

PAS DE VENT, PAS DE BOIS. L'APPORT DE LA BIOMÉCANIQUE DES ARBRES POUR COMPRENDRE LA CROISSANCE PUIS LA VULNÉRABILITÉ AUX VENTS FORTS DES PEUPELEMENTS FORESTIERS

**MERIEM FOURNIER – VIVIEN BONNESŒUR – CHRISTINE DELEUZE – JEAN-PIERRE RENAUD –
MYRIAM LEGAY – THIÉRY CONSTANT – BRUNO MOULIA**

Le vent est bien connu comme facteur de dégâts. Les tempêtes sont en Europe responsables de plus de 50 % des pertes en volume consécutives à des événements extrêmes biotiques ou abiotiques, et ces pertes risquent de s'intensifier (Gardiner *et al.*, 2010). De nombreuses études permettent de hiérarchiser les facteurs de vulnérabilité parmi lesquels l'essence, la hauteur des peuplements ou l'élancement des arbres (rapport hauteur sur diamètre), l'ouverture de lisières ou d'éclaircies récentes (Colin *et al.*, 2009).

Dans cet article, nous souhaitons amener une autre vision du vent, en tant que facteur de croissance, et revenir ensuite à l'effet de ce facteur de croissance méconnu sur la stabilité des arbres qui s'endurcissent ainsi aux vents chroniques pour résister ensuite aux vents forts. Bien entendu, les arbres ne fonctionnent pas à l'énergie éolienne de sorte que le vent n'a pas le statut de ressource comme les minéraux, l'eau ou la lumière. Néanmoins, nous voulons montrer que ce facteur environnemental qui intervient dans le fonctionnement de l'arbre modifie fortement les dimensions et la forme des parties aériennes ou souterraines, ou les propriétés du bois. De fait, le moraliste et botaniste grec Théophraste observait déjà que le vent modèle la forme et la croissance des arbres. Le port en drapeau des arbres soumis aux vents forts est bien connu. L'observation de la morphologie des arbres a même été utilisée pour évaluer la ventosité d'un site, de façon très concrète pour les entreprises qui implantent des éoliennes (Wade et Wendel-Hewson, 1979 ; figure 1, p. 214). Dans son article de synthèse sur le vent en tant que facteur écologique, Ennos (1997) insistait déjà sur l'importance pratique pour la gestion des forêts des modifications induites par les vents chroniques. De fait, la croissance des arbres et les propriétés du bois sont régulées pour résister aux vents.

L'article est conçu en trois parties : nous partirons des théories finalisées qui postulent que l'arbre est construit pour résister au mieux au vent. Nous poursuivrons sur les mécanismes écophysio- logiques de perception-réponse aux signaux mécaniques, qui permettent de comprendre comment l'arbre s'acclimata au vent pendant sa croissance. Nous concluons sur l'intérêt de ces travaux scientifiques pour la recherche et la gestion des forêts.

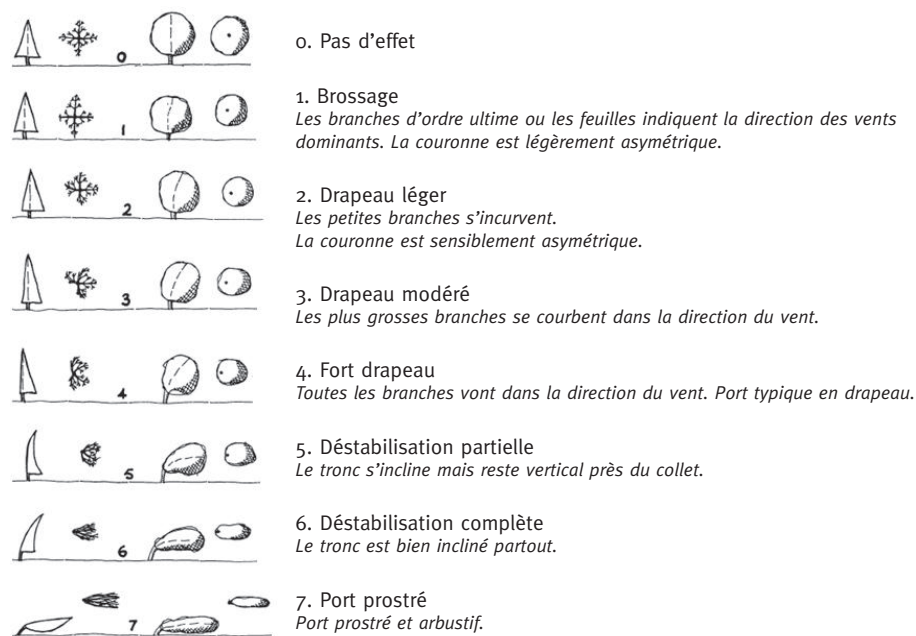
Seule une formulation mathématique issue de principes de conservation et d'équilibre mécanique permet d'énoncer avec précision et concision ce qui est dit dans le texte, notamment sur les effets combinés :

- du vent turbulent qui induit des forces par différentiel de pression,

- de l'aérodynamique du houppier qui crée un différentiel de pression plus ou moins grand,
- des propriétés du bois ou du composite sol-racines qui casse ou se déforme sous l'effet de ces forces,
- et enfin de propriétés géométriques (houppier, tronc, racines) qui agissent de façon complexe en amplifiant les forces ou en y résistant.

Pour le bien-être des lecteurs, nous avons tenté de traduire le langage mathématique en langage courant dans le texte, mais nous engageons vivement ceux qui ne seraient pas rebutés par le langage des formules mathématiques à se référer à l'annexe (p. 233).

FIGURE 1 L'INDICE DE GRIGGS-PUTNAM FORMALISE UNE MÉTHODE D'ÉVALUATION DE LA VENTOSITÉ D'UN SITE EN DIFFÉRENTES CLASSES À PARTIR DE L'OBSERVATION DE LA FORME DES ARBRES PLUS OU MOINS MODELÉE PAR LE VENT



LES LOIS DENDROMÉTRIQUES ISSUES DES THÉORIES DU DIMENSIONNEMENT MÉCANIQUE OPTIMISÉ POUR RÉSISTER AU VENT

Au XIX^e siècle, le chercheur forestier allemand K. Metzger invente une théorie mécanique pour expliquer la forme des troncs

Le vent exerce sur un arbre des forces dans le houppier exposé, qui joue alors le rôle d'une « voile » supportée par le « mât encasté » formé par le tronc et son ancrage racinaire. Ces forces sont transmises dans le tronc, dont la longueur amplifie la force par un effet de bras de levier, et dans le système racinaire. Ces forces se distribuent dans le bois avec un effet de résistance

géométrique associée au diamètre du tronc ou des racines : à qualité de bois égale, plus l'organe est épais, plus il « dilue » les forces. Ces forces localisées sont appelées « *contraintes* » en mécanique des solides, exprimées en unité de pression, et orientées selon les directions du bois (parallèle ou perpendiculaire au fil, de traction/compression ou de cisaillement). Elles amènent à la rupture lorsqu'elles excèdent la capacité du bois (ou du composite sol-racine) à les supporter. K. Metzger (1893) a formalisé le premier l'idée intuitive selon laquelle la forme des arbres serait optimisée pour homogénéiser la sécurité, en évitant « d'en mettre trop là où ce n'est pas utile, sans pour autant n'en mettre pas assez là où il faudrait ». Ce principe a eu un succès certain, Claus Mattheck (1991), expert de la sécurité des arbres urbains, l'ayant même élevé au rang d'« axiome » du développement des arbres.

Metzger a donc défini le défilement optimal comme celui qui conduit à une résistance mécanique constante tout le long du tronc. La résistance de la section à la force de flexion varie le long du tronc en puissance 3 du diamètre. Pour compenser exactement le bras de levier qui augmente linéairement lorsqu'on descend du houppier vers le sol, le principe de ne pas fragiliser un niveau du tronc plus qu'un autre conduit donc à une loi de défilement selon laquelle le diamètre diminue avec la puissance $1/3$ de la hauteur (cf. équation [5] du formulaire en annexe, p. 233). Le calcul du rapport entre la limite supportable et la force supportée, appelé coefficient de sécurité en génie civil, est repris par de nombreux modèles semi-mécanistes d'évaluation du risque tempête (Gardiner *et al.*, 2008). L'inverse du coefficient de sécurité fournit un indice de vulnérabilité. Ce calcul utilise des concepts de résistance des matériaux simples, sans notion d'incertitude car l'arbre disparaît ou reste intact avec certitude [voir Bonnesœur *et al.* (2013) pour une approche mécanique plus probabiliste], et sans étudier ce qui advient entre le tout premier endommagement et la rupture complète.

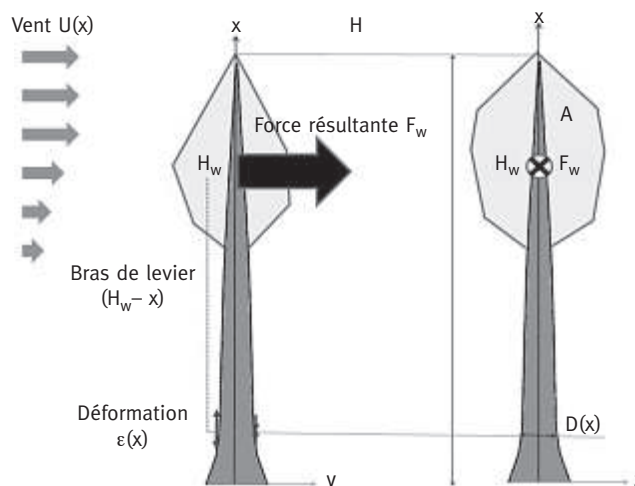
Pour déduire les conséquences d'une sécurité constante, Metzger n'a pris en compte que les effets géométriques, en admettant que la résistance à la rupture du bois (liée aux facteurs qui font sa « qualité » comme l'angle du fil, la densité, l'angle des microfibrilles, la composition chimique des parois des fibres...) varie peu avec la hauteur. Il est aisé de complexifier le raisonnement pour étudier l'effet des variations de propriétés du bois. De fait, la résistance mécanique du bois diminue souvent avec la hauteur (le haut de l'arbre est constitué de bois plus juvénile). Comme Spatz et Brüchert (2000), on peut s'interroger sur le caractère adaptatif de cette variation, et voir si le bois plus résistant des parties basses permet de renforcer un diamètre trop faible en maintenant une sécurité constante malgré un défilement non optimal, plus cylindrique. Généralement, les études concluent néanmoins que la gamme observée des variations de propriétés du bois ne permet de compenser que très partiellement les morphologies non optimales.

Ce principe de sécurité constante apporte donc un concept utile aux théoriciens qui proposent des lois pour expliquer les proportions et les formes observées dans la nature. La loi empirique de Léonard de Vinci postule par exemple la conservation de la section des branches avant et après un nœud. Christophe Eloy (2011) a montré récemment que cette loi pouvait s'expliquer par le principe de Metzger étendu aux branches.

Pour dériver des lois au niveau du peuplement, Thomas J. Dean et James Nathan Long (1986) ont alors imaginé que cette sécurité constante à l'intérieur du même arbre pourrait aussi s'appliquer à une population d'arbres. Maintenir une sécurité constante entre arbres offre plus de degrés de liberté puisqu'on peut ajuster plus de caractéristiques *a priori* indépendantes d'un arbre à l'autre. Si l'on continue à se limiter aux propriétés géométriques dimensionnelles, il faut prendre au minimum en compte la surface de prise au vent du houppier qui varie entre arbres. Dean et Long ont proposé une nouvelle loi selon laquelle pour des arbres issus de peuplements exposés à des conditions de vent similaires, le diamètre qui fait la sécurité varie en proportion exacte de la prise au vent amplifiée par le bras de levier qui fait le risque. Cela conduit à une loi de

proportionnalité entre le diamètre au cube et le produit de la hauteur par une surface de houppier (équation [6]). Cette caractéristique du houppier est théoriquement la surface de prise au vent. En peuplement, certains modèles mécaniques prennent la projection verticale de l'arbre isolé (figure 2, ci-dessous), d'autres la projection horizontale du houppier en considérant que le vent agit surtout par cisaillement au sommet de la canopée (voir la différence entre les modèles ForestGales et HWind dans Gardiner *et al.*, 2008). Pour utiliser des indicateurs usuels de la dendrométrie ou de l'écologie, cette caractéristique peut être approchée par la surface foliaire totale ou par une calibration statistique à partir des seules mesures de la hauteur et du diamètre de l'arbre (Bonnesœur *et al.*, 2013). En peuplement régulier à une seule strate comme une plantation de pins, Lundqvist et Elfving (2010) ont proposé de la représenter très simplement par la surface disponible moyenne autour de l'arbre, approximée par la densité du peuplement.

FIGURE 2 CARACTÉRISTIQUES DU VENT ET DE L'ARBRE



Observations directes dans le tronc et entre arbres

Ces lois morphologiques de défilement ou de relations entre dimensions du houppier, hauteur et diamètre des arbres, utilisent le principe théorique selon lequel des contraintes mécaniques uniformisées optimisent la sécurité pour une quantité de biomasse fixée, afin qu'aucune partie ne soit plus fragilisée ou au contraire surdimensionnée. Dans ces lois, les contraintes mécaniques sont calculées sous de nombreuses hypothèses très simplificatrices (par exemple des troncs parfaitement circulaires), de sorte que pour valider le principe fondateur, la rigueur scientifique devrait conduire à vérifier directement si ces contraintes sont réellement uniformes. Ce sont alors les déformations le long du fil du bois, pourcentage d'allongement ou raccourcissement des fibres, occasionnées par le fléchissement de l'arbre par le vent, qui peuvent être mesurées (et là où elles sont maximales, c'est-à-dire dans le bois périphérique juste sous le cambium). Ces déformations sont proportionnelles aux contraintes mécaniques supportées et le coefficient de proportionnalité est connu sous le nom de module d'élasticité ou module d'Young du bois vert parallèle au fil. Paradoxalement aucune équipe de recherche utilisant le principe d'optimisation n'a vraiment fait ce travail de validation, et les informations proviennent de travaux sur la résistance au

vent conduits en Grande-Bretagne où les déformations ont été mesurées pour d'autres objectifs. Blackburn (1997) a instrumenté 4 épicéas de Sitka à 1, 3, 5 et 8 m pendant plusieurs mois. Il a observé que ces déformations sont effectivement assez uniformes le long du tronc. Wellpott (2008) a observé 9 épicéas de Sitka, voisins et incluant des arbres dominants exposés au vent et dominés moins exposés, et a montré que tous les arbres perçoivent un niveau proche de déformation (Wellpott, 2008, p. 72). Malgré leur exposition plus forte, leur plus gros houppier, et leur plus long bras de levier, les dominants ne sont pas plus sollicités que les dominés que l'on pensait protégés : leurs caractéristiques de rigidité (diamètre et module d'élasticité) semblent ajustées de façon assez précise pour compenser exactement la charge plus forte.

Ces constatations démontrent l'existence d'un ajustement assez précis des proportions entre :

- les dimensions du houppier qui font la prise au vent,
- la hauteur qui correspond à un bras de levier amplificateur,
- et le diamètre de l'arbre qui est le premier facteur explicatif de la résistance du tronc, en permettant de répartir la force du vent sur un volume suffisant.

Lorsque l'on en vient à comparer des arbres de morphologies et d'expositions variées, cet ajustement tend à régulariser les déformations et contraintes subies par le bois. Ainsi, contrairement peut-être à l'intuition, les arbres les plus exposés au vent (dominants, plus hauts, plus fournis en couronne) ne sont pas forcément ceux qui vont présenter plus de risque. La mécanique permet de traiter les troncs et houppier indépendamment du système racinaire (car les forces du vent se transmettent de haut en bas, de sorte que les déformations du système racinaire interagissent peu avec l'état du système aérien). Des considérations similaires permettraient de s'interroger sur l'ajustement entre développement racinaire et développement aérien. C'est sans doute simplement parce que l'observation et le calcul sont compliqués que cela n'a pas été fait.

Le concept intégré dans les modèles de croissance-production

Les lois du dimensionnement isocontraint ont été régulièrement utilisées pour interpréter des observations dendrométriques comme la loi empirique de Pressler (qui stipule la répartition uniforme de l'accroissement du tronc en fonction de la biomasse foliaire), ou à l'échelle de populations d'arbres des relations stables entre hauteur et diamètre ou entre dimensions du houppier, hauteur et diamètre (synthèse critique dans Fournier *et al.*, 2013). Sur plus d'un millier d'arbres de 9 espèces différentes de conifères, Dean *et al.* (2002) ont observé la relation dendrométrique attendue (équation [6]), et ils ont également fait des mesures de défilement qui montrent que la loi de Metzger est également stable en intra-arbre. Cependant, l'ajustement statistique permet rarement de rejeter d'autres lois alternatives, et l'approximation par une simple loi puissance n'est pas suffisamment précise pour satisfaire les besoins des tarifs de cubage.

Ces lois biomécaniques fournissent donc une série de lois dendrométriques (voir par exemple l'élégant travail de Dean et Baldwin 1996 sur biomécanique et indice de densité de Reineke). Dean (Dean, 2004 ; Dean *et al.*, 2013) les a intégrées dans un modèle de croissance opérationnel pour évaluer la production du pin *Pinus taeda*. Dans ce modèle, l'indice de fertilité et la densité initiale permettent de calculer la croissance en hauteur et les caractéristiques du houppier de l'arbre moyen. Les lois biomécaniques permettent alors d'en déduire le diamètre à 1,30 m et le défilement donc le volume. Lundqvist et Elfving (2010) ont utilisé le même principe pour prédire le diamètre de jeunes pins à partir de la hauteur de l'arbre et de la dimension du houppier. Ils ont insisté sur une conséquence de la loi biomécanique en termes d'ajustement du diamètre à la densité du peuplement : si l'on admet que la densité du peuplement traduit exactement l'espace disponible pour l'extension du houppier, les arbres avec plus d'espace ont un plus gros houppier et le tronc « accorde » exactement son épaisseur à cette augmentation de la charge au vent.

Ces lois biomécaniques sont donc utiles dans les modèles qui représentent la croissance des arbres en deux étapes : a) la modélisation du développement du houppier en fonction de l'espace disponible et de la fertilité du site, b) l'adaptation du diamètre et du volume du tronc grâce aux relations biomécaniques. On peut noter qu'elles ont alors exactement le même statut que la loi empirique du « pipe model » de Shinozaki *et al.* (1964) qui postule que la surface foliaire représente une demande hydraulique (quantité d'eau nécessaire à la photosynthèse), proportionnelle à la surface cumulée d'aubier (ou conductrice) des tiges qui l'alimentent en sève brute. Les mesures des peuplements par télédétection aérienne, notamment par le lidar, deviennent de plus en plus courantes et précises en forêt avec des possibilités nouvelles d'évaluation rapide et à grande échelle de la hauteur des arbres et des dimensions des houppiers. Une idée pourrait être alors d'utiliser les modèles biomécaniques qui lient ces dimensions aux caractéristiques du tronc (diamètre et défilement), en tenant compte éventuellement d'autres caractéristiques du vent turbulent ou du bois (*cf.* équation [1]), pour estimer le stock de bois sur pied à partir des données de télédétection. Cependant, les descriptions des variables prédites (par exemple, la forme du défilement des troncs) devraient être améliorées pour répondre aux besoins de l'estimation. Surtout, on va maintenant voir que ces lois statiques font des hypothèses très simplistes sur les dynamiques de peuplements.

Limites de ces lois de conservation statiques

Le dimensionnement isocontraint est basé sur une hypothèse de conservation ou d'homogénéisation de l'effort mécanique perçu par l'arbre, qui offrirait une sécurité optimale. Cette hypothèse est discutable et a été régulièrement contestée. D'une part, d'autres théories conduisent au même type de relations entre dimensions de la couronne et caractéristiques du tronc, comme le « pipe model » ou d'autres modèles hydrauliques (Niklas et Spatz, 2010), ou encore le modèle biomécanique alternatif de la sécurité constante au flambement sous le poids propre (présenté dans Fournier *et al.*, 2013). D'autre part, certaines observations directes ont mis en évidence des arbres réfractaires à ces lois (Niklas et Spatz, 2000). Enfin, on peut développer des arguments théoriques contre l'optimalité du dimensionnement isocontraint. Lopez *et al.* (2011) ont par exemple proposé la possibilité d'autres stratégies tout aussi efficaces pour résister au vent, comme localiser des points faibles en haut et à la périphérie de l'arbre pour diminuer rapidement la prise au vent par la casse des parties apicales et périphériques en cas de vent très fort, et qui limiteraient considérablement la pertinence de l'ajustement isocontraint (sans pour autant l'exclure).

Surtout, si l'on considère que le vent doit être pris en compte comme un facteur dont les variations influencent le dimensionnement des arbres, une question vient rapidement : comment la croissance peut-elle s'acclimater en continu à un environnement venteux variable ? En effet, dans la vie d'un arbre et le cycle d'un peuplement, l'exposition au vent varie beaucoup en fonction du régime des coupes et des éclaircies. Il devient alors évident que les modèles précédents, fondés sur des relations statiques entre différentes dimensions (hauteur, diamètre, taille du houppier) de l'arbre ne peuvent expliquer comment un arbre au dimensionnement adapté à un vent donné va pouvoir ou non modifier ce dimensionnement après perturbation du climat venteux, par exemple après une trouée accidentelle ou une éclaircie ou détourage. Il devient alors crucial de s'intéresser aux mécanismes de croissance et de perception du vent qui conduisent vers un nouveau dimensionnement adapté aux nouvelles conditions. De fait, les éclaircies sont connues comme des phases transitoires où les relations entre hauteur et diamètre (facteurs d'élancement) changent fortement avec des risques d'instabilité (Bevilacqua *et al.*, 2005 ; Mitchell, 2000 ; Watt et Kirschbaum, 2011) dans les périodes qui suivent immédiatement l'ouverture. Les analyses de dégâts après tempêtes ont clairement mis en évidence un effet significatif de l'éclaircie récente sur la vulnérabilité des peuplements résineux (synthèse dans Colin *et al.*, 2009) alors que des éclaircies plus anciennes ne sont pas des facteurs de risque.

LE VENT MODIFIE LA PHYSIOLOGIE DE L'ARBRE ET AGIT SUR LA BIOLOGIE DE LA CROISSANCE

Les déformations ou contraintes mécaniques localisées dues à la force du vent dépendent donc d'interactions complexes entre :

- l'écoulement du vent avec ses variations climatiques et micrométéorologiques (liés à la topographie, à la structure du peuplement et du paysage),
- les dimensions, forme et propriétés de la couronne (qui représentent le chargement de la voile),
- les dimensions, forme et propriétés du tronc (qui représentent à la fois un bras de levier amplificateur des forces par sa longueur et un élément structurel résistant par son épaisseur),
- les dimensions, forme et propriétés de l'ancrage.

Tous ces éléments varient considérablement durant le cycle de vie de l'arbre. La régulation du dimensionnement mécanique des arbres ne peut donc pas être seulement génétiquement prédéterminée. Dans un environnement changeant tout au long de leur vie, pour éviter d'en faire trop (gaspiller du carbone pour fabriquer des structures très solides) ou pas assez (périr au premier coup de vent), pouvoir s'acclimater, et donc pouvoir percevoir les signaux des sollicitations mécaniques puis déclencher des réponses de croissance adaptées, est une nécessité pour la survie des arbres (Mouliat *et al.*, 2011).

La réponse de croissance aux signaux mécaniques a été négligée par les sciences forestières

Le vent est reconnu comme un facteur qui influence les échanges gazeux foliaires et donc la photosynthèse et la croissance (voir par exemple Aussenac, 2000). Ses effets peuvent être positifs en stimulant la transpiration, en régulant la température des feuilles, et en permettant une meilleure distribution de la lumière sur l'ensemble du feuillage (Roden et Pearcy, 1993). Ils sont souvent négatifs car d'une part le vent limite la surface foliaire par abrasion ou casse de petits rameaux feuillés, d'autre part le vent accélère les échanges et diminue la résistance au transfert d'eau, et donc augmente le stress hydrique et limite la photosynthèse par fermeture des stomates. Comprendre l'effet du vent sur la productivité primaire des couverts végétaux reste donc un problème délicat, car cet effet est étroitement dépendant d'autres variables telles que la température ou la réserve en eau du sol.

Mais le vent agit autrement sur la croissance. La façon dont les plantes perçoivent et répondent aux sollicitations mécaniques a été appelée *thigmomorphogénèse* par des chercheurs américains à la suite des travaux pionniers de Nicole Boyer (1967) sur la Bryone à l'université de Clermont-Ferrand. Elle est étudiée depuis de nombreuses années par la physiologie et la biophysique végétale avec des connaissances récemment vulgarisées (voir par exemple Vidard, 2012 ; Mangin, 2012 ; Larousserie, 2012 ; Lenne, 2014). Très généralement, il est bien connu que les cellules vivantes perçoivent les déformations ou contraintes. Ce phénomène est reconnu essentiel pour la croissance osseuse (Dufour *et al.*, 2007, parmi de nombreux cours de médecine). Or le bois comme l'os joue un rôle de soutien mécanique et a une croissance progressive dans l'organisme vivant : difficile donc de ne pas s'interroger sur le rôle de la mécanoperception dans la croissance des arbres !

Un premier article scientifique fut écrit par Thomas Andrew Knight (1803) qui conduisit des expériences pour observer que de jeunes plants fléchis allouaient plus de biomasse aux racines et à la base du tronc, et ovalisaient leur tronc, avec un grand axe dans le plan de flexion. Comme le montrent les synthèses de Biddington (1986) et Telewski (1995), ou le travail récent sur des plants de Chêne rouge et de Robinier en container de Reubens *et al.* (2009), cette observation s'est

avérée très générale : les sollicitations mécaniques stimulent la croissance racinaire et la croissance cambiale dans les zones sollicitées, et limitent la croissance en hauteur.

Ces approches ont été peu intégrées jusqu'ici dans l'écophysiologie et l'écologie forestière, disciplines pour lesquelles les arbres sont d'abord des exploitants des ressources du milieu dans un contexte de stress ou de compétition. La recherche en écologie s'est focalisée sur l'effet du vent sur les réponses foliaires. Elle a interprété le modelage des arbres évoqué en introduction, notamment à la limite forestière en altitude comme la réponse à des conditions pathologiques de stress physiologique de déshydratation, de froid et de mauvaise alimentation minérale (voir l'introduction de Telewski, 1995). La confusion a sans doute été entretenue par le vocabulaire de la mécanique des solides qui appelle maladroitement « stress » ou « contrainte » une force mécanique s'exerçant par unité de surface, ce qui induit pour les biologistes l'interprétation d'un rôle contraignant de ces forces sur la vie et la croissance. De plus, en conditions naturelles, les facteurs du milieu qui contrôlent la biologie des arbres se confondent. À l'échelle locale de la placette forestière, les microclimats lumineux, hydriques, thermiques, mécaniques... varient conjointement. On a vite tendance à intégrer toutes ces variations sous les termes :

- « compétition » lorsqu'elles agissent sur la croissance en diamètre, même si certains facteurs microclimatiques du contrôle de la croissance en épaisseur ne traduisent pas un problème de partage de ressources,

- « fertilité » lorsqu'elles agissent sur la croissance en hauteur même si certains facteurs n'ont rien à voir avec les ressources minérales du sol,

- et « stress » quand une réduction marquée est observée même si celle-ci n'est pas un dysfonctionnement généralisé du fait de ressources limitantes mais seulement une modification d'allocation au profit d'autres organes.

L'effet de ces sollicitations mécaniques sur l'allocation de croissance entre les différentes parties de l'arbre peut être considérable, même en l'absence de stress ou de dysfonctionnement et sans modification initiale de la disponibilité des ressources. Cette allocation entre systèmes aériens et souterrains, entre bois et autres tissus, entre croissance en hauteur et expansion latérale, détermine le fonctionnement et les services de l'écosystème forestier : elle modifie en effet considérablement le microclimat lumineux pour toute la vie végétale des forêts et la disponibilité de la ressource lumière, le volume de sol prospecté par les racines et donc l'acquisition des ressources en eaux et minéraux, la structure des habitats pour les animaux, et bien entendu la production de bois dans les troncs et grosses branches.

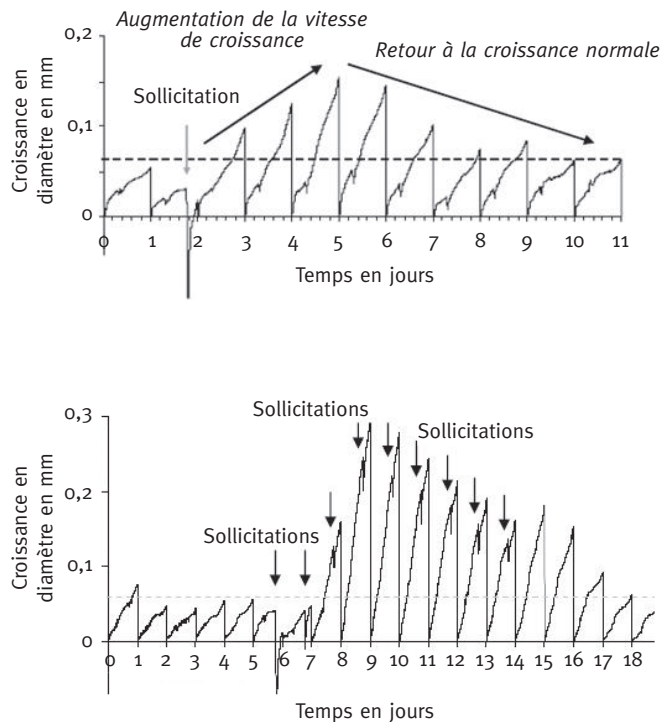
L'arbre perçoit une dose de déformations, y répond en proportion et se désensibilise lorsque les sollicitations se répètent

Au-delà des observations qualitatives et des comparaisons entre traitements, il est possible de quantifier le lien entre une dose de signal mécanique et une réponse de croissance. Les chercheurs de l'équipe MECA du laboratoire PIAF à Clermont-Ferrand (Moulia *et al.*, 2011) ont réalisé des expériences où ils ont observé la croissance de plants de peupliers, en utilisant du matériel génétiquement identique et un environnement contrôlé en serre. Leurs expériences ont consisté à fléchir les troncs dans une large gamme de déformations. À la suite d'une flexion, la croissance en longueur s'arrête pendant un certain temps (de l'ordre de 30 minutes) alors que la croissance en diamètre (figure 3, p. 221) s'accélère pendant quelques jours avant de revenir à un niveau normal. Ces expérimentations ont permis d'imaginer le modèle minimaliste suivant de perception et de réponse, appelé S³m (« Sum of Strain Sensing model », Moulia *et al.*, 2011). Ce modèle cherche à expliquer la réponse observée — arrêt de la croissance en longueur pendant un certain temps, augmentation de la vitesse de croissance en diamètre —, à la suite de l'application de la flexion mécanique à la tige. Le modèle postule que la réponse s'effectue quantitativement

en fonction d'une dose de signal reçu dans les cellules vivantes, et que pour chaque unité de volume, ce signal est lui-même proportionnel à la déformation perçue. Les déformations — allongement ou raccourcissement des cellules dans le plan de flexion — prennent ici le statut de dose de signal perçu, déclenchant un temps d'arrêt de la croissance en longueur et une accélération de la croissance en épaisseur.

FIGURE 3 **RÉSULTATS D'EXPÉRIMENTATION SUR DE PETITS PEUPLIERS** (Martin, 2009).

La variable observée est l'accroissement du diamètre de chaque journée. Sur la courbe du haut, l'arbre est soumis à une seule sollicitation (flexion de courbure imposée). Sur celle du bas, la sollicitation est répétée chaque jour pendant 9 jours.



Les fonctions de réponse de la croissance à la dose de signal sont alors calibrées à partir des expérimentations, avec deux paramètres, la sensibilité qui exprime la proportionnalité de la réponse, et le seuil de déformation perceptible en dessous duquel il n'y a pas de réponse.

Pour le temps d'arrêt de croissance en longueur, le signal agit à longue distance et est la somme des déformations dans tout le volume de cellules réceptrices. Cela traduit l'observation qu'une flexion du bas de la tige provoque un arrêt du méristème apical éloigné. L'augmentation de la croissance en diamètre suit la déformation localisée dans le cambium, de sorte que seul le bois situé dans le plan de flexion réagit. De fait, cela décrit bien l'ovalisation de la section observée au cours du temps suite à des flexions répétées dans le même plan. Une description mathématique précise est donnée dans le formulaire en annexe (p. 233).

Initialement développé sur des plants de peupliers, le modèle a une portée très générale : le tableau I (p. 222) présente par exemple des calibrations de la croissance en diamètre sur

différentes espèces tropicales (Coutand *et al.*, 2010), qui ont permis d'échafauder de premières hypothèses sur la diversité des sensibilités en fonction des traits de vie de l'espèce.

TABLEAU I **Résultats d'expérimentations sur des jeunes plants d'espèces tropicales soumises à des flexions contrôlées dans une vaste gamme d'intensité, tous les 4 jours pendant deux mois**

La croissance mesurée est l'accroissement en diamètre en mm de la section située dans le plan de flexion. La croissance des plants fléchis est systématiquement supérieure avec des différences significatives au seuil de 5 % (*) ou 1 % (**). Le modèle ajusté est la régression linéaire de l'accroissement en diamètre en fonction du logarithme népérien (ln) de la somme des déformations perçues (Coutand *et al.*, 2010).

Espèce	Nombre de plants	Diamètre initial (mm)	Croissance en diamètre (mm)		Ajustement du modèle S ³ m		
			Témoïn	Fléchi	Sensibilité (pente en mm)	Seuil	R ²
<i>Bauhinia guianensis</i>	12	5,5 (± 1,6)	1,7 (± 0,6)	2,2 (± 0,6) *	1,46	0,84	0,57
<i>Eperua falcata</i>	20	6,7 (± 1,2)	0,6 (± 0,2)	0,9 (± 0,5) **	0,59	0,15	0,38
<i>Eperua grandiflora</i>	16	4,6 (± 2,4)	0,5 (± 0,3)	0,9 (± 0,3)*	0,73	0,33	0,78
<i>Symphonia globulifera</i>	20	4,7 (± 0,6)	0,7 (± 0,2)	1,6 (± 0,6)*	1,25	0,44	0,52
<i>Tachigali melinonii</i>	12	6,5 (± 0,8)	0,7 (± 0,6)	1,6 (± 0,3)*	0,93	0,66	0,49

Les bases et l'intérêt de ce modèle ont été longuement discutés par Moulia *et al.* (2011). On retiendra que S³m est un modèle parcimonieux (2 paramètres), qui permet de synthétiser des processus physiologiques complexes (*cf.* paragraphe "La mécanobiologie des méristèmes...", p. 223) en termes de relations entre une dose de sollicitation mécanique et sa réponse de croissance. Il faut simplement d'abord localiser les déformations provoquées par la sollicitation par un modèle mécanique identique à celui utilisé pour prévoir les risques de casse.

Il est alors tentant d'essayer d'appliquer ce modèle à la croissance d'un arbre forestier, sur des temps longs et en conditions de sollicitations mécaniques non contrôlées. Le modèle S³m représente la réponse d'un arbre suite à une sollicitation mécanique isolée. Dans la nature, le vent agit par rafales et les sollicitations sont répétées. La figure 3 montre les résultats d'une expérimentation en conditions contrôlées où une flexion a été répétée chaque jour. Alors que les effets des premières sollicitations s'ajoutent, les suivantes ne déclenchent plus de réponse additionnelle, l'arbre se désensibilise. Cherchant alors à comprendre l'influence de la fréquence des sollicitations sur la réponse, Christelle Der Loughian (2012) a montré que des sollicitations dans la gamme des premiers modes propres de vibration de l'arbre de 1 à 10 Hz avaient peu d'effets par rapport aux sollicitations statiques (une fois par jour) précédemment étudiées.

C'est donc bien l'addition de sollicitations mécaniques inhabituelles qui amène une réponse, plus que la perception d'un vent permanent plus ou moins fort.

Il sera intéressant de poursuivre cette réflexion (et les expérimentations associées) en regard du spectre des basses fréquences de la vitesse du vent sur un site, qui présente des variations

journalières, des temps de retour des dépressions et anticyclones de quelques jours et des variations annuelles ou saisonnières.

La mécanobiologie des méristèmes explique les mécanismes de perception et transduction des signaux mécaniques

Toutes les cellules vivantes ont la capacité de percevoir des sollicitations mécaniques et d'y répondre. Le syndrome thigmomorphogénétique – c'est-à-dire la succession des événements – est décrit par Frank W. Telewski (2006) : les signaux mécaniques sont transmis rapidement en quelques secondes à longue distance *via* les parois cellulaires rigides, ils sont aussi relayés par des signaux électriques, pour atteindre les cellules des méristèmes. Ce n'est donc pas le vent qui souffle sur le cambium ou sur un apex particulier qui génère la réponse mais bien la force du vent dans le houppier qui se transmet dans toutes les cellules vivantes qui la renvoient aux zones en croissance. Les réactions dans le cytoplasme dont résulte l'expression de gènes dans le noyau et donc la transduction du signal à l'intérieur de la cellule sont de mieux en mieux connues, de même que les mécanismes permettant la diffusion du signal à longue distance de cellule en cellule, et même vers d'autres plantes par l'émission d'éthylène. La sollicitation mécanique active des gènes de perception spécifiques (Leblanc-Fournier *et al.*, 2008) dont l'expression est proportionnelle aux doses de signal du modèle S³m (Mouliat *et al.*, 2011), ce qui finit de démontrer que le choix empirique de la somme de déformations pour représenter le signal a bien un sens biologique.

En conclusion, un premier enjeu a été de relier les phénomènes macroscopiques, c'est-à-dire les réponses de croissance observée sur des plants entiers en chambre de culture, aux mécanismes cellulaires et génétiques. Cela a permis notamment d'inférer la forme du modèle S³m puis d'affirmer sa réalité biologique. Il reste maintenant à comprendre et modéliser l'accommodation qui permet à un arbre sollicité en permanence de ne pas surréagir, avec la recouvrance qui permet aussi à l'arbre de retrouver sa sensibilité quand la série de sollicitations s'arrête. La biologie médicale a déjà proposé des modèles de ces phénomènes pour la croissance osseuse dont on pourra s'inspirer (Schriefer *et al.*, 2005 ; Turner, 1999, 1998).

Pour justifier de l'intérêt de ces travaux de physiologie conduits en conditions contrôlées, il reste maintenant à montrer que ces processus de perception-réponse sont suffisamment importants en conditions forestières pour justifier qu'on s'y intéresse dans l'évaluation de la croissance puis de la vulnérabilité des peuplements.

VERS UNE PRISE EN COMPTE DE LA MÉCANOBIOLOGIE DANS LES MODÈLES DE PRODUCTION ET DE VULNÉRABILITÉ DES FORÊTS

Comme déjà énoncé par Ennos (1997), la compréhension des processus mécanobiologiques de perception-réponse peut aider à contrôler la vulnérabilité aux vents des forêts, notamment dans les phases sylvicoles critiques comme la création de lisières et les éclaircies fortes de peuplements denses. Les enjeux portent aussi sur une meilleure compréhension de l'effet du vent dans la productivité des peuplements, en termes de biomasse aérienne et de volumes commerciaux de tiges. On peut alors imaginer d'inclure la ventosité du site comme variable climatique explicative dans les modèles de croissance en hauteur ou en surface terrière, dans les tarifs de cubage ou dans les modèles de qualité des bois. La façon de conduire les coupes pour améliorer le peuplement et la reprise de croissance après ouverture doit également être questionnée. La problématique concerne aussi bien les peuplements hétérogènes complexes que les peuplements purs et réguliers.

Des expérimentations pionnières ont démontré l'importance en conditions forestières des mécanismes de perception du vent et des réponses de croissance associées

En conditions naturelles, les mécanismes de perception du vent et d'autres facteurs se superposent (Xu *et al.*, 2013), de sorte qu'il faut expérimenter pour évaluer leur importance. Pour ce qui concerne la croissance en hauteur et l'activité des méristèmes primaires, les effets directs thigmomorphogénétiques et indirects d'assimilation du carbone par les feuilles vont dans le même sens : le vent limite la croissance en hauteur. Abrisser les arbres du vent aura donc un fort effet stimulateur de la croissance en hauteur dans les milieux secs (Bang *et al.*, 2010). Pour la croissance radiale, les effets s'opposent. Les sollicitations mécaniques stimulent l'activité cambiale, en modifiant la qualité des bois, alors que l'effet sur l'assimilation tendrait à diminuer la croissance.

Il est frappant de constater que les expérimentations pour détecter les effets des sollicitations mécaniques sont peu nombreuses, mais qu'elles montrent toujours des effets très importants. À la suite d'observations de la croissance du Liquidambar en mélange avec des pins, le travail pionnier de Holbrook et Putz (1989) a cherché à comprendre séparément les effets des deux facteurs « compétition pour la lumière » et « protection du vent ». Ils ont comparé la croissance de jeunes plants de Liquidambar sur deux ans, en pleine lumière ou ombragés, en port libre ou haubanés. Par rapport au port libre, le haubanage augmente la croissance annuelle en hauteur de 30 % en pleine lumière et 66 % à l'ombre ! Il diminue la croissance en diamètre de 9 % en pleine lumière et 34 % à l'ombre. Même si la lumière reste le facteur bien connu et déterminant de la croissance, on peut en conclure que l'effet des sollicitations mécaniques n'est pas négligeable.

Les plants élevés sous protection plastique (de type Tubex) ont une croissance racinaire et un diamètre faible, au point de conserver parfois ensuite une grande fragilité mécanique. Le microclimat (température, humidité de l'air) avait d'abord été tenu responsable (justifiant de fabriquer des Tubex à circulation d'air faisant cheminée). En soumettant des plants de Merisier en Tubex à une flexion mécanique artificielle (8 flexions journalières par un vérin mécanique) pendant quelques semaines en saison de végétation, Coutand *et al.* (2008) ont montré que le problème venait d'abord d'un déficit de perception de l'environnement mécanique car le Tubex protège du vent. Ils ont pu observer que les plants sollicités retrouvaient presque immédiatement une faible croissance en hauteur similaire à celle des plants élevés hors Tubex. La sollicitation stimulait aussi fortement la croissance en diamètre avec des vitesses de croissance qui dépassaient rapidement à la fois la croissance en port libre et la croissance en Tubex. Elle permettait aussi de récupérer une part importante de croissance racinaire puisque le ratio de biomasse racinaire sur la biomasse totale était en fin d'expérience de 60 % pour les plants en port libre, 37 % pour les plants en Tubex et 45 % pour les plants en Tubex mécaniquement sollicités. Pratiquement, il semble difficile d'installer des vérins secoueurs à l'intérieur des protections ! Mais on doit penser à avoir des protections larges et aérées et à ne pas isoler trop longtemps la plante de sa perception mécanique lors des phases d'installation. En horticulture ornementale où il est esthétiquement important d'avoir des entrenœuds courts et une ramification fournie, le passage d'une barre qui fléchit les plants 10 à 20 fois par jour pendant quelques jours est envisagé comme substitut aux régulateurs de croissance chimiques (Morel *et al.*, 2013). On pourrait imaginer de telles pratiques en pépinières forestières, notamment pour stimuler le développement racinaire.

Quelques expérimentations ont porté sur de grands arbres. Lundqvist et Valinger (1996) ont montré un surprenant effet d'une charge ajoutée en hiver (poids accrochés aux branches) sur des pins sylvestres. Et surtout, Meng *et al.* (2006) ont mis en place un dispositif de grande ampleur (plusieurs sites de fertilité différente) sur des Pins de Murray (*Pinus contorta*) de 50-55 ans en comparant la croissance de placettes témoins à celle de groupes d'arbres simplement reliés entre eux par un réseau de câbles à 10 m. Le seul effet de ces câbles est un haubanage mécanique qui limite les déformations du tronc dues au vent en dessous de 10 m et les collisions entre

couronnes. Comme le montre le tableau II (ci-dessous), ce haubanage a un effet considérable sur les croissances en hauteur et en diamètre (20 % à 60 % de différence en 6 ans entre témoins et haubanés), ce qui laisse imaginer combien la croissance peut être affectée en conditions naturelles par les variations du vent et de leur perception, après filtrage *via* la structure du peuplement et les propriétés des arbres.

TABLEAU II **Modification de la croissance de placettes de *Pinus contorta* liés entre eux ou en croissance normale** (Meng *et al.*, 2006)

Pour tenir compte des conditions différentes entre sites, les chiffres comparent la croissance des 5 années de traitement aux 5 années précédentes. Dans les témoins (non sanglés), la croissance en hauteur a diminué dans la période 1999-2003 (sans doute un effet de l'âge) alors qu'elle a très fortement augmenté suite au traitement. La croissance en surface terrière a fortement diminué à 1,30 m du fait de la prévention des déformations de fléchissement alors qu'elle a au contraire fortement augmenté à 10 m car, au voisinage de la zone d'attache, le bois a au contraire été mécaniquement plus sollicité.

Variations de croissance (1999-2003) faisant suite au traitement, en référence à la période précédente 1993-1997	Placettes traitées : arbres liés entre eux	Placettes témoins
Croissance en hauteur	+ 40 %	- 20 %
Croissance en surface terrière à 1,30 m	- 23 %	- 7 %
Croissance en surface terrière à 10 m	+ 46 %	- 9 %

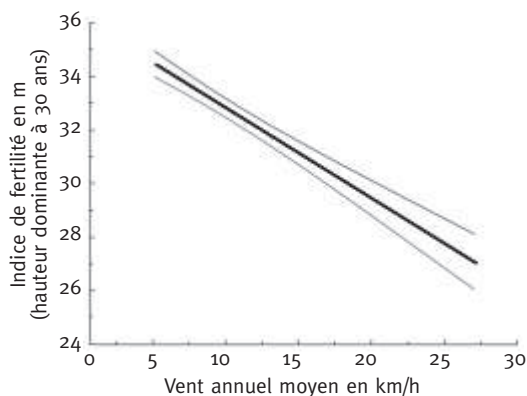
Premiers modèles de l'effet du vent sur la production des peuplements

Les différents mécanismes convergent vers un effet réducteur du vent sur la croissance en hauteur. Les changements climatiques conduisent actuellement à réviser les modèles de productivité forestière en abandonnant la notion de fertilité « du site » supposée invariable dans le temps pour expliciter les effets des facteurs environnementaux sur la productivité (Bontemps *et al.*, 2012). Le modèle de la productivité de *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande développé par Watt *et al.* (2010) est un exemple de ces nouvelles générations de modèles et prend en compte le vent aux côtés d'autres variables pédoclimatiques comme la température, le bilan hydrique... Ce modèle met en évidence un effet significatif de la vitesse du vent moyen en tant que réducteur de la croissance en hauteur (figure 4, p. 226). Il n'a pas, par contre, mis en évidence d'effet du vent sur l'indice de productivité en surface terrière. Le développement des éoliennes suscite désormais la production de variables météorologiques « vent » spatialisées facilement accessibles (voir par exemple le modèle SAFRAN de Météo-France). On peut imaginer qu'inclure le vent dans les modèles environnementaux spatialisés de productivité forestière puisse devenir aisé du point de vue technique. La recherche commence également à imaginer des tarifs de cubage, ou des équations liant hauteur et diamètre utilisées dans de nombreux modèles de production, qui prennent en compte explicitement l'effet du vent [voir par exemple Meng *et al.* (2008), Watt et Kirschbaum (2011), Santana et Imana-Encinas (2013)]. Selon les observations du paragraphe "Des expérimentations pionnières..." (p. 224) et comme évoqué à la fin du paragraphe "L'arbre perçoit une dose de déformations..." (p. 220), il est tentant de construire des variables explicatives « vent » plus complexes qu'une vitesse moyenne, pour mieux représenter le filtrage temporel et dendrométrique du vent par le peuplement. En effet, une simple vitesse moyenne est une estimation grossière des épisodes de réponse aux vents additionnels. De plus, le signal des déformations qui provoque la réponse fait intervenir des caractéristiques de l'arbre et du peuplement en interaction avec la vitesse du vent météorologique.

FIGURE 4

**COURBES DE RÉPONSE DE L'INDICE DE FERTILITÉ DU SITE
POUR LA CROISSANCE DE *PINUS RADIATA* EN PLANTATIONS (NOUVELLE-ZÉLANDE),
EN FONCTION DE LA VITESSE DU VENT MOYEN ANNUEL.**

Les lignes en gris clair représentent l'intervalle de confiance à 95 % (Watt *et al.*, 2010).



Modéliser les effets thigmomorphogénétiques du vent sur la croissance

La modélisation de l'effet du vent dans des modèles de croissance et production demande donc de formaliser des lois liant la croissance (classiquement des augmentations de hauteur et de diamètre moyennées sur une ou plusieurs années) avec des données météorologiques de vent. Reste alors à trouver les modèles statistiquement significatifs, robustes et biologiquement cohérents.

Si l'on fait l'hypothèse que les effets thigmomorphogénétiques, c'est-à-dire la réponse directe des méristèmes aux sollicitations mécaniques, sont prépondérants, on peut oser repartir du modèle S^3m de la mécanobiologie énoncé ci-dessus. Certes, passer du stade de jeune plant à celui d'arbre de grande taille signifie prendre en compte un houppier complexe avec un comportement mécanique plus difficile à appréhender et modéliser. Cependant, la question semble toujours abordable au travers de la modélisation des déformations du tronc développée dans la première partie pour évaluer la résistance au vent. Le degré de déformations perçues le long du tronc représente *a priori* très bien le degré de sollicitation aérienne de l'arbre par le vent.

L'effet du vent sur la croissance en diamètre pourrait faire apparaître plusieurs termes multiplicatifs : le premier (GU^2) est directement lié au vent météorologique modifié par les conditions locales (rugosité du couvert, structure du paysage), le second (HA/D^2) traduit l'effet des dimensions des arbres (hauteur, diamètre et dimensions du houppier). Le troisième (C_d/E) formalise l'effet de la qualité aérodynamique du houppier (qui retient plus ou moins le vent en fonction du coefficient de traînée) et de la qualité du bois (qui se déforme plus ou moins en fonction de sa rigidité).

Cette formulation est très certainement trop simple pour prendre en compte tous les processus mécanophysiques mis en jeu, de sorte que sa capacité à décrire réellement les phénomènes doit être validée avant toute application à grande échelle, d'autant que d'après le modèle mécanobiologique, le lien entre déformation perçue et croissance implique un paramètre de sensibilité et un seuil de perception, qui peuvent varier avec l'essence, le stade de développement, les autres conditions du milieu... de sorte que le modèle à ajuster statistiquement deviendrait vite surparamétré, ce qui lui ferait perdre beaucoup d'intérêt par rapport aux modèles purement empiriques.

Il reste que cette formulation conserve de grandes chances de décrire au premier ordre les tendances qui gouvernent les relations entre croissance et vent avec ses interactions avec les

facteurs de structure du peuplement et du paysage. Elle démontre immédiatement que l'on peut s'attendre au fait que la croissance individuelle de l'arbre ne soit pas une simple relation de proportionnalité avec la vitesse du vent météorologique U mais soit largement modulée d'une part par les effets microclimatiques locaux (contenus dans le facteur G) et d'autre part par la morphologie de l'arbre, ainsi que par la qualité du houppier et du bois. Des lois dendrométriques biologiquement fondées feront donc intervenir le vent en interaction avec d'autres variables (structure des peuplements, dimensions des arbres) traduisant l'effet de la structure du microenvironnement et de l'organisme dans les réponses de croissance.

Il reste à intégrer la croissance racinaire, problème plus ardu car formaliser la localisation des déformations perçues dans les zones méristématiques demande de modéliser l'interaction sol-racines en tenant compte de l'architecture racinaire et de propriétés variables du sol. Il faut également mettre en place des expérimentations difficiles. Pauline Defossez de l'équipe de mécanique environnementale de l'UMR ISPA (INRA, Bordeaux Sciences Agro) s'est emparée de ce sujet complexe initié par les travaux pionniers d'Alexia Stokes et Thierry Fourcaud (UMR AMAP, Montpellier). L'approche bénéficie des compétences de Frédéric Danjon (UMR Bigeco, INRA, université de Bordeaux I), spécialiste de l'architecture racinaire.

Comme souvent lorsqu'il s'agit d'intégrer des modèles de processus biologiques sur les temps de la production forestière, changer d'échelle temporelle s'avère plus compliqué. Le temps des arbres forestiers est un temps long, de plusieurs dizaines d'années, au cours desquelles les déformations ressenties sont d'intensité très variable et avec des temps de retour chaotiques. Comme énoncé au paragraphe "La mécanobiologie des méristèmes..." (p. 223), la mécanobiologie étudie des processus allant de quelques secondes à la journée avec des expériences de quelques semaines en conditions contrôlées. L'intégration temporelle reste un verrou majeur.

On ne peut pas évaluer la vulnérabilité aux vents forts sans prendre en compte l'acclimatation des arbres aux vents chroniques

Les effets thigmomorphogénétiques procurent un mécanisme cohérent et adaptatif pour réguler la croissance en relation avec le risque : les arbres se mesureraient aux vents chroniques pour réguler le risque : la perception des sollicitations du vent conduit à limiter la surface de voile et augmenter la résistance de l'ancrage, en augmentant l'allocation de biomasse à la croissance souterraine, à diminuer le bras de levier par inhibition de la croissance en hauteur, à renforcer la résistance du tronc par stimulation de l'activité cambiale.

Ce mécanisme conduit à interpréter certaines situations de grande vulnérabilité aux vents forts comme un défaut d'acclimatation : ce ne sont pas intrinsèquement les propriétés du vent et des arbres qui sont responsables de la sensibilité des peuplements éclaircis ou des lisières récentes mais un problème d'état transitoire dans une cinétique de croissance lente : la modification de l'exposition au vent augmente instantanément la sensibilité, et il faut plusieurs années avant que les arbres aient eu le temps de répondre à la perception de ce nouveau vent, temps pendant lequel ils sont plus vulnérables.

Il est alors intéressant de revenir aux théories finalisées du dimensionnement discutées au paragraphe "Les lois dendrométriques..." (p. 214). Selon ces théories, l'état stable (stationnaire) issu d'une croissance parfaitement acclimatée est caractérisé par une sécurité adaptée, qui combine de façon optimale les dimensions et la forme des systèmes aériens et racinaires, la qualité aérodynamique du houppier, la qualité mécanique du bois et de l'ancrage.

Cette régularisation (et régulation) naturelle du risque par une croissance adaptative explique pourquoi il est difficile de trouver des facteurs simples pour différencier les arbres et les peuplements

par rapport à leur sensibilité aux vents forts, et pourquoi des critères mécaniquement intuitifs comme l'élanement H/D s'avèrent peu robustes (Riou-Nivert *et al.*, 2009). En effet, un élanement très élevé devrait naturellement avoir été compensé par un houppier plus aérodynamique et moins développé. En poussant à l'extrême les théories du dimensionnement isocontraint, on pourrait même s'attendre à une sécurité constante de tous les arbres de la Terre de sorte qu'aucun facteur ne permettrait de les différencier selon leur vulnérabilité ! Le classement de la vulnérabilité des essences et l'effet de la hauteur des arbres sur la sensibilité au risque vent s'avèrent néanmoins très robustes (Colin *et al.*, 2009 ; Schmidt *et al.*, 2010). Cela montre que la sécurité varie selon les essences et diminue avec la hauteur. En restant dans le cadre des théories du dimensionnement optimal, on peut alors se demander si cela traduit des stratégies écologiques naturelles : certaines espèces (pionnières ou rudérales par exemple) auraient-elles moins besoin de garantir leur sécurité ? De même, la valeur adaptative de la sécurité est-elle plus importante pour de petits arbres qui ne se sont pas encore reproduits ? L'augmentation observée de la vulnérabilité avec la hauteur, avec des seuils variables selon les espèces et les milieux, résulterait alors beaucoup plus de la biologie de l'évolution de la régulation de la croissance, que d'une limitation physique. Comment alors raisonner l'impact du changement climatique, des pratiques sylvicoles ou de l'amélioration génétique sur la vulnérabilité aux vents forts ? Simplement par leurs impacts sur la turbulence du vent, la croissance en hauteur, l'allocation de biomasse entre compartiments, les propriétés du bois ? ou plutôt par leur capacité à permettre aux arbres de percevoir des vents usuels et de modifier leur croissance pour se stabiliser ?

Considérer les peuplements forestiers comme des systèmes biologiques et dynamiques qui se préparent en permanence aux vents forts en acclimatant leur croissance aux vents chroniques peut donc bouleverser l'évaluation du risque : en effet cela conduit à considérer la trajectoire des peuplements autant que leurs caractéristiques instantanées, et à s'intéresser à la climatologie des vents chroniques pendant la saison de végétation en addition à celle de l'intensité et des temps de retour des vents forts.

CONCLUSIONS : UNE PREMIÈRE ÉTAPE SERA FRANCHIE DANS LE CADRE DU PROJET FOR-WIND

Dans le cadre du projet national FOR-WIND en cours (ANR AgroBiosphère 2012) une première étape est en train d'être franchie. Un modèle de perception-réponse à des échelles temporelles longues est en cours de formalisation pour produire un modèle biologiquement fondé, applicable aux feuillus comme aux résineux, et adapté au formalisme des modèles de croissance-production.

L'ajustement du modèle de perception-réponse demande des expérimentations pour valider l'intégration spatiotemporelle du modèle S³m et sa pertinence pour de grands arbres en peuplement. On peut imaginer d'observer la réponse de croissance à des déformations contrôlées, soit simplement minimisées (tuteurage, haubanage, brise-vents...), soit réalisées par des tests mécaniques avec des scénarios temporels complexes (stimulations croissantes ou décroissantes dans le temps à même intensité globale de stimulus par exemple). Pour ajuster le modèle sur des temps longs, les dispositifs d'observation en conditions naturelles et les expérimentations sylvicoles doivent permettre de mettre en correspondance les séries chronologiques des déformations perçues et des réponses de croissance. Une nouvelle expérimentation VENT-ECLAIR est en cours d'installation, avec l'aide du département Recherche, Développement, Innovation de l'Office national des forêts, sur une parcelle de perchis de Hêtre (20 à 30 ans, hauteur dominante 14-15 m, densité 3 000-4 000 tiges/ha) en forêt de Haye (Meurthe-et-Moselle). Cette expérimentation s'appuie sur l'observation de la reprise de croissance après éclaircie forte, en haubanant une partie des arbres pour séparer levée de la compétition et perception du signal mécanique après

exposition plus forte au vent. Les déformations occasionnées par le vent sont directement mesurées (comme l'avait fait Blackburn en 1997), ce qui permet de valider directement à la fois le modèle de perception-réponse et les modèles des déformations mécaniques, fonction du vent et des propriétés de l'arbre présentés ci-dessus.

Le projet FOR-WIND permettra alors de dériver des équations génériques de la croissance en fonction du vent météorologique en interaction avec la structure du peuplement ou de la placette, intégrables dans des modèles de production de parcelle et de massif. À terme, cela permettra de prendre en compte l'acclimatation de la croissance des arbres au vent dans les modèles d'aide à la décision qui formalisent le risque de chablis ou de volis en fonction du vent et des conditions de croissance. L'enjeu est de formaliser le bien-fondé des observations empiriques (comme la plus faible sensibilité des éclaircies et des lisières anciennes) en les rendant plus robustes et générales, et de ne pas négliger l'adaptation des arbres au vent dans un contexte de changement climatique où d'une part, le régime des vents peut changer (voir par exemple Haarsma *et al.*, 2013), et où d'autre part, la tendance est au changement d'essences et d'itinéraires, vers des systèmes sylvicoles jamais expérimentés sur un site donné.

Enfin, au-delà de la croissance en volume, le vent et les sollicitations mécaniques modifient également la qualité du bois avec des tendances très générales (voir par exemple Christensen-Dalsgaard *et al.*, 2007). Le projet WADE (« Wood Acclimatation to Disturbed Environments ») du LABEX ARBRE a commencé à les étudier sur le Hêtre et le Douglas, en espérant déboucher sur des outils opérationnels dans les prochaines années.

Meriem FOURNIER
 AgroParisTech
 UMR 1092 LERFOB
 14 rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY CEDEX

et

INRA centre de Nancy-Lorraine
 UMR 1092 LERFOB
 F-54280 CHAMPENOUX
 (meriem.fournier@agroparistech.fr)

Vivien BONNESŒUR
 INRA centre de Nancy-Lorraine
 UMR 1092 LERFOB
 F-54280 CHAMPENOUX

et

AgroParisTech
 UMR 1092 LERFOB
 14 rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY CEDEX
 (vbonnesoeur@nancy.inra.fr)

Christine DELEUZE
 OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
 Département Recherche, Développement, Innovation
 F-39100 DÔLE
 (christine.deleuze@onf.fr)

Jean-Pierre RENAUD – Myriam LEGAY
 OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
 Département Recherche, Développement, Innovation
 11 rue de l'Île de Corse
 F-54000 NANCY
 (jean-pierre.renaud@onf.fr)
 (myriam.legay@onf.fr)

Thiéry CONSTANT
 INRA centre de Nancy-Lorraine
 UMR 1092 LERFOB
 F-54280 CHAMPENOUX

et

AgroParisTech
 UMR 1092 LERFOB
 14 rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY CEDEX
 (constant@nancy.inra.fr)

Bruno MOULIA
 INRA centre Auvergne-Rhône-Alpes
 UMR 0547 PIAF
 5 chemin de Beaulieu
 F-63039 CLERMONT-FERRAND CEDEX 2
 (bruno.moulia@clermont.inra.fr)

Remerciements

Ce travail de synthèse et de vulgarisation a été réalisé dans le cadre du projet de recherche MODELFOR entre l'Office national des forêts et l'UMR LERFoB. Il s'inscrit également dans le démarrage du projet FOR-WIND financé par l'Agence nationale de la Recherche sous la référence ANR-12-AGRO-0007. Le LERFoB et l'ONF bénéficient du soutien du Laboratoire d'excellence ARBRE (ANR-12-LABXARBRE-01). Les auteurs remercient ensuite Bruno Moulia (UMR PIAF, Clermont-Ferrand) et Barry Gardiner (UR EPHYSE, INRA, Bordeaux) pour la transmission de leurs connaissances et les nombreuses discussions. Mark Rudnicki (University of Connecticut, États-Unis d'Amérique) et Steve Mitchell (University of British Columbia, Canada) ont également participé à la maturation de notre expertise. Enfin Meriem Fournier tient à remercier Joanny Guillard. En manifestant son intérêt en septembre 2012 pour une vulgarisation de la biomécanique végétale vers les forestiers suite au colloque international Plant Biomechanics, il a très certainement été à l'origine de cet article. Nous le prions d'excuser ce long délai !

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.). — Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 57, 2000, pp. 287-301.
- BANG (C.), SABO (J.L.), FAETH (S.H.). — Reduced Wind Speed Improves Plant Growth in a Desert City. — *PLoS ONE*, volume 6, n° 5, 2010, référence e11061.
- BEVILACQUA (E.), PUTTOCK (D.), BLAKE (T.J.), BURGESS (D.). — Long-term differential stem growth responses in mature eastern white pine following release from competition. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, 2005, pp. 511-520.
- BIDDINGTON (N.L.). — The effects of mechanically-induced stress in plants, a review. — *Plant Growth Regulations*, 1, 4, 1986, pp. 103-123.
- BLACKBURN (G.). — The Growth and Mechanical Response of Trees to Wind Loading. — Manchester (UK) : University of Manchester, 1997 (Mémoire de thèse de doctorat).
- BONNESŒUR (V.), FOURNIER (M.), BOCK (J.), BADEAU (V.), FORTIN (M.), COLIN (F.). — Improving statistical windthrow modeling of two *Fagus sylvatica* stand structures through mechanical analysis. — *Forest Ecology and Management*, vol. 289, 2013, pp. 535-543.
- BONTEMPS (J.-D.), LONGUETAUD (F.), FRANCESCHINI (T.), CHARRU (M.), CONSTANT (T.). — L'Estimation de la biomasse et de la productivité forestières à l'épreuve des changements environnementaux. — *Innovations Agronomiques*, vol. 18, 2012, pp. 39-52.
- BOYER (N.). — Modifications de la croissance de la tige de Bryone (*Bryonia dioica*) à la suite d'irritations tactiles. — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*, n° 264, série D, 1967, pp. 2114-2117.
- CHRISTENSEN-DALSGAARD (K.K.), FOURNIER (M.), ENNOS (A.R.), BARFOD (A.S.). — Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical trees. — *New Phytologist*, vol. 176, 2007, pp. 610-622.
- COLIN (F.), VINKLER (I.), RIOU-NIVERT (P.), RENAUD (J.-P.). — Facteurs de risques de chablis dans les peuplements forestiers : les leçons tirées des tempêtes de 1999. Chapitre 13 : La forêt face aux tempêtes / Y. Birot, G. Landmann, I. Bonhême, éditeurs. — Versailles : Éditions Quæ, 2009.
- COUTAND (C.), CHEVOLOT (M.), LACOINTE (A.), ROWE (N.), SCOTTI (I.). — Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. — *Annals of Botany*, vol. 105, 2010, pp. 341-347.
- COUTAND (C.), DUPRAZ (C.), JAOUEN (G.), PLOQUIN (S.), ADAM (B.). — Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: Demonstration with young *Prunus avium* trees. — *Annals of Botany*, vol. 101, 2008, pp. 1421-1432.
- DEAN (T.J.). — Basal area increment and growth efficiency as functions of canopy dynamics and stem mechanics. — *Forest Science*, vol. 50, 2004, pp.106-116.
- DEAN (T.J.), BALDWIN (V.C.). — The relationship between Reineke's stand-density index and physical stem mechanics. — *Forest Ecology and Management*, vol. 81, 1996, pp. 25-34.
- DEAN (T.J.), JEREZ (M.), CAO (Q.V.). — A Simple Stand Growth Model Based on Canopy Dynamics and Biomechanics. — *Forest Science*, vol. 59, 2013, pp. 335-344.
- DEAN (T.J.), LONG (J.N.). — Validity of Constant-Stress and Elastic-Instability Principles of Stem Formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. — *Annals of Botany*, vol. 58, 1986, pp. 833-840.

- DEAN (T.J.), ROBERTS (S.D.), GILMORE (D.W.), MAGUIRE (D.A.), LONG (J.N.), O'HARA (K.L.), SEYMOUR (R.S.). — An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. — *Trees Structure and Function*, vol. 16, 2002, pp. 559-568.
- DER LOUGHIAN (C.). — Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe. — École Polytechnique, 2012 (Mémoire de thèse de doctorat).
- DUFOUR (M.), PILLU (M.), VIEL (E.). — Biomécanique fonctionnelle, membres, tête, tronc. — Elsevier-Masson, 2007.
- ELOY (C.). — Leonardo's Rule, Self-Similarity, and Wind-Induced Stresses in Trees. — *Physical Review Letters*, volume 25, n° 107, 2011, reference 258101.
- ENNOS (R.). — Wind as an ecological factor, review. — *Trends in Ecology and Evolution*, volume 3, n° 12, 1997, pp. 108-111.
- FOURNIER (M.), DLOUHA (J.), JAOUEN (G.), ALMÉRAS (T.). — Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength. — *Journal of Experimental Botany*, volume 15, n° 64, 2013, pp. 4793-4815.
- GARDINER (B.), BYRNE (K.), HALE (S.), KAMIMURA (K.), MITCHELL (S.J.), PELTOLA (H.), RUEL (J.C.). — A review of mechanistic modelling of wind damage risk to forests. — *Forestry*, vol. 81, n° 3, 2008, pp. 447-463.
- GARDINER (B.), BLENNOW (K.), CARNUS (J.), FLEISHER (P.), INGEMARSON (F.), LANDMANN (G.), LINDNER (M.), MARZANO (M.), NICOLL (B.), ORAZIO (C.), PEYRON (J.-L.), REVIRON (M.), SCHELHAAS (M.), SCHUCK (A.), SPIELMANN (M.), USBECK (T.). — Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming Impacts. — European Forest Institute (EFI ATLANTIC), 2010. — 138 p.
- HAARSMA (R.J.), HAZELEGER (W.), SEVERIJNS (C.), DE VRIES (H.), STERL (A.), BINTANJA (R.), VAN OLDENBORGH (G.J.), VAN DEN BRINK (H.W.). — More hurricanes to hit western Europe due to global warming. — *Geophysical Research Letters*, volume 9, n° 40, 2013, pp. 1783-1788.
- HOLBROOK (N.M.), PUTZ (F.E.). — Influence of Neighbors on Tree Form: Effects of Lateral Shade and Prevention of Sway on the Allometry of *Liquidambar styraciflua* (Sweet Gum). — *American Journal of Botany*, 76, 1989, pp. 1740-1749.
- KNIGHT (T.A.). — Account of Some Experiments on the Descent of the Sap in Trees. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, volume 93, 1803, pp. 277-289.
- LAROUSSE (D.). — La Mécanique des Arbres. — Couverture et double-page intérieures du supplément Sciences et Technologie du Monde. *Le Monde*, édition du 01/09/2012, cahiers du Monde n° 21031, pp. 1, 4-5.
- LEBLANC-FOURNIER (N.), COUTAND (C.), CROUZET (J.), BRUNEL (N.), LENNE (C.), MOULIA (B.), JULIEN (J.-L.). — 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 and Environment*, vol. 31, 2012, pp. 715-726.
- LENNE (C.). — Dans la peau d'une plante, 70 questions impertinentes sur la vie secrète des plantes. — Belin, 2014. — 255 p.
- LOPEZ (D.), MICHELIN (S.), DE LANGRE (E.). — Flow-induced pruning of branched systems and brittle reconfiguration. — *Journal of Theoretical Biology*, vol. 284, 2011, pp. 117-124.
- LUNDQVIST (L.), ELFVING (B.). — Influence of biomechanics and growing space on tree growth in young *Pinus sylvestris* stands. — *Forest Ecology and Management*, vol. 260, 2010, pp. 2143-2147.
- LUNDQVIST (L.), VALINGER (E.). — Stem diameter growth of Scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. — *Annals of Botany*, vol. 77, 1996, pp. 59-62.
- MATTHECK (C.). — Trees: the mechanical design. — Springer Verlag, 1991. — 121 p.
- MANGIN (L.). — Les plantes sont sensibles aussi bien aux informations extérieures qu'à celles, intérieures, qui les renseignent sur leur état, entretien avec Bruno Moulia. Les végétaux insolites. Dossier. — *Pour la Science*, vol. 77, 2012.
- MENG (S.X.), HUANG (S.), LIEFFERS (V.J.), NUNIFU (T.), YANG (Y.). — Wind speed and crown class influence the height-diameter relationship of lodgepole pine: Nonlinear mixed effects modeling. — *Forest Ecology and Management*, vol. 256, 2008, pp. 570-577.
- MENG (S.X.), LIEFFERS (V.J.), REID (D.E.B.), RUDNICKI (M.), SILINS (U.), JIN (M.). — Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. — *Journal of Experimental Botany*, vol. 57, 2006, pp. 3175-3182.
- METZGER (K.). — Der Wind als maßgebender Faktor für das Wachstum der Bäume. — Mündener Forstliche Hefte, n° 3 — Berlin : Verlag Julius Springer, 1893.
- MITCHELL (S.). — Stem growth responses in Douglas-fir and Sitka spruce following thinning: implications for assessing wind-firmness. — *Forest Ecology and Management*, vol. 135, 2000, pp. 105-114.

- MOREL (P.), CRESPEL (L.), FERRE (A.), DUVAL (C.). — Intérêt de la stimulation mécanique comme méthode alternative aux régulateurs de croissance sur diverses plantes horticoles cultivées en pot. — Communication aux rencontres du végétal, 7^e édition, 14/15 janvier 2013, AGROCAMPUS OUEST - Centre d'Angers. Résumé et présentation téléchargeables sur : <http://rencontres-du-vegetal.agrocampus-ouest.fr>
- MOULIA (B.), LOUGHIAN (C.D.), BASTIEN (R.), MARTIN (O.), RODRÍGUEZ (M.), GOURCILLEAU (D.), BARBACCI (A.), BADEL (E.), FRANCHÉL (G.), LENNE (C.), ROECKEL-DREVET (P.), ALLAIN (J.M.), FRACHISSE (J.M.), LANGRE (E. de), COUTAND (C.), FOURNIER-LEBLANC (N.), JULIEN (J.L.). — Integrative Mechanobiology of Growth and Architectural Development in Changing Mechanical Environments. *In: Mechanical Integration of Plant Cells and Plants, Signaling and Communication in Plants* / P. Wojtaszek. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2011, pp. 269-302.
- NIKLAS (K.J.), SPATZ (H.C.). — Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 101, 2004, pp. 15661-15663.
- NIKLAS (K.J.), SPATZ (H.C.). — Wind-induced stresses in cherry trees: evidence against the hypothesis of constant stress levels. — *Trees Structure and Function*, vol. 14, n°4, 2000, pp. 230-237.
- REUBENS (B.), PANNEMANS (B.), DANJON (F.), PROFT (M.D.), BAETS (S.D.), BAERDEMAEKER (J.D.), POESEN (J.), MUYS (B.). — The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised *Quercus robur* and *Robinia pseudoacacia* trees. — *Trees*, vol. 23, 2009, pp. 1213-1228.
- RIOU-NIVERT (Ph.). — Vers une prise en compte du risque tempête dans la gestion forestière. Chapitre 24 : La forêt face aux tempêtes / Y. Birot, G. Landmann, I. Bonhême, éditeurs. — Versailles : Éditions Quæ, 2009.
- RODEN (J.S.), PEARCY (R.W.). — Effect of leaf flutter on the light environment of poplar. — *Oecologia*, vol. 93, 1993, pp. 201-207.
- SANTANA (O.A.), IMANA-ENCINAS (J.). — Wind effects on log volume and on form factor of *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. — *Cerue*, volume 2, n° 19, 2013, pp. 347-356.
- SCHRIEFER (J.L.), WARDEN (S.J.), SAXON (L.K.), ROBLING (A.G.), TURNER (C.H.). — Cellular accommodation and the response of bone to mechanical loading. — *Journal of Biomechanics*, n° 38, 2005, pp. 1838-1845.
- SCHMIDT (M.), HANEWINKEL (M.), KAENDLER (G.), KUBLIN (E.), KOHNLE (U.). — An inventory-based approach for modeling single-tree storm damage - experiences with the winter storm of 1999 in southwestern Germany. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, 2010, pp. 1636-1652.
- SHINOZAKI (K.), YODA (K.), HOZUMI (K.), KIRA (T.). — A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory. I. Basic analyses. — *Japanese Journal of Ecology*, vol. 14, 1964, pp. 97-105.
- SPATZ (H.C.), BRUECHERT (F.). — Basic biomechanics of self-supporting plants: wind loads and gravitational loads on a Norway spruce tree. — *Forest Ecology and Management*, vol. 135, 2000, pp. 33-44.
- TELEWSKI (F.W.). — A unified hypothesis of mechanoperception in plants. — *American Journal of Botany*, volume 93, n° 10, 2006, pp. 1466-1476.
- TELEWSKI (F.W.). — Wind Induced Physiological and Developmental Responses in Trees. *In: Wind and Trees* / M.P. Coutts, J. Grace, editors. — Cambridge : Cambridge University Press, 1995. — pp. 237-263.
- TURNER (C.H.). — Three rules for bone adaptation to mechanical stimuli. — *Bone*, n° 23, 1998, pp. 399-407.
- TURNER (C.H.). — Toward a mathematical description of bone biology: the principle of cellular accommodation. — *Calcified Tissue International*, n° 65, 1999, pp. 466-471.
- VIDARD (M.). — Interview de Bruno Moullia, les arbres. La tête au carré. Émission diffusée sur France Inter le jeudi 20 décembre 2012. [Disponible jusqu'au 19/07/2016 sur <http://www.franceinter.fr/emission-la-tete-au-carre-les-arbres-rediffusion>].
- WADE (J.E.), WENDEL-HEWSON (E.). — Trees as a local climatic wind indicator. — *Journal of Applied Meteorology*, n° 18, 1979, pp. 1182-1187.
- WATT (M.S.), KIRSCHBAUM (M.U.F.). — Moving beyond simple linear allometric relationships between tree height and diameter. — *Ecological Modeling*, vol. 222, 2011, pp. 3910-3916.
- WATT (M.S.), PALMER (D.J.), KIMBERLEY (M.O.), HÖCK (B.K.), PAYN (T.W.), LOWE (D.J.). — Development of models to predict *Pinus radiata* productivity throughout New Zealand. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, 2010, pp. 488-499.
- WELLPOTT (A.). — The stability of continuous cover forests. — Edinburgh (Royaume Uni) : School of GeoSciences. University of Edinburgh, 2008. — 160 p. (Mémoire de thèse de doctorat).
- XU (L.), YU (F.H.), WERGER (M.), DONG (M.), ANTEN (N.P.R.). — Interactive effects of mechanical stress, sand burial and defoliation on growth and mechanical properties in *Cynanchum komarovii*. — *Plant Biology*, n° 15, 2013, pp. 126-134.

Annexe

**Formalisation des problèmes traités tout au long du texte
ou comment calculer les déformations perçues et la sécurité le long du tronc,
en fonction des caractéristiques du vent, du houppier, du tronc, et du bois**

Notations (par ordre alphabétique, voir la figure 2 pour une représentation graphique).

A : Surface de la « voile » soit surface de la silhouette du houppier projetée perpendiculairement à la force du vent, exprimée en m^2 .

A' : Surface caractéristique du houppier, par exemple la surface foliaire, utilisée comme approximation des variations de A , exprimée en m^2 .

C_d : coefficient de traînée, caractérise la qualité aérodynamique du houppier (plus C_d est grand, plus la force du vent est grande à surface de voile égale, C_d est sans dimension).

$D(x)$: diamètre du tronc en m, le long du tronc (donc exprimé comme une fonction de x).

E : Module d'élasticité du matériau bois dans le tronc (à l'état vert et parallèlement au fil), en Pa (ou N/m^2).

F_w : Force de traînée du vent (*wind* en anglais) s'exerçant horizontalement dans le houppier.

G : facteur de rafale, qui permet de caractériser l'amplification du couple de flexion par les vents transitoires, sans dimensions.

H_w : hauteur du centre de traînée en m, point d'application de la force de traînée du vent (*wind* en anglais). H_w augmente avec la hauteur totale de l'arbre et la hauteur du houppier (hauteur de la première branche).

H : hauteur caractéristique de l'arbre ou du peuplement, par exemple la hauteur dominante, utilisée comme approximation des variations de H_w , exprimée en m^2 .

U : vitesse horizontale du vent moyen, en m/s.

x : position le long du tronc en m, de la base $x = 0$ à l'apex $x =$ hauteur totale.

y, z : coordonnées sur la section du tronc, perpendiculaire à la direction de x .

ε : déformation du matériau bois dans le tronc, variation de longueur d'une fibre divisée par sa longueur initiale sans vent (sans dimension). ε est une élongation côté au vent ($\varepsilon > 0$) et un raccourcissement ($\varepsilon < 0$) côté sous le vent. La déformation varie avec la position x, y, z . Elle sera donc notée $\varepsilon(x, y, z)$. Nous noterons $\varepsilon(x)$ la déformation maximale sur la section à la hauteur x , sans plus de référence aux coordonnées (y, z).

ρ_{air} : masse volumique de l'air en kg/m^3 . Elle varie peu mais dépend de la température, de la pression et de l'humidité relative de l'air. À 15 °C, 60 % d'humidité relative et au niveau de la mer, elle vaut 1,21 kg/m^3 .

σ_c : contrainte limite, c'est-à-dire le maximum supportable, du matériau bois dans le tronc à l'état vert et parallèlement au fil, en Pa (ou N/m^2). Elle peut éventuellement varier le long du tronc et est alors notée $\sigma_c(x)$.

Le symbole \propto signifie « proportionnel à ».

En modélisant l'arbre comme un mât encastré soumis à l'écoulement du vent dans la voile du houppier, la force du vent dans la voile dépend de la vitesse du vent (incluant la turbulence sous la forme d'un facteur de rafale amplificateur), de la surface de prise au vent et de la qualité aérodynamique de la couronne ($\sigma_{\text{air}} G U^2 C_d A / 2$). Elle est amplifiée à une hauteur x par le bras de levier ($H_w - x$) qui crée un moment de flexion (voir par exemple Gardiner *et al.*, 2008).

De la sécurité à la casse du tronc

Le coefficient de sécurité dans le bois périphérique le long du tronc s'exprime alors au premier ordre selon l'équation suivante (voir Metzger, 1893 ou Gardiner *et al.*, 2008).

$$K(x) = \frac{\pi D(x)^3 \sigma_c(x)}{16 \rho_{\text{air}} G U^2 C_d A (H_w - x)} \quad [1]$$

Comme c'est classique en génie civil, le coefficient de sécurité K compare la force localisée (la contrainte) dans le bois périphérique, calculée « par dilution » du moment de flexion dans la section de diamètre $D(x)$, à la résistance du bois vert σ_c , mesurées indépendamment par les techniques usuelles de caractérisation des matériaux. Il conviendrait (ce qui n'est jamais fait) d'utiliser des valeurs mesurées en grandes dimensions et même directement sur l'arbre entier prenant en compte nœuds et autres singularités comme dans les nouvelles normes (Eurocode 5) de génie civil. En effet, ces singularités ont un poids énorme sur les valeurs moyennes comme sur les variations de σ_c et les négliger est une impasse *a priori* bien plus importante que de s'autoriser à confondre bois sec et bois vert. La sécurité K a le sens suivant : plus K est grand, plus on s'éloigne du point critique $K = 1$ où la force supportée est égale à la force limite de rupture. La rupture est atteinte quand K devient plus petit que 1.

Dans un même arbre, la surface de la voile A , la hauteur de l'arbre en lien avec le bras de levier H_w , la qualité du houppier en lien avec C_d le vent (G, U) sont fixés, supposer une sécurité $K(x)$ constante le long du tronc implique alors que :

$$\frac{D(x)^3 \sigma_c(x)}{(H_w - x)} = \text{constante} \quad [2]$$

Si l'on ajuste (comme le font souvent les travaux théoriques) les facteurs qui changent avec la hauteur x par des lois allométriques $D(x) \approx (H_w - x)^n$ et $\sigma_c(x) \approx (H_w - x)^m$, la sécurité constante le long du tronc est assurée par :

$$3n + m = 1 \quad [3]$$

Cette relation indique comment la variation de résistance du bois (c'est-à-dire le facteur m) doit s'ajuster au défilement (n) pour le compenser exactement.

Et si l'on admet comme la plupart des auteurs que la résistance à la rupture du bois varie peu avec la hauteur ($m = 0$), le principe de ne pas fragiliser un niveau du tronc plus qu'un autre conduit alors à la loi de défilement de Metzger :

$$D(x) \propto (H_w - x)^{1/3} \quad [4]$$

Cette loi n'est valable qu'en dessous de H_w donc elle n'est pas supposée s'appliquer dans tout le houppier.

Pour dériver des lois de sécurité constante au sein d'une population d'arbres à partir de l'équation [1], Dean a supposé que les caractéristiques du vent, la qualité du houppier et du bois

variaient peu entre arbres, et que l'ajustement portait alors au premier ordre sur les caractéristiques dimensionnelles de hauteur, diamètre et surface du houppier. Les conséquences dendrométriques d'une sécurité K constante entre arbres sont alors une relation de proportionnalité :

$$D^3 \propto A (H_w - 1,3) \quad [5]$$

Si on admet ensuite que le bras de levier $(H_w - 1,3)$ est proportionnel à la hauteur totale H , et que la surface de la voile A est proportionnelle à une caractéristique dimensionnelle surfacique A' du houppier, cette loi prend la forme énoncée dans le texte de :

$$D^3 = A'H \quad [6]$$

A' peut être la surface foliaire estimée pour d'autres objectifs en écophysiologie, ou la projection horizontale du houppier mesurée à partir de l'expansion latérale des branches que la dendrométrie utilise pour évaluer la compétition entre arbres ou le potentiel de croissance de l'arbre.

Des déformations perçues sous l'effet du vent

La flexion du tronc sous le vent allonge fortement les cellules côté au vent et raccourcit la face sous le vent. En utilisant les formulations précédentes de la force du vent, la déformation maximale qui est localisée à la périphérie du tronc s'écrit à la hauteur x :

$$\varepsilon(x) = \frac{16 \rho_{\text{air}} G C_d A U^2 (H_w - x)}{\pi D(x)^3 E} \quad [7]$$

$\varepsilon(x)$ est l'allongement maximal relatif du bois dans l'axe du tronc dans la tranche localisée à la hauteur x , côté vent (soit à la périphérie $y = -D/2$ et $z = 0$ selon les représentations de la figure 2, p. 216), occasionné par la force du vent. C'est aussi symétriquement le raccourcissement maximal (en valeur absolue) du côté opposé sous le vent (soit à la périphérie $y = +D/2$ et $z = 0$). Ces déformations exprimées relativement à la longueur initiale sont couramment de l'ordre de 10^{-4} et très exceptionnellement de l'ordre de 10^{-2} (une cellule de longueur 1 mm se déforme donc de 0,1 à 10 μm), ce qui est petit mais parfaitement observable et mesurable à condition d'utiliser les techniques d'extensométrie adaptées (cf. Blackburn, 1997).

Le calcul de la sécurité demandait de comparer une contrainte exercée à la résistance du bois vert σ_c . C'est la notion de rigidité, qui permet de passer des contraintes aux déformations, et donc le module d'élasticité E , qui intervient désormais en tant que propriété du bois. Module d'élasticité et contrainte de rupture sont en général statistiquement corrélés ; cette liaison est par exemple utilisée par certaines machines de classement mécanique du bois en scierie pour évaluer la contrainte de rupture de façon non destructive.

La déformation [7] est ce qui est perçu de façon instantanée lors d'un coup de vent. Dans le cas d'une direction du vent très stable, la succession des rafales occasionne des flexions répétées toujours orientées dans la même direction. Dans la direction perpendiculaire au vent, les cellules ne sont donc jamais allongées ni raccourcies, elles ne sentent donc rien. En pratique, ce cas est rare, mais il correspond néanmoins à des situations de vents dominants chroniques forts et stables qui ovalisent donc la section puisque seules les cellules situées dans l'axe du vent peuvent le percevoir et y répondre.

Si les cellules périphériques — qui sont en plus les cellules vivantes de la zone cambiale — sont les plus sollicitées, l'intérieur du tronc (où se trouvent également des cellules parenchymateuses vivantes susceptibles de percevoir et de répondre) se déforme également avec une évolution au premier ordre proportionnelle à la position y , qui décrit bien comment on passe de l'allongement ($y < 0$) au raccourcissement ($y > 0$) :

$$\varepsilon(x, y, z) = -\varepsilon(x) \frac{y}{D/2} \quad [8]$$

De la perception-réponse aux déformations formalisée par le modèle S³m

Il est physiologiquement cohérent d'exprimer que la dose de signal dS reçue dans une cellule vivante de volume dV (et qui va provoquer la réponse) est proportionnelle à la quantité de déformations perçue :

$$dS = k (\varepsilon(x, y, z) - \varepsilon^0) dV \quad [9]$$

Le paramètre k représente la sensibilité de la cellule, le paramètre ε^0 est un seuil minimal de détection. Dans les travaux séminaux de l'unité mixte de recherches PIAF, la déformation $\varepsilon(x, y, z)$ est artificiellement appliquée et contrôlée, mais en conditions naturelles, elle se relie à la force du vent et à la morphologie de l'arbre selon les modèles mécaniques développés précédemment, en fonction de la localisation de la cellule vivante (x, y, z) (cf. formules [7] et [8]).

Le signal complet S_I reçu par le méristème apical est alors la somme de tous les signaux dS reçus par les cellules réceptrices soit :

$$S_I = \iiint_{\text{Volume de cellules réceptrices}} k(|\varepsilon(x, y, z)| - \varepsilon^0) dV \quad [10]$$

On a observé que la réponse de croissance cambiale est localisée sur la circonférence avec une section qui s'ovalise en cas de sollicitation mécanique. Le signal S_{II} reçu par une cellule cambiale de surface a (dans le plan tangentiel) est donc identifié comme la somme des signaux reçus par la file radiale des cellules vivantes située derrière elle :

$$S_{II} = a \int_{\substack{\text{file radiale} \\ \text{cellules réceptrices}}} k(|\varepsilon(x, y, z)| - \varepsilon^0) dr \quad [11]$$

L'hypothèse est alors que la croissance répond quantitativement à ces doses de signaux. Les expérimentations du laboratoire PIAF qui ont couvert de vastes gammes de variations de S_I et S_{II} ont permis de la valider : d'une part, le temps d'arrêt de la croissance en longueur est proportionnel à $\log(S_I)$ et d'autre part, la croissance cambiale en diamètre augmente proportionnellement $\log(S_{II})$. Par construction, S_{II} est maximal dans le plan $z = 0$ de la flexion où $|\varepsilon(x, y, z)|$ est maximale, alors qu'elle est minimale dans le plan perpendiculaire $y = 0$ où $|\varepsilon(x, y, z)| = 0$. Le modèle explique donc l'ovalisation de la section des arbres soumis à une flexion répétée dans un même plan.

Il reste désormais à appliquer le modèle S³m à un arbre au vent en utilisant le calcul des déformations [7] et [8] et l'équation [11] pour exprimer la modification de l'accroissement en diamètre sous l'effet de la perception d'un vent. Cela pose de nombreux problèmes, notamment celui de la définition du seuil de sensibilité ε^0 dont les variations temporelles sont au cœur de la performance écologique du système. En effet l'accommodation de ce seuil à des niveaux de sollicitations variables — à l'instar de notre œil qui s'accommode aux variations de lumière — est un

point clé du fonctionnement du système thigmomorphogénétique, en permettant de ne pas sur-réagir aux sollicitations chroniques d'intensité « normale » mais de réagir efficacement aux variations anormales de sollicitations. C'est l'objet de la thèse en cours de Vivien Bonnesœur.

PAS DE VENT, PAS DE BOIS. L'APPORT DE LA BIOMÉCANIQUE DES ARBRES POUR COMPRENDRE LA CROISSANCE PUIS LA VULNÉRABILITÉ AUX VENTS FORTS DES PEUPELEMENTS FORESTIERS (Résumé)

La biomécanique étudie les réactions et adaptations des êtres vivants à leur environnement mécanique, par exemple aux oscillations et forces exercées par le vent. Au-delà des théories anciennes de la sécurité mécanique constante, la mécanobiologie a récemment formalisé les signaux mécaniques, la perception des cellules vivantes et les réponses de croissance. Ces mécanismes physiologiques font que l'arbre ne forme vraiment du bois, tissu de soutien, que lorsqu'il est mécaniquement stimulé. La croissance est contrôlée par les déformations mécaniques perçues, qui deviennent alors pour l'arbre de bons indicateurs de sécurité. Pour appliquer ces connaissances aux forêts, le projet ANR FOR-WIND a l'ambition de développer une mécanobiologie adaptée aux temps longs et aux conditions naturelles complexes. L'enjeu est de concevoir les pratiques d'aménagement avec de nouveaux indicateurs de vulnérabilité aux vents forts, qui raisonnent l'effet du changement climatique, de la structure du paysage, de la sylviculture ou de l'amélioration génétique au travers des processus clés mais négligés d'endurcissement des arbres aux vents usuels.

NO WIND NO WOOD – USING TREE BIOMECHANICS TO BETTER UNDERSTAND FOREST GROWTH AND VULNERABILITY TO STRONG WINDS (Abstract)

Biomechanics studies how living bodies react and adapt to their mechanical environment, especially wind sways and loads. Going beyond the old theories of optimal design and constant safety, recent advances in mechanobiology have formalized mechanical signalling, living cell perception and growth responses. Due to these physiological processes, trees form wood as a support tissue only under mechanical stimulation. Growth is controlled by perceived mechanical strains, which are indeed relevant safety indicators. To apply this knowledge to forests, the aim of the ANR FOR-WIND research project is to build a mechanobiological framework suited to long periods of time and complex natural conditions. The overall objective is to introduce new indicators into forest management practices, based on the key processes of wind acclimatisation and hardening of trees to analyse how climate change, landscape structure, silviculture or tree breeding impact forest vulnerability to strong winds.
