'extractibles dans les nœuds et le duramen des vingt-trois arbres échantillonnés. Le résultat majeur de cette étude est que, pour tous les arbres étudiés à l'exception du Noyer commun et de l'If, les nœuds sont plus concentrés en extractibles que le duramen, réputé contenir des concentrations importantes d'extractibles. Les taux d'extractibles dans les nœuds varient entre 8,4 % dans le cas du Buis et 39,4 % dans le cas du Mélèze. Les taux d'extractibles dans les duramens varient entre 3,9 % dans l'Épicéa et 21,6 % dans le Pin sylvestre. Les nœuds des conifères sont particulièrement concentrés en extractibles comme les nœuds du Mélèze, du Pin sylvestre, du Pin maritime, de l'Épicéa, du Sapin, du Cyprès chauve, du Douglas et du Méta-séquoia. Les nœuds du Chêne pédonculé sont les seuls nœuds de feuillus dont les taux d'extractibles dépassent les 20 % de la masse sèche de bois. Des différences entre conifères et feuillus apparaissent et concernent la solubilité des molécules dans les différents solvants. Le dichlorométhane est le solvant qui a extrait le plus de molécules dans les échantillons de conifères (nœuds et duramens) alors que l'eau est le solvant qui a extrait le plus de molécules dans les échantillons de feuillus et de Mélèze. Ainsi, le bois de la majorité des conifères est riche en composés lipophiles alors que le bois des feuillus est plus concentré en composés hydrophiles. Les analyses en GC-MS ont confirmé ce constat.

Les principales familles chimiques identifiées dans les extraits de nœuds et de duramens sont des terpènes, des phénols, des matières grasses, des sucres et quelques composés dont la structure n'a pas été élucidée. Plusieurs résultats majeurs ont été obtenus lors des analyses chromatographiques.

- Les nœuds des feuillus et les nœuds des conifères contiennent des molécules différentes comme le laissait présager l'influence des solvants utilisés. Les nœuds des conifères contiennent majoritairement des terpènes et des lignanes alors que les nœuds des feuillus contiennent principalement des flavonoïdes et des sucres. Les lignanes et les flavonoïdes sont des phénols.

FIGURE 2



- Les nœuds du Mélèze d'Europe et ceux du Douglas constituent les seuls échantillons analysés qui contiennent simultanément des lignanes et des flavonoïdes.

- Chez les conifères, les nœuds et le duramen d'un même arbre ne contiennent pas les mêmes molécules. Ainsi, les lignanes sont généralement absents du duramen des conifères à l'exception de l'Épicéa commun et de l'If.

- Les nœuds et le duramen des Pins (maritime et sylvestre) sont les seuls échantillons analysés qui contiennent des stilbènes, une autre catégorie de composés phénoliques.

- Les nœuds et le duramen du Métaséquoia et du Cyprès chauve sont les seuls échantillons analysés qui contiennent des norlignanes, des composés de structure proche des lignanes.

- Le Chêne pédonculé (nœuds et duramen), le Châtaignier (nœuds et duramen), le Noyer commun (duramen) et le Chêne vert (nœuds morts uniquement) sont les seuls échantillons analysés qui contiennent l'acide gallique, un précurseur des tanins hydrolysables.

- Les stérols et les acides gras sont d'autres composés retrouvés en proportions variables dans tous les échantillons analysés.

Le tableau I (p. 15) récapitule les principales molécules identifiées dans les nœuds des différentes essences étudiées.

## **VARIABILITÉ INTRA-ARBRE DES CONCENTRATIONS D'EXTRACTIBLES DANS LES NŒUDS DU SAPIN PECTINÉ (Kebbi-Benkeder, 2015)**

### **Protocole expérimental**

Pour cette étude quinze sapins ont été sélectionnés dans un dispositif de l'Office national des forêts (ONF) situé à Mont-Sainte-Marie dans le Doubs. Les arbres ont été prélevés dans des parcelles ayant subi différentes intensités d'éclaircies aboutissant à des densités courantes différentes : une parcelle témoin très dense (3 233 tiges/ha), une parcelle avec une sylviculture modérée (densité 1 205 tiges/ha) et une parcelle avec une sylviculture dynamique (densité 591 tiges/ha). Enfin, les arbres ont été classés selon leur statut social : dominé, codominant ou dominant. Les dominés se caractérisent par leur faible hauteur et leur faible diamètre. Les arbres dominants sont plus hauts et ont de gros diamètres. Les arbres codominants sont intermédiaires entre les deux statuts dominés et dominants. Les rondelles contenant des nœuds ont été échantillonnées de manière précise : une rondelle correspondant à la première branche verte, une rondelle correspondant à la base du houppier et plusieurs autres rondelles dans le houppier jusqu'à la cime des arbres. De plus, des rondelles en dessous de la première branche verte ont été prélevées correspondant le plus souvent à des branches mortes. Les extractibles ont été récupérés par appareil de Soxhlet en utilisant successivement deux solvants : l'hexane et l'acétone. L'hexane est plus sélectif que le dichlorométhane vis-à-vis des composés terpéniques observés lors de la première étude. De plus, dans le cas du sapin, le mélange toluène-éthanol et l'eau chaude n'avaient pas extrait beaucoup de composés et c'est pour cette raison qu'ils n'ont pas été utilisés pour cette deuxième étude. La réduction du nombre de solvants permet donc un gain de temps d'extraction et d'analyse en chromatographie en phase gazeuse.

### **Le profil vertical des concentrations des extractibles dans les nœuds**

Les concentrations d'extractibles obtenues avec l'hexane s'échelonnent entre 0,13 % et 6,9 % de la masse sèche du bois de nœuds. Les concentrations d'extractibles obtenues avec l'acétone



TABLEAU I Les principaux composés identifiés dans les nœuds des essences étudiées

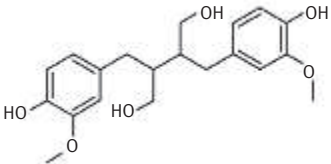
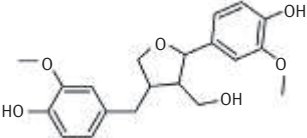
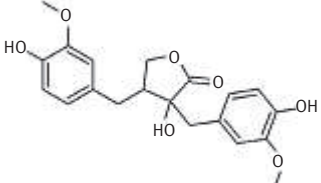
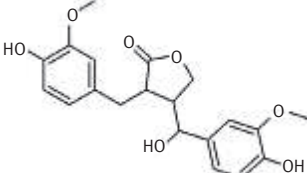
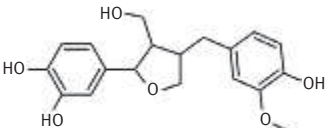
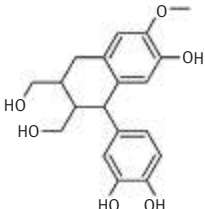
Molécule	Essence
<p>Sécoisolaricirésinol</p> 	<p>Sapin pectiné Mélèze d'Europe Douglas If Épicéa commun Pin maritime</p>
<p>Laricirésinol</p> 	<p>Sapin pectiné Douglas Mélèze d'Europe</p>
<p>Nortrachelogénine</p> 	<p>Pin maritime Pin sylvestre Cèdre de l'Atlas Mélèze d'Europe Douglas If</p>
<p>Hydorixymatairésinol</p> 	<p>Épicéa commun Sapin pectiné Douglas</p>
<p>Taxirésinol</p> 	<p>If</p>
<p>Isotaxirésinol</p> 	<p>If</p>

TABLEAU I Les principaux composés identifiés dans les nœuds des essences étudiées (suite)

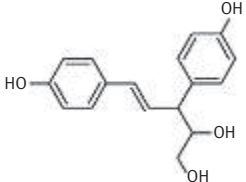
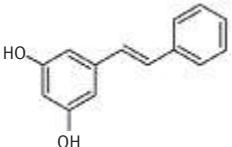
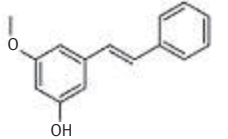
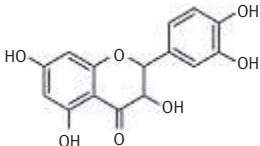
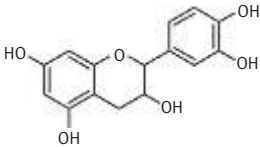
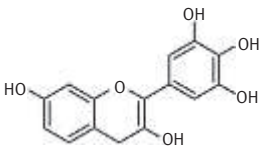
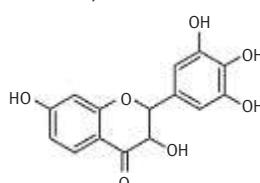
Molécule	Essence
<p>Agatharésinol</p> 	<p>Cyprès chauve Métaséquoia</p>
<p>Pinosylvine</p> 	<p>Pin sylvestre Pin maritime</p>
<p>Monométhyl éther de pinosylvine</p> 	<p>Pin sylvestre Pin maritime</p>
<p>Taxifoline</p> 	<p>Mélèze d'Europe Douglas</p>
<p>Catéchine</p> 	<p>Merisier Chêne vert Noyer commun Hêtre Aulne glutineux</p>
<p>Robinétine</p> 	<p>Robinier</p>
<p>Dihydrorobinétine</p> 	<p>Robinier</p>

TABLEAU I Les principaux composés identifiés dans les nœuds des essences étudiées (suite)

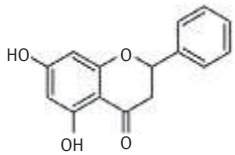
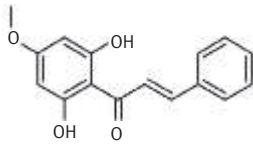
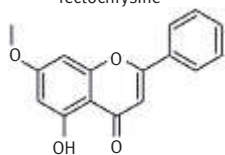
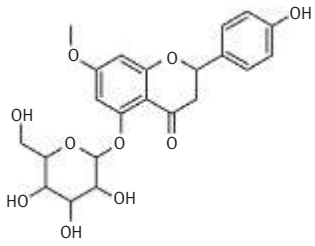
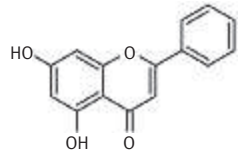
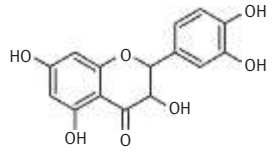
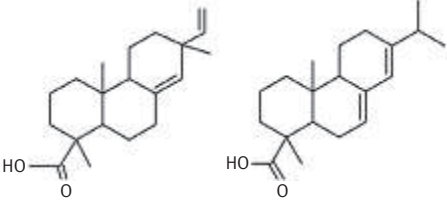
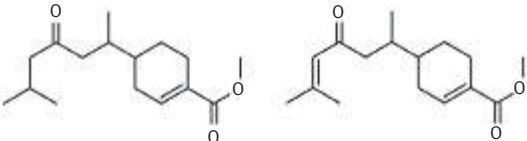
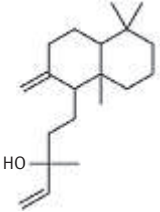
Molécule	Essence
<p>Pinocembrine</p> 	<p>Douglas Merisier</p>
<p>Pinostrobin chalcone</p> 	<p>Merisier</p>
<p>Tectochrysin</p> 	<p>Merisier</p>
<p>Sakuranine</p> 	<p>Merisier</p>
<p>Chrysin</p> 	<p>Merisier</p>
<p>Quercétine</p> 	<p>Châtaignier</p>

TABLEAU I Les principaux composés identifiés dans les nœuds des essences étudiées (suite)

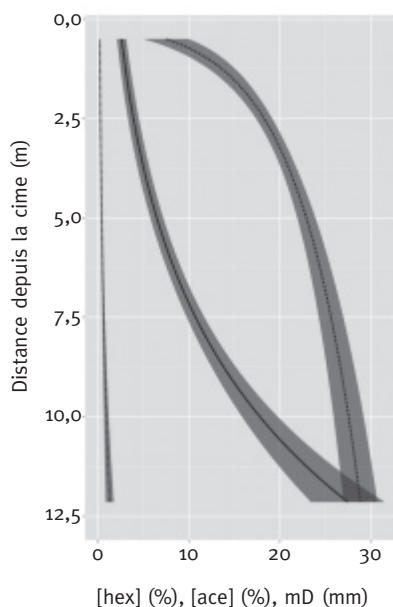
Molécule	Essence
<p data-bbox="312 283 669 329">Acides résiniques tels que l'acide pimarique et l'acide abiétique</p> 	<p data-bbox="810 365 1210 456">Pin sylvestre, Pin maritime, Épicéa commun, Douglas, Mélèze d'Europe, Cyprès chauve, Métaséquoia</p>
<p data-bbox="362 547 609 571">Juvabione et déhydrojuvabione</p> 	<p data-bbox="893 633 1126 657">Sapin pectiné et Douglas</p>
<p data-bbox="463 760 550 784">Épimanol</p> 	<p data-bbox="879 860 1140 915">Mélèze d'Europe, Cyprès chauve, Métaséquoia</p>

s'échelonnent entre 1,02 % et 34,1 %. Les concentrations d'extractibles dans les nœuds sont donc variables d'un arbre à un autre et même à l'intérieur d'un même arbre. Les concentrations d'extractibles dans les nœuds du houppier vert ont été modélisées et la tendance montre une augmentation exponentielle des concentrations depuis la cime de l'arbre jusqu'à la première branche verte (figure 3, p. 19). Ce résultat est le même quelles que soient les caractéristiques de l'arbre (statut social, densité du peuplement, âge, diamètre et hauteur de l'arbre). Ce résultat implique que plus le houppier est long, plus les taux d'extractibles à sa base sont élevés. Les prédictions ont également révélé que la concentration d'extractibles dans le nœud n'est pas corrélée au diamètre moyen du nœud (figure 3, p. 19).

Même si le modèle n'a pas démontré un effet significatif ni du statut social ni de l'intensité des éclaircies menées dans les peuplements, il est bien connu que la longueur du houppier est contrôlée par ces deux facteurs. Les données observées montrent que les nœuds des arbres dominés ou issus du peuplement dense sont les moins concentrés en extractibles. Ainsi, on peut dire que le statut social et les éclaircies ont un effet indirect sur les concentrations d'extractibles dans les nœuds *via* leur effet sur les dimensions du houppier.

Par ailleurs, les concentrations maximales ont été observées dans les nœuds non adhérents correspondants aux branches mortes prélevées en dessous du houppier vert. Ces nœuds n'ont pas été pris en compte pour établir le modèle à cause du manque d'informations sur ces branches. Les

**FIGURE 3** PRÉDICTIONS DES TAUX D'EXTRACTIBLES À L'HEXANE (HEX), À L'ACÉTONE (ACE) AINSI QUE PRÉDICTION DU DIAMÈTRE MOYEN DES BRANCHES (MD) EN FONCTION DE LA POSITION DU NŒUD DANS LE HOUPPIER



composés extraits des nœuds des sapins sont des terpènes : la juvabione, la déhydrojuvabione, l'épimanol, etc., et des lignanes : le sécoisolaricirésinol, l'hydroxymatairésinol, le laricirésinol, etc. (voir tableau I, p. 15).

## RECHERCHES À MENER

### Poursuivre l'investigation sur les essences

L'étude interspécifique des extractibles nodaux a permis de mettre en évidence les variabilités quantitatives et qualitatives importantes entre les différentes espèces étudiées. Ces résultats confortent ceux existants au début de notre projet pour des essences résineuses telles que les Épicéas, les Pins, les Mélèzes, le Douglas et les Sapins. Par ailleurs, les résultats confirment la richesse des nœuds en extractibles pour plusieurs essences jusqu'alors non étudiées telles que les Chênes, le Châtaignier, le Noyer commun, le Robinier, le Merisier, l'Aulne, le Cèdre de l'Atlas, l'If, etc. Il serait donc souhaitable de poursuivre cette analyse de la biodiversité interspécifique en caractérisant les molécules non identifiées lors de ce travail mais aussi en s'intéressant aux autres espèces forestières françaises métropolitaines telles que le Chêne sessile, le Chêne pubescent, le Bouleau, l'Érable, le Peuplier, le Pin d'Alep mais aussi aux essences tropicales notamment de Guyane.

### Évaluer la disponibilité de la ressource naturelle et industrielle en composés chimiques

L'exploitation des molécules naturelles d'intérêt économique prend actuellement de l'ampleur étant donné le contexte socioéconomique et environnemental dans lequel il est souhaité que la pétrochimie soit progressivement remplacée par la chimie verte. Les molécules identifiées dans les

nœuds des essences forestières sont connues pour avoir de nombreuses propriétés physicochimiques permettant d'envisager de nombreuses voies de valorisation en tant que compléments alimentaires, molécules actives pour lutter contre le vieillissement des cellules, molécules anticancéreuses, etc. De nombreux brevets ont été déposés et des recherches sont en cours pour évaluer plus précisément l'intérêt pharmaceutique de ces molécules et spécialement des lignanes (Kangas *et al.*, 2002 ; Cosentino *et al.*, 2007 ; Peuhu *et al.*, 2013 ; Yatkin *et al.*, 2014 ; Yatkin *et al.*, 2014 ; Spilioti *et al.*, 2014 ; Laavola *et al.*, 2015).

Les nœuds sont des coproduits notamment de l'industrie des pâtes et des papiers, et à la lumière des résultats obtenus pendant ces travaux de thèse, il est possible d'envisager des voies de valorisation des nœuds en tant que ressources pour plusieurs substances chimiques d'intérêt. La gestion forestière a pour but principal de fournir d'abord du bois de bonne qualité, et pour cela elle pratique différentes sylvicultures dont les éclaircies des peuplements, ces éclaircies ayant aussi un effet positif sur les quantités d'extractibles nodaux. Ainsi, l'exploitation forestière approvisionnera toujours les industries en bois d'œuvre de qualité dépourvu de nœuds issu de la bille des arbres pour des valorisations en tant que matériau technologique et pour le tranchage et le déroulage. La partie du tronc reliée au houppier vert est très neuve et actuellement peu valorisable, elle peut alors servir à prélever les nœuds puisque les extractibles nodaux y sont très concentrés comme l'a montré l'expérimentation sur la variabilité intraspécifique du Sapin pectiné. Les arbres des premières éclaircies pourraient aussi servir au prélèvement des nœuds puisque ces arbres ont de faibles diamètres pour des utilisations en bois d'œuvre. Le reste du bois du tronc de faible valeur peut servir à la trituration pour la fabrication des panneaux de particules, mais aussi au bois énergie qui valorise déjà les sciures sous forme de granulés de bois.

La caractérisation de la variabilité intra-arbre des extractibles dans les nœuds permettra de mieux cibler les parties où les nœuds sont les plus concentrés en composés. L'étude menée sur les nœuds du Sapin pectiné a aussi révélé l'influence des conditions de croissance sur les concentrations en extractibles. Une étude complète sur cette essence pour approvisionner les unités d'extraction des molécules nécessiterait d'échantillonner d'autres situations notamment de basse et haute altitudes mais également plusieurs sites avec des indices de fertilité du sol différents pour étudier l'effet de la localisation géographique et des conditions pédoclimatiques sur les extractibles nodaux. Les conditions environnementales sont connues pour influencer la quantité et la nature des métabolites secondaire chez les plantes. Ainsi l'altitude ou la latitude, corrélée à des conditions climatiques plus difficiles comme des intensités de vent, des cumuls de précipitation plus grands, pourraient induire des concentrations nodales plus grandes (Piispanen *et al.*, 2008). Ensuite il conviendra de valider les résultats obtenus sur d'autres essences, si possible en tenant compte de l'effet génétique, non abordé jusqu'à présent.

### **Comprendre pourquoi les nœuds sont très concentrés en extractibles**

Le bois des nœuds reste mal connu. Une des raisons est la difficulté de l'étudier du fait d'une plus forte densité que celle du tronc. À cause notamment de ce manque de connaissances, les raisons des fortes concentrations en extractibles nodaux restent à élucider. Du fait du fort intérêt économique de ces nœuds, coproduits de certaines industries, ces lacunes dans nos connaissances devraient être comblées dans un proche avenir.

Seules des hypothèses peuvent être formulées pour expliquer les fortes concentrations d'extractibles dans les nœuds en faisant l'analogie avec la formation et les rôles attribués aux extractibles dans le bois du tronc. Ces hypothèses sont liées à la réponse des branches et des nœuds à des stimulus physiologiques (par exemple pour la duraminisation du bois), biologiques (par exemple réponse à une infection) et mécaniques (par exemple induction par la formation de bois de réaction).

Certaines études ont démontré que les branches mettent en place rapidement leur duramen. C'est le cas par exemple de l'Épinette rouge (*Picea rubens*) dont les branches âgées seulement d'une année possèdent du duramen (Kyker-Snowman et Wilson, 1988). Par ailleurs, il a été démontré que le bois de compression forme aussi rapidement et en plus grande proportion du duramen par rapport au bois normal (Stokes et Berthier, 2000). Or la formation du duramen s'accompagne de la synthèse d'extractibles, ce qui expliquerait les concentrations élevées d'extractibles dans les nœuds.

La position « stratégique » des nœuds vis-à-vis de l'entrée des pathogènes et de l'air a été évoquée précédemment. Ceci pourrait expliquer logiquement une surproduction d'extractibles qui ont de multiples propriétés antifongique, répulsives, toxiques et antioxydantes, pour participer à la protection de l'arbre. Cette concentration élevée constituerait alors une barrière chimique toxique vis-à-vis des microorganismes mais aussi une barrière physique imperméabilisante grâce à la résine sécrétée.

La présence de lignanes uniquement dans les nœuds des conifères pourrait être mise en relation avec la lignification du bois de compression présent sur la face inférieure de ces nœuds. En effet, la synthèse de la lignine et celle des lignanes empruntent les mêmes voies de biosynthèse de départ. Il est donc possible que le besoin accru de lignine pour le bois de compression ait pour effet une production de lignanes et caractérise les nœuds de résineux. Par ailleurs, il n'est pas totalement exclu que les lignanes soient des intermédiaires dans la synthèse de la lignine. Enfin, les conifères forment des canaux résinifères traumatiques en cas de blessures du cambium. Plusieurs études ont démontré que ces canaux résinifères secrètent une résine enrichie en terpènes et lignanes (Nagy *et al.*, 2000 ; Holmbom *et al.*, 2008). Il est alors possible que le mouvement incessant des branches sous l'effet des vents forts affecte le cambium qui réagit en formant des canaux traumatiques. Ceci expliquerait la présence des terpènes et des lignanes en fortes concentrations dans les nœuds des conifères.

Dans le cas des nœuds des feuillus, il est possible que les sucres détectés en fortes concentrations soient issus du bois de tension situé sur la face supérieure des nœuds et des branches. En effet, le bois de tension se caractérise par la présence d'une couche gélatineuse riche en cellulose et hémicelluloses dont les constituants de base sont le glucose, le galactose, les mannoses, les arabinoses et les xyloses.

Ces différentes informations permettent de formuler des hypothèses qu'il est nécessaire de confirmer. La détermination de la composition chimique complète de ce bois en polymères structuraux (cellulose, hémicelluloses et lignine) et en composés simples (minéraux et extractibles) est indispensable. Une caractérisation anatomique est également nécessaire pour quantifier les différences avec le bois de tronc (bois de compression ou bois de tension, canaux résinifères traumatiques, cellules de parenchyme, duramen, etc.). Enfin, des expérimentations dans lesquelles une contrainte extérieure serait provoquée au niveau du nœud (inoculer un champignon, accrocher des poids au niveau de la base de la branche, provoquer un stress hydrique, etc.) pourraient induire la synthèse supplémentaire d'extractibles. Ceci permettrait de préciser les déterminismes des fortes concentrations nodales, d'identifier les conditions environnementales favorables à la stimulation des biosynthèses et enfin d'envisager des procédés de production contrôlée de composés biosourcés.

**Zineb KEBBI-BENKEDER**

INRA

Lerfob UMR 1092 INRA-AgroParisTech  
Lermab EA 4370 Université de Lorraine USC INRA  
Route d'Amance  
F-54280 CHAMPENOUX  
(Zineb.kebbi-benkeder@inra.fr)

adresse actuelle :

College of Forestry, Oregon State University  
263 Richardson hall  
CORVALLIS, OR 97330 (USA)

**Stéphane DUMARÇAY**

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

Lermab EA 4370 Université de Lorraine, USC INRA  
Boulevard des Aiguillettes  
F-54500 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY  
(Stephane.dumarcay@univ-lorraine.fr)

**Nassim TOUAHRI**

INRA

Lerfob UMR 1092 INRA-AgroParisTech  
Lermab EA 4370 Université de Lorraine USC INRA  
Route d'Amance  
F-54280 CHAMPENOUX  
(touahrinassim@yahoo.fr)

**Ruben MANSO**

INRA

Lerfob UMR 1092 INRA-AgroParisTech  
Route d'Amance  
F-54280 CHAMPENOUX  
(Ruben.manso@inra.fr)

**Philippe GÉRARDIN**

Professeur

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

Lermab EA 4370 Université de Lorraine, USC INRA  
Boulevard des Aiguillettes  
F-54500 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY  
(Philippe.gerardin@univ-lorraine.fr)

**Francis COLIN**

INRA

Lerfob, UMR 1092 INRA-AgroParisTech  
Route d'Amance  
F-54280 CHAMPENOUX  
(francis.colin@inra.fr)

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDEREGG (R.J.), ROWE (J.W.). — Lignans, the major component of resin from *Araucaria angustifolia* knots. — *Holzforschung*, 28, 1974, pp. 171-175. DOI: 10.1515/hfsg.1974.28.5.171.
- ANDRÉ (J.-P.). — Organisation vasculaire des angiospermes : une vision nouvelle. — INRA, 2002. — 146 p.
- AUFSESS (H. von). — Some Examples of Wood Discolourations Related to Mechanisms for Potential Protection of Living Trees Against Fungal Attack. — *IAWA Bulletin*, 5, 1984, pp. 133-138.
- BURGERT (I.), JUNGNIKL (K.). — Adaptive growth of gymnosperm branches-ultrastructural and micromechanical examinations. — *Journal of Plant Growth Regulation*, 23, 2006, pp. 76-82. DOI: 10.1007/s00344-004-0042-2
- BURGESS (S.S.O.). — Facing the challenge of seasonally dry environments. — *Physiologia Plantarum*, 127, 2006, pp. 339-342. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2005.00726.x
- COCHARD (H.). — Vulnerability of Several Conifers to Air-Embolism. — *Tree Physiology*, 11, 1992, pp. 73-83.
- COSENTINO (M.), MARINO (F.), FERRARI (M.), LECCHINI (S.). — Estrogenic activity of 7-hydroxymatairesinol potassium acetate (HMR/lignan (TM)) from Norway spruce (*Picea abies*) knots and of its active metabolite enterolactone in MCF-7 cells. — *Pharmacological Research*, 56, 2007, pp. 140-147. DOI: 10.1016/j.phrs.2007.05.001
- COURBET (F.), HERVÉ (J.-C.), KLEIN (E.K.), COLIN (F.). — Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti): a model accounting for acrotony. — *Annals of Forest Science*, 69, 2012, pp. 125-138. DOI: 10.1007/s13595-011-0156-1
- DAHLE (G.A.), GRABOSKY (J.C.). — Review of Literature on the Function and Allometric Relationships of Tree Stems and Branches. — *Arboriculture & Urban Forestry*, 35, 2009, pp. 311-320.
- DALLA-SALDA (G.), FERNÁNDEZ (M.E.), SERGENT (A.-S.), ROZENBERG (P.), BADEL (E.), MARTINEZ-MEIER (A.). — Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? — *Journal of Plant Hydraulics*, 1, 2014, e0005.
- DE CHERISEY (H.). — État de l'art sur la production de molécules chimiques issues du bois en France. — ADEME, septembre 2015. — 16 + 147 p. [En ligne] disponible sur : <http://www.ademe.fr/etat-lart-production-molecules-chimiques-issues-bois-france>
- DIXON (M.), GRACE (J.), TYREE (M.). — Concurrent Measurements of Stem Density, Leaf and Stem Water Potential, Stomatal Conductance and Cavitation on a Sapling of *Thuja occidentalis* L. — *Plant, Cell and Environment*, 7, 1984, pp. 615-618. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1984.tb01863.x
- DOMEC (J.C.), GARTNER (B.L.). — Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. — *Tree Physiology*, 22, 2002a, pp. 91-104.
- DOMEC (J.C.), GARTNER (B.L.). — How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? — *Journal of Experimental Botany*, 53, 2002b, pp. 2369-2379. DOI: 10.1093/jxb/erf100



- DONALDSON (L.A.), SINGH (A.P.). — Formation and Structure of Compression Wood. pp. 225-256. In: Cellular Aspects of Wood Formation / J. Fromm (ed.). — Berlin : Springer-Verlag, 2013.
- DUCHATEAU (E.), LONGUETAUD (F.), MOTHE (F.), UNG (C.), AUTY (D.), ACHIM (A.). — Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes. — *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 2013, pp. 266-277. DOI: 10.1139/cjfr-2012-0365
- EISNER (N.), GILMAN (E.), GRABOSKY (J.), BEESON (R.). — Branch junction characteristics affect hydraulic segmentation in red maple. — *Journal of Arboriculture*, 28, 2002, pp. 245-251.
- EKMAN (R.), WILLFÖR (S.), SJÖHOLM (R.), REUNANEN (M.), MÄKI (J.), LEHTILÄ (R.), ECKERMAN (C.). — Identification of the lignan nortrachelogenin in knot and branch heartwood of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). — *Holzforschung*, 56, 2002, pp. 253-256. DOI: 10.1515/HF.2002.041
- FARBER (J.), LICHTENEGGER (H.C.), REITERER (A.), STANZL-TSCHEGG (S.), FRATZL (P.). — Cellulose microfibril angles in a spruce branch and mechanical implications. — *Journal of Materials Science*, 36, 2001, pp. 5087-5092. DOI: 10.1023/A:1012465005607
- FISHER (J.), STEVENSON (J.). — Occurrence of Reaction Wood in Branches of Dicotyledons and Its Role in Tree Architecture. — *Botanical Gazette*, 142, 1981, pp. 82-95. DOI: 10.1086/337199
- GILMAN (E.), GRABOSKY (J.). — Branch union morphology affects decay following pruning. — *Arboriculture & Urban Forestry*, 32, 2006, pp. 74-79.
- GUO (Z.). — Structures et fonctions du bois des branches et du tronc chez l'Épicéa commun. — Nancy : Université de Lorraine, 2013 (Rapport de stage master).
- GROSCLAUDE (C.). — Pathologie des blessures mettant à nu le bois chez les végétaux ligneux. — *Agronomie*, 13, 1993, pp. 441-456.
- HADDAD (Y.), CLAIRMACZULAJTYS (D.), BORY (G.). — Effects of Curtain-Like Pruning on Distribution and Seasonal Patterns of Carbohydrate Reserves in Plane (*Platanus acerifolia* Wild) Trees. — *Tree Physiology*, 15, 1995, pp. 135-140.
- HEIN (S.), MAKINEN (H.), YUE (C.), KOHNLE (U.). — Modelling branch characteristics of Norway spruce from wide spacings in Germany. — *Forest Ecology and Management*, 242, 2007, pp. 155-164. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.01.014
- HEIN (S.), WEISKITTEL (A.R.), KOHNLE (U.). — Branch characteristics of widely spaced Douglas-fir in southwestern Germany: Comparisons of modelling approaches and geographic regions. — *Forest Ecology and Management*, 256, 2008, pp. 1064-1079. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.06.009
- HOLMBOM (T.), REUNANEN (M.), FARDIM (P.). — Composition of callus resin of Norway spruce, Scots pine, European larch and Douglas fir. — *Holzforschung*, 62, 2008, pp. 417-422. DOI: 10.1515/HF.2008.070
- HOULLIER (F.), LEBAN (J.), COLIN (F.). — Linking Growth Modeling to Timber Quality Assessment for Norway Spruce. — *Forest Ecology and Management*, 74, 1995, pp. 91-102. DOI: 10.1016/0378-1127(94)03510-4
- HUANG (Y.-S.), HUNG (L.-F.), KUO-HUANG (L.-L.). — Biomechanical modeling of gravitropic response of branches: roles of asymmetric periphery growth strain versus self-weight bending effect. — *Trees-Structure and Function*, 24, 2010, pp. 1151-1161. DOI: 10.1007/s00468-010-0491-0
- JUNGNIK (K.), GOEBBELS (J.), BURGERT (I.), FRATZL (P.). — The role of material properties for the mechanical adaptation at branch junctions. — *Trees*, 23, 2009, pp. 605-610. DOI: 10.1007/s00468-008-0305-9
- KANGAS (L.), SAARINEN (N.), MUTANEN (M.), AHOTUPA (M.), HIRSIINUMMI (R.), UNKILA (M.), PERÄLÄ (M.), SOININEN (P.), LAATIKAINEN (R.), KORTE (H.), SANTTI (R.) *et al.* — Antioxidant and antitumor effects of hydroxymatairesinol (HM-3000, HMR), a lignan isolated from the knots of spruce. — *European Journal of Cancer Prevention*, 11, 2002, pp. S48-S57.
- KANTOLA (A.), MÄKINEN (H.), MÄKELÄ (A.). — Stem form and branchiness of Norway spruce as a sawn timber — Predicted by a process based model. — *Forest Ecology and Management*, 241, 2007, pp. 209-222. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.01.013
- KEBBI-BENKEDER (Z.). — Biodiversité interspécifique et intraspécifique des extractibles nodaux. — Nancy : AgroParisTech, 2015. — 186 p. (Thèse).
- KEBBI-BENKEDER (Z.), COLIN (F.), DUMARÇAY (S.), GÉRARDIN (P.). — Quantification and characterization of knotwood extractives of 12 European softwood and hardwood species. — *Annals of Forest Science*, 7, 2015, pp. 277-284. DOI: 10.1007/s13595-014-0428-7
- KLEIN (E.). — Verkiebung von Asten am Beispiel der Weisstanne-Beobachtungen und Schlussfolgerungen. [Resinosis of branches in silver fir: observations and conclusions.]. — *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 163, 1992, pp. 182-187.
- KÖSTER (E.). — Die Astreinigung der Fichte. — *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Fortstwissenschaft*, n° 5, 1934, pp. 393-416.

- KRUTUL (D.), SACHARCZUK (A.). — The content of extractive substances and hemicelluloses in oak (*Quercus robur* L.) wood. — *Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology*, 48, 2004, pp. 51-57.
- KRUTUL (D.), ZAWADZKI (J.), KAZEM-BEK (D.). — The effect of knots on the content of certain chemical substances in the knot-adjacent wood of *Quercus robur* L. of the youngest age classes. — *Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology*, 55, 2004, pp. 301-307.
- KRUTUL (D.), ZAWADZKI (J.), RADOMSKI (A.), ZIELENKIEWICZ (T.), ANTCZAK (A.). — The content of chemical substances in the bark, rose and wood of common oak (*Quercus petraea* Liebl.). — *Annals of Warsaw University of Life Sciences - SGGW Forestry and Wood Technology*, 61, 2007, pp. 382-387.
- KYKER-SNOWMAN (T.D.), WILSON (B.F.). — Total wood, sapwood, and heartwood in branch bases of three conifers. — *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 1988, pp. 1332-1336.
- LAAVOLA (M.), NIEMINEN (R.), LEPPÄNEN (T.), ECKERMAN (C.), HOLMBOM (B.), MOLLANEN (E.). — Pinosylvin and Monomethylpinosylvin, Constituents of an Extract from the Knot of *Pinus sylvestris*, Reduce Inflammatory Gene Expression and Inflammatory Responses in Vivo. — *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63, 2015, pp. 3445-3453. DOI: 10.1021/jf504606m
- LEMOINE (D.), COCHARD (H.), GRANIER (A.). — Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. — *Annals of Forest Science*, 59, 2002a, pp. 19-27. DOI: 10.1051/forest:2001002
- LEMOINE (D.), JACQUEMIN (S.), GRANIER (A.). — Beech (*Fagus sylvatica* L.) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. — *Annals of Forest Science*, 59, 2002b, pp. 761-766. DOI: 10.1051/forest:2002062
- LEV-YADUN (S.), ALONI (R.). — Vascular differentiation in branch junctions of trees: circular patterns and functional significance. — *Trees - Structure and Function*, 4, 1990, pp. 49-54.
- LI (X.), EVANS (R.), GAPARE (W.), YANG (X.), WU (H.X.). — Characterizing Compression Wood Formed in Radiata Pine Branches. — *IAWA Journal*, 35, 2014, pp. 385-394. DOI: 10.1163/22941932-0000073
- LUNDQVIST (L.), ELFVING (B.). — Influence of biomechanics and growing space on tree growth in young *Pinus sylvestris* stands. — *Forest Ecology and Management*, 260, 2010, pp. 2143-2147. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.09.006
- MAKINEN (H.), OJANSUU (R.), SAIRANEN (P.), YLI-KOJOLA (H.). — Predicting branch characteristics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from simple stand and tree measurements. — *Forestry*, 76, 2003, pp. 525-546. DOI: 10.1093/forestry/76.5.525
- MAYR (S.), BERTEL (C.), DAEMON (B.), BEIKIRCHER (B.). — Static and dynamic bending has minor effects on xylem hydraulics of conifer branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*). — *Plant, Cell and Environment*, 37, 2014, pp. 2151-2157. DOI: 10.1111/pce.12307
- MAYR (S.), BERTEL (C.), DÄMON (B.), BEIKIRCHER (B.). — Static and dynamic bending has minor effects on xylem hydraulics of conifer branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*). — *Plant, Cell and Environment*, 2005. DOI: 10.1111/pce.12307
- MAYR (S.), COCHARD (H.). — A new method for vulnerability analysis of small xylem areas reveals that compression wood of Norway spruce has lower hydraulic safety than opposite wood. — *Plant, Cell and Environment*, 26, 2003, pp. 1365-1371. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01060.x
- MULLER (U.), GINDL (W.), JERONIMIDIS (G.). — Biomechanics of a branch-stem junction in softwood. — *Trees - Structure and Function*, 20, 2006, pp. 643-648. DOI: 10.1007/s00468-006-0079-x
- NAGY (N.E.), FRANCESCHI (V.R.), SOLHEIM (H.), KREKLING (T.), CHRISTIANSEN (E.). — Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (Pinaceae): Anatomy and cytochemical traits. — *American Journal of Botany*, 87, 2000, pp. 302-313. DOI: 10.2307/2656626
- NEACSU (M.), MICOL (V.), PEREZ-FONS (L.), WILLFÖR (S.), HOLMBOM (B.), MALLAVIA (R.). — A novel antioxidant phenyl disaccharide from *Populus tremula* knotwood. — *Molecules*, 12, 2007, pp. 205-217. DOI: 10.3390/12020205
- NEWTON (M.), LACHENBRUCH (B.), ROBBINS (J.), COLE (E.). — Branch diameter and longevity linked to plantation spacing and rectangularity in young Douglas-fir. — *Forest Ecology and Management*, 266, 2012, pp. 75-82. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.11.009
- O'HARA (K.L.). — Pruning wounds and occlusion: A long-standing conundrum in forestry. — *Journal of Forestry*, 105, 2007, pp. 131-138.
- OHASHI (H.), KAWAI (S.), SAKURAI (Y.), YASUE (M.). — Norlignan from the Knot Resin of *Araucaria angustifolia*. — *Phytochemistry*, 31, 1992, pp. 1371-1373. DOI: 10.1016/0031-9422(92)80293-N

- PEUHU (E.), PAUL (P.), REMES (M.), HOLMBOM (T.), EKLUND (P.), SJÖHOLM (R.), ERIKSSON (J.E.). — The antitumor lignan Nortrachelogenin sensitizes prostate cancer cells to TRAIL-induced cell death by inhibition of the Akt pathway and growth factor signaling. — *Biochemical Pharmacology*, 86, 2013, pp. 571-583. DOI: 10.1016/j.bcp.2013.05.026
- PIISPANEN (R.), WILLFÖR (S.), SARANPÄÄ (P.), HOLMBOM (B.). — Variation of lignans in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) knotwood: within-stem variation and the effect of fertilisation at two experimental sites in Finland. — *Trees - Structure and Function*, 22, 2008, pp. 317-328. DOI: 10.1007/s00468-007-0186-3
- PROTZ (C.G.), SILINS (U.), LIEFFERS (V.J.). — Reduction in branch sapwood hydraulic permeability as a factor limiting survival of lower branches of lodgepole pine. — *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 2000, pp. 1088-1095. DOI: 10.1139/cjfr-30-7-1088
- SHIGO (A.). — Les défenses de l'arbre. — *Pour la Science*, 1985, pp. 69-78.
- SMEDS (A.I.), CESKOVA (I.), EKLUND (P.C.), WILLFÖR (S.M.). — Identification of new lignans in Norway spruce knotwood extracts. — *Holzforchung*, 66, 2012, pp. 553-567. DOI: 10.1515/hf-2011-0218
- SPATHELF (P.). — Reconstruction of crown length of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Silver fir (*Abies alba* Mill.) - technique, establishment of sample methods and application in forest growth analysis. — *Annals of Forest Science*, 60, pp. 833-842. DOI: 10.1051/forest:2003078
- SPERRY (J.), TYREE (M.). — Water-Stress-Induced Xylem Embolism in 3 Species of Conifers. — *Plant, Cell and Environment*, 13, 1990, pp. 427-436. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01319.x
- SPICER (R.), GARTNER (B.L.). — Hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) branches and branch halves with reference to compression wood. — *Tree Physiology*, 18, 1998a, pp. 777-784. DOI: 10.1093/treephys/18.11.777
- SPICER (R.), GARTNER (B.L.). — How does a gymnosperm branch (*Pseudotsuga menziesii*) assume the hydraulic status of a main stem when it takes over as leader? — *Plant, Cell and Environment*, 21, 1998b, pp. 1063-1070. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1998.00355.x
- SPICER (R.), GARTNER (B.L.). — Compression wood has little impact on the water relations of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings despite a large effect on shoot hydraulic properties. — *New Phytologist*, 154, 2002, pp. 633-640. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00421.x
- SPILIOTI (E.), HOLMBOM (B.), PAPAASSILOU (A.G.), MOUTSATSOU (P.). — Lignans 7-hydroxymatairesinol and 7-hydroxymatairesinol 2 exhibit anti-inflammatory activity in human aortic endothelial cells. — *Molecular Nutrition & Food research*, 58, 2014, pp. 749-759. DOI: 10.1002/mnfr.201300318
- STOKES (A.), BERTHIER (S.). — Irregular heartwood formation in *Pinus pinaster* Ait. is related to eccentric, radial, stem growth. — *Forest Ecology and Management*, 135, 2000, pp. 115-121. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00303-0
- TAYLOR (A.), GARTNER (B.), MORRELL (J.). — Heartwood formation and natural durability - a review. — *Wood and Fiber Science*, 34, 2002, pp. 587-611.
- TIMELL (T.E.). — Recent progress in the chemistry and topochemistry of compression wood. — *Wood Science and Technology*, 16, 1982, pp. 83-122. DOI: 10.1007/BF00351097
- TROUY (M.-C.). — Anatomie du bois. Formation, fonctions et identification. — Paris : Quæ, 2015. — 184 p.
- TYREE (M.), ALEXANDER (J.). — Hydraulic Conductivity of Branch Junctions in 3 Temperate Tree Species. — *Trees - Structure and Function*, 7, 1993, pp. 156-159.
- TYREE (M.), DIXON (M.), TYREE (E.), JOHNSON (R.). — Ultrasonic Acoustic Emissions from the Sapwood of Cedar and Hemlock - an Examination of 3 Hypotheses Regarding Cavitations. — *Plant Physiology*, 75, 1984, pp. 988-992. DOI: 10.1104/pp.75.4.988
- TYREE (M.), EWERS (F.). — The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody-Plants. — *New Phytologist*, 119, 1991, pp. 345-360. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x
- WILLFÖR (S.), EKLUND (P.), SJÖHOLM (R.), REUNANEN (M.), SILLANPÄÄ (R.), SCHOULTZ (S. von), HEMMING (J.), NISULA (L.), HOLMBOM (B.). — Bioactive phenolic substances in industrially important tree species. Part 4: Identification of two new 7-hydroxy divanillyl butyrolactol lignans in some spruce, fir, and pine species. — *Holzforchung*, 59, 2005a, pp. 413-417. DOI: 10.1515/HF.2005.067
- WILLFÖR (S.), HEMMING (J.), REUNANEN (M.), ECKERMAN (C.), HOLMBOM (B.). — Lignans and lipophilic extractives in Norway spruce knots and stemwood. — *Holzforchung*, 57, 2003, pp. 27-36. DOI: 10.1515/HF.2003.005
- WILLFÖR (S.M.), SMEDS (A.I.), HOLMBOM (B.R.). — Chromatographic analysis of lignans. — *Journal of Chromatography A*, 1112, 2006, pp. 64-77. DOI: 10.1016/j.chroma.2005.11.054
- WILLFÖR (S.M.), SUNDBERG (A.C.), REHN (P.W.), HOLMBOM (B.R.). — Distribution of lignans in knots and adjacent stemwood of *Picea abies*. — *Holz als Roh- und Werkstoff*, 63, 2005b, pp. 353-357. DOI: 10.1007/s00107-005-0024-5

- WILLFÖR (S.), NISULA (L.), HEMMING (J.), REUNANEN (M.), HOLMBOM (B.). — Bioactive phenolic substances in industrially important tree species. Part 1: Knots and stemwood of different spruce species. — *Holzforchung*, 58, 2004a, pp. 335-344. DOI: 10.1515/HF.2004.052
- WILLFÖR (S.), NISULA (L.), HEMMING (J.), REUNANEN (M.), HOLMBOM (B.). — Bioactive phenolic substances in industrially important tree species. Part 2: Knots and stemwood of fir species. — *Holzforchung*, 58, 2004b, pp. 650-659. DOI: 10.1515/HF.2004.119
- YATKIN (E.), POLARI (L.), LAAJALA (T.D.), SMEDS (A.), ECKERMAN (C.), HOLMBOM (B.), SAARINEN (N.M.), AITTOKALLIO (T.), MÄKELÄ (S.I.). — Novel Lignan and Stilbenoid Mixture Shows Anticarcinogenic Efficacy in Preclinical PC-3M-luc2 Prostate Cancer Model. — *PLoS ONE* 9, 2014, e93764. DOI: 10.1371/journal.pone.0093764
- ZIMMERMANN (M.H.). — Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. — *Canadian Journal of Botany*, 56, 1978, pp. 2286-2295. DOI: 10.1139/b78-274
- ZIMMERMANN (M.H.). — The hydraulic architecture of plants. pp. 66-82. In: Xylem structure and the ascent of sap / M.T. Tyree, M.H. Zimmermann. — Springer, 1983. — XIV-284 p.

---

### **LES NŒUDS : UN BOIS MÉCONNU ET UNE SOURCE IMPORTANTE DE COMPOSÉS EXTRACTIBLES (Résumé)**

Cet article est consacré à l'analyse des variabilités interspécifiques, intraspécifiques et intra-arbre des extraçibles nodaux, afin de cibler les essences, les stations et les parties de l'arbre les plus riches. Pour cela, les composés chimiques des nœuds de vingt-trois essences, puis ceux de quinze sapins ayant poussé dans des conditions différentes ont été extraçts par différents solvants et analysés. Les résultats confirment la richesse des nœuds par rapport au duramen et à l'aubier pour toutes les essences. Globalement, les nœuds des résineux contiennent plus d'extraçibles que les feuillus. Les principaux composés identifiés chez les résineux sont des lignanes, des stilbènes, des flavonoïdes et des terpènes. L'acide gallique et des flavonoïdes sont présents chez les feuillus. L'étude du profil vertical montre que les concentrations diminuent de la base du houppier vers la cime de l'arbre. Ces résultats permettent d'envisager une valorisation optimisée des nœuds comme ressource de molécules bioactives pour diverses applications.

### **KNOTWOOD - A LITTLE KNOWN YET VALUABLE SOURCE OF EXTRACTABLE COMPOUNDS (Abstract)**

This article analyses the interspecific, intraspecific and individual tree variability of extractable knotwood compounds so as to identify the species, sites and parts of the tree that contain the most. The chemical compounds of knotwood in 23 species, together with those of 15 conifers that were growing in different conditions were extracted using various solvents and then analysed. The results confirm their abundance in knots compared to duramen and to sapwood for all the species studied. Overall, conifer knots contain more extractable compounds than deciduous species. The main compounds identified in conifers were lignans, stilbenes, flavonoids and terpenes. Gallic acid and flavonoids are found in hardwoods. The vertical profile showed that concentrations diminish from the base to the apex of the crown. These results open up prospects for deriving more value from knotwood as a source of bioactive molecules that can be used in a variety of applications.

---