



**HAL**  
open science

# Le bois : Fonctions dans l'arbre et propriétés du matériau d'ingénierie

Eric Badel

► **To cite this version:**

Eric Badel. Le bois : Fonctions dans l'arbre et propriétés du matériau d'ingénierie. Materials. Université Clermont Auvergne (UCA), Clermont-Ferrand, FRA., 2021. tel-03288293

**HAL Id: tel-03288293**

**<https://hal.inrae.fr/tel-03288293v1>**

Submitted on 16 Jul 2021

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

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

Mémoire présenté pour l'obtention de l'

**Habilitation à Diriger des Recherches**

par

Eric BADEL

**Le bois : Fonctions dans l'arbre et propriétés du matériau  
d'ingénierie**

Auprès de l'Université Clermont Auvergne  
Ecole Doctorale Sciences de la Vie, Santé, Agronomie, Environnement

Soutenue le 11 Juin 2021

**Jury composé de :**

**Rapporteurs :**

Evelyne KOLB  
Nick ROWE  
Thierry SIMONNEAU

Maître de Conférence, Sorbonne Université, Paris  
Directeur de Recherches, CNRS, Montpellier  
Directeur de Recherches, INRAE, Montpellier

**Examineurs :**

Olivier HAMANT  
Jean-Louis JULIEN

Directeur de Recherches, INRAE, Lyon  
Professeur, Université Clermont Auvergne, Clermont -Ferrand



## Table des matières

I.	Curriculum Vitae .....	2
1.	Etat Civil .....	2
2.	Études Supérieures .....	2
3.	Activités professionnelles et séjours de recherche.....	2
4.	Situation actuelle.....	3
5.	Formations complémentaires .....	3
II.	Activités de Recherches.....	4
1.	Participation à des activités de recherche .....	4
2.	Animation Scientifique .....	5
3.	Encadrements.....	6
III.	Activités d'enseignements.....	7
IV.	Liste des travaux et publications.....	8
1.	Articles dans des revues à comité de lecture.....	8
2.	Communications avec Actes .....	13
3.	Chapitre de Livres.....	17
V.	Présentation synthétique des travaux de recherche.....	19
1.	Préambule .....	19
2.	Introduction.....	19
3.	Quelques rappels de base sur le bois.....	21
A.	Un matériau biologique et d'ingénierie extraordinaire .....	21
B.	Rappels sur la formation et la structure du Bois.....	22
4.	Les propriétés physiques du bois matériau : Une approche de modélisation déterministe par les changements d'échelle micro-macro (LERMAB-Nancy, 1996-2007).....	28
5.	Les fonctions du bois dans l'arbre (PIAF-INRA-Clermont Ferrand).....	33
A.	Axe 1 : Acclimatation de la formation du bois et de ses propriétés fonctionnelles lors des stress abiotiques que sont les stress mécaniques et hydriques.....	33
B.	Axe 2 : Le bois vecteur de signalisation longue distance .....	59
VI.	Projets Scientifiques.....	67
1.	Comportement mécanique des branches et risque de casse en milieu urbain.....	69
2.	Rôle de la thigmomorphogénèse dans la formation du bois d'arbres en contextes agroforestiers.....	72
3.	Thigmomorphogénèse et risques de casse au vent : cas de l'hévéa de culture .....	74
4.	Mécanobiologie du cambium : une croissance cellulaire confinée.....	76
VII.	Références (complémentaires à IV).....	79

# I. Curriculum Vitae

## 1. *Etat Civil*

### **Eric BADEL**

Né le 03 Juin 1970 à Enghien les Bains (95)

Nationalité : Française

Marié, 2 enfants (2003, 2005)

Service National effectué : 1994-1996

Chargé de Recherche INRAE

UMR 547 PIAF, 5 chemin de Beaulieu, 63000 Clermont Ferrand

04 43 76 14 02

[eric.badel@inrae.fr](mailto:eric.badel@inrae.fr)

---

## 2. *Études Supérieures*

1999 Doctorat de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts. Spécialité : Sciences Forestières et du Bois. "Détermination des propriétés élastiques et du retrait d'un cerne annuel de chêne dans le plan transverse : description de la morphologie, mesures des propriétés microscopiques et calculs d'homogénéisation". (mention très honorable avec les félicitations du jury)

1996 Diplôme d'Université de 5<sup>ème</sup> année en Mécanique. Université Claude Bernard - (Lyon I)

1994 Diplôme d'Etudes Approfondies en Sciences du bois. Université Poincaré – (Nancy I)  
Stage effectué dans l'équipe Bois du LMGC (Montpellier II) sous la direction de Bernard Thibaut. "Thermocompression radiale du bois. Application au pliage de placages de peuplier destinés à l'industrie de l'emballage". (mention Bien)

1993 Maîtrise de Mécanique. Université Claude Bernard - (Lyon I) (mention Bien)

1992 Licence de Mécanique. Université Claude Bernard - (Lyon I) (mention assez bien)

1991 DEUG A "Sciences et analyse de la matière". Université Claude Bernard - (Lyon I) (mention assez bien)

---

## 3. *Activités professionnelles et séjours de recherche*

2007 Janvier-Décembre (11 mois). Séjour de recherche au sein de la School of Mathematical Sciences (QUT University – Queensland Australie). Développement d'une méthode de reconstruction itérative adaptée à la microtomographie par rayons X. Contact Prof. I. Turner.

2001-2008 Chargé de Recherche à l'INRA au Laboratoire d'Etudes et de Recherches sur le Matériau Bois (UMR 1093 INRA/ENGREF/UHP LERMAB).

2001 Mars-Juillet (5 mois). Stage "Post-doctoral" à l'INSA au sein du laboratoire de Contrôle Non Destructif par Rayonnement Ionisants (CNDRI). Microtomographie X quantitative sur panneaux de fibres. Suivi de compression 1D. Contact G. Peix et D. Babot.

2001 Janvier-Février (2 mois). Stage Post-doctoral à l'Erich Schmid Institute for Materials Science & University of Leoben. Etude d'une relation microstructure-propriété du matériau bois. Mesure d'angle de microfibrilles par diffraction X. Corrélation avec les propriétés de retrait longitudinal et tangentiel. Contact P. Fratzl.

1996-1999 Attaché Scientifique Contractuel affecté à l'Equipe de Recherche sur la Qualité des Bois – Centre INRA de Champenoux. Préparation d'une thèse (direction P. Perré) : "Détermination des propriétés élastiques et du retrait d'un cerne annuel de chêne dans le plan transverse : description de la morphologie, mesures des propriétés microscopiques et calculs d'homogénéisation".

1994-1996 Service National. Objecteur de conscience au CEMAGREF – Lyon – division Qualité des Eaux. Gestion d'une station de mesures hydrologiques et de prélèvements. Impact de l'activité viticole sur la qualité des eaux dans le Beaujolais. Participation à la mise au point d'un dispositif expérimental permettant d'étudier le rôle de rétention des produits phytosanitaires par les bandes enherbées. Contact : JJ. Gril.

---

#### **4. Situation actuelle**

Depuis Sept. 2008 : Chargé de Recherche à INRAE affecté au PIAF (Physique et Physiologie de l'Arbre en environnement Fluctuant – UMR 457) ; INRAE-Centre Auvergne Rhône-Alpes.

Depuis Janv. 2021 : Directeur du GDR 3544 « Sciences du Bois ». <https://www6.inra.fr/gdr-sciences-du-bois>

---

#### **5. Formations complémentaires**

2021 – Prévention et Secours Civiques (PSC1) (3j)

2021 – Conduire les Entretiens d'Activité. INRAE (1 j)

2020 – Initiation aux techniques de grimper, déplacement et Secours (GSA) dans les grands arbres (1 s).

2020 – Ethique et intégrité scientifique. UCA (1j).

2018 – Le management de proximité. INRAE (5j)

2016 – "EDEN". Ecole des Doctorants et des Encadrants – INRA (4j)

2010 – "Management de projets" – (2j).

2009 – "R". Formation logiciel – (3j).

2009 – "Ecologie et physiologie de l'arbre". Formation du Pole ESTIVE – Etablissements Scientifiques pour le Transfert et l'Innovation dans les Sciences du Vivant et de l'Environnement (1j).

2008 – "L'arbre, l'eau et la physiologie". Formation Atelier de l'arbre-INRA (3 j).

2006 – "Le traitement de l'image numérique". Formation INRA de la transversalité 'Imagerie'. (1 semaine).

2005 – "Introduction aux techniques de RMN". Formation CNRS. (1 semaine).

2003 – Formation au Certificat d'Aptitude à Manipuler des Appareils de Radioscopie et Radiologie Industrielle (CAMARI). ENIM. Metz. (1 semaine)

2001 – "Initiation à l'imagerie volumique". Ecole Chercheurs INRA – CIRAD. Montpellier. (1 semaine)

1999 - "Forêt et sylviculture". Formation des chercheurs du Département Forêts et Milieux Naturels de l'INRA. ENGREF – Nancy. (1 semaine)

1998 - Méthodes d'Homogénéisation en Mécanique des Matériaux. Ecole thématique du CNRS. Associations AMAC et MECAMAT. La Londe les Maures. (2 semaines)

## II. Activités de Recherches

### 1. *Participation à des activités de recherche*

Relecture d'articles pour les revues internationales:

- *Plant Physiology*
- *Plant Cell and Environment*
- *PCI Forest and Wood Sciences*
- *Trees*
- *Journal of Experimental Botany*
- *Tree Physiology*
- *New Phytologist*
- *Physiologia Plantarum*
- *Plant and Soil*
- *Journal of Biological Physics*
- *Annals of Forest Sciences*
- *Anale de Biologia*
- *Bioresource Technology*
- *Recent Patents on Engineering*

Jurys de thèse, Comités de thèse.

2012 Jury de concours de recrutement de CR INRA

2020 - 2025 Projet NASA- CNES « Plant Posture in Space ». Coord V. Legué (UCA). Task Leader. E. Badel (INRAE)

2019-2022 Programme ANR International “AcouFollow”: Analysis of freezing induced xylem dysfunction and repair in shrub, conifer and deciduous trees. Porteur T. Ameglio (INRAE, PIAF)

2020-2023 Programme “Vent Debout”. Institut Francais du Caoutchouc. Porteur E. Badel (INRAE-PIAF).

2020-2022 Programme « Le bois d’agroforesterie ». Fondation de France. Porteurs : R. Marchal (LAbMap-ENSAM) et E. Badel (INRAE-PIAF)

2019-2023 Programme ANR “PhySap”: Physics of sap ascent: Mechanisms and biomimetics. Porteur X. Noblin (CNRS, Nice)

2020-2021 Projet “Moonstone”. INRAE. Porteur A. Barbacci (INRAE)

2018-2022 Programme ANR blanc "Hydroleaks": Understanding the combined effects of drought and heat stresses on tree mortality ". Porteur: H. Cochard (INRA-PIAF).

2018 Projet Revivre « Valorisation des collections d’herbiers pour la régénération d’espèces végétales éteintes, approche méthodologique ». IDEX Super. Porteur : S. Muller (Museum Histoire Naturelle)

2018-2020 Projet SeedRoot « Croissance des racines et des graines sous contraintes : exploration par imagerie 3D » CPER. Porteurs E. Badel, V. Legué, C. Girousse

2017-2021 Projet Sap-In. Comprendre les mécanismes de la formation des "poches d'eau" du bois et des dépérissements du Sapin pectiné pour mieux utiliser et pérenniser la ressource forestière en Région ARA. Projet Région Auvergne-Rhône-Alpes.

2018-2019 Projet Thigmoimmunité : Rôle de la mécanoperception dans la réponse immunitaire précoce des plantes. SPE-INRA. Porteur A. Barbacci (INRA-LIPM)

2018-2020 Projet CNRS PEPS RUMO. Rupture 3D en milieux viscoélastiques orthotropes. Porteur R. Moutou-Pitti (Institut Pascal)

2015-2017 FP7-PEOPLE-2013-IOF. Rosana Lopez. Hydropit. "Plasticity and adaptation of hydraulic traits to overcome climate change". 2015-2018. Porteur H. Cochard

2015-2016 Projet CNRS InPhyNiti « Arbre ». Porteur : C. Eloy (CNRS Marseille)

2013-2016 Task leader dans le Programme ANR blanc jeune chercheur "ARTIS: Couplages poro-élastiques dans les tissus végétaux artificiels et réels". porteur: G. Guéna (IUSTI).

2012-2015 Programme ANR blanc "FOR-WIND": Adaptation of forest management to wind risk ". Porteur: M. Fournier (INRA-LERFOB).

2012-2015 Programme ANR blanc international "Acouffreeze": Suivi des stress liés au gel chez les arbres par l'analyse de la forme des ondes des émissions acoustiques". Porteur: T. Améglio (INRA-PIAF).

2011 Projet Innovant EFPA : Réponse impulsionnelle de l'activité cambiale à des sollicitations mécaniques : méthodologies de suivi in-situ et conséquences fonctionnelles sur les propriétés mécaniques et hydrauliques. Porteur E. Badel (INRA-PIAF).

2011-2015 Programme ANR blanc "Pitbulles": Déterminismes biophysiques et moléculaires de la sensibilité à l'embolie chez les arbres". Porteur: H. Cochard (INRA-PIAF).

2009-2012 Programme ANR blanc "Senzo : Perception des oscillations mécaniques par les plantes : sensibilité fréquentielle et accommodation". 2009-2012. Porteur: B. Moulia (INRA-PIAF).

2006 Porteur LERMAB du programme BQR Université Henri-Poincaré. "Prédiction des propriétés thermo-hydriques des matériaux à base de fibres naturelles à partir de leur structure tri-dimensionnelle". LERMAB-LEMETA (UMR CNRS 7563).

2005-2006 Porteur de l'Action Nouvelle Soutenue "Développement et utilisation de la microtomographie X pour la caractérisation de la microstructure des matériaux cellulaires et fibreux. Application à des relations structure-propriété". (collaboration LRBB UMR 5103) CEPIA.

2003-2005 Porteur d'un projet "émergent". Relations climat-propriétés dans le cadre des changements climatiques Région Lorraine.

1996-2000 Programme européen "Oak-key" CT 95-0823: "New silvicultural alternatives in young oak high forests consequences on high quality timber production".

1997-2000 Convention DERF-ENGREF n° 01.40.30/96: Programme Bois Matériau. "Effet de la composition chimique, de l'ultra-structure et de la structure anatomique sur quelques propriétés de base du matériau bois". Programme coordonné par P. Perré (ENGREF).

1992-1996 Convention Chêne ONF-INRA: "Sylviculture et Qualité du bois de Chêne". Programme coordonné par G. Nepveu (INRA).

## ***2. Animation Scientifique***

2021-2025 Directeur du GDR 3544 "Sciences du Bois"

2021-2025 Responsable de l'Equipe MECA du PIAF (UMR 0547)

2021-2025 Membre élu au Conseil Scientifique du département ECODIV-INRAE.

2011-2025 Membre élu au Conseil de Service du PIAF

2020-...Editeur dans Peer Community In "Forest&Wood Sciences"

2020-...Membre du Managing Board de Peer Community In "Forest&Wood Sciences"

2019-2020 Directeur Adjoint du GDR CNRS 3544 «Sciences du Bois». Porteur du projet de renouvellement.

2017-2020 Co-animateur de l'équipe MECA au PIAF

2019- Membre du Conseil Scientifique Utilisateurs INRAE du Synchrotron SOLEIL

2016-2020 Membre élu au Conseil Scientifique du département EFPA-INRA.

2011-2021 Membre élu au Conseil de Service du PIAF

2017 Comité Scientifique et Comité d'organisation du colloque « Biomécanique de l'Arbre ». GEA, Clermont-Ferrand, France.

2015-2017... Membre élu du Conseil de Service de l'UMR 547 PIAF.

2006-2008 Correspondant pour le LERMAB du groupe "Voir dans l'opaque" de la Fédération de Recherche "Jacques Villiermaux pour la mécanique, l'énergie et les procédés".

2006-2009 Membre du comité de pilotage de la Transversalité "Imagerie" à l'INRA.

2001-2008 Représentant INRA au Conseil de Laboratoire du LERMAB.

### **3. Encadrements**

2020-2023 Co-encadrement de thèse. (30%) Formation et propriétés du bois issu de systèmes agroforestiers. L. Heim (3 ans)

2019-2022 Co-encadrement de thèse. (50%) Comportement biomécanique des branches. A. Van Rooij (3 ans)

2019-2022 Co-encadrement de thèse. (30%) Casse au vent de l'hévéa de plantation. A. C. Engonga Edzang (3 ans)

2015-2018 Co-encadrement de thèse. (50%) Performances hydrauliques et mécaniques du bois formé sous contraintes environnementales : approche biomécanique. Benjamin Niez.

2014-2017 Co-encadrement de thèse (50%). Biologie du développement du bois en réponse aux sollicitations mécaniques. J. Roignant (3 ans)

2015-2016 Encadrement de TIPE

2012-2015 Co-encadrement de thèse (30%). Couplage hydromécanique et rôle dans le transport d'information longue distance dans les plantes. JF Louf (3 ans). Thèse IUSTI (CNRS Marseille) – PIAF.

2014 Encadrement BTS biotechnologie. Fabrication et caractérisation hydraulique de membranes biomimétiques. A. Dubost (2 mois)

2014 Encadrement Master 2 (50%). Thigmomorphogénèse, activité cambiale et acteurs moléculaires. J. Peyrot (6 mois)

2013 Encadrement Master 1 (50%). Thigmomorphogénèse, activité cambiale et acteurs moléculaires. J. Peyrot (2 mois)

2012 Encadrement post-doc. Déterministe de l'acclimatation de la sensibilité à la cavitation des arbres et caractérisation microscopique de la structure des ponctuations. N. Goué (1 an)

2011 Encadrement Master 2. Mise en évidence in planta de la propagation d'une onde hydraulique lors d'une flexion de tige. Réponses physiques et moléculaires à longue distance. S. Peraudeau (6 mois).

2011 Encadrement L3: mesure de propagation d'onde hydraulique dans une tige de peuplier (1 mois)

2010 Encadrement post-doc. Mise en évidence de la propagation d'un signal hydraulique lors de stimuli mécanique dans le bois saturé. R. Lopez (6 mois).

2005-2008 Co-Encadrement doctorant (30%). Comportement de retrait/gonflement des textiles de fibres naturelles sous stress hydrique. N. Bhourri, Direction: Perré P.

2005 Encadrement d'un stage de DESS "Ingénierie Mathématique et Outils Informatiques". Procédure de maillage par éléments finis triangulaires à 6 nœuds pour interpolation quadratique. Malassene (3 mois)

2003 Encadrement d'un stage de DEA Sciences du Bois. Détermination Intra-cerne du Module d'élasticité longitudinal par flexion quatre points dans le bois de compression et le Bois Normal : Cas du Douglas. A. Hellala (6 mois).

2001 Encadrement d'un stage d'ingénieur INSA (2<sup>ème</sup> année). "Calibration d'un dispositif d'imagerie X à des fins de mesure de densité par tomographie 3D".

2000 Encadrement d'un stage de fin d'études d'un étudiant de l'I.U.T. de Cachan. Option Génie Mécanique et Productique. "Conception et réalisation d'une micromachine de flexion quatre points". Haudidier (3 mois)

### III. Activités d'enseignements

2020... Cours "Imaging the hydraulic failures in plants using HR X-ray microtomography at Psiché Beamline (Soleil synchrotron)". Summer School EUGLOH. European University Alliance for Global Health.

2016-2019 Cours "X-ray computed microtomography for biology ». Ecole Doctorale des Sciences Fondamentales. UCA (4H / an).

2018-2021 "Analyse d'images pour la biologie". Master "Plant Integrative Biology and Breeding ». Univ. Clermont Auvergne

2017-2021 Cours « La sécurité mécanique des arbres urbains bases biomécaniques pour l'aménagement et la gestion ». Master 2. AgroCampusOuest (3H/an)

2017-2018 Cours « La sécurité mécanique des arbres urbains bases biomécaniques pour l'aménagement et la gestion ». Master 2. AgroParisTech (3H/an).

2014-2018 Cours "Mécanique des structures et résistance des matériaux pour le diagnostic mécanique des arbres". Licence Pro GD3A UCA (4H/an + jury)

2008 Organisation et encadrement de l'Ecole Chercheurs "Le traitement de l'image numérique". Guethary., 2-6 Juin 2008.

2003-2008 Cours et TP de mécanique du matériau bois dans le cadre du module "Bois" organisé par l'école doctorale RP2E de Nancy (Ressources-Procédés-Produits-Environnement) (8H / an)

2001-2005 Responsable du module Filière Bois de la Formation des Ingénieurs Forestiers (3<sup>ème</sup> année) de l'ENGREF. Organisation, encadrement, cours, suivi de stages et évaluation (2 mois / an).

2003 Cours "structure microscopique et structure macroscopique : relations avec quelques propriétés technologiques du matériau bois". Formation forestière des techniciens du Département Forêts et Milieux Naturels de l'INRA.

2001-2003 Encadrement de Travaux Pratiques de Physique du Bois dans le cadre de la Formation des Ingénieurs Forestiers (3<sup>ème</sup> année) de l'ENGREF-AgroParisTech.

2001-2003 Encadrement de Travaux Dirigés de Physique du Bois en 2<sup>ème</sup> année de la Formation des Ingénieurs Forestiers de l'ENGREF-AgroParisTech.

2000-2001 Encadrement des Travaux Pratiques de Physique de 1<sup>ère</sup> année à l'I.U.T. de Génie Civil de Nancy.

1999-2001 Encadrement des Travaux Pratiques de Mécanique dans le cadre de la Formation des Ingénieurs Forestiers de l'ENGREF-AgroParisTech – Nancy (1<sup>ère</sup> et 2<sup>ème</sup> année).

2000 Encadrement et jury d'un stage de fin d'études d'un étudiant de l'I.U.T. de Cachan. Option Génie Mécanique et Productique. "Conception et réalisation d'une micromachine de flexion quatre points".

## DIVERS

Interventions auprès du public à l'occasion des journées "science en fête", Salon International de l'Agriculture...

2001-2008 : Responsable LERMAB de la sécurité liée à l'utilisation des sources de rayons X. Personnel Compétent en Radioprotection.

---

## IV. Liste des travaux et publications

### 1. *Articles dans des revues à comité de lecture*

(dont 24 en 1<sup>er</sup> ou dernier auteur)

ACL 74 Martin L., Cochard H. Mayr S. Badel E. 2021. Using electrical resistivity tomography to detect wetwood and estimate moisture content in silver fir (*Abies alba* Mill.) Ann. For Sci (soumis)

ACL 73 Bortolami G., Farolfi E., Badel E., Burlett R., Cochard H., Ferrer N., King A., Lamarque L.J., Lecomte P., Marchesseau-Marchal M., Pouzoulet J., Torres-Ruiz J.M., Trueba S., Delzon S., Gambetta G.A., Delmas C.E.L. 2021. Seasonal and long-term consequences of esca on grapevine stem xylem integrity. JXB. (in press)

ACL 72 Moreno M., Simioni G., Huc R., Cailleret M., Vennetier M., Ruffault J., Badel E., Limousin J.M., Gavinet J., Carriere S., Marloie O., Rodriguez-Calcerrada J., Martin-St Paul N. 2021. Consistently lower transpiration, tree conductance and growth over nine years of rainfall exclusion in a mediterranean mixed pine-oak Forest. Agricultural and Forest Meteorology (soumis)

ACL 71 Mantova M., Menezes S., Paulo E., Badel E., Cochard H., Torres-Ruiz J. M. 2021. The interplay of hydraulic failure and cell vitality explains tree capacity to recover from drought. Phys Plantarum (in press) doi:10.1111/ppl.13331 [hal-03109304](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03109304)

ACL 70 Nadal M., Carriqui M., Torres-Ruiz J.M., Delzon S., Lamarque L., Cochard H., Badel E., King A., Flexas J. 2021. Characterization of leaf photosynthesis, hydraulic conductance and embolism dynamics in the resurrection plant *Barbacenia purpurea* (soumis)

ACL 69 **Tinturier E.**, Badel E. Leblanc-Fournier N., Julien J.L., 2021. Bending induced 'gradual' potential along the stem in poplar. Phys. Plantarum (accepté après modifications mineures)

ACL 68 Sergent A.S., Varela S., Badel E., Barigah T., Cochard H., Dalla-Salda G., Delzon S., Fernández M.E., Guillemot J., Gyenge J., Lamarque L.J., Meier A.M., Rozenberg P., Torres-Ruiz J.M., Martin N. 2020. A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees. Forest Ecology and Management. 468. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118175 [hal-02769656v1](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02769656v1)

ACL 67. Wagner Y., Paudel I., Delzon S., Burlett R., Lamarque L., Cochard H., Torres-Ruiz J., Badel E., King A., McAdam S., Cardoso A., Cohen S., Achiman O., Raveh E., Grünzweig J., Klein T. 2020. High embolism resistance and strong drought avoidance contribute to wide hydraulic safety margin in lemon trees (soumis *Physiologia plantarum*)

ACL 66 Hartman F., Badel E., Moulia B., Rathegeber C. Fournier M. 2020. Wood formation dynamics and tree-ring structure in conifers can be explained by the interaction between two biochemical signals. JXB (in press) [hal-03116864](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03116864)

ACL65 Lemaire C. Quilichini Q., Brunel-Michac N., Badel E. and Herbette S. 2021. Acclimation of the xylem vulnerability to cavitation relies on changes in xylem and vessels properties rather than on pit structure. *Physiologia Plantarum* (in press) doi: 10.1093/treephys/tpab018 [hal-03141908v1](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03141908v1)

ACL 64 Cardoso A.A., Visel D., Kane C., Batz T.A., Sánchez C.G., Kaack L., Lamarque L.J., Wagner Y., King A., Torres-Ruiz J.M., Corso D., Burlett R., Badel E., Cochard H., Delzon S., Jansen S.,

- McAdam S.A.M. 2020 Drought-induced lacuna formation in the stem causes hydraulic conductance to decline before xylem embolism in *Selaginella* *New Phytol.* doi: 10.1111/nph.16649 [hal-02927433v1](#)
- ACL63 Billon L., Blackman C., Cochard H., Badel E., Hitmi A., Cartailier J., Souchal R., Torres-Ruiz J. 2020. The Drought Box: a new tool for phenotyping residual branch conductance and its temperature dependence during drought. *Plant, Cell & Environment.* doi: 10.1111/pce.13750, [hal-02625372v1](#)
- ACL 62 Li X., Delzon S., Torres-Ruiz J., Badel E., Burlett R., Cochard H., Jansen S., King A., Lamarque L., Lenoir N., Martin St-Paul N., Choat B. 2019. Hydraulic segmentation is not driven by different vulnerability to embolism in four angiosperm tree species: evidence from microcomputed tomography. *Ann. For. Sc.* 77(37). doi:10.1007/s13595-020-00944-2 [hal-02548945](#)
- ACL 61 **Niez B.**, Dlouha J., Gril J., Ruelle J., Toussaint E., Moulia B., Badel E. 2020. Elastic and damage properties of “flexure wood”: compressive stresses in living trees modulate the mechanical behaviour of green wood material. *Ann. For. Sc.* doi:10.1007/s13595-020-0926-8 [hal-02624250v1](#)
- ACL 60 Lamarque L.J., Delzon S., Touns H., Gravel A.I., Corso D., Capdeville G., Badel E., Burlett R., Charrier G., Cochard H., Jansen S., King A., Torres-Ruiz J.M., Pouzoulet J., Citerne S., Chaffard-Lucon B., Cramer G.R., Thompson A.J. and Gambetta G.A. 2019. Over-accumulation of abscisic acid in transgenic tomato plants increases the risk of hydraulic failure. *PCE* 43(3):548-562. doi: 10.1111/pce.13703 [hal-02620981v1](#)
- ACL 59 Mayr S., Schmid P., Beikircher B., Feng F., Badel E. 2019. Die hard: timberline conifers survive annual winter embolism. *New Phytol* 226(1):13-20. doi:10.1111/nph.16304 [hal-02394658v1](#)
- ACL 58 Bortolami G., Gambetta G., Delzon S., Lamarque L., Pouzoulet J., Badel E., Burlett R., Charrier G., Cochard H., Dayer S., Jansen S., King A., Lecomte P., Lens F., Torres-Ruiz J., and Delmas C. 2019. Exploring the Hydraulic Failure Hypothesis of Esca Leaf Symptom Formation. *Plant Physiol.* 181(3): 1163-1174. doi: 10.1104/pp.19.00591 [hal-02473675v1](#)
- ACL 57 Roué J., Chauvet H., Brunel-Michac N., Bizet F., Moulia B., Badel E., and Legué V. 2019 The cap size and shape of *Arabidopsis thaliana* primary roots impact the root responses to an increase in medium strength. *J Exp Bot.* doi:10.1093/jxb/erz418 [hal-02394664v1](#)
- ACL 56 De Langre E., Penalver O., Hemon P., Frachisse J.M., Bogeat-Triboulot M.B., Niez B., Badel E. and Moulia B. 2019. Nondestructive and fast vibration phenotyping of plants. *Plants Phenomics.* doi: 10.34133/2019/6379693 [hal-02168619v1](#)
- ACL55 **Niez B.**, Dlouha J., Moulia B., Badel E. 2019 Water-stressed or not, the mechanical acclimation is a priority requirement for trees. *Trees* 33(1):279-291. doi: 10.1007/s00468-018-1776-y [hal-02019962v1](#)
- ACL54 Tribot A., Delattre C., Badel E., Dussap C.G., Michaud P., de Baynast H. 2018 Design of experiments for bio-based composites with lignosulfonates matrix and corn cob fibers. *Industrial Crops and Products.*123: 539-545. doi: 10.1016/j.indcrop.2018.07.019 [hal-01915473v1](#)
- ACL53 **López R.**, Nolf M., Duursma R., Badel E., Flavel R.J., Cochard H., Choat B. 2018 Mitigating the open vessel artefact in centrifuge based measurement of embolism resistance. *Tree Physiol* 39(1):143-155. doi:10.1093/treephys/tpy083 [hal-01854603v1](#)
- ACL 52 Lamarque L., Corso D., Torres-Ruiz J.M., Badel E., Brodribb T., Burlett R., Charrier G., Choat B., Cochard H., Gambetta G., Jansen S., King A., Lenoir N., Martin-StPaul N., Steppe K., Van den Bulcke J., Zhang Y. and Delzon S. 2018 An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling *Laurus nobilis* L. *Annales of Forest Sciences.* 75-88. doi: 10.1007/s13595-018-0768-9 [hal-03170501v1](#)
- ACL51 Allario T., Tixier A., Lemaire C., Awad H., Brunel N., Badel E., Barigah T.S., Julien J.L., Peyret P., Hacke U., Mellerowicz E., Cochard H., Herbette S. 2018. PtxPME1 and Homogalacturonans Influence Xylem Hydraulic Properties In Poplar. *Physiologia Plantarum* 163:502-515. doi: 10.1111/ppl.12702 [hal-01728105v1](#)

- ACL 50 **Roignant J.**, Badel E., Ruelle J., Leblanc-Fournier N., Brunel-Michac N., Moulia B., Decourteix M. 2017. Feeling Strained, stretched or compressed? The multiple mechanosensitive responses of wood formation to bending. *Annals of Botany*. 121(6), 1151-1161. doi:10.1093/aob/mcx211 [hal-01726080](#)
- ACL 49 Duchemin L., Badel E., Moulia B., Eloy C., 2018 Tree crowns grow into self-similar shapes controlled by gravity and light sensing. *J. R. Soc. Interface* 15(142): 20170976. doi: 10.1098/rsif.2017.0976 [hal-01829241v1](#)
- ACL 48 **Louf J.F.**, Guena, G., Badel E., Forterre Y. 2017. Universal poroelastic mechanism for hydraulic signals in biomimetic and natural branches. *PNAS* 114 (42) 11034-11039. doi :10.1073/pnas.1707675114 [hal-01613620v1](#)
- ACL 47 Torres-Ruiz J.M., Cochard H., Choat B., Jansen S., Tomášková I., Padilla-Díaz C.M., Badel E., Burlett R., King A., Lenoir N., Martin-StPaul N.K. and Delzon S. 2017. Xylem resistance to embolism: presenting a simple diagnostic test for the open vessel artefact. *New Phytol.* doi:10.1111/nph.14589 [hal-01518575v1](#)
- ACL46 Torres-Ruiz J.M., Cochard H., Fonseca E., Badel E., Gazarini L. and Vaz M. 2017. Differences in functional and anatomical traits within co-occurring *Cistus* species to face drought stress. *Tree Physiol.* doi:10.1093/treephys/tpx013 [hal-01606013v1](#)
- ACL 45 Charrier G., Torres-Ruiz J., Badel E., Burlett R., Choat B., Cochard H., Delmas C., Domec J.C., Jansen S., King A., Lenoir N., Martin-St Paul N., Gambetta G. and Delzon S., 2016, Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of refilling under tension in grapevine. *Plant Physiol.* 172 (3), 1657-1668 doi:10.1104/pp.16.01079 [hal-01595398](#)
- ACL 44 Albrecht A., Badel E., Bonnesoeur V., Brunet Y., Constant T., Defossez P., de Langre E., Dupont S., Fournier M., Gardiner B., Mitchell S.J., Moore J.R., Moulia B., Nicoll B.C., Niklas K. J., Schelhaas M.J., Spatz H. C., Telewski F. W. 2016. Comment on "Critical wind speed at which trees break", *Phys. Rev. E*. 94, 067001. doi: 10.1103/PhysRevE.94.067001 [hal-01594505](#)
- ACL 43 **Torres-Ruiz J.M.**, Cochard H., Mencuccini M., Delzon S., Badel E. 2016. Direct observations and modelling of embolism spread between xylem conduits: a case study in Scot pine. 39(12):2774-2785. doi:10.1111/pce.12840 [hal-01512094](#)
- ACL 42 David-Schwartz R., Paudel I., Delzon S., Cochard H., Mizrachi M., Zemach H., Lukyanov V., Badel E., Capdeville G., and Cohen S., 2016. Indirect evidence for genetic differentiation in vulnerability to embolism in *Pinus halepensis*. *Frontiers in Plant Sciences*. 7, 13 p doi: 10.3389/fpls.2016.00768 [hal-01512018v1](#)
- ACL 41 **Hochberg U.**, Herrera J.C., Cochard H. and Badel E. 2016. Short-time xylem relaxation results in reliable quantification of embolism in grapevine petioles and sheds new light on their hydraulic strategy. *Tree Physiol.* 36 (6), pp.748-55 doi:10.1093/treephys/tpv145 [hal-01343636](#)
- ACL 40 Choat B., Badel E., Burlett R., Delzon S., Cochard H., Jansen S., 2016. Non-invasive measurement of vulnerability to drought induced embolism by X-ray microtomography. *Plant Physiol.* 170(1):273-82. doi: 10.1104/pp.15.00732 [hal-02637984v1](#)
- ACL39 Bouche P., Delzon S., Badel E., Burlett R., Cochard H., Charra-Vaskou K., Lavigne B., Mayr S., Zufferey V., Choat B., Brodribb T., Torres Ruiz J., Li S., Morris H., Jansen S. 2016. Are pine needles of *Pinus pinaster* more vulnerable to xylem embolism than branches? New insights from X-ray computed tomography. *PCE* 39:860-870. doi: 10.1111/pce.12680 [hal-02634983](#)
- ACL38 **Charra-Vaskou K.**, Badel E., Charrier G, Ponomarenko A., Bonhomme M., Foucat L., Mayr S., Améglio T. 2015. Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. *JXB*.67(3),739-750. doi:10.1093/jxb/erv486 [hal-01261003](#)
- ACL37 Badel E., Ewers F.W., Cochard H., Telewski F.W. 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: Impact of the thigmomorphogenetic process. *Front. Plant Sci.* 6:266. doi: 10.3389/fpls.2015.00266 [hal-01149365](#)

- ACL36 **Torres-Ruiz J.M.**, Jansen S., Choat B., Cochard H., Brodribb T.J., Badel E., Burlett R., Bouche P., Li S., Morris H. and Delzon S. 2014. Direct micro-CT observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiology* 167: 40-43. doi:10.1104/pp.114.249706 [hal-02638705](#)
- ACL35 Cochard H., Delzon S. and Badel E., 2015. X-ray microtomography (micro-CT): a reference technology for high-resolution quantification of xylem embolism in trees. *PCE*. 38(1):201-206. [hal-02635290](#)
- ACL34 Timpano H., Sibout R., Devaux M.F., Alvarado C., Looten R., Falourd X., Pontoire B., Martin M., Lapiere C., Badel E., Citerne S., Vernhettes S., Höfte H., Guillon F. and Gonneau M., 2015. Brachypodium cell wall mutant with improved saccharification potential. *Bioenergies research*. 1-15. doi: 10.1007/s12155-014-9501-1 [hal-01123292v1](#)
- ACL 33 Dalla-Salda G., Fernández M.E., Sergent A.S., Rozenberg P., Badel E. and Martinez-Meier A. 2014. Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? *Journal of Plant Hydraulics* 1: e-0005 [hal-01095363v1](#)
- ACL 32 Schirber M., Capron M., Tordjeman P., Charru P., Badel E. and Cochard H. 2014. Plant gas valve under the microscope. *Physical Review E* 89(3) doi:10.1103/PhysRevE.89.033019. <http://physics.aps.org/articles/v7/33>
- ACL31 **Ponomarenko A.**, Vincent O., Pietriga A., Cochard H., Badel E., Marmottant P. 2014 Ultrasonic emissions reveal individual cavitation bubbles in water-stressed wood. *Journal of the Royal Society Interface* doi: 10.1098/rsif.2014.0480 [hal-01060558v1](#)
- ACL30 Martin L., Decourteix M., Badel E., Huguet S., Moulia B., Julien J.L. and Leblanc-Fournier N., 2014. The zinc finger protein PtaZFP2 negatively regulates mechanical stress responsive genes and affects poplar stem growth. *New Phytol* 203:168-181. [hal-01190038v1](#)
- ACL29 **Tixier A.**, Herbette S., Jansen S., Capron M., Tordjeman P., Cochard H., Badel E., 2014. Modelling the mechanical behaviour of pit membranes in bordered pits with respect to cavitation resistance in angiosperms. *Annals of Botany* 114 (2): 325-334 [hal-01108421v1](#)
- ACL28. Capron M., Charru F., Badel E., Cochard H. and Tordjeman P., 2014. Gas flow in plant microfluidic networks controlled by capillary valves, *Physical Review E* 89(3) doi:10.1103/PhysRevE.89.033019 [hal-01189937v1](#)
- ACL27. Torres-Ruiz J.M., Cochard H., Mayr S., Beikircher B., Diaz-Espejo A., Rodriguez-Dominguez C.M., Badel E., Fernández J.E, 2014. Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: more support to the open-vessel artefact with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia plantarum* 152 : 465-474. doi: 10.1111/ppl.12185 [hal-01123401v1](#)
- ACL26. Coutand C., Pot G., Badel E., 2014. Mechanosensing is involved in the regulation of autostresses level in tension wood *Trees-Structure and functions*. *Trees* 28:687-697
- ACL25. Strullu-Derrien C., Kenrick P., Tafforeau P., Cochard H., Bonnemain J.L., Le Hérisse A., Lardeux H. and Badel E., 2014. The earliest fossil wood and its hydraulic properties documented in a 407 million year old plant from the Armorican Massif, France. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175, 423-437
- ACL24. Lopez R**, Badel E., **Peraudeau S.**, Leblanc-Fournier N., Beaujard F., Julien J.L., Cochard H., Moulia B., 2014. Branches and stems bending generate hydraulic pressure pulses in trees: a new long distance signal? *J. Exp. Bot.* 65 (8): 1997-2008.
- ACL23 Strullu-Derrien C., Kenrick P., Badel E., Cochard H. and Tafforeau P., 2013. An overview of the hydraulic systems in early land plants *IAWA J.* 34(4):333-351.
- ACL22. Cochard H., Badel E., Herbette S., Delzon S., Choat B., Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *J Exp Bot.* 64 (15): 4779-4791

- ACL21. Tixier A.**, Badel E., Franchel J., Lakhal W. Leblanc-Fournier N., Moulia B., Julien J.L., 2013. Growth and molecular responses to long-distance stimuli in poplars: bending versus flaming. *Physiologia Plantarum*. 150: 225-237.
- ACL20. Tixier A.**, Cochard H., Badel E., Dusotoit Coucaud A., Jansen S., Herbette S. 2013. *Arabidopsis thaliana* as a model species for xylem hydraulics: does size matter? *J Exp Bot.* 8 (64): 2295-2305 [hal-00964784v1](#)
- ACL19. Barigah T.S., Bonhomme M., Lopez D., Traore A., Douris M., Venisse J.S., Cochard H. and Badel E., 2012. Bud survivorship modulation in *Populus nigra* sprouts in response to drought-induced embolism, *Tree Physiol.* 33, 261-274
- ACL18. **Charra-Vaskou K.**, Badel E., Burlett R., Cochard H., Delzon D., Mayr S., 2012. Hydraulic efficiency and safety of vascular and non-vascular components in *Pinus pinaster* leaves. *Tree Physiol*, 32 (9): 1161-1170
- ACL17. Awad, H.M.**, Herbette S., Brunel N., Tixier A., Pilate G., Cochard H., Badel E., 2012, No trade-off between hydraulic and mechanical properties in several transgenic poplars modified for lignins metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, 77 (0):185-195
- ACL16 Awad H.**, Barigah, T., Badel E., Cochard H., Herbette S. 2010, Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions, *Physiologia Plantarum* 139: 280–288
- ACL15. Cochard H., Herbette S., Barigah T., Badel E., Ennajeh M., Vilagrosa A., 2010, Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant Cell and Environment* 33: 1543–1552
- ACL14. Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P., 2010, Influence of the ironing process on the 2D deformation of plain weave fabric during relative humidity cycles, *Journal of the Textile Institute*, 101(1) 8-18.
- ACL13. Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P., 2009, Comparison of the 2-D Deformation of Ironed and Non-Ironed Plain Weave Fabric during Relative Humidity Cycles. *Textile Res. J.* 79(18), 1696-1705.
- ACL12. Delisée C., Badel E., Lux J., Malvestio J., 2009 Caractérisation microstructurale 3D et densification locale d'isolants fibreux cellulosiques sollicités en compression, *European Journal of Environmental and Civil Engineering*, Vol 13(4) 429-442.
- ACL11. Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P., 2009. Shrinkage / swelling behaviour of knitted fabrics during relative humidity cycles determined by x-ray imaging. *J. Porous Media* 12(5), 403-415.
- ACL10. Badel E., Lux, J., Delisée C., 2008. 3D structural characterisation, deformation measurements and assessment of low-density wood fibreboard under compression. The use of X-ray microtomography. *Composite Sciences and Technology* 68 (7-8) 1654-1663.
- ACL9. Guillemain A., Guillon F., Degraeve P., Rondeau C., Devaux M.F., Hubert F., Badel E., Saurel R., Lahaye M., 2008, Firming of fruit tissues by vacuum infusion of pectin methylesterase: Visualisation of enzyme action. *Food Chemistry*, 109(2) 368-378.
- ACL8. Badel E., Perré P., 2007. The shrinkage of oak predicted from its anatomical pattern: validation of a cognitive model. *Trees* 21(1), 111-121.
- ACL7. Perré P., Badel E., 2006. De l'eau dans l'arbre à l'eau dans le matériau bois : une introduction. *Revue Forestière Française*, 58 (4), 305-315.
- ACL6. Badel E., Bakour R., Perré, P., 2006. Investigation of the relationships between anatomical pattern, density and local swelling of oak wood. *IAWA Journal*, 27 (1), 55-71.
- ACL5. Perré P., Badel E., 2003. Properties of oak wood predicted from X-ray inspection: representation, homogenization and localization. Part II: Computation of macroscopic properties and microscopic stress fields. *Annals of Forest Sciences*, 60, 247-257

ACL4. Badel E., Letang J.M., Peix G., Babot D., 2003, Quantitative microtomography: measurement of density distribution in glass wool and local evolution during a one-dimensional compressive load. *Measurement Sciences and Technology*, 14, 410-420.

ACL3. Badel E., Perré P., 2002. Properties of oak wood predicted from X-ray inspection: representation, homogenization and localization. Part I: Digital X-ray images and Finite Elements representation. *Annals of Forest Sciences*, 59, 767-776.

ACL2. Badel E., Perré P., 2001. Using a digital X-ray imaging device to measure the swelling coefficients of a group of wood cells. *NDT&E International*. 34, 345-353.

ACL1. Badel E., Perré P., 1999. Détermination des propriétés élastiques d'éléments individuels du plan ligneux du chêne par des essais de traction sur micro-éprouvettes. *Annals of Forest Sciences* 56. p467-478.

## 2. *Communications avec Actes*

**CA 71 Heim L.**, Candelier K., Badel E., Denaud L., Dufour L., Marchal R. 2021. Hybrid walnut wood quantity and quality: Agroforestry vs. Forestry systems. 5th European agroforestry conference. EURAF. Nuoro, Italia. 17-19 May. 2021. [hal-03165122](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03165122)

**CA 70 Heim L.**, Candelier K., Badel E., Denaud L., Marchal R. 2020. Compréhension des mécanismes de la xylogénèse et de la physiologie des arbres de peuplier, de noyer et de robinier agroforestiers pour une valorisation dans la filière bois. 9<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Grenoble. 18-22 Nov. 2020. [hal-03142033](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03142033)

**CA 69 Van Rooij A.** Almeras T., Badel E. et Gril J. 2020. Modélisation des contraintes longitudinales dans une section de branche : modèle élastoplastique. 9<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Grenoble. 18-22 Nov. 2020 [hal-03143074](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03143074)

**CA 68 Engonga Edzang A.C.**, Gril J., Moutou Pitti R., Badel E. 2020. Modélisation en grands déplacements du comportement mécanique d'une tige lors d'un essai de flexion sur pied. 9<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Grenoble. 18-22 Nov. 2020 [hal-03142007](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03142007)

**CA 67 Mambili Lebongui G.J.**, Moutou Pitti R., Badel E., Hamdi SE., Gril J., Toussaint E., 2019. Etude comparative des paramètres de fissuration 3D dans le bois vert par microtomographie, 24<sup>ème</sup> Congrès Français de Mécanique, Brest, 26-30 Aout

**CA 66 Engonga Edzang A.C.**, Badel E., Moutou Pitti R., Gril J., Moulia B. 2019; Biomécanique des tiges soumises à des stress mécaniques contrôlés et environnementaux : application à l'hévéa. 8<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Epinal. 20-22 Nov. 2019

**CA 65 Van Rooij A.**, Badel E., Fournely E., Moutou Pitti R., Almeras T., Caraglio Y., Moity Maizi P., GRIL J. 2019. Pourquoi les branches des arbres cassent-elles parfois sans raison apparente ? Le cas des charpentières plagiotropes. 8<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Epinal. 20-22 Nov. 2019

**CA 64 Moutou Pitti R., Lebongui G.M.**, Badel E., Hamdi S.E. Gril J. 2019. Identification of crack front in wooden material by X-ray microtomography. 10th International Conference of the African Materials Research Society (AMRS2019), Dec 2019, Arusha, Tanzania. [hal-03042615](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03042615)

**CA 63 Heim L.**, Charrier G., Gril J. Badel E. 2019. Comportement mécanique des branches lors de températures extrêmes (positives ou négatives) et conséquences sur le risque de casse. 8<sup>ème</sup> Journées scientifiques du GDR Sciences du Bois. Epinal. 20-22 Nov. 2019 [hal-03053462](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03053462)

CA 62 Le T.D.Q., Alvarado C., Badel E., Girousse C., King A., Legland D., Rivard C., Chateigner-Boutin A. L. 2019. Apports de la microtomographie à rayons X et de l'analyse d'images pour l'étude de la croissance et la morphologie du grain de blé en développement. Colloque Graines. 21-23 Mai 2019

**CA 61 Mambili Lebongui J.**, Moutou Pitti R., Badel E., Gril J., Toussaint E. 2018. Suivi d'endommagement par fissuration du bois vert via la modélisation numérique et la microtomographie à rayons X. Journée scientifique du GDR Sciences du Bois. Cluny. 20-22 Nov. 2018.

- CA 60 Niez B.**, Dlouha J., Toussaint E., Gril J., Moulia B., Badel E. 2018. Mechanical properties of flexure wood. Journée scientifique du GDR Sciences du Bois. Cluny. 20-22 Nov. 2018.
- CA 59 Tribot A.**, Delattre C., Badel E., Dussap C.G., Michaud P., de Baynast H. 2018. Development and mechanical characterisation of a bio-based composite composed of lignosulfates matrix and corn cob particles. ESBES 2018, Lisbonne, 9-12 Sept. 2018
- CA58 Tribot A.**, Delattre C., Dussap C.G., Badel E., Michaud P., de Baynast H. 2018. X-ray microtomography applied to bio-based composites made of by-products from forest and agricultural industries ESBES 2018, Lisbonne, 9-12 Sept. 2018
- CA57 Eddine H.S., Moutou Pitti R., Badel E., Gril J., 2018. Reconstruction of the 3D crack profile in wood based structures by x-ray computed tomography. JET2018, Marrakech, Maroc, 2-4 Mai.
- CA 56 Llorens C., Louf J.F.**, de Rivas A., Guena G., Badel E., and Forterre Y.. 2018. Hydraulic signals in plants: A universal poroelastic mechanism. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018
- CA 55 Roué J.**, Chauvet H., Badel E., Moulia B., Legué V. 2018. Importance of the root cap on root response to mechanical impedance. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018.
- CA 54 Niez B.**, Moulia B., Dlouha J., Badel E. 2018. Characterisation of abiotic stresses impact on wood formation and properties. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018.
- CA53 Sugimoto H., Sugimori M., Bardet S., Caraglio Y., Badel E., Gril J. 2018. Sensitivity to embolism in the compression and normal wood. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018.
- CA52 Garcia F., Léger O., Vincent R., Duclos A., Jimenez N., Badel E., Leblanc-Fournier N., Raffaele S., Barbacci A. 2018. Thigm immunity: mechanical signals prime the quantitative disease resistance of plant. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018.
- CA51 Badel E., Roignant J., Niez B.**, Leblanc-Fournier N., Brunel-Michac N., Ruelle J., Moulia B. and Decourteix M. 2018. The multiple mechanosensitive responses of wood formation to bending: anatomical and wood properties consequences. 9th Plant Biomechanics conference, Montreal-Canada, 9-14th Aug 2018.
- CA 50 Herrera JC, Cochard H., Badel E., Hochberg U., 2017, Xylem tension relaxation under water does not lead to refilling in embolized grapevine petioles. Xylem meeting. Bordeaux. Sept 2017
- CA49 Niez B.**, Moulia B., Badel E. Wood properties acclimate to environmental growing conditions. 19th International Conference on Wood Science and Engineering 21-22 sept. London,
- CA48 Roué J.**, Chauvet H., Bizet F., Kolb E., Bogeat-Triboulot M.B., Badel E., Moulia B. and Legué V.. Implication of the root cap of *Arabidopsis thaliana* in the sensing of mechanical impedance. 8th international symposium on root development. 29May-1st June. Umea, Sweden.
- CA47 Delzon S.**, Lenoir N., Badel E., Burlett R., Charrier G., Choat B., Cochard H., Jansen S., Martin-StPaul N., King A. and Torres-Ruiz J.M. 2017 Using x-ray microtomography to assess refilling after drought induced embolism in plants. ITCMS 2017, Lund, 26-30 June
- CA 46 Niez B.**, Dlouha J., Moulia B, Badel E. Comment les arbres acclimatent-ils les fonctions vitales de leur bois face aux contraintes environnementale ? Bénéfice adaptatif. Colloque Biomécanique de l'arbre. GEA. Clermont-Ferrand. 22-24 April
- CA 45 Roignant, J.**, Badel E., Leblanc-Fournier N. Moulia B. Decourteix M. Acclimatation au vent du peuplier par la mise en place d'un bois particulier : le bois de flexion. Colloque Biomécanique de l'arbre. GEA. Clermont-Ferrand. 22-24 April

- CA 44** Badel E., Leblanc-Fournier N., Decourteix M., Moulia B., Processus d'acclimatation de la croissance secondaire de tiges de peupliers face à des sollicitations mécaniques répétées. Colloque Biomécanique de l'arbre. GEA. Clermont-Ferrand. 22-24 April
- CA 43** Delzon S., Lenoir N., Badel E., Burlett R., Charrier G., Choat B., Cochard H., Jansen S., Martin-StPaul N., King A. and Torres-Ruiz J.M. 2017. Using x-ray microtomography to assess refilling after drought induced embolism in plants. ICTMS 2017. Lund, 26-30 June
- CA 42** Bizet F., Brunel N., Pereda-Loth V., Gerard K., Eche B., Badel E., Label P., Legue V. 2016. GRAVI-2 space experiment: investigating statoliths displacement and location effects on early stages of gravity perception pathways in plant roots. 32th American Society for Gravitational and Space Research. Cleveland. 26-29 Oct.
- CA 41 Roignant J.**, Leblanc-Fournier N., Badel E., Moulia B. Decourteix M., 2016. Integrative study of wind-induced flexure wood formation. EPSO/FESPB Congress. Pragues, 26-30 June.
- CA 40** Guena G., **Louf JF**, Badel E., Forterre Y, 2016, An universal mechanism for hydraulic signals generation in natural and artificial branches. 8<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Nagoya-Japan 30 Nov-4 Dec. p50-51.
- CA 39** Badel E., Leblanc-Fournier N., Franchel J., Decourteix M., Coutand C., Moulia B. 2016, Secondary growth regulation by strain induced by wind : from stem structure to gene expression. 8<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Nagoya-Japan 30 Nov-4 Dec. p59-60.
- CA 38** Badel E., Guena G., **Louf J.F.**, **Lopez R.**, **Tixier A.**, Leblanc-Fournier N., Julien J.L., Cochard H., Moulia B., Forterre Y. 2015. Long distance signalling of mechanical stress in trees: evidence of hydraulic pulses. 3rd International Symposium on Plant Signaling and Behavior. Paris, 29 June-2 July.
- CA 37 Coutand, C, Pot, G., Bastien R., Badel E., Moulia B. 2014, Simulating aerial gravitropism and posture control in plants: what has been done, what is missing? 40<sup>th</sup> COSPAR (Committee on Space Research), Moscow, Russia. <http://cospar2014moscow.com/>
- CA 36 Louf JF**, Guena G., Forterre Y, Badel E., 2014, Hydraulic pulse induced by bending in synthetic and natural branches: role in plant mechano-perception. APS 67th Annual Meeting of the APS Division of Fluid Dynamics. San Francisco, 23-25 Nov.
- CA 35 Louf JF**, Guena G., Badel E., Moulia B., Forterre Y., 2014, Poroelastic coupling in real and artificial branches : relation with plant mechano-perception. Condensed matter. Paris 24-29 August.
- CA 34 Louf JF**, Guena G., Badel E., Pouliquen O., Moulia B., Forterre Y., 2014, Non-linear poro-elastic coupling in real and artificial branches and its possible link to plants mechano-perception. Rencontres du non-linéaire. Paris 19-20 Mars.
- CA 33 Charra-Vaskou K., Badel E., Charrier G., Bonhomme M., Cochard H., Mayr S., Ameglio T. 2014, Water fluxes, cavitation and embolism formation during freeze-thaw cycle. International Plant Cold Hardiness Seminar., Kórnik-Poznań, Poland. August 17-21
- CA 32 Louf J.F.**, Guena G., Pouliquen O., Forterre Y., Cochard H., Moulia B and Badel E. 2014, Stem bending induces hydraulic pulse in vascular system: a physical remote signaling?. SEB conference. Manchester 1-4 July.
- CA 31 Badel E. 2014. Suivi de l'eau libre dans le bois par microtomographie X. Imagerie quantitative pour la caractérisation des matériaux et des structures du génie civil. Clermont Ferrand 20-21 mars.
- CA 30 Martin L., Badel E., Leblanc-Fournier N., Decourteix M., Lenne C., Coutand C., Moulia B. and Julien J.L., 2013. Trees acclimation to strains induced by wind: from genes expression to stem structure. 3<sup>rd</sup> international conference on Plant vascular biology. Helsinki 26-30 July.
- CA29 Ponomarenko A., Pietriga A., Vincent O., Cochard H., Badel E., Marmottant P., 2013. Cavitation in trees: acoustical and optical monitoring. 21<sup>ème</sup> Congrès Français de Mécanique, Bordeaux 26-30 Aug.

CA28 Strullu-Derrien C., Kenrick P., Tafforeau P., Badel E., Cochard H. and Jean-Louis Bonnemain, 2013. The earliest fossil wood and its hydraulic properties documented in 407 million year old fossils. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

**CA27 Goué N.**, Badel E., Barigah T.S., Herbette S., Cochard H., 2013. Biophysical and molecular determinants of vulnerability to cavitation in young poplars. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

CA26 Martin L., Badel E., Leblanc-Fournier N., Decourteix M., Lenne C., Coutand C., Moulia B. and Julien J.L., 2013. Trees feel mechanical strain: from genes expression to cambium activity modulation. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

**CA25 Tixier A.**, Badel E., Brunel N., Jansen S., Cochard H., Herbette S., 2013. Model of the mechanical behaviour of pit estimates pit quality involvement in interspecific variability in vulnerability to cavitation. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

CA 24 Barigah T., Bonhomme M., Lopez D., Traoré A., Venisse J.S., Cochard H. and Badel E. 2013. Impact of water stress-induced embolism on bud survival in *Populus nigra* sprouts. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

CA 23 Fournier M., Badel E., Bonnesoeur V., Constant T., Ningre F., Ruelle J., Dlouha J., Moulia M., Décourteix M., Fournier-Leblanc N., Julien J-L, Bravo F., Olivar J., 2013. Responses of cambial growth and wood properties to winds. International Symposium on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE). Naples 17-20 April.

CA 22 Martin L., Leblanc-Fournier N., Coutand C., Decourteix M., Gourcilleau D., Lenne C., Badel E., Moulia B., Julien J.L., 2012. Accomodation of physiological and molecular responses to successive mechanical bendings in poplar. 7<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Clermont-Ferrand 20-24 Aug

**CA 21 Guena G., Louf JF.**, Pouliquen O., Forterre Y., Badel E., Cochard H., Moulia B., 2012. A good candidate for a long distance signalling of mechanical strain events: the hydraulic pulses. 7<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Clermont-Ferrand 20-24 Aug.

CA 20 Vincent O., Badel E., Cochard H., Marmottant P., 2012. A Dynamics of cavitation in real and artificial trees. 7<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Clermont-Ferrand 20-24 Aug.

**CA 19 Badel E., Lopez Rosana,** Peraudeau S., Leblanc-Fournier N., Beaujard F., Julien JL, Cochard C., Moulia B., 2012. A good candidate for a long distance signalling of mechanical strain events: the hydraulic pulses. 7<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Clermont-Ferrand 20-24 Aug.

CA 18 Cochard H., Badel E., Herbette S., 2012. Xylem hydraulics and mechanics: where are the trade-offs? 7<sup>th</sup> Plant Biomechanics conference, Clermont-Ferrand 20-24 Aug.

CA17. Charra-Vaskou K., Badel E., Burlett R., Cochard H., Delzon S., Mayr S., 2012, Hydraulic efficiency and safety of conifer needles; 2<sup>de</sup> ISHS Symposium on Woody Ornamentals of the Temperate Zone, Ghent-Belgium 1-4 Juil.

CA 16. Traore A., Biron D. G., Chevalier F., Adam B., Saudreau M., Sauphanor B., Girousse C., Badel E. 2010. Imaging and analysis of an apple pest behavior: MRI and X-ray microtomography comparison. MR In Food. Clermont Ferrand 13-15 Sept.

CA15. Delisée C., Badel E., Lux J., Malvestio J., 2009. 3D structural characterisation and local densification of wood-based fibrous insulators under compression. COST E49. Istanbul, 28-29 Avril.

CA14. Delisée C., Badel E., Lux J., Malvestio J. 2008. Microstructure et propriétés mécaniques de matériaux isolants à base de fibres de bois. Sciences et Industries du Bois. Bordeaux, 20-21 Nov 2008. 6p.

CA13. Delisée C., Badel E., Lux J., Malvestio J. 2008. Caractérisation microstructurale et densification locale d'isolant fibreux cellulosiques sollicités en compression. AUGC, Nancy, 4-6 Juin. 14p.

**CA12. Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P. 2006 Comparaison entre les déformations libres d'une Toile et d'un Jersey sous l'effet des variations de leurs conditions hydriques. Congrès International de la Recherche en Textile, Monastir, Tunisie 30 Nov.-2 Déc. 5p.

**CA11** Badel E., **Bhourri S.**, Perré P. 2006 L'utilisation de l'imagerie X numérique pour la mesure sans contact de la déformation d'un tricot en coton sous stress hydrique. SFO/CMOI, Mulhouse 20-24 Nov. 6p.

CA10 Badel E., Perré P., 2006 Construction de maillages numériques à partir de micro-imagerie X : Role de la représentation pour le calcul des propriétés. SFO/CMOI, Mulhouse 20-24 Nov. CD-ROM. 6p.

**CA9 Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P. 2006 Non-contact measurement of the deformation of knitted fabrics under the influence of the variations of climatic conditions. 3<sup>rd</sup> International Conference of Textile Research Division, NRC, Caire, Egypte, 2-4 Avril, 249-254.

CA8 Badel E., Perré P., 2006 Morphology-based modeling: prediction of the transverse shrinkage coefficients for oak. Integrated approach to wood structure behaviour and applications. 4<sup>th</sup> Int. Conference of the European Society for Wood Mechanics, Florence 14-17 Mai. 2-6.

**CA7 Bhourri N.**, Badel E., Ben Nasrallah S., Perré P. 2005 Mesure expérimentale de la déformation sous l'effet des variations des conditions climatiques d'un tricot par traitement d'images. 8<sup>ème</sup> Colloque National de la Recherche en Physique. 20-23 dec, Sousse, Tunisie. 8p.

CA6 Badel E., Perré P., 2003. Anatomy-properties : Modelling and validation tools for a micro-macro step. (case of oak wood). 4<sup>th</sup> Plant Biomechanics Conference – Michigan State University, East Lansing (USA). 6p.

CA5 Badel E., Perré P., 2001. Mesures de champs de déformation par comparaison d'images : application à des essais de traction sous microscope et mesures de retrait hydrique par imagerie X. Colloque Visualisation Image Modélisation. VIM2001 – Nancy, publié dans Récents progrès en génie des procédés, n°78, 35-40.

CA4 Badel E., Perré P., 2000. The modelling of elastic and shrinkage properties of wood in transverse directions using homogenisation techniques. 3<sup>rd</sup> Plant Biomechanics Conference - Freiburg, p391-396.

CA3 Badel E., Perré P., 2000. Homogenisation: a mathematical technique used in order to predict the shrinkage properties according to the annual ring morphology and microscopic properties of oak. IUFRO. Oak 2000. Improvement of wood quality and genetic diversity of oak. p161-171.

CA2 Badel E., Perré P., 1999. The use of X-ray images of the anatomy and microscopic measurements of wood properties to predict homogenised properties. COST Action E8. Mechanical performance of wood and wood products. Workshop "Damage in wood". p157-164.

CA1 Perré P. Badel E., 1999. De l'élaboration du bois dans l'arbre aux propriétés du matériau : quelques éléments de réflexion confirmés par des calculs d'homogénéisation. 34<sup>ème</sup> colloque du Groupe Français de Rhéologie. "Rhéologie des matériaux du vivant". ENSAM - Paris. Les Cahiers de Rhéologie vol 16 (3). p115-124.

### **3. Chapitre de Livres**

CL4. Muller S., Priolet V., Badel E., Buord S. 2020. Les herbiers, derniers recours pour les espèces végétales. Chap10 dans Les collections naturalistes dans la science du XXI<sup>e</sup> siècle. ISTE Science Publishing LTD pp 146-162. [hal-03163154](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03163154) (in press)

CL3. David-Schwartz R., Paudel I., Delzon S., Cochard H., Mizrachi M., Zemach H., Lukyanov V., Badel E., Capdeville G., and Cohen S., 2017. Indirect evidence for genetic differentiation in vulnerability to embolism in *Pinus halepensis*. In "studying tree responses to extreme events". ebook Frontiers pp: 428-440. <http://journal.frontiersin.org/researchtopic/4062/pdf>

CL2. Moulia B., Der Loughian C., Bastien R., Martin L., Rodriguez M., Gourcilleau D., Barbacci A., Badel E., Franchel J., Lenne C., Roeckel-Drevet P., Allain J.M., Frachisse J.M., de Langre E., Coutand C., Fournier-Leblanc N., Julien J.L. 2011. “Integrative mechanobiology of growth and architectural development in changing mechanical environments”. In P. Wojtaszek (ed) « Mechanical Integration of Plant Cells and Plants, Springer, Series: Signaling and Communication in Plants, Springer-Verlag GmbH Berlin Heidelberg (pub). Pp 269-302.

CL1. Moulia, B., Badel, E., Brunel, N., Coutand, C., Fournier-Leblanc, N., Franchel, J., Lenne, C., Drevet, P., Julien, J.L. 2009. Des arbres qui tiennent debout longtemps dans un environnement de plus en plus fluctuant. Julien, J.L. L'environnement : un pôle de compétences en Auvergne. Revue d'Auvergne, Clermont-Ferrand (FRA) : Alliance Universitaire d'Auvergne ; 2009. 107-120.

---

## V. Présentation synthétique des travaux de recherche

### 1. *Préambule*

Le bois est présent depuis toujours dans ma vie d'abord personnelle puis professionnelle. Je n'avais pas 10 ans quand je me suis mis à planter des arbres, à aller en forêt pour les élaguer et à façonner mes premiers objets en bois. Depuis, je continue ces activités de plantation, de sylviculture et de menuiserie en amateur. J'ai juste troqué le passe-partout contre une grosse tronçonneuse d'abattage et la petite scie égoïne contre un combiné à bois (acheté grâce à ma bourse de DEA en « sciences du bois » !) qui me permet de réaliser des meubles avec les planches issues de mon petit bois ; et ainsi de boucler la chaîne « du plant au meuble ». Tout cela peut paraître très anecdotique et prêter à sourire. Et pourtant, c'est cette passion des arbres et du bois qui ont guidé mon parcours professionnel et qui m'amène encore à les observer sans cesse. Le chercheur que je suis devenu est toujours présent en forêt pour élaguer, éclaircir ou dans l'atelier pendant des heures à scier, raboter, poncer et surtout observer les infinies variations de ce matériau fantastique qu'est le bois. Mon cursus universitaire en mécanique me conduisait tout droit chez un constructeur automobile ou aéronautique. Il n'aura fallu qu'une simple affichette du DEA « Sciences du Bois » pour déclencher un processus irréversible : mêler une activité professionnelle à mes passions de toujours. Je dois beaucoup à des personnes comme Bernard Thibaut, Joseph Gril ou Meriem Fournier qui, au LMGC de Montpellier, m'ont alors montré combien le bois était un matériau d'une complexité multiéchelle et dont, malgré qu'il soit probablement le premier matériau utilisé par l'homme, on avait encore beaucoup à apprendre d'un point de vue mécanique. Ils m'ont aisément convaincu qu'il y avait là encore, malgré le côté ancestral de son utilisation, un champ d'investigation immense et passionnant. La formation du DEA « Sciences du bois » et la thèse qui s'en suivit m'ont permis d'aborder quelques-unes des nombreuses facettes que l'on doit toujours garder en tête si l'on veut tenter de comprendre ses multiples propriétés : la variabilité des processus biologiques de formation du bois, de sa structure anatomique, du micron au tronc, de sa composition chimique et finalement les implications sur la transformation de ce matériau aux caractéristiques fantastiques qui font, entre autres, qu'aujourd'hui, malgré les loobys pressant de secteurs promouvant des matériaux plus récents, on choisit encore de reconstruire la toiture de la Cathédrale de Notre Dame en bois ! Car quel autre matériau (autre que la pierre) peut-il s'enorgueillir d'avoir prouvé la longévité de ses performances pendant des siècles ?

Je suis bien conscient d'avoir une chance incroyable d'avoir pu allier mes deux passions à deux étapes clefs de ma vie de chercheur. Je n'ai cité ici que les noms des trois premiers chercheurs qui m'ont invité à embrasser la voie de la recherche sur le bois. Citer tous les collègues qui ont partagé une part de leur savoir avec passion est illusoire. Mais je veux remercier ici particulièrement tous mes collègues du PIAF à Clermont-Ferrand qui ont osé accueillir un mécanicien et lui ont, et continuent encore jour après jour, inculqué quelque vocabulaire et notions d'écophysiologie ou de biologie moléculaire afin que nous puissions communiquer et avancer ensemble sur la grande question de comment un arbre ajuste son développement dans son environnement fluctuant. En effet, depuis 2008, j'ai le plaisir d'attaquer une autre facette du matériau bois ; celle qui considère que le bois a une histoire et que l'objet d'étude que j'avais toujours observé comme matériau d'ingénierie, se façonne lors d'un processus de formation codé dans ses gènes mais qui répond fortement à des contraintes liées aux fonctions vitales pour l'arbre en croissance.

### 2. *Introduction*

Depuis mes premiers pas dans le monde de la recherche en DEA, j'ai été amené à travailler sur différents objets d'étude mais finalement, malgré un changement de thématique important à mi-parcours, mes principales préoccupations ont toujours gardé un fil conducteur commun : la structure et les propriétés, ou fonctions, du bois. Issu d'un parcours académique focalisé sur la mécanique des solides et la mécanique des fluides (Université Claude Bernard – Lyon I), mon attrait personnel pour le matériau bois s'est d'abord concrétisé par la préparation d'un DEA "Sciences du Bois" (Université Henri Poincaré

– Nancy I). J'ai effectué mon stage au sein de l'équipe "Bois" du Laboratoire de Mécanique et Génie Civil (LMGC, URA CNRS – 1214) sous la direction de Bernard Thibaut (1994). Après 2 années d'interruption liées à mes obligations de Service National (au sein du CEMAGREF de Lyon), j'ai eu l'occasion de décrocher un contrat d'Attaché Scientifique Contractuel de l'INRA qui m'a permis de réaliser une thèse sur les propriétés physiques du bois de chêne (1996-1999). En développant une approche de type structure-propriétés, ici encore, c'est le matériau d'ingénierie qui était mis en avant. Les premières années qui ont suivi mon recrutement à l'INRA en 2001 (successivement au sein des départements « Forêts et Milieux Naturels » puis « Caractérisation et Elaboration des Produits Issus de l'Agriculture ») virent une forme de prolongement des travaux que j'avais menés en thèse sur l'origine anatomique des propriétés mécaniques du bois. C'est aussi assez naturellement que la question de l'origine biologique de la variabilité des structures me conduisit à étudier l'impact des conditions de croissance de l'arbre sur la structure du bois formé et donc ses propriétés. 2007 fut une année de rupture. Profitant du recul que peut procurer un séjour de recherche d'un an dans une université Australienne (QUT, Brisbane, Queensland), j'ai préparé ma mutation vers l'UMR 547 PIAF (Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier) en réintégrant mon département INRA d'origine ; devenu EFPA (Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques) puis ECODIV (Ecologie et Biodiversité). Passant ainsi des propriétés du bois matériau d'ingénierie aux fonctions du bois dans l'arbre, je me suis positionné à l'interface entre deux équipes, l'une, MECA (animée alors par B. Moulia), traitant des fonctions mécaniques dans l'arbre et l'autre, HYDRO (animée par H. Cochard), traitant des questions hydrauliques. Dans ce nouvel environnement, entouré d'écophysiologistes et de biologistes moléculaires, c'est une véritable conversion thématique que j'ai réalisée.

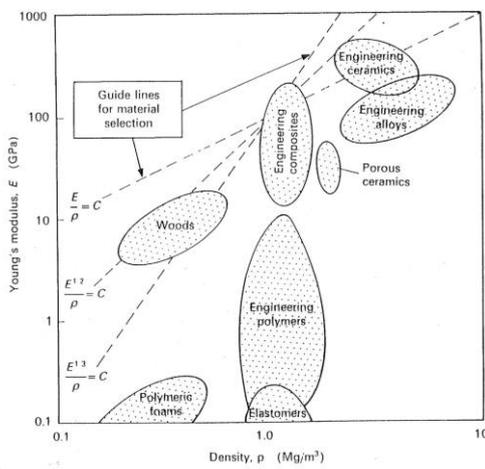
Les différents thèmes que j'ai abordés au cours de ces travaux s'inscrivent essentiellement dans la thématique des relations entre la structure anatomique du bois et ses propriétés ou fonctions dans l'arbre. Ces travaux ont été réalisés à des échelles différentes (de l'échelle pariétale aux tissus puis au matériau bois d'ingénierie ou à la tige entière) et m'ont permis d'aborder progressivement les questions de l'impact des conditions de croissance qui, au sein d'une essence, jouent un rôle majeur dans la modulation de la formation cellulaire à l'origine des propriétés.

Après un rappel rapide et très simplifié de quelques bases indispensables sur le bois pour comprendre la suite du document, seront présentés de manière succincte mes travaux de thèse et la première partie de carrière INRA au LERMAB sur le bois-matériau. La deuxième partie du document est consacrée aux principales actions de recherches menées depuis ma reconversion thématique lors de mon arrivée au sein de l'UMR PIAF (UMR 547, UCA-INRAE) afin d'illustrer l'évolution de mon programme de recherche. Loin du souci d'être exhaustif, ce mémoire a pour vocation d'illustrer la diversité des thèmes abordés dans le cadre de collaborations et d'encadrements d'étudiants tout en gardant la ligne conductrice qu'est le bois et d'introduire les projets de recherche à venir. Enfin, en guise de perspectives, nous terminerons ce mémoire par la présentation de quelques projets qui débutent ou en gestation.

### 3. Quelques rappels de base sur le bois

#### A. Un matériau biologique et d'ingénierie extraordinaire

Le bois a été probablement le premier matériau utilisé par l'homme qui, dès la préhistoire, l'a adopté pour confectionner ses outils et habitations. Depuis, les avènements de nouveaux matériaux ont permis de diversifier la palette à notre disposition mais l'utilisation du bois a toujours perduré. Les avènements successifs du métal, du béton, des plastiques ont porté des coups à la filière bois. Mais depuis quelques années, les considérations écologiques, les notions de durabilité, etc, ont redonné une nouvelle impulsion pour de nouvelles innovations visant à utiliser au mieux ses atouts et augmenter ses utilisations en alternative à d'autres matériaux environnementalement plus coûteux. Bernard Thibaut, DR CNRS et fervent défenseur de la cause des sciences du bois en France, avait écrit en 1992 « *On a vu apparaître les composites à fibres privilégiant les propriétés dans certaines directions où les sollicitations sont les plus fortes. En parallèle, des matériaux à structure en nid d'abeille sont utilisés pour créer une rigidité à faible densité tout en améliorant l'amortissement et l'isolation. Et si l'on combine ces deux approches pour optimiser encore mieux les pièces à double fonctions, on finit par recréer le bois !* ».



Matériau	Coût de construction (kWh/m³)
Aluminium	190 000
Acier	60 000
Béton armé	1 850
Béton	500
Brique pleine	1200
Brique creuse	700
Bois d'œuvre	180
Polystyrène	850
Fibre de verre	250
Fibre de cellulose	50
Fibre de chanvre	40

A

B

Figure 1 : (A).- Comparatif des performances mécaniques des matériaux d'ingénierie au regard de leur densité. (B).- Energie grise nécessaire à la fabrication de matériaux de construction (kWh/m³). Quelques exemples de matériaux destinés au gros œuvre ou à l'isolation thermique. L'utilisation du béton pour la construction d'une maison classique consomme autant d'énergie que son chauffage pendant plus de 40 ans (Sellier 2012).

Le bois est effectivement un composite extraordinaire qui permet de remplir de multiples fonctions pour l'arbre durant sa longue vie. L'homme a donc depuis longtemps saisi qu'il avait là à sa disposition un matériau naturellement très élaboré, montrant des propriétés mécaniques, thermiques, chimiques ou énergétiques intéressantes (sans parler du volet esthétique !) et qui nécessitait peu de transformation pour répondre à des besoins d'usages. Ainsi, l'énergie grise nécessaire à mettre en œuvre pour usiner une poutre en acier est de l'ordre de 100 fois plus importante qu'une simple poutre en bois ! Le bois, reste donc encore aujourd'hui une ressource d'énergie et de matériau renouvelable importante ; faisant de lui une alternative incontournable aux énergies fossiles, et aux matériaux pour la construction ou la fabrication de produits divers que ce soit sous forme massive, de fibres ou de composés chimiques. En effet, on ne peut finir ce petit éloge du matériau bois sans évoquer le contexte des enjeux du XXI<sup>ème</sup> siècle durant lequel l'humanité va être confrontée au défi du développement durable. Le bois, par ses atouts environnementaux qui s'ajoutent à ses performances techniques, répond à de nombreuses attentes sociétales de développement durable. Cette récente prise de conscience en fait un matériau unique dont la diversité des usages ne fait que s'accroître. J'en suis intimement convaincu, le bois un grand matériau d'avenir que la communauté scientifique se doit de faire progresser en approfondissant les connaissances sur sa transformation mais aussi, et peut être surtout, sur les processus de sa formation au sein de l'arbre.

Malgré tous ces atouts, le bois a un inconvénient majeur pour l'ingénieur qui dimensionne une structure : les variabilités de sa composition et structures qui amènent souvent à des surdimensionnements des structures ou au choix de matériaux manufacturés dont les processus de

fabrication sont parfaitement contrôlés. Tortuosité, présence de nœuds, de fil torse, bois de réaction, etc., sont autant de singularités visibles qui peuvent modifier les propriétés d'un bois dit « sans défaut ». Mais elles ne doivent pas cacher les variations interspécifiques pilotées par la génétique ou les variations inter et intra arbre, issues des conditions de croissance dont nous reparlerons abondamment dans ce mémoire.

N'oublions pas non plus que le discours amalgamant variabilité et défaut est trompeur. Cette variabilité en fait aussi la richesse du matériau dont certains échantillons, hors norme, sortant des lots statistiques, nous permettent aussi de récolter l'exceptionnel ; vendu si cher pour des besoins spécifiques. Les chênes de Tronçais pour la tonnellerie, ou les épicéas rouges de la forêt de Paneveggio pour les violons en sont de beaux exemples.

Revenons maintenant aux origines de ce matériau pas comme les autres. L'arbre ne produit pas un matériau censé répondre aux besoins humains mais pour répondre à des fonctions diverses qui lui permettent d'assurer son développement pendant de nombreuses années dans un environnement qui lui est imposé et aux fluctuations importantes ; que ce soit à l'échelle des années ou journalière.

Il n'est pas question ici de hiérarchiser ces fonctions complémentaires. Nous citerons ici les fonctions mécaniques qui permettent au tronc de supporter la structure, aux branches de résister au vent avec une contrainte liée à la gravité encore plus importante et aux racines de se développer dans un environnement mécanique très contraignant tout en assurant l'indispensable ancrage au sol.

Les fonctions hydrauliques font, elles aussi, partie de ces fonctions vitales que le bois doit remplir. Nous verrons comment la structure anatomique, observée à différentes échelles, forme un réseau hydraulique complexe et efficace permettant de répondre à la fonction de conduction de l'eau des racines aux feuilles ; laquelle peut être fortement compromise par des phénomènes physiques de cavitation et d'embolie gazeuse lors d'événements climatiques sévères tels que les sécheresses et contre lesquels la structure est astucieusement équipée de systèmes de sécurité.

Enfin en parallèle à ces deux grandes familles de fonctions que l'on pourrait qualifier de physiques, on trouve une troisième fonction, plus physiologique, de stockage de réserves, qui peuvent être remobilisées à différentes étapes de la vie de l'arbre ; comme par exemple pour répondre à des besoins énergétiques liés à la construction saisonnière de nouveaux organes ou pour répondre à une attaque biotique ; ou au contraire de production de composés chimiques comme les tannins ou les résines, visant à la préservation du matériau de construction de l'édifice qu'est l'arbre.

Nous le verrons tout au long de ce document, les processus de formation du bois varient bien sûr en fonction de l'origine génétique mais aussi des conditions de croissance. Les conséquences peuvent alors être d'ordre quantitatives et conduire à une modulation du volume produit, comme qualitatives car liées en particulier à la différenciation cellulaire. Ces deux modalités permettent à l'arbre d'avoir à sa disposition une plasticité, c'est-à-dire, une large palette de possibilités pour moduler les performances de ses différents organes afin de répondre à ses fonctions malgré les fluctuations des conditions de croissance. Comprendre ces mécanismes d'acclimatation est l'un des enjeux majeurs des recherches menées au PIAF.

## ***B. Rappels sur la formation et la structure du Bois.***

Il faut plusieurs ouvrages pour décrire le bois, ses différentes échelles d'observation, sa formation et ses propriétés. Les spécialistes des sciences du bois passeront rapidement ce chapitre qui n'a d'autre objectif que de donner les bases rudimentaires nécessaires à comprendre la suite de ce mémoire. A titre de référence de base sur la structure et quelques propriétés, le lecteur pourra se référer au livre « Le Bois matériau d'ingénierie » (Jodin et al. 1994).

L'arbre croît grâce à deux processus biologiques majeurs que sont les croissances primaire et secondaire. La croissance primaire prend place aux extrémités des axes, au niveau de l'apex où se trouve le méristème primaire. La croissance secondaire, elle, se situe au niveau du cambium, méristème secondaire situé à la périphérie du xylème, le bois. Ces deux processus ont en commun d'être additifs. C'est-à-dire que par une succession de divisions et élongations, ils rajoutent de façon incrémentale de nouvelles cellules pérennes à la structure, participant ainsi à l'édification des axes que sont le tronc et les branches.

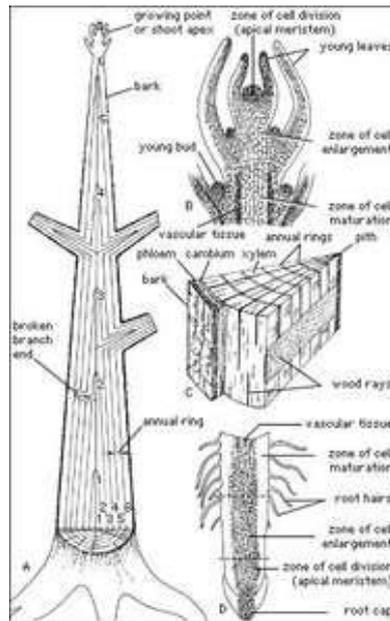
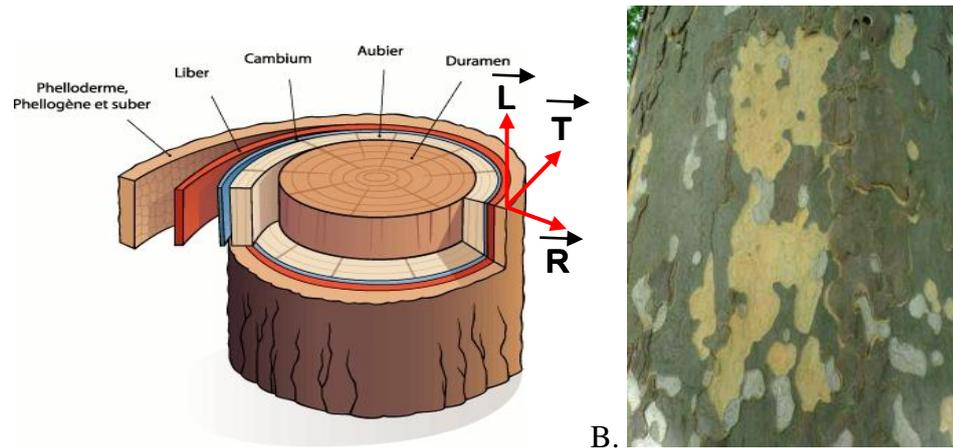


Figure 2 : Croissances primaire et secondaire des arbres. La croissance primaire aux extrémités des axes définit leur longueur. La croissance secondaire, résultat de l'activité du cambium (Robbins and Weier, 1950)

La croissance primaire prend place au niveau des méristèmes apicaux et par un processus de divisions suivies de l'élongation des cellules selon leur direction longitudinale, elle pilote la croissance des axes dans leur longueur. La croissance secondaire, par son processus d'ajouts concentriques, pilote l'évolution du diamètre des organes. Le bois est donc issu de ce processus particulier qui jour après jour, année après année, ajoute des cellules, plus ou moins alignées radialement et qui confère des propriétés qui lui permettent de remplir de nombreuses fonctions telles que le soutien mécanique de la structure de l'arbre, la conduction hydraulique de l'eau ou encore le stockage de réserves carbonées.

Le cambium est une couche cylindrique généralement de quelques dizaines de microns d'épaisseur située à la périphérie du bois. Les jeunes cellules initiales, qui le composent, principalement des fusiformes longitudinales, sont produites par division périclinale (selon la direction radiale) et produisent ainsi d'un côté, vers l'intérieur du tronc, des cellules de xylème et de l'autre, en moindre quantité, des cellules de phloème ; ce qui explique la disproportion entre la quantité de xylème et de phloème au sein d'une tige. La division cellulaire peut être aussi anticlinale, permettant ainsi l'ajout de cellules dans la direction tangentielle du tronc et donc de maintenir une continuité tangentielle du cambium malgré l'augmentation permanente du diamètre de la tige. Ce processus permet ainsi à l'arbre, dans un souci de pérennité, de renouveler régulièrement ses tissus fonctionnels que sont le xylème et le phloème. Le « vieux » xylème se retrouve bloqué au centre de l'arbre alors que les cellules de phloème les plus anciennes sont progressivement repoussées à la périphérie de l'arbre pour être finalement éliminées.



A.  
 Figure 3 : (A) - Structure schématique d'un tronc. Le cambium, situé en périphérie du bois, produit des cellules vers l'intérieur de la structure pour former le bois et vers l'extérieur pour former le liber. La structuration résultante conduit à la définition de trois directions orthotropes : L'axe principal du tronc définit la direction longitudinale, La direction radiale conduit de la moelle à l'écorce alors que la direction tangentielle au cylindre et donc aux accroissements annuels complète le repère. On retrouve cette même structure sur les autres axes que sont les branches. Les directions principales d'un axe sont définies à l'aide d'un repère orthotropique. La direction longitudinale (L) est orientée dans l'axe de la tige. Les directions radiales (R) et tangentielle (T), dites, « transversales », sont orientées respectivement de la moelle vers l'écorce et tangentiellement à la tige. (B) – Rupture tangentielle puis détachement périphérique des couches d'écorce les plus âgées (Platanus)

En ce qui concerne le bois, les nouvelles cellules ainsi créées passent par une phase d'élargissement, c'est-à-dire de gonflement, essentiellement sous l'action physique de la pression de turgescence interne. En raison des effets de symétrie géométriques qui contraignent les déplacements dans les directions longitudinale et tangentielle, cet élargissement va essentiellement se traduire par une augmentation des dimensions de la cellule dans la direction radiale. Pendant cette première phase d'expansion, la fine paroi (<math>< 1\mu\text{m}</math>), appelée paroi « primaire » entoure le protoplasme. Pendant cette phase, la cellule commence à élaborer progressivement sa paroi cellulaire, processus s'échelonnant en plusieurs étapes et qui se traduit par la construction de plusieurs couches épaisses déposées concentriquement et conduisant donc à l'épaississement de la paroi. Enfin, pour la plupart des cellules, la mort intervient juste après l'étape de biosynthèse et le dépôt de la lignine au sein des parois. Seules quelques rares cellules de parenchyme radial, principalement destinées à des fonctions de transport et de stockage de réserves, continuent à vivre pendant quelques années après la lignification (Rathgeber, 2016). L'ensemble de ces étapes dure de l'ordre de quelques semaines (Plomion et al, 2001). Enfin, pour finir avec cette brève description sur les grandes étapes de la formation, les cellules mortes, vidées de leur contenu cellulaire, et donc réduites à leurs parois ligneuses, composent alors l'aubier, zone où se passe la conduction de l'eau qui se fait au travers de lumens ainsi libérés. Au bout de quelques années, ce bois se transforme : les dernières cellules vivantes telles que les rayons ligneux meurent aussi et l'ensemble, par un processus encore très mal connu accompagné de sécrétions de phénol et autres extractibles dont le rôle est principalement de conférer une durabilité, devient le duramen, aussi appelé bois de cœur. Bien qu'il contienne encore une quantité non négligeable d'eau, celui-ci, isolé de l'aubier, ne participe plus à la conduction hydraulique longitudinale qui permet d'alimenter les feuilles.

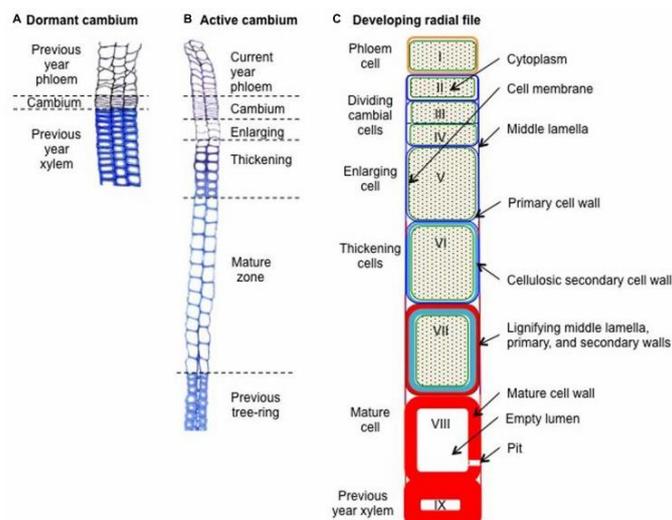


Figure 4 : Coupe schématique de files radiales cellulaires de *Pinus sylvestris*. (A) En hiver, le cambium est composé de quelques couches de cellules confinées entre le xylème et le phloème formés durant la saison de croissance précédente. (B) Au printemps et en début d'été, le cambium actifs s'étoffe et comporte 2 à 3 fois plus de couches cellulaires. Le xylème en développement est composé d'une zone d'élargissement, une zone d'épaississement pariétal, et une zone de maturation. (C) Vue schématique d'une file radiale de xylème en développement. La cellule I représente une cellule de phloème récemment formée. Les cellules II-IV représentent les cellules cambiales. La cellule V représente une cellule en phase d'élargissement. VI et VII représentent la phase d'épaississement pariétal. Finalement, la cellule VIII illustre la phase de maturation avec mort cellulaire et libération du lumen. La cellule IX est la dernière cellule de bois final formée lors de la saison de croissance précédente. (Rathegeber 2016)

Après la division cellulaire, la structure finale que prend la cellule peut revêtir différentes formes. Cette étape de différenciation cellulaire conduit à l'élaboration de cellules aux caractéristiques variées qui peuvent remplir différentes fonctions plus ou moins spécifiques au sein de l'arbre comme la conduction hydraulique, le soutien mécanique ou la synthèse et le stockage de réserves. Schématiquement, on distinguera les trachéides des gymnospermes ; mais aussi les éléments de vaisseaux, cellules associées aux vaisseaux (CAV), les fibres ou encore les cellules de parenchyme axial que l'on retrouvera dans les angiospermes. La nature et l'organisation spatiale des tissus ainsi composés définissent le plan ligneux ; caractéristique spécifique qui permet à l'anatomiste de distinguer les essences. Ce plan ligneux est généralement analysé selon trois directions orthogonales : radial, tangentielle et longitudinale qui sont les trois directions d'anisotropie du bois. L'axe principal de la tige définit la direction longitudinale (L) alors que dans le plan transversal qui lui est perpendiculaire, on distingue la direction radiale (R) de la moelle à l'écorce et la direction tangentielle (T) aux accroissements annuels (Figure 3).

Sous nos climats européens, on distinguera seulement trois ou quatre types de plans ligneux caractéristiques. Les gymnospermes dont le bois est essentiellement constitué de trachéides longitudinales qui assurent la double fonction de conduction hydraulique et le soutien mécanique, et de parenchymes radiaux, ou rayons ligneux qui assurent la distribution et le stockage de substances nutritives. Le bois des angiospermes montre des structures plus hétérogènes composées d'une plus grande diversité de différenciation cellulaire. Il est composé de vaisseaux spécialisés efficace par leurs dimensions pour transporter la sève brute, des fibres denses pour assurer le soutien mécanique et comme les gymnospermes, des parenchymes qui peuvent être longitudinaux ou radiaux. Au sein des angiospermes, la structure de l'accroissement annuel peut être particulièrement hétérogène ; c'est le cas par exemple des bois à zone initiale poreuse où le réseau de gros vaisseaux est concentré dans le bois de printemps, jusqu'à relativement homogène avec une distribution régulière des différents tissus entre printemps et été.

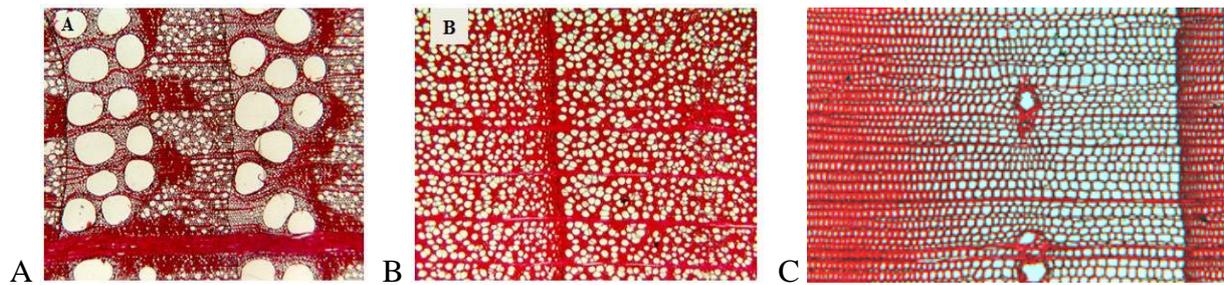


Figure 5 : Quelques plan ligneux caractéristiques des essences métropolitaines : (A) Chêne : Bois à zone initiale poreuse (J.C Mosnier); (B) Hêtre : Bois à pores diffus (J.C Mosnier); (C) Épicéa : Bois à zone semi-poreuse (Dejardin et al. 2010)

A l'échelle cellulaire, la paroi apparaît de nouveau comme un matériau composite. Elle est constituée de différentes couches, déposées successivement lors de la phase de maturation cellulaire. Outre leur composition chimique très distincte (principalement de la cellulose, des hémicelluloses et des lignines), ces couches diffèrent grandement en terme d'organisation structurale. On retiendra ici principalement la présence de microfibrilles de cellulose cristalline très rigides plus ou moins alignées selon la couche considérée, et incluses dans une matrice amorphe. A l'échelle de la couche pariétale, la quantité et l'orientation de ces microfibrilles de cellulose jouent un rôle prépondérant dans les propriétés mécaniques et physiques (retrait hydrique) de la paroi. De même, à l'échelle de la paroi, les proportions de différentes couches influent sur ses propriétés physiques.

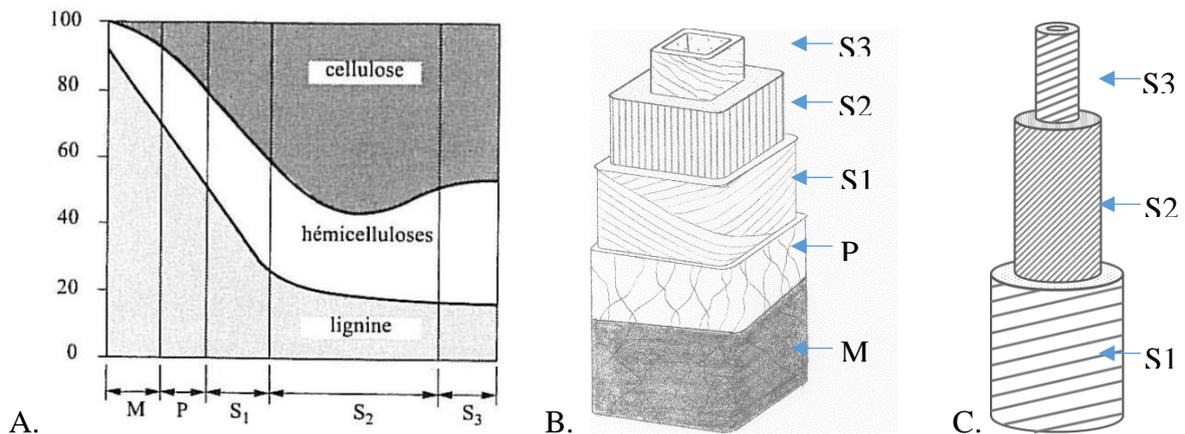


Figure 6 : (A) Distribution des polymères principaux du bois dans les différentes couches pariétales d'après Panshin et Zeuw (Panshin 1970). M représente la lamelle moyenne, P la paroi primaire et (S1, S2, S3) les couches de la paroi secondaire. (B) : Schéma d'organisation spatiale de la paroi cellulaire. Trachéide de bois normal chez les gymnospermes (B) et fibre de bois normal chez les angiospermes (C) (d'après Badel et al. 2015)

Ce très rapide schéma d'organisation structurale suffit à comprendre que quelle que soit l'échelle considérée, le matériau bois est un composite poreux très hétérogène et très anisotrope dans les trois directions principales d'orthotropie.

A cette complexité du bois dit « normal », qu'aucun ingénieur n'oserait inventer, il faut rajouter celle de la variabilité. On distinguera typiquement deux origines : le patrimoine génétique et les conditions de croissance. L'origine génétique définit le plan ligneux, ce que l'on pourrait traduire par le schéma général de formation du bois, mais aussi les outils moléculaires à la disposition de chaque arbre qui lui permettent des variations lors développement de son bois. C'est sur cette base que l'on distingue en particuliers les différentes essences. Sur ce schéma, les conditions de croissance viennent en facteur externe moduler tous les processus de formation du bois. Les facteurs édaphiques du sol (structure physique, contenu en nutriments, etc) comme les facteurs climatiques (disponibilité en eau, lumière, température), jouent un rôle essentiel sur tous les processus précédemment décrits et influent en particulier sur les vitesses de croissances primaire et secondaire, en passant par le type, le nombre et la taille des cellules, l'épaisseur de leurs parois constitutives ou même l'orientation des microfibrilles de cellulose (AMF).

Enfin, on ne peut finir cette succincte description du bois sans parler du « bois de réaction ». Sous l'action de différents stimuli (citons le gravitropisme et phototropisme pour les plus anciennement connus et la proprioception pour le plus récent), les arbres modifient l'orientation de leurs axes par le biais de deux mécanismes. A l'extrémité des tiges ou des branches, où prend place la croissance primaire permettant l'élongation, une croissance longitudinale différenciée entre deux faces opposées permet de courber un axe en formation. Par contre, la courbure d'une branche ou même d'un tronc, déjà formé depuis plusieurs années, ne peut s'envisager que par la mise en place d'un moteur, lent mais puissant, résultant de la croissance secondaire et la formation d'un bois particulier ; le bois de réaction. De nouveau sans entrer dans les détails (la formation et la caractérisation du bois de réaction font à elles seules l'objet d'un ouvrage complet : Barnet et al. 2014), on distingue deux types sélectionnés par l'Evolution : le bois de compression que l'on retrouve dans les gymnospermes et le bois de tension développé chez les angiospermes. Chez les gymnospermes, le bois de compression se forme sur l'extrado de la courbure et agit comme un vérin longitudinal. A contrario, le bois de tension se forme sur l'intrado de la courbure et agit comme un tendeur. La production de ces bois est en général plus importante que celle du bois dit « normal », ce qui conduit généralement à une ovalisation des sections avec un excentrement caractéristique, l'efficacité du processus étant bien sûr dépendant de la capacité de générer de fortes contraintes de compression (resp. tension) longitudinales modulée par la quantité de bois formé. L'ensemble des caractéristiques anatomiques (en particulier à l'échelle pariétale) et physiques des bois de réaction diffère grandement du bois « normal », engendrant des conséquences technologiques que l'industrie de la transformation cherche souvent à éviter.

A ces sources de variabilité, il faudrait pour être complet, citer toutes les singularités telles que les nœuds, adhérents ou non, les perturbations liées à des blessures et à leur cicatrisation, l'angle du fil qui différencie la direction longitudinale des cellules à celle de l'organe, les particularités anatomiques des essences telles que la présence de canaux résinifères chez de nombreux gymnospermes pour ne citer que les plus courantes.

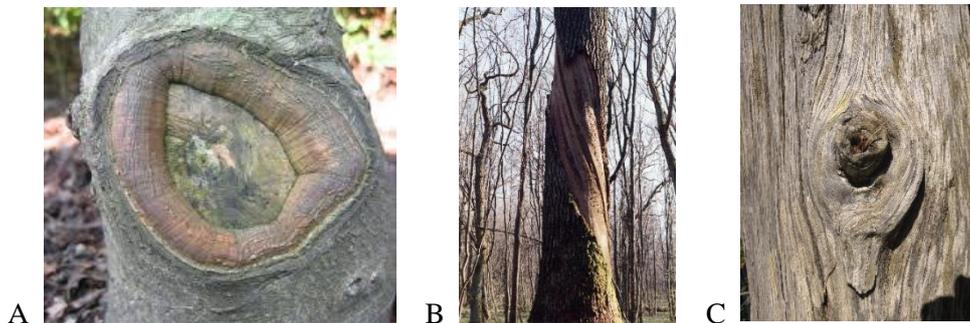


Figure 7 : (A) Cicatrisation après élagage. (B) Fibre torse et (C) Orientation du fil autour d'un nœud non adhérent (Photos E. Badel)

Ces quelques éléments illustrent la grande variabilité du matériau bois issue de la large gamme de potentiels génétiques héritée depuis plus de 400 millions d'années et de la multitude de conditions de croissance. Le sylviculteur, à la recherche d'un produit normalisé à fournir à l'industrie tente souvent de réduire ces hétérogénéités. Mais il faut garder à l'esprit que c'est grâce à ces possibilités de modulations que les écophysiologistes appellent « plasticité » que les arbres arrivent à se maintenir debout pendant des siècles malgré des conditions de croissance fluctuantes.

#### ***4. Propriétés physiques du bois matériau : Une approche de modélisation déterministe par les changements d'échelle micro-macro (LERMAB-Nancy, 1996-2007)***

La ligne directrice des activités de recherche initiées pendant ma thèse et qui se sont poursuivies après mon recrutement à l'INRA s'inscrit dans le cadre d'une approche déterministe visant à comprendre les origines structurelles de la variabilité du comportement du bois matériau. Nous l'avons vu rapidement en introduction, le bois est un matériau composite doublement complexe. Un premier niveau de complexité vient de son caractère hautement hétérogène qui peut être apprécié à toutes les échelles d'observation, de sa constitution chimique au tronc, en passant par la structure pariétale ou le plan ligneux. La seconde classe de complexité vient de son origine biologique et de la variabilité qui en découle, que ce soit au niveau inter ou intra spécifique comme au niveau inter ou intra arbre. Les origines de cette variabilité peuvent elles-mêmes être classées selon deux composantes : l'origine génétique qui pilote les grands traits du développement de l'arbre et ses conditions environnementales de croissance (sol, climat, compétition...) qui vont moduler les différents processus biologiques des étapes de la formation du bois, de la prolifération à la différenciation cellulaire (Rathgeber 2016). Il découle de cette variabilité de structures des conséquences directes sur les propriétés du matériau composite, qu'elles soient mécaniques, physiques ou chimiques.

L'hypothèse de base de ma thématique de recherche était donc que, comme pour les autres matériaux, les propriétés du bois sont en lien direct avec sa structure. Son observation, à différentes échelles spatiales, doit donc permettre d'expliquer le comportement physique ou mécanique du matériau. Dans cette approche déterministe, l'objectif consiste donc, pour chaque propriété étudiée, à comprendre ces mécanismes de liaison ; à les formaliser en modèles afin de pouvoir prédire les conséquences de telle ou telle modulation de paramètre de structure.

L'échelle d'observation pertinente pour élucider les origines structurelles dépend de la propriété physique étudiée. Une approche dite micro-macro consiste donc à identifier à une échelle, plus ou moins fine (échelle "micro"), les paramètres qui permettront d'expliquer le comportement dit "macroscopique" d'un échantillon. Pour le bois, l'observation et la caractérisation de la structure anatomique sont une clé de voûte de cette approche. L'objectif est de maîtriser au mieux ces différents passages appelés "micro-macro" entre les différentes échelles spatiales afin d'être capable d'accéder aux caractéristiques structurelles qui permettent de prédire le comportement d'une pièce de bois. Cette démarche, bien connue dans les disciplines des sciences de matériaux composites artificiels, tend à se développer au sein des sciences du vivant et entre autres dans les sciences du bois à l'instar de communautés scientifiques maintenant bien établies au niveau international comme "Plant Biomechanics", "European Society for Wood Mechanics", ou au niveau national, par exemple au sein des GDR "PhyP" ou "Sciences du bois".

Par la compréhension des mécanismes structure-propriétés, les résultats de cette thématique ont deux vocations bien distinctes. La première est située en amont et doit permettre de faire ressortir les paramètres structuraux prépondérants qui régissent le comportement du bois. Ces informations peuvent alors être transférées aux acteurs à même d'influencer la structure. On citera alors en premier lieu les améliorateurs, qui s'appliquent à rechercher les génotypes qui répondent au mieux aux critères qui leur sont alors fournis. D'autres acteurs sont à même de jouer sur la structure du bois. Il s'agit des gestionnaires forestiers qui, par leurs actions de sylviculture, peuvent moduler certaines conditions de croissances des arbres qu'ils identifient comme sujet d'avenir en pratiquant des élagages ou éclaircies qui modifient les ressources en eau, nutriments, lumière, ou encore leur exposition au vent.

La seconde se trouve en aval et consiste à intégrer les résultats de la modélisation dans d'autres modèles liés à la transformation du bois en vue, par exemple, de travailler à l'optimisation de procédés industriels tels que le sciage, le déroulage, le séchage.

Mon travail de recherche fut dans un premier temps concentré sur la question de l'origine structurale de la variabilité de deux propriétés technologiques importantes que sont le retrait hydrique et la mécanique élastique dans le plan transversal. Le chêne, essence feuillue incontournable en France, a fait l'objet de mon travail de thèse. Cette essence présente la particularité d'avoir un plan ligneux particulièrement hétérogène observable à l'échelle de l'accroissement annuel. A ce titre, il est souvent

cité en essence modèle pour les angiospermes à zone initiale poreuse. La variabilité de l'agencement de ses tissus est déjà assez importante pour que l'on cherche une explication à une échelle plus fine.

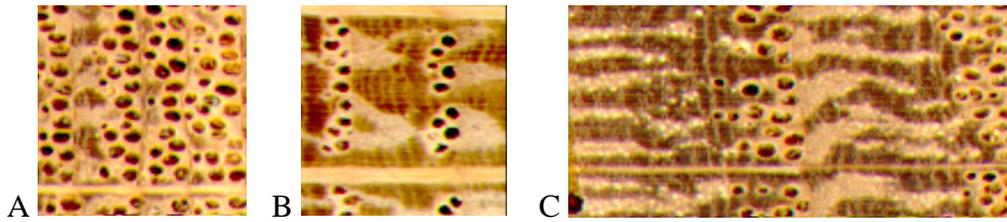


Figure 8 : Variabilité du plan ligneux du chêne. Quelques exemples d'expressions de son plan ligneux. (A) Cerne annuel très fin (croissance lente, faible proportion de fibres). (B): Cerne annuel large et faible proportion de gros vaisseaux. (C) Cerne très large (croissance rapide). (Photos E. Badel)

J'ai donc mis en place une chaîne complète de modélisation basée sur les changements d'échelle. Deux grands types de paramètres sont requis dans l'approche micro-macro : la description de l'organisation spatiale des composants et leurs propriétés physiques et/ou mécaniques intrinsèques. J'ai donc développé des outils d'observation à base de rayons X afin d'accéder à la description de la structure du plan ligneux du bois. Utilisant parmi les premières sources X microfocuse du marché et les premiers détecteurs numériques bidimensionnels, j'ai pu réaliser des images en haute résolution sur lesquelles les tissus sont différenciés en fonction de leur propriétés d'atténuation du rayonnement. Une démarche originale de passage de l'image descriptive du matériau au maillage par éléments finis a aussi été développée. Elle a permis de prendre en considération la structure réelle du bois à l'échelle tissulaire. Cette représentation a alors alimenté un code de calculs prédictifs des propriétés du matériau composite (Badel et al, 2001 et 2002, Perré et al, 2003).

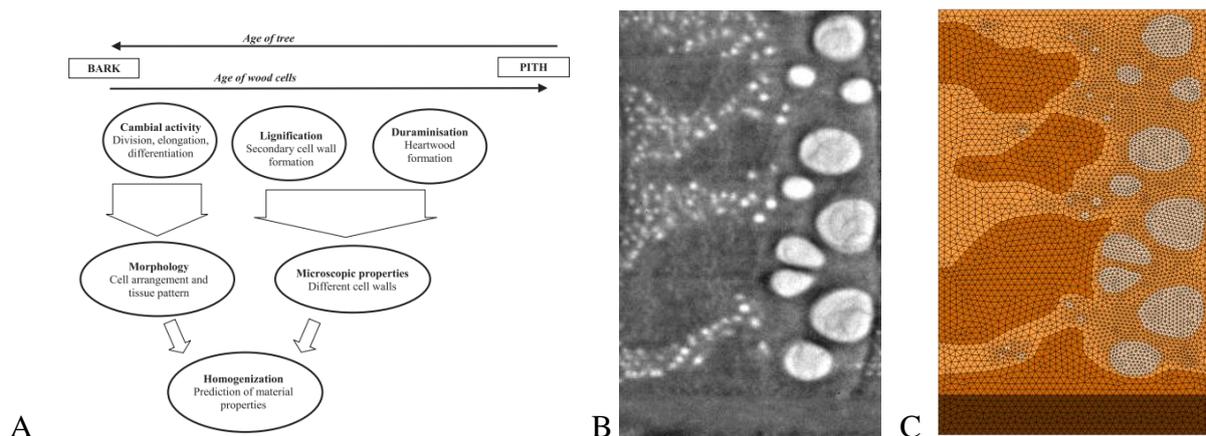


Figure 9 : (A) Principe d'estimation des propriétés du matériau bois par calculs d'homogénéisation. (B) Passage d'une image en absorption X à sa représentation par éléments finis (C). Pour les calculs ultérieurs d'homogénéisation, à chacune des couleurs est associée la propriété du tissu correspondant. (Badel et al. 2002)

En, parallèle, pour alimenter ce modèle numérique, j'ai développé des outils spécifiques de caractérisation des propriétés locales des tissus. Il s'agissait alors d'évaluer pour la première fois à cette échelle tissulaire, les propriétés mécaniques et de retrait de chacun des composants anatomiques de l'accroissement annuel. Après une phase d'échantillonnage sub-millimétrique permettant d'isoler physiquement ces tissus, les éprouvettes étaient fixées sur une platine de traction micromécanique elle-même installée sous un microscope optique. Une analyse d'images, spécialement développée pour cet objectif permettait, par comparaison de la texture naturelle de chacun des tissus, acquise à différents niveaux de force appliquée, d'estimer le champ de déformation moyen en 2D au centre de l'éprouvette (Badel et al., 1999). Ce processus d'analyse d'images reposait sur des codes développés en Fortran90 basés sur le principe de la corrélation. Ce volet expérimental a permis de fournir les premières valeurs de module d'élasticité transverse et de coefficient de Poisson de tissus tels que les rayons ligneux ou encore les plages de fibres et de parenchyme longitudinal ; jusqu'alors jamais estimées.

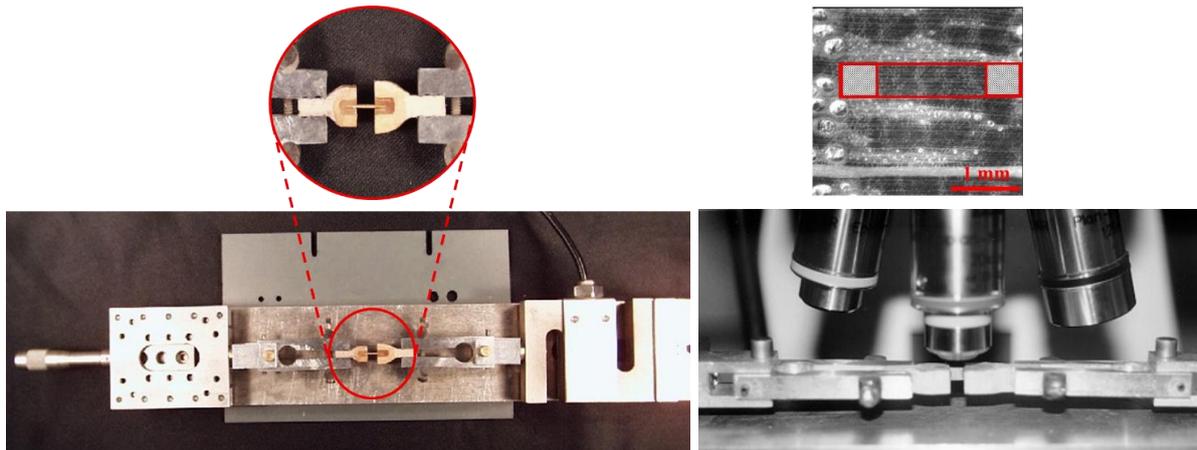


Figure 10 : Essais de traction sous microscope optique à l'échelle tissulaire. L'échantillon est prélevé au sein du plan ligneux dans des zones de tissus homogènes, collé dans des mors en bois puis sollicité en traction. L'acquisition de photos au cours de l'essai mécanique permet, par corrélation d'images, d'accéder au champ de déformation moyen  $\epsilon_{xx}$ ,  $\epsilon_{xy}$ ,  $\epsilon_{yy}$  qui permet d'évaluer le module d'Young de traction, le cisaillement et le coefficient de Poisson. (Badel et al, 1999)

Pour accéder aux propriétés de retrait hydrique de chacun des tissus, j'ai aussi développé une méthode originale basée sur l'outil d'imagerie X numérique. Son caractère sans contact a permis de mesurer les variations dimensionnelles de micro échantillons libres de contraintes extérieures à travers une enceinte climatique (contrôle de la température et humidité relative de l'air), insérée au sein même du dispositif d'imagerie. Les codes de calcul de la déformation 2D que j'avais développés pour les essais de tractions ont été adaptés aux images par rayons X. Ici encore, les premières valeurs de retrait transverse ont pu ainsi être estimées pour nos éléments tissulaires constitutifs de l'accroissement annuel (Badel et al, 2001). La chaîne de modélisation était maintenant complète et permettait, par la simple radiographie numérique d'un échantillon de chêne, d'en estimer ses propriétés mécaniques et son comportement de retraits transverses (Badel et al, 2002, 2003). Son application à des plans ligneux de chênes contrastés dont la structure variait en raison de la vitesse de croissance ou en fonction de leur origine génétique a permis d'illustrer la puissance de l'approche et de mettre en évidence et quantifier le rôle de l'organisation tissulaire dans les propriétés du matériau bois. Cette morphologie étant partiellement pilotée par les conditions de croissance, il a ainsi été possible de simuler des accroissements virtuels à l'agencement des tissus fixés mais en modulant la largeur de cerne, simulant ainsi une modulation de la vitesse de croissance, et d'en déduire l'impact sur les propriétés du bois (Badel et al, 2003).

L'essentiel de ce travail a été réalisé dans le cadre du programme européen *Oak-key*. A la suite de mon recrutement en tant que Chargé de Recherche à l'INRA, cette chaîne de modélisation a fait l'objet d'une étape de validation dans le cadre d'un premier encadrement de post-doc (R. Bakour) (Badel et al, 2006, 2007). Les différents modules de cette chaîne de modélisation, qui restait très lourde à utiliser, ont été améliorés et rendus plus ergonomiques afin de pouvoir l'appliquer à plus grande échelle. L'enjeu était entre autre de s'attaquer à la problématique forestière de la variabilité inter-annuelle des propriétés du bois en fonction de ses conditions de croissance. C'est dans ce cadre que j'ai encadré le stage de DESS de P. Malassene (2005) pour améliorer la description de la structure anatomique lors de l'étape de discrétisation par éléments finis.

J'ai ensuite commencé à élargir le champ d'application de cette approche structure-propriétés à d'autres types d'essences telles que les gymnospermes aux plans ligneux moins hétérogènes et contrastés (en l'occurrence le Douglas) et à d'autres propriétés mécaniques. Lors de son utilisation, le matériau bois est principalement sollicité selon la direction longitudinale du tronc et donc en première approximation de ses fibres. Les investigations à une échelle tissulaire nécessitent des dispositifs d'échantillonnage et de caractérisation spécifiques. J'ai pour cela développé une micromachine d'essais mécaniques en flexion 4 points dans le cadre de l'encadrement d'un étudiant de l'IUT de Cachan (Haudidier, 2000). Ce dispositif a ensuite permis d'étudier le comportement mécanique particulier du bois de réaction (compression dans le cas du Douglas) que nous avons mis en relation avec les caractères de structure aux échelles tissulaire et pariétale (DEA Hellala, 2003).

Cette approche structure-propriétés basée sur une caractérisation morphologique a été appliquée sur d'autres matériaux naturels tels que les fibres de coton tissées. Dans le cadre de la thèse de Naoufel Bhouiri, nous avons montré comment la structure du tissage influait fortement sur le comportement anisotrope de retrait des tissus que nous avons pu mesurer sans contact grâce à notre dispositif par imagerie X à haute résolution spatiale. Les résultats de gonflement/retrait ont été mis en relation avec les propriétés microscopiques des fils de coton et la structure du tissage observée par microscopie électronique environnementale (ESEM). L'arrangement hélicoïdal asymétrique des fibres de coton au sein du fil a ici permis d'expliquer les différences de comportement de cisaillement observées (thèse N. Bhouiri) (Bhouiri et al, 2009, 2009, 2010).

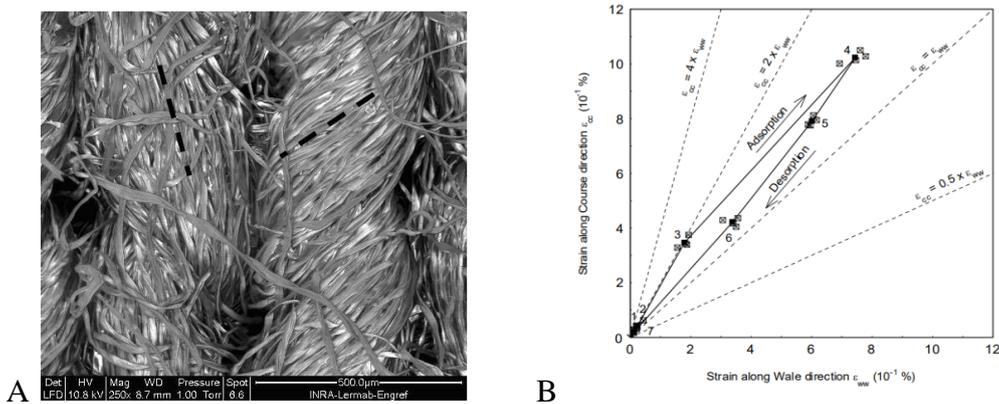


Figure 11 : (A) Observation en microscopie électronique environnementale (ESEM) d'un tissage de fibres de coton type Jersey. Mise en évidence d'une différence d'angle de torsion entre les ailes du tissage, origine d'un cisaillement lors des déformations de retrait hydrique. (B) Anisotropie de retrait gonflement lors d'un cycle de sorption-désorption

Depuis que j'ai pris conscience de son fantastique potentiel, l'imagerie par rayons X a toujours été un outil de prédilection que je continue d'exploiter encore aujourd'hui. Au cours de la thèse, l'avènement et les progrès rapides en matière de détection numérique bidimensionnelle m'avaient permis de développer l'un des tout premiers dispositifs d'imagerie X numérique en France. C'était aussi la porte enfin ouverte vers la microtomographie 3D qui me permettrait d'accéder à la structure interne du bois, sans avoir à le découper. Mieux, c'était aussi la voie pour envisager des mesures de propriétés du bois (comme le retrait hydrique) sans contact et surtout en observation non-destructive donc *in situ*, dans les conditions de contraintes réelles. La microtomographie X avait été mathématiquement théorisée depuis longtemps (Kak and Slaney, 1988) mais restait impossible à mettre en œuvre en raison des verrous techniques liés d'une part à la détection mais aussi d'autre part aux méthodes de reconstructions 3D qui nécessitent une puissance de calcul importante. J'ai donc entrepris de développer un dispositif de microtomographie à rayons X au sein de notre laboratoire. Seuls quelques premiers microtomographes à rayons X, conçus par des physiciens pour les sciences des matériaux (métaux, composites céramiques, etc.), avaient vu le jour à l'échelle internationale. L'ambition de ce nouveau projet était de développer le premier dispositif conçu dès le départ pour l'observation des tissus mous que sont les végétaux afin de mettre à disposition des sciences du bois (et plus largement des matériaux d'origine végétale), un outil d'investigation non destructive assez versatile pour pouvoir explorer des échantillons de dimensions variées en fonction de l'échelle d'observation étudiée. Pour ce faire, j'ai d'abord réalisé un séjour post-doctoral de 6 mois à l'INSA de Lyon dans le groupe leader du domaine (CNDRI). J'ai alors développé une méthode de suivi non-destructif d'essais de compression de panneaux de fibres de verre et réalisé les premières mesures de tomographie quantitatives (mesure de densité); travail pendant lequel j'ai encadré un étudiant ingénieur de l'INSA (2001). Pour ce projet, nous avons construit un système de compression 1D original, installé sur la platine d'un microtomographe du CNDRI. J'ai aussi développé une méthode d'analyse des données 3D issues des scans tomographiques pour en extraire les informations sur les taux de compression locaux de l'échantillon (Badel et al, 2003). Nous avons alors mis en évidence la relation directe entre la densité de fibres et la rigidité apparente du panneau en expliquant la réorganisation de la structure dans les zones de forte porosité. C'est aussi à cette époque que j'ai eu l'occasion de participer aux premières

expérimentations d'imagerie X sur synchrotron sur la toute nouvelle ligne de microtomographie ID19 de l'European Synchrotron Radiation Facility (ESRF).

Suite à cette expérience méthodologique, je suis revenu à mes activités sur le végétal et j'ai alors porté deux projets (un projet innovant INRA «Tomographie : relations structure-propriétés mécaniques » et un Bonus Qualité Recherche de l'Université de Nancy 1) et engagé une collaboration avec l'Université de Bordeaux sur la caractérisation 3D du comportement mécanique de nouvelles générations de panneaux de fibres de bois à faible densité destinés à l'isolation thermique des bâtiments. Sur la base de scans microtomographiques réalisés au synchrotron ESRF (ID19 beamline) à différents taux de compression transverse, nous avons proposé un premier modèle basé sur la structure du panneau qui permettait d'évaluer les déformations simplement à partir de la distribution des porosités locales, ce que nous avons pu valider sur les images 3D de microtomographie X (Badel et al, 2008, Delisée et al, 2009). Les résultats de ce projet ont aussi mis en lumière le rôle de la distribution de taille des particules de bois constituant le panneau dans les propriétés mécaniques.

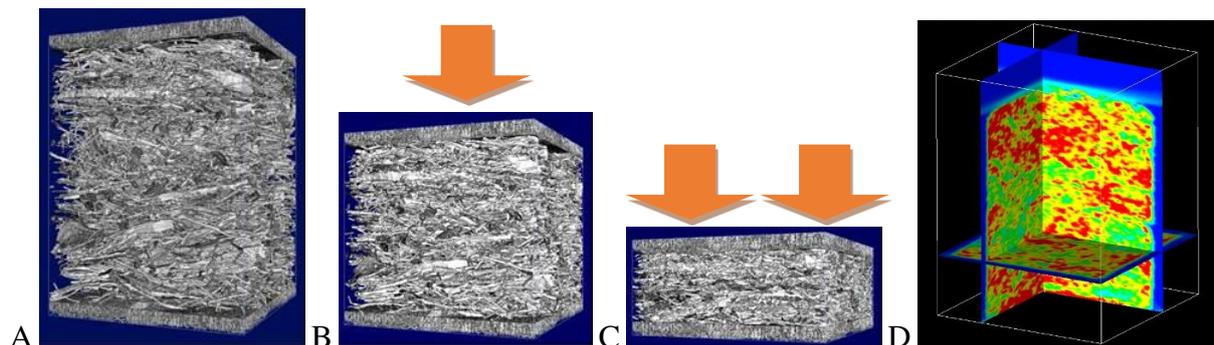


Figure 12 : (A, B et C) Evolution de la structure 3D d'un panneau de fibre de bois compressés dans sa direction transversale. Microtomographies à rayons X réalisées à l'ESRF (ID19 beamline) et (D) caractérisation de la densité locale (Badel et al, 2008, Delisée et al, 2009)

Le développement du dispositif de microtomographie à rayons X achevé, j'ai entrepris de développer une méthode originale de reconstruction des images 3D qui soit adaptée à la structure particulière, quasi bidimensionnelle, du bois. Ce projet nécessitant un investissement lourd en mathématiques appliquées, j'ai effectué un séjour d'un an au sein de la School of Mathematical Sciences de l'Université du Queensland (Australie) pendant lequel j'ai réalisé plusieurs codes de reconstruction que j'ai implémentés à mon retour au LERMAB dans mon dispositif d'imagerie par microtomographie X.

C'est durant ce séjour (2007) que j'ai engagé un processus de mobilité interne à l'INRA pour rejoindre le PIAF (Physique et Physiologie Intégrative de l'Arbre en environnement Fluctuant) à l'INRA de Clermont-Ferrand. Cette mobilité (2008) s'est traduite par une conversion thématique forte puisque je quittais le domaine des propriétés des matériaux d'ingénierie à base de bois pour aborder la question des fonctions du bois dans l'arbre vivant.

## **5. Les fonctions du bois dans l'arbre (PIAF-INRA-Clermont Ferrand)**

Le contrôle du port et la conduction de la sève brute sont deux fonctions essentielles pour le développement et la survie de l'arbre. Elles sont assurées par le xylème, structure cellulaire mise en place par le méristème secondaire, le cambium et dont la variabilité peut être appréhendée aussi bien au niveau spatial par l'hétérogénéité et l'anisotropie du matériau, qu'au niveau temporel puisque la formation du bois suit le cours des saisons et de leurs caractéristiques climatiques. Les propriétés mécaniques et hydrauliques du bois sont donc acquises lors des étapes de division, différenciation et croissance cellulaires, processus fortement tributaires des conditions environnementales. La trame générale de mes activités de recherches au PIAF est la question de comment l'arbre acclimater les caractéristiques structurelles de son bois (architecture du système hydraulique, structure tissulaire et pariétale) et ajuste ainsi ses propriétés fonctionnelles en réponse aux défis des fluctuations de ses conditions environnementales. Cette question traite des relations entre les stimuli abiotiques et les réponses d'acclimatation qui engendrent, ou non, un bénéfice adaptatif mais aussi des mécanismes mis en jeu dans ces processus ; qu'ils impliquent des activations d'ordre moléculaires ou de transport d'information à travers l'arbre.

Mes principales activités de recherches se sont organisées autour de deux axes :

- L'acclimatation de la formation du bois et de ses propriétés fonctionnelles hydrauliques et mécaniques qui lui permettent respectivement d'assurer les fonctions de transport de l'eau des racines aux feuilles et les fonctions de soutien mécanique
- Le bois vecteur de signalisation longue distance qui permet de transférer une information d'un organe à un autre ; lequel peut alors moduler son propre fonctionnement par le biais de ses méristèmes, acteurs de la croissance.

### ***A. Axe 1 : Acclimatation de la formation du bois et de ses propriétés fonctionnelles lors des stress abiotiques que sont les stress mécaniques et hydriques.***

Les propriétés hydrauliques du xylème (transport de sève brute) et ses propriétés mécaniques (tenue des axes au vent) sont traitées séparément ou en parallèle. Le point commun est une approche intégrative qui permet d'expliquer d'un point de vue physique les mécanismes de mise en place de structures lors des stress environnementaux ; structures dont les propriétés permettent aux arbres de résister à leurs conditions de croissances.

#### *a) La conduction hydraulique et la résistance à la cavitation*

Le système vasculaire du bois, qu'il soit au niveau des racines, du tronc ou des branches, assure le continuum hydraulique entre le sol et l'atmosphère. A ce titre, il joue un rôle majeur dans l'alimentation en eau des feuilles, lesquelles évaporent des quantités d'eau considérables par les stomates. En effet, l'ouverture des stomates, porte d'entrée du matériau principal de construction de la plante qu'est le carbone, génère une transpiration importante au niveau de la chambre sous-stomatique où l'eau fournie par le réseau hydraulique de l'arbre passe alors de l'état liquide à l'état gazeux. En terme d'ordre de grandeur, on considère que l'entrée d'une molécule de dioxyde de carbone se traduit par la sortie d'une centaine de molécules d'eau ; expliquant ainsi des volumes d'eau transportés dans un arbre adulte pouvant dépasser allègrement la centaine de litres et sous certaines conditions climatiques représenter près de 100% de l'eau ainsi en transit.

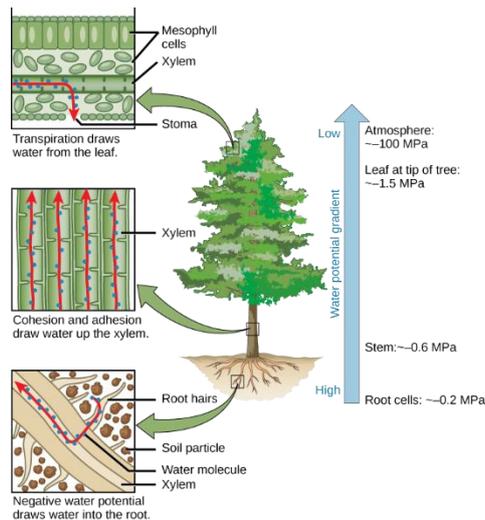


Figure 13 : Transport passif de l'eau à travers le réseau hydraulique de l'arbre. L'évaporation au niveau des stomates génère une force motrice pouvant atteindre plusieurs dizaines de méga Pascal qui tire la colonne d'eau continue depuis le système racinaire jusqu'aux feuilles (Rye et al, 2016)

L'efficacité d'un système hydraulique repose essentiellement sur sa capacité à conduire avec peu de résistance ces grandes quantités d'eau ; laquelle est essentiellement définie par le nombre et les dimensions des canaux (Tyree 2003). La loi de Poiseuille est la principale qui régit les flux dans de longs canaux longitudinaux comme ceux constituant le bois. Elle stipule en particulier que le flux généré par une différence de pression aux extrémités, dépend structurellement essentiellement du diamètre des canaux conducteurs à la puissance 4 (Tyree and Zimmermann 2002). On définit alors la résistance hydraulique  $K_s$  de l'ensemble du réseau xylémien :

$$K_s \propto \sum D^4 \quad \text{Eq 1}$$

A ce schéma théorique se rajoutent des pertes de charges diverses qui résultent de variations locales de diamètre de conduit, de courbure du canal et bien sûr au niveau des champs de ponctuations, structures permettant la connexion entre les vaisseaux ou trachéïdes successifs et qui assurent la continuité du canal.

Ce phénomène passif de conduction induit par la transpiration se traduit physiquement par la création de ménisques au niveau de nanopores dans le mésophile. La loi de Jurin nous informe donc de l'existence d'une tension capillaire qui permet de maintenir l'équilibre mécanique de cette interface. Cette tension est le moteur même de l'ascension de l'eau dans le réseau hydraulique. Cette montée de l'eau, dont on a observé qu'elle pouvait dépasser les 100 m pour les plus grands arbres, n'est rendue possible que grâce à la cohésion des molécules d'eau entre elles, phénomène théorisé par Dixon (1894) et à la continuité des colonnes d'eau tout au long du trajet, des racines aux chambres sous-stomatiques. Les niveaux de tension dans les colonnes d'eau sont particulièrement variables et peuvent atteindre plusieurs dizaines de bars, le record étant détenu par un arbuste situé dans le désert australien et dont la tension dans le système vasculaire a été mesurée à plus de 160 bars (Larter et al. 2017). L'eau dans les arbres est donc dans un état métastable. La tension induite dans le système hydraulique dépend donc fortement de la demande évaporative mais aussi de la disponibilité en eau du sol : Si la demande évaporative est forte et que l'eau est abondante au niveau du système racinaire, alors une grande quantité d'eau sera transportée sans problème majeur. En revanche, si la disponibilité en eau est faible, la tension augmente entre les extrémités du réseau hydraulique et donc dans les colonnes d'eau. En cas de condition extrême, par exemple liée à une sécheresse, on voit alors apparaître le phénomène de cavitation qui mène à l'embolie gazeuse du conduit ; le rendant inopérant pour la conduction de l'eau (Tyree et Zimmerman 2002). La cavitation est une propagation de proche en proche qui consiste au passage d'une bulle d'air d'un canal déjà embolisé vers un canal empli d'eau lorsque la différence de tension entre les deux canaux devient trop forte. (Sperry and Tyree 1988, Cochard et al, 1992). Ce phénomène se passe au niveau des éléments de connexion entre conduits que sont les ponctuations, petites portes de communication composées d'une chambre, située dans l'épaisseur de la paroi cellulaire, au centre de laquelle se trouve une membrane obturant complètement (cas des angiospermes) ou partiellement (cas

du torus chez les gymnospermes) le passage de l'air. Deux orifices de part et d'autre de la chambre, les « ouvertures », assurent la continuité hydraulique entre les canaux hydrauliques.

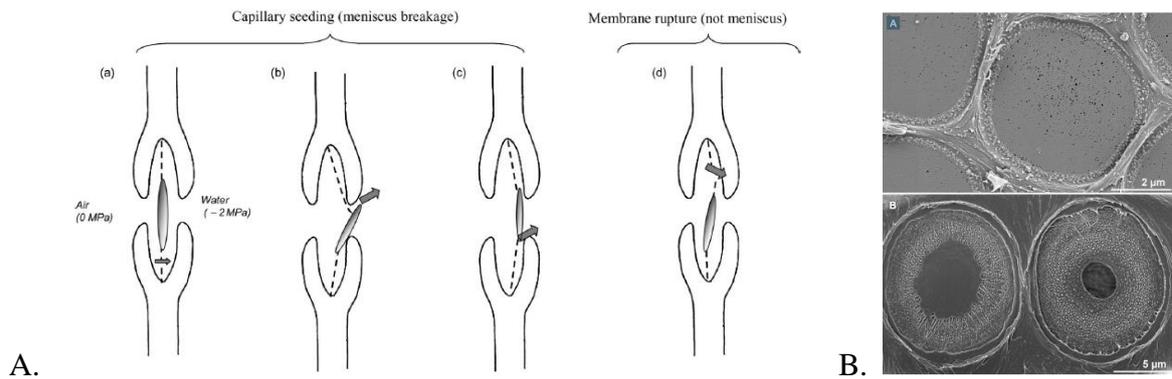


Figure 14 : (A) Schéma d'une structure de ponctuation aréolée typique des gymnospermes et différentes hypothèses de cavitation qui pourrait résulter d'une mauvaise étanchéité à l'interface torus-ouverture, d'un défaut de perméabilité du torus lui-même ou d'une rupture de la structure maintenant le torus. (Delzon et al. 2010). (B) Observation en microscopie électronique par transmission d'une ponctuation simple, typique des angiospermes (Photo S. Jansen)

Le mécanisme universel de la cavitation n'est pas complètement admis mais les travaux menés, conduisent à des hypothèses qui semblent solides. Pour les angiospermes, nul doute que la bulle d'air doit passer à travers la membrane. Pour les gymnospermes, la réponse est moins évidente car l'hypothèse du passage de la bulle contournant le torus central n'a pas complètement été écartée.

La cavitation conduit donc à l'embolie du système dont la propagation, conduit à conduit, génère une perte de fonctionnalité de la propriété de conduction du réseau hydraulique ; lequel ne permet plus alors d'assurer le continuum racine-feuille et la transpiration nécessaire à l'alimentation en carbone de l'arbre. C'est alors la survie même de l'arbre qui est en jeu. La relation entre la tension appliquée au système et le niveau d'embolie, ou de perte de conductivité, se mesure expérimentalement. Il faut alors créer, naturellement (par déshydratation par exemple) ou artificiellement (par centrifugation) un niveau de tension puis le mettre en relation avec une mesure de conduction hydraulique ; ou d'embolie. La courbe de perte de conductivité (« PLC » pour « Percent Loss of hydraulic Conductivity ») en fonction de la tension appliquée caractérise alors le comportement de résistance à la cavitation. La pression générant 50% de perte de conductivité, appelée P50, est souvent utilisée pour caractériser la résistance à la cavitation des essences. Globalement, les essences dites xérophiles montrent des valeurs de P50 très élevées alors que les essences hygrophiles montrent des P50 faible de quelques bars.

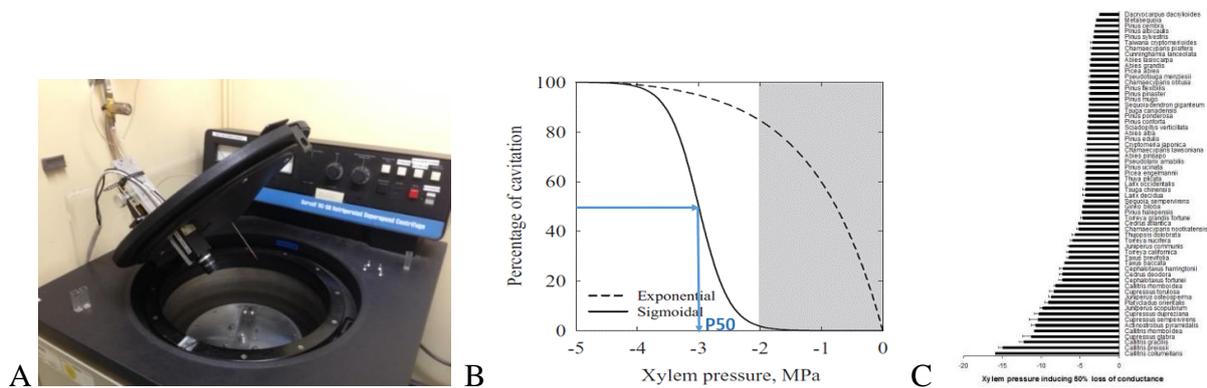


Figure 15 : (A) Cavitrion : centrifugeuse commerciale modifiée pour appliquer des tensions contrôlées sur le réseau hydraulique d'un segment de tige, (B) Courbe de vulnérabilité à l'embolie. La courbe continue en pointillé illustre un artefact de mesure. Le P50 correspond à la pression (négative) qui induit une perte de 50% de la conduction du segment de tige considéré (Cochard et al, 2013). (C) Variabilité interspécifique de la résistance à la cavitation (Delzon et al. 2010)

Cette variabilité interspécifique de comportements hydrauliques est impressionnante et mène à la question des déterminants anatomiques qui les pilotent. S'il est évident que les arbres construisant de

gros vaisseaux sont capables de transporter des flux importants sans grande résistance, l'origine de la sensibilité à la cavitation ; trait qui semble aussi très canalisé, n'a toujours pas trouvé de réponse claire.

De nombreuses recherches ont été menées pour analyser en détail les différences de structure du bois, que ce soit à l'échelle tissulaire ou à l'échelle de la ponctuation, qui pourraient expliquer cette variabilité.

Outre le choix d'essences résistantes, l'un des enjeux face aux changements climatiques est celui de la plasticité intra-spécifique. En effet, pour assurer sa pérennité, chaque essence montre une capacité plus ou moins prononcée à s'acclimater à des conditions environnementales fluctuantes. En cas de stress hydrique, les réponses de l'arbre sont observables à différents niveaux tels que le nombre et la dimension des feuilles, la croissance des organes et la formation du bois. Nous avons abordé cette question sur peuplier dans le cadre de la thèse de Hossam Awad et le post-doc de Nadia Goué (projet ANR Pitbulles). Des peupliers (717-1B4) ont été cultivés sous différents régimes hydriques pendant plusieurs mois, certains abondamment irrigués alors que d'autres lots étaient amenés à des niveaux de stress permettant juste un minimum de croissance. Les mesures de résistance à la cavitation et les analyses anatomiques de ces bois formés sous diverses contraintes ont révélé une très nette acclimatation. D'une part les plants cultivés sous stress hydrique montrent des valeurs de P50 plus négatives, significatives d'une plus grande résistance au phénomène de cavitation, passant de -1.8 MPa pour les plants bien irrigués à -2.45 MPa pour les plants stressés. D'autre part, on observe, une forte acclimatation du bois formé qui outre la plus faible croissance radiale, montre aussi une modification du processus de différenciation cellulaire. Si les ajustements de la structure sont visibles dès l'échelle tissulaire avec une modification de la densité de vaisseaux et de leur diamètre, ils touchent en réalité tous les niveaux, jusqu'à la paroi cellulaire (Awad 2010).

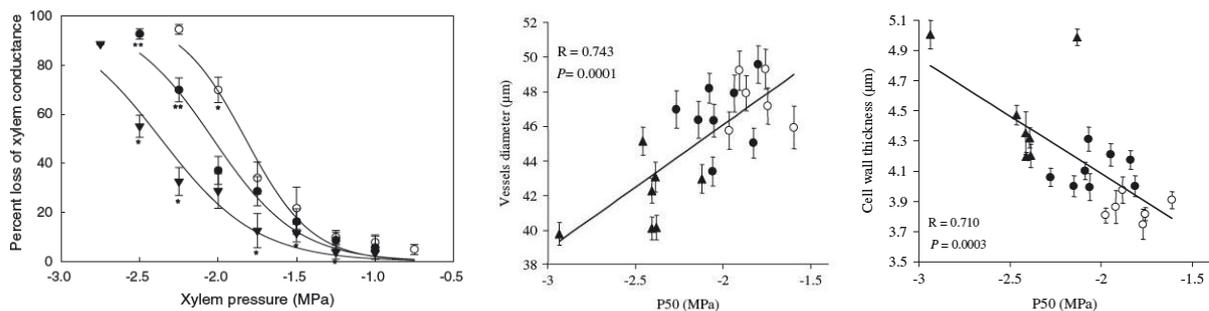


Figure 16 : (A) Plasticité de la résistance à la cavitation du peuplier (*tremula x alba*, 7171B4) cultivé sous diverses conditions d'arrosage. (B-C) Modulation de caractéristiques anatomiques (Awad et al, 2010)

Ces modifications anatomiques qui induisent une plasticité de la résistance à la cavitation ne sont pas sans conséquence sur d'autres fonctions du bois et les potentiels trade-off hydraulique vs mécanique sont souvent cités dans la littérature. Toujours dans le cadre de la thèse d'Hossam Awad, nous avons exploré cette question dans une collaboration avec G. Pilate et Annabelle Desjardin de l'unité AGPF (récemment devenue UMR BioForA) à travers l'analyse de différents clones de peupliers transgéniques modifiés dans leur processus de synthèse de la lignine dans les parois cellulaires. De nouveau, nous les avons testés dans différentes conditions hydriques pour explorer leur capacité d'acclimatation hydraulique. Nous avons alors de nouveau observé la plasticité des traits hydrauliques sans que cela entraîne nécessairement une réduction des propriétés mécaniques de soutien. Ces résultats suggèrent alors qu'il n'y a pas forcément de liaison mécanique conduisant à des trade-off inéluctables entre ces différents traits et qu'il est donc possible d'imaginer des génotypes capables d'allier sécurité hydraulique et performances mécaniques de soutien de l'arbre (Awad et al 2012).

Cette question des éventuels trade-off entre les fonctions hydrauliques et mécaniques qui pourraient contraindre l'acclimatation du processus de formation du bois a aussi fait l'objet d'une review (Badel et al, 2015) Ceux-ci ne peuvent être correctement traités que si l'on ne considère pas uniquement les fonctions usuelles mais aussi les fonctions de sécurité de l'arbre ; en particulier la rupture mécanique et la sensibilité à la cavitation. Or, cette dernière pose la question des déterminants structuraux qui pilotent les mécanismes de cavitation et leur propagation dans le système xylémien. C'est une brique manquante dans la problématique des trade-off fonctionnels et un verrou scientifique pour comprendre la variabilité

inter-spécifique naturelle de la capacité d'acclimatation des structures internes des arbres. Pour mener une approche déterministe sur le processus de cavitation, deux voies ont été et conjointement explorées en particulier dans le cadre de l'ANR « Pitbulles » pilotée au PIAF par Hervé Cochard.

Dans le cadre du projet ANR Pitbulles, nous nous sommes focalisés sur la structure des ponctuations. Régulièrement, des travaux avaient mis en évidence des relations entre certaines caractéristiques dimensionnelles des ponctuations d'une essence et sa sensibilité à la cavitation (Brodensen et al., 2014). Pour les gymnospermes, on trouve l'épaisseur du torus ou le taux de recouvrement du trou par le torus comme facteurs semblant apporter une plus forte résistance (Delzon et al. 2010). Pour les angiospermes, la dimension du diamètre ou l'épaisseur de la membrane (Brodensen et al., 2014) semblent aussi corrélés sans pour autant expliquer le mécanisme physique en jeu. Cependant, qu'ils soient observés séparément ou combinés, les résultats suggèrent toujours un rôle mécanique important. Le diamètre de la membrane donne de la flexibilité lors de sa déformation, l'épaisseur donne de la rigidité, etc. Nous avons donc fait l'hypothèse que le comportement mécanique de la ponctuation pouvait avoir un rôle majeur dans la résistance à la cavitation (Figure 17). Ces travaux ont été réalisés dans le cadre de deux thèses (Aude Tixier et Marie Capron). Nous avons élaboré un modèle complet de comportement mécanique des membranes des ponctuations des angiospermes. Ce modèle, basé sur la théorie de l'élasticité des membranes (Bauchau, 2009), vise à estimer les niveaux de déformation induits par la différence de pression uniforme entre deux conduits, l'un embolisé et l'autre sous tension hydraulique.

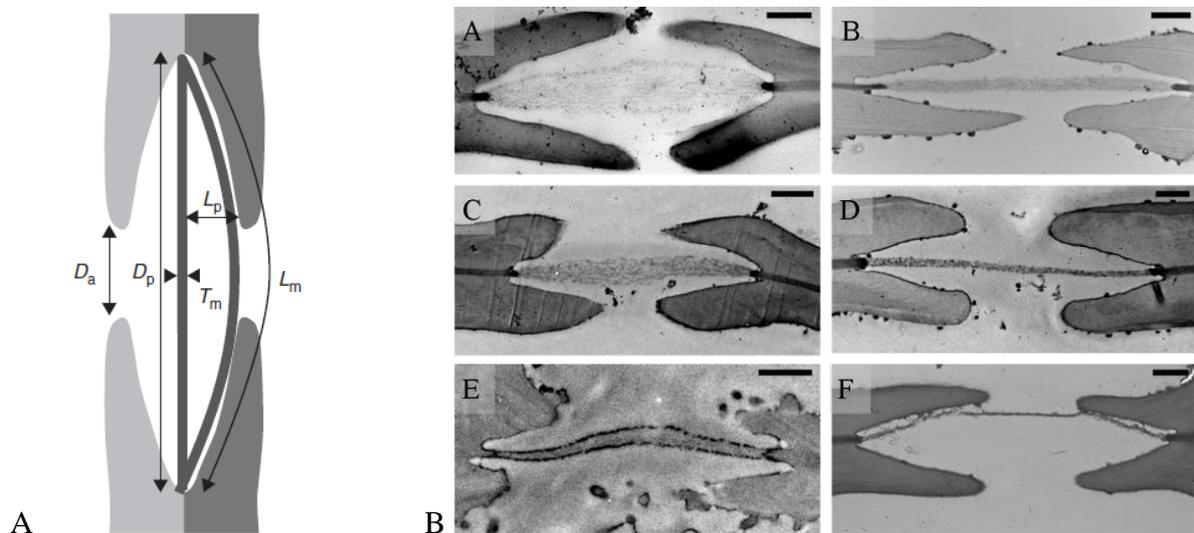


Figure 17 : (A) Schéma d'une ponctuation d'angiosperme indiquant les principaux paramètres dimensionnels de la structure nécessaires à la modélisation du comportement mécanique de la membrane centrale. (B) Les images de microscopie électronique illustrent la variabilité des structures de ponctuations observées à l'échelle interspécifique dans la cadre de la thèse d'Aude Tixier (Tixier et al, 2014)

Dans un premier temps, les équations de Kirchoff-Love permettent de lier la déflexion de la membrane à la pression qu'elle subit en fonction de ses caractéristiques dimensionnelles et de ses propriétés élastiques intrinsèques.

$$\nabla^4(W(r)) = \frac{P}{D} \text{ ou } W(r) = \frac{(R^2 - r^2)^2}{64 D} P$$

$$\text{qui mène à } \varepsilon_{\max} = \varepsilon(r=0) = -\frac{3}{8} \frac{(1-\nu^2)}{E} \frac{R^2}{T_m^2} P$$

Nous avons pu alors montrer que la faible rigidité de flexion de la membrane conduit rapidement celle-ci, dès l'application de très faible niveau de pression, au contact de l'ouverture. L'estimation de la déformée pour des pressions plus fortes impliquait que l'on s'intéresse alors à la flexion additionnelle dans l'ouverture de la ponctuation. Nous avons paramétré ce modèle mécanique avec les données issues de mesures anatomiques des dimensions des ponctuations relevées à une échelle inter-spécifique dans le cadre de la collaboration avec l'université d'Ulm (S. Jansen). Enfin, toujours dans le projet Pitbulles, une collaboration avec des physiciens de l'IMFT de Toulouse, nous a permis d'avancer encore dans la décortication du mécanisme. Grâce à des mesures de nanoindentation par microscopie à force atomique, nous avons pu estimer l'ordre de grandeur des valeurs de propriétés mécaniques de membrane que nous avons pu injecter dans le modèle précédent. L'ensemble du comportement mécanique des membranes dans ces ponctuations a ensuite été validé par une méthode d'injection de silicone sous pression dans le système vasculaire de peuplier (Figure 18) qui permet, après solidification du gel puis dégradation chimique des parois cellulaire, l'observation au MEB de la forme des membranes soumises à des pressions uniformes contrôlées (Capron et al, 2014).

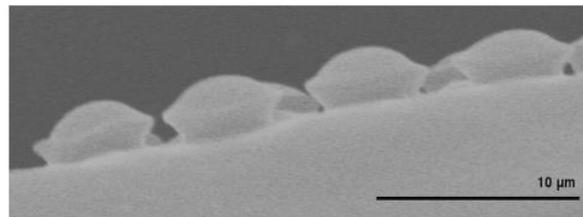


Figure 18 : Empreinte silicone de la forme d'une ponctuation de peuplier. La pression appliquée de 2.2 MPa a déformé la membrane venue se plaquer contre les parois cellulaire formant la chambre de la ponctuation. Observation par SEM. (Capron et al, 2014)

Le modèle mécanique a été appliqué sur une gamme d'essences au comportement contrasté vis-à-vis de la cavitation. Alimenté par des valeurs moyennes pour chaque essence, il rend compte des conséquences des dimensions moyennes de la structure des ponctuations. Le résultat marquant de l'ensemble de ces travaux est que les variations interspécifiques de structure des ponctuations conduisent à des comportements mécaniques très variés que nous avons pu mettre en relation avec les mesures de sensibilité à la cavitation de l'essence effectuées grâce au Cavitron. (Tixier et al, 2014). Il apparaît alors clairement que les essences qui développent une structure anatomique qui tend à rigidifier le système de ponctuation, protégeant ainsi la membrane des déformations importantes, montrent une résistance à la cavitation importante. Nous avons donc proposé ici un modèle non plus statistique mais mécaniste (Figure 19) qui suggère que de trop grandes déformations de la membrane pourraient être à l'origine de dégradations physiques qui altèrent ses performances d'étanchéité; par l'ouverture ou la création de nanoporosités qui permettent le passage du germe d'air initiant le processus de cavitation.

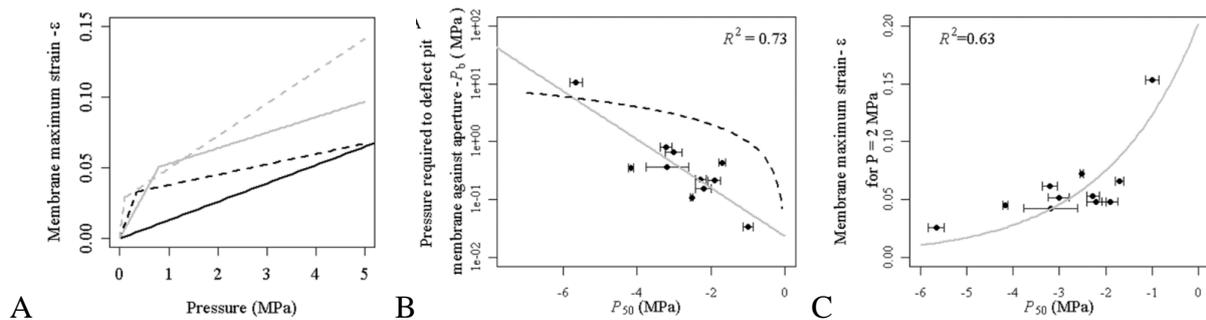


Figure 19 : Modélisation du comportement mécanique de la membrane au sein de la chambre d'une ponctuation d'angiospermes. Chaque courbe (point) représente le comportement moyen d'une essence différente. Le modèle reflète donc l'impact des paramètres structuraux moyen de chaque essence (les propriétés mécaniques intrinsèques de la membrane sont supposées constantes). (A). Déformation maximum de tension de la membrane en fonction de la pression. (B – C). Comparaison inter-spécifique des relations entre les comportements mécaniques et hydrauliques ( $P_{50}$ ) des ponctuations (Tixier et al, 2014)

Cette approche mécaniste ouvre de nouvelles perspectives et il serait intéressant de proposer une modélisation du comportement mécanique des ponctuations de gymnosperme qui intègre leur géométrie particulière composée d'un torus supporté, tel un trampoline, par des filins de cellulose qui lui permettent d'obturer l'ouverture de la chambre. Une approche biomimétique a d'ailleurs été proposée en 2017 par K. Jensen et ses collaborateurs (Park et al, 2017)

Forts de ces résultats, nous avons tenté de l'appliquer au niveau intra-spécifique. Traitée sur peuplier, la question similaire était de savoir si la plasticité du trait de sensibilité à la cavitation observée au sein d'un même clone cultivé dans différentes conditions environnementales pouvait être expliquée par ce modèle mécaniste. Ici, la gamme de sensibilité explorée devient très réduite ; de même que la variabilité des structures des ponctuations ; ce qui n'a pas permis de faire ressortir de corrélation. Se pose alors la question de la pertinence des rapprochements entre une valeur de  $P_{50}$ , qui intègre l'ensemble de l'architecture du réseau hydraulique et la mesure de quelques ponctuations. Pour aller plus loin, il faudrait proposer une approche déterministe qui consisterait à mesurer la sensibilité individuelle de vaisseaux et de mettre ce trait en parallèle avec les caractéristiques de ces mêmes vaisseaux. A ce jour, les outils d'investigation à cette échelle ne sont pas encore opérationnels mais les progrès sont constants et on verra dans la suite comment nous avons pu poser une brique importante dans la mesure de la sensibilité à la cavitation à l'échelle cellulaire.

Dans cette thématique de la sensibilité à la cavitation le principal écueil est que toutes les mesures, aussi bien du trait de cavitation que celui des dimensions des éléments anatomiques que l'on essaie de mettre en liaison, sont toujours des valeurs moyennes. La sensibilité d'une branche, quelle que soit la méthode de mesure, est estimée à partir d'une courbe de PLC qui intègre l'ensemble des micro événements de cavitation réalisés au sein du réseau hydraulique dont la variabilité est importante. De même, les très lourdes campagnes de mesures anatomiques, qu'elles soient à l'échelle tissulaire ou au niveau des ponctuations, reflètent des valeurs moyennes mais aussi mettent en lumière la grande variabilité de la structure au sein même d'un échantillon.

L'arrivée de la microtomographie à rayons X a été une petite révolution dans la communauté des hydrauliciens. Rapidement après mon arrivée au PIAF, en collaboration avec nos voisins de site, le GDEC, nous avons acquis le premier microtomographe à rayons X dédié au végétal. En parallèle, dans le cadre de collaborations nationales et internationales (B. Choat-Univ. Sydney-Australie, H. Cochard-PIAF, S. Delzon-INRA Bordeaux, S. Jansen-Ulm-Allemagne...), nous avons eu et avons toujours un accès régulier aux grands outils synchrotron (ESRF-Grenoble, PSI-Suisse, Soleil-Paris).



Figure 20 : Les outils de la microtomographie à rayon X. (A) Microtomographe à rayons X de laboratoire (modèle Nanotom, GE, disponible à l'UMR PIAF), (B) Synchrotron (ici, le synchrotron français SOLEIL disposant de 2 lignes de lumière pour la microtomographie, PSICHE et ANATOMIX). (C) Illustration de l'observation 3D d'une tige de Vitis par microscopie optique (à gauche, Grew 1674) et microtomographie à rayons X (Badel, 340 ans plus tard !).

Le principe de la méthode est l'acquisition de nombreuses radiographies d'absorption d'un échantillon en rotation. La combinaison de ces projections 2D, par une opération mathématique appelée « reconstruction », permet de visualiser l'intérieur des objets sans découpe, juste en tirant avantage de la distribution spatiale des propriétés d'absorption du rayonnement X. Les bases théoriques de la tomographie étaient connues depuis longtemps (Kak and Slaney, 1988) mais il a fallu attendre d'une part l'arrivée conjointe des premières sources microfocales et des détecteurs numériques et d'autre part une puissance de calcul importante pour effectuer les reconstructions 3D, lesquelles sont passées de l'ordre de la journée lors de mon post-doc en 2000 à quelques minutes 10 ans plus tard. Ainsi, plus de 3 siècles après les premières observations de microscopie optique par Grew (1674), nous étions en mesure d'enregistrer des vues similaires sans la moindre découpe (Figure 21).

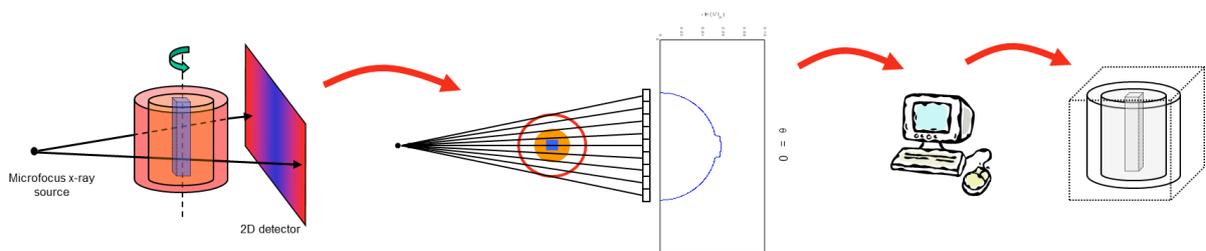


Figure 21 : Principe de la microtomographie à rayons X. L'échantillon absorbe une partie du rayonnement X émis par la source principalement en fonction de sa composition atomique ( $Z^3$ ) et de sa densité. La rotation de l'échantillon permet d'enregistrer le rayonnement résiduel sous différents angles (projections). La reconstruction tomographique est l'opération mathématique qui permet la reconstitution 3D de la distribution de la propriété d'absorption locale par combinaison de toutes les projections acquises.

Outre le caractère non destructif, les progrès continus des sources et détecteurs ont rapidement permis d'accéder à des résolutions spatiales de l'ordre du micron. Ainsi, sur notre microtomographe de l'INRA de Clermont-Ferrand, il est possible de descendre sous le micron, performance nécessaire à la visualisation des parois cellulaires. Sur synchrotron, on atteint même des résolutions de quelques centaines de nanomètres avec une grande qualité d'image et 2019 a vu s'ouvrir les nouvelles lignes Nanoscopium et Anatomix à Soleil qui annoncent envisager les 20 nm !

Ces outils, initialement développés pour la physique et les sciences des matériaux, commencent depuis quelques années à être sollicités par la communauté des « plant sciences ». Les hydrauliciens des plantes ont été des pionniers car ils ont rapidement saisi l'apport pour leurs thématiques. Cette méthode d'observation non-invasive nous permet d'observer en quelques minutes l'état d'embolie d'un échantillon sans artefact de découpe ni de préparation. Mieux, dans des configurations telles que les synchrotrons, où l'espace de travail est grand, il est possible de travailler sur plants entiers, *in vivo*. Ces nouvelles possibilités ont rapidement rendu l'outil incontournable dans la communauté des hydrauliciens des plantes.

De nombreuses campagnes de mesures ont permis de visualiser le développement de l'embolie dans les systèmes vasculaires et de mettre en évidence les artefacts d'autres méthodes de caractérisation de la résistance à la cavitation. En particulier, deux grandes théories s'affrontaient sur le caractère

récurrent ou au contraire rarissime et extrême du phénomène de cavitation. Nous avons donc proposé la microtomographie à rayons X comme la seule méthode de référence actuellement indiscutable pour mesurer l'embolie (post-doc Torres, Cochard et al, 2013, Torres et al, 2014, Dalla-Salda et al, 2014, Cochard et al, 2015, Hochberg et al., 2016). S'en sont suivies une importante série de campagnes de mesure et de publications ; lesquelles se poursuivent encore afin de convaincre les derniers récalcitrants. C'est un point crucial dans la compréhension du fonctionnement hydraulique quotidien d'un arbre. Si certains arguaient qu'il existait deux populations d'arbres, ceux qui résistent à la cavitation et ceux qui caviteraient quotidiennement mais seraient capables de réparer l'embolie induite, ces campagnes de mesures basées sur l'observation directe de l'embolie par imagerie X ont permis de démontrer que l'embolie gazeuse est un phénomène irréversible, qui reste heureusement rare, apparaissant dans des situations de stress hydrique extrême. Les résultats publiés jusqu'alors sur ces arbres supposés « hyper sensibles » à la cavitation sont issus d'artefacts de mesures liés à des méthodes inadaptées pour les essences à long vaisseaux. Dans cette controverse internationale, qui a nécessité des mesures sur de nombreuses essences, l'apport des synchrotrons, qui ont permis par leur puissance, de réaliser des centaines de courbes, en particulier *in vivo* sur plantes entières a été décisif.

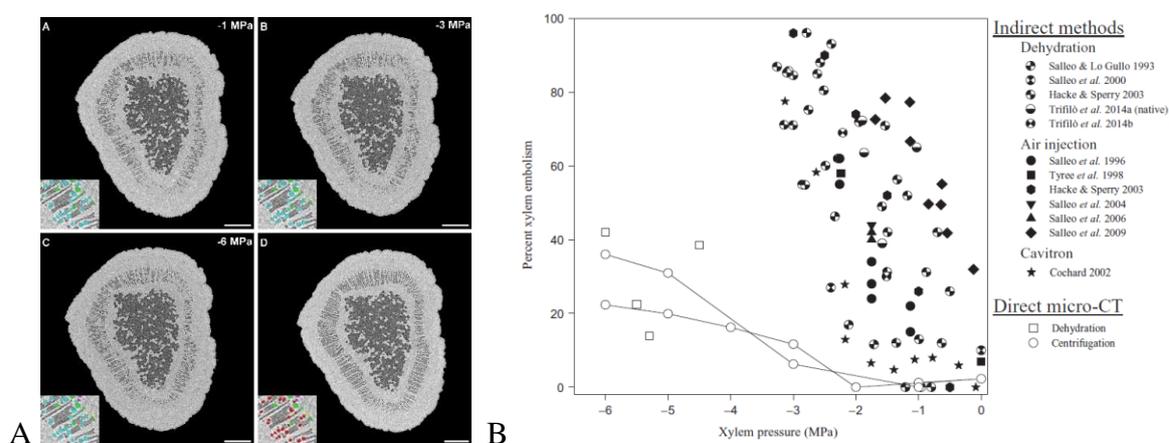


Figure 22 : (A) Suivi de l'embolie au sein d'une tige de laurier en fonction de seuils de tension imposés par centrifugation. (B) Comparaison de méthodes expérimentales et mise en évidence de leurs artefacts (Cochard et al. 2015).

Outre ces questions méthodologiques, la microtomographie X nous a apporté l'accès à l'information sur l'état hydraulique des conduits à l'échelle cellulaire. De nombreuses corrélations statistiques tentent depuis de nombreuses années de mettre en relation divers traits anatomiques du bois comme sa densité, la taille et le nombre de conduits, l'isolement ou au contraire le regroupement des vaisseaux, etc, avec la sensibilité à la cavitation. Des corrélations sortent et semblent robustes. A titre d'exemple caricatural, il est reconnu que les essences à gros vaisseaux, à forte performance de conduction, sont généralement peu résistantes. Mais cela n'explique en rien pourquoi et les mécanismes restent incompris et des contre exemples sont régulièrement publiés (Tixier et al, 2013). La microtomographie permet d'observer la propagation dans le temps et à l'échelle pertinente. Théoriquement, on devient donc capable de mesurer la pression qui génère la cavitation et l'embolie individuellement pour chaque type de tissu, chaque conduit hydraulique. Nous avons abordé cette question dans le cas du Douglas dans le cadre d'une collaboration franco-argentine et les collègues de l'INRA d'Orléans où nous avons observé les différences de sensibilité entre différents tissus (Figure 23 A et B). Beaucoup d'études statistiques tendent à suggérer que les conduits ayant un diamètre plus réduit dans le bois final que dans le bois initial formé au printemps, il devrait montrer la plus grande résistance à la cavitation. Les observations montrent clairement que ce n'est ni le bois final, ni le bois initial mais les cellules du bois de transition entre les deux qui s'avèrent nettement plus résistante que les autres trachéides (Dalla-Salda et al, 2013).

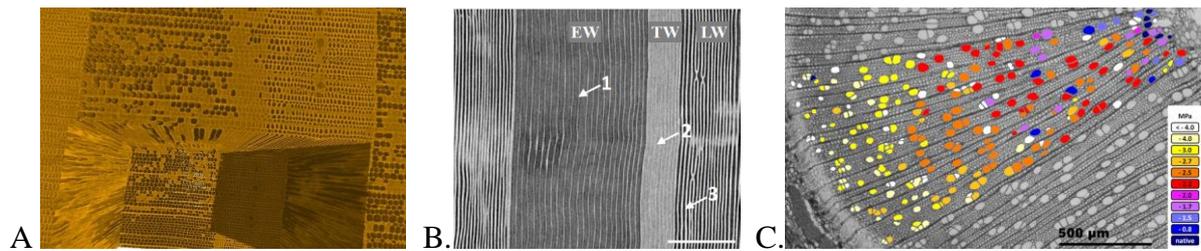


Figure 23 : Visualisation 3D de l'embolie d'un accroissement annuel de Douglas. A) vue 3D de la section transverse. B) Coupe virtuelle Radiale-Longitudinale. L'essentiel des cellules de bois initial et de bois final est embolisé alors que le bois intermédiaire semble le plus résistant à la cavitation (Dalla-Salda et al, 2013). C) Mesure de la sensibilité à la cavitation à l'échelle cellulaire (Lemaire et al, 2021)

Une approche similaire vient d'être proposée sur un angiosperme (peuplier 717-1B4) dans le cadre de la thèse de Cedric Lemaire (direction S. Herbette). Ici, nous avons pu caractériser, pour chaque vaisseau, le niveau de pression conduisant à sa cavitation (Figure 23 C). Par une approche originale d'imagerie multispectrale combinant la microtomographie à rayons X et des images de microscopie optique, nous avons observé que des critères macroscopiques comme le diamètre ne pouvaient expliquer seuls leur sensibilité mais que leurs positions relatives au sein du tissu, favorisant ou non leur interconnexion, semblait jouer un rôle primordial. Ces travaux récents mettent en lumière la révolution qu'apporte la visualisation *in-situ* de l'embolie à l'échelle cellulaire pour comprendre les mécanismes de sa propagation.

Une approche similaire illustrant l'apport de la visualisation de l'embolie à l'échelle cellulaire a été appliquée dans le cadre d'une ANR Internationale (Acoufreeze) et le Post-doc de K. Charra-Vaskou sur le processus de formation d'embolie due au gel dans les vaisseaux en période hivernale. Ici, les échelles de temps en jeu nous ont permis de dissocier le processus de cavitation du processus de propagation de l'embolie. D'abord testée sur noyer, il apparaît ici clairement que la cavitation se produit lors de la prise en glace des vaisseaux (Charra-Vaskou, 2015) par un mécanisme de différence de pression de vapeur saturante qui attire l'eau vers les points de glace créant ainsi les différences de pression nécessaires à la réalisation de la cavitation à travers les membranes des punctuations. Par ailleurs, le phénomène d'embolie apparaît beaucoup plus tard lors du dégel. Ce mécanisme, une première fois visualisé sur notre microtomographe à l'INRAE Clermont-Ferrand, a pu être confirmé sur synchrotron sur la ligne ID19 de l'ESRF où nous avons couplé de façon originale la visualisation non-invasive avec des mesures acoustiques sur plusieurs essences pour valider les précédentes observations (Post-doc Charra-Vaskou, Charra-Vaskou et al, 2021. en révision).

Au cours de ces nombreuses observations par tomographie X, nous avons aussi remarqué sur les gymnospermes, où le plan ligneux est organisé très simplement, les figures particulières générées par la propagation de l'embolie. En effet, les images montrent des alignements de cellules embolisées dans la direction radiale. Avec J. Torrès, à l'époque en post-doc, nous avons exploité ces informations pour tenter une approche statistique de la propagation. Nous avons donc développé un modèle statistique de propagation de l'embolie au sein du plan ligneux basé sur les probabilités d'occurrence dans les différentes directions. L'objectif était de mettre en évidence l'anisotropie forte qui semble se dégager de ces observations. Nous sommes allés jusqu'à développer un logiciel qui permet, sur la base de courbes de sensibilité à la cavitation et de lois statistiques de propagation directionnelle, de simuler des images 2D virtuelles représentant l'embolie dans le plan transversal. Nous avons pu alors quantifier les différentes occurrences et montrer que pour retrouver des faciès similaires à ceux observés expérimentalement par microtomographie, il est nécessaire d'injecter un critère d'anisotropie « radiale vs tangentielle » de l'ordre de 8 à 10 (Figure 24). Cela signifie qu'une propagation cellule à cellule a environ 10 fois plus de chance de se réaliser dans la direction radiale que dans la direction tangentielle. De plus, on observe que rarement une progression individuelle de cellule à cellule mais plus fréquemment par clusters radiaux de 3-4 ou 5 trachéides qui semblent emboliser simultanément (Torres et al, 2016).

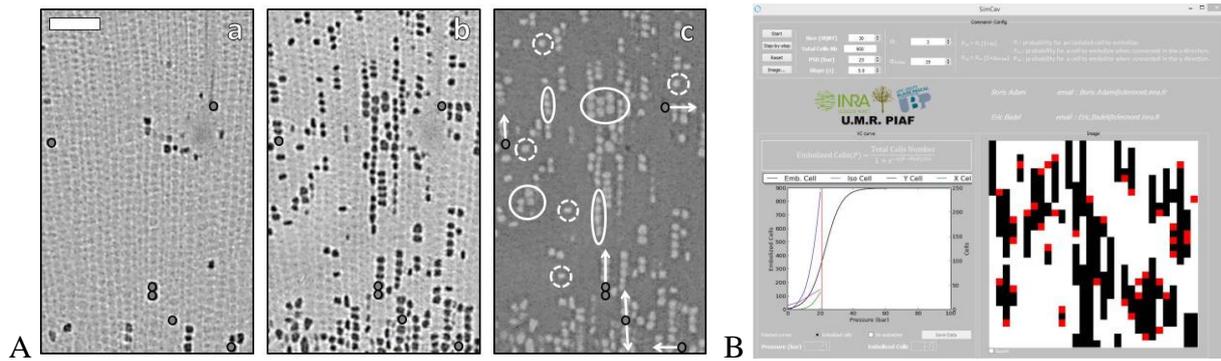


Figure 24 : (A) Observation non destructive de la propagation de l'embolie par microtomographie à rayons X dans le plan transversal de pin. a) état initial, b) état intermédiaire, c) Visualisation de la propagation par différence d'image, (B) Interface utilisateur du modèle statistique de propagation anisotrope de l'embolie dans un milieu cellulaire (Torres et al, 2016).

Ce résultat pourrait sembler anodin mais pose une question importante sur le mécanisme et les voies de propagation de l'embolie : l'ensemble de la communauté internationale « Plant hydraulics » se focalise sur les ponctuations inter-trachéides, lesquelles sont localisées dans les parois radiales. Nous sommes donc devant une contradiction : par leur positionnement, les ponctuations permettent des transferts tangentiels et l'on étudie un phénomène dont la propagation semble principalement radiale. Et il n'y a pas de ponctuation sur les parois tangentielles ! Se tromperait-on de cible en étudiant les ponctuations tangentielles depuis des années ? Se tromperait-on même de voie de propagation ? Pour aborder cette question, il faudrait pouvoir observer le phénomène de propagation de cellule à cellule en direct, c'est-à-dire à des échelles de temps très rapides. Cela a donné lieu à une première collaboration avec une équipe de physiciens du CNRS de Grenoble (LiPhy) ; P. Marmottant et son thésard A. Ponomarenko. L'originalité de l'approche expérimentale résidait alors dans l'observation par caméra rapide (1000 images s<sup>-1</sup>) de la cavitation. Nous avons utilisé pour cela des lamelles de pin sylvestre assez fines (50µm d'épaisseur dans la direction radiale) pour apparaître transparentes à la lumière visible. Ces lamelles étaient moulées dans un hydrogel (pHEMA) dont la porosité est telle qu'il permet les transferts d'eau mais pas d'air. Ainsi, placé dans une enceinte à humidité contrôlée, l'hydrogel peut se déshydrater et générer le stress hydrique tout en garantissant l'étanchéité vis-à-vis d'une entrée d'air extérieur vers l'échantillon de bois. L'ensemble était couplé avec des capteurs acoustiques connectés à l'hydrogel. Il a alors été possible d'observer deux étapes que sont d'une part la nucléation et d'autre part la propagation discontinue dans les conduits (Figure 25). L'enregistrement simultané a permis aussi de montrer qu'à chaque émission acoustique est attaché un événement de nucléation et que l'énergie en jeu était liée aux dimensions du conduit. Malgré la précision spatiale et temporelle du dispositif, il n'a cependant pas été possible de visualiser clairement les tout premiers stades de la cavitation qui nous auraient permis de valider la voie même de passage de la bulle d'air d'un canal à son voisin.

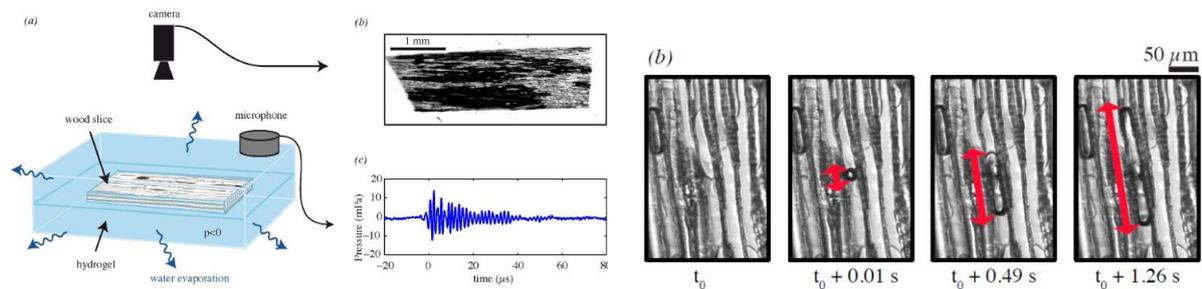


Figure 25 : Observation par caméra de l'apparition de l'embolie (plan LT) et enregistrement simultané des émissions acoustiques émises par une lamelle fine (50µm suivant la direction radiale) de bois de pin sylvestre en cours de séchage (Ponomarenko et al, 2014).

Les travaux que nous menons actuellement avec les physiciens s'orientent vers l'utilisation de la fast-microtomographie à rayons X en développement sur les synchrotrons (ESRF et SOLEIL) pour une observation non-destructive sur échantillons massifs qui nous permettra de visualiser en direct l'arrivée

d'une bulle d'air dans un vaisseau et de mieux observer la propagation de l'embolie à travers les connexions hydrauliques 3D.

Enfin, en 2014 l'ANR PitBulles nous a donné l'occasion de tenter une approche biomimétique avec l'unité BIA de Nantes (INRA). Suite à l'analyse de l'ultrastructure des membranes des ponctuations par nos collègues, nous avons fabriqué des membranes artificielles de cellulose dont on pouvait contrôler la structure et l'épaisseur de quelques dizaines de nanomètres. Nous avons ensuite caractérisé leurs propriétés de perméabilité à l'eau et développé un dispositif original permettant de mesurer la pression critique de passage d'une bulle d'air (encadrement A. Dubost, 2014). Ce travail exploratoire a donné des résultats cohérents avec ce que nous connaissions du comportement des membranes des ponctuations dans les arbres et a ainsi permis de valider la pertinence de l'approche biomimétique pour l'étude des relations structure-propriétés. Cette thématique de la physique de la cavitation est en plein essor et avec les nouveaux outils d'observation que nous développons, nous avons l'opportunité de réaliser des avancées importantes dans la compréhension des mécanismes en jeu qui permettraient à terme de proposer un modèle déterministe de sensibilité à la cavitation. C'est l'un des enjeux de la nouvelle collaboration entre biologistes et physiciens (P. Marmottant, CNRS Grenoble, X. Noblin, CNRS Nice) dans le cadre de l'ANR PhySap qui vient de débiter.

### *b) Le bois, ossature et muscles de l'arbre en perpétuel développement*

L'ingénieur du génie civil conçoit ses structures afin qu'elles puissent faire face aux différents aléas qu'elles pourraient être amenées à subir. Ainsi, la résistance aux tempêtes, chutes de neige, inondations, tremblements de terre, etc, sont autant de contraintes imposées dans les cahiers des charges pour une pérennité définie à l'avance. Le surdimensionnement souvent adopté répond donc, une fois pour toutes, à la notion de risque potentiel et du coût induit, acceptés ou non par les commanditaires. Depuis leur germination, les arbres dimensionnent leur structure, au fur et à mesure de leur croissance en fonction de leurs potentiels et des contraintes qu'ils rencontrent. Ces contraintes évoluant à des échelles de temps très variées, tant au niveau des fluctuations climatiques que de celles liées au développement des organes (poids propre, prise au vent, etc), les réponses physiologiques varient aussi afin d'assurer une pérennité à long terme de l'individu.

Si l'eau, la lumière ou les nutriments peuvent être qualifiés de ressources, le vent joue un rôle particulier par sa capacité à appliquer des contraintes mécaniques de fortes fluctuations dont la fréquence peut varier de la seconde à plusieurs années pour les événements de tempêtes. Ces contraintes externes se rajoutent alors à toutes celles déjà présentes, qu'elles soient d'origines gravitaires ou interne ; comme les contraintes de croissance liées à l'ajout continu de biomasse au niveau de tous les organes.

Nous nous concentrerons ici sur les stress mécaniques transitoires, comme ceux appliqués quotidiennement par le vent avec l'ambition d'élucider les mécanismes d'acclimatation induits. L'ensemble des ajustements de développement liés à des stress mécaniques transitoires est regroupé sous le terme « thigmomorphogénèse » ; du grec *θιγμο*, thigmo, toucher, *μορφή*, morphé, forme et *γένεσις*, genesis, genèse ou construction, signifiant littéralement : construction (ou « développement ») de la forme des plantes par le toucher que nous traduirons ici par l'expression plus générale de « stimulation mécanique ». Cette question est vaste puisqu'elle implique toute une chaîne de processus physiques et biologiques qui débute par la stimulation extérieure et conduit à un bénéfice adaptatif (Figure 26). Dans l'ordre, on pourra citer : 1/ les lois physiques de chargement macroscopique de la structure « arbre » et leur déclinaison à l'échelle locale qui se traduit par des champs de déformations et contraintes locaux ; 2/ les processus de perception de la contrainte physique au niveau des cellules vivantes ; 3/ la signalisation qui peut revêtir plusieurs formes chimiques, mécaniques, électrique, etc, et entraîne 4/ l'activation de processus biologiques aux niveaux des zones en croissance et de différenciation cellulaire.

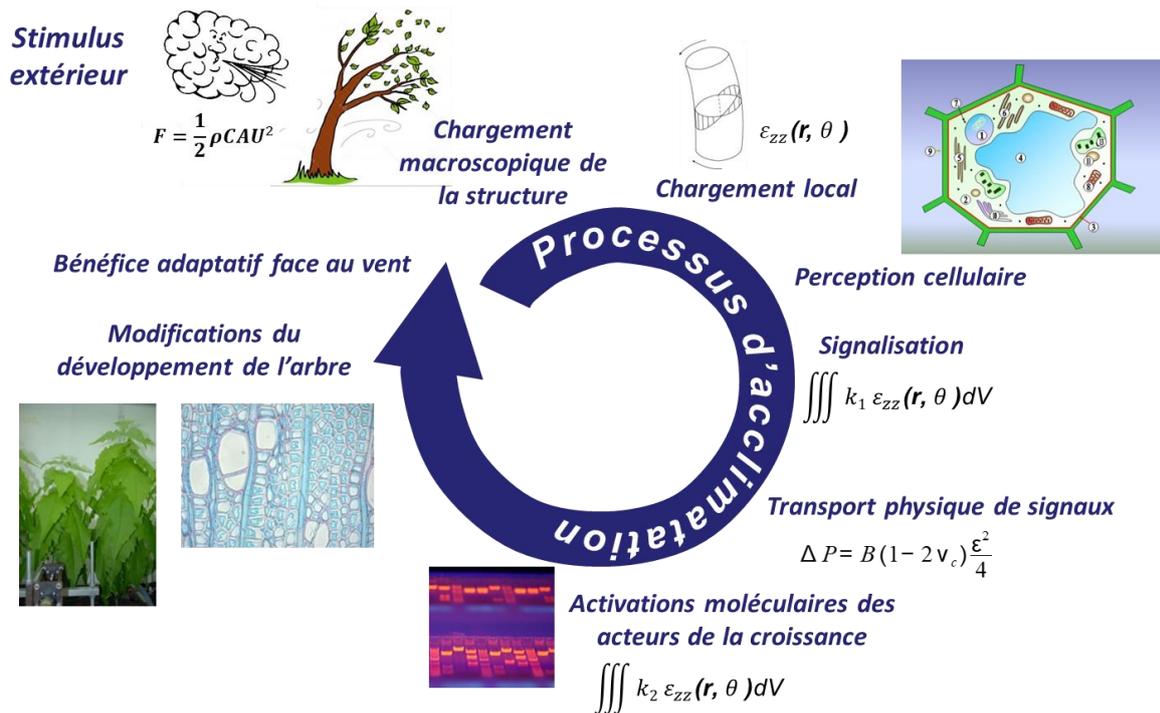


Figure 26 : Les étapes du processus d'acclimation mécanique de l'arbre au vent : le vent applique sa charge en terme de force, engendrant un champ de déformation dans les différents organes. Les cellules déformées perçoivent le signal mécanique et répondent alors par la voie moléculaire. Les réponses physiologiques peuvent alors être locales ou à distance. Dans ce second cas, une étape de « signalisation longue distance » sera alors impliquée. Les acteurs moléculaires impliqués dans les processus de croissance primaire et secondaire modifient alors leur activité, modulant ainsi les nombres, types et caractéristiques des cellules formées. Si ces modulations donnent à l'arbre une meilleure configuration mécanique ; on parlera alors de « bénéfice adaptatif ».

C'est donc une chaîne complète qui est sollicitée et qui aboutit à la modification de la croissance (Figure 26). Nous verrons ultérieurement en détail le caractère « vertueux » qui permettra de qualifier le résultat de « bénéfice adaptatif » vis-à-vis des fluctuations de l'environnement.

Si l'existence de ce processus d'acclimation est bien connue (Jaffe 1973 ; Biddington 1986 ; Jaffe et al. 1984 ; Kern et al. 2005 ; Telewski 1995 ; Telewski et Pruyne 1998 ; Coutand and Moulia 2000 ; Moulia et al. 2015, les différents mécanismes sous-jacents de cette acclimation restent mal compris. Il faut ici se replacer dans le cadre actuel des changements climatiques globaux, pour lesquels les prévisions prévoient une modification importante des régimes venteux avec une augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes et par contre une diminution de l'intensité des vents quotidiens, lesquels permettent l'acclimation mécanique quotidienne des arbres (Haarsma et al. 2013 ; Hawcroft et al. 2018). La compréhension des mécanismes d'acclimation mécanique des arbres prend toute son importance dans ce contexte urgent afin de prédire leur comportement dans de nouvelles conditions de vent, anticiper les risques induits et les actions de sélection ou de sylviculture à mener.

L'un des deux axes de l'équipe MECA du PIAF est clairement dans cet objectif. Dans un souci de biologie intégrative, l'équipe aborde l'ensemble des processus en jeu, qu'ils soient physiques, mécaniques ou biologiques (Figure 26), nécessitant par là une approche pluridisciplinaire. Cela se traduit souvent dans les projets par des collaborations étroites entre biologistes, biomécaniciens ou physiciens.

Les travaux antérieurs sur la thigmomorphogénèse de l'arbre sollicité par le vent font ressortir les grandes lignes des ajustements de développement à l'échelle de l'individu. Il est couramment constaté que la croissance primaire est réduite, que le diamètre du tronc est augmenté et que le système racinaire est lui-même accru. On peut caricaturer en disant qu'un arbre croissant au vent est petit, trapu et bien ancré au sol ! Dans les sections suivantes, nous aborderons différentes étapes de la chaîne thigmomorphogénétique qui amènent à ce phénotype à savoir la mécanoperception cellulaire. Puis nous

sauterons quelques étapes pour traiter des réponses physiologiques telles que la croissance primaire et la croissance secondaire en incluant les processus de différenciations cellulaires du bois et nous verrons alors en quoi ces acclimations de croissance et de modulation des propriétés physiques du bois apportent un réel bénéfice adaptatif à l'arbre soumis au vent.

Enfin dans un chapitre distinct, nous aborderons la question de la signalisation longue distance entre organes.

A mon arrivée au PIAF, l'équipe MECA étaient très avancée sur les questions de mécanoperception cellulaire. Un facteur de transcription, ZFP2, dont l'expression est fortement amplifiée suite à des sollicitations mécaniques, avait été identifié sur noyer puis sur peuplier et s'affichait donc comme un candidat intéressant en terme de marqueur précoce de la mécanoperception (Leblanc-Fournier et al. 2008). L'une des étapes importantes de ce travail avait ensuite été d'établir un lien quantitatif entre le niveau de déformation subi par les cellules vivantes et l'expression de ce gène.

Bruno Moulia a formalisé cette réponse en proposant un modèle complet appelé S3M (Moulia et al 1994, Moulia et Fournier 2009) pour Sum of Strain Sensing Model. Celui-ci stipule que chaque cellule vivante capable de percevoir le signal mécanique, génère un signal proportionnel  $S_i$  à l'intensité de la déformation  $\epsilon$  qu'elle subit, lequel est aussi modulé par le volume de ladite cellule. Ainsi, le signal de mécanoperception  $S$  serait l'intégrale des signaux émis par chacune des cellules mécaniquement sollicitées dans un domaine spatial  $V$  donné.

$$S = \iiint_{\text{domaine}} S_i dV = k \iiint_{\text{domaine}} |\epsilon| dV = k \overline{|\epsilon|} V$$

Où  $k$  est le facteur de proportionnalité qui relie le signal émis par une cellule vivante mécanoperceptrice au niveau de déformation qu'elle subit et à son volume. C'est ce qui avait été validé à l'échelle de l'organe dans le cadre de la thèse de L. Martin (Martin 2009) : une portion de tige de jeunes peupliers (INRA 717-1B4) était fléchie sur des gabarits de rayon de courbure imposés afin de contrôler le niveau de déformation appliquée. Trente minutes après, ces segments de tiges étaient prélevés, intégralement broyés, les ARN extraits et l'expression de PtaZFP2 quantifiée par RT qPCR. Il avait alors été mis en évidence une relation très nette entre le niveau de déformations longitudinales moyen appliqué, le volume de l'échantillon sollicité et l'expression totale du facteur de transcription (Coutand et al, 2009).

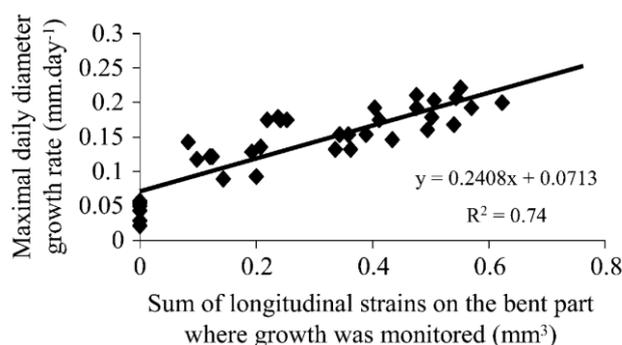


Figure 27 : Relation entre l'expression d'un gène mécanosensible (Pta-ZFP2) et la croissance secondaire d'une portion de tige fléchie de jeune peuplier, clone INRA 717-1B4 (Coutand et al, 2009).

Nous avons alors eu l'occasion de lancer 2 thèses en parallèle pour poursuivre sur les étapes de la thigmomorphogénèse ; respectivement Jeanne Roignant biologiste végétale et Benjamin Niez, au profil de mécanicien des matériaux (ingénieur Génie Civil).

La première, pilotée par Melanie Decourteix (Dir N. Leblanc Fournier) et intitulée « Biologie du développement du bois en réponse à des sollicitations mécaniques environnementales », était focalisée sur la formation du bois soumis à des sollicitations répétées transitoires. Elle comportait un volet sur la description du bois défini par Telewski comme « bois de flexion » et un autre d'investigations visant à identifier des acteurs moléculaires en jeu dans ces modulations de la structure anatomique.

La seconde thèse, intitulée « Acclimatation de l'arbre aux flexions répétées et conséquences sur le comportement mécanique et les propriétés hydrauliques du bois vert », dont j'étais l'encadrant principal (Dir. B. Moulia), a été focalisée sur les conséquences de la thigmomorphogénèse sur les propriétés du bois et le comportement mécanique de la tige sollicitée. Elle fut l'occasion d'une collaboration avec Evelyne Toussaint de l'Institut Pascal (UCA, Clermont-Ferrand) et Jana Dlouha de l'UMR Sylva (INRAE, Nancy).

Pour ces deux thèses, des protocoles de stimulation mécaniques ont été appliqués de façon très similaire sur du matériel végétal identique, des jeunes plants de *P. tremula* × *P. alba*, clone INRA 717-1B4 mis au point par nos collègues de l'INRA d'Orléans (Leplé et al, 1992ref). Dans les deux cas, les expérimentations se sont déroulées dans les serres du PIAF à l'INRAE de Clermont-Ferrand (Centre ARA-Clermont). Après culture *in-vitro* et une période d'acclimatation en pot en serre, la portion basale de 40 cm était soumise à 3 flexions d'amplitudes contrôlées par jour pendant les 5 jours ouvrés de la semaine (Figure 28).

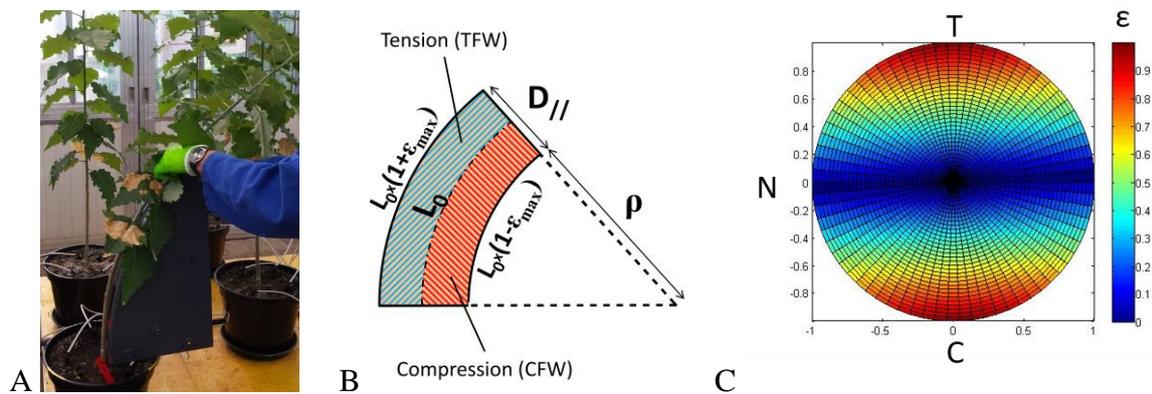


Figure 28 : (A-B) Contrôle de l'amplitude du stress mécanique appliqué. Le rayon de courbure constant imposé sur un segment de tige induit un moment fléchissant constant. L'utilisation de différents gabarits au rayon de courbure constant permet de maintenir ce moment fléchissant constant dans le temps au cours de la croissance. (C) Distribution des amplitudes de déformations longitudinales dans une section de tige soumise à la flexion (T : tension, C, compression, N : ligne neutre).

Le contrôle de l'amplitude s'effectue par la déformation longitudinale maximum que subit la tige lors de la flexion. La section basale de la tige est appliquée sur un gabarit dont le rayon de courbure est constant, appliquant ainsi un moment de flexion constant sur ce segment. La déformation maximum  $\epsilon_{max}$  subie par la tige peut alors être déduite simplement :

$$\epsilon_{max} = \frac{D_{//}}{D_{//} + 2 \times \rho}$$

Où  $D_{//}$  correspond au diamètre de la tige mesuré dans la direction de flexion et  $\rho$  correspond au rayon de courbure imposé par le gabarit.

Après plusieurs mois de traitement et de suivi de croissance dans des conditions d'arrosage normales, les plants ont été coupés et le matériel végétal prélevé à des fins d'analyses moléculaires (Jeanne Roignant), anatomiques (Jeanne Roignant), mesures de distribution de la biomasse, (Benjamin Niez), mesures de propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert (Benjamin Niez). Dans le cadre de la thèse de Benjamin Niez, nous avons voulu étudier l'impact d'un stress hydrique additionnel sur le processus de thigmomorphogénèse. En d'autres termes : les schémas connus dans la bibliographie (Pruyn et al, 2000, Telewski et al, 1998, Coutand et al, 2009) d'acclimatation aux stress mécaniques, qui en particulier conduisent à une stimulation de la croissance radiale, sont-ils toujours valides en situation de carence hydrique ? Pour ce faire, nous avons développé un système d'irrigation automatique (Figure 29) piloté individuellement pour chaque pot sur la base du suivi en continu de sa masse. L'objectif principal de ces expérimentations étant l'étude du bois formé, le stress hydrique a été ajusté afin de provoquer une modification forte du phénotype en terme de croissance ; tout en maintenant un minimum de formation du bois.

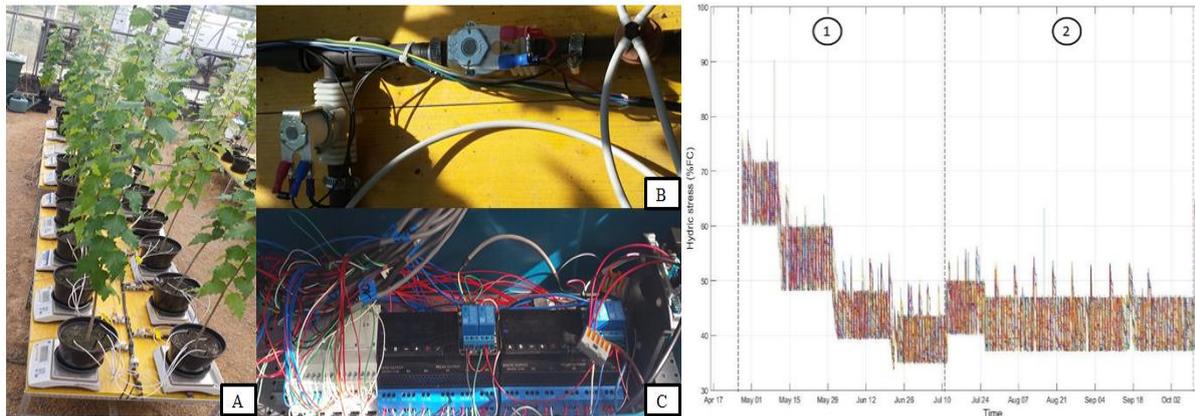


Figure 29 : Dispositif d'irrigation individualisée. Après une première mesure de la capacité totale de rétention d'eau de chaque pot, leur masse est pesée ( $\Delta t = 30$  min) et le complément d'eau rajouté pour maintenir un taux d'humidité. Ici, le stress hydrique imposé était de 40% de la capacité totale des pots (Niez et al. 2019).

La flexion engendre principalement deux types de sollicitation de base : une moitié de la tige fléchie subit une tension alors que l'autre moitié subit de la compression (Figure 28) ; la ligne neutre autour de laquelle on peut définir une petite bande, ne subissant quant à elle qu'une imbrication de tension et compression de très faibles intensités. Les prélèvements en fin d'expérimentation (biologie moléculaire, cytologie, propriétés, etc) ont donc été conduits afin de distinguer très nettement 3 zones : « tendue », « comprimée » et « neutre ».

Nous n'aborderons pas ici les résultats du volet moléculaire de la thèse de Jeanne Roignant (Roignant, 2018). Par contre, en ce qui concerne le volet anatomique, les analyses des différents bois formés ont permis de redéfinir une terminologie : Alors que les papiers antérieurs avaient entériné le terme de « bois de flexion » (flexure wood) proposé par Telewski (Telewski et al, 1989) pour définir le bois formé au cours d'une croissance perturbée par des sollicitations de flexions répétées, Jeanne Roignant a pu distinguer des différences très nettes entre le bois sollicité en compression et le bois sollicité en tension (Roignant et al, 2017). Nous avons donc proposé une nouvelle terminologie plus adaptée à ce que subit réellement le bois en terme de stress mécaniques. Furent ainsi proposées les notions de Tensile Flexure Wood (TFW), Compressive Flexure Wood (CFW) et Neutral Wood (NW). Les analyses anatomiques ont mis en lumière une acclimatation forte de la formation du bois, en particulier dans la phase de différenciation cellulaire.

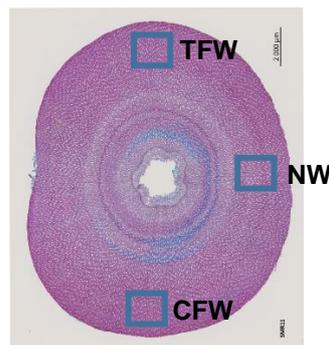


Figure 30 : Coupe transversale d'une tige de peuplier soumise à des flexions unidirectionnelles répétées quotidiennes. Echantillonnage au sein de la coupe transversale. TFW (Tensile Flexure Wood) est le bois sollicité en tension, CFW (Compressive Flexure Wood) est le bois sollicité en compression, NW (Neutral Wood) est la zone située autour de la ligne neutre ne subissant qu'une imbrication de sollicitations en tension et compression d'amplitudes très modérées (Roignant et al, 2017).

A l'échelle tissulaire, le bois sollicité en tension, montre des vaisseaux de diamètre inférieur et en nombre nettement plus faible que son témoin NW. On retrouve aussi une baisse de densité de vaisseaux dans le bois sollicité en compression. A l'échelle pariétale, on observe la formation d'une couche G dans des fibres du bois formé en tension. Au cours de ces deux thèses, nous avons commencé à explorer la notion de dose-réponse en modulant les traitements. La notion de dose revêt deux aspects : l'amplitude

de la déformation et la fréquence des sollicitations. Certains plants ont donc été sollicités 3 fois par jour alors que d'autres 1 seule fois. De même, l'impact de l'amplitude de la déformation a été testé en jouant sur le rayon de courbure imposé aux tiges. Nous avons alors pu montrer que le nombre de cellules de fibres impactées, ainsi que l'épaisseur de cette couche G augmentent avec la fréquence des flexions. L'épaisseur de la paroi (S1+S2) est aussi modulée positivement pour TFW et CFW. Le bois formé sous tension a donc des points communs avec le bois de réaction des angiospermes. Le TFW, produit par des stimulations transitoires de très courte durée, serait-il un embryon de bois de tension ? C'est un sujet discuté, encore en débat. Les arguments que nous avons défendu à l'occasion du premier article de Jeanne sont de deux ordres (Roignant et al, 2017) : d'une part, la formation du bois de réaction est une réponse à un stimulus extérieur permanent (gravitropisme, phototropisme,...). Il résulte donc probablement de mécanismes de mécanoperception élaborés au cours de l'évolution avec une capacité de percevoir et quantifier ces stress de longue durée. Pour le gravitropisme par exemple, le mécanisme de perception de l'angle d'inclinaison d'une cellule est celui du déplacement de statolithes qui viennent sédimenter, tel un tas de granulaires, sur différentes zones de la paroi des statocytes où ils sont confinés. Ces mouvements ont été étudiés en détail, en particulier en collaboration avec des collègues physiciens de l'Université d'Aix-Marseille (Berut et al., 2018) et leur temps caractéristique évalué de l'ordre de la minute. Il faut donc une modification de l'inclinaison d'au moins une minute avant que la cellule ne perçoive réellement le changement de position. Or, dans nos expérimentations, la sollicitation mécanique transitoire reste de l'ordre de la seconde, bien trop court pour enclencher une mécanoperception de l'inclinaison. Le second argument est d'ordre anatomique car malgré des similitudes, nous avons mis en évidence des différences entre TFW et bois de tension. On observe aussi l'apparition d'une couche G mais, contrairement au bois de tension, celle-ci n'est présente que dans quelques fibres (15-30%) et surtout n'est développée que sur une très fine couche de l'ordre de 1µm contre plusieurs microns dans le cas du bois de tension. Enfin, contrairement au bois de tension, la couche S2 ne semble pas affectée dans son angle de microfibrilles et seule la couche G avec son AMF nul participe à la baisse de l'AMF moyen de la cellule.

Ainsi, les modulations observées peuvent être similaires ou différentes suivant que le bois est sollicité en tension ou en compression. Cela suggère que les différents processus de la formation du bois sont, pour certains, sensibles au signe de la déformation subie (tension vs compression) alors que d'autres sont principalement sensibles à la dose de stress ; laquelle peut se décomposer en terme d'amplitude et de fréquence de sollicitations. Le panel très réduit de fréquences et d'amplitudes testé n'a pas permis de distinguer des différences ou au contraire de conforter une dualité entre ces deux paramètres.

S'ajoute à ce volet la question de l'accommodation aux stress mécaniques. Au laboratoire, Ludovic Martin a montré en effet que lors de sollicitations répétées, la réponse de croissance n'est pas linéaire mais tendait à s'amoinrir après quelques jours de flexions (Martin et al, 2010). Il a aussi retrouvé ce résultat pour l'expression d'un marqueur moléculaire de la mécanoperception PtaZFP2. Désensibilisation des processus de mécanoperception par modulation d'un seuil ? Saturation des capacités de réponses de la plante ? Actuellement, ces questions sont en chantier au sein de l'équipe et nous y travaillons en développant de nouveaux outils de modélisation qui devraient nous aider à mener les expérimentations pertinentes pour y répondre. Cette question des relations dose-réponse et de l'accommodation devrait aussi faire l'objet d'une nouvelle collaboration avec la filière horticole à travers l'Institut technique de l'Horticulture (Astredhor) et dont l'ambition est de proposer des outils prédictifs de l'impact de traitements mécaniques contrôlés en amplitude et fréquence sur le développement de plants horticoles. En effet, cette filière utilise des traitements chimiques hormonaux pour réduire la croissance primaire afin d'obtenir des plants plus touffus et plus robustes qui résistent au vent en sortie de serre. L'interdiction d'utilisation de tels produits est d'actualité et les professionnels ont saisi l'intérêt d'approfondir nos connaissances sur ces processus de thigmomorphogénèse qui pourraient les remplacer.

Les analyses de la croissance et des propriétés du bois formé sous traitement de flexions répétées, avec ou sans stress hydrique, ont été conduites dans le cadre de la thèse de Benjamin Niez (Niez, 2018). Le suivi hebdomadaire des croissances primaire et secondaire a mis en évidence des réponses locales et à distance.

La croissance apicale est affectée par les flexions de tige et par le stress hydrique ; lequel est reconnu depuis longtemps pour limiter tous les processus de développement. L'application conjointe de stress mécaniques et de stress hydrique conduit sans surprise à une réponse encore plus exacerbée (Figure 31). Ces résultats confortent les travaux de la communauté travaillant sur la thigmomorphogénèse et mettent en évidence la présence d'un processus de signalisation longue distance, capable d'être transporté depuis la zone de stimulation mécanique jusqu'à la zone apicale où se situent d'une part le méristème responsable des divisions cellulaires nécessaires à la croissance primaire et d'autre part les cellules nouvellement formées en cours d'élongation longitudinale. A ce jour la nature de ce signal n'est pas encore établie et reste l'objet de travaux que nous menons encore dans l'équipe dans le cadre d'une thèse en cours (Erwan Tinturier) et qui fait suite aux travaux d'une post-doctorante (Rosana Lopez), d'un master II (Sébastien Peraudeau) et d'un doctorant (Jean-Francois Louf) que j'ai encadrés. Nous reviendrons sur cette question de la signalisation longue distance dans un prochain chapitre spécifiquement dédié.

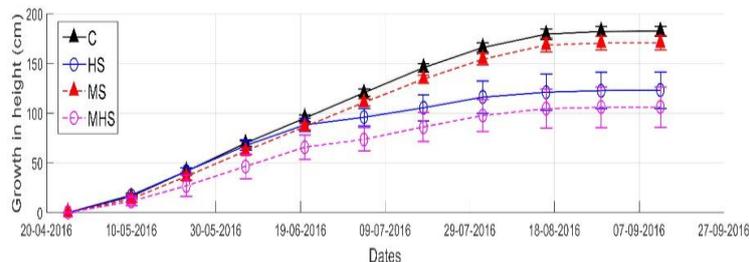


Figure 31 : Impact des stress hydriques et mécaniques sur la croissance apicale des peupliers. La courbe en noir (C) représente la croissance en hauteur des arbres témoins bien irrigués. La courbe bleue (HS) représente les arbres en stress hydrique (cf Figure 29). La courbe rouge (MS) représente les arbres bien irrigués et fléchis régulièrement. La courbe rose (MHS) représente les arbres en stress hydrique et fléchis. (Niez et al. 2019)

Pour la croissance radiale, nous avons au contraire observé un effet de stimulation, lequel était déjà bien décrit dans la littérature du « flexure wood ». Par contre, l'application directionnelle contrôlée que nous avons appliquée a permis de décortiquer les processus en générant un champ de déformation hétérogène mais connu (Figure 28). Nous avons alors pu mettre en évidence une anisotropie de la réponse de croissance dans la section ; avec une augmentation de diamètre très forte dans les zones où la sollicitation mécanique est de grande amplitude et quasi nulle dans la direction correspondant à la ligne neutre de la tige, théoriquement très peu déformée. Ces réponses différenciées conduisent rapidement à une ovalisation des sections. Ces résultats confirment à une échelle très locale une théorie modélisée sous le nom de S<sup>3</sup>M (Sum of Strain Sensing Model) (Coutand and Moulia, 2000, Moulia et al, 2015). L'hypothèse de base stipule que la signalisation moléculaire induite par une cellule est proportionnelle à son volume et à l'intensité de la déformation qu'elle subit. Ce modèle avait été validé au PIAF à l'échelle de la tige fléchie et mis en relation avec la réponse physiologique de croissance secondaire (Coutand et al, 2009).

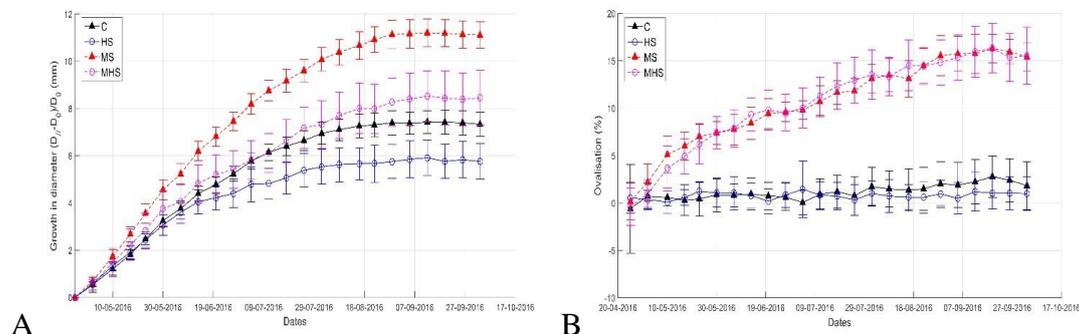


Figure 32 : Impact des stress hydriques et mécaniques sur la croissance secondaire des peupliers au cours d'une saison. (A) Augmentation de diamètre relative depuis le début de l'application des stress. (B) Ovalisation des sections. Les courbes en noir (C) représentent les arbres témoins bien irrigués. Les courbes bleues (HS) représentent les arbres en stress hydrique (cf Figure 29). Les courbes rouges (MS) représentent les arbres bien irrigués et fléchis régulièrement. Les courbes roses (MHS) représentent les arbres en stress hydrique et fléchis. (Niez et al. 2019)

L'effet remarquable est l'impressionnante similitude de la réponse thigmomorphogénétique entre les arbres bien irrigués et ceux en stress hydrique. A la fin d'une saison de croissance, les arbres correctement irrigués et régulièrement fléchis montrent une croissance augmentée de plus de 50% par rapport aux témoins. Les arbres en stress hydriques montrent quant à eux, une croissance secondaire nettement réduite. Pour les écophysiologistes, cette réduction est communément imputée à la limitation de la ressource en eau qui contraint le fonctionnement hydraulique de l'arbre en réduisant la transpiration, l'ouverture des stomates et donc l'assimilation du carbone nécessaire à l'élaboration du bois. On constate ici que ce simple schéma ne tient pas. En effet, la stimulation mécanique d'un arbre en stress hydrique génère une augmentation très forte de l'activité cambiale qui conduit à une stimulation de la croissance radiale. Pour une même dose de stimulation mécanique (en fréquence et amplitude), on retrouve le facteur de 50% précédemment observé pour les arbres irrigués. Ce résultat pose la question suivante : comment des arbres à la croissance fortement contrainte par les ressources en eau, ont été capables de moduler le fonctionnement de leur système photosynthétique, avec le même système foliaire, pour accroître aussi considérablement leur assimilation de carbone ? Nous proposons ici d'invoquer la notion des puits de carbone. L'arbre gère sa production et répartition de biomasse en fonction des éléments à sa disposition (eau, lumière, éléments minéraux...) mais aussi en fonction des puits, c'est-à-dire de la demande d'allocation des différents organes. On peut donc raisonnablement faire l'hypothèse que l'application des flexions, en mettant l'arbre dans une situation mécanique potentiellement dangereuse pour sa survie, génère une nouvelle force de puits sur la croissance secondaire qui augmente considérablement son diamètre.

L'impact sur le comportement mécanique de la tige est majeur. Il faut rappeler ici que la rigidité de flexion d'une poutre, qui relie la force  $F$  appliquée au niveau de déformation subi, est une combinaison d'une part des propriétés du matériau qui la compose, mais aussi de la géométrie de sa section. On écrira alors la relation de RDM entre le niveau de déformation longitudinale  $\varepsilon$  des tissus et la force appliquée :

$$\varepsilon \approx E I F$$

où  $E$  est la module d'Young longitudinal,  $I$  le moment quadratique de la section ; le produit  $EI$  étant appelé la rigidité de flexion de la poutre qui pour une section ovale s'écrit :

$$I = \pi \frac{d D_{//}^3}{64}$$

où  $D_{//}$  est le grand axe de la section dans la direction de la flexion et  $d$  son axe perpendiculaire. Ainsi, l'impact d'une modulation de  $D_{//}$  se traduit sur la rigidité de flexion par un effet à la puissance au cube. Augmenter la section d'une tige, en particulier localement dans la direction des sollicitations mécaniques subies, est donc une réponse particulièrement efficace et peu coûteuse en énergie de construction si on la compare à la biomasse qu'il serait nécessaire d'allouer pour augmenter de module d'Young dans les mêmes proportions. Des mesures du comportement de la tige, réalisées post-mortem, et un petit modèle de RDM lui-même alimenté par l'analyse des images des sections, nous ont permis de quantifier cet effet. La rigidité de flexion  $EI$  des arbres sollicités a été multipliée par plus de 3 et plus de 90% de cet impact résulte de l'ajout de biomasse préférentiellement dans les zones mécaniquement pertinentes (Figure 33). Même en évitant soigneusement de parler de « stratégie » de l'arbre, on ne peut que constater ici l'extrême efficacité de cette réponse physiologique et parler de « bénéfique adaptatif » dans le sens où ces ajustements du développement permettent à la tige de réduire considérablement les déformations subies en cas de nouvelle sollicitation mécanique.

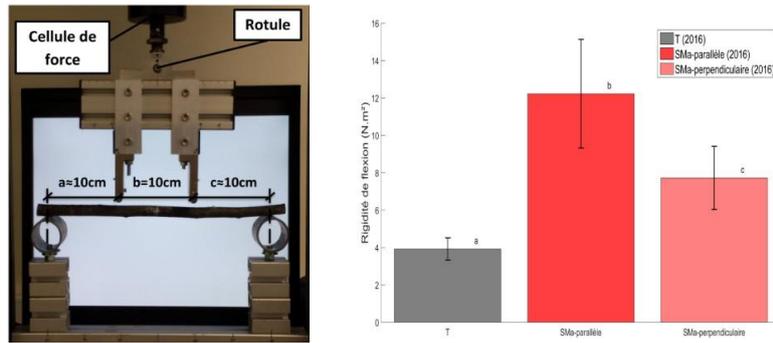


Figure 33 : Comportement mécanique des tiges en flexion. L'augmentation de diamètre dû à la thigmomorphogénèse induit une augmentation de la rigidité de flexion par 3 dans la direction de sollicitation et par 2 dans la direction perpendiculaire. (Niez et al. 2020)

Cette distribution de biomasse dans la section n'est pas symétrique. En effet, nous avons observé une asymétrie entre les zones en tension et les zones en compression. Une analyse par éléments finis réalisée sur Comsol a permis, de nouveau à partir des images des sections, de quantifier l'impact sur le comportement mécanique. Nous avons en particulier montré que l'ajout préférentiel de matière du côté comprimé translate la ligne neutre vers cette zone et augmente le niveau de stress en tension et réduit celui en compression. Or, la structure cellulaire du matériau bois lui confère une résistance bien moindre en compression qu'en tension. L'effet de l'asymétrie de la section tend donc à rendre la poutre plus performante vis-à-vis de la flexion (Niez et al, 2019).

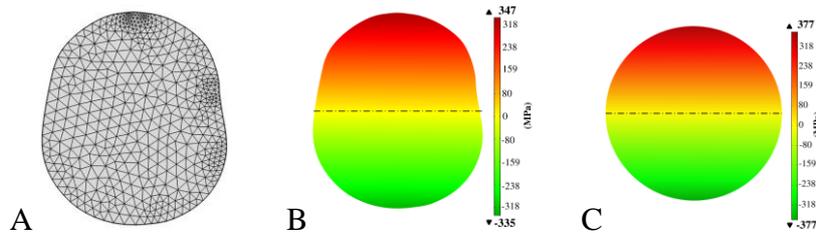


Figure 34 : Modélisation du comportement mécanique d'une poutre en flexion. La forme de la section est directement issue d'une image de la section. (A) Les contours sont détectés et le maillage par éléments finis construit sur cette base. (B) Distribution des contraintes longitudinales lors d'une flexion (C) Comparaison avec une distribution isotrope (Niez et al, 2019).

La synthèse de ces réponses de croissance de l'arbre est relativement simple : l'application de stress mécaniques réguliers ajoute une force de puit pour la croissance secondaire en rapport avec le niveau de sollicitation. Cet ajout de biomasse localisé conduit à une « ovalisation » de la section et à une augmentation forte de la rigidité de flexion dans la direction de sollicitation appliquée ; l'asymétrie apportant quant à elle la sécurité en terme de rupture à la compression. Ici encore, on pourra parler de bénéfice adaptatif de la réponse physiologique. La démonstration que ce processus de thigmomorphogénèse reste efficace en cas de réduction forte de la ressource en eau semble indiquer le caractère crucial de cette réponse pour garantir la pérennité de l'arbre. Pour compléter ce tableau biomécanique, rappelons ici l'observation sur la réduction de la croissance en hauteur (Figure 31) qui, dans le contexte du vent, a un effet double :

1) Les profils de vent montrent des vitesses dont l'intensité croît avec la hauteur considérée. Or, la force  $F$  appliquée par le vent sur un corps évolue de façon quadratique avec cette vitesse  $U$ .

$$F = \frac{1}{2} \rho C_x A_{\perp} U^2$$

où  $\rho$  est la densité de l'air,  $C_x$  le coefficient de pénétration dans l'air et  $A_{\perp}$  la section apparente de l'objet dans la direction du vent. Une hauteur moindre conduit donc à réduire la force totale appliquée par le vent sur la structure.

2) Le moment fléchissant est directement proportionnel à la hauteur du point d'application de la force sur l'arbre. Ces deux impacts cumulés confèrent un bénéfice adaptatif puisqu'ils conduisent à une réduction des déformations longitudinales subies par la tige.

On peut alors se demander si l'on retrouve ces caractéristiques de réponses physiologiques sur des arbres en conditions naturelles. Pour cela, j'aime montrer cette expérience démarrée il y a plus de 25 ans dans la vallée du Rhône. Mécanicien découvrant la filière bois, je ramenais quelques branches de peupliers du LMGC où j'effectuais mon stage de DEA « Sciences du Bois » et les plantais en ligne le long d'un champ, très exactement à la perpendiculaire de la direction du vent dominant ici très canalisé par la géographie (nous sommes ici dans l'ancienne vallée du Rhône, direction Nord-Sud).



Figure 35 : Installation d'une rangée de peupliers (I 214) dans un couloir de vent naturel généré par l'ancienne vallée du Rhône. La fréquence et l'intensité des vents Nord-Sud ( $27 \text{ km h}^{-1}$  en moyenne avec des moyennes de maximales sur 10 min de  $71 \text{ km h}^{-1}$  et des rafales régulières à plus de  $110 \text{ km h}^{-1}$ ) ont induit une ovalisation des tiges de peuplier dans la direction Nord-Sud.

L'effet dirigé du vent dans ce couloir a rapidement engendré une ovalisation des tiges. Après plus de 20 ans, on peut estimer l'impact de cette distribution particulière sur le comportement mécanique des tiges. Sans arbres témoin dans cette expérimentation fortuite, en se référant à la croissance radiale dans la direction perpendiculaire au vent on peut calculer que la rigidité de flexion des tiges est à ce jour 40% plus élevée que si l'activité cambiale avait été homogène sur toute la périphérie.

Ce volet biomécanique montre à quel point l'aspect quantitatif des processus de croissance joue le rôle majeur permettant de répondre efficacement à la nécessité imposée par les déformations subies ; ce qui nous a conduit à assumer le titre du premier article de Benjamin Niez « Water stressed or not, the mechanical acclimation is a priority requirement for trees » (Niez et al, 2019).

Mais cette réponse n'est pas la seule puisque la thigmomorphogénèse se décline aussi sur le volet qualitatif. Nous l'avons abordé dans le cadre de la thèse de Jeanne Roignant, la modulation des processus de croissance impacte donc aussi la phase de différenciation cellulaire, et donc le type de bois formé. En toute logique, ces modifications de structures entraînent des ajustements des propriétés du bois vert à l'échelle tissulaire. Peu de travaux rapportent des mesures pour étayer cette hypothèse. On citera principalement les articles de Telewski et de ses collaborateurs (Kern et al, 2005, Pruyn et al, 2000, Telewski 2016, Telewski and Pruyn, 1998) sur *Abies fraseri* et sur des peupliers hybrides qui indiquent quelques résultats sur une légère modulation du module d'Young et sur le module de rupture du « Flexure wood ».

Cette question fut l'objet principal de la thèse de Benjamin Niez qui s'est intéressé aux propriétés mécaniques et hydrauliques des tissus formés sous sollicitations répétées de tension ou de compression. Que ce soit pour l'hydraulique ou pour la mécanique, il a fallu développer des stratégies d'échantillonnage et de mesures locales spécifiques à cette échelle millimétrique.

Pour l'hydraulique, les mesures ont été réalisées juste après le prélèvement. La capacité de conduction et la sensibilité à la cavitation ont été les propriétés mesurées dans chacun des tissus (TFW, CFW et NW). Pour la conduction, nous avons repris une méthode proposée par Mayr and Cochard (2003) basée sur la mesure du flux dans un échantillon dont les extrémités sont soumises à un différentiel de pression hydraulique. La mesure du flux est réalisée localement grâce à l'implantation d'aiguilles dans les différents tissus d'intérêt

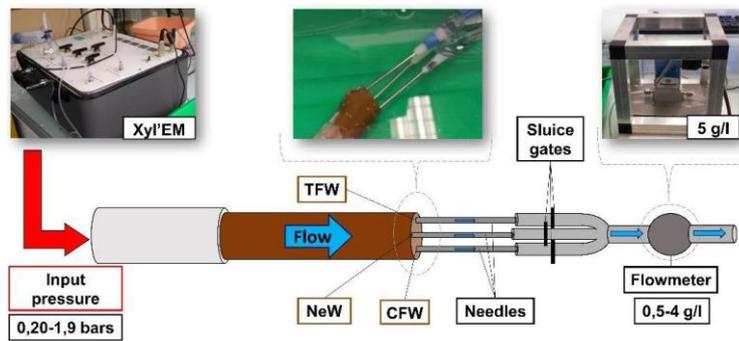


Figure 36 : Mesure de conduction hydraulique à l'échelle tissulaire. Un « Xyl'em » permet de contrôler l'application de la pression hydraulique. La mesure de flux est réalisée successivement en sortie de chacune des aiguilles plantée dans une zone de bois formée pendant la période d'application des flexions quotidiennes. (Niez, 2018)

Ces mesures ont montré une grande variabilité des résultats mais nous avons pu extraire quelques tendances. Les tissus formés sous sollicitations mécaniques répétées, qu'elles soient en tension (TFW) ou en compression (CFW), ont montré des capacités de conduction fortement réduites (respectivement -52% et -59%) par rapport au bois formé sur la ligne neutre. Ce résultat est en complète adéquation avec les mesures anatomiques réalisées durant la thèse de Jeanne Roignant où nous avons observé un nombre réduit de vaisseaux qui montraient eux-mêmes de plus faibles diamètres dans les TFW et CFW. La capacité de conduction spécifique ; c'est-à-dire par unité de surface de xylème considéré, étant directement liée par la loi de Poiseuille à ces paramètres (Eq 1), c'est en toute logique que la conduction spécifique des bois issus de la thigmomorphogénèse se voit réduite.

La sensibilité à la cavitation a nécessité une mise au point méthodologique complètement inédite basée sur l'utilisation d'une centrifugeuse et l'observation directe de l'embolie des tissus par microtomographie à rayons X. Nous l'avons vu précédemment, cet outil permet une observation 3D non destructive dans le sens où l'on peut se permettre de ne pas séparer physiquement les tissus entre eux et de garder la tige intacte. La méthode mise en place a donc consisté à générer une tension hydraulique entre les extrémités du segment de tige prélevé (34 cm de longueur) à l'aide d'une centrifugeuse (typiquement les dispositifs « Cavitron » développés au PIAF au sein de la plateforme Phénobois) puis à scanner la partie centrale de l'échantillon par microtomographie à rayons X. L'opération, répétée avec des incréments de tension hydraulique, permet d'accéder à la description de la distribution de l'embolie au sein de l'échantillon, depuis l'état natif jusqu'à l'embolie totale de la tige.

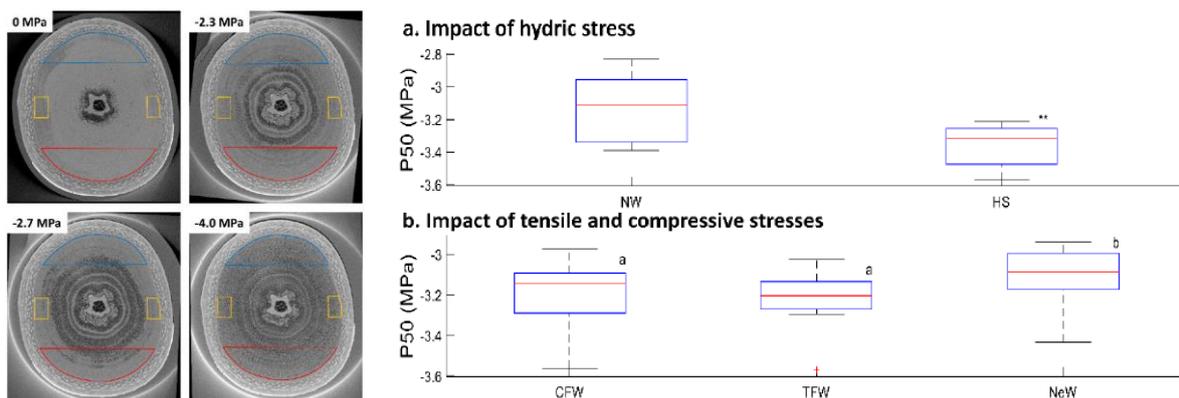


Figure 37 : Observation et mesures de la propagation de l'embolie par microtomographie à rayons X au cours de la mise en tension des colonnes d'eau du système vasculaire. L'accès à une information locale sur le même échantillon permet de tracer les courbes de sensibilité à la cavitation indépendamment pour chacun des tissus d'intérêt ; ici le bois formé sous tension répétées (TFW, ROI en bleu), sous compression (CFW, ROI en rouge) et sur la ligne neutre (NeW, ROI en jaune), et d'en extraire le paramètre P50, pression ayant engendré la perte de 50% de la conduction hydraulique. (Thèse B. Niez).

Globalement, nous avons observé une augmentation de la résistance à la cavitation induite par le traitement de stress hydrique. On retrouve ici des résultats décrits dans la littérature et qui rapportent un processus de plasticité phénotypique (Awad et al , 2010) permettant à l'arbre d'acclimater ses structures à ces conditions de croissance contraignantes. L'originalité du travail réside ici dans la comparaison intra-arbre des propriétés des différents tissus. Nous avons ici montré que les sollicitations de tension ou compression induisaient aussi une légère augmentation de la sensibilité à la cavitation en comparaison des tissus formés autour de la ligne neutre. On peut alors faire le lien avec la structure anatomique et la petite taille des vaisseaux qui est souvent un indicateur mentionné dans la littérature. Toutefois, des travaux récents menés dans l'équipe Sureau du PIAF (thèse Cédric Lemaire) semblent indiquer que la plus faible densité de vaisseaux par unité de surface ; laquelle réduit leurs interconnexions, serait un paramètre explicatif plus pertinent (Lemaire et al. 2021).

Le second volet important de la thèse de Benjamin Niez est celui de l'acclimatation des propriétés mécaniques du bois formé lors du processus de thigmomorphogénèse. Ici encore, la pertinence d'un échantillonnage local est un point clef du travail. Il a fallu réaliser des poutres millimétriques, véritables petites allumettes aux dimensions très contrôlées. Celles-ci ont été testées soit en flexion sur une micro machine d'essais commerciale (Figure 39), soit en rupture par choc sur un dispositif entièrement développé au laboratoire.

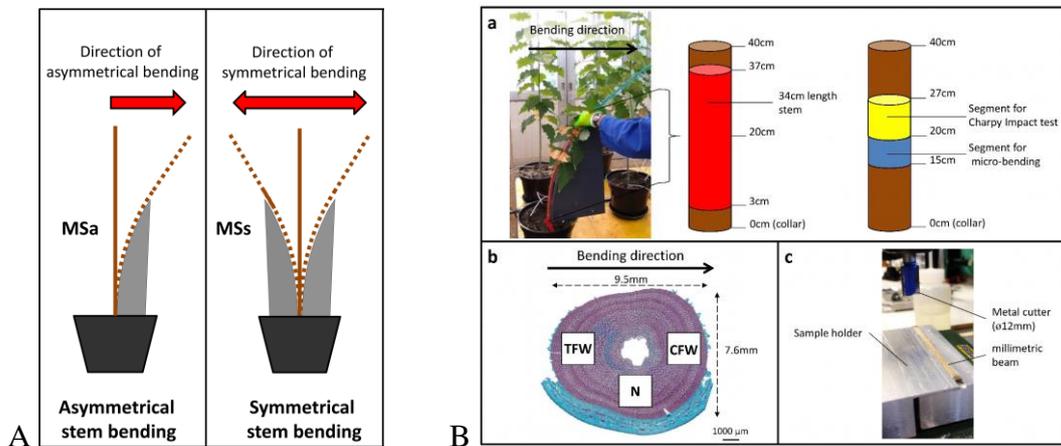


Figure 38 : (A). Modes de sollicitations asymétrique ou symétrique des peupliers. (B). Echantillonnage local pour la mesure des propriétés hydrauliques et/ou mécaniques des tissus formés sous sollicitations répétées en tension ou compression. Les poutres parallélépipédiques (section  $2 \times 2 \text{ mm}^2$ ) ont été usinées sur une fraiseuse grâce à un support spécifique développé au PIAF. (Niez et al, 2020).

Celui-ci repose sur le principe du mouton pendule de Charpy : un pendule équipé d'une masse lâchée à vitesse nulle vient choquer l'éprouvette qui se rompt. Le choc freine le pendule qui perd une part de son énergie cinétique (Figure 39). L'enregistrement rapide de la première oscillation du pendule permet de remonter à l'énergie absorbée lors de la rupture et ainsi de caractériser la résilience ; définie comme l'énergie ramenée à la section de l'échantillon.

Notons ici que nous avons rajouté une modalité de traitement pour les peupliers fléchis. Certains ont été fléchis uniquement selon un sens alors que d'autres ont été sollicités alternativement selon 2 sens opposés, sollicitant alors les tissus alternativement en compression et en tension (Figure 38). Cette nouvelle modalité permet alors de recréer, de façon contrôlée, le « Flexure Wood » tel que décrit par F. Telewski et se rapproche aussi des oscillations que l'on peut observer sur l'arbre au vent *in natura*.

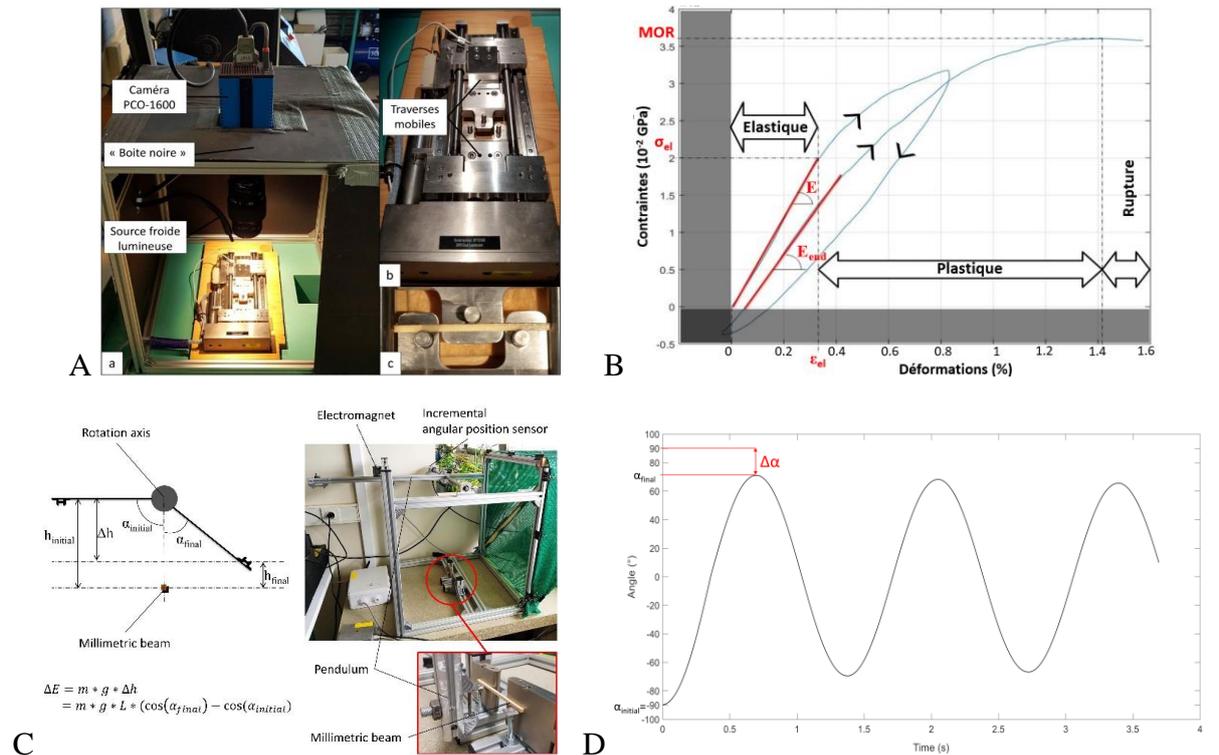


Figure 39 : Dispositifs de caractérisation des propriétés mécaniques à une échelle millimétrique. (A – B) Les flexions des allumettes ont été réalisées sur une micromachine d’essais (Deben). L’ajout d’une caméra permet le suivi de la déformation réelle de l’échantillon et de s’affranchir des problèmes de poinçonnement transverses. Plusieurs cycles de flexion permettent de caractériser le comportement élastique, un endommagement plastique et une contrainte de rupture. (C – D) Mouton pendule de Charpy miniaturisé. La mesure de différence d’énergie potentielle permet d’estimer l’énergie absorbée par l’échantillon lors de la rupture. (Niez et al. 2020)

Nous avons pu mettre en évidence des comportements mécaniques différenciés entre les types de tissus considérés. Le bois formé sous tension ne semble pas avoir été très affecté dans son module spécifique. Par contre, le bois formé sous compression montre un module spécifique fortement altéré (-23%), résultat en grande partie dû à l’augmentation de son infradensité. Le flexure wood, issu des sollicitations symétriques alternées, montre le même type de comportement. Les résultats sur l’endommagement sont encore plus marquants. L’endommagement est ici défini comme la réduction relative du module d’élasticité après une déformation importante. La mesure consiste donc à mesurer le module d’Young initial E en faibles déformations dans la zone élastique, à endommager les tissus au-delà de cette zone élastique (0.8%) puis de remesurer un module d’Young E<sub>end</sub> (Figure 39 : Dispositifs de caractérisation des propriétés mécaniques à une échelle millimétrique. (A – B) Les flexions des allumettes ont été réalisées sur une micromachine d’essais (Deben). L’ajout d’une caméra permet le suivi de la déformation réelle de l’échantillon et de s’affranchir des problèmes de poinçonnement transverses. Plusieurs cycles de flexion permettent de caractériser le comportement élastique, un endommagement plastique et une contrainte de rupture. (C – D) Mouton pendule de Charpy miniaturisé. La mesure de différence d’énergie potentielle permet d’estimer l’énergie absorbée par l’échantillon lors de la rupture. (Figure 39). On peut alors définir l’endommagement relatif :

$$Damage (\%) = \frac{E_{end} - E}{E} \times 100$$

On constate alors que le bois formé sous compression répétées montre un endommagement quasiment 2 fois plus faible que tous les autres tissus (formé sous tension ou témoin). Seul le flexure wood, une fois de plus, montre un comportement complètement similaire. C’est-à-dire que ces tissus ont développé une capacité d’encaisser de grandes déformations sans dégradation forte des propriétés !

Si l'on regarde maintenant le comportement lors de la rupture, de nouveau, le bois formé sous compression, comme le flexure wood, se distingue avec une énergie de rupture nettement supérieure aux autres tissus (+30%). Les tests en flexions montrent quant à eux un module de rupture aussi très augmenté pour les bois tissus issus des arbres sollicités (+40%).

On retiendra de ces expérimentations ici résumées en quelques lignes, d'une part que les traitements de compression répétés semblent plus affecter les propriétés mécaniques du bois vert que la tension. La densité seule du matériau ne permet pas d'expliquer ces modulations. Il faut chercher l'explication plus finement, à l'échelle de la structure pariétale. En collaboration avec l'UMR Sylva (INRAE Nancy), nous avons réalisé des mesures d'angle de microfibrilles (AMF) sur l'ensemble des échantillons. Cette mesure est réalisée par diffraction de rayons X et donne une indication de la valeur moyenne de l'AMF intégrée dans l'épaisseur de l'échantillon. Une relation très nette se dégage ici entre le module spécifique de nos allumettes et l'AMF. La communauté des Sciences du Bois connaît bien cette relation qui, d'un point de vue théorique, paraît évidente : un AMF important réduit le module longitudinal de la paroi et tel un ressort, permet de supporter de plus grandes déformations de compression. Mais force est de constater que les mesures locales, qui plus est sur bois vert, sont finalement très éparses dans la bibliographie et rares sont celles qui peuvent proposer ainsi un lien direct entre l'AMF et propriétés mécaniques locales.

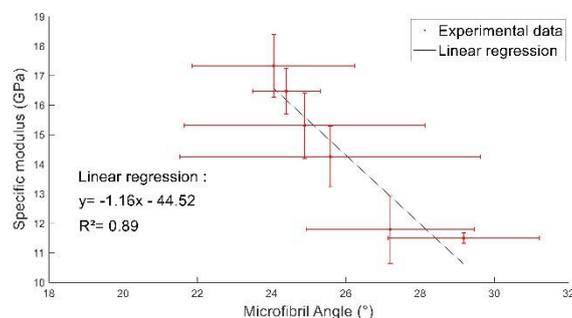


Figure 40 : Evolution du module spécifique du bois vert (peuplier 717-1B4) avec l'angle de microfibrilles mesuré par diffraction de rayons X. (Niez et al, 2020)

Nous retiendrons aussi que le flexure wood issu de sollicitations alternées, bois probablement le plus commun *in natura* en raison des oscillations des arbres, semble être majoritairement piloté par le stress de compression : en effet, le comportement mécanique du flexure wood, ici évalué à travers divers paramètres d'élasticité et de rupture, semblent identique à celui du bois formé sous sollicitations uniquement de compression. La question initiale n'était cependant pas triviale. Que se passe-t-il lorsqu'un tissu perçoit alternativement des efforts de compression et des efforts de tension. Les deux stress s'annulent-ils ? La réponse est maintenant assez claire mais invite à réfléchir à la question d'un éventuel bénéfice adaptatif. Or, on sait que le bois, par sa structure cellulaire a une résistance à la rupture plus faible en compression qu'en tension. Sous sollicitation alternées, la réponse qui consiste à élaborer un bois capable de soutenir des grandes déformations en compression semble donc mécaniquement très pertinente à l'échelle de l'organe.

Le trade-off inéluctable se reporte sur le module d'élasticité intrinsèque des tissus. Mais nous avons vu précédemment que la croissance secondaire augmentait considérablement la quantité de bois formé. La combinaison des deux réponses, qualitative et quantitative, est incroyablement pertinente car conduit à la construction d'une tige dont le comportement mécanique (tige rigidifiée avec un bois plus souple), est complètement en adéquation avec l'historique des sollicitations de flexion subies puisque conduit *in fine* à une réduction des contraintes subies par les tissus lors des flexions ultérieures. A l'échelle de l'arbre et même du peuplement, cela corrobore les observations empiriques des forestiers qui rapportent que les arbres exposés au vent, typiquement en bordure de forêt, résistent mieux aux grands événements que sont les tempêtes, signe de leur acclimatation mécanique.

A travers ces deux thèses, nous avons vu comment l'arbre perçoit les sollicitations mécaniques qu'il subit jour après jour, comment les processus de croissance, primaire et secondaire, sont ajustés au niveau local ou à distance, et produisent des structures qui à l'échelle de l'individu, comme à l'échelle tissulaire, amènent à un important bénéfice adaptatif mécanique qui lui permet d'être mieux armé pour

résister aux sollicitations futures. Nous avons vu aussi le caractère crucial du dimensionnement mécanique qui conduit tous les arbres à même de faire de la croissance, même en situation de limitation de ressource en eau, à modifier leur fonctionnement physiologique pour alimenter le puits de carbone additionnel créé par le stress mécanique. Cela suppose probablement une modification importante du régime photosynthétique et des mesures complémentaires permettraient ici de vérifier ces hypothèses de fonctionnement physiologique.

Un commentaire rétrospectif sur toutes les expériences rapportées ici : dans des conditions expérimentales particulières, en serre, nous sommes assez loin des conditions naturelles. Partant de l'hypothèse du modèle S<sup>3</sup>M que les cellules perçoivent le niveau de déformation, nous avons toujours imposé des déformations d'amplitude contrôlée. Semaine après semaine, les arbres ont ajusté leur croissance en réponse à ce niveau de sollicitation. Mais chaque semaine, nous avons ajusté nos dispositifs, et en particulier la force, pour appliquer à nouveau le même niveau de déformation ! Ce n'est évidemment pas le cas *in natura*, où on peut aisément intuitiver que les sollicitations quotidiennes sont globalement du même ordre de grandeur en terme de force ; et non de déformation ; et que l'acclimatation continue conduit à réduire le niveau de déformation induit ; et ainsi la réponse thigmomorphogénétique. Il faut alors aussi tenir compte des fluctuations et en particulier des épisodes de vent plus rares mais de plus forte intensité qui vont à nouveau induire de fortes déformations et donc une nouvelle réponse thigmomorphogénétique. Nous l'avons vu précédemment, la notion d'accommodation aux stress répétés prend ici tout son sens ; et c'est donc l'historique des déformations qu'il faut prendre en considération, en introduisant d'éventuels seuils de perception qui ne seraient pas fixes mais pourraient se voir ajustés en fonction des sollicitations courantes, pour comprendre cette brique du mécanisme de mécanoperception... Ce thème est l'objet des travaux de modélisation en cours dans l'équipe dans le cadre d'une collaboration entre biomécaniciens, modélisateur et biologistes et recoupe la question de l'évolution ontogénique de la thigmomorphogénèse. Ce thème est très peu étudié et pourtant, malgré tout ce que nous avons vu précédemment, globalement, au premier ordre, à partir d'un certain stade, la forme d'un tronc est cylindrique, suggérant l'existence d'une asymptote et d'un mécanisme de « régularisation » dont tout reste à découvrir.

Enfin, il faut ici faire un dernier commentaire sur la notion de « témoins ». Durant toutes ces années, dans toutes les expérimentations menées en laboratoire, nous avons appelé « traités » les individus soumis à des sollicitations mécaniques répétées et « témoins » ceux qui, poussant en serre, ne subissent aucune déformation imposée. Cette vision, très orientée, est quelque peu biaisée dès que l'on s'intéresse aux conditions de croissance des arbres en milieu naturel. Quels que soient leur position géographique, leur statut social, etc, les arbres sont en permanence soumis à des stress mécaniques d'intensités et fréquences variés. La thigmomorphogénèse est donc un processus quotidien de réponse qui permet l'ajustement continu indispensable des structures de l'individu pour lui assurer sa pérennité et en condition, naturelle, ceux sont eux les témoins ; et les arbres haubanés par l'homme, les (mal)traités !

## **B. Axe 2 : Le bois vecteur de signalisation longue distance**

Dans les chapitres précédents, nous avons vu comment, à la suite d'une stimulation mécanique, typiquement lors de la flexion d'une tige, on observe deux types de réponses : une réponse très locale, ici la réponse de formation du bois qui se traduit au niveau du cambium en terme de divisions puis de différenciation cellulaire ; et une réponse à distance qui ici tend à ralentir le processus de croissance primaire au niveau des apex. Il existe donc un mécanisme de transport de l'information, une signalisation, entre la zone de stimulus et la zone où s'effectue la réponse physiologique. La nature de ce signal reste à ce jour inconnue et plusieurs hypothèses ont été mises par Malone en 1993 (Malone 1993). Les trois grandes hypothèses formulées sont respectivement la voie du transport de composés chimiques par les canaux du système vasculaire, une signalisation électrique et enfin une signalisation de type hydraulique qui emprunterait aussi les voies du système vasculaire.

L'hypothèse du transport chimique a longtemps été privilégiée car de nombreuses hormones de signalisation ont été identifiées chez les plantes [Neel and Harris, 1971, Choi et al 2016]. Cependant, depuis quelques années, des expérimentations ont suggéré que la vitesse de transport de sève dans le système xylémien serait trop lente pour être compatible avec le délai assez court de réponse des méristèmes apicaux. A ce jour, la question reste ouverte.

La seconde hypothèse, celle de la signalisation électrique, est souvent associée à des réponses présentant des mouvements rapides observés sur des plantes comme *Dionaea muscipula*, carnivore, qui referme ses lobes sur sa proie ou sur *Mimosa pudica* dont chacun a pu constater les mouvements de feuilles dès le premier contact avec un corps étranger. Ces signaux ont été largement décrits et l'on distingue deux grandes familles (Mousavi et al., 2013, Hedrich et al., 2016):

- le potentiel d'action, dépolarisation brutale et transitoire du potentiel membranaire d'une cellule, est capable de se propager sur de courtes distances mais surtout, tel un interrupteur, a un caractère binaire on/off, incompatible avec l'induction de réponses proportionnelles à l'intensité du signal mécanique observé lors de la thigmomorphogénèse (Oda, 1975, Kohler, 1986, Kikuyama, 1989).
- L'onde de dépolarisation, aussi appelée onde lente, est observée sur les plantes typiquement suite à un traitement lésant, comme une coupure ou une brûlure (Pickard, 1973, Frachisse, 1985). Elle peut se propager sur de longues distances, à une vitesse de l'ordre du mm min<sup>-1</sup> et varier d'amplitude avec l'intensité du stimulus (Houwink, 1935). Elle est donc a priori un candidat compatible avec les mécanismes de thigmomorphogénèse.

La troisième hypothèse a été proposée bien plus tard, dans les années 90 par Malone and Stankovic, 1991, Malone, 1993, Malone, 1994, Julien, 1993 ; lesquels suggèrent qu'une stimulation mécanique puisse générer un signal hydraulique capable de se propager rapidement dans le système vasculaire. Cette hypothèse, bien que séduisante, a fait l'objet de peu de recherches qui se sont limitées à des stress lésants et en aucun cas à des déformations mécaniques de faible amplitude tels que les flexions que nous étudions dans le cadre des réponses physiologiques de l'arbre au vent.

Depuis 2010, nous nous sommes attachés à creuser cette hypothèse d'onde hydraulique dans le cadre de l'encadrement de Post-doc, master et doctorants. En 2010, avec Rosana Lopez (Universidad Politecnica de Madrid) alors en post-doc, nous avons cherché à établir des liens entre des déformations mécaniques et le comportement hydraulique d'une branche. Pour cela, nous avons intégré au sein d'une machine d'essais mécaniques, un système permettant de générer une différence de potentiel hydraulique entre les extrémités d'un segment de branche et de mesurer en continu le flux résultant pendant une flexion 4 points. C'est lors de ces premières expérimentations que nous avons mis en évidence la génération d'une variation de débit, alors très transitoire, au sein du système vasculaire. Cette variation de débit peut être assimilable à une augmentation locale de pression, hypothèse que nous avons confirmée lors de mesures de pression effectuées directement en système fermé par des capteurs installés aux extrémités.

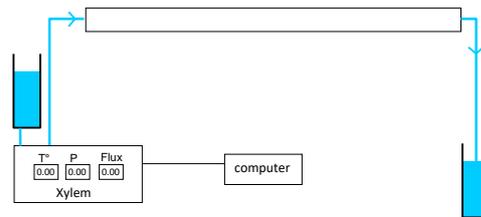
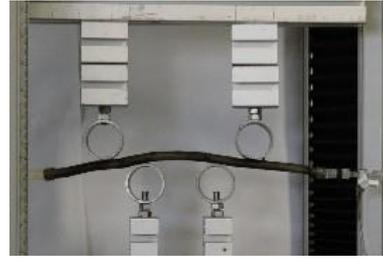


Figure 41 : Mise en évidence de l'existence d'un couplage hydrau-mécanique lors de la flexion d'un segment de branche. La flexion génère un pic de débit transitoire assimilable à une augmentation de pression au sein du système vasculaire.

Première grande nouvelle : la flexion d'une branche engendre une surpression hydraulique dans son système vasculaire ! De plus, ce différentiel de pression apparaît quasiment instantanément et augmente avec l'amplitude de la flexion ; deux critères importants pour candidater au concours du signal longue distance que nous recherchons. L'architecture hydraulique du bois étant fortement dépendante de la structure anatomique, nous avons répété ces expérimentations avec succès sur diverses essences de gymnospermes et angiospermes. Les résultats révèlent alors une forte variabilité interspécifique (Lopez et al, 2014).

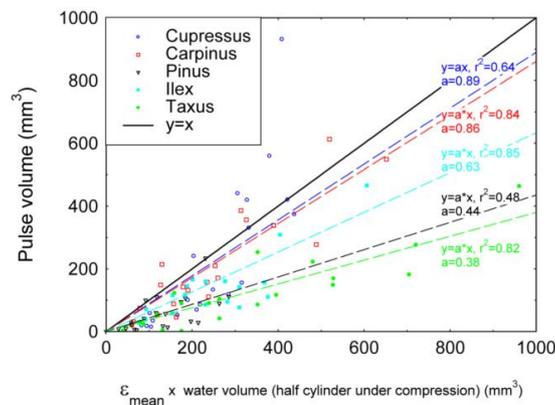


Figure 42 : Variabilité interspécifique de l'amplitude de la surpression hydraulique en fonction du niveau de déformation  $\epsilon$  imposé par la flexion (Lopez et al, 2014)

Quel phénomène mécanique est à l'origine de cette surpression ? Quels sont les paramètres structuraux du bois qui pilotent ce phénomène ? Quel facteur mécanique est en jeu, déformation, contrainte ? Quels sont les canaux impliqués dans le système vasculaire ? Ce signal est-il capable de se propager ? Cette surpression peut-elle être mesurée au sein d'un arbre sur pied ? Cette surpression est-elle capable d'engendrer un arrêt de croissance apicale ? Après la découverte de ce signal, une avalanche d'interrogations se sont posées. Il nous a fallu huit ans pour y répondre ; et quelques-unes subsistent encore...

L'origine mécanique de ce phénomène n'est pas triviale. Dans le volume fermé que représente le système hydraulique de la branche, une surpression ne peut être initiée que par une variation de volume des canaux. Au cours d'une flexion dans un milieu homogène, la théorie de la RDM nous indique qu'une moitié de la poutre subit des efforts de tension longitudinale alors que l'autre moitié subit des efforts de

compression longitudinale. Une moitié de la poutre voit donc son volume augmenté alors que l'autre voit son volume diminuer ; de façon parfaitement symétrique ; n'expliquant en rien le phénomène physique. D'autre part, les analyses statistiques sur les caractéristiques du bois ne nous ont pas apporté de réponse au détail près qu'il semblait, sans que nous puissions l'expliquer, que les essences présentant un bois de forte rigidité engendraient un pulse hydraulique de plus forte amplitude.

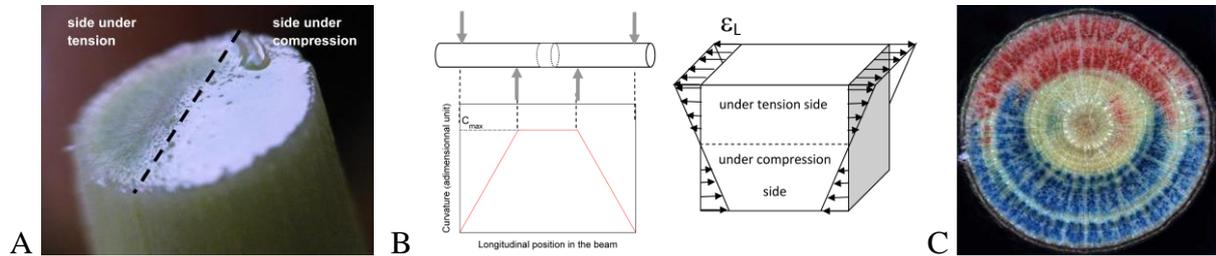


Figure 43 : (A) Visualisation de l'expulsion d'eau par l'extrémité de la zone en compression lors d'une flexion d'un segment de tige. (B) Champ de déformations longitudinales estimé par la théorie de la Résistance Des Matériaux (C) Coloration différenciée de la zone en tension (bleu astra) et de la zone en compression (safranine). (Lopez et al, 2014)

Le bois, avec sa structure hétérogène complexe et si variable à toutes les échelles d'observation, rend les expérimentations et l'analyse du phénomène physique très complexe. Nous avons donc adopté une approche biomimétique à base de poutres poreuses artificielles dont nous pourrions contrôler tous les paramètres de structure. Cette nouvelle étape fut l'origine d'une nouvelle collaboration qui a débuté avec Yoel Forterre et Geoffroy Guena de l'IUSTI (CNRS Marseille). Nous avons rapidement engagé un projet de thèse dans le but d'élucider la question de l'origine physique de ce signal hydraulique. Cette thèse, réalisée par Jean-Francois Louf, comportait 3 volets. Le premier a consisté à recréer, sur des poutres poreuses artificielles, le signal hydraulique induit par une flexion. Le second volet a consisté à établir une théorie qui puisse expliquer ce phénomène et nous aider à identifier les facteurs qui pilotent son amplitude. Le dernier pan de la thèse s'est attaché à revenir sur des expérimentations avec du matériel végétal et à confronter les résultats avec la théorie développée. Ces trois volets ont été synthétisés au sein d'une publication dans PNAS (Louf et al, 2017).

Dans un premier temps, nous avons réalisé des poutres cylindriques en Polydiméthylsiloxane (PDMS). En jouant sur les concentrations de PDMS, nous avons construit des structures élastiques dont la matrice solide était plus ou moins rigide. D'autre part, lors du moulage, des câbles fins tendus aux extrémités permettaient de générer des porosités longitudinales dont on maîtrisait le diamètre, le nombre et la distribution spatiale au sein de la section de poutre.

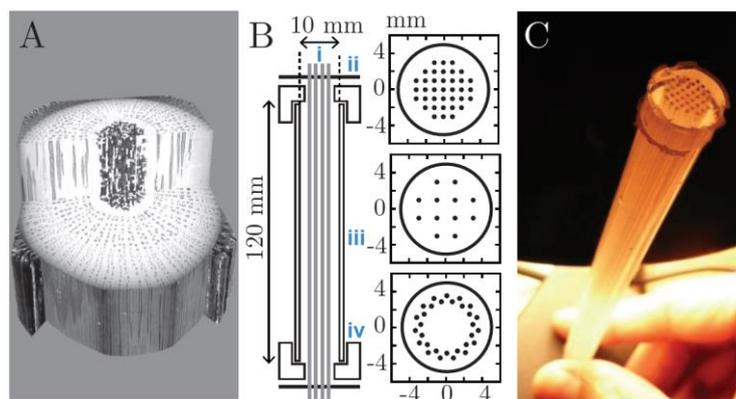


Figure 44 : (A) Structure poreuse d'une branche d'angiospermes (Vitis), (B) Schéma de moulage d'une poutre en PDMS. Les porosités longitudinales sont créées en moulant autour de cordes de piano de diamètre contrôlé. (C) Poutre biomimétique en PDMS après démoulage (Louf et al, 2017).

Un dispositif spécifique a été développé afin de mesurer des variations de pression au sein des canaux remplis de fluide lors d'une flexion contrôlée pour imposer un rayon de courbure constant tout au long de la poutre (Figure 45). Nous avons pu alors retrouver le signal hydraulique très rapide précédemment détecté sur les branches naturelles. Sur ce système artificiel fermé, le signal se stabilise

tant que la poutre reste courbée, contrairement, aux branches, dont le réseau hydraulique est un système semi-ouvert comportant de nombreuses fuites. De nouveau, nous avons retrouvé ici l'évolution quadratique du signal de pression avec le niveau de déformation. Nous avons aussi mis en évidence, à nouveau, une réponse variable d'une part en fonction de la structure du réseau hydraulique (nombre, dimension et position des canaux) mais aussi de la rigidité même de la matrice en PDMS (Figure 45).

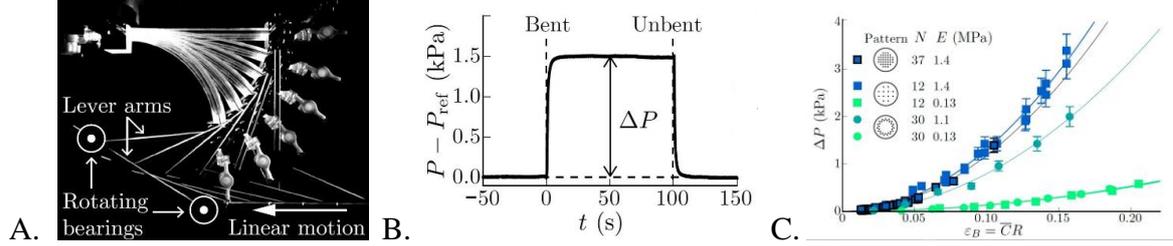


Figure 45 : (A) Système de mesure de pression hydraulique au sein d'une poutre biomimétique en PDMS lors d'une flexion à rayon de courbure contrôlé. (B) Signal de pression hydrostatique généré lors de la flexion. (C) Evolution et variabilité de la réponse de pression en fonction de la déformation imposée et de la structure de poutre poreuse. (Louf et al, 2017).

Nous sommes allés chercher les explications dans une théorie physique de couplage poroélastique non linéaire. Lors de la flexion d'une poutre cylindrique, se créent des déformations transverses liées à un effet d'ovalisation connue sous le nom d'effet Brazier (Brazier, 1927). Ces déformations induisent une réduction des sections transversales des canaux longitudinaux et ainsi de leur volume (Figure 46). La théorie de Brazier indique que ces déformations de compressions transverses sont maximales au niveau de la ligne neutre de la poutre et sont proportionnelles d'un part au diamètre de la poutre et d'autre part au carré de la déformation longitudinale  $\epsilon_b$ . La réduction relative de volume des canaux inclus dans la poutre peut être alors calculée (Day, 1992). Si ces canaux s'avèrent remplis d'un liquide incompressible, cette réduction de volume induit une surpression  $\Delta P$  telle que :

$$\Delta P = -B \frac{\Delta V_c}{V_c} = -B \epsilon_B^2$$

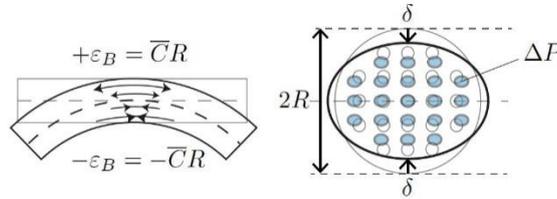


Figure 46 : Compression transverse d'une poutre cylindrique induisant une réduction de la section des canaux longitudinaux.  $V_c$  représente le volume des canaux hydrauliques,  $\epsilon_b$  est la déformation longitudinale induite par la flexion de la poutre et  $B$  est le module d'élasticité isostatique plus couramment nommé « Bulk modulus ». (Louf et al, 2017).

où  $V_c$  représente le volume des canaux hydrauliques,  $\epsilon_b$  est la déformation longitudinale induite par la flexion de la poutre et  $B$  est le module d'élasticité isostatique, plus couramment nommé sous sa dénomination anglaise « Bulk modulus ». Ce dernier représente la variation de volume d'un milieu poreux lorsque l'on impose une pression interne donnée. Il est intimement lié à la rigidité du matériau.

Cette théorie poroélastique nous indique donc bien d'une part l'existence d'une relation quadratique entre la déformation longitudinale liée à la courbure, et la pression dans les canaux ; et d'autre part, le rôle essentiel que joue la rigidité du matériau composant la matrice de la poutre ; ici explicitement représentée par le bulk modulus  $B$ . Sur la base de cette vision théorique, nous avons réalisé une validation expérimentale en mesurant les volumes de canaux et le paramètre  $B$  de chacune des poutres biomimétiques. L'ajustement de tous les points sur une même courbe a parfaitement confirmé l'approche.

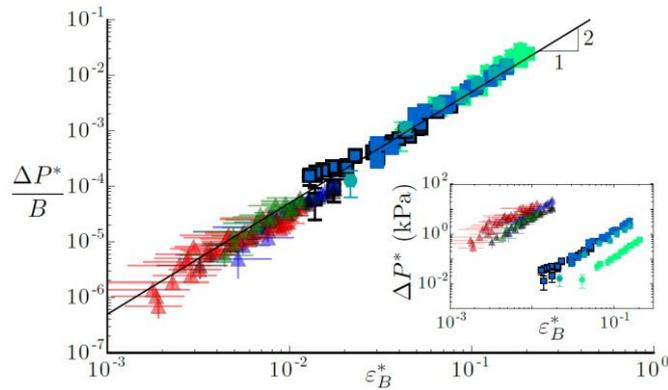


Figure 47 : Courbe universelle représentant l'évolution de la surpression hydraulique avec la déformation de flexion subie par la poutre poreuse. Les marques carrées représentent le comportement des différentes poutres biomimétiques en PDMS de différentes rigidités et différentes porosités. Les marques triangulaires représentent l'ensemble des expérimentations réalisées avec des branches naturelles de différentes essences. On retrouve ici l'évolution quadratique de la pression avec la déformation subie, telle que prédite par la modèle théorique (Louf et al, 2017).

Restait alors l'ultime confrontation avec les branches naturelles. Nous avons alors repris les résultats expérimentaux de Jean Francois Louf, complétés par ceux de Rosana Lopez. Le point tout à fait remarquable est de constater que malgré une gamme de déformations très large, appliquées à des poutres de natures très différentes, naturelles ou artificielles, dont les propriétés mécaniques varient de plus d'un ordre de grandeur, tous les points expérimentaux s'alignent parfaitement sur une courbe maîtresse reliant la déformation mécanique à la pression hydrostatique générée au sein des canaux de ces structures poreuses. Cette exceptionnelle robustesse nous a permis alors d'intituler notre article dans PNAS « Universal poroelastic mechanism for hydraulic signals in biomimetic and natural branches ».

Incidentement, nous avons enfin élucidé pourquoi, lors de nos premières expériences quelques années plus tôt avec Rosana Lopez, sans que nous puissions l'expliquer, les analyses statistiques nous indiquaient que les essences dont le bois présentait une plus forte rigidité semblaient générer des signaux de plus forte amplitude.

Ces différents travaux nous ont révélé l'existence d'un mécanisme physique non linéaire liant une déformation mécanique de flexion de tige à une surpression dans le réseau hydraulique. Le caractère générique suggère que ce phénomène pourrait être un candidat très sérieux pour le transport rapide longue distance d'une information mécanique issue des sollicitations de flexion induites par le vent vers les méristèmes apicaux de la plante. La vitesse de propagation estimée pour un tel signal hydraulique est de l'ordre de plusieurs mètres par seconde, complètement compatible avec les délais courts de réponse de croissance après flexion. On peut évidemment se poser la question de l'amplitude du signal, laquelle reste d'un ordre de grandeur inférieure à la pression hydrostatique, qui plus est négative, qui règne au sein du réseau hydraulique d'une plante transpirante. De plus, on sait que cette pression négative peut varier forment au cours de la journée, ne serait -ce qu'au rythme des cycles jour/ nuit ; mais aussi sur des périodes plus longues en fonction des conditions environnementales de stress hydrique de la plante. L'hypothèse que nous proposons est, par analogie aux ondes hertziennes, celle d'un signal de faible amplitude, mais de forte fréquence, qui peut être porté au sein d'un réseau hydraulique dont l'amplitude de la pression stationnaire ne varie que sur des pas de temps de l'ordre de plusieurs heures.

Restent cependant de nombreuses interrogations sur le mécanisme complet de transport d'information : comment cette surpression transportée à travers la plante pourrait-elle être perçue au niveau des méristèmes apicaux ? Quel est le mécanisme de transduction locale ? Des travaux suggèrent l'implication de canaux mécanosensibles capables de s'ouvrir sous la pression d'un stress mécanique et de permettre le transfert d'ions à travers la membrane, générant ainsi des micro-courants électriques (Monshausen et al, 2013, Peyronnet et al, 2014) qui peuvent stimuler les réponses moléculaires. Quels sont ces acteurs moléculaires impliqués ? Nous avons abordé quelques-unes de ces questions (Christmann et al, 2013) qui nous ont amené non plus à travailler sur segment de tige mais sur des plants entiers *in vivo*.

Il a fallu assez rapidement démontrer que ces signaux hydrauliques identifiés sur poutre artificielle ou segments de tige coupés existaient bel et bien au sein d'une plante entière. Dans le cadre du Master II de Sébastien Peraudeau, nous avons utilisé un jeune plant de peuplier de type sion, sans feuille, donc non transpirant, que nous avons équipé de capteurs de pression. En règle générale, mesurer une pression hydrostatique au sein d'un système vasculaire d'un arbre transpirant est loin d'être une opération de routine car la moindre arrivée d'air dans les colonnes d'eau en tension engendre une embolie immédiate. Nous avons alors utilisé une méthode de génération artificielle de surpression racinaire à l'aide d'une solution azotée de manière à générer, sur un créneau de quelques dizaines d'heures, une légère pression positive dans le système vasculaire et pouvoir y connecter les aiguilles des capteurs de pression distantes d'un mètre sur la tige. Nous avons ensuite imposé une déformation longitudinale contrôlée (toujours sur le concept du gabarit à rayon de courbure constant). Nous avons alors retrouvé la génération du signal hydraulique qui se propage dans le système vasculaire complet ; au moins sur plusieurs dizaines de centimètres vers le haut de la plante où sont situés les méristèmes apicaux ; mais aussi symétriquement vers le bas vers le système racinaire (Figure 48).

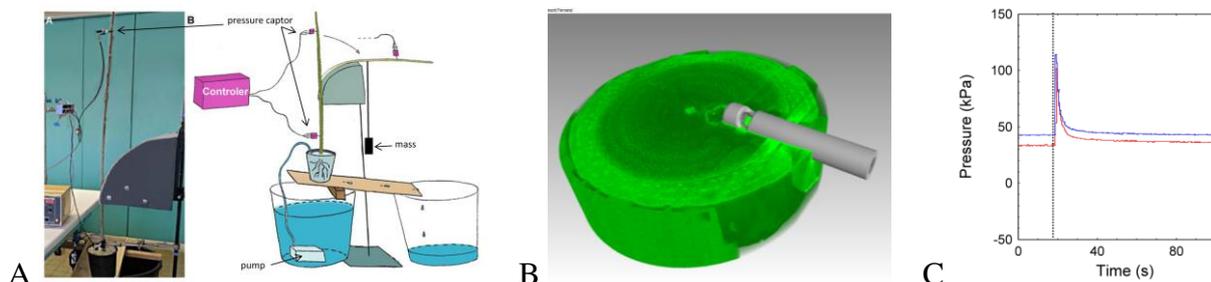


Figure 48 : Mesure de surpression hydraulique lors de la flexion d'une tige d'un jeune plant de peuplier dont le réseau hydraulique a été forcé en pression positive. (A) vue générale du dispositif de flexion et mesure de pression. (B) Contrôle de la position de l'aiguille dans la tige (microtomographie à rayons X), (C) Surpression hydraulique transitoire enregistrée lors de la flexion. Les courbes rouge (resp. bleue) représentent la pression au niveau de l'aiguille supérieure (resp. inférieure). (Lopez et al, 2014).

Ce dernier point est important. Il fournit un argument pour l'une des hypothèses de la thigmomorphogénèse. On sait que les plants soumis à des flexions régulières, artificielles ou non (arbres situés dans des régions ventées), développent des systèmes racinaires plus développés. L'origine de cette réponse thigmomorphogénétique typique reste cependant inconnue et deux hypothèses s'affrontent encore : 1) une signalisation longue distance telle que nous l'avons évoquée précédemment, transportant l'information du stimulus mécanique vers les méristèmes racinaires ou 2) une signalisation locale générée par les déformations des tissus racinaires induites par la réaction du sol lors de la flexion des parties aériennes. Actuellement, la question reste en suspens bien que certains résultats issus de nos expérimentations en serre, sans pouvoir définitivement trancher, semblent faire pencher la balance vers la seconde hypothèse qui rejoindrait donc les travaux que nous avons développés au cours des thèses précédentes sur les mécanismes de la stimulation de la croissance secondaire des tiges par la flexion locale.

Enfin reste une grande question, ce signal hydraulique est-il à l'origine de l'arrêt de croissance apicale observé après une stimulation mécanique de la tige ? A ce jour, nous butons toujours sur des questions méthodologiques car il s'agit de distinguer les stimuli mécaniques de déformations de flexion de ceux de pression hydrostatique. Au moment d'écrire ces lignes, des expérimentations sont en cours dans le cadre d'une ERC et de la collaboration qui se poursuit avec nos collègues CNRS de l'IUSTI de Marseille. Il s'agit alors de suivre finement la croissance de plantes auxquelles on applique régulièrement des pulses hydrauliques autour du système racinaire afin de générer des variations de pression dans le système vasculaire ; sans flexion. L'ambition expérimentale est importante mais est une pièce majeure du puzzle du mécanisme de la signalisation longue distance.

Momentanément bloqués par ce verrou méthodologique, nous avons cependant tenté d'apporter un élément de réponse à la relation pression-arrêt de croissance. Nous avons alors utilisé, à travers une collaboration avec les collègues universitaires de l'équipe, les outils de la biologie moléculaire. Toujours dans le cadre du Master II de S. Peraudeau, nous avons entrepris de générer des pulses de pression au sein du système racinaire de jeunes peupliers cultivés en hydroponie. La base de la plante et son système

racinaire étaient donc installés dans une chambre à pression remplie d'eau ; elle-même connectée à un réservoir de pression (Figure 49). Nous avons pu alors imposer au système racinaire un pulse de pression de quelques secondes seulement.

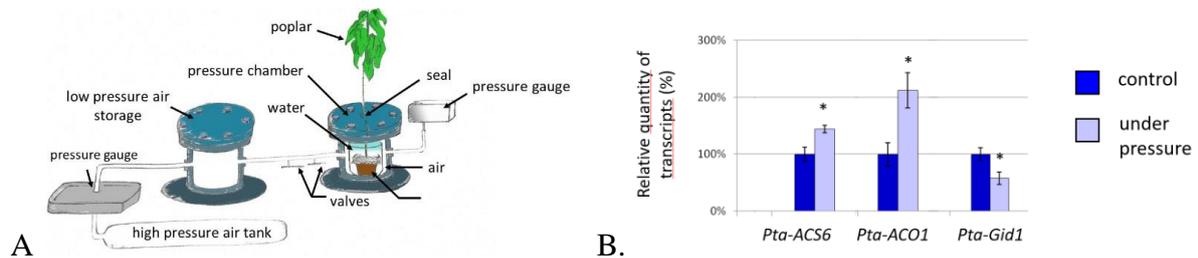


Figure 49 : (A) Dispositif de mise sous pression transitoire du réseau hydraulique d'un jeune peuplier. (B) Expression de gènes cibles dans la zone apicale ; 30 minutes après la surpression transitoire. (Badel et al, 2012)

Une demi-heure après la stimulation de pression, la partie apicale du peuplier était prélevée. Les analyses en qPCR nous ont permis de suivre les évolutions des expressions de gènes candidats d'intérêt. En particulier, nous avons ciblé les gènes Pta-ACS6 et ACO1 liés à la synthèse de l'éthylène ainsi que Gid1 lié à un récepteur de Gibbérellines. Les mesures ont montré une nette augmentation des transcrits pour ACS6 et ACO1, lesquels sont connus pour être des inhibiteurs de croissance. A contrario, Gid1, connu pour son rôle de stimulateur de croissance, est lui, réprimé. Ces trois résultats convergent donc, bien qu'indirectement, vers la même hypothèse : une surpression hydraulique transitoire dans le système vasculaire pourrait être le signal physique perçu un niveau de la zone apicale à l'origine de l'enclenchement des mécanismes moléculaires qui conduisent à l'arrêt de croissance primaire reporté dans la littérature et confirmé par nos expérimentations.

L'état de nos connaissances sur la question de la signalisation longue distance s'arrête ici. Nous poursuivons nos investigations et je suis impliqué dans l'encadrement de la thèse d'Erwan Tinturier actuellement en cours. Nous testons ici l'implication de signaux électriques.

Ouvrons ici une parenthèse : Les récentes découvertes dans le monde végétal ont eu un retentissement mondial important auprès du grand public. Une littérature importante est apparue dans les librairies. Le livre de Peter Wohlleben, « la vie secrète des arbres » a été un best-seller mondial. Il a été suivi du film intitulé carrément « l'intelligence des arbres » ! Tous les médias presse, radio, TV, s'en sont emparés et nous avons vu déferler de nombreux articles relayant des informations souvent justes mais parfois erronées ou tout simplement sorties de l'imagination de certains auteurs et sans fondement scientifiques. Il a fallu alors répondre aux nombreuses sollicitations de la presse et notre équipe MECA a été fort présente sur tous les fronts à travers des reportages, interviews, ciné-débats ou encore manifestations grand public comme le Salon International de l'Agriculture. Malgré l'exaspération liée à la rectification des messages erronés diffusés en permanence, ce fut aussi pour notre communauté scientifique l'opportunité de faire connaître notre travail à un très grand nombre. D'où vient cet engouement soudain pour les plantes et les arbres en particulier ? C'est bien difficile à cerner mais toujours est-il que pendant 3 ans, et cela continue, cet éclairage médiatique nous a permis de faire, à travers cette diffusion scientifique, une grande opération de communication autour de nos questions de recherches. C'est alors avec étonnement que nous avons réalisé le haut degré d'attente de la société civile. Et ce fut aussi l'occasion de mettre en lumière les lacunes de la Science sur certains volets !

Ainsi, la question des signaux électriques, est arrivée auprès du grand public à travers les médias par le biais d'artistes ou de pseudo-scientifiques autodidactes qui, comme dit mon collègue Frederik Garcia, « occupaient le terrain », sans que la communauté scientifique ait les moyens de confirmer ou infirmer leur parole sur des bases solides. C'est ainsi que nous avons pu redémarrer une activité d'électrophysiologie extra-cellulaire. Nous avons donc commencé par un stage de master II avec Erwan Tinturier qui a eu l'opportunité de poursuivre en thèse sous la direction de Jean-Louis Julien et Nathalie Leblanc ; thèse à laquelle je suis aussi associé dans le cadre de la thématique sur la signalisation longue distance. Cette thèse est en cours et je n'évoquerai donc pas les résultats encore non publiés mais les expérimentations d'électrophysiologie développées au sein de cage de Faraday ont déjà permis de mettre en lumière le fait qu'un stress mécanique, tel qu'une flexion de tige, engendre un signal électrique capable de se propager dans la plante.

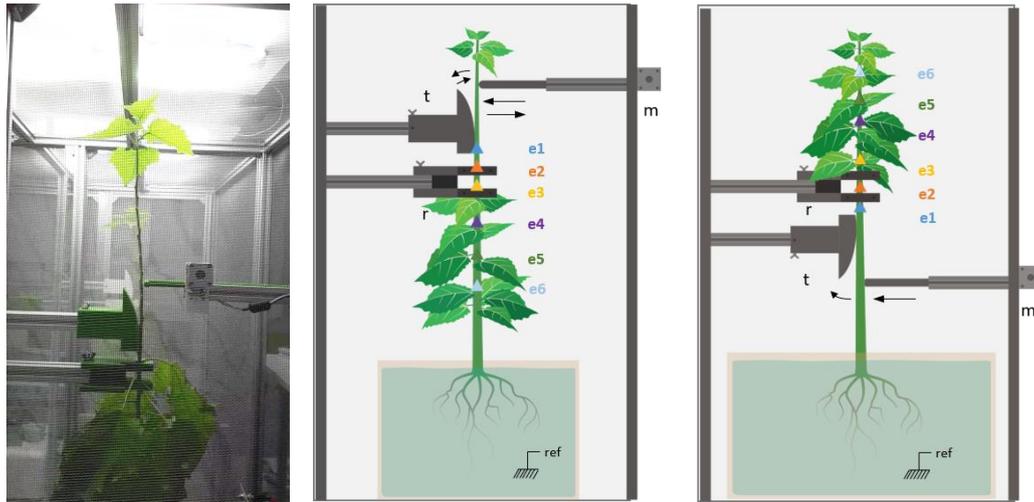


Figure 50 : Mesure d'electrophysiologie extracellulaires sur un peuplier (717-1B4) en hydroponie au sein d'une cage de Faraday. Un bras motorisé permet de fléchir une portion de tige sur un gabarit ; imposant ainsi un rayon de courbure contrôlé. Les électrodes sont plantées au sein de la tige à différentes distances du point d'application de la déformation. (Tinturier et al. 2021)

Ce signal a des caractéristiques bien particulières et en répond ni complètement à la définition de l'onde lente, ni à celle d'un potentiel d'action. Nous avons donc dû proposer dans un article (Tinturier et al, soumis) la nouvelle dénomination de « gradual potentiel » qui fait référence à son caractère amorti au cours de sa propagation. Quels sont les modes de génération, les voies de propagation ? Ces questions sont en cours d'investigation et nous collaborons aussi pour cela aussi bien avec des collègues animalistes, les collègues physiciens de l'IUSTI de Marseille ou encore des spécialistes du signal comme Frederik Garcia (MIAT) à INRAE de Toulouse. Nous nous arrêtons ici sur ce volet en proposant l'hypothèse sur laquelle nous travaillons actuellement qui suggère une combinaison possible du processus de surpression hydraulique qui se propagerait et stimulerait mécaniquement sur son passage des canaux mécanosensibles capables de générer les courants électriques à l'origine de la transduction. C'est tout l'enjeu de la thèse en cours d'Erwan Tinturier.

## VI. Projets Scientifiques

Le contexte du métier de chercheur a beaucoup évolué depuis mon recrutement à l'INRA en 1996. Nous sommes passés en quelques années des financements récurrents au mode « projets », concept un peu particulier qui demande au chercheur non plus de se projeter sur le long terme mais sur la durée d'un financement acquis souvent après le dépôt de plusieurs propositions. Cette politique conduit à l'élaboration de nombreux projets dont seule une faible partie sera financée ; et pourra donc se concrétiser par des investissements financiers et en temps conséquents. Seront donc ici présentés dans ce document principalement des projets dont le financement acquis a permis de démarrage.

Les différents thèmes que j'ai abordés au cours des travaux menés au PIAF s'inscrivent essentiellement dans les relations entre la structure anatomique du bois et ses propriétés ou fonctions dans l'arbre. Ces travaux ont été réalisés à des échelles différentes (des tissus au matériau bois d'ingénierie ou à la tige entière) et m'ont permis d'aborder progressivement les questions de conditions de croissance qui jouent un grand rôle dans la modulation de la formation cellulaire et du développement de l'architecture de l'arbre. Les différents étudiants en licence, master, thèse ou post-doc que j'ai eu le plaisir d'encadrer ces dernières années au PIAF ont tous travaillé en ce sens.

Après plus de 10 ans passés au PIAF, mes activités de recherche se poursuivent dans le cadre de nombreux projets au sein des équipes SUREAU et MECA qu'il ne sera pas possible de décrire ici en détail. Dans le cadre de ce mémoire, seront présentés seulement trois projets dans lesquels s'inscrivent des thèses qui viennent de débiter et dont je participe activement à l'encadrement.

Enfin, je proposerai un nouveau projet qui me tient aussi à cœur depuis des années et que je souhaite développer dans le cadre d'une ANR qui vient d'être proposée, une première fois sans succès, en 2021.

Cette présentation de quatre projets intégrés dans les thématiques de l'équipe MECA, ne doit pas occulter les activités autour des thématiques sur les fonctions hydrauliques remplies par le bois ; comme par exemple les ANR Hydrauleaks et PhySap auxquelles je participe et qui permettent de continuer cette collaboration pluridisciplinaire entre écophysiologistes et physiciens pour élucider les mécanismes de résistance à la sécheresse et comprendre leur variabilité inter spécifique. C'est un volet important de mon activité quotidienne mais que je passe ici sous silence car il ne m'implique pas directement dans l'encadrement de doctorants et j'y suis impliqué plus en tant que collaborateur que porteur principal.

- Le premier projet porte sur le **comportement mécanique et la casse des branches**. C'est une nouvelle thématique au PIAF que je souhaitais développer depuis quelques années mais qui n'avait pu voir le jour faute de temps disponible et d'opportunité de financement. La thèse a démarré en Novembre 2019 en collaboration avec l'Institut Pascal (J. Gril).
- Le second projet est une continuité des travaux que je mène depuis mon arrivée au sein de l'équipe MECA sur la thigmomorphogénèse. Après l'encadrement de deux thèses sur la formation du bois (Jeanne Roignant) et ses propriétés mécaniques (Benjamin Niez), j'ai eu l'opportunité de monter un projet sur le **rôle de la thigmomorphogénèse dans les plantations d'arbres en contexte agroforestier**. La thèse vient de débiter en Janvier 2020 en collaboration avec l'ENSAM de Cluny (R. Marchal et L. Denaud) et le Cirad (K. Candelier) grâce au financement de la Fondation de France.
- Les prochaines années (2020-2024) vont être aussi marquées par un projet de transfert de nos connaissances sur le comportement biomécanique de l'arbre au vent dans le cadre du projet « Vent-debout » sur les plantations d'Hévéa que j'ai le plaisir de porter. Dans ce cadre s'inscrit la thèse d'Arnauld Engonga sur le déterminisme de la variabilité inter-clonale du **risque de casse au vent**. Ce projet financé par l'IFC (Institut Français du Caoutchouc) est l'occasion d'une nouvelle collaboration avec l'Institut Pascal (J. Gril et R. Moutou Pitti), l'UMR ISPA (S. Dupont) et le Cirad (Yann Nouvellon).
- Ce quatrième projet intitulé « **mécanobiologie du cambium** » est encore au stade de la construction à travers des discussions avec les partenaires que j'ai sollicité pour monter un projet ANR. Il s'agit ici de comprendre le rôle de l'environnement mécanique du cambium, contraint par sa position entre le xylème et l'écorce, sur son activité ; en particulier sur le rythme et les

orientations des plans de divisions cellulaires. Ce projet est en collaboration avec les collègues du LMGC à Montpellier (B. Clair et T. Alméras) et de l'INRIA de Lyon (C. Godin). Une première pré-proposition a été soumise sans succès en 2020 à l'ANR et fera l'objet d'une nouvelle soumission en 2021.

Avant de présenter ces projets scientifiques, je ne peux oublier de mentionner que depuis 2 ans, j'ai choisi de m'investir fortement dans l'animation d'un réseau national de recherches pour les sciences du bois. En 2019, je me suis donc proposé pour devenir directeur adjoint du GDR «3544 Sciences du Bois ». J'ai alors porté le projet de renouvellement de cette importante structure qui compte maintenant plus de 800 adhérents. Ce projet vient d'être validé par le CNRS en Janvier 2021 et nous voilà en route, avec une nouvelle équipe, pour 5 ans d'actions visant à fédérer l'ensemble des recherches nationales touchant au bois ; qu'il s'agisse de sa formation dans l'arbre à ses utilisations variées en passant par les volets artistiques, économiques, historiques, etc. Prendre ainsi la succession de Joseph Gril à la direction du GDR est une charge et une responsabilité importante qui m'engage pour les 5 années à venir. Mais j'ai à cœur d'apporter ma contribution pour l'essor des utilisations du bois dans un siècle où les enjeux planétaires environnementaux placent le bois comme un atout incontournable pour relever les défis du développement durable. Nous sommes donc convaincus de la nécessité de regrouper ainsi les forces de recherche et du rôle important que nous pouvons jouer auprès des décideurs.

## 1. Comportement mécanique des branches et risque de casse en milieu urbain.

L'étude de la tenue mécanique des arbres se focalise le plus souvent sur celle de leur tronc, autant pour des motifs économiques (utilisation en bois d'œuvre) que fonctionnels. Les branches, vouées à l'élagage naturel ou artificiel, sont peu valorisées et considérées plutôt en relation avec les traces qu'elles laissent sous la forme de nœuds que comme des objets d'intérêt propre. Or, la performance biomécanique représentée par certaines branches se développant horizontalement sur de grandes longueurs a de quoi impressionner tout ingénieur concevant des structures élancées ambitieuses. De telles structures végétales défient la gravité, vis-à-vis de laquelle elles sont cependant généralement largement surdimensionnées dans un contexte où elles doivent faire face à des stress récurrents et plus ou moins transitoires tels que le vent ou les chargements statiques de neige, gel, fruits. Il leur arrive pourtant de se rompre. Lors d'une tempête, la flexion ou la torsion dynamique résultant de vents de force exceptionnelle expliquent sans grande difficulté la rupture. De même, en hiver, celle-ci s'explique généralement par la surcharge statique de la neige ou la glace. Pourtant, les branches peuvent aussi casser de façon inopinée et jusqu'à maintenant complètement inexplicable. Le cas le plus remarquable est celui de la mystérieuse casse estivale des branches, survenant lors d'une journée chaude et sans vent, et dont les conséquences peuvent être dramatiques sur le plan humain et matériel; en particulier dans le contexte urbain. Il est à noter ici que c'est la récente prise de conscience collective sur la place de l'arbre en ville, dans un contexte de réchauffement climatique, qui est en train de modifier profondément les politiques urbaines en matière d'intensification des plantations et de conduite de leur port ombrageux.



Figure 51 : Rupture estivales – (A) Micocoulier – Juin 2018, Nîmes. (B) Platane - Juillet 2018, marché de la Croix-rousse-Lyon

La communauté des « experts de l'arbre », professionnels chargés de leur suivi et de leur entretien, que ce soit en ville ou dans des parcs, est démunie face à de tels événements qui ne peuvent être anticipés et bien souvent l'observation *post mortem* ne laisse apparaître aucune dégradation interne (champignon, attaque d'insectes, etc) ou cause structurelle susceptible d'expliquer l'accident qui est très souvent à l'origine d'une faiblesse mécanique. D'autre part, les outils d'investigation dont disposent ces experts pour évaluer le risque de casse du tronc, qu'ils soient expérimentaux ou théoriques sont inopérants sur ces organes dont les inclinaisons et les bras de levier qui en résultent sont souvent impressionnants. Un rapide tour d'horizon montre à quel point le désintérêt constant pour ces organes, qui représentent pourtant souvent la plus grande biomasse produite par l'arbre, nous conduit aujourd'hui à faire le constat suivant : alors que par les processus déjà cités, des branches cassent tous les jours, nous connaissons très peu leurs mécanismes de dimensionnement et quasiment rien sur leur comportement mécanique et les risques de casses inhérents. La grande question centrale peut se résumer en une phrase « Quel est le comportement mécanique d'une branche et les indicateurs de sa variabilité ? ». Vu l'état des connaissances actuelles, répondre à cette question est un projet qui dépasse largement le contexte d'une thèse. L'objectif de ce sujet de thèse est donc de poser les premières pierres pour combler ce vide scientifique. Il s'agit d'un sujet de recherche fondamentale avec un caractère finalisé évident qui vise à

proposer des outils théoriques et/ou expérimentaux qui permettront *in fine* aux « experts de l'arbre » d'estimer la réelle dangerosité des branches sue des bases scientifiques.

Les questions qui se posent sur le dimensionnement des branches, leur comportement mécanique au vent et les risques de casse sont nombreuses. Nous allons ici nous focaliser sur quatre grandes questions qui seront l'ossature du projet :

- Etat d'une branche au repos : dans les troncs et les branches, la construction additive, par l'ajout d'un nouvel accroissement annuel, génère année après année, des précontraintes importantes qui permettent à ces organes de maintenir leur port. A cela s'ajoutent les contraintes de maturation liées au processus de formation des cellules. Si ce sujet a fait l'objet de recherches sur les troncs, peu de données sont disponibles sur les branches. A partir d'un modèle existant, développé par Tancrède Alméras (LMGC-CNRS) il s'agit de développer un modèle théorique pertinent qui permette d'estimer la mise en place de ces précontraintes issues de la croissance et qui s'ajoutent à la flexion imposée par la gravité terrestre. Ce modèle devra permettre de mettre en lumière les principaux paramètres qui régissent ces niveaux de contraintes (dimensions, poids, inclinaison, allométrie...). Cette approche théorique sera complétée par un volet expérimental afin d'alimenter et de valider le modèle par l'estimation de précontraintes sur des configurations naturelles contrastées.
- Niveaux de déformations : quelles est la variabilité des niveaux de déformation que subit une branche au cours de l'année. Actuellement, aucune donnée ne permet de répondre à la question. On ne connaît même pas les modes mécaniques (flexion ou torsion) qui régissent les principales déformations. Pour répondre à cette question de base, il faut envisager un volet de monitoring sur au moins un cycle annuel pour capter les déformations liées à des régimes de vent quotidiens, quelques pics exceptionnels ainsi que lors des chargements plus longs liés à la neige ou la glace.
- Facteurs environnementaux et risque de casse : peut-on formuler une hypothèse permettant d'expliquer la rupture estivale qui intervient sans chargement mécanique ? D'après les gestionnaires de parcs, le point commun de ces ruptures serait leur occurrence lors de journées caractérisées par de fortes chaleurs. On peut alors formuler l'hypothèse d'une modification du comportement mécanique du bois vert avec sa température. Encore faut-il vérifier que celle-ci varie de manière significative afin d'impacter la rhéologie du bois. Ici encore une approche expérimentale basée sur des mesures de température à différentes profondeurs sous écorce sur des branches exposées au rayonnement solaire devrait permettre de valider/invalidier l'hypothèse qui devra alors, être comparée à la bibliographie sur la rhéologie du bois vert.
- Rôle de la thigmomorphogénèse. Quelles sont les rôles respectifs de la contrainte de poids propre et celles dues au vent dans le dimensionnement d'une branche. L'hypothèse de base est ici qu'une branche est probablement mécaniquement surdimensionnée par rapport à la seule contrainte de la gravité et qu'elle se dimensionne essentiellement sur les déformations liées au vent. Il devient alors possible d'estimer expérimentalement un facteur de sécurité vis-à-vis de la seule gravité en mesurant le point de rupture lors d'un sciage transversal et d'étudier sa variabilité inter branches en fonction des paramètres de leur structures (inclinaison, dimensions, etc) mais aussi environnementaux (vents subits). L'hypothèse du dimensionnement d'une branche (principalement son diamètre) en fonction du vent pourrait être testée par un monitoring simultané des déformations et de la croissance radiale.

A ces questions scientifiques, il est ici intéressant de faire appel à la discipline des sciences humaines pour chercher une collaboration avec le monde professionnel. Le constat est simple. A défaut de connaissances scientifiques, les personnes qui connaissent le mieux les branches et cherchent à évaluer leur dangerosité mécanique, sont celles qui grimpent tous les jours dans les arbres : les experts de l'arbre, grimpeurs-élagueurs. Cette communauté professionnelle a une expérience, une connaissance empirique forte et est souvent celle que les gestionnaires appellent au chevet des branches cassées. Afin de nous aider à définir les bonnes pistes de recherche, j'ai commencé à entreprendre une première enquête auprès de ces professionnels dans le cadre du Master de Lucie Heim. Ce travail est actuellement repris dans une version de plus grande ampleur dans le cadre de la thèse d'Arnoul Van Rooij en

collaboration avec Pascale MOITY-MAIZI, socio-anthropologue à Montpellier (UMR Innovation-INRAE, CIRAD, SupAgro).

Ce projet sur le comportement mécanique des branches s'avère particulièrement pluridisciplinaire et nous amène à de nombreuses collaborations d'une part avec la communauté scientifique et d'autre part avec les professionnels chargés du suivi des arbres en milieu urbain ; à savoir les experts de l'arbre et les gestionnaires de parcs. Pour la partie scientifique on citera ici la collaboration forte avec l'Institut Pascal (UCA-Clermont Ferrand) pour le volet mécanique, le LMGC (CNRS-Montpellier) pour le volet modélisation des précontraintes, l'UMR AMAP (CIRAD-INRAE-Montpellier) pour le volet architectural et les questions d'allométries et enfin l'UMR Innovation pour le volet « sciences humaines ». Ces collaborations pourront entrer dans le cadre d'un projet plus large sur l'arbre en ville intégrant des gestionnaires de grandes métropoles et des experts. Ce projet est actuellement soutenu par le CNRS et a permis de démarrer la thèse d'Arnoul Van Rooij (Dir. J. Gril).

## ***2. Rôle de la thigmomorphogénèse dans la formation du bois d'arbres en contextes agroforestiers.***

Depuis plus d'une quinzaine d'années, l'équipe MECA du PIAF est pionnière sur l'étude des processus de thigmomorphogénèse. Un premier transfert de ces connaissances acquises a été réalisé il y a quelques années dans le cadre de la collaboration avec l'UMR Sylva et la thèse de Vivien Bonnesœur à Nancy afin de confirmer l'importance de ce processus d'acclimatation mécanique en milieu forestier. Depuis maintenant un an, j'ai monté une collaboration avec des collègues du Cirad de Montpellier et de l'ENSAM de Cluny sur le rôle de la thigmomorphogénèse dans un système agroforestier, contexte de recherche où étrangement, l'arbre, et encore moins le bois qu'il produit, est rarement l'objet d'étude principal. Dans le but d'allier transition agroécologique de l'agriculture et augmentation de la production de biomasse à l'hectare, l'agroforesterie se redéploie de façon dynamique en zone tempérée. Cependant, l'arbre est encore souvent considéré comme l'auxiliaire de culture ou d'élevage mais est rarement au centre des études. Afin d'améliorer le modèle et la résilience économique de ces nouveaux systèmes agricoles, il convient de considérer également l'arbre comme source de matières premières pour la production de matériaux, d'énergie et de molécules. Il s'agit donc de participer à inscrire l'arbre agroforestier dans le champ social économique et d'intégrer progressivement cette ressource émergente dans la filière bois.



*Figure 52 : Système agroforestier peupliers – prairie dans l'Ain*

L'arbre agroforestier fait sa croissance dans des spatialisations assez éloignées des conditions forestières habituelles (Figure 52) : exposition accrue aux vents, accès plus important à la lumière, interactions fortes avec des cultures annuelles, nombreuses interventions humaines au niveau des branches et du système racinaire notamment, vulnérabilité accrue à la sécheresse, etc. Ces conditions de croissance particulières conditionnent le développement architectural de l'individu ainsi que le processus de formation du bois (xylogénèse) lequel est modulé tant sur le plan quantitatif (volume de biomasse produit) que qualitatif (qualité du bois produit). Ce projet, que nous avons réussi à faire financer par la Fondation de France, propose d'explorer d'une part la dynamique de croissance des arbres agroforestiers et d'autre part la qualité de ces bois abordée sur deux aspects : les performances mécaniques (marché de la construction) et la composition biochimique (durabilité, coloration des bois, potentiel de valorisation des molécules...). Pour ce faire, nous nous proposons de travailler sur trois essences-modèles : le peuplier dont les propriétés mécaniques sont de plus en plus appréciées, en particulier par le marché de la construction, le noyer dont le bois à haute valeur est toujours apprécié pour ses caractéristiques esthétiques et le robinier, auparavant décrié en France pour son caractère « invasif » et dont les propriétés de durabilité naturelle confèrent une vraie alternative à l'utilisation de produits chimiques de préservation ou à l'utilisation d'une ressource de bois exotiques menacés. Le travail sera conduit grâce à des dispositifs expérimentaux spécifiques dédiés qui permettent de comparer les développements d'arbres en condition d'agroforesterie et en conditions plus conventionnelles en terme de densités de peuplement. Outre les bénéfices réciproques entre cultures agroforestières en place et les questions de ressource en eau ou lumière, un accent particulier sera porté sur le rôle de la thigmomorphogénèse, c'est-à-dire de la modification des processus de croissance primaire et secondaire liés au régime de vent subis par les plantations.

En effet, nous l'avons rappelé dans les chapitres précédent, l'arbre acclimaté en permanence le développement de sa structure en fonction des contraintes abiotiques auxquelles il doit faire face. Jusqu'à très récemment, les principales contraintes étudiées étaient la disponibilité en eau et l'accès à la lumière. Depuis la thèse de Vivien Bonnesoeur, il est maintenant admis le rôle crucial du vent et de l'ajustement du développement de l'arbre au regard des perturbations mécaniques quotidiennes qu'il subit. Ainsi, la structure même de l'arbre isolé est bien différente de l'arbre protégé par son voisinage. Nous l'avons vu aussi, la thèse de Benjamin Niez a permis de mettre en évidence une très nette augmentation globale de la biomasse produite par ces arbres mécaniquement sollicités (Niez et al. 2018). Dans le contexte de l'agroforesterie dont l'un des objectifs majeurs est d'augmenter la biomasse produite à l'hectare, ce volet sur la croissance revêt un intérêt important. D'autre part, nous avons aussi mis en lumière le bénéfice adaptatif de cette augmentation de croissance, qui, couplée à une modification des propriétés mécaniques du bois, permet à l'arbre une meilleure résistance de ses tiges face aux aléas venteux. Enfin, dans le cadre de la thèse de Jeanne Roignant, nous avons caractérisé clairement les modifications en profondeur de la structure anatomique même du bois formé sous contraintes mécaniques. Si certains volets anatomiques ont alors été étudiés en détail sur un clone de peuplier, il reste à explorer la variabilité inter spécifique de ces modulations thigmomorphogénétiques et à aborder d'autres échelles d'observation comme la transition bois juvénile/bois adulte ou la duraminisation ; deux processus dont les mécanismes pilotant leur déterminisme restent non élucidés et ont des répercussions importantes sur les futurs usages du bois.

Pour répondre à ces questions, une approche expérimentale est proposée sur des dispositifs agroforestiers développés pour l'étude de ces systèmes. Ces dispositifs sont constitués, sur un même site, de plantations comparatives, l'une en configuration classique pour chacune des essences et l'autre en configuration agroforestière caractérisée par une densité de plantation différente et la présence d'une culture intercalaire. Nous nous appuyons sur des dispositifs existants (comme Restinclières pour le noyer) ou en cours de montage. Des expérimentations spécifiques seront menées afin d'étudier les effets thigmomorphogénétiques du vent, en haubanant ou tuteurant des lots d'individus afin de bloquer leurs mouvements dus à l'action du vent, en particulier sur le site Diam's de Maugio mis en place par l'unité Eco&Sols (INRAE-IRD-CIRAD-SupAgro Montpellier). Le développement des arbres sera suivi et le bois produit dans ces différents environnements de croissance sera caractérisé, tant du point de vue de sa composition chimique (laquelle permet en particulier d'appréhender les questions de durabilité naturelle), que de sa structure (angle du fil, anatomie, etc), et de ses propriétés mécaniques ou même sa transformation (déroulage).

Ce projet sur les bois issus de pratiques agroforestières implique différents acteurs de l'équipe MECA du PIAF aux compétences reconnues sur la thigmomorphogénèse, la caractérisation des propriétés mécaniques du bois vert et l'anatomie. Il implique aussi la collaboration avec les laboratoires BioWooEB (Cirad Montpellier) pour ses compétences en termes de chimie et durabilité du bois, LaboMap (ENSAM de Cluny) pour ses compétences en transformation du bois et Eco&Sols pour ses compétences en agroforesterie et l'accès au terrain de jeu exceptionnel qu'est le site de Maugio. Nous avons monté le projet autour d'un sujet de thèse et avons recruté Lucie Heim que j'avais encadrée lors de son stage de Master II sur la casse des branches.

### 3. *Thigmomorphogénèse et risques de casse au vent : cas de l'hévéa de culture*

Depuis 2020, je porte un projet finalisé « vent-Debout » sur le rôle de la thigmomorphogénèse dans le comportement mécanique de clones d'hévéas et leur risque de casse au vent. Ce projet est organisé autour d'un consortium regroupant le PIAF (INRAE-UCA-Clermont-Ferrand), l'Institut Pascal (CNRS-UCA), ISPA (INRAE-Bordeaux), Eco&Sols (INRAE-CIRAD-Montpellier) et le Cabinet Vincent Dellus, expert en biomécanique de l'arbre urbain. Il est financé par un groupement de planteurs en Côte d'Ivoire (SAPH et SOGB), Michelin et l'Institut Français du Caoutchouc. Une pré-étude de la situation dans les plantations ivoiriennes a mis en lumière que le vent d'une part limite l'extension des zones de culture de l'hévéa et d'autre part est responsable d'une réduction de quasiment 50% du nombre de tiges (entre 200 et 300 tiges ha<sup>-1</sup> supprimées entre leur installation et la fin de leur exploitation (environ 30 ans) ; avec les conséquences économiques qui en découlent sur la capacité de production du latex. Et ce problème pourrait s'accroître dans le cadre du bouleversement climatique, avec une probable augmentation de l'intensité des épisodes tempétueux et cycloniques dans les régions tropicales (Vecchi *et al.* 2019, Liu *et al.* 2019). On peut distinguer 2 cas de casse au vent : les casses régulières causées par des vents moyens qui conduisent à une érosion progressive de la densité de plantation et les casses massives qui interviennent lors d'épisodes plus rares mais plus violents. Dans ce dernier cas, on observe autant de chablis (déracinement) que de volis (casse du tronc) alors que dans le premier cas, on observe principalement des volis. Cette pré-étude a aussi fait ressortir la forte variabilité inter-clonale de la sensibilité à la casse au vent. Les clones de production sont actuellement sélectionnés sur des critères de croissance, rendement de production de latex, de résistance aux pathogènes, etc, lesquels sont abondamment étudiés mais pas sur des critères mécaniques de résistance aux aléas venteux ; seuls les clones identifiés empiriquement comme étant plus sensibles, ont progressivement été éradiqués.

La principale hypothèse (H1) pour expliquer la sensibilité des hévéas de plantation à la casse au vent est celle d'une perturbation par la saignée de la régulation des ratios entre i) croissance primaire de la couronne, ii) croissance secondaire du tronc et iii) croissance racinaire. En agissant comme un puits de carbone supplémentaire, la saignée réduit la croissance secondaire du tronc d'environ 75% (Clément-Demange *et al.* 1995), réduction variant entre clones et généralement plus marquée chez les clones très productifs (Gohet *et al.* 1996). Ses effets sur la croissance du houppier en hauteur et en diamètre sont moins bien connus (mais supposés moindres à dire d'experts). Il s'en suivrait une réduction relative de la résistance du tronc et de l'ancrage (les racines charpentières devant aussi présenter une croissance secondaire importante) par rapport aux effets mécaniques de la prise au vent de la couronne.

Une seconde hypothèse est liée à la forme particulière des tiges en saignée. Lors des opérations de saignée, le panneau est badigeonné avec une solution éthylénique visant à stimuler la croissance et la production de latex. Il en résulte une croissance secondaire fortement accrue sur cette zone alors qu'elle est réduite juste au-dessus, conduisant à un épaulement très particulier qui pourrait être une zone de faiblesse. Cette hypothèse est étayée par de nombreuses observations de terrain qui indiquent que les ruptures de tiges lors des volis est majoritairement concentrée dans cette zone.

Le projet Vent-Debout va s'attacher à travailler sur ces hypothèses afin de comprendre les différences inter-clonales de sensibilités à la casse à des fins de prédictions. Pour cela, nous développerons une approche mêlant expérimentations et modélisation.

Un premier volet devra s'attacher à caractériser les régimes d'exposition au vent des hévéas (vitesse du vent, temps de retour des événements type tempête) et les interactions vent-arbre dans le contexte des plantations ivoiriennes. Ce travail sera principalement réalisé au travers de la collaboration avec les collègues d'ISPA (Sylvain Dupont-INRAE) et d'Eco&Sols (Yann Nouvellon – CIRAD), spécialistes des interactions vent-canopées.

Un second volet, piloté par Joseph Gril (CNRS) sera focalisé sur le comportement mécanique des tiges au regard de leurs caractéristiques. L'architecture complète, intégrant les dimensions des tiges, les propriétés du bois ainsi que les caractérisations de houppier qui permettront d'estimer la prise au vent (en collaboration avec le premier volet), seront intégrées dans un modèle de comportement mécanique de l'arbre au vent. Il permettra entre autre, de prendre en considération l'hypothèse de la sensibilité liée à l'épaulement des tiges des arbres en saignée. Ce volet de modélisation sera alimenté par des mesures effectuées sur le terrain des paramètres d'entrée et complété par des mesures de flexion des arbres sur

pied, dans le domaine élastique mais aussi jusqu'à la rupture. Pour cela, nous travaillerons avec le cabinet d'expert Vincent Dellus lors d'une mission conjointe en Côte d'Ivoire.

Enfin, un dernier volet étudiera le rôle de la thigmomorphogénèse sur le développement particulier des hévéas, avant et au cours de la phase de saignée. Il devra alors chercher des éventuelles différences de réponses thigmomorphogénétiques entre les clones dits « sensibles » et d'autres dits « résistants » et tester l'hypothèse d'une dérégulation du processus continu d'acclimatation de l'arbre au vent liée au puits de carbone généré par la mise en saignée. Pour étudier ce volet thigmomorphogénétique, nous reproduirons les expérimentations qu'avait réalisées Vivien Bonnesoeur sur des perchis de hêtres en comparant le développement, principalement en terme de croissance secondaire, d'arbres dont les mouvements sont bloqués par des haubans à celui de témoins laissés libres au vent. Après 2 ans, l'impact du traitement sur le comportement mécanique ces arbres sera évalué théoriquement sur la base des données de croissance et vérifié expérimentalement à l'aide de tests de flexion sur pied.



Figure 53 : Expérimentations menées sur des plantations d'hévéas de production en Côte d'Ivoire. (A) Mise en saignée d'un hévéa ; (B) Installation de haubans visant à immobiliser la tige pendant 2 ans.

Ce volet sur la thigmomorphogénèse sera complété par une expérimentation de retard à la mise en saignée. En effet, les sociétés de plantation cherchent à mettre les hévéas en production le plus tôt possible pour des raisons évidentes de rentabilité. Mais si l'opération de saignée affecte l'acclimatation de l'hévéa au vent alors qu'il n'a pas encore atteint sa hauteur d'arbre adulte, on peut alors envisager de mitigation du risque de casse en retardant la date de l'ouverture (1<sup>ère</sup> mise en saignée). Cette hypothèse sera facile à tester in situ sur les plantations.

La thèse d'Arnauld Engonga (dir. J. Gril) en cours est une pièce maitresse de ce projet. Elle sera poursuivie par un contrat post-doctoral jusqu'à fin 2023. Ce projet très finalisé, est une véritable opportunité d'appliquer grandeur nature l'ensemble de nos connaissances sur les capacités d'acclimatation de l'arbre au vent et d'aborder, grâce aux attentes des sociétés de plantation, la question de la variabilité génétique de ces processus que nous étudions depuis des années principalement sur peuplier. Ici focalisé sur deux clones aux sensibilités très contrastées, nous espérons qu'à son terme, le projet Vent-Debout pourra être reconduit pour des expérimentations de plus grande ampleur ; perspective gratifiante de l'application de nos avancées de recherche fondamentale.

#### 4. Mécanobiologie du cambium : une croissance cellulaire confinée

Le bois montre une organisation cellulaire tout à fait exceptionnelle, particulièrement stable et résiliente en cas de perturbation. Nous l'avons vu régulièrement dans ce manuscrit, il remplit de nombreuses fonctions qui assurent la pérennité de l'arbre pendant des dizaines, voire centaines d'années. Les étapes biologiques de sa formation sont bien connues et l'impact de facteurs environnementaux tels que la disponibilité en eau, la lumière, et maintenant le vent, sont largement étudiés. Mais nous commençons à peine à comprendre les mécanismes de base sous-jacents du fonctionnement du cambium, siège des divisions cellulaires. A l'échelle cellulaire, le rôle des stress mécaniques est parfaitement reconnu par exemple en biologie animal avec l'impact des sollicitations sur le renouvellement des os (Robinson et al, 2004) ou le rôle du confinement sur l'expansion cellulaire (Collinet et al. 2015, Munjal et al. 2015). Dans les plantes, les mécanismes impliqués dans le grandissement cellulaire ont été identifiés depuis quelques décennies (Lockhart, 1965). : la pression de turgescence de la cellule, induite par son contenu osmotique, génère une tension au sein des parois cellulaires qui se traduit par leur allongement et donc l'expansion cellulaire. En intégrant ce processus cellulaire élémentaire à l'échelle des tissus, de récents travaux sur le méristème apical d'arabidopsis, ont montré, grâce à une approche combinant modélisation et expérimentations, le rôle majeur de la géométrie et des contraintes mécaniques sur l'orientation des plans de division cellulaire (Louveaux et al. 2016, Long et al. 2020). Pour les arbres, on connaît les réponses thigmomorphogénétiques et les réponses de formation de tissus de réaction, en particulier pour contrer la gravité ; que ce soit du côté xylème ou du côté phloème. (Clair et al. 2019, Ghislain et al. 2019). Ont aussi été mis en lumière les acteurs moléculaires impliqués dans la perception du signal mécanique (Martin et al., 2014) et dans la morphogénèse des tissus (Roignant et al. 2017). Pourtant, bien que les acteurs impliqués dans la croissance secondaire soient connus, la façon dont des facteurs physiques comme la mécanique, influence leur expression n'a jamais été réellement étudiée.

Ce projet, qui a vocation à prendre la forme d'un projet collaboratif de l'ANR, se propose d'étudier le rôle des contraintes mécaniques locales sur l'expression des gènes impliqués dans la formation du bois. Contrairement au méristème apical, lequel a une surface libre, le cambium est une couche de quelques dizaines de microns d'épaisseur radialement confiné entre les tissus rigides du bois précédemment formé et l'écorce en périphérie de la tige (Figure 54).

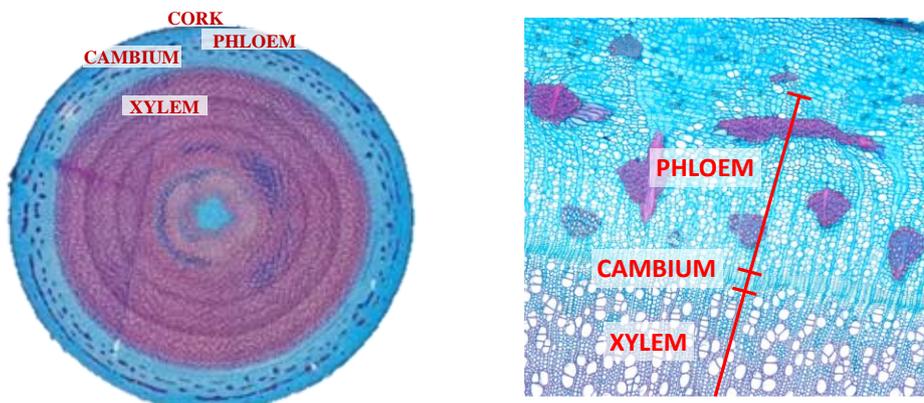


Figure 54 : Coupe transversale d'une tige de peuplier. Le méristème secondaire, le cambium, est confiné entre le bois précédemment formé (le xylème) et le phloème.

Sous l'effet de la pression de turgescence, les cellules cambiales s'agrandissent principalement selon la direction radiale. Lors de cette expansion, elles sont alors confrontées aux contraintes de réactions générées par le xylème d'une part et l'écorce d'autre part. En réponse à l'augmentation de diamètre résultant de la croissance, l'écorce est elle-même mise en tension dans la direction tangentielle, appliquant ainsi une compression radiale sur les tissus internes et par la même, tel un cerclage, applique une résistance à l'expansion cellulaire.

Les hypothèses de base que nous projetons de travailler sont :

- H1: les interactions mécaniques entre l'écorce et les cellules cambiales en voie de division/expansion contrôlent, et par la même potentiellement limitent, l'expansion cellulaire à travers une balance entre la pression de turgescence et les contraintes tissulaires imposées par l'écorce.
- H2 : le champ de contraintes mécaniques généré par la géométrie et la pression de turgescence agit comme un signal qui détermine l'orientation des plans de division cellulaire ; conduisant à la structure de type "nid d'abeille" bien connue dans le cas de plans ligneux simples comme ceux des gymnospermes.

Ces deux hypothèses sur le rôle de la mécanique dans le déterminisme de la structure du bois sont la base de ce projet. Résoudre ces questions, du facteur physique perçu à l'expression des gènes nécessite une approche pluridisciplinaire mêlant physique, mécanique et biologie et nécessitera la mise en œuvre d'outils de modélisation spécifiques dédiés aux tissus en croissance et des expérimentations fines à l'échelle tissulaire afin de caractériser les propriétés des tissus ou d'observation des réponses de division cellulaires. Le projet sera focalisé sur 2 échelles spatiales : d'une part, l'échelle tissulaire devra permettre d'étudier les interactions entre la zone cambiale et les tissus environnant que sont xylème et phloème ; et d'autre part, l'échelle cellulaire à laquelle les processus biologiques de division et expansion cellulaires se déroulent.

En marge de réunions des GDR PhyP (Physique des plantes) ou des conférences Plant Biomechanics, nous avons abordé plusieurs fois ces questionnements sur le cambium avec les collègues du LMGC (CNRS-Montpellier) ; en particulier Bruno Clair et Tancrede Alméras, et de MOSAIC avec Christophe Godin (INRA-Lyon). J'ai alors proposé à ces deux laboratoires de nous retrouver pour former un consortium afin de poser les premiers jalons de ce projet.

Nous envisageons d'organiser la collaboration suivants 3 axes :

- Biomécanique des tissus
- Influence du champ de contraintes mécaniques sur la division et l'expansion cellulaire
- Influence de l'état mécanique du cambium sur la régulation des acteurs moléculaire impliqués dans l'activité cambiale

Le premier volet part du postulat que, dans le confinement imposé, l'expansion cellulaire ne peut se réaliser que si la pression de turgescence est suffisante pour s'opposer aux contraintes imposés par le phloème. Cette simple question n'a jamais été travaillée et nécessite d'envisager des expérimentations fines en faisant appel à des techniques de pointes en terme de mesure de pression cellulaire. Ces données permettront d'alimenter un modèle mécanique théorique (Alméras, 2008) qu'il faudra aussi alimenter en terme de propriétés des différents tissus dont les caractérisations devront être envisagées. L'influence du rôle contraignant de l'écorce sur la capacité des cellules cambiales à se diviser puis à s'expanser pourra aussi être étudié par des expérimentations visant à moduler artificiellement la pression radiale imposée et une observation *a posteriori* du bois ainsi formé.

Le second volet, développé en collaboration avec l'équipe de C. Godin, sera focalisé sur l'échelle cellulaire. Ici encore, l'approche pourra mêler expérimentation et modélisation. Nous utiliserons alors des outils très récents développés par le laboratoire MOSAIC, pour pouvoir modéliser des problèmes mécaniques sur des milieux cellulaires en croissance (Boudon et al, 2015). Sur la base d'une configuration géométrique initiale et d'hypothèses sur les conditions limites suggérées par le modèle tissulaire, l'objectif est de calculer le champ de contraintes imposé à l'échelle cellulaire et de tester la prédiction de l'orientation des plans de division. Les résultats de ces simulations pourront alors être confrontés à des expérimentations. Pour cela, nous envisageons de travailler sur des calcs en croissance. Ces calcs se développent sur milieu de culture, sans contrainte mécanique. Nous stipulons alors que les divisions cellulaires doivent se réaliser sans direction préférentielle, conduisant à une organisation cellulaire isotrope. En imposant des contraintes mécaniques contrôlées, nous espérons montrer que ces

divisions s'orientent et conduisent à une organisation spatiale anisotrope. Des expérimentations similaires, que certains auteurs avaient commencé à tester dans les années 80, pourront aussi être envisagées *in situ* sur des tiges ou branches sur lesquelles on pourra imposer des conditions limites particulières (suppression de la contrainte de l'écorce par blessure, compression radiale locale, etc).

Enfin, le dernier volet, très intégratif, sera principalement développé en interne à l'équipe et piloté par ma collègue Mélanie Decourteix (UCA). Il visera à tester l'influence de l'état mécanique du cambium sur la régulation de gènes impliqués dans les processus de division et expansion cellulaires. Cette hypothèse fait naturellement suite aux travaux sur la thigmomorphogénèse menés par l'équipe et que nous avons détaillés dans les chapitres précédents. Il s'agira alors d'essayer de quantifier l'expression locale, c'est-à-dire uniquement au niveau des cellules cambiales, des gènes identifiés par la littérature comme cruciaux pour la croissance secondaires tels que la famille ARK1 ou PttCLE41, etc. L'un des verrous expérimentaux sera ici l'échantillonnage local qui pourra être envisagé par micro dissection laser.

Si les hypothèses de base sur le lien entre mécanique et croissance ont pu déjà être évoquées à travers la littérature, voire même testées sur des méristèmes apicaux ou des cellules animales, rien de tel n'a jamais été tenté sur l'objet d'intérêt qu'est le bois dont la structure très organisée pose de nombreuses questions. Les possibilités très restreintes d'observation d'un tissu ainsi confiné étaient et restent un frein majeur à son étude mais nous arrivons à une époque où les outils d'investigation non destructives, couplés avec les moyens de modélisation, rendent envisageables ce type de projet qui vise à comprendre les bases physiques de la morphogénèse du matériau bois.

## VII. Références (complémentaires à IV)

- Alméras T. 2008. Mechanical analysis of the strains generated by water tension in plant stems. Part II: strains in wood and bark and apparent compliance. *Tree Physiology*, 28:1513-1523. [hal-00565603v1](#)
- John Barnett, Joseph Gril, Pekka Saranpää. *The Biology of Reaction Wood Introduction. The Biology of Reaction Wood*, pp.1 - 11, 2014. 978-3-642-10813-6. hal-01452015
- Bauchau A, Craig JI. 2009. Kirchhoff plate theory. *Structural Analysis*. Springer Berlin Heidelberg, 819–914
- Berut A., Chauvet H., Legue V., Moulia B. Pouliquen O. 2018. Gravisensors in plant cells behave like an active granular liquid. *PNAS* 115 (20), pp.5123-5128. [\(10.1073/pnas.1801895115\)](#) [hal-01842106v1](#)
- Biddington N.L. 1986. The effects of mechanically induced stress in plants. A review *Plant Growth Regul* 4:103-123
- Boudon F., Chopard J., Ali O., Gilles B., Hamant O., Boudaoud A., Traas J. and Godin C. 2015. A Computational framework for 3D mechanical modeling of plant morphogenesis with cellular resolution. *PLoS Comp. Biol.* 11, e1003950–16. [hal-01142486v1](#)
- Brazier L.G. 1927. On the flexure of thin cylindrical shells and other “Thin” sections. *Proc R Soc A Math Phys Eng Sci* 116:104–114.
- Brodersen C., Jansen S., Choat B., Rico C. and Pittermann J. 2014. Cavitation resistance in seedless vascular plants: The structure and function of interconduit pit membranes. *Plant Physiol.*, 165(2) :895-904
- Choi W.G., Hilleary R., Swanson S.J., Kim S.H., Gilroy S. 2016. Rapid, Long-Distance 314 Electrical and Calcium Signaling in Plants. *Annu Rev Plant Biol* 67: 287–307
- Christmann A., Grill E., Huang J. 2013. Hydraulic signals in long-distance signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 16, 293–300
- Clair B., Ghislain B., Prunier J., Lehnebach R., Beauchêne J., Alméras T. 2019. Mechanical contribution of secondary phloem to postural control in trees: the bark side of the force. *New Phytol.* 221:209-217. [hal-01897613v1](#)
- Clément-Demange A., Nicolas D., Legnaté H., Rivano F., Le Guen V., Gnagne M., Chapuset T. 1995. Hevea: stratégies de sélection. *Plantations, Recherche, Développement* 2: 5-19.
- Cochard H., Cruiziat P. and Tyree M.T. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *PlantPhysiol.* 100,205–209. doi: 10.1104/pp.100.1.205
- Collinet C. Rauzi M. Lenne P.F. and Lecuit T. 2015. Local and tissue scale forces drive oriented junction growth during tissue extension. *Nature Cell Biology.* 17 :1247–1258 doi:10.1038/ncb3226
- Coutand C., Julien J.L., Moulia B., Mauget J.C., Guitard D. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *J Exp Bot* 51(352):1813-1824.
- 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 Physiol* 151:223-232 doi:10.1104/pp.109.138164
- 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 *J Exp Bot* 51(352):1825-1842
- Day A.R., Snyder K.A., Garboczi E.J., Thorpe M.F. 1992. The elastic moduli of a sheet containing circular holes. *J Mech Phys Solids* 40:1031–1051

- Delzon S., Douthe C., Sala A. and Cochard H. 2010 Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *PCE* 33(12): 2101-2111. doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02208.x
- Frachisse J. M. 1985. Traumatismes, ondes électrophysiologiques et induction à distance de corrélations entre organes chez *Bidens pilosus* L. PhD thesis, Université Blaise Pascal. Clermont-Ferrand
- Ghislain B, Alméras T, Prunier J, Clair B. 2019. Contributions of bark and tension wood and role of the G-layer lignification in the gravitropic movements of 21 tropical tree species. *Annals of Forest Science* 76:107 hal-02976469
- Gohet E, Prévôt J-C, Eschbach J-M, Clément A, Jacob J-L. 1996. Clone, croissance et stimulation, facteurs de la production de latex. *Plantations, Recherche, Développement*, 3(1): 30-38
- Haarsma R.J. Hazeleger W., Severijns C., de Vries H., Sterl A., Bintanja R., van Oldenborgh G.J., van den Brink H.W. 2013. More hurricanes to hit western Europe due to global warming *Geophys Res Lett* 40:1783-1788 doi:10.1002/grl.50360
- Hawcroft M., Walsh E., Hodges K., Zappa G. 2018. Significantly increased extreme precipitation expected in Europe and North America from extratropical cyclones *Environmental research letters* 13:124006
- Hedrich R., Salvador-Recatalà V., Dreyer I. 2016. Electrical Wiring and Long-Distance 331 Plant Communication. *Trends Plant Sci* 21: 376–387
- Houwink, A. 1935. The conduction of excitation in *Mimosa Pudica*. Number 32 in 51-91. *Recueil des Travaux Botaniques*.
- Jaffe M.J. 1973. Thigmomorphogenesis. The response of plant growth and development to mechanical stimulation *Planta* 114:143-157
- Jaffe M.J., Telewski F.W., Cooke P.W. 1984. Thigmomorphogenesis. On the mechanical properties of mechanically perturbed bean plants *Physiologia Plantarum* 62:73-78
- Jodin et al. 1994. Le bois matériau d'ingénierie. *Arbolor* ed. 433p.
- Julien, J.L. 1993. Caractérisation électrophysiologique de l'onde de dépolarisation déclenchée par traumatisme chez *Bidens pilosa* L. PhD thesis, Université Blaise Pascal. Clermont-Ferrand
- Kak A. C. and Slaney M., *Principles of Computerized Tomographic Imaging*, IEEE Press, 1988.
- Kern K.A., Ewers F.W., Telewski F.W., Koehler L. 2005. Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. *Tree Physiol* 25:1243-1251
- Kikuyama, M. 1989. Effect of Ca<sup>2+</sup> on tonoplast potential of permeabilized characeae cells. *Plant and Cell Physiology*, 30(2) :253-258.
- Kohler K., Steigner W., Kolbowski J., Hansen U. P., Simonis W. and Urbach W. 1986. Potassium channels in *eremosphaera viridis* : II. Current- and voltage-clamp experiments. *Planta*, 167(1):66-75.
- Larter, M., Pfautsch, S., Domec, J. C., Trueba, S., Nagalingum, N., & Delzon, S. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytol.*, 215: 97–112
- Leblanc-Fournier N., Coutand C., Crouzet J., Brunel N., Lenne C., Moulia B., Julien J.L. 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. *Plant, Cell&Environment*, 31:715-726
- Léplé J.C., Brasileiro A.C.M., Michel M.F., Delmotte F., Jouanin L. 1992. Transgenic poplars: expression of chimeric genes using four different constructs. *Plant Cell Rep* 11:137-141.
- Liu M., Vecchi G.A., Smith J. A. and Knutson T.R. 2019. Causes of large projected increases in hurricane precipitation rates with global warming. *Climate and Atmospheric Science* 2:38

- Lockhart J.A. 1965. An analysis of irreversible plant cell wall elongation. *J. Theor. Biol.* 8:264-275
- Long Y., Cheddadi I., Mosca G., Mirabet V., Dumond M., Kiss A., Traas J., Godin C. and Boudaoud A. 2020. Cellular Heterogeneity in Pressure and Growth Emerges from Tissue Topology and Geometry. *Current biology* 30, 1504–1516.e8 doi :10.1016/j.cub.2020.02.027 hal-03029965v1
- Louveaux M., Julien J.D., Mirabet V., Boudaoud A. and Hamant O. 2016. Cell division plane orientation based on tensile stress in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS* 113 doi:10.1073/pnas.1600677113
- Malone M. 1993. Hydraulic signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 341(1295) :33-39.
- Malone M. and Stankovic B. 1991. Surface potentials and hydraulic signals in wheat leaves following localized wounding by heat. *Plant, Cell & Environment*, 14. 431-436
- Malone M. 1994. Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *mimosa pudica* L. *New Phytologist*, 128. 49-56
- Martin L. 2009. Etude des étapes précoces de la mécanoperception chez le peuplier : approches biomécanique et moléculaire. PhD thesis, Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II
- 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. *J Exp Bot*, 61:2403-12
- Mayr S., Cochard H. 2003. A new method for vulnerability analysis of small xylem areas reveals that compression wood of Norway spruce has lower hydraulic safety than opposite wood *Plant Cell Environ* 26:1365-1371
- Monshausen G.B., Haswell E.S. 2013. A force of nature: Molecular mechanisms of mechanoperception in plants. *J Exp Bot*, 64:4663–4680.
- Moulia B., Coutand C., Julien J.L. 2015. Mechanosensitive control of plant growth: Bearing the load, sensing, transducing and responding *Front Plant Sci* 6:20 p. doi:10.3389/fpls.2015.00052 hal-01123388
- Moulia B., Fournier M. 2009. The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. *J Exp Bot*, 60:461–486
- Moulia B., Fournier M., Guitard D. 1994. Mechanics and form of the maize leaf: in vivo qualification of the flexural behaviour. *J Mater Sci*, 29:2359–2366
- Mousavi S.A.R., Chauvin A., Pascaud F., Kellenberger S., Farmer E.E. 2013. Glutamate receptor like genes mediate leaf-to-leaf wound signalling. *Nature*, 500:422–426
- Neel P.L. and Harris R. W. 1971. Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in liquidambar. *Science*, 173(3991):58-59
- Munjal A., Philippe J.M., Munro E. and Lecuit T. 2015. A self-organized biomechanical network drives shape changes during tissue morphogenesis. *Nature*, 524:351-355 doi:10.1038/nature14603
- Niez. B. 2018. Acclimatation de l'arbre aux flexions répétées et conséquences sur le comportement mécanique et les propriétés hydrauliques du bois vert. PhD thesis. Université Clermont Auvergne. tel-02060329
- Oda K. 1975. Voltage clamp experiment in *chara corallina*. *Sci. Rep. Fukushima. Univ.*, (25) :69-76.
- Pansin A.J. and Zeeuw C. 1970. Textbook of wood technology. The American forestry series, vol 1 identification, uses and properties of the commercial woods of the United States and Canada. McGraw-Hill, New-York. 705p.
- Park K., Tixier A., Christensen A. H., Arnbjerg-Nielsen S. F., Zwieniecki M. A., and Jensen K. H. 2018. Viscous flow in a soft valve. *Journal of Fluid Mechanics*, 836. doi:10.1017/jfm.2017.805
- Peyronnet R., Tran D., Girault T., Frachisse J.M. 2014. Mechanosensitive channels: Feeling tension in a world under pressure. *Front Plant Sci* 5:558. doi: [10.3389/fpls.2014.00558](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00558)

- Pickard, B.G. 1973. Action potentials in higher plants. *Bot Review*, 39(2):172-201.
- Plomion C., Leprévost G., Stokes A. 2001. Wood Formation in Trees. *Plant Physiology*, 127 (4) :1513-1523
- Pruyn M.L., Ewers B.J., Telewski F.W. 2000. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation *Tree Physiol*, 20:535-540
- Rathgeber C., Cuny H., Fonti P. 2016. Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course. *Frontiers in Plant Science*, 7 :1-7
- Rye C., Wise R., Jurukovski V., DeSaix J., Choi J., Avissar Y.. *Biology*.2016. <https://openstax.org/books/biology/pages/30-5-transport-of-water-and-solutes-in-plants>
- Robbins W.W. and Weier T.E. 1950. *Botany, an Introduction to Plant Science*, 4th ed., McGraw-Hill Book Co.
- Robinson D.N., Spudich J.A. 2004. Mechanics and regulation of cytokinesis. *Curr Opin Cell Biol*, 16:182-188
- Roignant J. 2018. Biologie de développement du bois en réponse à des sollicitations mécaniques environnementales. PhD thesis. Université Clermont Auvergne. <http://www.theses.fr/2018CLFAC032>
- Sellier D. and Lecerf C. 2012. *l'énergie grise des matériaux et des ouvrages*. Ed. Arene et ICEB. 132p.
- Sperry J.S. and Tyree M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *PlantPhysiol*. 88:581–587
- Telewski F.W. 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: Coutts MP, Grace J (eds) *Wind and Trees*. Cambridge University Press, pp 237-263
- Telewski F.W. and Pruyn M.L. 1998. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings *Tree Physiol*, 18:65-68
- Telewski F.W. 2016. Flexure wood: mechanical stress induced secondary xylem formation. In: *Secondary xylem biology: origins, functions, and applications*. Academic, Cambridge, pp 73–91
- Tyree M.T. and Zimmermann M.H. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, 2<sup>nd</sup> Edn. Berlin. Springer. doi:10.1007/978-3-662-04931-0
- Tyree M.T. 2003. Plant hydraulics: The ascent of water. *Nature* 423:923
- Vecchi G.A., Delworth T.L., Murakami H., Underwood S.D., Wittenberg A.T., Zeng F., Zhang W., Baldwin J.W., Bhatia K.T., Cooke W., He J., Kapnick S.B., Knutson T.R., Villarini G., van der Wiel K., Anderson W., Balaji V., Chen J.H., Dixon K.W., Gudgel R., Harris L.M., Jia L., Johnson N.C., Lin S.J., Liu M., Justin Ng C.H., Rosati A., Smith J.A. and Yang X. 2019 Tropical cyclone sensitivities to CO<sub>2</sub> doubling: roles of atmospheric resolution, synoptic variability and background climate changes. *Climate Dynamics* 53:5999–6033