Acclimatation des arbres forestiers au vent : de la perception du vent à ses conséquences sur la croissance et le dimensionnement des tiges.

Vivien V. Bonnesoeur

▶ **To cite this version:**

Vivien V. Bonnesoeur. Acclimatation des arbres forestiers au vent : de la perception du vent à ses conséquences sur la croissance et le dimensionnement des tiges.. Biologie végétale. AgroParisTech, 2016. Français. NNT : . tel-02800477

HAL Id: tel-02800477
https://hal.inrae.fr/tel-02800477

Submitted on 5 Jun 2020

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

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

Doctorat AgroParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement

(AgroParisTech)

Spécialité : Biologie végétale et forestière

présentée et soutenue publiquement par

Vivien BONNESOEUR

le 18 mai 2016

Acclimatation des arbres forestiers au vent : de la perception du vent à ses conséquences sur la croissance et le dimensionnement des tiges.

Directrice de thèse : **Meriem FOURNIER**
Co-encadrement de la thèse **: Thiéry CONSTANT et Bruno MOULIA**

Jury (présidé par Mme. Nathalie Bréda)

M. Benoît COURBAUD, ICPEF, HDR, UR EMGR, Grenoble	Rapporteur
M. Joseph GRIL, Directeur de recherche, UMR LMGC, Montpellier	Rapporteur
Mme. Nathalie BRÉDA, Directeur de recherche, UMR EEF, Nancy	Examinatrice
M. Barry GARDINER, Directeur de recherche, UMR ISPA, Bordeaux	Examinateur
M. Thiéry CONSTANT, Chargé de recherche, UMR LERFoB, Nancy	Co-encadrant de thèse
M. Bruno MOULIA, Directeur de recherche, UMR PIAF, Clermont-Ferrand	Co-encadrant de thèse
Mme. Meriem FOURNIER, Directeur de recherche, UMR LERFoB, Nancy	Directrice de thèse, invitée
M. François NINGRE, Ingénieur, UMR LERFoB, Nancy	Invité

U.M.R. PIAF

AgroParisTech
Laboratoire des ressources forêt-bois (LERFoB)
UMR 1092 INRA-AgroParisTech, route d'Amance, 54280 Champenoux, France

Remerciements

C'est peut-être la tâche la plus difficile que d'exprimer en quelques mots toute la gratitude que je ressens envers les personnes qui m'ont aidé pendant cette thèse.

*Newton était « monté sur des épaules de géants pour voir plus loin ». **Bruno Moulia**, **Thiéry Constant** et **Meriem Fournier** sont les 3 géants qui m'ont porté avec bienveillance et ensemble nous avons vu plus loin. Durant ces trois années à vos côtés, vous m'avez appris à faire de la recherche et beaucoup plus encore. Je vous remercie de la confiance et du soutien que vous m'avez apportés et de la liberté que vous m'avez laissé. C'est avec MacGyver Thiéry que j'ai passé le plus de temps et qui a été de toutes les batailles quotidiennes avec une incroyable disponibilité et toujours une solution aux petits comme aux grands problèmes. Bruno, tu as su faire monter en gamme ce travail en partageant avec beaucoup de pédagogie ton grand savoir. J'ai aussi beaucoup apprécié les petits debriefings à deux après les réunions ou les présentations, c'est vraiment là qu'on progresse ! Enfin je tiens à remercier Meriem qui me fait confiance depuis maintenant 6 ans et qui a monté ce projet de thèse « sur mesure ». Et si finalement c'est avec toi que j'ai passé le moins de temps, tu as toujours été là pendant les moments critiques même les dimanches!*

Cette thèse est une grande aventure collective dans laquelle beaucoup de personnes se sont impliquées. J'ai à cœur de les remercier en essayant d'en oublier le moins possible.

*Je remercie donc **François Ningre**, le dernier des papas de Vent-éclair, qui a beaucoup participé à la conception et l'exploitation du dispositif. Sans oublier que son regard de forestier m'a toujours été précieux. J'espère que tu ne m'en veux pas trop pour le poisson d'avril !*

*Un grand merci tout particulier à **Alain Mercanti** et **Étienne Farré** qui ont pensé, coupé, tourné, plié, collé, soudé, câblé les 120 capteurs et quelques appareils de mesures supplémentaires avec une grande application au cours des 5 mois d'usinage nécessaires pour tout réaliser. Merci aussi à **Phillipe Jacquin** pour ses précieux conseils en électronique. Étienne a aussi fait un énorme travail sur le terrain en m'aidant à poser les capteurs sur les arbres et en allant chaque semaine à la « traite » des données, qu'il pleuve qu'il vente ou qu'il pleuve encore et en partageant avec humour les autres impondérables du terrain.*

*Je remercie tous ceux qui sont venus m'aider sur le terrain à choisir, à mesurer ou à muscler des arbres, et en particulier **Daniel Rittié**, **Guy Maréchal** et les « grimpeurs-creuseurs » **Frédéric Bordat**, **Florian Vast**, **Loïc Dailly** et **Emmanuel Cornu**.*

*Un grand merci aux charmantes **Hélène Hurpeau**, **Nathalie Morel, Patrick Rodrigues** et **Élodie Taillefumier** de n'avoir jamais dit « NON ! » aux montages financiers les plus complexes et de m'avoir toujours aidé avec le sourire dans la gestion administrative. Merci aussi à **Corinne Martin** pour toutes ces petites choses qui sont faites sans qu'on s'en rende compte.*

*Un très grand merci au gars de Plaimpied, **Marin Chaumet** qui a beaucoup travaillé sur Vent-éclair pendant ces 3 années d'apprentissage. Que ce soit sur le terrain ou derrière les ordinateurs, tu as abattu un boulot formidable et as su donné un nouveau souffle au projet (ce qui n'est pas étonnant vu que tu en as beaucoup). Ça a été un réel plaisir de travailler avec toi. J'ai aussi une pensée pour les costauds **Samba Gueye**, **Belmys Coffee Capko** et **Maxime Delavelle**, qui m'ont entièrement réconcilié avec l'encadrement de stagiaires.*

*Je voudrais remercier **Philippe Pernodet** de l'Office national des forêts pour sa curiosité, ses anecdotes et le soutient total qu'il nous a apporté à pratiquer des expériences aussi farfelues sur son domaine.*

*Je remercie tous ceux avec qui ont rendu encore plus plaisants ces 1095 jours. Je pense en particulier à l'optimisme et la bonne humeur contagieuse de **Nicolas Bilot**, l'humour si précis de **Félix Hartmann**, les matches de ping-pong endiablés contre la paire **Henry Cuny** et **Mathieu Dassot**, les conseils chasse-pêche-cueillette et dégustation de **Jean-Baptiste Morisset**, le rire communicatif de **Jana Dlouha**, les potins d'**Estelle Noyer,** les discussions un peu geeks avec **Raphaël Trouvé,** le parlé si fleuri de **Ruben Manso,** les petites pauses échecs après manger avec **Daniel Rittié**, les délicieuses fermentations de **Damien Bourreau**, la cuisine de haute volée de **Jialin Song,** les blagues communistes de **Gérard Nepveu**, la classe d'**Ignacio Barbeito,** les potées entre docs, **Zineb Kebbi Benkeder** qui sauvera l'humanité en prescrivant des arbres branchus, sans oublier l'agréable compagnie de **Julien Ruelle, Cyrille Rathgeber, Emilien Kuhn, Massoumeh Saderi, Van Tho Nguyen** et **Anjy Andrianantenaina.***

*J'ai eu la chance d'être accueilli dans plusieurs laboratoires avant, pendant la thèse et même un peu après la fin de mon contrat doctoral. Je tiens d'abord à remercier l'équipe espagnole de Felipe Bravo (ETSIA de Palencia) qui m'a accueilli en 2011 et avec qui j'ai gardé contact pendant la thèse. Une pensée particulière pour **Felipe Bravo**, **Jorge Olivar, Wilson Lara Henao**, **Cristobal Ordóñez Alonso**, **Irene Ruano**. Os agradezco muchissimo a todos !*

*L'équipe du PIAF, à Clermont-Ferrand, m'a chaleureusement accueillit pendant deux mois où j'ai pu confronté ma vision forestière de la thigmo avec des points de vue différents. Les deux séjours que j'ai passé parmi vous ont été très agréables et enrichissants. Je tiens à remercier particulièrement **Lise Pomiès** pour le très bon boulot qu'on a fait ensemble ! **Eric Badel**, **Nathalie Leblanc-Fournier et Catherine Coutand** ont aussi beaucoup contribué à ma réflexion et le reste de l'équipe à la détente des zygomatiques.*

*J'ai terminé la rédaction de la thèse à Montpellier au sein de l'équipe bois du LMGC. Un grand merci à **Joseph Gril, Agnès Burger, Capucine Carlier, Delphine Jullien, Tancrède Alméras, Bernard Thibaut** et au reste de l'équipe qui m'ont supporté jusqu'au bout (dans les 2 sens du terme) dans la dernière ligne droite.*

*Et pour finir sur un plan plus personnel, je remercie du fond du cœur mes parents **Michel** et **Martine** y mi amor **Sheena**.*

Table des matières

Chapitre 1.Introduction.....12

1.1.Contexte : intégrer le vent dans la modélisation de la dynamique forestière.…14

1.2.Synthèse bibliographique.....17

1.2.1. Le vent et les plantes.....17

1.2.2.Mécano-perception et thigmomorphogénèse.....32

1.2.3.Acclimatation des arbres aux vents dans un contexte forestier.....51

1.3.Questions soulevées par la synthèse bibliographique.....59

1.4.Objectifs de la thèse.....63

1.5.Choix effectués.....64

1.5.1.Limiter l'observation de la réponse à la croissance radiale.....64

1.5.2.Mesurer la déformation longitudinale avec une forte résolution temporelle.....64

1.5.3.Expérimenter pour garantir des stimuli significatifs et contrôlés.....65

1.5.4.Travailler sur un peuplement et une essence typiques de la forêt française en justifiant leur intérêt écologique et sylvicole.....65

1.6.Hypothèses.....66

Chapitre 2.Un grand dispositif expérimental pour étudier la thigmomorphogénèse en condition forestière.....68

2.1.Durée d'acclimatation du hêtre à une perturbation.....70

2.2.Le dispositif expérimental « Vent-éclair ».....73

2.2.1.Condition stationnelles.....73

2.2.2.Le peuplement forestier.....77

2.2.3.Choix des arbres.....78

2.3.Mesures du vent, des déformations longitudinales et de la croissance.....80

2.3.1.Les capteurs et équipements de mesures.....80

2.3.2.Mise en place des capteurs sur le terrain.....86

2.3.3.Le traitement et la description du jeu de donnés.....91

2.4.Mesures de croissance complémentaires.....100

2.5.Modélisation des flux d'eau et gestion de la sécheresse édaphique.....101

2.6.Régimes artificiels de déformation.....104

2.6.1.Le haubanage.....104

2.6.2.Flexions artificielles.....104

Chapitre 3.Le processus d'acclimatation au vent : perception des vents chroniques et réponse de croissance radiale en lien avec le statut social.....106

3.1. Matériels et méthodes.....109

3.1.1.Régimes artificiels de déformation.....109

3.1.2.Traitements statistiques....115
3.2.Résultats....117
3.2.1.Traitements mécaniques et régimes de déformation....117
3.2.2.Réponses de croissance aux traitements mécaniques en fonction du statut social....120
3.2.3.Réponses de croissance primaire et secondaire aux traitements mécaniques et comparaison rétrospective chez des arbres dominés....123
3.2.4.Analyse quantitative de l'effet des déformations sur la croissance radiale....125
3.3.Discussion....130
3.3.1.Les déformations transitoires stimulent fortement la croissance radiale....130
3.3.2.La thigmomorphogénèse en condition naturelle résulte de la détection des vents dépressionnaires intenses par un filtre des déformations....131
3.3.3.Modélisation quantitative de la mécano-perception et de l'accommodation....134
3.3.4.La thigmomorphogénèse diminue le risque individuel de dégâts de tempête....139
3.3.5.La thigmomorphogénèse est une fonction biologique prioritaire partagée par les arbres du peuplement....141
3.3.6.Stress hydriques et mécaniques....143
3.4.Conclusion....144
Chapitre 4.L'état d'arbre acclimaté au vent : conséquences sur le risque de casse et le régime de déformation en fonction du statut social....146
4.1.Variabilité des déformations le long de la tige....150
4.1.1.Matériels et méthodes....150
4.1.2.Résultats et discussions : un dimensionnement mécanique de la tige par zone. 152
4.2.Déformations uniformes entre arbres....157
4.2.1.Matériels et méthodes....157
4.2.2.Résultats et discussion : un régime de déformation maximale uniforme quelque soit le statut social....166
4.3.Calcul du risque de dégâts sur la tige induit par le vent....182
4.3.1.Matériels et méthodes....182
4.3.2.Résultats et discussion : un peuplement très en sécurité mécaniquement....184
4.4.Conclusion....187
Chapitre 5.Conclusions et perspectives....190
5.1.Synthèse sur l'acclimatation au vent....192
5.2.Synthèse sur la variabilité entre arbres de la thigmomorphogénèse et de la régulation des déformations....194
5.3.Vers un modèle de croissance-production forestier dépendant du vent....197
5.4.Vent-éclair : un dispositif unique pour étudier l'influence du vent sur la croissance des arbres après une éclaircie....206
Références bibliographiques....210

Annexes.....234

Annexe 2.1: Disposition des capteurs de déformations à 1m sur les paires dominant-dominé.....235
Annexe 2.2 : Estimations des paramètres des modèles reliant la vitesse journalière maximale entre la parcelle Vent-éclair et le poste météorologique de Nancy-Essey.. 236
Annexe 3.1 : Ajustement des paramètres du meilleur modèle de croissance.....237
Annexe 3.2: Relation entre la circonférence et la croissance de référence.....238
Annexe 3.3. Article scientifique :.....240
Annexe 3.4 : Effet du vent sur la croissance radial du pin d'Alep à l'échelle intra-annuelle.....252
Annexe 4.1 : Équation du modèle phénoménologique mixte complet entre la vitesse du vent maximale et les déformations maximales.....264
Annexe 4.2 : Estimation des paramètres fixes et aléatoires du meilleur modèle de déformation ln(εmax)=ln(pente)+exposant . ln(Umax).....266
Annexe 4.3 : Estimation des paramètres du modèle entre le maximum et la moyenne des déformations.....267
Annexe 4.3. Variabilité individuelle des déformations.....268
Annexe 4.4 : Standardisation des résultats pour comparer le dimensionnement mécanique des arbres de l'étude de Hale et al. (2012) et de cette étude.....271

liste des notations.....272

Lexique.....274

Résumé.....277

Index des illustrations

Figure 1.1: Profil de la vitesse du vent dans la couche limite planétaire.....18
Figure 1.2: Densité spectrale de puissance du vent (m2.s-2) à 100m d'altitude à New York.....19
Figure 1.3: Échelle d'espace et de temps caractéristiques des interactions entre les plantes et le vent. 21
Figure 1.4: Exemple type du comportement d'un matériau soumis à un essai mécanique.....23
Figure 1.5: Chargement statique d'un arbre isolé.....26
Figure 1.6: Reconfiguration élastique d'une plante.....29
Figure 1.7: Analyse modale des déformations d'un arbre.....31
Figure 1.8: Feuilles de Sensitive avant stimulation (a) repliement après quelques secondes après stimulation (b).....32
Figure 1.9: Différentes techniques d'étude de la mécano-perception et de la thigmomorphogénèse due au vent :.....34
Figure 1.10: Modification locale de la croissance secondaire par thigmomorphogénèse.....36
Figure 1.11: Patron de réponses caractéristiques de la thigmomorphogénèse.....37
Figure 1.12: Cinétique de la réponse de croissance radiale du peuplier suite à une flexion.....38
Figure 1.13: Un exemple d'accommodation mécanique lente.....43
Figure 1.14: Relation entre le moment de flexion et les dimensions de 9 arbres voisins de tailles contrastées.....49
Figure 1.15: Effet de la densité d'une canopée sur sa rugosité.....53
Figure 1.16: Évolution des structures cohérentes à l'échelle de la canopée.(Finnigan and Brunet, 1995).....55
Figure 1.17: Mortalité due au vent après une éclaircie.....57
Figure 1.18: Modification de l'allocation de la croissance suite à une perturbation du couvert.....58
Figure 1.19 : Régime de vent, de déformations et dimensions d'un arbre au cours de 3 périodes caractéristiques de l'acclimatation au vent des arbres forestiers.....60
Figure 2.1: Choc d'éclaircie sur la placette plantée à 10 000 tiges/ha. A chaque fois, la placette éclaircie est en orange (croix), la placette témoin plantée à 2500 tiges/ha est en noir (rond) et celle témoin plantée à 10 000 tiges /ha en noir (enveloppe tireté, croix). Les enveloppes correspondent aux intervalles de confiance calculés avec un risque de 5 %.....72
Figure 2.2: Emplacement du site expérimental (en orange).....74
Figure 2.3: Diagramme ombrothermique à Nancy (1981-2010).....75
Figure 2.4: Rose des vents de 2 postes météorologiques proches du dispositif d'étude.....76
Figure 2.5: Distribution de la vitesse maximale journalière à Nancy-Essey depuis (2003-2014) et distribution théorique d'une loi de Weibull ajustée au jeu de données en rouge (a) et (b) vitesse moyenne mensuelle en fonction des mois, série de Toul-Rosières (1968-1998).....76
Figure 2.6: Photos du peuplement.....77
Figure 2.7: Disposition des arbres sur la parcelle.....79
Figure 2.8: Dimensions des arbres échantillonnées en fonction du statut social.....80
Figure 2.9: Capteur de déformation.....81
Figure 2.10: Caractérisation de l'effet du diamètre du tronc sur les déformations mesurées.....83
Figure 2.11: Calibration d'un capteur avec le banc d'essai.....84
Figure 2.12: Dendromètre automatique ponctuel.....85
Figure 2.13: Mât muni de 2 anémomètres soniques et d'un anémomètre à coupelles.....86
Figure 2.14: Système d'acquisition des déformations.....87
Figure 2.15: Mise en place par Frédéric Bordat (b) et disposition des capteurs (a, c, d) le long de la

tige de l'arbre 64.....88
Figure 2.16: Installation des capteurs de déformation et de croissance sur un arbre.....90
Figure 2.17: Caractéristiques du vent mesuré à 15m au cours de l'année.....92
Figure 2.18 : Relation entre les différents descripteurs statistiques de la vitesse de vent à 15m sur les périodes de 30 minutes.....93
Figure 2.19 : Spectre du vent obtenu par transformée de Fourier à partir des vitesses de vent maximales sur la période du 23 janvier au 5 mai 2014.....93
Figure 2.20 : Relation entre la vitesse du vent maximale journalière au poste météorologique de Nancy-Essey et sur la parcelle Vent-éclair.....95
Figure 2.21: Traitement du champ (spatial) des déformations.....96
Figure 2.22 : Étapes successives du traitement temporel des déformations.....97
Figure 2.23 : Déplacement radial et croissance journalière pendant 14 jours.....100
Figure 2.24: Comparaison entre la croissance radiale mesurée par les dendromètres ou la largeur de cerne.....101
Figure 2.25 : Effet de la sécheresse édaphique sur la croissance radiale.....103
Figure 2.26 : Récapitulatif des mesures et expérimentations effectuées en 2014.....105
Figure 3.1: Disposition des traitements mécaniques sur la parcelle expérimentale.....112
Figure 3.2: Régime de déformation de 5 arbres représentatifs des traitements mécaniques depuis le 24/05/2014.....114
Figure 3.3: Modélisation de la croissance radiale mesurée au cours du temps.....116
Figure 3.4: Efficacité du haubanage pour les 3 arbres dominants et les 3 arbres dominés.....118
Figure 3.5: Caractéristiques des déformations artificielles les plus fortes.....119
Figure 3.6: 3 flexions artificielles D=0,15% à haute résolution temporelle.....120
Figure 3.7: Effets des traitements mécaniques sur la croissance radiale.....121
Figure 3.8: Enveloppes de confiance au risque de 5 % de la croissance radiale cumulée d'arbres de statut social différent (dominant sur le panneau gauche et dominé sur le droit).....122
Figure 3.9: Comparaison entre les prédictions (Enveloppes de confiance au risque de 5 %) et les observations de la croissance radiale cumulée d'arbres de statut social différents (dominant sur le panneau droit et dominé sur le gauche).....123
Figure 3.10: Croissance en hauteur de la tige principale de 2010 à 2014 de 8 arbres du dispositif.124
Figure 3.11: Largeur de cerne de 2010 à 2014 de 8 arbres du dispositif.....125
Figure 3.12: Relation entre le taux de croissance maximale de la période de croissance après sécheresse et la croissance moyenne de référence avant la sécheresse.....127
Figure 3.13: Indice de croissance radiale en fonction de 3 descripteurs quantitatifs des déformations artificielles imposées aux arbres du traitement Nat D+D=0,15 %.....128
Figure 3.14: Prédictions du modèle mécano-perceptif quantitatif (ligne) et observations ayant servis à son ajustement statistique.....129
Figure 3.15 : Distribution des déformations naturelles de l'arbre “64 D”.....130
Figure 3.16: Modèle d’accommodation du seuil de perception simple (désensibilisation et sensibilisation ayant la même cinétique).....135
Figure 3.17: Modèle d’accommodation du seuil de perception asymétrique (désensibilisation rapide et sensibilisation lente).....137
Figure 3.18: Modèle d’accommodation du seuil de perception asymétrique (désensibilisation rapide et sensibilisation lente) d'un arbre du traitement Nat D+D=0,15 %.....138
Figure 3.19: Effets des déformations perçues sur l'indice de croissance indépendant de la croissance de référence pour 5 arbres du traitement Nat D+D=0,15 %.....139
Figure 4.1: Mesure du défilement des tiges au LIDAR terrestre.....152
Figure 4.2: Déformation maximale sur des périodes de 30 minutes le long de la tige principale sur

les arbres dominants 64D (a), 11D (b), 32D (c) et 27D (d).....153
Figure 4.3: Défilement de la tige des arbres 64D (a), 11D (b), 32D (c).....156
Figure 4.4: Hypothèses du comportement mécanique des arbres dans le vent en fonction du statut social.....162
Figure 4.5: Hypothèses du comportement mécanique des arbres en fonction de la phénologie.....162
Figure 4.6: Hypothèses du comportement mécanique des arbres en fonction de la direction du vent. 163
Figure 4.7: Distribution de la vitesse du vent avant (a) et après (b) ré-échantillonage.....164
Figure 4.8: Comparaison de l'estimation des paramètres du logarithme de la pente (panneau de gauche) et de l'exposant (panneau de droite) du modèle ajusté sur les jeux de données originel et ré-échantillonné.....167
Figure 4.9: Comparaison de la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent maximale en fonction du statut social dans 9 situations différentes de direction du vent et de phénologie.....169
Figure 4.10: Différence des composantes ln(pente) et exposant entre dominant et dominé pour les différentes situations de phénologie et direction du vent.....170
Figure 4.11: Comparaison du comportement mécanique des hêtres de cette étude et des résineux de l'étude de (Hale et al., 2012).....174
Figure 4.12: Représentation de l'exposant de reconfiguration en fonction du logarithme de la pente du modèle statique selon le statut social et la phénologie.....176
Figure 4.13: Comparaison de la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent maximale en fonction de la phénologie dans 9 situations différentes de direction du vent et du statut social.....178
Figure 4.14: Différence des composantes ln(pente allométrique) et exposant de reconfiguration selon la phénologie pour les différentes situations de statut social et direction du vent.....180
Figure 4.15: Comparaison entre observations et prédictions du modèle dans le cas des arbres dominants et du vent de direction S-SO.....181
Figure 4.16: Différence des composantes ln(pente allométrique) et exposant de reconfiguration selon la direction du vent pour différentes situations de statut social et de phénologie.....182
Figure 5.1: Prédictions du modèle mécano-perceptif quantitatif (lignes) et observations ayant servis à son ajustement statistique.....195
Figure 5.2 : Modélisation des interactions mécaniques entre le vent et la forêt.....197
Figure 5.3: Schéma conceptuel du modèle de croissance thigmomorphogénétique.....204
Figure 5.4: Principe et hypothèse du dispositif d'étude Vent-éclair à partir de 2015.....206

Index des tableaux

Tableau 2.1: Évolution du rapport hauteur sur diamètre entre peuplements et au cours du temps.…71
Tableau 2.2: Évolution de l'accroissement en diamètre entre peuplements au cours du temps.....71
Tableau 2.3: Disposition des capteurs de déformations le long de la tige de 4 arbres dominants.....91
Tableau 3.1: Les 5 traitements mécaniques.....110
Tableau 3.2: Dimension des arbres soumis aux 5 traitements mécaniques.....111
Tableau 3.3: Estimation de l'évolution du risque individuel d'arbres dominés fin 2014.....140
Tableau 4.1: Pente de la relation entre les déformations maximales à 1m30 et celles le long de l'arbre (niveau 2, 3 et 4).....154
Tableau 4.2: Estimation de la pente de la relation ln(HF-z)=a+b.ln(r(z)) sur la tige de 4 arbres dans la zone sous le houppier et au-dessus de l'empattement.....154
Tableau 4.3: Distribution des occurrences de 30 min de mesures de déformations et de vent en fonction du statut social, de la direction du vent et de la phénologie avant ré-échantillonnage.…..164
Tableau 4.4: Tableau 2: Distribution des occurrences de 30 min de mesures de déformations et de vent en fonction du statut social, de la direction du vent et de la phénologie après ré-échantillonnage 165
Tableau 4.5 : Différence de pente entre dominant et dominé dans la relation entre les déformations maximales et moyennes.....172
Tableau 4.6: Risque de dégâts en terme de temps de retour du vent critique pour un arbre moyen du peuplement.....185
Tableau 4.7: Risque de dégâts en terme de temps de retour du vent critique pour les 5 % d'arbres les moins résistants du peuplement.....186
Tableau 5.1: Adéquation entre réactions physiologiques et risques encourus.....194

Chapitre 1. Introduction

Table des matières

Chapitre 1.Introduction.....12
1.1.Contexte : intégrer le vent dans la modélisation de la dynamique forestière.…14
1.2.Synthèse bibliographique.....17
1.2.1. Le vent et les plantes.....17
1.2.1.1.Le vent : origine, caractéristiques et mesures.....17
1.2.1.2.Effets du vent sur les plantes.....20
1.2.1.3.Chargement statique d'un arbre par le vent en petits déplacements : notions élémentaires de biomécanique.....22
1.2.1.4.Chargement statique de l'arbre par le vent en grands déplacements.....27
1.2.1.5.Dynamique de l'arbre dans le vent.....29
1.2.2.Mécano-perception et thigmomorphogénèse.....32
1.2.2.1.Observations de la mécano-perception.....32
1.2.2.2.Syndrome thigmomorphogénétique.....33
1.2.2.3.Mécanisme de la mécano-perception et de la thigmomorphogénèse.....38
1.2.2.4.S3m, un modèle quantitatif de mécano-perception.....40
1.2.2.5.Accommodation de la perception.....42
1.2.2.6.Mécano-perception et accommodation de l'os.....44
1.2.2.7.La thigmomorphogénèse est-elle adaptative?.....45
1.2.2.7.i. La thigmomorphogénèse : moteur de l'acclimatation au vent des plantes.....45
1.2.2.7.ii. La thigmomorphogénèse est une fonction biologique parmi d'autre.....49
1.2.3.Acclimatation des arbres aux vents dans un contexte forestier.....51
1.2.3.1.Influence de l'environnement forestier sur le régime de déformation d'une tige.....52
1.2.3.2.Autres influences du couvert sur le micro-climat forestier.....55
1.2.3.3.Perturbations de la canopée: une période critique d'acclimatation au vent.....56
1.3.Questions soulevées par la synthèse bibliographique.....59
1.4.Objectifs de la thèse.....63
1.5.Choix effectués.....64
1.5.1.Limiter l'observation de la réponse à la croissance radiale.....64
1.5.2.Mesurer la déformation longitudinale avec une forte résolution temporelle.....64
1.5.3.Expérimenter pour garantir des stimuli significatifs et contrôlés.....65
1.5.4.Travailler sur un peuplement et une essence typiques de la forêt française en justifiant leur intérêt écologique et sylvicole.....65
1.6.Hypothèses.....66

1.1. Contexte : intégrer le vent dans la modélisation de la dynamique forestière.

Une caractéristique fondamentale des arbres est leur formidable longévité. Les plus vieux arbres connus, des pins d'Amérique du Nord, auraient un peu plus de 6000 ans soit 60 fois plus que les plus vieux représentants de l'espèce humaine. Des essences beaucoup plus familières comme le hêtre ou le sapin pectiné, peuvent aussi atteindre des âges considérables (environ 600 ans). Cette caractéristique fondamentale a des conséquences très importantes dans la manière de gérer une forêt, ou de comprendre et se représenter sa dynamique. L'amélioration des pratiques agronomiques sur des plantes annuelles (comme le blé...) est considérablement facilitée car un an seulement d'expérience suffit pour obtenir des résultats sur le cycle complet de la plante. L'expérimentation forestière, à l'inverse, ne peut s'envisager sur des temps courts. Il est donc nécessaire d'effectuer des expériences sur le long terme mais celles-ci sont évidemment difficiles à mettre en place et leurs conclusions risquent d'être dépassées au moment où l'expérience arrivera à son terme (Pretzsch, 2009). Cette problématique de la recherche forestière a forcé l'émergence d'une 3ème voie, dans laquelle les chercheurs utilisent des lois théoriques appuyées par des expérimentations spécifiques et intégrées dans un modèle. Un modèle de dynamique forestière doit pouvoir correctement simuler 3 processus majeurs (Vanclay, 1994): i) le recrutement de nouveaux arbres, ii) leur croissance et iii) leur mortalité. Les conséquences d'opérations sylvicoles peuvent alors être simulées par un tel modèle sans avoir à monter une nouvelle expérience.

Aujourd'hui, il existe de très nombreux modèles capables de simuler l'effet des principales interventions sylvicoles (densité initiale du peuplement, coupes et éclaircies, élagage, fertilisation ou amendement, travail du sol) sur la dynamique forestière de nombreuses espèces, dans la plupart des régions du globe (Vanclay, 1994 ; Dufour-Kowalski et al., 2012 ; Rasinmäki et al., 2009 ; Bossel, 1996). Différentes manières de modéliser la dynamique forestière ont émergé pour s'adapter à la diversité des forêts, de leurs fonctions et de l'utilisation que l'on en fait. Il est possible de caractériser les modèles selon l'échelle spatiale qu'ils abordent (l'arbre, le peuplement ou le paysage), s'ils sont statiques ou dynamiques, ou selon leur approche du problème (empirique, mécaniste ou hybride)(Fontes et al., 2010). Leurs domaines d'applications sont très larges puisqu'ils sont utilisés en écologie pour comprendre les successions écologiques (Botkin, 1993 ; Schumacher et al., 2004), dans l'étude des cycles biogéochimiques (carbone, eau, nutriments) (Kimmins et al., 1999 ; Thornley, Cannell, 2000) et ce sont bien sur des outils efficaces pour la réalisation de guides sylvicoles (Angelier, 2007 ; Gauquelin, Courbaud, 2006).

Ils pourraient encore s'élargir à l'avenir. En effet, les demandes auxquelles les forêts mondiales doivent répondre sont de plus en plus fortes. D'une part le matériau bois, abondant, économique et durable est en train de devenir un des matériaux phares du 21ème siècle. Les projections prévoient une augmentation de la demande mondiale en bois de l'ordre de 1,3-1,8% /an jusqu'en 2030 (Gardiner, Moore, 2014). La consommation de bois à des fins énergétiques devrait augmenter fortement, de même que la demande en bois matériau. D'autre part, il y a une volonté de plus en plus forte de faire jouer à la forêt les multiples rôles auxquels elle peut prétendre, en plus de la production de bois. Parmi ces services écosystémiques, retenons que les forêts mondiales

séquestrent le carbone atmosphérique (Pan et al., 2011), filtrent et épurent l'eau de pluie, protègent les sols et constituent un formidable réservoir de biodiversité (Groombridge, Jenkins, 2002). Dans ce contexte de forte pression sur les forêts, les modèles de dynamique forestières sont plus que jamais des outils indispensables pour explorer des scénarios sylvicoles qui pourraient convenir à la diversité des attentes, des plus productives aux plus conservatives.

Les changements climatiques risquent toutefois de profondément modifier les écosystèmes existants et les forêts en particulier (Scholze et al., 2006 ; Walther et al., 2002). Si la combinaison d'une augmentation des températures moyennes et de la concentration en CO2 de l'air devait accroître la production forestière de certaines régions, les événements climatiques extrêmes auxquels les forêts sont soumises, comme les sécheresses, les feux de forêt ou les tempêtes, pourraient également devenir plus fréquents et intenses (Lindner et al., 2010). La part des effets bénéfiques ou néfastes des changements climatiques est compliqué à appréhender et les projections et planifications futures sont marquées d'une grande incertitude. Pour diminuer le plus possible l'incertitude des projections liées aux changements climatiques, l'utilisation de modèles qui intègrent explicitement le climat de manière plus causale (approche mécaniste ou hybride) doit être étendue, car ce sont les plus à même de simuler la croissance d'arbres et la dynamique de peuplements dans des conditions jamais rencontrées jusque là (Bontemps, Bouriaud, 2014 ; Fontes et al., 2010). Bien que le climat soit un déterminant majeur de la croissance et de la mortalité des arbres, la plupart des modèles de croissance production existants ne le prennent pas suffisamment bien en compte. Pour comparaison, les modèles de production utilisés en agronomie sont plus avancés sur ce point et intègrent efficacement un certain nombre de facteurs climatiques (voir par exemple Brisson et al., 2003). Il est vrai que l'agriculture raisonne depuis toujours sur des cycles courts (et même le plus souvent annuels) avec un fort enjeu à prédire l'impact de variations inter-annuelles du climat, alors que la foresterie et ses cycles longs avaient l'habitude d'intégrer le climat moyen et immuable du site, sans qu'il soit intéressant d'expliciter l'effet d'une ou quelques années particulières, puisqu'elles n'avaient pas impact sur la productivité à l'échelle temporelle du cycle sylvicole. Le changement climatique avec ses tendances à long terme (le long terme étant du même ordre de grandeur que le cycle sylvicole), ses événements extrêmes et ses incertitudes oblige à changer les points de vue.

Les modèles empiriques, les plus opérationnels et donc les plus utilisés, sont ainsi jusqu'ici souvent fondés sur la notion d'indice de fertilité d'un site. Or cette démarche repose sur un principe de stabilité de l'indice de fertilité au cours du temps aujourd'hui remis en cause (Bontemps et al., 2009). Cette modélisation trop statique est mal appropriée pour prédire la dynamique dans un futur incertain. Le climat a été encore plus négligé dans les processus de mortalité des modèles empiriques. Il faut distinguer 2 types de mortalité, selon qu'elle soit dépendante de la compétition (et donc de la densité du peuplement forestier) ou pas. Lorsque la densité du peuplement est très forte, la pression pour l'acquisition des ressources (lumière, eau, nutriments du sol) élimine petit à petit les arbres les moins compétitifs. La mortalité indépendante de la compétition regroupe l'ensemble des événements catastrophiques comme les tempêtes, les incendies, les épidémies... qui peuvent détruire en peu de temps un grand nombre d'arbres. Deux raisons peuvent expliquer que la mortalité catastrophique ait été rejetée au second plan. D'une part, la prédiction de ces événements

est délicate et fait intervenir des déterminants externes à des échelles spatiales différentes de ceux des modèles de croissance (Hanewinkel et al., 2011). De plus, les forestiers ont longtemps considéré qu'ils n'avaient pas de prise face à ces événements extraordinaires, alors qu'ils pouvaient réguler facilement la mortalité dépendante de la compétition en réduisant la densité du peuplement.

De leur côté, les modèles plus mécanistes ne considèrent, dans la très grande majorité des cas, que la température et les précipitations comme seuls facteurs climatiques pour la croissance et la sécheresse comme cause de mortalité (Fontes et al., 2010). Ces deux facteurs sont sans doute essentiels à intégrer dans la perspective d'un réchauffement de la planète. Toutefois négliger les autres facettes du climat conduira à des projections aussi fausses que celles des modèles empiriques.

Le vent est certainement le facteur climatique le plus injustement laissé-pour-compte, au regard de son impact considérable sur la dynamique forestière. Les tempêtes représentent en effet une perturbation naturelle majeure pour les écosystèmes forestiers (Mitchell, 2012). En Europe, un inventaire des dégâts catastrophiques a mis en lumière les tempêtes comme première source de dommages forestiers, loin devant le feu ou les attaques d'insectes (Gardiner et al., 2010 ; Schelhaas et al., 2003). En moyenne, on estime que les tempêtes détruiraient 19 millions de m3 de bois par an, soit 4,3 % de la récolte annuelle européenne (les feux de forêts ne représenteraient que 5,6 millions de m3). Ces chiffres moyens cachent une grande variabilité, 2 tempêtes (Lothar en 1999, Vivian en 1990) cumulant à elles seules 300 millions de m^3 d'arbres détruits. Ces estimations seraient d'ailleurs sous-estimées. D'une part, les conséquences ne se limiteraient pas seulement aux arbres abattus, elles se prolongeraient aussi quelques années après, Seidl, Blennow (2012) ayant constaté une diminution de productivité de 10% des arbres et peuplements apparemment indemnes après le passage de la tempête Gudrun. D'autre part, la base de données de Schelhaas et al. (2003) ne synthétise que les événements ayant eu une ampleur suffisamment importante. Des tempêtes de plus faibles intensités sont toutefois responsables de légers dégâts tous les ans (Albrecht et al., 2012 ; Hanewinkel et al., 2008). De plus, le risque de dégâts de tempêtes pourraient augmenter à l'avenir, en Europe tout du moins (Gardiner et al., 2010). Bien que les projections climatiques soient beaucoup plus incertaines que pour la température, il semblerait qu'une légère augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité des tempêtes soit l'évolution la plus probable (Della-Marta, Pinto, 2009 ; Haarsma et al., 2013). Par ailleurs, les prévisions d'hiver plus doux et humides représenteraient un facteur aggravant d'affaiblissement de l'ancrage des arbres (Gardiner et al., 2010).

Plus récemment, on s'est rendu compte que le vent pouvait aussi fortement modifier la croissance des arbres et des peuplements. Watt et al. (2010) a en effet démontré que l'indice de fertilité pour les plantations de Pin radiata en Nouvelle Zélande diminuait linéairement de 8m pour une augmentation de la vitesse de vent annuel du site de 5 à 25$km.h^{-1}$ (tout autres facteurs, notamment hydriques et édaphiques, restant constants par ailleurs). Farrelly et al. (2011) a également constaté que le vent était le premier facteur climatique déterminant l'indice de fertilité de l'épicéa de Sitka en Irlande. Des expériences où des arbres sont haubanés pendant plusieurs années, afin de restreindre leur mouvements, ont enfin montré que le vent était responsable d'environ 40 % de la croissance primaire et secondaire (Meng, Rudnicki, et al., 2006 ; Meng, Lieffers, et al., 2006 ; Moore et al., 2014). Au regard de son impact, le vent pourrait donc monter sur la troisième marche

du podium des facteurs climatiques importants dans la modélisation de la dynamique forestière – croissance et mortalité - après la température et les précipitations.

Les premières tentatives d'intégration du vent se sont cantonnées soit aux conséquences des tempêtes sur la production forestière (Albrecht et al., 2015), soit à son effet sur la croissance via l'indice de fertilité (Farrelly et al., 2011; Watt et al., 2010). Par contre aucun modèle de dynamique forestière n'a, à ce jour, essayé de coupler les effets du vent à la fois sur la croissance et la mortalité. Or l'effet du vent sur la croissance est intimement liés à celui sur la mortalité, comme nous le verrons plus tard. L'effet du vent sur la croissance impacte en effet les dimensions et les proportions des arbres et donc leur vulnérabilité. Nous verrons que la réponse de croissance au vent perçu peut même alors s'interpréter comme une adaptation permettant de contrôler la vulnérabilité. Un modèle de production forestière dépendant du vent doit donc prendre en compte les mécanismes d'adaptation des arbres au vent pendant la croissance. Une telle approche, dynamique et fondée sur des mécanismes, est à même de découvrir des propriétés émergentes pour mieux comprendre l'évolution de nos forêts dans le futur.

1.2. Synthèse bibliographique

1.2.1. Le vent et les plantes

1.2.1.1. Le vent : origine, caractéristiques et mesures.

Qu'il se nomme Mistral, Alizé ou Sirocco, le vent est un déplacement de masses d'air, dont l'origine repose sur des mécanismes atmosphériques qui provoquent des différences de pression. Le vent se caractérise par une vitesse (exprimée en $m.s^{-1}$) et une direction (exprimée en degrés par rapport au Nord). On réduit souvent le vent à sa composante horizontale car elle est la plus forte, mais il ne faut pas oublier qu'il a également une composante verticale. Les vents sont repérés en fonction de leur direction d'origine : un vent d'ouest, est un vent qui souffle d'ouest en est, et dont la direction forme un angle de 270° par rapport au nord. Classiquement, on utilise un anémomètre pour mesurer la vitesse et une girouette pour mesurer la direction mais il existe maintenant des anémomètres soniques capables de mesurer simultanément la vitesse et la direction.

Dans l'atmosphère terrestre, la vitesse du vent augmente avec l'altitude et l'on peut distinguer 2 couches : l'atmosphère libre et la couche limite planétaire. Au delà d'environ 1,5km au dessus de la surface du sol, on rencontre l'atmosphère libre. Les caractéristiques du vent, dit géostrophique, dépendent en grande partie du gradient de pression et de la force de Coriolis. La circulation du vent se produit alors à une échelle dite synoptique, i.e. à l'échelle d'un continent, d'abord des zones de hautes pressions nommées anticyclones vers les zones de basses pressions, les dépressions[1]. La force de Coriolis dévie cependant l'écoulement vers la droite dans l'hémisphère Nord (et vers la gauche dans l'hémisphère Sud) et s'oppose de plus en plus au gradient de pression à mesure que la vitesse augmente. Une fois que ces deux forces sont en équilibre, le vent s'écoule parallèlement aux isobares (lignes d'égale pression) selon l'équation suivante :

1 Nous reprendrons dans le chapitre 3 le terme de vents synoptiques, ou de vents dépressionnaires

$$u_g = -\frac{g}{\rho \cdot f} \cdot \frac{\partial P}{\partial y} \quad (1.1)$$
$$v_g = -\frac{g}{\rho \cdot f} \cdot \frac{\partial P}{\partial x}$$

où g est l'accélération gravitationnelle (9.81 $m.s^{-2}$), f est le paramètre de Coriolis (variable avec la latitude), ρ est la densité de l'air et P sa pression (Pa). Dans la couche limite planétaire, en deçà de 1,5km au dessus du sol, les caractéristiques du vent dépendent non seulement du forçage par les vents géostrophiques mais aussi des frottements engendrés par la rugosité de la surface terrestre (Hasse, Wagner, 1971). On y modèlise souvent la vitesse de vent avec l'altitude par un profil logarithmique qui dépend de la rugosité du couvert (Fig.1.1) :

$$u(z) = \frac{u*}{k} \cdot \ln\left(\frac{z-d}{z_0}\right) \quad (1.2)$$

ou u* est la vitesse de frottement ($m.s^{-1}$), k la constante de Von Karman (~0,41), d est la hauteur de déplacement nul (m) et z_0 la longueur de rugosité (m). Dans la partie la plus basse de la couche limite, celle à l'interface avec la surface terrestre, la convection thermique vient en plus se combiner aux forces précédentes pour déterminer le vent de surface. Le flux est turbulent. C'est bien sûr cette sous-couche rugueuse turbulente qui nous intéresse car c'est là où se développent les forêts.

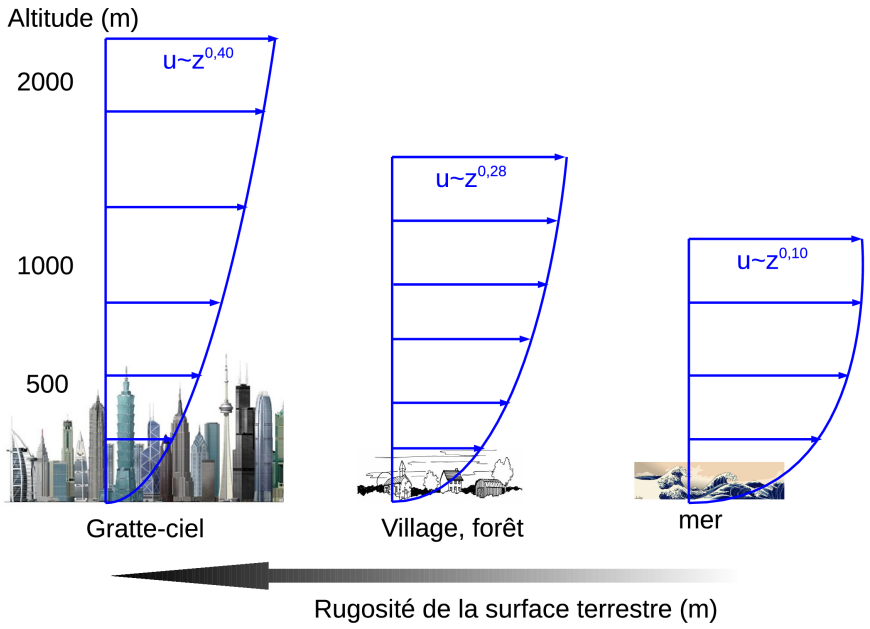


Figure 1.1: Profil de la vitesse du vent dans la couche limite planétaire.
La surface terrestre, caractérisée par sa rugosité, crée des frottements qui diminue le gradient de vitesse de vent (u) avec l'altitude (z). Dans les 3 cas, la vitesse du vent en altitude est la même.

Une particularité du vent est qu'il est soumis à des fluctuations temporelles très importantes

qui peuvent être classées, au sein d'une année moyenne, en deux plages de fréquences différentes (Stull, 1988 ; Van der Hoven, 1957). Le pic de droite sur la figure 1.2 correspond à la cascade de turbulences de l'atmosphère à l'échelle micro-météorologique (période inférieure à la journée). Dans un écoulement turbulent, les tourbillons aux grandes échelles vont se dissiper en une cascade de tourbillons de plus en plus petit, jusqu'à atteindre une taille critique où l'énergie cinétique du tourbillon est dissipée en chaleur. Ces turbulences se manifestent par des rafales de vent, renforcements brutaux et passagers du vent qui peuvent atteindre une vitesse supérieure de 50 % à celle du vent moyen (Kastendeuch, 2013). Par conséquence, la mesure de la vitesse du vent distingue souvent le vent moyen (enregistré sur 10 min ou 1 heure) et la vitesse instantanée qui correspond à la vitesse des rafales (mesuré sur 3s comme recommandé par la World Meteorological Organization, 2008).

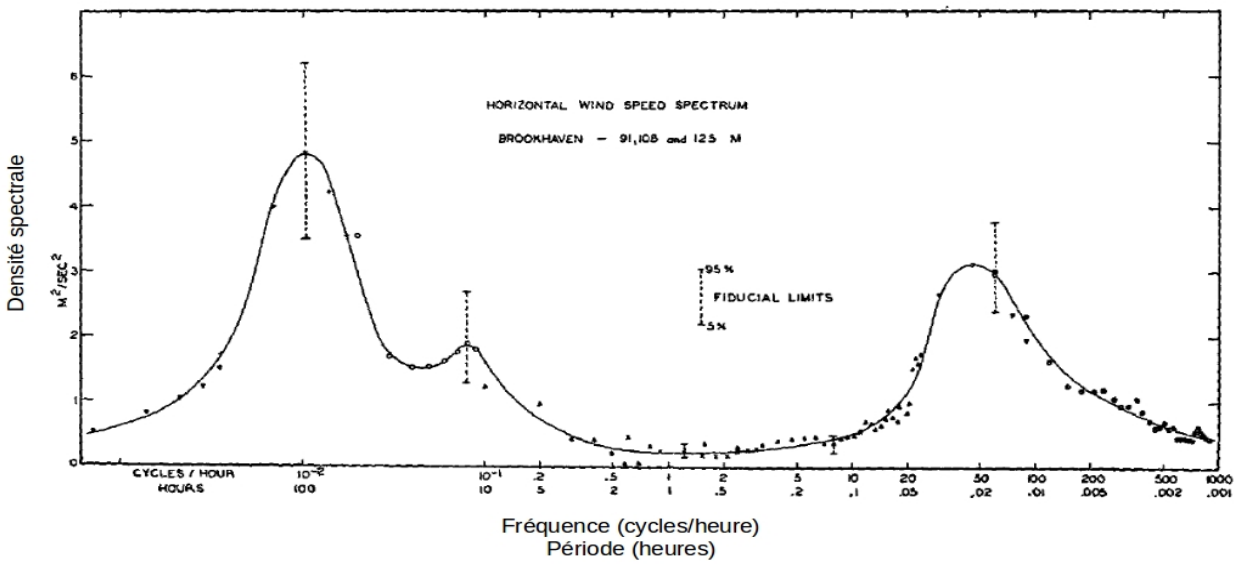


Figure 1.2: Densité spectrale de puissance du vent ($m^2.s^{-2}$) à 100m d'altitude à New York.
Figure tirée de Van der Hoven (1957). Si l'on prolongeait la figure vers de plus long temps de retour, on observerait un pic annuel marqué.

Les 2 pics de gauche sur la figure 1.2 correspondent au passage complet d'épisodes de vent au-dessus du point d'observation, et constituent les caractéristiques à l'échelle macro-météorologique (période supérieure à la demi-journée). Le premier pic, le plus à droite, correspond aux vents d'origine thermique dus aux variations journalières de température à la surface de la terre. Il a un temps de retour typique de 12 heures sur la plus grande partie du globe (Dai, Deser, 1999). Le second pic correspond au passage d'une dépression. Dans l'Atlantique Nord, la dynamique du vent géostrophique dépend principalement de 2 masses d'air, l'anticyclone des Açores et la dépression d'Islande (Hurrell et al., 2003). Son intensité est assez variable puisqu'elle est déterminée par l'intensité de la dépression (du gradient de pression qui y règne) d'une part, mais également des

caractéristiques du « courant jet », ce vent très puissant qui souffle à haute altitude d'Ouest en Est (entre la troposphère et la stratosphère soit entre 7 et 16 km au-dessus du niveau de la mer) (Athanasiadis et al., 2009). Ce type d'événement climatique est responsable des vents les plus forts observables en Europe. Ainsi, la tempête destructrice Lothar en 1999 était la conjonction d'une très profonde dépression en interaction avec un courant jet particulièrement puissant. En moyenne le temps de retour d'une dépression est de 4 jours. Dans d'autres régions du monde, le forçage du vent de surface par le vent géostrophique peut avoir une toute autre dynamique. Le régime de Mousson, dans l'océan Indien, montre ainsi un temps de retour de tels épisodes d'environ 15 et 40 jours (Krishnamurti, Subrahmanyam, 1982 ; Yasunari, 1979). Par ailleurs, au-delà des ces variations intra-annuelles, le vent suit également une dynamique inter-annuelle (non représentée sur la figure 1.2) avec la majorité des tempêtes se produisant en hiver en Europe.

1.2.1.2. Effets du vent sur les plantes.

Le vent est un déplacement de masses d'air, fluide dans lequel toutes les plantes terrestres se développent. Il n'est donc pas surprenant que les interactions entre les plantes et le vent aient lieu à différentes échelles de temps et d'espace (Fig.1.3).

Les feuilles, centres de la photosynthèse, sont le lieu d'échanges continus de gaz, absorption de CO2 et transpiration, et d'énergie liée à l'interception de la lumière. Ces échanges sont modifiés en permanence par les conditions climatiques, comme la température, l'humidité de l'air et le vent. L'équation de Penman-Monteith formalise les contributions convectives et radiatives de l'évapotranspiration potentielle (Tardieu et al., 1995) :

$$\lambda E = \frac{\Delta\left(R_n - G\right) + \rho_a \cdot c_p \cdot g_a \cdot VPD_{air}}{\Delta + \gamma \cdot \left(1 + g_a / g_s\right)} \quad (1.3)$$

où λ est la chaleur latente de vaporisation de l'eau ($J.g^{-1}$), E la masse d'eau vaporisée ($g.s^{-1}.m^{-2}$), Δ le taux de changement de saturation spécifique en humidité avec la température de l'air ($Pa.K^{-1}$), R_n le flux radiatif ($W.m^{-2}$), G le flux de chaleur provenant du sol et de la biomasse ($W\ m^{-2}$), c_p la capacité calorifique de l'air ($J.kg^{-1}.K^{-1}$), ρ_a la densité de l'air ($kg.m^{-3}$), VPD_{air} le déficit de pression de vapeur saturante de l'air (Pa), g_a la conductance aérodynamique ($m.s^{-1}$), g_s la conductance stomatique ($m.s^{-1}$) et γ la constante psychrométrique ($\gamma \approx 66\ Pa\ K^{-1}$). Le vent intervient à travers la conductance aérodynamique, proportionnelle à sa vitesse. Une vitesse de vent élevée facilite les transferts d'une feuille ou d'un couvert végétal vers l'atmosphère. Le couplage entre plante et atmosphère est toutefois complexe et le vent peut avoir des effets très différents selon les conditions climatiques (Jarvis, McNaughton, 1986). Lorsque l'air est sec (déficit de pression de vapeur saturante élevé), l'augmentation de la vitesse du vent se manifeste par une transpiration accrue puisque le vent chasse sans cesse l'air partiellement ré-humidifié par la plante, par de l'air sec (Dixon, Grace, 1984). A l'inverse, lorsque l'air est humide, le renouvellement d'air par le vent n'a que peu d'effet et l'évapotranspiration n'augmente pratiquement pas avec la vitesse du vent. Lorsque la vitesse du vent est nulle, les conséquences peuvent être opposées. En l'absence de vent et en plein soleil par exemple, une feuille accumule rapidement beaucoup d'énergie et transpire pour éviter de dépasser

des températures dommageables. Des rafales de vent de faibles intensités (0,5 $m.s^{-1}$) suffisent à diminuer la température de la feuille de plusieurs degrés et à diminuer l'évapotranspiration (Vogel, 2009) (ce phénomène n'est valable qu'en deçà d'une certaine vitesse).

L'influence du vent sur la photosynthèse concerne aussi la phase photosensible. Lorsque le vent agite le feuillage, l'interception lumineuse par les feuilles est globalement diminuée (Tadrist, 2015) mais sans pour autant réduire la photosynthèse. En agitant les feuilles les plus hautes, saturées en lumière, le vent parsème de « taches de lumière » les parties basses du feuillage restées dans l'ombre (Pearcy, 1990 ; Roden, Pearcy, 1993a, 1993b). Le vent homogénéiserait donc la distribution de la lumière sur l'ensemble du feuillage et augmenterait la quantité de lumière qui parvient dans le sous-étage

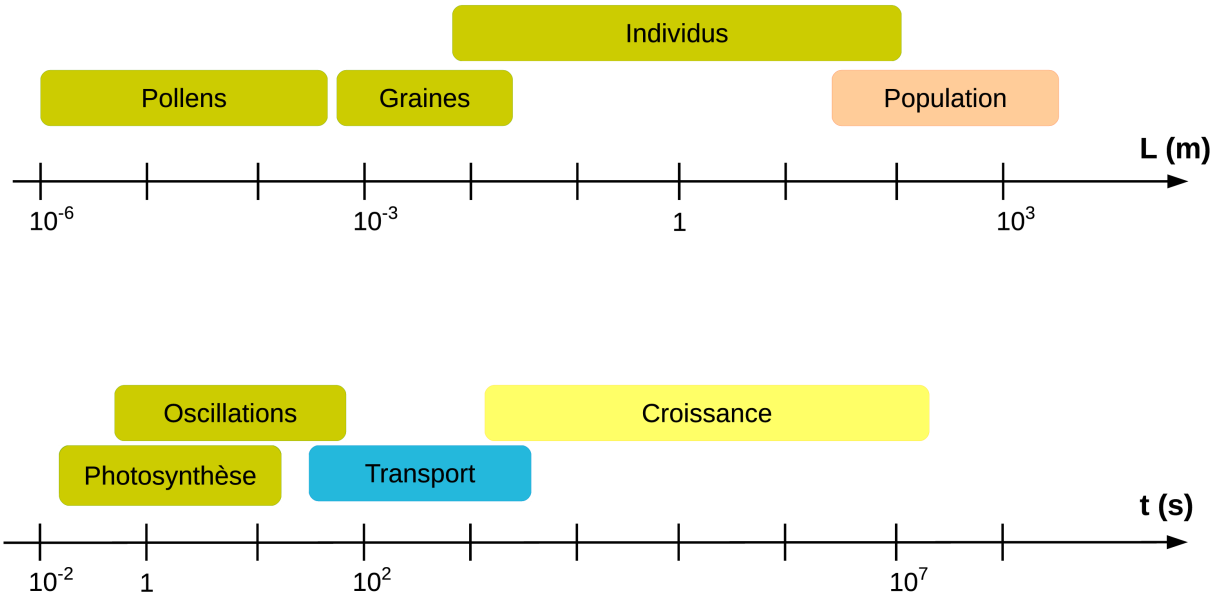


Figure 1.3: Échelle d'espace et de temps caractéristiques des interactions entre les plantes et le vent.
Inspiré de De Langre, 2008.

Mais ce sont certainement les effets mécaniques du vent sur les arbres qui sont les plus perceptibles à notre œil humain, à tel point que l'échelle de Beaufort se réfère au mouvement des arbres dans le vent pour juger de sa force. Dès que le vent se lève (force 2 sur l'échelle de Beaufort), les feuilles vibrent, « chassant » les insectes ou les gouttes de pluie (Tadrist, 2015). A force 4, les poussières s'envolent. Un grand nombre de plantes se servent du vent pour disperser leur pollen (anémophilie) et leurs graines (anémochorie) parfois sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres (Nathan et al., 2002 ; Niklas, 1985). Les gymnospermes sont presque exclusivement anémophiles mais c'est aussi le cas d'un certain nombre d'angiospermes comme le châtaignier ou le hêtre. A force 6, les plantes entières oscillent et se déforment sous le vent. Comme nous le verrons avec beaucoup plus de détails dans le chapitre 1.2.2. ces effets mécaniques peuvent modifier la croissance des

plantes. A partir de force 8, les premiers dégâts apparaissent. En quelques secondes, de fortes rafales peuvent provoquer la verse des cultures (Cleugh et al., 1998) ou la casse des branches. Enfin, les plus fortes tempêtes peuvent venir à bout de forêts entières après plusieurs heures de bataille.

Pour dépasser l'approche descriptive de Beaufort et comprendre les effets du vent sur les mouvements et les déformations des arbres il est nécessaire d'utiliser des notions de mécanique.

1.2.1.3. Chargement statique d'un arbre par le vent en petits déplacements : notions élémentaires de biomécanique.

Le but de cette partie est d'introduire des concepts élémentaires de mécanique des solides, et en particulier de la théorie des poutres, utile à la compréhension de la thèse. Pour ne pas m'écarter du sujet, j'ai voulu m'appuyer sur l'exemple simplifié du comportement statique d'un arbre isolé dans le vent, représenté par une poutre (la tige) encastrée dans le sol auquel est attachée une voile (le houppier) comme sur la fig.1.5. Dans les chapitres 1.2.1.4 et 1.2.1.5, nous reviendrons rapidement sur le comportement plus réaliste d'un arbre en vent.

Un problème de mécanique du solide vise à comprendre l'effet d'une sollicitation mécanique ou chargement sur le comportement d'un solide en termes de localisation des charges à l'intérieur du solide, et de changements de forme, à partir des dimensions et des propriétés du matériau du solide considéré. Le chargement mécanique constitue l'ensemble des forces appliquées au contour du solide ou dans son volume total (la gravité par exemple). Il est exprimé en Newton (N). Le comportement d'un solide sous chargement peut alors se caractériser par :

- le champ des déformations, ε, qui correspond aux changements localisés de dimensions de la structure rapportés aux dimensions initiales. La déformation est donc sans dimension. Si l'on s'intéresse par exemple à un petit segment du solide de longueur initiale l dont la longueur varie de dl, alors l'allongement relatif ou la déformation de ce segment vaut :

$$\varepsilon = \frac{dl}{l} \quad (1.4)$$

  Une déformation négative correspond à une contraction alors qu'une déformation positive est une élongation.

- le champ des contraintes, σ, qui expriment les forces internes que les particules exercent les unes sur les autres. Si on imagine par exemple une petite surface élémentaire dS d'un solide sur laquelle s'appliquerait une force dF de compression, la contrainte qui s'applique perpendiculairement à cette surface est :

$$\sigma = \frac{dF}{dS} \quad (1.5)$$

  Les contraintes sont donc analogues à des pressions et exprimées en $N.m^{-2}$ ou en Pascal. Si la force s'exerce en compression alors on note la contrainte négativement, si au contraire elle

tire sur la surface, alors elle est notée positivement[2].

Dans un problème de mécanique, la question est à la fois de localiser les forces sur l'ensemble des petites surfaces du solide (= connaître le champ des contraintes), de relier ces contraintes à leurs effets localement visibles et mesurables (connaître le champ des déformations), et de comprendre enfin comment la charge déforme globalement le solide (intégrer la somme des déformations localisées pour évaluer par exemple comment un tronc sera globalement plus ou moins fléchi par le vent). Les déformations sont reliées aux contraintes par une loi phénoménologique, appelée « loi de comportement du matériau » dont les caractéristiques (Fig.1.4) sont estimées expérimentalement par les essais ou tests mécaniques sur les matériaux.

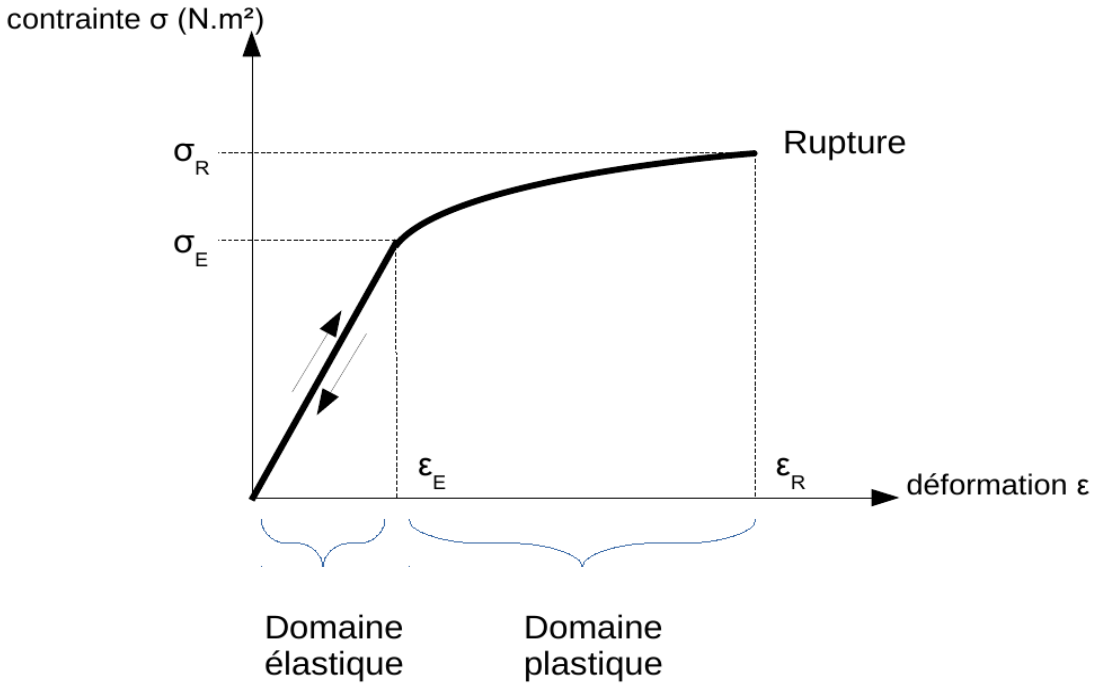


Figure 1.4: Exemple type du comportement d'un matériau soumis à un essai mécanique.
Le domaine élastique linéaire limité ε_E et par σ_E est celui des petites déformations où le matériau revient dans son état initial à la décharge (élasticité) et où charge et déformation sont linéairement liées (loi de Hooke) de sorte qu'une seule caractéristique de pente (le module d'élasticité) définit le comportement du matériau.La rupture est caractérisée par le module de rupture σ_R et la déformation ε_R à la rupture.

D'un point de vue expérimental, les déformations sont mesurables alors que les contraintes ne peuvent être que calculées, les essais mécaniques mettent donc les matériaux dans des situations simples où le champ des contraintes est facilement calculable, par exemple un essai de compression

2 Pour les mécaniciens avertis, nous nous excusons de ces simplifications abusives et notamment de n'avoir pas parlé de contraintes et déformations de cisaillement ni de contraintes et déformations normales ou perpendiculaires, mais pour notre travail ultérieur, ces notions de base sont les seules nécessaires et nous souhaitons éviter des formulations tensorielles compliquées à suivre pour les lecteurs non mécaniciens

sur un parallélépipède, où la contrainte est supposée uniformément distribuée et donc évaluable comme la force globale divisée par l'aire de la la section macroscopique de l'échantillon testé. Au cours d'un essai mécanique où l'on applique une force d'intensité croissante, la phénoménologie montre toujours une première phase où le matériau se comporte élastiquement, c'est à dire qu'il retrouve sa forme initiale si l'on supprime la sollicitation (représenté par la double flèche sur la Fig.1.4). Dans ce domaine, le comportement est le plus souvent linéaire si bien qu'il existe une loi de comportement très simple, la loi de Hooke :

$$\sigma = E \cdot \varepsilon \quad (1.6)$$

où la pente E, appelée module d'Young ou module d'élasticité (en Pa ou $N.m^{-2}$) traduit la rigidité du matériau. Plus le module d'élasticité est grand, plus le matériau est rigide car il faut exercer une contrainte importante pour obtenir la même déformation. Le module d'élasticité du bois pour une traction dans le sens longitudinal (celui des fibres) varie autour de 10 GPa (pour comparaison celui de l'acier est proche de 200 GPa)[3]. Si la sollicitation est poussée au-delà du domaine élastique, on rentre alors dans le domaine plastique qui est caractérisé par des déformations irréversibles : si l'on supprime les contraintes, le solide ne retrouve plus sa forme et ses dimensions initiales. L'irréversibilité des déformations est due à des micro-fractures ou des glissements qui apparaissent dans le matériau. Elles peuvent se propager et conduire à la rupture de la structure si les contraintes sont prolongées. La rupture est souvent caractérisée par un module de rupture (Pa) ou en terme de déformations à la rupture (%) selon le chargement mécanique réalisé. En effet, dans le bois vert, la résistance en compression est beaucoup faible qu'en tension (Reiterer and Stanzl-Tschegg, 2001; Reiterer et al., 1999). Dans le cadre de la biomécanique appliquée à la croissance, nous nous confinerons à des sollicitations qui restent dans le domaine élastique (déformation inférieur à 1% pour le bois) car des déformations plastiques seraient synonymes de blessures pour l'arbre. Nous utiliserons la loi de Hooke comme loi de comportement pour le bois. Nous aurons toutefois besoin d'étudier la vulnérabilité des arbres à la casse et nous reviendrons à la caractérisation de la rupture en terme de déformations.

La résolution d'un problème mécanique combine alors des équations d'équilibre (les contraintes localisées doivent équilibrer la sollicitation globale exercée), de « compatibilité cinématique » (les déformations doivent respecter dans un premier temps l'intégrité globale du solide, on regarde après résolution du problème si elles dépassent des limites supportables pour calculer ensuite un nouveau problème mécanique post-rupture si nécessaire) et la loi de comportement du matériau. Ces équations sont complexes dans le cas général, ce qui justifie le développement de méthodes numériques de résolution (les « codes de calcul » par éléments finis par exemple largement utilisés en construction mécanique). Toutefois dans le cas particulier de la mécanique des poutres qui nous intéresse, leur formulation est beaucoup plus simple. Une poutre est

3 Pour un matériau anisotrope comme le bois, la loi de Hooke prend des valeurs de pente différentes selon la direction sollicitée : ainsi le module d'élasticité est 10 fois plus faible que le module longitudinal de 10 GPa dans les directions perpendiculaires. Dans notre étude, nous resterons toujours dans l'hypothèse que les forces appliquées et les déformations mesurées les plus importantes restent celles parallèles à la ligne moyenne du tronc, approximativement verticale, et approximativement alignée dans la direction des fibres du bois. Il n'y aura donc qu'un module d'élasticité longitudinal à considérer.

définie comme un solide dont la longueur est nettement plus grande que les deux autres dimensions (d'un rapport d'au moins 10 mais dans certaines conditions il peut être de 25), condition que vérifie le plus souvent la tige d'un arbre en conditions forestières. Elle est caractérisée par la forme de sa section, son défilement (l'évolution de la dimension de la section le long de la tige) et son élancement (rapport entre une dimension caractéristique de la section et la longueur). Dans le cas d'un arbre, on considérera que la section est circulaire et que le défilement suit une loi de la forme :

$$D(z) = D_0 \cdot \left(\frac{H - z}{H} \right)^n \quad (1.7)$$

où n contrôle la forme du défilement (la poutre est cylindrique si n=0).

Le vent sollicite principalement la tige en flexion (Fig.1.5), car la tige est encastrée dans le sol et le chargement se produit à l'autre extrémité qui est libre. Il peut engendrer aussi des efforts en torsion non négligeables surtout si le houppier n'est pas symétrique, (voir par exemple Skatter, Kucera, 2000) mais nous nous concentrerons sur le cas de la flexion qui donne une vision très générique et a priori suffisante au premier ordre du chargement d'un arbre par le vent. La direction privilégiée des contraintes et déformations dans le tronc est alors la direction longitudinale. La flexion se caractérise par une compression d'un côté de la tige (côté sous le vent) et d'une tension de l'autre (côté au vent). Nous allons donc ramener le problème mécanique d'un arbre dans le vent à celui de la flexion pure d'une poutre. Nous nous placerons aussi sous l'hypothèse des petites déformations, ou hypothèse de Navier-Bernouilli, (qui est respectée si l'on reste dans le domaine élastique du bois) selon laquelle les sections transverses restent planes au cours de la flexion.

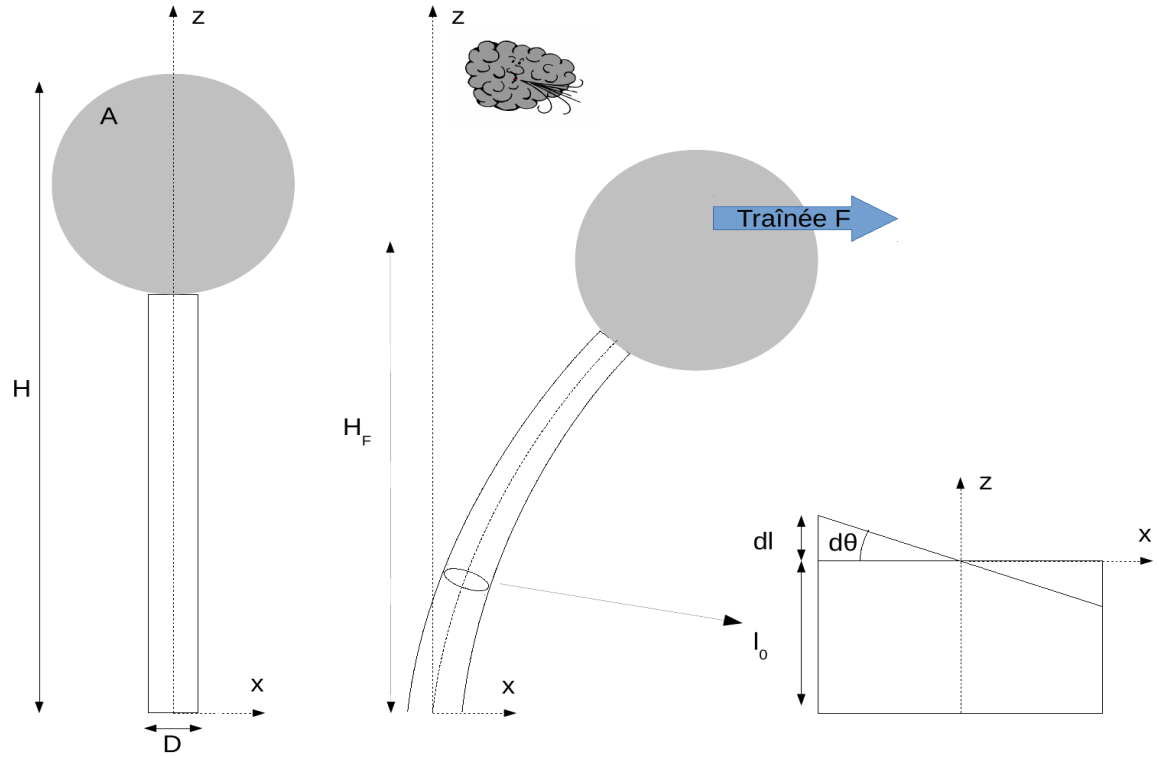


Figure 1.5: Chargement statique d'un arbre isolé

La force du vent de vitesse u (m.s^{-1}) sur un houppier de surface de projection perpendiculaire à la direction du vent d'aire A(m^2) est appelée traînée (N) et vaut :

$$F = \frac{1}{2} \cdot \rho_{air} \cdot A \cdot C_x \cdot u^2 \quad (1.8)$$

où ρ_{air} est la masse volumique de l'air (kg.m^{-3}) et C_x le coefficient de traînée (sans dimension) qui caractérise l'effet de la forme non décrite par A comme la rugosité de la surface, ou l'évolution de la forme dans la direction de l'écoulement (nous y reviendrons dans le §1.2.1.4) sur la résistance à l'écoulement. La force du vent est transmise de proche en proche en tout point de la structure. On introduit ici la notion de bras de levier qui caractérise la distance du point d'application de la force à tout autre point de la structure par laquelle est multipliée la force pour donner le moment fléchissant ou couple de flexion (N.m). Intuitivement plus le bras de levier est long et plus la force est amplifiée. Pour simplifier, on peut représenter la résultante de la force de traînée par un centre de poussée de hauteur H_F(m). Dans le cas de notre arbre, le moment fléchissant vaut :

$$M_F(z) = (H_F - z) \times (F) \quad (1.9)$$

Le champ de contraintes longitudinales $\sigma_L(z,x)$ peut s'écrire après quelques calculs comme le rapport du produit du moment fléchissant et de la distance à la fibre neutre sur le moment quadratique de la tige I(z) en m4:

$$\sigma(x,z)=\frac{M_F(z)\cdot x}{I(z)} \quad (1.10)$$

Dans le cas d'une poutre de section circulaire de diamètre D (cm), le moment quadratique I vaut :

$$I(z)=\frac{\pi\cdot D^4(z)}{64} \quad (1.11)$$

D'après la loi de Hooke et en considérant que les propriétés du matériau varient peu dans la section ce qui autorise à retenir un module d'élasticité moyen E, le champ de déformation vaut alors :

$$\varepsilon(x,z)=\frac{dl}{l_0}|x,z|=\frac{M_F(z)\cdot x}{E\cdot I(z)} \quad (1.12)$$

L'équation (1.12) formalise des comportements très intuitifs : les déformations augmentent avec le moment fléchissant et sont maximales sur les fibres les plus extérieures de la poutre. La casse de la tige survient lorsque les déformations ε(x,z) des fibres dépassent le seuil de rupture en déformation $\varepsilon_{rupture}$. Il est intéressant de détailler le produit E.I correspondant à la rigidité de la poutre comme le produit de la rigidité du matériau (E) par la rigidité conférée par la forme et les dimensions de la structure (I). Étant donné que I varie comme la puissance 4 du diamètre, une petite augmentation du diamètre d'un arbre via la croissance a de forts effets sur sa rigidité.

Nous avons vu jusqu'à maintenant une relation de cause à effet entre les contraintes et les déformations. Cette relation n'est pas univoque et dans le bois, les déformations peuvent aussi engendrées des contraintes. C'est le cas des contraintes de croissance (appelées aussi contraintes de maturation). Pendant la période de maturation, le bois en formation est mis sous tension dans la direction longitudinale car les cellules ont tendance à se raccourcir, cependant elles sont liées au bois déjà formé ce qui entraîne des contraintes positives (Alméras et al., 2008). Le bois dans l'arbre est donc un matériau mis en tension ce qui peut expliquer par exemple qu'un relâchement brutal de ces contraintes lors de l'abattage puisse faire « éclater» les troncs (Alméras et al., 2008). Ceci n'est pas sans conséquence sur la modélisation des déformations et des contraintes dans le bois puisqu'en plus des déformations dues au vent, il faut ajouter les déformations dues à la maturation. Or la rupture du bois ayant d'abord lieu en compression, une pré-tension en périphérie permet d'éloigner la zone en compression du seuil de rupture et par conséquent de résister à une flexion plus importante qu'une structure analogue qui ne serait pas précontrainte (Alméras et al., 2008). Nous reviendrons sur cette notion dans le chapitre 4.

1.2.1.4. Chargement statique de l'arbre par le vent en grands déplacements.

Le modèle (1.12) convient bien lorsque la vitesse de vent reste modérée. Les feuilles et dans une moindre mesure les branches et le tronc sont des objets très flexibles, qui peuvent se profiler dans le vent de telle sorte que la surface de prise au vent ainsi que le coefficient de traînée (le produit $A.C_x$ dans l'équation de la traînée) diminue avec la vitesse du vent (de Langre, 2008 ; Vogel, 2009). Le houppier peut alors se reconfigurer à mesure que la vitesse du vent augmente et dès lors que les vents deviennent forts, la contribution de la reconfiguration n'est plus négligeable. La

géométrie déformée est alors différente de la géométrie de l'arbre au repos (sans vent) et les équations qui régissent le comportement de l'arbre dans le vent ne sont alors plus linéaire (on travaille alors en grands déplacements). Il convient de réécrire la force de traînée comme :

$$F = \frac{1}{2} \cdot \rho_{air} \cdot \left(A \cdot C_x\right)_0 \cdot \frac{\left(A \cdot C_x\right)_u}{\left(A \cdot C_x\right)_0} \cdot u^2 \quad (1.13)$$

où $(A.C_x)_0$ représente la surface frontale du houppier et le facteur de traînée en l'absence de vent. En physique des interactions fluides-structures, on préfère utiliser un nombre adimensionnel, le nombre de Cauchy pour décrire la reconfiguration. Il est défini comme le produit $\rho U^2 S^3/E$ qui intègre à la fois la pression dynamique du vent (ρU^2), la rigidité du matériau (E) et l'élancement de la structure S. Un solide se reconfigurera d'autant mieux dans le vent qu'il est souple mais surtout élancé. La reconfiguration (le rapport $A.C_x/(A.C_x)_0$) peut être efficacement modélisé comme un cylindre monté sur un ressort. Le mécanisme est non linéaire: la reconfiguration a lieu lorsque le nombre de Cauchy atteint environ 1 et augmente avec le nombre de Cauchy à la puissance -2/3 (Fig.1.6). Dans le cas de feuilles ou de houppier, la force de traînée doit augmenter comme la vitesse du vent avec un exposant inférieur à 2, ce qui a bien été observé expérimentalement (Vogel, 1989). On peut alors modéliser la force du vent comme :

$$F = \frac{1}{2} \cdot \rho_{air} \cdot \left(A \cdot C_x\right)_0 \cdot u^{2-v} \quad (1.14)$$

où v est positif et mesure l'efficacité de la reconfiguration et peut atteindre 1. Plus récemment, un second mécanisme de reconfiguration, irréversible cette fois, a été percé à jour. Au cours d'un épisode de vent violent, la casse successive de branches périphériques diminue également la prise au vent lors de rafales ultérieures (Lopez et al., 2011). L'existence de points de faiblesse dans les branches (Niklas, Spatz, 2000) accrédite cette théorie. L'évolution aurait ainsi doté les arbres d'un mécanisme leur permettant de concentrer la casse au vent dans la périphérie du houppier pour mieux protéger le tronc plus indispensable à la survie de l'organisme.

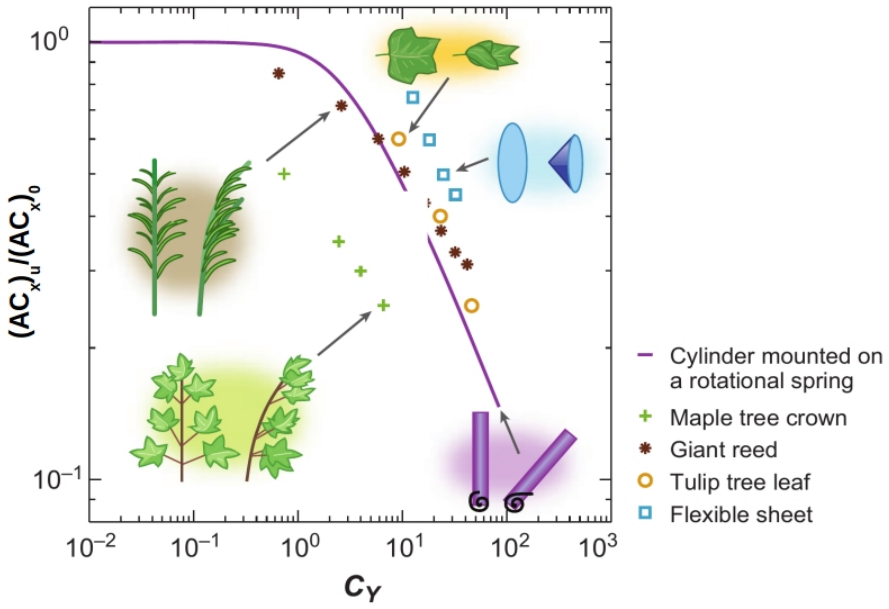


Figure 1.6: Reconfiguration élastique d'une plante.
Variation du facteur de traînée AC_x avec le nombre de Cauchy C_Y défini comme le rapport $\rho U^2 S^3/E$. La ligne violette représente un modèle composé d'un cylindre mécanique monté sur un ressort rotationnel. Les signes plus : branches d'érables, astérisque : roseaux, cercles oranges : feuilles de tulipier de Virginie et carré bleus : disque flexible. Extrait de De Langre (2008)

Enfin, lorsque le déplacement du houppier et de la tige devient important, une seconde force entre en jeu, le poids, qui vient s'ajouter au moment de flexion dû au vent (Peltola, 2006). L'équation (1.9) du moment de flexion total s'écrit alors comme la somme du moment de flexion dû au vent plus la contribution du poids :

$$M_F(z)=(H_F-z)\times F+x(z)\times M(z)\cdot g \quad (1.15)$$

où M(z) est la masse (g) de la tige est du houppier au dessus de z et x(z) est le bras de levier (m) égal au déplacement horizontal du centre de gravité au dessus de z par rapport à la position au repos (sans vent). La résolution analytique du problème n'est alors plus envisageable comme en petits déplacements et il faut alors procéder à la résolution numérique du moment de flexion total (Ancelin et al., 2004) ou bien faire l'hypothèse que le chargement total est proportionnel au chargement induit par le vent (augmentation de 22 % du moment de flexion dû au vent par exemple chez Gardiner et al., 2000).

1.2.1.5. Dynamique de l'arbre dans le vent.

Le modèle statique de l'arbre dans le vent est utile car il est simple mais il correspond plus au comportement d'un arbre soumis à une flexion artificielle qu'à celui d'un arbre se balançant dans le vent. La vitesse de vent critique, au-delà de laquelle un arbre casse, prédite à partir des modèles statiques de chargement surestime toujours beaucoup les vitesses critiques mesurées (Peltola, 2006).

1.2.1.5.Dynamique de l'arbre dans le vent.

Il n'y a qu'à observer un arbre dans une tempête pour se rendre compte qu'il a un comportement très fluctuant au cours du temps qui ne peut être bien compris que sous le prisme de la dynamique. Ce faisant, on ne néglige plus les (pseudo-)forces inertielles liées aux accélérations. Un épisode de vent est en réalité constitué d'une succession de rafales qui amplifient le balancement de l'arbre (James, 2003; James et al., 2006) un peu comme un homme qui pousse régulièrement son enfant sur une balançoire. On va alors parler de dynamique de la structure en réponse à une excitation cyclique, réponse qui met en jeu des caractéristiques dynamiques du système c'est- à dire la façon dont il répond non seulement à l'intensité du vent mais aussi à des fréquences d'excitation par les rafales. Il existe un cadre théorique et expérimental pour appréhender les caractéristiques dynamiques générale d'un arbre pour déterminer ensuite sa réponse à une excitation particulière par le vent (Rodriguez, 2009). Les caractéristiques dynamiques de la structure décrivent l'échange d'énergie dans la structure entière entre deux formes d'énergies mécaniques internes, l'énergie cinétique et l'énergie potentielle de déformation élastique. Enfin, l'énergie mécanique du système se dissipe au cours du temps en fonction des propriétés de la structure ou de son environnement. Les déformations de la structure peuvent être décomposées en modes vibratoires en situation stationnaire (Fig.1.7a). Le mode 0 correspond à un effort statique et le premier mode s'appelle le mode fondamental. Chaque mode peut être caractérisé par 3 paramètres majeurs :

- sa fréquence propre, qui définit le temps caractéristique de l'échange entre les deux types d'énergie. Dans le cas d'une poutre encastrée libre, il existe une formule analytique de la fréquence associée au mode N :

$$f_N = \frac{K_N^2 \cdot D}{2\pi \cdot H^2} \cdot \sqrt{\frac{E}{\rho_s}} \quad (1.16)$$

  où H est la longueur de la poutre, D son diamètre, E le module d'élasticité et ρ sa masse volumique. K_N est un coefficient qui ne dépend que des conditions aux limites. Le mode fondamental est celui dont la fréquence naturelle est la plus basse. Ceci permet d'ailleurs de fournir un critère pour un effort statique qui est donc un effort qui se produit lentement devant la fréquence associée au mode fondamental. La fréquence des modes supérieurs augmente rapidement. On peut observer la fréquence propre associée au mode fondamental d'une tige si on l'écarte de sa position naturelle en le tirant puis qu'on la relâche soudainement ensuite. Pour les modes fondamentaux d'arbres adultes, elle est de l'ordre de 0,3-1 Hz dans la plupart des études (Moore, Maguire, 2004 ; Rodriguez, 2009 ; Rodriguez et al., 2008).

- sa masse qui caractérise l'inertie du mouvement et l'énergie cinétique associée à ce mode.

- Son amortissement qui traduit une dissipation de l'énergie du système. Il existe 3 sources d'amortissement chez un arbre. Le premier est l'amortissement aérodynamique lié à la traînée des feuilles (et dans une moindre mesure des branches) dans l'air. Cette forme d'amortissement est très efficace (Moore, Maguire, 2005 ; Sellier, Fourcaud, 2009). Il existe aussi une dissipation visqueuse de l'énergie dans les tissus (friction interne) eux-mêmes mais cette composante n'est pas très importante (Sellier, Fourcaud, 2009). Enfin, les frottements ou chocs avec les arbres voisins constituent la dernière forme de dissipation qui

peut être prédominante lorsque le peuplement est dense (Milne, 1991).

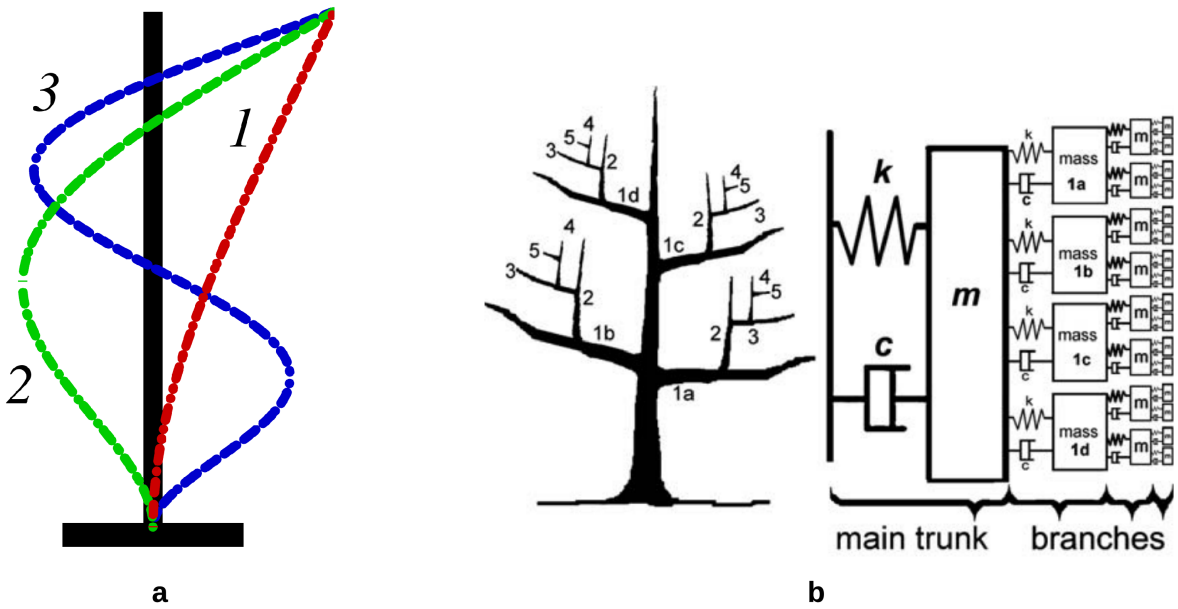


Figure 1.7: Analyse modale des déformations d'un arbre.
a. *Les 3 premiers modes vibratoires d'une poutre encastrée libre (extrait de la thèse de Rodriguez, 2009).* ***b.*** *Modèle représentant les caractéristiques dynamiques de la tige et de ses branches comme un couplage d'oscillateurs harmoniques amortis associés aux branches d'après James et al. (2006). Chaque oscillateur est caractérisé par une masse m (g), un ressort de rigidité k ($N.m^{-1}$) et un amortisseur de viscosité c ($Pa.s^{-1}$).*

Le comportement dynamique d'un arbre, en particulier d'un adulte ramifié ayant exprimé tout son potentiel architectural, est beaucoup plus complexe que celui d'une simple poutre car l'influence des branches et du houppier est forte ((Moore, Maguire, 2005 ; Sellier, Fourcaud, 2009 ; Rodriguez et al., 2008). Le comportement du houppier peut par exemple être modélisé à l'aide d'oscillateurs harmoniques amortis couplés (Fig.1.7b).

Si les vitesses critiques observées sont plus faibles que les vitesses critiques prédites à partir d'un modèle statique de chargement, c'est dû au phénomène d'amplification dynamique ou de résonance. Il n'est pas nécessaire de faire beaucoup d'effort pour pousser quelqu'un sur une balançoire, il suffit juste de pousser au bon moment, en phase avec la fréquence propre du système. C'est ce que l'on nomme la résonance que tous les ingénieurs essayent d'éviter car elle peut provoquer des oscillations catastrophiques. Un train de violentes rafales en phase avec la fréquence propre d'un arbre peut aussi conduire à la ruine de l'arbre. Pour appréhender le couplage dynamique entre la structure (l'arbre) et l'excitation (le vent), on utilise alors un nombre adimensionnel, la vélocité réduite U_R, qui est le rapport entre la période de vibration libre du solide sur le temps caractéristique que met le fluide à parcourir la dimension du solide. Pour une poutre encastrée, la vélocité réduite peut s'exprimer :

$$U_R^2 = \frac{C_Y \cdot S \cdot \rho_s}{\rho_f} \quad (1.17)$$

où C_Y est le nombre de Cauchy, S le défilement de la poutre et ρ est la masse volumique du solide ou du fluide. Lorsque la vélocité réduite est de l'ordre de 1, il existe un couplage fort entre la dynamique du fluide et celle du solide qui peut mener à de la résonance (de Langre, 2008), si l'amortissement ne limite pas l'amplitude du mouvement. Dans le cas des arbres, bien qu'il ne soit pas rare de rencontrer $U_R \approx 1$, il semble que l'architecture et les dimensions leur procurent un amortissement dynamique suffisamment fort pour limiter le phénomène de résonance en amplitude. Toutefois cette saturation de la résonance ne signifie cependant pas que les modes vibratoires soient négligeables Il faut ainsi ajouter ce chargement dynamique supplémentaire qui peut représenter 20 % du chargement statique (Sellier, Fourcaud, 2009).

1.2.2. Mécano-perception et thigmomorphogénèse

L'arbre n'est pas seulement un système passif qui oscille au gré du vent. Il s'agit d'un être vivant capable de percevoir ses variations d'état mécanique sous l'effet des chargements liés à son environnement et d'y répondre.

1.2.2.1. Observations de la mécano-perception.

Il n'y a pas de démonstration plus immédiate à nos sens de la capacité des plantes à percevoir leur environnement mécanique que celle de la Sensitive (*Mimosa Pudica*, voir Fig.1.8) qui replie ses folioles après qu'un doigt l'ait effleuré (Braam, 2005). Si cette plante nous passionne, c'est à cause de sa réaction rapide, qui met en jeu des tissus sensibles spécifiques et des échanges d'eau rapides entre les cellules qui provoquent le mouvement (Braam, 2005).

Figure 1.8: Feuilles de Sensitive avant stimulation (a) repliement après quelques secondes après stimulation (b).
Photos tirées de (Braam, 2005)

Dans la nature, les plantes sont continuellement soumises à des efforts et des stimulus mécaniques externes très variés : des insectes et oiseaux qui atterrissent et décollent, des grands herbivores qui non seulement « arrachent » les herbes qu'ils consomment mais qui les piétinent aussi, de l'ensevelissement sous la neige ou le sable, du poids des plantes épiphytes et grimpantes sur leur support... Et bien sur le vent qui constitue avec la gravité la principale force externe à laquelle sont soumises toutes les plantes aériennes (de Langre, 2008 ; Ennos, 1997). Si la très grande majorité des plantes ne réagissent pas de manière aussi spectaculaire que la Sensitive, il ne faut pas croire qu'elles ne sont pas capables pour autant de réagir à un stimulus mécanique. La plupart des réactions se font seulement à des vitesses beaucoup plus lentes à l'échelle de la croissance. La thigmomorphogénèse, qui signifie littéralement en grec « formation de la forme et l'architecture par le toucher » désigne la capacité des plantes à modifier leur croissance et leur forme suite à un stimulus mécanique (Jaffe, 1973). Dans certains cas, la croissance est orientée dans une direction particulière par rapport au stimulus (vers le stimulus ou dans la direction opposée) et on parle alors de thigmotropisme. Un exemple bien connu de thigmotropisme est donné par la croissance des vrilles de la vigne, ces organes spécialisés qui recherchent le contact d'un support en s'enroulant autour (Darwin, Darwin, 1897 ; Jaffe, Galston, 1968).

1.2.2.2. Syndrome thigmomorphogénétique.

Les réactions de croissance aux stimuli mécaniques se faisant dans la nature lentement et en superposition avec quantité de stimuli, c'est plus par l'expérimentation que par l'observation que la mécano-perception des plantes et la perception du vent par les arbres en particulier a été mise en évidence (voir la fig.1.9). Déjà (Knight, 1803) tuteurait des pommiers et comparait leur croissance avec des arbres libres de leur mouvement. Le tuteurage ou le haubanage dans le cas d'arbres de grandes tailles est donc devenu une pratique courante pour mettre en avant la perception du vent (Blackburn, 1997 ; Holbrook, Putz, 1989 ; Meng, Lieffers, et al., 2006). Bang et al. (2010) compara la croissance de plantes (*Encelia farinosa*) abritées ou non du vent par des panneaux brises-vent (mais cette approche est moins adaptée car elle ne permet par de faire la part entre les effets mécano-perceptifs du vent d'une part et des effets évaporatifs et thermiques de l'autre (cf §1.2.1.2).

A l'inverse, un grand nombre d'expérimentations ont stimulé artificiellement tout ou partie de la plante, en les fléchissant manuellement (Coutand et al., 2009 ; Morel et al., 2012 ; Telewski, 1989) ou à l'aide d'une table vibrante (Der Loughian, 2012). Il est également possible d'augmenter la prise au vent d'arbres en ajoutant des voiles ou des manches à air comme l'on fait (Blackburn, 1997 ; Lundqvist, Valinger, 1996). Certaines études ont artificiellement créé du « vent » à l'aide de ventilateurs (Knight et al., 1992 ; Smith, Ennos, 2003) et on pourrait envisager l'utilisation de souffleries plus élaborées (Rudnicki et al., 2004) (mais on retrouve ici aussi la confusion des effets vue pour le cas des brises-vents). Enfin Gagliano et al. (2012) ont même réussi à démontrer que les plantes étaient sensibles au son, qui n'est autre qu'une vibration mécanique haute fréquence.

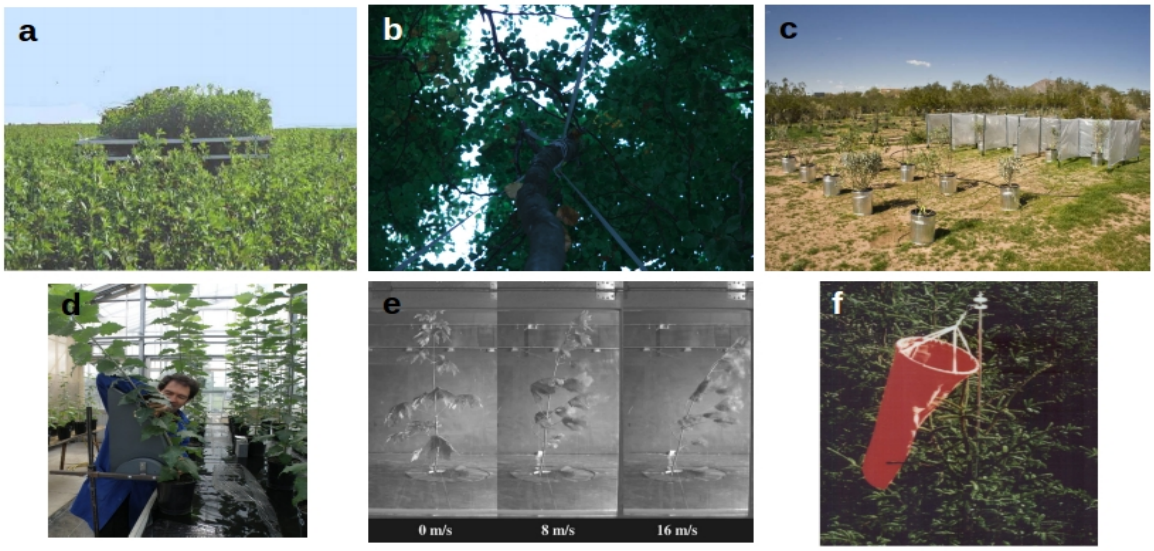


Figure 1.9: Différentes techniques d'étude de la mécano-perception et de la thigmomorphogénèse due au vent :
a) limiteur de course (Moulia, Combes, 2004); b) haubanage ; c) abri au vent (plantes à droite) (Bang et al., 2010) ; d) flexion artificielle; e) soufflerie (Vollsinger et al., 2005); f) ajout de voile ou de manche à air (Blackburn, 1997)

La grande majorité des expériences sur la thigmomorphogénèse, réalisées en conditions contrôlées, ont permis de décrire les réponses caractéristiques suivantes :

- Une diminution de la croissance en longueur des axes (Coutand, 2010 ; Coutand et al., 2008 ; Meng, Lieffers, et al., 2006 ; Morel et al., 2012). Cette diminution affecte non seulement la tige principale mais également l'ensemble des branches (S. Meng et al., 2006; Morel et al., 2012) ainsi que la surface foliaire (Anten et al., 2010 ; Telewski, Pruyn, 1998)
- Une augmentation de la croissance en diamètre des tiges et des branches chez les plantes disposant d'un cambium (Coutand, 2010 ; Coutand et al., 2009 ; Jacobs, 1954 ; Moore et al., 2014 ; Watt et al., 2005). Un point important à noter est que l'augmentation de la croissance en diamètre est étonnamment localisée au lieu de la stimulation mécanique chez les arbres (Fig.1.10).
- Une augmentation de la croissance racinaire (Coutand et al., 2008 ; Reubens et al., 2009 ; Stokes et al., 1997) avec des racines plus longues et de plus grosses sections.
- Une modification de l'architecture racinaire et aérienne. Richter et al. (2009) a mis en évidence qu'une flexion transitoire de 20s était suffisante pour initier la genèse de nouvelles racines latérales chez Arabidopsis Thaliana. La thigmomorphogénèse augmente aussi le nombre de branches portées par les axes, chez la rose (Morel et al., 2012).

1.2.2.2.Syndrome thigmomorphogénétique.

- Une diminution de la capacité des plantes à se reproduire sexuellement (Braam, 2005 ; Cipollini, 1999 ; Niklas, 1998a) (Fig.1.11b).
- Une modification des propriétés mécaniques des végétaux comme le module d'élasticité ou le comportement à la rupture (Badel et al., 2015). Dans le cas d'espèces monocotylédones, le tuteurage de blé ou de maïs augmente le module d'élasticité de la tige et surtout celui des racines (Crook, Ennos, 1996 ; Goodman, Ennos, 2001). A l'inverse, chez les dicotylédones, et chez les arbres en particulier, les stimulations mécaniques diminuent le module d'élasticité de la tige (Kern et al., 2005 ; Telewski, 1989 ; Badel et al., 2015). Telewski (1989) proposa le premier l'appellation de bois de flexion par analogie au bois de réaction pour désigner le bois formé sous l'effet de la thigmomorphogénèse.

Malgré ces profondes modifications, la biomasse totale des plantes stimulées mécaniquement est souvent comparable à celle des plantes témoins (Anten et al., 2005 ; Coutand et al., 2008 ; Niklas, 1998b ; Reubens et al., 2009). Quelques études ont toutefois trouvé que la thigmomorphogénèse pouvait diminuer la biomasse totale produite (Anten et al., 2010 ; Reubens et al., 2009). La vision la plus partagée est que la thigmomorphogénèse modifierait très fortement l'allocation de la biomasse et peu ou pas l'acquisition de ressource (Fig.1.11a). Une partie des photosynthétats alloués en l'absence de sollicitation mécanique à la croissance primaire des tiges et des feuilles d'une part et à celle des organes de la reproduction sexuée d'autre part serait donc réorientée suite à la perception de l'environnement mécanique, au profit de la croissance racinaire et de la croissance en diamètre des axes.

L'étude de la cinétique de croissance avec une fine résolution temporelle a permis la caractérisation précise des effets d'une unique flexion d'intensité contrôlée. Coutand et al. (2000) ont ainsi montré qu'un stimulus mécanique provoquait un arrêt quasi immédiat de la croissance chez la tomate pendant une heure environ. La croissance primaire retrouvait une vitesse identique à celle du témoin 9h après le stimulus, sans aucune compensation. La diminution de la taille des axes de plantes stimulées par rapport à des plantes témoins observée dans les expériences discutées précédemment serait donc due à des arrêts de croissances répétées. Dans le cas de la croissance secondaire, un stimulus mécanique provoque comme pour la croissance primaire, un arrêt de croissance pendant environ 4h chez le peuplier (Coutand et al., 2009). La croissance secondaire est par contre ensuite fortement augmentée pendant 3 jours en moyenne après le stimulus ce qui fait plus que compenser l'inhibition initiale (Fig.1.12) et explique l'augmentation caractéristique de l'épaisseur des axes dans les expériences précédentes.

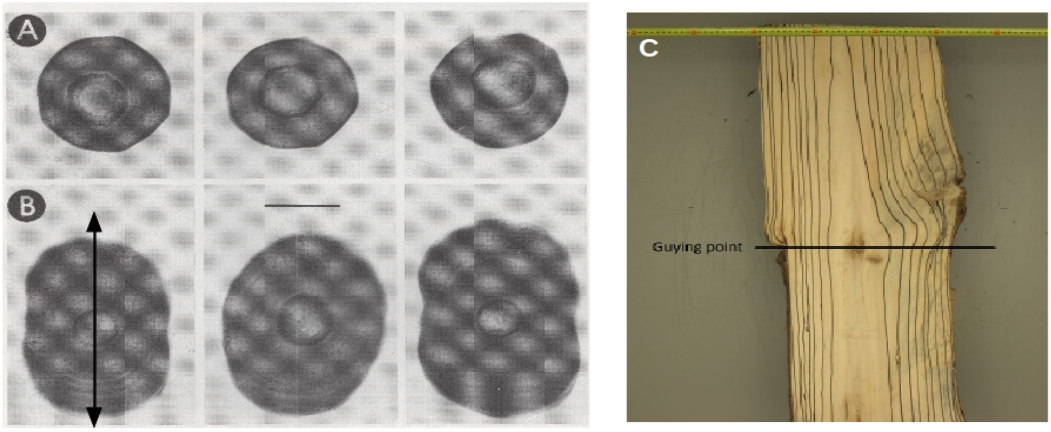


Figure 1.10: Modification locale de la croissance secondaire par thigmomorphogénèse.
A gauche, coupe transversale d'Abies fraseri (Telewski, 1989) témoins (A) ou soumis à des flexions répétées (B) en aller-retour dans une direction (celle de la flèche). A droite, coupe longitudinale d'un pin radiata (Moore et al., 2014) haubané pendant plusieurs années (C). Dans les 2 cas, on observe bien une réponse locale de la croissance secondaire dans les zones les plus stimulées dans la direction de la flexion (B) et au-dessus du point de haubanage (C).

Le niveau de stimulation dans les expériences en conditions contrôlées a souvent été très fort pour maximiser les réponses des plantes, dans le but probable de faire reconnaître l'importance de la thigmomorphogénèse à la communauté scientifique. Telewski (1989) a par exemple fléchi de jeunes plants d'*Abies frasieri* 20 fois par jour à 45° pendant toute une année de végétation. Sur du peuplier, Coutand et al. (2009) a imposé des déformations de 1% à 10%, ce qui est très fort et probablement dans le domaine plastique du bois. Ces régimes de stimulation sont sans doute peu représentatifs du régime de déformation au vent subi par les plantes dans la nature et ne permettent pas de conclure sur l'importance écologique de la thigmomorphogénèse. Pire, des expériences qui croisaient les effets du vent et ceux de flexions artificielles ont même démontré que la croissance et les propriétés mécaniques de tiges de tournesol ou de plantain (*Plantago major*) stimulés soit par le vent soit par des flexions s'opposaient (Anten et al., 2010; Smith and Ennos, 2003) ! Mais là encore les stimulations étaient particulièrement simplistes, d'une part car les flexions artificielles étaient très fortes et que le vent artificiel soufflait assez peu (moyenne de 1,5 et 2,3 $m.s^{-1}$) mais sans discontinuer. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant que seuls les effets du vent sur la photosynthèse et les flux de matière et d'énergie (§1.2.1.2) aient été mis en avant devant ses effets thigmomorphogénétiques.

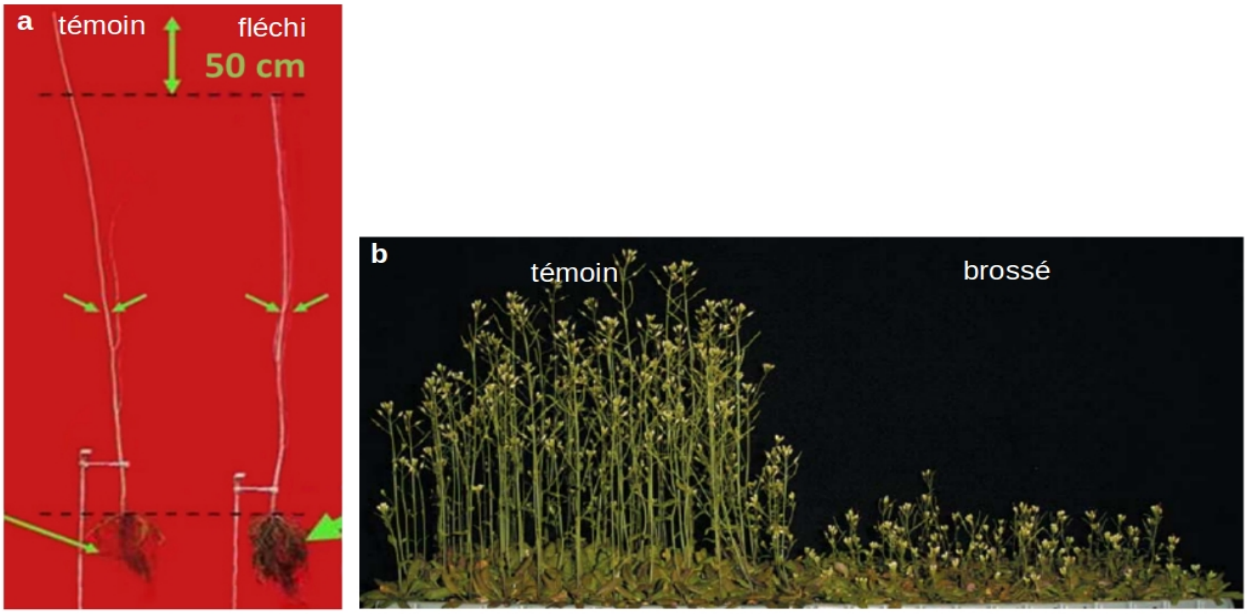


Figure 1.11: Patron de réponses caractéristiques de la thigmomorphogénèse
a) plants de merisier fléchis 8 fois par jour. On voit clairement que la thigmomorphogénèse augmente la croissance racinaire et diminue la croissance primaire. La biomasse totale reste la même entre le plant fléchi et le plant témoin.(Coutand et al., 2008)
b)Effet d'un brossage 2 fois par jour pendant 4 semaines sur la hampe florale d'Arabidopsis thaliana.(Braam, 2005)

Une autre limite forte des expériences en conditions contrôlées concerne l'âge des arbres puisqu'elles sont très souvent mises en place sur de jeunes plants. La thigmomorphogénèse chez des arbres adultes à forte complexité architecturale est beaucoup moins connue. Les rares expériences sur de grands arbres ont consisté à réduire les stimulus mécaniques en conditions naturelles à l'aide de haubans (S. Meng et al., 2006; Moore et al., 2014) et à comparer la croissance avec des témoins après plusieurs mois ou plusieurs années de croissance. Qualitativement, le patron de réponses observé en conditions naturelles est très cohérent avec celui observé en condition contrôlées. D'un point de vue quantitatif et de façon peut être surprenante, ces réponses de croissance sont très fortes, montrant par là même que l'effet majeur du vent sur la croissance des plantes est bien un effet mécanique. Par exemple, la croissance secondaire moyenne de Pins de Monterey (*Pinus radiata* D. Don) haubanés était presque deux fois plus faibles que celle de pins libres après 4 ans de haubanage dans une plantation de Nouvelle-Zélande (Moore et al., 2014). Similairement, le haubanage de Pins tortueux (*Pinus contorta Dougl. Ex Loud. var. latifolia Engelm.*) a montré une croissance en hauteur 40 % plus importante les 4 années qui ont suivi le haubanage par rapport aux 4 années de référence qui l'ont précédé (S. X. Meng et al., 2006). Dans le même temps, la croissance des arbres témoins a diminué de 20 % par rapport à la période de référence.

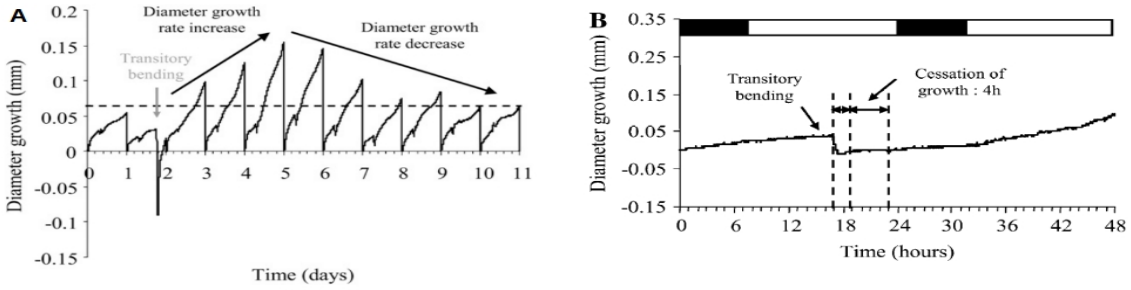


Figure 1.12: Cinétique de la réponse de croissance radiale du peuplier suite à une flexion. *(A) Une flexion augmente la croissance radiale pendant 3 jours avant de revenir à la croissance moyenne avant flexion (trait horizontal hachuré). La croissance en diamètre était remise à zéro tous les jours d'où les discontinuités. (B) zoom sur les premières heures : la flexion entraîne une diminution légère du diamètre et un arrêt de croissance pendant 4h. Extrait de Coutand et al. 2009.*

A travers ces multiples expériences, on peut conclure que les réponses de croissances associées à la thigmomorphogénèse sont donc étonnamment génériques et importantes, bien qu'elles aient été observées sur des espèces très différentes (angiospermes, gymnospermes, herbacées, arbustes et arbres), de tailles très différentes et dans des environnements bien distincts, si bien que certains auteurs n'hésitent pas à parler de syndrome thigmomorphogénétique (Coutand, 2010). Ce patron universel cache par contre une variabilité génétique dans l'intensité de la réponse qui n'a jusqu'alors pas été très étudiée (Kern et al., 2005)

1.2.2.3. Mécanisme de la mécano-perception et de la thigmomorphogénèse

En biologie cellulaire, la transduction d'un signal désigne la perception de ce signal par des récepteurs spécifiques d'une cellule entraînant une cascade de réactions internes se traduisant *in fine* par la modulation (activation ou inhibition) de l'activité de gènes spécifiques. Dans le cas de la thigmomorphogénèse, il s'agit de convertir un signal mécanique externe en signal chimique interne à la cellule. Knight et al. (1992) a clairement démontré que des stimulations mécaniques entraînaient très rapidement (quelques secondes) une forte augmentation de la concentration cytosolique en Ca2+, faisant jouer à cet ion un rôle central dans la chaîne de transduction du signal mécanique vers une réponse biochimique.

De nombreux travaux se sont donc portés vers la recherche d'acteurs de la mécano-perception, protéines et gènes, autour de l'ion Ca2+ (Kurusu et al., 2013) et des autres ions en génnéral. Concernant les récepteurs primaires, des canaux de la membrane, on a cherché des canaux de la membrane cellulaire dont l'ouverture serait provoquée par une augmentation de la tension membranaire. Ce mécanisme était bien connu chez les bactéries et on a aussi découvert chez les eucaryotes (plantes, animaux et fungi) des canaux mécano-sensibles (on trouve souvent les termes de MscL ou MscC pour « mechanosensitive channel of large or small unitary conductance »)

(Kung, 2005). Des canaux s'apparentant aux MscC ont été les plus sérieux candidats (Monshausen, Gilroy, 2009) puisque leur activation par une tension de la membrane augmente les flux membranaires d'ions (Cl-, K-). Plus récemment on a aussi découvert des canaux calciques mécano-sensible nommé MCA (Kurusu et al., 2013). Le problème actuel est que les plantes mutantes pour ces canaux n'ont pas de phénotype apparemment défectueux : leur implication dans la thigmomorphogénèse n'est donc pas encore établie (Coutand, 2010). On a donc cherché une autre voie possible de perception. Dans le règne animal, les intégrines sont des protéines de la membrane ayant un rôle vital car elles transmettent les déformations mécaniques de la matrice extra-cellulaire au cytosquelette. Par analogie, des recherches se sont portées sur une protéine similaire de la membrane qui adhérerait à la paroi végétale et transmettrait ses déformations à l'intérieur de la cellule. Plusieurs protéines ayant de telles caractéristiques ont déjà été découvertes, les RLKs (« receptor like kinases ») et les WAKs (« receptor-like wall-associated kinases ») et THE1(Coutand, 2010 ; Monshausen, Haswell, 2013). Le défaut de cette seconde hypothèse est qu'il n'y a pas encore de lien clair avec l'entrée rapide du calcium dans les cellules. Bien qu'il soit évident que ces deux familles de protéines (canaux mécano-sensibles MS et protéines liantes RLK/WAK) doivent jouer un rôle dans la perception cellulaire, il reste encore difficile de savoir si l'un d'eux est bien le récepteur primaire qui déclenche toute la cascade de transduction ou s'ils interviennent dans un second temps et des travaux pour éclaircir leur rôle respectif doivent être poursuivis (Monshausen, Haswell, 2013). Comme le remarquait Coutand (2010), il est d'ailleurs probable que plusieurs récepteurs primaires coexistent car il est difficilement soutenable qu'une unique voie de transduction puisse permettre la régulation de la croissance face à la grande variabilité des signaux mécaniques externes. Parmi les faits marquants de la cascade de réactions physiologiques qui composent la transduction du signal mécanique, outre l'entrée de Ca2+, on a aussi observé une accumulation de ROS (reactive oxygen species) tel H_2O_2 dans l'espace extra-cellulaire. Ce dernier s'acidifie aussi très rapidement (quelques minutes) (Coutand, 2010 ; Chehab et al., 2009 ; Telewski, 2006).

Parallèlement, les avancées en biologie moléculaire et en génomique ont permis de découvrir un certain nombre de gènes impliqués dans la mécano-perception. En 1990, on connaissait déjà quelques gènes qui étaient rapidement sur-exprimés après une simulation tactile : les gènes *TCH* (pour « touch inducible) (Braam, Davis, 1990). Plus récemment, un criblage complet du génome d'*Arabidospis thaliana* a révélé que plus de 760 gènes (2,5 % du génome) étaient sur-exprimés après une stimulation tactile (Lee et al., 2005) ! Parmi ces gènes, un grand nombre synthétisent des protéines calmodulines (CML et CaM) qui se lient à Ca2+ pour former un complexe. Des gènes synthétisant des enzymes remodelant la paroi végétale comme les gènes *THX* sont aussi largement représentés. Il est très intéressant de constater aussi que beaucoup de gènes sont aussi sur exprimés lorsque la plante est confrontée à d'autres stress environnementaux (froid, chaleur, ombre). 2 facteurs de transcription homologues (et le gène correspondant), PtaZFP2 et JrZFP2, ont été découverts chez le peuplier (Pta= *Populus tremula*alba*) et le noyer (Jr = *Juglans regia*) et se sont révélés particulièrement importants dans les toutes premières phases de la mécano-perception et de l'inhibition de croissance (Leblanc-Fournier et al., 2008 ; Martin et al., 2014).

Dans la chaîne de réaction qui mène à l'ensemble des réponses thigmomorphogénétiques à

l'échelle de la plante, la transmission à longue distance suit l'étape de transduction intracellulaire. Les hormones sont des acteurs classiques de la transmission longue distance d'informations chez les plantes. On sait que nombre d'entre elles sont mises en jeu pendant une réaction thigmomorphogénétique. Il y aurait synthèse d'éthylène ou de jasmonates (Chehab et al., 2009). La synthèse d'éthylène est non seulement une réaction typique de la thigmomorphogénèse (Telewski, Jaffe, 1986) mais également à de nombreux autres stress environnementaux. L'auxine, mise en jeu dans la croissance primaire, verrait sa concentration diminuée à cause de la synthèse d'une enzyme la dégradant (Chehab et al., 2009). Par ailleurs, Jaffe et al. (1985) ont mis en évidence une synthèse de callose qui se dépose dans le phloème et en obstrue les tubes environ 1 à 2 heures après une stimulation mécanique. Ce mécanisme pourrait bloquer le transport d'hormones dans le phloème modifiant localement la régulation de la croissance. Dans le cas de l'arrêt de la croissance primaire, il est évident qu'un transport rapide d'informations du lieu du stimulus mécanique vers les méristèmes apicaux se produit et la conduction d'hormones n'est pas assez rapide pour l'expliquer (Moulia et al., 2011). Les plus sérieux candidats de ce mécanisme de transmission rapide sont des ondes de dépolarisation membranaire (Julien et al., 1991) (à l'instar des influx nerveux dans le règne animal) ou plus récemment des ondes de pression dans la sève xylémienne (Lopez et al., 2014) qui présentent des propriétés très intéressantes. Elles se déplacent en effet très vite vers les méristèmes apicaux mais aussi racinaires et leur intensité est proportionnelle aux déformations.

1.2.2.4. S^3m, un modèle quantitatif de mécano-perception.

L'étude de la mécano-perception est restée longtemps qualitative et c'est l'équipe Méca du PIAF à Clermont-Ferrand qui est la première à avoir développé et validé un modèle, appelé S^3m pour « Sum of Straing-Sensing model » (au cours d'une série de papiers synthétisée dans Moulia et al., 2011, 2015). Ce modèle est fondé sur la perception par les cellules vivantes de la plante du champ de déformations, et non des contraintes qui les ont engendrées. Ce sujet du signal perçu, contrainte ou déformation, était un point de débat dans la communauté de la mécano-biologie que les travaux du PIAF (Coutand, Moulia, 2000) ont permis de clarifier. Ces travaux ont aussi permis de mettre en évidence que faire varier l'amplitude de la flexion sur la même plante, ou faire varier les déformations issues de la même amplitude de flexion en utilisant différentes plantes de structures différentes pouvait se résumer à une loi unique, ce qui confirme tout le sens du signal « déformation ». On démontre ainsi l'intérêt pour la biologie de bien formaliser l'analyse mécanique, qui seule permet de transformer l'intensité de la flexion globalement appliquée en un signal de déformation perçu localement par les cellules vivantes puis intégré à l'échelle des méristèmes de la plante entière. Enfin, seule l'intensité des déformations semble être perçue et non le signe car une élongation provoque les mêmes effets qu'une contraction (Coutand, 2010) si bien que le terme « déformation » désignera par la suite l'intensité des déformations (en valeur absolue). En résumé, S^3m permet de modéliser la mécano-perception d'une plante soumise à une unique flexion statique d'amplitude variable. Cette flexion induit un champ de déformation dans toute la plante et chaque cellule (ou élément de tissu) soumise à la déformation locale envoie en réponse un signal élémentaire ds_i vers les méristèmes primaires et secondaires :

$$dS_i(t) = k_0 \cdot (\varepsilon(t) - \varepsilon_0)\, dV \quad \text{si} \quad \varepsilon(t) \geq \varepsilon_0 \qquad (1.18)$$
$$dS_i(t) = 0 \quad sinon$$

où k_0 représente la sensibilité de la cellule, ε la déformation subie, ε_0 un éventuel seuil de déformation et dV un élément de tissu mécano-percepteur. Moulia et al. (2011) font alors l'hypothèse que toutes les cellules perceptrices ont la même sensibilité k_0 et le même seuil ε_0. Ils supposent de plus,sur la base de quelques évidences expérimentales, que les différents signaux élémentaires issus des tissus déformés se somment sans perte avant d'atteindre les méristèmes apicaux où ils modifient la croissance. La réponse de croissance secondaire au contraire se réalise au niveau du cambium et s'avère locale au niveau de la tige (Fig.1.10), c'est-à-dire que seuls les signaux émis par les cellules mécano-perceptrices situées juste sous le cambium, sont sommés. A l'inverse, les signaux élémentaires de l'ensemble des tissus mécano-percepteurs de la plante sont sommés au niveau du méristème apical (Coutand, 1999 ; Moulia et al., 2011). Il est par conséquent nécessaire de connaître la géométrie de la tige et des tissus mécano-percepteurs. $S_{i,2}$ représente le signal total émis par les cellules mécano-perceptrices d'une section obtenue vers le cambium et $S_{i,1}$ le signal total émis par l'ensemble des cellules vers le méristème primaire :

$$S_{i,2}(z,t) = k_0 \iint_{\text{tissus mécanosensibles}} (\varepsilon(z,r,\theta,t) - \varepsilon_0)\, d\theta \cdot dr \qquad (1.19)$$
$$S_{i,1}(t) = k_0 \iiint_{\text{tissus mécanosensibles}} (\varepsilon(z,r,\theta,t) - \varepsilon_0)\, dz \cdot d\theta \cdot dr$$

Si $\varepsilon(z,r,\theta,t) < \varepsilon_0$ sur l'ensemble des tissus mécano-percepteurs alors $S_{i,1}$ et $S_{i,2}$ sont nuls. Il est important de noter que ce modèle de perception a été validé au niveau des premières étapes moléculaires de la transduction du signal. En effet la production du facteur de transcription Pta-ZFP2 préalablement identifié (§1.2.2.3) suit une relation linéaire de l'intégration de la somme des déformations perçues (Coutand et al., 2009) ce qui constitua la première mesure directe de mécano-sensitivité in planta. La question suivante a été de savoir s'il existait des tissus spécifiquement mécano-recepteurs. Coutand et Moulia (2000) ont tenté de modéliser une différence de perception des différents tissus vivants mais cette étude n'a pas permis de choisir entre une intégration des déformations sur l'ensemble des cellules vivantes ou uniquement sur l'anneau cortical. Par contre, le marquage des zones mécano-sensibles par hybridation in situ d'ARN du facteur de transcription Jr-ZFP2 chez le noyer (*Juglans regia*), a permis à Leblanc-Fournier et al. (2008) de restreindre les tissus mécano-sensibles aux parenchymes corticaux et médullaires et dans une moindre mesure du phloème mais pas dans le xylème ni dans le cambium.

L'étape suivante est la réponse des méristèmes aux signaux S_i qu'ils reçoivent. Moulia et al. (2011) ont mis en évidence une relation de type logarithmique entre la somme des déformations perçues et la réponse de croissance au niveau des méristèmes (croissance radiale d'une part et temps de reprise de la croissance en longueur d'autre part) pour des tiges de tomates et des plants de peupliers. Ces relations introduisent de nouveaux seuils (seuil de perception des méristèmes). Par la suite, la généricité de ce modèle a également été validée en partie sur 5 espèces tropicales (Coutand

et al., 2010) aux stratégies écologiques contrastées.

1.2.2.5. Accommodation de la perception

Une flexion unique n'est pas une situation représentative des conditions naturelles où les arbres sont en permanence secoués par le vent. Des expériences où de jeunes arbres sont soumis à des flexions successives ont montré que les réponses thigmomorphogénétiques sont beaucoup plus fortes pour les premières stimulations que pour les suivantes (Martin et al., 2010 ; Telewski, Pruyn, 1998 ; Moulia et al., 2011) (voir Fig.1.13). De façon similaire, des stimuli mécaniques répétés de la Sensitive « entraînent » celle-ci à répondre de moins en moins même si les stimuli restent les mêmes (Gagliano et al., 2014). Ce mécanisme serait transitoire, ainsi Martin et al. (2010) observa une recouvrance de la sensibilité mécanique originelle des peupliers après 6 jours sans flexion. Cette désensibilisation transitoire de la perception constitue un cas d'habituation ou d'accommodation sensorielle (Coutand, 2010 ; Leblanc-Fournier et al., 2014). Les travaux à l'échelle moléculaire permettent d'aller plus loin. Une analyse de la transcription des gènes montre que la majeure partie des gènes exprimés suite à une première flexion ne le sont plus après une seconde flexion réalisée 24h plus tard (communication personnelle de Lise Pomiès, doctorante au PIAF). Parmi ces gènes, *Zfp2* serait un acteur important. D'une part il s'agit d'un facteur de transcription dont l'expression modifie celle de nombreux gènes impliqués dans la mécano-perception mais aussi dans l'arrêt de croissance qui survient rapidement après un stimulus. D'autre part, son expression après une flexion est proportionnelle à son intensité, alors que son expression est très rapidement atténuée lors d'une seconde flexion (une seconde flexion de même intensité réalisée 3 heures après la première va conduire à une expression 2 à 3 fois moins forte que la première). L'analyse de la cinétique d'expression de Pta-ZFP2 révèle aussi que l'accommodation se caractérise par une désensibilisation beaucoup plus rapide que celle de recouvrement de la sensibilité.

La thèse de Christelle Der Loughian (2012) visait à comprendre l'effet de flexions dynamiques (c'est à dire incluant des vibrations à différentes fréquences en plus d'une composante statique lente) sur la croissance de jeunes peupliers. Elle démontra que la réponse de croissance radiale de peupliers fléchis statiquement était la même que ceux de peupliers fléchis statiquement avec la même intensité puis vibrant autour de la position fléchie. Ce résultat amène à penser qu'il existe un autre mécanisme de désensibilisation, beaucoup plus rapide que celui mis en avant précédemment (moins d'une seconde) qui expliquerait pourquoi la première flexion statique induit une réponse mais pas les sollicitations dynamiques suivantes. Knight et al. (1992) observa également une diminution progressive de l'intensité des flux d'ion Ca2+ dans le cytosol de plants de tabac, au cours de flexions répétées toutes les 5 secondes pendant une minute, qui serait la conséquence d'une désensibilisation très rapide. Si tel était le cas, la recouvrance de sensibilité suite à des stimuli haute fréquence se fait alors en moins de 24 heures puisque 2 flexions à un jour d'intervalle ont des effets additifs sur la croissance (Martin et al., 2010). Ces conclusions laissent à penser qu'un petit échantillon seulement des nombreuses rafales d'une tempête serait perçu par une plante, la majorité des rafales se produisant quand l'appareil sensitif est désensibilisé.

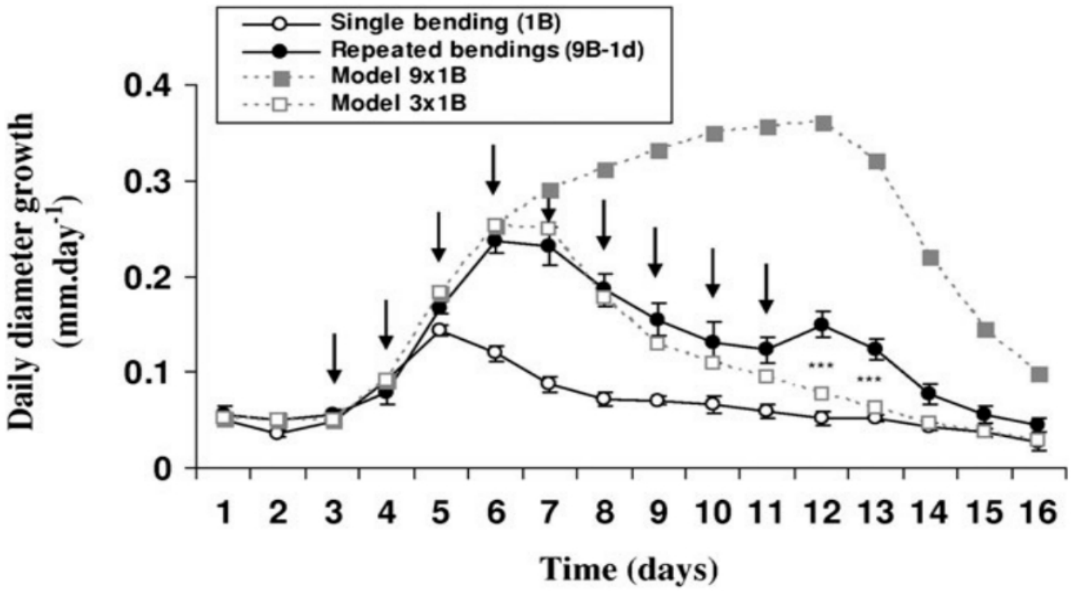


Figure 1.13: Un exemple d'accommodation mécanique lente.
Comparaison de l'effet d'une flexion transitoire unique ou de flexions répétées sur la croissance journalière en diamètre de peupliers. Les courbes de croissance en diamètre ont été obtenues après une ou neuf flexions. Les flèches indiquent la date à laquelle chaque flexion transitoire a été appliquée sur la tige. Les cercles ouverts et fermés sont les moyennes ± ET de dix (n=10) ou six (n=6) enregistrements indépendants après une seule flexion ou des flexions répétées quotidiennement, respectivement. Sous l'hypothèse que les effets de chaque flexion successive ont été additifs, deux modèles théoriques sont proposés: le modèle 9x1B(carrés pleins) et le modèle 3x1B (carrés vides). Ces modèles ont été obtenus en utilisant la croissance en diamètre mesuré sur l'enregistrement 1B et en ajoutant neuf fois (modèle 9x1B) ou trois fois (modèle 3x1B) l'effet d'une simple flexion. Dans le modèle 3x1B, il est considéré que seules les 3 premières flexions ont un effet sur la croissance. Triple astérisques (***) symbolisent des différences significatives entre le Traitement 9B-1d et le modèle 3x1B au seuil de 1%. Extrait de Martin et al. (2010)

Pour terminer cette section, il est important de différencier la notion d'accommodation sensorielle (ou d'entraînement) de celle de mémoire. Il est facile de confondre ces deux notions, d'autant plus que la réponse différente d'une plante « accommodée » à un second stimulus laisse penser qu'elle « se souvient » y avoir déjà été confronté. Ces deux mécanismes nécessitent tous les deux des capteurs pour percevoir de l'information et éventuellement un transport de cette information au sein de la plante, par contre dans le cas de l'accommodation sensorielle, la réponse physiologique est déclenchée automatiquement. Dans le cas de la mémoire, l'information est stockée sans déclencher de réaction immédiate. Il peut ensuite y avoir un traitement de l'information (conditionné par d'autres informations environnementales) qui décide si oui ou non l'information doit-être rappelée et entraînée une réponse (Cvrčková et al., 2009). Une expérience menée sur *Bidens pilosa* au PIAF de Clermont-Ferrand a déjà mis en évidence la mémoire de cette plante dans le contrôle d'une rupture de la symétrie du développement des bourgeons. Chez une jeune plantule, lorsque le bourgeon terminal est détruit, un des deux bourgeons axillaires portés par les cotylédons

vient prendre le relais (on dit qu'il prend la préséance). En temps normal, aucun bourgeon axillaire n'est préféré *a priori* (tous les deux ont 50 % de chance de prendre la préséance). Lorsque les expérimentateurs poinçonnaient un des deux cotylédons et décapitaient ensuite le bourgeon apical, ils observèrent que le bourgeon axillaire du cotylédon non-endommagé prenait la préséance beaucoup plus fréquemment qu'en temps normal. Là où la mémoire entre en jeu, c'est que lorsque le bourgeon apical était détruit plusieurs jours après l'arrêt du poinçonnement, le bourgeon axillaire du cotylédon non endommagé gardait toujours la préséance ! Un signal extérieur (le poinçonnement) pouvait initier un message de « rupture de symétrie », ce message pouvait circuler dans la plante, puis y être en quelque sorte « stocké en mémoire » jusqu'à ce que la plante, ayant perçu d'autres signaux (la décapitation du bourgeon apical), puisse enfin « rappeler » le message mémorisé et l'exprimer par une modification de sa morphogenèse (Desbiez et al., 1984 ; Thellier, Desbiez, 1989). *Bidens pilosa* était capable de mémoriser cette information pendant 14 jours. Y-a-t-il mémoire dans le cas de la morphogenèse ? Quelques observations d'effets des stimulations mécaniques pendant la période de dormance hivernale sur la croissance au printemps suivant (sur le pin sylvestre (Lundqvist, Valinger, 1996) ou sur le peuplier (Trupiano et al., 2013)) suggèrent une mémoire mécanique de plusieurs mois !

1.2.2.6. Mécano-perception et accommodation de l'os

Il est intéressant ici de faire un petit détour dans le monde animal et de considérer le cas des os longs des mammifères, en particulier des humains. Étant donné ses implications médicales, ce processus a été bien plus étudié que la réponse thigmomorphogénétique des plantes, en particulier dans les cas des sollicitations répétées. Or il existe des similitudes entre la mécano-perception de l'os et celle de la plante (Moulia et al., 2006). La croissance des os longs comporte une croissance en longueur subapicale et une croissance en diamètre qui est le fait de couches de cellules périphérique appelée périoste. Au cours de sa vie, la croissance de l'os et la distribution de sa masse sont modelées en fonction du chargement mécanique perçu. Les os sont sensibles aux déformations et non aux contraintes (Frost, 1964). De plus, le niveau de déformation subi n'entraîne de réponse qu'au delà d'un certain seuil. Parmi les 3 lois qui régulent l'adaptation des os, Turner (1998) propose que les cellules d'os s'accommodent aux chargements exceptionnels ce qui les rend peu sensibles aux chargements chroniques. Il propose même un modèle mathématique simple, plus tard amélioré et validé par (Schriefer et al., 2005) permettant de formaliser l'accommodation à l'aide d'un unique paramètre. Dans cette approche, le système de perception n'est pas un simple mécanostat, i.e. un système qui régule les déformations subies vers une valeur de consigne fixée une fois pour toute. En effet, la valeur de consigne varie en permanence en fonction de l'histoire récente des déformations perçues :

$$\frac{d\varepsilon_0}{dt} = \frac{\varepsilon(t) - \varepsilon_0(t)}{\tau} \quad (1.20)$$

Dans ce modèle, le seuil de déformation cherche sans arrêt à égaliser les dernières déformations perçues avec une vitesse qui dépend d'un temps caractéristique τ (et qui peut être instantanée si $\tau \to 1$). Ce modèle est très intéressant d'une part par sa simplicité et d'autre part par sa

capacité à décrire des phénomènes compliqués comme l'effet de l'histoire du chargement passé (en plus des caractéristiques du chargement présent) sur la croissance. Ce modèle reproduit convenablement l'observation de réponses fortes de croissance à des événements mécaniques anormalement forts et à l'inverse peu de réponse à des variations légères des stimuli (Schriefer et al., 2005). Il serait facile à transposer au cas d'une plante et pourrait permettre d'expliquer comment se dimensionne le paramètre de seuil de perception des déformations dans le modèle S^3m.

1.2.2.7. La thigmomorphogénèse est-elle adaptative?

Dobzhansky, en 1937 écrivait 'Nothing in biology makes sense, except in the light of evolution', pour défendre la biologie évolutive. Cette phrase élégante rappelle aussi que tous les processus biologiques doivent être envisagés sous le prisme de l'adaptation qu'ils procurent et la thigmomorphogénèse ne déroge pas à cette règle. Ce chapitre a donc pour but de questionner le caractère adaptatif de la thigmomorphogénèse.

On utilise très souvent le concept de valeur adaptative (ou « fitness » en anglais) d'un organisme qui se mesure par le nombre de descendants générés par un individu donné -ou un génotype donné- divisé par la moyenne du nombre des descendants de l'ensemble de la population considérée, et qui résulte donc de la capacité de cet individu à croître, survivre et à se reproduire dans son environnement (Orr, 2009). En foresterie, on retrouve aussi le terme de « vigueur » d'un arbre pour décrire sa capacité à assimiler du carbone, résister aux stress environnementaux, à s'adapter à des conditions environnementales changeantes et à se reproduire (Dobbertin, 2005). Pour caractériser les déterminants de ce fitness, il est indispensable de le mesurer à l'aide de traits qui décrivent des propriétés morphologiques, physiologiques ou phénologiques à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier (Violle et al., 2007). On parle de traits fonctionnels lorsque les traits impactent indirectement la croissance, la reproduction ou la survie de l'organisme. Il est assez facile de se convaincre que tout trait fonctionnel qui diminuerait le risque de mortalité sans diminuer la capacité de croître ou de se reproduire de l'individu augmenterait sa valeur adaptative. La thigmomorphogénèse s'inscrit évidemment dans la perspective d'une diminution du risque de dommages et de mortalité (mécanique), encore faut-il prouver (1) qu'elle augmente la survie face aux chargements mécaniques (2) sans être préjudiciable à d'autres fonctions.

1.2.2.7.i. La thigmomorphogénèse : moteur de l'acclimatation au vent des plantes.

La question est donc d'évaluer comment la thigmomorphogenèse (avec son système de mécano-perception, de réponse et d'accommodation sensorielle) permet une acclimatation, c'est à dire une adaptation physiologique du phénotype à l'environnement venteux ; (en biologie, on préfère le terme d'adaptation pour les changements génétiques stables acquis au cours de l'évolution). L'acclimatation est donc une plasticité des propriétés de la plante qui augmente sa fitness dans ses conditions de milieu. Dis très simplement et de façon un peu trop finalisée, on se demande donc si les arbres se mesurent à leur micro-climat mécanique « pour » s'endurcir aux vents forts .

Parmi les réponses thigmomorphogénétiques présentées (§1.2.2.2), la diminution de la croissance primaire et de la surface foliaire diminue d'une part la prise au vent, mais aussi les bras de levier (de la tige et des branches). En conséquence, le moment de flexion induit par le vent est

plus faible que pour un arbre n'ayant pas présenté de réponses thigmomorphogénétiques. D'autre part, la thigmomorphogénèse diminue la rigidité des pétioles (Niklas, 1996), augmentant la reconfiguration aérodynamique de l'arbre. Enfin, le bois de flexion apparaît plus déformable, c'est-à-dire qu'il peut subir de plus fortes déformations avant d'être endommagé. Ces modifications participent à une stratégie d'évitement du vent (Puijalon et al., 2011) puisqu'elles diminuent la force de traînée. C'est la « stratégie » qu'emploie le roseau qui « plie et ne rompt pas » dans la fable de La Fontaine (1668) alors que le chêne reste droit face au vent et résiste à ses assauts, ce qui relève de l'autre grand type de stratégie employée par les plantes, celle de la tolérance au « vent ». L'augmentation de leur croissance secondaire amène par ailleurs des tiges plus rigides et plus résistantes à la casse. De plus l'augmentation du nombre de racines et de leur croissance par thigmomorphogénèse conduit à une meilleure efficacité de l' ancrage (Nicoll et al., 2008). Une plante qui suit une stratégie de tolérance au vent subit alors une traînée plus importante qu'une plante qui suivrait une stratégie d'évitement, mais son tronc plus résistant ainsi que son meilleur ancrage lui permet « d'encaisser » ce surplus de force. Si La Fontaine tire une morale de la victoire du roseau sur le chêne, dans la nature, les 2 stratégies coexistent et aucune ne peut être déclarée comme meilleure.

La thigmomorphogénèse modifie également le comportement oscillatoire de l'arbre dans le vent. Par exemple, la diminution de l'élancement d'une tige par la thigmomorphogénèse augmente beaucoup sa fréquence propre. La modification de l'architecture aérienne (chez la rose) par des stimulations mécaniques (Morel et al., 2012) laissent aussi penser que la thigmomorphogénèse modifie l'amortissement des oscillations. Des travaux (James et al., 2006 ; Rodriguez et al., 2008 ; Spatz et al., 2007) ont en effet montré l'importance de l'architecture du houppier dans l'amortissement du mouvement. Rodriguez (2009) suggère que la cascade de modes de plus en plus localisés avec la ramification, favorable à l'amortissement, résulterait probablement de la thigmomorphogénèse au sein de l'arbre. Avant d'aborder les questions biologiques, une meilleure compréhension du rôle global du houppier dans le problème mécanique de l'arbre soumis au vent est nécessaire pour progresser dans ce domaine.

Qualitativement, il semble donc assez clair que la thigmomorphogénèse diminue le risque d'endommagement futur par le vent (au moins pour ce qui est de sa composante statique) même si cela n'a jamais été réellement quantifié. On peut réellement se demander si elle n'est donc le principal responsable de l'acclimatation de la plante à son environnement mécanique. Il peut exister d'autres formes d'acclimatation. La plus connue concernerait les arbres avec un port « en drapeaux » profilé dans la direction des vents dominants, dans les régions où ceux-ci sont régulièrement très forts. Telewski (2012) s'est demandé si les arbres obtenaient activement un tel port auquel cas il s'agirait d'une forme poussée de thigmotropisme ou bien s'il résultait d'un processus bio-physique passif de la part de l'arbre pendant lequel les branches se profileraient en pliant sous le vent lorsqu'elles sont jeunes, petites et flexibles, avec une forme qui serait ensuite figée par la croissance en épaisseur au cours du temps. Bien qu'il n'écarte pas la possibilité d'un tropisme, Telewski (2012) privilégie l'hypothèse d'une forme acquise passivement.

Une conséquence assez intuitive est que la forme d'une plante acclimatée et le rapport de ses dimensions (ce que l'on nomme une allométrie) doivent être modelés par le vent. En particulier

l'allométrie entre les dimensions mises en jeu dans le moment de flexion de l'arbre (hauteur, surface du houppier...) et celles mises en jeu dans la résistance du tronc ou de l'ancrage doivent être corrélés (Niklas, Spatz, 2006). Cette idée n'est pas nouvelle et a donné lieu à une théorie sur le dimensionnement optimal des arbres par rapport au vent (Metzger, 1893) : la théorie du dimensionnement iso-contraint (« constant-stress theory » ou « uniform-stress theory » en anglais) (Dean, Long, 1986 ; Morgan, Cannell, 1994 ; Fournier et al., 2015 ; Moulia, Fournier, 1997)

. Elle stipule que l'allocation optimale de photosynthétats le long de la tige doit minimiser le risque de rupture en évitant la concentration de contraintes. Le dimensionnement de la tige est alors optimal car exempt de points faibles. Pour être plus précis, c'est en fait le facteur de sécurité (ratio entre l'état local de contrainte et la contrainte maximum que peut endurer le matériau) qui doit rester constant le long de la tige(Moulia, Fournier, 1997). Cette théorie a soulevé beaucoup d'intérêt chez les chercheurs en science forestière car elle rationalisait les lois de défilement de la tige en prévoyant que :

$$D(z)^3 = C_s \cdot (H_F - z) \quad (1.21)$$

où D(z) représente le diamètre de la tige à la hauteur z, C_s est le coefficient de sécurité et H_F la hauteur à laquelle s'applique la force du vent. Les études qui ont validé cette théorie ont principalement consisté à vérifier si des courbes de défilement empiriques concordaient bien avec un dimensionnement optimal (Morgan, Cannell, 1994 ; Mattheck, Burkhardt, 1990). La théorie du « constant-stress » a également soulevé de nombreuses critiques (Moulia, Fournier, 1997 ; Niklas, Spatz, 2000). D'une part les modèles mécaniques qui se cachent derrière ces modèles de défilement sont souvent beaucoup trop simplistes (force horizontale statique) par rapport au chargement réel du vent sur un arbre (chargement dynamique non linéaire). On peut donc se demander l'avantage en terme de sécurité mécanique de se dimensionner uniquement contre la déformation statique.. Moulia et Fournier (1997a) remarquent aussi le manque de discussion des hypothèses biologiques sous-jacentes aux modèles. Pourquoi est ce que ce dimensionnement qui vise à homogénéiser la répartition du chargement le long du tronc devrait-il conduire à une loi « universelle » du dimensionnement des arbres, sans référence à l'environnement (dans un milieu sans vent fort, c'est très certainement d'autres contraintes écologiques qui régiront le défilement du tronc!). Enfin c'est le principe même de la théorie qui a été remis en cause par Niklas and Spatz (2000), proposant la stratégie alternative de reconfiguration plastique irréversible (§1.2.1.4) qui nécessite la présence de points faibles dans le houppier qui casserait préférentiellement. Bien que les pourfendeurs de la théorie du dimensionnement iso-contraint n'en aient fait aucune mention dans leur article, la stratégie de la reconfiguration fragile ne remet pas en cause l'absence de points faibles dans le tronc. Plus récemment, l'amélioration des techniques de mesures ont permis de tester et de réfuter la théorie du dimensionnement optimal, sur un mélèze *Larix kaempferi* (Minamino, Tateno, 2014).

Cette théorie a aussi été étendue, avec un certain succès, à l'échelle d'une population d'arbres (Dean et Long, 1986). Le modèle permet alors d'imaginer des allométries (i.e. des proportions constantes) entre les différents facteurs géométriques impliqués dans la résistance au vent : la hauteur du bras de levier (supposé proportionnelle à la hauteur de la plante), le diamètre de l'arbre (approximé par le diamètre à 1m30), la surface de prise au vent (approximée par des dimensions de

la couronne, par l'espace disponible autour de l'arbre forestier, par un indice foliaire). Il a eu un certain succès dans le cas de peuplements monospécifiques et équiennes pour prédire des allométries hauteur-diamètre à 1m30 (Dean et al., 2002). Cette transposition de la théorie initiale à l'échelle de l'arbre à une échelle population ou peuplement sous-entend des hypothèses fortes, notamment que tous les arbres reçoivent le même vent et se dimensionnement avec la même marge de sécurité, ce qui n'a rien de physiquement et biologiquement évident. Il est possible que l'homogénéité des arbres provenant de peuplements monospécifiques et équiennes aient favorisé le succès de la théorie. Et de fait, l'hypothèse très contraignante d'une sécurité identique entre arbres à l'échelle du peuplement a été confortée (fig.1.14) par des mesures *in situ* sur 9 *Picea stichensis* voisins de tailles différentes et appartenant à un peuplement régulier (Hale et al., 2012 ; Wellpott, 2008).

En conclusion, cette théorie ne doit pas être totalement écartée au profit d'une autre. Elle a eu un succès certain et ses prédictions ont été validées sur des centaines d'arbres. Elle trouve des applications notamment dans certains modèles de croissance empiriques où la croissance serait régie par la croissance en hauteur (indice de fertilité ou site Index) et l'augmentation du volume du houppier limitée par la lumière ou la compétition, avec un diamètre qui s'ajusterait alors pour maintenir une sécurité mécanique constante (Dean et al 2013). Ses détracteurs ne fondent leurs critiques que sur un tout petit nombre d'arbres. Il faut donc essayer de comprendre comment ce dimensionnement iso-contraint ou tout type de dimensionnement se met en place au cours de l'évolution, comme pendant la vie et la croissance de l'arbre (nous appelons dimensionnement un syndrome de propriétés géométriques et mécaniques qui confèrent une sécurité mécanique donnée). Un dimensionnement n'a alors pas à respecter *a priori* des règles de sécurité constante puisque des stratégies écologiques différentes – évitement, neutralité ou tolérance aux stress mécaniques – peuvent co-exister, assises sur des processus biophysiques variés (reconfiguration instantanée, ou irréversible par modelage passif du port en drapeau, thigmomorphogénèse …)

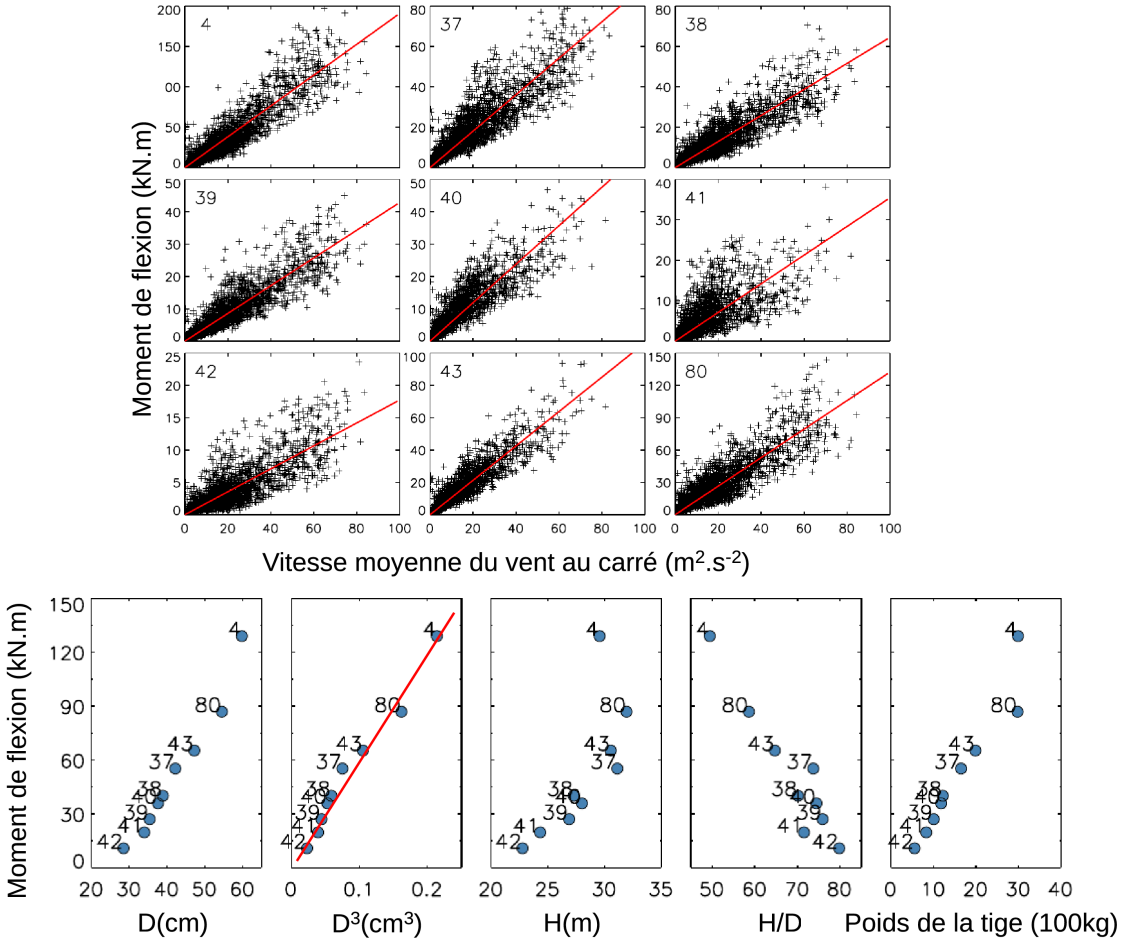


Figure 1.14: Relation entre le moment de flexion et les dimensions de 9 arbres voisins de tailles contrastées.
En haut, *relation individuelle entre la vitesse moyenne au carré et le moment de flexion. La ligne rouge correspond à la modélisation du moment de flexion.*
En bas, *relation entre le moment de flexion prédit par le modèle pour un vent de 8m.s^{-1} et les dimensions des arbres. Le coefficient de flexion est particulièrement bien corrélé au diamètre, au diamètre au cube et au poids de la tige. La ligne rouge représente les prévisions de la théorie du constant-stress à l'échelle d'un peuplement, en considérant que les 9 arbres ont le même stress à la rupture (Wellpott, 2008).*

1.2.2.7.ii. La thigmomorphogénèse est une fonction biologique parmi d'autre.

Le vent ne représente pas le seul signal environnemental pour les plantes, loin de là. Elles doivent en effet en intégrer de nombreux autres afin de remplir correctement les très nombreuses fonctions biologiques nécessaires à leur survie. Nagashima, Hikosaka, (2012) ont proprement démontré que la convergence en hauteur d'une canopée de *Chenopodium album* était régulée par la quantité de lumière reçue mais aussi par 2 signaux environnementaux : la qualité de la lumière et le signal mécanique du vent. Une lumière avec une signature fréquentielle particulière est perçue par les phytochromes, des récepteurs spécifiques de la plante. Ce signal lui indiquerait qu'elle est en train de se faire devancer dans la course à la lumière. En réponse, la croissance longitudinale de la

plante augmente. A l'opposé, la perception mécanique diminuerait la croissance en hauteur, en jouant comme un signal que la plante prend trop de risques en s'exposant trop au vent en sortant trop son houppier de la canopée. Dans ces conditions, il est impossible qu'une plante puisse maximiser l'ensemble de ces fonctions, elle doit au contraire les optimiser conjointement . On parle alors de compromis (ou « trade-off » en anglais) dans la réalisation des fonctions. Les trade-offs reflètent le fait que les performances d'un individu pour une fonction se réalisent en compromettant la réalisation d'une autre fonction ou encore qu'une meilleure adaptation à un milieu entraîne une moins bonne adaptation à un autre milieu. Grime (2001) présente, de même, un compromis comme « un dilemme évolutif suivant lequel un changement génétique conférant une meilleure aptitude pour une situation donnée implique inévitablement des sacrifices quant à l'aptitude pour une autre situation». Deux fonctions biologiques majeures entrent a priori en conflit avec la thigmomorphogénèse : la reproduction et l'acquisition de la lumière. La reproduction sexuée, énergivore, est en effet fortement réduite par la thigmomorphogénèse (Braam, 2005). C'est par contre moins clair dans le cas de la reproduction asexuée, mais cette dernière n'offre aucun brassage génétique. La diminution de la surface foliaire et de la croissance primaire induit par la thigmomorphogénèse sont susceptibles de diminuer à terme la capacité des plantes à explorer l'espace et capter la lumière, diminuant ainsi leur fitness (Jaouen, 2007). Dans cette optique, l'accommodation de la sensibilité mécanique (§1.2.2.5) à des stimulations répétées prend alors tout son sens en terme de compromis fonctionnel dépendant de l'environnement. En condition naturelle, les plantes sont cesse soumises au vent et réagir trop souvent pourrait être délétère pour l'acquisition de biomasse ou la reproduction (Leblanc-Fournier et al., 2014). La désensibilisation ne doit cependant pas être trop forte car dans ce cas, la plante ne s'acclimaterait plus assez efficacement au vent et risquerait de casser. L'accommodation de la sensibilité est donc un processus clé dans le traitement du signal mécanique et la thigmomorphogénèse.

Le terme de stratégie a déjà été employé précédemment et se comprend bien comme « l'art de coordonner des actions, de manœuvrer habilement pour atteindre un but » (le Petit Larousse). En écologie, une stratégie correspond plus particulièrement à la manière dont une espèce remplit un certain nombre de fonctions biologiques nécessaires à sa survie. Une stratégie écologique peut aussi être vue comme l'ensemble des corrélations des traits d'une espèce qui se sont structurés au cours de millions d'années d'évolution. Grime (2006) donne la définition suivante d'une stratégie pour les plantes « groupement de caractéristiques génétiques similaires ou analogues largement récurrentes au sein d'espèces ou de populations et qui leur confèrent des similarités dans leur écologie ». Le regroupement sous forme de stratégies constitue un objectif majeur de compréhension et d'unification de la diversité des espèces en écologie. La stratégie peut prendre en compte le caractère ontogénique, c'est à dire la façon dont les traits peuvent être modifiés au cours du développement, mais aussi la plasticité de traits (on parle de plasticité phénotypique) qui varient par acclimatation à l'environnement. Plusieurs classifications de stratégies écologiques des plantes ont été proposées par rapport à l'acquisition de ressource (Westoby, 1998), ou la reproduction (Pianka, 1976). Les stratégies biomécaniques sont principalement fondées autour du compromis entre recherche de la lumière et tenue mécanique d'une plante face à son propre poids ou au vent (Fournier et al., 2013 ; Jaouen, 2007) et doivent s'intégrer dans un contexte plus général. Deux grandes stratégies structurent schématiquement l'écologie des plantes. D'un côté, des plantes

intolérantes à l'ombre, au cycle de vie relativement court et à la croissance rapide essayent de profiter des moindres trouées de lumières de la canopée (elles sont dites pionnières). C'est le cas du bouleau ou du saule sous nos latitudes. A l'inverse, le hêtre ou le sapin sont des plantes climaciques, au cycle de vie long, à croissance lente et tolérante à l'ombre qui atteignent la canopée plus lentement mais s'y maintiennent durablement. On pourrait ainsi envisager que les plantes héliophiles (« shade-avoidant ») forcées de tenir leur place dans la canopée, puissent sacrifier à leur sécurité mécanique pour atteindre le plus rapidement possible la lumière au sommet de la canopée, comme observé en forêt équatoriale (Jaouen, 2007).

Pour conclure sur le caractère adaptatif de la thigmomorphogénèse pour une espèce, il est donc essentiel de replacer ses conséquences sur l'ensemble des fonctions biologiques de la plante connaissant sa stratégie écologique. Puijalon et al. (2008) est l'une des très rares études à considérer proprement l'effet de la thigmomorphogénèse sur la valeur adaptative de 4 plantes aquatiques, en s'intéressant non seulement aux performances hydrodynamiques mais également à l'acquisition de biomasse et à la reproduction sexuée et asexuée. Ses résultats confirment bien que le caractère adaptatif de la thigmomorphogénèse dépend des plantes, de leur stratégie écologique et de l'environnement dans lequel elle se trouve.

1.2.3. Acclimatation des arbres aux vents dans un contexte forestier.

La grande majorité des arbres ne sont pas isolés et se retrouvent en forêt. La présence d'un couvert forestier modifie profondément les paramètres climatiques et crée un microclimat dont les caractéristiques dépendent du climat général mais aussi des caractéristiques physiques définies par la nature et la structure du couvert (Aussenac, 2000). Le comportement écophysiologique des arbres dépend en retour de ce microclimat si bien que le système « climat-microclimat-forêt » est très interactif et consiste en de nombreuses rétro-actions. Parmi les paramètres climatiques largement modifiés par le micro-climat forestier, on retrouve le rayonnement solaire, la température de l'air et du sol, les précipitations, l'humidité de l'air , mais aussi le vent. Nous réaliserons un rapide panorama des caractéristiques importantes du couvert, de la façon dont celui-ci peut être modifié naturellement ou par l'action du sylviculteur et enfin des effets du couvert sur le climat avec un intérêt particulier sur le vent. Les paramètres du couvert forestier qui influencent le plus le micro-climat sont :

- La densité du peuplement. Elle représente le degré d'utilisation de l'espace par les arbres et se mesure globalement par une quantité de matériel forestier rapporté à l'espace de sol occupé. La densité représente le principal indicateur de la compétition entre arbres pour les ressources. Les forestiers la caractérisent souvent en nombre de tiges par hectare, en surface terrière ou en volume de matière à l'hectare. En écophysiologie, on retrouve aussi l'indice de densité foliaire, ou LAI, (sans unité), qui correspond à la surface de l'ensemble des feuilles rapporté à un mètre carré, car c'est un indicateur plus pertinent pour traiter la photosynthèse ou la transpiration du couvert. Les physiciens qui s'intéressent au vent dans la canopée utilisent aussi l'indice de surface frontale qui prend non seulement les feuilles en compte, mais également les branches et le tronc (Raupach, 1994). Des peuplements très denses

peuvent atteindre plusieurs centaines de mètres cubes de bois par hectare et des LAI proches de 10.

- La structuration du couvert qu'elle soit verticale ou horizontale. Elle caractérise la façon dont se répartissent les arbres dans l'espace. Horizontalement, des différences de couvert (absence de couvert, stade de développement différents) peuvent structurer la forêt à différentes échelles, de micro-patches de quelques dizaines de mètres carrés à des parcelles entières de plusieurs hectares. La lisière d'une forêt constitue une zone de transition avec un microclimat intermédiaire entre celui d'un milieu ouvert et celui d'un milieu forestier. Verticalement la canopée peut être constituée d'une ou de plusieurs strates plus ou moins séparées. Le sous-étage est la strate la plus basse. Cette structuration verticale est particulièrement forte en forêt. Localement, la position relative des arbres constitue leur « statut social »[4] (Pretzsch, 2009, p. 154). On distingue les arbres dominants, qui occupent les positions les plus hautes de la canopée, des arbres dominés, plus bas mais aussi avec un houppier restreint. Il existe aussi des classes intermédiaires, co-dominant pour des arbres dans la strate supérieure de la canopée mais avec un houppier moins développé que les dominants (Dhôte, 1999b). En forêt tropicale, il existe même des arbres dit émergents, dont le houppier se déploie bien au-dessus du reste de la canopée. Le statut social est un indice robuste de vigueur de l'arbre que le forestier utilise pour prendre une décision lors de coupe (Dhôte, 1999b ; Pretzsch, 2009).

1.2.3.1. Influence de l'environnement forestier sur le régime de déformation d'une tige.

A travers l'équation (1.12) du chapitre 1.2.1.3, nous avons vu que le régime de déformation subi par un arbre isolé dépendait fortement de sa taille (hauteur, diamètre), de sa forme (défilement de la tige, coefficient de traînée) et du régime de vent. Toutefois, l'environnement d'un arbre modifie largement le chargement par le vent. Des modèles plus adaptés que l'équation (1.12) existent pour les canopées, comme celui de Raupach, (1994, 1992) qui considère que la force de traînée est l'ensemble des frottements de l'air sur une surface rugueuse. Plus celle-ci est rugueuse, plus les frottements entre l'air et le peuplement forestier sont importants, ce qui génèrent de fortes contraintes de cisaillement au niveau du sommet de la canopée. La quantité totale de mouvement ou d'énergie cinétique absorbée par le peuplement est donc d'autant plus forte que celui-ci est rugueux. Inversement, plus le couvert est rugueux et plus la vitesse du vent est ralentie au-dessus du couvert dans la couche limite. La densité (Fig.1.15) et la structuration du couvert modifient sa rugosité (Raupach, 1994). Une futaie régulière pure et dense comme une plantation résineuse par exemple, où tous les arbres ont le même âge et sont de la même espèce aurait une canopée « lisse » contrairement à une structure de futaie jardinée claire, comme dans les forêts de montagne, où règnent une forte hétérogénéité de tailles au sein d'une parcelle. La rugosité du couvert dépend également de la variabilité saisonnière, notamment chez les feuillus qui perdent leurs feuilles en hiver, diminuant le LAI.

4 en anglais on retrouve aussi souvent l'appellation « social status » que « crown class »

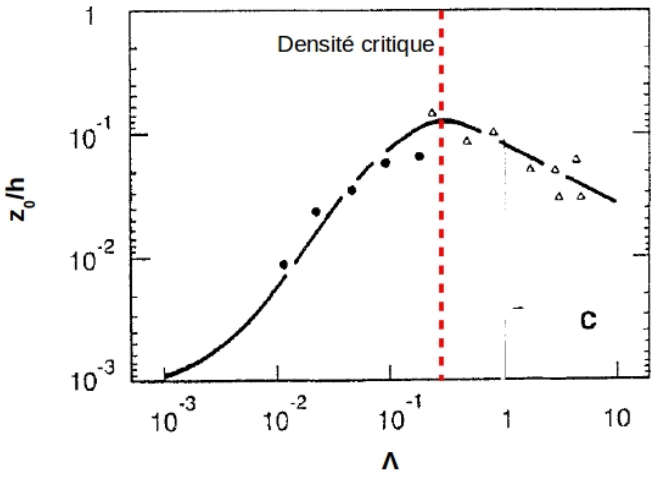


Figure 1.15: Effet de la densité d'une canopée sur sa rugosité.
z_0 est la longueur de rugosité du peuplement, ramené à sa hauteur h. Λ indice de surface frontal de la canopée, équivalent à la somme des surfaces de la canopée (branches, feuilles) ramenée à une surface au sol unitaire. Il est assez proche du LAI. Pour des densités faibles de couvert, l'ajout de nouveaux éléments rugueux (e.g. des arbres) augmente la rugosité. Au delà de la densité critique, l'ajout de nouveaux éléments rugueux vient « combler » les trous, lissant la surface et diminuant sa rugosité. Les points et triangles sont des observations. Extrait de Raupach, (1994)

Le modèle d'évaluation du risque de dégâts au vent le plus répandu, GALES (Gardiner et al., 2000) est fondé sur cette approche. Raupach, (1994, 1992) montre ainsi qu'une augmentation de l'indice de densité foliaire, un bon proxy de la densité d'éléments rugueux de la surface, provoque d'abord une augmentation de la traînée totale jusqu'à une densité critique où la traînée atteint son maximum. Au-delà, l'augmentation de la densité foliaire se traduit par une diminution des contraintes de cisaillement : la canopée est si dense qu'elle devient une surface de plus en plus lisse et le vent « glisse » au-dessus. Cela ne signifie pas qu'il n'y a pas de vent dans le couvert, mais seulement que la vitesse moyenne du vent, mais aussi l'énergie transportée par les rafales, diminuent très fortement dans le couvert.

La question de la répartition de cette traînée entre arbres est par contre beaucoup plus compliquée. Dans l'ancienne version de GALES, la contrainte moyenne de cisaillement par arbre est distribuée de façon homogène, ce qui convient à des peuplements très réguliers mais pas du tout à des peuplements où la variabilité des dimensions est forte. Gardiner, Quine (2000) ont ainsi démontré qu'un peuplement dense est relativement stable car d'une part sa canopée est peu rugueuse et d'autre part l'énergie totale est divisée entre de nombreux arbres. Le Royaume-Uni, pays le plus venteux d'Europe, a d'ailleurs longtemps gardé une sylviculture avec des plantations très denses en partie pour limiter le risque de dégâts. Mais la majorité des forêts européennes ne sont pas aussi régulières que les plantations résineuses du Royaume-Uni, ce qui rend caduc le calcul du chargement de l'ancienne version de GALES. Avec FOREOLE, Ancelin et al. (2004) proposèrent le

premier modèle de dégâts individuels, fondé sur le calcul de la traînée à partir d'un profil empirique du vent dans le couvert constant et de la distribution individuelle de la surface foliaire des arbres. Ce modèle n'a toutefois jamais été validé et peut être critiqué pour ne pas représenter suffisamment bien le chargement dans des contexte forestiers variés (Gardiner et al., 2008). Une comparaison du comportement en soufflerie de différents systèmes sylvicoles a notamment pointé que des différences de profil de vent sous la canopée existaient et que le sous-étage pouvait jouer un rôle protecteur pour les arbres de la canopée (Gardiner et al., 2005). Des travaux récents ont permis de changer totalement la manière de modéliser la force de traînée. Dans la nouvelle version de GALES (Hale et al., 2015, 2012), le moment de flexion d'arbres individuels est calculé empiriquement à partir du produit de la hauteur par le carré du diamètre à 1m30 (masse de la tige dans la figure 1.14), d'indice de compétition et de la vitesse du vent. Comme nous l'avons vu précédemment, ce modèle est fondé sur l'allométrie des dimensions de l'arbre dû à son acclimatation au vent. Cette approche empirique permet d'appréhender la variabilité de dimensions et notamment les différences de chargement entre des arbres aux tailles différentes. Par exemple, un arbre dominant 10 % plus haut et 40 % plus large qu'un arbre dominé devra résister à un moment de flexion 115 % plus fort à vitesse de vent donnée.

Comme nous venons de le voir, l'environnement d'un arbre modifie le chargement statique subi. La composante dynamique du chargement dépend également du couvert. Les physiciens spécialistes de la dynamique des fluides ont même montré un intérêt certain pour le régime particulier d'écoulement d'un flux au-dessus et dans une canopée. L'écoulement au voisinage du sommet d'une canopée est analogue à l'écoulement de deux couches de fluides ayant des vitesses différentes (Finnigan, 2000). Ce type d'écoulement est caractérisé par des instabilités de Kelvin-Helmotz qui produisent par intermittence des structures cohérentes, des rouleaux, qui portent les rafales les plus destructrices pour les arbres (Fig.1.16). Il est possible de « voir » ces structures cohérentes qui font onduler les champs de céréales et que l'on nomme « honami ». La présence de ces structures cohérentes donne à l'écoulement un caractère plus « structuré » que celui au-dessus d'une surface peu rugueuse comme la mer. Dans un écoulement turbulent, les tourbillons aux grandes échelles vont se dissiper en une cascade de tourbillons de plus en plus petit, jusqu'à atteindre une taille critique où l'énergie cinétique du tourbillon est dissipée en chaleur. La cascade de tourbillon des grandes échelles vers les petites échelles est beaucoup plus rapide dans le cas d'une canopée qu'au-dessus de la mer, ce qui produit un pic de fréquence plus fort et plus étroit dans la composante micro-météorologique du spectre du vent (Fig.1.2).

Enfin, la densité et la structure du couvert modifient la dynamique oscillatoire des arbres. Milne (1991) mesura par exemple les différentes composantes de l'amortissement du balancement d'Épicéas de Sitka dans une plantation de 26 ans et démontra que les chocs avec les houppiers d'arbres voisins constituent pour moitié de l'amortissement total, devant l'amortissement aérodynamique (40%) et les frottements dans la tige (10%). L'équipe de M. Rudnicki a confirmé ce résultat en estimant que les collisions entre arbres diminuaient l'amplitude des oscillations d'environ 32 % (Webb et al., 2013) et que la structure du peuplement modifiait les collisions entre tiges de Pins tortueux.

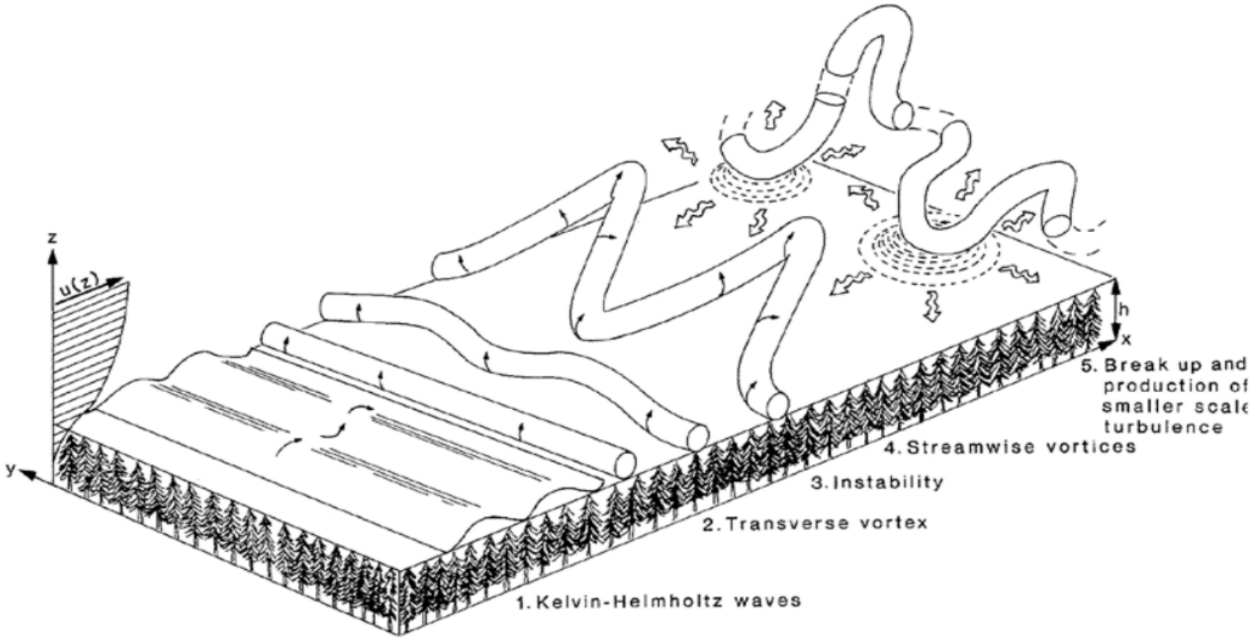


Figure 1.16: Évolution des structures cohérentes à l'échelle de la canopée.(Finnigan and Brunet, 1995)

Le comportement de la lisière d'une forêt diffère de ce qui se passe à l'intérieur du peuplement. Les arbres de lisière sont directement exposés au vent et subissent des vents moyens plus forts qu'à l'intérieur de la forêt (Bruechert, Gardiner, 2006). Par contre des simulations numériques poussées du vent sur une lisière montre que les turbulences sont particulièrement renforcées derrière la lisière, à une distance de quelques hauteurs d'arbres du peuplement (Dupont, Brunet, 2009). Le flux d'air s'ajuste ensuite et prend les caractéristiques typiques du flux d'air à l'intérieur d'un peuplement à partir de 7-9 hauteurs de peuplement. Ceci explique en partie pourquoi les premières rangées d'arbres d'une lisière établie résistent au vent et les dégâts apparaissent juste en aval de la lisière (voir la photo de Gardiner et al., 2013, p.36 pour une belle illustration). L'autre partie de l'explication provient de l'acclimatation des arbres (Bruechert and Gardiner, 2006).

En conclusion, le régime de déformation ne dépend pas seulement des dimensions des arbres et du régime du vent. L'environnement de l'arbre joue un rôle majeur et dans une forêt, surtout si elle dense, les arbres sont protégés du vent et des oscillations qu'il entraîne. Localement, le statut social traduit l'exposition au vent, les arbres dominés étant protégés derrière les dominants.

1.2.3.2. Autres influences du couvert sur le micro-climat forestier.

La conséquence la plus souvent évoquée du couvert est l'atténuation de la quantité de rayonnement solaire apportée sur les strates les plus basses et au sol (Berbigier, Bonnefond, 1995). La loi de transmittance de Beer est souvent utilisée avec succès pour évaluer la décroissance du rayonnement à travers le couvert (Aussenac, 2000). Qualitativement, la lumière sous couvert

présente aussi moins de radiations photosynthétiquement actives (Brasseur, Sloover, 1976). De plus le rapport du rayonnement rouge/rouge lointain, signal perçu pour la photomorphogénèse, diminue dans le couvert. La structuration verticale forte du couvert résulte en grande partie de ces gradients de quantité et qualité de la lumière. Les dominants sont les plus exposés à la lumière alors que les dominés peuvent rester longtemps dans l'ombre ce qui nécessite une acclimatation à l'ombre.

Le couvert intercepte également une partie de la pluie incidente qui s'évapore avant d'atteindre le sol (Crockford, Richardson, 2000). Dans le cas de canopée bien refermée, cette interception peut atteindre 30 à 45 % des précipitations annuelles.

Enfin, les échanges gazeux et énergétiques entre la canopée et la couche d'air au-dessus vont dépendre de la rugosité du couvert (§1.2.1.2). Plus la rugosité est importante et plus la vitesse du vent au-dessus du couvert est faible, limitant ainsi la vitesse à laquelle les échanges se réalisent(Jarvis and McNaughton, 1986). La température et l'humidité de l'air sont donc modifiées par le couvert ainsi que l'évapotranspiration potentielle, une variable climatique complexe mais très importante car régulant la transpiration des arbres (Aussenac, 2000).

1.2.3.3. Perturbations de la canopée: une période critique d'acclimatation au vent.

La notion de perturbation est un concept important de l'écologie à la base d'un domaine spécifique de cette dernière, l'écologie des perturbations. La perturbation peut être considérée comme un événement discret dans le temps qui modifie la structure de la population (ou de la communauté) et change l'environnement physique et la disponibilité en ressources (White, Pickett, 1985). L'ouverture de la canopée est la principale perturbation à laquelle les forêts sont soumises.

Naturellement, les tempêtes et les incendies sont souvent à l'origine de ces ouvertures, à des échelles qui varient de petites trouées, dues à la mort d'un ou de quelques arbres, jusqu'à la destruction de massifs entiers (Mitchell, 2012). Le régime naturel de telles perturbations est caractérisé par une relation négative entre intensité (% d'arbres détruits ou emprise spatiale de l'événement) et fréquence des perturbations (ou inversement de leur temps de retour moyen). Dans le cas des tempêtes, cela signifie que l'occurrence de chablis individuel revient tous les ans alors que la tempête la plus destructrice que nous ayons récemment connue, Lothar, a un temps de retour estimé à plusieurs siècles (Schuetz et al., 2006).

Dans les forêts gérées, c'est la sylviculture qui représente la principale source de perturbation du couvert. La très grande majorité de l'activité sylvicole consiste à récolter certains arbres au profit d'autres. Le but de ces coupes varie en fonction du stade de développement du peuplement, de sa structure et des objectifs à long terme du sylviculteur, comme la structure du couvert qu'il souhaite obtenir. La coupe d'amélioration ou éclaircie par exemple, vise à réduire la compétition entre arbres en récoltant une partie des tiges. Les forestiers s'assurent ainsi que les tiges restantes, celles avec le plus de valeur, pourront croître efficacement. Un peuplement peut ne jamais être éclairci, mais les sylvicultures actuelles préconisent d'éclaircir tous les 4 à 10 ans les peuplements selon leur vitesse de croissance. L'intensité de la coupe, c'est-à-dire le nombre d'arbres prélevés par hectare, va diminuer la densité du peuplement. La nature de la coupe, à savoir si l'on

abat préférentiellement les plus petits ou les plus gros arbres, va jouer sur la structuration du couvert. Tout l'art du forestier consiste à doser les coupes en intensité et en nature pour obtenir une structure forestière particulière. Il existe des itinéraires sylvicoles et des guides de sylviculture qui raisonnent l'intensité et la nature des coupes tout au long de la vie du peuplement. Les régimes de perturbation sylvicole sont donc variés et différents de la dynamique naturelle. Étant donné le rôle central de l'éclaircie dans la sylviculture, je vais me focaliser par la suite sur ses conséquences.

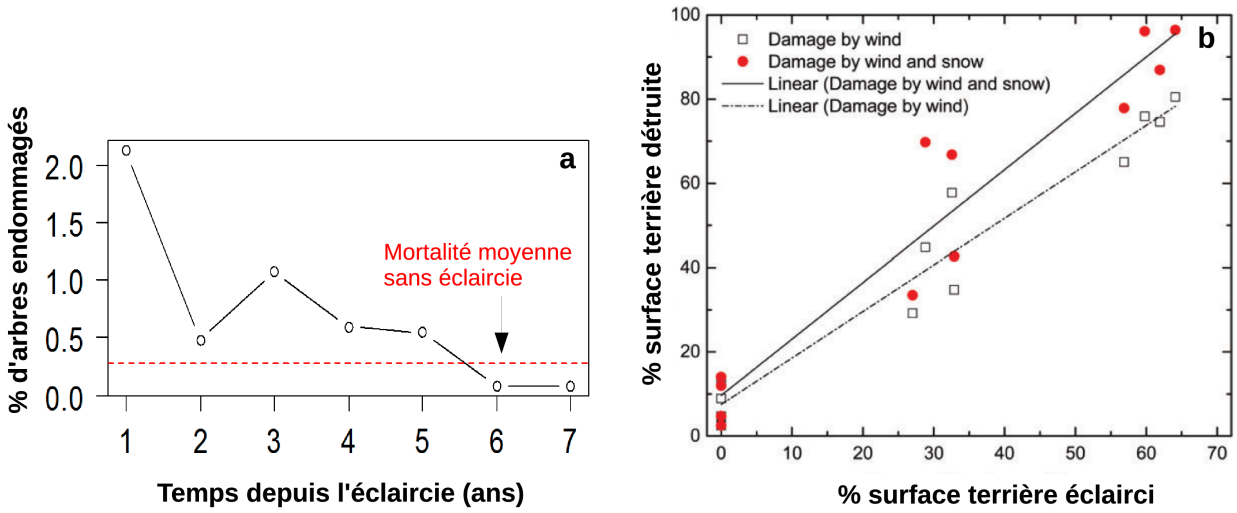


Figure 1.17: Mortalité due au vent après une éclaircie.
a)Pourcentage de pins radiata endommagés par le vent après une éclaircie. En rouge, la mortalité moyenne du au vent longtemps après l'éclaircie. Merci à John Moore de m'avoir communiqué ces données issues de placettes d'inventaire en Nouvelle-Zélande.
b)Influence de l'intensité de l'éclaircie sur l'intensité des dégâts d'une tempête 3 ans après l'éclaircie de peuplements d'épicéa de 33ans. Extrait de Wallentin, Nilsson (2013)

Toute perturbation du couvert provoque un changement des différents facteurs climatiques soulignés plus haut. Cela se traduit évidemment par une augmentation des ressources (lumière, eau) disponibles pour les arbres restants. Étant donné que dans la plupart des cas forestiers les densités foliaires sont généralement au-delà de la densité critique, les coupes sylvicoles augmentent également la rugosité du peuplement et donc l'énergie mécanique absorbée par celui-ci lors des épisodes venteux. L'amortissement des oscillations dû au contact entre arbres est par contre réduit. Les perturbations de la canopée augmentent donc les déformations subies par les arbres.

Dans ces conditions, il n'est donc pas surprenant de constater que la mortalité due aux vents augmente les années qui suivent une éclaircie (Fig.1.17)(Cremer et al., 1982). Logiquement, l'intensité de l'éclaircie augmente le risque de dégâts importants. Wallentin, Nilsson (2013) ont aussi trouvé que l'intensité de l'éclaircie modifiée la nature des dégâts. Les peuplements non éclaircis ou moyennement éclaircis ont souffert en très grande majorité de déracinement. Par contre les peuplements fortement éclaircis présentaient un taux d'arbres cassés de 36%. La nature de l'éclaircie

se révèle aussi un facteur déterminant. Le peuplement est plus fortement déstabilisé lorsque l'éclaircie porte sur les arbres dominants (Albrecht et al., 2012).

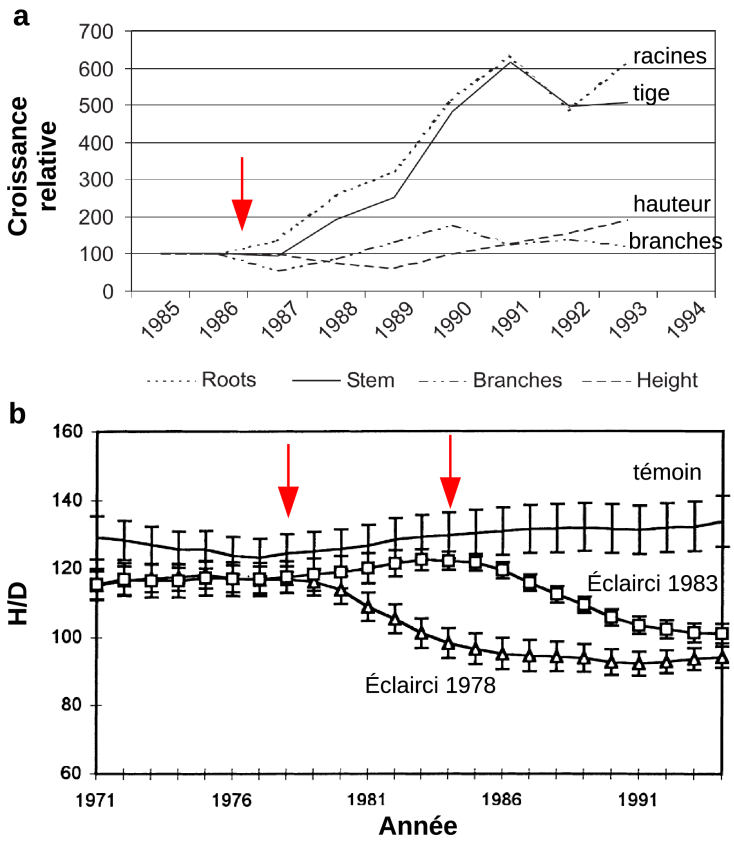


Figure 1.18: Modification de l'allocation de la croissance suite à une perturbation du couvert.
a) croissance radiale des racines, de la tige et des branches et croissance en hauteur de jeunes pins tordus du sous-étage suite à l'enlèvement des arbres de l'étage supérieur (flèche rouge). Extrait de Kneeshaw et al., 2002
b) rapport hauteur sur diamètre d'arbres de 2 peuplements de sapin Douglas éclaircis en 1978 et 1983 (flèches rouges) et d'un peuplement non éclairci. Extrait de Mitchell, 2000

Les suivis de croissance après une éclaircie (Bevilacqua et al., 2005 ; Harrington, Reukema, 1983 ; Kneeshaw et al., 2002 ; Mitchell, 2000 ; Urban et al., 1994) présentent un patron bien connu, parfois appelé « choc d'éclaircie » (Fig.1.18 a). D'une part la croissance en hauteur est ralentie après une éclaircie. D'autre part la croissance racinaire et celle en diamètre des axes (racine, tiges) sont fortement stimulées. Urban et al., (1994) ont toutefois observé une augmentation immédiate de la croissance racinaire après l'ouverture de la canopée alors que la reprise de croissance radiale de la tige ne s'est effectuée que plusieurs années après. Comme pour la mortalité, plus l'intensité de l'éclaircie est forte et plus les changements de croissance sont importants. Le patron de croissance du « choc d'éclaircie » résulte bien sûr de l'acclimatation des arbres à l'ensemble des nouvelles conditions micro-climatiques post-éclaircies. Bien qu'elle corresponde parfaitement au syndrome thigmomorphogénétique d'allocation de la biomasse, ce n'est que très récemment que le rôle de

l'acclimatation au vent des arbres a été mis en avant dans la réponse du peuplement à l'éclaircie (Fig.1.18b, Mitchell, 2000).

La période post-éclaircie est donc une période où l'exposition au vent est augmentée, induisant une mortalité plus forte mais très certainement aussi une activité thigmomorphogénétique plus intense que l'on peut également interpréter comme une trajectoire vers l'acclimatation aux nouvel environnement mécanique de l'arbre.

1.3. Questions soulevées par la synthèse bibliographique.

Les travaux sur la thigmomorphogénèse en conditions contrôlées ont souvent appliqué des régimes de stimulation à la fois très intenses et simplistes, comparés au régime naturel complexe induit par le vent. Par conséquence, leurs conclusions ne peuvent être transposées à des arbres en conditions naturelles sans précautions et études complémentaires. Les rares travaux sur la thigmomorphogénèse en conditions naturelles ont permis de mettre en évidence son importance écologique en comparant la croissance d'individus haubanés (ou tuteurés/limités dans leur course) avec des plantes libres d'osciller. Cette comparaison ne nous informe toutefois pas sur la gamme écophysiologique des stimulations mécaniques qui déclenchent la thigmomorphogénèse. En effet, le haubanage est un artefact qui ne peut servir que de témoin des autres effets du vent (sur la photosynthèse, la transpiration, la température) ou d'autres facteurs climatiques. Il ne nous renseigne pas sur la gamme de réponses des plantes par rapport à la gamme des stimulations (que l'on sait désormais mesurables par des déformations) induites par le vent. Or les réponses thigmomorphogénétiques ne sont pas linéaires. L'accommodation sensorielle se formalise par des seuils de perception (au niveau cellulaire et/ou des méristèmes), et c'est un mécanisme qui pourrait filtrer une partie des signaux mécaniques. Ce mécanisme serait profitable dans l'environnement naturel car il permettrait à un arbre de remplir d'autres fonctions biologiques (recherche de la lumière, reproduction sexuée) compromises par la thigmomorphogénèse. Il y a donc fort à parier que les vents chroniques n'aient pas tous le même effet.

De plus, les expériences passées, en conditions réelles ou contrôlées, ont systématiquement réduit toute variabilité dans les dimensions des individus suivis, afin de se concentrer sur l'effet de l'intensité du stimulus mécanique sur la croissance (à quelques exceptions près, voir Coutand and Moulia, 2000). Or cette variabilité existe dans les peuplements naturels, même dans les plantations où la structure du couvert est considérée comme régulière. Le statut social est une notion complexe qui regroupe à la fois une information de position relative d'un arbre par rapport aux arbres voisins et des caractéristiques dimensionnelles. Le statut social d'un arbre combine son exposition à la lumière mais également au vent ainsi que sa résistance à la flexion ou au déracinement. Il est donc susceptible de jouer sur les déformations subies, mais également sur la perception et la réponse à ces déformations, en accord avec les préférences écologiques de l'arbre par rapport à l'acquisition de la lumière (et plus largement sa stratégie écologique). Au vu de ces conclusions, il nous a paru important d'intégrer, et ce pour la première fois, le statut social dans l'étude de l'acclimatation au

vent.

De manière plus générale, l'étude de l'acclimatation des arbres forestiers au vent doit s'effectuer dans le cadre conceptuel d'une dynamique forestière rythmée par les perturbations, même si celui-ci peut être encore en partie hypothétique et faire l'objet d'évaluations expérimentales par la suite. Nous avons essayé de traduire cela dans un modèle qualitatif graphique présenté Fig.1.19.

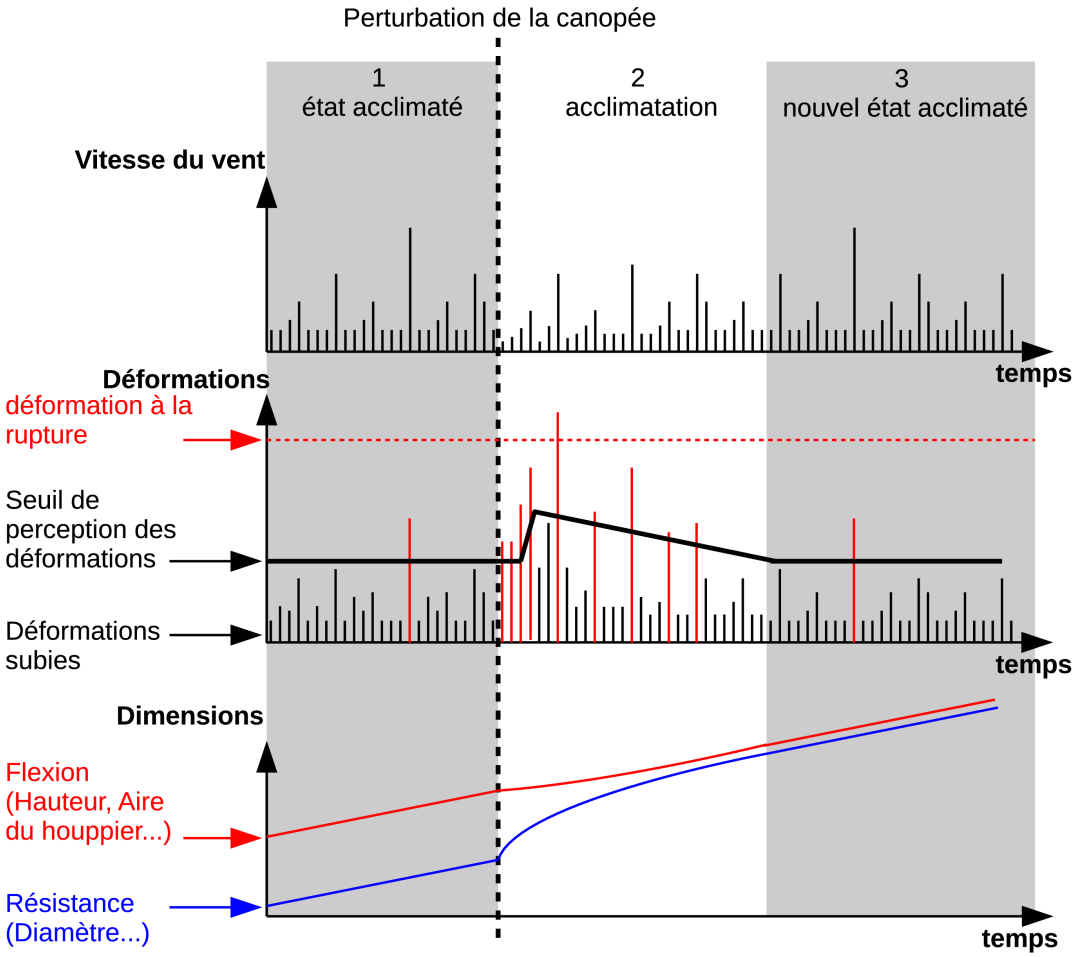


Figure 1.19 : Régime de vent, de déformations et dimensions d'un arbre au cours de 3 périodes caractéristiques de l'acclimatation au vent des arbres forestiers.
La perturbation peut être naturelle (dégâts de tempêtes...) ou anthropique (éclaircie...)
Graphique du haut : *régime de la vitesse du vent au-dessus du couvert. La canopée post-perturbation devrait être plus rugueuse et donc la vitesse de vent au-dessus du couvert diminuée.*
Graphique central : *ensemble des déformations subies (trait fin vertical noir) et perçues lorsqu'elles dépassent le seuil de déformation (trait fin rouge rouge) ; seuil de perception des déformations (trait horizontal noir gras) ; déformation critique qui entraîne la rupture (trait horizontal pointillé rouge). La mortalité dans le peuplement a lieu lorsque les déformations subies dépassent les déformations critiques.*
Graphique du bas : *dimensions individuelles mise en jeux dans le moment de flexion ou dans la résistance à la flexion.*

Dans la période initiale (période 1), si la forêt n'a pas été perturbée depuis longtemps, on

peut faire l'hypothèse que les arbres sont acclimatés à leur environnement mécanique. Le couvert est totalement fermé. Le régime de déformation est donc le résultat d'une régulation. Celle-ci résulte de deux composantes. D'une part la relation entre les dimensions de l'arbre qui amplifient l'effet du vent (la hauteur du bras de levier, la prise au vent) et celles mises en jeu dans la résistance (le diamètre, le volume racinaire), a pu être ajustée aux conditions de vent par acclimatation thigmomorphogénétique au fur et à mesure de la croissance et du développement des arbres au sein du peuplement. D'autre part grâce à une perception des déformations (seuil de perception) adaptée au régime de déformation subi par le processus d'accommodation, on peut faire l'hypothèse que la thigmomorphogénèse est devenue un mécanisme qui n'est pas mis en jeu fréquemment. L'allocation des photosynthétats des arbres est donc en priorité modulée par l'acquisition des ressources (lumière...). Dans un peuplement non perturbé depuis longtemps, il y aurait donc toujours un risque faible et régulé de mortalité due au vent, la mortalité est par contre due à la compétition entre arbres pour les ressources et à d'autres perturbations externes (ex : stress hydriques …).

Juste après une perturbation du couvert (Fig.1.19, période 2), les arbres toujours sur pied deviennent immédiatement plus exposés aux effets mécaniques du vent. Les déformations subies sont plus fortes, bien que le régime de vent n'ait que peu changé. Nous pouvons donc supposer que la perception des déformations est beaucoup plus fréquemment stimulée dans la gamme de sensibilité, et que de ce fait l'activité thigmomorphogénétique est intense. En conséquence, la croissance des dimensions responsables de la flexion est ralentie alors que celle des dimensions de l'arbre mises en jeu dans la résistance s'accélère. Les changements de croissance sont bien sûr aussi une réponse aux autres modifications de l'environnement suite à la perturbation (disponibilité en ressources, signaux environnementaux), mais la part de ces différentes réponses (et les éventuels compromis) est très mal connue. C'est une période où le risque de chablis est beaucoup plus élevé à l'échelle du peuplement. La mortalité par compétition est par contre largement réduite à cause de la diminution de la pression sur les ressources. Cette situation évoluerait toutefois rapidement. En effet, il y a une possible accommodation rapide de la perception déclenchée par les nombreuses stimulations (augmentation du seuil de perception). Petit à petit, i) l'acclimatation individuelle des arbres aux vents et ii) le renfermement du couvert entraînent une atténuation progressive des déformations subies (ce qui diminue le risque de chablis), mais ces déformations sont aussi les déformations perçues qui déclenchent la thigmomorphogénèse. Les arbres regagneraient alors lentement plus de sensibilité mécanique du fait de leur recouvrance après réactions fortes et répétées avec un seuil de perception qui diminuerait pour suivre la trajectoire qui conduit à l'état stationnaire d'un peuplement fermé acclimaté..

Une fois l'acclimatation aux effets mécaniques de l'éclaircie terminée (Fig.1.19, période 3), les arbres se retrouvent donc de nouveau dans un état où le régime de déformation a été régulé et acclimaté aux conditions microclimatiques résultat de l'interaction vent-couvert, l'activité thigmomorphogénétique est plus faible ainsi que le risque de chablis. Le couvert est bien refermé. Quantitativement, le nouveau seuil de perception et donc la valeur stationnaire des déformations subies et perçues n'est pas nécessairement identique à l'état initial . L'allométrie entre les dimensions pourrait donc être différente de celle de la période initiale (écart entre les courbes bleues et rouges). La forme des courbes de la figure 1.19 (seuil de perception, dimensions...) est purement

qualitative car il n'existe pas encore de travaux quantitatifs.

L'étude exhaustive de l'acclimatation des arbres au vent en forêt doit s'intéresser aux 3 périodes décrites ci-dessus. C'est un des objectifs de l'expérimentation « Vent-éclair » (« éclair » pour éclaircie) menée par le LERFoB dans le cadre du projet ANR FORWIND qui vise plus généralement à « adapter l'aménagement forestier au risque vent ». Il s'agit évidemment d'un travail conséquent qui ne peut être mené à bien qu'avec 4-6 ans de travaux minimum, soit la durée estimée d'une acclimatation rapide à l'éclaircie. Ma thèse s'inscrit dans la conception de l'expérimentation « Vent-éclair » . J'ai tout d'abord eu la charge de formaliser clairement le cadre conceptuel d'acclimatation au vent décrit plus haut. Nous ensuite du limiter ma contribution à la caractérisation de la période 1, celle d'un peuplement où les arbres sont acclimatés au vent. Ce choix peut paraître paradoxal car il propose d'étudier la thigmomorphogénèse dans les conditions les moins propices puisqu'elle est a priori en concurrence forte avec d'autres fonctions biologiques plus importantes lorsque le couvert est fermé, comme la recherche de lumière. Mais il fallait bien commencer par caractériser l'état initial et nos hypothèses d'acclimatation présentées précédemment. Par ailleurs la période qui suit l'éclaircie est certes une période d'intense activité thigmomorphogénétique mais c'est aussi de loin la période la plus complexe à étudier. Il s'agit d'un régime transitoire où de très nombreuses modifications physiologiques ont lieu (n'oublions pas que l'arbre ne s'acclimate pas qu'au vent !). Pour cette raison, focaliser la thèse sur la première période n'est pas seulement une contrainte pratique mais a une justification théorique. Le projet Vent-éclair profitera de ses conclusions pour aborder plus confortablement la période complexe post-éclaircie. Enfin (et peut être surtout), avoir imaginé et mis en œuvre un protocole de caractérisation de la période initiale 1 permettra de la comparer efficacement avec la période 3, notamment pour savoir si les arbres reviennent à un état identique.

La période 1 est donc loin d'être dénouée d'intérêt. Au cours d'une discussion avec un écophysiologiste, j'ai compris que l'acclimatation pouvait être envisagée selon 2 points de vue, soit comme un processus physiologique actif, soit comme un état où la fitness est maximisée. Le processus physiologique focalise le point de vue sur la capacité physiologique des arbres à modifier leur croissance et/ou leurs propriétés anatomiques, en réponse à un signal environnemental. En s'intéressant à l'état acclimaté, on focalise le point de vue sur la résultante de ces réponses de croissance (en terme de dimension ou d'allométrie par exemple) et leur conséquence sur la capacité de l'individu à se maintenir dans son environnement. Pendant la discussion, nous ne nous comprenions pas : le point de vue de mon interlocuteur était celui de l'acclimatation en tant que processus physiologique, alors que pour ma part je n'arrivais pas à me défaire du point de vue de l'état acclimaté, qui porte une perspective plus écologique. En vérité, ces 2 aspects sont tout aussi valables (ou tout aussi faux), l'un que l'autre. Pour les concilier, il faut envisager l'arbre comme un système dynamique, en croissance dans un environnement fluctuant. L'acclimatation à son environnement ne se fait pas instantanément mais avec une trajectoire et une cinétique. Cette cinétique d'acclimatation combine d'une part le régime temporel du facteur environnemental, ici le vent, et bien sûr les caractéristiques mécano-perceptives de l'individu (est-ce que l'arbre perçoit souvent le vent ? Lorsqu'il le perçoit, quelle est le seuil de perception ?) et ses capacités de croissance et de développement (qui permettent la mise en place de la réponse d'acclamation). Si la

cinétique d'acclimatation est très lente, ce qui est a priori plutôt le cas pour les arbres d'un peuplement dans la période 1, alors le point de vue d'un état acclimaté stationnaire est assez pertinent. L'étude du processus d'acclimatation est pertinente est lorsque la cinétique d'acclimatation est rapide, comme dans la période 2 de notre schéma. Cette double vision qui prend en compte à la fois la trajectoire de croissance et l'état final doit permettre de combler un manque important dans notre compréhension de l'acclimatation des arbres au vent. Tous les modèles existants du dimensionnement des arbres (en particulier ceux que nous avons vus sur l'optimalité mécanique des tiges résultant de l'acclimatation au vent §1.2.2.7.i) n'étudient que l'état final, et des questions fondamentales comme la durée d'acclimatation à une perturbation de l'environnement mécanique par l'ouverture du couvert n'ont pas encore trouvé de réponses satisfaisantes car le temps n'est pas directement inclus dans les modèles. Dans d'autres domaines de la biologie, l'intégration du temps dans des modèles dynamiques ont fait leur preuve dans la compréhension de l'acclimatation de systèmes vivants (Geider et al., 1998 ; Thornley, 2004) en révélant des propriétés émergentes du processus et de la cinétique d'acclimatation.

1.4. Objectifs de la thèse.

J'ai choisi d'organiser mes travaux de thèse selon les 2 conceptions de l'acclimatation, épousant le point de vue du processus dans le chapitre 3 et le point de vue de l'état dans le chapitre 4.

Dans le chapitre 3, nous envisagerons dans quelle mesure s'exprime la thigmomorphogénèse par rapport à la gamme naturelle du vent. Nous traiterons aussi de la variabilité naturelle de la thigmomorphogénèse entre arbres à travers leur statut social afin de répondre aux questions :

- Quelle est la perception des vents chroniques par les arbres et quelles réponses de croissance induisent-elles ?
- Comment le statut social modifie-t-il la perception-réponse ?

Dans le chapitre 4, nous nous intéresserons aux conséquences de ces réponses sur la régulation du régime de déformation et la capacité de l'arbre à se maintenir dans son environnement:

- Les déformations sont-elles régulées de manière uniforme le long d'une tige ?
- Le régime de déformation est-il régulé de la même manière entre des arbres de statut social contrasté ?
- Les arbres sont-ils en sécurité face aux vents les plus forts qu'ils sont susceptibles de subir ?

Je tenterais ensuite de concilier les deux points de vue en esquissant le premier modèle de croissance dépendant du vent dans le chapitre 5.

1.5. Choix effectués.

1.5.1. Limiter l'observation de la réponse à la croissance radiale

La thigmomorphogénèse induit un patron de croissance relativement complexe à l'échelle de l'arbre et il est difficile de suivre l'ensemble des réponses. Nous avons choisi de nous focaliser sur la croissance radiale du tronc pour plusieurs raisons.

- C'est la mesure la plus simple à réaliser sur de grands arbres et les dendromètres automatiques sont des instruments relativement abordables pour suivre la croissance radiale avec une grande résolution temporelle
- La réponse de croissance est très locale par rapport à la zone stimulée mécaniquement.
- Le tronc a une importance vitale et doit donc être bien protégé (contrairement à des branches du houppier qui peuvent casser sans compromettre la survie de l'arbre). On s'attend donc à des réponses de croissance radiale importantes.
- La croissance radiale a une grande importance économique car elle contribue en grande partie à la croissance en volume de l'arbre, et donc à la production de bois ou le stockage de carbone.

Ce choix restreint en conséquence la notion de perception étudiée. Un stimulus n'est considéré comme perçu que s'il entraîne une réponse de croissance radiale observable. Il est donc possible que des stimuli soient considérés comme non perçus au cours de ce travail alors qu'ils auront induit une réponse de croissance dans le houppier ou les racines (processus non observés). Nous avons par ailleurs privilégié le suivi cinétique de la réponse car elle est la plus informative de la composante temporelle de la réponse et ne nécessite pas de mesures destructives. C'est pourquoi nous avons privilégié les réponses de croissance en dimension et ne nous sommes pas intéressés aux réponses à l'échelle moléculaire ou en termes de propriétés anatomiques des tissus formés, même si elles ont aussi lieu localement dans la zone stimulée et bien qu'elles apporteraient des informations complémentaires utiles

1.5.2. Mesurer la déformation longitudinale avec une forte résolution temporelle

Mesurer directement le stimulus mécanique qui provoque la thigmomorphogénèse i.e. les déformations longitudinales dans les cellules périphériques du cambium, a été un choix qui fait radicalement l'originalité de cette étude. En effet, modéliser les déformations est un travail difficile qui nécessite de nombreuses données et des hypothèses parfois osées pour mettre en œuvre un modèle de transfert du vent météorologique aux déformations localisées. Au début de ma thèse, de nombreux mécaniciens doutaient de notre capacité à évaluer le signal thigmomorphogénétique car ils pensaient que j'aurais a priori besoin d'un modèle mécanique complexe, validé à différentes échelles temporelles. Or les travaux antérieurs sur la thigmomorphogénèse garantissent que les déformations sont le signal perçu. De plus, ces déformations sont aussi une variable pertinente pour

évaluer la marge de sécurité par rapport à la casse du tronc. Enfin, elles sont directement mesurables avec des capteurs déjà éprouvés (par exemple (Moore et al., 2005)) avec une bonne résolution temporelle, qui permettra ensuite de s'interroger sur les constantes de temps les plus pertinentes. On peut donc s'affranchir du recours à un modèle compliqué de comment la force du vent se transmet dans la structure, et évaluer par la même mesure de déformation à la fois le stimulus mécanique du processus d'acclimatation et la sécurité mécanique dans l'état d'acclimatation.

1.5.3. Expérimenter pour garantir des stimuli significatifs et contrôlés

Mesurer le stimulus dans un peuplement forestier n'est pas suffisant pour étudier le processus d'acclimatation au vent. Il est également indispensable d'expérimenter. D'une part, étant donné les corrélations fortes entre micro-climat lumineux et mécanique, seul le haubanage permet de séparer l'effet mécanique du vent, d'autres effets « confondants » (autres effets du vent, lumière...) sur la croissance. D'autre part, étant donné que le peuplement dans sa phase initiale est supposé acclimaté au vent, la thigmomorphogénèse devrait y être assez peu fréquente et donc délicate à mesurer. Des flexions artificielles additionnelles permettent alors de créer un régime de stimulation contrôlé, notamment plus soutenu que le régime naturel, afin d'observer la réaction des arbres. Ce type d'expérimentation peut aussi être utile pour étudier une possible saturation de la réponse des arbres aux stimuli mécaniques.

1.5.4. Travailler sur un peuplement et une essence typiques de la forêt française en justifiant leur intérêt écologique et sylvicole

Le choix de l'essence à étudier s'est porté sur le hêtre (*Fagus sylvatica L.*). En France, il s'agit de l'essence feuillue majeure (avec les chênes sessiles et pédonculés) puisqu'il constitue l'essence principale d'1 300 000 ha en France soit environ 10 % des forêts françaises. 57% des hêtraies sont présentes en forêts publiques et notamment en forêts domaniales. Le hêtre est aussi largement réparti sur une grande partie de l'Europe, en latitude de la Sicile, jusqu'au sud de la Scandinavie et longitudinalement du Nord du Portugal jusqu'en Ukraine où subsistent encore quelques reliques de forêts primaires. En tout, il recouvre plus de 14 millions d'hectares, en plaine ou en basse montagne. Dans le référentiel phytosociologiques Corine Biotope, les hêtraies représentent une dizaine d'habitats différents en Europe. Le hêtre est une essence climacique avec un cycle de vie long (plus de 500 ans), à la maturité sexuelle tardive (environ 50 ans) et qui peut atteindre des hauteurs de plus de 40 mètres. C'est donc une essence qui doit a priori garder une sécurité importante par rapport aux risques mécaniques, tout du moins jusqu'à ce qu'il puisse se reproduire. De plus, le hêtre est tolérant à l'ombre et il peut rester de nombreuses années en croissance très lente dans le sous-étage, en attendant une trouée dans le couvert. Le cas échéant, sa réaction est forte (Trotsiuk et al., 2012). Pretzsch, Schütze (2005) ont notamment montré qu'il s'agissait d'une espèce avec une grande capacité d'occupation de l'espace par son houppier. Or qui dit augmentation rapide de la prise au vent, dit nécessité de se renforcer face au vent. On s'attend donc à ce que la thigmomorphogénèse représente une composante significative des réponses de croissance importantes après éclaircie chez cette espèce. Par ailleurs, le marché du hêtre est en crise

depuis une dizaine d'années, notamment du fait de la tempête de 1999 qui a mis sur le marché un important stock de hêtre de qualité médiocre, provoquant un effondrement des prix. Cette crise tend à se résorber aujourd'hui, mais elle justifie de travailler sur l'endurcissement au vent des hêtres par thigmomorphogénèse sur un plan finalisé. Enfin, sur le plan pratique, le bois de tension du hêtre présente un aspect nacré lorsqu'il est observé avec une lumière rasante sur une section transversale. Des techniques tirent partie de cette propriété pour cartographier le bois de réaction du hêtre (Barbacci et al., 2008). Bien qu'aucuns travaux n'aient été réalisés sur le bois de hêtre fabriqué sous fortes contraintes thigmomorphogénétiques (bois de flexion), il est probable qu'une telle technique puisse être également utilisée.

1.6. Hypothèses.

La formulation d'hypothèses est au cœur de la méthode scientifique hypothético-déductive. Elles doivent être fondées rationnellement, à partir de l'état de l'art des connaissances actuelles, et leurs prédictions peuvent être réfutées par les observations. Dans le cadre d'un peuplement supposé acclimaté au vent et des choix précédents étayés par l'étude bibliographique préalable, les hypothèses suivantes guideront l'analyse des résultats:

- Les déformations longitudinales sont la variable mécanique perçue par l'arbre au cours de sa vie et induisent une augmentation de croissance secondaire.
- Le régime de déformation des arbres d'un peuplement acclimaté est régulé de telle sorte qu'ils ne perçoivent que les déformations les plus fortes. La conséquence est que seuls les vents les plus forts entraînent une réaction thigmomorphogénétique.
- Les déformations induites par le vent sont uniformes le long de la tige.
- Les arbres dominés subissent moins de déformations car ils sont protégés du vent par les arbres dominants. De plus les arbres dominés doivent allouer plus de matière dans la « course à la lumière » que les dominants, au détriment de leur sécurité mécanique. En conséquence, la thigmomorphogénèse est plus forte pour les arbres dominants.

Le dispositif expérimental que je vais présenter dans le chapitre suivant a alors été construit pour pouvoir soumettre ces hypothèses à un test de réfutation.

Chapitre 2. Un grand dispositif expérimental pour étudier la thigmomorphogénèse en condition forestière

Table des matières

Chapitre 2.Un grand dispositif expérimental pour étudier la thigmomorphogénèse en condition forestière.....68

2.1.Durée d'acclimatation du hêtre à une perturbation.....70

2.2.Le dispositif expérimental « Vent-éclair ».....73

2.2.1.Condition stationnelles.....73

2.2.2.Le peuplement forestier.....77

2.2.3.Choix des arbres.....78

2.3.Mesures du vent, des déformations longitudinales et de la croissance.....80

2.3.1.Les capteurs et équipements de mesures.....80

2.3.1.1.Anémomètres.....80

2.3.1.2.Capteurs de déformation.....81

2.3.1.3.Capteurs de croissance radiale (dendromètres).....84

2.3.2.Mise en place des capteurs sur le terrain.....86

2.3.2.1.Anémomètres.....86

2.3.2.2.capteurs de déformation.....87

2.3.2.3.Capteurs de croissance radiale (dendromètres).....91

2.3.3.Le traitement et la description du jeu de donnés.....91

2.3.3.1.Vent.....91

2.3.3.2.Déformations.....95

2.3.3.3.Croissance radiale.....98

2.4.Mesures de croissance complémentaires.....100

2.5.Modélisation des flux d'eau et gestion de la sécheresse édaphique.....101

2.6.Régimes artificiels de déformation.....104

2.6.1.Le haubanage.....104

2.6.2.Flexions artificielles.....104

2.1. Durée d'acclimatation du hêtre à une perturbation.

Une condition préliminaire nécessaire au projet « Vent-éclair » est de s'assurer que le peuplement étudié n'est pas dans la phase d'acclimatation qui suit une perturbation (fig.1.19). Pendant la thèse, j'ai co-encadré le stage de deux étudiants de Master 1 (Biologie et écologie pour la Forêt, l'Agronomie et la Gestion des Ecosystèmes), Samba Gueye et Belmys Coffee Capko, sur les réponses de croissance de peuplements de hêtre suite à des éclaircies d'intensité variée. Je vais synthétiser ici leurs résultats qui peuvent être considérés dans le cadre de cette thèse comme des expérimentations préliminaires (d'où leur présentation dans ce chapitre méthodologique) permettant d'estimer au bout de combien d'années l'influence d'une perturbation sur la croissance s'estompe (ce qui sera utile dans la § 2.2.2).

Ces travaux portent sur le site expérimental de Lyons-la-Forêt (Seine Maritime, France, Latitude 49°28', Longitude 1°34', altitude 190m), sur un essai dédié à l'étude des relations croissance-densité du peuplement dans différents scénarios sylvicoles (en particulier de nature et intensité des éclaircies). L'intérêt de ce site est multiple. Le climat est océanique et la fertilité est bonne, légèrement meilleure que celle du dispositif Vent-éclair (16 m de hauteur dominante à 30 ans) mais les conditions stationnelles sont relativement semblables à celles de Vent-éclair. Les âges des arbres sont comparables et il a bénéficié d'un des meilleurs suivi dendrométriques qu'on puisse trouver. Il est constitué de placettes de hêtres de 600 à 1400m2 plantés en 1981 à différentes intensités (2 500, 4 444, 10 000, et 40 000 tiges/ha. Les placettes ont suivi des trajectoires sylvicoles différentes. La moitié des placettes n'a jamais été éclairci. En 1995, à 18 ans, l'autre moitié des placettes a subi des éclaircies qui ramenaient la densité à environ 2000 tiges/ha, soit la densité observable du peuplement planté initialement à 2500 tiges/ha. L'intensité de l'éclaircie était donc très forte pour les placettes plantées à 10 000 et surtout 40 000 tiges/ha (intensité de l'éclaircie = 3 tiges/4 et 7 tiges/8 respectivement), et forte pour la placette plantée à 4444 tiges/ha (intensité de l'éclaircie : un peu moins d'1 tige/2). Sur chaque placette, la croissance en circonférence et en hauteur d'environ 60 arbres a été suivie régulièrement de 1995 jusqu'en 2013 (mesure des hauteurs à la perche tous les 3 ans, mesure de la circonférence tous les ans sauf en 2002, 2003, 2005, 2008, 2009). Nous avons comparé les accroissements en circonférence, en hauteur et l'évolution du rapport hauteur sur diamètre (H/D) entre les peuplements et au cours du temps à l'aide du test de comparaisons multiples de Tukey.

Le patron de réponses observé correspond tout à fait à celui décrit dans la littérature comme celui d'un «choc d'éclaircie» (Fig.2.1). Suite à une éclaircie, le rapport hauteur sur diamètre diminue rapidement avant d'atteindre un creux et d'augmenter à nouveau. Dans le même temps, les arbres non-éclaircis voient leur H/D augmenter (quelque soit la densité). Mitchell (2000) interprète la durée nécessaire à atteindre le point le plus bas comme la durée d'acclimatation mécanique à l'éclaircie, ce qui paraît justifié étant donné que la thigmomorphogénèse diminue le rapport hauteur sur diamètre comme nous l'avons vu dans le chapitre 1.2.2.2. Une autre manière d'établir que le peuplement est acclimaté, consiste à comparer le rapport H/D du peuplement éclairci avec celui du peuplement témoin ayant la même densité finale. Les 2 méthodes donnent des résultats différents

puisque l'acclimatation est plus rapide avec la première méthode. Pour résumer, l'acclimatation à l'éclaircie durerait entre 3 et 9 ans pour le peuplement dont la densité initiale était de 40 000 tiges/ha, entre 1 et 3 ans pour celui à 10 000 tiges/ha et aucune des deux méthodes n'est capable de discerner la durée d'acclimatation après la plus faible éclaircie (tableau 2.1). Cette diminution du rapport H/D est principalement due à une augmentation rapide et forte de la croissance en diamètre du hêtre pendant plusieurs années (entre 11 et 12 ans pour la densité initiale 40 000, 9-11 ans pour la densité initiale 10 000 tiges/ha et moins de 5 ans pour l'éclaircie la moins forte, tableau 2.2).

âge	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
âge de l'éclaircie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Eclaircie 4 444 / Temoin 2 500																	
Eclaircie 10 000 / Temoin 2 500	+	+	+											+	+	+	+
Eclaircie 40 000 / Temoin 2 500	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+				
Eclaircie 4 444 / Eclaircie 4 444 en 1998				ref						+	+	+	+	+	+	+	+
Eclaircie 10 000 / Eclaircie 10 000 en 1998	+			ref							+	+	+	+	+	+	+
Eclaircie 40 000 / Eclaircie 40 000 en 2001	+	+	+				ref										+

Tableau 2.1: Évolution du rapport hauteur sur diamètre entre peuplements et au cours du temps.
Les 3 premières lignes sont une comparaison année par année du H/D entre le peuplement éclairci à la densité de 2 000 tiges/ha et le peuplement initialement planté à 2 500 tiges/ha dont la densité en 1995 était environ de 2 000 tiges/ha. Dans les 3 dernières lignes, la différence de H/D entre chaque année et l'année de référence (ref, année où le H/D est minimum) est établie par un test de Tukey. + différence positive significative de H/D entre le peuplement éclairci et le peuplement témoin ou entre une année donnée et l'année de référence (p<0,05) et pas de différence significative.

âge	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
âge de l'éclaircie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Eclaircie 4 444 / Temoin 2 500			+		+													
Eclaircie 4 444 / Temoin 4 444	+	+	+	+	+													
Eclaircie 10 000 / Temoin 2 500	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+						+	
Eclaircie 10 000 / Temoin 10 000	+	+	+	+	+	+	+	+	+									
Eclaircie 40 000 / Temoin 2 500		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+			
Eclaircie 40 000 / Temoin 40 000	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+			

Tableau 2.2: Évolution de l'accroissement en diamètre entre peuplements au cours du temps.
La comparaison année par année est réalisée à chaque fois entre le peuplement éclairci à la densité de 2 000 tiges/ha, le peuplement témoin de même densité initiale et le peuplement initialement planté à 2 500 tiges/ha dont la densité en 1995 était environ de 2 000 tiges/ha (test de Tukey).+ différence positive significative d'accroissement entre le peuplement éclairci et les autres peuplements (p<0,05) et pas de différence significative.

Il est d'ailleurs intéressant de constater que même après l'acclimatation supposée du hêtre, la croissance radiale reste supérieure à celle des arbres témoins pendant encore quelques années. A l'inverse, la croissance en hauteur des arbres éclaircis diminue significativement les premières années (les 6 premières pour la densité initiale 40 000, pendant 3ans pour la densité initiale 10 000 tiges/ha et entre 0 et 3ans pour l'éclaircie la moins forte selon la manière de la comparer). Les résultats entre placettes sont très cohérents. Ils suivent le même patron de croissance et les différences entre placettes témoins et éclaircis sont d'autant plus marquées que l'éclaircie était forte. Globalement, nous pouvons conclure que la durée d'acclimatation d'un perchis de hêtre à une perturbation de la canopée très forte est inférieure à 9 ans et certainement beaucoup plus proche de 3-4ans.

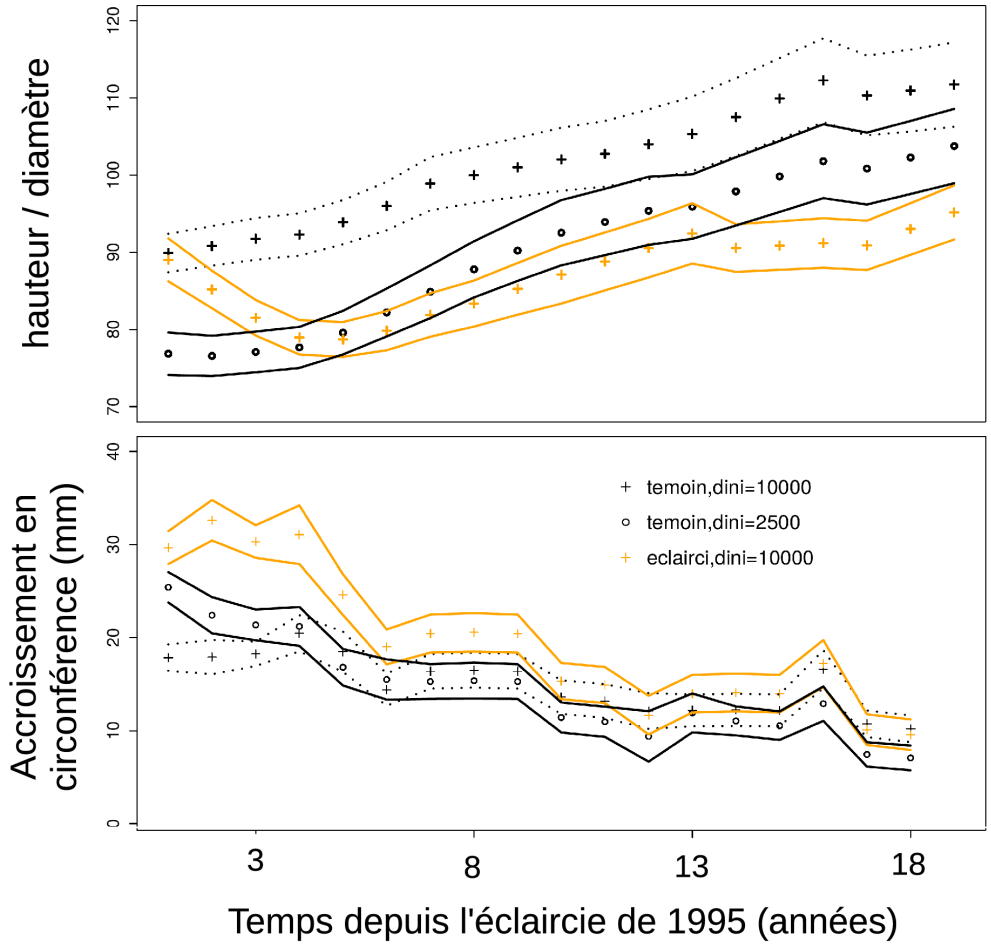


Figure 2.1: Choc d'éclaircie sur la placette plantée à 10 000 tiges/ha. *A chaque fois, la placette éclaircie est en orange (croix), la placette témoin plantée à 2500 tiges/ha est en noir (rond) et celle témoin plantée à 10 000 tiges /ha en noir (enveloppe tireté, croix). Les enveloppes correspondent aux intervalles de confiance calculés avec un risque de 5 %.*
En haut : *rapport hauteur sur diamètre à 1m30. La durée d'acclimatation, estimée comme la durée nécessaire pour atteindre le point le plus bas du rapport H/D, est ici de 4 ans.*
En bas : *accroissement en circonférence*

Ce dispositif unique nous a permis d'étudier proprement le choc d'éclaircie et de mettre en évidence l'acclimatation rapide du hêtre à des perturbations fortes de la canopée. Encore une fois, il est important de répéter que les arbres s'acclimatent à l'ensemble des changements environnementaux induits par l'éclaircie. Toutefois il est rassurant de constater que les réponses de croissance observées vont parfaitement dans le sens d'un syndrome thigmomorphogénétique et d'une acclimatation aux nouvelles conditions d'exposition au vent et de rugosité du couvert. Il nous permet aussi de penser qu'une forêt non perturbée pendant 3-4 ans a probablement eu le temps d'établir une morphologie (et des propriétés mécaniques) évoluant sur une tendance acclimatée à leur microclimat.

2.2. Le dispositif expérimental « Vent-éclair »

Le dispositif expérimental « Vent-éclair » est situé dans la parcelle n°260, en forêt domaniale de Haye (46,671230° N 6,084482°E), sur le plateau de Haye, près de Nancy (Meurthe-et-Moselle, France). Il s'étend sur la moitié de la parcelle 260, soit une surface d'environ 2ha (Fig. 2.2).

2.2.1. Condition stationnelles

- Topographie et sol :

La parcelle d'étude est située sur le plateau même à 340m d'altitude. La pente y est nulle sauf sur l'extrémité Est de la parcelle qui amorce une légère pente orientée Est. Trois fosses pédologiques ont été creusées sur la parcelle pour étudier les caractéristiques du sol. Il s'agit d'un sol de type brun calcique (assez typique des sols de plateau calcaire) constitué de deux couches principales. La première, qui descend jusqu'à environ 30-40cm de profondeur, est argilo-limoneuse et fortement prospectée par les racines. La seconde, de 40cm à 120-150cm, est argileuse et marquée par une forte charge en roches calcaires (80-90 % en volume) plus ou moins disposées en strates. Les racines prospectent aussi cette couche mais elles sont beaucoup plus éparses. Les nombreuses excavations réalisées pour installer les appareils de mesure ou les haubans indiquent une variabilité importante de la couche supérieure au sein de la parcelle, ce qui est typique sur l'ensemble du massif de Haye. La réserve en eau du sol est estimée à environ 60-70mm. Le sol est également riche d'un point de vue trophique de par la nature calcaire de la roche. L'humus est de type oligomull.

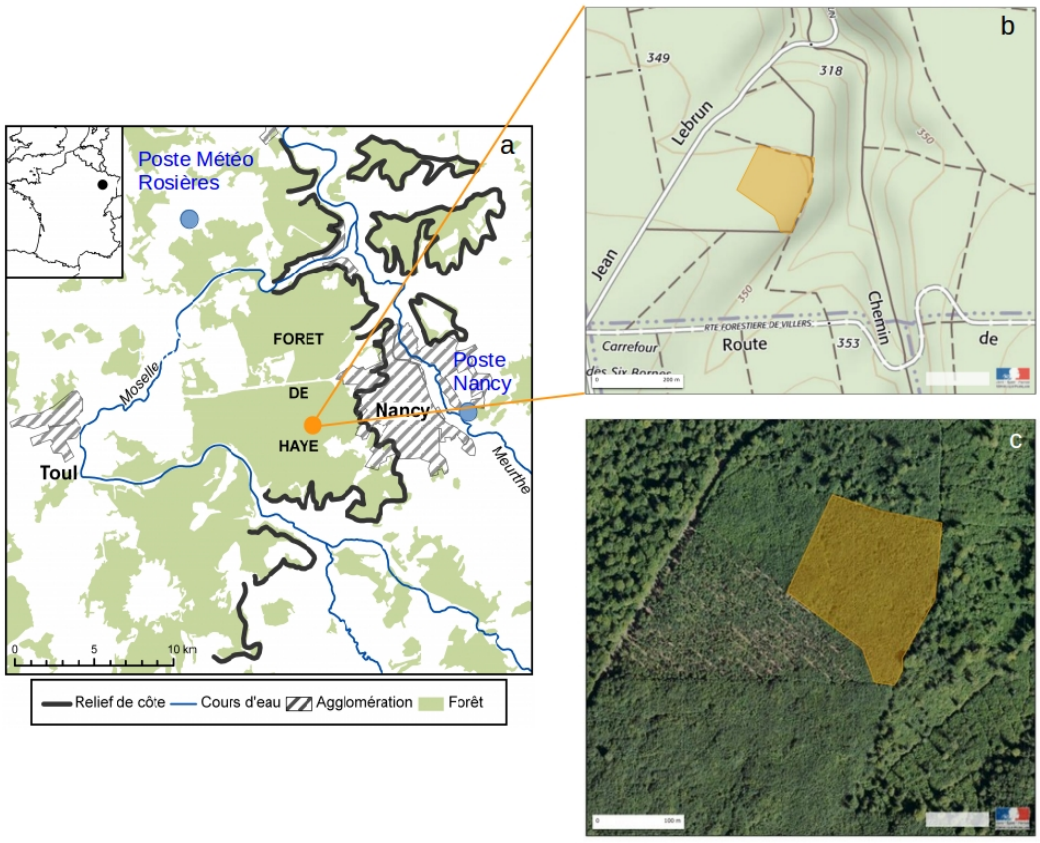


Figure 2.2: Emplacement du site expérimental (en orange)
a) Carte géographique du plateau de Haye, à l'ouest de Nancy*. Les postes météorologiques de Nancy-Essey et de Toul-Rosières sont indiqués par des points bleus.* ***b) Carte IGN au 1:25000*** *(courbes de niveaux tous les 10m)* ***c)Vue aérienne de la parcelle et du site expérimental****. Il est possible de voir l'éclaircie ayant eu lieu dans la parcelle voisine au Sud-Ouest (les stries brunes orientées Nord-Ouest Sud-Est sont les cloisonnements d'exploitations)© IGN 2015 - www.geoportail.gouv.fr/mentions-legales*

- Climat :

Le plateau de Haye est soumis à un climat océanique à tendance semi-continentale. Les précipitions y sont assez abondantes (775mm) et régulières tout au long de l'année (Figure 2.3) ce qui convient tout à fait au hêtre. Avril est le mois où les précipitations sont les moins abondantes (50 mm en moyenne). La température moyenne pendant la saison de croissance est de 15,7°C et les températures estivales sont modérément chaudes, avec 19,5°C pour juillet le mois le plus chaud. L'ensoleillement est de 1 665 heures par an et la saison de végétation dure environ 180 jours (Lebourgeois, Godfroy, 2006).

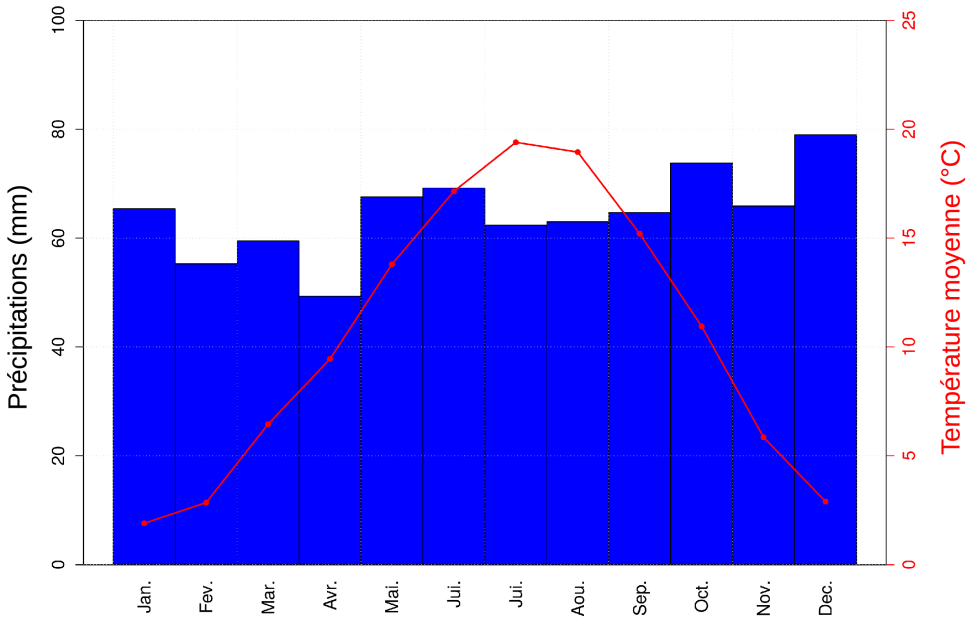


Figure 2.3: Diagramme ombrothermique à Nancy (1981-2010)

En conclusion, le hêtre est tout à fait dans son domaine biogéoclimatique actuel sur le site expérimental.

- Vent :

Il est important de connaître les caractéristiques climatiques du vent dans la région. Deux postes météorologiques possèdent des séries climatiques de vent, celle de Nancy-Essey (1984-2014) située à 212m d'altitude et celle de Toul-Rosières (1968-1998) qui, bien qu'elle ne soit plus opérationnelle à l'heure actuelle, présente l'intérêt d'être située sur le plateau de Haye à 285m d'altitude et donc de mieux capter la ventosité du dispositif d'étude. La région de Nancy est relativement peu exposée au vent du fait de sa distance à l'océan. Il y a 38 jours par an où la vitesse de pointe dépasse 16 m/s (à comparer par exemple aux 142 jours au Cap de la Hague dans la Manche et aux 25 jours à Agen dans le Lot-et-Garonne). La vitesse moyenne est de 3,4 m/s à Toul et 2,9 m/s à Nancy. Les vents dominants proviennent principalement d'un grand secteur Ouest, Sud-Ouest et Sud, leur origine étant les dépressions dans l'Atlantique nord.

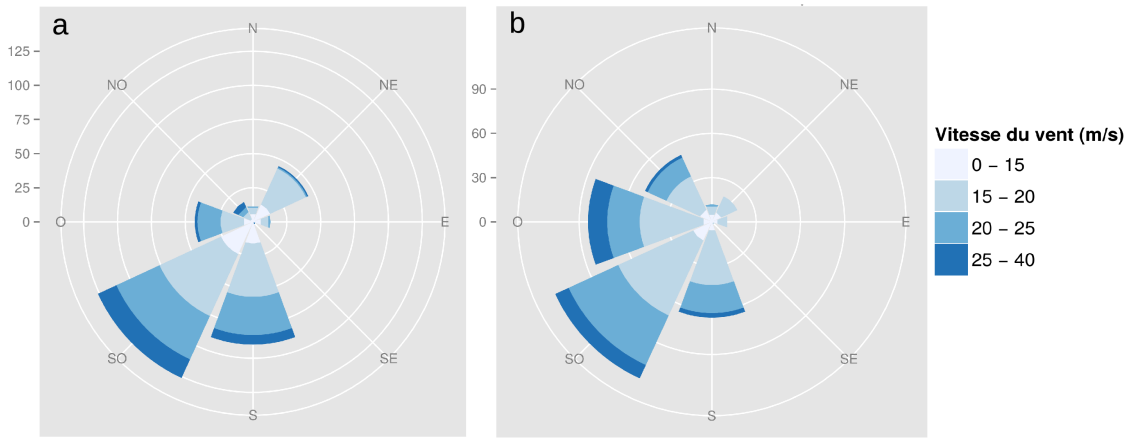


Figure 2.4: Rose des vents de 2 postes météorologiques proches du dispositif d'étude.
a) Toul-Rosières sur la série 1968-1998
b) Nancy-Essey sur la série 1984-2014.
Vitesse instantanée maximale mensuelle et direction de la vitesse instantanée maximale mensuelle. Le nombre de pics de vent dans chaque direction est indiqué en haut à gauche de chaque rose par une échelle (0 à 125) qui reprend le nombre de cercles concentriques.

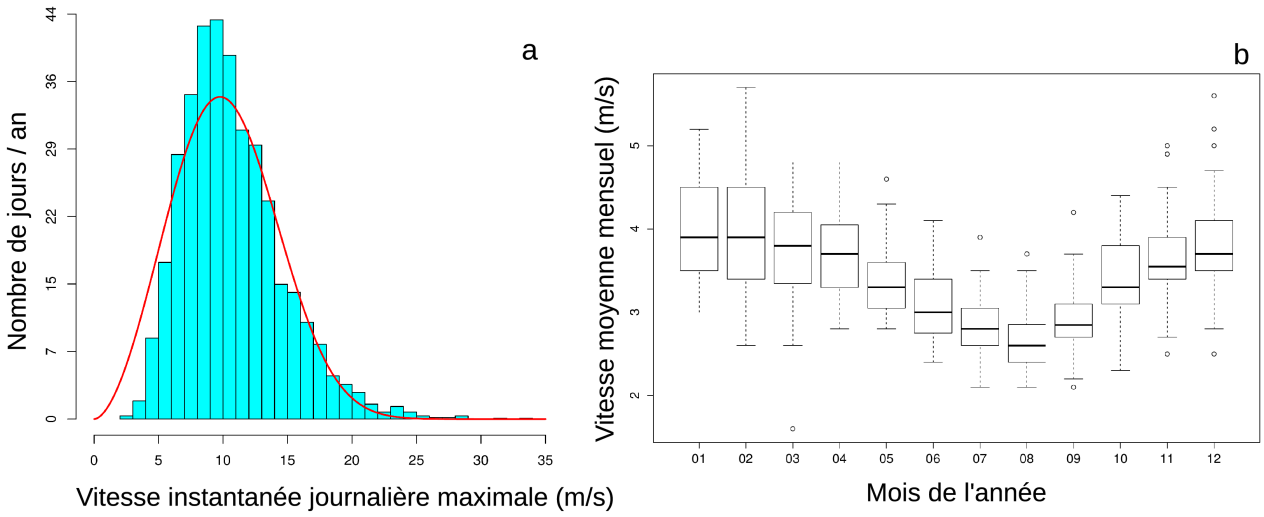


Figure 2.5: Distribution de la vitesse maximale journalière à Nancy-Essey depuis (2003-2014) et distribution théorique d'une loi de Weibull ajustée au jeu de données en rouge (a) et (b) vitesse moyenne mensuelle en fonction des mois, série de Toul-Rosières (1968-1998).
Le mois 1 est janvier et 12 est décembre. Les paramètres de forme et d'échelle de la distribution de Weibull valent respectivement 2,76 et 11,49

A noter également, la présence d'un vent de Nord-Est qui peut-être assez violent en hiver, « la bise » (Fig.2.4). Les vents les plus forts que ce soit pour la vitesse moyenne ou maximale ont lieu en automne et surtout en hiver (Fig.2.5). La loi de Weibull est souvent utilisée pour modéliser la distribution de la vitesse maximale du vent (Seguro, Lambert, 2000). L'ajustement d'une

distribution de Weibull par maximum de vraisemblance (fonction « fitdistr » du package MASS sous R) sur la vitesse maximale mensuelle à Nancy entre 1984 et 2014 donne un paramètre de forme de 5,60 (respectivement 4,47) et un paramètre d'échelle de 19,64 (respectivement 22,36) lors de la saison de végétation (respectivement pendant le reste de l'année). En décembre 1999, la tempête Lothar a atteint des vitesses de pointe de 40m/s, détruisant des parcelles entières de la forêt de Haye (Bock et al., 2005 ; Bonnesoeur et al., 2013).

2.2.2. Le peuplement forestier.

Le peuplement d'étude est un perchis relativement pur de hêtres (présence également de charmes, érables et de frênes) issu d'une régénération naturelle (Fig.2.6).

Figure 2.6: Photos du peuplement
a et b) pendant la saison de végétation
c) hors feuille

En 2013, la hauteur dominante était de 14 m et le diamètre dominant de 13 cm. Les arbres étaient âgés en moyenne de 26 ans avec un écart type de 4 ans (lecture de cernes sur des sections ou sur des carottes prélevées à 1m sur une trentaine d'arbres représentatifs du peuplement). Le peuplement est donc encore loin d'arriver à maturité sexuelle (vers 50-60 ans chez le hêtre). Si l'on

se réfère aux compromis fonctionnels présenté au §1.2.2.7.ii on peut ainsi penser que dans ces conditions, la principale fonction qui pourrait être en compromis avec la thigmomorphogénèse est la recherche de lumière. La densité du peuplement était très forte (RDI=0.87) et des mesures de LAI à l'été 2014 ont permis d'évaluer la densité foliaire à 7,5 m^2 de surface foliaire par m^2 de surface au sol.

Le peuplement était en retard de première éclaircie et n'avait pas subi d'interventions sylvicoles depuis au moins 10 ans. La parcelle voisine, au Sud-Ouest du site expérimental, a par contre été fortement éclaircie (environ 1 tige sur 4) à l'automne 2010 ce qui pouvait représenter une perturbation potentielle (visible sur la Fig.2.2c). En effet, les vents dominants, qui proviennent du Sud-Ouest, ont certainement vu leurs écoulements modifiés en aval de la parcelle éclaircie, sur la parcelle d'étude. Cette perturbation mécanique n'était par contre pas d'une forte intensité, comparée à celles auxquelles étaient soumis les peuplements de Lyons-la-Forêt du chapitre 2.1. On se rappelle que dans le cas de la perturbation la plus modérée (mais qui restait relativement forte par rapport à celle observée ici), la durée d'acclimatation durait moins de 2 ans. Étant donné que les peuplements de Lyons-la-Forêt et de Vent-éclair avaient des âges et des conditions de croissance similaires au moment de la perturbation, on peut donc considérer que sur le dispositif de Haye il s'était écoulé suffisamment de temps depuis l'éclaircie du peuplement voisin (plus de 2 ans) pour que l'acclimatation à cette modification de l'écoulement se soit achevée en 2014. On surveillera toutefois l'existence de variabilité spatiale dans le régime de déformation où les réponses de croissance, notamment l'existence d'un gradient Sud-Ouest Nord-Est (l'influence du peuplement éclairci est supposée plus forte sur les arbres situés dans la partie Sud-Ouest du dispositif expérimental) dans l'analyse des résultats.

En conclusion, le peuplement remplit bien les conditions recherchées, à savoir un peuplement acclimaté mécaniquement et où la thigmomorphogénèse entre fortement en conflit avec la recherche de lumière.

2.2.3. Choix des arbres

Notre stratégie d'échantillonnage a été de constituer des échantillons pairés pour contrôler efficacement les possibles effets de l'hétérogénéité de la parcelle et de gradient possible d'exposition au vent lié à la parcelle éclaircie voisine. 15 paires d'arbres dominant-dominé, réparties sur environ 1ha, ont été sélectionnées en 2013 (Fig.2.7). Pour être choisis, ils devaient être le plus droit possible (pour satisfaire le plus possible au modèle mécanique d'une poutre rectiligne), ne pas être inclinés ni présenter des défauts (ramifications épicormiques...) qui auraient gêné la pause des capteurs de déformations ou de croissance. De plus, les 2 arbres de chaque paire dominant-dominé devaient être le plus proche possible afin de s'assurer qu'ils aient les mêmes conditions de croissance et pour limiter les longueurs de câble électrique nécessaires aux capteurs. La distance maximale entre les 2 arbres d'une paire était de 6m (soit moins de 45% de la hauteur dominante). La distance moyenne entre des paires était de 2,6m (moins de 20 % de la hauteur dominante). En 2013/14, nous avons mesuré la circonférence à 1m30 (ruban), la hauteur totale ainsi que la hauteur de la base du houppier et celle de la première branche verte (perche télescopique de 15m) des 30 arbres choisis (Fig.2.8).

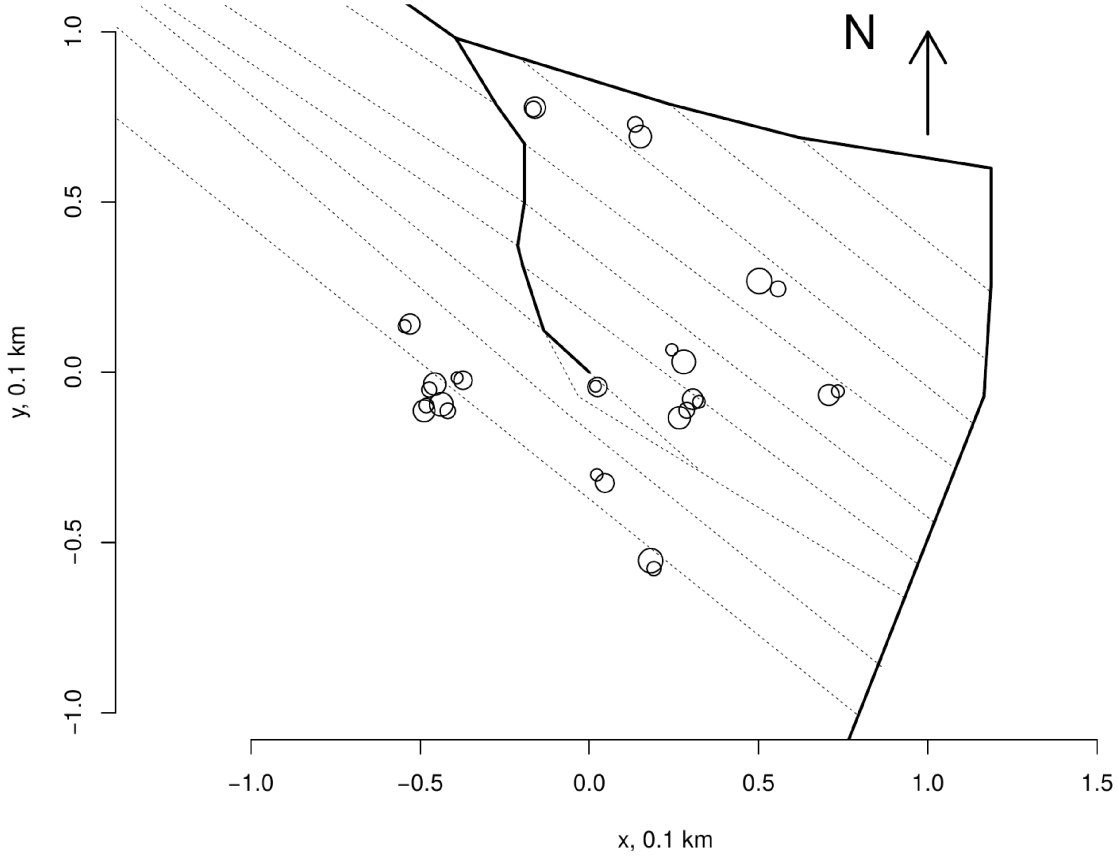


Figure 2.7: Disposition des arbres sur la parcelle
La taille des cercles est proportionnelle à la circonférence des arbres. En traits pointillés, cloisonnements sylvicoles, en traits pleins, bord de la parcelle et chemin pénétrant au centre du peuplement.

Les arbres choisis avaient des dimensions représentatives de la variabilité des dimensions des arbres du peuplement. En ce qui concerne la hauteur totale, les différences entre dominants et dominés sont peu flagrantes, les arbres dominés mesuraient en moyenne 13m de haut contre 13.8m pour les dominants (différence non significative p.value du test de Student associé = 0,08). Selon ce critère, certains arbres n'étaient donc pas à proprement parlé dominés, il serait peut-être plus juste de parler de co-dominants. Par contre la longueur du houppier (mesurée comme la différence entre la hauteur totale et la hauteur de la base du houppier) était en moyenne de 6,4m pour les dominants contre 4,5 pour les dominés soit 40 % de différence (p.value du test de Student associé = 1.10^{-5}). Les arbres dominés avaient donc une surface de houppier significativement plus restreinte. Enfin, les arbres dominés avaient en moyenne un diamètre 1,6 fois plus petit que celui des arbres dominants (p.value du test de Student associé = 5.10^{-12}). Cela constitue a priori une différence qui peut sembler modérée mais le peuplement est encore à un stade très jeune et les différences s'amplifient avec l'âge (Dhôte, 1999b). Toutefois, d'un point de vue mécanique, c'est le diamètre à la puissance 3 (résistance à la flexion) ou 4 (rigidité) qui compte. Ces exposants amplifient les différences, par exemple la rigidité moyenne des dominés était 5,7 fois plus faible que celle des

dominants (et la gamme totale de variation du moment quadratique des arbres allait comme un rapport de 1:12).

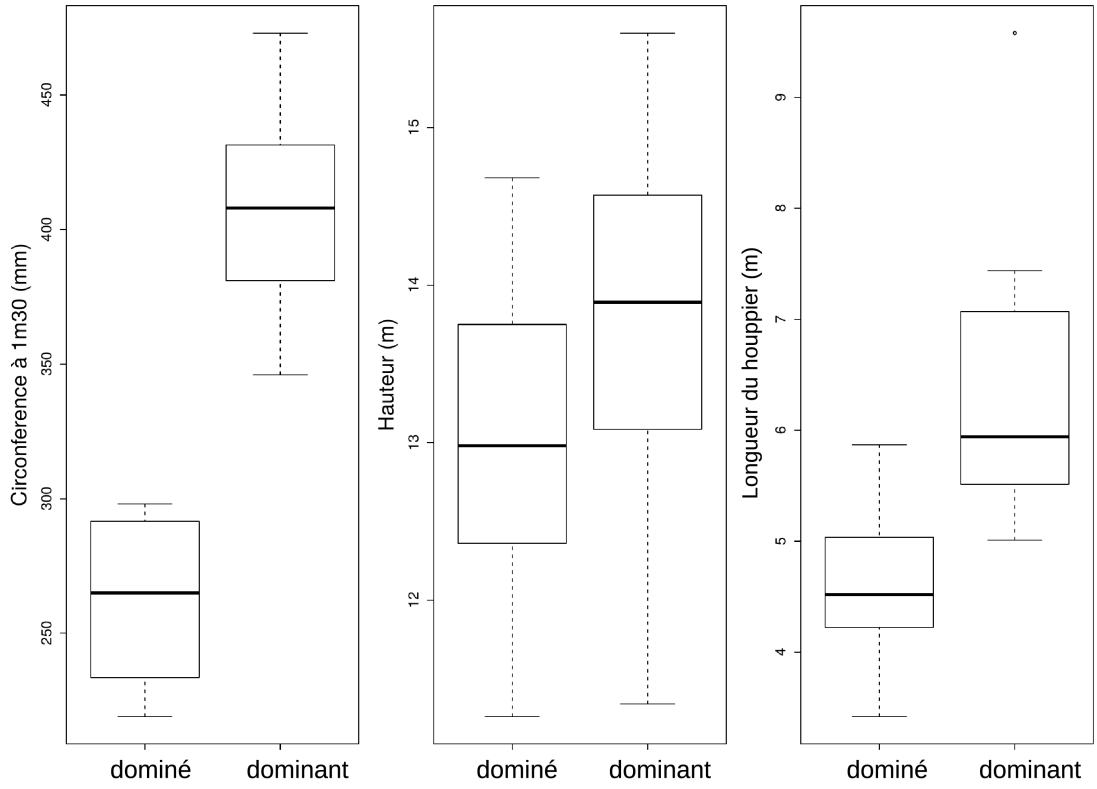


Figure 2.8: Dimensions des arbres échantillonnées en fonction du statut social

2.3. Mesures du vent, des déformations longitudinales et de la croissance

2.3.1. Les capteurs et équipements de mesures.

2.3.1.1. Anémomètres

Pour mesurer la vitesse et la direction du vent, nous avons utilisé 2 anémomètres soniques 2D (WindSonic1, Gill instruments) et un anémomètre à 3 coupelles (Campbell Scientific 014A). Les anémomètres soniques 2D peuvent mesurer la vitesse (résolution 0,01m.s^{-1} et exactitude ±2% à 12m.s^{-1}) et la direction horizontale (résolution 1° et exactitude 3°). L'anémomètre à coupelle ne peut que mesurer la vitesse horizontale (exactitude 1.5%). La fréquence d'acquisition retenue est de 4Hz, l'enregistrement se faisant sur une moyenne de 12 points toutes les 3 secondes. Les 3 anémomètres sont reliés par câble à une centrale d'acquisition Campbell Scientific CR1000.

2.3.1.2. Capteurs de déformation

La mesure des déformations avec une grande précision peut se faire grâce à une jauge de déformation, qui consiste basiquement en un fil replié sur lui-même dont on mesure la résistance électrique. Lorsque la jauge est déformée, l'allongement ou le raccourcissement du fil modifie sa résistance. Les variations de résistance sont par contre faibles si bien qu'il faut utiliser un montage électrique, comprenant un « pont de jauges » plutôt qu'une jauge unique, ainsi qu'un amplificateur pour mesurer ces variations de résistances induites par la déformation (et corriger d'autres sources éventuelles de variation de la résistance électrique). Notre choix s'est porté sur un pont constitué de 4 jauges (dit « complet ») qui possède l'avantage d'être compensé automatiquement en température, c'est-à-dire que les effets thermiques sur la mesure de déformation sont annulés (pour plus d'informations, se référer à l'excellent cours de l'école polytechnique de Montréal disponible à l'adresse *www.cours.polymtl.ca/mec6405/...02/MEC6405_Cours2et3_A11.pdf)*.

Il est possible de coller directement les jauges sur le bois (Coutand et al., 2004) toutefois dans le cas de mesure sur une longue période, la croissance radiale risque de détruire rapidement les jauges ou le joint de colle entre les jauges et le bois. C'est pour cela que Blackburn (1997) et Moore et al. (2005) ont préféré coller les jauges sur un support métallique qui était ensuite vissé dans l'arbre et accompagnait ses déformations. Nous avons donc développé des capteurs de déformations inspirés des travaux de Moore et al. (2005) (Fig.2.9).

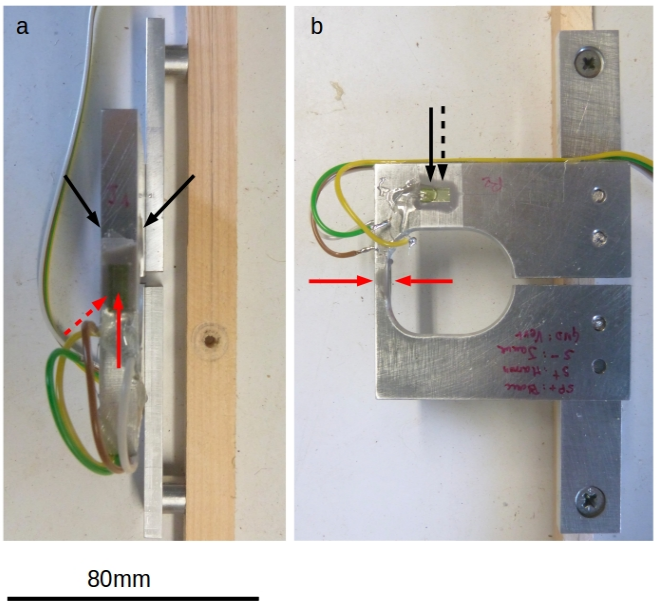


Figure 2.9: Capteur de déformation
a) Vu de dessus. *Le capteur n'est pas en contact direct avec le bois, il est maintenu à distance par 2 entretoises.*
b) Vu de face *les flèches indiquent l'emplacement des jauges de déformations (les flèches en pointillés signifient que la jauge est situé du côté non visible). Les flèches en rouges indiquent les jauges actives mécaniquement, collées sur la charnière. En noir, les jauges passives qui n'ont d'utilité que pour compenser le pont de Wheatstone en température.*

Le principe du capteur est relativement simple. Il utilise 2 bras de levier rigides qui concentrent la flexion (il intègre le champ de déformation locales, qui peut-être hétérogène, entre

les 2 vis de fixation des bras du capteur soit 13cm) sur une petite surface, beaucoup moins rigide, faisant office de charnière. Deux des jauges, dites actives, sont collées d'un côté et de l'autre de la charnière et mesurent les déformations. Les 2 autres jauges du pont sont collées dans une direction qui n'est pas sollicitée mécaniquement et servent donc à compenser le pont en température. Les jauges que nous avons utilisées (Kyowa, KFG5-350-C1-23, facteur de jauge = 2,135) étaient elles-mêmes compensées en température pour ce métal. Elles ont été collées sur le capteur, après l'avoir dégraissé à l'acétone, à l'aide d'une colle époxy-bi composant (Permabond PEET5401-50). Elles ont ensuite été recouvertes d'un joint de silicone neutre afin d'étanchéifier le capteur. Etienne Farré et moi-même avons réalisé les ponts de jauges. Le corps du capteur en aluminium a été fabriqué par Alain Mercanti. Une amélioration par rapport aux travaux de Blackburn (1997) et Moore et al. (2005) a cependant été ajoutée. Leurs capteurs étaient directement en contact avec la tige, si bien que lors de la croissance radiale du tronc, le capteur était lentement déformé ce qui a pu interagir avec la mesure des déformations longitudinales liées au vent. Pour remédier à cela, nous avons ajouté des entretoises de 7,5mm entre le tronc et le capteur. Cette précaution a porté ses fruits car après un an de mesures, les entretoises ont été « englobées » dans le bois mais aucun des capteurs n'a été poussé par la croissance du tronc.

Calibration du capteur

Afin de convertir les déformations mesurées au niveau du capteur en déformation localisées à la surface du tronc, nous avons mis au point un petit banc d'essai. Il était composé d'une barre d'aluminium sur laquelle un pont de jauge complet avait été collé. On vissait le capteur sur la barre de façon à le centrer au-dessus des jauges actives du banc de calibration. La présence des entretoises modifie par contre la relation entre les déformations mesurées et celles à la surface du tronc que l'on a cherchées à estimer car elles modifient le rapport de la distance à l'axe neutre sur le rayon de courbure lorsque le rayon du tronc varie (Fig.2.10).

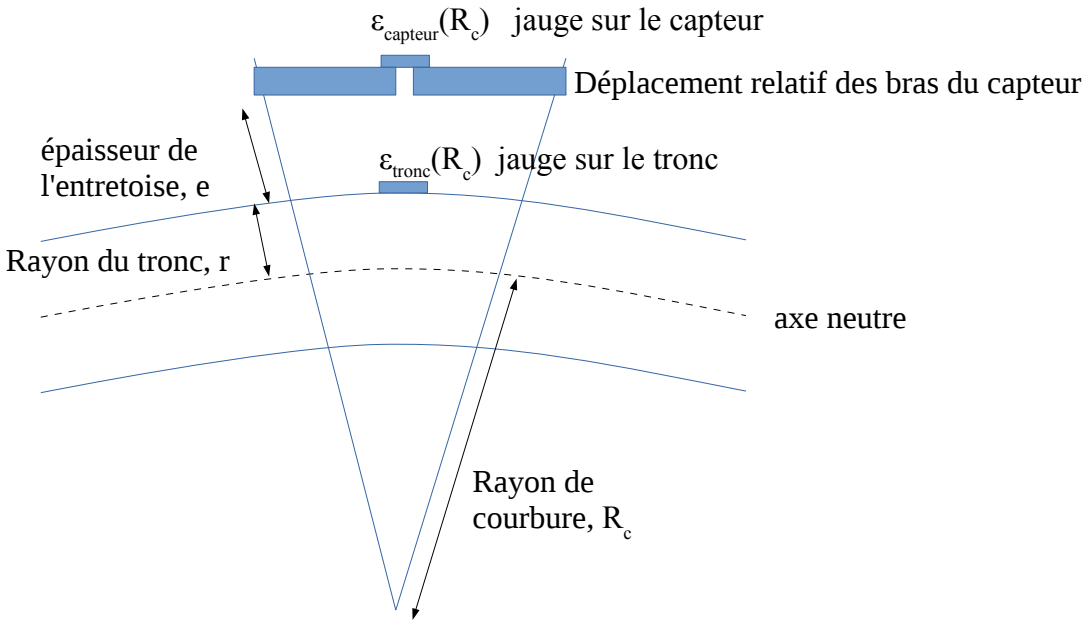


Figure 2.10: Caractérisation de l'effet du diamètre du tronc sur les déformations mesurées

En théorie, la déformation mesurée par une jauge à la périphérie du tronc (ou du banc d'essai) est :

$$\varepsilon_{tronc}(R_c)=\frac{r}{R_c} \quad (2.1)$$

Le déplacement relatif des bras du capteur vaut :

$$\frac{dl}{l_0}(R_c)=\frac{r+e}{R_c} \quad (2.2)$$

Sur le capteur, la relation entre les déformations mesurées par la jauge et le déplacement relatif des bras du capteur dépend du bon collage des jauges et d'éventuelles imperfections dans la fabrication du capteur. On suppose toutefois que la relation est linéaire, de pente A :

$$\varepsilon_{capteur}(R_c)=\frac{A\cdot dl}{l_0}(R_c) \quad (2.3)$$

Finalement les déformations mesurées au niveau du capteur doivent être proportionnelles à celles du banc d'essai :

$$\varepsilon_{tronc}(R_c)=\frac{r}{A\cdot(r+e)}\times\varepsilon_{capteur}(R_c) \quad (2.4)$$

Nous avons alors mesuré les déformations du banc d'essai ainsi que les déformations issues de chaque capteur. La relation entre les déformations des capteurs et celles du banc d'essai est bien

linéaire avec à chaque fois un très fort coefficient de détermination (r^2>0,99). Il existe une légère variabilité de la pente de la relation entre les capteurs qui est certainement à mettre au crédit de la difficulté de coller les jauges dans l'axe de la charnière. Sur les 60 capteurs créés, le coefficient A moyen est de -0,26 avec un écart-type de 0,02 (Fig.2.11). La résolution du capteur dépend de l'étendue de la mesure recherchée. Les enregistreurs peuvent coder les déformations sur 65 000 bits (ou 4096 pour les 3 plus vieux V-link). Plus l'étendue de la mesure est importante et plus la résolution est faible. Étant donné que nous ne voulions pas perdre le moindre pic de déformations, nous avons privilégié une forte gamme de déformations potentiellement mesurables au détriment de la résolution. Pour les plus vieux V-link, la résolution théorique est de 0,00014 % (1,4µdef) et de 0,00000875 % (0,0875µdef) pour les plus récents. Toutefois, il est apparu pendant les tests que même en l'absence de chargement, les enregistreurs mesuraient des petites oscillations d'une amplitude 5µdef. La résolution réelle est donc plus proche de 5µdef ce qui reste tout à fait convenable.

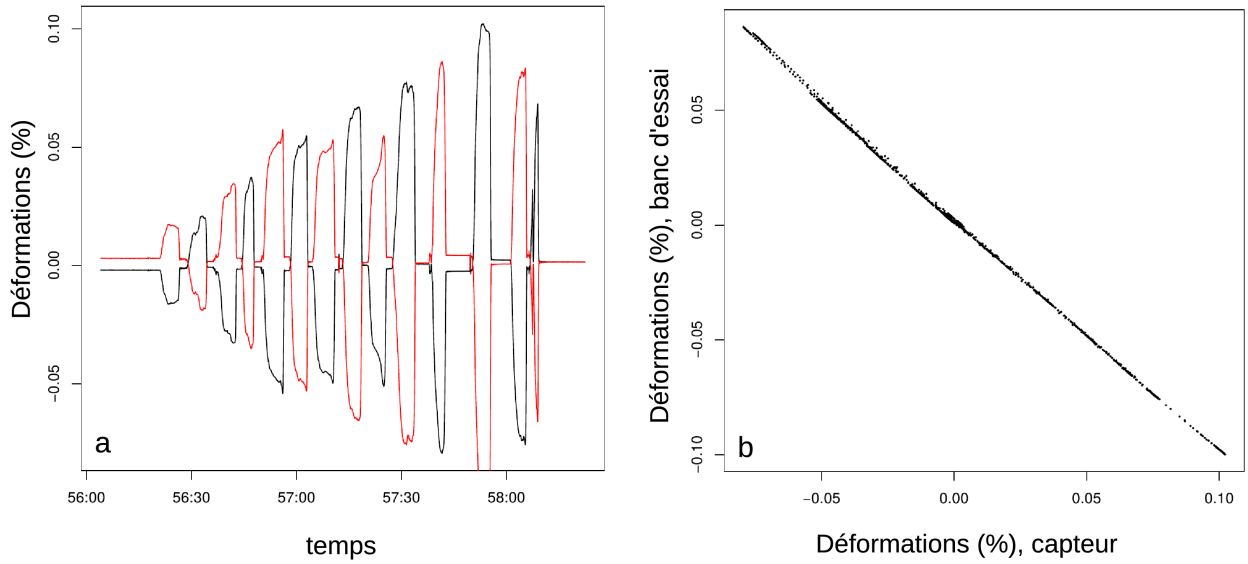


Figure 2.11: Calibration d'un capteur avec le banc d'essai
a) En noir, déformations enregistrées sur le banc d'essai et en rouge sur le capteur
b) Corrélation fortes entre les déformations enregistrées sur le capteur et sur le banc d'essai

2.3.1.3. Capteurs de croissance radiale (dendromètres)

Nous avons réalisé des dendromètres automatiques ponctuels pour suivre finement la croissance radiale des arbres. Ceux-ci sont composés d'un palpeur (Radiospare, ref :LM10/3M295K0M TO ES AW) muni d'un axe coulissant associé à un contact électrique qui glisse sur une piste résistive. Le palpeur contient un ressort à l'opposé de l'extrémité en contact avec le tronc qui assure un bon appui. Il est fermement vissé dans une cornière aluminium découpée et soudée en V (Fig.2.12) (réalisée par Alain Mercanti). Les dendromètres sont ensuite vissés dans le bois de l'arbre (sur plusieurs centimètres) qui constitue un point fixe de telle sorte que la tige du

palpeur n'accompagne que les mouvements de l'écorce alors que le corps du dendromètre ne bouge pas. Le palpeur est relié à un enregistreur (Minikin Ti HYPERLINK "http://www.microstrain.com/wireless/V-Link"® produit par EMS Brno), dont l'autonomie en énergie et en mémoire est suffisante pour acquérir le déplacement radial d'une tige pendant une année. La collecte des données se fait à l'aide d'un dispositif infrarouge connecté à un ordinateur de terrain qui fonctionne sous le logiciel mis au point par EMS Brno. En pratique, cet enregistreur est facile à prendre en main et il laisse beaucoup de liberté à l'utilisateur dans la configuration de l'enregistrement.

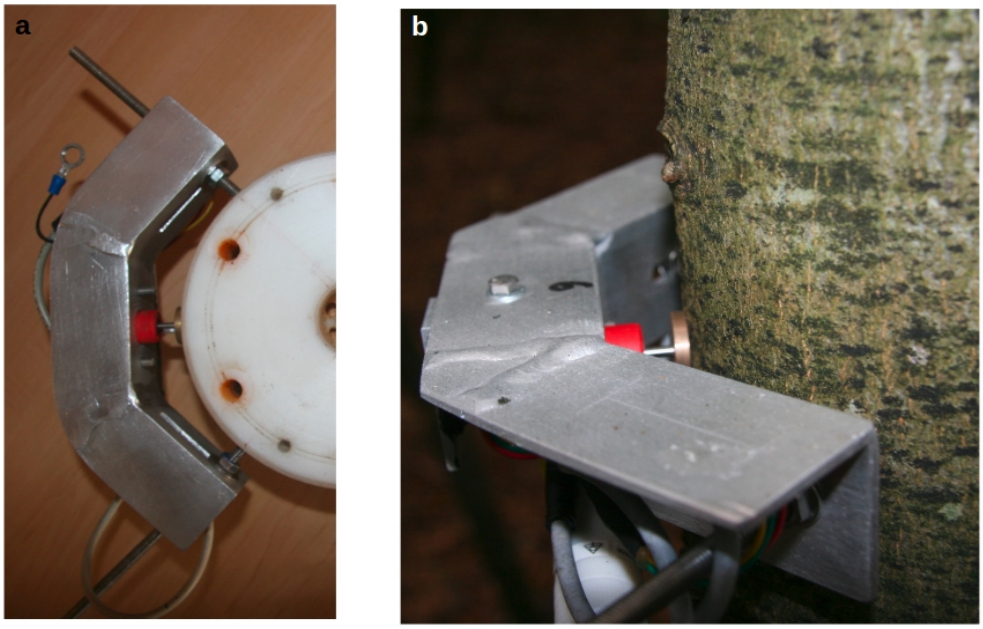


Figure 2.12: Dendromètre automatique ponctuel.
Il est composé d'un palpeur (en plastique rouge avec une tige en contact avec le tronc), d'une cornière découpée et soudée en U et d'un enregistreur.
***a) vu de dessus**, vissé dans une section de teflon (qui fait office de tige) pour un test. La position des tiges filetées, vissées dans le teflon, peut être ajusté au diamètre de la tige en les faisant glisser dans les fentes horizontales visibles sur les bras de la cornière. Une petite pastille de laiton est glissée entre le palpeur et la tige pour répartir les forces de poussée.*
***b) vu de profil**, vissé dans une tige de hêtre.*

Les dendromètres ont été calibrés grâce à un vernier électronique de précision. La résolution du dendromètre est de l'ordre du µm et l'étendue de la mesure est de 1cm. Des tests préliminaires en laboratoire avant l'installation sur le terrain ont montré qu'il existait une dérive lente de l'enregistrement du déplacement radial qui ne correspondait pas à une réalité physique (pas de déplacement radial). Nous avons attribué ce problème à un processus de fluage du capteur et avons réussi à l'éliminer en faisant reposer le ressort du palpeur sur une petite plaque métallique solidaire de la cornière et indéformable.

2.3.2. Mise en place des capteurs sur le terrain

2.3.2.1. Anémomètres

Nous avons installé un mât triangulaire de 20 mètres muni d'anémomètres au centre de la parcelle le 19 décembre 2013 (après un premier essai raté une semaine plus tôt). Il est situé à 3 mètres des arbres 44. Ce mât est solidement fixé au sol par 3 triplets de haubans. Les 2 anémomètres soniques ont été montés à la hauteur locale de la canopée (12m) et à la hauteur dominante du peuplement (15m) et l'anémomètre à 3 coupelles a été disposé à 20m (Fig.2.13). Les anémomètres à 12 et 15 mètres permettent de mesurer le vent efficace mécaniquement sur la canopée. L'anémomètre à 20 m ne sera pas utilisé dans ce manuscrit. Il a été installé afin d'avoir une mesure du vent toujours à la même hauteur pendant tout le projet Vent-éclair. Les anémomètres à 12 et 15 mètres devront être remontés avec la progression en hauteur de la canopée au cours du projet Vent-éclair. Les mesures ont commencé au 23 janvier 2014 et se sont arrêtés fin décembre de la même année.

Figure 2.13: Mât muni de 2 anémomètres soniques et d'un anémomètre à coupelles *(flèches rouges indiquent la position des anémomètres)*

Les anémomètres étaient reliés à la centrale d'acquisition Campbell par un câble. L'alimentation en énergie était assurée par une batterie au plomb de 12V (Yuasa 12V 7Ah NP7-12). L'autonomie en énergie était d'environ 1 semaine. Les données étaient écrites sur carte mémoire

qu'il fallait changer toutes les 2 semaines environ.

2.3.2.2. capteurs de déformation

Étant donné la dispersion des arbres en forêt, nous avons préféré un système d'acquisition des mesures de déformations fonctionnant par WIFI plutôt que par connexion filaire. Le système finalement retenu est composé de 15 enregistreurs de données V-Link® et d'une base WSDA® capable de collecter et stocker l'ensemble des mesures des enregistreurs (marque LORD MicroStrain®'s). Un enregistreur V-link® peut accueillir 4 ponts de jauges et offre la possibilité d'échantillonner les déformations avec une fréquence allant de 1 à 512 Hz sachant que nous l'avons surtout utilisé à 8Hz sachant que la fréquence d'oscillation du mode fondamental d'un tronc sous l'effet du vent est autour du Hz (§1.2.1.5). Les 15 enregistreurs envoient ensuite leurs mesures vers la base collectrice WSDA® qui peut les stocker sur un disque dur de 2 Gigaoctet (Fig.2.14).

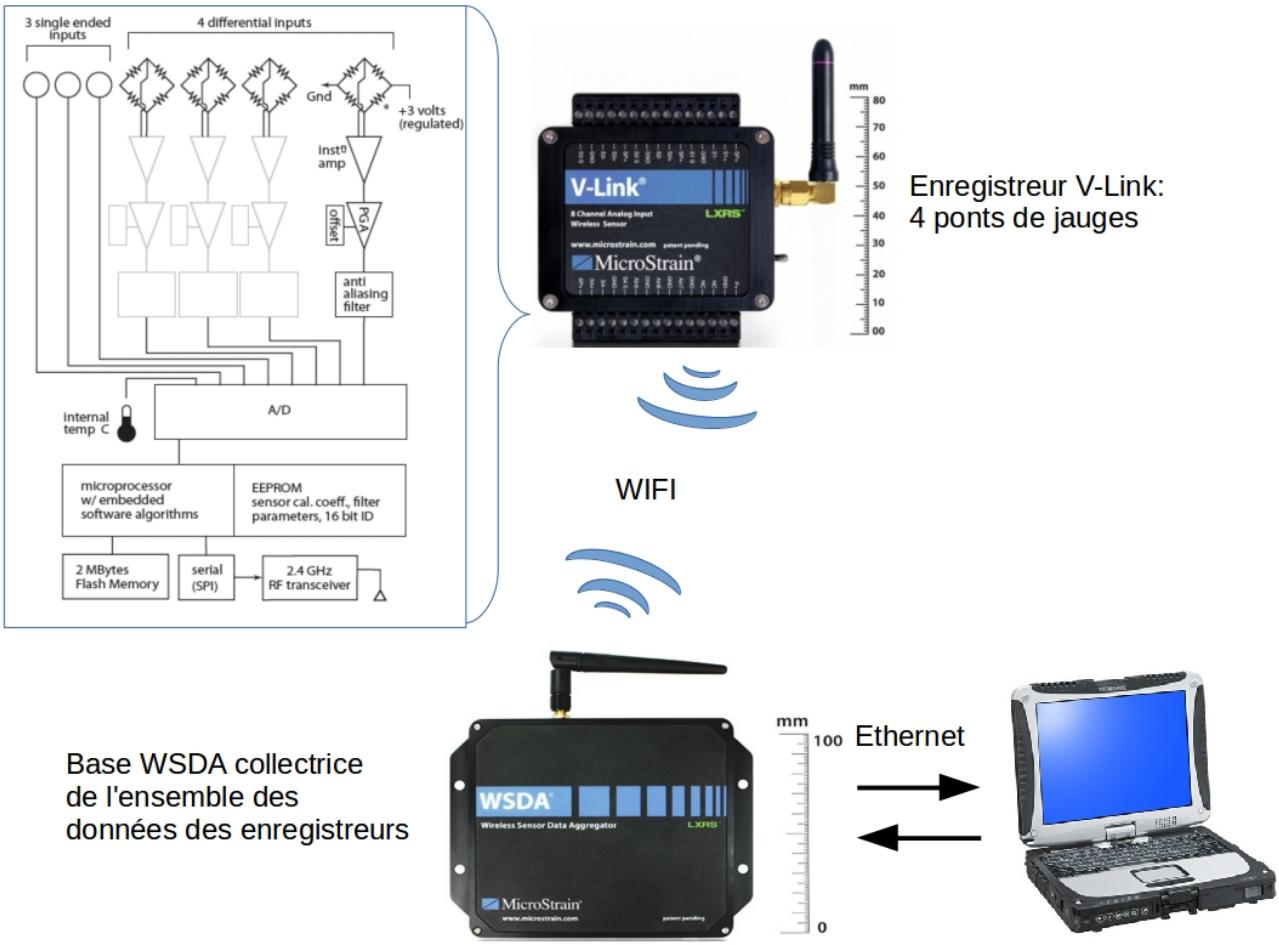


Figure 2.14: Système d'acquisition des déformations

La base WSDA a été d'abord alimentée par une batterie au plomb de 12V (Yuasa 12V 7Ah NP7-12) dont l'autonomie était environ de 3 jours. Nous avons ensuite installé un panneau solaire

sur le mât en juin pour augmenter l'autonomie en énergie. Les batteries, la base WSDA et la station Campbell CR1000 étaient contenues dans un boîtier étanche fixé sur le mât. Des sachets desséchants régulièrement changés assuraient le maintien d'une atmosphère sèche à l'intérieur du boîtier. Les Vlinks étaient aussi placés dans des boîtiers étanches dispersés sur la parcelle à proximité des paires d'arbres. L'électricité était apportée par une batterie au plomb (Yuasa 6V 4Ah NP4-6). La connexion entre le Vlink et les capteurs se faisaient par câbles disposés dans une gaine protectrice et légèrement enfouis dans le sol.

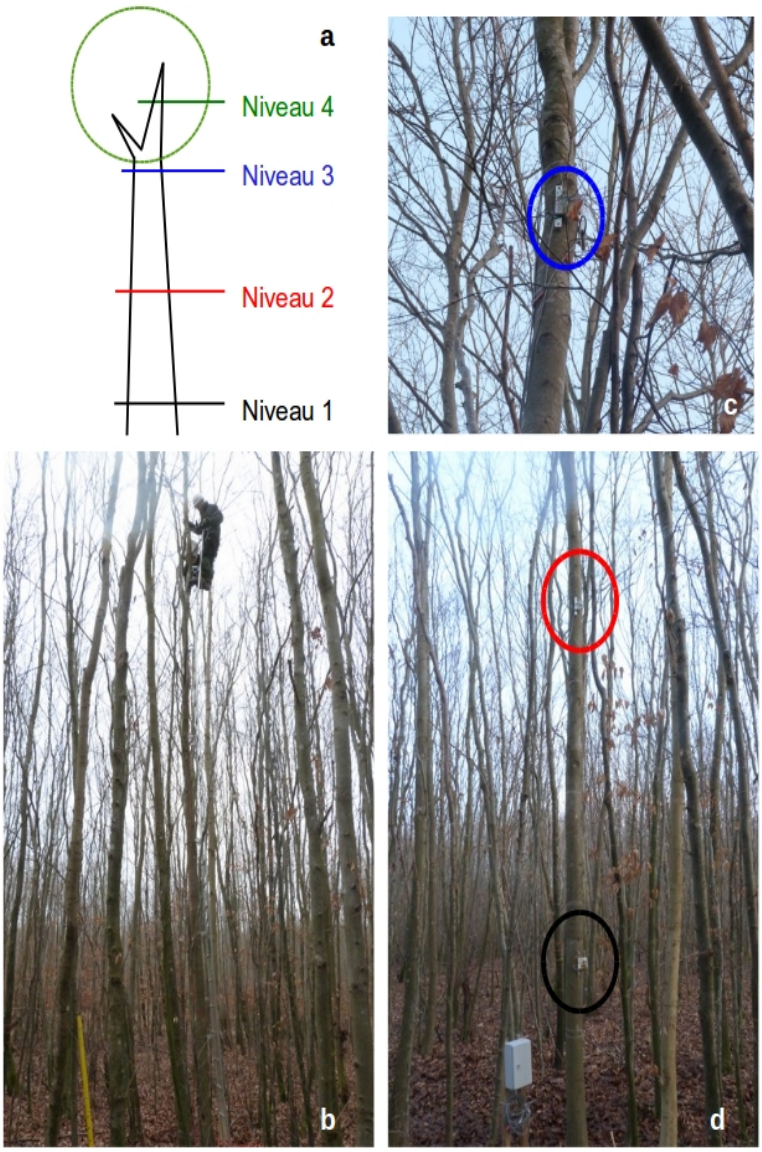


Figure 2.15: Mise en place par Frédéric Bordat (b) et disposition des capteurs (a, c, d) le long de la tige de l'arbre 64.
Les capteurs des niveaux 1, 2 (photo d) et 3 (photo c) sont entourés selon leur couleur respective.

Ce système d'acquisition présentait des fonctionnalités avantageuses. La base collectrice des données pouvait basculer dans un mode « live » où il était possible d'observer, en direct, les déformations enregistrées ce qui fut très pratique pour contrôler les déformations imposées aux arbres (Chapitre 2.6). Un des modes d'enregistrement possibles permettait de synchroniser l'échantillonnage des déformations de l'ensemble des capteurs du réseau, facilitant grandement la gestion des données. Par exemple, la mise en relation des mesures des déformations de 8 capteurs le long du tronc n'aurait pas été possible sans ce mode d'acquisition. Les enregistreurs V-Link possèdent une petite mémoire interne qui leur permettait de stocker des données si l'émission vers la base s'avérait difficile (le WIFI est sensible aux conditions climatiques) puis de les communiquer à nouveau quand les conditions étaient plus clémentes. Enfin les enregistreurs avaient une faible consommation d'énergie. Nous avons aussi été confrontés à quelques « mauvaises surprises » qui sont certainement le lot quotidien de toutes expériences d'envergure. La portée d'émission WIFI de ce système est théoriquement de plusieurs centaines de mètres mais il s'est avéré qu'elle ne dépassait pas 70 mètres dans le peuplement d'étude, certainement à cause de sa densité, ce qui limita le choix des arbres. Nous avons pourtant acheté de nouvelles antennes qui avaient une meilleure portée nominale que les antennes originelles. De plus, la mémoire de la base WSDA était beaucoup plus limitée que prévue ce qui nous a contraint à retourner souvent sur le terrain pour récolter les données. En moyenne, j'estime que nous avons passé en 2014 au moins 1-1,5 jours/semaine (en fait 2-3 demi-journées) à aller récolter les données. Enfin la prise en main du système d'acquisition n'était pas totalement intuitive.

Au cours de l'année 2014, nous avons effectué 2 types de mesures de déformations. La première le long de l'arbre à 4 hauteurs différentes afin d'estimer le champ de déformation de la tige de 4 arbres et tester l'hypothèse de dimensionnement optimal. La seconde pour comparer le régime de déformation à 1m entre les 15 paires d'arbres et mesurer les signaux mécaniques responsable de la croissance. Afin d'estimer le champ de déformation à une hauteur donnée, il est nécessaire d'utiliser 2 capteurs orthogonaux entre eux. Un V-link pouvait accueillir 4 capteurs, donc 2 arbres à 1 hauteur de mesure ou un arbre à 2 hauteurs de mesure (Fig.2.15 et 2.16). La position azimutale du capteur était de toute façon mesurée pour orienter le champ de déformation. Les capteurs étaient vissés de telle sorte que les vis suivaient un rayon de la section. Les vis avaient été préalablement désinfectées dans de l'alcool afin de limiter l'introduction de pathogènes. Pour mesurer les déformations le long de la tige, nous avons placé des paires de capteurs à 4 niveaux : à 1m, au milieu du tronc sous le houppier, à la base du houppier et dans le tiers inférieur du houppier (Fig.2.15 et table 2.3). L'installation en hauteur a été réalisée par les grimpeurs attitrés du Lerfob (Frédéric Bordat, Florian Vaast et Emmanuel Cornu), en utilisant des échelles de grimpage légères et emboîtables. Il n'était pas possible de fixer les capteurs de déformations sur des tiges trop élancés (arbres dominés) pour des raisons de sécurité du grimpeur. C'est pourquoi seuls des arbres dominants furent choisis pour cette première étape. Il s'agissait aussi pour nous de tester nos capteurs de déformation et le système d'acquisition pour la première fois.

Figure 2.16: Installation des capteurs de déformation et de croissance sur un arbre.
Les capteurs de déformations sont vissés à 1m de haut, orthogonaux entre eux. Ils sont reliés par câble au V-link dans le boîtier (non visible) . Au dessus et à 30 cm, d'un des capteurs de déformation, le dendromètre automatique, protégé de la lumière par un chapeau blanc. On devine au fond à droite l'arbre apparié relié au même V-link.

L'ensemble des capteurs des niveaux 2,3 et 4 ont été redistribués pour la seconde phase de mesure sur une partie des 30 arbres fin avril (annexe 2.1). Les capteurs ont alors été placés à 1m au-dessus du sol, dans les directions Nord et Est sauf en cas de petits défauts du tronc localement (Fig.2.16). Le 06/05/2014, les 30 arbres étaient tous équipés.

arbre	hauteur totale (m)	hauteur de la base du houppier (m)	période de mesures	niveau des capteurs	hauteur des capteurs (m)	Diamètre (mm)
64D	14,7	8,4	Du 07/02/2014 au 29/04/2014	1	1,3	150
				2	4,2	135
				3	7,3	115
				4	9,5	85
27D	12,2	6,4	Du 07/02/2014 au 29/04/2014	1	1,2	122
				2	3,6	115
				3	6	93
				4	7,6	77
11D	15,6	8,2	Du 18/02/2014 au 29/04/2014	1	1,3	150
				2	5,4	125
				3	7,9	105
				4	9,7	70
32D	13,3	7,3	Du 21/03/2014 au 29/04/2014	1	1	140
				2	4	125
				3	6,9	100
				4	9	70

Tableau 2.3: Disposition des capteurs de déformations le long de la tige de 4 arbres dominants.

2.3.2.3. Capteurs de croissance radiale (dendromètres)

Les problèmes de mise au point des dendromètres ont retardé leur installation sur le terrain. La saison de végétation a commencé mi-avril et fin avril l'ensemble des arbres avaient totalement débourré. Les dendromètres ont été installées le 23 mai si bien que nous avons raté le début de la phase de croissance. Les dendromètres furent vissés dans les arbres à 1m30 soit 30 cm au-dessus des capteurs de déformation (Fig.2.16). Les tiges filetées furent également désinfectées avant de les fixer dans les tiges.

2.3.3. Le traitement et la description du jeu de donnés

2.3.3.1. Vent

La mesure du vent s'est faite avec une fréquence d'échantillonnage de 4Hz et l'enregistrement se faisait sur une moyenne de 12 points toutes les 3 secondes, comme recommandé par la World Meteorological Organization (2008) pour mesurer les rafales de vent. Nous avons par contre synthétisé les mesures de vent sur des pas de temps plus grands à l'aide de descripteurs statistiques. Stull (1988) montre qu'il est possible de séparer le vent moyen des turbulences en utilisant des fenêtres temporelles entre 30 min et 1 heure. Cet intervalle de temps correspond au « spectral gap » (mis en avant sur la figure 1.2) et sépare les turbulences du flux moyen. Nous avons choisi une fenêtre temporelle de 30 min pour séparer les différentes composantes, qui correspond à

la meilleure résolution de la fenêtre temporelle optimale discutée par Stull. Pour chaque période de 30 minutes, la moyenne, le maximum, l'écart-type et la direction la plus fréquente ont été calculés. Les mesures de vent n'ont pas été sujettes à beaucoup d'erreur. J'ai éliminé les rares vitesses de vent anormalement élevées (>60 $m.s^{-1}$).

Au cours de l'année, 6198 heures (soit 258 jours) d'enregistrement de vent ont été récoltées. Nous avons eu quelques problèmes de fonctionnement de la station Campbell si bien que plusieurs semaines complètes n'ont pas été enregistrées (en juillet notamment où seulement 44 % du vent du mois a pu être suivi). Il y a eu par contre très peu de données manquantes lorsque la station fonctionnait (moins de 1%). Les mesures de vent sont cohérentes avec les séries climatiques présentées plus haut. Le vent dominant provient du Sud. Nous avons également observé une composante NE significative, que ce soit en terme d'occurrence ou de vitesse des rafales (Fig.2.17). L'anémomètre à 12 mètres a montré une rose des vents un peu étrange avec la majorité des vents provenant du Sud-Ouest et du Sud-Est et beaucoup moins de vent provenant du Sud. La rose des vents de l'anémomètre à 15 mètres ne présente pas cette anomalie, les vents provenant du Sud-Ouest et du Sud. Il est possible qu'un obstacle ait modifié l'écoulement autour de l'anémomètre à 12m le protégeant en partie des vents du sud. J'ai donc préféré utiliser les données de l'anémomètre à 15m dans la suite. Le vent au-dessus du couvert était en moyenne plus fort pendant la période hors feuille. Pendant la période en feuille, la vitesse était en moyenne réduite mais c'est pourtant dans cette période que le plus fort épisode de vent a été observé (Fig.2.17). Les différents descripteurs statistiques sont logiquement très corrélés entre eux (coefficient de corrélation r>0,94), en particulier le maximum et l'écart-type de la vitesse du vent (coefficient de corrélation =0,98). Les turbulences augmentent avec le vent moyen (Fig.2.18).

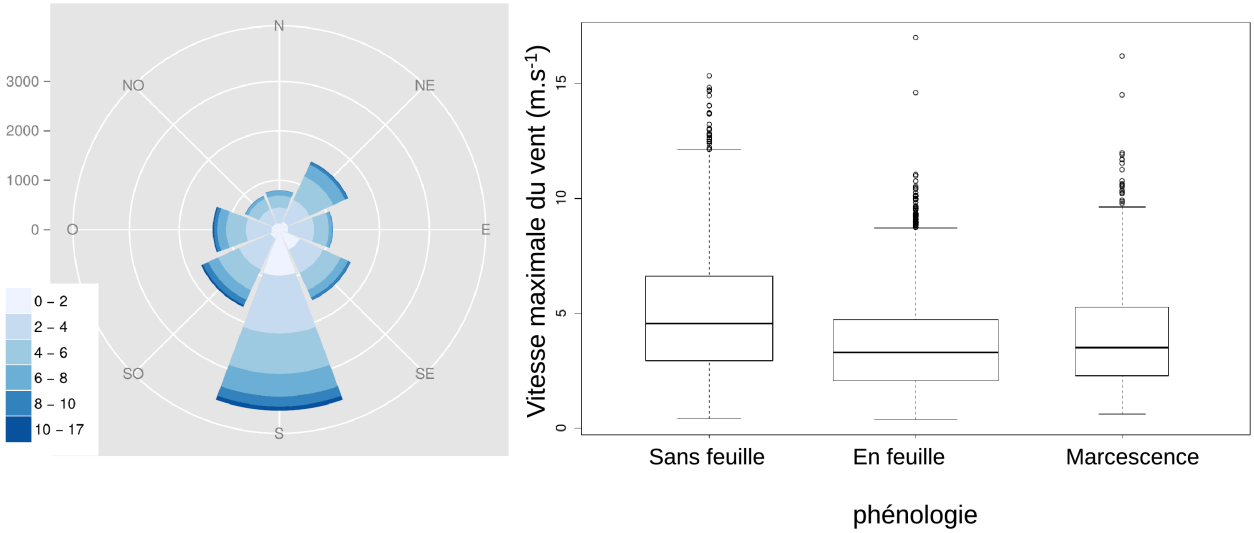


Figure 2.17: Caractéristiques du vent mesuré à 15m au cours de l'année
À gauche : *rose des vents. Le nombre de pics de vent dans chaque direction est indiqué en haut à gauche de chaque rose par une échelle (0 à 3000) qui reprend le nombre de cercles concentriques. Le code couleur de la vitesse des rafales ($m.s^{-1}$) est donné par le petit encart en bas à gauche.*
À droite : *vitesse maximale du vent au dessus du couvert en fonction de la phénologie. La largeur des boîtes à moustaches est proportionnelle aux nombres de périodes de 30 minutes enregistrées dans chaque catégorie.*

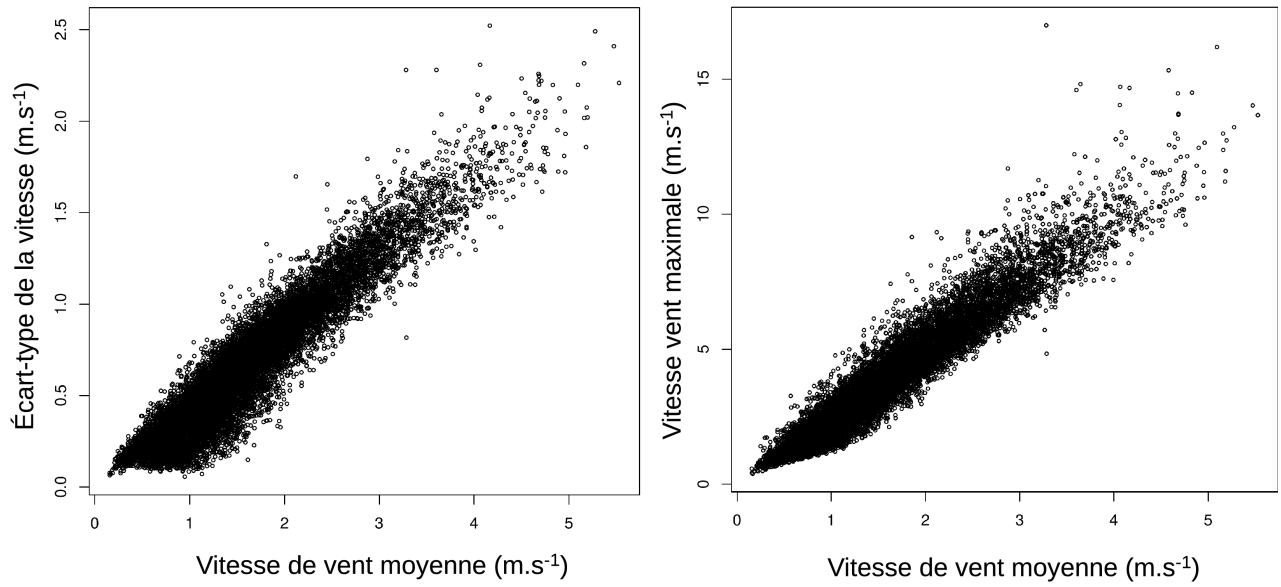


Figure 2.18 : Relation entre les différents descripteurs statistiques de la vitesse de vent à 15m sur les périodes de 30 minutes.

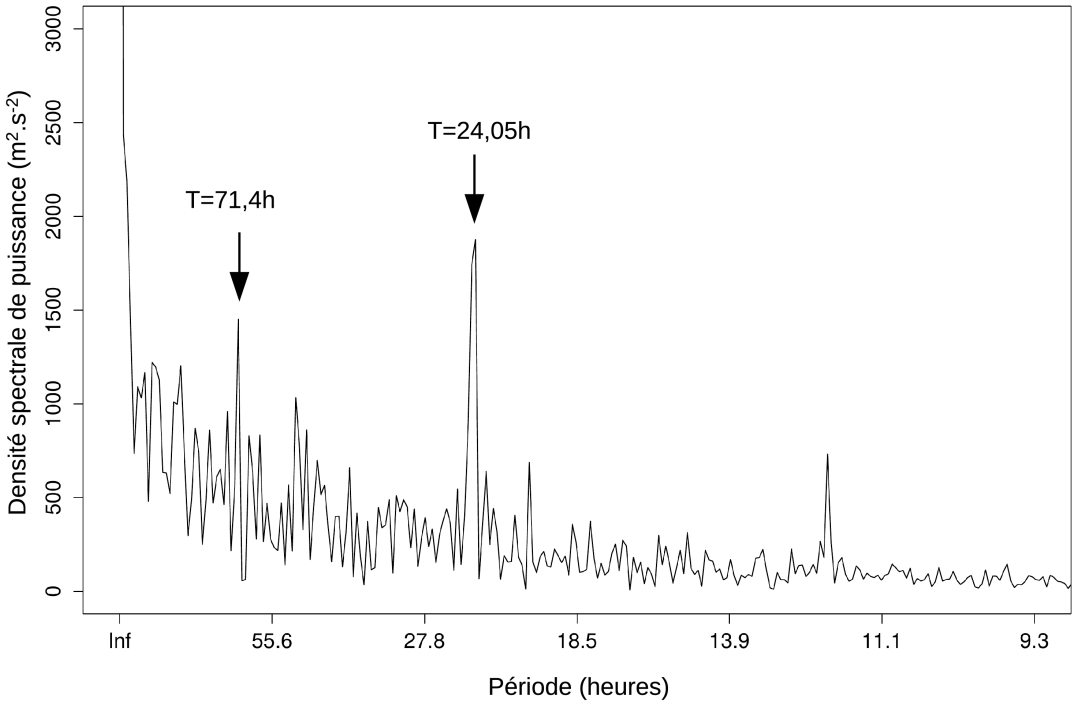


Figure 2.19 : Spectre du vent obtenu par transformée de Fourier à partir des vitesses de vent maximales sur la période du 23 janvier au 5 mai 2014.
On observe un pic évident à 24h qui correspond aux vents thermiques. Il y a aussi un pic qui se détache avec une période d'environ 3 jours et qui pourrait correspondre au temps moyen de retour des dépressions.

2.3.3.1.Vent

Nous avons réalisé une analyse spectrale de la vitesse maximale du vent à l'aide d'une transformée de Fourier afin de mettre en évidence des périodes caractéristiques de fluctuation. Pour cela j'ai utilisé la plus longue série sans « trous » de vent maximal moyenné grâce à une fenêtre roulante de 5h (Van der Hoven, 1957). Un pic s'est clairement distingué avec un temps de retour d'un jour, ce qui correspond aux vents thermiques (Fig.2.19). Il semble aussi se dégager une seconde période caractéristique de 3 jours qui correspondrait au temps de retour des dépressions en Europe. J'ai également réalisé la même analyse sur une série de mesures journalières de 11 années de vents journaliers à la station météorologique proche de Nancy-Essey. J'ai pu observer un léger pic à une période de 1 an, ce qui correspond bien à la dynamique annuelle du régime des vents. Il n'a par contre pas été possible d'observer de pic particulier pour les vents de surface issus de dépressions sur ce jeu de données plus long mais avec une résolution temporelle moins bonne. Pour conclure, on retrouve bien les temps caractéristiques de fluctuation du vent même s'il serait bon de disposer d'une série à la résolution horaire plus longue pour confirmer ces résultats.

Pour évaluer le risque de dégâts, il faut pouvoir comparer la vitesse de vent critique qui endommagerait un arbre avec les plus fortes vitesses de vent rencontrées dans la région (Gardiner et al., 2008). Une méthode souvent utilisée consiste à calculer la vitesse critique du vent à une hauteur de 10 m au dessus de la hauteur de zéro-déplacement qui correspondrait alors au vent que mesurerait un poste météorologique proche (World Meteorological Organization, 2008). Nous pourrions appliquer une telle méthode mais elle risque de donner des résultats peu fiables car nous ne connaissons pas les paramètres de rugosité du couvert. Il est donc important de pouvoir relier les vitesses de vent mesurées sur la parcelle à celles mesurées à la station de Nancy-Essey pour profiter de la série climatique de ce poste météorologique. Les données disponibles pour modéliser la relation entre les vitesses de vent à Nancy-Essey sont la vitesse maximale journalière en 2014. Pour la station météorologique de « Vent-éclair » j'ai utilisé le maximum journalier du maximum des périodes de 30 minutes. Les jours ayant plus de 5 % de données manquantes n'ont pas été utilisés pour ajuster ce modèle. J'ai aussi intégré l'effet de la direction et de la période phénologique pour améliorer la prédiction dans un modèle linéaire. La meilleure relation entre les 2 sites est présentée dans la figure 2.20 et l'annexe 2.2. Bien que les 2 sites soient proches l'un de l'autre, les modèles ont du mal à capter une grande partie de la variabilité de l'écoulement du vent, notamment des pointes, de la parcelle de Vent-éclair au poste de Nancy. Ainsi le coefficient de détermination R^2 est seulement de 36 % pour la vitesse maximale. Plus problématique, la vitesse maximale prédite à Nancy est inférieure à celle mesurée sur Vent-éclair quand celle-ci dépasse 11 $m.s^{-1}$. Or ceci est peut crédible étant donné que la vitesse est mesurée dans la zone de rugosité sur le site de Vent-éclair alors qu'à Essey, elle est mesurée 10m au dessus du sol. Dans le cas de la prédiction des vitesses maximales, il est donc plus fiable d'uniquement se cantonner aux directions Sud-Sud ouest qui sont de toutes façons très majoritaires et responsables des plus fortes pointes de vitesse.

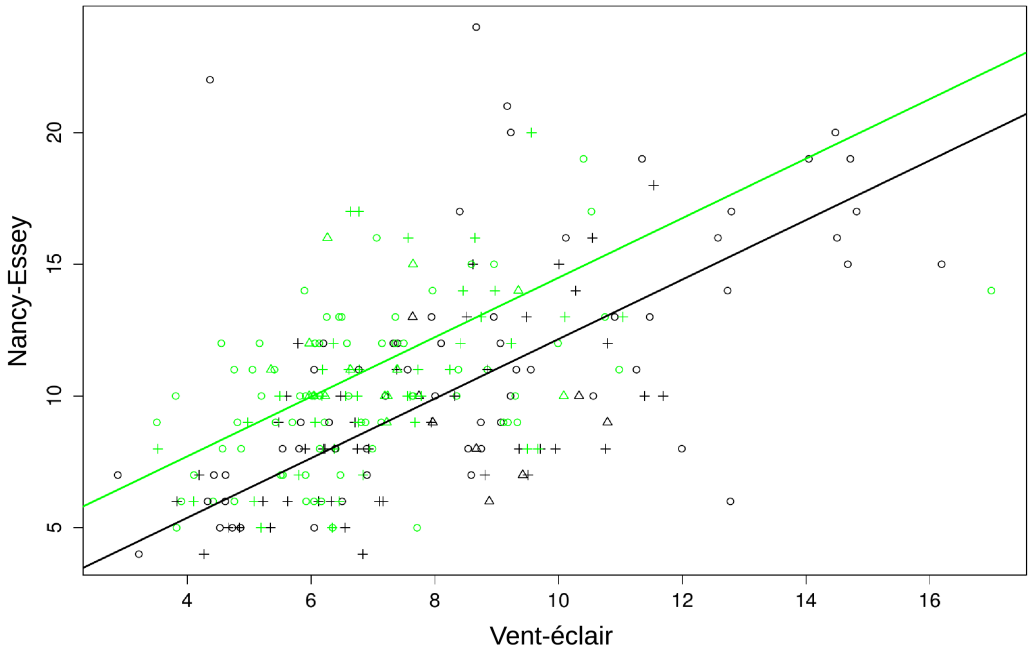


Figure 2.20 : Relation entre la vitesse du vent maximale journalière au poste météorologique de Nancy-Essey et sur la parcelle Vent-éclair.
Les observations sont représentées par des points (triangle = direction NE ; cercle = S-SO et « + » = autres directions). Les droites correspondent au prédiction du modèle quand les vents proviennent du Sud-Sud ouest. En vert, période en feuille et en noir période hors feuille ou marcescente.

2.3.3.2. Déformations

La mesure des déformations nécessite une fréquence d'échantillonnage assez élevée, aux alentours de quelques Hz, pour « capter » correctement le mode d'oscillation fondamental qui déforme principalement le tronc (cf §1.2.1.5). Dans cette gamme de fréquence, les V-links peuvent échantillonner à 4, 8 ou 16 Hz. Un premier test a été réalisé à 16Hz en février 2014 et il a montré que nous n'avions pas besoin d'une telle fréquence. Nous avons donc utilisé la fréquence de 8Hz pour l'ensemble de l'expérimentation. Malgré cela, la quantité de données brutes de déformations reste très élevée (plus d'un milliard de données de déformations, à raison de 60 capteurs qui enregistrent avec une fréquence de 8Hz pendant plusieurs mois). De plus une grande partie des données enregistrées correspond à des périodes sans vent, peu intéressante. Il a donc fallu synthétiser l'essentiel du signal brut issu des 2 capteurs d'une section de tige pour obtenir des données intéressantes. Nous avons aussi voulu garder une information spatiale des déformations en modélisant le champ de déformation sur la section de tige considérée. Pour cela, la section est divisée en 16 secteurs. Sur chaque secteur, 3 descripteurs statistiques courants sont calculés sur des fenêtres de 30 minutes, la moyenne, l'écart-type et le maximum des déformations. Le maximum des déformations est particulièrement important pour estimer un seuil de perception mécanique mais aussi pour discuter d'un risque de rupture de la tige. La fenêtre temporelle sur laquelle sont traitées les données résulte d'un compromis entre temps de calcul requis et intérêt des données calculées.

Lors de mesures similaires, (Hale et al., 2012; Minamino & Tateno, 2014) ont calculé le moment de flexion maximale sur une fenêtre d'une heure, Blackburn (1997) a utilisé des fenêtres plus courtes de 15min. Étant donné la relation forte qui existe entre vitesse de vent et déformation de la tige, les fenêtres optimales pour séparer les différentes composantes du vent sont certainement bonnes aussi pour synthétiser les déformations et nous avons conservé la même fenêtre temporelle que pour le vent à savoir 30 min. La synthèse spatio-temporelle des déformations mesurées est décrite par les figures 2.21 et 2.22.

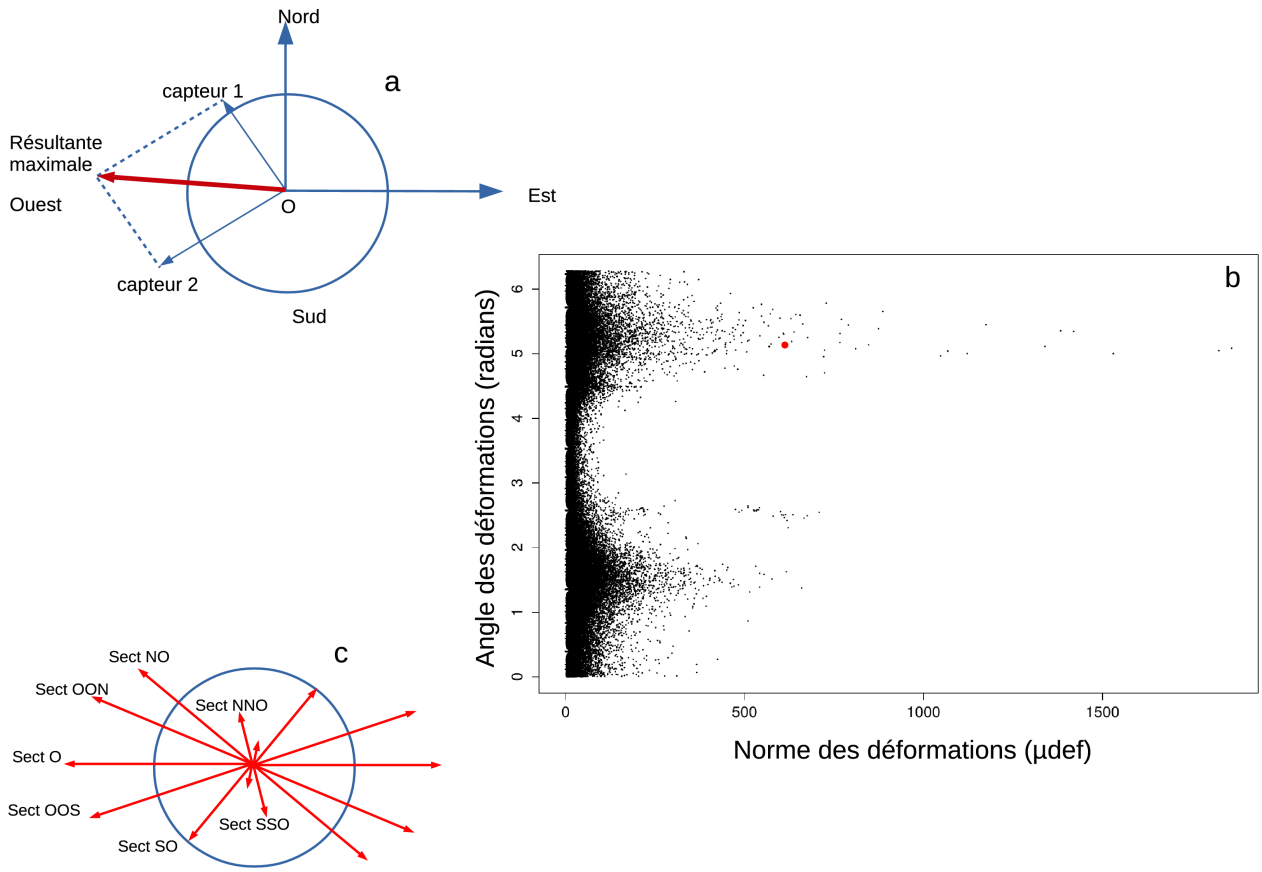


Figure 2.21: Traitement du champ (spatial) des déformations
a) *Section d'une tige avec une mesure de déformation enregistrée dans la direction de 2 capteurs orthogonaux ainsi que leur résultante maximale.*
b) Résultante des déformations décomposées en norme et angle. L'angle de la déformation correspond à la direction vers laquelle s'incline la tige. Chaque point représente une mesure de déformation collectée pendant plusieurs jours. Le point rouge correspond à la mesure décrite en a)
c) Intensité des déformations estimée dans 16 secteurs à partir de la mesure décrite en a)

Les déformations de chaque capteur sont d'abord décomposées comme la somme d'une variation basse fréquence et celle d'une variation haute fréquence à l'aide d'une médiane roulante sur une fenêtre de 30 minutes. Blackburn (1997) a en effet montré qu'il existait une variation lente non négligeable des mesures de déformations qui dépendait certainement des mouvements lents du tronc

dus au gonflement-retrait ou à la croissance et aux variations climatiques (température, humidité). Nous avons d'ailleurs également constaté une périodicité journalière dans les variations basse fréquence des déformations dans nos données.

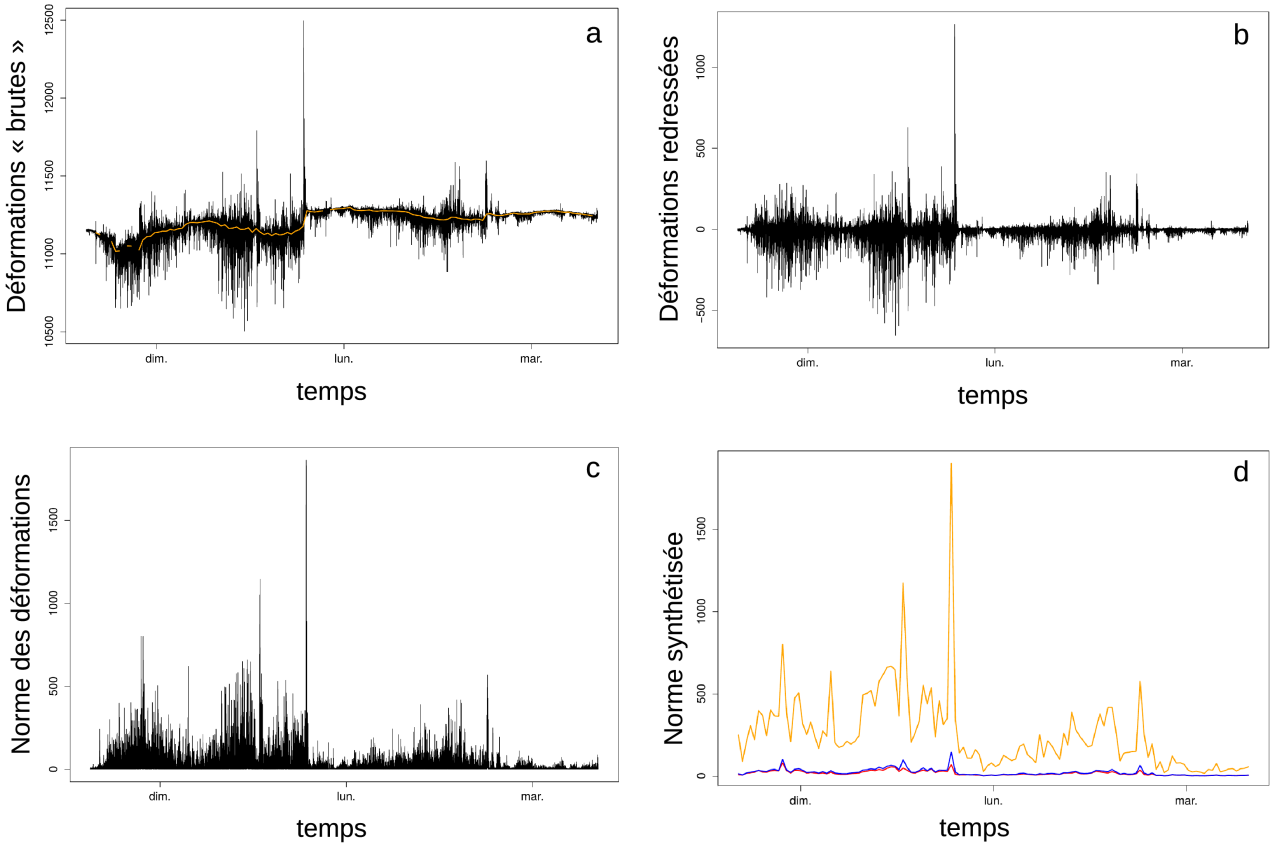


Figure 2.22 : Étapes successives du traitement temporel des déformations
a) Déformations brutes (en noir) et variations des déformations dites « basse fréquence » (en orange) du capteur 1 (en bit). La variation basse fréquence des déformations est calculée grâce à une médiane roulante sur une fenêtre de 30 minutes.
b) Variation haute fréquence des déformations du capteur 1 (en µdef). Elle est calculée comme la différence entre les déformations brutes et les déformations basse fréquence
c) Norme de la déformation(élongation) maximale en périphérie de la section (en µdef). Elle se déduit des variations haute fréquence des déformations du capteur 1 et 2 (voir Fig.9)
d) Descripteurs statistiques de la norme des déformations (en µdef). 3 descripteurs sont utilisés : le maximum (en orange), l'écart-type (en bleu) et la moyenne en rouge sur des fenêtres de 30 minutes

La variation haute fréquence des déformations est celle qui nous intéresse car elle est due au chargement par le vent. On calcule ensuite la norme et l'angle de la déformation maximale dans le plan de la section de la tige à partir des 2 capteurs orthogonaux entre eux, sous l'hypothèse de Navier-Bernoulli pour une poutre en flexion pure (la section plane reste plane). A partir de cette résultante, il est possible d'estimer le champ de déformation de la section en faisant l'hypothèse qu'elle est circulaire et a les mêmes propriétés mécaniques dans toutes les directions de telle

manière que la ligne neutre soit bien située au centre de la section. On calcule enfin le maximum, la moyenne et l'écart-type des déformations sur une période de 30 minutes dans 16 directions réparties équitablement. Cette synthèse permet de comprimer par 600 la quantité de données originelles tout en gardant une grande richesse d'informations spatiales et temporelles. Par la suite, ce sont ces descripteurs statistiques qui seront utilisés dans les chapitres 2 et 3. Lorsqu'on se référera aux déformations maximales par exemple, cela sous-entendra donc les déformations maximales sur une période de 30 minutes. Avant de pouvoir utiliser les données de déformations, je me suis assuré qu'elles contenaient le moins d'erreur possible :

- La principale source de problème provenait des périodes où la communication WIFI entre V-link et WSDA avait été mauvaise. Il n'était alors pas rare d'obtenir des valeurs de déformations totalement aberrantes. Pour écarter ces données, je disposais de plusieurs moyens. Premièrement, il fallait s'assurer de la synchronisation entre les déformations d'arbres proches ou avec la vitesse de vent. Pour confirmer un problème détecté, j'ai aussi recherché dans le fichiers bruts les sauts anormalement forts et surtout anormalement rapides des déformations (typiquement en 1/8ème de seconde).
- Les relations entre les descripteurs statistiques du vent et des déformations ne pouvaient être bonnes que s'il y avait une bonne synchronisation des mesures entre elles. On a vu que toutes les mesures de déformations étaient synchronisées automatiquement entre elles, de même pour celles du vent. La synchronisation entre l'horloge de la station campbell (mesures de vent) et la station WSDA (mesures de déformations) était faite manuellement, à partir de l'heure de l'ordinateur de terrain (précision légèrement inférieure à la minute), à chaque fois que nous allions relever les mesures, tous les 3 jours environ. De légères dérives entre 2 synchronisations ont pu se produire entraînant dans le pire des cas un déphasage de quelques minutes entre vent et déformations. J'ai vérifié sur les arbres 44, très proches du mât, si un déphasage aurait pu bruiter la relation entre vitesse du vent et déformation sur les périodes de 30 minutes en cherchant des anomalies sur les périodes où les vents étaient les plus forts mais je n'ai pas décelé de tels problèmes.

Au cours de l'année 2014, 77 434 heures de mesures de déformations ont été enregistrées, ce qui correspond à une moyenne de 2 581 heures par arbre (environ 107 jours). Comme pour les mesures de vent, il y a relativement peu de mesures de déformations manquantes lorsque les V-links ou la centrale WSDA fonctionnaient. Les principaux « trous » dans les données sont dus à un arrêt de l'enregistrement soit car les appareils n'avaient plus de batteries, soit car les mémoires étaient saturées. Sur l'ensemble de la saison de végétation, nous avons pu enregistrer plus de 85 % des déformations pour 24 arbres. Les arbres les plus éloignés de la centrale WSDA avaient des communications de moins bonne qualité : 4 autres arbres ont été suivis correctement sur 75 % de la saison et les 2 derniers sur 51 % de la saison.

2.3.3.3. Croissance radiale

Nous avons choisi de réaliser une mesure toutes les minutes et d'enregistrer la moyenne de 30 points chaque 30 minutes. Cette fréquence d'échantillonnage élevée, compte tenu des temps caractéristiques de la croissance radiale, permettait d'observer un signal complexe du déplacement

radial de la tige, composé d'un cycle réversible de gonflement-retrait, dû aux variations d'humidité de l'écorce, et de la croissance radiale irréversible (Deslauriers et al., 2007). Extraire la croissance journalière à partir du déplacement radial n'est pas un travail facile (Deslauriers et al., 2007) notamment car l'amplitude du gonflement-retrait journalier dépend de l'état hydrique du sol et de la pression osmotique de l'écorce qui peuvent présenter des variations sur des pas de temps plus long que la journée. Une méthode souvent employée pour extraire la croissance journalière consiste à considérer l'évolution du point le plus haut de chaque cycle journalier (qui correspond à la période où le gonflement est maximal). Ce choix standard s'est révélé malheureusement impraticable sur notre jeu de données. En effet , malgré les nombreuses modifications apportées aux dendromètres, des problèmes dont la cause reste difficilement identifiable (mauvais contact électrique sur la piste résistive du capteur, mauvais guidage du palpeur...) ont rendu délicate l'identification des pics journaliers sur un certain nombre de dendromètres. 13 des 30 dendromètres utilisés ont fonctionné correctement. 8 ont eu un léger problème (1 ou 2 pics anormaux pendant la saison de croissance) et 9 ont eu des problèmes répétés (comme le dendromètre Fig.2.23 bas). Nous avons donc préféré extraire les creux journaliers du déplacement radial pour résoudre ce problème, car il s'est avéré que ceux-ci n'étaient pas influencé par l'artefact (Fig.2.23). Étant donné cette incertitude sur l'accroissement radial journalier, il est préférable de réaliser l'analyse à l'échelle d'une saison où des erreurs sur les variations journalières n'auront que peu d'influence.

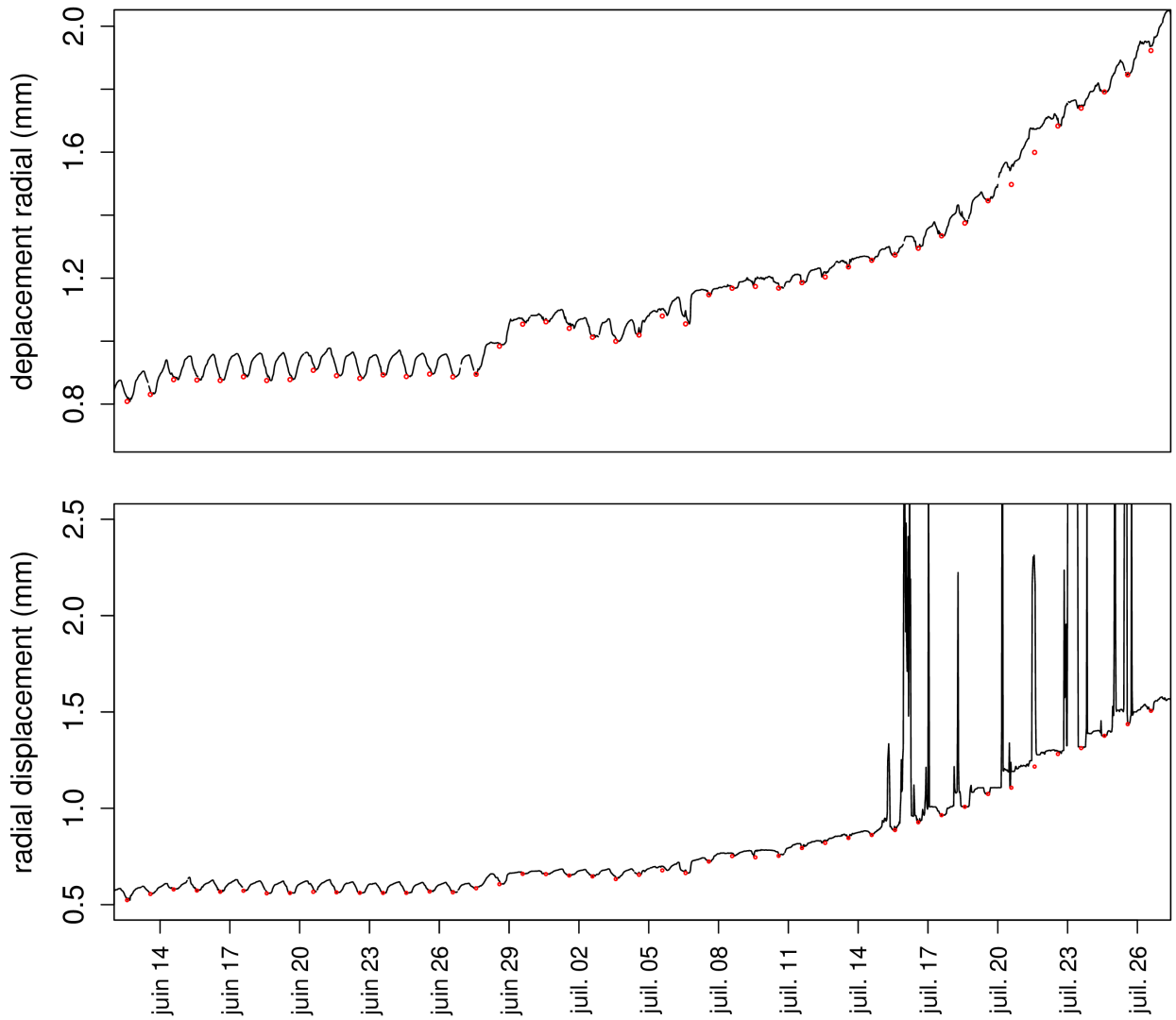


Figure 2.23 : Déplacement radial et croissance journalière pendant 14 jours.
La courbe noire correspond au déplacement radial de la tige enregistré toutes les 30 minutes. Les points rouges sont les creux journaliers du déplacement radial. L'évolution des creux journaliers mesure la croissance radiale journalière.
***En haut**,capteur sans problème. **En bas,** capteur avec l'artefact rencontré au cours de l'année. Des pics très marqués de plusieurs mm sont enregistrés. Ces pics n'ont aucune réalité physique.*

2.4. Mesures de croissance complémentaires

A la fin de l'année 2014 a eu lieu l'éclaircie d'une partie des arbres, comme prévu par le projet Vent-éclair. Nous avons pu alors récolter 8 arbres (7 dominés et 1 dominant), dont certains avaient eu des problèmes de dendromètre, afin d'effectuer des mesures de croissance destructives complémentaires. Pour chaque arbre, nous avons prélevé une rondelle à la hauteur du dendromètre (1m30) ainsi que les derniers mètres de la tige principale. La croissance en longueur des 5 dernières unités de croissance a été mesurée. L'âge de l'arbre à 1m30 a été relevé, ainsi que la largeur de cerne dans 5 directions différentes. Une direction correspondait exactement à la direction que le palpeur

du dendromètre avait lors du suivi de croissance radial au cours de l'année 2014 (mesure de la largeur du cerne pas nécessairement perpendiculaire au cerne). Cette mesure a permis de vérifier que les mesures réalisées par les dendromètres coïncidaient bien avec celles du cerne (Fig.2.24). Malgré les problèmes d'enregistrement rencontrés, l'incrément radial mesuré par les dendromètres est jugé fiable. Les mesures de largeur des 10 derniers cernes dans 4 directions à 90° les unes des autres a permis de regarder l'effet des traitements mécaniques réalisés au cours de 2014 sur la croissance par rapport à celle des années précédentes.

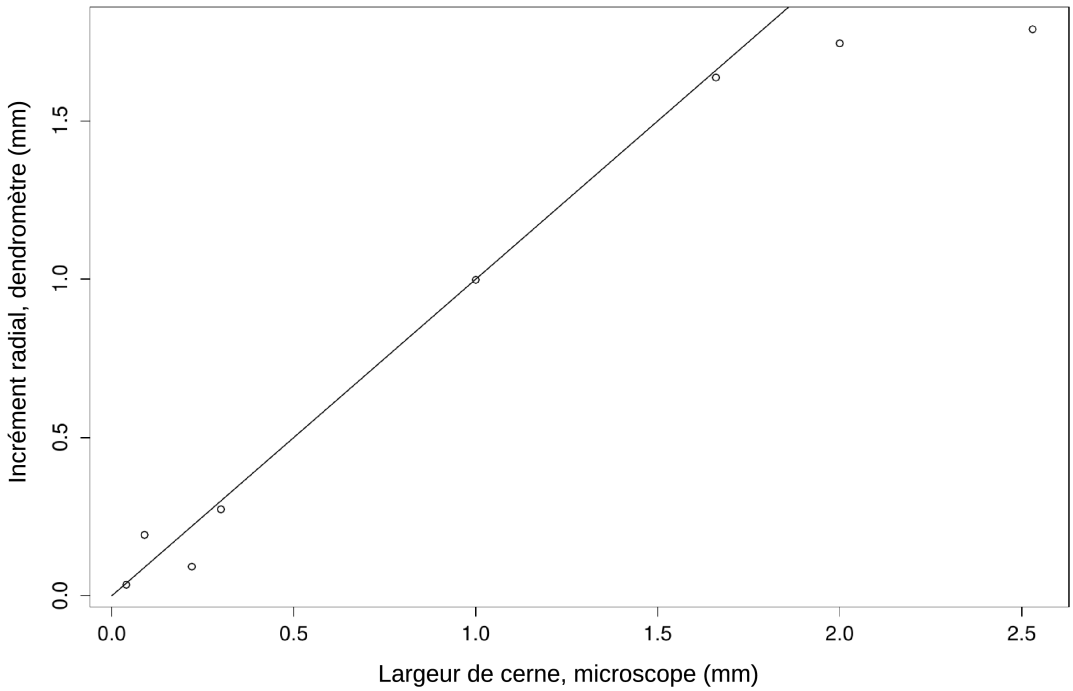


Figure 2.24: Comparaison entre la croissance radiale mesurée par les dendromètres ou la largeur de cerne.
La droite 1:1 est tracée. Les points sont sur la droite ou en dessous ce qui est tout à fait cohérent avec le fait que nous n'ayons pas mesuré les premiers jours de la croissance radiale (dans le cas du point de largeur de cerne = 2,5mm, c'est pendant plusieurs semaines que la croissance n'a pas été suivie).

2.5. Modélisation des flux d'eau et gestion de la sécheresse édaphique.

L'eau est une ressource primordiale pour les arbres et il serait illusoire de chercher à comprendre finement les déterminants de la croissance sans prendre en compte cette composante. L'utilisation du modèle de bilan hydrique journalier en contexte forestier Biljou© (Granier et al., 1999) nous a permis d'estimer l'évolution des ressources en eau du sol mais aussi l'évapotranspiration potentielle (ETP en mm) ainsi que la transpiration réelle de la canopée (T en

mm). (voir "https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/ »). Ce modèle robuste et reconnu modélise les flux d'eau journaliers qui entrent dans le sol (Précipitations – Interception du couvert) et ceux qui en sortent (principalement la transpiration du couvert). La demande climatique en eau (ETP) est pourvue par la transpiration du peuplement (et l'évaporation directe du sol) tant qu'il y a suffisamment d'eau dans le sol. Lorsque la quantité d'eau extractible relative du sol (REW) descend en dessous de 40 % de la quantité d'eau maximale que le sol peut contenir, les arbres commencent alors à réduire leur transpiration. Ce seuil critique de 40 % de la réserve utile est donc utilisée pour définir la sécheresse édaphique.

Biljou nécessite en entrée des variables climatiques journalières (température, vent moyen, humidité de l'air, rayonnement) afin de calculer l'évapotranspiration potentielle du peuplement ainsi que les précipitations. Nous avons pour cela utilisé les données du poste météo de Nancy-Essey. Il nécessite aussi des variables liées au peuplement et qui conditionne sa transpiration, à savoir la date de débourrement (=19/04/2014) et le LAI (=7,5, mesuré à l'été 2014). Enfin, il faut fournir des données caractéristiques du fonctionnement hydrique du sol, à savoir sa profondeur, sa réserve utile (à partir de la texture et de la quantité d'éléments grossiers), le point de flétrissement permanent (pF4,2 ci-dessous) et la profondeur de la prospection racinaire. Les 3 fosses pédologiques nous ont permis de séparer 2 couches principales. La réserve utile de chaque couche a été appréciée à partir de la texture du sol (Argilo-limoneuse pour la première couche et argileuse pour la couche en profondeur), la proportion d'éléments grossiers (0 pour la première couche, plus de 80 % pour la seconde) et la proportion de racines dans chaque couche (la grande majorité des racines se situant dans la première couche) :

	prof(cm)	réserve utile (mm)	proportion racines	pF4,2	densité apparente
couche1	0-30	55,5	0,85	17	1,4
couche2	30-140	34,2	0,15	19	1,4

Le suivi de l'état hydrique du sol a permis de déceler une sécheresse fin mai-début juin qui s'est d'ailleurs traduite par un arrêt de la croissance radiale de quasiment tous les arbres de l'expérimentation (Fig.2.25). Nous avons alors décidé d'arroser les 30 arbres du dispositif pour « relâcher » les contraintes hydriques. L'arrosage devait redonner la capacité aux arbres de croître et donc de faire d'exprimer la thigmomorphogénèse. Par contre il existait un risque de biaiser l'expérience en donnant plus d'eau à certains arbres qu'à d'autres. La quantité d'eau amenée devait être suffisante pour que le sol dépasse la limite critique des 40 %. Nous avons alors calculé qu'un premier arrosage devrait amener 50L d'eau/m^2 (=50mm de précipitation sans interception du couvert). Il était beaucoup plus difficile d'estimer quelle surface de sol les racines prospectées. Nous avons alors considéré l'emprise du houppier comme un bon proxy (communication Vincent Badeau) et finalement choisi d'arroser environ 3m^2 pour les arbres dominants et 1m^2 pour les arbres dominés. Un premier arrosage a eu lieu le 27/06/2014. Nous avons arrosé à l'arrosoir et au seau l'équivalent de 3 tonnes d'eau répartis sur 30 arbres ! Un second arrosage, plus léger (90l pour les dominants et 40l pour les dominés) a été réalisé une semaine plus tard, le 04/07/2014. Par la suite, des précipitations suffisamment abondantes pendant le reste de l'été nous ont épargné un nouvel arrosage.

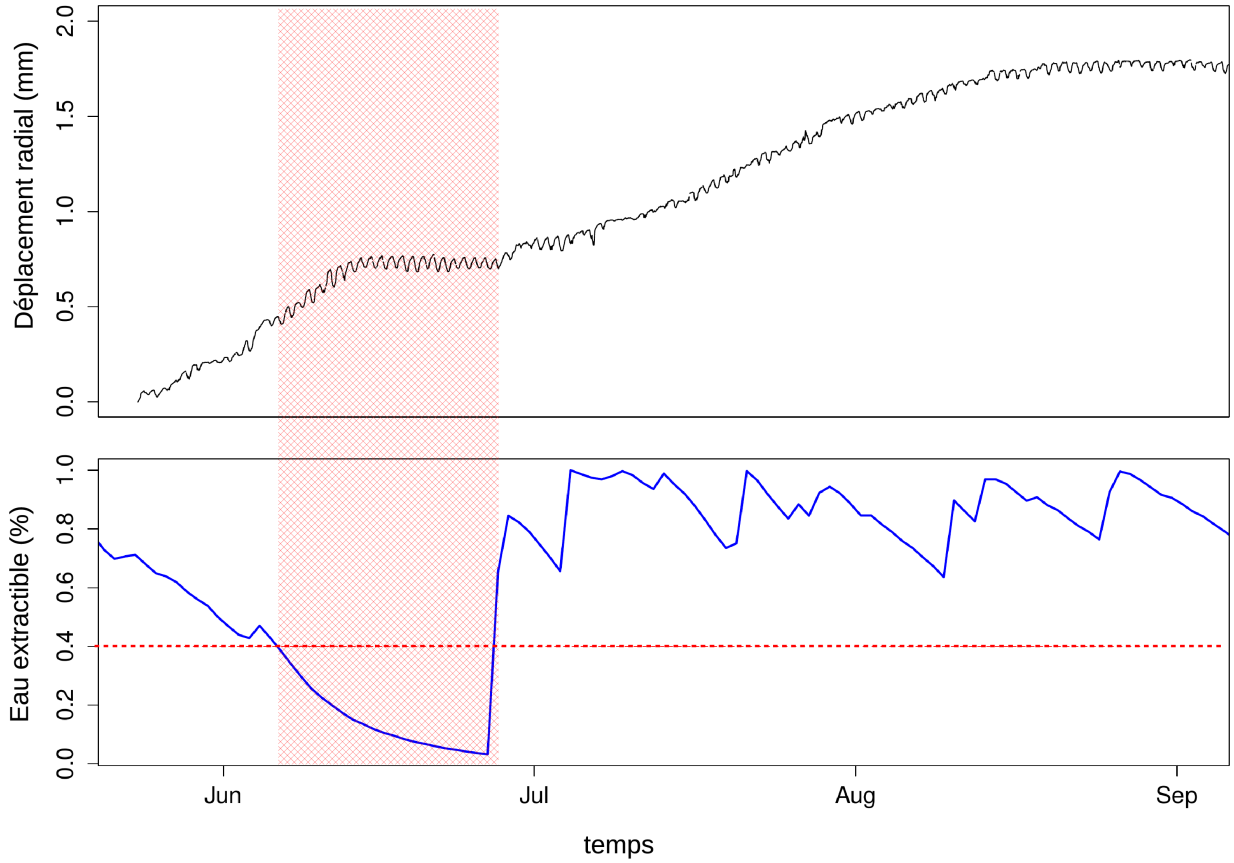


Figure 2.25 : Effet de la sécheresse édaphique sur la croissance radiale
En haut : *Déplacement radial de l'arbre « 68 dominé ». La croissance radiale diminue jusqu'à s'arrêter pendant la période de sécheresse (grisée en rouge). Dans le même temps, les oscillations journalières du gonflement-retrait sont renforcées*
En bas : *Quantité d'eau relative contenue dans le sol (bleu) au cours du temps. La ligne rouge pointillée correspond à la quantité d'eau critique = 40 % acceptée comme limite pour les conditions de sécheresse (Granier et al., 1999). L'augmentation brutale de l'eau du sol de 0 à 60 % fin juin est due à un premier arrosage. La période grisée en rouge est la période de sécheresse modélisé par Biljou©.*

Pour caractériser l'épisode de sécheresse survenu, nous avons mesuré sa durée (le nombre de jour où REW<0,4) et son intensité (l'aire sous la courbe divisée 0,4) (Bréda et al., 2006). En 2014, la sécheresse a été relativement courte (21 jours) et assez peu forte (intensité = 13,6 %). Pour comparaison, la forte sécheresse de 2003 s'est installée pendant 2 mois dans certaines régions françaises et son indice d'intensité a pu monter jusqu'à plus de 90 %. Les arrosages effectués ont donc permis de limiter les effets négatifs du manque d'eau prolongé. Après le premier arrosage, on observe une augmentation rapide du déplacement radiale du capteur qui doit être interprété comme un gonflement des tissus (Fig.2.25). La croissance radiale reprend environ 2 à 3 semaines après. Bien que nous n'ayons pas mesuré l'évolution de la réserve utile, il est en partie possible de juger la bonne calibration du modèle en observant le déplacement radial des arbres. Il existe en effet une bonne synchronisation entre la sécheresse prédite par Biljou et l'arrêt de croissance radiale.

2.6. Régimes artificiels de déformation

Comme nous allons le voir plus en détail dans le prochain chapitre, nous avons haubané certains arbres et fléchis d'autres selon une intensité croissante. Le dimensionnement des flexions sera présenté dans le chapitre 3.1 (dont la définition est en relation avec les résultats concernant les déformations naturelles dues au vent), nous allons par contre développé ici le mode opératoire utilisé.

2.6.1. Le haubanage

Il consista à attacher 3 haubans à la base du houppier de l'arbre sur 3 éléments fixes au sol disposés en « triangle équilatéral » autour de l'arbre afin de pouvoir contrer le chargement du vent dans n'importe quel direction (Voir la vidéo sur https://www.youtube.com/watch?v=hzD6soogvyM). Les arbres dominants doivent supporter des chargements plus importants (en terme de force ou de moments liés à la traînée) que les arbres dominés, pour cette raison nous n'avons pas utilisé les même techniques d'haubanage. Pour les arbres dominants, les haubans étaient des câbles en acier galvanisé insérés dans une équerre vissée dans l'arbre. Bien qu'elle blesse très localement l'arbre, cette technique est à préférer à un système de cerclage de la tige au risque de comprimer le cambium et d'empêcher le passage de la sève (Bonnardot, 2010). Au sol, les haubans étaient attachés sur des piquets en fer que nous avions au préalable ancrés dans la dalle calcaire. Des tendeurs en acier galvanisé permettaient de maintenir une certaine tension dans le câble. Pour les arbres dominés, nous avons utilisé des sangles en nylon attachées aux premières branches solides de l'arbre. Nous n'avons pas utilisé de piquets en fer mais 3 arbres sur lesquels la sangle était solidement enroulée à la base. Dans tous les cas, la mise sous tension des haubans a été effectuée avec beaucoup de soin car nous voulions haubaner l'arbre dans sa position d'équilibre naturel. Haubaner l'arbre avec une inclinaison non naturelle aurait pu déclencher la production de bois de tension et de la stimulation de la croissance radiale qui est associée à cette réponse (Jourez, 1997). Comme nous pouvions suivre en direct les déformations à 1m, il était possible d'ajuster la mise sous tension de chaque hauban afin de maintenir l'arbre dans sa position d'équilibre. Les arbres ont d'abord été haubanés une courte période « test » du 11/04/2014 au 29/04/2014. Nous les avons haubanés de nouveau à partir du 12/06/2014 jusqu'à la fin de la saison de végétation.

2.6.2. Flexions artificielles

La possibilité de suivre en direct les déformations des arbres nous a permis de contrôler précisément les déformations imposées lors des flexions lorsque la communication WI-FI fonctionnait correctement. Certains jours, le réseau WI-FI fonctionnait mal, notamment pour les arbres situés les plus loin de la base WSDA centrale, ce qui rendait très délicat de contrôler voire de mesurer le niveau de déformation imposée. 2 systèmes de flexion ont étés utilisés, selon la force nécessaire pour imposer les intensités de déformations voulues. Pour les arbres dominés et les arbres dominants dont l'intensité de déformation à imposer restait modérée, nous avons utilisé les mêmes sangles en nylon que pour le haubanage, attachées préalablement aux premières branches solides de l'arbre. Au sol, un opérateur tirait manuellement sur la sangle jusqu'à obtenir la

déformation souhaitée. Pour les arbres dominants dont l'intensité de déformation à imposer était la plus forte, la sangle en nylon n'était pas assez solide (sollicitation critique de l'ordre de 100kg). Nous avons utilisé une corde à la place (voir la vidéo sur https://www.youtube.com/watch?v=-NagCuKRu90). Au sol, la traction se faisait à l'aide d'un petit treuil à manivelle mobile que l'on sanglait à la base d'un arbre. Les flexions étaient dirigées dans la direction du dendromètre. Pour environ la moitié des arbres, l'orientation de la flexion était telle que le côté du tronc où était monté le dendromètre était en contraction et en élongation pour l'autre moitié des arbres.

Pour conclure, la figure 2.26 replace dans le temps les mesures et expérimentations réalisées au cours de l'année 2014 sur lesquelles reposent les chapitres 3 et 4 de ce manuscrit.

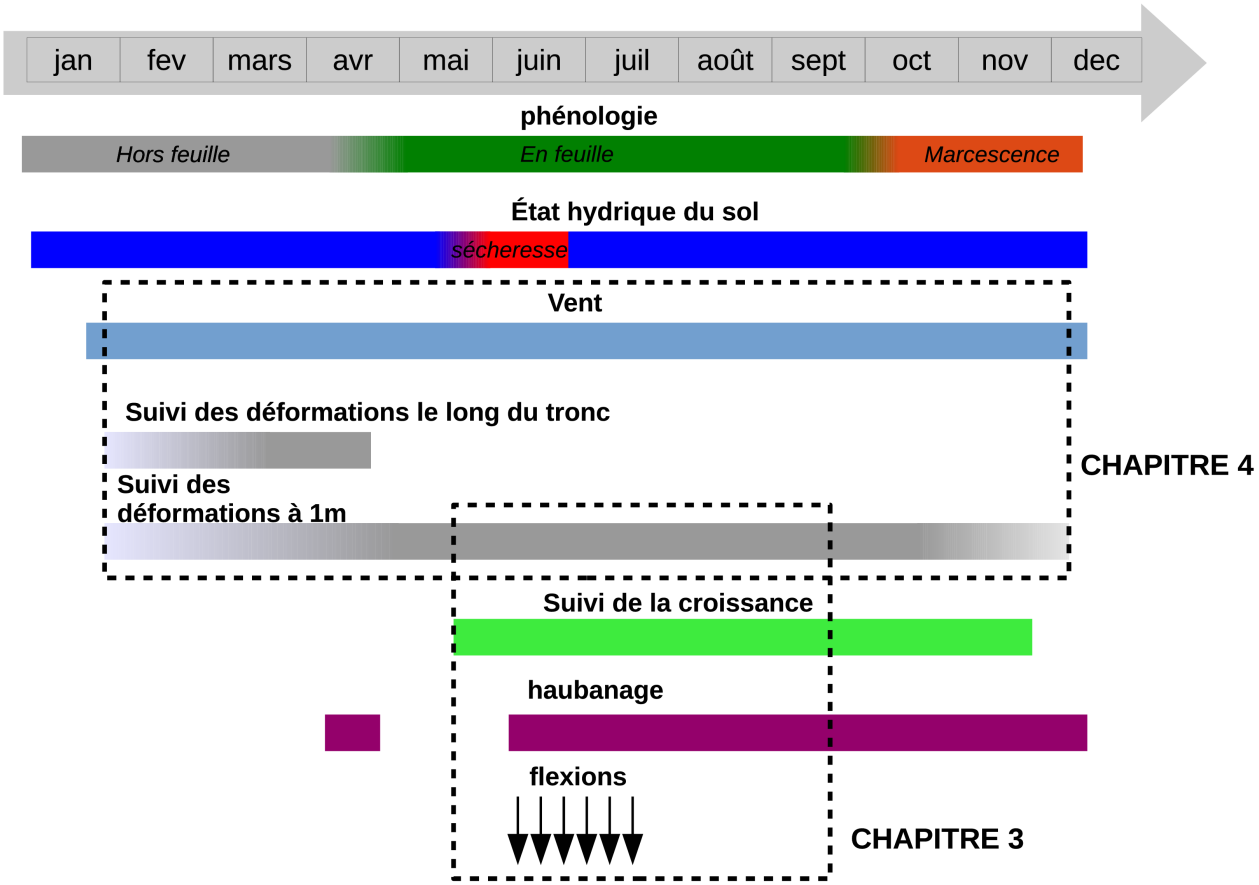


Figure 2.26 : Récapitulatif des mesures et expérimentations effectuées en 2014.
Les chapitres 3 et 4 du manuscrit sont positionnés en fonction des expériences et mesures qu'ils ont nécessitées en 2014.

Chapitre 3. Le processus d'acclimatation au vent : perception des vents chroniques et réponse de croissance radiale en lien avec le statut social

Table des matières

Chapitre 3.Le processus d'acclimatation au vent : perception des vents chroniques et réponse de croissance radiale en lien avec le statut social.....106

3.1. Matériels et méthodes.....109

3.1.1.Régimes artificiels de déformation.....109

3.1.2.Traitements statistiques.....115

3.2.Résultats.....117

3.2.1.Traitements mécaniques et régimes de déformation.....117

3.2.2.Réponses de croissance aux traitements mécaniques en fonction du statut social 120

3.2.3.Réponses de croissance primaire et secondaire aux traitements mécaniques et comparaison rétrospective chez des arbres dominés.....123

3.2.4.Analyse quantitative de l'effet des déformations sur la croissance radiale.....125

3.3.Discussion.....130

3.3.1.Les déformations transitoires stimulent fortement la croissance radiale.....130

3.3.2.La thigmomorphogénèse en condition naturelle résulte de la détection des vents dépressionnaires intenses par un filtre des déformations.....131

3.3.3.Modélisation quantitative de la mécano-perception et de l'accommodation.....134

3.3.4.La thigmomorphogénèse diminue le risque individuel de dégâts de tempête....139

3.3.5.La thigmomorphogénèse est une fonction biologique prioritaire partagée par les arbres du peuplement.....141

3.3.6.Stress hydriques et mécaniques.....143

3.4.Conclusion.....144

Il existe un grand fossé entre l'étude de la thigmomorphogénèse en conditions contrôlées et en conditions naturelles. Les stimuli en conditions contrôlées sont toujours appliqués sans aucune référence à des niveaux de déformations imposés écologiquement pertinents. De fait leur intensité est extrême par rapport à la gamme naturelle des stimuli mécaniques (intensité et/ou fréquence des déformations). Dans la nature, de telles conditions ne se présentent donc que très rarement. Les stimuli mécaniques perçus par les arbres forestiers sont structurés par le régime du vent et par la structure de l'arbre lui-même et du peuplement. Comme nous l'avons vu dans le §1.2.1.1, le vent de surface peut être séparé entre des vents thermiques locaux et ceux issus du forçage par une dépression atmosphérique, et que l'on nommera par la suite vents dépressionnaires (Riser, 2010) ou vents synoptiques. Or les tissus végétaux ne répondent aux déformations qu'au-delà d'un seuil de perception minimal (§1.2.2.4) qui lui-même est susceptible d'évoluer selon ce que les tissus ont subi (§1.2.2.5). Cela laisse penser qu'une partie seulement de la gamme naturelle du vent est responsable de la thigmomorphogénèse.

De plus, les expériences passées, en conditions naturelles ou contrôlées, ont souvent cherché à réduire au maximum la variabilité entre arbres (au moins de leurs dimensions). Pourtant, un peuplement forestier présente le plus souvent une variabilité des dimensions entre arbres assez forte, décrite par des histogrammes de classes de diamètre qui renseignent sur la dynamique du peuplement, ou par la notion de statut social. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1.3, le statut social est susceptible de modifier à la fois les déformations subies mais également leur perception et les réponses engendrées. Il constitue donc un déterminant de la variabilité inter-arbre dans l'étude de la thigmomorphogénèse.

Dans ce chapitre nous allons donc nous intéresser à la mécano-perception des vents chroniques qu'ont les arbres dans un peuplement acclimaté, avec l'hypothèse que seul les plus forts vents sont perçus et entraînent une réponse de croissance. La perception mécanique entraîne une cascade de réactions à des échelles moléculaires, cellulaires et ultimement à l'échelle de l'arbre entier. Nos observations se situent à l'échelle macroscopique et nous considérerons qu'un signal mécanique est perçu lorsqu'il entraîne une réponse radiale (nous serons toutefois amenés à observer l'effet des traitements mécaniques sur la croissance en hauteur d'un sous-échantillon d'arbres dominés). Nous nous intéresserons aussi aux différences entre des arbres de statut social contrasté. Les arbres dominés sont suspectés de réactions thigmomorphogénétiques plus faibles que les arbres dominants, ce qui constitue l'autre hypothèse forte de ce chapitre :

- H1 : La déformation longitudinale est la variable mécanique perçue et sa perception par les tissus vivants induit localement une augmentation de croissance secondaire, de manière similaire à ce qui a été observé en conditions contrôlées
- H2 : La sensibilité des arbres au vent varie en fonction de leur histoire mécanique, par deux mécanismes (accommodation de la sensibilité et réponse thigmomorphogénétique) qui aboutissent à un état d'acclimatation au vent chez des peuplements non perturbés. Le régime de déformation des arbres d'un peuplement acclimaté est alors régulé de telle sorte qu'ils ne perçoivent que les déformations les plus fortes. En conséquence, seuls les vents les plus forts, mais aussi les moins fréquents, entraînent une réaction thigmomorphogénétique.

- H3 : Les arbres dominés subissent moins de déformations car ils sont protégés du vent par les arbres dominants. De plus les arbres dominés doivent allouer plus de matière dans la « course vers la lumière » que les dominants, au détriment de leur sécurité mécanique. En conséquence, la thigmomorphogénèse est plus forte pour les arbres dominants.

Pour cela, nous avons cherché à mettre en relation les déformations mesurées sur 15 paires de hêtres dominants-dominés avec leur croissance radiale journalière. Nous nous sommes focalisés sur la période de croissance qui a suivi le second arrosage, une fois le stress hydrique relâché. Le peuplement étant acclimaté au vent du site, la thigmomorphogénèse était suspectée d'être relativement rare et donc difficile à observer. Nous avons alors décidé de modifier le régime naturel de déformation et d'explorer la gamme de déformation naturelle pouvant être à l'origine de la thigmomorphogénèse. Un article traitant des principaux résultats de ce chapitre a été publié dans le journal New Phytologist (voir annexe 3.3). Le format suivi ici reprend en partie celui de l'article, notamment dans son articulation puisque les résultats sont dissociés de la discussion. La discussion étant assez longue, elles est divisée en plusieurs points. Pour aider le lecteur, chaque sous-partie est résumée par un titre reprenant l'idée principale avancée. Des phrases clés des résultats ou de la discussion sont aussi appuyées en les démarquant par des caractères gras.

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Régimes artificiels de déformation

Cinq traitements mécaniques ont été réalisés (table 3.1). Chaque traitement a concerné 6 arbres (3 dominants et 3 dominés) (table 3.2). Les différents traitements ont également été répartis de manière homogène dans l'espace sur le peuplement (Fig.3.1).

- 6 arbres ont été haubanés (traitement **H**) du 12/06/2014 jusqu'à la fin de la saison de végétation pour observer la croissance de l'arbre en limitant autant que possible la perception mécanique du vent au niveau du tronc. Il s'agit donc d'un témoin de la perception mécanique du tronc qui permet de contrôler tous les autres effets du climat (y compris les effets non-mécano-perceptifs du vent – transpiration, température …).
- 6 arbres ont été soumis aux déformations induites par le vent et constituent le régime naturel de déformation (traitement **nat D**). Il s'agit d'un témoin de la gamme écophysiologique naturelle de la thigmomorphogénèse par rapport aux effets du haubanage et des flexions artificielles additionnelles.
- 18 arbres ont subi des déformations imposées en plus du régime de déformation naturelle. Les déformations artificielles ont été dimensionnées en intensité à partir du régime naturel de déformation observé pendant la période en feuille du 29/04/2014 au 12/06/2014. Les déformations induites par le pic de vitesse des vents journaliers (vents thermiques locaux) sont de l'ordre de 0,015 %. Celles produites lors du pic de vitesse de vent dépressionnaire moyen sont de l'ordre de 0,04 % et ont un temps de retour moyen d'environ 1 semaine. Enfin

celles produites lors du pic de vitesse de vent de vent dépressionnaire intense sont de l'ordre de 0,15 % et ont un temps de retour moyen d'environ 6 mois-1an. En conséquence 3 niveaux de déformations (3 traitements avec 6 arbres par traitement) ont été utilisés :

- Des déformations imposées de 0,015 % en plus du régime naturel de déformation, correspondant à un enrichissement en sollicitation dans la gamme des vents thermiques locaux (traitement **nat D + D=0,015%**).
- Des déformations imposées de 0,04 % en plus du régime naturel de déformation. correspondant à un enrichissement en sollicitation dans la gamme des vents dépressionnaires moyens (traitement **nat D + D=0,04%**).
- Des déformations imposées de 0,15 % en plus du régime naturel de déformation. correspondant à un enrichissement en sollicitation dans la gamme des vents dépressionnaires intenses (traitement **nat D + D=0,15%**)

Les arbres étaient fléchis une fois par jour, le lundi, mardi et mercredi pendant 6 semaines du 16/06/2014 au 24/07/2014. Les expérimentations conduites en conditions contrôlées suggèrent en effet que ce régime de sollicitation (une fois par jour et trois jours de suite) assure une sensibilité maximum des arbres en réduisant l'accommodation lente -(Martin et al., 2010)).

pictogramme	abréviation	signification
	H	haubanage
	Nat D	Déformation naturelle
	Nat D + D=0,015 %	Déformation naturelle + déformation imposée = 0,015 %
	Nat D + D=0,04 %	Déformation naturelle + déformation imposée = 0,04 %
	Nat D + D=0,15 %	Déformation naturelle + déformation imposée = 0,15 %

Tableau 3.1: Les 5 traitements mécaniques

Les choix réalisés pour les flexions imposées amènent alors plusieurs remarques. Premièrement, s'il existe un seuil de perception minimal des déformations, alors toutes les déformations qui lui sont inférieures n'entraîneront pas de réponse de croissance. Au contraire, celles qui dépassent le seuil doivent augmenter la croissance radiale. Pour maximiser la possibilité d'observer une réponse, fléchir à de multiples reprises doit entraîner une forte réponse facilement

observable lorsque le seuil est franchi qui contraste fortement avec l'absence de réponse lorsque le seuil n'est pas franchi. Cette hypothèse sur la fréquence des flexions réalisées est soutenu par une additivité des effets sur la croissance en conditions contrôlées (Martin et al., 2010). Le dimensionnement des flexions choisi semble donc particulièrement efficace pour démontrer l'existence d'un seuil de perception in situ.

		diamètre (cm)		hauteur (m)		hauteur de la base du houppier (m)	
statut social	traitement mécanique	moy	EC	moy	EC	moy	EC
dominant	H	13,6	1,4	13,7	1,7	7,3	0,9
dominant	Nat D	12,8	1,3	13,3	1,8	7,1	1,3
dominant	Nat D +D=0.015 %	13	1,8	13,7	1,2	7,9	0,5
dominant	Nat D +D=0.04 %	12,8	1,2	13,7	0,7	7,2	1,4
dominant	Nat D +D=0.15 %	12,5	1,2	14,3	0,7	7,4	1,7
dominé	H	8,4	1	13,3	1,1	8,8	0,4
dominé	Nat D	8,4	1,3	12,9	1,5	8,7	0,9
dominé	Nat D +D=0.015 %	8	1,1	13,1	0,8	8,5	0,5
dominé	Nat D +D=0.04 %	8,4	0,8	12,8	0,3	8,5	0,9
dominé	Nat D +D=0.15 %	8	1	13,2	1,3	8,3	1

Tableau 3.2: Dimension des arbres soumis aux 5 traitements mécaniques.
Moy = moyenne et EC = écart-type

Deuxièmement, les flexions artificielles doivent ressembler le plus possible à celles induites par le vent. Les déformations d'une tige sous le chargement du vent peuvent être vues en première approximation comme la superposition d'une déformation statique sous un vent moyen et d'oscillations dynamiques. L'échelle de grandeur de la sollicitation statique est souvent de l'ordre de la minute alors que la période des oscillations varie entre 0,1 et 10 secondes (de Langre, 2008). Nous n'avons pas essayé de reproduire les oscillations dynamiques, car des travaux conduits au LADHYX et au PIAF n'ont pas conduit à mettre en évidence des effets clairs de la partie dynamique sur la thigmomorphogénèse (Der Loughian, 2012). Nous nous sommes donc concentrés sur la composante statique. Les arbres étaient fléchis lentement jusqu'à atteindre le niveau de déformation désiré, puis maintenus dans cette position pendant 20 secondes environ avant d'être lentement relâchés dans leur position initiale. Dans la pratique, la durée totale de la flexion était toutefois plus proche d'une minute que des 20 secondes retenues dans le protocole. Maintenir les

arbres à la déformation maximale pendant 20 secondes devait nous assurer en plus de ne pas déclencher de réponse gravitropique en inclinant les arbres trop longtemps. En effet le temps d'induction d'une réponse gravitropique (qui entraîne la formation de bois de tension pour le hêtre) est de l'ordre de ½ minute à 10 minutes selon les études (Timell, 1986 pages 1133-1137; Jourez &Avella-Shaw, 2003)

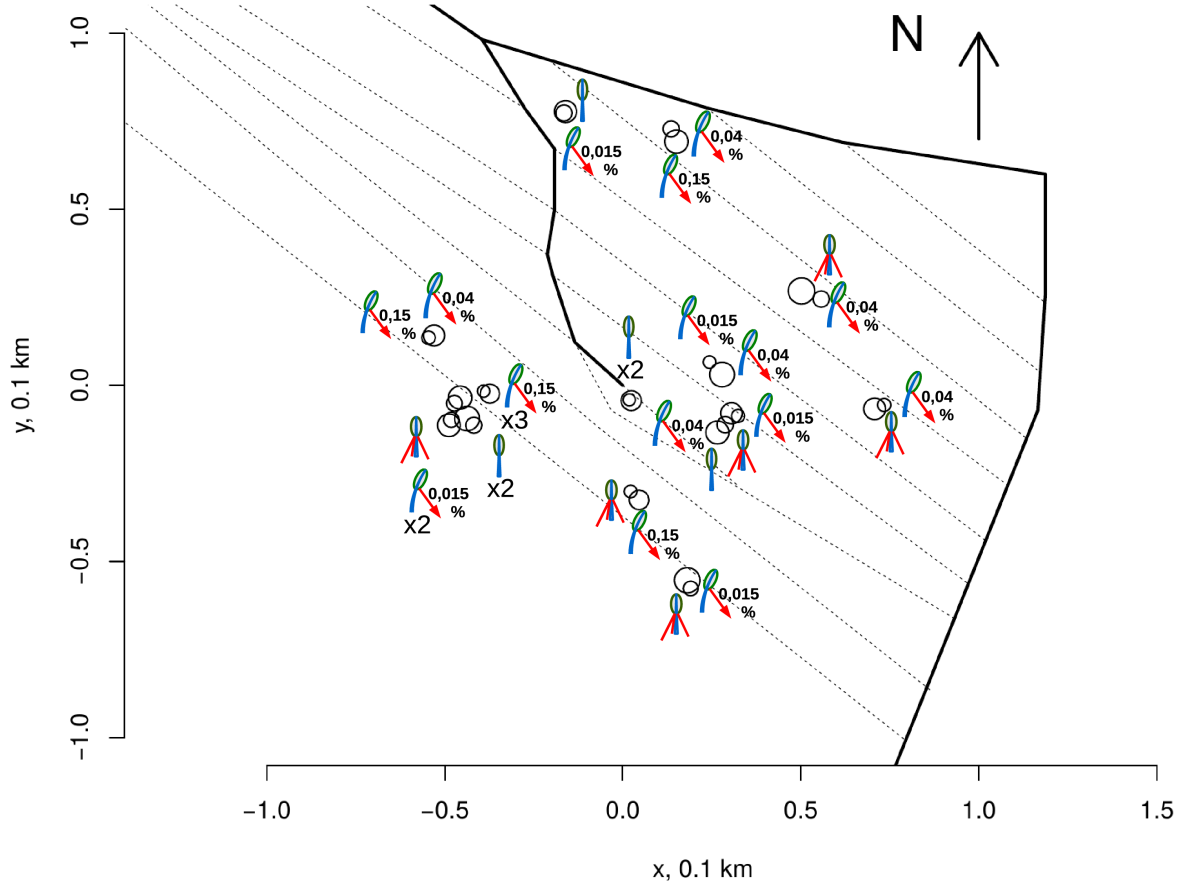


Figure 3.1: Disposition des traitements mécaniques sur la parcelle expérimentale
La signification des pictogrammes est expliquée dans le tableau 3.1. Les cercles correspondent au diamètres des arbres. Il y a donc autant d'arbres que de cercles. Pour gagner de la place lorsque plusieurs arbres proches subissent le même traitement, j'ai indiqué le nombre d'arbres sous le traitement.

Troisièmement, concernant le traitement nat D + D=0,15%, un certain nombre d'informations obtenues pendant l'expérimentation elle-même permettent de préciser sa signification bioclimatologique. En effet, bien que la période d'échantillonnage ait été plus courte (1 mois) que le temps de retour de vents dépressionnaires intenses, nous avons eu la chance d'enregistrer de très forts coups de vent pendant cette période (pendant la tempête du 11/05/2014 les rafales sont montées jusqu'à 17m.s^{-1} à 15m, provoquant des déformations maximales jusqu'à 0,146 % chez certains arbres). Rétrospectivement, les plus fortes déformations sur l'ensemble de l'année ont bien été enregistrées au cours de cette période. Il est aussi important de noter qu'un tel

niveau de déformation est bien en deçà de la limite d'élasticité du bois de hêtre, estimée à 0,3-0,4 % (communication de Bernard Thibaut, directeur de recherches au CNRS et spécialiste du comportement mécanique du bois vert). Ces flexions n'ont donc pas endommagé les tissus morts ou vivants (les tissus vivants parenchymes ayant de plus une déformabilité bien plus grande que le bois macroscopique ; Alméras, 2008).

La figure 3.2 illustre les déformations subies au travers de 5 arbres appartenant aux 5 traitements différents auxquelles ont été soumis l'ensemble des arbres du dispositif.

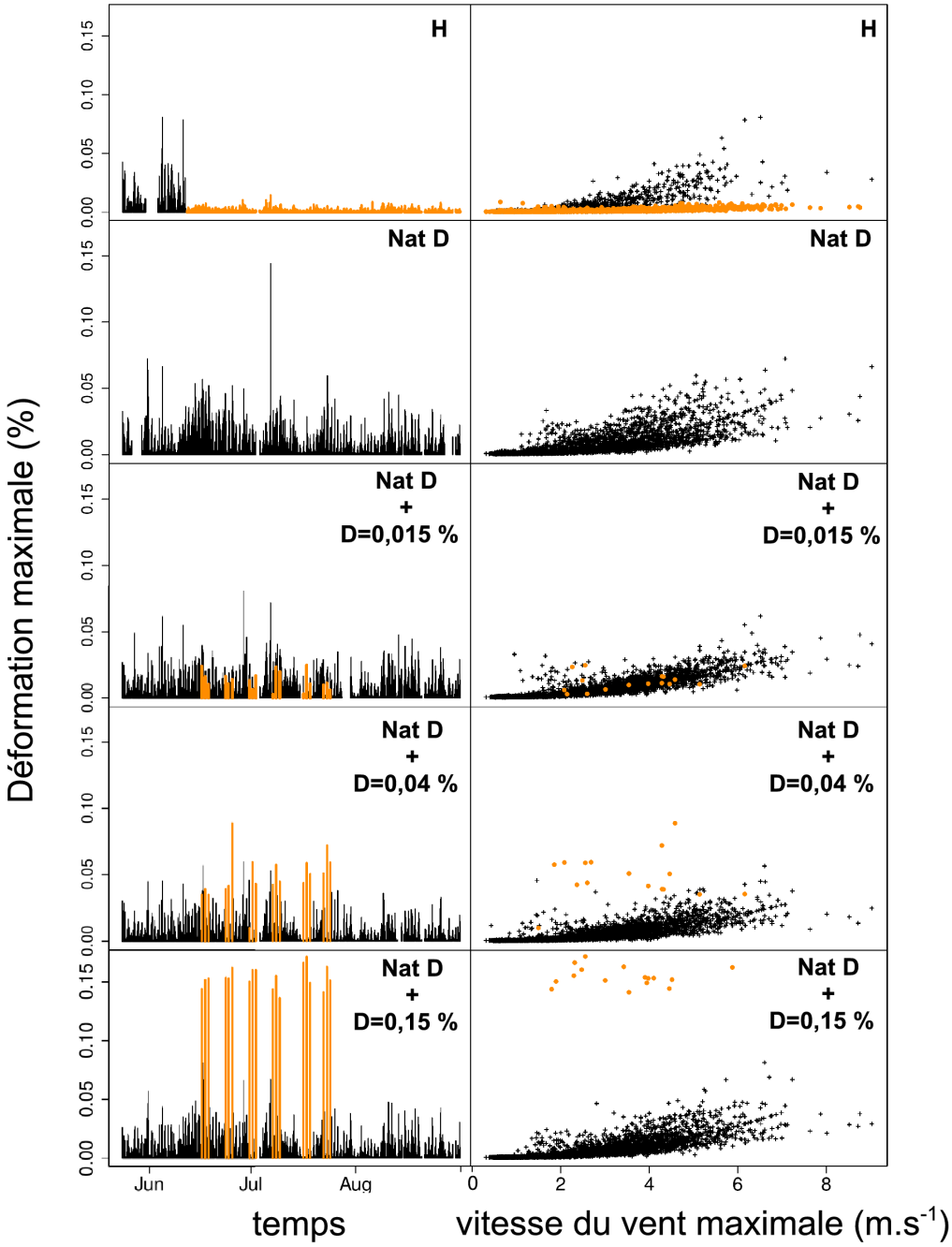


Figure 3.2: Régime de déformation de 5 arbres représentatifs des traitements mécaniques depuis le 24/05/2014.

Sur les panneaux de gauche, le maximum des déformations longitudinales sur 30 minutes est représenté en fonction du temps. Sur les panneaux de droites, il est représenté en fonction de la vitesse de vent maximale sur les mêmes périodes. Pour chaque traitement, le régime naturel de déformation (induit par le vent) est en noir alors que le régime artificiel surimposé (que ce soit le haubanage ou les flexions artificielles) est en orange. De haut en bas, les arbres caractéristiques des traitements sont :le "32D", "64 D", "62 D", "52 D" et le "68 d". A cause de l'absence d'enregistrement du vent pour certaines périodes, quelques pics de déformations sur les panneaux gauches n'ont pas pu être montré sur les panneaux droits.

3.1.2. Traitements statistiques.

Analyser la relation entre la croissance journalière et les déformations en conditions naturelles n'est pas une tâche facile car les 2 mesures sont bruitées. La croissance journalière peut être confondue avec le gonflement-retrait réversible des tissus du cambium et de l'écorce. Il faut en plus prendre en compte un éventuel retard entre les stimuli et la réponse de croissance (de l'ordre d'une 10 aine de minute en conditions contrôlées). Il est donc plus fiable de modéliser la croissance cumulée au cours de la saison de végétation que la croissance journalière ou instantanée. A cause de la sécheresse, il n'a pas été possible d'analyser la saison de croissance entière et nous nous sommes donc concentrés sur la période après sécheresse. Nous définissons aussi un indicateur plus précis du potentiel de croissance radiale de chaque arbre mesuré comme la croissance moyenne avant la sécheresse et les traitements mécaniques (nommée « croissance de référence et notée $(\Delta D/\Delta t)_{ref}$) sur la figure 3.3). Il sera réutilisé dans le §3.2.4. Notre choix s'est donc porté sur un modèle paramétrique bien connu des modélisateurs de la croissance, à savoir le modèle de Gompertz (Zeide, 1993 ; Paine et al., 2012) avec la paramétrisation suivante :

$$R_i(t) = \Delta t_i \cdot \frac{M_i \cdot e^1}{k} \cdot e^{-\exp\left(\frac{k\cdot(t_{0,i}-t)}{\Delta t_i}+1\right)} \qquad (3.1)$$

R est le rayon de la tige après le second arrosage à l'instant t (jour), Δt la durée de la période de croissance (jours), M la croissance maximale (mm/jour, correspondant à la pente au point d'inflexion), t_0 (jours) est la date à laquelle la croissance atteint exp(-exp(1))≈6,5% de l'asymptote finale, k est une constante égale à 1- ln(-ln (0.95)) ≈4 et i est un indice se référant à l'arbre. La durée de la période de croissance Δt est calculée comme la différence entre t_f, la fin de la période de croissance (i.e. la date à laquelle la croissance atteint 95% de l'asymptote finale) et t_0 (Fig.3.3). Ce modèle paramétrique est bien adapté pour tester les effets des traitements mécaniques et du statut social sur les 3 paramètres de croissance Δt, M et t_0. Le traitement des données a été réalisé sous R à l'aide du paquet "nlme" (pour "non linear mixed-effect model", (Pinheiro, Bates, 2000)). Les mesures répétées dans le temps sur un même arbre ne sont pas indépendantes et nécessitent un traitement statistique adapté. Nous avons privilégié un modèle mixte de croissance qui combine des effets fixes (traitements mécaniques ou statut social) et des effets aléatoires inféodés à l'arbre (Pinheiro & Bates, 2000).

Pour ce qui est maintenant des stimuli mécaniques, il nous a semblé dans un premier temps plus facile de les considérer comme des variables qualitatives à travers les 5 régimes de déformation plutôt que d'utiliser des modèles quantitatifs (Nous reviendrons sur les aspects plus quantitatifs du stimulus dans le §3.2.4.), en les prenant comme des effets fixes dans un modèle statistique linéaire mixte portant sur les paramètres de la courbe de croissance observée. Un tel modèle nécessite par contre un ajustement par des méthodes numériques et essayer d'estimer l'ensemble des paramètres en une seule fois nous a posé des problèmes de convergence. Nous avons donc procédé en 2 étapes.

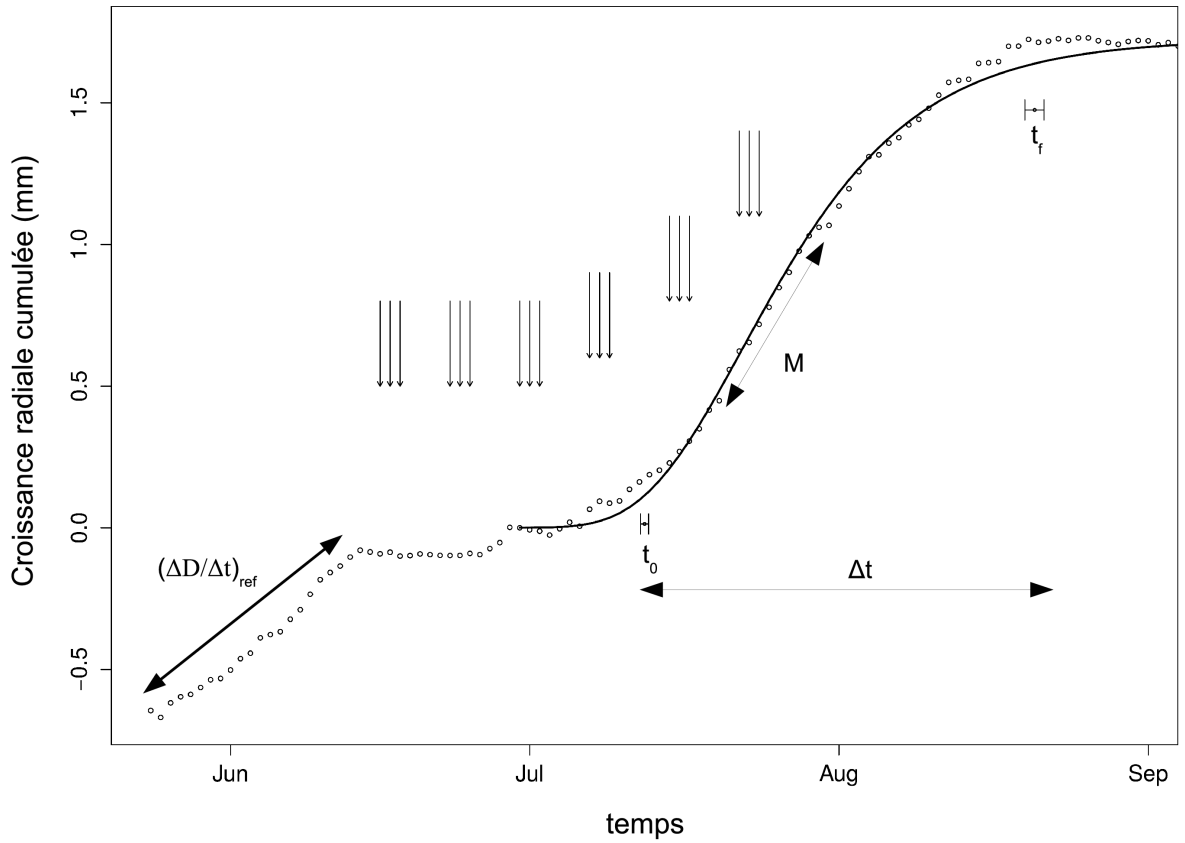


Figure 3.3: Modélisation de la croissance radiale mesurée au cours du temps.
La croissance radiale observée (points) et l'ajustement par une courbe de Gompertz (courbe noir après la sécheresse) sont représentés pour l'arbre dominé « 68 ». Les 3 paramètres du modèle de Gompertz sont le début de la croissance (t_0), la durée de la période de croissance (Δt) et la croissance maximale (M). La fin de la période de croissance (t_f) et la croissance moyenne de référence avant sécheresse $(\Delta D/\Delta t)_{ref}$ sont aussi montrées. Les flèches verticales rappellent les jours où les flexions artificielles ont eu lieu.

Dans la première étape, nous nous sommes intéressés à l'effet des différents traitements mécaniques sur la croissance , indépendamment de l'effet du statut social. Ce modèle sera appelé "modèle des traitements" dans lequel les 3 paramètres du modèle de Gompertz dépendent seulement d'un effet fixe, le traitement mécanique nommé "Tr" :

$$\begin{aligned} t_{0,i} &= \theta_0 + \theta_1 \times Tr_i + \theta_i \\ M_i &= \mu_0 + \mu_1 \times Tr_i + \mu_i \\ \Delta t_i &= \delta_0 + \delta_1 \times Tr_i + \delta_i \end{aligned} \quad (3.2)$$

"Tr" est une variable indicatrice des différents traitements mécaniques (H ; Nat D ; Nat D + D=0.015% ; Nat D + D=0.04% ; Nat D + D=0.15%). θ_i, μ_i et δ_i sont des effets aléatoires au niveau de l'arbre qui prennent en compte les corrélations entre les mesures répétées de la croissance sur l'arbre i. Les effets aléatoires sont supposés suivre une loi normale de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\Delta T}$ (respectivement σ^2_M ; σ^2_{t0}). Nous avons utilisé le paquet "multcomp" pour réaliser des tests de

comparaisons multiples entre les différents traitements avec la correction de Bonferroni. Dans une seconde étape, un second modèle, appelé "modèle complet", a été ajusté pour rechercher une éventuelle interaction entre le statut social et les traitements mécaniques qui auront été regroupés si leurs effets sont non significativement différents dans les résultats du "modèle traitements":

$$\begin{aligned} t_{0,i} &= \theta_0 + \theta_1 \times Tr_i + \theta_2 \times statut_i + \theta_3 \times Tr_i \times statut_i + \theta_i \\ M_i &= \mu_0 + \mu_1 \times Tr_i + \mu_2 \times statut_i + \mu_3 \times Tr_i \times statut_i + \mu_i \\ \Delta t_i &= \delta_0 + \delta_1 \times Tr_i + \delta_2 \times statut_i + \delta_3 \times Tr_i \times statut_i + \delta_i \end{aligned} \quad (3.3)$$

où "statut" est une variable indicatrice du statut social (arbre dominant, statut=1 ; arbre dominé, statut = 0) et "Tr" une variable indicatrice des traitements mécaniques regroupés. θ_i, μ_i and δ_i sont les effets aléatoires inféodés à l'arbre.

Le choix du meilleur modèle (à savoir le meilleur jeu de paramètres fixes et aléatoires) a été effectué selon la méthode prescrite par Zuur (2009). Premièrement, on ajuste plusieurs modèles, par la méthode du maximum de vraisemblance restreinte, avec l'ensemble des effets fixes mais des effets aléatoires différents (présentés auparavant). On garde la meilleure structure aléatoire puis on compare différents modèles, ajustés par la méthode du maximum de vraisemblance, avec des effets fixes différents. A chaque fois le nouveau modèle est comparé au modèle complet à l'aide du critère d'information BIC (Bayesian information criteria). Ce critère d'information privilégie à la fois la qualité de l'ajustement mais également la parcimonie du modèle et est maintenant beaucoup utilisé dans la sélection de modèle (Bolker, 2008 ; Zuur, 2009). Des modèles avec une différence du rapport BIC inférieure à 2 sont équivalents, ceux avec une différence de 4-7 commencent à être distinguables l'un de l'autre alors qu'une différence de 10 indique que le modèle avec le plus petit BIC est clairement meilleur (Bolker, 2008).

3.2. Résultats

3.2.1. Traitements mécaniques et régimes de déformation

La modification du régime naturel de déformation à l'aide des traitements mécaniques a généralement bien fonctionné. **Le haubanage s'est montré très efficace pour réduire les déformations dues au vent sous les haubans** (Fig. 3.4 Voir aussi la vidéo sur Youtube: https://www.youtube.com/watch?v=hzD6soogvyM d'un des hêtres haubanés à l'aide de câbles pendant un épisode de vent). Le système par câbles ancrés au sol s'est révélé plus adéquat que les sangles en nylons qui ont pu se desserrer légèrement au cours du temps. Dans le pire des cas les déformations subies lors de vent forts étaient tout de même divisées par 4.

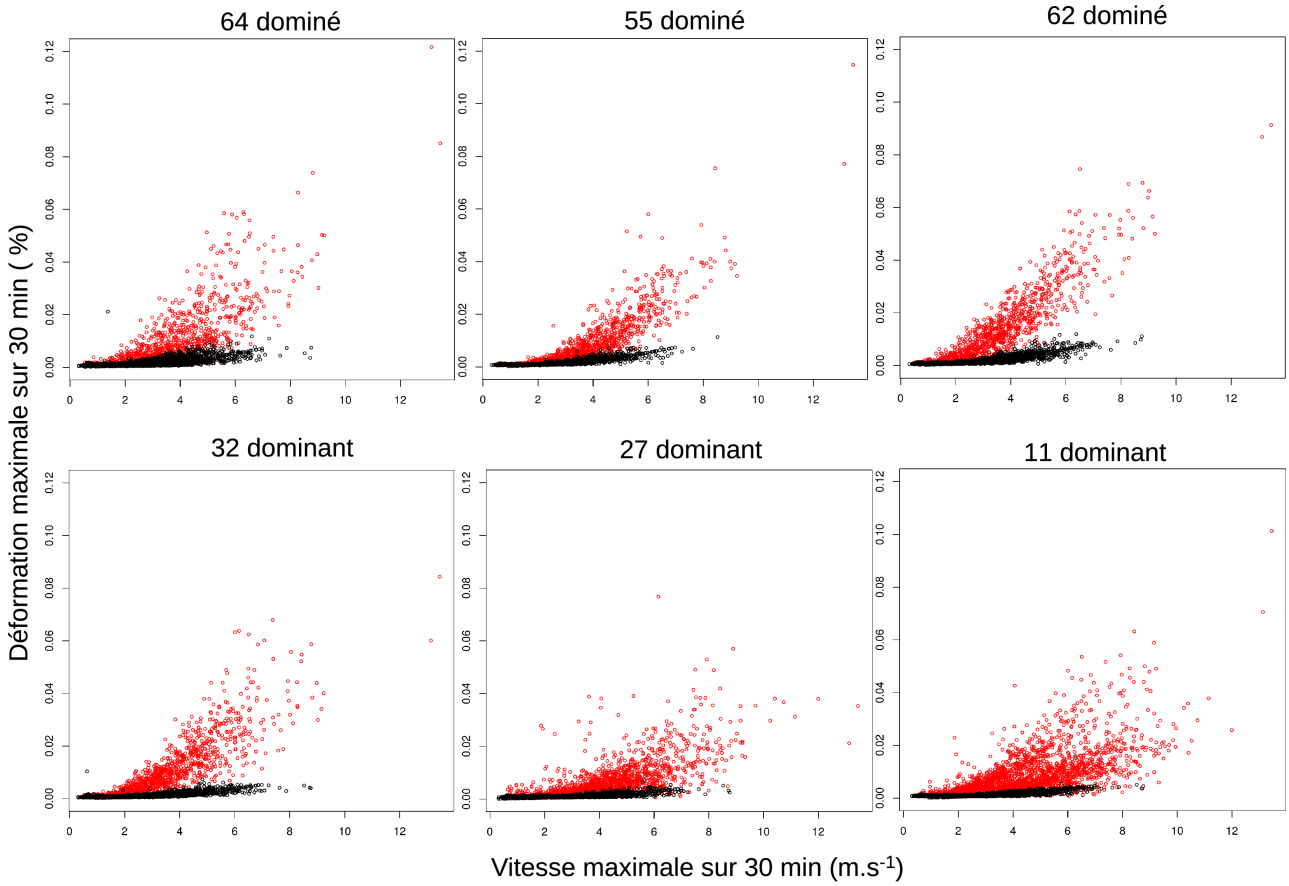


Figure 3.4: Efficacité du haubanage pour les 3 arbres dominants et les 3 arbres dominés.
En rouge, déformations avant le haubanage; en noir, déformations après le haubanage. L'arbre 27 dominant haubané est filmé pendant un épisode de vent sur https://www.youtube.com/watch?v=hzD6soogvyM

Les intensités de déformations par flexions artificielles ont relativement bien respecté les consignes que nous nous étions fixées. Nous avons pourtant été confronté à certains problèmes sur le terrain. Le plus souvent la connexion wi-fi était mauvaise et il y avait un décalage temporel entre la visualisation en direct des déformations et celles réellement imposées, ce qui conduisait à des flexions réelles plus fortes que la consigne. Dans le cas des arbres avec la connexion wi-fi la plus mauvaise, nous avons réalisé des flexions « à l'aveugle » sans aucun retour sur le niveau de déformation imposée. En ce qui concerne l'amplitude (des déformations), 2 arbres du traitement Nat D+D=0,04 % ont certainement étaient moins déformés que la consigne de 0,04 %. Les flexions du traitement Nat D+D=0,15 % ont en règle générale étaient plus longues que la minute, notamment car la durée nécessaire pour arriver au niveau de déformation souhaité était forcément plus longue (Fig.3.5 et 3.6). Pour estimer la durée réelle des flexions artificielles et notamment des plus fortes, j'ai considéré que les déformations moyennes sur une période de 30 minutes peuvent être décomposées en 2 : d minutes pendant lesquelles les déformations atteignent leur valeur maximale ε_{max} et 30-d minutes où la valeur de ε_{moy} est proche de la valeur moyenne de ε_{moy} sur l'ensemble des périodes (égale à 0,0005%).

$$d = \frac{30 \times (\varepsilon_{moy} - Moyenne(\varepsilon_{moy}))}{(\varepsilon_{max} - Moyenne(\varepsilon_{moy}))} \qquad (3.4)$$

Ce calcul introduit un léger biais puisque les arbres ne sont pas fléchis à la déformation maximale pendant toute la durée de la flexion donc d est en réalité un peu sous-estimé (Fig.3.5). Toutefois, il permet d'avoir un critère permettant d'apprécier la durée des flexions pour l'ensemble des arbres et des périodes. Si 80 % des flexions du traitement Nat D+D=0,15 % ont duré moins de 2 minutes la plus longue a pu dépasser les 10 minutes.

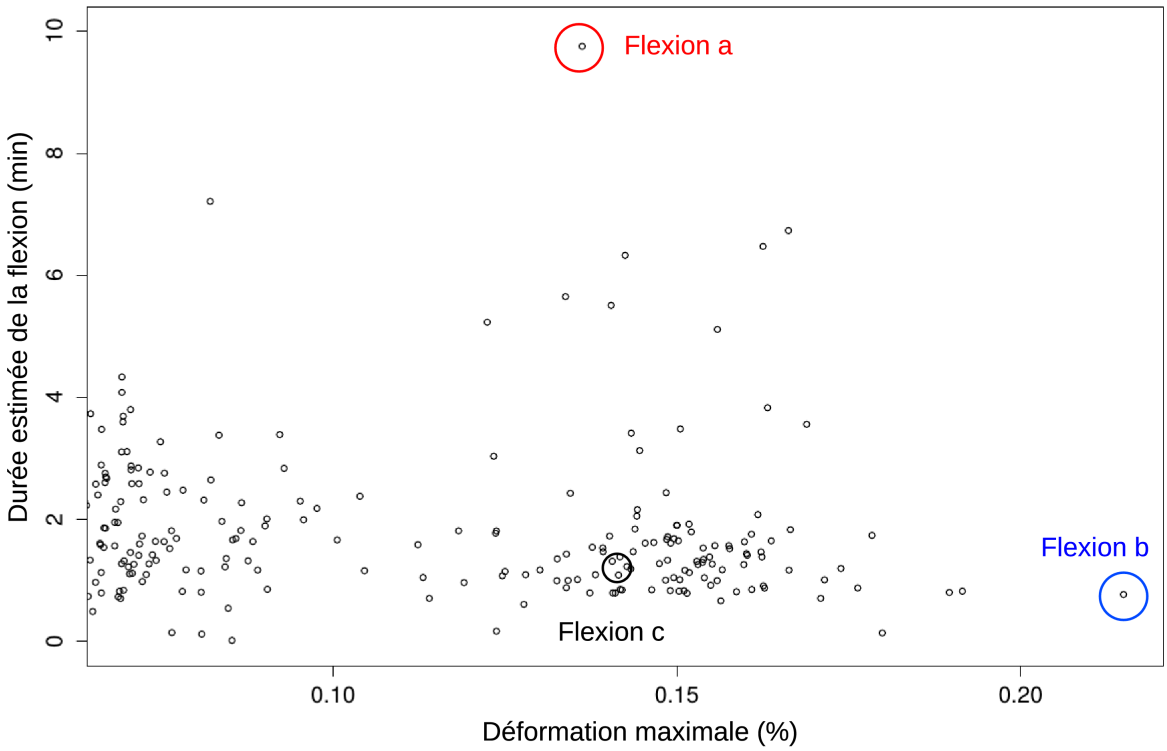


Figure 3.5: Caractéristiques des déformations artificielles les plus fortes.
Les flexions artificielles sont celles qui sont au delà de 0,11 % de déformations maximales. Les flexions a, b et c sont reprises dans la figure 3.6. La flexion artificielle c est filmée sur https://www.youtube.com/watch?v=-NagCuKRu90.

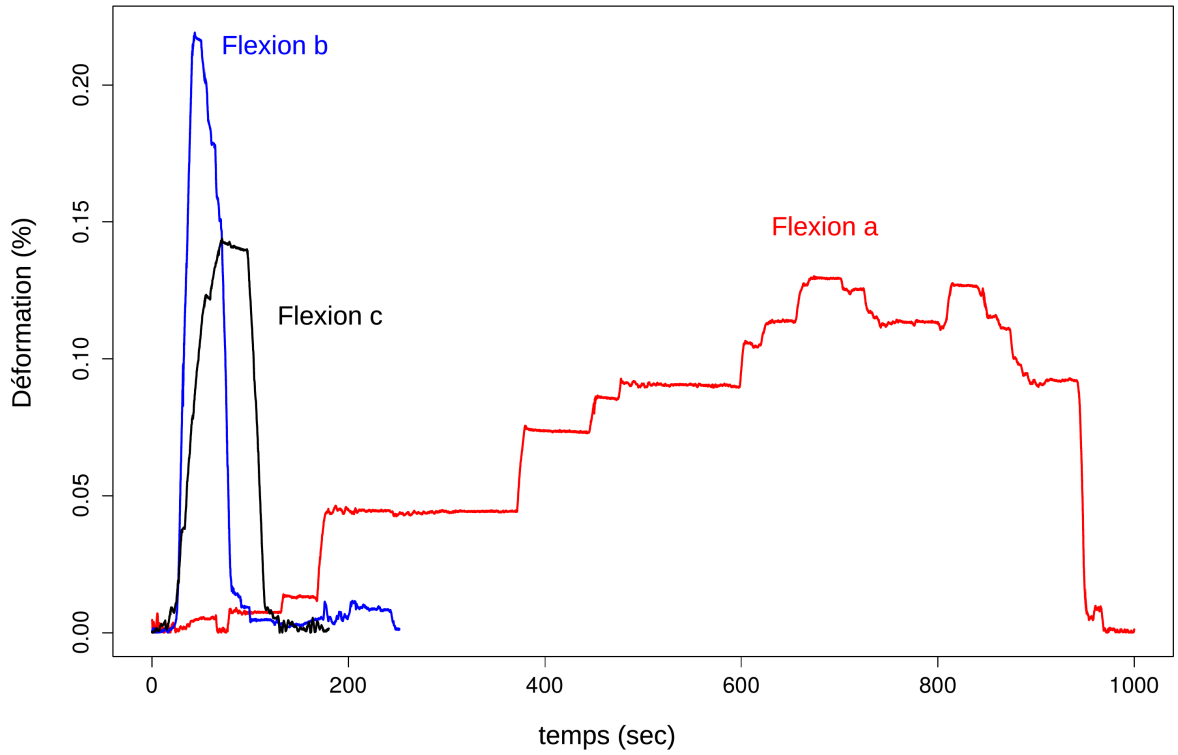


Figure 3.6: 3 flexions artificielles D=0,15% à haute résolution temporelle.
Les flexions a, b et c sont reprises dans la figure 3.5. La flexion artificielle c est filmée sur https://www.youtube.com/watch?v=-NagCuKRu90. La flexion « a » est une flexion extrême dans sa durée, la flexion « b » est extrême dans son amplitude, la flexion « c » constitue une flexion moyenne remplissant bien les caractéristiques que nous nous avions fixées.

3.2.2. Réponses de croissance aux traitements mécaniques en fonction du statut social

Les effets des traitements mécaniques sur la croissance secondaire ont d'abord été étudiés grâce au « modèle des traitements » . (défini au paragraphe 3.1.2). **Seul le traitement Nat D + D=0,15 % a eu un effet significatif sur le début de la période de croissance après le second arrosage t0 et surtout sur le taux de croissance maximal M ou l'effet a été d'une forte amplitude mais pas sur la durée de la période de croissance Δt (Fig.3.7)**. Les arbres soumis à des vents dépressionnaires intenses supplémentaires ont repris leur croissance en moyenne 5 jours plus tard et avaient un croissance maximale M au moins 79 % plus important que celui des arbres des autres traitements. A la fin de la saison de croissance, les arbres du traitement Nat D + D=0,15 % avaient une croissance cumulée au moins 76 % plus importante que ceux des autres traitements.

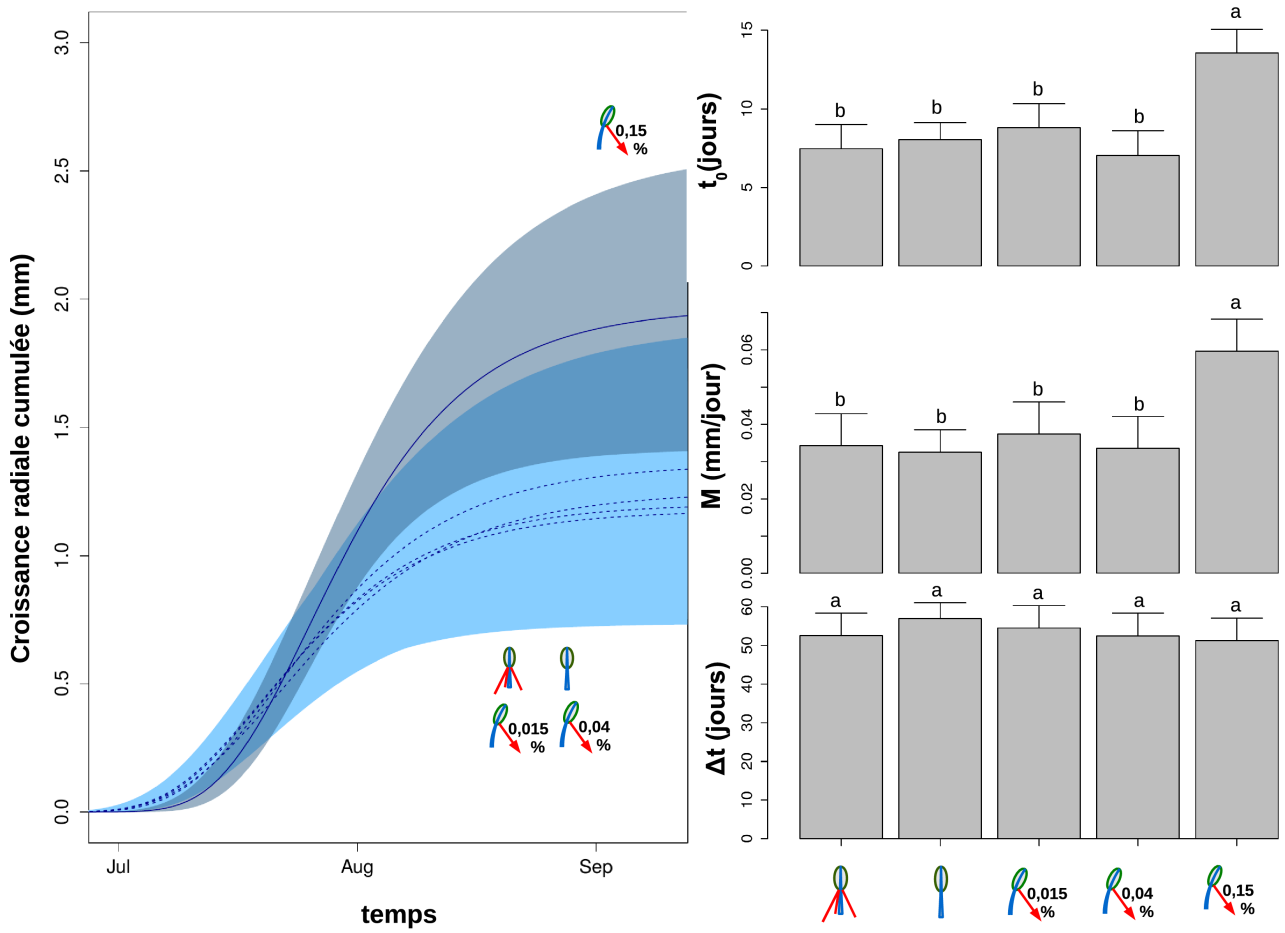


Figure 3.7: Effets des traitements mécaniques sur la croissance radiale.
Sur le panneau de gauche, la croissance radiale cumulée est prédite au niveau de la population par traitement. Les traitements H, Nat D, Nat D+D=0,015 % et Nat D+D=0,04 % (lignes pointillées) ne sont pas significativement différents les uns des autres. Les enveloppes de confiance (au risque de 5%) de la croissance radiale cumulée au cours du temps après avoir regroupé les traitements non différents. Sur le panneau de droite sont représentés les effets des traitements mécaniques sur le début de la période de croissance après le second arrosage t_0, le taux de croissance maximale M et la durée de la période de croissance Δt. Des différences significatives ($p<0,05$) entre traitements sont représentées par des lettres différentes

Étant donné les résultats précédents, nous avons alors poursuivi l'analyse entre 2 groupes : celui du traitement Nat D + D=0,15 % en contraste avec le regroupement de tous les autres traitements et qui s'appellera par la suite "D<0.15%". Le modèle complet a donc consisté à ajuster les effets simples de 2 traitements mécaniques (Nat D + D=0,15 % et D<0.15%) et de 2 statuts sociaux ainsi que leur interaction (Fig.3.8 et 3.9 et annexe 3.1). Le statut dominant augmente la durée de la période de croissance de 11 jours et le taux de croissance maximale de 0,019mm/jour soit une augmentation de 105 %. L'interaction entre le statut social et le traitement mécanique s'est révélée statistiquement non significative pour aucun des 3 paramètres du modèle. **L'accroissement radial absolu induit par thigmomorphogénèse n'était significativement pas différent entre les dominants (+0,9mm) et dominés (+0,7mm). En revanche, du fait des fortes différences de taille**

entre les deux groupes, l'accroissement relatif (au diamètre initial de l'arbre) dû à la thigmomorphogénèse était de 76% pour les arbres dominants contre 156% pour les arbres dominés. Le tableau (annexe 3.1) récapitule les paramètres du meilleur modèle trouvé.

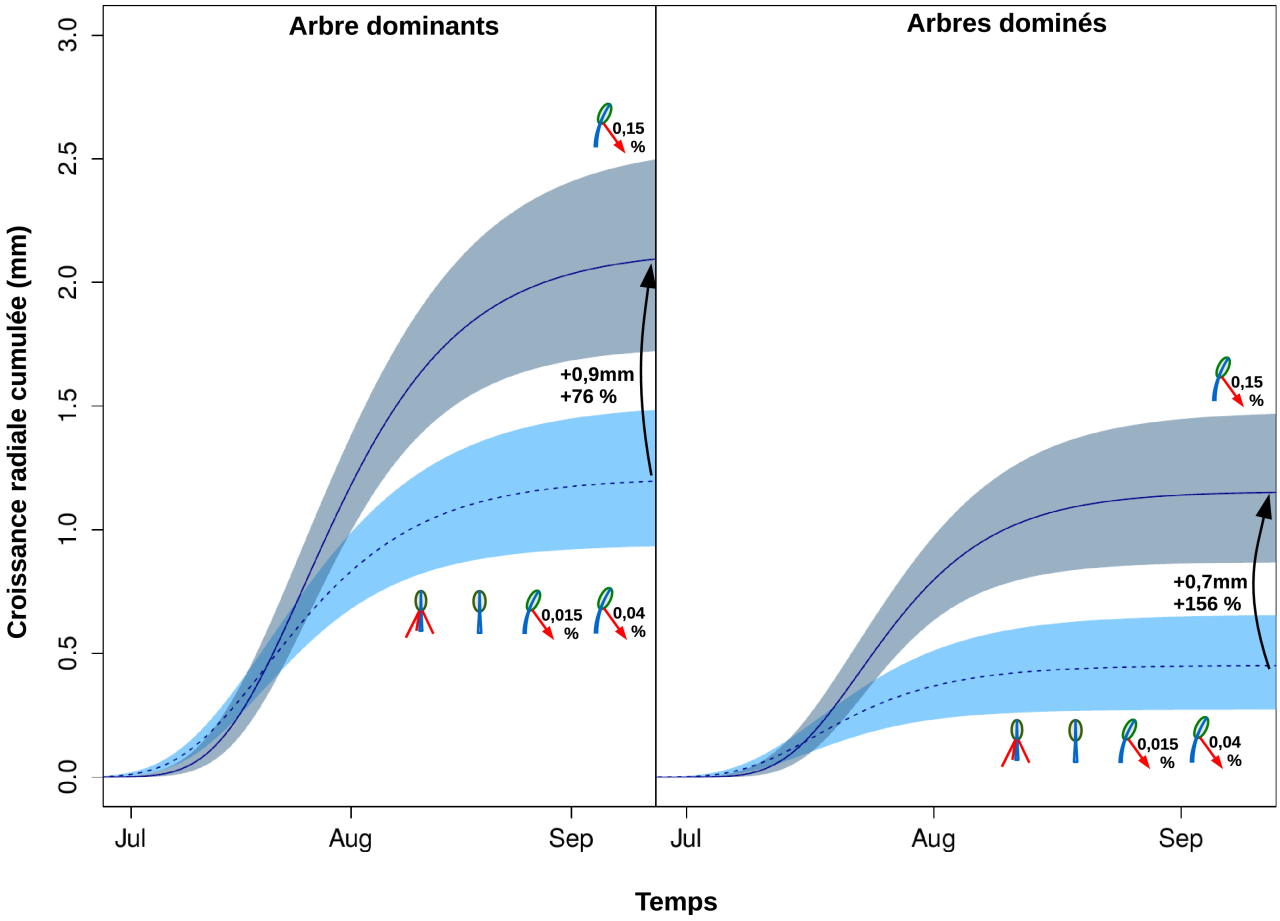


Figure 3.8: Enveloppes de confiance au risque de 5 % de la croissance radiale cumulée d'arbres de statut social différent (dominant sur le panneau gauche et dominé sur le droit).
Les enveloppes bleu foncé et les lignes continues correspondent au traitement mécanique Nat D+D=0,15 % et les enveloppes bleu clair et les lignes pointillées au groupes de traitement D<0,15 %. La croissance est prédite au niveau de chaque population. La comparaison entre les observations et les prédictions est faite sur la figure 3.9.

Finalement, il faut noter que dans chaque modèle, la variance des effets aléatoires était importante en comparaison aux effets fixes ce qui témoigne d'une forte variabilité entre arbres comme on peut le voir sur les courbes de croissances individuelles, présentées en figure 3.9. Les effets aléatoires étaient normalement distribués autour de 0 (sauf pour t0) ainsi que les résidus. Il n'y avait pas de corrélations spatiales évidentes dans la distribution des effets aléatoires ou des résidus.

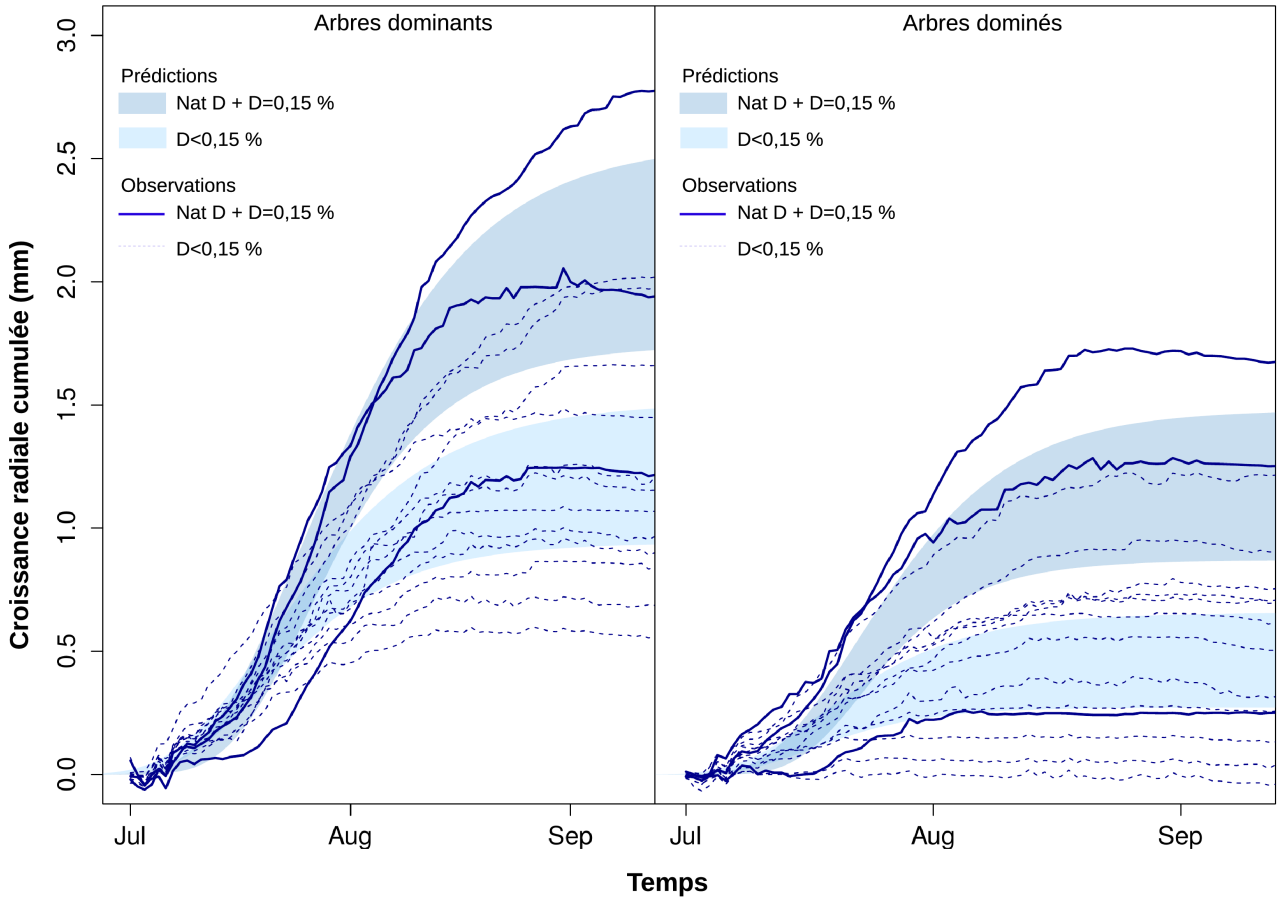


Figure 3.9: Comparaison entre les prédictions (Enveloppes de confiance au risque de 5 %) et les observations de la croissance radiale cumulée d'arbres de statut social différents (dominant sur le panneau droit et dominé sur le gauche).
L'enveloppe bleu foncé et les lignes continues correspondent aux arbres du traitement mécanique Nat D+D=0,15 % et l'enveloppes bleu clair et les lignes pointillées aux arbres du groupe de traitement D<0,15 %. Pour les enveloppes, La croissance est prédite au niveau de la population de chaque groupe.

3.2.3. Réponses de croissance primaire et secondaire aux traitements mécaniques et comparaison rétrospective chez des arbres dominés

Suite à une éclaircie réalisée au cours de l'hiver 2014-2015, les croissances radiale et longitudinale de 8 tiges (7 arbres dominés provenant des 5 traitements mécaniques + un arbre dominant haubané) ont aussi pu être analysées (cf §2.4). Il s'agit d'observations rétrospectives qui apportent un point de vue complémentaire de l'analyse de la croissance entre traitements. Bien que le faible nombre ne permet pas de réaliser une analyse statistique solide, les tendances esquissées par ces tiges sont riches d'enseignement. Concernant la croissance en longueur des 5 dernières unités de croissance (Fig.3.10), la variabilité entre arbres mais aussi entre années est forte. 2011 est

une bonne année de croissance avec une croissance moyenne de 55mm soit 50% de plus que pendant des années plus moyennes comme 2010, 2012 et 2013 (croissance moyenne de 33, 37 et 40 mm). Si les courbes suivent des trajectoires relativement parallèles jusqu'en 2013, en 2014 l'accroissement de 3 arbres vient perturber ce parallélisme. Premièrement, conformément à ce qui est attendu du fait de l'application d'un fort signal mécanique, les arbres du traitement Nat D+D=0,15% voient une diminution marquée de leur croissance en hauteur (environ 30 % de moins que la moyenne des années précédentes). Un de ces 2 arbres avait la croissance en hauteur la plus forte durant les 4 dernières années (59mm/an en moyenne) alors qu'en 2014, il est l'un des arbres avec la croissance la plus faible. A l'inverse, l'arbre haubané dominé possédait une des croissances en hauteur les plus faibles jusqu'en 2013 (32mm en moyenne). Mais en 2014, c'est l'arbre qui a le plus poussé en hauteur avec une longueur de tige de 64mm soit 102% de plus que les années précédentes. En dehors de ces 3 arbres, 2014 est une année de croissance en hauteur moyenne.

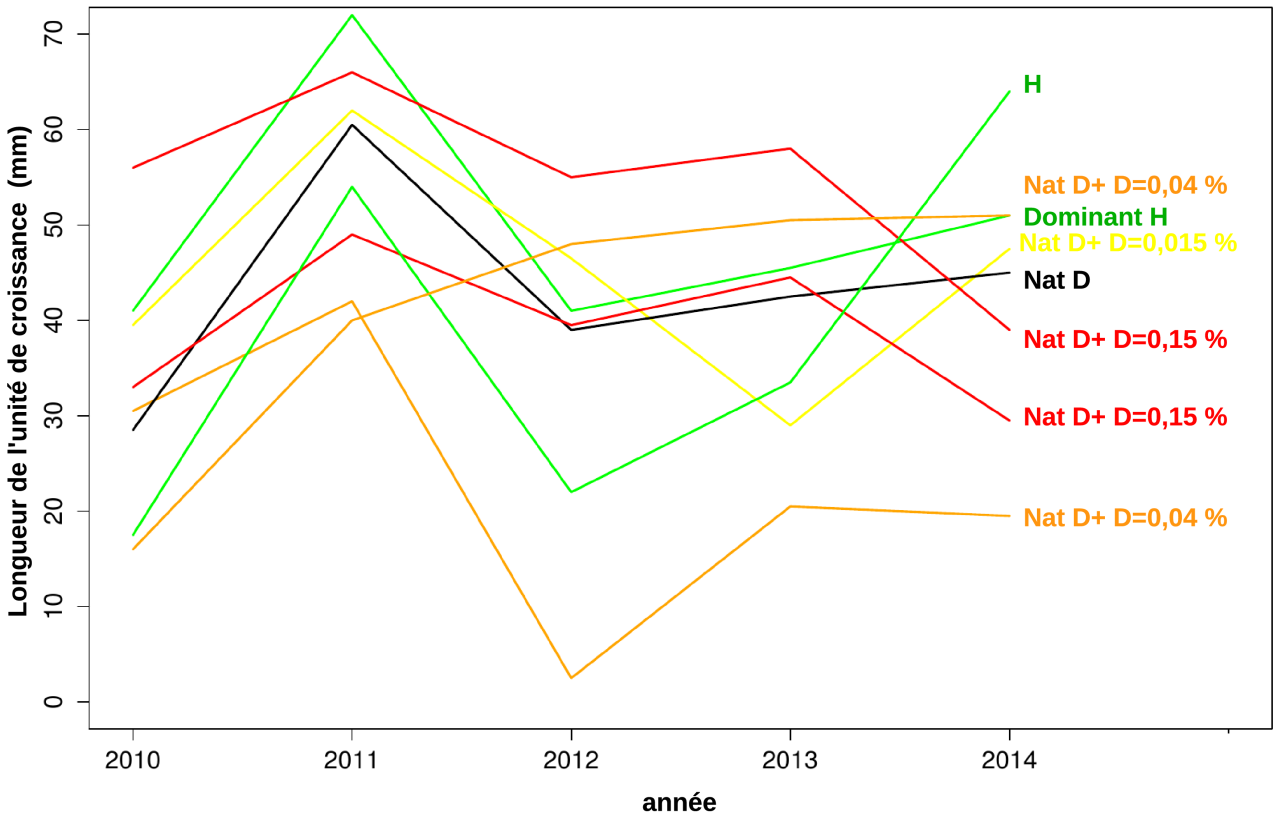


Figure 3.10: Croissance en hauteur de la tige principale de 2010 à 2014 de 8 arbres du dispositif. *Tous les arbres considérés dans ce graphique sont des dominés (seul le traitement est alors mentionné) sauf un arbre dominant qui était haubané.*

La croissance radiale rétrospective (Fig.3.11) montre également une forte variabilité entre arbres et entre années. Un des faits les plus remarquables est la croissance radiale d'un des arbres dominés Nat D+D=0,15 % qui a créé un cerne de 1.46mm en 2014 contre une moyenne de 0,52mm

les 4 années précédentes, soit une augmentation de 180 %! Ce résultat est néanmoins tempéré par l'observation de l'autre arbre du même traitement, qui a une dynamique inverse et n'a pratiquement pas poussé en 2014. L'arbre dominé haubané a vu sa largeur de cerne diminuer de 74 % passant d'une moyenne de 0,69mm pour la période 2010-2013 à 0,18mm.

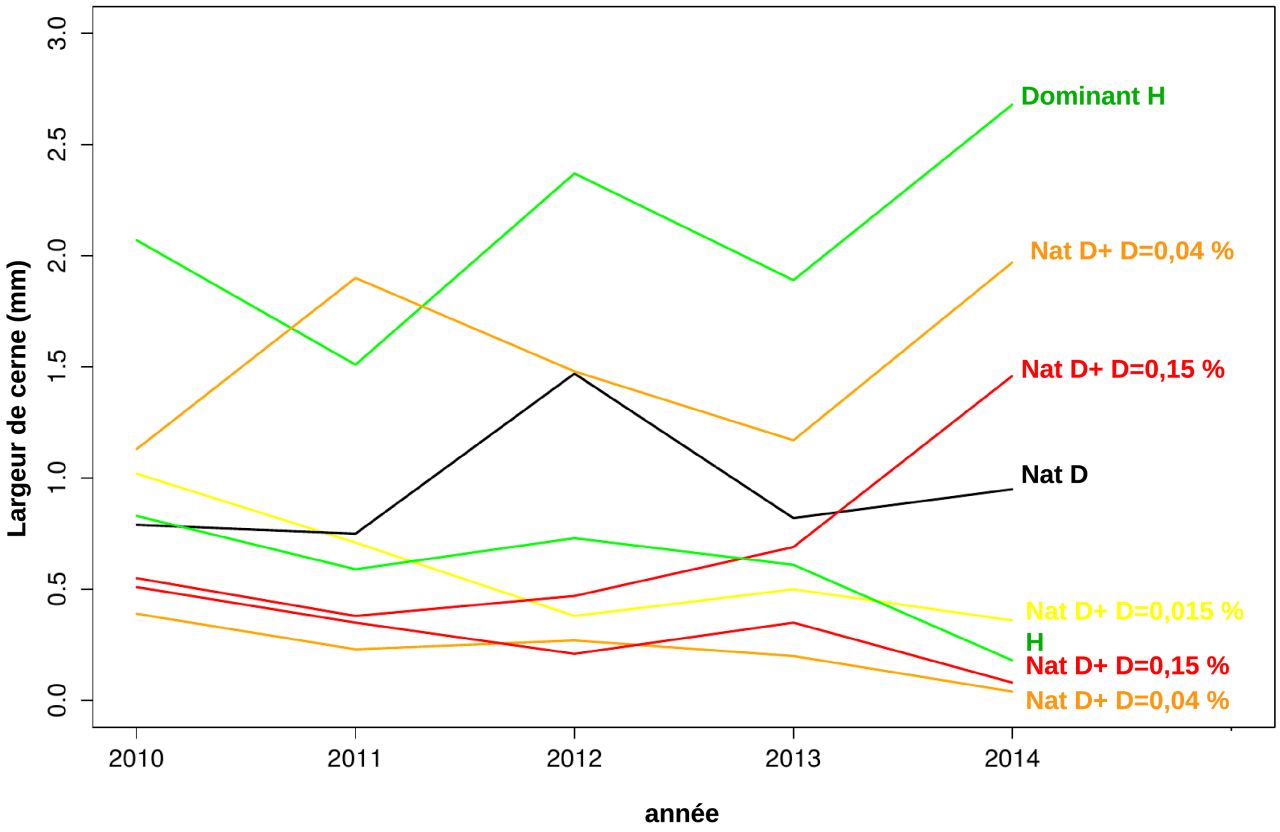


Figure 3.11: Largeur de cerne de 2010 à 2014 de 8 arbres du dispositif.
La largeur de cerne a été mesurée au même endroit que la croissance radiale suivie par les dendromètres en 2014. Tous les arbres sont des dominés (seul le traitement est alors mentionné) sauf un arbre dominant qui était haubané.

Pour conclure sur les observations de croissance rétrospective, bien que peu d'arbres aient pu être mesurés, les modifications de croissance de certains arbres en 2014 sont tellement fortes par rapport à la croissance des années précédentes que seuls les traitements mécaniques semblent pouvoir les expliquer.

3.2.4. Analyse quantitative de l'effet des déformations sur la croissance radiale.

Bien que nous disposons d'une quantification précise des déformations subies, notre approche s'est cantonnée jusqu'à maintenant à un traitement qualitatif de la perception des

déformations, à travers les traitements mécaniques, sur la croissance intégrée sur des temps longs. Il serait bon d'aller vers des modèles quantitatifs, à la manière du modèle S3m. Comme on a pu le constater sur la figure 3.5, il existe une certaine variabilité dans les caractéristiques des déformations imposées par les flexions artificielles, notamment pour les durées de déformations. La variabilité des réponses de croissance étant également forte, il peut être intéressant d'approfondir la relation qui lie les stimuli mécaniques et la croissance radiale.

La variabilité de la croissance intrinsèque à chaque arbre est plus forte que la variabilité des caractéristiques des flexions aussi il faut pouvoir quantifier le plus précisément possible le potentiel de croissance de chaque arbre pour essayer de mettre en avant un effet mécanique. La croissance moyenne avant sécheresse (du 24/05/2014 au 09/06/2014) est un estimateur plus fin de la croissance radiale individuelle que le statut social (Fig.3.3). Cette période, en plus d'être exempte de stress hydrique, ne comporte pas non plus de modifications artificielles du régime de déformation (ni flexion, ni haubanage). Enfin, les déformations naturelles n'ont pas été fortes (par rapport à un seuil de perception de plus de 0.04%) pendant ce laps de temps de telle sorte que l'on peut considérer la croissance pendant cette période comme témoin de la perception mécanique du tronc. En se fondant sur la croissance de référence $(\Delta D/\ \Delta t)_{ref,}$ la distribution des arbres parmi les différents traitements mécaniques s'est révélée moins équilibrée que ce que laissaient prévoir le diamètre et le statut social des arbres lors de l'échantillonnage, bien que la dépendance entre la circonférence et la croissance de référence est proche de la linéarité (annexe 3.2). Les arbres du traitement Nat D+D=0,04 % n'ont notamment pas une croissance de référence aussi forte que ceux des autres traitements. Un des arbres dominés du traitement Nat D+D=0,15 % avait par contre un plus fort potentiel de croissance que les autres arbres dominés, comparable au taux de croissance des arbres dominants. Il est important de noter aussi que 3 arbres dominés ont eu une croissance de référence quasi-nulle. L'un d'eux est l'arbre du traitement Nat D+D=0,15 % dont la croissance annuelle obtenue par lecture de cerne s'est révélée très faible en 2014 (Fig.3.11). Il était a priori délicat d'observer une réaction thigmomorphogénétique suite aux flexions chez cet arbre déjà peu vigoureux.

Sur la figure 3.12, la croissance maximale $(\Delta D/\ \Delta t)_{max}$ (qui correspondait à M dans les modèles de Gompertz précédents mais que l'on renomme ainsi pour bien montrer qu'il s'agit d'une croissance radiale) de chaque arbre est tracé en fonction de la croissance de référence. L'observation des données inspire une relation en racine carrée entre la croissance de référence et la croissance maximale. J'ai alors ajusté le modèle suivant :

$$\left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{max} = (a + a_{Tr} \times Tr) \cdot \sqrt{\left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{ref}} + erreur \quad (3.5)$$

où a et a_{Tr} sont 2 paramètres à ajuster et Tr est une variable indicatrice (=1 si l'arbre appartient au traitement Nat D+D=0,15 % et 0 sinon). Il apparaît alors clairement que les arbres du traitement Nat D+D=0,15 % ont vu leur croissance maximale significativement accrue (+74%, p.value<0,001 associé au test de Student), ce qui est cohérent avec les résultats établis à l'aide des modèles qualitatifs de croissance précédents. Le coefficient de détermination vaut R^2=0,83 % Les prédictions du modèles sont tracées sur la figure 3.12.

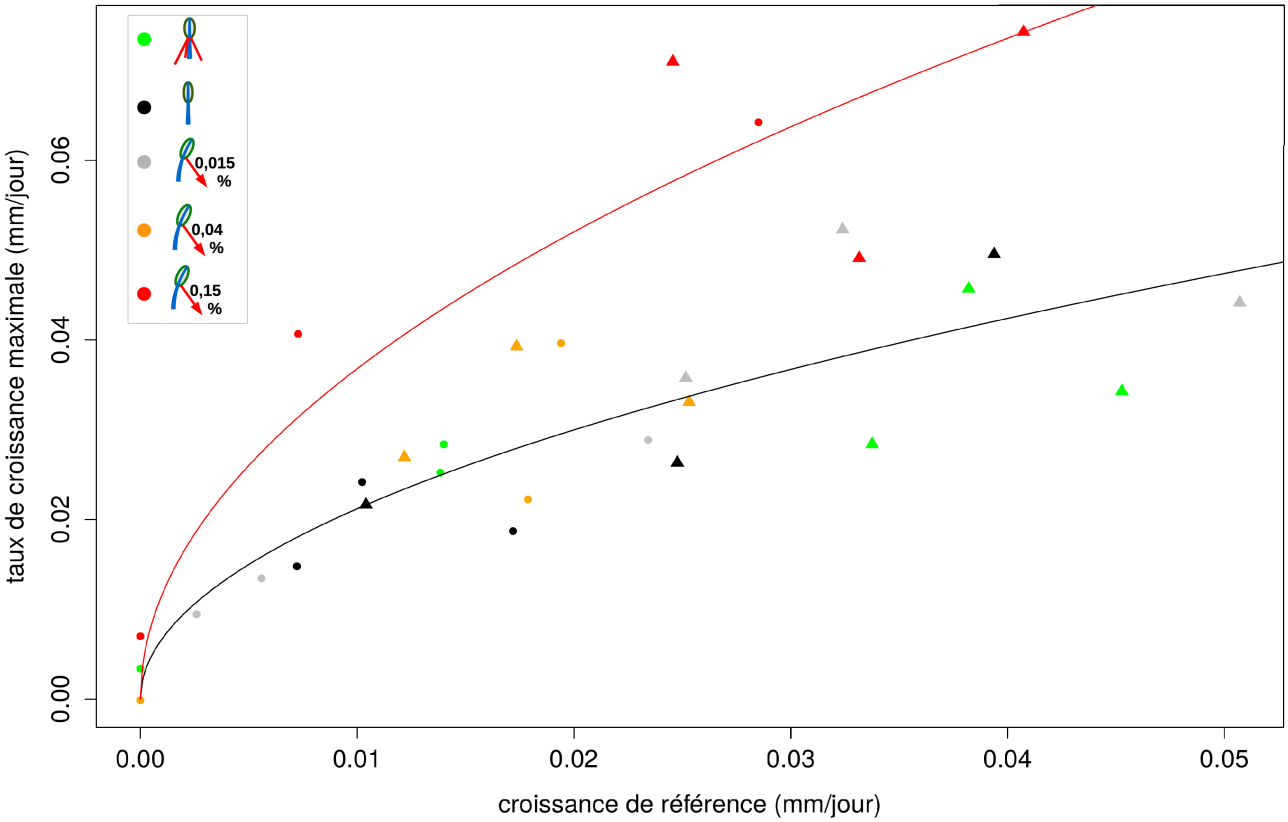


Figure 3.12: Relation entre le taux de croissance maximale de la période de croissance après sécheresse et la croissance moyenne de référence avant la sécheresse.
En noir = Nat D, en vert = H, en gris = Nat D+D=0,015 %, en orange =Nat D+D=0,04 % et en rouge arbres du traitement Nat D+D=0,15 %. triangles = arbres dominants et points arbres dominés. Les courbes sont issus du modèle $M = (0{,}212 + 0{,}156 \times I_{Tr}) \times (\Delta D/\Delta t)_{ref}^{1/2}$ *. courbe rouge = prédictions pour le traitement Nat D+D=0,15 % et en noir = prédictions pour les traitements D<0,15 %*

Pour analyser quantitativement l'effet des déformations, j'ai choisi de me centrer principalement sur les arbres du traitement Nat D+D=0,15 % car ce sont les seuls à avoir répondu aux flexions et donc certainement les seuls qui aient franchi le seuil de perception. Certains arbres du traitement Nat D+D=0,04 % ont subi des déformations plus fortes que la consigne de 0,04 %, notamment car la communication wi-fi entre le capteur et la centrale d'acquisition n'était pas toujours bonne mais dans ce cas la quantification des stimulus n'était pas du tout précise voir absente, c'est pourquoi je les ai rejeté de l'analyse. De même certains arbres ont pu percevoir des déformations induites par le vent de plus de 0.10 % mais j'ai considéré que la comparaison des signaux mécaniques entre les seuls arbres ayant subies des flexions artificielles était plus simple. En effet, les arbres naturellement fléchis par le vent n'ont atteint qu'une ou deux fois au grand maximum des valeurs élevées de déformations alors que les arbres du traitement Nat D+D=0,15 % ont été confrontés beaucoup plus souvent à cette amplitude. J'ai alors divisé la croissance maximale après sécheresse par la racine carrée de la croissance de référence pour constituer un indice de croissance indépendant de la croissance de référence. L'arbre du traitement Nat D+D=0,15 % ayant

une croissance de référence nulle a été écarté de l'analyse. Nous avons alors cherché à établir une relation entre cet indice de croissance et 3 caractéristiques quantitatives des déformations (figure 3.13). Les deux premières concernent l'intensité des flexions subies : soit la plus forte des déformations de la série, soit la moyenne des déformations. Le troisième indicateur concerne la durée totale des flexions. Les indicateurs de l'intensité des déformations se sont avérés mieux corrélés que celui de la durée ce qui est en accord avec les modèles de mécano-perception existant (Moulia et al., 2011, 2015; Der Loughian, 2012). Le meilleur indicateur est celui de la plus forte déformation subie (figure 3.13a).

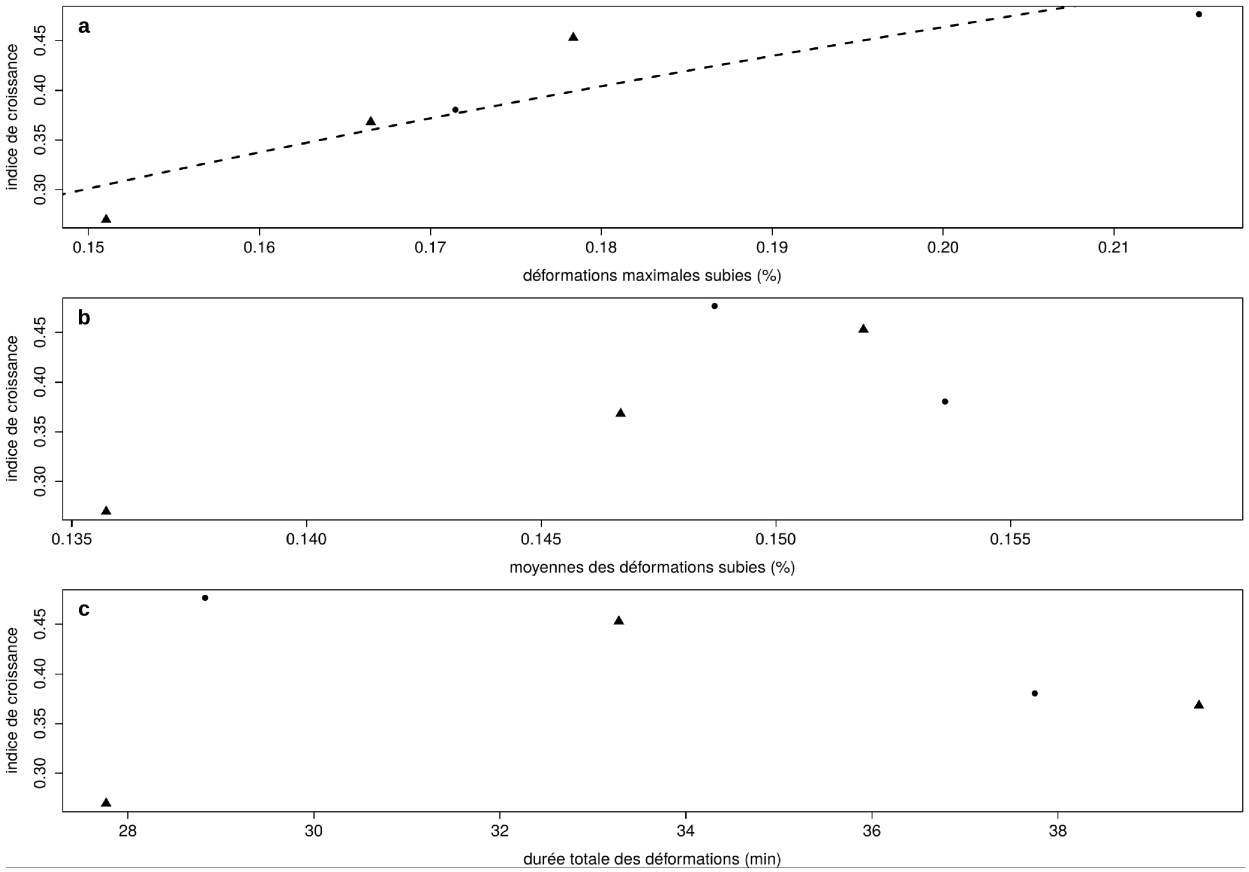


Figure 3.13: Indice de croissance radiale en fonction de 3 descripteurs quantitatifs des déformations artificielles imposées aux arbres du traitement Nat D+D=0,15 %.
L'indice de croissance est calculé comme le taux de croissance maximale après sécheresse divisé par la racine carrée de la croissance de référence. triangles = arbres dominants et points = arbres dominés. ***a*** *: intensité de la plus forte déformation artificielle, la prédiction de l'équation 3.6 est aussi tracée,* ***b*** *: intensité moyenne des déformations artificielles et* ***c****: durée totale des flexion imposées.*

Finalement, nous avons cherché à savoir si la relation entre la plus forte déformation subie et l'indice de croissance était significative. Pour cela, nous avons utilisé une régression linéaire segmentée entre les deux variables ainsi qu'entre le logarithme des déformations et l'indice de croissance, à la manière de S3m. Cette méthode statistique est réalisée sous R à l'aide du package « segmented » et permet d'estimer le seuil minimal de perception (Fig.3.13a et 3.14). Dans les deux

cas, la rupture de pente était significative (test de Davies, p.value<0,001). Le modèle utilisant le logarithme des déformations s'est avéré légèrement meilleur (R2=0,71 contre 0,68 pour le modèle sans logarithme), c'est pourquoi je vais le détailler ici :

$$si \quad \varepsilon<\varepsilon_0 \quad \left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{max} = \sqrt{\left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{ref}} \times p$$
$$si \quad \varepsilon>\varepsilon_0 \quad \left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{max} = \sqrt{\left(\frac{\Delta D}{\Delta t}\right)_{ref}} \times \left(p+m\times\ln\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon_0}\right)\right) \qquad \textbf{(3.6)}$$

Le point de rupture de pente, qui correspond au seuil de perception des déformations, est de 0,14% (intervalle de confiance=0,126 %-0,155%). La première pente p est statistiquement non différente de zéro. Il s'agit de la croissance en l'absence de mécano-perception et vaut 0,211. La seconde pente (=0,749, différente de 0, p.value<0,001), correspond à la mécano-sensibilité du hêtre qui vaut 0,749. Les prédictions de ce modèle sont aussi illustrées sur la figure 3.14.

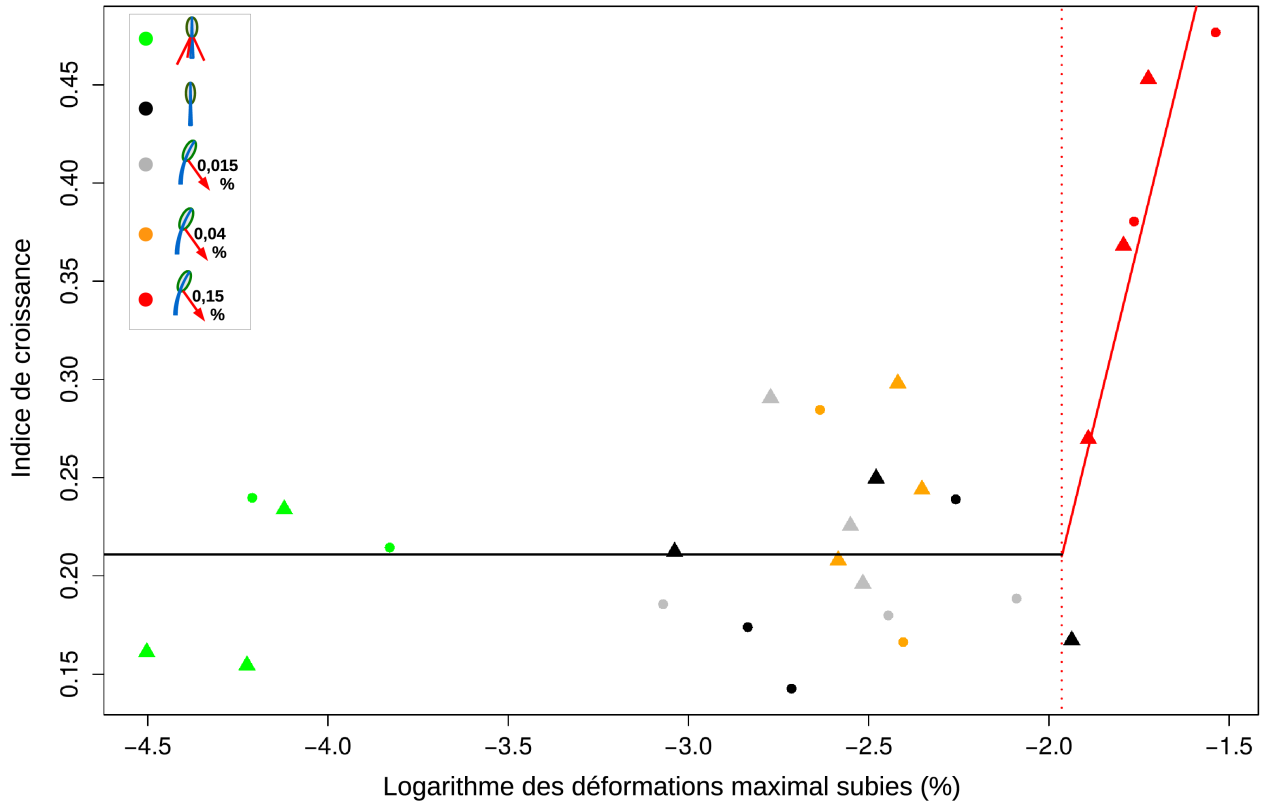


Figure 3.14: Prédictions du modèle mécano-perceptif quantitatif (ligne) et observations ayant servis à son ajustement statistique.
L'indice de croissance correspond à la croissance maximale de la période de croissance après sécheresse divisée par la racine carrée de la croissance moyenne de référence avant la sécheresse. Triangles = arbres dominants et points = arbres dominés.

3.3. Discussion

3.3.1. Les déformations transitoires stimulent fortement la croissance radiale.

Au cours de cette expérience, l'intensité des déformations imposées artificiellement était dimensionnée à partir de l'observation du régime naturel de déformation. La durée des flexions artificielles a été plus longue que prévue ce qui aurait pu déclencher dans certains cas une réaction gravitropique. Cependant il n'y avait pas de corrélation significative entre la durée totale des flexions et l'intensité de la réponse de croissance (Fig.3.13c). La durée d'exposition à ce stimulus a donc été trop brève pour déclencher une réponse gravitropique forte et la production de bois de tension (Jourez, Avella-Shaw, 2003 ; Coutand et al., 2007). **Les réponses de croissance observées sont bien dues aux déformations transitoires.**

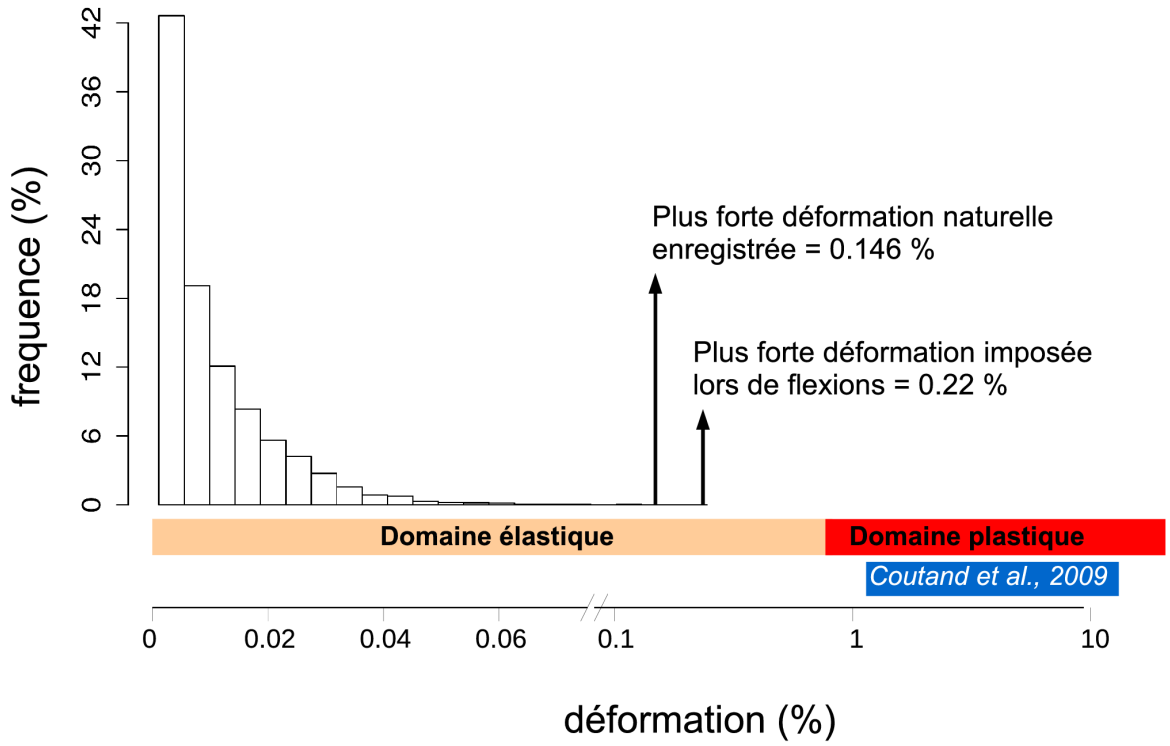


Figure 3.15 : Distribution des déformations naturelles de l'arbre "64 D"
La fréquence est calculée comme le nombre de périodes de 30 minutes avec une déformation maximale donnée divisé par le nombre total de périodes. La plus forte déformation naturelle a été enregistrée sur cet arbre ; l'arbre "52 dominé" a subi la plus forte déformation imposée. La limite entre le domaine élastique et plastique est d'environ 0,3-0,4%. La fourchette d'intensité des déformations appliquées par Coutand et al. (2009) est donnée à titre de comparaison.

Imposer des déformations supplémentaires avec une intensité de l'ordre de 0,15 % au régime

naturel a fortement augmenté la croissance radiale des arbres ce qui valide bien notre première hypothèse H1. Cette augmentation de croissance radiale est typique du syndrome thigmomorphogénétique (Telewski, 1989 ; Coutand et al., 2009). C'est pourtant la première fois qu'il est observé sur le hêtre en conditions forestières. Les observations réalisées sur la croissance en longueur d'un petit nombre d'arbres dominés s'accordent également avec une réponse thigmomorphogénétique, à savoir une augmentation de la croissance pour les arbres haubanés et une diminution pour les arbres fléchis fortement. Quantitativement, les accroissements radiaux observés sont particulièrement forts, que ce soit entre les arbres « Nat D +D=0,15% » et ceux des traitements « D<0,15% » ou par rapport aux accroissements observés les années précédentes sur 8 arbres dominés. Pourtant l'intensité ou la fréquence des stimuli thigmomorphogénétiques étaient beaucoup plus faibles que ceux d'études précédentes. Par exemple, Coutand et al. (2009) ont imposé à des peupliers des déformations allant de 2 % à 11 %, soit un à deux ordres de grandeur plus fort que les plus fortes déformations enregistrées au cours de notre expérience (Figure 3.15). De telles déformations dépassent d'ailleurs la limite élastique des parois du bois. Telewski (1989) a fléchi de jeunes sapins de Frasier (à 45° par rapport à la verticale) 20 fois par jour pendant une saison entière de croissance, ce qui représente environ 1800 flexions soit 100 fois plus que sur nos hêtres ! **Bien que nous ayons imposé des stimulations mécaniques beaucoup plus faibles que les études précédentes, nous avons réussi à mettre en évidence de fortes réponses thigmomorphogénétiques chez le hêtre.**

3.3.2. La thigmomorphogénèse en condition naturelle résulte de la détection des vents dépressionnaires intenses par un filtre des déformations.

Si les 1800 flexions de Telewski (1989), n'ont pas un effet aussi fort que ce que laisserait imaginer un simple effet additif, c'est très certainement à cause du phénomène d'accommodation, l'essentiel de la réponse de croissance étant dû aux premières stimulations comme l'ont montré Martin et al. 2010. La capacité des plantes à filtrer les informations de leur environnement par un seuil minimum de perception (Moulia et al., 2011) est un point clé dans leur acclimatation. En effet, répondre trop souvent ou trop fort aux signaux mécaniques est coûteux en énergie et pourrait conduire à fortement négliger d'autres signaux environnementaux qui sont aussi importants pour la valeur sélective (fitness en anglais) de la plante comme la lumière... A l'inverse, ne pas répondre suffisamment risque d'affaiblir mécaniquement la plante et d'augmenter le risque de casse. La valeur de ce seuil de perception reste une inconnue à caractériser. **Grâce à ce travail, nous pouvons donner une première estimation du seuil de perception des déformations dans des conditions naturelles.** Étant donné que seul le traitement Nat D+D=0,15% a déclenché une réponse de croissance radiale thigmomorphogénétique alors que le traitement Nat D+D=0,04% ne l'a pas fait, pour les hêtres du peuplement d'étude **le seuil de perception minimale se situe entre 0,04% et 0,15%. Une estimation plus précise, fondée sur l'analyse quantitative de l'effet des déformations maximales laisse envisager qu'il s'établit plutôt autour de 0,14 %**. (Moulia et al., 2006) avaient estimé indirectement sur des plants de tomate le seuil de perception des tissus à 0,0015 % , ce qui est plus de 10 fois plus faible. Cependant ces plantes avaient été cultivées dans un

environnement sans aucun mouvement d'air. Or nous savons que la mécano-perception (qui inclut le seuil de perception) s'ajuste finement aux stimuli au cours du temps, à travers le phénomène d'accommodation sensorielle (Leblanc-Fournier et al., 2014) . Ainsi, une plante fréquemment secouée par les vents devrait ajuster son seuil de perception à la déformation fréquemment perçue, pour éviter les sur-réactions Dans cette perspective, la différence entre le seuil de perception minimum évalué sur le hêtre et sur la tomate ne reflète sans doute pas seulement des différences inter-spécifiques mais elle peut aussi fortement dépendre de l'histoire des déformations auxquelles les plantes ont été soumises avant l'application du stimulus expérimental. Dans les conditions contrôlées des plants de tomates de Moulia et al. (2006), les plantes avaient été soigneusement cultivées sans aucune stimulation mécanique. De façon générale, le expérimentations qui ont étudié la thigmomorphogenèse en conditions contrôlées ont pris soin de prévenir toute sollicitation mécanique parasite (et notamment de placer les plants en serre loin des dispositifs de ventilation). . Dans ces conditions contrôlées, les plants ont donc a priori une sensibilité mécanique maximale et doivent réagir à des déformations de faibles intensités avec des seuils de perception très bas.

Notre mesure de la perception des signaux mécaniques s'est focalisée sur la réponse thigmomorphogénétique en diamètre, toutefois la croissance en hauteur exceptionnellement forte en 2014 de l'arbre haubané suivi en croissance(cf fig.3.10) laisse envisager une perception mécanique plus complexe à l'échelle de l'arbre entier si cette observation se confirmait sur d'autres arbres. Il est très probable en effet que cette très forte poussée en longueur soit la conséquence d'une diminution des signaux mécaniques perçus comme l'ont montré d'autres expérimentations mettant en jeu du haubanage (Meng et al., 2006). Dans ce cas, le seuil de perception des déformations pour la croissance en hauteur serait alors différent de celui pour la croissance radiale. Des signaux mécaniques plus faibles (de l'ordre de 0,04 % a priori) déclencheraient un arrêt de la croissance longitudinale plus fréquent chez les arbres non-haubanés (autre que ceux du traitement Nat D+D=0.15%) sans pour autant stimuler la croissance radiale. Cela n'est pas contradictoire avec l'état de l'art et notamment l'intégration de la mécano-perception à l'échelle d'une plante entière dans S^3m. Ce modèle prévoit que tous les tissus aient la même mécano-sensibilité (même seuil de perception entre autre), c'est-à-dire qu'ils produiraient une quantité homogène de signal secondaire vers les méristèmes s'ils étaient soumis à un champ de déformation uniforme. Par contre, l'intégration de ces signaux en une réponse de croissance au niveau des méristèmes est très différente entre le méristème primaire apical et le méristème secondaire (le cambium). Ce dernier intègre (ou somme) les signaux très localement alors que la réponse de croissance du méristème primaire apical intègre spatialement les signaux secondaires de l'ensemble de la tige (voir §1.2.2.4.) Chez un arbre soumis uniquement aux déformations induites par le vent, on peut très bien imaginer que la sommation locale des signaux ne soit pas suffisante pour provoquer une réponse de croissance radiale mais que leur intégration sur l'ensemble de la tige puisse dépasser le seuil de réponse du méristème apical et induire un ralentissement de la croissance primaire. Chez l'arbre haubané, la quantité de signal secondaire sommée sur l'ensemble de la tige serait réduite (car seuls les tissus au-dessus du point de haubanage peuvent percevoir suffisamment de déformations) à tel point que le méristème apical n'y réagirait pas : la croissance en hauteur ne serait pas ralentie par la thigmomorphogénèse.

3.3.2.La thigmomorphogénèse en condition naturelle résulte de la détection des vents dépressionnaires intenses par un filtre des déformations.

Quoiqu'il en soit des différences de sensibilité entre croissance primaire et secondaire, ce filtrage change profondément notre vision du vent comme facteur écologique. **Jusqu'à maintenant, on considérait que les arbres percevaient les vents chroniques et y réagissaient (Ennos, 1997)**. C'était d'ailleurs déjà un premier pas important d'avoir fait reconnaître le vent comme facteur climatique majeur de la croissance et de la forme des plantes mais cette définition restait très vague au regard de la complexité du spectre du vent (Stull, 1988). Notre étude permet de distinguer clairement la perception des vents de surface de différentes origines. Elle conduit tout particulièrement à séparer les vents thermiques locaux des vents plus forts issus du forçage par une dépression atmosphérique. En terme de vitesse de vent, le seuil de perception des déformations est naturellement franchi pendant la saison de végétation lorsque les rafales sont comprises entre 11 $m.s^{-1}$ et $21m.s^{-1}$ à l'anémomètre au centre de la parcelle. Ceci correspond à des pointes comprises entre 14 $m.s^{-1}$ et $21m.s^{-1}$ à la station de Nancy-Essey. En moyenne, une rafale de 14 $m.s^{-1}$ a un temps de retour d'environ une fois par semaine alors qu'une rafale de 21 $m.s^{-1}$ revient environ une à deux fois par an. La plage d'amplitude de déformation de 0,04 -0,15 % implique une large gamme temporelle en terme de temps de retour du vent. Si l'on s'en tient au seuil de 0,14 %, on peut penser que le temps de retour est plus proche d'1 fois par an, et donc que dans notre peuplement acclimaté, la thigmomorphogénèse est un processus assez rare. Nous pouvons alors valider l'hypothèse H2 (seul les vents les plus forts sont perçus). **Cela signifie que les arbres sont capables de filtrer les déformations associées aux pics de vitesse des vents thermiques locaux par un mécanisme de filtre passe-haut et que seul les vents dépressionnaires (certainement les plus intenses) peuvent déclencher la thigmomorphogénèse**. Très peu de travaux documentent le filtrage de déformations récurrentes. Il est intéressant que Martin et al. (2010), observent que de jeunes peupliers en conditions contrôlées étaient aussi capables de filtrer des stimuli mécaniques avec un temps de retour journalier (après une période initiale d'entraînement). Étant donné que (Dai, Deser, 1999) observèrent des vents thermiques locaux sur une très grande partie du globe, ce filtre est potentiellement largement partagé par une grande partie des plantes du monde. Dans une perspective plus large, un tel filtrage est cohérent avec des concepts généraux d'acclimatation des plantes aux contraintes environnementales (avec une acceptation écophysiologique du terme « contraintes »). Dans sa revue, Otte (2001) écrit « Les contraintes apparaissent seulement lorsque les plantes sont exposées à des conditions environnementales qui sortent de la gamme de valeurs auxquelles elles sont normalement exposées » («Stress occurs only when plants are exposed to environmental conditions outside the range they are normally exposed to, due to natural or anthropogenic changes»). Conformément, les vents thermiques ne devraient pas être considérés comme une contrainte physiologique pour les plantes acclimatées. Et c'est bien ce que l'on a constaté sur les arbres étudiés. Rappelons que nous avons choisi un peuplement qui est resté suffisamment de temps sans perturbations. Dans ces conditions, l'acclimatation par thigmomorphogénèse a certainement eu le temps de s'achever avant que nous entamions l'expérience de telle sorte que les arbres ne devraient répondre qu'à des signaux mécaniques reflétant un changement, que ce soit du climat (fort vent) ou de l'exposition au vent (une éclaircie ou une trouée par exemple).

3.3.3. Modélisation quantitative de la mécano-perception et de l'accommodation.

Nous avons réussi à dépasser l'analyse qualitative pour aboutir à un modèle quantitatif de mécano-perception (équation 3.6 et figure 3.14) intéressant. Il est remarquable qu'il partage des traits commun avec le modèle S3m puisqu'il est fondé sur un seuil et une progression logarithmique de la réponse de croissance avec l'intensité des déformations (Moulia et al., 2011, 2015). La perception repose aussi plus sur des stimulus anormalement forts plutôt que sur des stimulus en moyenne forts mais homogènes. Ce fonctionnement est conforme à celui des os (Turner, 1998; Schriefer et al., 2005) qui est « error-driven », c'est-à dire que les chargement chroniques ne stimulent pas la création d'os contrairement aux chargements anormalement forts. Certes, les flexions du traitement Nat D+D=0,15 % représentent des déformations anormalement fortes par rapport au régime naturel de déformation et en ce sens il est cohérent que les arbres de ce traitement aient répondus aux flexions. On peut toutefois se demander si ce nouveau régime de déformation, certes beaucoup plus forts que ce que le vent peut engendrer, ne se soit pas rapidement imposer comme le régime chronique « normal » des arbres. Dans ce cas, des déformations anormalement fortes par rapport à la consigne de 0,15 % auraient pu stimuler d'autant plus la croissance radiale d'où la meilleure performance du maximum devant la moyenne des déformations maximales. **Tout dépend de la vitesse à laquelle peut s'imposer un nouveau régime de chargement à la perception mécanique de l'arbre. Dit autrement, il est important d'étudier la vitesse à laquelle la perception des déformations, i.e. l'accommodation, peut évoluer au cours du temps.**

Nous avons déjà évoqué à de nombreuses reprises le phénomène d'accommodation de la perception mais sans vraiment l'approfondir. Le meilleur moyen de l'étudier directement consiste à comparer l'effet d'une succession de stimulations mécaniques rapprochées de même intensité et durée. (Martin et al., 2010). Ce protocole n'a cependant pas été suivi dans notre cas car les arbres étaient continuellement déformés par le vent. **Dans notre approche, le filtrage des déformations par un seuil de perception serait la résultante de l'accommodation aux déformations répétées.** Or le processus d'accommodation à des déformations récurrentes, est fortement dynamique comme l'ont mis en évidence Martin et al. (2010, 2014) démontrant qu'une première flexion entraîne rapidement une forte désensibilisation des tissus (moins de 24h et principalement dans les 30 premières minutes) alors que le temps nécessaire à recouvrir cette sensibilité est beaucoup plus long (5 à 7 jours). Il est apparemment contradictoire que l'accommodation puisse aboutir à un seuil statique de déformations. Dans ces conditions, peut-on tout de même envisager un seuil de perception dont les variations temporelles seraient suffisamment faibles pour pouvoir utiliser une approximation statique du phénomène ? Il est a priori possible de voir apparaître un tel seuil comme propriété émergente si les temps caractéristiques de désensibilisation et de sensibilisation aux stimuli sont en harmonie avec les temps caractéristiques du régime de déformation. Nous avons donc cherché à intégrer l'accommodation et sa cinétique en nous demandant si elle pouvait expliquer le filtrage des déformations les plus faibles.

Le modèle de d'accommodation cellulaire développé avec succès sur l'os (Turner, 1999) est un modèle mathématique minimal d'intégration de signaux mécaniques répétés avec accommodation (voir §1.2.2.6) que nous pouvons transposer simplement à l'arbre. Le seuil de

perception ε_0 devient alors une variable susceptible d'évoluer au cours du temps en fonction des déformations passées et d'un temps caractéristique de la cinétique d'accommodation de la plante τ.

$$\varepsilon_0(t+dt)=\varepsilon_0(t)+\frac{\varepsilon(t)-\varepsilon_0(t)}{\tau} \quad (3.7)$$

Dans ce modèle, le seuil de perception tend à égaliser sans arrêt les dernières déformations subies. La vitesse de variation du seuil dépend cependant de τ. La variation peut être instantanée si $\tau=1$. Si $\tau\to\infty$, le seuil de perception est statique. J'ai testé ce modèle sur une série temporelle de déformations d'un peu plus de 3 mois d'un arbre ayant seulement été stimulé par le vent.

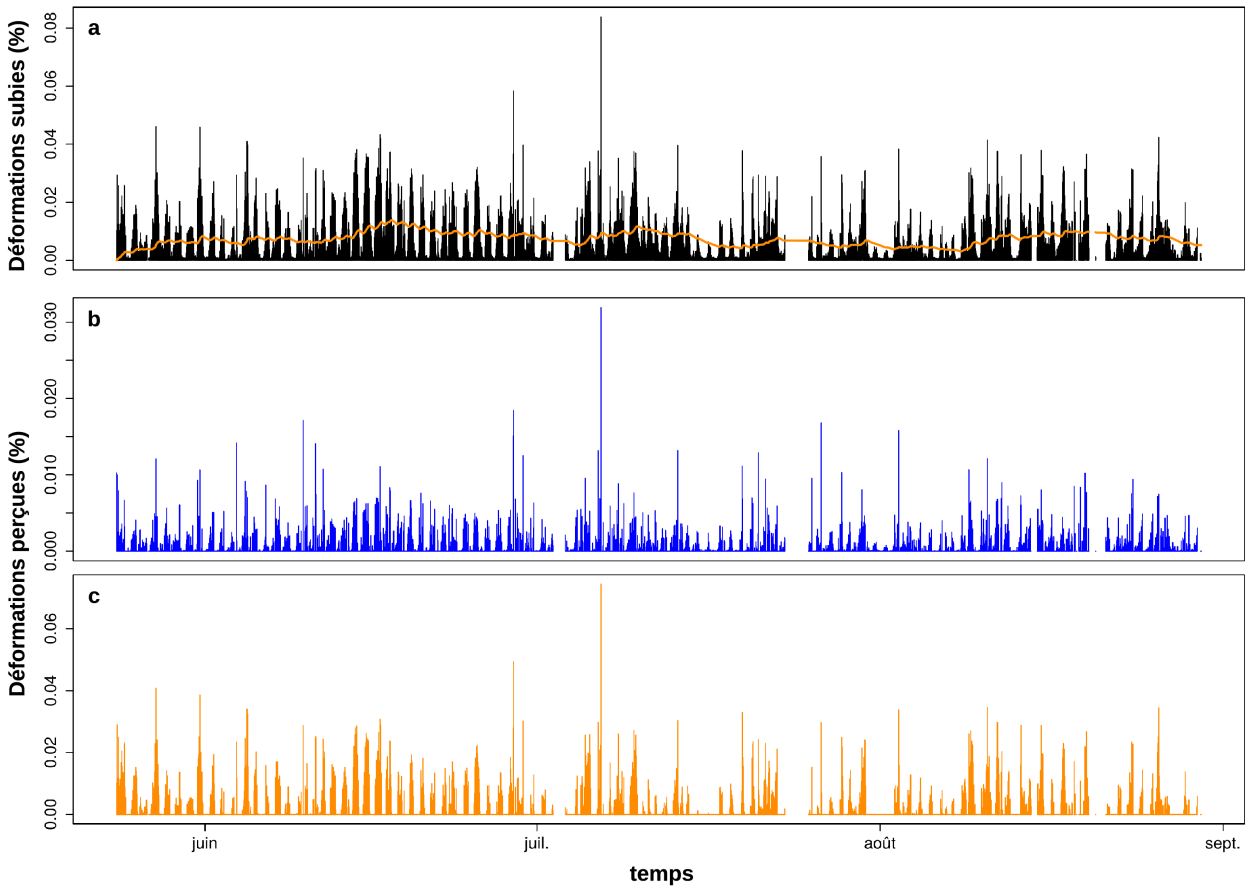


Figure 3.16: Modèle d'accommodation du seuil de perception simple (désensibilisation et sensibilisation ayant la même cinétique)

a. *Déformations maximales sur 30 min subies (noir) et seuil de perception des déformations (en orange) pour un temps caractéristique τ de 3 jours.*

b et c. *Déformations perçues (calculées comme la différence entre les déformations subies et le seuil de déformation à l'instant t) pour un temps caractéristique τ de 1 heure (**b**, en bleu) ou de 3 jours (**c**, en orange). Que les temps caractéristiques soient rapides (1 heure) ou beaucoup plus lents (1, 3 ou 14 jours), les pics de déformations journalières sont perçus par l'arbre.*

En partant d'un seuil initialement à 0 (i.e. sensibilité maximale) plusieurs temps caractéristiques τ ont été testés : 1 heure, 1 jours, 3 jours, 14 jours. Malgré une très grande gamme des temps caractéristiques, cette formulation n'apparaît jamais satisfaisante (figure 3.16). Lorsque τ est petit (1 heure), le seuil varie presque aussi vite que les déformations, et la sensibilité est presque toujours au niveau de la déformation subie ce qui ne convient pas car les pics journaliers sont alors perçus (Fig. 3.16b). Lorsque τ augmente (1,3 ou 14 jours), les variations du seuil sont beaucoup plus lentes par contre le niveau moyen du seuil est plus bas (sensibilité moyenne plus élevée) et même en dessous des pics journaliers si bien que des déformations journalières sont également perçues (Fig.3.16a et c).

Que ce modèle ne puisse reproduire correctement le filtrage des déformations journalières n'est pas très surprenant car il est très simplifié par rapport à nos connaissances. En effet, il est très critiquable que la désensibilisation (quand $\varepsilon(t)>\varepsilon_0(t)$) se fasse avec la même vitesse que la sensibilisation (quand $\varepsilon(t)<\varepsilon_0(t)$), car ceci est contraire aux résultats expérimentaux où le recouvrement de la sensibilité est un à deux ordres de grandeur plus lent que la désensibilisation (Martin et al., 2010). J'ai donc modifié le recouvrement de la sensibilité pour être plus proche des cinétiques observées expérimentalement. La forme du modèle reste la même, cependant les temps caractéristiques changent :

$$\begin{aligned} si \quad \varepsilon(t)<\varepsilon_0(t) \quad & \varepsilon_0(t+dt)=\varepsilon_0(t)+\frac{\varepsilon(t)-\varepsilon_0(t)}{\tau_{sensibilisation}} \\ si \quad \varepsilon(t)>\varepsilon_0(t) \quad & \varepsilon_0(t+dt)=\varepsilon_0(t)+\frac{\varepsilon(t)-\varepsilon_0(t)}{\tau_{desensibilisation}} \end{aligned} \qquad (3.8)$$

avec un $\tau_{désensibilisation}$ petit (1 heure) et $\tau_{sensibilisation}$ important (6 jours). Le résultat est illustré (fig. 3.17.).

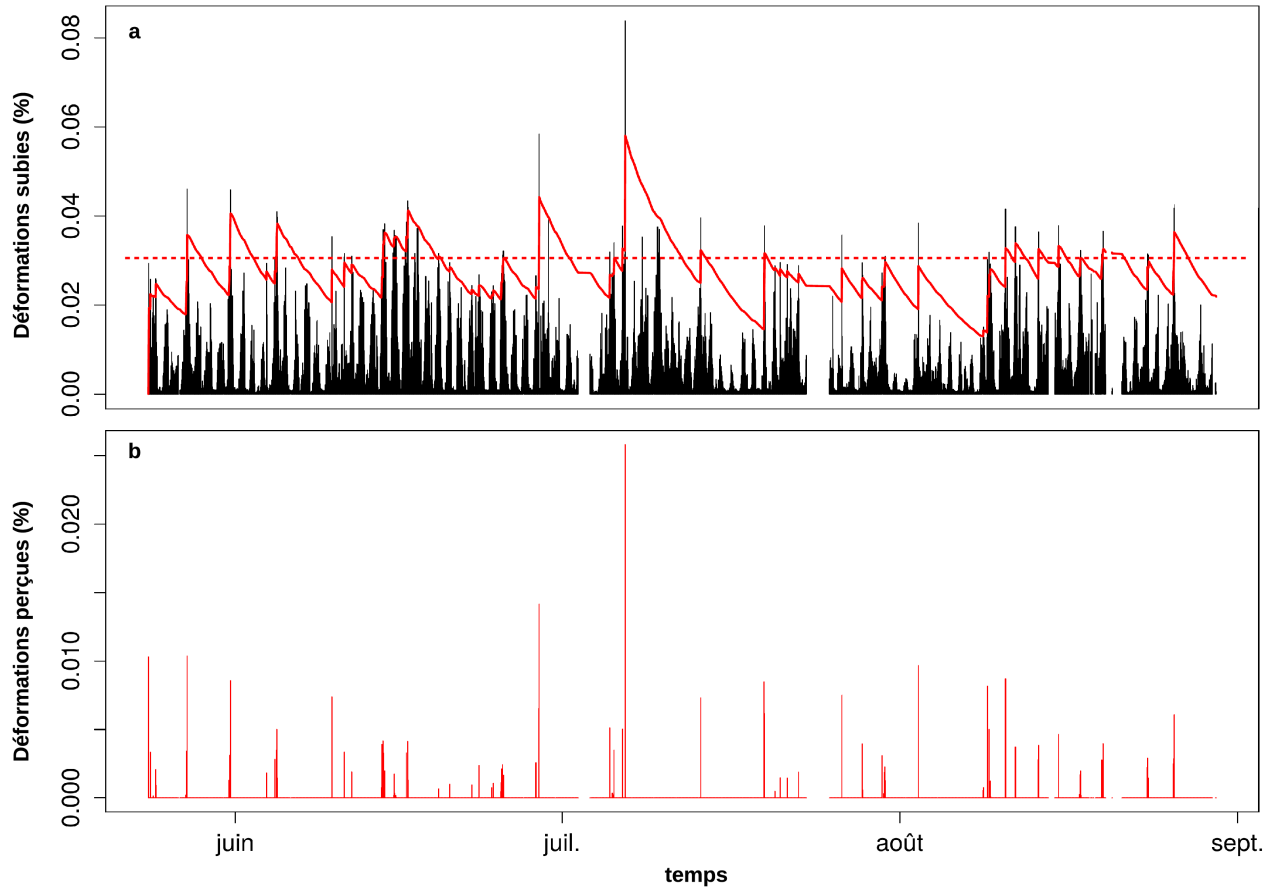


Figure 3.17: Modèle d'accommodation du seuil de perception asymétrique (désensibilisation rapide et sensibilisation lente)
a. *Déformations maximales sur 30 min subies (noir) et seuil de perception des déformations (en rouge, trait plein) pour un temps caractéristique de désensibilisation τ de 1 heure et un temps de recouvrement de la sensibilité de 6 jours. La ligne rouge en trait pointillée représente l'approximation statique du seuil dynamique.*
b. *Déformations perçues (calculées comme la différence entre les déformations subies et le seuil de déformations à l'instant t) pour le modèle asymétrique d'accommodation. Une grande partie des pics de déformations journalières ne sont plus perçus.*

La dynamique d'accommodation du seuil de perception prédite par ce modèle d'accommodation à deux temps caractéristiques est beaucoup plus satisfaisante puisque les pics de déformations journalières sont beaucoup moins perçus, ce qui est en accord avec nos résultats expérimentaux. En moyenne, les déformations inférieures à 0,028 % sont filtrées chez cet arbre, ce qui est légèrement inférieure à l'estimation de la perception minimale comprise entre 0,04 % et 0,15 %. Dans cette démarche exploratoire, nous n'avons pas utilisé un algorithme d'optimisation pour l'ajustement des 2 temps caractéristiques. Il est remarquable que le couple de paramètres tiré de résultats expérimentaux permette de filtrer la plupart des pics journaliers de déformation, démontrant l'intérêt d'un tel modèle. L'intérêt d'un tel modèle dynamique consiste à prédire la thigmomorphogénèse lors d'un changement du régime de déformation, comme nous l'avons évoqué au début de cette section. En utilisant le même

jeu de paramètres, nous avons ajusté le modèle sur les arbres du traitement Nat D+D=0,15 %, pour voir comment ces flexions inhabituelles ont étés perçues (figure3.18).

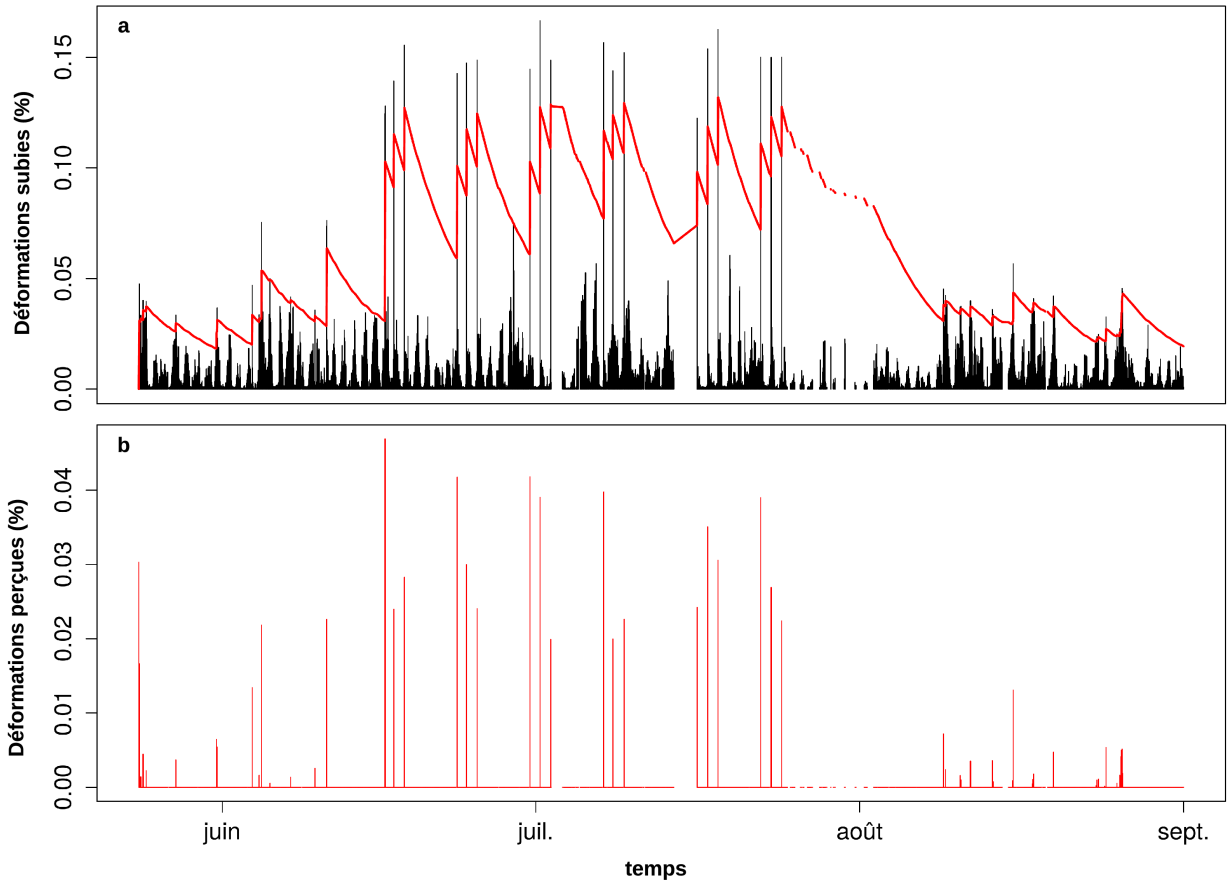


Figure 3.18: Modèle d'accommodation du seuil de perception asymétrique (désensibilisation rapide et sensibilisation lente) d'un arbre du traitement Nat D+D=0,15 %.
a*. Déformations maximales sur 30 min subies (noir) et seuil de perception des déformations (en rouge) pour un temps caractéristique de désensibilisation τ de 1 heure et un temps de recouvrement de la sensibilité de 6 jours.*
b*. Déformations perçues (calculées comme la différence entre les déformations subies et le seuil de déformations à l'instant t) pour le modèle asymétrique d'accommodation.*

Dans l'ensemble, les fortes déformations artificielles imposées entraînent une augmentation des déformations perçues, par rapport à la période sans flexions. Celles-ci ne sont cependant pas toutes perçues de la même manière, notamment la première flexion des séries de 3 qui serait plus perçue que les deux suivantes. La modélisation des déformations ainsi perçues présente bien les caractéristiques d'une stimulation de la croissance de type « error-driven ». Pour conclure sur la perception des déformations anormalement fortes par rapport à un chargement chronique, nous avons vérifié si la corrélation entre les déformations ainsi perçues et l'indice de croissance indépendant de la croissance de référence (voir §3.2.4.) était significative. Comme on peut s'en

convaincre sur la figure 3.19, bien que la corrélation soit positive, elle n'est toutefois pas significative. L'exercice de modélisation de l'accommodation et de la perception de déformations successives s'avère toutefois très intéressant théoriquement. Il mériterait d'être poursuivi en optimisant le modèle d'accommodation asymétrique et surtout en travaillant sur un plus grand nombre d'arbre. Les déformations maximales restent finalement la meilleure variable de mécano-perception pour notre modèle quantitatif.

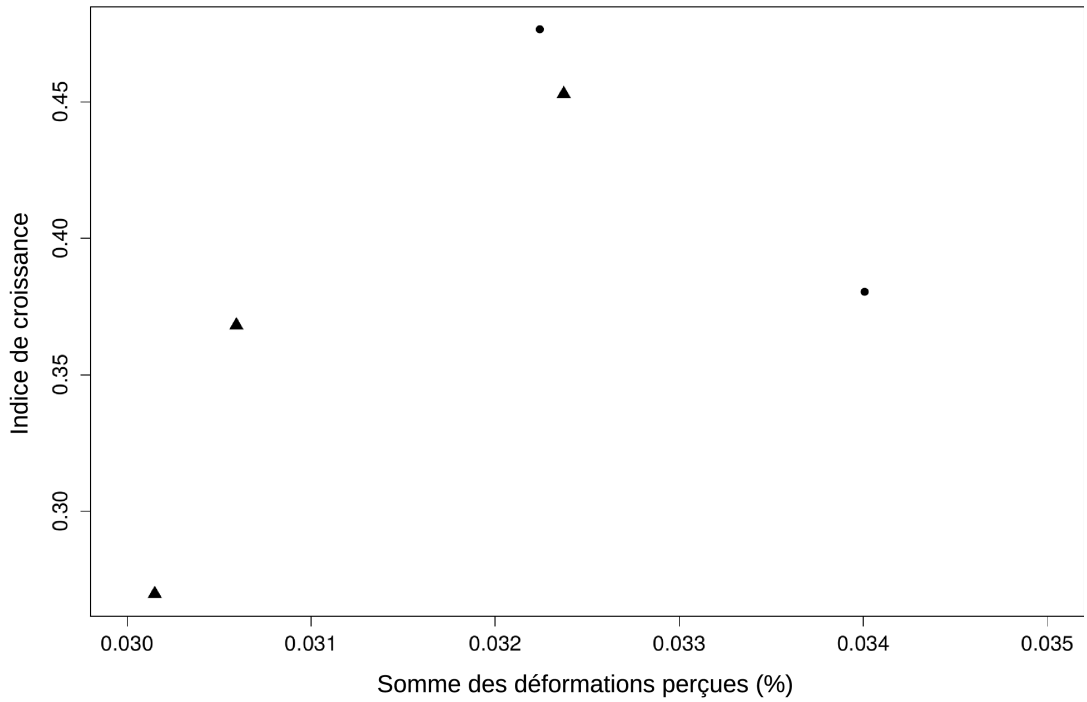


Figure 3.19: Effets des déformations perçues sur l'indice de croissance indépendant de la croissance de référence pour 5 arbres du traitement Nat D+D=0,15 %.
Les somme des déformations perçues (calculées comme la différence entre les déformations subies et le seuil de déformations à l'instant t) provient du modèle asymétrique d'accommodation. L'indice de croissance correspond au rapport entre le taux de croissance maximal après sécheresse divisé par la racine carrée de la croissance de référence. Triangles =arbres dominants et points=arbres dominés

3.3.4. La thigmomorphogénèse diminue le risque individuel de dégâts de tempête

Savoir si les réponses thigmomorphogénétiques observées sont adaptatives est une question écologique - et forestière - majeure (Bossdorf, Pigliucci, 2009). L'augmentation de la croissance radiale à la fin de la saison de végétation correspond à une augmentation de 4,7% en moyenne de la résistance des tiges à la flexion pour les arbres du traitement Nat D+D=0,15% par rapport aux autres traitements, sous l'hypothèse que les caractéristiques mécaniques du bois n'aient que très peu

changées. De telles modifications devraient mener à une diminution rapide du risque de casse par le vent pendant des tempêtes extrêmes, comme l'on démontré les modèles forestiers du risque tempête les plus éprouvés (Gardiner et al., 2000 ; Schmidt et al., 2010). Pour les arbres dominés, il est possible de réaliser une estimation beaucoup plus robuste de la diminution du risque individuel étant donné qu'on possède des estimations de l'effet thigmomorphogénétique sur la croissance en hauteur (tableau 3.3). La hauteur est en effet un bon proxy du moment de flexion induit par la traînée. En calculant le rapport Hauteur/Diamètre au cube, on obtient un facteur de risque individuel beaucoup plus pertinent incluant à la fois une composante de flexion et de résistance.

	dimensions	avant croissance	après croissance	% avant
témoin	Diamètre (mm)	83,0	83,9	1,08
	Hauteur (mm)	13060	13460	3,06
	facteur de risque individuel	0,465	0,464	-0,22
stimulé	Diamètre (mm)	83,0	85,3	2,77
	Hauteur (mm)	13060	13340	2,14
	facteur de risque individuel	0,465	0,438	-5,90
% témoin	facteur de risque individuel	0	-5,7	

Tableau 3.3: Estimation de l'évolution du risque individuel d'arbres dominés fin 2014.
Le facteur individuel de risque est calculé comme la hauteur divisée par la résistance de la tige (i.e. le cube du diamètre de la tige à 1m30). « % témoin » mesure le changement relative du facteur de risque entre un arbre stimulé mécaniquement et un arbre témoin. « % avant » mesure l'évolution des dimensions ou du risque avant et après la saison de croissance.

En une seule saison, la thigmomorphogénèse a diminué le facteur de risque individuel de 5,7 % des arbres dominés par rapport aux témoins. Si l'on compare l'évolution dans le temps, les arbres témoins sont restés au même niveau de risque, ce qui suggère que les arbres ont atteint un certain équilibre entre la croissance des dimensions mises en jeu dans la composante de flexion et dans celle de résistance. **Les arbres stimulés ont vu leur facteur de risque diminué de 5,9 % par rapport à leur dimension avant l'expérimentation. Ces diminutions peuvent paraître faibles mais traduites en terme de temps de retour de vitesse de vent critique pour la casse de la tige elles correspondent à une augmentation de l'espérance de vie importante.** Par exemple si une vitesse de vent de 30m.s^{-1} suffisait à casser un arbre témoin, il faudrait qu'elle atteigne 31,8 m.s^{-1} pour endommager un arbre ainsi acclimaté. Or d'après la distribution théorique de Weibull sur la série climatique de la station de Nancy, une vitesse de pointe de 30m.s^{-1} est atteinte environ une fois tous les 13 ans alors qu'une vitesse de 31,8m.s^{-1} a un temps de retour moyen de 61 ans !

Nous avons montré que seules d'intenses dépressions déclenchent des réactions thigmomorphogénétiques augmentant substantiellement la résistance aux vents forts pour un peuplement acclimaté. En même temps, des vents extrêmes et destructeurs (i.e. les tempêtes, les cyclones...) pour les forêts ne sont engendrés que par ce type d'événement synoptique (Gardiner et al., 2010) et non par les vents thermiques locaux. La thigmomorphogénèse se révèle donc être adaptative qualitativement parlant. Toutefois, si l'on veut quantifier l'efficacité de la

thigmomorphogénèse à diminuer le risque de casse, il faut pousser la réflexion sur l'influence de la fréquence des vents qui conditionne la part des vents responsables de la thigmomorphogénèse de celle des vents qui entraînent la rupture. Il est possible de décrire la distribution des vitesses de vent d'un site à partir de 3 paramètres statistiques principaux : la moyenne, la variance et l'asymétrie (qui mesure de combien la queue de distribution s'étale vers les vents forts) de la distribution des vitesses de vent en fréquence (Akdağ, Dinler, 2009 ; He et al., 2010). Pour illustrer notre propos, envisageons la comparaison entre un arbre poussant dans un site montagneux et le même arbre qui pousserait au milieu d'une steppe rase. En règle générale, plus les terrains sont montagneux et plus le vent moyen diminue alors que l'asymétrie augmente. Au contraire, sur la steppe (ou plus généralement dans un paysage plat et peu rugueux comme le littoral, des lacs...), la vitesse moyenne est plus élevée mais l'asymétrie est réduite (voir par exemple pour l'atlas des vents aux Etats-Unis Archer, 2003; He et al., 2010). Cela signifie que sur la steppe, bien que les vents soient plus forts en moyenne, la probabilité de vents extrêmes est plus faible qu'en relief montagneux. A travers cette illustration, on comprend bien que la distribution de la vitesse du vent modifie à la fois l'activité thigmomorphogénétique et le risque de casse et donc que l'efficacité de l'acclimatation au vent par la thigmomorphogénèse peut dépendre du climat. Dans le chapitre 5.3, nous verrons comment coupler quantitativement la croissance et le régime de vent en un unique modèle afin de répondre à la question complexe de l'acclimatation aux vents entre des sites différents.

Récemment, quelques études forestières et écologiques ont inclus l'acclimatation au vent pour prédire la fertilité des stations forestières (Watt et al., 2010 ; Bontemps, Bouriaud, 2014), l'allométrie hauteur-diamètre (Meng et al., 2008) ou la résistance des arbres au déracinement (Nicoll et al., 2008). Tous ces travaux ont utilisé la vitesse moyenne annuelle du vent comme facteur environnemental explicatif de modèles empiriques de fertilité, d'allométrie entre H et D, de vulnérabilité aux vents forts.. Étant donné que la vitesse moyenne est largement influencée par les vents thermiques locaux, je suggère donc que de futures études devraient reprendre des statistiques liées au forçage du vent de surface par les vents géostrophiques (voir par exemple Jungo et al., 2002). Ce serait particulièrement le cas d'études à large échelle spatiale, puisque les vents géostrophiques, contrairement aux vents thermiques locaux, peuvent présenter une dynamique très différente selon les régions du globe.

3.3.5. La thigmomorphogénèse est une fonction biologique prioritaire partagée par les arbres du peuplement.

Il est crucial de savoir comment est répartie la croissance entre les arbres au sein d'un peuplement (Dhôte, 1999a). Il existe deux manières de considérer la croissance, soit en l'envisageant comme une grandeur absolue soit comme une grandeur relative à la taille de l'arbre. Dans le cas de la croissance secondaire, il existe des arguments théoriques pour privilégier la croissance relative comme plus pertinente biologiquement (Paine et al., 2012) puisque la surface active de croissance (le cambium) augmente avec la circonférence de l'arbre. On peut aussi voir dans l'annexe 3.1 que la croissance relative semble aussi pertinente dans le cas du peuplement étudié. Les modèles de croissance prévoient souvent que la croissance relative diminue avec la taille des arbres (Enquist et al., 1999). Autrement dit, plus les arbres ont un diamètre important et

plus leur croissance en diamètre devrait être faible. Dans le modèle de croissance forestier de Dhôte (1999), la croissance relative en diamètre des arbres au-delà d'un seuil diminue comme la racine carré du diamètre. Toutefois ces études n'ont jamais cherché à différencier la part thigmomorphogénétique de la croissance radiale de la croissance radiale en l'absence de mécano-perception et nos résultats sont majeurs en ce sens.

Nous avons mis en évidence **une loi unique de perception-réponse aux déformations maximales pour les arbres du peuplement indépendamment de leurs dimensions et de leur exposition au vent**. Certes, elle est principalement fondée sur un petit nombre d'arbres (6 arbres seulement ont subis régulièrement des déformations dépassant le seuil de 0,14%) si bien que ces résultats très intéressants mériteraient d'être confirmés sur un plus grand nombre d'arbres. Étant donné que la croissance de référence évolue comme le diamètre, la croissance radiale maximale relative au diamètre après la sécheresse, en présence ou absence de thigmomorphogénèse diminue comme la racine carrée du diamètre des arbres. En conséquence, plus le diamètre des arbres est important (arbres dominants) et plus leur croissance radiale thigmomorphogénétique relative est forte. Ceci réfute l'hypothèse initiale H3 qui prévoyait que les arbres dominés réagissent moins thigmomorphogénétiquement que les arbres dominants. Encore maintenant, je trouve incroyable que l'arbre dominé de la figure 3.11 (son houppier était entièrement « pris en tenaille» entre celui de 2 arbres dominants) ait quasiment pu tripler sa croissance radiale par rapport aux années précédentes. Un tel arbre est jugé comme peu vigoureux par un forestier qui l'éliminerait sans scrupules, et qui parierait sans hésiter sur le réel risque de n'observer aucune réponse de croissance. **L'acclimatation au vent s'avère une fonction biologique importante dans la croissance d'un arbre quelque soit son statut social, ses dimensions ou son exposition au vent, même dans un peuplement où la compétition pour la lumière est forte.**

La loi unique de mécano-perception pour tous les arbres est un résultat majeur. Il s'accorde avec les expériences ayant montré que si la lumière (en quantité et en qualité) et le vent régulent de manière opposée la hauteur de plants de *Chenopodium album* dans une canopée dense, il n'y a pas d'interactions entre les deux signaux (Nagashima, Hikosaka, 2011, 2012). Chez de jeunes plants de sapin douglas, Mitchell (2003) était parvenu à une conclusion similaire. Par contre, dans une expérience de plus de 15 ans (la plus longue de ce genre!) de haubanage de *Pinus radiata* dans des plantations de Nouvelle-Zélande, Jacobs (1954) avait été particulièrement surpris que l'établissement du statut social dominant était beaucoup plus prononcé chez les arbres libres de leur mouvement. Cela ne signifiait pas qu'il n'y avait pas de classes sociales parmi les arbres haubanés mais seulement, que le contraste des dimensions entre dominant et dominé était beaucoup plus marqué laissant penser que la thigmomorphogénèse intervient aussi dans le déterminisme du statut social au même titre que la lumière ou des différences initiales de taille au stade juvénile (Ward, Stephens, 1993). Ceci n'est pas en contradiction avec un modèle de mécano-perception unique. Il est admis que la thigmomorphogénèse modifie l'allocation de la biomasse plutôt que la production de biomasse et le syndrome thigmomorphogénétique classique prévoit que l'augmentation de la croissance radiale du tronc soit contrebalancée par une diminution de la croissance primaire (Coutand et al., 2008). C'est d'ailleurs ce que confirment les mesures réalisées sur la croissance en hauteur des arbres dominés (fig.3.10). Relativement à leur taille, les hêtres dominés ont une

croissance radiale thigmomorphogénétique plus forte que les arbres dominants. Ils doivent donc investir plus de matière dans la croissance en diamètre ce qui doit se répercuter par une croissance en hauteur plus faible. En conséquence, la thigmomorphogénèse pourrait conforter le statut social des arbres.

Bien évidemment les préférences écologiques de l'espèce peuvent moduler l'intensité de la thigmomorphogénèse. Dans le cas du pin « tortueux » (Pinus contorta Dougl. Ex Loud. Var. latifolia Engelm.), le défilement des arbres dominants était plus impacté par la vitesse du vent que celui des arbres dominés, alors que la compétition avait un plus fort effet sur ces derniers (Meng et al., 2008). Contrairement au pin tortueux, le hêtre (respectivement le pin radiata) est une essence tolérante (respectivement semi-tolérante) à l'ombre et peut développer des modifications physiologiques pour se maintenir longtemps dans le sous-étage (Tognetti et al., 1998). En conséquence, les hêtres dominés, supportant mieux le manque de lumière que le pin tortueux, peuvent aussi répondre plus fortement aux signaux mécaniques. Plus généralement, tout ceci montre que les réponses des plantes aux signaux mécaniques ne peuvent certainement pas être envisagées sans considérer leurs stratégies d'acquisition de la lumière et de photomorphogénèse. De telles considérations peuvent expliquer les différences entre nos résultats et ceux d'études antérieures. Les conclusions tirées ici sont certainement valables pour d'autres situations environnementales où il existe un fort gradient d'exposition à la lumière et au vent comme la comparaison entre les arbres de lisière et ceux de l'intérieur du peuplement (Bruechert, Gardiner, 2006).

3.3.6. Stress hydriques et mécaniques

Le site expérimental a connu une sécheresse édaphique en juin, arrêtant la croissance des arbres pendant 2 semaines. Or le hêtre est une essence reconnue comme sensible aux sécheresses (Betsch et al., 2011) aussi, bien que la sécheresse ait été modérée (cf §2.5), des arrière-effets du stress hydrique ont pu perturber la croissance (Bréda et al., 2006) et a fortiori la thigmomorphogénèse pendant la période étudiée. Cette expérience n'a pas été mise en place pour étudier les effets conjoints d'un stress hydrique et des traitements mécaniques, toutefois il me semble intéressant de discuter rapidement de l'influence possible de ce stress hydrique sur les résultats trouvés.

Xu et al. (2013) avaient clairement démontré qu'il n'y a pas d'interactions entre contraintes hydriques et mécaniques sur la croissance d'arbustes buissonneux du désert Mu Us. Ces espèces sont particulièrement bien adaptées à des conditions hydriques et mécaniques extrêmes et la généralisation à des arbres de climat tempéré doit cependant être faite avec prudence. Lors d'un séjour au sein de l'équipe espagnole de Palencia (Institut universitaire de recherche dans la gestion forestière durable), j'avais aussi travaillé sur l'effet mécanique du vent sur la croissance radiale du pin d'Alep en milieu méditerranéen suite à une éclaircie (cf annexe 3.4 et voir aussi Olivar et al., 2013, pour plus d'informations sur le dispositif). La conclusion de cette étude préliminaire montrait que même dans un contexte où le manque d'eau est un critère déterminant, le vent s'avérait tout de même avoir un léger effet positif sur la croissance radiale, ce qui va aussi dans le sens d'un faible niveau d'interaction entre stress hydrique et mécanique. D'un point de vue mécaniste, il est envisageable que de fortes stimulations mécaniques puissent provoquer des blessures dans le bois et

diminuer sa capacité à conduire l'eau des racines jusqu'aux feuilles (Ueda, Shibata, 2004). Nous avions cependant pris garde que les déformations imposées soient bien en deçà de la limite d'élasticité. Il est donc très improbable qu'une interaction de ce genre soit apparue suite aux flexions réalisées.

La sécheresse forte provoque souvent une diminution voir un arrêt de la photosynthèse ainsi qu'une diminution de la production de biomasse. Cependant les mesures de croissance que ce soit radiale ou longitudinale ne pointent pas 2014 comme une année particulièrement sèche. De plus, le schéma d'allocation de biomasse suite à un stress hydrique conduit à une diminution de la croissance primaire et foliaire (diminution de la surface de transpiration) vers la croissance radiale des tiges (augmentation de la section de tige conductrice d'eau) (Trouvé et al., 2015). Ce patron d'allocation n'est pas sans rappeler celui de la thigmomorphogénèse. **Tous ces éléments laissent finalement penser que cette sécheresse modérée n'a eu que peu d'arrières-effets négatifs sur la croissance des arbres pendant la période étudiée (juillet-août)** et qu'elle aurait même pu renforcer des réponses de croissance attribuées à la thigmomorphogénèse.

Enfin, la sécheresse soulève la question de la mémoire des flexions. Les arbres du traitement Nat D+D=0,15% ont été artificiellement stimulés pour la première fois alors que leur croissance radiale était déjà nulle. Ces signaux mécaniques n'ont pas pu engendrer de réponses de croissance immédiates observables mais on pourrait imaginer qu'ils aient tout de même été perçus, gardés en mémoire puis rappelés une fois le stress hydrique relâché (voir le paragraphe sur la mémoire du chapitre 1.2.2.5.). Ces considérations peuvent paraître anecdotiques mais elles ont des conséquences importantes sur l'estimation de la mécano-sensibilité du hêtre dans notre expérience. Soit les signaux mécaniques pendant la période de sécheresse n'ont pas contribué à la thigmomorphogénèse auquel cas 3x3 stimuli ont engendré la réponse de croissance. Soit les premières flexions ont été mémorisées et dans ce cas ce sont 6x3 flexions qui auraient conduit à la croissance radiale observée.

3.4. Conclusion

La thigmomorphogénèse est un processus clé dans l'acclimatation des arbres aux forts vents. Pour la première fois, la thigmomorphogénèse et la mécano-perception ont été étudiées quantitativement dans un environnement forestier, en combinant le chargement naturel du vent et des flexions contrôlées dimensionnées à partir du régime de déformation naturel des arbres. Ce travail est aussi le premier sur l'acclimatation au vent de feuillus puisque les quelques études réalisées sur ce sujet furent réalisées sur des conifères.

Dans une forêt acclimatée, les arbres subissent sans cesse le chargement du vent, cependant ils ne répondent pas à tous les types de vent. L'acclimatation aux vents forts serait surtout due aux déformations perçues pendant des épisodes dépressionnaires intenses. Les arbres restent par contre insensibles aux pics journaliers de vent d'origine thermique ce qui est certainement dû à l'accommodation de leur perception mécanique. Ne pas répondre à ces signaux mécaniques fréquents est certainement avantageux car il permet d'économiser de l'énergie et des photosynthétats qui seront utilisés pour d'autres fonctions biologiques comme la recherche et l'acquisition de

lumière. Une question clé est de savoir si la mécano-perception est homogène entre tous les arbres quelque soit leur statut social. Contrairement à notre hypothèse initiale, les arbres dominés ont autant réagis aux signaux mécaniques que les dominants ce qui prouve que le renforcement de la tige est une fonction prioritaire, au moins chez le hêtre. Le résultat principal de ce chapitre reste d'avoir pu modéliser, à l'aide d'une unique loi, la mécano-perception de l'ensemble des arbres du peuplement étudié, indépendamment de leur dimensions et de leur exposition au vent. En conséquence, la régulation des déformations ainsi que le régime de déformation devrait être homogène entre les arbres du peuplement et la validation ou la réfutation de cette hypothèse constitue l'objet du prochain chapitre.

Chapitre 4. L'état d'arbre acclimaté au vent : conséquences sur le risque de casse et le régime de déformation en fonction du statut social.

Table des matières

Chapitre 4.L'état d'arbre acclimaté au vent : conséquences sur le risque de casse et le régime de déformation en fonction du statut social.....146

4.1.Variabilité des déformations le long de la tige.....150

4.1.1.Matériels et méthodes.....150

4.1.2.Résultats et discussions : un dimensionnement mécanique de la tige par zone. 152

4.2.Déformations uniformes entre arbres.....157

4.2.1.Matériels et méthodes.....157

4.2.1.1.Modélisation phénoménologique des déformations maximales induites par le vent. 158

4.2.1.2.Modélisation de la relation entre déformations moyennes et maximales.....160

4.2.1.3.Approfondissement des hypothèses de l'équation (4.6).....161

4.2.1.4.Constitution du jeu de données.....163

4.2.1.5.Ajustement statistique des modèles.....165

4.2.2.Résultats et discussion : un régime de déformation maximale uniforme quelque soit le statut social.....166

4.2.2.1.Sélection du meilleur modèle.....166

4.2.2.2.Relation entre les déformations maximales et la vitesse maximale de vent en fonction du statut social.....168

4.2.2.3.Relation entre les déformations maximales et moyennes en fonction du statut social.....171

4.2.2.4.Un dimensionnement mécanique uniforme entre peuplements différents ?.....173

4.2.2.5.Un compromis mécanique entre rigidité et reconfiguration.....175

4.2.2.6.Le comportement au vent des arbres au cours de l'année.....177

4.3.Calcul du risque de dégâts sur la tige induit par le vent.....182

4.3.1.Matériels et méthodes.....182

4.3.2.Résultats et discussion : un peuplement très en sécurité mécaniquement.....184

4.4.Conclusion.....187

En physiologie, une fonction de régulation assure souvent la constance des caractères du milieu intérieur d'un être vivant en dépit des variations du milieu extérieur (c'est la notion d'homéostasie). Dans le cas de la biomécanique de l'arbre au vent, plusieurs éléments de preuves laissent penser que les déformations constituent le caractère régulé. Dans le chapitre précédent, nous avons démontré que les hêtres du dispositif expérimental sont capables de percevoir les déformations dues au vent et d'y réagir par thigmomorphogénèse. Ces réponses installent une boucle de rétroaction négative sur les déformations et participent à la régulation du régime de déformation. En effet, les dimensions de l'arbre mises en jeu dans le moment de flexion (hauteur, surface du houppier) augmentent moins rapidement que celles mise en jeu dans la rigidité des axes (diamètre des axes). Ce mécanisme, perception du signal qui entraîne une rétroaction modifiant le signal futur, rappelle, en automatique, le maintien d'une valeur de consigne, comme c'est le cas pour un thermostat. En biomécanique, le concept de « mécanostat » a d'ailleurs était proposé pour le contrôle mécano-perceptif de la croissance des os longs des mammifères, en particulier de l'homme (Frost, 1987). La dynamique d'un tel système est importante. Pour amener la température d'une pièce de 16°C à une température de consigne de 22°C, il faut un certain temps (disons par exemple 1heure). Constater au bout de 20 minutes qu'il ne fait que 18°C n'est pas suffisant pour conclure que les radiateurs sont sous dimensionnés. La mise en évidence d'une boucle de rétroaction négative est nécessaire mais pas suffisante pour démontrer une régulation effective. Par analogie, ce n'est pas parce qu'un arbre possède le capteur mécanique et la fonction de régulation que son régime de déformation est régulé. Il faut également s'assurer que l'arbre a eu suffisamment de temps pour que les allométries se mettent en place et aboutir à un équilibre avec son environnement mécanique. Dans le cas du peuplement que nous avons étudié, tous les éléments d'une régulation effective des déformations sont réunis puisqu'en plus de la boucle de rétro-action négative sur les déformations, la régulation a eu le temps de s'installer (le peuplement n'a pas subi de perturbations mécaniques récentes). Vent-éclair constitue donc un bon dispositif expérimental pour étudier le comportement mécanique particulier des arbres acclimatés.

La théorie des contraintes uniformes (Dean, Long, 1986 ; Metzger, 1893 ; Morgan, Cannell, 1994), bien que controversée, reste la principale théorie mécanique du dimensionnement des arbres par rapport au vent. Elle stipule que la croissance optimale d'un arbre consiste à homogénéiser les contraintes longitudinales induites par le vent le long de la tige en évitant les points mécaniquement faibles (voir le §1.2.2.7.i ou la synthèse en français de Fournier et al., 2015). A l'origine, elle a été définie en terme de contraintes et non de déformations. A l'époque de sa formulation, on ne savait pas encore que les déformations sont perçues et non les contraintes. Or, la thigmomorphogénèse est bien le mécanisme sous-jacent de cette théorie. Il est donc plus juste de la renommer « théorie des déformations uniformes ». Sous l'hypothèse d'une contribution du poids du houppier proportionnelle au moment de flexion total et d'un petit déplacement de la tige (voir Moulia and Fournier, 1997), le chargement statique d'un arbre dans le vent prévoit que les déformations longitudinales à la hauteur z (m) s'écrivent :

$$\varepsilon(z)=\frac{32\cdot k_P\cdot\rho_{air}\cdot(A\cdot C_x)_0\cdot[H_F-z]}{\pi\cdot E\cdot D(z)^3}\cdot U^r \quad (4.1)$$

Avec k_P la part du poids du houppier dans le moment de flexion total, $(A.C_x)_0$ représente le produit de la surface de prise au vent (m) par le coefficient de traînée (sans dimension) lorsque la vitesse du vent est nulle, H_F la hauteur à laquelle la force du vent s'applique (m), D le diamètre de l'arbre à z (m), U la vitesse moyenne du vent ($m.s^{-1}$) et r un paramètre inférieur ou égal à 2 qui évalue l'efficacité de la reconfiguration du houppier (cf §1.2.1.4). L'hypothèse des déformations uniformes permet d'écrire le défilement de la tige comme une fonction cubique :

$$D(z)^3 \propto K \cdot [H_F - z] \qquad K = \frac{32 \cdot k_P \cdot \rho_{air} \cdot (A \cdot C_x)_0}{\pi \cdot E} \quad (4.2)$$

Dès lors que l'on s'intéresse à la rupture, il convient d' introduire une notion très liée aux déformations uniformes, celle de la sécurité uniforme le long de la tige sur laquelle insistent Moulia and Fournier (1997). La sécurité, dans le dimensionnement mécanique d'une structure (même si cela peut s'appliquer dans d'autres domaines, comme le dimensionnement d'un réseau électrique), correspond au rapport du chargement maximal que la structure peut endurer par le chargement quelle est susceptible de rencontrer dans son fonctionnement courant. Le coefficient de sécurité en terme de déformation vaut $\varepsilon_{rupture}/\varepsilon$ (u). S'il est très supérieur à 1 pour les vents les plus forts que la structure peut rencontrer, alors cette dernière a un faible risque de rupture. A l'inverse, lorsque le coefficient de sécurité est proche de 1, la marge de sécurité est faible. Sous l'hypothèse qu'un arbre maintienne une sécurité uniforme permet d'écrire le défilement de la tige comme :

$$D(z)^3 \propto K \cdot [H_F - z] \qquad K = \frac{32 \cdot k_P \cdot \rho_{air} \cdot \pi \cdot (A \cdot C_x)_0}{\pi \cdot E \cdot \varepsilon_{rupture}} \quad (4.3)$$

Notons que les propriétés mécaniques du bois dans le modèle (4.2) et (4.3), à savoir le module d'élasticité E et les déformations à la rupture $\varepsilon_{rupture}$, ne varient pas le long de la tige. Cette hypothèse est souvent implicite dans les études antérieures sur la théorie des contraintes uniformes (Moulia and Fournier, 1997). Dans ces conditions, la théorie des déformations uniformes, celle des contraintes uniformes et celle d'une sécurité uniforme le long de la tige ne sont pas différentiables puisqu'elles aboutissent toutes les trois à des conclusions identiques. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion. Comme on l'a vu, la régulation des déformations et de la sécurité va dépendre à la fois de facteurs externes comme le vent ou l'environnement de l'arbre et de facteurs propres à l'arbre comme sa mécano-perception. Si l'ensemble des tissus vivants d'un arbre ont la même mécano-perception (Moulia et al., 2015, 2011) alors la régulation du régime de déformation devrait se réaliser de façon homogène entre ces tissus et aboutir à la loi des déformations uniformes et d'une sécurité uniforme le long du tronc (hypothèse H1).

La théorie des contraintes uniformes a été étendue à l'échelle d'une population d'arbres pour non plus prédire le défilement mais l'élancement (la relation hauteur-diamètre à 1m30) des tiges d'un peuplement. Un raisonnement identique à celui mené le long de la tige est *a priori* plus difficile

à mener lorsque l'on passe à l'échelle de la population. Toutefois, nous avons réussi à montrer dans le chapitre précédent que l'ensemble des arbres répondaient de la même manière aux stimulations mécaniques. En conséquence, la régulation des déformations devrait être uniforme au sein du peuplement. Si l'on s'intéresse aux dimensions des arbres en fonction du statut social, cela signifie que la prise au vent plus importante des dominants est compensée par le diamètre plus important de leur tige. Dans ces conditions, l'hypothèse que nous testerons est de savoir si les arbres dominés présentent un régime de déformation similaire à celui des arbres dominants (hypothèse H2).

Par définition, l'acclimatation permet à un arbre de se maintenir dans son environnement. Nous évaluerons cette conséquence vitale en estimant le risque que des vents forts cassent la tige. Nous testerons alors si les arbres ont un faible risque de casse (hypothèse H3).

Pour tester l'uniformité des déformations au sein d'un arbre (H1), nous allons nous servir des mesures de déformations réalisées localement le long de la tige principale de quatre arbres dominants (cf §2.3.2.2.) et caractériser la variabilité des déformations. Nous utiliserons également la méthode classique consistant à comparer le défilement de la tige, mesuré au LIDAR, avec le défilement théorique prédit par la loi de déformations uniformes. Les propriétés mécaniques du bois n'ont pas été mesurées, aussi pour discuter de la sécurité mécanique le long de la tige, nous nous référerons aux informations disponibles dans la littérature. Le régime de vent au-dessus du peuplement étant le même pour tous les arbres, étudier la variabilité du régime de déformation entre arbres peut se réduire à étudier la variabilité de la relation entre la vitesse du vent mesuré au-dessus du peuplement et les déformations longitudinales à hauteur de poitrine de 30 arbres. Le statut social capture au premier ordre les différences de dimensions et d'exposition au vent des arbres du peuplement. Aussi, si le dimensionnement mécanique n'est pas uniforme entre arbres, les différences devraient se cristalliser autour du statut social. Pour mener à bien la validation de l'hypothèse de déformation uniforme entre arbres (H2), nous testerons donc si la relation entre le vent et les déformations est la même pour les arbres dominants et dominés, à la fois en terme de comportement moyen (vent et déformations moyennes) ou extrême (vent et déformations maximales). Enfin, grâce à la relation entre vent et déformations maximales, la vitesse critique du vent qui entraîne la casse de la tige à 1m30 chez les 30 arbres sera calculée. Connaissant la distribution de la vitesse du vent des 30 dernières années dans la région, nous établirons alors la probabilité qu'un vent avec une telle vitesse critique souffle sur le peuplement et ainsi tester l'hypothèse d'un faible risque de casse (H3).

4.1. Variabilité des déformations le long de la tige

Ce travail a fait l'objet du stage de master 1 (Biologie et écologie pour la Forêt, l'Agronomie et la Gestion des Ecosystèmes) de Maxime Delavelle que j'ai co-encadré.

4.1.1. Matériels et méthodes

Deux techniques sont utilisées pour évaluer la pertinence de la théorie des déformations uniformes.

- La première est l'observation directe des déformations en 4 points de la tige. Le niveau 1 de la tige (à 1m30) constitue le niveau de référence. On comparer ensuite les niveaux 2, 3 et 4 au niveau 1, à la fois graphiquement et à l'aide d'un modèle linéaire pour quantifier les différences entre niveaux. La correspondance des déformations maximales sur les périodes de 30 minutes entre niveaux est réalisée pour chaque direction (N,S,E,O...). Je n'ai pas utilisé la méthode de régression ordinaire par moindre carrés qui considère l'axe des X différemment de l'axe des Y mais une méthode d'ajustement par axe principal (Warton et al., 2006). Cette méthode minimise la distance des observations à la droite de régression et suppose qu'il existe des erreurs (de mesures et d'équation) non seulement sur l'axe des Y (comme dans la méthode ordinaires des moindres carrés) mais aussi sur l'axe X. Il ne s'agit pas de prédire les déformations aux niveaux supérieurs à partir du niveau 1, mais d'évaluer la relation (la pente de la droite) qu'il y a entre ces niveaux. La loi des déformations uniformes correspond visuellement sur les graphiques à la bissectrice 1:1 et à une pente égale à 1 dans la régression par axe principal.
- La seconde technique est la méthode classique consistant à mesurer le défilement de la tige puis le comparer au défilement théorique prévu par la théorie des déformations uniformes. Le profil des tiges sur pied a été obtenu par des mesures de LIDAR terrestre, acronyme pour « Light detection and ranging » (pour une synthèse, se référer à Dassot et al., 2011). Le Lidar terrestre émet à très grande vitesse un signal laser dans toutes les directions. À partir des échos renvoyés par les objets touchés, il reconstitue un nuage de points en trois dimensions représentant la « scène » avec une très haute résolution spatiale. Les mesures ont été réalisées sur un appareil FARO® LS 880 HE en mars, alors que les arbres n'avaient pas encore de feuille. Chaque arbre était scanné 4 fois (résolution 1/2 avec une vitesse de 488800 pts/s pour une durée de scan d'environ 4 min) selon des points de vue différents afin de limiter les occultations par les arbres voisins et d'obtenir une bonne description du houppier (Fig.4.1a). Les scans d'une scène étaient ensuite fusionnés sous le logiciel (FARO®SCENE version 4.8) en s'aidant de sphères de recalage. Le traitement manuel du nuage de points reconstitué sous des logiciels spécialisés (InnovMetric Software Inc., PolyWorks ; plateforme COMPUTREE 2.0 de l'Office National des forêts (http://computree.onf.fr)) permet finalement d'ajuster statistiquement des cercles ou des cylindres le long de la tige (pas de 10 cm) (Fig.4.1b). On peut alors estimer la pente de la relation allométrique (4.2):

$$\ln(H_F - z) = a + b \times \ln(D(z)) \quad (4.4)$$

où H_F est la hauteur à laquelle s'applique la force de traînée, z la hauteur et D(z) le diamètre de la tige à la hauteur z. Contrairement à l'observation directe précédente, cette approche nécessite des hypothèses concernant le chargement. Le centre de poussée H_F pourra prendre 2 valeurs hypothétiques, qui correspondent soit à la hauteur totale de l'arbre, soit à la hauteur de zéro-déplacement du peuplement comme utilisé dans les modèles de dégâts forestiers de vent (Gardiner et al., 2000). Cette dernière sera prise comme égale à 0,7 fois la hauteur du peuplement (Raupach, 1994). Ces 2 hauteurs constituent un encadrement raisonnable du centre de poussée réel.

L'ajustement est réalisé par une régression par axe majeur. En reprenant l'équation (4.2), l'hypothèse des déformations uniformes prévoit alors une pente théorique b=3 et une constante a=ln(K).

Figure 4.1: Mesure du défilement des tiges au LIDAR terrestre.
*Acquisition d'une scène sur le terrain (**a**). Le LIDAR est à droite et il y a 4 sphères de recalage autour de l'arbre mesuré. La position des sphères ne changent pas, ce sont les scans qui vont être pris depuis différents points de vue autour de l'arbre. Image tirée de Chaumet (2015). La perche est reconstituée en nuage de points 3D sur des logiciels spécialisés (**b**). On peut alors ajuster statistiquement des cylindres emboîtés ou des cercles le long de la tige. Image tirée de Dassot (2013)*

4.1.2. Résultats et discussions : un dimensionnement mécanique de la tige par zone.

Les 4 arbres ont tous montré une augmentation significative des déformations avec la hauteur à laquelle elles ont été mesurées. L'augmentation reste relativement légère (moins de 20% pour 3 des 4 arbres) tant que les mesures étaient effectuées sous le houppier (du niveau 1 au niveau 3) (Figure 4.2 et tableau 4.1). Dans la partie inférieure du houppier (niveau 4), la tige est plus fortement déformée notamment pour 2 arbres (+ de 60 % de déformations par rapport au niveau 1). L'analyse du défilement de la tige révèle 3 zones distinctes (Fig.4.3) ce qui est contraire à un dimensionnement uniforme global. En-dessous de 1m, le rayon de la tige augmente fortement, il s'agit de la zone d'empattement qui caractérise la base épaisse du tronc. Au-dessus de l'empattement et sous le houppier, la tige a un défilement uniforme dont l'exposant est estimé dans le tableau 4.2. Il est souvent inférieur à 3, ce qui peut s'interpréter comme une augmentation des déformations avec

la hauteur dans cette zone. La méthode d'estimation de la hauteur d'application de la force de traînée joue cependant un rôle et dans le cas des arbres 11D et 64D, il est difficile de conclure sur une augmentation, une uniformité ou une diminution des déformations avec la hauteur. Enfin, au-dessus de la base du houppier, il y a un nouveau décrochage dans le défilement avec une tige plus fine. Il y a également plus de bruit dans le défilement ce qui peut être en partie due à la moins bonne précision du LIDAR à mesurer une tige avec un diamètre de plus en plus petit à une distance de plus en plus grande. **Que ce soit par des mesures directes des déformations localement ou par une estimation indirecte à partir du défilement sur un grand nombre de points, nous pouvons donc clairement réfuter l'hypothèse de déformations uniformes le long de la tige.**

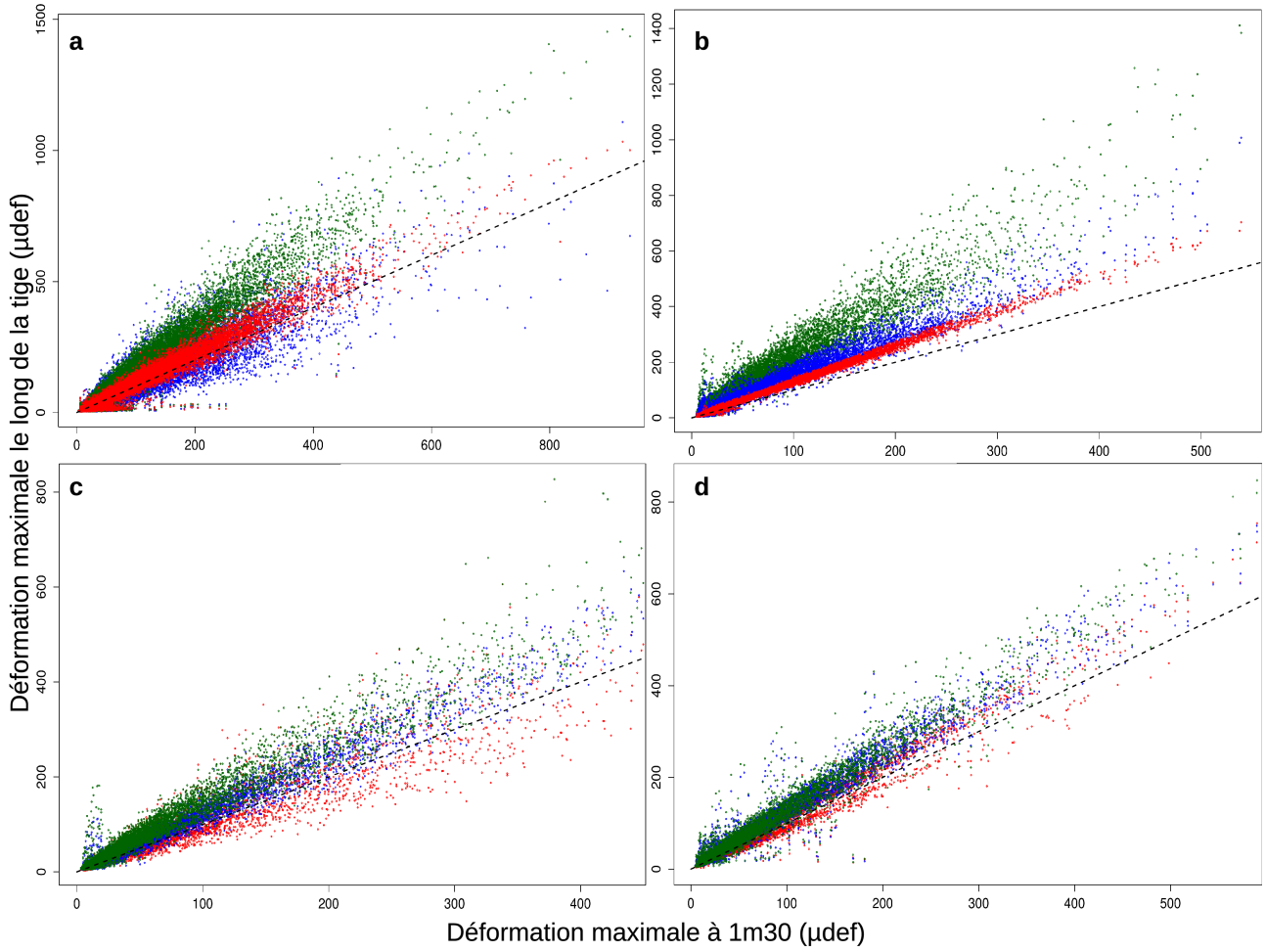


Figure 4.2: Déformation maximale sur des périodes de 30 minutes le long de la tige principale sur les arbres dominants 64D (a), 11D (b), 32D (c) et 27D (d).
En rouge : niveau 2 (au milieu du tronc), bleu : niveau 3 (à la base du houppier) et vert : niveau 4 (dans la partie inférieure du houppier). La droite 1:1 représente l'hypothèse des déformations uniformes.

arbre	niveau	pente	CI_2,5%	CI_97,5%	n
64D	N2~N1	1,146	1,143	1,149	22462
	N3~N1	1,135	1,129	1,142	22455
	N4~N1	1,671	1,665	1,678	22454
11D	N2~N1	1,294	1,292	1,295	15510
	N3~N1	1,493	1,489	1,498	14740
	N4~N1	2,241	2,232	1,25	14630
32D	N2~N1	1,06	1,052	1,067	8568
	N3~N1	1,216	1,212	1,221	8568
	N4~N1	1,372	1,365	1,378	8568
27D	N2~N1	1,096	1,092	1,101	6883
	N3~N1	1,211	1,206	1,217	6795
	N4~N1	1,314	1,308	1,32	6782

Tableau 4.1: Pente de la relation entre les déformations maximales à 1m30 et celles le long de l'arbre (niveau 2, 3 et 4).
CI = borne inférieure (2,5 %) et supérieure (97,5 %) de l'intervalle de confidence de la pente. n= nombre d'observations.

arbre	pente	
	Centre de poussée = Hauteur totale	Centre de poussée = hauteur de zéro-déplacement du peuplement
11D	**1.79** (1.63 -1.9)	**3.93** (3.60- 4.42)
27D	**1.93** (1.68 – 2.26)	**2.37** (2.05 – 2.78)
32D	**1.65** (1.51 – 1.83)	**2.61** (2.39 – 2.87)
64D	**1.95** (1.76-2.17)	**3.69** (3.42 – 4.11)

Tableau 4.2: Estimation de la pente de la relation $\ln(H_F-z)=a+b.\ln(r(z))$ sur la tige de 4 arbres dans la zone sous le houppier et au-dessus de l'empattement.
L'intervalle de confiance à 95 % est donné entre parenthèse. 2 hypothèses sur la hauteur du centre de poussée sont proposées : soit la hauteur totale de l'arbre soit la hauteur de zéro-déplacement du peuplement qui vaut environ 70 % de la hauteur totale (Raupach, 1994), ici =10,2 m. La loi des déformations uniformes prévoit une pente théorique de 3.

Pour approfondir la discussion, il faut également considérer la variabilité de la sécurité mécanique le long de la tige (Moulia et Fournier, 1997). Nous avons jusqu'à maintenant supposé qu'il n'y avait pas de variation des propriétés du bois au sein d'une tige, ce qui est faux chez la plupart des essences. On pourrait alors tout à fait envisager que les parties hautes de la tige soient plus résistantes à la rupture que les parties basses. Si tel était le cas, l'augmentation des déformations avec la hauteur pourrait tout de même être compatible avec une sécurité uniforme le long de la tige. Comme je n'ai pas caractérisé les propriétés mécaniques à la rupture des tiges, je vais reprendre les travaux existants sur ce sujet. Les propriétés mécaniques du bois changent avec la

hauteur. Karl Niklas (Niklas and Spatz,2000) constate une augmentation de la limite d'élasticité (utilisée comme critère de rupture) avec la hauteur sur le cerisier (*Prunus serrotina*) de son jardin. Il existe aussi une littérature assez abondante sur le bois juvénile ou bois de cœur (voir la revue de Lachenbruch et al., 2011) qui serait formé lorsque le cambium est jeune ou dans le houppier de l'arbre. Ce bois possède des propriétés différentes : densité plus faible et angle des micro-fibrilles plus élevé ce qui se traduit mécaniquement par un bois avec un module d'élasticité très souvent plus faible. La conclusion est moins claire sur les propriétés à la rupture car l'augmentation de l'angle des micro-fibrilles augmente aussi la capacité du bois à supporter de fortes déformations (Lichtenegger et al., 1999), ce qui se peut se traduire par de meilleures propriétés mécaniques à la rupture chez certaines espèces. La proportion plus importante de bois juvénile dans les parties hautes et jeunes d'un arbre que dans les partie basses se traduit donc par une diminution du module d'élasticité et éventuellement de la résistance à la rupture avec la hauteur. Il n'existe que très peu de données sur les variations des propriétés du bois de hêtre avec la hauteur. Wessolly (1995) mentionnee une limite d'élasticité du bois très homogène (moins de 10 % de variation) le long de la tige d'un hêtre de 85 ans. Un plus grand nombre d'études se sont intéressées aux variations radiales (de la moelle vers l'écorce) des propriétés mécaniques du bois à 1m30. Contrairement aux généralités habituellement enseignées sur le bois juvénile – tirées de la littérature abondante sur les conifères ou feuillus de plantation à croissance rapide (peupliers, eucalyptus) -, Nepveu (1981) montre que le bois juvénile de hêtre est légèrement plus dense que le bois mature (environ 10%), ce que confirment Bouriaud et al. (2004) chez 30 hêtres adultes. Dans l'étude de Lichtenegger et al.(1999) qui compare la variation de l'angle des micro-fibrilles de la moelle vers l'écorce chez *Abies alba*, *Pinus Sylvestris*, *Quercus robur* et *Fagus sylvatica*, toutes les espèces ont une diminution de l'angle des micro-fibrilles dans le bois juvénile sauf le hêtre où les propriétés sont comparables à celles du bois mature. Ces conclusions laissent penser que les caractéristiques mécaniques du bois dans l'arbre présentent beaucoup moins de variabilité (y compris le long de la tige) chez le hêtre que chez d'autres espèces.

En toute logique, il faut aussi intégrer les pré-contraintes dans le calcul de la sécurité (voir 1.2.1.3). Contrairement à un matériau classique, le bois dans l'arbre est en effet pré-contraint (Alméras, 2008). Pendant la période de maturation, le bois en formation est mis sous tension dans la direction longitudinale. Les valeurs de référence de module de rupture issues de test en laboratoire sont réalisées sur des échantillons où ces pré-contraintes de maturations ont été relâchées pendant l'usinage. En conséquence, dans le calcul de la vitesse critique, il faudrait retrancher la valeur de déformation de maturation à celle des déformations induites par le vent du côté en compression et les ajouter du côté en tension. La rupture survenant d'abord en compression, les pré-déformations diminuent donc le risque de casse au vent. Les déformations de maturation ont été étudiées de façon très exhaustive chez le hêtre (Jullien et al., 2013) et montrent de fortes variations sur la circonférence. Les valeurs augmentent avec l'élancement des arbres et diminuent avec le volume du houppier, en liaison avec la formation de bois de tension. Elles diminuent également dans les arbres très âgés. Les déformations du bois de nos hêtres élancés sont donc susceptibles de se situer dans la gamme haute des valeurs qui varient de 0,04 à 0,4 %(Fournier et al., 1994). Même si les variations le long de la tige ont rarement été étudiées, Fournier et al. (1994) et T. Constant (comm. pers.) laissent penser qu'elles sont assez homogènes avec la hauteur dans la tige.

Dans ces conditions, il est très peu plausible qu'une très légère augmentation de la limite de rupture du bois en déformation puisse supporter une augmentation de plus de 60 % des déformations induites par le vent dans la partie inférieure du houppier par rapport aux déformations à 1m30. Le coefficient de sécurité de la tige des arbres 64D et 11D est donc très certainement plus fort sous le houppier qu'au sein de ce dernier. La plus faible augmentation de l'intensité des déformations dans les niveaux 1 à 3 ne permet pas de délivrer de conclusion aussi franche sur la diminution du facteur de sécurité avec la hauteur. Enfin, l'augmentation importante du diamètre de la tige par rapport au bras de levier, au niveau de son empattement, augmente considérablement le facteur de sécurité dans cette région. Nous prenons donc la suite de Niklas & Spatz (2000) pour confirmer que l'**hypothèse d'une sécurité uniforme le long de l'arbre, comme celle des déformations uniformes, n'est pas soutenable. Nos données permettent de la réfuter sans ambiguïté.**

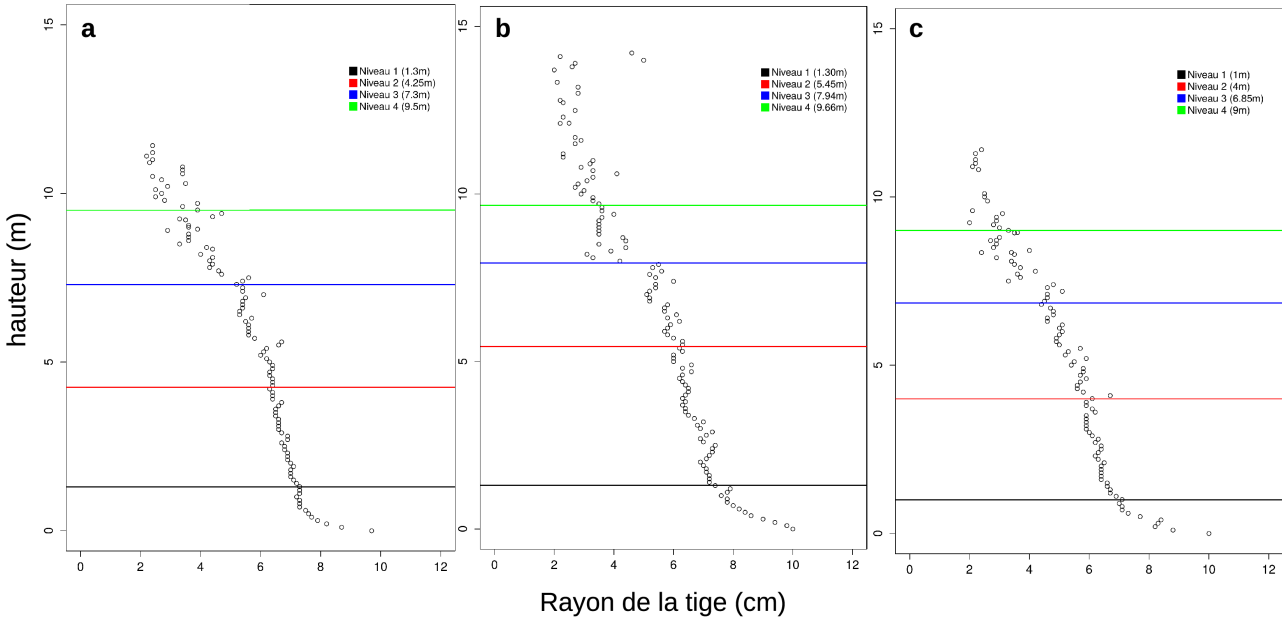


Figure 4.3: Défilement de la tige des arbres 64D (a), 11D (b), 32D (c).
Le défilement de la tige de l'arbre 27D n'a pas été montré par souci de clarté. Les lignes horizontales de couleur indique l'emplacement des capteurs : En noir = niveau 1, rouge : niveau 2 (au milieu du tronc), bleu : niveau 3 (à la base du houppier) et vert : niveau 4 (dans la partie inférieure du houppier)

L'analyse du défilement précise 3 zones distinctes, que l'on peut mettre en lien avec une zonation des coefficients de sécurité. La première zone correspond à l'empattement avec un coefficient de sécurité fort. La théorie des contraintes uniformes a souvent pointé le comportement de cette zone comme une anomalie mais sans vraiment chercher à le discuter (Morgan and Cannell, 1994; West et al., 1989) . L'empattement a un rôle particulier de transition entre le tronc et le système racinaire. Il existe peut-être des contraintes développementales

particulières pour expliquer pourquoi le défilement est si fort dans cette zone. La forte sécurité mécanique ne reflète pas forcément une nécessité de renforcement. Au-dessus de l'empattement et sous le houppier, le défilement est assez homogène et les déformations n'augmentent que très légèrement avec la hauteur. **Dans cette zone, l'hypothèse d'une sécurité uniforme ne peut pas être entièrement rejetée et on peut dire que la sécurité y est relativement homogène.** Une troisième zone, au-dessus de la base du houppier, où le diamètre de la tige diminue plus rapidement et où le coefficient de sécurité est le plus faible. **Du point de vue de la résistance au vent, cette zonation peut être avantageuse. D'une part la tige dans le houppier se déforme plus, ce qui doit augmenter la reconfiguration élastique de l'arbre et diminuer la traînée. De plus le houppier doit présenter des points de fragilités qui casseront avant le reste de l'arbre (Niklas, Spatz, 2000). Ce second mécanisme participe à la reconfiguration plastique du houppier qui réduit la traînée (Lopez et al., 2011). Le tronc sous le houppier serait par contre sécurisé de manière à peu près optimale par rapport à l'investissement en biomasse**. Ce nouveau modèle avec un tronc en iso-sécurité et un houppier qui jouerait le rôle de « fusible mécanique» mériterait d'être testé. Dans un premier temps, il serait intéressant de mesurer les déformations dans les branches à l'aide de capteur de plus petites tailles (Moore et al., 2005) et de caractériser la résistance à la rupture de la tige et des branches afin de calculer les coefficients de sécurité dans la tige et le houppier.

Ce constat soulève la question du mécanisme de cette zonation. Comment un arbre, et donc un même génome, peut-il croître de façon à éviter la concentration de contraintes dans le tronc et au contraire à la favoriser dans les branches? Une première hypothèse consiste à supposer que la mécano-perception des tissus est modulée en fonction de leur âge ou de leur position le long de la tige. La concentration d'auxine plus importante dans les parties apicales est un mécanisme envisagé pour expliquer la présence de bois juvénile dans le houppier qui pourrait être « l'agent modulateur ». Les modèles de mécano-perception (Moulia et al., 2015, 2011) fonctionnent convenablement sans ajouter une telle hypothèse dans leur calcul, toutefois ils ont été développés à partir d'expérimentations sur de très jeunes arbres et donc n'ayant que du bois très juvénile et devrait être testé pour des arbres plus âgés. Une seconde hypothèse serait que la mécano-perception est homogène dans l'arbre mais que les signaux mécaniques soient différents dans le tronc ou les branches. L'analyse du comportement modal des arbres montre en effet que le tronc est plutôt sollicité en mode 0 (statique) et 1 (fondamental), alors que les branches sont déformées sur des modes plus élevés (Rodriguez et al., 2008 ; Schindler et al., 2013). Si la thigmomorphogénèse est surtout déclenchée par des déformations lentes (premiers modes) alors, seul le tronc peut s'acclimater efficacement (Der Loughian, 2012).

4.2. Déformations uniformes entre arbres

4.2.1. Matériels et méthodes

Le modèle (4.1) provient d'une analyse statique du chargement d'un arbre par le vent. Nous avons pourtant vu que le comportement réel d'un arbre était plus complexe puisque le chargement

statique était amplifié par le chargement dynamique. **Pour comparer le régime de déformation entre arbres, il faudrait aborder l'aspect statique sans oublier la composante dynamique du chargement**. Je ne vais pas chercher à introduire un modèle plus complexe que le modèle (4.1) (pour une analyse complète du chargement dynamique, se référer à de Langre, 2008; Webb and Rudnicki, 2009). Par contre nous avons calculé plusieurs descripteurs statistiques de la vitesse du vent et des déformations. La moyenne des déformations convient mieux pour décrire le chargement statique alors que le maximum ou l'écart-type est plus pertinent pour le comportement dynamique. Un des objectifs est d'estimer la vitesse critique provoquant la casse des arbres, c'est pourquoi j'ai cherché à modéliser la relation entre la vitesse du vent maximum et les déformations maximales sur 30 minutes. Je n'ai pas cherché pour autant à estimer le modèle analogue entre la vitesse moyenne du vent et les déformations moyennes, j'ai préféré modéliser les déformations moyennes en fonction des déformations maximales. La raison de ce choix est qu'il est en réalité plus facile de modéliser les relations entre les déformations moyennes et maximales qu'entre le vent moyen et les déformations moyennes. De plus cela permet de calculer facilement le facteur de rafale (« gust factor » en anglais) égal au rapport entre le moment de flexion maximal et le moment de flexion moyen. Ce facteur est souvent utilisé dans les modèles de dégâts forestiers par le vent (Gardiner et al., 1997; Peltola, 2006), ce qui permettra de se référer à des travaux antérieurs pour discuter des propriétés du vent sur notre dispositif.

4.2.1.1. Modélisation phénoménologique des déformations maximales induites par le vent.

Le comportement mécanique dans le vent est un problème éminemment complexe à l'interface entre la mécanique des fluides et des solides. Pour modéliser les déformations maximales en fonction de la vitesse maximale sur 30 minutes, j'ai privilégié une approche phénoménologique. Un modèle phénoménologique doit permettre de rendre compte avec parcimonie d'observations empiriques par un modèle cohérent avec une ou des théories, mais qui reste induit par l'observation, et non pas déduit de processus et mécanismes comme le serait un modèle mécaniste. Ce modèle doit permettre de comparer le régime de déformation entre arbres et plus particulièrement entre arbres dominants et dominés. Les différences entre un arbre dominant et un arbre dominé portent non seulement sur les dimensions mais également sur leur exposition au vent. Pour cela, une manière de procéder consiste à intégrer un profil de vent qui correspond à une vitesse de vent qui varie avec la hauteur des arbres : Il est donc logique d'intégrer un coefficient supplémentaire à l'équation (4.1):

$$\varepsilon(z)=\frac{k_P\cdot\rho_{air}\cdot\pi\cdot(A\cdot C_x)_0\cdot[H_F-z]}{32\,E\cdot D(z)^3}\cdot U(z=H_F)^r \quad (4.5)$$

La vitesse du vent dans la canopée suit un profil décroissant avec la hauteur selon une fonction g :

$$U(z,t)=g(z,U_{canope},densité) \quad (5.2)$$

où la vitesse du vent dépend de la hauteur z, de la vitesse du vent au-dessus de la canopée U_{canope} (en pratique juste à la hauteur des plus hauts arbres du peuplements ou à 2-3 hauteurs d'arbre), et de la densité du peuplement ou du LAI (voir par exemple (Yi, 2008). La vitesse du vent diminuant à

mesure que le vent s'enfonce dans le couvert, les arbres dominés (plus petits) ont bien une exposition au vent plus faible que les arbres les plus hauts. S'il est facile de mesurer le diamètre des arbres, il est très difficile d'estimer les paramètres liés à leur prise au vent et à leur exposition (ou au profil de vent dans la canopée). Le statut social sera donc privilégié pour regrouper l'ensemble des éléments sus mentionnés dans le modèle phénoménologique. De plus, dans le cas de mesures répétées sur un individu, les modèles mixtes permettent de prendre en compte la variabilité liée à l'individu (dimensions, exposition) par un effet aléatoire. Ces effets, peuvent être vus comme une variation aléatoire que l'on cherche à estimer autour d'une moyenne nulle. On peut alors dévoiler la structure générale du modèle de déformations induites par le vent :

Exposant : reconfiguration

$$\varepsilon_{i,t} = \underbrace{\left(a + a_D \times I_{Dominant} + a_i\right)}_{\text{Pente : allométrie}} \cdot U_t^{\overbrace{\left(r + r_D \times I_{Dominant} + r_i\right)}} + e_{i,t} \quad (4.6)$$

$\varepsilon_{i,t}$ sont les déformations maximales subies par l'arbre i pendant la période (de 30 minutes) de temps t, a l'effet combiné des dimensions A, C_x, H_F, E et l'exposition, r caractérise l'efficacité de la reconfiguration du houppier, $I_{Dominant}$ est une variable indicatrice (0 pour un arbre dominé ou 1 pour un arbre dominant), a_D et r_D l'effet supplémentaire porté par un arbre dominant par rapport aux effets a et r et U_t la vitesse maximale de vent pendant la période t. a_i et r_i sont des effets aléatoires arbres qui suivent une loi normale de variance σ_a et σ_r et de moyenne 0. $e_{i,t}$ est un terme d'erreur résiduelle qui suit une loi normale de moyenne nulle et de variance σ. En référence à l'équation 4.6, on nommera « pente » la composante allométrique (allométrie entre les dimensions et l'exposition de l'arbre) et « exposant » la composante de reconfiguration.

Le régime de déformation possède une assez forte variabilité intra-annuelle qu'il faut pouvoir prendre en compte sur des mesures qui couvrent une grande partie de l'année. **Outre la variabilité de la vitesse du vent qui est déjà incluse dans le modèle, il est important de considérer deux autres facteurs afin de réduire le bruit et d'augmenter la résolution statistique pour la comparaison entre des arbres de statut social différents :**

- **La direction du vent** peut avoir un effet important sur les déformations. C'est particulièrement évident dans le cas extrêmes d'arbres soumis à des vents forts soufflant dans une direction unique et qui développent un port en drapeaux (Telewski, 2012). Dans un environnement où le vent est moins fort, il est toutefois légitime de se demander si les vents dominants ont le même effet sur le régime de déformation que les vents provenant d'une autre direction. Conformément à l'analyse du vent sur la parcelle et sur les séries climatiques des stations proches de la parcelle, il convient de tester si les vents dominants (Sud, Sud-ouest et Ouest), ceux du Nord Est (la bise) et des autres directions ont des effets différents sur les déformations.

- **Dans le cas d'un peuplement feuillu, il est essentiel de pouvoir comparer le régime de déformation pendant la saison de végétation où les arbres sont en feuille et pendant la période sans feuilles**. Bien évidemment, la présence de feuilles dans le houppier augmente fortement la prise au vent de l'arbre. Elle modifie également ses propriétés dynamiques comme la fréquence propre et l'amortissement aérodynamique du mode fondamental (Kane, James, 2011 ; Moore, Maguire, 2005 ; Roodbaraky et al., 1994). À l'échelle du paysage, la présence de feuilles modifie également l'écoulement du vent dans le massif forestier entier (Dupont, Brunet, 2008). La séparation entre des arbres sans feuille et des arbres en feuille est facile à faire lorsque les arbres débourrent au printemps car la transition est rapide. Les observations sur le terrain montrent qu'avant le 14/04/2014 aucun arbre du peuplement ne portait de feuilles. Le 06/05/2014, tous les arbres du peuplement avaient déplié leurs feuilles. Je n'ai par contre pas considéré la courte période transitoire dans l'analyse. En fin de saison de végétation, la transition est moins abrupte: le hêtre ne perd pas directement ses feuilles, mais celles-ci restent attachées à l'arbre (c'est la marcescence) et vont tomber progressivement en cas de fort vent ou de gel. Le suivi de la phénologie n'a pas été réalisé pour la fin de la saison de végétation. J'ai utilisé le suivi de phénologie du réseau RENECOFOR qui définit la senescence des feuilles lorsque leur jaunissement touche 90 % du peuplement (Lebourgeois, Godfroy, 2006). D'après ce critère, la période de marcescence débute en moyenne le 15/10/2014 en Lorraine. Les mesures de déformations se terminant fin novembre, j'ai considéré qu'à cette date, les arbres étaient toujours marcescents.

Il existe certainement d'autres situations qu'il conviendrait d'étudier comme par exemple le chargement additionnel de la pluie ou de la neige (mais il n'y a pas eu de neige pendant la période d'observations). Toutefois, je considère que la combinaison entre la direction du vent et à plus forte raison la présence de feuilles sont les facteurs additionnels majeurs pouvant expliquer la gamme de variabilité importante du régime de déformation en plus de la vitesse du vent. En prenant en compte les effets de direction du vent et d'état de foliation, le modèle final comporte beaucoup plus de paramètres à tester, par conséquent, la formule exacte est juste présentée dans l'annexe 4.1 car elle est très longue mais elle garde la même structure que celle présentée dans l'équation (4.6), à savoir une composante « allométrique» et une composante «reconfiguration» en exposant de la vitesse du vent. Pour chaque composante, il y a 6 paramètres à estimer pour les effets simples du statut social, de la direction du vent et de l'état foliaire des arbres, 8 pour les interactions de premier ordre, 4 pour les interactions de second ordre et 1 effet aléatoire. Il y a donc en tout 2x(6+8+4)=36 effets fixes et 2 effets aléatoires.

4.2.1.2. Modélisation de la relation entre déformations moyennes et maximales.

Pour décrire plus complètement le comportement des arbres dans le vent, je vais aussi modéliser la relation entre le maximum et la moyenne des déformations sur des périodes de 30 minutes:

$$moyenne\left(\varepsilon_{i,t}\right)=\left(c+c_D\times I_{dominant}+c_i\right)\cdot max\left(\varepsilon_{i,t}\right) \quad (4.7)$$

c et c_D sont des paramètres à ajuster statistiquement, $I_{Dominant}$ est une variable indicatrice (0 pour un arbre dominé ou 1 pour un arbre dominant), c_i est un effet aléatoire arbre qui suit une loi normale de variance σ_c et de moyenne 0. De manière analogue à la relation entre la vitesse du vent et les déformations (annexe 4.1), l'effet des différentes combinaisons de directions du vent et de phénologie seront prises en compte dans la pente.

4.2.1.3. Approfondissement des hypothèses de l'équation (4.6)

La présence de deux composantes dans l'équation (4.6) nécessite d'affiner l'hypothèse H2, qui prévoit un régime de déformation uniforme entre arbres. Le plus simple est alors de supposer que la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration, sont les mêmes pour les hêtres dominants et dominés (Fig.4.4). L'introduction de variables supplémentaires, la phénologie (Figure 4.5) et la direction du vent (Figure 4.6), amène à faire des hypothèses supplémentaires. Lorsque les arbres sont en feuilles, la surface frontale en prise au vent A est beaucoup plus importante que lorsque les arbres sont hors feuille, la pente allométrique est donc plus forte. L'état marcescent, intermédiaire, doit avoir une pente entre les deux. Il est moins évident de faire une hypothèse concernant l'exposant. De manière générale, il existe un compromis mécanique entre rigidité et reconfiguration aérodynamique (de Langre, 2008). Une structure très rigide, qui va peu se déformer pour de faibles vitesses de vent, ne peut avoir une reconfiguration aussi efficace lorsque le vent est important qu'une structure souple qui va se profiler facilement dans la direction du vent. En vertu du compromis entre rigidité et reconfiguration, on peut faire l'hypothèse qu'un arbre en feuilles a une meilleure reconfiguration qu'un arbre marcescent lui-même se profilant plus efficacement dans le vent qu'un arbre nu. En ce qui concerne la direction du vent, on peut, par analogie aux arbres ayant un port en drapeaux plus ou moins marqué (Wade and Badel, 1979), supposer que les arbres de ce peuplement non perturbé depuis longtemps se sont plus adaptés aux vents dominants (S-So) qu'aux vents des autres directions. On supposera donc que la prise au vent et le coefficient de traînée est plus faible dans la direction des vents dominants et par conséquence que la pente est plus faible et l'exposant plus fort.

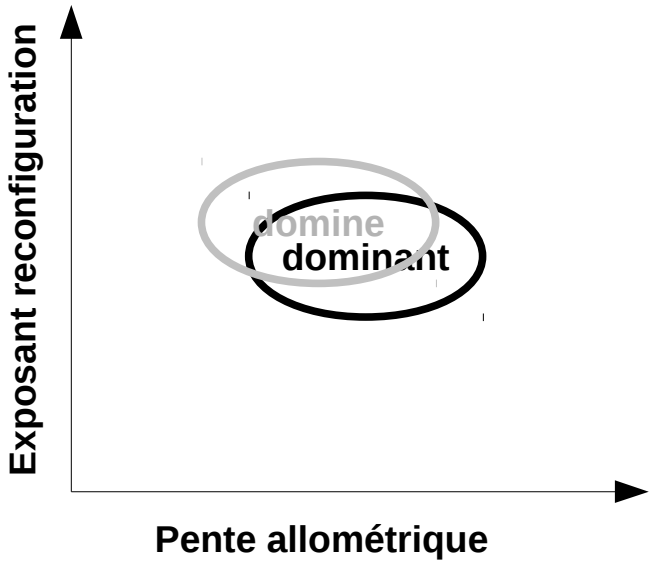


Figure 4.4: Hypothèses du comportement mécanique des arbres dans le vent en fonction du statut social.
La pente allométrique correspond au produit des proportions des dimensions de l'arbre par son exposition dans la canopée. L'exposant traduit l'efficacité de la reconfiguration aérodynamique de l'arbre lorsque la vitesse de vent augmente.

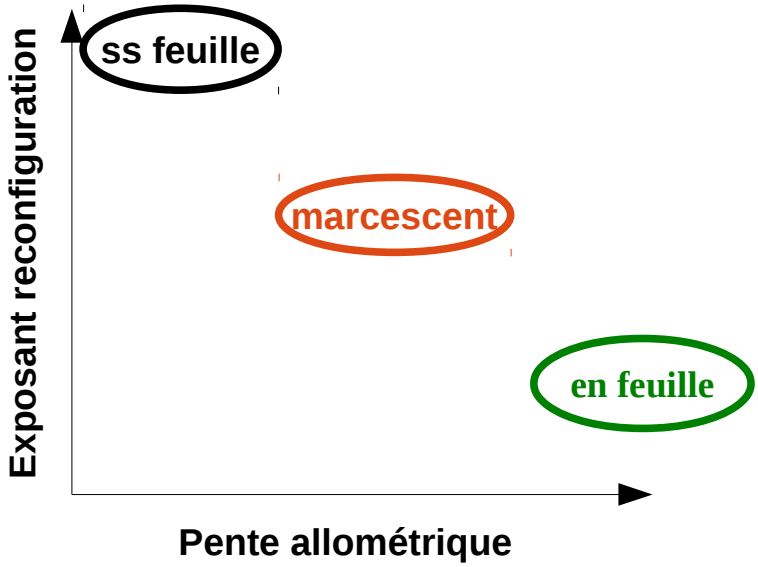


Figure 4.5: Hypothèses du comportement mécanique des arbres en fonction de la phénologie.

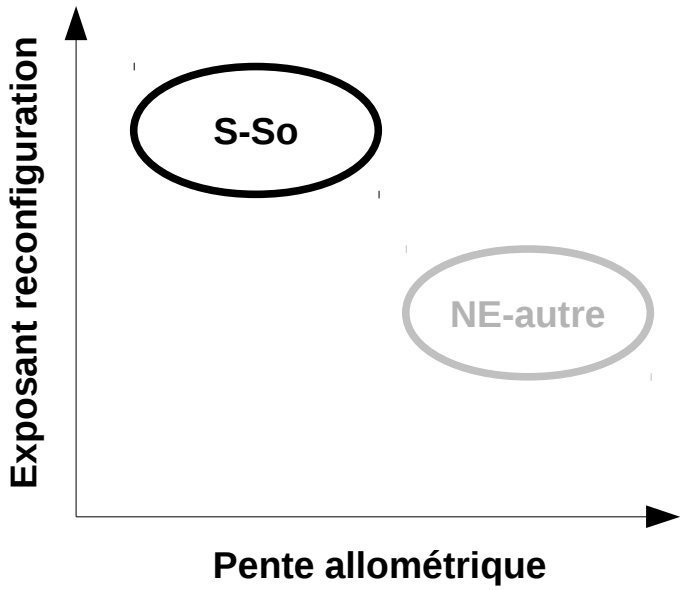


Figure 4.6: Hypothèses du comportement mécanique des arbres en fonction de la direction du vent.

4.2.1.4. Constitution du jeu de données.

Le maximum et la moyenne des déformations sur des périodes de 30 minutes et dans les 8 secteurs spatiaux (comme définis dans le §2.3.3.2) constituent le jeu initial de mesures des déformations. Le maximum et la moyenne de la vitesse du vent ainsi que la direction principale du vent sur une période de 30 minutes mesurés par l'anémomètre à 15m (comme défini dans le §2.3.3.1) constituent le jeu initial de mesures du vent. Étant donné que seules les déformations naturellement induites par le vent nous intéressent, les périodes où les arbres étaient haubanés ou fléchis manuellement n'ont pas été prises en compte dans l'analyse. Le jeu de données correspondant à ce premier tri est décrit dans les tableaux 4.3 et 4.4 et la figure 4.7. Cet échantillon est représentatif du régime naturel du vent et des déformation. Par conséquence, il présente un fort déséquilibre dans les classes de vitesses de vent puisque les vents forts sont rares mais également dans la répartition entre les différentes directions du vent. L'ajustement d'un modèle mécanique sur cet échantillon va donc être fortement influencé par les événements les plus fréquents à savoir des vents faibles du S-SO. L'estimation des paramètres du modèle pourrait être sensible à ce problème et conduire à des erreurs en cas d'extrapolation. Or ce sont justement les périodes de vents forts qui sont les plus intéressantes car susceptible d'induire la thigmomorphogénèse ou, pour les vents encore plus forts, la casse des tiges.

J'ai choisi d'ajuster le modèle précédent sur 2 jeux de données différents. Le premier est le jeu de données originel. Le second est issu d'un échantillonnage stratifié. L'échantillon initial de périodes de 30 minutes a d'abord été divisé en 13 classes de vitesses croissantes, en 3 classes de directions du vent et 3 périodes phénologiques comme décrit plus haut. **J'ai ensuite procédé par tirage aléatoire avec remise à partir de l'échantillon originel de façon à créer un**

second échantillon avec une répartition aussi équitable que possible entre les différentes classes de vitesses, de directions ou de périodes phénologiques. Tous les arbres dont les déformations ont été mesurées pendant ces périodes constituent le second échantillon, décrit table 4.3 et figure 4.7.

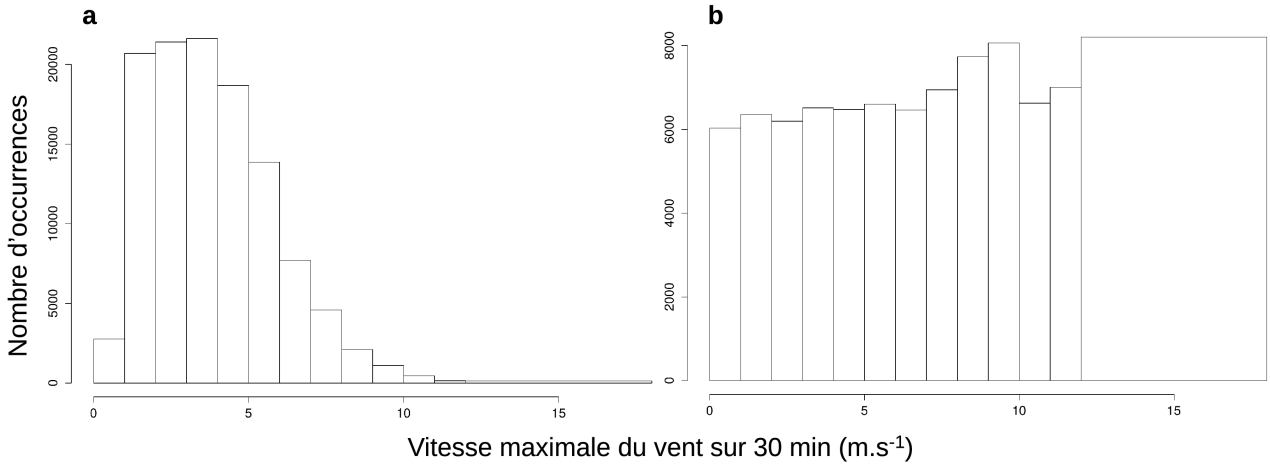


Figure 4.7: Distribution de la vitesse du vent avant (a) et après (b) ré-échantillonage.
Une occurrence correspond à 1 arbre pendant une période de 30 minutes et plusieurs arbres ont pu être mesurés pendant une période.

115 295 occurrences		direction						total
		S-SO		NE		autre		
phénologie	Hors feuille	**Dominant**	3,16%	**Dominant**	0,55%	**Dominant**	2,26%	**5,97%**
		Dominé	0,40%	**Dominé**	0,01%	**Dominé**	0,42%	**0,83%**
	En feuille	**Dominant**	17,06%	**Dominant**	6,76%	**Dominant**	12,52%	**36,33%**
		Dominé	17,65%	**Dominé**	6,79%	**Dominé**	12,68%	**37,13%**
	Marcescent	**Dominant**	5,32%	**Dominant**	2,42%	**Dominant**	4,12%	**11,86%**
		Dominé	3,72%	**Dominé**	1,50%	**Dominé**	2,65%	**7,88%**
total		**47,32%**		**18,03%**		**34,65%**		

Tableau 4.3: Distribution des occurrences de 30 min de mesures de déformations et de vent en fonction du statut social, de la direction du vent et de la phénologie avant ré-échantillonnage

88 375 occurrences		direction						total
		S-SO		NE		autre		
phénologie	Hors feuille	Dominant	2,13%	Dominant	1,86%	Dominant	1,60%	**5,59%**
		Dominé	0,23%	Dominé	0,06%	Dominé	0,27%	**0,56%**
	En feuille	Dominant	11,83%	Dominant	6,79%	Dominant	7,75%	**26,37%**
		Dominé	12,05%	Dominé	6,80%	Dominé	7,81%	**26,67%**
	Marcescent	Dominant	9,54%	Dominant	6,53%	Dominant	7,65%	**23,73%**
		Dominé	6,80%	Dominé	4,06%	Dominé	6,23%	**17,10%**
total		42,58%		26,10%		31,32%		

Tableau 4.4: Tableau 2: Distribution des occurrences de 30 min de mesures de déformations et de vent en fonction du statut social, de la direction du vent et de la phénologie après ré-échantillonnage

Le second échantillon est mieux équilibré en classes de vitesse et de direction mais il reste toujours déséquilibré en termes de périodes phénologiques car peu d'arbres ont été suivis pendant la période hors feuille. Il y a en effet autant de périodes hors feuille que de périodes en feuilles mais comme le second échantillon a la même répartition que l'échantillon originel en ce qui concerne le nombre d'arbres, il y a souvent 30 arbres suivis pour chaque période en feuilles alors qu'il n'y en a que 7 au maximum pour les périodes hors feuille. Ce second échantillon doit permettre d'avoir un ajustement plus robuste du modèle pour extrapoler vers les plus fortes vitesses de vent mais il faudra considérer très prudemment les résultats qu'il donne en ce qui concerne la période sans feuille. Le revers de la médaille avec cette technique d'échantillonnage est que l'ajustement attache cette fois beaucoup d'importance à un petit nombre d'événements où le vent est fort. Si ces événements ne sont pas représentatifs , l'ajustement des paramètres risque d'être biaisé. Les deux jeux de données sont donc assez complémentaires et se doter d'un ajustement des modèles sur chacun d'eux apportera plus de confiance sur les résultats.

4.2.1.5. Ajustement statistique des modèles

L'ajustement statistique de l'équation (4.6) et (4.7) a été réalisé sur le logiciel R à l'aide de la librairie « nlme » (voir Pinheiro and Bates, 2000). J'ai d'abord linéarisé l'équation (4.6) à l'aide d'une transformation logarithmique.

$$\ln\left(\varepsilon_{i,t}\right)=\ln\left(a+a_D\times I_{Dominant}+a_i\right)+\left(b+b_D\times I_{Dominant}+b_i\right)\cdot\ln\left(U_t\right)+e'_{i,t} \quad (4.8)$$

Cette transformation permet également d'homogénéiser la variance sur la gamme complète de variation du vent car la variabilité des déformations augmente fortement avec la vitesse de vent, ce qui est cohérent avec l'augmentation des turbulences lorsque la vitesse du vent augmente. Pour prendre en compte l'augmentation de la variabilité des déformations maximales et moyennes dans l'équation (4.7), j'ai introduit un paramètre supplémentaire permettant de modéliser la variance comme une fonction puissance des déformations maximales (voir Zuur, 2009). Le terme d'erreur résiduelle suit alors une loi normale de variance $\sigma^2\times max\left(\varepsilon_{i,t}\right)^{2\delta}$ et le paramètre δ qui contrôle la dispersion des erreurs est ajusté statistiquement.

Le choix du meilleur modèle a été effectué selon la méthode prescrite par (Zuur, 2009). Premièrement, on ajuste plusieurs modèles, par la méthode de maximum de vraisemblance restreinte, avec l'ensemble des effets fixes mais des effets aléatoires différents (à la pente, à l'exposant ou sur les deux). On garde la meilleure structure aléatoire puis on compare le modèle avec des effets fixes différents, ajusté par la méthode de maximum de vraisemblance. À chaque fois le nouveau modèle est comparé au modèle complet à l'aide du critère d'information BIC (Bayesian Information Criteria). Ce critère d'information privilégie à la fois la qualité de l'ajustement mais également la parcimonie du modèle (à qualité d'ajustement identique on privilégiera le modèle nécessitant le moins de paramètres) et est maintenant beaucoup utilisé dans la sélection de modèle (Bolker, 2008 ; Zuur, 2009). Des modèles avec une différence de BIC inférieur à 2 sont équivalents, ceux avec une différence de 4-7 commencent à être distinguables l'un de l'autre alors qu'une différence de 10 indique que le modèle avec le plus petit BIC est clairement meilleur (Bolker, 2008). Si des effets fixes sont non-significatifs, on les retire un à un du modèle. Lorsque plusieurs effets fixes sont non-significatifs, les interactions sont d'abord retirées avant les effets simples.

4.2.2. Résultats et discussion : un régime de déformation maximale uniforme quelque soit le statut social

4.2.2.1. Sélection du meilleur modèle.

Le meilleur modèle liant les déformations maximales à la vitesse de vent maximale a été ajusté sur le jeu de données originel et celui après ré-échantillonnage (Fig.4.8). Les paramètres du meilleur modèle sont repris en annexe 4.2.

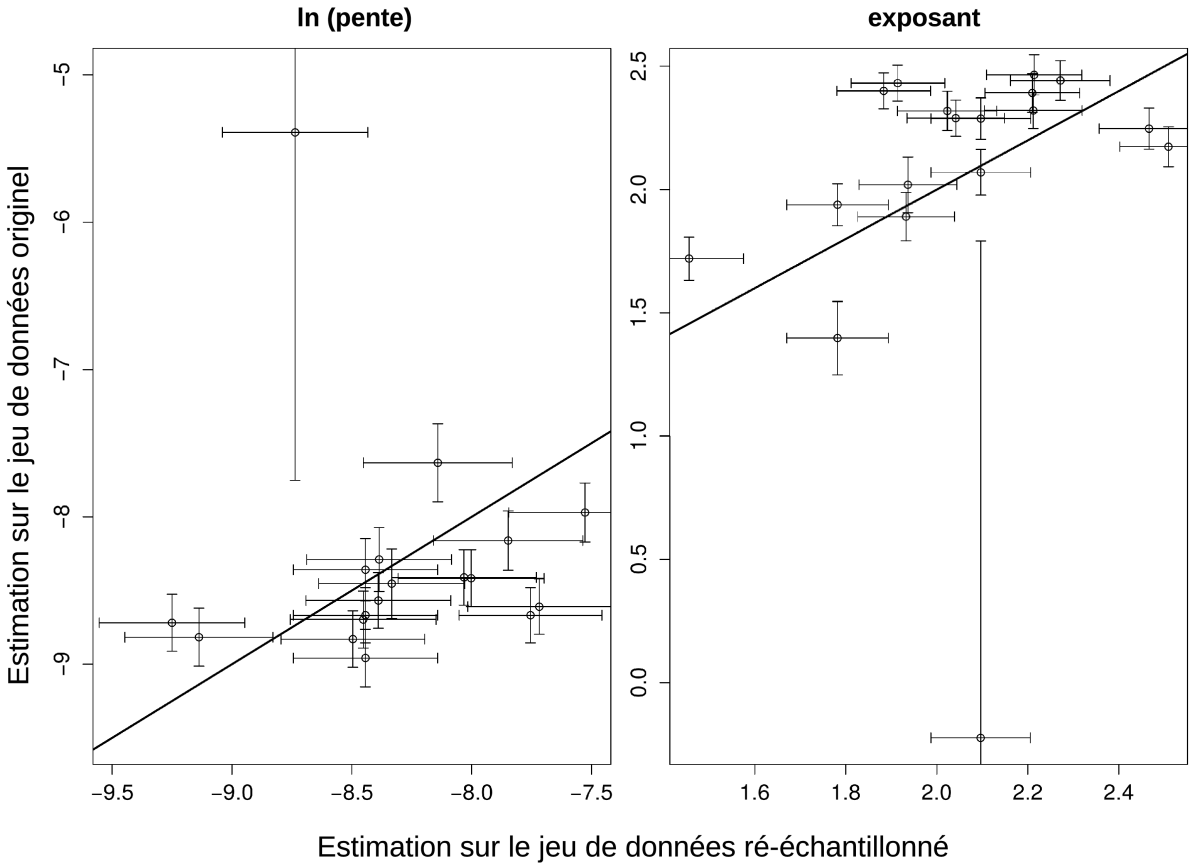


Figure 4.8: Comparaison de l'estimation des paramètres du logarithme de la pente (panneau de gauche) et de l'exposant (panneau de droite) du modèle ajusté sur les jeux de données originel et ré-échantillonné.
La droite d'équation 1:1 est représentée pour faciliter la comparaison. L'outlier sur les 2 panneaux est la situation des arbres dominés lorsque le vent provient du NE pendant la période sans feuille.

Les paramètres estimés diffèrent légèrement entre les 2 méthodes, à part pour la situation des arbres dominés lorsque le vent provient du NE pendant la période sans feuille. Si l'on exclut cette situation particulière, l'exposant de reconfiguration est en moyenne 6,3 % plus fort pour le jeu de données originel que pour le jeu de données après ré-échantillonnage. Le logarithme de la pente allométrique est en moyenne 2,6 % plus important. Le cas particulier des arbres dominés pendant la période sans feuille et pour des vents du NE donne un point « outlier » seulement lorsque l'estimation est réalisée à partir du jeu de données originel. Cependant il s'agit de la situation la moins sûre statistiquement car représentée par un très petit nombre de mesures et d'arbres. **De manière générale, les résultats sont cohérents qu'ils soient obtenus à partir du jeu de données originel ou ré-échantillonné. Par souci de clarté dans la suite du travail, nous présenterons les résultats établis sur le jeu de données ré-échantillonné et préciserons lorsque les conclusions diffèrent du jeu de données originel.**

L'étape de sélection des variables a montré l'importance des effets aléatoires dans la qualité

de l'ajustement puisqu'ils diminuent le BIC de 1550 points. Neuf des trente-six effets fixes ont été éliminés car ils n'apportaient rien de plus au modèle (perte de 83 points de BIC supplémentaires). Les hypothèses sous-jacentes à ce type de modèle ont étés vérifiées, à savoir des résidus non-biaisés et normalement distribuées et de variance homogène. Les variables aléatoires de la pente et de l'exposant sont toutes les 2 normalement distribuées.

4.2.2.2. Relation entre les déformations maximales et la vitesse maximale de vent en fonction du statut social.

Malgré des situations contrastées du point de vue de la direction du vent ou de la phénologie, les déformations maximales subies sont étonnamment identiques entre les arbres dominants et les arbres dominés (Figure 4.9). C'est la raison pour laquelle on ne distingue pas l'enveloppe de confiance des arbres dominants de celle des dominés lorsque les arbres sont en feuilles ou pendant la période de marcescence ! Seul le cas des arbres pendant la période hors feuille montre que les déformations subies par les arbres dominés sont plus fortes que celles subies par les arbres dominants. Ceci étant il faut prendre avec beaucoup de circonspection (surtout dans le cas du vent provenant du NE et des autres directions) cette période car elle n'est représentée que par un petit nombre d'arbres (5 dominants et seulement 2 dominés). A l'inverse, les périodes où un grand nombre d'arbres ont été suivis (période en feuille et marcescente) ne montrent pas d'effet significatif du statut social. **La relation entre les déformations maximales et la vitesse de vent maximale étant identique entre arbres dominants et dominés dans la plupart des situations, on peut donc affirmer que le régime de déformation maximale (à part peut-être lors de la période défoliée) est homogène quelque soit le statut social conformément à l'hypothèse initiale H2**

4.2.2.2.Relation entre les déformations maximales et la vitesse maximale de vent en fonction du statut social.

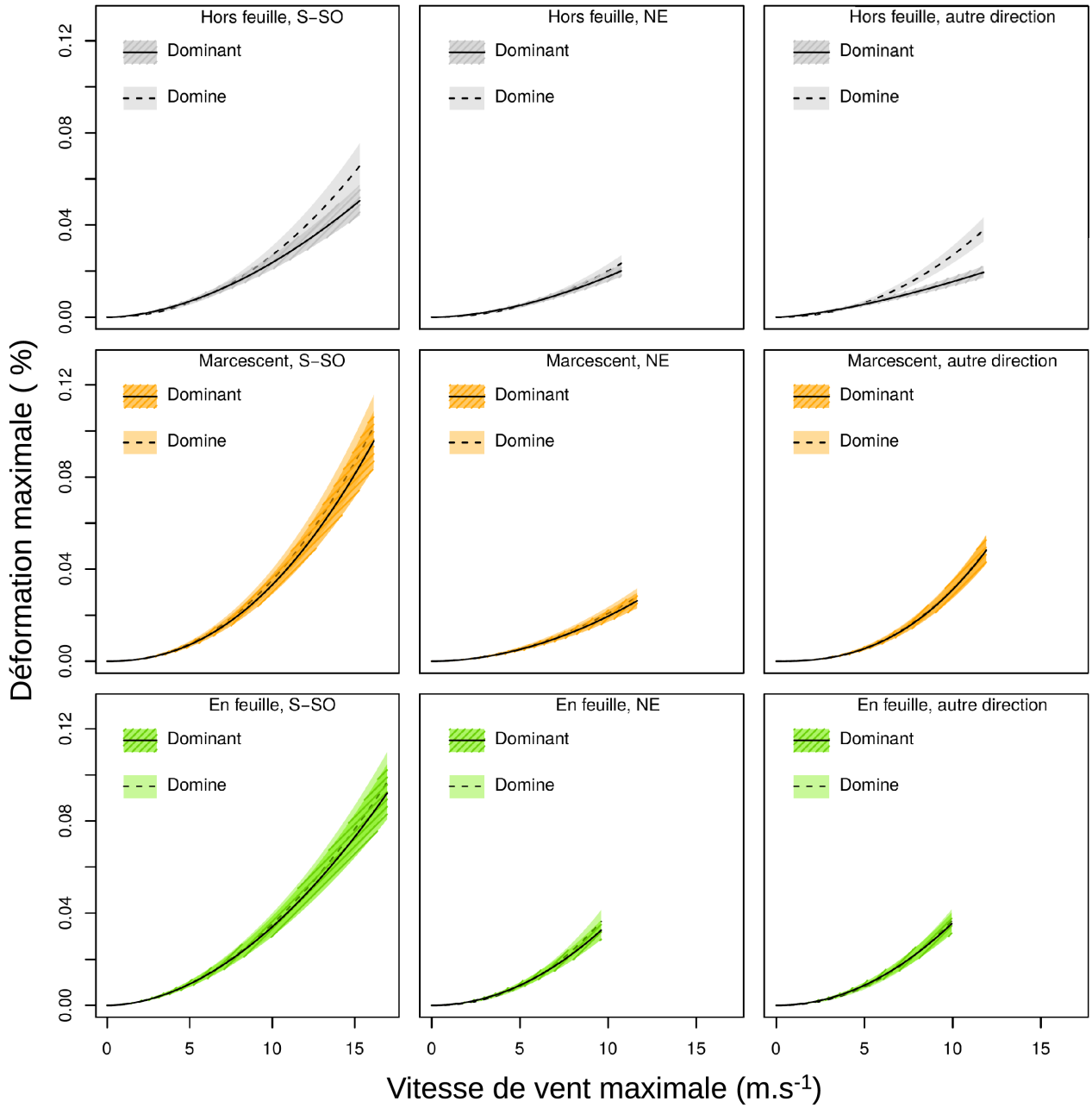


Figure 4.9: Comparaison de la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent maximale en fonction du statut social dans 9 situations différentes de direction du vent et de phénologie.
L'enveloppe de confiance (au niveau de la population) au risque de 5 % est tracée dans chaque cas sur le domaine de vitesse de vent utilisé pour la calibration du modèle. C'est la raison pour laquelle les vents du S-SO ont la plus large gamme de variation.

La présence de 2 composantes (la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration) rend l'analyse de la relation entre les déformations et le vent plus riche, mais également plus complexe (Figure 4.10), que si une seule composante avait été ajustée, comme ce fut le cas par exemple pour (Hale et al., 2012) où l'exposant était forcé à 2 comme pour la traînée d'un corps rigide.

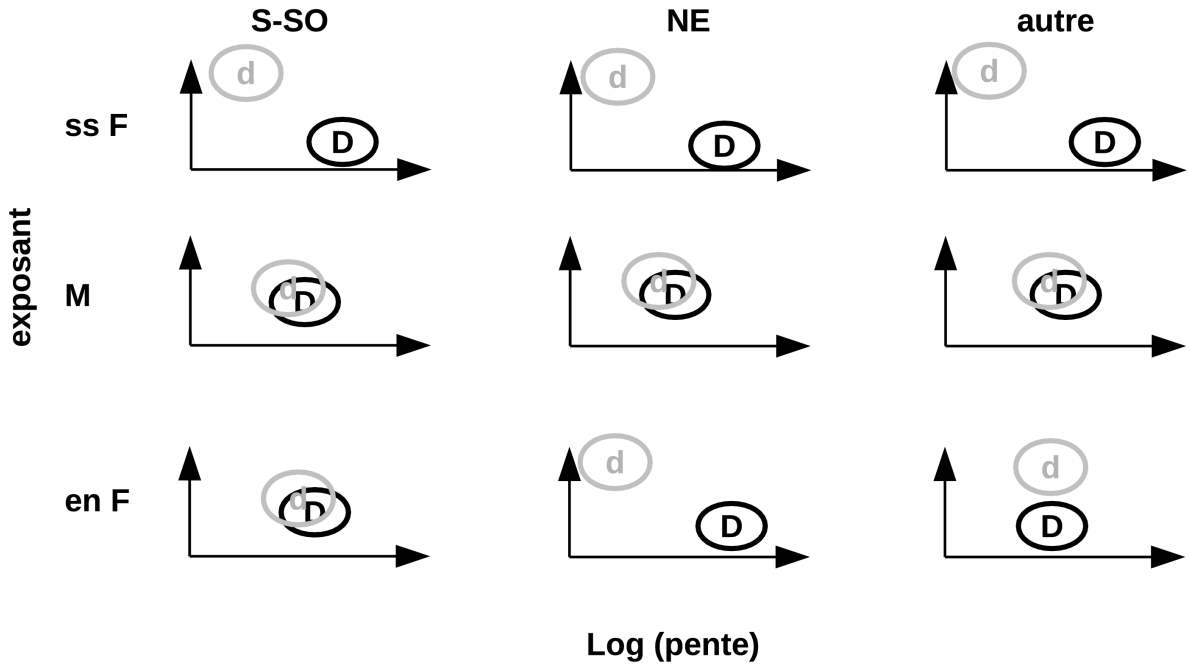


Figure 4.10: Différence des composantes ln(pente) et exposant entre dominant et dominé pour les différentes situations de phénologie et direction du vent.
EnF = en feuille ; ssF=sans feuille ; M=marcescent ; SO=directions Sud-Sud ouest ; NE = directions nord est ; autre = autres directions. Lorsque les 2 enveloppes se touchent (verticalement et/ou horizontalement) alors la différence n'est pas significative (risque d'erreur de 5%). Par exemple, il n'y a pas de différence significative entre le logarithme de la pente ou l'exposante entre les dominants et dominés pour les arbres en feuille, direction S-SO. Pour la situation en feuille et autres directions, les dominants et dominés ont le même ln(pente) mais des exposants différents. Dans le cas des arbres sans feuille, les dominés ont un ln(pente) plus faible mais une reconfiguration également moins bonne.

Dans le cas de la période de marcescence et de la période foliée avec un vent du S-SO, la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration sont identiques quelque soit le statut social ce qui explique bien pourquoi il n'y a aucune différence entre les arbres dans ces conditions. Dans le cas des périodes hors feuille, les arbres dominants ont une pente significativement plus forte mais un exposant plus faible que les dominés (17.4 % quand les vents sont dominants). L'effet de l'exposant devenant rapidement prédominant à mesure que la vitesse du vent augmente explique que les arbres dominés subissent de plus fortes déformations pour un vent donné que les arbres dominants. Dans le cas de la période en feuille, on retrouve le même schéma (exposant des dominés 12 % plus fort), toutefois, ces différences significatives des composantes se compensent en terme de déformations prédites sur la gamme explorée de la vitesse du vent. Enfin, l'exposant des arbres dominants est 10 % plus faible que celui des dominés pendant les périodes en feuille où le vent souffle dans les « autres directions » alors que la pente n'est pas significativement différentes entre

ces 2 statuts. Dans la grande majorité des mesures réalisées (période marcescente et période en feuille avec des vents dominants), les deux composantes de la relation sont identiques entre les arbres dominants et dominés, ce qui entérine la validité d'un régime de déformation maximale similaire entre arbres de statut social contrasté (hypothèse H2).

L'apport essentiel de cette étude est de v**alider pour la première fois l'uniformité du mécanisme de croissance thigmomorphogénétique entre arbres aboutissant à la théorie des déformations uniformes**, comme nous allons le préciser ici. L'hypothèse initiale H2 était motivée par une loi de mécano-perception identique entre tous les arbres. Mais au vu du peu d'arbres mis en jeu pour la calibration de ce modèle (3 paires dominant-dominé dans le §3.2.4), il était important de confirmer sur un plus grand nombre d'arbres que les arbres se comportent de la même manière face à des stimulations mécaniques. Les résultats de ce chapitre, mis en évidence sur 15 paires d'arbres, nous permettent d'entériner que la mécano-perception est homogène au sein du peuplement. En effet les fonctions mécano-perceptives doivent directement modifier la régulation effective des déformations. Si le régime de déformation maximale est uniforme quelque soit le statut social, c'est que tous les arbres régulent les déformations maximales de la même manière. Or il est difficilement concevable que des arbres régis par des lois de mécano-perception différentes puissent présenter la même déformation de consigne atteinte dans le peuplement acclimaté . **Bien que nous n'ayons pas directement testé la mécano-perception chez les 30 arbres, on peut donc conclure qu'ils présentent une perception et une sensibilité identiques face aux stimulations mécaniques dues au vent. En termes de dimensionnement, cela signifie que le moment de la tige compense exactement le moment de flexion du houppier, que ce dernier soit large et exposé au vent ou au contraire étroit et protégé**. Si la variabilité dimensionnelle et d'exposition entre arbres, est captée au premier ordre par le statut social, il existe toutefois une certaine variabilité individuelle inexpliquée (voir l'annexe 4.3). Le paragraphe suivant va s'intéresser à la relation entre les déformations moyennes (pertinentes pour décrire le comportement statique des arbres) et les déformations maximales (plus pertinentes pour décrire le comportement dynamique) pour tester si l'hypothèse de déformations uniformes entre statuts sociaux reste valide.

4.2.2.3. Relation entre les déformations maximales et moyennes en fonction du statut social.

L'analyse de la relation entre les déformations maximales et moyennes sur 30 min montre que dans la plupart des situations les arbres dominants ont des déformations moyennes de 20 à 30 % plus fortes que les dominés pour un niveau maximal de déformations donné (tableau 4.5 et annexe 4.2 pour l'estimation des pentes de chaque statut social). Cependant, lorsque les arbres sont en feuilles avec des vents dominants, il n'y a pas de différence significative entre le statut dominant et dominé. Les différences dans la relation déformations moyennes et maximales selon le statut social trahissent un comportement dans le vent légèrement différent. **Dans la plupart des cas, les arbres dominants se déformeraient plus de manière quasi-statique, les arbres dominés seraient plus sujets à de brusques oscillations pendant lesquelles leur déformations atteindraient des valeurs maximales.** En d'autre termes, le facteur de rafale (Gardiner et al., 1997), est plus important chez les arbres dominés que chez les arbres dominants. Wellpott (2008) est la seule étude à ma connaissance qui se soit intéressée à la variabilité de ce facteur entre arbres, les autres modèles

opérationnels considérant souvent qu'il ne varie qu'à une échelle supérieure. Wellpottt conclut que ce facteur peut varier d'environ plus ou moins 10% autour de sa valeur moyenne selon les arbres, ce qui est du même ordre de grandeur que nos résultats. Une première étape pour mieux comprendre ce phénomène consisterait à mettre en œuvre une analyse plus poussée à partir de séries temporelles de déformations et de vents à haute résolution disponibles (8Hz pour les déformations, 3 secondes pour le vent) sur quelques épisodes de vents particuliers comme la tempête du 11/05/2014 (Kerzenmacher and Gardiner, 1998; Schindler et al., 2010; Webb et al., 2013). On pourrait alors estimer des paramètres importants du comportement dynamique des arbres à savoir leur fréquence propre et l'amortissement du mode fondamental de déformation.

paramètres		**Δ pente**		
Phénologie	**direction du vent**	**estimation**	Err. Type	p.value
Hors feuille	**S-SO**	**0,0054**	0,0016	<0,01
	NE	**-0,0137**	0,0057	0,052
	autre	**0,0055**	0,0017	<0,01
En feuille	**S-SO**	**0,0007**	0,0014	0,97
	NE	**0,0049**	0,0014	<0,01
	autre	**0,0044**	0,0014	<0,01
Marcescent	**S-SO**	**0,0043**	0,0014	<0,01
	NE	**0,0045**	0,0014	<0,01
	autre	**0,0068**	0,0014	<0,001

Tableau 4.5 : Différence de pente entre dominant et dominé dans la relation entre les déformations maximales et moyennes.
Si la différence est supérieure à 0, les arbres dominants subissent des déformations moyennes plus fortes que les dominés pour une déformation maximale similaire.

Ce résultat est contradictoire avec ce que nous avons établi sur le régime de déformation maximale. On pourrait en effet tenir le raisonnement symétrique de celui du 4.2.2.2. pour en déduire que les arbres dominés ont une réaction thigmomorphogénétique plus forte puisqu'à même niveau de déformations maximale sur 30 minutes, les arbres dominés subissent des déformations moyennes 20 à 30 % plus faibles que les dominants. Que conclure alors des fonctions mécano-perceptives entre arbres dominants et dominés ? Ce second schéma apparaît problématique pour plusieurs raisons. D'une part, lors de l'analyse quantitative du chapitre précédent, c'est bien l'intensité maximale qui prédisait le mieux la croissance et non pas la durée des flexions, plus corrélée aux déformations moyennes. D'autre part, les déformations moyennes sur 30 minutes ou pendant un épisode de vent complet, n'informent pas beaucoup sur le risque de rupture. En effet, une seule bourrasque particulièrement forte pourrait casser la tige. La rupture s'appréhende mieux en terme de déformations maximales et du point de vue de la valeur adaptative de la thigmomorphogénèse, il est

préférable de réguler les déformations maximales plutôt que les déformations moyennes. Troisièmement, les résultats antérieurs les plus aboutis sur un dimensionnement mécanique uniforme entre arbres portaient sur les déformations maximales et non les déformations moyennes (Hale et al., 2012, p. 201 ; Wellpott, 2008). Enfin, en présence de deux raisonnements qui conduisent l'un à regrouper, l'autre à différencier les dominés et dominants, il vaut sans doute mieux privilégier le modèle le plus parcimonieux, à savoir une loi de mécano-perception unique pour l'ensemble des arbres plutôt que d'envisager deux lois différentes, une pour chaque groupe d'arbres.

4.2.2.4. Un dimensionnement mécanique uniforme entre peuplements différents ?

Il ne faudrait néanmoins pas répéter les erreurs du passé et généraliser trop rapidement la théorie d'iso-déformation entre arbres, appuyée sur une loi de mécanoperception identique, à l'ensemble des forêts du monde. On peut raisonnablement penser que son émergence résulte d'une combinaison de conditions propices. Au sein d'une parcelle forestière, la variabilité génétique des fonctions mécano-perceptives est forcément plus faible que si l'on s'intéressait à des parcelles différentes. De plus les parcelles forestières sont des unités de gestion relativement homogènes en terme de conditions climatiques (température, précipitation et bien sûr le vent auquel les arbres doivent s'adapter) ou édaphiques (fertilité du sol...). L'ensemble des arbres profitent donc de conditions stationnelles de croissance voisines (même si le micro-climat peut être très variable). Enfin les arbres doivent avoir eu le temps de s'acclimater aux chargements chroniques ce qui est bien le cas pour Vent-éclair. Une perturbation mécanique de la canopée augmenterait très certainement de manière hétérogène le chargement individuel. **Les conditions dans lesquelles nous avons évalué la théorie des déformations uniformes à l'échelle d'une population étaient donc a priori idéales. Mener une telle étude sur des peuplements différents semble utile pour évaluer si la loi du dimensionnement uniforme s'applique bien dans chaque peuplement , puis varie ou non entre les peuplements.** Nous avons alors confronté nos résultats à ceux de Hale et al. (2012) car nos mesures sont comparables. Après avoir standardisé autant que faire se peut nos résultats (cf annexe 4.4), il est possible d'évaluer le principe de dimensionnement uniforme à travers la variabilité de la pente allométrique (entre les déformations maximales et la vitesse de vent moyenne) entre les 4 sites sur les 2 études (Fig 4.11). La pente allométrique varie étonnamment peu entre sites. Un test de comparaison de Tukey montre que seuls les sites de Kyloe et de Harwood sont significativement différents l'un de l'autre (avec un risque d'erreur de 5 %) mais que tous les arbres des autres sites ont un dimensionnement mécanique identique. **La relation entre la vitesse de vent moyenne et les déformations maximales reste assez constante, malgré des conditions environnementales bien différentes, deux des sites britanniques profitant d'un climat océanique particulièrement venté contrairement au climat lorrain plus continental et peu venté. On retrouve aussi que le hêtre et le mélèze sont dimensionnés de la même manière alors que l'épicéa de Sitka a une pente allométrique statistiquement 44 % plus forte, et subit donc des déformations sensiblement plus fortes pour une vitesse de vent moyenne donnée**. Il serait très intéressant de comparer un plus grand nombre d'espèces pour mettre en avant des ressemblances ou des différences de stratégies écologiques, en relation avec les facteurs environnementaux. Le dimensionnement est-il limité et régi par les stress (mécaniques ou autres) ou

la compétition ? Enfin, il n'y a pas d'effet dimensionnel puisque la pente allométrique ne varie pas statistiquement sur une plage allant de 7cm à 60 cm de diamètre (p.value d'une pente non nulle=0,81). Ce résultat laisse envisager le potentiel assez universel de la loi des déformations uniformes mais des études supplémentaires seraient nécessaires pour confirmer cette première impression. Enfin, Hale et al. (2012) ont démontré que le dimensionnement entre le moment de flexion et le produit de la hauteur par le diamètre au carré (D^2H) était encore mieux partagé par les arbres de leur étude. Or, le moment résistant de l'ancrage est très bien corrélé à D^2H (Nicoll et al., 2008, 2006). Les arbres doivent non seulement dimensionner leur tronc pour ne pas casser, ce qui conduit à une loi de dimensionnement unique sous l'hypothèse que tous les arbres ont un coefficient de sécurité optimal identique. Mais ils doivent aussi dimensionner leur système racinaire pour ne pas être renversés ce qui conduit avec un raisonnement similaire à un dimensionnement du moment de flexion en D^2H.

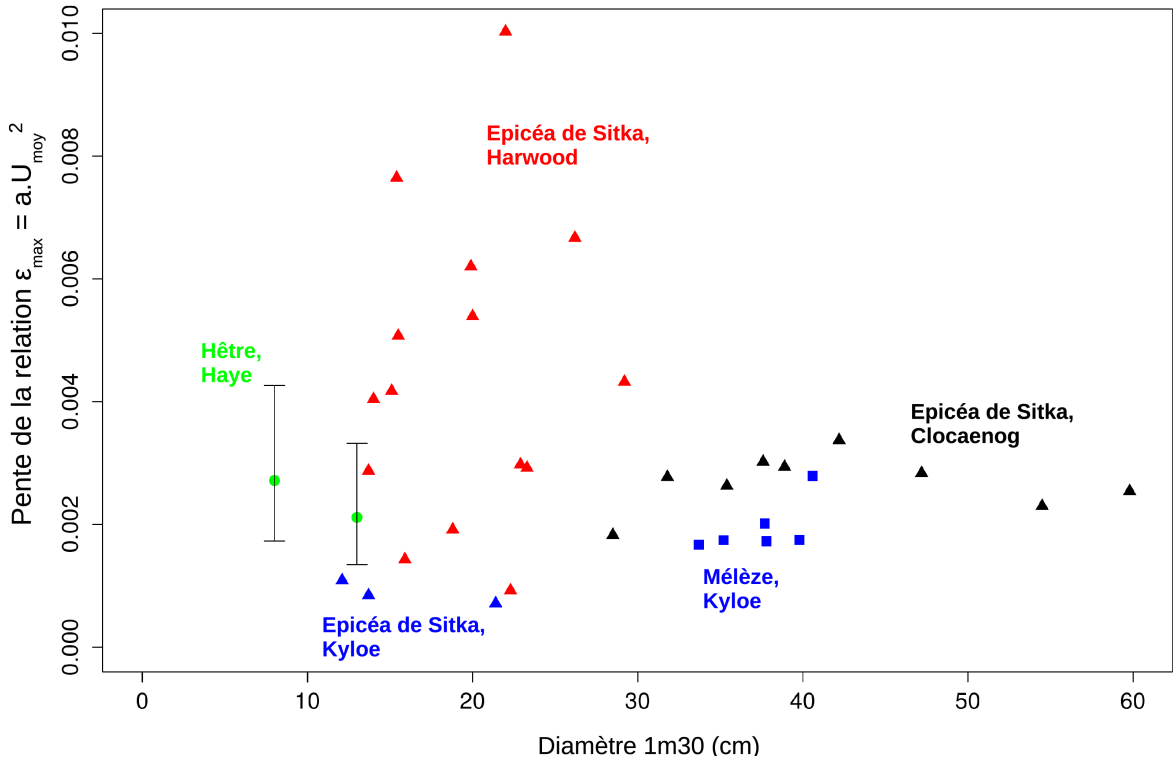


Figure 4.11: Comparaison du comportement mécanique des hêtres de cette étude et des résineux de l'étude de (Hale et al., 2012).
Triangle rouge = Epicéa de Sitka du site de Harwood ; triangle (et carré) bleu=Epicéa de Sitka (et mélèze), du site de Kyloe ; Triangle noir = Epicéa de Sitka du site de Clocaenog ; Cercle vert = hêtre en feuille domine vent du NE et dominant vent du S-SO.
Les points de l'étude de (Hale et al., 2012) correspondent à des individus alors que pour le hêtre il s'agit de la moyenne de la population (30 arbres). La dispersion autour de la pente moyenne correspond à l'écart-type sur l'échantillon des 30 arbres.

4.2.2.5. Un compromis mécanique entre rigidité et reconfiguration.

Il existe un compromis mécanique très général entre la rigidité et la reconfiguration élastique qui découle directement de l'analyse mécanique du couplage entre un fluide exerçant une pression sur un solide déformable (de Langre, 2008). Chez des structures particulièrement déformables comme les branches ou les feuilles, ce mécanisme est très efficace. De ce fait, la traînée et les déformations augmentent plutôt de manière linéaire qu'avec le carré de la vitesse du fluide. **L'analyse physique fournit 2 prédictions théoriques à savoir une relation négative entre la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration et un exposant de reconfiguration inférieur à 2, que je vais comparer aux résultats du modèle.**

Commençons par la valeur de l'exposant. Dans la moitié des cas, l'exposant de reconfiguration (annexe 4.2) était inférieur ou égal à deux et 9 des 18 situations ont montré un exposant significativement plus grand que 2, le maximum étant de 2,51 ce qui contredit la prédiction théorique. Un tel exposant pourrait faire penser à la traînée que subit un parapluie lorsque le vent s'engouffre dedans et force son ouverture avant d'être retourné complètement. La géométrie d'une feuille n'a par contre rien à voir avec une telle configuration. Dans la littérature, plusieurs travaux ont été entrepris dans des souffleries pour évaluer la reconfiguration de feuilles (Vogel, 1989) ou de petits arbres (Mayhead, 1973 ; Rudnicki et al., 2004 ; Vollsinger et al., 2005). Elles montrent toutes que la reconfiguration de ces éléments végétaux est efficace et que l'exposant de la vitesse est inférieur à 2, à part le cas des feuilles de *Quercus phellos L.* dont l'exposant est de 3 (Vogel, 1989). Ce résultat surprenant était attribué à l'instabilité de la reconfiguration des feuilles dans le vent, celle-ci se comportant un peu comme un drapeau qui bat dans le vent. Même dans des conditions qui se prêtent aussi bien à l'observation de ce phénomène physique, certaines espèces d'arbres peuvent avoir un exposant de reconfiguration supérieur à 2. Les mesures réalisées sur le site de Vent-éclair sont par contre très éloignées de celles idéales d'une soufflerie. Pour comparaison, dans les études en conditions contrôlées, les arbres sont exposés à un flux laminaire uniforme sur toute la section de la soufflerie et la plante reçoit frontalement le vent (Rudnicki et al., 2004). La vitesse du vent sur l'arbre est précisément connue. Dans le cas d'une forêt, le flux est turbulent et les rafales pénètrent dans la canopée dans un mouvement descendant (angle d'environ 30° par rapport à l'horizontale). Notre dispositif de mesure du vent n'a pas du tout la prétention d'étudier proprement la reconfiguration, car les anémomètres soniques ne mesurent que la vitesse horizontale en un point du peuplement alors que les arbres sont dispersés sur un hectare. **En conclusion, si l'exposant est supérieur au 2 théorique dans la moitié des cas, c'est certainement que les conditions d'observation sont trop éloignées de celle des travaux antérieurs pour pouvoir être comparées, et qu'il est peu licite d'espérer identifier, par ajustement phénoménologique du modèle de l'équation 4.6, l'efficacité de reconfiguration telle que mesurée par les essais en soufflerie**

Nous avons **pu observer une forte relation négative entre la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration que l'on retrouve tant pour les effets fixes (r=-0,90, voir Fig.4.12) qu'aléatoires (r=-0,83).**

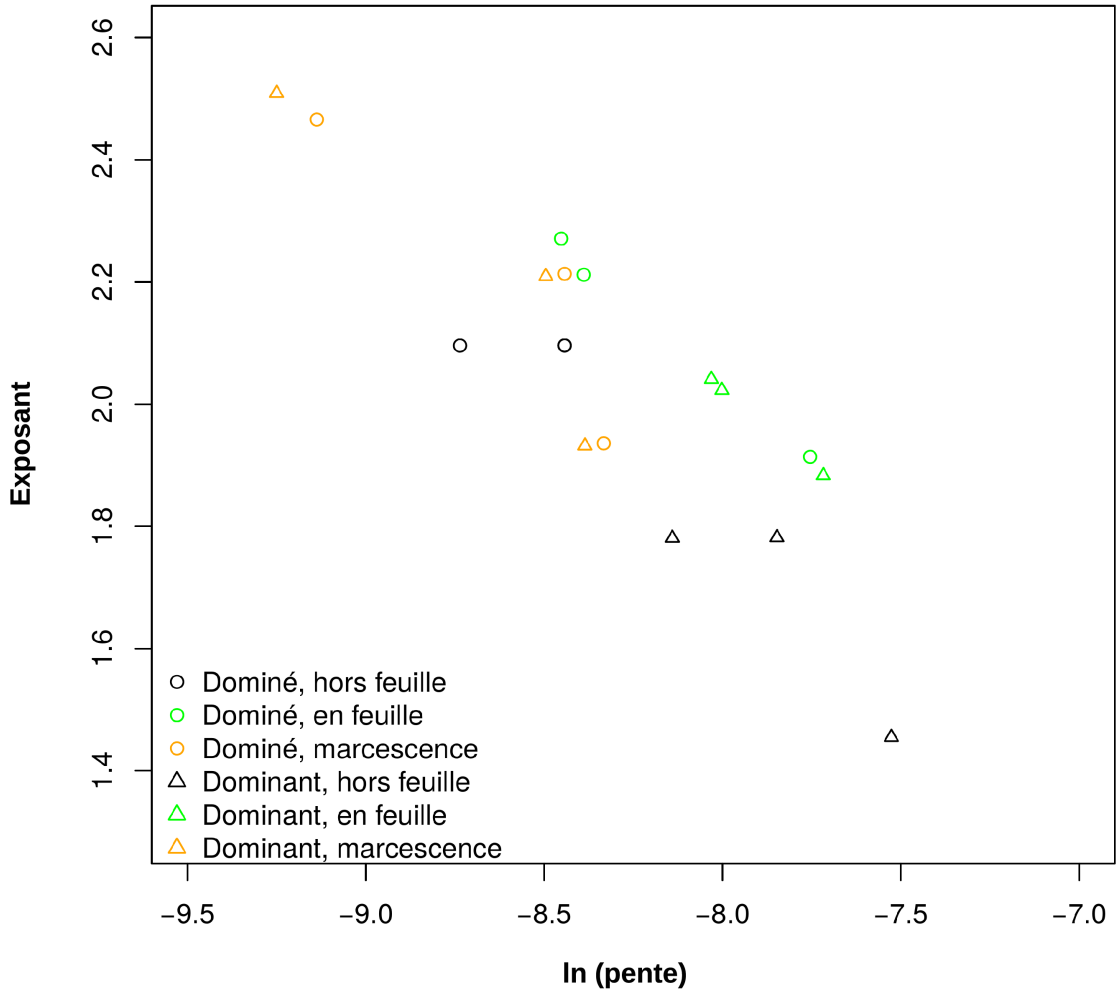


Figure 4.12: Représentation de l'exposant de reconfiguration en fonction du logarithme de la pente du modèle statique selon le statut social et la phénologie.
triangle = dominant et cercle = dominé ; vert= en feuille ; noir = hors feuille et orange = marcescent. Il y a 3 points par combinaison Statut Social x phénologie, une pour chaque direction du vent

Ceci supporte bien l'hypothèse d'un compromis mécanique entre rigidité et reconfiguration. Seul le cas des arbres en période hors feuille contredit cette hypothèse car il présente bien souvent l'exposant le plus faible de tous les cas observés, ce qui reste délicat à interpréter en terme de reconfiguration élastique. Puijalon et al. (2011) ont démontré l'existence de ce compromis dans le cas de 28 espèces de plantes aquatiques. Par contre, Butler et al. (2012) ont découvert sur le dernier mètre de la partie terminale de la tige (1,2m) de 40 espèces d'arbres ou d'arbustes australiens que ce compromis mécanique ne tenait pas puisque des essences avec une rigidité forte démontraient en réalité une meilleur efficacité de reconfiguration. D'après eux, les tiges ayant la plus grande rigidité structurelle leur procureraient une meilleur stabilité de la forme profilée dans le vent en évitant à celles-ci de battre dans le vent comme peut le faire un drapeau (en anglais « flagging »), produisant des vortex qui compromettent une reconfiguration efficace. On

peut toutefois remettre en partie en cause le mode opératoire de cette étude car le comportement du dernier mètre de la tige détachée de la plante entière n'est certainement pas la même que lorsque elle est connectée, d'autant plus que la longueur de la tige était la même quelque soit l'essence sur laquelle elle a été prélevée ce qui pose problème étant donné que la taille des arbres allait de 2m à 35m. Du point de vue de la régulation des dimensions, ce compromis signifie que les arbres ne peuvent pas jouer librement sur les 2 leviers possibles – rigidité ou évitement par reconfiguration - pour résister au vent.

Dans la très grande majorité des cas chez les arbres, la thigmomorphogénèse augmente clairement la rigidité de l'arbre. En vertu du compromis entre rigidité et évitement, cela devrait se faire aux dépens de leur reconfiguration. Or dans notre modèle, à mesure que la vitesse de vent augmente, l'importance d'une reconfiguration efficace devient essentielle pour ne pas casser. La thigmomorphogénèse induirait-elle une résistance moindre lorsque les vents sont très forts ? Cela est moins sûr. Premièrement, si la thigmomorphogénèse augmente le défilement (Jacobs, 1954 ; Moore et al., 2014) alors l'augmentation de la rigidité dans la partie inférieure du tronc n'est pas incompatible avec une reconfiguration élastique efficace en bout. Nous avons aussi déjà pointé l'existence d'une reconfiguration plastique, alternative à la reconfiguration élastique, par casse des branches qui est compatible avec une plus grande rigidité des axes. De plus, quand l'arbre fléchit, le poids déporté du houppier amplifie la force du vent. Nous n'avons pas pris en compte cet effet dans nos équations mais il ne peut plus être négligé si les déplacements du houppier sont importants (§1.2.1.4). Ce phénomène limite donc l'efficacité de la reconfiguration élastique au fur et à mesure que la taille de l'arbre augmente (Lachenbruch et al., 2011 ; Larjavaara, 2015). Enfin, on peut se demander dans quelle mesure les arbres peuvent-ils librement profiler leur houppier dans une canopée très dense ? L'entravement de branches entre elles peut également limiter l'efficacité de la reconfiguration tout en augmentant la sécurité puisque les arbres se tiennent les uns les autres. Ces phénomènes se produisant lorsque les vents sont très forts, il est possible que nous n'ayons pas pu les observer en 2014 et que notre compréhension de l'augmentation des déformations à mesure que la vitesse du vent augmente soit biaisée pour les vents très forts.

4.2.2.6. Le comportement au vent des arbres au cours de l'année.

Mesurer le comportement au vent de 30 arbres pendant pratiquement une année est très rare, aussi nos observations sont instructives concernant la variabilité du chargement au cours d'une année. Le hêtre étant caducifolié, la plus profonde modification de son comportement est déterminée par la phénologie. Pendant la saison de végétation, le LAI du peuplement est de 7,5 m^2/m^2. Bien que nous ne disposions pas de mesure de surface de prise au vent en hiver, on peut raisonnablement envisager qu'en hiver, la surface frontale de prise au vent soit plusieurs fois inférieure par rapport à la période en feuille ce qui devrait se traduire par une pente allométrique significativement plus faible. **On constate bel et bien que les arbres sont moins déformés pendant la période hors feuille et que la pente allométrique est souvent la plus forte comme nous l'avions supposé (7,8 % de plus que pour la période marcescence et 1,7 % de plus que pour la période sans feuille). Cependant la différence entre ces 2 états foliés semble inférieure à ce qu'on imaginait intuitivement (Fig.4.13 et 4.14)**.

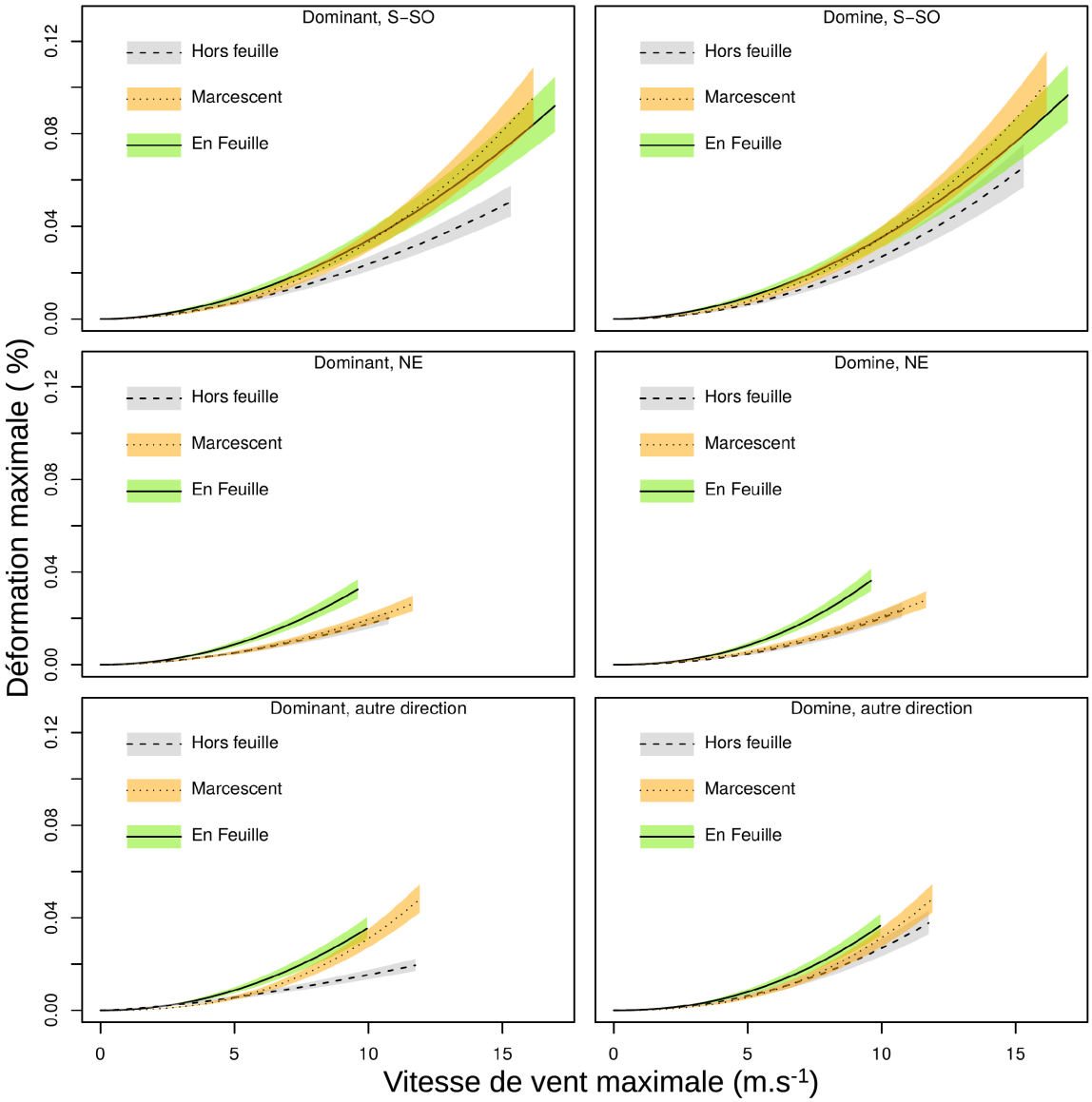


Figure 4.13: Comparaison de la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent maximale en fonction de la phénologie dans 9 situations différentes de direction du vent et du statut social.
L'enveloppe de confiance (au niveau de la population) au risque de 5 % est tracée dans chaque cas sur le domaine de vitesse de vent utilisé pour la calibration du modèle. C'est la raison pour laquelle les vents du S-SO ont la plus large gamme de variation.

Par exemple des rafales de S-SO de 15 $m.s^{-1}$, soit une tempête assez forte pour le peuplement, déforment un arbre dominant de seulement 33 % en moins en hiver. Plusieurs causes peuvent expliquer que le la foliation du houppier n'a pas des effets mécaniques aussi forts qu'escomptés. Premièrement et nous l'avons beaucoup répété, la période hors feuille n'a pas bénéficié d'un échantillon aussi conséquent que les autres périodes et ces résultats doivent être considéré avec plus de recul. L'introduction des effets aléatoires arbres permet néanmoins de prendre en compte une part de la variabilité liée à chaque individu (les facteurs qui ne seraient pas

modifiés au cours de l'année comme l'architecture...) diminuant l'influence de certains arbres au comportement « extrême ». Sur le mélèze, le moment de flexion n'est pas non plus significativement plus fort lorsque les arbres possèdent leurs aiguilles (Hale et al., 2012), la faible diminution des déformations constatée entre période en feuille et hors feuille n'est sans doute pas seulement un artefact méthodologique de notre étude. Si on s'intéresse au comportement dynamique, l'amortissement des oscillations chez des arbres de milieu ouvert diminue de 75 % (Kane and James, 2011) et de 90 %(Roodbaraky et al., 1994) lorsqu'ils perdent leurs feuilles car l'amortissement aérodynamique dû au feuillage est la composante principale de l'amortissement total. Pendant la période en feuille, les arbres absorbent donc plus d'énergie mais la dissipent également beaucoup plus rapidement. Enfin, en hiver la pénétration du vent augmente dans le peuplement. Yi (2008) modélise le profil de vent dans la canopée en fonction de la surface foliaire LAI qui est un bon proxy pour la surface frontale de prise au vent et de la vitesse du vent juste au dessus de la canopée u_h.

$$u(z)=u_h\cdot\exp\left[\frac{LAI}{2}\cdot\left(\frac{z}{h}-1\right)\right] \quad (4.8)$$

En considérant que la surface frontale en hiver soit de 1, on peut donner un ordre de grandeur de la pénétration du vent dans le couvert. À 10 m, soit 2/3 de la hauteur de la canopée, la vitesse du vent est 66 % plus faible lorsque les arbres sont en feuilles qu'en hiver. En terme de traînée, cela représente une force 8 fois plus faible ce qui compense théoriquement une surface frontale 7,5 fois plus forte.

À part lorsque le vent provient du NE, les arbres marcescents se comportent plus comme des arbres en feuilles que comme des arbres sans feuilles (Fig. 4.13 et 4.14). Les composantes du modèle de déformation au vent sont conformes aux hypothèses initiales, à savoir que la pente est plus faible mais l'exposant est plus important que pendant la période en feuille. Pendant cette période, les feuilles sont flétries diminuant ainsi la surface frontale. Elles doivent cependant être moins souples que des feuilles vertes, et donc avoir une capacité de reconfiguration moindre. Au fur et à mesure que l'automne avance, elles peuvent aussi se détacher réduisant d'autant la traînée.

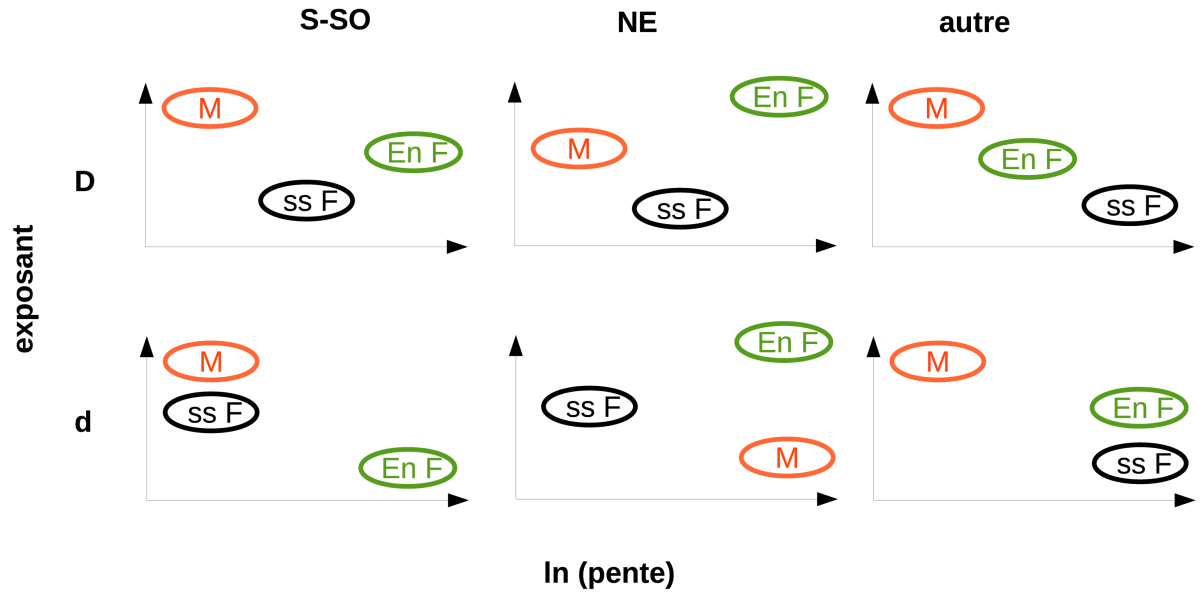


Figure 4.14: Différence des composantes ln(pente allométrique) et exposant de reconfiguration selon la phénologie pour les différentes situations de statut social et direction du vent.
EnF = en feuille ; ssF=sans feuille ; M=marcescent ; SO=directions Sud-Sud ouest ; NE = directions nord est ; autre = autres directions. Lorsque les 2 enveloppes se touchent (verticalement et/ou horizontalement) alors la différence n'est pas significative (risque d'erreur de 5%).

Terminons par **l'effet de la direction du vent. Il se révèle assez négligeable puisque seul les vents provenant du NE lorsque les arbres sont marcescents ont provoqués des déformations plus faibles que les vents d'autre directions (Fig.4.15)**. Hale et al. (2012) avaient constaté que la direction du vent pouvait doubler le moment de flexion chez certains arbres, à cause de l'effet de protection d'un arbre sur un autre plus ou moins marqué selon la direction.

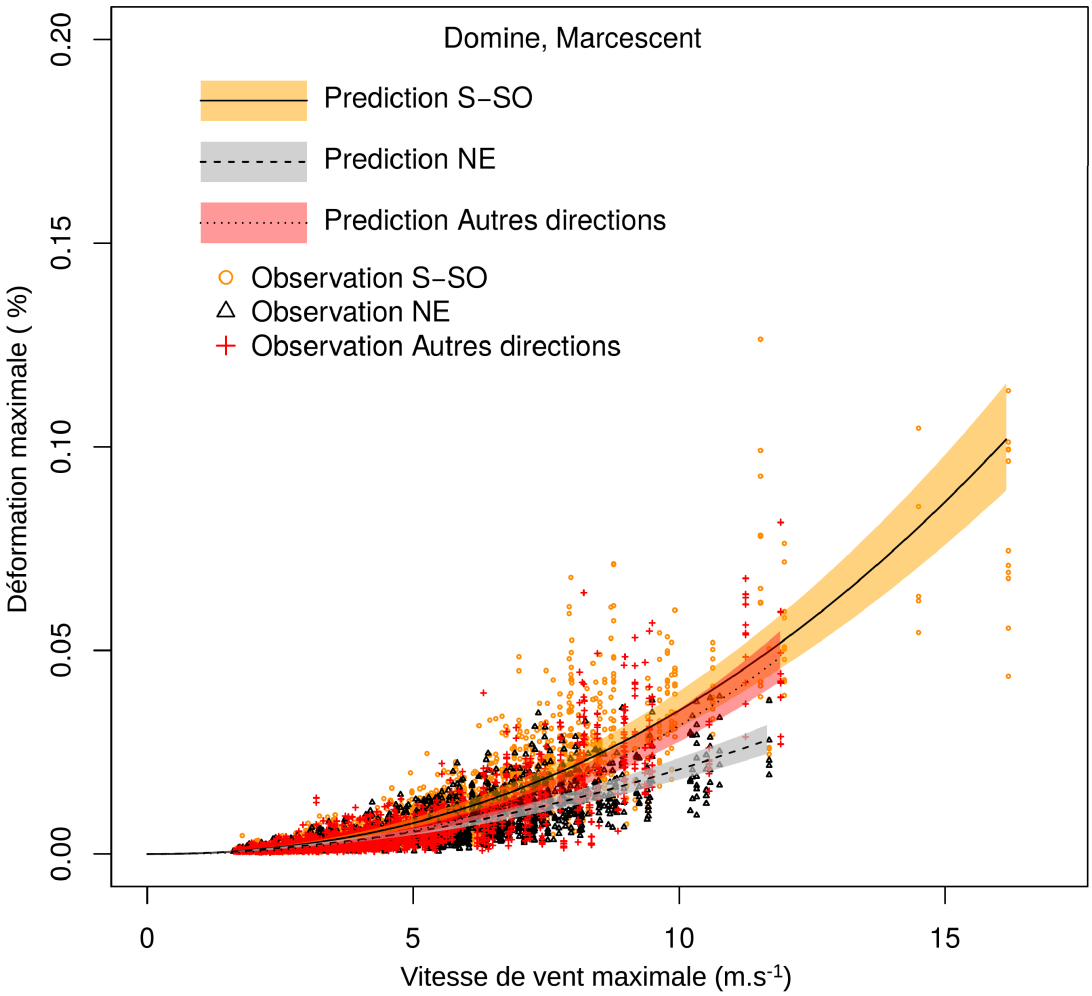


Figure 4.15: Comparaison entre observations et prédictions du modèle dans le cas des arbres dominants et du vent de direction S-SO.
L'enveloppe de confiance (au niveau de la population) au risque de 5 % est tracée dans chaque cas sur le domaine de vitesse de vent utilisé pour la calibration du modèle. Les observations proviennent du jeu de données originel.

Nous ne constatons pas du tout ce phénomène car les dominés, bénéficiant d'une certaine protection, ne réagissent pas différemment des dominants. Les hypothèses initiales concernant la pente allométrique et l'exposant de reconfiguration ne sont pas du tout validées, car les vents dominants ont souvent une pente plus forte mais un exposant plus faible (Fig.4.16). Les vents sur la région ne sont pas très forts si bien que l'analogie avec les arbres ayant un port en drapeaux dans les régions très ventées, qui motivait les hypothèses initiales, n'était certainement pas justifiée.

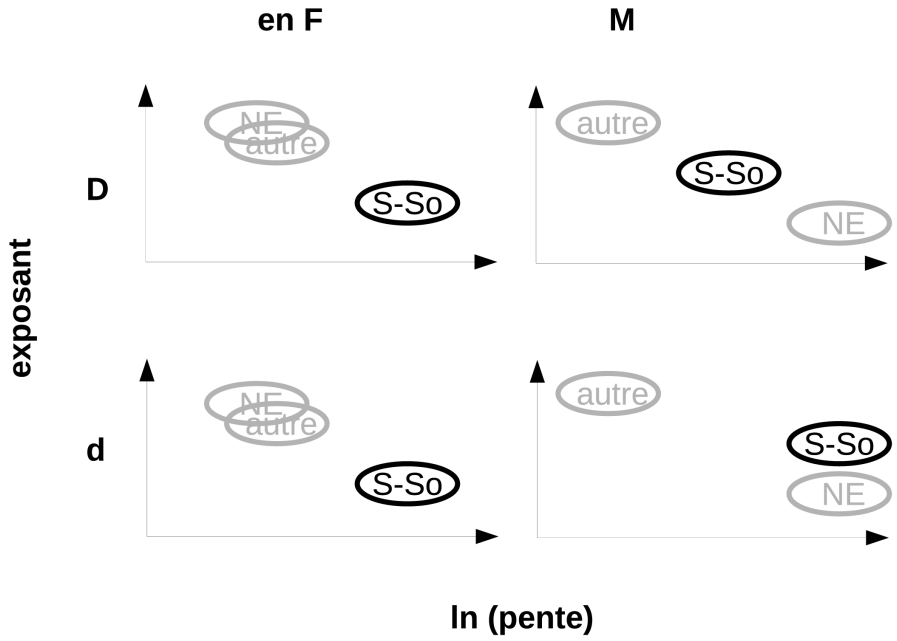


Figure 4.16: Différence des composantes ln(pente allométrique) et exposant de reconfiguration selon la direction du vent pour différentes situations de statut social et de phénologie.
en F = en feuille ; M=marcescent ; D=dominant ; d = dominé. Lorsque les 2 enveloppes se touchent (verticalement et/ou horizontalement) alors la différence n'est pas significative (risque d'erreur de 5%). Étant donné le très faible nombre d'observations pendant la période sans feuille, j'ai choisi de ne pas les traiter ici

4.3. Calcul du risque de dégâts sur la tige induit par le vent

4.3.1. Matériels et méthodes.

Pour tester l'hypothèse H3, nous avons évalué le risque naturel de casse de la tige à 1,30m. La méthode est similaire à celle utilisée par les modèles mécanistes de risque de dégâts forestiers par le vent (Gardiner et al., 2008). Cette méthode est pertinente car elle intègre à la fois le climat du vent et la résistance de l'arbre. Elle est maintenant bien éprouvée et reprise dans les outils de gestion du risque les plus aboutis (Gardiner, Quine, 2000 ; Hanewinkel et al., 2011, 2010). **Tout d'abord il faut calculer la vitesse de vent critique provoquant la rupture de l'arbre à l'aide de la relation entre vitesse de vent maximale et déformations maximales (§4.2.2.2). On estime ensuite la probabilité ou le temps de retour d'une telle vitesse à l'aide de la série climatique des vitesses maximales de vent à Nancy.** Cette technique est souvent utilisée pour prédire le risque pour un arbre moyen du peuplement. Ce n'est toutefois pas forcément le critère le plus pertinent car l'effondrement d'un peuplement est un processus dynamique où les premiers chablis forment des trouées qui surexposent les arbres environnants aux rafales suivantes, ce processus pouvant aboutir à une réaction en chaîne (Dupont et al., 2015). **Nous nous intéresserons donc à la vitesse critique**

pour un arbre moyen et pour un arbre peu résistant. Les effets aléatoires estimés permettent en effet d'estimer la variabilité individuelle du régime de déformation pour les arbres du peuplement et donc pour les arbres les plus faibles. Pour calculer le risque pour un arbre moins résistant, j'ai cherché à augmenter l'exposant, dont l'effet en terme de déformation est beaucoup plus fort que celui de la pente lorsque les vents sont importants. L'exposant suit une loi normale de moyenne 0 et d'écart-type 0,149 (annexe 4.2). Le quantile d'une telle loi à 95 % vaut 0,245. La relation entre les effets aléatoires pente et exposant étant forte, il est possible de calculer qu'un arbre ayant un exposant additionnel de 0,245 devrait aussi avoir une diminution de sa pente de -0,87. J'ai donc repris les mêmes calculs que pour l'arbre moyen en ajoutant ces 2 coefficients additionnels.

Il est délicat de définir un critère de rupture car il s'agit d'un phénomène complexe et il existe assez peu d'informations sur le comportement à la rupture du bois et encore moins du bois vert du hêtre. La flexion est un mode de chargement se traduisant par des contraintes de tension d'un côté de la fibre neutre et de compression de même intensité de l'autre côté. Or la rupture en compression simple dans la direction longitudinale se produit pour des déformations beaucoup plus faibles (de l'ordre de 0.4%, Reiterer and Stanzl-Tschegg, 2001) qu'en tension simple (de l'ordre de 1.5 % à plus de 10 % selon l'angle des micro-fibrilles du bois, Reiterer et al., 1999). La limite de rupture en compression est donc le critère le plus largement utilisé pour caractériser le début d'endommagement qui signe la fin du comportement élastique (le tronc d'arbre reste courbé, même après la recouvrance viscoélastique). Certains auteurs considèrent aussi les déformations à la limite du domaine élastique en compression comme un bon critère car il varie beaucoup moins entre espèces ou le long de l'arbre que les contraintes à la limite élastique (Wessolly, 1995). Ce dernier a mesuré la limite élastique en compression longitudinale sur du bois vert d'un hêtre de 85 ans et a trouvé une valeur de 0,26 % très homogène le long de l'arbre. En flexion 3 points sur 14 tiges de hêtre (bois vert), les déformations à la limite élastique sont en moyenne de 0,37 % (communication personnelle de Bernard Thibaut, chercheur émérite au CNRS et spécialiste du bois). Toutefois, pour observer la casse de ce hêtre (au sens macroscopique), il faudrait que le vent imprime des déformations en flexion bien supérieures à 0,26 % car seule une petite partie de la section de la tige atteint ce niveau maximal de déformation (contrairement à un test de compression pur pratiqué en laboratoire). Il est logique que des spécialistes de la sécurité de l'arbre en ville comme Wessoly utilisent la limite d'élasticité en compression, qui surestime le risque de casse, car les conséquences d'une erreur se mesurent en terme de vie humaine. Du point de vue de l'arbre, ce critère est certainement moins pertinent. Une rupture en compression ne remet pas nécessairement en cause la vie de l'arbre. De même que la fissuration initiale d'un mur ou d'une carlingue d'avion n'occasionne pas toujours la rupture massive et ne remet pas systématiquement en cause la fonctionnalité mécanique, la question de la mortalité ou de la casse sévère d'un arbre au vent demanderait d'étudier le comportement post première rupture, dont la propagation de la fissuration, par les méthodes de la mécanique de la rupture. Pour ce qui concerne les déformations irréversibles (fortes flexions sans rupture nette, similaire à la verse chez les céréales), les arbres peuvent espérer mettre en œuvre les mécanismes de redressement de leurs axes ou de réitération pour corriger le dysfonctionnement (Fournier et al., 2013). **Je vais donc considérer un niveau de déformation correspondant à la rupture en flexion dont la conséquence est plus délétère pour la survie de l'arbre que la limite d'élasticité, même si elle n'est pas non plus forcément associée à une ruine totale**. Nous faisons

donc l'hypothèse que maintenir les déformations induites par le vent sous un critère de rupture en flexion est un critère fort de valeur adaptative. Il est possible d'approcher les valeurs de déformation en rupture en divisant le module de rupture par le module d'élasticité. Il vaut en moyenne 0,71 % (communication Bernard Thibaut, chercheur émérite au CNRS et spécialiste du bois). Dans le calcul de la rupture du bois d'une tige, il est important de rajouter les déformations de maturation (voir discussion dans le §4.1.2). Comme déjà énoncé, elles ont été mesurées sur de nombreuses populations de hêtre dont une partie des arbres du dispositif expérimental de Lyons-la-Forêt (déjà présenté au §2.1) (Dassot et al., 2014) . Sur cet échantillon où les arbres ont une morphologie proche des notres, elles variaient de +0,03 % à +0,12 % selon la direction dans l'arbre et le rapport H/D avec une moyenne de 0,08 % (en utilisant la relation théorique entre indice de contrainte de croissance et déformations à maturation de Bailleres, 1994, expérimentalement validé par Fournier et al. 1994 sur le hêtre). **La valeur finale du critère de rupture retenue est donc 0,71+0,08=0,79 %**

On utilise ensuite le modèle de déformation (4.6) en extrapolation pour calculer la vitesse maximale du vent qui provoque des déformations de 0,79 %. **Finalement, grâce à la relation statistique du §2.3.3.1, il est possible de ramener la vitesse critique calculé sur le dispositif à une vitesse de vent critique à la station de Nancy. Le temps de retour (en année) de la vitesse critique est calculée à partir de la distribution des vents les plus forts sur les 30 dernières années présenté §2.2.1** :

Pour les mois en feuilles (6 mois : avril à septembre) $t_{retour}(u>U_{crit})=\frac{1}{6\cdot\exp\left(-\left(U_{crit}/19{,}6\right)^{5{,}60}\right)}$ (4.9)

Pour les mois sans feuille (4 mois : décembre à mars) $t_{retour}(u>U_{crit})=\frac{1}{4\cdot\exp\left(-\left(U_{crit}/23\right)^{4{,}36}\right)}$ (4.9bis)

En période de marcescence (octobre et novembre) $t_{retour}(u>U_{crit})=\frac{1}{2\cdot\exp\left(-\left(U_{crit}/20{,}9\right)^{5{,}55}\right)}$ (4.9ter)

4.3.2. Résultats et discussion : un peuplement très en sécurité mécaniquement.

Le calcul du risque de dégâts est donné dans le tableau 4.6 pour un arbre moyen du peuplement. Le risque de dégâts apparaît alors très faible quand il est exprimé en terme de temps de retour des dégâts. Le risque en terme de facteur de sécurité pour un vent de 30 $m.s^{-1}$, apparaît par contre plus important.

Phénologie	direction du vent	statut social	vitesse critique ($m.s^{-1}$), parcelle	vitesse critique ($m.s^{-1}$), Nancy	temps de retour des dégâts (ans)
Hors feuille	S-SO	Dominant	71,7	82,0	>>100000
		Dominé	50,1	57,6	>>100000
	NE	Dominant	84,5	96,5	>>100000
		Dominé	57,7	66,2	>>100000
	autre	Dominant	149,8	170,5	>>100000
		Dominé	50,1	57,6	>>100000
En feuille	S-SO	Dominant	53,1	63,3	>>100000
		Dominé	50,8	60,7	>>100000
	NE	Dominant	46,5	55,8	>>100000
		Dominé	37,3	45,4	>>100000
	autre	Dominant	45,6	54,8	>>100000
		Dominé	39,9	48,4	>>100000
Marcescent	S-SO	Dominant	42,0	48,5	>>100000
		Dominé	40,8	47,0	>>100000
	NE	Dominant	67,9	77,7	>>100000
		Dominé	65,5	75,0	>>100000
	autre	Dominant	36,4	42,0	>>100000
		Dominé	37,0	42,7	>>100000

Tableau 4.6: Risque de dégâts en terme de temps de retour du vent critique pour un arbre moyen du peuplement.
Le calcul de la vitesse critique n'intègre pas d'effets aléatoires arbres.

Pour les 5 % d'arbres les moins résistant du peuplement (tableau 4.7), bien que l'apparition des dégâts à 1,30m surviennent pour des vitesses critiques de vent plus faibles, le risque de dommage reste tout de même très faible en terme de temps de retour. **Que ce soit pour l'arbre moyen du peuplement mais aussi pour les arbres a priori les moins résistants du peuplement, le risque de dégâts de casse par des vents violents est très faible. Par conséquence, l'hypothèse H3 (« un arbre acclimaté au vent a un faible risque de casse ») est entièrement validée.** Ce résultat est tout à fait cohérent avec les analyses de dégâts effectuées sur les peuplements de hêtres dans la région de Nancy après le passage de Lothar en 1999, la plus forte tempête que la région ait connue puisque des rafales de 40 $m.s^{-1}$ furent enregistrées à la station de Nancy. Lothar pourrait être classée dans la catégorie vent de Sud-Sud Ouest et peuplement hors feuilles (elle a eu lieu le 26 décembre). D'après notre modèle, un peuplement en futaie régulière de 15 mètres de hauteur n'aurait pas subi de dégâts de casse (vitesse critique = $55,5 m.s^{-1}$). Si le hêtre a beaucoup souffert pendant cette tempête, ce sont surtout les peuplements plus hauts qui ont été endommagés (Bock et al., 2005 ; Bonnesoeur et al., 2013), principalement en mode chablis plutôt que par casse de la tige. Un hêtre de 15 mètres de hauteur avait un risque de dégâts d'environ 10 % alors qu'un arbre de plus de 25 mètres avait plus d'une chance sur deux d'être renversé par une rafale de vent (Bonnesoeur et al., 2013). La probabilité que les tiges d'un peuplement similaire à Vent-éclair cassent pendant la tempête de 1999 était donc faible (moins de 10 %), en accord avec nos résultats.

Phénologie	direction du vent	statut social	vitesse critique ($m.s^{-1}$), parcelle	vitesse critique ($m.s^{-1}$), Nancy	temps de retour des dégâts (ans)
Hors feuille	S-SO	Dominant	65,7	75,2	>>100000
		Dominé	48,3	55,5	>>100000
	NE	Dominant	75,9	86,8	>>100000
		Dominé	54,7	62,8	>>100000
	autre	Dominant	121,4	138,3	>>100000
		Dominé	48,3	55,5	>>100000
En feuille	S-SO	Dominant	50,6	58,2	>>100000
		Dominé	48,7	56,0	>>100000
	NE	Dominant	45,1	51,9	>>100000
		Dominé	37,0	42,8	>>100000
	autre	Dominant	44,3	51,0	>>100000
		Dominé	39,4	45,4	>>100000
Marcescent	S-SO	Dominant	41,3	47,6	>>100000
		Dominé	40,1	46,3	>>100000
	NE	Dominant	63,0	72,2	>>100000
		Dominé	61,0	69,9	>>100000
	autre	Dominant	36,2	41,9	>>100000
		Dominé	36,8	42,5	>>100000

Tableau 4.7: Risque de dégâts en terme de temps de retour du vent critique pour les 5 % d'arbres les moins résistants du peuplement.

La probabilité de dégâts beaucoup plus modérés comme la casse dans le houppier peut également être estimée, en divisant la vitesse critique par la valeur moyenne d'augmentation des déformations dans le houppier (1,65) tout en conservant le critère de rupture (=0,79%), ou la verse associée à des déformations irréversibles en prenant comme critère de rupture la limite élastique plus les déformations de maturation (=0,37+0,08=0,45%). La casse de la tige dans le houppier ou la verse à 1,30m restent des événements rares. L'endommagement mécanique de la tige entière est donc peu probable. Par contre l'apparition de déformations irréversibles dans le houppier n'est pas un événement aussi improbable avec un temps de retour de 65 ans pour une vitesse associée de $28 m.s^{-1}$.

Nos résultats confirment en tout cas que le rapport hauteur sur diamètre, souvent repris dans la gestion forestière comme un facteur de stabilité des arbres pour sa simplicité (Riou-Nivert, 2009), mais réputé moins efficace chez les essences à houppier « globuleux » que chez les conifères sapin ou épicéa (Colin 2009, la forêt face aux tempêtes …) doit être utilisé avec précaution. En effet, les arbres dominés, avec un rapport H/D pourtant nettement plus faible (161 en moyenne contre 104 pour les dominants), ne risquent pas plus de casser que les arbres dominants. Le principe de dimensionnement uniforme s'interprète directement comme une

compensation entre les dimensions mises en jeu dans le moment de flexion et celle mises en jeu dans la résistance à la casse. Les dominés possèdent un diamètre au cube 3,9 fois inférieur en moyenne à celui des arbres dominants mais la différence de hauteur est par contre assez faible. D'après notre modèle statique, on peut donc estimer que la combinaison de la surface de prise au vent par l'exposition des arbres dominés est environ 4 fois plus faible que celle des dominants, ce qui compense leur plus faible diamètre. D'un point de vue pratique, le rapport H/D peut toutefois présenter un garde-fou lors du choix des arbres dans une éclaircie. En effet, une fois la canopée ouverte, l'exposition des arbres augmente si bien que l'allométrie des dimensions ne joue plus son rôle compensateur. Albrecht et al. (2012) ont démontré qu'une éclaircie intense par le haut, qui consiste à enlever prioritairement les arbres de plus faible H/D déstabilisait mécaniquement beaucoup plus les arbres restants qu'une éclaircie par le bas (où l'on retire principalement les arbres avec le plus fort H/D). On peut conclure que l'augmentation d'exposition après une éclaircie est plus importante pour les arbres de statut social inférieur. L'appréciation de la bonne combinaison entre intensité de l'éclaircie, nature de l'éclaircie est toutefois difficile à doser car elle dépend de l'exposition au vent du site. A mon avis, les modèles mécanistes d'estimation du risque (Gardiner, Quine, 2000) restent jusqu'à maintenant la meilleure méthode d'objectiver les décisions à prendre.

Prédire la vitesse critique et le risque de casse d'un arbre ou d'un peuplement est un exercice particulièrement délicat ; aussi il faut garder un regard critique sur la méthode utilisée. Le point le plus discutable consiste à estimer la vitesse critique en extrapolant les prédictions du modèle de déformation bien au-delà de son domaine de calibration (0-17m.s^{-1}). Lorsque la vitesse du vent augmente, certains phénomènes apparaissent comme par exemple la casse de branches dans le houppier. Comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, les parties supérieures de l'arbre devraient casser avant le tronc, réduisant la force de traînée. Améliorer la prédiction du risque à partir de la méthode présentée dans ce chapitre passera par l'augmentation des observations pour pouvoir accroître les faibles chances de mesurer les déformations d'un arbre pendant de très fortes tempêtes.

4.4. Conclusion

Au cours de l'année 2014, nous avons mesuré les déformations induites par le vent pendant plusieurs mois sur une trentaine d'arbres afin d'étudier les conséquences de l'acclimatation mécanique sur le risque de casse par le vent et sur la variabilité des déformations le long de la tige et entre arbres.

- Le peuplement s'est révélé particulièrement résistant au vent puisque même les arbres supposés plus fragiles n'auraient pas été brisés par les plus fortes tempêtes pouvant sévir sur la région. L'acclimatation mécanique des arbres a donc été réellement efficace en réduisant le risque de mortalité.
- Les 4 arbres où des mesures ont étés réalisées le long de la tige ont montré une intensité des déformations augmentant avec la hauteur et plus particulièrement dans le houppier, ce qu'ont confirmé les mesures de défilement au LIDAR terrestre. Nous rejetons donc l'hypothèse d'un

coefficient de sécurité uniforme le long de la tige entière. Cependant, en l'absence de mesure du comportement en fracture du bois, il ne faut pas écarter que le tronc sous le houppier ne présente pas de points faibles particuliers. Ce dimensionnement serait certainement avantageux pour résister au vent puisqu'il assure au houppier une meilleure capacité de reconfiguration à la fois élastique et plastique.

- Le statut social capture une grande partie de la variabilité des dimensions et de l'exposition au vent des arbres du peuplement. Pourtant les arbres dominants et dominés ont un régime de déformation maximale remarquablement similaire malgré des conditions de chargement – bras de levier et exposition – et de résistance – diamètre- a priori discriminantes. Nos travaux valident l'hypothèse d'un dimensionnement mécanique des arbres uniformisant les déformations maximales subies dans son mécanisme et dans ses sorties. En termes de force, la résistance de la tige, en moyenne 4 fois plus grande chez les arbres dominants, leur permet de supporter une force de traînée 4 fois plus grande due à leur houppier plus développé et exposé que celui des dominés.

Chapitre 5. Conclusions et perspectives

Table des matières

Chapitre 5.Conclusions et perspectives.....190

5.1.Synthèse sur l'acclimatation au vent.....192

5.2.Synthèse sur la variabilité entre arbres de la thigmomorphogénèse et de la régulation des déformations.....194

5.3.Vers un modèle de croissance-production forestier dépendant du vent.....197

5.4.Vent-éclair : un dispositif unique pour étudier l'influence du vent sur la croissance des arbres après une éclaircie.....206

Si la capacité des arbres à s'adapter au vent au cours de leur vie est connue depuis des siècles, la découverte du stimulus mécanique réellement perçu, les déformations des tissus vivants, est récente (Moulia et al., 2011, 2015). Cette thèse a largement profité de cette avancée pour étudier pour la première fois la thigmomorphogénèse et l'acclimatation des arbres au vent de manière quantitative en conditions forestières. Ce travail s'appuie sur un dispositif expérimental important où les déformations du bois périphérique dans l'axe du tronc (déformations longitudinales) de 30 tiges de hêtres de statut social contrasté ont été suivies pendant une année, au même titre que leur effet sur la croissance radiale. En modifiant le régime de déformation des arbres, que ce soit par haubanage ou par des flexions artificielles contrôlées, nous avons pu calibrer une loi de réponse de la croissance radiale aux déformations. En étudiant la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent maximale, il a aussi été possible d'étudier le dimensionnement mécanique des tiges résultant de la thigmomorphogénèse. Nous allons maintenant revenir sur ces 2 points pour conclure dans un premier temps sur le rapport entre processus d'acclimatation et état acclimaté puis dans un second temps sur la variabilité de la mécano-perception et de la thigmomorphogénèse entre arbres dans un contexte forestier.

5.1. Synthèse sur l'acclimatation au vent.

Le peuplement a été choisi pour implanter le dispositif expérimental puisque les arbres étaient a priori acclimatés au vent. Cette hypothèse était certes discutable mais motivée par l'absence de perturbations récentes de la canopée. Dans le chapitre 3.3, il a été démontré que les arbres étaient capables de percevoir les stimulations mécaniques (i.e. les déformations) induites par les vents inhabituellement forts et d'y répondre en augmentant la résistance de leur tige via une augmentation de la croissance secondaire. Cette croissance adaptative est partagée par tous les arbres du peuplement. Cette réponse thigmomorphogénétique n'est toutefois pas un processus fréquent chez ces arbres et doit avant tout se produire lors d'épisodes de vent dépressionnaire les plus intenses de l'année. Une telle fréquence rare de réaction est un premier point en faveur d'un peuplement acclimaté (Otte, 2001 ; Borics et al., 2013). Cela ne signifie pas pour autant que les arbres sont incapables de s'adapter à leur environnement, mais bien qu'ils ont déjà atteint un niveau d'acclimatation suffisant. Bien que la cinétique d'acclimatation soit ralentie au moment où nous l'observons dans ce peuplement, son effet global sur la durée de la croissance des arbres a été suffisant, puisque nous avons vu au chapitre 4.3.2 que l'ensemble des arbres du peuplement avaient un très faible risque de casse. Ils sont donc désormais capables de se maintenir dans leur environnement mécanique sans pour autant investir une part importante des ressources qu'ils synthétisent dans le maintien de leur sécurité mécanique. Les déformations varient peu le long des troncs et entre arbres malgré des dimensionnement très contrastés des arbres, notamment entre dominants et dominés. A posteriori, tous ces éléments de preuve convergent : l'acclimatation au vent a été et continue d'être efficace ou autrement dit, le peuplement est bel et bien acclimaté au vent.

De manière plus générale, il faut bien distinguer l'étude de l'acclimatation à un stress environnemental de celle de l'état acclimaté à ce même stress, c'est à dire l'état stationnaire où les organismes ont suffisamment réagi à ce stress pour se mettre en situation de risque minimum et du

même coup de faible réaction. A l'inverse suite à une perturbation, comme une éclaircie qui va augmenter les déformations au vent -et donc la perception du vent-, les réactions physiologiques des arbres devraient être à leur maximum mais c'est précisément à cette période que le risque est le plus important. Pour réellement étudier l'acclimatation, il faut formaliser les deux situations de bon fonctionnement de l'organisme (tableau 5.1). Les dysfonctionnements apparaissent dans les deux autres situations. Lorsqu'un arbre ne peut plus réagir suffisamment pour s'adapter à un signal environnemental annonçant un risque croissant, on peut parler d'une hypo-réaction. Cela constitue le cas d'un arbre perdant sa vigueur (Dobbertin, 2005) : les processus qui amène l'hypo-réaction restent à formaliser : vieillissement ? Effet d'autres stress environnementaux (pollution, sécheresse…) qui diminueraient la sensibilité des fonctions sensitives ou l'intensité des réactions physiologiques déclenchées. La hauteur est reconnue comme premier facteur aggravant le risque de dégâts de tempêtes (Gardiner et al., 2013), alors que les physiciens attendent plutôt des effets dimensionnels faisant apparaître des proportions entre hauteur, diamètre ou volume racinaire/volume aérien (Gardiner et al., 2000). On peut se demander si la hauteur, en plus de représenter un effet dimensionnel (le bras de levier) de premier ordre pour les modèles physiques de risque mécanique, n'est pas aussi un indicateur de vieillissement (âge et hauteur sont très corrélés) et d'une diminution, au fur et à mesure que l'âge et la taille augmentent, de la capacité des arbres à réagir pour acclimater leur dimensionnement à leur environnement mécanique. Le deuxième cas, celui de l'hyper-réaction signifie que les arbres réagissent trop par rapport au risque réel qu'ils encourent. Ce dysfonctionnement est plus difficile à formaliser Cela veut par exemple dire qu'ils augmentent la croissance en épaisseur du tronc (au détriment de la croissance en hauteur) à des seuils de déformation très faibles, ce qui aurait alors comme effet de stabiliser leur géométrie à ces seuils très faibles de déformations dues aux vents. Si certains individus réagissaient ainsi plus, nous devrions les repérer au sein de notre peuplement acclimaté comme ceux qui ont les déformations les plus faibles ; ou plus généralement nous les caractériserions en comparant différents peuplements acclimatés comme les individus, populations ou espèces qui tolèrent moins de déformations. Cela pourrait résulter d'un système de perception-réponse de ces arbres génétiquement adaptés à un environnement où le risque vent est très limitant par rapport à d'autres facteurs environnementaux comme par exemple la compétition, de sorte que les arbres pourraient se permettre de surréagir au vent sans impacter trop leurs autres capacités. Le schéma théorique amène alors à s'interroger sur la relation complexe entre thigmomorphogénèse et régulation de la vulnérabilité au risque: la réaction de croissance au stress mécanique n'a pas seulement la fonction adaptative de prévenir le risque mécanique, elle est intégrée dans un système plus complexe de réaction et d'acclimatation à des stress multiples et de compétition. Une question est alors d'évaluer comment une sensibilité et une réaction plus ou moins fortes au stress mécanique impactent la capacité compétitive ou la capacité à s'acclimater à d'autres contraintes environnementales.

		risque/signal environnemental	
		-	+
réaction physiologique	+	Hyper-réaction	processus d'acclimatation
	-	état acclimaté	Hypo-réaction

Tableau 5.1: Adéquation entre réactions physiologiques et risques encourus

Si conceptuellement il est facile de poser des frontières nettes entre ces 4 situations, le tableau 5.1 ne permet pas en pratique de trouver des critères opérationnels de risque sans quantification plus précise du lien entre croissance et signal perçu de déformation.

5.2. Synthèse sur la variabilité entre arbres de la thigmomorphogénèse et de la régulation des déformations.

Nous avons choisi d'étudier des arbres de statut social différents car la corrélation positive entre l'exposition au vent et à la lumière devait aboutir à un contraste entre arbres à la fois dans le comportement passif (comment un arbre est déformé par un vent donné ?) et actif (quelle est la réponse de croissance à une déformation donnée ?). Nous faisions alors l'hypothèse que les arbres dominants, exposés au vent et à la lumière, seraient plus déformés que les arbres dominés dont le houppier est réduit et protégé du vent. Nous avions aussi supposé que les arbres dominants investiraient plus dans le renforcement mécanique de leur tige alors que les hêtres dominés allouaient la plupart de leurs ressources à l'acquisition de la lumière. Cette conception initiale a été entièrement réfutée par les observations expérimentales. Dans le chapitre 3.3.5, nous avons mis en évidence que l'ensemble des arbres étudiés, quelles que soient leurs dimensions et leur exposition au vent et à la lumière, sont régis par une unique loi de mécano-perception. Cette loi prévoit une réponse radiale thigmomorphogénétique avec une progression logarithmique au-delà d'un seuil de perception (Fig.5.1). L'unicité de cette loi laisse envisager que les fonctions mécano-perceptives et

thigmomorphogénétiques ne varient fondamentalement pas entre arbres du peuplement et donc que la lumière ou la compétition n'interagiraient pas sur les capacités de réponse thigmomorphogénétiques. Des travaux élégants en conditions contrôlées supportent cette vision en montrant que la lumière et le vent régulent de façon opposée la hauteur des plantes dans une canopée dense mais qu'il n'y a pas d'interactions entre ces signaux (Nagashima, Hikosaka, 2012). Pour appuyer le fait que même les arbres apparemment les moins vigoureux sont aussi capables de réagir aux stimulations mécaniques, le calcul de la croissance radiale thigmomorphogénétique (i.e. la part de croissance due à la réponse au stimulus mécanique) montre que les arbres de plus petits diamètres (les dominés) auraient une croissance relative (ratio de l'accroissement sur le diamètre initial) supérieure. Une réactivité forte au stress mécanique conduit à diminuer la croissance en hauteur au profit de la croissance en diamètre. Les arbres dominés pourraient donc être des arbres ayant ainsi perdu leur dominance en hauteur du fait de leur forte réactivité thigmomorphogénétique (peut-être un cas d'hyper-réactivité, cf §5.1?), ce qui aurait alors eu comme effet de diminuer leur capacité d'acquisition de la lumière et donc à long terme de diminuer toutes leurs croissances, en hauteur et en diamètre. Les observations de Jacobs, en 1954, de l'établissement du statut social grâce à la thigmomorphogénèse sur le plus long suivi de croissance jamais réalisé d'arbres haubanés confortent ce mécanisme.

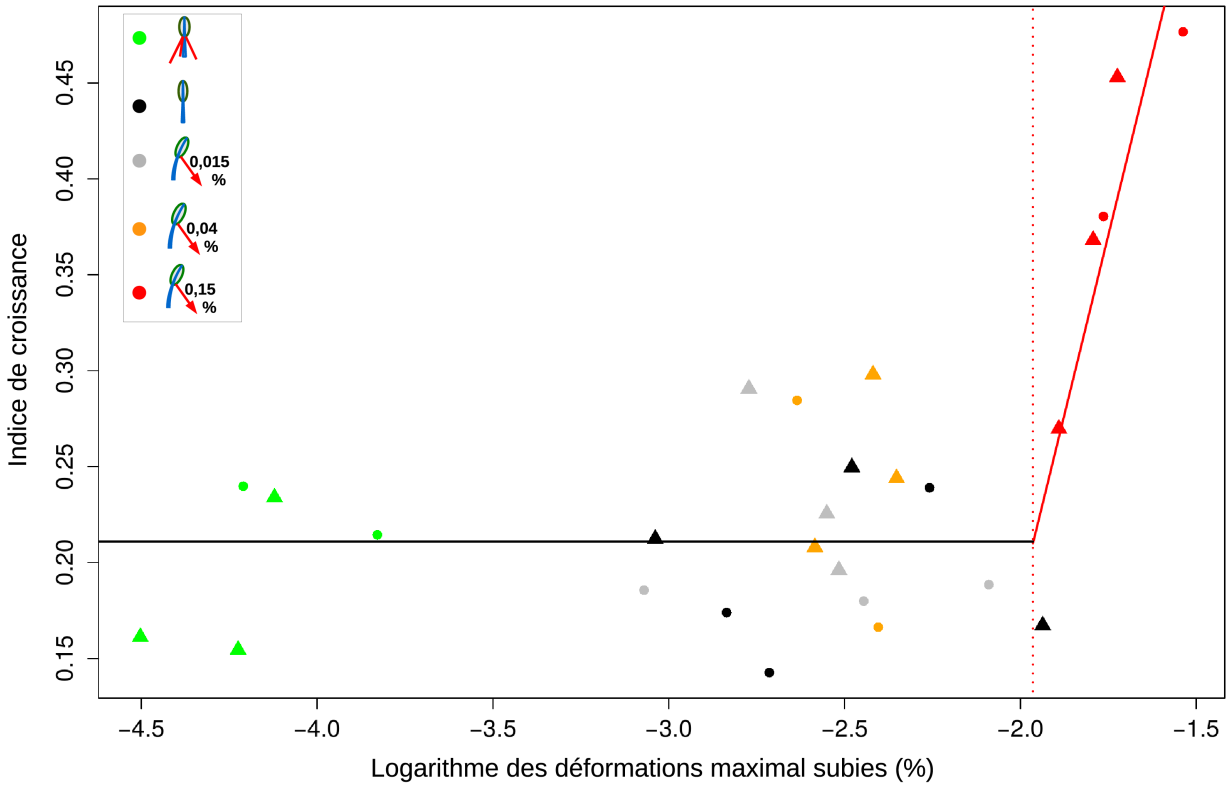


Figure 5.1: Prédictions du modèle mécano-perceptif quantitatif (lignes) et observations ayant servis à son ajustement statistique.
Triangles = arbres dominants et points = arbres dominés. Cette figure est reprise de la figure 14 du chapitre 3.2.4

Les résultats du chapitre 4.2.2.2, plus robustes car établis sur les 30 arbres, confirment le peu de variabilité mécano-perceptive au sein du peuplement. Il apparaît que les déformations maximales sont identiques entre les hêtres dominants et dominés, ce qui montre que leur géométrie pourtant très variable suit néanmoins des proportions qui assurent une perception et une vulnérabilité au stress mécanique peu variable. Le moment de flexion dû au vent qui fait appel à la prise au vent du houppier et au bras de levier de la tige est exactement toujours compensé par le moment résistant de la tige qui dépend du diamètre et de la qualité du bois de la section. Un tel dimensionnement est vraisemblablement la résultante d'une régulation des déformations homogène au sein du peuplement pendant un temps suffisamment long pour qu'il puisse être qualifié de peuplement acclimaté. Pour la première fois, nous apportons donc une formalisation et une validation complètes du mécanisme et des sorties de la théorie des déformations uniformes, plus connue sous le nom des « contraintes uniformes » (Dean & Long, 1986; Lundqvist & Elfving, 2010; Hale et al., 2012), à l'échelle d'une population. Cette théorie empirique postule que tous les arbres de la population sont également vulnérables au stress mécanique. Elle approxime alors la vulnérabilité mécanique par la contrainte mécanique longitudinale du bois périphérique (tension ou compression). La théorie est utilisée pour justifier des lois empiriques allométriques entre diamètre, hauteur et prise au vent (dimensions du houppier). Dans notre théorie du peuplement acclimaté au stress mécanique, la croissance a eu le temps de se mesurer et de se réguler aux vents pour atteindre un état d'iso-déformation (allongement ou raccourcissement relatifs des fibres de bois). Ces déformations sont la variable perçue par la thigmomorphogenèse, elles sont également proportionnelles à la contrainte mécanique des modèles du dimensionnement iso-contraint (via le module d'élasticité qui peut varier au sein d'un arbre). La comparaison de nos arbres avec ceux de peuplements de dimensions, d'exposition au vent et d'espèces différentes laisse envisager un potentiel d'application relativement large en écologie.

L'interaction entre thigmomorphogénèse et préférences écologiques d'une plante pour la lumière n'est pas pour autant un sujet sans intérêt ou épuisé. Tout d'abord, la loi unique de la figure 5.1 reste limitée aux hêtres de notre peuplement. Il serait utile de caractériser des essences ayant des stratégies écologiques radicalement différentes (espèces pionnières intolérantes à l'ombre contre espèces climaciques tolérantes à l'ombre) en poursuivant les travaux pionniers de (Jaouen, 2007 ; Jaouen et al., 2010) en forêt équatoriale. En milieu tempéré, les travaux sur le hêtre, issus de cette thèse et de Vent-éclair plus généralement, offrent déjà une caractérisation fine de la mécano-perception d'une essence climacique tolérante à l'ombre. Les expérimentations conduites sur des conifères tolérants à l'ombre du genre *Picea* (Blackburn, 1997) pourraient être ré-examinés et étendus. Le peuplier constituerait certainement une essence héliophile de premier choix, car de nombreux travaux sur la mécano-perception du peuplier ont déjà été réalisés (Pruyn et al., 2000 ; Coutand et al., 2009 ; Martin et al., 2014). De plus, on a séquencé le génome du peuplier ce qui faciliterait la compréhension du déterminisme génétique de la thigmomorphogénèse. Enfin la croissance du peuplier est très rapide ce qui facilite les mesures de croissance. A quand un petit frère du dispositif lorrain sur une plantation de peupliers?

5.3. Vers un modèle de croissance-production forestier dépendant du vent.

Nous défendons l'idée que les modèles de croissance forestiers auraient beaucoup à gagner à introduire explicitement le vent comme déterminant environnemental via les processus de thigmomorphogénèse (Figure 5.2).

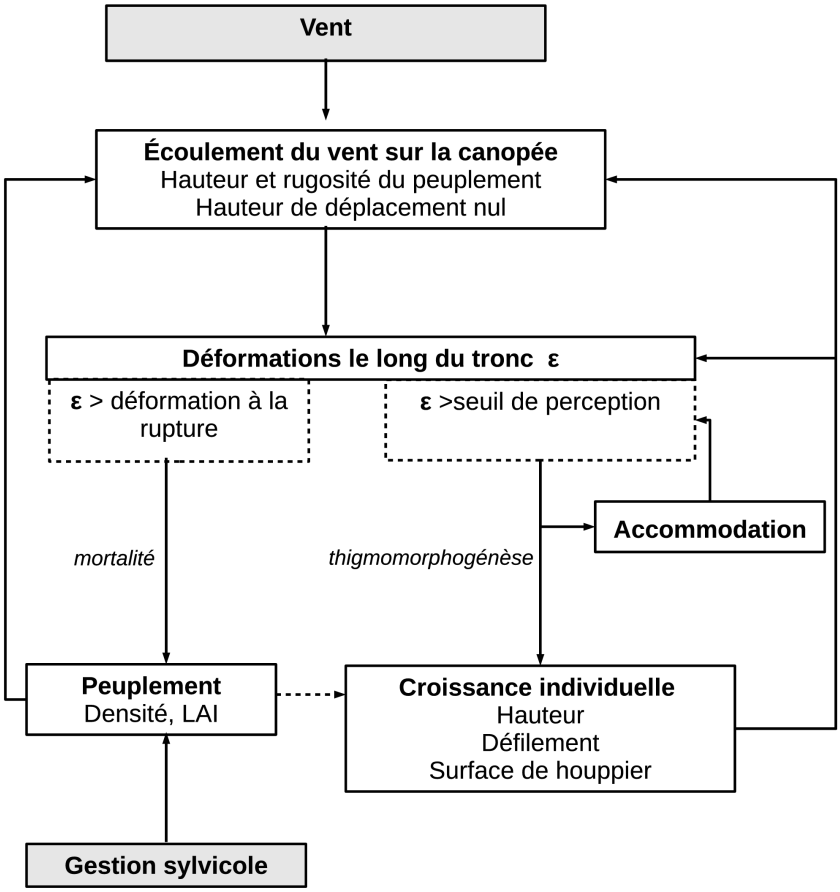


Figure 5.2 : Modélisation des interactions mécaniques entre le vent et la forêt.
Les forçages externes sont grisés. Les modèles de croissance existants se sont surtout attachés aux relations entre peuplement et croissance individuelle comme la compétition (flèche en pointillés)

D'une part l'acclimatation des arbres au vent permet d'améliorer la prédiction des dimensions des arbres et de leurs relations de proportionnalité : hauteur dominante, relation hauteur-diamètre, défilement et volume de la tige (Jacobs, 1954 ; Meng et al., 2008) pour les variables plus classiques. La récolte croissante des rémanents d'éclaircie (les branches) pousse aussi à mieux prédire le volume des branches et là encore l'interaction avec le stress mécanique du vent s'avère importante (Watt et al., 2005). Enfin, mieux comprendre l'acclimatation au vent, c'est aussi prédire beaucoup

plus efficacement le risque que les tempêtes font courir à nos forêts (Gardiner et al., 2010, 2013). On peut oser penser qu'un peuplement vulnérable, c'est d'abord un peuplement qui n'a pas pu s'acclimater. Dans ce cas, le risque devrait être prédit à partir de l'histoire et la dynamique des perturbations du peuplement (par exemple la date de la dernière éclaircie), plus qu'à partir des variables environnementales et dendrométriques qui peuvent pourtant découler plus directement du modèle physique de la casse ou du renversement.

Des progrès ont déjà été fait dans ce sens. Il existe des modèles de croissance forestiers qui utilisent le principe d'un dimensionnement mécanique homogène entre les arbres d'un peuplement pour ajuster la croissance radiale des tiges à la taille du houppier (Lundqvist, Elfving, 2010 ; Dean et al., 2013). Lundqvist & Elfving (2010) proposent même de revisiter l'indice de fertilité comme une combinaison d'une vraie fertilité du sol (indice=masse d'aiguilles que le peuplement peut produire) et un effet thigmomorphogénétique du vent. Pour les modèles de dégâts forestiers, la nouvelle version de GALES (Hale et al., 2015) est fondée sur l'acclimatation des dimensions des arbres à leur environnement local et permet d'estimer simplement le moment de flexion individuel puis de le comparer à la résistance à la casse et au renversement. Cette nouvelle version se révèle très prometteuse et l'évaluation individuelle des dégâts permettrait pour la première fois d'obtenir une estimation des dégâts en volume.

Les modèles forestiers s'appuyant sur un dimensionnement mécanique homogène (dimensionnement « iso-contraint ») ont représenté un premier pas très important et les résultats établis au chapitre 4 confirment leur intérêt. Ils présentent cependant deux lacunes importantes :

- Ces modèles sont totalement empiriques puisque l'acclimatation au vent qui est implicitement responsable du dimensionnement final reste une boîte noire. Ni la thigmomorphogénèse et la croissance en général (= moteur de l'acclimatation), ni le vent, (=ce à quoi les arbres doivent s'adapter), ne sont inclus explicitement dans ces modèles. Bien que la loi des déformations uniformes au niveau de la population semble largement partagée lorsque que l'on compare (§4.2.2.4) le dispositif Vent-éclair à ceux mis en place par (Hale et al., 2012), nous avons toutefois pointé des différences entre sites (Harwood vs Kyloe) ou entre espèces (épicéa de sitka vs mélèze ou hêtre). D'un point de vue pratique cela signifie qu'il faudrait recalibrer la loi à chaque nouvelle situation, ce qui est impensable vu la complexité du dispositif à mettre en place. Seidl et al. (2014) ont pourtant choisi de reprendre la nouvelle version de ForestGALES telle quelle pour estimer les dégâts dans une forêt du sud de la Suède, utilisant le modèle dans un environnement totalement différent de son domaine de validation (extrapolation à 2 nouvelles espèces, le pin sylvestre et le bouleau, mais aussi à des vents très forts). Une telle pratique est fortement déconseillée (Lanquaye-Opoku, Mitchell, 2005). Ainsi, si la confrontation des prédictions aux observations n'est globalement pas mauvaise dans leur étude (Seidl et al., 2014), un examen plus détaillé laisse apparaître des biais problématiques. Un modèle de croissance dépendant du vent doit permettre de comprendre comment le régime de vent et plus généralement la dynamique de croissance modifient l'allométrie des dimensions (cf Meng et al., 2008; Watt & Kirschbaum, 2011 qui traitent de la variation des allométries d'origines mécaniques selon des gradients environnementaux). Cette allométrie ne serait plus alors une loi semi-

empirique à recalibrer constamment, mais résulterait de processus thigmomorphogénétiques explicitant la croissance. Le problème sera alors de s'assurer que les paramètres des modèles thigmomorphogénétiques sont réellement plus stables (ou plus facilement mesurables) que ceux des lois empiriques. Dans la perspective du changement climatique, une telle approche permettrait de simuler les conséquences d'une modification climatique sur les allométries mécaniques et in fine sur la résistance au vent.

- Ces modèles issus des théories du dimensionnement mécanique sont intrinsèquement des modèles statiques présupposant l'acclimatation parfaite et non de vrais modèles dynamiques. Ils supposent notamment que l'adaptation du diamètre au chargement de l'arbre par le vent est instantanée. Ils ne permettent pas de prédire la durée nécessaire pour qu'un arbre s'acclimate à son environnement, par exemple après une perturbation sylvicole (éclaircie) ou naturelle (trouée). Cette durée est pourtant de première importance pour la gestion forestière mais elle reste estimée empiriquement (de 5 à 10 ans même si des vieux peuplements ont montré une durée dacclimatation plus proche de 20 ans, Bevilacqua et al., 2005). Or pour modéliser ce qu'est l'acclimatation après une perturbation et le régime transitoire complexe qui s'ensuit, il faut expliciter le temps. Nos travaux ne permettent pas encore d'envisager la croissance après une perturbation mais ils ont l'avantage d'intégrer explicitement le temps via la croissance, ce qui représente un premier pas essentiel pour l'élaboration d'un modèle de processus dynamique.

Je vais donc maintenant esquisser le cadre formel et les équations constitutives d'un premier modèle d'acclimatation dynamique des arbres au vent qui répondent à ces deux critiques. Ce modèle représente une synthèse de l'ensemble des travaux de cette thèse. Il repose sur plusieurs hypothèses majeures, aussi parcimonieuses que possible:

- L'acclimatation au vent se fait uniquement par la thigmomorphogénèse qui modifie les dimensions des arbres, selon une allométrie que nous chercherons à déterminer, de façon à réguler les déformations subies. Il n'y a donc pas d'adaptation « passive » comme le phénomène de « port en drapeau » qui résulterait, au premier ordre du moins, de processus passifs d'abrasion ou de flexibilité des rameaux dans le vent, sans nécessité d'invoquer des régulations actives par la croissance (Telewski, 2012).
- Il n'y a pas d'accommodation perceptive ce qui signifie que les fonctions mécano-perceptives restent constantes dans le temps. Cette hypothèse est forte. La lever sans hypothèses simples sur les variations de ces fonctions diminuerait considérablement l'intérêt de la modélisation dynamique des processus puisqu'il faudrait sans cesse recalibrer les paramètres de la loi de perception réponse. On a toutefois vu dans le chapitre 3.3.3 qu'il existait un modèle d'accommodation qui s'intégrerait assez facilement dans le modèle général d'acclimatation. Si nous ne l'incluons pas ici, c'est par souci de simplicité.
- Il n'y a pas non plus de mémoire des déformations perçues et donc pas de réactions thigmomorphogénétiques différées.
- Les arbres ont toujours suffisamment d'énergie et de photosynthétats pour répondre aux stimuli mécaniques. L'interaction entre stress devra être étudiée ultérieurement.

- Les propriétés mécaniques du bois ne sont pas modifiées au cours du temps. Il serait néanmoins aisé de prendre en compte pour un cas donné les patrons connus de variations de ces propriétés avec l'âge ou la vitesse de croissance.

Commençons par définir le système étudié. Il s'intéresse à la croissance d'une population d'arbres d'un peuplement équienne et de structure régulière. Le peuplement est acclimaté et la canopée est refermée. Chaque arbre i est constitué d'une tige assimilable à une poutre de hauteur H_i et de diamètre à 1.30m D_i, ancrée fermement au sol. La force de traînée est appliqué à la hauteur H_i. Le produit de la surface frontale A_i de prise au vent (sans reconfiguration soit en l'absence de vent) par le coefficient aérodynamique de traînée $C_{x,i}$ est considéré comme un tout $(AC_x)_{0,i}$. Cet ensemble permet de définir de manière très générale les déformations maximales induites par le vent sur la tige à hauteur de poitrine (1,30m):

$$\varepsilon_i(z=1.3,t)=\frac{32\cdot\rho_{air}}{\pi\cdot E}\times f(rafales)_i\times\frac{H_i(t)\times(A\cdot C_x)_{0,i}(t)}{D_i(t)^3}\times U(H_i,t)^r \quad (5.1)$$

avec ρ_{air} la densité de l'air, $U(H_i,t)$ la vitesse moyenne du vent (vent météorologique), et E le module d'élasticité du bois en flexion (Pa). L'efficacité de reconfiguration vaut r (cf 4.2.2.5 et 1.2.1.4). Le facteur de rafales est une fonction inconnue égale à $f(rafales)_i$ qui formalise le lien entre moment de flexion statique et dynamique(Gardiner et al., 1997). La vitesse du vent dans la canopée suit un profil décroissant avec la hauteur :

$$U(z,t)=g(z,U_{canope},densité) \quad (5.2)$$

où la vitesse du vent dépend de la hauteur z, de la vitesse du vent au-dessus de la canopée U_{canope} (en pratique juste à la hauteur des plus hauts arbres du peuplements ou à 2-3 hauteurs d'arbre), et de la densité du peuplement ou du LAI (voir par exemple l'équation (4.8) pour un exemple de fonction g). La vitesse du vent diminuant à mesure que le vent s'enfonce dans le couvert, les arbres dominés (plus petits) ont bien une exposition au vent plus faible que les arbres les plus hauts. Pour simplifier, j'ai considéré que tous les arbres avaient un module d'élasticité E identique. Je suppose aussi que le profil de vent et le facteur de rafales restent constants au cours du temps ce qui représente une hypothèse très forte. Cela signifie que le statut social d'un arbre se maintient au cours du temps ou que le facteur de rafales ne change pas avec la hauteur du peuplement. Les dimensions évoluent au cours du temps grâce à la croissance. De façon très générale, on peut donc écrire le système d'équations différentielles de la croissance suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dH_i}{dt}&=p_H+T_H[\varepsilon_i(z=1.3,t)]\\ \frac{d(ACx)_{0,i}}{dt}&=p_A+T_A[\varepsilon_i(z=1.3,t)]\\ \frac{1}{D_i}\cdot\frac{dD_i}{dt}&=p_D+T_D[\varepsilon_i(z=1.3,t)]\end{aligned} \quad (5.3)$$

où p désigne la croissance potentielle en l'absence de stimulus mécanique et T, pour thigmomorphogénèse, est une fonction qui dépend des déformation perçues. Les indices sont

relatifs au processus de croissance étudié : H hauteur, D diamètre, A prise au vent combinant surface frontale et qualité aérodynamique du houppier. Les déformations correspondent aux déformations maximales subies pendant une période dt à la hauteur 1,3m. Cette formulation est très simple, une formulation alternative très intéressante serait celle plus physiologique proposée dans le modèle S^{3}m (cf §1.2.2.4).

$$\begin{aligned}
\frac{dH_i}{dt} &= p_H + T_H\left[\iiint_V \varepsilon_i(t).dV\right] \\
\frac{d(ACx)_{0,i}}{dt} &= p_A + T_A\left[\iiint_V \varepsilon_i(t).dV\right] \\
\frac{1}{D_i}\cdot\frac{dD_i}{dt} &= p_D + T_D\left[l_s \cdot \iint_{section} \varepsilon_i(t).dR.d\theta\right]
\end{aligned} \qquad (5.3bis)$$

Dans S^{3}m, c'est la somme des déformations (en réalité du signal de chaque cellule qui est lui même proportionnel à la déformation) qui est responsable de la réponse de croissance. Pour la croissance primaire, la somme est intégrée sur l'ensemble des éléments vivants dV de l'arbre alors que pour la croissance secondaire, l'intégration (rayon R et angle θ) est réalisée localement à 1.3m sur une longueur caractéristique de tissu l_s. L'avantage de S^{3}m est d'ajouter un effet taille de l'arbre via l'intégration des déformations sur sa structure perceptive. Nous allons maintenant poursuivre le développement de notre modèle à partir du système d'équations (5.3) où la croissance dépend des déformations à 1.3m car il est plus simple mais garderons en tête la formulation alternative S^{3}m. La croissance en diamètre est un processus relatif, les tissus actifs de croissance augmentant avec la circonférence, c'est pourquoi nous divisons par D_i. Par contre, dans le cas de la croissance primaire, la longueur de la zone de croissance n'augmente pas avec la hauteur et il est préférable de garder une formulation absolue. Considérer que la croissance primaire en l'absence de vent est linéaire, est tout à fait acceptable à part lorsque les arbres sont encore à un stade très juvénile. En effet pendant les premières années, la croissance primaire montre une phase exponentielle avant de ralentir et éventuellement de saturer. Les modèles de croissance-production forestiers négligent souvent le stade très juvénile du peuplement et notre modèle s'inscrit aussi dans ce cadre. Pour la croissance en surface frontale, bien qu'il s'agisse de croissance primaire, la formulation absolue plutôt que relative est un peu plus discutable car le nombre de méristèmes apicaux portés par le houppier augmente avec sa taille. La fonction thigmomorphogénétique est définie comme :

$$\begin{array}{llll}
si & \varepsilon<\varepsilon_0 & T_H[\varepsilon_i(t)]=0 \\
si & \varepsilon>\varepsilon_0 & T_H[\varepsilon_i(t)]=m_H \\
si & \varepsilon<\varepsilon_0 & T_A[\varepsilon_i(t)]=0 \\
si & \varepsilon>\varepsilon_0 & T_A[\varepsilon_i(t)]=m_A \\
si & \varepsilon<\varepsilon_0 & T_D[\varepsilon_i(t)]=0 \\
si & \varepsilon>\varepsilon_0 & T_D[\varepsilon_i(t)]=m_D
\end{array} \qquad (5.4)$$

Si les déformations sont inférieures au seuil de perception des déformations ε_0, il n'y a pas de thigmomorphogénèse, sinon, elle dépend de la mécano-sensibilité m_H, m_A ou m_D. m_D est un paramètre positif par contre m_H et m_A sont négatifs car la thigmomorphogénèse augmente la

croissance en diamètre mais diminue la croissance primaire. Plusieurs remarques sur cette fonction thigmomorphogénétique d'une très grande simplicité. Premièrement, bien qu'au-delà du seuil, l'intensité des déformations augmente la croissance en diamètre, je n'ai considéré qu'une réponse en seuil. Il sera possible d'améliorer la formulation mais je pense que fondamentalement ce raffinement ne devrait pas modifier le comportement du modèle. Cette formulation minimaliste de la thigmomorphogénèse apporte bel et bien le comportement recherché d'un effet de rétroaction et donc de régulation des déformations. Deuxièmement, la condition de déclenchement de la thigmomorphogénèse est la même quelque soit la réponse considérée (déformations supérieures au seuil de perception). Il n'est pas inconcevable que le seuil de perception soit le même car la validité de S^{3}m prévoit une homogénéité des fonctions de perception au sein d'un même arbre (Moulia et al., 2011, 2015). Il est plus gênant de considérer le signal de croissance induit par les déformations perçues comme identique pour la croissance primaire et secondaire (voir le modèle alternatif 5.3bis et §1.2.2.4.). Encore une fois, même si les hypothèses ne respectent pas les connaissances les plus affûtées dans le domaine, le comportement du modèle peut être correct et prédire suffisamment bien l'acclimatation au vent à l'échelle de l'arbre. En termes de vitesse de vent, les déformations sont perçues lorsque :

$$U(H_i,t) \geq \sqrt[r]{\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t)}} \quad (5.5)$$

La loi théorique de Weibull (paramètre d'échelle λ, paramètre de forme k) convient souvent bien pour représenter la distribution de la vitesse du vent sur des séries temporelles assez longues (plusieurs années). D'après cette loi, la probabilité que les déformations subies soient supérieures au seuil de perception vaut :

$$\begin{aligned} Pr[\varepsilon_i(t) \geq \varepsilon_0] &= Pr[U(H_i,t) \geq \sqrt[r]{\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t)}}] \\ &= \exp[-(\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t) \times \lambda^r})^{k/r}] \end{aligned} \quad (5.6)$$

La fonction de répartition de la loi de Weibull présente de plus des propriétés très intéressantes pour modéliser une fonction seuil (qui est une fonction créneau à proprement parler). Elle prend ses valeurs dans [0-1] et possède une forme sigmoïde. Lorsque la pente de la sigmoïde au niveau du point d'inflexion est forte, ce type de fonction peut approcher de manière continue, une fonction de seuil. En combinant les équations (5.3), (5.4) et (5.6), on aboutit à :

$$\begin{aligned} \frac{dH_i}{dt} &= p_H + \exp[-(\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t) \times \lambda^r})^{k/r}] \times m_H \\ \frac{d(ACx)_{0,i}}{dt} &= p_A + \exp[-(\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t) \times \lambda^r})^{k/r}] \times m_A \\ \frac{1}{D_i} \cdot \frac{dD_i}{dt} &= p_D + \exp[-(\frac{\pi \cdot E}{32 \cdot \rho_{air} \times f(rafales)_i} \times \frac{\varepsilon_0 \cdot D_i(t)^3}{H_i(t) \times (A \cdot C_x)_{0,i}(t) \times \lambda^r})^{k/r}] \times m_D \end{aligned} \quad (5.7)$$

La figure 5.3 reprend les grands traits du modèle qui permet finalement de décrire l'évolution des dimensions à partir de 11 paramètres :

- Croissance potentielle d'un arbre en l'absence de signal mécanique : p_A, p_H et p_D.
- Mécano-perception à l'origine de la réponse thigmomorphogénétique : m_H, m_A , m_D et ε_0.
- Comportement de l'arbre dans le vent : reconfiguration r et pré-facteur c regroupant le module d'élasticité, l'exposition et le facteur de rafale
- Climat venteux via la loi de Weibull : λ et k.

Par rapport aux modèles de croissance classiques utilisés en foresterie, celui ci n'utilise pas de fonction de freinage explicite (à la différence du modèle logistique ou de Gompertz) ni le concept d'indice de fertilité stationnel. Ici l'accélération-ralentissement de la croissance n'est liée qu'à la réponse thigmomorphogénétique, à l'hétérogénéité entre arbres de la prise au vent et à sa variabilité temporelle. Cette option, qui rend le modèle explicitement dépendant du climat, facilite son analyse et sa possibilité de réfutation expérimentale. Mais il nous faut alors bien réfléchir à la fois à l'analyse de son comportement et de ses prédictions, et aux conditions expérimentales permettant son évaluation et sa confrontation aux données de l'expérience. Une fois posées ces équations, il reste encore un long travail à accomplir avant d'achever un outil pertinent et robuste pour comprendre et éventuellement prédire l'acclimatation mécanique des arbres. Un examen rapide montre que le système d'équations présenté ne possède pas de solution analytique, et sa forme trop complexe ne laisse que peu de prise à l'intuition pour comprendre son comportement mathématique du type « que se passe-t-il si le seuil de perception diminue ?». Le modèle doit être résolu numériquement ce qui s'avère être un travail délicat. Avant toute chose, pour faciliter la compréhension, il faudrait mener une analyse de sensibilité pour observer comment le modèle se comporte lorsque l'un des paramètres change. Étant donné la forte non-linéarité du modèle et les interactions possibles, une analyse de sensibilité globale (Saltelli, 2008) est plus appropriée pour laisser émerger les propriétés insoupçonnées du modèle. Ce travail permettra de cibler quelle est l'influence de chaque paramètre sur les sorties du modèle et donc d'attacher plus ou moins d'importance à leur évaluation expérimentale par la suite.

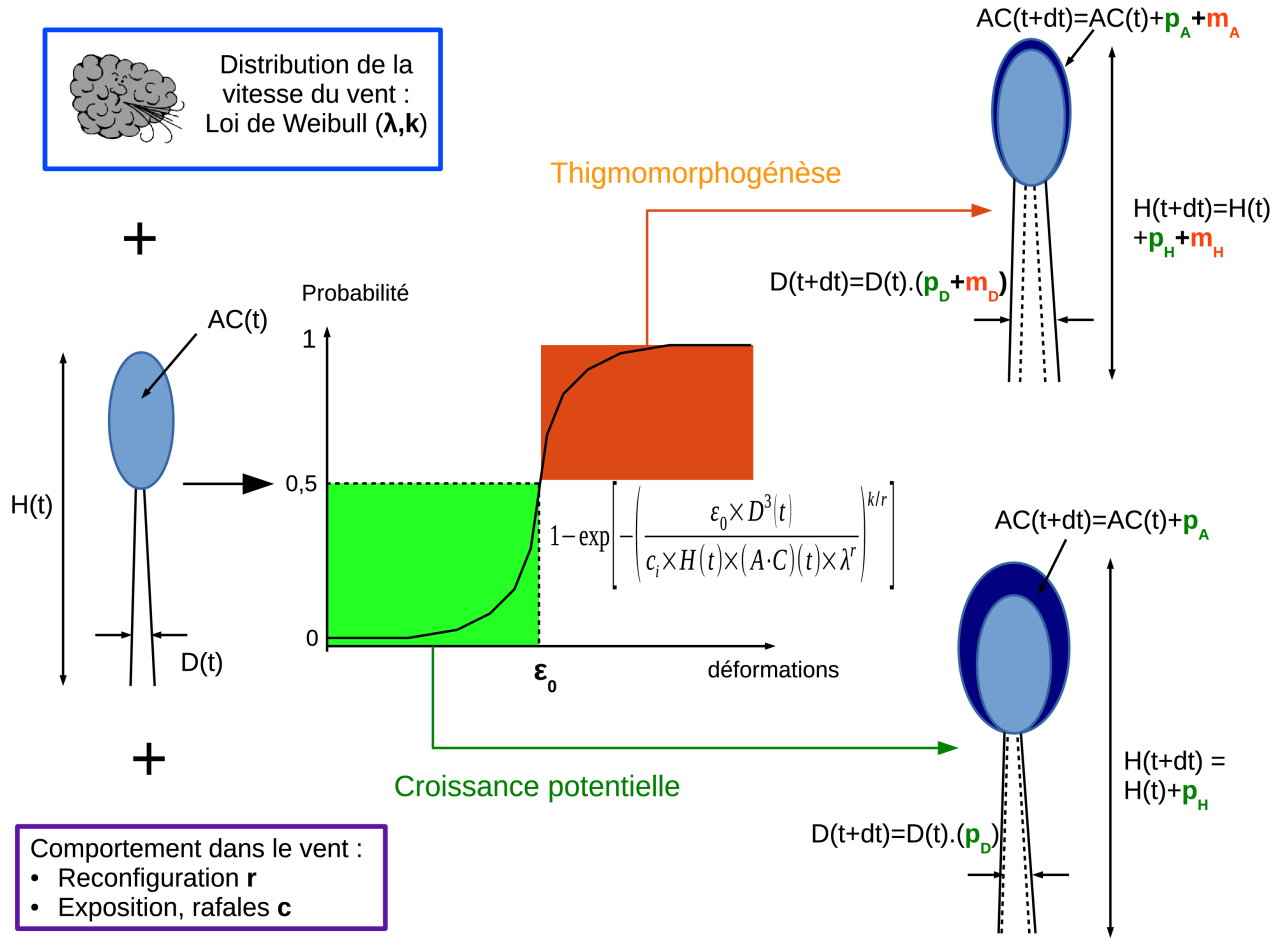


Figure 5.3: Schéma conceptuel du modèle de croissance thigmomorphogénétique.
En raison du manque de place sur le schéma, le pré-facteur $32\rho_{air}.f(rafales)_i/\pi.E$, dans l'équation (5.6) de la probabilité qu'une déformation dépasse le seuil de perception, est remplacé par c_i.

La confrontation à des mesures réelles est une étape indispensable de validation/réfutation d'un modèle. Le modèle permet de forger des hypothèses qui sont validées ou réfutées par des expériences spécifiques. Il doit être validé dans ses mécanismes (croissance adaptative, comportement mécanique homogène des arbres) ce qui nécessite de mesurer finement les couples croissance et déformations ou déformations et vent. Des dispositifs expérimentaux assez lourds comme Vent-éclair ou le recours à des souffleries (pour mesurer la reconfiguration et plus généralement améliorer la relation vent-déformation) peuvent permettre d'y parvenir. Chaque mécanisme peut cependant être validé individuellement sans que le modèle général ne fonctionne. La vraie difficulté est de pouvoir intégrer l'ensemble de ces modules en un tout. On valide alors l'influence des différents paramètres mais aussi les relations qu'il y a entre eux. Le modèle pourrait fonctionner de manière générale sans que toutes les pièces du puzzle soient connues. Et mieux, il pourrait permettre d'estimer des paramètres délicats à mesurer (les paramètres de mécano-perception) à partir d'observations sur les dimensions et la croissance.

Bien que toutes ces études sur le modèle n'aient pas pu être conduite au cours de cette thèse (pour des questions évidentes de temps), je voudrais quand même essayer de donner un exemple d'utilisation de ce modèle pour illustrer son utilité pour éclairer une question importante ainsi que la façon dont le dialogue entre modèle et expérimentation doit être conduit. Cette question est la suivante : comment le vent façonne-t-il les dimensions des arbres à la surface du globe ou pour être plus précis, comment évolue l'allométrie entre le diamètre, la hauteur et la surface du houppier entre des lieux plus ou moins ventés? Cette question peut se décliner à des échelles d'espace très variées, depuis la comparaison entre des ensembles synoptiques (~1000km) jusqu'à celle très locale entre 2 versants de montagne par exemple, l'un très exposé au vent et l'autre souvent protégé. Cette question soulève aussi la variation de l'indice de fertilité en fonction du vent (Bontemps & Bouriaud, 2014, cf paragraphe introductif 1.1), ou la transposition du nouveau modèle de risque de dégâts ForestGALES (Seidl et al., 2014 ; Hale et al., 2015) à d'autres régions que celles utilisées dans sa calibration. Le modèle que nous avons développé convient parfaitement pour étudier cette question cruciale et guider l'expérimentation et les mesures. Dans le modèle (5.7), cela revient à tester la dépendance entre l'accroissement des dimensions (hauteur, surface frontale et diamètre) et les paramètres de Weibull (λ, k) de distribution du vent, connaissant les dimensions. Il faudrait alors réaliser un échantillonnage qui capture la variabilité naturelle du couple (λ, k) tout en contrôlant le plus possible la variabilité des autres facteurs de croissance entre des contextes variées. Dans le §3.3.4, nous avions par exemple déjà évoqué la différence entre des paysages montagneux et des paysages beaucoup moins rugueux pour le vent (plaine, littoral, région lacustre). La vitesse moyenne du vent est plus faible sur des terrains montagneux qu'en plaine (λ plutôt faible) mais la variance et l'asymétrie de la distribution sont plus importantes (k plus faible aussi). Les modèles d'écoulement du vent à différentes échelles et l'utilisation d'indices topographiques (Ruel et al., 1997 ; Mitchell et al., 2008) permettraient de parfaire le choix des sites. Toute la difficulté d'un tel échantillonnage consiste cependant à contrôler les autres facteurs de croissance (climat, sol...). Expérimentalement, il serait assez simple de réaliser un contrôle fin en haubanant une partie des arbres d'un site donné. Connaissant, les 3 dimensions (hauteur, surface du houppier et diamètre), leurs accroissements annuels pour des arbres haubanés et libres, ainsi que les paramètres (λ, k) des sites, on obtiendrait finalement un système de 3 équations non-linéaires avec 5 paramètres inconnus (m_H, m_A , m_D , ε_0/c et r). Bien que ce ne soit pas un travail facile, il existe des outils mathématiques et statistiques qui permettent de résoudre numériquement de tels systèmes d'équations (package « systemfit » sous R par exemple). À partir du simple suivi de variables dendrométriques et connaissant la distribution du vent sur le site, on pourrait alors valider ou réfuter le modèle allométrique, puis estimer par inversion du modèle des paramètres aussi complexes que la mécano-sensibilité des arbres ou l'exposant de reconfiguration. En cas de réfutation, il faudrait revoir les hypothèses initiales, comme par exemple l'absence d'accommodation de la mécano-perception.

Les travaux réalisés dans cette thèse se cantonnent à des peuplements acclimatés mécaniquement à leur environnement. En cas de perturbations, naturelles ou anthropiques, de la canopée, le modèle présenté n'est plus réellement pertinent pour comprendre la croissance des arbres. Cette thèse ne constitue toutefois que la première étape du projet Vent-éclair qui vise maintenant à comprendre la croissance des arbres après une éclaircie, la perturbation majeure des forêts gérées.

5.4. Vent-éclair : un dispositif unique pour étudier l'influence du vent sur la croissance des arbres après une éclaircie.

L'ouverture de la canopée augmente l'exposition au vent des arbres rémanents. Elle accroît aussi l'exposition des arbres à la lumière et plus généralement elle diminue la pression sur les ressources (eau et nutriments du sol en plus de la lumière). Jusqu'à maintenant, il était admis que les réactions de croissance qui suivent l'éclaircie sont principalement dues à la diminution de la compétition sur les ressources. Vent-éclair permettra de comprendre et de quantifier la part de la thigmomorphogénèse dans le choc de croissance qui survient après une éclaircie. Il permettra de tester aussi l'hypothèse qu'après une augmentation immédiate des déformations chroniques suite à l'éclaircie, l'acclimatation au vent aboutirait à un régime de déformations similaire à celui avant éclaircie (cf §1.3). Pour cela, 4 modalités de croissance sont étudiées croisant une très forte éclaircie individuelle (détourage sur 4m de rayon) et un haubanage (Figure 5.4).

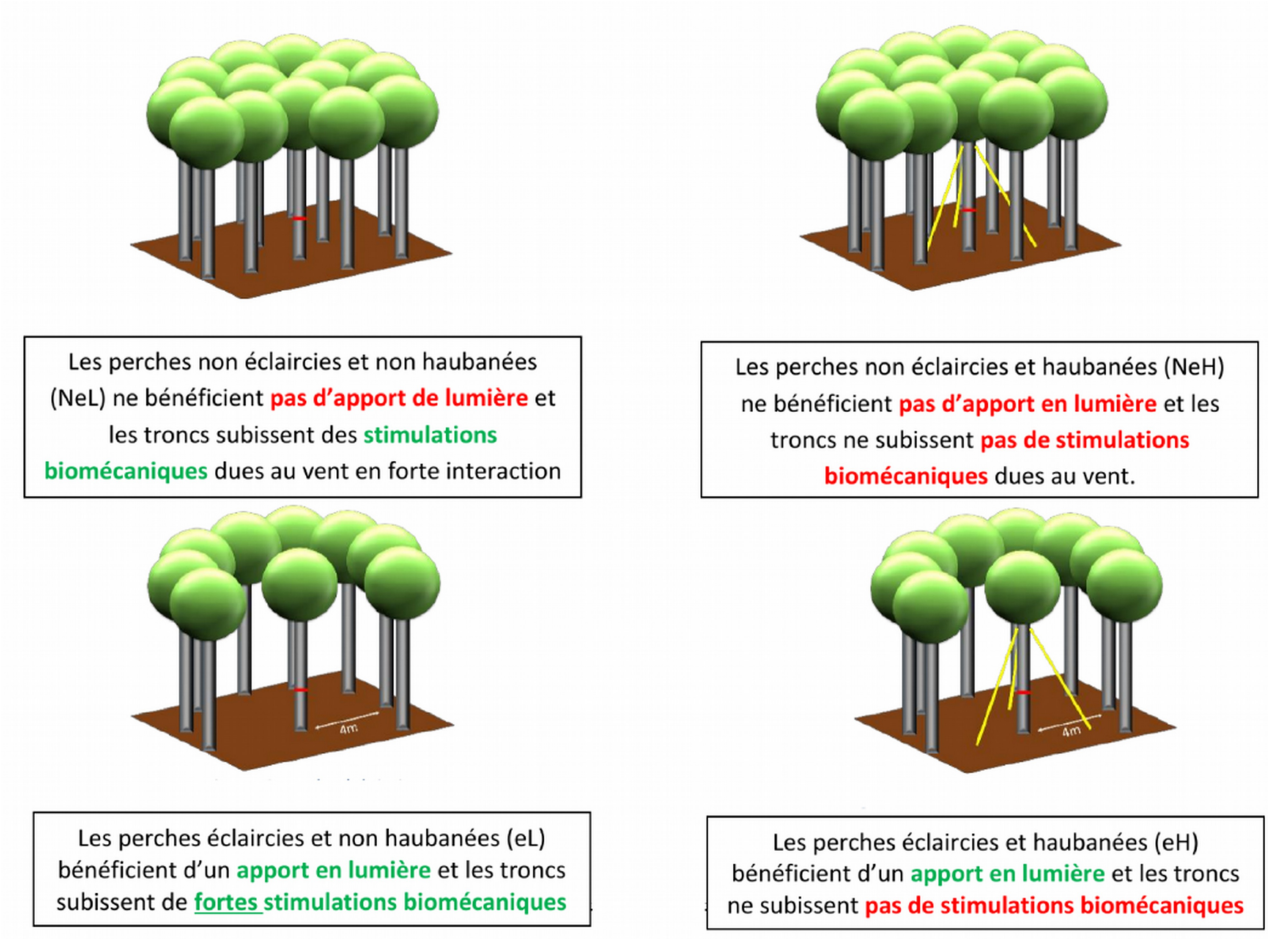


Figure 5.4: Principe et hypothèse du dispositif d'étude Vent-éclair à partir de 2015.
Dans chaque modalité, il y a 10 répétitions soit 40 arbres en tout. Extrait de Chaumet (2015)

A l'hiver 2014-2015, quatre groupes de dix arbres dominants répartis sur l'ensemble du peuplement ont été sélectionnés. Certains de ces arbres avaient été suivis pendant 2014. Ce travail s'est fait dans le cadre de la formation d'ingénieur par apprentissage et du stage de fin d'étude de Marin Chaumet, encadré par François Ningre, Meriem Fournier et moi-même (Chaumet, 2015). Au cours de la saison de végétation de 2015, la croissance en circonférence a été mesurée deux fois par semaine et les déformations des arbres non-haubanés à une fréquence de 8Hz.

Au bout de la première année de croissance, les premiers résultats sont impressionnants : ils révèlent que le haubanage sur un arbre éclairci (respectivement sur arbre non éclairci) a réduit significativement sa croissance en surface terrière de 19% (respectivement 30%), ce qui confirme l'importance de la thigmomorphogénèse chez le hêtre. Il montre aussi que l'éclaircie augmente de 47 % les déformations subies par rapport aux arbres non-éclaircis pour une vitesse de vent donnée.

Vent-éclair est un dispositif exceptionnel d'étude qui permettra d'évaluer à terme les conséquences de l'acclimatation au vent et à l'éclaircie sur la croissance à l'échelle de l'arbre entier et sur sa capacité à se maintenir dans son environnement (ne pas verser, ne pas casser, ni être déraciné par de forts vents). Outre les mesures de croissance radiale déjà réalisées, on pourra comparer la croissance en hauteur et celle du houppier en fonction des traitements. L'étude de l'allocation de la biomasse entre les compartiments aérien/racinaire ou tronc/houppier a toujours été réalisée sur de jeunes arbres (Coutand et al., 2008) mais jamais sur des arbres de grandes tailles. Pour pallier à ce manque et bien qu'il s'agisse de mesures délicates, il sera donc très intéressant d'essayer de mesurer aussi la quantité de biomasse racinaire. Les possibles variations adaptatives de la qualité mécanique du bois - propriétés impliquées dans la perception comme le module d'élasticité ou dans la vulnérabilité comme la déformation à la rupture - seront aussi étudiées pour mieux formaliser les théories du bois de flexion, en lien avec les changements de propriétés anatomiques et chimiques, et avec les changements d'autres propriétés fonctionnelles, par exemple hydrauliques (Badel et al., 2015). Enfin, il faudra pouvoir évaluer la capacité de l'ancrage des arbres à résister à des moments fléchissants forts. Pour cela, il faudra procéder à des essais de flexion partiels ou totales (Nicoll et al., 2006). La plupart des observations pourront être réalisés par des analyses rétrospectives ou destructives lorsque le dispositif aura atteint son terme, c'est-à-dire que les arbres éclaircis seront de nouveau acclimatés (on pourrait pour cela observer la stabilisation des déformations maximales). C'est le cas des mesures destructives de biomasse par compartiment, de qualité du bois, de résistance de l'ancrage. La croissance du houppier peut être mesurée rétrospectivement par analyse de tige. Par contre, si l'on juge important de comprendre l'effet de l'acclimatation sur le comportement dynamique des arbres dans le vent (fréquence propre et amortissement du mode fondamental des déformations) ou la résistance de l'ancrage, alors il faut envisager des mesures spécifiques avant de mettre fin au dispositif. Il s'agit en effet de propriétés trop complexes pour être modélisées rétrospectivement. Si des études ont déjà été menées sur l'effet du vent sur une ou plusieurs de ces propriétés (croissance, comportement dynamique de l'arbre dans le vent, résistance à la casse ou au déracinement, qualité du bois), Vent-éclair livrera pour la première fois une compréhension exhaustive de l'acclimatation au vent à l'échelle de l' arbre entier en peuplement.

Pour conclure, outre l'intérêt scientifique, ce dispositif constitue un formidable outil de

communication auprès des professionnels de la forêt et des arbres en général ou pour l'enseignement. Les traitements réalisés sont très contrastés et impressionnent visuellement (c'est un des attraits de la mécanique). Il est d'ailleurs possible de suivre en direct les déformations que subissent les arbres sur ordinateur. Étant donné l'intensité des réponses thigmomorphogénétiques, nul doute que dans deux ou trois années, les modifications de croissance seront visibles à l'œil nu. Pendant ma thèse, plusieurs visites ont été organisées sur le dispositif et elles ont toutes suscité beaucoup de questions et d'intérêts. Nul doute que Vent-éclair continuera à rassembler et à faire réfléchir scientifiques et forestiers encore longtemps. Plus généralement, j'espère que le site lorrain constituera le premier d'un futur réseau de dispositifs expérimentaux mises en place sur d'autres essences ou dans d'autres contextes écologiques, y compris non forestiers comme en foresterie urbaine où la casse au vent est un problème majeur, afin de répondre aux enjeux suscités par l'acclimatation des arbres au vent et préparer la gestion du patrimoine arborée de demain.

5.4.Vent-éclair : un dispositif unique pour étudier l'influence du vent sur la croissance des arbres après une éclaircie.

Références bibliographiques

AKDAĞ, Seyit A. et DINLER, Ali, 2009. A new method to estimate Weibull parameters for wind energy applications. In : *Energy Conversion and Management*. juillet 2009. Vol. 50, n° 7, p. 1761-1766. DOI 10.1016/j.enconman.2009.03.020.

ALBRECHT, Axel, HANEWINKEL, Marc, BAUHUS, Juergen et KOHNLE, Ulrich, 2012. How does silviculture affect storm damage in forests of south-western Germany? Results from empirical modeling based on long-term observations. In : *European Journal of Forest Research*. janvier 2012. Vol. 131, n° 1, SI, p. 229-247. DOI 10.1007/s10342-010-0432-x.

ALBRECHT, Axel Tim, FORTIN, Mathieu, KOHNLE, Ulrich et NINGRE, François, 2015. Coupling a tree growth model with storm damage modeling – Conceptual approach and results of scenario simulations. In : *Environmental Modelling & Software*. juillet 2015. Vol. 69, p. 63-76. DOI 10.1016/j.envsoft.2015.03.004.

ALMÉRAS, Tancrède, 2008. Mechanical analysis of the strains generated by water tension in plant stems. Part II: strains in wood and bark and apparent compliance. In : *Tree Physiology*. 8 janvier 2008. Vol. 28, n° 10, p. 1513-1523. DOI 10.1093/treephys/28.10.1513.

ANCELIN, P, COURBAUD, B et FOURCAUD, TY, 2004. Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands. In : *Forest Ecology and Management*. 13 décembre 2004. Vol. 203, n° 1-3, p. 101-121. DOI 10.1016/j.foreco.2004.07.067.

ANGELIER, A, 2007. *Douglasaies françaises.* [en ligne]. S.l. : Office national des forêts. [Consulté le 4 mars 2015]. Guide des sylvicultures. ISBN 978-2-84207-315-2. Disponible à l'adresse : http://livre.fnac.com/mp11476591/DOUGLASAIES-FRANCAISES-COLL-GUIDE-DES-SYLVICULTURES.

ANON., 2010. FPL-GTR-190 : *Wood Handbook. Wood as an engineering material*. General Technical Report. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. Forest Products Laboratory.

ANON., 2012. Tropix 7 : *Propriétés du bois du mélèze* [en ligne]. Tropix 7. S.l. Cirad. Tropix 7. Disponible à l'adresse : tropix.cirad.fr/FichiersComplementaires/FR/Temperees/MELEZE.pdf.

ANTEN, Niels P. R., ALCALÁ-HERRERA, Rafael, SCHIEVING, Feike et ONODA, Yusuke, 2010. Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in Plantago major. In : *New Phytologist*. 1 octobre 2010. Vol. 188, n° 2, p. 554-564. DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03379.x.

ANTEN, Niels PR, CASADO-GARCIA, Raquel et NAGASHIMA, Hisae, 2005. Effects of mechanical stress and plant density on mechanical characteristics, growth, and lifetime reproduction of tobacco plants. In : *The American Naturalist*. 2005. Vol. 166, n° 6, p. 650–660.

ARCHER, Cristina L., 2003. Spatial and temporal distributions of U.S. winds and wind power at 80 m derived from measurements. In : *Journal of Geophysical Research* [en ligne]. 2003. Vol. 108, n° D9. [Consulté le 25 janvier 2016]. DOI 10.1029/2002JD002076. Disponible à l'adresse : http://doi.wiley.com/10.1029/2002JD002076.

ATHANASIADIS, Panos J., WALLACE, John M. et WETTSTEIN, Justin J., 2009. Patterns of wintertime jet stream variability and their relation to the storm tracks. In : *Journal of the Atmospheric Sciences*. 14 décembre 2009. Vol. 67, n° 5, p. 1361-1381.

DOI 10.1175/2009JAS3270.1.

AUSSENAC, Gilbert, 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. In : *Annals of Forest Science*. 2000. Vol. 57, n° 3, p. 287–301.

BADEL, Eric, EWERS, Frank, COCHARD, Herve et TELEWSKI, Frank W., 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: Impact of the thigmomorphogenetic process. In : *Name: Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 6, p. 266.

BANG, Christofer, SABO, John L. et FAETH, Stanley H., 2010. Reduced Wind Speed Improves Plant Growth in a Desert City. In : *PLoS ONE*. 10 juin 2010. Vol. 5, n° 6, p. e11061. DOI 10.1371/journal.pone.0011061.

BARBACCI, Adelin, CONSTANT, Thiéry, FARRÉ, Etienne, NEPVEU, Gérard et HARROUÉ, Maryline, 2008. Shiny beech wood is confirmed as an indicator of tension wood. In : *IAWA journal / International Association of Wood Anatomists*. 2008. Vol. 29, p. 35-46. DOI 10.1163/22941932-90000168.

BERBIGIER, P et BONNEFOND, Jm, 1995. Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (Pinus pinaster Ait). In : *Annales des Sciences Forestières*. 1995. Vol. 52, n° 1, p. 23-42. DOI 10.1051/forest:19950103.

BEVILACQUA, Eddie, PUTTOCK, David, BLAKE, Terence J et BURGESS, Darwin, 2005. Long-term differential stem growth responses in mature eastern white pine following release from competition. In : *Canadian Journal of Forest Research*. mars 2005. Vol. 35, n° 3, p. 511-520. DOI 10.1139/x04-198.

BLACKBURN, GRA, 1997. *The Growth and Mechanical Response of Trees to wind Loading*. S.l. : University of Manchester.

BOCK, Jérôme, VINKLER, Isabelle, DUPLAT, Pierre, RENAUD, Jean-Pierre, BADEAU, Vincent et DUPOUEY, Jean-Luc, 2005. Stabilité au vent des hêtraies : les enseignements de la tempête de 1999. In : *Revue forestière française*. 2005. n° 2, p. 143-158.

BOLKER, Benjamin M., 2008. *Ecological Models and Data in R*. S.l. : Princeton University Press. ISBN 0-691-12522-8.

BONNESOEUR, Vivien, FOURNIER, Meriem, BOCK, Jérôme, BADEAU, Vincent, FORTIN, Mathieu et COLIN, Francis, 2013. Improving statistical windthrow modeling of 2 Fagus sylvatica stand structures through mechanical analysis. In : *Forest Ecology and Management*. 1 février 2013. Vol. 289, p. 535-543. DOI 10.1016/j.foreco.2012.10.001.

BONTEMPS, J.-D. et BOURIAUD, O., 2014. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. In : *Forestry*. 1 janvier 2014. Vol. 87, n° 1, p. 109-128. DOI 10.1093/forestry/cpt034.

BONTEMPS, Jean-Daniel, HERVÉ, Jean-Christophe et DHÔTE, Jean-François, 2009. Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. In : *Forest Science*. 1 décembre 2009. Vol. 55, n° 6, p. 549-564.

BORICS, Gábor, VÁRBÍRÓ, Gábor et PADISÁK, Judit, 2013. Disturbance and stress: different meanings in ecological dynamics? In : *Hydrobiologia*. 1 juillet 2013. Vol. 711, n° 1, p. 1-7. DOI 10.1007/s10750-013-1478-9.

BOSSDORF, Oliver et PIGLIUCCI, Massimo, 2009. Plasticity to wind is modular and genetically variable in Arabidopsis thaliana. In : *Evolutionary Ecology*. 2009. Vol. 23, n° 5, p. 669-685. DOI 10.1007/s10682-008-9263-3.

BOSSEL, Hartmut, 1996. treedyn3 forest simulation model. In : *Ecological Modelling*. 1 novembre 1996. Vol. 90, n° 3, p. 187-227. DOI 10.1016/0304-3800(95)00139-5.

BOTKIN, Daniel B., 1993. *Forest Dynamics: An Ecological Model*. S.l. : Oxford University Press. ISBN 978-0-19-506555-8.

BOURIAUD, O., BRÉDA, N., MOGUÉDEC, G. Le et NEPVEU, G., 2004. Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. In : *Trees*. 1 mai 2004. Vol. 18, n° 3, p. 264-276. DOI 10.1007/s00468-003-0303-x.

BRAAM, Janet, 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. In : *New Phytologist*. 1 février 2005. Vol. 165, n° 2, p. 373-389. DOI 10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x.

BRAAM, J. et DAVIS, R. W., 1990. Rain-, wind-, and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in Arabidopsis. In : *Cell*. 9 février 1990. Vol. 60, n° 3, p. 357-364.

BRASSEUR, F. et SLOOVER, J. R. DE, 1976. L'extinction du rayonnement dans les gammes spectrales bleu, rouge et rouge lointain : comparaison de deux peuplements forestiers de haute ardenne. In : *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*. 1 janvier 1976. Vol. 109, n° 2, p. 319-334.

BRISSON, N, GARY, C, JUSTES, E, ROCHE, R, MARY, B, RIPOCHE, D, ZIMMER, D, SIERRA, J, BERTUZZI, P, BURGER, P, BUSSIÈRE, F, CABIDOCHE, Y. M, CELLIER, P, DEBAEKE, P, GAUDILLÈRE, J. P, HÉNAULT, C, MARAUX, F, SEGUIN, B et SINOQUET, H, 2003. An overview of the crop model stics. In : *European Journal of Agronomy*. janvier 2003. Vol. 18, n° 3–4, p. 309-332. DOI 10.1016/S1161-0301(02)00110-7.

BRUECHERT, Franka et GARDINER, Barry, 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of sitka spruce (Picea sitchensis, Pinaceae). In : *American Journal of Botany*. octobre 2006. Vol. 93, n° 10, p. 1512-1521. DOI 10.3732/ajb.93.10.1512.

BUTLER, Don W., GLEASON, Sean M., DAVIDSON, Ian, ONODA, Yusuke et WESTOBY, Mark, 2012. Safety and streamlining of woody shoots in wind: an empirical study across 39 species in tropical Australia. In : *New Phytologist*. janvier 2012. Vol. 193, n° 1, p. 137-149. DOI 10.1111/j.1469-8137.2011.03887.x.

CHAUMET, Marin, 2015. *Comportement du hêtre au vent suite à une éclaircie : Déformation et réponse de croissance*. Mémoire pour l'obtention du diplôme d'ingénieur Agroparistech. Nancy. AgroParisTech.

CHEHAB, E. Wassim, EICH, Elizabeth et BRAAM, Janet, 2009. Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation. In : *Journal of Experimental Botany*. 1 janvier

2009. Vol. 60, n° 1, p. 43-56. DOI 10.1093/jxb/ern315.

CIPOLLINI, Donald F., 1999. Costs to Flowering of the Production of a Mechanically Hardened Phenotype in Brassica napus L. In : *International Journal of Plant Sciences*. 1999. Vol. 160, n° 4, p. 735–741.

CLEUGH, H. A., MILLER, J. M. et BÖHM, M., 1998. Direct mechanical effects of wind on crops. In : *Agroforestry Systems*. 1 avril 1998. Vol. 41, n° 1, p. 85-112. DOI 10.1023/A:1006067721039.

COUTAND, Catherine, 1999. *Etude biomécanique de l'effet d'une flexion contrôlée sur la croissance primaire de la tige de tomate (Lypersicon esculentum Mill.)* [en ligne]. S.l. : Bordeaux 1. [Consulté le 6 mars 2015]. Disponible à l'adresse : http://www.theses.fr/1999BOR10657.

COUTAND, Catherine, 2010. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. In : *Plant Science*. septembre 2010. Vol. 179, n° 3, p. 168-182. DOI 10.1016/j.plantsci.2010.05.001.

COUTAND, Catherine, CHEVOLOT, Malia, LACOINTE, Andre, ROWE, Nick et SCOTTI, Ivan, 2010. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. In : *ANNALS OF BOTANY*. février 2010. Vol. 105, n° 2, p. 341-347. DOI 10.1093/aob/mcp286.

COUTAND, Catherine, DUPRAZ, Christian, JAOUEN, Gaelle, PLOQUIN, Stephane et ADAM, Boris, 2008. Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: Demonstration with young Prunus avium trees. In : *Annals of Botany*. juin 2008. Vol. 101, n° 9, p. 1421-1432. DOI 10.1093/aob/mcn054.

COUTAND, Catherine, FOURNIER, Meriem et MOULIA, Bruno, 2007. The gravitropic response of poplar trunks: Key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. In : *Plant Physiology*. juin 2007. Vol. 144, n° 2, p. 1166-1180. DOI 10.1104/PP.106.088153.

COUTAND, Catherine, MARTIN, Ludovic, LEBLANC-FOURNIER, Nathalie, DECOURTEIX, Melanie, JULIEN, Jean-Louis et MOULIA, Bruno, 2009. Strain Mechanosensing Quantitatively Controls Diameter Growth and PtaZFP2 Gene Expression in Poplar. In : *Plant Physiology*. septembre 2009. Vol. 151, n° 1, p. 223-232. DOI 10.1104/pp.109.138164.

COUTAND, C, JERONIMIDIS, G, CHANSON, B et LOUP, C, 2004. Comparison of mechanical properties of tension and opposite wood in Populus. In : *WOOD SCIENCE AND TECHNOLOGY*. avril 2004. Vol. 38, n° 1, p. 11-24. DOI 10.1007/s00226-003-0194-4.

COUTAND, C, JULIEN, JL, MOULIA, B, MAUGET, JC et GUITARD, D, 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. In : *Journal of Experimental Botany*. novembre 2000. Vol. 51, n° 352, p. 1813-1824. DOI 10.1093/jexbot/51.352.1813.

COUTAND, C et MOULIA, B, 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. In : *Journal of Experimental Botany*. novembre 2000. Vol. 51, n° 352, p. 1825-1842. DOI 10.1093/jexbot/51.352.1825.

CREMER, KW, BOROUGH, CJ, MCKINNEL, FH et CARTER, PR, 1982. Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations. In : *New Zealand Journal of Forestry Science*. 1982. Vol. 12, n° 2, p. 244-268.

CROCKFORD, R. H. et RICHARDSON, D. P., 2000. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. In : *Hydrological Processes*. 1 novembre 2000. Vol. 14, n° 16-17, p. 2903-2920. DOI 10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<2903::AID-HYP126>3.0.CO;2-6.

CROOK, MJ et ENNOS, AR, 1996. Mechanical differences between free-standing and supported wheat plants, Triticum aestivum L. In : *ANNALS OF BOTANY*. mars 1996. Vol. 77, n° 3, p. 197-202. DOI 10.1006/anbo.1996.0023.

CVRČKOVÁ, Fatima, LIPAVSKÁ, Helena et ŽÁRSKỲ, Viktor, 2009. Plant intelligence. In : *Plant signaling & behavior*. 2009. Vol. 4, n° 5, p. 394–399.

DAI, Aiguo et DESER, Clara, 1999. Diurnal and semidiurnal variations in global surface wind and divergence fields. In : *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 27 décembre 1999. Vol. 104, n° D24, p. 31109-31125. DOI 10.1029/1999JD900927.

DARWIN, Charles et DARWIN, Francis, 1897. *The power of movement in plants*. S.l. : Appleton.

DASSOT, Mathieu, 2013. *Relations entre morphologie, croissance, bois de réaction et contraintes de maturation.: Apport de la technologie LiDAR terrestre pour répondre à des questions écologiques et sylvicoles.* [en ligne]. S.l. : AgroParisTech. [Consulté le 9 février 2016]. Disponible à l'adresse : https://hal-agroparistech.archives-ouvertes.fr/pastel-00903914/.

DASSOT, Mathieu, CONSTANT, Thiéry et FOURNIER, Meriem, 2011. The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. In : *Annals of Forest Science*. 6 juillet 2011. Vol. 68, n° 5, p. 959-974. DOI 10.1007/s13595-011-0102-2.

DASSOT, Mathieu, CONSTANT, Thiéry, NINGRE, François et FOURNIER, Meriem, 2014. Impact of stand density on tree morphology and growth stresses in young beech (Fagus sylvatica L.) stands. In : *Trees*. 13 décembre 2014. p. 1-9. DOI 10.1007/s00468-014-1137-4.

DEAN, Thomas J., JEREZ, Mauricio et CAO, Quang V., 2013. A simple stand growth model based on canopy dynamics and biomechanics. In : *Forest Science*. 28 juin 2013. Vol. 59, n° 3, p. 335-344. DOI 10.5849/forsci.11-108.

DEAN, Tj et LONG, Jn, 1986. Validity of Constant-Stress and Elastic-Instability Principles of Stem Formation in Pinus-Contorta and Trifolium-Pratense. In : *Annals of Botany*. décembre 1986. Vol. 58, n° 6, p. 833-840.

DEAN, T. J., ROBERTS, S. D., GILMORE, D. W., MAGUIRE, D. A., LONG, J. N., O'HARA, K. L. et SEYMOUR, R. S., 2002. An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. In : *Trees-Structure and Function*. novembre 2002. Vol. 16, n° 8, p. 559-568. DOI 10.1007/s00468-002-0208-0.

DE LANGRE, Emmanuel, 2008. Effects of Wind on Plants. In : *Annual Review of Fluid Mechanics*. 1 janvier 2008. Vol. 40, p. 141-168. DOI 10.1146/annurev.fluid.40.111406.102135.

DELLA-MARTA, Paul M. et PINTO, Joaquim G., 2009. Statistical uncertainty of changes in winter storms over the North Atlantic and Europe in an ensemble of transient climate simulations. In : *Geophysical Research Letters* [en ligne]. 17 juillet 2009. Vol. 36, n° 14. [Consulté le 21 août 2015]. DOI 10.1029/2009GL038557. Disponible à l'adresse : http://doi.wiley.com/10.1029/2009GL038557.

DER LOUGHIAN, Christelle, 2012. *Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe*. S.l. : École Polytechnique, Ladhyx.

DESBIEZ, M. O., KERGOSIEN, Y, CHAMPAGNAT, P et THELLIER, Michel, 1984. Memorization and delayed expression of regulatory messages in plant. In : *PLANTA*. 1984. n° 160, p. 392-399.

DHÔTE, J. F., 1999a. Compétition entre classes sociales chez le chêne sessile et le hêtre. In : *Rev. For. Fr. LI*. 1999. Vol. 2, p. 309–324.

DHÔTE, J. F., 1999b. Compétition entre classes sociales chez le chêne sessile et le hêtre. In : *Rev For Fr LI (2)*. 1999. p. 309–325.

DIXON, M. et GRACE, J., 1984. Effect of Wind on the Transpiration of Young Trees. In : *Annals of Botany*. 6 janvier 1984. Vol. 53, n° 6, p. 811-819.

DOBBERTIN, Matthias, 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. In : *European Journal of Forest Research*. 1 décembre 2005. Vol. 124, n° 4, p. 319-333. DOI 10.1007/s10342-005-0085-3.

DUFOUR-KOWALSKI, Samuel, COURBAUD, Benoît, DREYFUS, Philippe, MEREDIEU, Céline et DE COLIGNY, François, 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. In : *Annals of Forest Science*. 2012. Vol. 69, n° 2, p. 221–233.

DUPONT, S. et BRUNET, Y., 2009. Coherent structures in canopy edge flow: a large-eddy simulation study. In : *Journal of Fluid Mechanics*. 10 juillet 2009. Vol. 630, p. 93-128. DOI 10.1017/S0022112009006739.

DUPONT, Sylvain et BRUNET, Yves, 2008. Influence of foliar density profile on canopy flow: A large-eddy simulation study. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. 30 juin 2008. Vol. 148, n° 6-7, p. 976-990. DOI 10.1016/j.agrformet.2008.01.014.

DUPONT, Sylvain, PIVATO, David et BRUNET, Yves, 2015. Wind damage propagation in forests. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 décembre 2015. Vol. 214–215, p. 243-251. DOI 10.1016/j.agrformet.2015.07.010.

ENNOS, A.R., 1997. Wind as an ecological factor. In : *Trends in Ecology & Evolution*. mars 1997. Vol. 12, n° 3, p. 108-111. DOI 10.1016/S0169-5347(96)10066-5.

ENQUIST, Brian J., WEST, Geoffrey B., CHARNOV, Eric L. et BROWN, James H., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. In : *Nature*. 28 octobre 1999. Vol. 401, n° 6756, p. 907-911. DOI 10.1038/44819.

FARRELLY, Niall, NÍ DHUBHÁIN, Áine et NIEUWENHUIS, Maarten, 2011. Site index of Sitka

spruce (Picea sitchensis) in relation to different measures of site quality in Ireland. In : *Canadian Journal of Forest Research*. 15 janvier 2011. Vol. 41, n° 2, p. 265-278. DOI 10.1139/X10-203.

FINNIGAN, John, 2000. Turbulence in Plant Canopies. In : *Annual Review of Fluid Mechanics*. 2000. Vol. 32, n° 1, p. 519-571. DOI 10.1146/annurev.fluid.32.1.519.

FONTES, Luis, BONTEMPS, Jean-Daniel, BUGMANN, Harald, OIJEN, Marcel Van, GRACIA, Carlos, KRAMER, Koen, LINDNER, Marcus, RÖTZER, Thomas et SKOVSGAARD, Jens Peter, 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. In : *Forest Systems*. 5 octobre 2010. Vol. 3, n° 4, p. 8-29.

FOURNIER, M, CHANSON, B, THIBAUT, B et GUITARD, D, 1994. Mesures des déformations résiduelles de croissance à la surface des arbres, en relation avec leur morphologie. Observations sur différentes espèces. In : *Annales des Sciences Forestières*. 1994. Vol. 51, n° 3, p. 249-266. DOI 10.1051/forest:19940305.

FOURNIER, M., DLOUHÁ, J., JAOUEN, G. et ALMERAS, T., 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength. In : *Journal of Experimental Botany*. 7 septembre 2013. p. ert279. DOI 10.1093/jxb/ert279.

FOURNIER, Mériem, BONNESOEUR, Vivien, DELEUZE, Christine, RENAUD, Jean-Pierre, LEGAY, Myriam, CONSTANT, Thiéry et MOULIA, Bruno, 2015. Pas de vent, pas de bois. L'apport de la biomécanique des arbres pour comprendre la croissance puis la vulnérabilité aux vents forts des peuplements forestiers. In : *Revue forestière française*. 2015. n° 3, p. 213-237. DOI 10.4267/2042/58173.

FROST, Harold M., 1964. *The laws of bone structure*. S.l. : CC Thomas.

FROST, H. M., 1987. The mechanostat: a proposed pathogenic mechanism of osteoporoses and the bone mass effects of mechanical and nonmechanical agents. In : *Bone and Mineral*. avril 1987. Vol. 2, n° 2, p. 73-85.

GAGLIANO, Monica, MANCUSO, Stefano et ROBERT, Daniel, 2012. Towards understanding plant bioacoustics. In : *Trends in Plant Science*. juin 2012. Vol. 17, n° 6, p. 323-325. DOI 10.1016/j.tplants.2012.03.002.

GAGLIANO, Monica, RENTON, Michael, DEPCZYNSKI, Martial et MANCUSO, Stefano, 2014. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. In : *Oecologia*. 5 janvier 2014. Vol. 175, n° 1, p. 63-72. DOI 10.1007/s00442-013-2873-7.

GARDINER, BA et QUINE, CP, 2000. Management of forests to reduce the risk of abiotic damage - a review with particular reference to the effects of strong winds. In : *Forest Ecology and Management*. 15 septembre 2000. Vol. 135, n° 1-3, p. 261-277. DOI 10.1016/S0378-1127(00)00285-1.

GARDINER, Barry, BYRNE, Ken, HALE, Sophie, KAMIMURA, Kana, MITCHELL, Stephen J., PELTOLA, Heli et RUEL, Jean-Claude, 2008. A review of mechanistic modelling of wind damage risk to forests. In : *FORESTRY*. juillet 2008. Vol. 81, n° 3, p. 447-463. DOI 10.1093/forestry/cpn022.

GARDINER, Barry et MOORE, John, 2014. Creating the Wood Supply of the Future. In : FENNING, Trevor (éd.), *Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st Century* [en ligne]. S.l. : Springer Netherlands. Forestry Sciences, 81. p. 677-704. [Consulté le 12 janvier 2015]. ISBN 978-94-007-7075-1. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-7076-8_30.

GARDINER, Barry, SCHUCK, Andreas Ralf Thorsten, SCHELHAAS, Mart-Jan, ORAZIO, Christophe, BLENNOW, Kristina et NICOLL, Bruce, 2013. *Living with storm damage to forests* [en ligne]. EFI Atlantic. S.l. : s.n. [Consulté le 3 juillet 2015]. What Science can tell us. ISBN 978-952-5980-08-0. Disponible à l'adresse : http://www.eficent.efi.int/files/attachments/publications/efi_wsctu_3_final_net.pdf.

GARDINER, BA, STACEY, GR, BELCHER, RE et WOOD, CJ, 1997. Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability. In : *Forestry*. 1997. Vol. 70, n° 3, p. 233-252. DOI 10.1093/forestry/70.3.233.

GARDINER, B, BLENNOW, K, CARNUS, JM, FLEISHER, P, INGEMARSON, F, LANDMANN, G, LINDNER, M, MARZANO, M, NICOLL, BC, ORAZIO, C, PEYRON, JL, REVIRON, MP, SCHELHAAS, MJ, SCHUCK, Andreas, SPIELMANN, M et USBECK, Tilo, 2010. *Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming Impacts*. S.l. European forest institute (EFIATLANTIC).

GARDINER, B, MARSHALL, B, ACHIM, A, BELCHER, R et WOOD, C, 2005. The stability of different silvicultural systems: a wind-tunnel investigation. In : *Forestry*. décembre 2005. Vol. 78, n° 5, p. 471-484. DOI 10.1093/forestry/cpi053.

GARDINER, B, PELTOLA, H et KELLOMAKI, S, 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. In : *Ecological Modelling*. 3 mai 2000. Vol. 129, n° 1, p. 1-23. DOI 10.1016/S0304-3800(00)00220-9.

GAUQUELIN, X. et COURBAUD, B., 2006. Guide de sylviculture des forêts de montagne—Alpes du Nord françaises. In : *Cemagref—CRPF Rhône-Alpes—Office National des Forêts*. 2006.

GEIDER, Richard J., MACLNTYRE, Hugh L. et KANA, Todd M., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. In : *Limnology and Oceanography*. 1 juin 1998. Vol. 43, n° 4, p. 679-694. DOI 10.4319/lo.1998.43.4.0679.

GOODMAN, AM et ENNOS, AR, 2001. The effects of mechanical stimulation on the morphology and mechanics of maize roots grown in an aerated nutrient solution. In : *International Journal of Plant Sciences*. juillet 2001. Vol. 162, n° 4, p. 691-696. DOI 10.1086/320780.

GRIME, J. Philip, 2006. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. S.l. : John Wiley & Sons. ISBN 978-0-470-85040-4.

GROOMBRIDGE, Brian et JENKINS, Martin, 2002. *World Atlas of Biodiversity: Earth's Living Resources in the 21st Century*. S.l. : University of California Press. ISBN 978-0-520-23668-4.

HAARSMA, Reindert J., HAZELEGER, Wilco, SEVERIJNS, Camiel, DE VRIES, Hylke, STERL, Andreas, BINTANJA, Richard, VAN OLDENBORGH, Geert Jan et VAN DEN BRINK, Henk W., 2013. More hurricanes to hit western Europe due to global warming. In : *Geophysical Research*

Letters. 16 mai 2013. Vol. 40, n° 9, p. 1783-1788. DOI 10.1002/grl.50360.

HALE, Sophie A., GARDINER, Barry, PEACE, Andrew, NICOLL, Bruce, TAYLOR, Philip et PIZZIRANI, Stefania, 2015. Comparison and validation of three versions of a forest wind risk model. In : *Environmental Modelling & Software*. juin 2015. Vol. 68, p. 27-41. DOI 10.1016/j.envsoft.2015.01.016.

HALE, Sophie E., GARDINER, Barry A., WELLPOTT, Axel, NICOLL, Bruce C. et ACHIM, Alexis, 2012. Wind loading of trees: influence of tree size and competition. In : *European Journal of Forest Research*. janvier 2012. Vol. 131, n° 1, SI, p. 203-217. DOI 10.1007/s10342-010-0448-2.

HANEWINKEL, Marc, BREIDENBACH, Johannes, NEEFF, Till et KUBLIN, Edgar, 2008. Seventy-seven years of natural disturbances in a mountain forest area - the influence of storm, snow, and insect damage analysed with a long-term time series. In : *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH-REVUE CANADIENNE DE RECHERCHE FORESTIERE*. août 2008. Vol. 38, n° 8, p. 2249-2261. DOI 10.1139/X08-070.

HANEWINKEL, Marc, HUMMEL, Susan et ALBRECHT, Axel, 2011. Assessing natural hazards in forestry for risk management: a review. In : *EUROPEAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH*. mai 2011. Vol. 130, n° 3, p. 329-351. DOI 10.1007/s10342-010-0392-1.

HANEWINKEL, M., PELTOLA, H., SOARES, P. et GONZALEZ-OLABARRIA, J. R., 2010. Recent approaches to model the risk of storm and fire to European forests and their integration into simulation and decision support tools. In : *FOREST SYSTEMS*. décembre 2010. Vol. 19, n° SI, p. 30-47.

HARRINGTON, Constance A. et REUKEMA, Donald L., 1983. Initial Shock and Long-Term Stand Development Following Thinning in a Douglas-fir Plantation. In : *Forest Science*. 1 mars 1983. Vol. 29, n° 1, p. 33-46.

HASSE, Lutz et WAGNER, Volker, 1971. On the relationship between geostrophic and surface wind at sea. In : *Monthly Weather Review*. 1 avril 1971. Vol. 99, n° 4, p. 255-260. DOI 10.1175/1520-0493(1971)099<0255:OTRBGA>2.3.CO;2.

HE, Yanping, MONAHAN, Adam Hugh, JONES, Colin G., DAI, Aiguo, BINER, Sebastien, CAYA, Daniel et WINGER, Katja, 2010. Probability distributions of land surface wind speeds over North America. In : *Journal of Geophysical Research* [en ligne]. 18 février 2010. Vol. 115, n° D4. [Consulté le 25 janvier 2016]. DOI 10.1029/2008JD010708. Disponible à l'adresse : http://doi.wiley.com/10.1029/2008JD010708.

HOLBROOK, N. Michele et PUTZ, Francis E., 1989. Influence of Neighbors on Tree Form: Effects of Lateral Shade and Prevention of Sway on the Allometry of Liquidambar styraciflua (Sweet Gum). In : *American Journal of Botany*. décembre 1989. Vol. 76, n° 12, p. 1740. DOI 10.2307/2444473.

HURRELL, James W., KUSHNIR, Yochanan, OTTERSEN, Geir et VISBECK, Martin, 2003. An overview of the North Atlantic Oscillation. In : HURRELL, James W., KUSHNIR, Yochanan, OTTERSEN, Geir et VISBECK, Martin (éd.), *Geophysical Monograph Series* [en ligne]. Washington, D. C. : American Geophysical Union. p. 1-35. [Consulté le 26 août 2015]. ISBN 978-0-87590-994-3. Disponible à l'adresse :

http://www.agu.org/books/gm/v134/134GM01/134GM01.shtml.

JACOBS, MR, 1954. The effect of wind sway on the form and development of Pinus radiata D. Don. In : *Australian Journal of Botany*. 1 janvier 1954. Vol. 2, n° 1, p. 35-51.

JAFFE, M. J., 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. In : *Planta*. 1 juin 1973. Vol. 114, n° 2, p. 143-157. DOI 10.1007/BF00387472.

JAFFE, M. J. et GALSTON, A. W., 1968. The physiology of tendrils. In : *Annual Review of Plant Physiology*. 1968. Vol. 19, n° 1, p. 417–434.

JAFFE, M. J., HUBERMAN, M, JOHNSON, J et TELEWSKI, FW, 1985. Thigmomorphogenesis: The induction of callose formation and ethylene evolution by mechanical perturbation in bean stems. In : *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*. 1985. Vol. 64, n° 2, p. 271-279. DOI 10.1111/j.1399-3054.1985.tb02348.x.

JAMES, Kenneth R., HARITOS, Nicholas et ADES, Peter K., 2006. Mechanical stability of trees under dynamic loads. In : *American Journal of Botany*. 10 janvier 2006. Vol. 93, n° 10, p. 1522-1530. DOI 10.3732/ajb.93.10.1522.

JAOUEN, Gaëlle, 2007. *Etude des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropical humide* [en ligne]. phdthesis. S.l. : Université Henri Poincaré - Nancy I. [Consulté le 6 mai 2015]. Disponible à l'adresse : https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00272100/document.

JAOUEN, Gaelle, FOURNIER, Meriem et ALMERAS, Tancrede, 2010. Thigmomorphogenesis versus light in biomechanical growth strategies of saplings of two tropical rain forest tree species. In : *ANNALS OF FOREST SCIENCE*. avril 2010. Vol. 67, n° 2. DOI 10.1051/forest/2009104.

JARVIS, Paul Gordon et MCNAUGHTON, K. G., 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. In : *Advances in ecological research*. 1986. Vol. 15, n° 1, p. 49.

JOUREZ, Benoit et AVELLA-SHAW, Thomas, 2003. Effet de la durée d'application d'un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de peuplier (Populus euramericana cvGhoy'). In : *Annals of forest science*. 2003. Vol. 60, n° 1, p. 31–41.

JULIEN, J. L., DESBIEZ, M. O., DE JAEGHER, G. et FRACHISSE, J. M., 1991. Characteristics of the Wave of Depolarization Induced by Wounding in *Bidens pilosa* L. In : *Journal of Experimental Botany*. 1991. Vol. 42, n° 1, p. 131-137. DOI 10.1093/jxb/42.1.131.

JULLIEN, Delphine, WIDMANN, Robert, LOUP, Caroline et THIBAUT, Bernard, 2013. Relationship between tree morphology and growth stress in mature European beech stands. In : *Annals of Forest Science*. 1 mars 2013. Vol. 70, n° 2, p. 133-142. DOI 10.1007/s13595-012-0247-7.

JUNGO, Patricia, GOYETTE, Stéphane et BENISTON, Martin, 2002. Daily wind gust speed probabilities over Switzerland according to three types of synoptic circulation. In : *International Journal of Climatology*. 30 mars 2002. Vol. 22, n° 4, p. 485-499. DOI 10.1002/joc.741.

KANE, Brian et JAMES, Kenneth R., 2011. Dynamic properties of open-grown deciduous trees. In : *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*. février 2011. Vol. 41, n° 2, p. 321-330. DOI 10.1139/X10-211.

KASTENDEUCH, Pierre-Philippe, 2013. La mesure du vent: conventions, instruments et données. In : *Revue Géographique de l'Est* [en ligne]. 2013. Vol. 40, n° 3. [Consulté le 6 novembre 2013]. Disponible à l'adresse : http://rge.revues.org/4093.

KERN, KA, EWERS, FW, TELEWSKI, FW et KOEHLER, L, 2005. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. In : *TREE PHYSIOLOGY*. octobre 2005. Vol. 25, n° 10, p. 1243-1251.

KIMMINS, J. P., MAILLY, Daniel et SEELY, Brad, 1999. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in forecast. In : *Ecological Modelling*. 20 octobre 1999. Vol. 122, n° 3, p. 195-224. DOI 10.1016/S0304-3800(99)00138-6.

KNEESHAW, Daniel D, WILLIAMS, Harry, NIKINMAA, Eero et MESSIER, Christian, 2002. Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. In : *Canadian Journal of Forest Research*. février 2002. Vol. 32, n° 2, p. 255-265. DOI 10.1139/x01-190.

KNIGHT, M R, SMITH, S M et TREWAVAS, A J, 1992. Wind-induced plant motion immediately increases cytosolic calcium. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1 juin 1992. Vol. 89, n° 11, p. 4967-4971.

KNIGHT, Thomas Andrew, 1803. Account of Some Experiments on the Descent of the Sap in Trees. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1 janvier 1803. Vol. 93, p. 277-289.

KRISHNAMURTI, T. N. et SUBRAHMANYAM, D., 1982. The 30–50 Day Mode at 850 mb During MONEX. In : *Journal of the Atmospheric Sciences*. 1 septembre 1982. Vol. 39, n° 9, p. 2088-2095. DOI 10.1175/1520-0469(1982)039<2088:TDMAMD>2.0.CO;2.

KUNG, Ching, 2005. A possible unifying principle for mechanosensation. In : *Nature*. 4 août 2005. Vol. 436, n° 7051, p. 647-654. DOI 10.1038/nature03896.

KURUSU, Takamitsu, KUCHITSU, Kazuyuki, NAKANO, Masataka, NAKAYAMA, Yoshitaka et IIDA, Hidetoshi, 2013. Plant mechanosensing and Ca2+ transport. In : *Trends in Plant Science*. avril 2013. Vol. 18, n° 4, p. 227-233. DOI 10.1016/j.tplants.2012.12.002.

LACHENBRUCH, Barbara, MOORE, John R. et EVANS, Robert, 2011. Radial Variation in Wood Structure and Function in Woody Plants, and Hypotheses for Its Occurrence. In : MEINZER, Frederick C., LACHENBRUCH, Barbara et DAWSON, Todd E. (éd.), *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* [en ligne]. S.l. : Springer Netherlands. Tree Physiology, 4. p. 121-164. [Consulté le 20 mai 2015]. ISBN 978-94-007-1241-6. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-1242-3_5.

LANQUAYE-OPOKU, N et MITCHELL, SJ, 2005. Portability of stand-level empirical windthrow risk models. In : *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*. 12 septembre 2005. Vol. 216, n° 1-3, p. 134-148. DOI 10.1016/j.foreco.2005.05.032.

LARJAVAARA, Markku, 2015. Trees and shrubs differ biomechanically. In : *Trends in Ecology & Evolution*. septembre 2015. Vol. 30, n° 9, p. 499-500. DOI 10.1016/j.tree.2015.07.007.

LEBLANC-FOURNIER, Nathalie, COUTAND, Catherine, CROUZET, Jerome, BRUNEL, Nicole, LENNE, Catherine, MOULIA, Bruno et JULIEN, Jean-Louis, 2008. Jr-ZFP2, encoding a Cys2/His2-type transcription factor, is involved in the early stages of the mechano-perception pathway and specifically expressed in mechanically stimulated tissues in woody plants. In : *PLANT CELL AND ENVIRONMENT*. juin 2008. Vol. 31, n° 6, p. 715-726. DOI 10.1111/j.1365-3040.2008.01785.x.

LEBLANC-FOURNIER, Nathalie, MARTIN, Ludovic, LENNE, Catherine et DECOURTEIX, Mélanie, 2014. To respond or not to respond, the recurring question in plant mechanosensitivity. In : *Frontiers in Plant Science*. 14 août 2014. Vol. 5, p. 1-7. DOI 10.3389/fpls.2014.00401.

LEBOURGEOIS, François et GODFROY, Philippe, 2006. *Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique de la phénologie des peuplements du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR)*. S.l. Laboratoire d'Etude des Ressources FOrêt-Bois Unité Mixte de Recherches INRA-ENGREF 1092.

LEE, Dennis, POLISENSKY, Diana H. et BRAAM, Janet, 2005. Genome-wide identification of touch- and darkness-regulated Arabidopsis genes: a focus on calmodulin-like and XTH genes. In : *New Phytologist*. 1 février 2005. Vol. 165, n° 2, p. 429-444. DOI 10.1111/j.1469-8137.2004.01238.x.

LE GOFF, Noël, OTTORINI, Jean-Marc et NINGRE, François, 2011. Evaluation and comparison of size–density relationships for pure even-aged stands of ash (Fraxinus excelsior L.), beech (Fagus silvatica L.), oak (Quercus petraea Liebl.), and sycamore maple (Acer pseudoplatanus L.). In : *Annals of forest science*. 2011. Vol. 68, n° 3, p. 461–475.

LICHTENEGGER, H., REITERER, A., STANZL-TSCHEGG, S. E. et FRATZL, P., 1999. Variation of Cellulose Microfibril Angles in Softwoods and Hardwoods—A Possible Strategy of Mechanical Optimization. In : *Journal of Structural Biology*. 30 décembre 1999. Vol. 128, n° 3, p. 257-269. DOI 10.1006/jsbi.1999.4194.

LINDNER, Marcus, MAROSCHEK, Michael, NETHERER, Sigrid, KREMER, Antoine, BARBATI, Anna, GARCIA-GONZALO, Jordi, SEIDL, Rupert, DELZON, Sylvain, CORONA, Piermaria, KOLSTRÖM, Marja, LEXER, Manfred J. et MARCHETTI, Marco, 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. In : *Forest Ecology and Management*. 5 février 2010. Vol. 259, n° 4, p. 698-709. DOI 10.1016/j.foreco.2009.09.023.

LOPEZ, Diego, MICHELIN, Sébastien et DE LANGRE, Emmanuel, 2011. Flow-induced pruning of branched systems and brittle reconfiguration. In : *Journal of Theoretical Biology*. 7 septembre 2011. Vol. 284, n° 1, p. 117-124. DOI 10.1016/j.jtbi.2011.06.027.

LOPEZ, R., BADEL, E., PERAUDEAU, S., LEBLANC-FOURNIER, N., BEAUJARD, F., JULIEN, J.-L., COCHARD, H. et MOULIA, B., 2014. Tree shoot bending generates hydraulic pressure pulses: a new long-distance signal? In : *Journal of Experimental Botany*. 1 mai 2014. Vol. 65, n° 8, p. 1997-2008. DOI 10.1093/jxb/eru045.

LUNDQVIST, Lars et ELFVING, Björn, 2010. Influence of biomechanics and growing space on tree growth in young Pinus sylvestris stands. In : *Forest Ecology and Management*. décembre 2010. Vol. 260, n° 12, p. 2143-2147. DOI 10.1016/j.foreco.2010.09.006.

LUNDQVIST, L et VALINGER, E, 1996. Stem diameter growth of Scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. In : *Annals of Botany*. janvier 1996. Vol. 77, n° 1, p. 59-62. DOI 10.1006/anbo.1996.0007.

MARTIN, Ludovic, DECOURTEIX, Mélanie, BADEL, Eric, HUGUET, Stéphanie, MOULIA, Bruno, JULIEN, Jean-Louis et LEBLANC-FOURNIER, Nathalie, 2014. The zinc finger protein PtaZFP2 negatively controls stem growth and gene expression responsiveness to external mechanical loads in poplar. In : *The New Phytologist*. juillet 2014. Vol. 203, n° 1, p. 168-181. DOI 10.1111/nph.12781.

MARTIN, Ludovic, LEBLANC-FOURNIER, Nathalie, JULIEN, Jean-Louis, MOULIA, Bruno et COUTAND, Catherine, 2010. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. In : *Journal of Experimental Botany*. mai 2010. Vol. 61, n° 9, p. 2403-2412. DOI 10.1093/jxb/erq069.

MATTHECK, C. et BURKHARDT, S., 1990. A new method of structural shape optimization based on biological growth. In : *International Journal of Fatigue*. mai 1990. Vol. 12, n° 3, p. 185-190. DOI 10.1016/0142-1123(90)90094-U.

MAYHEAD, G.J., 1973. Some drag coefficients for british forest trees derived from wind tunnel studies. In : *Agricultural Meteorology*. 1973. Vol. 12, p. 123-130. DOI 10.1016/0002-1571(73)90013-7.

MENG, Shawn X., HUANG, Shongming, LIEFFERS, Victor J., NUNIFU, Thompson et YANG, Yuqing, 2008. Wind speed and crown class influence the height-diameter relationship of lodgepole pine: Nonlinear mixed effects modeling. In : *Forest Ecology and Management*. 10 août 2008. Vol. 256, n° 4, p. 570-577. DOI 10.1016/j.foreco.2008.05.002.

MENG, Shawn X., LIEFFERS, Victor J., REID, Douglas E. B., RUDNICKI, Mark, SILINS, Uldis et JIN, Ming, 2006. Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. In : *Journal of Experimental Botany*. septembre 2006. Vol. 57, n° 12, p. 3175-3182. DOI 10.1093/jxb/erl079.

MENG, Shawn X., RUDNICKI, Mark, LIEFFERS, Victor James, REID, Douglas Edward Boyd et SILINS, Uldis, 2006. Preventing crown collisions increases the crown cover and leaf area of maturing lodgepole pine. In : *Journal of Ecology*. mai 2006. Vol. 94, n° 3, p. 681-686. DOI 10.1111/j.1365-2745.2006.01121.x.

METZGER, K, 1893. Der Wind als massgebender Faktor fur das Wachtsum der Baume. In : *Mundener Forstliche Hefte*. 1893. Vol. 3, p. 35-86.

MILNE, R., 1991. Dynamics of Swaying of Picea-Sitchensis. In : *Tree Physiology*. octobre 1991. Vol. 9, n° 3, p. 383-399.

MINAMINO, Ryoko et TATENO, Masaki, 2014. Variation in susceptibility to wind along the trunk of an isolated Larix kaempferi (Pinaceae) tree. In : *American Journal of Botany*. 1 juillet 2014. Vol. 101, n° 7, p. 1085-1091. DOI 10.3732/ajb.1400135.

MITCHELL, SJ, 2000. Stem growth responses in Douglas-fir and Sitka spruce following thinning: implications for assessing wind-firmness. In : *Forest Ecology and Management*. 15 septembre 2000. Vol. 135, n° 1-3, p. 105-114. DOI 10.1016/S0378-1127(00)00302-9.

MITCHELL, SJ, 2003. Effects of mechanical stimulus, shade, and nitrogen fertilization on morphology and bending resistance in Douglas-fir seedlings. In : *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*. septembre 2003. Vol. 33, n° 9, p. 1602-1609. DOI 10.1139/X03-077.

MITCHELL, S. J., 2012. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. In : *Forestry* [en ligne]. 4 septembre 2012. [Consulté le 18 avril 2013]. DOI 10.1093/forestry/cps058. Disponible à l'adresse : http://forestry.oxfordjournals.org/content/early/2012/09/04/forestry.cps058.

MITCHELL, S. J., LANQUAYE-OPOKU, N., MODZELEWSKI, H., SHEN, Y., STULL, R., JACKSON, P., MURPHY, B. et RUEL, J. -C., 2008. Comparison of wind speeds obtained using numerical weather prediction models and topographic exposure indices for predicting windthrow in mountainous terrain. In : *Forest Ecology and Management*. 25 janvier 2008. Vol. 254, n° 2, p. 193-204. DOI 10.1016/j.foreco.2007.07.037.

MONSHAUSEN, Gabriele B. et GILROY, Simon, 2009. Feeling green: mechanosensing in plants. In : *TRENDS IN CELL BIOLOGY*. mai 2009. Vol. 19, n° 5, p. 228-235. DOI 10.1016/j.tcb.2009.02.005.

MONSHAUSEN, Gabriele B. et HASWELL, Elizabeth S., 2013. A force of nature: molecular mechanisms of mechanoperception in plants. In : *Journal of Experimental Botany* [en ligne]. 3 août 2013. [Consulté le 7 août 2013]. DOI 10.1093/jxb/ert204. Disponible à l'adresse : http://jxb.oxfordjournals.org/content/early/2013/08/02/jxb.ert204.

MOORE, John, 2011. *Wood properties and uses of Sitka spruce in Britain* [en ligne]. S.l. : Forestry Commission. [Consulté le 12 février 2016]. ISBN 978-0-85538-825-6. Disponible à l'adresse : http://www.forestry.gov.uk/pdf/FCRP015.pdf/$file/FCRP015.pdf.

MOORE, John R., COWN, David J., LEE, John R., MCKINLEY, Russell B., BROWNLIE, Rod K., JONES, Trevor G. et DOWNES, Geoffrey M., 2014. The influence of stem guying on radial growth, stem form and internal resin features in radiata pine. In : *Trees*. 23 mai 2014. Vol. 28, n° 4, p. 1-11. DOI 10.1007/s00468-014-1030-1.

MOORE, JR, GARDINER, BA, BLACKBURN, GRA, BRICKMAN, A et MAGUIRE, DA, 2005. An inexpensive instrument to measure the dynamic response of standing trees to wind loading. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. 20 septembre 2005. Vol. 132, n° 1-2, p. 78-83. DOI 10.1016/j.agrformet.2005.07.007.

MOORE, JR et MAGUIRE, DA, 2004. Natural sway frequencies and damping ratios of trees: concepts, review and synthesis of previous studies. In : *Trees-Structure and Function*. mars 2004. Vol. 18, n° 2, p. 195-203. DOI 10.1007/s00468-003-0295-6.

MOORE, JR et MAGUIRE, DA, 2005. Natural sway frequencies and damping ratios of trees: influence of crown structure. In : *TREES-STRUCTURE AND FUNCTION*. juin 2005. Vol. 19, n° 4, p. 363-373. DOI 10.1007/s00468-004-0387-y.

MOREL, P., CRESPEL, L., GALOPIN, G. et MOULIA, B., 2012. Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. In : *SCIENTIA HORTICULTURAE*. 24 février 2012. Vol. 135, p. 59-64. DOI 10.1016/j.scienta.2011.12.007.

MORGAN, J. et CANNELL, Mgr, 1994. Shape of Tree Stems - a Reexamination of the Uniform Stress Hypothesis. In : *Tree Physiology*. janvier 1994. Vol. 14, n° 1, p. 49-62.

MOULIA, B. et COMBES, D., 2004. Thigmomorphogenetic acclimation of plants to moderate winds greatly affects height structure in field-gown alfalfa (medicago sativa l.), an indeterminate herb. In : *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2004. Vol. 137, p. 3–S1.

MOULIA, B et FOURNIER, M, 1997. Optimal mechanical design of plant stems: the models behind the allometric power laws (Integral text of the Keynote conference). In : *Plant Biomechanics*. S.l. : Reading University. 1997. p. 43-55.

MOULIA, B., LOUGHIAN, C. Der, BASTIEN, R., MARTIN, O., RODRÍGUEZ, M., GOURCILLEAU, D., BARBACCI, A., BADEL, E., FRANCHEL, G., LENNE, C., ROECKEL-DREVET, P., ALLAIN, J. M., FRACHISSE, J. M., LANGRE, E. de, COUTAND, C., FOURNIER-LEBLANC, N. et JULIEN, J. L., 2011. Integrative Mechanobiology of Growth and Architectural Development in Changing Mechanical Environments. In : WOJTASZEK, Przemyslaw (éd.), *Mechanical Integration of Plant Cells and Plants* [en ligne]. S.l. : Springer Berlin Heidelberg. Signaling and Communication in Plants, 9. p. 269-302. [Consulté le 27 novembre 2012]. ISBN 978-3-642-19090-2. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-19091-9_11.

MOULIA, Bruno, COUTAND, Catherine et JULIEN, Jean-Louis, 2015. Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. In : *Frontiers in Plant Science*. 23 février 2015. Vol. 6, p. 1-20. DOI 10.3389/fpls.2015.00052.

MOULIA, Bruno, COUTAND, Catherine et LENNE, Catherine, 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: Implications for mechanical modeling of plant architecture. In : *American Journal of Botany*. octobre 2006. Vol. 93, n° 10, p. 1477-1489. DOI 10.3732/ajb.93.10.1477.

NAGASHIMA, Hisae et HIKOSAKA, Kouki, 2011. Plants in a crowded stand regulate their height growth so as to maintain similar heights to neighbours even when they have potential advantages in height growth. In : *Annals of Botany*. juillet 2011. Vol. 108, n° 1, p. 207-214. DOI 10.1093/aob/mcr109.

NAGASHIMA, Hisae et HIKOSAKA, Kouki, 2012. Not only light quality but also mechanical stimuli are involved in height convergence in crowded Chenopodium album stands. In : *New Phytologist*. septembre 2012. Vol. 195, n° 4, p. 803-811. DOI 10.1111/j.1469-8137.2012.04218.x.

NATHAN, Ran, KATUL, Gabriel G., HORN, Henry S., THOMAS, Suvi M., OREN, Ram, AVISSAR, Roni, PACALA, Stephen W. et LEVIN, Simon A., 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. In : *Nature*. 25 juillet 2002. Vol. 418, n° 6896, p. 409-413. DOI 10.1038/nature00844.

NEPVEU, G., 1981. Prédiction juvénile de la qualité du bois de hêtre. In : *Annales des Sciences*

Forestières. 1981. Vol. 38, n° 4, p. 425-447. DOI 10.1051/forest:19810402.

NICOLL, Bruce C., GARDINER, Barry A. et PEACE, Andrew J., 2008. Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. In : *Forestry*. juillet 2008. Vol. 81, n° 3, p. 389-398. DOI 10.1093/forestry/cpn021.

NICOLL, Bruce C., GARDINER, Barry A., RAYNER, Bill et PEACE, Andrew J., 2006. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. In : *Canadian Journal of Forest Research*. juillet 2006. Vol. 36, n° 7, p. 1871-1883. DOI 10.1139/X06-072.

NIKLAS, Karl J., 1985. The aerodynamics of wind pollination. In : *The Botanical Review*. 1 juillet 1985. Vol. 51, n° 3, p. 328-386. DOI 10.1007/BF02861079.

NIKLAS, Karl J., 1996. Differences between Acer saccharum Leaves from Open and Wind-Protected Sites. In : *Annals of Botany*. 7 janvier 1996. Vol. 78, n° 1, p. 61-66. DOI 10.1006/anbo.1996.0096.

NIKLAS, Karl J. et SPATZ, Hanns-Christof, 2006. Allometric theory and the mechanical stability of large trees: proof and conjecture. In : *American Journal of Botany*. 6 janvier 2006. Vol. 93, n° 6, p. 824-828. DOI 10.3732/ajb.93.6.824.

NIKLAS, KJ, 1998a. Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of Capsella bursa-pastoris (Cruciferae). In : *Annals of Botany*. août 1998. Vol. 82, n° 2, p. 147-156. DOI 10.1006/anbo.1998.0658.

NIKLAS, KJ, 1998b. The mechanical roles of clasping leaf sheaths: Evidence from Arundinaria tecta (Poaceae) shoots subjected to bending and twisting forces. In : *Annals of Botany*. janvier 1998. Vol. 81, n° 1, p. 23-34. DOI 10.1006/anbo.1997.0513.

NIKLAS, K. J. et SPATZ, H. C., 2000. Wind-induced stresses in cherry trees: evidence against the hypothesis of constant stress levels. In : *Trees-Structure and Function*. février 2000. Vol. 14, n° 4, p. 230-237. DOI 10.1007/s004680050008.

OLIVAR, Jorge, BOGINO, Stella, RATHGEBER, Cyrille, BONNESOEUR, Vivien et BRAVO, Felipe, 2013. Thinning has a positive effect on growth dynamics and growth–climate relationships in Aleppo pine (Pinus halepensis) trees of different crown classes. In : *Annals of Forest Science*. 13 décembre 2013. Vol. 71, n° 3, p. 395-404. DOI 10.1007/s13595-013-0348-y.

ORR, H. Allen, 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. In : *Nature Reviews Genetics*. août 2009. Vol. 10, n° 8, p. 531-539. DOI 10.1038/nrg2603.

OTTE, Marinus L, 2001. What is stress to a wetland plant? In : *Environmental and Experimental Botany*. décembre 2001. Vol. 46, n° 3, p. 195-202. DOI 10.1016/S0098-8472(01)00105-8.

PAINE, C. E. Timothy, MARTHEWS, Toby R., VOGT, Deborah R., PURVES, Drew, REES, Mark, HECTOR, Andy et TURNBULL, Lindsay A., 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. In : *Methods in Ecology and Evolution*. 1 avril 2012. Vol. 3, n° 2, p. 245-256. DOI 10.1111/j.2041-210X.2011.00155.x.

PAN, Yude, BIRDSEY, Richard A., FANG, Jingyun, HOUGHTON, Richard, KAUPPI, Pekka E.,

KURZ, Werner A., PHILLIPS, Oliver L., SHVIDENKO, Anatoly, LEWIS, Simon L., CANADELL, Josep G., CIAIS, Philippe, JACKSON, Robert B., PACALA, Stephen W., MCGUIRE, A. David, PIAO, Shilong, RAUTIAINEN, Aapo, SITCH, Stephen et HAYES, Daniel, 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. In : *Science*. 19 août 2011. Vol. 333, n° 6045, p. 988-993. DOI 10.1126/science.1201609.

PEARCY, Robert W., 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. In : *Annual review of plant biology*. 1990. Vol. 41, n° 1, p. 421–453.

PELTOLA, Heli M., 2006. Mechanical stability of trees under static loads. In : *American Journal of Botany*. octobre 2006. Vol. 93, n° 10, p. 1501-1511. DOI 10.3732/ajb.93.10.1501.

PIANKA, Eric R., 1976. Natural Selection of Optimal Reproductive Tactics. In : *American Zoologist*. 21 septembre 1976. Vol. 16, n° 4, p. 775-784. DOI 10.1093/icb/16.4.775.

PINHEIRO, José C. et BATES, Douglas M., 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS* [en ligne]. S.l. : Springer Science & Business Media. [Consulté le 28 avril 2015]. Disponible à l'adresse : http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=RFDe_BKxvRIC&oi=fnd&pg=PR7&dq=%22and+applied+to+the+analysis+of+over+20+real+datasets+from+a+wide%22+%22are+intended+for+grouped+data+in+which+the+response+variable+is%22+%22in+statistical+computing+will+also+%EF%AC%81nd+this+book+appealing%22+&ots=mOvYBEXYK5&sig=WNsO_SGmEuVGl_e9gxqpnq5_oAI.

PRETZSCH, Hans, 2009. Forest Dynamics, Growth, and Yield. In : *Forest Dynamics, Growth and Yield* [en ligne]. S.l. : Springer Berlin Heidelberg. p. 1-39. [Consulté le 5 juillet 2013]. ISBN 978-3-540-88306-7. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-88307-4_1.

PRETZSCH, H. et SCHÜTZE, G., 2005. Crown Allometry and Growing Space Efficiency of Norway Spruce (Picea abies [L.] Karst.) and European Beech (Fagus sylvatica L.) in Pure and Mixed Stands. In : *Plant Biology*. 2005. Vol. 7, n° 6, p. 628–639. DOI 10.1055/s-2005-865965.

PRUYN, ML, EWERS, BJ et TELEWSKI, FW, 2000. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two Populus hybrids in response to mechanical perturbation. In : *TREE PHYSIOLOGY*. avril 2000. Vol. 20, n° 8, p. 535-540.

PUIJALON, Sara, BOUMA, Tjeerd J., DOUADY, Christophe J., VAN GROENENDAEL, Jan, ANTEN, Niels P. R., MARTEL, Evelyne et BORNETTE, Gudrun, 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. In : *New Phytologist*. 1 septembre 2011. Vol. 191, n° 4, p. 1141-1149. DOI 10.1111/j.1469-8137.2011.03763.x.

PUIJALON, Sara, LÉNA, Jean-Paul, RIVIÈRE, Nicolas, CHAMPAGNE, Jean-Yves, ROSTAN, Jean-Claude et BORNETTE, Gudrun, 2008. Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. In : *New Phytologist*. 1 mars 2008. Vol. 177, n° 4, p. 907-917. DOI 10.1111/j.1469-8137.2007.02314.x.

RASINMÄKI, Jussi, MÄKINEN, Antti et KALLIOVIRTA, Jouni, 2009. SIMO: An adaptable simulation framework for multiscale forest resource data. In : *Computers and Electronics in Agriculture*. avril 2009. Vol. 66, n° 1, p. 76-84. DOI 10.1016/j.compag.2008.12.007.

RAUPACH, M. R., 1992. Drag and drag partition on rough surfaces. In : *Boundary-Layer Meteorology*. 1 septembre 1992. Vol. 60, n° 4, p. 375-395. DOI 10.1007/BF00155203.

RAUPACH, M. R., 1994. Simplified expressions for vegetation roughness length and zero-plane displacement as functions of canopy height and area index. In : *Boundary-Layer Meteorology*. 1 octobre 1994. Vol. 71, n° 1-2, p. 211-216. DOI 10.1007/BF00709229.

REITERER, Alexander et STANZL-TSCHEGG, Stefanie E, 2001. Compressive behaviour of softwood under uniaxial loading at different orientations to the grain. In : *Mechanics of Materials*. décembre 2001. Vol. 33, n° 12, p. 705-715. DOI 10.1016/S0167-6636(01)00086-2.

REITERER, A., LICHTENEGGER, H., TSCHEGG, S. et FRATZL, P., 1999. Experimental evidence for a mechanical function of the cellulose microfibril angle in wood cell walls. In : *Philosophical Magazine A*. 1999. Vol. 79, n° 9, p. 2173–2184.

REUBENS, Bert, PANNEMANS, Barbara, DANJON, Frédéric, PROFT, Maurice De, BAETS, Sarah De, BAERDEMAEKER, Josse De, POESEN, Jean et MUYS, Bart, 2009. The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised Quercus robur and Robinia pseudoacacia trees. In : *Trees*. 1 décembre 2009. Vol. 23, n° 6, p. 1213-1228. DOI 10.1007/s00468-009-0360-x.

RICHTER, Gregory L., MONSHAUSEN, Gabriele B., KROL, Alexandra et GILROY, Simon, 2009. Mechanical Stimuli Modulate Lateral Root Organogenesis. In : *Plant Physiology*. 12 janvier 2009. Vol. 151, n° 4, p. 1855-1866. DOI 10.1104/pp.109.142448.

RIOU-NIVERT, Phillipe, 2009. Chapitre 24: Vers une prise en compte du risque tempête dans la gestion forestière. In : *La forêt face aux tempêtes*. Éditions Quæ. Versailles : Y. Birot, G. Landmann, I. Bonhême, éditeurs.

RISER, Jean, 2010. *Les espaces du vent*. S.l. : Editions Quae. ISBN 978-2-7592-0624-7.

RODEN, John S. et PEARCY, Robert W., 1993a. Effect of leaf flutter on the light environment of poplars. In : *Oecologia*. 1993. Vol. 93, n° 2, p. 201–207.

RODEN, John S. et PEARCY, Robert W., 1993b. Photosynthetic gas exchange response of poplars to steady-state and dynamic light environments. In : *Oecologia*. 1993. Vol. 93, n° 2, p. 208–214.

RODRIGUEZ, Mathieu, 2009. *Evolution et organisation spatiale de la dynamique vibratoire des arbres au cours de leur développement*. Ecole Polytechnique : Ecole Polytechnique.

RODRIGUEZ, Mathieu, DE LANGRE, Emmanuel et MOULIA, Bruno, 2008. A scaling law for the effects of architecture and allometry on tree vibration modes suggests a biological tuning to modal compartmentalization. In : *American Journal of Botany*. décembre 2008. Vol. 95, n° 12, p. 1523-1537. DOI 10.3732/ajb.0800161.

ROODBARAKY, H.J., BAKER, C.J., DAWSON, A.R. et WRIGHT, C.J., 1994. Experimental observations of the aerodynamic characteristics of urban trees. In : *Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics*. mai 1994. Vol. 52, p. 171-184. DOI 10.1016/0167-6105(94)90046-9.

RUDNICKI, M, MITCHELL, SJ et NOVAK, MD, 2004. Wind tunnel measurements of crown

streamlining and drag relationships for three conifer species. In : *Canadian Journal of Forest Research*. mars 2004. Vol. 34, n° 3, p. 666-676. DOI 10.1139/X03-233.

RUEL, JC, PIN, D, SPACEK, L, COOPER, K et BENOIT, R, 1997. The estimation of wind exposure for windthrow hazard rating: comparison between Strongblow, MC2, Topex and a wind tunnel study. In : *Forestry*. 1997. Vol. 70, n° 3, p. 253-266. DOI 10.1093/forestry/70.3.253.

SALTELLI, A. (éd.), 2008. *Global sensitivity analysis: the primer*. Chichester, England ; Hoboken, NJ : John Wiley. ISBN 978-0-470-05997-5. QA402.3 .G557 2008

SCHELHAAS, Mart-Jan, NABUURS, Gert-Jan et SCHUCK, Andreas, 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. In : *Global Change Biology*. 2003. Vol. 9, n° 11, p. 1620–1633. DOI 10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x.

SCHINDLER, Dirk, SCHÖNBORN, Jochen, FUGMANN, Hannes et MAYER, Helmut, 2013. Responses of an individual deciduous broadleaved tree to wind excitation. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 août 2013. Vol. 177, p. 69-82. DOI 10.1016/j.agrformet.2013.04.001.

SCHMIDT, Matthias, HANEWINKEL, Marc, KAENDLER, Gerald, KUBLIN, Edgar et KOHNLE, Ulrich, 2010. An inventory-based approach for modeling single-tree storm damage - experiences with the winter storm of 1999 in southwestern Germany. In : *Canadian journal of forest research*. août 2010. Vol. 40, n° 8, p. 1636-1652. DOI 10.1139/X10-099.

SCHOLZE, Marko, KNORR, Wolfgang, ARNELL, Nigel W. et PRENTICE, I. Colin, 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 29 août 2006. Vol. 103, n° 35, p. 13116-13120. DOI 10.1073/pnas.0601816103.

SCHRIEFER, Jennifer L., WARDEN, Stuart J., SAXON, Leanne K., ROBLING, Alexander G. et TURNER, Charles H., 2005. Cellular accommodation and the response of bone to mechanical loading. In : *Journal of Biomechanics*. septembre 2005. Vol. 38, n° 9, p. 1838-1845. DOI 10.1016/j.jbiomech.2004.08.017.

SCHUETZ, Jean-Philippe, GOETZ, Michael, SCHMID, Willi et MANDALLAZ, Daniel, 2006. Vulnerability of spruce (Picea abies) and beech (Fagus sylvatica) forest stands to storms and consequences for silviculture. In : *European Journal of Forest Research*. juillet 2006. Vol. 125, n° 3, p. 291-302. DOI 10.1007/s10342-006-0111-0.

SCHUMACHER, Sabine, BUGMANN, Harald et MLADENOFF, David J., 2004. Improving the formulation of tree growth and succession in a spatially explicit landscape model. In : *Ecological Modelling*. 10 décembre 2004. Vol. 180, n° 1, p. 175-194. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2003.12.055.

SEGURO, J. V. et LAMBERT, T. W., 2000. Modern estimation of the parameters of the Weibull wind speed distribution for wind energy analysis. In : *Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics*. mars 2000. Vol. 85, n° 1, p. 75-84. DOI 10.1016/S0167-6105(99)00122-1.

SEIDL, Rupert et BLENNOW, Kristina, 2012. Pervasive Growth Reduction in Norway Spruce Forests following Wind Disturbance. In : *PLoS ONE*. 7 mars 2012. Vol. 7, n° 3, p. e33301. DOI 10.1371/journal.pone.0033301.

SEIDL, Rupert, RAMMER, Werner et BLENNOW, Kristina, 2014. Simulating wind disturbance

impacts on forest landscapes: Tree-level heterogeneity matters. In : *Environmental Modelling & Software*. janvier 2014. Vol. 51, p. 1-11. DOI 10.1016/j.envsoft.2013.09.018.

SELLIER, Damien et FOURCAUD, Thierry, 2009. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. In : *American Journal of Botany*. mai 2009. Vol. 96, n° 5, p. 885-896. DOI 10.3732/ajb.0800226.

SKATTER, S et KUCERA, B, 2000. Tree breakage from torsional wind loading due to crown asymmetry. In : *Forest Ecology and Management*. 15 septembre 2000. Vol. 135, n° 1-3, p. 97-103. DOI 10.1016/S0378-1127(00)00301-7.

SMITH, VC et ENNOS, AR, 2003. The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers Helianthus annuus L. In : *Journal of Experimental Botany*. février 2003. Vol. 54, n° 383, p. 845-849. DOI 10.1093/jxb/erg068.

SPATZ, Hanns-Christof, BRÜCHERT, Franka et PFISTERER, Jochen, 2007. Multiple resonance damping or how do trees escape dangerously large oscillations? In : *American Journal of Botany*. 10 janvier 2007. Vol. 94, n° 10, p. 1603-1611. DOI 10.3732/ajb.94.10.1603.

STOKES, A, NICOLL, BC, COUTTS, MP et FITTER, AH, 1997. Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. In : *Canadian Journal of Forest Research*. juillet 1997. Vol. 27, n° 7, p. 1049-1057. DOI 10.1139/cjfr-27-7-1049.

STULL, Roland B., 1988. *An introduction to boundary layer meteorology* [en ligne]. S.l. : Atmospheric Sciences Library, Kluwer : Dordrecht, Netherlands. [Consulté le 6 février 2015]. Disponible à l'adresse : http://adsabs.harvard.edu/abs/1988aitb.book.....S.

TADRIST, Loïc, 2015. *Mécanique du feuillage en vent : Approche multi-échelle et conséquences biologiques*. Ecole Polytechnique : Ecole Polytechnique.

TARDIEU, Francois, AMÉGLIO, Thierry, BREDA, Nathalie et DAYAU, Sylvia, 1995. régulation des transferts hydriques chez les plantes soumises à la sécheresse. In : *Ecole-chercheurs en bioclimatologie*. Le Croisic (France) : s.n. 7 avril 1995. p. 61-82.

TELEWSKI, Frank W., 2006. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. In : *American Journal of Botany*. octobre 2006. Vol. 93, n° 10, p. 1466-1476. DOI 10.3732/ajb.93.10.1466.

TELEWSKI, Frank W., 2012. Is windswept tree growth negative thigmotropism? In : *PLANT SCIENCE*. mars 2012. Vol. 184, p. 20-28. DOI 10.1016/j.plantsci.2011.12.001.

TELEWSKI, Frank W. et JAFFE, Mordecai J., 1986. Thigmomorphogenesis: The role of ethylene in the response of Pinus taeda and Abies fraseri to mechanical perturbation. In : *Physiologia Plantarum*. 1 février 1986. Vol. 66, n° 2, p. 227-233. DOI 10.1111/j.1399-3054.1986.tb02413.x.

TELEWSKI, F W, 1989. Structure and function of flexure wood in Abies fraseri. In : *Tree physiology*. mars 1989. Vol. 5, n° 1, p. 113-121.

TELEWSKI, FW et PRUYN, ML, 1998. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in Ulmus americana seedlings. In : *Tree Physiology*. janvier 1998. Vol. 18, n° 1, p. 65-68.

THELLIER, Michel et DESBIEZ, M. O., 1989. « Stockage » et « rappel » d'information chez un végétal. In : *La vie des sciences*. 1989. Vol. 6, n° 4, p. 289-303.

THORNLEY, J. H. M., 2004. Acclimation of Photosynthesis to Light and Canopy Nitrogen Distribution: an Interpretation. In : *Annals of Botany*. 4 janvier 2004. Vol. 93, n° 4, p. 473-475. DOI 10.1093/aob/mch051.

THORNLEY, J. H. M. et CANNELL, M. G. R., 2000. Managing forests for wood yield and carbon storage: a theoretical study. In : *Tree Physiology*. 4 janvier 2000. Vol. 20, n° 7, p. 477-484. DOI 10.1093/treephys/20.7.477.

TROTSIUK, Volodymyr, HOBI, Martina L. et COMMARMOT, Brigitte, 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). In : *Forest Ecology and Management*. 1 février 2012. Vol. 265, p. 181-190. DOI 10.1016/j.foreco.2011.10.042.

TROUVÉ, Raphaël, BONTEMPS, Jean-Daniel, SEYNAVE, Ingrid, COLLET, Catherine et LEBOURGEOIS, François, 2015. Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of Quercus petraea (Liebl.). In : *Tree Physiology*. 31 juillet 2015. p. tpv067. DOI 10.1093/treephys/tpv067.

TRUPIANO, Dalila, ROCCO, Mariapina, RENZONE, Giovanni, SCALONI, Andrea, ROSSI, Miriam, VISCOSI, Vincenzo, CHIATANTE, Donato et SCIPPA, Gabriella S., 2013. Temporal analysis of poplar woody root response to bending stress. In : *Physiologia Plantarum*. 2013. p. n/a–n/a. DOI 10.1111/ppl.12072.

TURNER, C. H., 1998. Three rules for bone adaptation to mechanical stimuli. In : *Bone*. 1998. Vol. 23, n° 5, p. 399–407.

TURNER, C. H., 1999. Toward a mathematical description of bone biology: the principle of cellular accommodation. In : *Calcified Tissue International*. 1999. Vol. 65, n° 6, p. 466–471.

UEDA, M et SHIBATA, EI, 2004. Why do trees decline or dieback after a strong wind? Water status of Hinoki cypress standing after a typhoon. In : *Tree Physiology*. juin 2004. Vol. 24, n° 6, p. 701-706.

URBAN, S.T., LIEFFERS, V.J. et MACDONALD, S.E., 1994. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. In : *Canadian Journal of Forest Research*. août 1994. Vol. 24, n° 8, p. 1550-1556. DOI 10.1139/x94-202.

VANCLAY, Jerome K., 1994. *Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests*. Wallingford, U.K : CAB International. ISBN 978-0-85198-913-6. SD396 .V36 1994

VAN DER HOVEN, Isaac, 1957. Power spectrum of horizontal wind speed in the frequency range from 0.0007 to 900 cycles per hour. In : *Journal of Meteorology*. avril 1957. Vol. 14, n° 2, p. 160-164. DOI 10.1175/1520-0469(1957)014<0160:PSOHWS>2.0.CO;2.

VIOLLE, Cyrille, NAVAS, Marie-Laure, VILE, Denis, KAZAKOU, Elena, FORTUNEL, Claire, HUMMEL, Irène et GARNIER, Eric, 2007. Let the concept of trait be functional! In : *Oikos*. 1 mai 2007. Vol. 116, n° 5, p. 882-892. DOI 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

VOGEL, Steven, 1989. Drag and Reconfiguration of Broad Leaves in High Winds. In : *Journal of Experimental Botany*. 8 janvier 1989. Vol. 40, n° 8, p. 941-948. DOI 10.1093/jxb/40.8.941.

VOGEL, Steven, 2009. Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. In : *New Phytologist*. 2009. Vol. 183, n° 1, p. 13-26. DOI 10.1111/j.1469-8137.2009.02854.x.

VOLLSINGER, S, MITCHELL, SJ, BYRNE, KE, NOVAK, MD et RUDNICKI, M, 2005. Wind tunnel measurements of crown streamlining and drag relationships for several hardwood species. In : *Canadian Journal of Forest Research*. mai 2005. Vol. 35, n° 5, p. 1238-1249. DOI 10.1139/x05-051.

WALLENTIN, Cristofer et NILSSON, Urban, 2013. Storm and snow damage in a Norway spruce thinning experiment in southern Sweden. In : *Forestry*. 10 décembre 2013. p. cpt046. DOI 10.1093/forestry/cpt046.

WALTHER, Gian-Reto, POST, Eric, CONVEY, Peter, MENZEL, Annette, PARMESAN, Camille, BEEBEE, Trevor J. C., FROMENTIN, Jean-Marc, HOEGH-GULDBERG, Ove et BAIRLEIN, Franz, 2002. Ecological responses to recent climate change. In : *Nature*. 28 mars 2002. Vol. 416, n° 6879, p. 389-395. DOI 10.1038/416389a.

WARD, Jeffrey S. et STEPHENS, George R., 1993. Influence of crown class and shade tolerance on individual tree development during deciduous forest succession in Connecticut, USA. In : *Forest Ecology and Management*. 1 septembre 1993. Vol. 60, n° 3, p. 207-236. DOI 10.1016/0378-1127(93)90081-W.

WARTON, David I., WRIGHT, Ian J., FALSTER, Daniel S. et WESTOBY, Mark, 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. In : *Biological Reviews*. 2006. Vol. 81, n° 2, p. 259–291.

WATT, Michael S. et KIRSCHBAUM, Miko U. F., 2011. Moving beyond simple linear allometric relationships between tree height and diameter. In : *Ecological Modelling*. 10 décembre 2011. Vol. 222, n° 23-24, p. 3910-3916. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2011.10.011.

WATT, Michael S., PALMER, David J., KIMBERLEY, Mark O., HÖCK, Barbara K., PAYN, Tim W. et LOWE, David J., 2010. Development of models to predict Pinus radiata productivity throughout New Zealand. In : *Canadian Journal of Forest Research*. 1 mars 2010. Vol. 40, n° 3, p. 488-499. DOI 10.1139/X09-207.

WATT, MS, MOORE, JR et MCKINLAY, B, 2005. The influence of wind on branch characteristics of Pinus radiata. In : *Trees-Structure and Function*. janvier 2005. Vol. 19, n° 1, p. 58-65. DOI 10.1007/s00468-004-0363-6.

WEBB, Vincent A. et RUDNICKI, Mark, 2009. A Linear Analysis of the Interaction Between the Atmosphere and an Underlying Compliant Plant Canopy. In : *Boundary-Layer Meteorology*. 1 octobre 2009. Vol. 133, n° 1, p. 93-111. DOI 10.1007/s10546-009-9417-z.

WEBB, Vincent A., RUDNICKI, Mark et MUPPA, Shravan Kumar, 2013. Analysis of tree sway and crown collisions for managed Pinus resinosa in southern Maine. In : *Forest Ecology and Management*. 15 août 2013. Vol. 302, p. 193-199. DOI 10.1016/j.foreco.2013.02.033.

WELLPOTT, Axel, 2008. *The stability of continuous cover forests*. S.l. : University of Edinburgh.

WESSOLLY, Lothar, 1995. Fracture diagnosis of trees. In : *Part*. 1995. Vol. 2, p. 570–573.

WESTOBY, Mark, 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. In : *Plant and Soil*. 1 février 1998. Vol. 199, n° 2, p. 213-227. DOI 10.1023/A:1004327224729.

WEST, P.W., JACKETT, D.R. et SYKES, S.J., 1989. Stresses in, and the shape of, tree stems in forest monoculture. In : *Journal of Theoretical Biology*. 9 octobre 1989. Vol. 140, n° 3, p. 327-343. DOI 10.1016/S0022-5193(89)80090-6.

WHITE et PICKETT, 1985. Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In : *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* [en ligne]. S.l. : Elsevier. p. 3-13. [Consulté le 4 mai 2015]. ISBN 978-0-12-554520-4. Disponible à l'adresse : http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-554520-4.50006-x.

XU, Liang, FREITAS, Sofia M. A., YU, Fei-Hai, DONG, Ming, ANTEN, Niels P. R. et WERGER, Marinus J. A., 2013. Effects of Trampling on Morphological and Mechanical Traits of Dryland Shrub Species Do Not Depend on Water Availability. In : *PLoS ONE*. 16 janvier 2013. Vol. 8, n° 1, p. e53021. DOI 10.1371/journal.pone.0053021.

YASUNARI, Tetsuzo, 1979. Cloudiness fluctuations associated with the Northern Hemisphere summer monsoon. In : *J. Meteor. Soc. Japan*. 1979. Vol. 57, n° 3, p. 227–242.

YI, Chuixiang, 2008. Momentum Transfer within Canopies. In : *Journal of Applied Meteorology and Climatology*. janvier 2008. Vol. 47, n° 1, p. 262-275. DOI 10.1175/2007JAMC1667.1.

ZEIDE, Boris, 1993. Analysis of Growth Equations. In : *Forest Science*. 1993. Vol. 39, n° 3, p. 594-616.

ZUUR, Alain F. (éd.), 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY : Springer. Statistics for biology and health. ISBN 978-0-387-87457-9. QH541.15.S72 M59 2009

Annexes

Annexe 2.1: Disposition des capteurs de déformations à 1m sur les paires dominant-dominé.

paire	statut social	début des mesures	fin des mesures	circonférence (mm)
7	Dominant	02/04/2014	10/31/2014	420
7	dominé	02/04/2014	10/31/2014	291
11	Dominant	18/02/2014	10/31/2014	473
11	dominé	29/04/2014	10/31/2014	295
15	Dominant	02/04/2014	30/09/2014	397
15	dominé	02/04/2014	30/09/2014	294
23	Dominant	29/04/2014	10/31/2014	445
23	dominé	29/04/2014	10/31/2014	228
27	Dominant	29/04/2014	10/31/2014	390
27	dominé	07/02/2014	10/31/2014	240
32	Dominant	21/03/2014	10/31/2014	415
32	dominé	29/04/2014	10/31/2014	298
44	Dominant	06/05/2014	08/12/2014	362
44	dominé	06/05/2014	08/12/2014	219
52	Dominant	07/04/2014	08/12/2014	379
52	dominé	07/04/2014	08/12/2014	244
53	Dominant	02/04/2014	08/12/2014	346
53	dominé	02/04/2014	08/12/2014	225
55	Dominant	02/04/2014	08/12/2014	352
55	dominé	02/04/2014	08/12/2014	231
62	Dominant	02/04/2014	08/12/2014	457
62	dominé	02/04/2014	08/12/2014	265
64	Dominant	29/04/2014	08/12/2014	443
64	dominé	07/02/2014	08/12/2014	292
67	Dominant	29/04/2014	08/12/2014	408
67	dominé	29/04/2014	08/12/2014	276
68	Dominant	29/04/2014	08/12/2014	418
68	dominé	29/04/2014	08/12/2014	287
85	Dominant	07/04/2014	10/31/2014	383

Annexe 2.2 : Estimations des paramètres des modèles reliant la vitesse journalière maximale entre la parcelle Vent-éclair et le poste météorologique de Nancy-Essey.

V_maxNancy = 0,86 + 2,33*Houppier=en feuille + 5,99*Direction=NE+3,22*Direction=autre + V_maxVentEclair *(1,13-0,77*Direction=NE-0,49* Direction=autre)

paramètres	estimation	Err. Type	p.value
constante	0,86	0,56	0,12
Houppier = en feuille	2,33	0,23	<0,001
Direction = NE	5,99	1,40	<0,001
Direction = autre	3,22	0,92	<0,001
Vmax_VentEclair	1,13	0,06	<0,001
Vmax_VentEclair x Direction = NE	-0,77	0,20	<0,001
Vmax_VentEclair x Direction = autre	-0,49	0,11	<0,001

Annexe 3.1 : Ajustement des paramètres du meilleur modèle de croissance.

Paramètre		Estimation	Err. Std
t_0	θ_0	45,8***	0,6
	θ_1	n.s	
	θ_2	5,5**	1,2
	θ_3	n.s	
	σ_θ	2,6	
M	μ_0	0,018***	0,003
	μ_1	0,019***	0,004
	μ_2	0,028**	0,004
	μ_3	n.s	
	σ_μ	0,011	
Δt	δ_0	36,99***	2,3
	δ_1	11,39**	3,19
	δ_2	n.s	
	δ_3	n.s	
	σ_δ	8,5	

t_0 (et θ) :début de la période de croissance (jours), M (et μ): taux de croissance maximal (mm/jour) et Δt (et δ): durée de la période de croissance (jours)

les indices suivants θ, μ ou δ se réfèrent à :

0 :constante, 1: statut social, 2 : traitement Nat D+D=0,15 %, 3 : interaction entre le statut social et le traitement Nat D+D=0,15 %

L'écart-type des effets aléatoires (σ_θ,σ_μ,σ_δ) sont indiqués (lignes grisées) à titre indicatif.

n.s : non significatif, p.value>0,05 ;

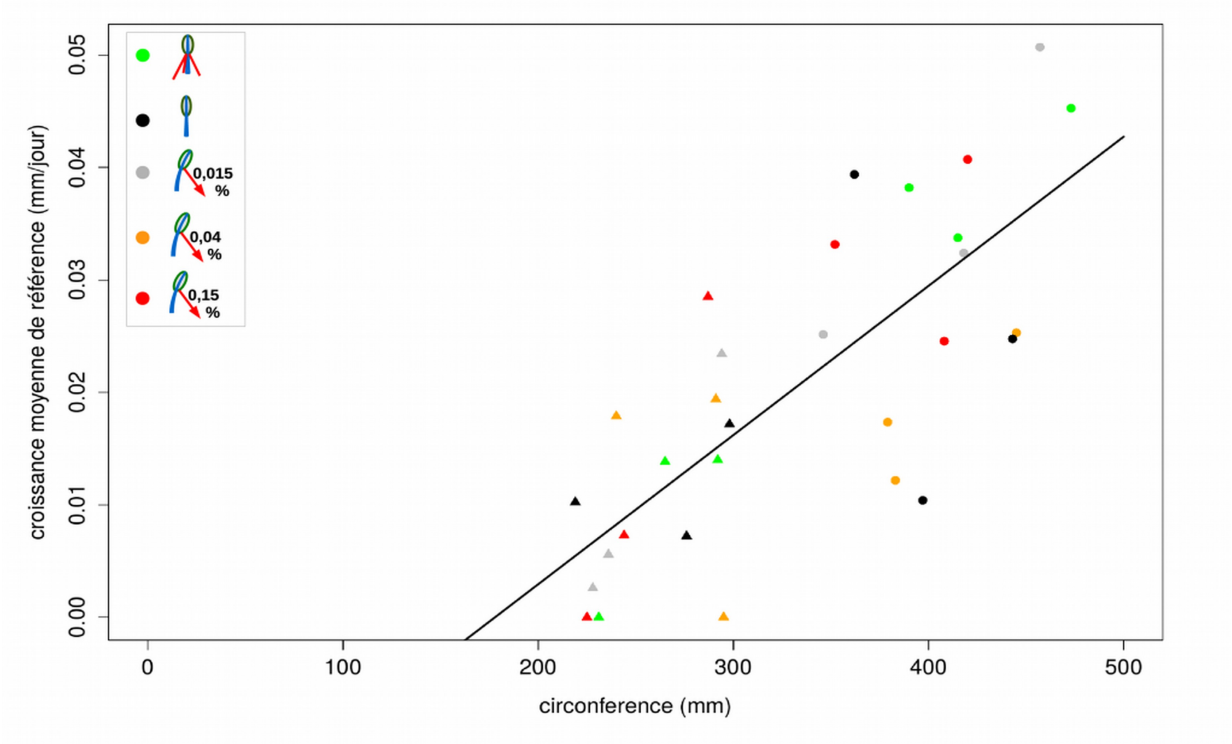
**: p.value<0,01 et ***: p.value<0,001

Annexe 3.2: Relation entre la circonférence et la croissance de référence

	circonférence (cm)		croissance de référence (mm/jour)	
traitement mécanique	**moy**	**EC**	**moy**	**EC**
H	34,4	87,1	0,024	0,016
Nat D	33,3	75,9	0,018	0,011
Nat D +D=0.015 %	33,0	86,3	0,023	0,016
Nat D +D=0.04 %	33,9	69,3	0,015	0,008
Nat D +D=0.15 %	32,2	76,0	0,022	0,014

Bien qu'il y ait un équilibre dans la distribution du diamètre par traitement mécanique, il y a un déséquilibre lorsqu'on s'intéresse à la croissance de référence (p.value de l'anova <<0,001). Les arbres du traitement Nat D+D=0,04 % ont significativement moins poussé que ceux des autres traitements.

La croissance de référence augmente avec la circonférence comme on peut s'en convaincre sur la figure suivant.



Un ajustement statistique linéaire donne:

$$\left(\frac{dD}{dt}\right)_{ref} = 0{,}00013 \cdot (Circonférence - 178)$$

les 2 paramètres la pente et l'ordonnée à l'origine étant tous les 2 très significativement différents de zéro. Il peut être surprenant qu'en deçà d'une circonférence de 178 mm, les arbres n'aient plus de croissance. On pourrait préférer une relation linéaire entre la croissance et la circonférence avec des arbres de diamètre nul ayant une croissance nulle, toutefois un modèle de croissance segmentée comme celui-ci n'est pas insolite en sylviculture (se reporter à Dhôte, 1999 pour une discussion sur l'absence de croissance des plus petits arbres). Finalement, la croissance radiale relative semble pertinente car elle est constante entre tous les arbres.

Annexe 3.3. Article scientifique :

BONNESOEUR, Vivien, CONSTANT, Thiéry, MOULIA, Bruno et FOURNIER, Meriem, 2016. Forest trees filter chronic wind-signals to acclimate to high winds. In : *New Phytologist*. 1 janvier 2016. p. n/a-n/a. DOI 10.1111/nph.13836.

New Phytologist

Research

Forest trees filter chronic wind-signals to acclimate to high winds

Vivien Bonnesoeur[1,2], Thiéry Constant[1,2], Bruno Moulia[3,4] and Meriem Fournier[1,2]

[1]UMR 1092 LERFOB, INRA, Champenoux 54280, France; [2]UMR 1092 LERFOB, AgroParisTech, Nancy 54000, France; [3]UMR 547 PIAF, Clermont Université, Université Blaise Pascal, BP 10448, Clermont-Ferrand 63000, France; [4]UMR 547 PIAF, INRA, Clermont-Ferrand 63100, France

Author for correspondence:
Thiéry Constant
Tel: +33 0 3 83 39 40 66
Email: constant@nancy.inra.fr

Received: *12 October 2015*
Accepted: *27 November 2015*

New Phytologist (2016)
doi: 10.1111/nph.13836

Key words: *Fagus sylvatica* L. (European beech), forest, social status or crown class, strain sensing, thigmomorphogenesis, wind.

Summary

• Controlled experiments have shown that trees acclimate thigmomorphogenetically to wind-loads by sensing their deformation (strain). However, the strain regime in nature is exposed to a full spectrum of winds. We hypothesized that trees avoid overreacting by responding only to winds which bring information on local climate and/or wind exposure. Additionally, competition for light dependent on tree social status also likely affects thigmomorphogenesis.

• We monitored and manipulated quantitatively the strain regimes of 15 pairs of beech (*Fagus sylvatica*) trees of contrasting social status in an acclimated stand, and quantified the effects of these regimes on the radial growth over a vegetative season.

• Trees exposed to artificial bending, the intensity of which corresponds to the strongest wind-induced strains, enhanced their secondary growth by at least 80%. Surprisingly, this reaction was even greater – relatively – for suppressed trees than for dominant ones.

• Acclimated trees did not sense the different types of wind events in the same way. Daily wind speed peaks due to thermal winds were filtered out. Thigmomorphogenesis was therefore driven by intense storms. Thigmomorphogenesis is also likely to be involved in determining social status.

Introduction

Most trees withstand strong winds all through their lives. This resistance comes from the ability of plants to sense and respond to mechanical cues, which is called thigmomorphogenesis (Jaffe, 1973; Moulia *et al.*, 2011, 2015). Mechanical cues in a tree trigger a suite of growth responses involving an increase in root growth at the cost of aerial and reproductive growth, a decrease in aerial primary growth (stem and leaves), and an increase in secondary growth and modifications in the mechanical properties of wood (sometimes called 'flexure wood'), which together change biomass allocation within the tree (Telewski, 1989, 1995, 2006; Niklas, 1996, 1998; Meng *et al.*, 2006a,b; Coutand, 2010). These responses are thought to toughen the tree against subsequent winds by increasing its anchorage, decreasing drag and increasing its stem strength (Gardiner *et al.*, 2000; Nicoll *et al.*, 2008).

Understanding the processes and mechanisms involved in thigmomorphogenesis remains an ongoing task. Detailed controlled experiments on young trees have revealed two main features for the thigmomorphogenetic response of aerial parts over time. First, a rapid response: after a mechanical stress, the growth stops almost immediately before recovering to a normal rate a few hours later. The secondary growth then shows an increased growth rate over several days after the stress (Coutand *et al.*, 2009). Second, a nonlinear response to mechanical cues (Jaffe *et al.*, 1980; Telewski & Pruyn, 1998; Moulia *et al.*, 2006, 2015) has suggested the existence of possible sensing thresholds at different scales (mechanosensing tissue, meristems).

Another major insight has also been revealed regarding the stimulus itself. Indeed, the study of thigmomorphogenesis remained mostly qualitative for a long time before the mechanical cue was elucidated. It is now established that plants sense their mechanical strain (i.e. the relative change in length of the cells) during wind-induced bending (Coutand & Moulia, 2000; Moulia *et al.*, 2011, 2015). Moulia *et al.* (2011, 2015) made another step forward by assembling the first quantitative model of mechanosensing and growth responses called the 'Sum of strain-sensing model' or S^3m. This semimechanistic but parsimonious model formalizes strain sensing by living tissues and the integration of this sensing by aerial primary and secondary meristems. It has been validated with success on both its molecular mechanisms and macroscopic growth output (Martin *et al.*, 2009; Moulia *et al.*, 2011, 2015). So far, S^3m predicts the growth response after an unique mechanical stimulus in a range of 1 : 10 magnitude variations in controlled conditions, which may typically correspond to the growth response due to a strong wind gust. However, trees within a forest are continuously submitted to wind-induced strains, fluctuating at various time scales. For example, in Europe, the wind power spectrum (Van der Hoven, 1957; Stull, 1988) includes four major periodic peaks: a broad peak in the micrometeorological range which corresponds to the cascade of turbulence shedding during wind gusts (time period between 0.1 s and 6 min) and three in the macrometeorological

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

range, which corresponds to different meteorological mechanisms. The first is differential heating of the earth's surface producing surface winds known as thermal winds, with a return period of 12 h (Dai & Deser, 1999). A second mechanism involves the forcing of the surface winds by geostrophic winds at a synoptic scale, that is, meteorological systems at the continental scale such as low-pressure areas (Shakina & Ivanova, 2011). This second synoptic-scale mechanism usually results in the strongest variation in surface winds and in the northern Atlantic region its average return period is 4 d. The last peak in the wind spectrum is related to changes in wind conditions over the years.

Changes of strains over time are not only the result of the temporal changes in winds. Indeed, strain magnitude is the result of wind microenvironment, but it is also strongly dependent on crown and stem properties and especially tree size (Rodriguez *et al.*, 2008; Fournier *et al.*, 2013). As a consequence, relative size and position within the canopy of trees in a forest stand – usually characterized as a few 'social statuses' or 'crown classes' by forest managers (Pretzsch, 2009, p. 154) – may result in different wind exposure and strain regimes.

Experiments in controlled conditions (and the S^3m model that was built from them) are therefore simplistic compared with the complex pattern of mechanical stimulus experienced by trees in natural conditions. For example, the treated plants are usually submitted to very large and frequent amounts of strain in order to emphasize thigmomorphogenesis (Telewski, 1989; Smith & Ennos, 2003; Coutand *et al.*, 2009). To get further insight into the ecological significance of thigmomorphogenesis, it is then important to know how trees respond to chronic wind-induced strains in real stands.

Much less is known, however, about thigmomorphogenetic acclimation to real wind loads of adult trees in forests. The few experiments *in situ* have mainly consisted in guying trees and comparing their growth with control trees after several months (Watt *et al.*, 2009; Moore *et al.*, 2014) or years (Jacobs, 1954; Valinger, 1992; Meng *et al.*, 2006a,b). These studies have proven that thigmomorphogenesis is an important ecological process in forest areas and may account for 50% of the growth variation. However, the strains (= the sensed stimuli) were not quantified and the time resolution was too low to give insights into the processes by which thigmomorphogenesis takes place. From data on isolated cells, Moulia *et al.* (2011, 2015) have suggested the existence of sensing thresholds but they did not measure them in whole-plant experiments. We may speculate that these thresholds could be tuned to the prevailing chronic loads. Such preconditioning to natural mechanical cues has already been observed on the production of ethylene after mechanical stimuli in *Pinus taeda* and *Abies fraseri* (Telewski & Jaffe, 1986; Telewski, 1990). The tree sensing system could filter out the frequent but low-intensity strains caused by thermal winds, for example, and respond only to stronger variations in surface winds forced by synoptic-scale winds, because they provide a better cue on the local climate.

Finally, even *in situ* studies have not accounted for the differences in social status of trees and the interaction between wind sheltering and shading. As mentioned earlier, tree social status modifies not only the strain regime, but also the light conditions. In stands with complete canopy closure, foraging for light is important and trees allocate their biomass into primary growth and photosynthesis efficiency at the expense of secondary growth (Smith, 1982; Holbrook & Putz, 1989). This photomorphogenetic allocation regime is thus opposed to the thigmomorphogenetic one and might lead to a trade-off between light foraging and wind toughening (Mitchell, 2003; Nagashima & Hikosaka, 2012). As a consequence, tree social status is likely to influence thigmomorphogenesis: a dominant position should enhance thigmomorphogenetic responses because a tree might invest less energy in growth for light foraging and more in wind firmness than suppressed trees.

This work aims to quantify accurately how thigmomorphogenesis takes place in the natural stand conditions of broadleaved trees through the whole growth season, but at high time resolution. We particularly focused on wind perception by the trees and possible filtering of the different types of wind events, and between-tree variability in mechanosensing and growth response in relation to social status. Secondary growth responses, the easiest thigmomorphogenetic changes to measure, were emphasized because they are crucial not only for wind firmness. but also for their impacts on wood production and carbon storage. A stand that had remained undisturbed for a long time (i.e. never been thinned) was studied because it was prone to acclimating to the chronic winds of the site. This represented a less complex situation in which to study thigmomorphogenesis because strain regime and growth were more likely to have reached a 'dynamic equilibrium', but also presumably was the situation in which thigmomorphogenesis was the most challenged by photomorphogenesis (Holbrook & Putz, 1989). We hypothesized that: (H1) wind-induced strains sensed by trees result in increased secondary growth rate of stems. (H2) The sensing strain threshold is acclimated in such a way that trees do not overreact. Therefore tree growth responds only to the strongest winds which bring information on local climate (synoptic-scale events) and/or wind exposure. (H3) The suppressed trees should favour light acquisition rather than wind stability when compared with dominant trees. As a result, suppressed trees are predicted to display less thigmomorphogenetic stimulation of secondary growth rates than dominant trees.

Materials and Methods

Site and stand description

The experimental site is located within the Haye Forest near Nancy, France (48°40′14.5″N; 6°05′10.3″E). This site is within the biogeoclimatic zone of beech with a semicontinental climate (annual mean temperature = 10.5°C, January is the coldest month = 3.8°C, July is the warmest month = 19.4°C; mean annual rainfall = 775 mm, well distributed throughout the year). The 30-yr mean wind speed at 10 m from a close weather station is 2.9 m s^{-1} and the prevailing winds are orientated S, SW or W. The soil is a rendosol where rooting is constrained by a large proportion of stones at 40 cm depth. Beech (*Fagus sylvatica* L.)

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

represents the main species with an admixture of hornbeams, maples and ashes. The stand is even-aged (*c.* 25 yr) and has been naturally regenerated. It had not been managed for a long period which resulted in a crowded stand with complete canopy closure. The leaf area index is 7.5 and the stand basal area is 31 m^2 ha^{-1}.

Water-stress management

In order to mitigate possible exceptional drought that could hinder any other response, the edaphic water stress was monitored by using Biljou©, a daily water balance model (Granier *et al.*, 1999, available at https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/). In 2014, the Haye forest suffered an unusually intense drought in spring and early summer, so tat we decided to water the 30 studied trees. Biljou© was then used to calculate the amount of water required to keep the soil relative extractable water (REW) above the critical REW threshold over which tree transpiration begins to decrease (Granier *et al.*, 1999). The trees were watered on 27 June 2014 (150 l for the dominant trees and 50 l for the suppressed trees) and 4 July 2014 (90 l for the dominant trees and 40 l for the suppressed trees) to remove the drought stress. This watering was also advantageous in order to synchronize initiation of growth of the 30 trees post-drought (Supporting Information Fig. S1).

Tree sample

Thirty trees were studied, their location being spread over a 1 ha area (i.e. 10 000 m^2 or 2471 acres).

They were allocated into 15 pairs of dominant and suppressed trees, using visual criteria for good straightness, limited inclination and the lack of exterior flaws on the stem (Table 1). In order to ensure similar soil and microenvironmental conditions, the maximum distance between two paired trees did not exceed 6 m. Dominant trees had a diameter at breast height 63% larger than suppressed trees. Suppressed trees were slightly smaller and had a crown depth 29% smaller than dominant trees (see also Table S1).

Measurements

Wind speed on the site was measured using a two-dimensional sonic anemometer (WindSonic1; Gill Instruments, Lymington, Hampshire, UK) on a 15-m-high mast, that is, 3 m above the top of the canopy, presumably in the roughness sublayer (Finnigan, 2000), located in the middle of the stand. We monitored the longitudinal bending strains of each tree by setting up two homemade strain-transducers based on those in Moore *et al.* (2005). Four strain gauges were glued onto each transducer to get a complete Wheatstone bridge balanced for temperature variations and coated with neutral silicone to ensure the integrity of the gauges. The two strain transducers were screwed into the wood at a height of 1 m in orthogonal directions (N and E). After calibration, the strain resolution was *c.* 10^{-5} at the wood surface. The sample rate was 8 Hz to ensure recording of the strain peak induced by the wind. The acquisition of the strain was done with

Table 1 Mean and SD of tree dimensions (*Fagus sylvatica*)

Social status	Mechanical treatment	Diameter (cm)		Height (m)		Height of the crown base (m)	
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
D	G	13.6	1.4	13.7	1.7	7.3	0.9
D	C	12.8	1.3	13.3	1.8	7.1	1.3
D	$S_{0.015\%}$	13	1.8	13.7	1.2	7.9	0.5
D	$S_{0.04\%}$	12.8	1.2	13.7	0.7	7.2	1.4
D	$S_{0.15\%}$	12.5	1.2	14.3	0.7	7.4	1.7
s	G	8.4	1	13.3	1.1	8.8	0.4
s	C	8.4	1.3	12.9	1.5	8.7	0.9
s	$S_{0.015\%}$	8	1.1	13.1	0.8	8.5	0.5
s	$S_{0.04\%}$	8.4	0.8	12.8	0.3	8.5	0.9
s	$S_{0.15\%}$	8	1	13.2	1.3	8.3	1

Mechanical treatments: G, guyed; Nat S, Natural strain regime; $S_{0.015\%}$, Nat S + imposed strain of 0.015%; $S_{0.04\%}$, Nat S + imposed strain of 0.04%; $S_{0.15\%}$, Nat S + imposed strain of 0.15%. Social status: D, dominant tree; s, suppressed tree.

a wireless sensor network composed of 15 V-Link®-LXRS® and WSDA®-1000-LXRS® (produced by LORD MicroStrain®; Williston, VT, USA). The strain monitoring was successful for most of the trees because we were able to record > 85% of the strains over the period for 24 trees (four other trees were monitored successfully for 75% of the period and the last two trees for 51%).

Secondary growth was measured by radial displacement over the bark using a homemade automatic point dendrometer (data logger Minikin Ti® produced by EMS Brno (Brno, Czech Republic) and a precision position switch LM10/3M295K0M TO ES AW) mounted at breast height (1.3 m) in the same direction as one of the strain transducers. The radial displacement resolution was *c.* 1 µm. The radial displacement was measured every minute and the average over 30 min was recorded. We began the strain monitoring from 29 April 2014 and secondary growth monitoring from 24 May 2014 until the end of the growth season in early October. Mechanical calculus shows that the strain at 1.3 m (position of radial growth measurements) is very close to the strain measured at 1 m (position of strain measurements) in our trees.

Strain regime and artificial bending treatments

In order to achieve maximal insights into thigmomorphogenetic responses to wind-induced strains, five different strain regimes were studied. First, six trees only were maintained under a natural, that is, wind-induced, strain regime (Nat S). Second, six trees were guyed (G) to strongly reduce the strain in their trunks. To do so, we used three steel cables screwed at the base of the crown and attached to iron stakes firmly anchored in the bedrock. The trees were guyed from 12 June 2014 until the end of the growth season. Third, 18 trees were submitted to additional artificial bendings. Three magnitudes of artificial strain were imposed with reference to the wind-induced strain regime observed during the leaf-on period from 29 April 2014 until 12 June 2014 (Fig. 1): a strain magnitude of 0.015% which corresponds to the mean daily

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

New Phytologist

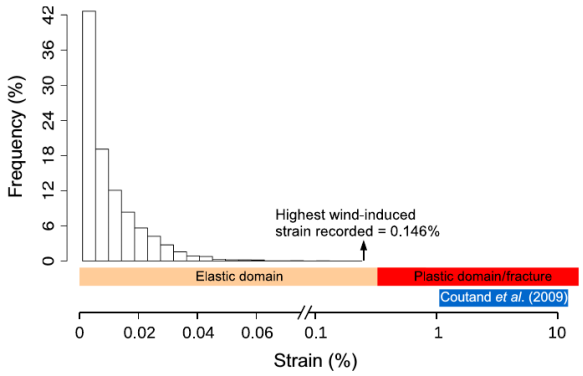


Fig. 1 Distribution of the wind-induced strain (natural strain regime) of the tree '64 D'. The frequency is calculated as the number of periods of 30 min with a given maximal longitudinal strain over the total number of periods (total = 8246 periods which represents almost 6 months). On average, wind-induced strains reach 0.015% on 5 days per week and reach 0.04% once a week. The highest wind-induced strain recorded during the monitoring is indicated. The limit of the elastic and plastic regions of wood was computed as the ratio of the modulus of rupture over the modulus of elasticity of *Fagus sylvatica*. The range of strain magnitude imposed on poplar seedlings in a typical controlled experiment by Coutand *et al.* (2009) is also represented.

wind-induced strain peak experimented in the site (Nat S + S = 0.015%); a strain magnitude of 0.04% which corresponds to a wind-induced strain peak experienced during a mean low-pressure area event (Nat S + S = 0.04%), with a typical return period of 5 d, termed 'mean storm'; and a strain magnitude of 0.15% which corresponds to an intense and rare wind-induced strain peak which a tree could experience during an intense low-pressure area event (Nat S + S = 0.15%) that might hit the stand during the growth season, termed 'intense storm'. A few trees reached such a strain magnitude during the 11 May 2014 storm when the maximal instantaneous wind speed peaked at 13.4 m s^{-1} just above the canopy. Note than even the highest strain magnitude of 0.15% is well within the wood elastic domain of beech, estimated as the ratio of the modulus of rupture over the modulus of elasticity for green wood of American beech (= 0.62%) or for dry wood of European beech (= 0.77%) (Forest Products Laboratory, 2010; Propriétés du bois du hêtre, 2012). As a consequence, such bending magnitudes did not cause damage to the stem tissues.

For all of the artificial bending treatments, trees were bent once per day, on Monday, Tuesday and Wednesday during the 6 wk from 16 June 2014 to 24 July 2014 (as this sequence was shown to lead to maximal sensitivity of trees to bending by reducing accommodative desensitization, Martin *et al.*, 2010). The trees were previously attached at the crown base with a rope that was pulled manually or with a winch.

We took particular care to carry out artificial bendings that accurately mimicked wind-induced bendings. The deformation of a stem under wind loads can be viewed as the superposition of static deformation under the mean wind, and of dynamic sways, as a first approximation. The time scale of the static effect of wind is usually *c.* 1 min, whereas wind-induced sways range between 0.1 and 10 s (de Langre, 2008). As a previous report on radial growth response to vibration in poplars has shown no clear effect of the duration of bending and/or bending speed (Der Loughian, 2012), we did not attempt to induce artificial sways. The trees were slowly bent until the target strain level was reached and then kept in this position for *c.* 20 s (as in Moulia *et al.*, 2011) before being released slowly to their initial position; the total duration of bending was *c.* 1 min. Such a duration also ensured that bending, by tilting trees, did not trigger a gravitropic response. Indeed, the presentation time for gravitropic induction ranges between 30 s and 10 min (Sack *et al.*, 1985; Timell, 1986, pp. 1133–1137; Perbal & Driss-Ecole, 1993). For half of the bent trees, the bending direction was such that the trunk side where the dendrometer had been mounted was under compression and the other half under tension.

Data analysis: bending strain, growth signals and their relationship

The strain signal was first split into a high-frequency strain signal due to wind and a frequency strain signal throughout the day (due to hydroelastic swelling or shrinkage during the day, for example). To do so, a running median with a 30-min window was computed. The high-frequency signal was then calculated as the raw signal minus the corresponding median value. The maximum strain and the mean strain over a period of 30 min was then calculated from the high-frequency signal. Only the strains measured in the same direction as the dendrometer were studied here.

The radial displacement signal is a complex signal composed of a reversible daily cycle of shrinkage/swelling due to variations of water content in nonlignified tissues (bark, phloem, cambium) and irreversible growth (Deslauriers *et al.*, 2007). The growth signal was extracted from the raw signal as the daily minimum radial displacement which occurred when the stem shrinkage was maximum. In many studies, the maximal daily radial displacement is usually retained. However, in this study we had difficulty in detecting it whereas the minimum daily radial displacement was apparent (Figs S2, S3); we surmised that this did not matter so much in the present study as daily variations were much smaller than seasonal variations.

It is not easy to assess the relationship between instantaneous rates of radial growth and bending strains from experimental data in natural conditions because both are noisy measurements. There is also the problem of the various scanning times and of possible confounding effects from day–night hydroelastic expansion or shrinkage of the bark. It is therefore more reliable to model the time-integrated response over the growth period than to model the instantaneous growth. Therefore, Gompertz models (Zeide, 1993) were fitted on the radial growth after the second watering with the common parameterization:

$$R_i(t) = \Delta t_i \cdot \frac{M_i \cdot e^1}{k} \cdot e^{-\exp\left(\frac{k \cdot (t_{0,i} - t)}{\Delta t_i} + 1\right)}$$

(R, cumulative radial growth from the second watering; Δt, duration of the growth period (days); M, maximal growth rate

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

New Phytologist

Research

(mm d^{-1}); t_0 (d), date when the cumulative growth is exp(−exp(1)) ≈ 6.5% of the final asymptote; k, constant equal to $1 - \log_e(-\log_e(0.95)) \approx 4$; i refers to the tree indexing). The duration of the growth period Δt is calculated as the difference between t_f, the end of the growth period (i.e. the date when the cumulative growth is 95% of the final asymptote) and t_0 (Fig. 2).This model parameterization is well adapted to test the mechanical effects and the social status interaction on the different growth parameters Δt, M and t_0. The package NLME (Pinheiro & Bates, 2000) in *R* was used with the maximum-likelihood method to estimate the model parameters. Mixed models were used to investigate the thigmomorphogenetic growth responses to bending strains, because they make it possible to combine fixed and random effects including possible autocorrelations between successive measurements on the same individual tree (Pinheiro & Bates, 2000). Mixed models, however, require nonlinear fitting and the fitting of all possible effects (mechanical treatments, social status, individual random effects, etc.) at the same time on such a large dataset hardly leads to numerical convergence. Therefore, a two-step modelling procedure was designed.

In the first step, we looked at the effect of the various mechanical treatments (independently from social status effects) called 'treatments model' in which the three parameters of the Gompertz model only depend on a fixed effect due to the mechanical treatment Tr.

$$t_{0,i} = \theta_0 + \theta_1 \times \mathrm{Tr}_i + \theta_i$$
$$M_i = \mu_0 + \mu_1 \times \mathrm{Tr}_i + \mu_i$$
$$\Delta t_i = \delta_0 + \delta_1 \times \mathrm{Tr}_i + \delta_i$$

(Tr, a dummy variable indicating the mechanical treatment (Nat S; G; Nat S + S = 0.015%; Nat S + S = 0.04%; Nat S + S = 0.15%); θ_i, μ_i and δ_i, random effects at the tree level to account for the correlations between repeated radial measurements). The random effects are assumed to be normally distributed with mean 0 and variance $\sigma^2_{\Delta T}$ (respectively σ^2_M; σ^2_{T0}). The package MULTCOMP was used to realise multiple pairwise comparisons between the treatments.

In the second step, a second model, called 'complete model', was then fitted to investigate the interaction between the social status and the grouped mechanical treatments identified with the treatments model:

$$t_{0,i} = \theta_0 + \theta_1 \times \mathrm{Tr}_i + \theta_2 \times \mathrm{status}_i + \theta_3 \times \mathrm{Tr}_i \times \mathrm{status}_i + \theta_i$$
$$M_i = \mu_0 + \mu_1 \times \mathrm{Tr}_i + \mu_2 \times \mathrm{status}_i + \mu_3 \times \mathrm{Tr}_i \times \mathrm{status}_i + \mu_i$$
$$\Delta t_i = \delta_0 + \delta_1 \times \mathrm{Tr}_i + \delta_2 \times \mathrm{status}_i + \delta_3 \times \mathrm{Tr}_i \times \mathrm{status}_i + \delta_i$$

(status, a dummy variable indicating whether the social status is dominant (status = 1) or suppressed (status = 0); Tr, a dummy variable indicating the grouped treatments; θ_i, μ_i and δ_i are random effects at the tree level).

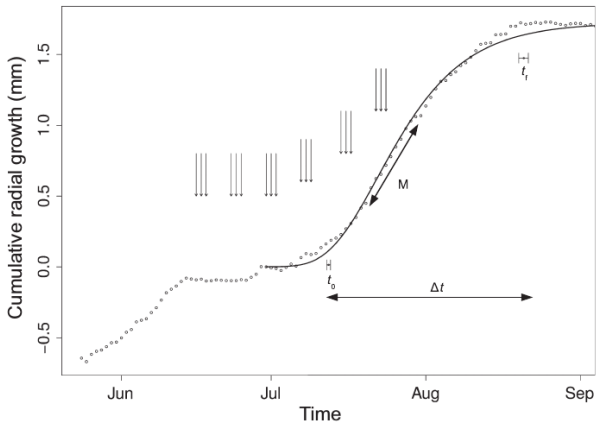


Fig. 2 Observed and modelled radial growth through time. Observed daily growth (points) and gompertz fit (black line) are represented for the suppressed tree (*Fagus sylvatica*) '68 s'. The three parameters of the Gompertz model are the start of the growth (t_0), the length of the growth period (Δt) and the maximal growth rate (M). The end of the growth period (t_f) is also shown. The arrows indicate the days when artificial bendings were applied.

Results

The various mechanical treatments produced the expected effects on the strain regime of trees (Fig. 3). Guying significantly reduced the experimented strain. The artificial bendings reached the target magnitudes rather well: only two trees from the Nat S + S = 0.04% treatment experienced lower strain than 0.04%. However, the bending duration was longer than 1 min especially in the Nat S + S = 0.15% treatment, because the time needed to reach the strain level increased with the target magnitude. Eighty percent of the bendings from the Nat S + S = 0.15% treatment lasted < 2 min but, as a consequence of imponderables in the field, the longest bending lasted up to 10 min.

The effects of the mechanical treatments on secondary growth were studied through the 'treatments mixed-model' (Fig. 4). Only the mechanical Nat S + S = 0.15% treatment had a significant effect on the maximal growth rate M and the start of the growth period t_0, but not on the duration of the growth period. The trees which experienced the strongest artificial strain started to grow *c.* 5 d later than the other trees but had a maximal growth rate at least 79% higher than the other treatments. At the end of the growing season, trees submitted to the strongest artificial bendings had an overall cumulative growth at least 76% higher than the other treatments.

Given the previous result regarding the effects of mechanical treatments, further analysis was made contrasting the mechanical Nat S + S = 0.15% treatment to a pool of all the other treatments, noted as 'S < 0.15%'. The complete model with two mechanical treatments ('Nat S + S = 0.15%' and 'S < 0.15%') was then fitted to analyse a possible interaction between social status and mechanical treatments (Fig. 5). The dominant status increased the duration of the plant growth of 11 d and the maximal growth rate of 0.017 mm d^{-1}. The social status did not impact upon the start of the growth period after the drought. The interactions between social status and mechanical treatments

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

New Phytologist

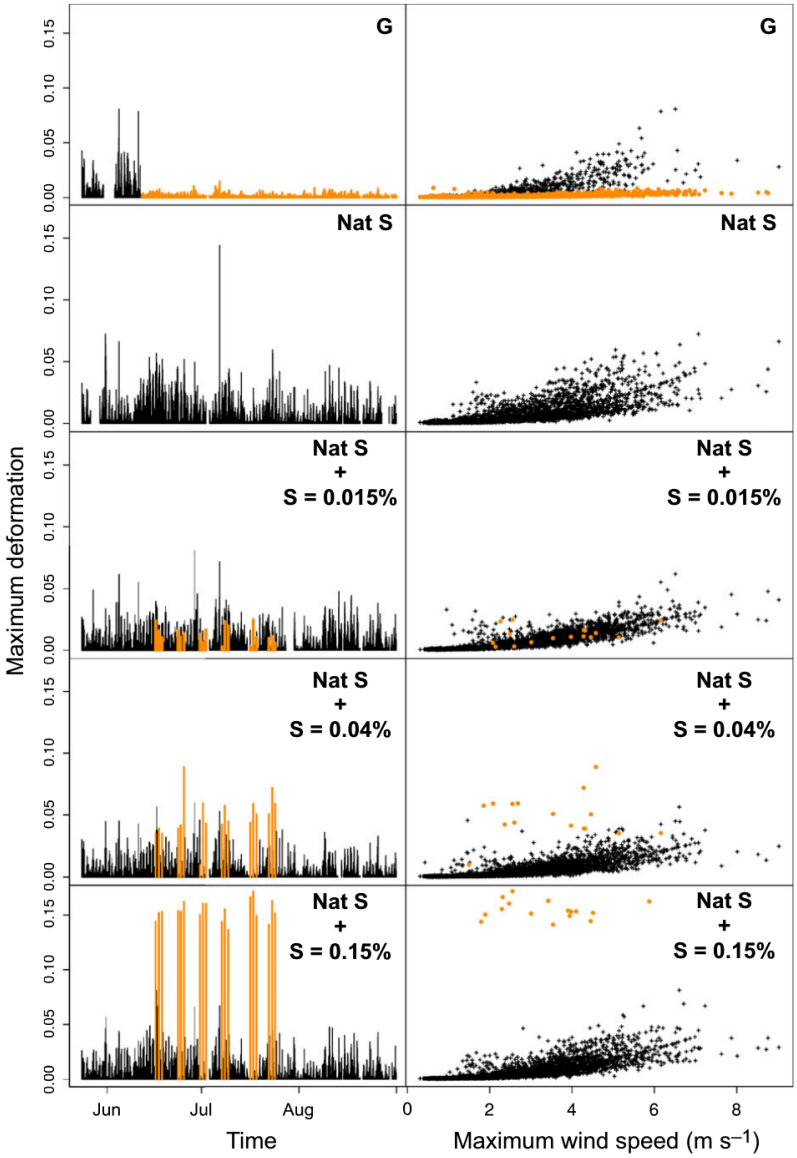


Fig. 3 Strain regime of five trees (*Fagus sylvatica*) representative of the mechanical treatments since 24 May 2014. On the left panels, the maxima of longitudinal strain over periods of 30 min are plotted against time. On the right panels, these maxima are plotted against the maximal wind speed over periods of 30 min. The wind-induced strain regime (Nat S) for each treatment is shown in black whereas the superimposed artificial regime is in orange. Trees may be guyed (G) or bent with an imposed strain magnitude of 0.015% (Nat S + S = 0.015%), 0.04% (Nat S + S = 0.04%) or 0.15% (Nat S + S = 0.015%). The guyed tree (upper panels) is the dominant tree '32 D', the Nat S treatment is the tree '64 D' (upper middle panels), the Nat S + S = 0.015% treatment is the tree '62 D', the Nat S + S = 0.04% treatment(middle panels) is the dominant tree '52 D' (lower middle panels) and the Nat S + S = 0.15% treatment (lower panels) is the suppressed tree '68 s'. Owing to the lack of wind speed records for some periods, a few strain peaks on the left panels could not be shown on the right panels.

were not significant for any of the three parameters of the Gompertz model. At the end of the growing season, the trees submitted to the strongest artificial bendings had an overall cumulative radial growth significantly higher than the other treatments, whatever their social status. The absolute increased cumulative growth was not significantly different between the social statuses (+0.7 mm for suppressed trees and +0.9 mm for dominant trees). The thigmomorphogenetic growth represented an increase of +76% for the dominant trees and +156% higher for the suppressed trees compared with tree growth from the other treatments.

Finally, it should be noted that in both models, the variance of the random effects was important compared with the fixed effects which proved that a substantial variability among trees remains unexplained. The individual tree growth curves are presented in Fig. S4. The normality of the random effects of both mixed models was validated, however, and the residuals were normally distributed with mean zero.

Discussion

Transitory strains stimulate radial growth

In this experiment, the magnitude of artificial strains on trees was sized according to natural strain distribution linked to the differing wind types (Figs 1, 3). The duration of the bendings was

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

New Phytologist

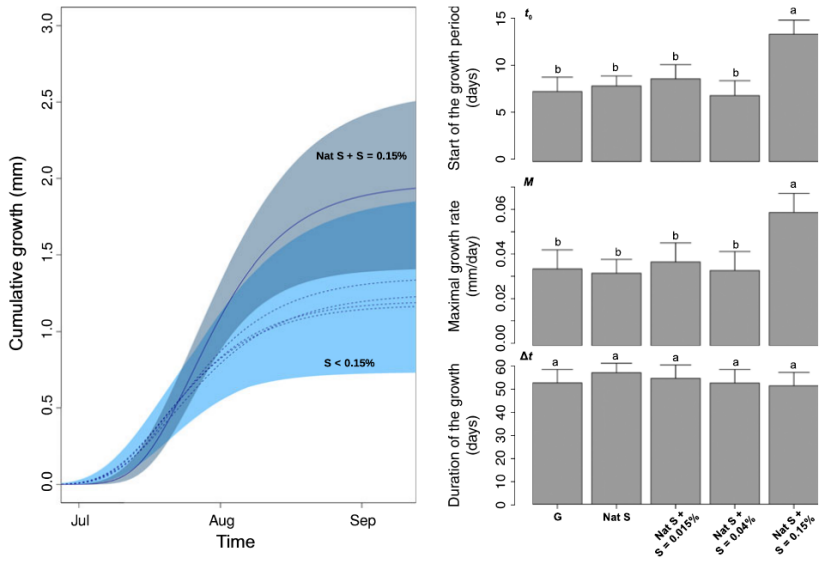


Fig. 4 Effects of the mechanical treatments on the growth response. On the left panel, the cumulative radial growth of *Fagus sylvatica* is represented through time. The growth is predicted at the population level (envelope of confidence at 95%). The treatments G, Nat S, Nat S + S = 0.015% and Nat S + S = 0.04% are not significantly different and grouped as 'S < 0.15%'. Dark blue envelope and straight line: 'Nat S + S = 0.15%' treatment, light blue envelope and dotted line: other mechanical treatments 'S < 0.15%'. The right panel shows the additive effects of the mechanical treatments on the start of the growth period, the maximal growth rate of the tree and on the duration of the growth period. Error bars are SD. Significant differences ($P < 0.05$) between mechanical treatments are indicated by different letters.

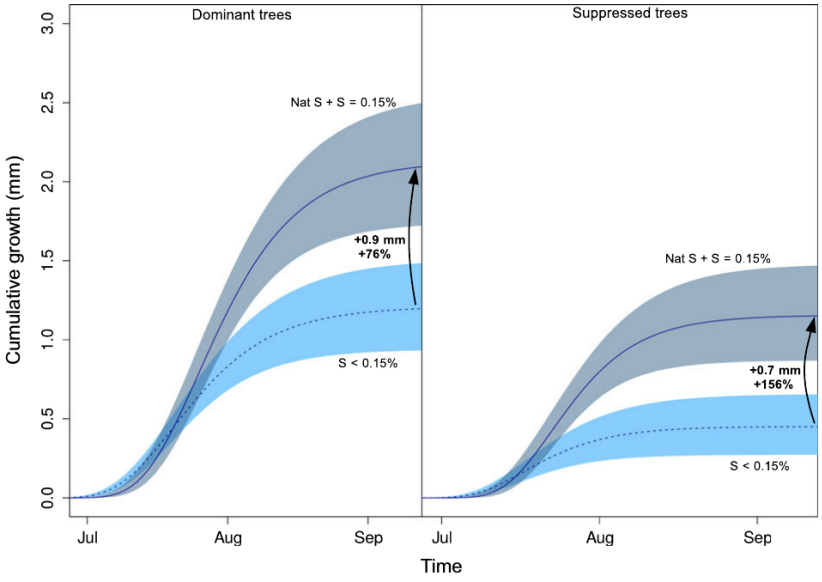


Fig. 5 Envelope of confidence at 95% for the radial growth of dominant trees (left panel) and suppressed trees (right panel). The cumulative radial growth of *Fagus sylvatica* is represented through time. Dark blue envelope and straight line, 'Nat S + S = 0.15%' treatment; light blue envelope and dotted line, other mechanical treatments 'S < 0.15%'. The growth is predicted at the population level. The comparison between the predicted growth and the observed growth is made in the Supporting Information Fig. S4.

slightly longer than expected and may have triggered a gravitropic response, but, if so, their duration was likely to have had an insignificant effect (e.g. Jourez & Avella-Shaw, 2003; Coutand *et al.*, 2007).

Adding strains up to 0.15% to the natural strain regime strongly increased tree radial growth which fully validates hypothesis H1. This is typical of the thigmomorphogenetic radial response reported in the literature (Telewski, 1989; Coutand *et al.*, 2009), although it was observed for the first time in beech. Quantitatively, the extent of the response was very strong. The strain magnitudes in this study were, however, much smaller than those from studies in controlled conditions. For example, Coutand *et al.* (2009) imposed bending strains from 2% to 11%, an order of magnitude higher than the highest recorded strain in our experiment, clearly overreaching the elastic limit of the tissues. Telewski (1989) bent young stems of *Abies fraseri* 20 times d^{-1} for an entire growth season, which represented *c.* 1800 bendings, whereas in our study the trees were bent only 18 times. This suggests that beeches were extremely responsive to mechanical cues. The magnitude of the thigmomorphogenetic response is even more impressive given that a drought had stopped the growth of almost all the trees, and that beech is known to be sensitive to edaphic drought (Betsch *et al.*, 2011).

The delay in the start of secondary growth, observed in response to the Nat S + S = 0.15% treatment, is somewhat surprising. We tried to estimate the start of the radial growth more accurately from higher data resolution but it appeared difficult because the radial growth just after the watering was highly

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

disturbed by the swelling/shrinkage pattern. Such a phenomenon has already been documented after rainfalls (Downes *et al.*, 1999) and Deslauriers *et al.* (2007) pointed out the difficulty in identifying the onset of the growth period from dendrometer.

Tree acclimation to wind is forced by a strain filter enhancing the detection of synoptic-scale events

A key point for plant acclimation is its ability to filter its sensing through a threshold, also known as minimal effective strain (MES) (Frost, 2003; Moulia *et al.*, 2006). Indeed, responding too much or too often costs energy and could lead to a strong trade-off against other environmental cues that are also important for the overall fitness of the plant (i.e. light, etc.). Insufficient responses can weaken the plant, thereby increasing the damage probability by a future storm. Because the Nat S + S = 0.15% treatment displayed significant thigmomorphogenesis, whereas Nat S + S = 0.04% did not, the sensing threshold of beech in our conditions stands between 0.04% and 0.15%. This is indeed the first quantitative estimate of the MES threshold in plants. Moulia *et al.* (2006) estimated indirectly a putative MES threshold of 0.0015% from a previous work on tomatoes. However, these plants had been cultivated in a completely still environment. We know that the mechanosensitivity (including the MES threshold) is tuned dynamically over time, a process that has been demonstrated in controlled experiments and called accommodation (Leblanc-Fournier *et al.*, 2014). From that perspective, the difference between our evaluation of MES sensing threshold in beech and the crude estimate in tomato may reflect differences in species related to their ecology, but it may also be influenced by the history of strains to which the plant was submitted to before the measurements.

This filtering deeply impacts the way we view the effects of wind as an ecological factor. Up to now, tree acclimation to wind has been considered to be due to 'chronic' winds (Ennos, 1997). That was clearly a step forward compared with neglecting wind-sensing effects, but remained a rather vague statement given the complexity of the wind spectrum (Stull, 1988). Our study clearly distinguishes the sensing of the different types of wind events and, in particular, the thermal vs low-pressure area events. In terms of wind speed, the estimated MES sensing threshold was naturally reached during the growing season when maximal gusts ranged between 11 and 22 m s^{-1}. On average, a gust of 11 m s^{-1} was reached once a week, whereas a gust of 22 m s^{-1} was reached once a year over the stand. This validates our hypothesis H2 that only the strongest winds are sensed by trees. It means that trees can filter out the daily wind peaks from thermal winds and that only stronger surface winds, produced by the forcing of intense low-pressure area events, may trigger thigmomorphogenesis. Very few reports are available on the filtering of recurrent bending deformations, all involving simplified artificial loads. It is striking, however, that Martin *et al.* (2010), in a controlled study in poplars, observed that their young plants also filtered out a daily mechanical stimulus (after an initial 'training period').

From a broader perspective, such filtering is consistent with general concepts of plant acclimation to ecological stresses (in which 'stress' has its ecophysiological meaning). In his review Otte (2001) stated that: 'Stress occurs only when plants are exposed to environmental conditions outside the range they are normally exposed to, due to natural or anthropogenic changes.' Accordingly, daily wind speed peaks, should not be considered as physiological stresses for acclimated plants. This is probably what we observed in this experiment. The fact that we have chosen a stand that had remained undisturbed for > 10 yr is especially meaningful here. In these conditions thigmomorphogenetic acclimation was likely to have already been achieved by the trees before our experiment began so that they only responded to mechanical cues which reflected a change, either in the climate or in the degree of sheltering (e.g. after disturbances of the canopy, such as thinning).

A last important ecological question is whether the observed thigmomorphogenetic responses to wind are adaptive (Bossdorf & Pigliucci, 2009). The higher cumulative growth at the end of the season results in average to 4.7% higher stem strength for the stimulated beeches compared with the control ones. Two more years with the same growth pattern would result in a 14.1% higher stem strength for the stimulated trees. Such changes should result in a rapid decrease of the risk that stimulated trees would suffer stem breakage during a gale, as is demonstrated by wind risk models for forests (Gardiner *et al.*, 2000; Schmidt *et al.*, 2010).

Interestingly, Dai & Deser (1999) observed a diurnal variation in surface wind with a daily wind speed peak in the early afternoon over most of the globe, whereas the dynamic of synoptic systems can vary between regions of the globe (Yasunari, 1979, for the Monsoon regime). Only intense low-pressure area events could naturally trigger thigmomorphogenesis in the trees of the stand. By the same token, only extreme winds related to such events can strongly damage forests (Gardiner *et al.*, 2010). Thigmomorphogenesis may thus be adaptive wherever there is a positive correlation between the magnitude of intense storms and extreme storms (Quine, 2000). In other words, this would enable the tree to act in a manner akin to a 'wind engineer', filtering the small-scale microclimatic variations to gather relevant information about the weather and finally, over the years, about the local climate in order to build a wind-firm structure. However, a tree grows contrary to an engineered structure, which challenges the means to unceasingly maintain mechanical safety through time.

A high-priority response: suppressed trees allocate relatively more biomass than dominant trees for thigmomorphogenesis

Despite the strong competition for light in the stand, suppressed trees showed a similar absolute thigmomorphogenetic response to the dominant trees. These estimates only dealt with local radial growth at breast height. Although we did not measure growth at the whole-tree scale, it is important to reconsider our analysis in terms of biomass allocation along the whole trunk. According to the hypotheses that the mechanosensitivity is homogeneous along the stem (Moulia *et al.*, 2011, 2015), and that thigmomorphogenetic response due to artificial bendings was elliptically distributed around the tree circumference, it is possible to estimate

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

New Phytologist

the relative cross-section increment due to thigmomorphogenesis (37% for dominant and 78% for suppressed trees). Because the point of application of the bendings on the trees was at equivalent height (*c.* 6–7 m) and considering that strain along the trunk was homogeneous (Morgan & Cannell, 1994), the relative volume increment of secondary growth due to thigmomorphogenesis was still approximately twice as much for suppressed trees than for dominant ones. Such an estimate tends to prove that suppressed trees allocate greater biomass to trunk wind firmness than dominant trees, clearly falsifying our hypothesis H3. Acclimation to wind therefore has high priority in driving growth in a plant whatever its social status. From a mechanosensing point of view, it would be consistent that suppressed trees had higher sensitivity because they were supposed to experience less strain than dominant ones. It would be very interesting to monitor the strain regime of trees from different social statuses to conclude further on this.

Our unexpected finding has another consequence on the way social statuses are being built in stands. It was found in the literature that in most cases thigmomorphogenesis modifies the biomass allocation (Coutand *et al.*, 2008) but not the total biomass production. It is likely that the increased biomass allocation to the stem diameter for the suppressed trees is balanced by a decreased allocation to primary growth (Coutand *et al.*, 2008). If such a growth pattern is confirmed by measurements, it would mean that thigmomorphogenesis may be as involved in determining the social status as photomorphogenesis. Indeed, Nagashima & Hikosaka (2012) already observed that light quality and mechanical cues are both involved in height convergence in crowded stands. But our results suggest that thigmomorphogenesis may also reinforce social differentiation below the canopy top. This is consistent with the observations of Jacobs (1954), in which the establishment of the dominance between *Pinus radiata* trees was much more pronounced for free-swaying than for guyed individuals. This may be related, however, to the ecology of the trees. On lodgepole pine, the dominant trees were more impacted by wind speed than suppressed trees (Meng *et al.*, 2008), whereas the competition effect was weakened for dominant compared with suppressed trees. Contrary to lodgepole pine, beech is shade-tolerant and can develop physiological adaptations to persist as small trees for long periods in the forest understorey (Tognetti *et al.*, 1998). Consequently, suppressed beech trees withstand the lack of light better than pines and may be able to respond more strongly to thigmomorphogenesis. Such results could also be considered for the acclimation to contrasted exposure to both wind and light between trees at the forest edge and trees well within the stand (Bruechert & Gardiner, 2006).

Overall, the responses of plants to wind may not be considered without considering their strategy to light acquisition and photomorphogenesis. Such considerations may explain the discrepancy between our findings and those from previous studies. Along these lines, it is notable that the physiology of the transduction of these two signals in *Arabidopsis* is highly dependent, because 52% of the expressed genes involved in touch response were also involved in the response to darkness (Lee *et al.*, 2005).

Conclusion

Thigmomorphogenesis is a key process in tree hardening to strong winds. This study is to the best of our knowledge the first in which thigmomorphogenesis has been studied quantitatively in a forest context, by combining natural wind loads and controlled bendings, sized to the past wind-induced strain regime of the trees. Moreover, this work brings insights into wind acclimation in broadleaved species, unlike the few previous studies on that topic which have been carried out on coniferous species. In an acclimated forest, trees ceaselessly suffer from wind loads, yet they do not respond to the full wind spectrum. Acclimation to damaging winds is driven by the strain sensed during intensive low-pressure area events. Trees are, however, not sensitive to the much more frequent thermal winds which may be a consequence of the accommodation of the sensing functions. Not responding to the least strong winds may save energy and photosynthates that could be useful for other biological functions such as light foraging, especially when trees have a low exposure to light. Surprisingly, suppressed trees proved to be even more reactive to mechanical cue than dominant trees, suggesting that building a wind-firm trunk is of high priority at least for European beech.

Several previous works have already tried to include the effect of wind into growth models, either to adjust the radial growth (Dean *et al.*, 2013) or to predict the mortality due to storms (Hale *et al.*, 2015). These models have included tree acclimation to wind in a static way. Our results, however, represents the first step toward a comprehensive integration of wind in a fully dynamic growth model.

Acknowledgements

This study was partly funded by the ANR (Agence Nationale de la Recherche) project 'FORWIND' and the Lorraine region. The authors would like to thank Philippe Pernodet and Nicolas Gomez, from the French forest office (ONF), for their help in finding a convenient stand for study. Many people from the LERFoB (INRA, Unité Mixte de Recherche (UMR), Laboratoire des Ressources Forêt-Bois) have participated in this project, with special acknowledgements for François Ningre, Etienne Farré, Alain Mercanti, Frédéric Bordat, Florian Vast, Marin Chaumet, Rubén Manso and Mathieu Fortin. We finally thank Wendy Charles-Pickard for English corrections and the three anonymous reviewers for improving the scientific quality of this paper.

Author contributions

V.B. designed and performed the research, collected, interpreted and analysed the data and wrote the manuscript. T.C. designed and performed the research, collected, interpreted and analysed the data and reviewed the manuscript. B.M. and M.F. contributed equally and complementarily to design the research, interpret the data, and write and review the manuscript.

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

References

Betsch P, Bonal D, Breda N, Montpied P, Peiffer M, Tuzet A, Granier A. 2011. Drought effects on water relations in beech: the contribution of exchangeable water reservoirs. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**: 531–543.

Bossdorf O, Pigliucci M. 2009. Plasticity to wind is modular and genetically variable in *Arabidopsis thaliana*. *Evolutionary Ecology* **23**: 669–685.

Bruechert F, Gardiner B. 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* **93**: 1512–1521.

Coutand C. 2010. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Science* **179**: 168–182.

Coutand C, Dupraz C, Jaouen G, Ploquin S, Adam B. 2008. Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: demonstration with young *Prunus avium* trees. *Annals of Botany* **101**: 1421–1432.

Coutand C, Fournier M, Moulia B. 2007. The gravitropic response of poplar trunks: key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. *Plant Physiology* **144**: 1166–1180.

Coutand C, Martin L, Leblanc-Fournier N, Decourteix M, Julien J-L, Moulia B. 2009. Strain mechanosensing quantitatively controls diameter growth and PtaZFP2 gene expression in poplar. *Plant Physiology* **151**: 223–232.

Coutand C, Moulia B. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1825–1842.

Dai A, Deser C. 1999. Diurnal and semidiurnal variations in global surface wind and divergence fields. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **104**: 31109–31125.

Dean TJ, Jerez M, Cao QV. 2013. A simple stand growth model based on canopy dynamics and biomechanics. *Forest Science* **59**: 335–344.

Der Loughian C. 2012. Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe. PhD thesis, Ecole Polytchenique, Palaiseau, France.

Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T. 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: what kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* **25**: 113–124.

Downes G, Beadle C, Worledge D. 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* **14**: 102–111.

Ennos AR. 1997. Wind as an ecological factor. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 108–111.

Finnigan J. 2000. Turbulence in plant canopies. *Annual Review of Fluid Mechanics* **32**: 519–571.

Forest Products Laboratory. 2010. *Wood handbook: wood as an engineering material.* Madison, WI, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.

Fournier M, Dlouhá J, Jaouen G, Almeras T. 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength. *Journal of Experimental Botany* **64**: 4793–7815.

Frost HM. 2003. Bone's mechanostat: a 2003 update. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* **275**: 1081–1101.

Gardiner B, Blennow K, Carnus J, Fleisher P, Ingemarson F, Landmann G, Lindner M, Marzano M, Nicoll B, Orazio C *et al.* 2010. *Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts.* European Forest Institute. Final report to European Commission-DG Environment. EFIATLANTIC, European Forest Institute.

Gardiner B, Peltola H, Kellomaki S. 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. *Ecological Modelling* **129**: 1–23.

Granier A, Bréda N, Biron P, Villette S. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* **116**: 269–283.

Hale SA, Gardiner B, Peace A, Nicoll B, Taylor P, Pizzirani S. 2015. Comparison and validation of three versions of a forest wind risk model. *Environmental Modelling & Software* **68**: 27–41.

Holbrook NM, Putz FE. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (Sweet Gum). *American Journal of Botany* **76**: 1740.

Jacobs M. 1954. The effect of wind sway on the form and development of *Pinus radiata* D. Don. *Australian Journal of Botany* **2**: 35–51.

Jaffe MJ. 1973. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* **114**: 143–157.

Jaffe MJ, Biro R, Bridle K. 1980. Thigmomorphogenesis: calibration of the parameters of the sensory function in beans. *Physiologia Plantarum* **49**: 410–416.

Jourez B, Avella-Shaw T. 2003. Effet de la durée d'application d'un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de peuplier (*Populus euramericana* cvGhoy'). *Annals of Forest Science* **60**: 31–41.

de Langre E. 2008. Effects of wind on plants. *Annual Review of Fluid Mechanics* **40**: 141–168.

Leblanc-Fournier N, Martin L, Lenne C, Decourteix M. 2014. To respond or not to respond, the recurring question in plant mechanosensitivity. *Frontiers in Plant Science* **5**: 1–7.

Lee D, Polisensky DH, Braam J. 2005. Genome-wide identification of touch- and darkness-regulated Arabidopsis genes: a focus on calmodulin-like and XTH genes. *New Phytologist* **165**: 429–444.

Martin L, Leblanc-Fournier N, Azri W, Lenne C, Henry C, Coutand C, Julien J-L. 2009. Characterization and expression analysis under bending and other abiotic factors of *PtaZFP2*, a poplar gene encoding a Cys2/His2 zinc finger protein. *Tree Physiology* **29**: 125–136.

Martin L, Leblanc-Fournier N, Julien J-L, Moulia B, Coutand C. 2010. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. *Journal of Experimental Botany* **61**: 2403–2412.

Meng SX, Huang S, Lieffers VJ, Nunifu T, Yang Y. 2008. Wind speed and crown class influence the height-diameter relationship of lodgepole pine: nonlinear mixed effects modeling. *Forest Ecology and Management* **256**: 570–577.

Meng SX, Lieffers VJ, Reid DEB, Rudnicki M, Silins U, Jin M. 2006a. Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. *Journal of Experimental Botany* **57**: 3175–3182.

Meng SX, Rudnicki M, Lieffers V, Reid D, Silins U. 2006b. Preventing crown collisions increases the crown cover and leaf area of maturing lodgepole pine. *Journal of Ecology* **94**: 681–686.

Mitchell S. 2003. Effects of mechanical stimulus, shade, and nitrogen fertilization on morphology and bending resistance in Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1602–1609.

Moore JR, Cown DJ, Lee JR, McKinley RB, Brownlie RK, Jones TG, Downes GM. 2014. The influence of stem guying on radial growth, stem form and internal resin features in radiata pine. *Trees* **28**: 1–11.

Moore JR, Gardiner B, Blackburn G, Brickman A, Maguire D. 2005. An inexpensive instrument to measure the dynamic response of standing trees to wind loading. *Agricultural and Forest Meteorology* **132**: 78–83.

Morgan J, Cannell M. 1994. Shape of tree stems – a reexamination of the uniform stress hypothesis. *Tree Physiology* **14**: 49–62.

Moulia B, Coutand C, Julien J-L. 2015. Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. *Frontiers in Plant Science* **6**: 1–20.

Moulia B, Coutand C, Lenne C. 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany* **93**: 1477–1489.

Moulia B, Loughian CD, Bastien R, Martin O, Rodríguez M, Gourcilleau D, Barbacci A, Badel E, Franchel G, Lenne C *et al.* 2011. Integrative mechanobiology of growth and architectural development in changing mechanical environments. In: Wojtaszek P, ed. *Signaling and communication in plants. Mechanical integration of plant cells and plants.* Berlin, Germany: Springer, 269–302.

Nagashima H, Hikosaka K. 2012. Not only light quality but also mechanical stimuli are involved in height convergence in crowded *Chenopodium album* stands. *New Phytologist* **195**: 803–811.

Nicoll BC, Gardiner BA, Peace AJ. 2008. Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. *Forestry* **81**: 389–398.

Niklas K. 1998. Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae). *Annals of Botany* **82**: 147–156.

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

Niklas KJ. 1996. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. *Annals of Botany* **78**: 61–66.
Otte ML. 2001. What is stress to a wetland plant? *Environmental and Experimental Botany* **46**: 195–202.
Perbal G, Driss-Ecole D. 1993. Microgravité et gravitropisme racinaire. *Acta Botanica Gallica* **140**: 615–632.
Pinheiro JC, Bates DM. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS.* Madison, WI, USA: Springer Science & Business Media/ University of Wisconsin.
Pretzsch H. 2009. *Forest dynamics, growth, and yield.* Berlin, Germany: Springer.
Propriétés du bois du hêtre. 2012. *Cirad.* [WWW document] URL tropix.cirad.fr/FichiersComplementaires/FR/Temperees/HETRE.pdf [accessed 9 March 2015].
Quine CP. 2000. Estimation of mean wind climate and probability of strong winds for wind risk assessment. *Forestry* **73**: 247–258.
Rodriguez M, de Langre E, Moulia B. 2008. A scaling law for the effects of architecture and allometry on tree vibration modes suggests a biological tuning to modal compartmentalization. *American Journal of Botany* **95**: 1523–1537.
Sack FD, Suyemoto MM, Leopold AC. 1985. Amyloplast sedimentation kinetics in gravistimulated maize roots. *Planta* **165**: 295–300.
Schmidt M, Hanewinkel M, Kaendler G, Kublin E, Kohnle U. 2010. An inventory-based approach for modeling single-tree storm damage – experiences with the winter storm of 1999 in southwestern Germany. *Canadian Journal of Forest Research* **40**: 1636–1652.
Shakina NP, Ivanova AR. 2011. The blocking anticyclones: the state of studies and forecasting. *Russian Meteorology and Hydrology* **35**: 721–730.
Smith H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* **33**: 481–518.
Smith V, Ennos A. 2003. The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. *Journal of Experimental Botany* **54**: 845–849.
Stull RB. 1988. *An introduction to boundary layer meteorology.* Dordrecht, the Netherlands: Atmospheric Sciences Library, Kluwer.
Telewski FW. 1989. Structure and function of flexure wood in *Abies fraseri. Tree Physiology* **5**: 113–121.
Telewski FW. 1990. Growth, wood density, and ethylene production in response to mechanical perturbation in Pinustaeda. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1277–1282.
Telewski FW. 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: Coutts MP, Grace J, eds. *Wind and trees.* Cambridge, UK: Cambridge University Press, 263.
Telewski FW. 2006. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany* **93**: 1466–1476.
Telewski FW, Jaffe MJ. 1986. Thigmomorphogenesis: the role of ethylene in the response of Pinus taeda and Abies fraseri to mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum* **66**: 227–233.
Telewski FW, Pruyn M. 1998. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. *Tree Physiology* **18**: 65–68.
Timell TE. 1986. *Compression wood in gymnosperms: vol. 2.* Berlin, Germany: Springer.
Tognetti R, Minotta G, Pinzauti S, Michelozzi M, Borghetti M. 1998. Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* **12**: 326–333.
Valinger E. 1992. Effects of wind sway on stem form and crown development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Australian Forestry* **55**: 15–21.
Van der Hoven I. 1957. Power spectrum of horizontal wind speed in the frequency range from 0.0007 to 900 cycles per hour. *Journal of Meteorology* **14**: 160–164.
Watt MS, Downes GM, Jones T, Ottenschlaeger M, Leckie AC, Smaill SJ, Kimberley MO, Brownlie R. 2009. Effect of stem guying on the incidence of resin pockets. *Forest Ecology and Management* **258**: 1913–1917.
Yasunari T. 1979. Cloudiness fluctuations associated with the Northern Hemisphere summer monsoon. *Journal of the Meteorological Society of Japan* **57**: 227–242.
Zeide B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* **39**: 594–616.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Fig. S1 Effect of the edaphic drought on the radial growth.

Fig. S2 Extraction of the daily radial growth from dendrometer measurements.

Fig. S3 Comparison of the growth measured by microscope and by dendrometer.

Fig. S4 Comparison between the predicted growth and the observed growth.

Table S1 Detailed tree characteristics

Please note: Wiley Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting information supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the *New Phytologist* Central Office.

© 2016 The Authors
New Phytologist © 2016 New Phytologist Trust

Annexe 3.4 : Effet du vent sur la croissance radial du pin d'Alep à l'échelle intra-annuelle.

Communication orale au 6ème congrès forestier espagnol à Vitoria-Gasteiz (10-14 juin 2013).

Efectos del viento en el crecimiento radial del pino carrasco (*P.halepensis* Mill.) a escala intra-anual

BONNESOEUR V.[1, 2], OLIVAR J.[3], BRAVO F.[3], FOURNIER M.[1, 2]

[1]INRA, UMR1092, Laboratoire d Etude des Ressources. Foret Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, F-54280 Champenoux (France)
[2]AgroParisTech, UMR 1092, Laboratoire d Etude des Ressources. Foret Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, F-54280 Champenoux (France)
[3]Sustainable Forest Management Research Institute University of Valladolid-INIA. Avda. de Madrid 44, 34004, Palencia (Spain)

Resumen

Es bien sabido que el viento modifica el crecimiento de los árboles, sea por un estímulo mecánico (e.g. tigmo-morfogénesis) o por una alteración de la fotosíntesis. Sin embargo, pocos estudios han investigado los efectos *in situ* del viento en el crecimiento. Para cumplir este objetivo, se realizó el seguimiento del crecimiento radial intra-annual en un rodal de pino carrasco (*P. halepensis* Mill.) situado en Ampudia (Palencia). En otoño de 2010, la plantación fue aclarada con distintas intensidades de claras (0, 15, 30, y 45% del área basimétrica). Posteriormente se instalaron dendrómetros de banda en 12 árboles (6 dominantes y 6 dominados) por cada modalidad de clara y se midieron periódicamente cada 2 semanas. Además, se dispuso de datos climáticos, incluyendo datos de viento, de una estación representativa cercana al sitio estudiado. Los primeros resultados mostraron un incremento significativo del crecimiento radial intra-anual asociado con la velocidad promedio del viento para los árboles dominantes del tratemiento 30% y todos los árboles de la parcela aclarada a 45%. Estos resultados constituyen una primera etapa para incluir al viento como variable ambiental explicativa, interactuando con la selvicultura y la dimensión de los árboles, dentro de los modelos del crecimiento forestal.

Palabras claves
Dendrómetros, pinos mediterráneos, aclimatación, tigmo-morfogénesis, viento.

Introducción

El viento es el principal factor climático responsable de la tensión y por ende de las deformaciones producidas a lo largo del tronco y de las ramificaciones del árbol (Dean & Long, 1986; Morgan & Cannell, 1994; Peltola, 2006). Las deformaciones y las tensiones causadas por los vientos de extrema intensidad pueden provocar la ruptura o el arrancamiento del árbol. Asimismo, las tormentas representan el riesgo principal de daño en los bosques europeos (Schelhaas et al., 2003).

Sin embargo, los árboles pueden percibir las deformaciones provocadas por el viento y adaptar su crecimiento de acuerdo a la magnitud y a la frecuencia de estas deformaciones (Coutand & Moulia, 2000; Jaffe & Forbes, 1993; Moulia et al., 2011), este fenómeno es conocido como tigmo-morfogénesis (Jaffe, 1973).

Las deformaciones tienen como efecto reducir el crecimiento en altura y a la vez aumentar el crecimiento en diámetro (Martin et al., 2010; Moulia et al., 2011; Telewski & Pruyn, 1998) provocando una disminución de la relación altura/diámetro. La relación altura/diámetro es además conocida como un indicador de la resistencia individual del árbol al viento (Cremer et al., 1982; Gardiner et al., 2000; Mason, 2002; Scott & Mitchell, 2005). Además, Nicoll et al. (2008) ha demostrado que los árboles más expuestos al viento resultan ser más resistentes al arrancamiento.

Los árboles son particularmente sensibles al viento después de una clara (Albrecht et al., 2012; Mitchell, 2000; Scott & Mitchell, 2005). Este tratamiento silvicultural además de aumentar la exposición al viento de los árboles remanentes, reduce el contacto entre las copas, el cual representa una manera eficiente de disipar la energía del viento (Milne, 1991). A corto plazo, la aclimatación al viento representa un fuerte impacto en la respuesta de los árboles a la clara.

Asimismo, el viento determina la conductividad de la capa límite de la hoja, el cual influye directamente sobre la tasa fotosintética y la tasa de transpiración (Daudet et al., 1999). Del mismo modo, la capa límite altera las variables relacionadas a las células oclusivas pudiendo indirectamente afectar el control de la conductividad estomática (Aphalo & Jarvis, 1993). Caldwell (1970) ha demostrado que los vientos de alta velocidad pueden alterar también la conformación de las hojas de *Pinus cembra* provocando una disminución de la radiación disponible para la actividad fotosintética. Aunque el viento pueda aumentar la tasa neta de actividad fotosintética (Hunt et al., 1967), muchas veces un incremento de la velocidad del viento provoca la reducción de la producción de biomasa aunque las condiciones hídricas continúen siendo óptimas (Bang et al., 2010).

Las especies mediterráneas como *Pinus Hapelensis* resultan estar bien adaptadas a la sequía disminuyendo el crecimiento cuando la disponibilidad del agua se reduce (Camarero et al., 2010; De Luis et al., 2007; Pasho et al., 2012; Rathgeber et al., 2005). Por consiguiente, el efecto del viento sobre la fotosíntesis en condiciones hídricas desfavorables produciría a una reducción de la producción de la biomasa y por lo tanto del crecimiento.

Diferentes estudios en condiciones controladas han demostrado que el crecimiento radial de *Populus sp*. (Coutand & Moulia, 2000; Coutand et al., 2009) o de *Ulmus americana* (Telewski & Pruyn, 1998) aumentaron pocos días después de realizar una flexión del tallo. Además, se demostró que después de aplicar flexiones repetidas cada día, la respuesta a las primeras flexiones resultaron ser mucho más importantes que las aplicadas posteriormente lo que representa una acomodación fina del crecimiento a las deformaciones percibidas (Martin et al., 2010; Telewski & Pruyn, 1998). Aunque estos estudios aportan informaciones interesantes sobre la dinámica de la respuesta del crecimiento de los árboles a los estímulos mecánicos, estas flexiones experimentales resultan ser demasiado simples teniendo en cuenta la complejidad de las deformaciones reales causadas por el viento. De la misma manera, las condiciones controladas no permiten estudiar el efecto conjunto de los otros factores relacionados con el crecimiento.

Las experiencias realizadas en condiciones reales permitieron comparar el crecimiento de árboles después de haber sufrido un aumento o disminución de su movimiento oscilatorio durante un año como mínimo (Lundqvist & Valinger, 1996; Meng et al., 2006a, 2006b; Valinger, 1992) con el crecimiento de árboles testigos. No obstante, estos trabajos no han permitido estudiar la dinámica de la respuesta de crecimiento con una resolución temporal más fina.

Objetivos

El presente artículo tiene por finalidad el estudio de los efectos del viento a una escala intra-anual sobre el crecimiento radial del árbol después de una clara. Se ha medido el crecimiento de *P. halepensis* (dominantes y dominados) bajo diferentes intensidades de clara durante dos años gracias a la ayuda de dendrómetros de banda para estudiar el efecto del viento sobre el crecimiento en interacción con los otros factores climáticos (temperatura, precipitación, radiación solar, humedad relativa del aire). Para ello, buscaremos separar el

efecto mecánico del viento y su efecto sobre la actividad fotosintética. Planteamos las siguientes hipótesis: 1) el efecto mecánico del viento produce un aumento del crecimiento radial; 2) el efecto fotosíntetico del viento reduce el crecimiento radial y 3) los árboles que provienen de medios que han sido mayormente afectados por las diferentes claras presentan una respuesta más importante con respecto al viento.

Metodología

Especies y zona de estudio

La zona de estudio está ubicada en una plantación de *P.halepensis* en la meseta norte en la provincia de Palencia (41°51'48''N; 4°46'48''O) a 860 metros (Fig.1). El clima es mediterráneo continental con bajas temperaturas en invierno y presencia de una sequía estival. La temperatura media anual registrada en los 30 últimos años es de 11.3° C y la precipitación media anual de 418 mm. Las condiciones climáticas registradas para el año 2011 y 2012 estuvieron entre las más secas de los últimos 30 años en España.

El clima es ventoso con una velocidad media anual del viento de 4.38 $m.s^{-1}$ para el período de 1990 a 2009. Durante el 10% del año, las velocidades media y máxima diaria alcanzan valores superiores a 7.2 $m.s^{-1}$ y 16.8 $m.s^{-1}$ respectivamente. Las velocidades media y máxima del viento desde el comienzo del experimento han disminuido significativamente con respecto al período de referencia 1990-2009 (Fig.2).

Figura 1 : Zona de estudio de Pinus halepensis en Ampudia (a). Dendrómetro de banda (b) y tratamiento T45 (45% de reducción del área basal total) del sitio de muestreo (c)

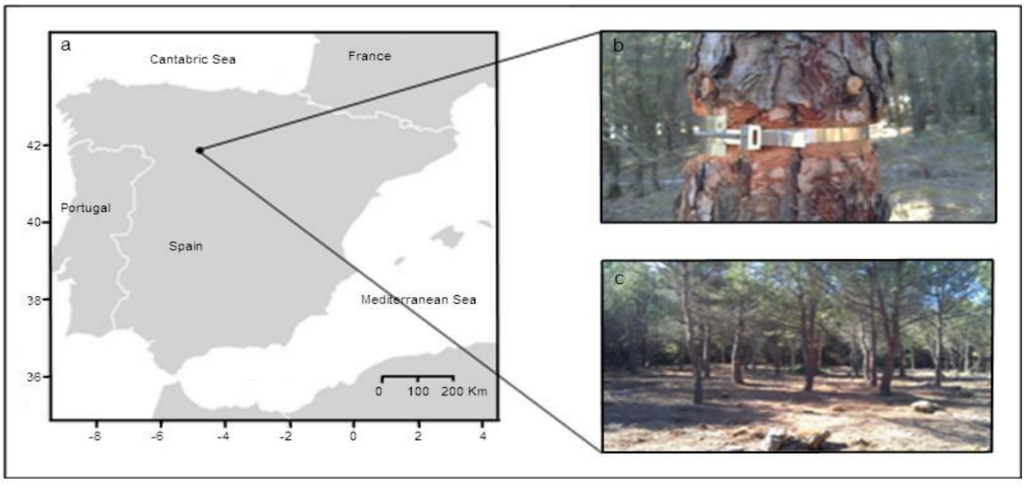
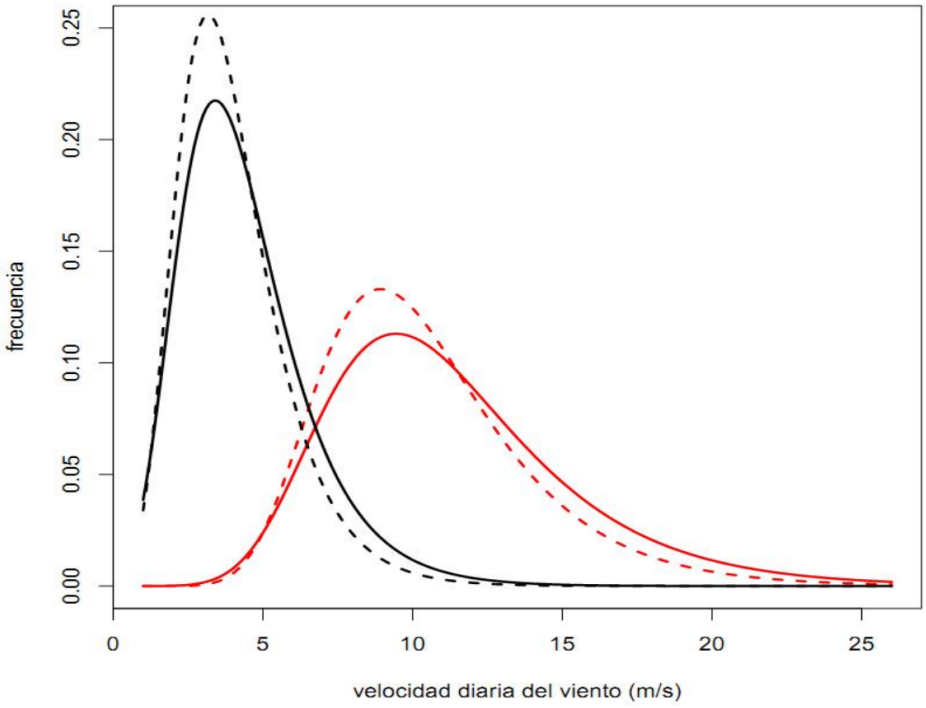


Figura 2. Distribución de la velocidad media diaria (líneas negras) y de la velocidad máxima diaria (líneas rojas) para el período de referencia 1990-2009 (líneas continuas) y el período 2010-2012 iniciado por las claras (líneas punteadas)



Tratamientos de clara

En el otoño del 2010, se llevaron a cabo tratamientos de clara por bajo (Tabla 1) en tres placetas de similar estructura y área basal. Las dimensiones de las placetas son 40m x 50m. Se consideraron tres intensidades de clara: Una parcela sin clara como control (T0), 15% de reducción del área basal total (T15), 30% de reducción del área basal total (T30) y 45% de reducción del área basal total (T45).

Tabla 1: Descripción de las parcelas de P. halepensis en Ampudia.

Sitio	Coordenadas	UTM	Área (m^2)	Distancia al extremo Sur del bosque (m)	Intensidad de la clara (%)	Número de árboles eliminados
2434001	30 T 353222	4636342	222	100	15	91
2434002	30 T 353189	4636384	193	140	30	111
2434003	30 T 353141	4636347	188	120	0	0
2434004	30 T 353156	4636281	200	60	45	144

Variables climáticas

Los datos del viento, temperatura y precipitación para el período 1990-2012, provienen principalmente de la estación meteorológica de la AEMET ubicada en Autilla del Pino (41°59'44''N; 4°36'09''O; altitud 874 metros), situada a 20.2 km de las parcelas en la misma meseta. Se ha tomado en cuenta un gran cuidado en la calidad de los datos del viento obtenido, ya que el régimen de vientos entre dos sitios cercanos pueden variar mucho en función de la topografía y la rugosidad de la cobertura del suelo (Hannah et al., 1995; Ruel et al., 1997). Los datos del viento fueron medidos en la estación a diez metros de altura, los cuales son representativos del viento que llega a la parcela considerando por una parte que la topografía de la meseta es muy plana y por otra parte que el suelo está principalmente ocupado por cultivos a 1km por delante de las parcelas en dirección de los vientos dominantes (S-SE), lo que sugiere que la rugosidad de la cobertura es débil. Los datos del viento faltantes de la estación AEMET durante el período de 2011 y 2012 han sido reconstruidos a partir de datos agro-meteorológicos de 4 estaciones de la red Inforiego (Fuentes de Nava, Villamuriel de Cerrato, Medina de Rioseco, Finca Zamadueñas). Estas 4 estaciones están ubicadas a menos de 25 km de la parcela de Ampudia y a una altitud de 720 o 760 metros.

Los datos del viento están constituídos por la velocidad ($m.s^{-1}$), la dirección y la hora de racha máxima diaria, asimismo los datos de la velocidad ($m.s^{-1}$) y dirección media diaria calculada como el promedio de las velocidades y la dirección media de viento tomadas a las 7h, 13h, 18h y 23h. Las medidas de Radiación solar (J.cm-2), la humedad relativa del aire (%) para el período 2011-2012 provienen de los promedios tomados en las cuatro estaciones de la red Inforiego.

Mediciones dendrométricas

Para estimar los cambios en el incremento del tallo, se instalaron 48 dendrómetros de banda de acero inoxidable (Dendrometer Increment Sensor DB20) alrededor del tallo a la altura de 1,3 m en 12 árboles elegidos al azar por tratamiento (6 dominantes y 6 dominados). La corteza se alisó cuidadosamente con una lima antes de colocar el dendrómetro. La extracción de la corteza nos permitió excluir uno de los componentes principales de la dinámica de incremento en los árboles que consiste en la contracción e hinchazón de corteza debido a las variaciones térmicas diarias y al flujo de savia (Zweifel et al., 2006). Las lecturas dendrométricas fueron realizadas con una precisión de 0,01 mm efectuadas una vez cada dos semanas por la mañana para reducir el error debido a la hinchazón y a la contracción diaria causadas por la transpiración (Zweifel et al., 2001). Según Keeland & Sharitz (1993), las mediciones obtenidas en los tres primeros meses después de la instalación fueron descartadas por estar dentro del período de ajuste de los dendrómetros de banda.

Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) para detectar diferencias en el crecimiento promedio entre las intensidades de clara y las clases sociológicas. Se aplicó la prueba de Tuckey para detectar la normalidad de los datos. Además, se consideraron a las intensidades de clara y a clases sociológicas como factores independientes. La interacción entre las intensidades de clara y clases sociológicas también fue analizada. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software R.

Las variables climáticas fueron promediadas, o acumuladas en el caso de la precipitación, durante 5, 10, 15 y 30 días antes de las mediciones de crecimiento con el fin de determinar las principales variables climáticas limitantes y sus escalas temporales de acción. Estos intervalos fueron seleccionados para detectar respuestas tardías de crecimiento debidas

a los cambios de clima. Como primer análisis, se evaluaron la relación entre las tasas de crecimiento (mm / día) y los datos climáticos por cada intensidad de clara y clase sociológica mediante el coeficiente de correlación de Pearson (r). El período utilizado para el análisis del crecimiento corresponde únicamente al principal período de crecimiento del tallo (Deslauriers et al., 2007): del 22 de marzo del 2011 al 24 de noviembre del mismo año para la primera estación de crecimiento y del 3 de abril al 14 de noviembre del 2012 para la segunda estación.

Resultados

La tasa de crecimiento de la parcela T45 fue significativamente mayor ($p < 0{,}005$) que la tasa de crecimiento de las otras tres parcelas (tabla 2 y fig.3). También se encontraron diferencias significativas entre las clases sociológicas, donde el crecimiento de los árboles dominantes fue significativamente más alto que el crecimiento de los árboles dominados. No se encontraron interacciones entre las intensidades de clara y las clases sociológicas.

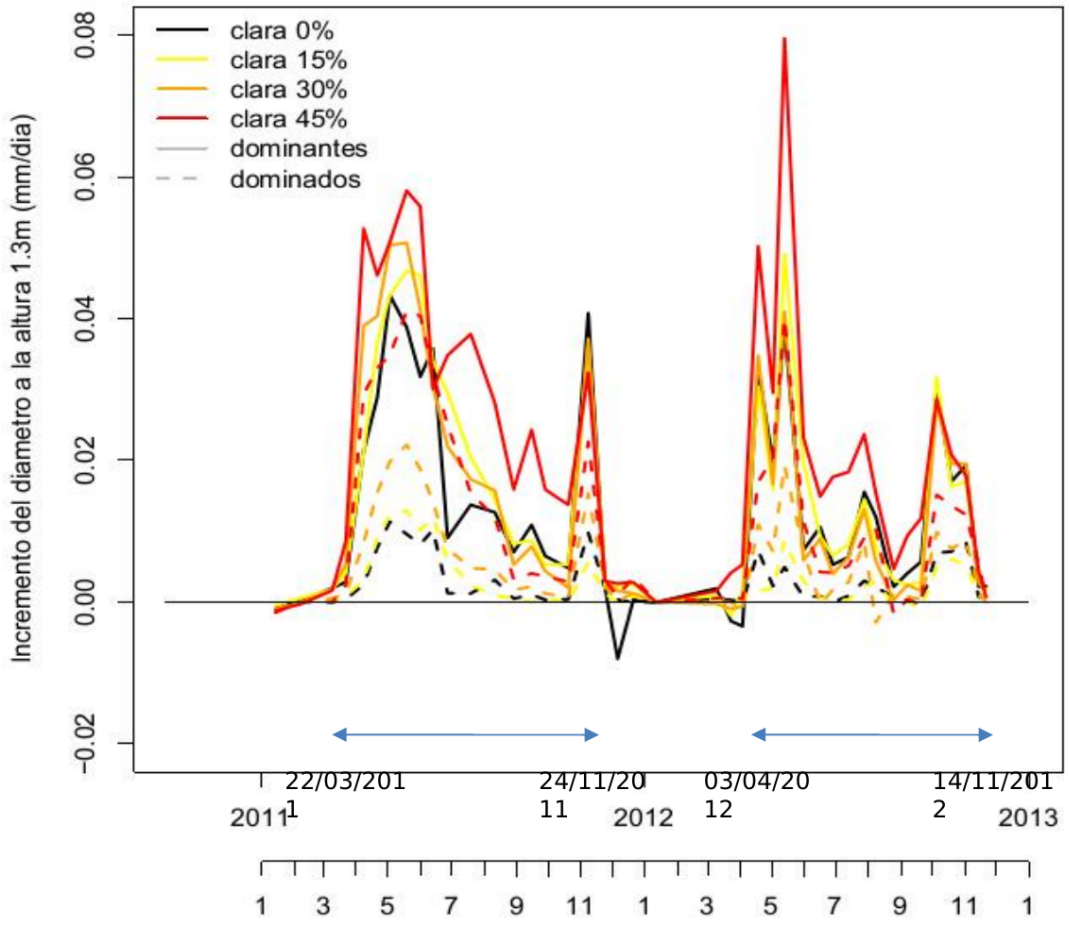
Las dinámicas de crecimiento de *P. halepensis* para los tratamientos T0, T15, T30 y T45 (Fig. 3) mostraron un patrón de crecimiento bimodal, con dos períodos de mayor crecimiento en primavera y otoño y bajas tasas de crecimiento a finales de verano y a principios de otoño. La tasa de incremento máxima durante la primavera fue superior a la tasa de incremento máxima del otoño, a excepción de T0 para el 2011.

Tabla 2: Las diferencias significativas en las tasas de crecimiento promedio de Pinus halepensis para los cuatro sitios de muestreo

Tratamiento	Número de árboles	Crecimiento promedio (mm)	desviación estándar (mm)
T0	13	0.46a	0.36
T15	11	0.56a	0.47
T30	11	0.59a	0.41
T45	12	1.07b	0.49

Letras distintas indican diferencias significativas, p-value< 0,005.

Figura 3. Evolución del incremento del diámetro de los árboles dominantes (líneas continuas) y dominados (líneas punteadas) para las diferentes intensidades de clara. Los 2 períodos de muestreos son representados con las flechas azules



Los árboles dominantes procedentes de las parcelas T0, T30 y todos los árboles de la parcela T45 presentaron correlaciones positivas y significativas ($p < 0,05$) entre el crecimiento y la velocidad media del viento promediada para los 30 días antes de la fecha de muestreo (Tabla 3).

Las variables climáticas que presentan las más altas correlaciones con el crecimiento son la temperatura promedio y la precipitación acumulada antes de la fecha de muestreo (Tabla 3). Los resultados y discusiones de estas dos variables de impacto climático en el crecimiento de los árboles serán mostrados con más detalle por Jorge Olivar en el presente congreso.

Tabla 3: Correlaciones significativas entre el crecimiento de P. halepensis y las variables climáticas (promedia, máxima, mínima y acumulada de los últimos 5, 10, 50 y 30 días).

Tratamiento	Clase sociológica	Temperatura (ºC)	Humedad del aire (%)	Velocidad del viento (m/s)	Radiación (MJ/m^2)	Precipitación (mm)
T0	Dominantes	Max30 (-0.47)	Promed10 (0.49)*	Promed30 (0.38)		
	Dominados	Max5 (-0.53)*	Promed10 (0.56)*		Promed30 (-0.43)	
T15	Dominantes	Promed30 (-0.42)	Promed30 (0.40)			Acum30 (0.38)
	Dominados	Max30 (-0.41)	Promed30 (0.46)		Promed30 (-0.40)	
T30	Dominantes	Max30 (-0.47)	Promed30 (0.50)	Promed30 (0.41)		Acum30 (0.39)
	Dominados	Promed30 (-0.50)*	Promed30 (0.51)		Promed30 (-0.40)	
T45	Dominantes			Promed30 (0.41)		Acum30 (0.53)*
	Dominados	Promed30 (-0.51)*	Promed30 (0.50)*	Promed30 (0.44)		Acum30 (0.50)*

p-value>0.05; *: p-value>0.005.

Discusión

La dinámica de crecimiento de *Pinus halepensis* tuvo dos fases de mayor crecimiento, una en primavera y otra en otoño, interrumpidos por un período de actividad cambial baja o nula a finales de verano como consecuencia de la sequía y altas temperaturas, característica común de las especies de pino mediterráneo (Cherubini et al., 2003). Esto confirma los resultados de otros estudios realizados para el *P.halepensis* (Attolini et al., 1990; De Luis et al., 2007; Gindel, 1967). El crecimiento del tallo se inició a mediados de marzo del 2011 y abril del 2012, cuando las temperaturas fueron lo suficientemente favorables para el crecimiento vegetativo y dejó de crecer a finales de noviembre, cuando las temperaturas fueron demasiado bajas.

Las correlaciones positivas entre el crecimiento y la velocidad media del viento promediada para 30 días antes de la fecha de muestreo sugieren un efecto tigmo-morfogenético del viento. En efecto, los árboles cuyo entorno mecánico han cambiado más, es decir, en las parcelas en donde las claras han sido de mayor intensidad (Albrecht et al., 2012; Cremer et al., 1982; Scott & Mitchell, 2005) han sufrido los efectos mecánicos del viento de manera más marcada lo que causa una respuesta de crecimiento mayor. Esta adaptación de crecimiento debería permitir una mejor resistencia a los esfuerzos de flexiones del tronco debidos al viento (Dean & Long, 1986; Dean et al., 2002; Meng et al., 2008; Morgan & Cannell, 1994; Moulia et al., 2011). La reacción más notoria de los árboles dominantes puede igualmente ser explicada debido a su mayor exposición a los vientos en comparación con los árboles dominados (Hale et al., 2012) particularmente porque las rachas más fuertes llegan sobretodo a la parte superior del dosel y estas disminuyen rápidamente a medida que penetran las copas (Dupont & Brunet, 2008; Raupach et al., 1996). Además, las claras por bajo han eliminado los árboles dominados que hacen posible la reducción de la carga de los árboles dominantes disminuyendo de esta manera el apoyo o la amortiguación de los mismos (Gardiner et al., 2005). En el caso de T45, las claras son lo suficientemente importantes para

aumentar la carga de los árboles dominados lo que puede explicar la respuesta de crecimiento. Sin embargo, también es posible que la capacidad de respuesta frente a un estímulo mecánico dado sea mayor entre los árboles dominantes que tienen a disposición una mayor cantidad de recursos.

Por el contrario, la reacción de los árboles procedentes de la parcela T0 resulta ser inesperada pues el entorno cercano de los árboles no cambió y el régimen de vientos para los años 2011 y 2012 fueron menos fuertes que en años precedentes. La explicación más probable sería que los árboles de la parcela T0 se han beneficiado de un aumento local del flujo del viento debido a la clara intensa de la parcela T45 situada algunas decenas de metros por delante en la dirección del viento dominante (Dupont & Brunet, 2009).

Conclusiones y perspectivas

Estos primeros resultados son alentadores, ya que van en dirección de un efecto mecánico del viento sobre el crecimiento radial de los árboles. Sin embargo, el efecto fotosíntetico del viento se superpone al efecto tigmo-morfogenético. Una descripción más detallada de estos dos efectos del viento se hará más adelante. Para ello, intentaremos modelizar el crecimiento del pino a través del cálculo del balance hídrico y analizar ambos efectos aditivos del viento, tigmo-morfogenético y fotosintético sobre el crecimiento radial. El balance hídrico permite una mejor explicación del crecimiento de *P. halepensis* (Rathgeber et al., 2005) ya que esta variable proporciona una información más fisiológica que el simple hecho de estudiar el efecto de la temperatura y la precipitación. Asimismo permite omitir el uso de las variables con un retraso de 5, 10, 15 o 30 días, debido a que el crecimiento está muy relacionado con la cantidad de agua transpirada entre dos mediciones.

El efecto del viento sobre la fotosíntesis será cuantificado por el exceso del déficit de presión de vapor (DPV) obtenido por la diferencia entre el DPV considerando el viento y el DPV calculada sin tomar en cuenta el viento. Utilizaremos BILJOU (Breda & Badeau, 2008; Granier et al., 1995), un modelo de balance hídrico diario para calcular la transpiración de los árboles, la evapotranspiración potencial y la cantidad de agua disponible en el suelo para los árboles. La consideración de las diferentes intensidades de clara en BILJOU se realiza mediante el cálculo del índice del área foliar de la parcela.

El efecto mecánico será cuantificado a partir de las deformaciones del tronco (Coutand & Moulia, 2000) a nivel de la altura del pecho calculada gracias a la ayuda de la teoría de vigas (Peltola, 2006) y a los diferentes modelos de resistencia de árboles al viento, principalmente ForestGales (Cucchi et al., 2005; Gardiner & Quine, 2000; Gardiner et al., 2000) y HWIND (Peltola et al., 1997).

Si este análisis confirma un efecto mecánico del viento sobre el crecimiento, se estudiará como la respuesta del crecimiento al viento evoluciona en el transcurso de los dos años después de la clara, especialmente si el crecimiento radial disminuye con el tiempo. Esta hipótesis está basada:

1) Por una parte, al incremento más rápido del diámetro de los árboles más expuestos al viento que acarrea una disminución de las deformaciones experimentadas a lo largo de los 2 años y por ende una disminución de la repuesta de crecimiento radial.
2) Por otra parte, a una posible existencia de “acomodación fina” del crecimiento (Martin et al., 2010; Moulia et al., 2011) que se traduciría en una desensibilización progresiva de la percepción a las deformaciones.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a Cristina Prieto, Irene Ruano y Lucía Risio por su ayuda en la instalación de los dendrómetros, a Cristóbal Ordoñez por su apoyo en las mediciones, a Sheena Sangay por su ayuda en la tradución en español, al proyecto nacional español AGL-2007-65795-C02-01, a la Agencia Española Meteorológica (AEMET) y a la red de estaciones Inforiego por brindarnos la información meteorológica.

Bibliografía

Albrecht, A., Hanewinkel, M., Bauhus, J., Kohnle, U., 2012. How does silviculture affect storm damage in forests of south-western Germany? Results from empirical modeling based on long-term observations. European Journal of Forest Research 131, 229–247.

Aphalo, P., Jarvis, P., 1993. The Boundary-Layer and the Apparent Responses of Stomatal Conductance to Wind-Speed and to the Mole Fractions of Co2 and Water-Vapor in the Air. Plant Cell Environ. 16, 771–783.

Attolini, M.R., Calvani, F., Galli, M., Nanni, T., Ruggiero, L., Schaer, E., Zuanni, F., 1990. The relationship between climatic variables and wood structure in Pinus halepensis Mill. Theor Appl Climatol 41, 121–127.

Bang, C., Sabo, J.L., Faeth, S.H., 2010. Reduced Wind Speed Improves Plant Growth in a Desert City. PLoS ONE 5, e11061.

Breda, N., Badeau, V., 2008. Modélisation du bilan hydrique : étape clé de la détermination des paramètres et des variables d'entrée, in: Rendez-vous Techniques, Hors-série. Office National des Forêts.

Caldwell, M.M., 1970. Plant Gas Exchange at High Wind Speeds. Plant Physiol. 46, 535–537.

Camarero, J.J., Olano, J.M., Parras, A., 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. New Phytologist 185, 471–480.

Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Bräker, O.U., Schoch, W., Innes, J.L., 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. Biological Reviews 78, 119–148.

Coutand, C., Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Decourteix, M., Julien, J.-L., Moulia, B., 2009. Strain Mechanosensing Quantitatively Controls Diameter Growth and PtaZFP2 Gene Expression in Poplar. Plant Physiology 151, 223–232.

Coutand, C., Moulia, B., 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. Journal of Experimental Botany 51, 1825–1842.

Cremer, K., Borough, C., McKinnel, F., Carter, P., 1982. Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations. New Zealand Journal of Forestry Science 12, 244–268.

Cucchi, V., Meredieu, C., Stokes, A., De Coligny, F., Suarez, J., Gardiner, B., 2005. Modelling the windthrow risk for simulated forest stands of Maritime pine (Pinus pinaster Ait.). Forest Ecology and Management 213, 184–196.

Daudet, F.A., Le Roux, X., Sinoquet, H., Adam, B., 1999. Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown - Consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. Agric. For. Meteorol. 97, 171–185.

De Luis, M., Gricar, J., Cufar, K., Raventos, J., 2007. Seasonal dynamics of wood formation in Pinus halepensis from dry and semi-arid ecosystems in Spain. IAWA J. 28, 389–404.

Dean, T., Long, J., 1986. Validity of Constant-Stress and Elastic-Instability Principles of Stem Formation in Pinus-Contorta and Trifolium-Pratense. Ann. Bot. 58, 833–840.

Dean, T.J., Roberts, S.D., Gilmore, D.W., Maguire, D.A., Long, J.N., O'Hara, K.L., Seymour, R.S., 2002. An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. Trees-Struct. Funct. 16, 559–568.

Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? Dendrochronologia 25, 113–124.

Dupont, S., Brunet, Y., 2008. Edge flow and canopy structure: A large-eddy simulation study. Boundary-Layer Meteorology 126, 51–71.

Dupont, S., Brunet, Y., 2009. Coherent structures in canopy edge flow: a large-eddy simulation study. Journal of Fluid Mechanics 630, 93–128.

Gardiner, B., Marshall, B., Achim, A., Belcher, R., Wood, C., 2005. The stability of different silvicultural systems: a wind-tunnel investigation. Forestry 78, 471–484.

Gardiner, B., Peltola, H., Kellomaki, S., 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. Ecological Modelling 129, 1–23.

Gardiner, B., Quine, C., 2000. Management of forests to reduce the risk of abiotic damage - a review with particular reference to the effects of strong winds. Forest Ecology and Management 135, 261–277.

Gindel, I., 1967. Cambial activity as a function of the intensity of transpiration in Pinus halepensis Mill. Presented at the Proc. XVI IUFRO Congr, München, pp. 188–206.
Granier, A., Badeau, V., Breda, N., 1995. Modeling the water balance in forest stands. Revue forestière française 67, 59–68.
Hale, S.E., Gardiner, B.A., Wellpott, A., Nicoll, B.C., Achim, A., 2012. Wind loading of trees: influence of tree size and competition. European Journal of Forest Research 131, 203–217.
Hannah, P., Palutikof, J.., Quine, C.., 1995. Predictingwind speeds for forest areas in complex terrain, in: Wind and Trees. M. P. Coutts & J. Grace,, pp. 113–129.
Hunt, L.A., Impens, I.I., Lemon, E.R., 1967. Preliminary Wind Tunnel Studies of the Photosynthesis and Evapotranspiration of Forage Stands. Crop Science 7, 575–578.
Jaffe, M., Forbes, S., 1993. Thigmomorphogenesis : the effect of mechanical perturbation on plants. Plant Growth Regulation 12, 313–324.
Jaffe, M.J., 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. Planta 114, 143–157.
Keeland, B.D., Sharitz, R.R., 1993. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. Canadian Journal of Forest Research 23, 2454–2457.
Lundqvist, L., Valinger, E., 1996. Stem diameter growth of Scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. Annals of Botany 77, 59–62.
Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Julien, J.-L., Moulia, B., Coutand, C., 2010. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. Journal of Experimental Botany 61, 2403–2412.
Mason, W., 2002. Are irregular stands more windfirm? Forestry 75, 347–355.
Meng, S., Rudnicki, M., Lieffers, V., Reid, D., Silins, U., 2006a. Preventing crown collisions increases the crown cover and leaf area of maturing lodgepole pine. Journal of Ecology 94, 681–686.
Meng, S.X., Huang, S., Lieffers, V.J., Nunifu, T., Yang, Y., 2008. Wind speed and crown class influence the height-diameter relationship of lodgepole pine: Nonlinear mixed effects modeling. For. Ecol. Manage. 256, 570–577.
Meng, S.X., Lieffers, V.J., Reid, D.E.B., Rudnicki, M., Silins, U., Jin, M., 2006b. Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. J. Exp. Bot. 57, 3175–3182.
Milne, R., 1991. Dynamics of Swaying of Picea-Sitchensis. Tree Physiol. 9, 383–399.
Mitchell, S., 2000. Stem growth responses in Douglas-fir and Sitka spruce following thinning: implications for assessing wind-firmness. For. Ecol. Manage. 135, 105–114.
Morgan, J., Cannell, M., 1994. Shape of Tree Stems - a Reexamination of the Uniform Stress Hypothesis. Tree Physiol. 14, 49–62.
Moulia, B., Loughian, C.D., Bastien, R., Martin, O., Rodríguez, M., Gourcilleau, D., Barbacci, A., Badel, E., Franchel, G., Lenne, C., Roeckel-Drevet, P., Allain, J.M., Frachisse, J.M., Langre, E. de, Coutand, C., Fournier-Leblanc, N., Julien, J.L., 2011. Integrative Mechanobiology of Growth and Architectural Development in Changing Mechanical Environments, in: Wojtaszek, P. (Ed.), Mechanical Integration of Plant Cells and Plants, Signaling and Communication in Plants. Springer Berlin Heidelberg, pp. 269–302.
Nicoll, B.C., Gardiner, B.A., Peace, A.J., 2008. Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. Forestry 81, 389–398.
Paatalo, M., Peltola, H., Kellomaki, S., 1999. Modelling the risk of snow damage to forests under short-term snow loading. For. Ecol. Manage. 116, 51–70.
Pasho, E., Camarero, J.J., Vicente-Serrano, S.M., 2012. Climatic impacts and drought control of radial growth and seasonal wood formation in Pinus halepensis. Trees 26, 1875–1886.
Peltola, H., Nykanen, M., Kellomaki, S., 1997. Model computations on the critical combination of snow loading and windspeed for snow damage of Scots pine, Norway spruce and Birch sp. at stand edge. For. Ecol. Manage. 95, 229–241.
Peltola, H.M., 2006. Mechanical stability of trees under static loads. Am. J. Bot. 93, 1501–1511.
Rathgeber, C.B.K., Misson, L., Nicault, A., Guiot, J., 2005. Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. Trees-Struct. Funct. 19, 162–176.
Raupach, M., Finnigan, J., Brunet, Y., 1996. Coherent eddies and turbulence in vegetation canopies: The mixing-layer analogy. Bound.-Layer Meteor. 78, 351–382.
Ruel, J., Pin, D., Spacek, L., Cooper, K., Benoit, R., 1997. The estimation of wind exposure for windthrow hazard rating: comparison between Strongblow, MC2, Topex and a wind tunnel study. Forestry 70, 253–266.
Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. Global Change Biology 9, 1620–1633.

Scott, R., Mitchell, S., 2005. Empirical modelling of windthrow risk in partially harvested stands using tree, neighbourhood, and stand attributes. For. Ecol. Manage. 218, 193–209.

Telewski, F., Pruyn, M., 1998. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in Ulmus americana seedlings. Tree Physiol. 18, 65–68.

Valinger, E., 1992. Effects of wind sway on stem form and crown development of Scots pine (Pinus sylvestris L.). Australian forestry 55, 15–21.

Zweifel, R., Item, H., Häsler, R., 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. Tree Physiol 21, 869–877.

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. J. Exp. Bot. 57, 1445–1459.

Annexe 4.1 : Équation du modèle phénoménologique mixte complet entre la vitesse du vent maximale et les déformations maximales

La forme générale du modèle est :

$$\varepsilon_t = A \cdot U_t^R$$

ou « A » constitue la composante de pente « allométrique » et « R» l'exposant de reconfiguration. La forme complète de chacune des composante intégrant l'effet du statut social, de la phénologie, de la direction du vent et de la variabilité individuelle est :

$$A = a_0 + a_D \times I_{statut=Dominant} + a_f \times I_{Phéno=feuille} + a_m \times I_{Phéno=marcescent} + a_{NE} \times I_{dir=NE} + a_{SO} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$a_{D,f} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} + a_{D,m} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} + a_{D,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{dir=NE}$$
$$+ a_{D,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{dir=SO} + a_{f,NE} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=NE} + a_{m,NE} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=NE}$$
$$+ a_{f,SO} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=SO} + a_{m,SO} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$a_{D,f,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=NE} + a_{D,m,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=NE}$$
$$+ a_{D,f,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=SO} + a_{D,m,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$a_i$$

et

$$R = r_0 + r_D \times I_{statut=Dominant} + r_f \times I_{Phéno=feuille} + r_m \times I_{Phéno=marcescent} + r_{NE} \times I_{dir=NE} + r_{SO} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$r_{D,f} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} + r_{D,m} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} + r_{D,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{dir=NE}$$
$$+ r_{D,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{dir=SO} + r_{f,NE} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=NE} + r_{m,NE} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=NE}$$
$$+ r_{f,SO} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=SO} + r_{m,SO} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$r_{D,f,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=NE} + r_{D,m,NE} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=NE}$$
$$+ r_{D,f,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=feuille} \times I_{dir=SO} + r_{D,m,SO} \times I_{statut=Dominant} \times I_{Phéno=marcescent} \times I_{dir=SO}$$
$$+$$
$$r_i$$

Annexe 4.1 : Équation du modèle phénoménologique mixte complet entre la vitesse du vent maximale et les déformations maximales

I_{statut}, $I_{Phéno}$ et I_{dir} sont des indicatrices pour le statut social (=0 si arbre dominé et 1 si arbre dominant), de l'état folié du houppier (=0,0 si arbre sans feuille; =1,0 si arbre en feuille et =0,1 si arbre marcescent) et de la direction du vent (=1,0 si direction NE ; =0,1 si direction SO et =0,0 si autres directions). Les paramètres en « a » et « r » sont les paramètres ajustés par le modèle pour la composante A et R respectivement. a0 et r0 correspondent à la situation d'arbres dominé, sans feuille et lorsque le vent provient d'autres directions que du S-SO ou du NE. a_i et r_i sont des effets aléatoires arbres qui suivent une loi normale de variance σ_a et σ_r et de moyenne 0. Chaque équation est organisée de manière à faire ressortir les effets simples (première ligne), les interactions de premier ordre (ligne 2 à 4) et de second ordre (ligne 5 et 6)

Annexe 4.2 : Estimation des paramètres fixes et aléatoires du meilleur modèle de déformation $\ln(\varepsilon_{max})=\ln(pente)+exposant \cdot \ln(U_{max})$.

Tous les paramètres sont très significativement différents de zéro (p.value <0,001). L'écart-type des effets aléatoires est présenté à titre indicatif. Le jeu de données utilisés est celui après ré-échantillonnage.

			ln(pente)		exposant	
Phénologie	**direction du vent**	**statut social**	**estimation**	Err. Type	**estimation**	Err. Type
Hors feuille	**S-SO**	**Dominant**	**-7,85**	0,12	**1,78**	0,04
		Dominé	**-8,44**	0,12	**2,10**	0,04
	NE	**Dominant**	**-8,14**	0,12	**1,78**	0,04
		Dominé	**-8,74**	0,12	**2,10**	0,04
	autre	**Dominant**	**-7,53**	0,13	**1,46**	0,05
		Dominé	**-8,44**	0,12	**2,10**	0,04
En feuille	**S-SO**	**Dominant**	**-7,72**	0,12	**1,88**	0,04
		Dominé	**-7,75**	0,12	**1,91**	0,04
	NE	**Dominant**	**-8,00**	0,12	**2,02**	0,04
		Dominé	**-8,45**	0,12	**2,27**	0,04
	autre	**Dominant**	**-8,03**	0,12	**2,04**	0,04
		Dominé	**-8,39**	0,12	**2,21**	0,04
Marcescent	**S-SO**	**Dominant**	**-8,50**	0,12	**2,21**	0,04
		Dominé	**-8,44**	0,12	**2,21**	0,04
	NE	**Dominant**	**-8,39**	0,12	**1,93**	0,04
		Dominé	**-8,33**	0,12	**1,94**	0,04
	autre	**Dominant**	**-9,25**	0,12	**2,51**	0,04
		Dominé	**-9,14**	0,12	**2,47**	0,04
effets aléatoires σ			0,451		0,149	

Annexe 4.3 : Estimation des paramètres du modèle entre le maximum et la moyenne des déformations.

L'écart-type de l'effet aléatoire de l'arbre est montré à titre indicatif.

paramètres			**pente**		
Phénologie	**direction du vent**	**statut social**	**estimation**	Err. Type	p.value
Hors feuille	**S-SO**	**Dominant**	**0,0289**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0235**	0,0013	<0,001
	NE	**Dominant**	**0,0304**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0441**	0,0056	<0,001
	autre	**Dominant**	**0,0304**	0,0011	<0,001
		Dominé	**0,0249**	0,0014	<0,001
En feuille	**S-SO**	**Dominant**	**0,0250**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0243**	0,0010	<0,001
	NE	**Dominant**	**0,0262**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0213**	0,0010	<0,001
	autre	**Dominant**	**0,0271**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0227**	0,0010	<0,001
Marcescent	**S-SO**	**Dominant**	**0,0253**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0210**	0,0010	<0,001
	NE	**Dominant**	**0,0346**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0301**	0,0010	<0,001
	autre	**Dominant**	**0,0296**	0,0010	<0,001
		Dominé	**0,0227**	0,0010	<0,001
effet aléatoire			**0,0038**		

Annexe 4.3. Variabilité individuelle des déformations.

Si la variabilité dimensionnelle et d'exposition entre arbres, est captée au premier ordre par le statut social, il ne faudrait par contre pas conclure pour autant que tous les arbres ont le même régime de déformation maximale. Une fois l'effet statut social retiré, il reste tout de même une certaine variabilité entre arbres que ce soit pour la relation entre les déformations maximales et la vitesse du vent ou entre les déformations maximales et les déformations moyennes. C'est la raison pour laquelle utiliser des effets aléatoires inféodés aux arbres donne de bien meilleur résultats. Il est aussi possible de s'en convaincre plus directement en comparant les prédictions aux observations sur la figure 1.

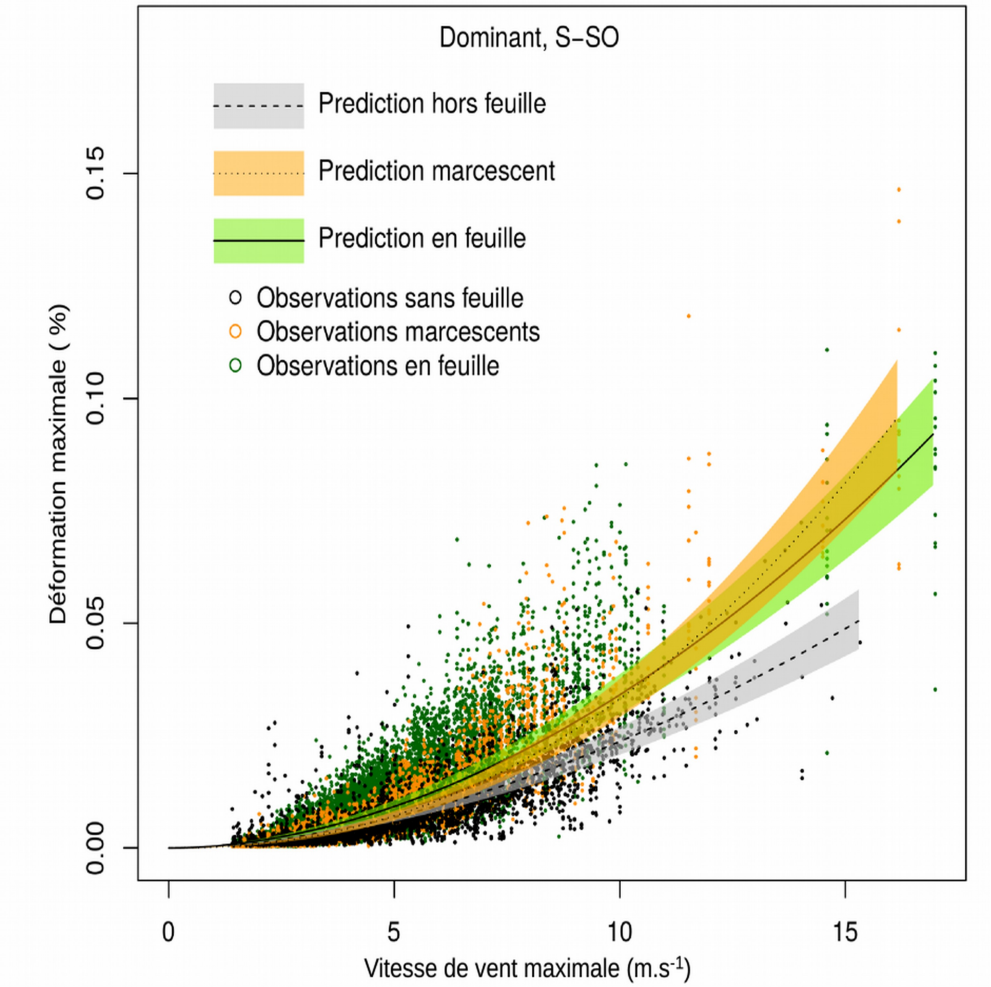


Fig.1 :Comparaison entre observations et prédictions du modèle dans le cas des arbres dominants et du vent de direction S-So

L'enveloppe de confiance (au niveau de la population) au risque de 5 % est tracée dans chaque cas sur le domaine de vitesse de vent utilisé pour la calibration du modèle. Les observations proviennent du jeu de données originel. La forte dispersion des déformations est principalement due à la variabilité entre arbres.

J'ai essayé de rechercher des facteurs dimensionnels (diamètre, hauteur, hauteur de la base du houppier) responsables de cette variabilité mais sans succès pour la relation entre les déformations et le vent. Par contre, la hauteur structure significativement l'effet aléatoire entre les déformations maximales et moyennes (Fig.2). Non seulement les arbres dominés sont en moyenne moins fléchis que les dominants pour un niveau de déformation maximale donné mais ce phénomène est renforcé avec la hauteur, les arbres les plus hauts ayant un comportement plus statique. La structuration de l'effet avec la hauteur de l'arbre pourrait pointer comme cause la pénétration des rafales dans le couvert ou encore des interactions entre arbres (les arbres les plus hauts venant s'appuyer sur leurs voisins plus petits). Mieux comprendre cette variabilité entre arbres passe certainement par la prise en compte de traits plus délicats à mesurer comme ceux du houppier qui ont un rôle prépondérant dans le comportement dynamique ou aérodynamique de l'arbre (Moore and Maguire, 2005).

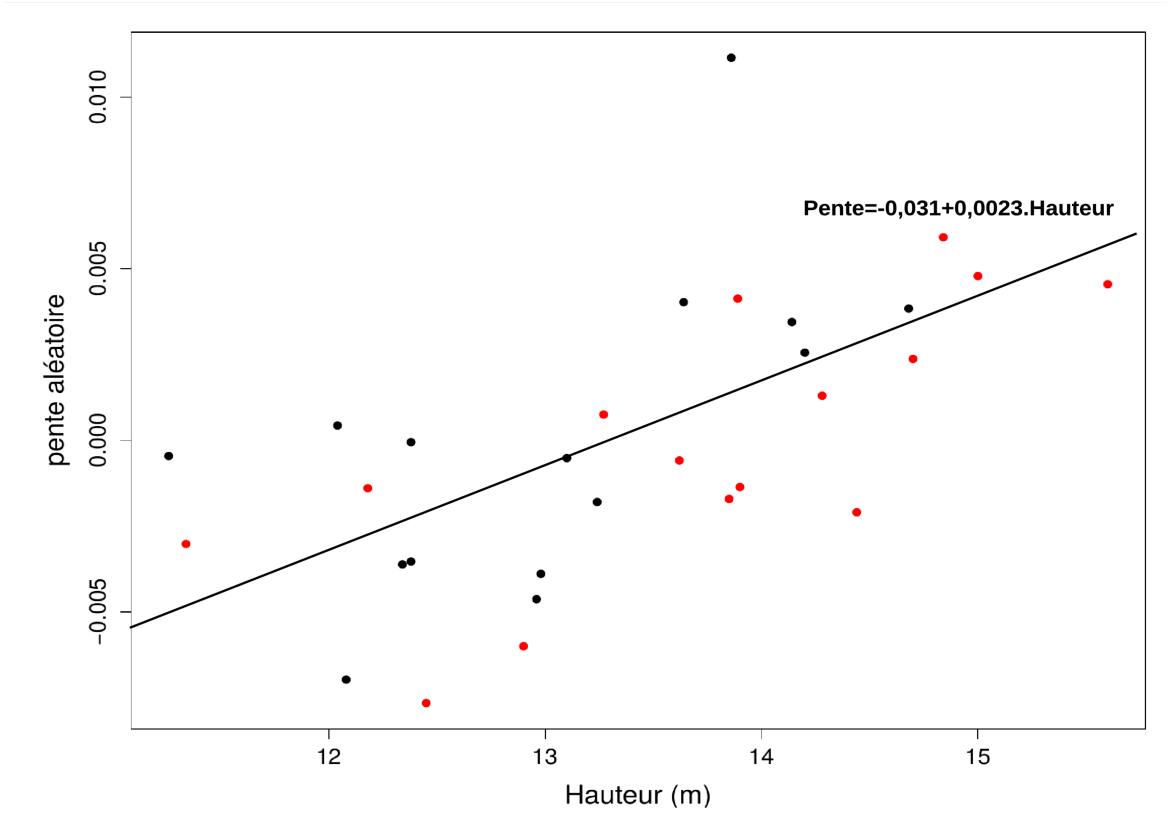


Figure 2 : relation entre l'effet aléatoire pente et la hauteur des arbres. En rouge = arbre dominants et en noir = arbre dominés.
L'ajustement d'un modèle linéaire est tracé. Les paramètres sont statistiquement différents de zéro (risque d'erreur inférieur à 0,1 %).

L'inspection visuelle montre qu'il n'existe pas non plus d'effet spatial rémanent (notamment proche de la lisière) dans les effets aléatoires (Fig.3 pour l'effet aléatoire pente allométrique). Il n'y a pas non plus d'effet placette ou paire d'arbre (p.value de l'anova pour l'homogénéité entre placettes pour la pente allométrique= 0,15 ; pour l'exposant de reconfiguration = 0,24 mais il y a des

différences significatives entre placettes pour la relation entre les déformations maximales et moyennes avec une p.value<0,01). Les arbres étaient éparpillés sur un hectare de peuplement ; pour comparaison, Wellpott (2008) a mesuré 9 arbres voisins dispersés sur environ 0,04ha pour le site de Cloacenog et sur 0,09ha à Kyloe. La dispersion spatiale, au même titre que la dispersion dimensionnelle devrait a priori renforcer les différences entre arbres mais malgré cela, les déformations maximales restent uniformes au sein du peuplement.

A noter finalement qu'il existe un artefact d'observation qui augmente la variabilité entre arbres. La seule explication statistiquement significative que j'ai pu rencontré pour la relation entre le vent et les déformation était que plus le temps d'observation (i.e. le nombre de périodes de 30 min) était faible et plus des effets aléatoires forts (positifs ou négatifs) pouvaient apparaître (régression linéaire avec une pente négative, p.value=0,023, R^2=0,14%). C'est notamment le cas des arbres haubanés qui n'ont pas été mesuré longtemps pendant leur régime naturel.

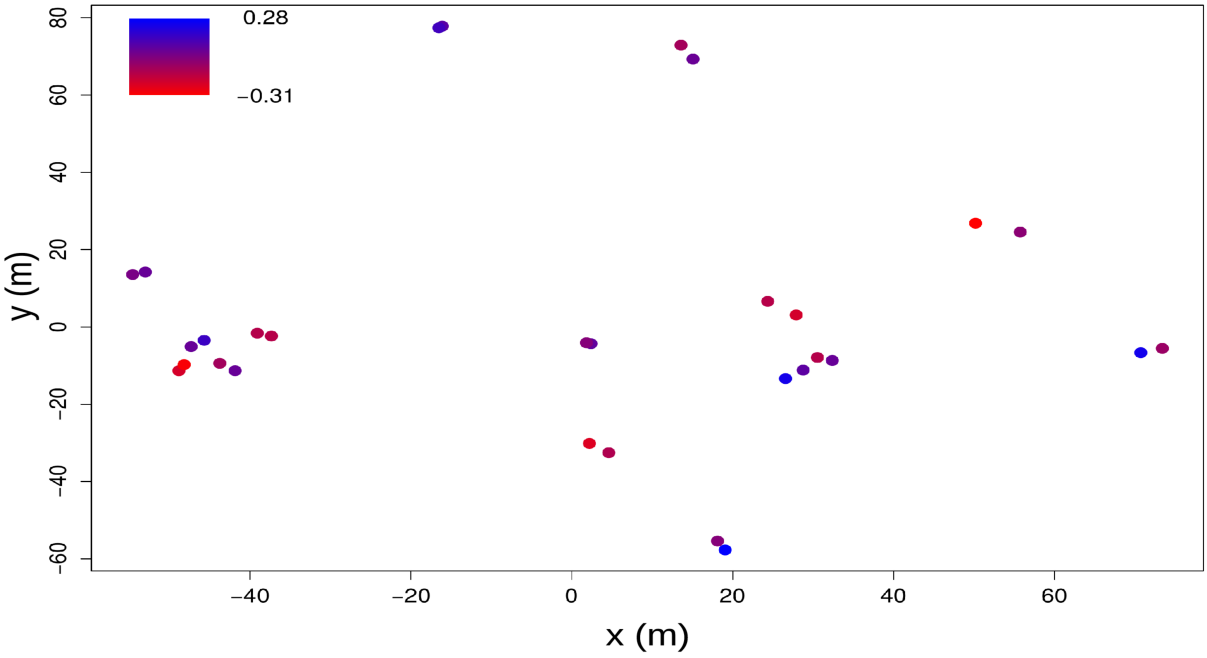


Figure 3 : corrélations spatiales de l'effet aléatoire arbre à l'exposant.
Étant donné la forte corrélation entre l'effet aléatoire à la pente et à l'exposant, les corrélations spatiales de la pente aléatoire présente un patron de variation spatiale similaire.

Annexe 4.4 : Standardisation des résultats pour comparer le dimensionnement mécanique des arbres de l'étude de Hale et al. (2012) et de cette étude

Les deux études ont mesuré la vitesse horizontale du vent à la hauteur du plus haut arbre du peuplement. Nous avons la même technique de mesure des déformations aussi. Le traitement des mesures diffèrent par contre un peu. L'équipe britannique a modélisé la relation entre la vitesse moyenne sur une heure et le moment de flexion maximal estimé par la méthode de Gumbel. Pour convertir le moment de flexion en déformation, j'ai utilisé la formule :

$$\frac{\varepsilon_{max,i}}{U_{moy}^2} = \frac{M_{max,i}}{U_{moy}^2} \times \frac{64}{\pi \cdot E \cdot D_i^3}$$

avec $M_{max,i}$ le moment de flexion induit par le vent de l'arbre i, U_{moy} la vitesse moyenne du vent sur une heure (j'ai privilégié l'écriture $M_{max,i}/U_{moy}^2$ car cela correspond au « turning coefficient » disponible dans l'étude de Hale et al., 2012), D_i le diamètre de la tige à 1m30 et E le module d'élasticité du bois vert. La méthode de Gumbel donne des valeurs de déformation maximales qui sont environ 20 à 30 % inférieures à celles qui seraient réellement mesurées par une technique comme la notre. J'ai donc corrigé ce fait en multipliant les valeurs ainsi trouvées par 1,25. Étant donnée que Hale et al. (2002) ont un exposant fixe de 2 alors que nous avons des exposants de reconfiguration variable, j'ai seulement utilisé les pentes quand les hêtres sont en feuille, avec un vent du NE pour les dominés et un vent du S-SO pour les dominants car dans ces deux configurations les exposants sont très proches de 2. Pour faire correspondre les vitesses de vent entre nos deux études, j'ai recherché une relation linéaire entre le carré de la vitesse maximale et la vitesse moyenne sur 30 minute sur nos données. La relation trouvée $max\left(U^2\right) = 6{,}304 \cdot moy\left(U^2\right)$ est assez bonne avec un $R^2 > 0{,}83$ %. Certes, la période sur laquelle est moyenné la vitesse est deux fois plus courte que pour Hale et al. (2012), mais je considère que cela ne doit pas modifier profondément les conclusions. Le module d'élasticité structurelle pris pour le bois vert de l'épicéa de Sitka est de 6,5GPa (Moore, 2011; Wood Handbook, 2010) et de 9,3 GPa pour le mélèze (Propriétés du bois du mélèze, 2012, Wood Handbook, 2010).

liste des notations

A : surface frontale de prise au vent (m^2)

C_s : coefficient de sécurité (sans dimension)

C_x : coefficient de traînée (sans dimension)

d : hauteur de déplacement nul d'un couvert végétal (m)

D : diamètre d'une tige (m)
- **$D_{1.3}$** : diamètre à hauteur de poitrine (1.30m)

Δt : durée de la période de croissance (jour)

$(\Delta D/\Delta t)_{max}$: croissance radiale maximale ($mm.jour^{-1}$) aussi noté **M** dans le chapitre 3

$(\Delta D/\Delta t)_{ref}$: croissance radiale de référence ($mm.jour^{-1}$)

ε : déformations longitudinales (sans dimension, souvent exprimé en % car les valeurs sont petites) sauf mention contraires
- **ε_{max}** : déformations maximales sur une période de 30 min
- **ε_{moy}** : déformations moyennes sur une période de 30 min
- **$\varepsilon_{rupture}$** : déformations à la rupture d'un matériau
- **ε_0** : seuil de perception des déformations

E : module d'élasticité d'un matériau (Pa)

F : force (N)

g : accélération gravitationnelle ($m.s^{-2}$)

H : hauteur (m)
- **H_F** : hauteur du centre de poussée

I : moment quadratique (m^4)

i : indice pour différencier les arbres

k : paramètre de forme de la loi de Weibull

LAI : leaf area index (sans dimension)

λ : paramètre d'échelle de la loi de Weibull

M_f : moment de flexion ($N.m^{-1}$)

m : composante de la croissance thigmomorphogénétique ($mm.jour^{-1}$)
- $\mathbf{m_A}$: croissance en surface frontale ($mm^2.jour^{-1}$)
- $\mathbf{m_D}$: croissance en diamètre
- $\mathbf{m_H}$: croissance en hauteur

p : composante de la croissance en l'absence de stimulation mécanique ($mm.jour^{-1}$)
- $\mathbf{p_A}$: croissance en surface frontale ($mm^2.jour^{-1}$)
- $\mathbf{p_D}$: croissance en diamètre
- $\mathbf{p_H}$: croissance en hauteur

Repère spatial (**x,y,z**). z est l'axe de la hauteur

$\mathbf{R_c}$: rayon de courbure

r : exposant de reconfiguration (sans dimension)

$\boldsymbol{\rho_{air}}$: masse volumique de l'air ($kg.m^{-3}$)

$\boldsymbol{\sigma}$: contraintes (Pa)
- $\boldsymbol{\sigma_{rupture}}$: contraintes à la rupture d'un matériau

t : temps (s)
- $\boldsymbol{\tau}$: temps caractéristique d'accommodation
- $\boldsymbol{\tau_{sensibilisation}}$: temps caractéristique du recouvrement de la sensibilité mécanique
- $\boldsymbol{\tau_{desensibilisation}}$: temps caractéristique de désensibilisation mécanique
- $\mathbf{t_0}$: date de la reprise de croissance radiale (jour)

U : vitesse du vent ($m.s^{-1}$) selon l'axe des x sauf mention contraire
- $\mathbf{U_{crit}}$: vitesse de vent critique pour la casse
- $\mathbf{U_{max}}$: vitesse maximale sur une période de 30 min
- $\mathbf{U_{moy}}$: vitesse moyenne sur une période de 30 min

V : volume (m^3)

$\mathbf{z_0}$=longueur de rugosité d'un couvert végétal (m)

Lexique

Chablis : Arbre, ou par extension ensemble d'arbres, renversé, déraciné ou cassé le plus souvent à la suite d'un accident climatique (vent, neige, givre, …). On distingue parfois le volis qui correspond à un arbre cassé, du chablis qui désigne alors l'arbre déraciné.

Champ (de déformations) : Entité décrite par l'ensemble des valeurs d'une grandeur physique, en général à plusieurs composantes, en tous les points de l'espace. D'ordinaire, le champ dépend aussi du temps (évolution du champ). EX : Champ gravitationnel, Champ électromagnétique

Compétition : La compétition entre plusieurs arbres peut se définir comme une interaction négative par interférence directe (contact...) ou indirectement par l'exploitation de ressources communes. L'effet de la compétition est souvent mentionné dans la littérature comme un effet majeur de variation de la dimension et de la croissance des arbres. On distingue souvent la compétition entre individus d'une même espèce (qui ont les mêmes besoins) et celle entre individus d'espèces différentes.

Cytosol : Phase liquide dans laquelle baignent les organites cytoplasmiques (structures spécialisées de la cellule, e.g. mitochondries), à l'intérieur des cellules

Débourrement : Éclosion du bourgeon des arbres à la sortie de l'hiver.

Épicormique: Désigne toutes les structures (bourgeons, rameaux, branches) apparaissant à la surface des troncs des arbres vivants

Facteur de transcription : Protéine nécessaire à l'initiation de l'étape de transcription de l'ADN en ARN.

Houppier : Ensemble des ramifications d'un arbre et de la partie supérieure d'un tronc, non comprise dans le fût.

Marcescence : Chez certains essences à feuilles caduques, désigne l'état d'un arbre ou d'un arbuste qui conserve ses feuilles mortes attachées aux branches durant la saison de repos végétatif (l'hiver ou la saison sèche), ces feuilles ne tombant que lors de la repousse des nouvelles (au printemps ou au début de la saison des pluies).

Perchis : En sylviculture, un perchis est le stade de développement d'un peuplement équienne (d'âge homogène) , consécutif à celui du gaulis et précédent le stade futaie; les tiges d'un diamètre de 5 à 20 cm sont très élancées et nommées les « perches ».

Peuplement forestier : Population d'arbres caractérisée par une structure et une composition homogènes sur un espace déterminé. Il est le résultat des facteurs naturels et de la sylviculture passée. Un peuplement est une unité forestière que l'on peut décrire et cartographier. Il fait l'objet d'un traitement sylvicole spécifique. Les peuplements peuvent être qualifiés de différentes façons :

- **Artificiel** : peuplement issu de régénération artificielle (semis ou plantation) ;
- **Équienne** : peuplement forestier dont les arbres sont sensiblement du même âge.

- **Irrégulier** : peuplement formé de tiges de taille (hauteur, grosseur) et d'âges nettement dissemblables ;
- **Mélangé ou Mixte** : peuplement formé de tiges appartenant à deux ou à plusieurs essences, feuillus ou résineuses, dont aucune n'atteint le seuil de pureté retenu (en général couvert supérieur à 75-80 %). Le mélange peut être organisé pied à pied, par bouquets, par parquets, par lignes, par étages… ;
- **Naturel** : peuplement issu de régénération naturelle ;
- **Pur** : peuplement formé de tiges appartenant toutes à la même essence ;
- **Régulier** : peuplement formé de tiges de taille (hauteur, grosseur) et d'âge presque semblables ;

Photosynthétats : molécules organiques (sucre) produits au cours de la photosynthèse et qui servent de substrats énergétiques et matériels pour toutes les cellules de la plante.

Quantité de mouvement : produit de la masse par le vecteur vitesse d'un corps matériel supposé ponctuel. Il s'agit donc d'une grandeur vectorielle qui dépend du référentiel d'étude. Son unité est le $kg.m.s^{-1}$. La notion de quantité de mouvement s'introduit naturellement en dynamique : en fait la relation fondamentale de la dynamique exprime le fait que l'action d'une force extérieure sur un système conduit à une variation de sa quantité de mouvement.

RDI : en anglais, « Reineke density index ». C'est un indice de densité très utilisé en sylviculture pour les peuplements équiennes. Il mesure l'écart de densité du peuplement à la densité maximale théorique.

$$RDI = \frac{N}{N_{max}}$$

La densité maximale théorique s'obtient à partir de la droite d'auto-éclaircie d'un peuplement et du diamètre moyen des arbres du peuplements. La forme générale d'une droite d'auto-éclaircie s'écrit :

$$\ln(N_{max}) = \alpha + \beta \cdot \ln(D_G)$$

où N_{max} est la densité maximale d'un peuplement de diamètre quadratique moyen DG. Cette droite constitue une limite au nombre d'arbres que le peuplement peut accueillir, la mortalité commence donc lorsque N et DG s'approche de la droite d'auto-éclaircie. Cette relation est assez générique puisqu' α et β peuvent varier entre espèces mais restent relativement indépendants de la fertilité du site ou de l'âge (Voir par exemple Le Goff et al., 2011 pour une étude sur le hêtre)

Régime (de vent/de déformation): Manière dont se produit, évolue un phénomène physique au cours du temps; ensemble des paramètres qui caractérisent un système.

-**Géographie**. Caractère de l'évolution cyclique d'un phénomène naturel. Ex : Régime des pluies, des moussons, des précipitations, des vents, des marées, des températures.

-**Dynamique des fluides**. Caractère de l'écoulement d'un fluide dans un conduit, une enceinte. On peut parler de régime d'écoulement laminaire ou turbulent.

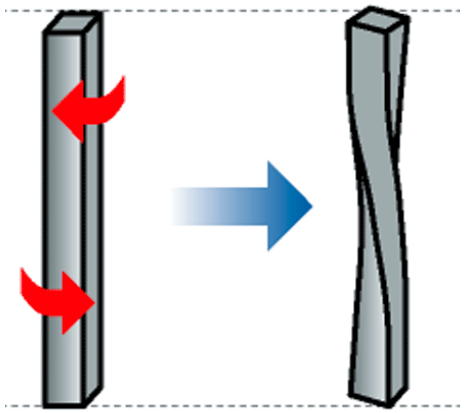
-**Foresterie**. Mode de régénération des arbres. On distingue le régime de futaie où les arbres proviennent de graines (reproduction sexuée), du régime de taillis où ils proviennent de rejets par

des souches d'arbres coupés (reproduction asexuée).

Station forestière : Une étendue de terrain de superficie variable (quelques mètres carrés à plusieurs dizaines d'hectares), homogène dans ses conditions physiques et biologiques : mésoclimat, topographie, géomorphologie, sol, composition floristique et structure de la végétation spontanée. Le forestier doit tenir compte du type de station dans sa gestion, notamment pour s'assurer que les essences du peuplement sont en adéquation avec la station forestière. Il existe des catalogues et des typologies de stations forestières regroupant l'ensemble des stations existantes et des conseils de gestion.

Surface terrière : Pour un arbre, surface de la section du tronc mesurée à 1,30 m du sol. Pour un peuplement, total des surfaces terrières des arbres. Elle correspond à la surface qu'aurait un plancher constitué de toutes les rondelles si l'ajustement ne laissait pas de vide.

Torsion : Sollicitation subie par un corps soumis à l'action d'un couple de forces opposées agissant dans des plans parallèles et dont l'élément de réduction est un moment de force agissant dans l'axe de la poutre.



Tropisme (botanique) : Orientation de croissance présentée par les organes végétaux en réponse à diverses stimulations unilatérales, physiques (lumière, pesanteur) ou chimiques (humidité, présence de certains ions, etc.).

Turbulence : État d'un fluide, liquide ou gaz, dans lequel la vitesse présente en tout point un caractère tourbillonnaire : tourbillons dont la taille, la localisation et l'orientation varient constamment. Les écoulements turbulents se caractérisent donc par une apparence très désordonnée, un comportement difficilement prévisible et l'existence de nombreuses échelles spatiales et temporelles. À l'inverse, on appelle laminaire le caractère d'un écoulement régulier.

Vigueur d'un organisme : concept qui caractérise sa capacité à assimiler du carbone, résister au stress environnementaux, à s'adapter à des conditions environnementales changeantes et à se reproduire.

Viscosité : État d'un liquide plus ou moins épais et sirupeux, dû au frottement réciproque des molécules, et qui s'oppose à leur écoulement; capacité à s'écouler plus ou moins facilement.

Résumé

Les tempêtes sont de loin la première cause de dégâts pour les arbres. Toutefois ceux-ci ne font pas que subir passivement le vent. Ils perçoivent leurs propres déformations sous l'effet du vent (comme de toute force externe) et y répondent en modifiant leur croissance et les propriétés mécaniques de leurs tissus. Mais ce processus, appelé thigmomorphogénèse, a surtout été étudié sur de très jeunes arbres en conditions contrôlées. Cette thèse vise à étendre pour la première fois cette étude à l'échelle d'un peuplement forestier afin de comprendre comment des arbres adultes s'acclimatent au vent en conditions naturelles en adaptant leur croissance. Elle s'appuie sur un dispositif expérimental mis en place dans un peuplement régulier de hêtre (*Fagus sylvatica*) non éclairci. La vitesse du vent, les déformations longitudinales et la croissance radiale de quinze paires d'arbres de dimension et d'exposition au vent contrastées (et regroupés selon leur statut social dominant ou dominé) ont été suivies pendant une année. En contrôlant l'intensité des déformations subies, par haubanage ou à l'aide de flexions artificielles, nous avons pu démontrer que les arbres ne répondent qu'à des stimulations mécaniques provoquées par des vents suffisamment forts ayant un temps de retour supérieur à la semaine. Cette réponse se traduit par contre par une très forte augmentation de leur croissance radiale et suit une loi de mécano-perception commune à l'ensemble des arbres, quelle que soit leur taille. Nous avons ensuite étudié les conséquences de la régulation des déformations sur le dimensionnement mécanique des arbres et leur risque d'endommagement. Il s'avère que malgré des dimensions et des expositions au vent contrastées, le régime de déformation reste uniforme entre les hêtres du peuplement, en accord avec l'hypothèse d'un dimensionnement mécanique optimal souvent inférée mais jamais validée dans son mécanisme. Finalement, les équations constitutives d'un possible modèle de croissance dépendant du vent sont proposées et discutées.

Mots-clés : arbre (hêtre), thigmomorphogénèse, acclimatation au vent, croissance

Abstract

Storms are by far the major hazard damaging the trees. However, trees do not just behave passively in the wind. They sense their own strains under the influence of an external force such as wind and respond by modifying their growth and the mechanical properties of their tissues. But this process, called thigmomorphogenesis, has mainly been studied in very young trees in controlled conditions. This thesis aims to expand for the first time such studies at the scale of a forest stand in order to understand how adult trees acclimate to the wind in natural conditions by adapting their growth. It relies on an experimental set up in a regular stand of beech (*Fagus sylvatica*) which have never be thinned. The wind speed, the longitudinal strains and the radial growth of fifteen pairs of trees with contrasted sizes and wind exposures (split into two social status, dominant and suppressed trees) were monitored for one year. By controlling the strain intensity experienced by the trees, either by guying or by additional bendings, we show that the trees respond only to mechanical stimulation caused by rather strong winds with a return period higher than a week. This response leads however to a very strong increase in radial growth. And it follows a law of mecano-sensing uniform among the trees, regardless of their sizes. We then studied the effects of the strain regulation on the mechanical design of the trees and the potential risk of stem breakage. Despite the contrasted sizes and wind exposures, the strain regime remained uniform within the beech stand, in agreement with the hypothesis of an optimal mechanical design often inferred but never validated in its mechanism. Finally, the constitutive equations of a possible growth model dependent on wind are proposed and discussed.