

N° d'ordre : 2443

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES PHYSIQUES ET DE L'INGENIEUR

par Stéphane Berthier

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : **Sciences du Bois**

Effets des sollicitations aérodynamiques sur la croissance et le développement du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) : influence sur la morphogenèse aérienne et racinaire, et sur la formation du bois de cœur.

Soutenue le : 19 Décembre 2001

Après avis de :

MM.	Dr. B. THIBAUT Dr. P. LABEL Pr. J-P. RENAUDIN	Rapporteurs
------------	---	--------------------

Devant la commission d'examen formée de :

MM.	Pr. P. MORLIER Dr. A. STOKES Pr. D. GUITARD Dr. B. THIBAUT Dr. P. LABEL Dr. C. JOURDAN	Président Rapporteur Examineurs
------------	---	--

- SOMMAIRE -

- INTRODUCTION GENERALE -	7
----------------------------------	----------

- PREMIER CHAPITRE -	
L'ARBRE FACE AU VENT :	
INTERCEPTION, STIMULATIONS POTENTIELLES ET REACTIONS GLOBALES.	12

1.1	Caractérisation sommaire du vent	17
1.2	Interception du vent par un arbre (court terme)	18
1.2.1	Interception complète	18
1.2.2	Isolement de l'interception mécanique	19
1.3	Caractérisation des principales stimulations végétales induites par ventilation.....	20
1.3.1	Stimulations mécaniques	20
1.3.2	Echanges convectifs	21
1.4	Formes et structures identifiant les réactions végétales au vent (long terme).....	22
1.4.1	Morphogenèses collectives.....	22
1.4.2	Réactions individuelles des axes.	24
1.5	Conclusion.....	25

- DEUXIEME CHAPITRE -	
ETUDE EXPERIMENTALE PROSPECTIVE DU PIN MARITIME FACE AU VENT :	
MORPHOGENESE DU SEMIS (DE 0 A 3 ANS).	27

Introduction	31
2.1 Dispositifs et protocoles expérimentaux.....	32
2.1.1 Analyse préliminaire	32
<i>Inadéquation des techniques de ventilation disponibles</i>	<i>32</i>

	<i>Contraintes imposées par les études sous serre</i>	34
2.1.2	Site expérimental.....	34
	<i>Descriptif du prototype de ventilation</i>	34
	<i>Présentation des parcelles</i>	35
2.1.3	Matériel végétal.....	37
	<i>Protocole de semis</i>	37
	<i>Basculement artificiel des plants</i>	38
2.1.4	Méthodes et outils du suivi de croissance.....	40
	<i>Caractérisation des morphologies aériennes</i>	40
	<i>Reproduction numérique des architectures racinaires</i>	44
2.1.5	Quelques procédures complémentaires.....	45
	<i>Pesées de matière sèche</i>	45
	<i>Analyse numérique des architectures racinaires</i>	45
2.1.6	Tableau récapitulatif.....	49
2.2	Résultats et commentaires	50
2.2.1	Affections pathologiques.....	50
2.2.2	Croissance en hauteur.....	51
2.2.3	Croissance en biomasse.....	53
2.2.4	Disposition des structures aériennes dans l'espace.....	54
	<i>Orientation des tiges</i>	54
	<i>Réitération des observations d'orientation à deux mois de croissance</i>	56
	<i>Anémomorphoses foliaires ?</i>	57
	<i>Réactions au basculement accidentel</i>	60
2.2.5	Anisotropies cambiales.....	62
2.2.6	Architectures racinaires.....	63
	<i>Grandeurs globales et moyennes</i>	63
	<i>Disproportions et tropismes racinaires</i>	64
2.3	Interprétations et bilan	70
2.3.1	Préambule : Exposition, interception et perception.....	70

	<i>Notions de dose et de réciprocité</i>	70
	<i>Comportement transducteur</i>	71
	<i>Les effets de la répétition</i>	72
2.3.2	Fragilisation des plants par ventilation	72
	<i>Spécificité des plantules face au vent</i>	72
	<i>Affaiblissement et incapacité d'adaptation</i>	73
2.3.3	Augmentation de croissance par ventilation	75
	<i>Optimisation des transferts par turbulence</i>	75
	<i>Sélection précoce et autres hypothèses</i>	76
2.3.4	Stimulation des tropismes par ventilation	77
	<i>Phototropisme d'origine aérodynamique</i>	77
	<i>Gravitropisme d'origine aérodynamique</i>	78
2.3.5	Adaptations architecturales des racines induites par ventilation	80
2.4	Conclusion	82

- TROISIEME CHAPITRE -

ETUDE DENDROMETRIQUE DU PIN MARITIME FACE AU VENT :

FORMATION DU BOIS DE CŒUR (A 50 ANS). 89

Introduction	89	
3.1 Indices en faveur d'une intervention du vent dans la duraminisation	89	
3.1.1 Quelques caractéristiques du duramen	89	
	<i>Particularités technologiques</i>	89
	<i>Apparition et propagation radiale</i>	90
	<i>Distribution longitudinale</i>	90
	<i>Période de formation</i>	91
	<i>Etat des éléments conducteurs</i>	91
	<i>Etat des parenchymes</i>	92
	<i>Zone de transition</i>	92
3.1.2 Discussion préalable : Fonctions et causes possibles de la duraminisation	93	
	<i>Interactions biomécaniques avec la croissance cambiale</i>	93
	<i>Corrélation 1 : Déformations passagères élastiques</i>	94
	<i>Corrélation 2 : Endommagements mécaniques</i>	95
	<i>Corrélation 3 : Epuisement physiologique</i>	96

3.1.3	Etude proposée	97
3.2	Protocoles expérimentaux	98
3.2.1	Matériel végétal.....	98
3.2.2	Mesures et calculs	98
	<i>Qualification sommaire de la géométrie des tiges</i>	<i>99</i>
	<i>Description discrète de la structure interne des tiges.....</i>	<i>99</i>
3.3	Résultats	104
3.3.1	Structure interne, inclinaisons et vent dominant	104
	<i>Corrélations entre les directions.....</i>	<i>104</i>
	<i>Corrélations entre les intensités.....</i>	<i>104</i>
3.3.2	Distributions longitudinales	106
	<i>Manifestations longitudinale de l'irrégularité</i>	<i>106</i>
	<i>Deux régressions longitudinales fondamentales.....</i>	<i>107</i>
3.3.3	Distributions transversales	109
	<i>Proportionnalité transversale cœur / xylème</i>	<i>109</i>
	<i>Anisotropies transversales de duraminisation</i>	<i>110</i>
	<i>Débordement transversal du cœur</i>	<i>111</i>
3.3.4	Observations complémentaires.....	112
3.4	Discussion.....	113
3.4.1	Distribution et irrégularité longitudinale du cœur.....	113
3.4.2	Distribution et irrégularité transversale du cœur.....	115
3.4.3	Fonctions de la duraminisation et du duramen.....	117
3.5	Conclusion.....	119
<hr/> - CONCLUSION GENERALE - <hr/>		122
<hr/> - BIBLIOGRAPHIE - <hr/>		126

INTRODUCTION GENERALE

Une bonne partie de l'Europe de l'ouest a été frappée par le passage de deux tempêtes catastrophiques et théoriquement rarissimes, entre le 25 et le 28 décembre 1999. A chaque reprise, des vents dépassant les 200km/h en certains endroits de la côte Atlantique ont succédé à plusieurs jours de précipitations critiques et se sont maintenus pendant plusieurs heures. Brisés, arrachés, vrillés et couchés comme sous l'effet d'un immense bombardement, les arbres ont été très largement victimes de ce double ouragan, provoquant dans leur débâcle des dégâts sans précédent sur les voies de communication et les constructions. Les paysages de certaines régions demeurent encore aujourd'hui profondément meurtris et tandis que les réseaux dévastés continuent d'être restaurés, la forêt panse péniblement ses blessures. La sylviculture française a connu d'autres traumatismes de cette ampleur par le passé, parfois suivis de l'extinction progressive d'activités économiques comme le gemmage ou la production de travées minières. Il est donc légitime d'envisager un certain bouleversement de la filière bois consécutivement à ce nouveau choc, depuis l'émergence plus ou moins spontanée de nouvelles pratiques sylvicoles jusqu'à la mise en place parallèle de dispositions législatives stabilisant et renforçant la filière. Mais le souci majeur auquel se heurtent alors les décideurs, est celui toujours plus criant dans nos sociétés modernes, de la prédiction, de la hiérarchisation, et de la prévention efficace des risques. Et l'enjeu est d'autant plus important que la forêt du sud-ouest est composée de peuplements réguliers et monospécifiques, morcelés en une myriade de parcelles privées, gérées sans coordination particulière vis-à-vis du vent. En outre, comment travailler tant du point de vue économique que sylvicole ou scientifique, sur une matière première qui se produit au cours d'un cycle de 50 ans pour le pin maritime, alors que le marché connaît des fluctuations parfois brutales, que les techniques sylvicoles sont en évolution constante, que le génome des peuplements est modifié, et que le climat comme les qualités de l'air évoluent dramatiquement ?

La forêt landaise est pour finir l'exemple type de massif forestier dont l'histoire est récente et très artificielle. Outre son rôle fondamental de protection contre l'ensablement du littoral aquitain, le pin maritime est en effet la seule essence qui se soit également révélée productive dans les terres pauvres et sablonneuses des Landes de Gascogne. Spontanément, c'est une espèce pionnière qui colonise facilement les milieux ouverts et supporte les conditions extrêmes de salinité, d'abrasion, de sécheresse estivale et d'ennoyage hivernal. C'est du reste une espèce héliophile dont les semis se développent sans ombrage et dont les plants ne peuvent pas constituer un sous-étage. Particulièrement bien adapté au climat océanique, le pin maritime craint surtout les froids prolongés, les races ibériques et portugaises mourant à -15°C. Cette vulnérabilité climatique a d'ailleurs justement conduit à

l'adoption d'une disposition législative préventive n'autorisant que les semences de provenance autochtone dans la région. En contre partie de sa frugalité exceptionnelle, le pin maritime présente néanmoins une extrême irrégularité morphologique, très caractéristique. Une origine de cette propriété est que la sélection exercée autrefois dans un objectif de production de gemme et non de bois, fut favorable aux individus compacts et flexueux, plus résinifères. La mauvaise réputation de cette essence perdure encore aujourd'hui malgré une sylviculture tournée désormais vers le bois et malgré les efforts développés pour corriger les "vices de forme" de la production de grumes. De par ses caractéristiques biologiques (fructification rapide notamment) et son importance économique, le pin maritime est en effet l'essence forestière française pour laquelle l'amélioration génétique est la plus avancée. Plusieurs variétés améliorées pour la vigueur et la rectitude basale du tronc ont été obtenues par croisement de cultivars remarquables et sont disponibles actuellement sur le marché. Quoiqu'il en soit, cette essence n'en demeure pas moins spécifiquement phototropique et sensible au vent. Aux contorsions de la tige pour atteindre le meilleur éclairage de la strate dominante, il faut ajouter les travers de l'ancrage, particulièrement incertain dans les sols meubles, inondables et peu profonds qui caractérisent les zones de prédilection de cette essence. Il en résulte fatalement des déviations basales et de nombreuses flexuosités de tiges, particulièrement prononcées chez les individus de lisière ou de peuplements denses, et difficilement maîtrisables. Ces singularités loin d'être exceptionnelles induisent de nombreuses complications sylvicoles telles qu'un entretien pénible entravé par des rangées en bataille, des éclaircies non plus sélectives mais sanitaires et anticipées, des billons nécessairement coupés courts et une exploitation des billes de pied rendue impossible. L'encombrement présenté par ces billons difformes constitue aussi un souci logistique d'importance. Et la dévaluation économique de ces produits continue de s'aggraver à chaque nouvelle étape de la chaîne de transformation, en raison de nombreux autres défauts présents aux échelles inférieures du billon. L'excentricité et la non circularité des sections droites par exemple, la déviation progressive du fil du bois et la présence disparate de fibres atypiques multiplient les déchets au sciage, compliquent sensiblement le déroulage, diminuent la fiabilité mécanique des pièces produites (fissurations et déformations parfois rédhibitoires) et entravent même le blanchiment chimique des pâtes à papier.

En fait, la synthèse progressive des axes ligneux est un long processus biologique, souple et évolutif, pour lequel le génome est une banque de données et non le principe régisseur. Cette plasticité physiologique, considérée comme une des principales réponses végétales à l'immobilité, dépend fortement des facteurs de l'environnement et prend toute son importance chez les plantes pérennes à longue durée de vie. La croissance adaptative des organes de support à mesure de leur chargement mécanique est ainsi avancée comme un aspect de cette plasticité. L'exceptionnelle résistance aux tempêtes des arbres de lisières et à l'inverse, la fragilité notoire des individus subitement privés d'appui ou de protection comme les bordures issues de coupes rases, semblent illustrer cette accommodation dont on ignore néanmoins les fondements cellulaires. Il est donc essentiel d'aborder le déterminisme de la morphogenèse et du métabolisme végétal en milieu physiquement instable, en approfondissant notamment la question du comportement biomécanique des structures ligneuses soumises à l'action d'un chargement dynamique et récurrent tel que celui du vent. Le principe sous-jacent d'accommodation impose que la démarche soit suffisamment intégrative en considérant au moins la plante dans son ensemble et sur le long terme, depuis ses comportements strictement physiques jusqu'à ses activités à proprement parler biologiques.

Les applications directes de tels travaux répondent à une demande sociale et industrielle sur la stabilité et la fiabilité des peuplements ou de leurs diverses productions, notamment pour des questions d'assurance et de droits. Nous pouvons les regrouper rapidement en trois points principaux:

- le développement de techniques permettant d'anticiper l'apparition des défauts de forme et d'identifier les individus à risque vis à vis des coups de vent, tant sur le plan sylvicole et ornemental que sur celui de la sécurité publique
- le diagnostic et la quantification de ces risques, limités dans un premier temps à tout ce qui touche à la détérioration physique des peuplements (flexuosité, volis, chablis, qualité du bois) puis étendus dans un second temps aux phénomènes différés de nature écologique, climatique, économique ou sociale
- et enfin la proposition de moyens préventifs comme par exemple la sélection ou le conditionnement au vent des plants produits en pépinière, par l'application de stimulations mécaniques adaptées, sans utiliser de substances chimiques ni toucher au génome.

J'ai mené en ce but, depuis le début de ma formation doctorale et dans une démarche qui se veut aussi synthétique que possible, un certain nombre de procédures expérimentales portant sur un large éventail de classes d'âge chez le pin maritime et sur de nombreux aspects de son activité biomécanique. Initialement c'est la découverte, en surface des racines de support de cette espèce, de précontraintes de maturation présentant un profil orienté selon la direction des vents dominants (Stokes et al, 1998), qui a motivé la poursuite des travaux sur la sensibilité et l'adaptation de l'arbre au vent, quelques années avant la tempête catastrophique de décembre 1999. Nous avons notamment entamé l'étude des mouvements de sève brute induits à la base du tronc par une flexion simple et durable (Stokes et al, 2000), mais le strict contenu de ce mémoire de thèse se limite aux seuls **effets sur la croissance et la maturation du xylème, d'une exposition durable à un vent récurrent chez le pin maritime.**

Le premier chapitre introduit les **concepts de base** présentés dans la littérature pour aborder qualitativement les réactions morphogènes de l'arbre soumis au chargement du vent. Il souligne les lacunes de ces concepts où l'action mécanique de petites brises ordinaires est totalement négligée, et insiste sur la nécessité d'un travail prospectif visant à établir un "tempérament moyen" du pin maritime vis à vis des turbulences quotidiennes (sensibilité, mode de réaction...). **Le deuxième chapitre** repose sur l'exploitation d'**un dispositif de ventilation inédit** permettant d'aborder les questions de l'établissement du semis, de sa vigueur, de son enracinement et de ses réactions d'orientation pendant 3 années d'exposition à un écoulement intermittent, de faible vitesse moyenne. Il s'agit d'observations aussi originales qu'élémentaires, qui apportent des connaissances sur la biomécanique des axes ligneux en milieu instable et dégagent ainsi plusieurs pistes de recherche sur ce thème encore marginal. **Le troisième chapitre** aborde la **duraminisation** caractéristique de l'arbre adulte (50 ans ici) en relation avec sa longue exposition aux vents dominants d'ouest. Il s'agit à nouveau d'un travail préliminaire descriptif (de type dendrométrique) situé à l'autre extrême de la vie d'un arbre et en plein cœur du tronc, mais toujours suffisant pour établir de nouvelles hypothèses au sujet, cette fois-ci, de la fonction et surtout de la formation du duramen.

INTRODUCTION GENERALE

- PREMIER CHAPITRE -

***L'ARBRE FACE AU VENT :
INTERCEPTION, STIMULATIONS POTENTIELLES
ET REACTIONS GLOBALES.***



Illustration du mini dossier " la tempête et les forêts " du Courrier de l'environnement de l'INRA N°41 (octobre 2000)

SOMMAIRE

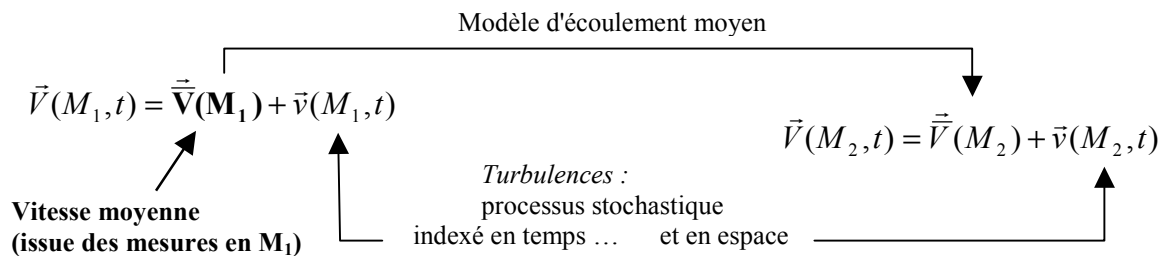
1.1	Caractérisation sommaire du vent	17
1.2	Interception du vent par un arbre (court terme)	18
1.2.1	Interception complète.....	18
1.2.2	Isolement de l'interception mécanique.....	19
1.3	Caractérisation des principales stimulations induites	20
1.3.1	Stimulations mécaniques	20
1.3.2	Echanges convectifs.....	21
1.4	Formes et structures identifiant les réactions végétales au vent (long terme).....	22
1.4.1	Morphogenèses collectives	22
1.4.2	Réactions individuelles des axes.....	24
1.5	Conclusion.....	25

1.1 Caractérisation sommaire du vent

L'objectif de ce paragraphe n'est pas d'exposer une formalisation mathématique pointue des écoulements atmosphériques turbulents en eux-mêmes, mais de présenter les variables aérodynamiques nécessaires pour aborder la question de l'interception du vent par un arbre. L'approche est surtout qualitative, dans un but d'identification, de localisation et de classification des principales stimulations de l'arbre exposé au vent.

L'air est un vecteur, fluide, composé et visqueux. En raison du mouvement de rotation et de l'exposition solaire de la planète, l'atmosphère est parcourue de courants aérauliques dont certains, bien établis dans les couches supérieures de la troposphère, sont de large amplitude. A mesure que l'on se rapproche de la surface terrestre, les forces de frottement et les transferts thermiques prennent de l'ampleur, multipliant la formation de turbulences à des échelles toujours plus réduites. L'air en mouvement, très peu visqueux, se trouve ainsi caractérisé par un ensemble de données ponctuelles aux variations chaotiques et très rapides. La mécanique classique suppose que les gaz sont homogènes, mais dans l'étude de phénomènes sensibles à des gradients de concentration bien particuliers comme l'abrasion ou les transferts convectifs qui prennent place en surface des tissus biologiques exposés au vent, il convient parfois de considérer la nature polyphasique de l'air (gaz, liquides et aérosols; Itier, 1984). L'analyse spectrale de la puissance des écoulements atmosphériques en un point proche du sol et sur une longue période (spectre de Van der Hoven décrit dans Krée & Soize, 1983) permet de mettre en évidence plusieurs échelles de fluctuation du vent. L'énergie des basses fréquences se concentre sur les périodes de 4 jours et 1 an, elle correspond aux mouvements aérauliques de larges amplitudes cités précédemment (cycles solaires et lunaires combinés). A plus hautes fréquences (12 à 24 h), on identifie une période qui correspond aux

phénomènes thermiques qui accompagnent l'alternance du jour et de la nuit. Enfin les périodes de l'ordre de la minute et moins correspondent à l'échelle de temps de la turbulence proprement dite. Pour rendre compte de cette dernière on effectue donc un calcul de vitesse moyenne (choix d'échelle temporelle) traditionnellement basé sur une période comprise entre 10 minutes et 2 heures (Krée & Soize, 1983). On peut dans un second temps obtenir un modèle mathématique du profil des vents moyens à l'aplomb d'un point donné (Gardingen & Grace, 1991) sous réserve de nombreuses hypothèses simplificatrices, notamment que la rugosité locale et les aspects moléculaires sont parfaitement négligeables (choix d'échelle spatiale) et que chaque flux est constant, stationnaire et proportionnel à son gradient respectif selon l'altitude (principe de diffusion verticale). C'est finalement une correction ultérieure du profil qui permet d'intégrer l'atténuation superficielle de l'écoulement induite par la porosité et la rugosité de la surface. Un modèle probabiliste permet dans un troisième temps de rendre compte des turbulences, basé sur un processus stochastique indexé en temps et en espace, de façon restituer la structure cohérente des vortex (Finnigan & Brunet, 1995) :



Si l'on écrit finalement les équations régissant le comportement mécanique de l'écoulement en tenant compte du caractère aléatoire des vitesses (Krée & Soize, 1983), on constate que l'équation de conservation des masses qui est linéaire n'a pas changé, les vitesses étant remplacées par leur moyenne temporelle, tandis qu'il apparaît des termes supplémentaires dans l'équation de Navier-Stokes (conservation de l'énergie). Ces composantes sont celles du flux des quantités de mouvement turbulent, appelées contraintes de Reynolds, qui viennent s'ajouter aux contraintes purement visqueuses. La formalisation mathématique et la modélisation numérique des écoulements turbulents, de même que le comportement dynamique des obstacles qu'ils rencontrent, constituent déjà des disciplines scientifiques très sérieuses que le caractère vivant et évolutif des obstacles complexifie considérablement. Nous n'irons donc pas plus loin dans cette présentation des écoulements d'air d'origine climatique sans aborder au préalable la question de leur *interception* par un arbre.

1.2 Interception du vent par un arbre

1.2.1 Interception complète

L'interception d'un flux est un phénomène généralement passif qui fait appel aux notions d'absorption, de transmission et de réflexion. On peut modéliser les flux par des équations différentielles du second ordre que le formalisme électrique permet d'établir et de schématiser plus facilement. Ici la situation se complique sensiblement du fait que des flux

massiques, thermiques et cinétiques sont simultanément interceptés et interagissent (Gardingen & Grace, 1991). Il existe de surcroît un contrôle biologique de certains d'entre eux. Il est donc difficile *in fine* d'estimer les changements d'états physiologiques induits au sein d'un système végétal déterminé par une exposition au vent également bien définie, surtout sur le plan très intégrateur de la croissance du xylème par exemple. On peut toutefois chercher à isoler le phénomène particulier de l'interception des quantités de mouvement qui se montre en effet assez indépendant des expositions aux autres grandeurs (sauf cas extrêmes de sécheresse, de température, de chargement en aérosols ou de tout autre phénomène pouvant compromettre la tenue mécanique des organes exposés). La question initiale du changement d'état physiologique induit par le vent sur le système considéré se limite alors à celui qu'occasionne la seule poussée.

1.2.2 Isolement de l'interception mécanique

Les traînées sont des forces aérodynamiques qui de façon générale, s'opposent à l'écoulement. On distingue en particulier la traînée de pression, dépendant principalement de la surface frontale offerte à l'écoulement par un obstacle et la traînée de cisaillement qui dépend principalement du trajet suivi par les filets fluides pour contourner cet obstacle (Wood, 1995). Pour s'ancrer avec un minimum de performances il n'y a donc guère que deux solutions : augmenter la résistance mécanique ou réduire les traînées. Le calcul des traînées est important puisqu'il détermine l'intensité de la poussée globale s'exerçant sur le système considéré. Mais le principal écueil opposé à ce calcul d'effort dans le cas de l'arbre est la souplesse des obstacles qui rend les traînées instables et interdit le passage direct du champ de vitesse incident à celui des pressions en parois. Des phénomènes d'entrée en résonance sont néanmoins susceptibles d'apparaître au sein des structures constitutives de l'arbre, depuis les plus petits organes assimilateurs de l'arbre jusqu'à sa structure ligneuse complète, selon le contenu fréquentiel de l'écoulement. La caractérisation vibratoire du seul tronc peut être approchée analytiquement pour les essences monopodiales (Guitard, 1990) au prix d'un certain nombre d'hypothèses simplificatrices comme la parfaite rigidité de son ancrage et une localisation discrète des masses foliaires qu'il supporte. Mais cette analyse modale nécessite rapidement l'outil numérique quand la répartition des masses est moins triviale ou quand les branches prennent suffisamment d'importance pour participer significativement à la définition des premiers modes propres de vibrations de l'arbre (Rogier & Fournier, 1992). Plusieurs comportements mécaniques complexes sont par ailleurs simultanément mis en œuvre quand l'arbre oscille sous le vent. Celui de l'ancrage pose des problèmes difficiles de structure et d'interfaces entre les racines et le sol, lequel connaît de surcroît des comportements tout à fait singuliers sous chargement cyclique (notamment de consolidation et de liquéfaction; Cordary, 1994). Des mécanismes dissipatifs tout aussi ardu limitent par ailleurs le développement des résonances : génération de micro-turbulences par filtration foliaire de l'écoulement (Nicklas, 1992), collisions, frottements, déformations plastiques au sein de l'arbre, de son ancrage et surtout de son voisinage. Il s'agit bien en effet, pour protéger une culture du vent, d'exploiter la porosité d'un *brise-vent* et non la rigidité d'un quelconque déflecteur dont l'inefficacité est désormais bien prouvée (Schutz, 1989). Enfin l'inévitable dissymétrie morphologique de l'arbre comme de ses axes ligneux ainsi que l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'écoulement turbulent induisent assurément une interception tridimensionnelle, accompagnée de flexions déviées et de torsions (Rogier & Fournier, 1992). Il est facile d'observer pour illustration de cet état de fait, que la tige d'un arbre exposé au vent suit des mouvements de va-et-vient à trajectoires non pas rectilignes mais grossièrement elliptiques (Gardiner, 1995; Blackburn, 1997). Finalement les modèles mécaniques présentés dans la littérature prennent en compte

parfois l'une ou l'autre de ces complications, ou encore la possibilité de grands déplacements (contraire aux hypothèses classiques de la Résistance des Matériaux ; Fournier, 1989 ; Ancelin, 2001) mais sont presque toujours plans et sans référence à un comportement mécanique réaliste de l'ancrage. Sans de multiples apports complémentaires apportés par des essais en soufflerie ou des mesures de terrain, ces modèles ne permettent pas de prévoir avec fiabilité le comportement ultime de l'arbre (endommagements, volis, chablis etc.)

1.3 Caractérisation des principales stimulations végétales induites par ventilation

Nous dresserons dans le paragraphe qui suit, la liste des principales stimulations morphogènes de l'arbre induites par une exposition au vent, en tenant surtout compte de la nature et du domaine de variation possible de ces stimulations. La question délicate, éminemment physiologique et tout à fait fondamentale, de leurs perceptions et de leurs transductions respectives ne sera pas abordée ici mais ponctuellement dans les chapitres à venir, en discussion des résultats expérimentaux présentés. Il s'agira donc uniquement de stimulations *potentielles* dans cette section.

1.3.1 Stimulations mécaniques

Les plus importantes manifestations mécaniques de l'interception du vent par un arbre sont les **déformations** subies par ses organes (Gardiner & Grace, 1991; Telewski, 1995). La "mécanosensibilité" semble être commune à l'ensemble des cellules vivantes et turgescentes mais quelques organes dits thigmonastiques, et notamment ceux qui assurent le support des plantes grimpantes ou volubiles, comportent des éléments spécialisés dans cette perception particulière, quasi tactile. Il s'agit de cellules superficielles accusant un amincissement pariétal prononcé, doublé d'un renflement latéral voire même d'un véritable poil (Shropshire, 1979; Fabre, 2000). Le dimensionnement conditionne en grande partie le champ des déformations mais celui-ci dépend plus généralement des raideurs de la structure qui supporte la charge. On distinguera également les déformations temporaires, brèves et élastiques dont l'énergie est entièrement restituée après chargement et les déformations persistantes ou irréversibles (Telewski, 1995). La nature des déformations conditionne très fortement leur perception mais ne préfigure en rien leur caractère traumatique ou défavorable, justement car cette perception n'a aucune raison d'être homogène. Certaines déformations intenses et/ou irréversibles font par ailleurs partie du développement naturel de la plante, qui même les génère et les utilise pour déployer ses organes ou disséminer ses graines par exemple (voir la notion de tenségrité exposée par exemple par Niklas ou Motro, 1992). Plus généralement il faut souligner le fait que l'hétérogénéité matérielle, la turgescence et la croissance développent déjà des déformations sans qu'il soit question de chargement additif. La maturation cellulaire du bois suffit ainsi à précontraindre fortement les axes ligneux, modifiant de la sorte leur aptitude à l'interception mécanique (Fournier, 1989). Elle améliore notamment leur résistance à la flexion en éloignant les fibres périphériques de leur seuil de résistance à la compression (talon d'Achille du bois en mécanique), elle favorise également l'obturation des fissures en long (Mattheck, 1990) et pour finir elle permet le control la disposition spatiale des axes endurés, un peu comme la turgescence dirige celle des pousses (on parle de tropismes respectivement secondaire et primaire; Hart, 1989).

Les secondes stimulations mécaniques induites par une exposition au vent au sein d'un arbre, sont les **déplacements** de ses organes sensibles (Gardingen & Grace, 1991). L'arbre est capable de percevoir des changements d'orientation par rapport à la pesanteur ou aux flux lumineux et d'y réagir. Les statocytes et les phytochromes constituent les principaux sites respectifs de perception. En outre, la direction et la qualité des stimuli perçus modulent les réactions, lesquelles consistent en des redressement ou réorientations d'axes (tropismes évoqués précédemment; Hart, 1989). Et à nouveau les effets induits ne seront pas les mêmes selon que les déplacements sont transitoires ou permanents (du moins perçu comme tel; Telewski, 1995). Le déplacement relatif des différents organes les uns par rapport aux autres constitue également une stimulation éventuelle. Il modifie en effet l'interception du rayonnement incident en homogénéisant sa répartition par flashes aléatoires et peut aussi, même en étant élastique, conduire à des collisions ou frottements parfois traumatiques entre feuilles et branches voisines. Un phénomène de même nature se produit entre houppiers attenants, contribuant avec les modifications de la quantité et qualité de l'éclairage incident, à la perception physique de son voisinage par l'arbre.

1.3.2 Echanges convectifs

Le vent a également pour effet d'accentuer l'intensité des **échanges convectifs** entre l'arbre et son environnement, en réduisant l'épaisseur de la couche limite autour des organes assimilateurs, en diminuant la résistance des transferts à l'interface de cette couche et en générant des turbulences (Gardingen & Grace, 1991). L'inertie d'un tourbillon en effet, emporte avec elle plus d'énergie ou de matière que ne l'aurait fait la même quantité fluide en écoulement laminaire (Dupuy, 2000). La transpiration entre autres gradients s'en trouvant accentuée, la température de la feuille baisse. Ainsi voit-on qu'une exposition au vent peut parfaitement modifier l'activité racinaire par une simple augmentation des besoins hydriques, sans qu'il soit question de sollicitation mécanique et d'ancrage. La compréhension de l'interception du vent à l'échelle de la feuille est alors nécessaire car la forme et la souplesse de cette dernière interviennent dans la genèse des turbulences. Il faut même aller jusqu'à une certaine connaissance du fonctionnement stomatique pour aborder cette question puisque le stomate est une vanne biologiquement asservie qui régule la majorité des transferts de masse entre la feuille et son environnement (l'épiderme est peu perméable). Cette régulation est difficile à synthétiser en raison d'une dépendance rapportée indistinctement dans la littérature vis-à-vis de l'éclairage, de la température, de la concentration en CO₂, de la pression de vapeur saturante, du déficit hydrique, de leurs variations respectives (Mansfield & Davies, 1985) voire même des stimuli strictement mécaniques (Todd, 1972). La formalisation mathématique d'un système multifonctionnel comme le stomate face à une stimulation multifactorielle comme le vent reste donc difficile sans l'aide de l'outil numérique. Il y a de surcroît une importante variabilité individuelle dans le comportement stomatique et il existe aussi des microclimats au sein même d'un seul individu, surtout quand celui-ci atteint les dimensions colossales de certains arbres séculaires. Niklas (1992) note d'ailleurs des différences morphologiques entre les feuilles de pleine exposition au vent et les feuilles abritées. L'abrasion, la sédimentation ou l'interception chimique d'aérosols (poussières, embruns, pollens, polluants, désherbants...) peuvent contraster fortement ces microclimats. Reste les transferts thermiques, couplés à ceux de nature hydrique, qui dépendent des capacités thermiques et des chaleurs latentes des tissus exposés. La température de l'écoulement incident peut abaisser celle des feuilles par transpiration mais augmenter tout autant celle de tissus secs et morts comme les pommes de pin par exemple, qui se fendent à

grand bruit sous la chaleur du soleil. Les effets de ces variations thermiques sur les tissus vivants sont finalement très divers selon qu'ils rapprochent les cellules de leur température d'activité enzymatique optimale ou au contraire les en éloignent.

1.4 Formes et structures identifiant les réactions végétales au vent (long terme)

L'arbre est incapable de motricité (du moins pendant la phase végétative de son cycle) mais n'est pas inanimé. Les accélérés cinématographiques donnent des images saisissantes de la mobilité des végétaux (Hart, 1989). Les arbres à fortiori, étant données leurs dimensions et durées de vie colossales, s'efforcent de répondre aux sollicitations du vent en modifiant les paramètres régissant leur métabolisme et en particulier leur activité morphogène (Mattheck & Bethge, 1998). La croissance primaire orchestre l'orientation et l'élongation des axes tandis que l'activité cambiale en ajuste l'épaississement et la composition. Les couplages physiologiques, trophiques et "hormonaux" harmonisent ces processus distinctifs sur l'ensemble de la plante qui bénéficie ainsi d'une intégration systémique pour s'adapter et se maintenir. Il n'y a pas, en effet, de système centralisant et traitant les informations perçues. La littérature ne rapporte pas l'existence d'un rhéotropisme chez l'arbre et le développement architectural est considéré comme strictement endogène (la formation des méristèmes axillaires correspond à une phyllotaxie spécifique et systématique). Toutes les étapes de ce développement se maintiennent donc en condition d'exposition au vent mais leurs durées respectives peuvent néanmoins changer selon les contraintes de l'environnement (stade floral retardé ou mortalité prématurée par exemple). Dans les cas extrêmes d'exposition au vent, cette sensibilité méristématique conduit progressivement à des formes et structures qui la mettent bien en évidence.

1.4.1 Morphogenèses collectives



Fig.1.1 : Un exemple d'architecture (faiblement hiérarchisée) affectée par le vent : Le port anémomorphosé du chêne vert en côte Médocaine (Gironde).

L'anémomorphose d'un arbre soumis aux assauts du vent est la manifestation la plus visible et la plus marquante des effets du vent sur la morphologie des arbres. Tout le monde a en mémoire les formes torturées et les profils étonnamment aérodynamiques des espèces à ports érigés et buissonnants qui poussent en bordure des côtes (Fig.1.1). Elles sont l'expression d'un même phénomène dominant qui est la mortalité des pousses et

des bourgeons les plus exposés (casse, abrasion, dessèchement) à la faveur de leurs homologues abrités (entraînant la mort des espèces non ramifiées). La neige, le sable et les embruns peuvent venir accentuer considérablement cette action morphogène. Dans le cas

d'une architecture monopodiale, l'importante hiérarchie des axes s'enraye régulièrement quand meurt l'apex, avec à chaque reprise une ou quelques branches prenant le relais de la croissance en hauteur, jusqu'à ce qu'à leur tour elles perdent aussi leur apex et relancent ainsi le processus. Statistiquement toutes les branches n'ont pas les mêmes aptitudes à prendre le relais. Les plus vigoureuses et les moins exposées étant favorisées, il en résulte des formes assez alambiquées mais dont la direction globale coïncide avec celle des vents dominants. Dans le cas d'une architecture buissonnante, sans dominance particulière, toute une population d'axes abrités du vent bénéficie de la protection procurée par les plus exposés. Il en résulte des profils aérodynamiques puisque de moindre prise au vent et donc de moindre mortalité. Ce processus morphogène collectif est d'ailleurs identique à l'échelle du peuplement. Pour finir notons un effet indirect mais manifeste et très fréquent de l'action morphogène du vent sur les plantes : celle de l'homme. Pour notre sécurité, nous modifions en effet la forme des arbres selon notre perception de leur comportement au vent, par toute une série de techniques de taille ou de maintien aussi diverses les unes que les autres, pas toujours très heureuses. On peut noter à titre d'anecdote que l'on tresse les pieds de vignes comme des paniers sur certaines îles grecques afin de protéger du vent leur production de raisin.



Fig.1.2 : A. Stokes (1995) et les contreforts d'un arbre tropical.

D'autre part, outre la réduction passive de traînée qui caractérise les anémomorphoses précédentes, pour résister au vent avec un minimum de performances il y a également la possibilité pour l'arbre d'augmenter la résistance mécanique de son ancrage. Le système racinaire oppose justement aux chargements vent, des adaptations architecturales tout a fait remarquables (Stokes & Guitard, 1997). Les contreforts imposants de certaines espèces tropicales par exemple (Richter, 1984; Ennos, 1995, Fig.1.2) ou ceux moins démesurés de quelques essences européennes, témoignent parfaitement de cette sensibilité. Néanmoins et plus généralement, la partie souterraine du système racinaire peut également développer de telles adaptations. Des essais de semis en soufflerie montrent ainsi que les racines émises dans la direction opposée au vent sont particulièrement abondantes et ramifiées tandis que celles qui leur sont opposées sont peu nombreuses et plus épaisses (Stokes et al, 1995). Intuitivement ces adaptations s'expliquent assez bien par les différences de fonction mécanique de l'ancrage selon que celui-ci est soumis à des efforts de traction ou de flexion. Dans le premier cas, le transfert d'effort des racines au sol repose essentiellement sur la superficie de l'interface sol-racines, laquelle est optimisée à moindre coût de matière par multiplication des axes. Dans la seconde configuration, la résistance mécanique de l'ancrage dépend essentiellement de celle des racines qui agissent à la manière de béquilles, laquelle est améliorée par un épaississement des axes et une diminution des courbures. Cette interprétation considère implicitement qu'il existe une sensibilité de la croissance racinaire à une grandeur mécanique mais cette sensibilité n'est pas prouvée et on ignore si elle est passive ou activement perçue (Trewavas & Knight, 1994). Des modèles de croissance adaptative basés sur ce principe rendent néanmoins compte de nombreuses morphologies ligneuses rencontrées dans la nature (Mattheck, 1991).

1.4.2 Réactions individuelles des axes.



Fig.1.3 : Forte courbure des arbres exposés au vent par les actions combinées du vent et du gravitropisme (ici une lisière récente de plantation de pin maritime).

Nous considérons ici un axe unique, indépendamment de ses voisins ou de ses ramifications. C'est donc de sa forme propre qu'il va s'agir ici. Commençons alors par le cas simple et bien connu d'une sollicitation statique. Le déplacement durable de l'axe va entraîner sa réorientation en deux temps. Un premier redressement turgescence en précède un second plus tardif par formation de bois de réaction (Timell, 1986). Un déplacement durable peut être induit par une fatigue de la structure elle-même ou par une défaillance de son encastrement. A

ce titre les insertions de branches (de type bois-bois) sont nettement plus performantes que l'enracinement (de type bois-sol). Les accidents d'ancrage conduisent à l'apparition de profils de tige courbes et flexueux très dépréciatifs sur le plan sylvicole (Fig.1.3). Les racines de support dont les mouvements sont gênés par la présence du sol ne connaissent pas de redressements endogènes mais expérimentent parfois sous l'effet du vent d'importants déplacements, parfois visibles à l'oeil nu (Watson A.J., 1995; Hintikka, 1972). Tous les axes mécaniquement sollicités, aussi bien aériens que souterrains, peuvent s'épaissir de façon très hétérogène. Les sections sont excentriques et non circulaires avec au moins d'un côté formation de bois de réaction (Saint-André 1998; Bouillet, 1993 par exemple). Les racines de support de certaines espèces ont en particulier des profils étonnamment adaptés à la résistance à la flexion (profil elliptique, en T ou en I chez l'épicéa, Nicoll & Ray, 1996 ou Coutts et al, 1999 ; Fig.1.4 pour le pin maritime). Nous avons également montré, toujours chez le pin maritime, que les racines superficielles étaient précontraintes en accord avec la direction des vents dominants : la partie supérieure des racines émises à contre vent est précontrainte en compression tandis que celle des racines disposées dans le prolongement du vent l'est en tension (Stokes et al, 1998).



Fig.1.4 : Profil en I pris par une racine latérale de Pin maritime placée dans le secteur sous le vent.

Abordons maintenant les réactions de l'arbre à la composante non pas moyenne et statique du vent, mais à ses turbulences. La littérature rapporte des cas désormais classiques de thigmomorphogenèse (Jaffe et al, 1980; Telewki, 1995, Pruyn et al, 2000, Fig.1.5) ou de séismomorphogenèse (Mitchell *et al*, 1975) où des tiges voient leur longueur réduite et/ou

leur section s'accroît sous l'effet de petites sollicitations mécaniques réversibles. Le cas du vent a été implicitement ajouté à la liste des phénomènes physiques pouvant induire ces réactions que l'on observe même lors d'une simple pulvérisation d'eau chez certaines espèces. La répétition de la sollicitation est un dénominateur commun à tous les traitements, plus ou moins exclusivement mécaniques, ayant entraîné de telles adaptations. L'éthylène est également souvent désigné comme inducteur de ces morphologies trapues typiques (Boyer, 1983, Telewski, 1995). Notons que les tiges en question sont droites, tout en présentant une excentricité, un méplat (Fig.1.5 et chapitre 3 pour une définition et une étude de ce paramètre chez l'arbre adulte) et parfois même du bois de réaction (ou du bois s'y apparentant tel que celui identifié par Telewski (1982) chez l'épicéa qu'il baptisa "bois de flexion").

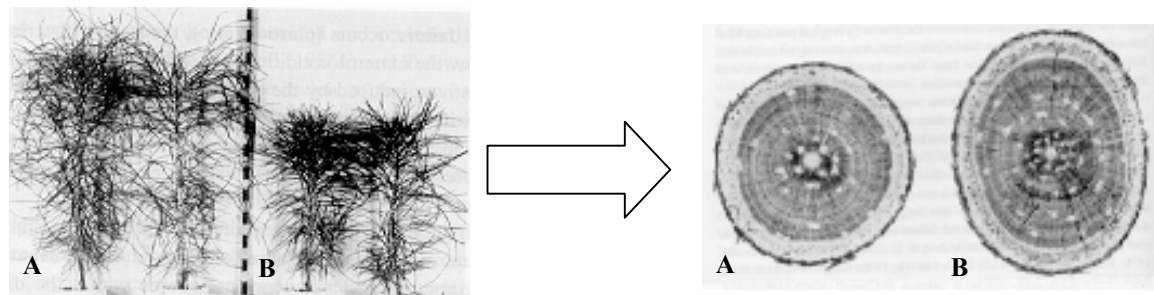


Fig.1.5: Un cas de thigmomorphogenèse induite par ventilation (d'après Telewski, 1982)

A : Epicéas témoins, les tiges ont une taille et une section normales

B : Epicéas ventilés, le port est plus compact et la section présente un méplat prononcé.

Enfin, outre la formation de différents bois de maturation atypique, on rencontre également chez de nombreuses espèces d'arbres (en particulier âgés), une déviation de l'orientation originelle des fibres, dite fibre torse dont la formation est attribuée aux actions mécaniques de torsion (Eklund & Säll, 2000 ; Skatter & Krucera, 1998 par exemple). L'orientation dominante de cette déviation est en effet inversée entre les hémisphères nord et sud de la planète, ce qui a conduit à l'hypothèse de formation suivante : la croissance des houppiers serait favorisée vers le sud en tout point du globe, de sorte que l'action dominante des vents d'ouest (hémisphère nord) conduirait plutôt à des efforts de torsion droite (le sens horaire) tandis que celle des vents dominants d'est (hémisphère sud) conduiraient naturellement à la tendance contraire. Parallèlement, d'autres travaux expérimentaux rapportent une déviation des fibres en réaction à des efforts de torsion artificiels, de nature toutefois stable et durable, contrairement à ceux qui caractérisent les chargements naturels et quotidiens du vent (Quirk & Freese, 1976a).

1.5 Conclusion

L'interception des quantités de mouvement aérodynamiques par un arbre est un problème mécanique déjà abordé par plusieurs équipes d'ingénieurs et de chercheurs dans le monde, généralement dans le souci de rendre compte de sa tenue, de sa stabilité et de son intégrité face au vent. Les limites de représentativité de ces modèles déterministes proviennent principalement de la nature stochastique de l'exposition, de la morphologie souple et ramifiée de l'arbre ainsi que du comportement méconnu de son ancrage. Ils parviennent à rendre compte d'une exposition pendant laquelle la croissance est

mécaniquement négligeable en quantifiant les différentes grandeurs qui définissent à priori la stimulation mécanique des tissus, mais ils ne rendent pas compte en revanche des mécanismes adaptatifs susceptibles de se déclencher en retour. Pour les études à long terme, certains modèles biomécaniques de croissance de l'arbre (Fournier & Moulia, 1992 ; Fourcaud & Lac, 1996 ou Ancelin 2001 par exemple) intègrent également la génération endogène de précontraintes et plus généralement une certaine évolution géométrique et anatomique des axes ligneux (tropismes et pesanteur), mais à nouveau sans qu'il soit question des adaptations morphologiques rapportées dans ce chapitre. De plus, si l'action quotidienne des petites déformations passagères induites par le vent sur la croissance est totalement négligée, celle des échanges convectifs n'est pas non plus prise en considération. L'action du vent sur la taille, la forme et l'état de précontrainte de l'arbre se limite donc aux seules conséquences d'un déracinement partiel, qui plus est basé sur des critères plus ou moins arbitraires, voire à celles d'une fatigue ou rupture de la tige encore plus artificiellement établies. Une meilleure connaissance du rôle du vent dans la plasticité morphologique des arbres est donc nécessaire (comme le concèdent volontiers Fournier et al, 1993, Deleuse et al, 1994 ou Telewski, 1995 par exemple), en insistant par ailleurs sur la place à attribuer au vent quotidien, sporadique et régulier, sur la morphogenèse des axes ligneux.

Nous avons donc délibérément fait le choix d'un travail prospectif permettant de commencer à dégager, pour une espèce donnée, le pin maritime en Aquitaine, les contours d'un " tempérament moyen " face au vent quotidien. Nous proposons ainsi d'aborder le semis du fait que l'on puisse connaître assez précisément son vécu et maîtriser presque entièrement ses conditions de croissance, ainsi que l'arbre adulte dont la structure résulte d'une longue exposition au vent dominant d'ouest. Dans le premier cas nous nous concentrerons plus particulièrement sur la croissance primaire (tropismes et architecture) du jeune plant tandis que dans le second nous aborderons la distribution interne du bois, et en particulier du duramen. Précisons ici que la classe d'âge intermédiaire, située entre le stade du semis et l'âge d'exploitation, a également fait l'objet d'expérimentations sur 3 ans pour compléter notre stratégie d'étude. Il s'agissait d'établir les modifications de croissance cambiale induites en station ventée chez le jeune pin (une parcelle de 10 ans issue de la forêt domaniale de Lacanau, à proximité immédiate du littoral girondin) par l'utilisation de haubans flexibles ou rigides. Ces travaux expérimentaux, également prospectifs, ont malheureusement subi le ravage des tempêtes au point de compromettre définitivement leur exploitation (casses et pourritures rapide des tiges).

- DEUXIEME CHAPITRE -

***ETUDE EXPERIMENTALE PROSPECTIVE DU PIN
MARITIME FACE AU VENT :
LE STADE DU SEMIS.***

SOMMAIRE

Introduction	31
2.1 Dispositifs et protocoles expérimentaux.....	32
2.1.1 Analyse préliminaire.....	32
<i>Inadéquation des techniques de ventilation disponibles.....</i>	<i>32</i>
<i>Contraintes imposées par les études sous serre.....</i>	<i>34</i>
2.1.2 Site expérimental	34
<i>Descriptif du prototype de ventilation</i>	<i>34</i>
<i>Présentation des parcelles</i>	<i>35</i>
2.1.3 Matériel végétal	37
<i>Protocole de semis.....</i>	<i>37</i>
<i>Basculement artificiel des plants</i>	<i>38</i>
2.1.4 Méthodes et outils du suivi de croissance	40
<i>Caractérisation des morphologies aériennes</i>	<i>40</i>
<i>Reproduction numérique des architectures racinaires</i>	<i>44</i>
2.1.5 Quelques procédures complémentaires	45
<i>Pesées de matière sèche.....</i>	<i>45</i>
<i>Analyse numérique des architectures racinaires</i>	<i>45</i>
2.1.6 Tableau récapitulatif.....	49
2.2 Résultats et commentaires.....	50
2.2.1 Affectations pathologiques	50
2.2.2 Croissance en hauteur	51
2.2.3 Croissance en biomasse	53
2.2.4 Disposition des structures aériennes dans l'espace	54
<i>Orientation des tiges.....</i>	<i>54</i>
<i>Réitération des observations d'orientation à deux mois de croissance.....</i>	<i>56</i>
<i>Anémomorphoses foliaires ?.....</i>	<i>57</i>
<i>Réactions au basculement accidentel</i>	<i>60</i>
2.2.5 Anisotropies cambiales	62
2.2.6 Architectures racinaires	63
<i>Grandeurs globales et moyennes.....</i>	<i>63</i>
<i>Disproportions et tropismes racinaires</i>	<i>64</i>

2.3	Interprétations et bilan.....	70
2.3.1	Préambule : Exposition, interception et perception.....	70
	<i>Notions de dose et de réciprocité.....</i>	70
	<i>Comportement transducteur.....</i>	71
	<i>Les effets de la répétition.....</i>	72
2.3.2	Fragilisation des plants par ventilation.....	72
	<i>Spécificité des plantules face au vent.....</i>	72
	<i>Affaiblissement et incapacité d'adaptation.....</i>	73
2.3.3	Augmentation de croissance par ventilation.....	75
	<i>Optimisation des transferts par turbulence.....</i>	75
	<i>Sélection précoce et autres hypothèses.....</i>	76
2.3.4	Stimulation des tropismes par ventilation.....	77
	<i>Phototropisme d'origine aérodynamique.....</i>	77
	<i>Gravitropisme d'origine aérodynamique.....</i>	78
2.3.5	Adaptations architecturale des racines induites par ventilation.....	80
2.4	Conclusion	82

- *Où sont les hommes? Demanda poliment le petit prince.*

La fleur, un jour, en avait vu passer une caravane.

- *Les hommes? Il en existe, je crois, six ou sept. Je les ai aperçus il y a des années. Mais on ne sait jamais où les trouver. Le vent les promène. Ils manquent de racines, ça les gêne beaucoup.*

Antoine de Saint-Exupéry, *Le petit Prince*, 1946, cité par Hallé dans *Eloge de la plante*, 1999.

Introduction



Fig.2.1 : Le pin maritime de race atlantique, *Pinus pinaster* Ait., prend naturellement place à l'arrière des dunes du littoral (ici une photographie exceptionnelle de l'avancée des dunes au Cap Ferret, en Gironde)

Initialement le pin maritime de race atlantique est une essence pionnière qui prend place naturellement à l'arrière des dunes du littoral (Fig.2.1). Encore aujourd'hui, les semis de cette espèce se trouvent en terrain ouvert, sans ombrage et exposés à une influence océanique plus ou moins prononcée. Sur le plan aérodynamique, cette influence thermique se caractérise notamment par une brise journalière dirigée vers les terres. Les mouvements atmosphériques de large amplitude, les saisons et les marées modulent évidemment ce régime d'exposition en le ponctuant d'accalmies, de coups de vent et de tempêtes, mais sans en bouleverser la périodicité et la direction dominantes. A une échelle temporelle supérieure, on observe également que les conditions climatiques régnant en retrait du littoral étaient beaucoup plus violentes autrefois, avant la fixation artificielle des dunes et la mise en place du massif forestier. De manière exagérément contrastée, on peut donc voir cette exposition spécifique comme la superposition de puissants coups de vent sporadiques et d'une brise régulière. Les premiers dont les impacts parfois désastreux sont aussi immédiats et évidents, font l'objet de nombreux travaux tandis que la seconde, aux effets à priori non limitatifs et réversibles, est généralement considérée comme un épiphénomène. Pourtant le succès des cultures en apesanteur dépend de ventilations "homéopathiques" (en l'absence de transport convectif le végétal est lui même déplacé, Sievers & Hejnowicz, 1992) et pourtant encore, la hauteur de certaines cultures est réduite de moitié grâce à une simple secousse quotidienne des tiges (Beyl & Mitchell, 1977 pour le chrysanthème, Mitchell et al, 1975 pour la tomate ou Telewski, 1982 en chapitre 1, Fig.1.5, pour l'épicéa).

Par ailleurs, si l'on y regarde de plus près, la sensibilité des végétaux se manifeste en grande partie à travers une dépendance physiologique fondamentale vis à vis de phénomènes cycliques (thermo- et photopériodisme), allant jusqu'au synchronisme des processus métaboliques sous-jacents (horloges internes calées sur l'environnement). Outre l'ensemble des activités vitales courantes, la capacité d'adaptation des plantes aux aléas dépend aussi de périodes. Cette aptitude fait référence aux notions dynamiques d'acclimatation et d'apprentissage, mêlant rémanence et mémorisation des stimuli, amélioration et affaiblissement du système biologique. Une expérience amusante rapportée par l'entomologiste et naturaliste J.H. Fabre (du XIX^{ième} siècle, Fabre, 2000) donne une illustration anecdotique de ce caractère végétal :

"Une sensitive () bien épanouie est mise dans une voiture. Aux premiers cahots du départ, les feuilles s'ébranlent et se ferment. Comme le voyage est de longue durée, la plante peu à peu se rassure en quelque sorte, se remet de son émotion, et finit par étaler son feuillage comme si elle était dans un complet repos. Les heurts des roues contre les cailloux, les soubresauts, dont le moindre au début l'aurait commotionnée, restent maintenant sans effet : la sensitive y est habituée. La voiture s'arrête, et l'épanouissement ne s'affirme que mieux. La marche reprend. Nouvelle contraction soudaine du feuillage mais de moindre durée que la première, comme si l'épreuve passée avait aguerris la sensitive contre l'épreuve présente. Enfin le parcours se continue et s'achève avec la plante épanouie en plein."*

En fait, dès l'instant que l'on accepte la possibilité d'un traitement dynamique de l'information par la plante, qui de toute façon ne peut en aucun cas être instantané dans un système complexe, il devient naturel d'envisager l'effet de la fréquence des sollicitations sur ce traitement, et par suite, sur les réactions induites.

C'est dans le but d'apporter des éléments de réponse à cette problématique dans le cas particulier d'une exposition au vent, que nous avons mené l'étude prospective qui suit. Et pour maîtriser au mieux l'historique des traitements ou au moins en avoir connaissance, ainsi que pour des raisons pratiques évidentes, nous nous sommes naturellement intéressés à une étape fondamentale du développement végétal, celle du semis. Le pin maritime s'est imposé comme espèce d'étude, tant en raison de l'exposition aérodynamique qui caractérise son biotope d'origine, qu'à l'égard des conséquences économiques du vent sur le massif Aquitain.

(*) La sensitive est l'autre nom du *Mimosa pudica* qui doit son nom à l'extrême excitabilité de ses feuilles et de ses rameaux.

2.1 Dispositifs et protocoles expérimentaux

2.1.1 Analyse préliminaire

Inadéquation des techniques de ventilation disponibles

La littérature dont nous avons eu connaissance et traitant spécifiquement des effets du vent sur l'activité végétale - aspects purement physiques exclus - fait référence à plusieurs techniques expérimentales (Telewski, 1995 pour une synthèse). La plus élémentaire consiste à s'accommoder du vent naturel en multipliant les observations ou en considérant des cas extrêmes. La formation des contreforts (Richter, 1984; Ennos, 1995) ou celle de houppiers anémorphosés par exemple ont été abordées dans plusieurs travaux selon ces principes. La confrontation délicate des situations rencontrées a néanmoins motivé une seconde catégorie d'études comparatives. Celles-ci sont basées sur une modification artificielle de l'exposition au vent ou de son interception mécanique, au moyen respectivement de brise-vent, de tuteurs, de haubans ou de voilures (Holbrook & Putz, 1989; Jacobs, 1954; Blackburn, 1997). Mais ces montages présentent l'inconvénient de modifier d'autres conditions importantes de l'activité végétale (strangulation accompagnant le tuteurage et le haubanage, ombrage provoqué par les brise-vent et les voilures). L'approche la plus sécurisante et courante est donc l'emploi d'une ventilation artificielle, surtout au stade du semis. Les souffleries

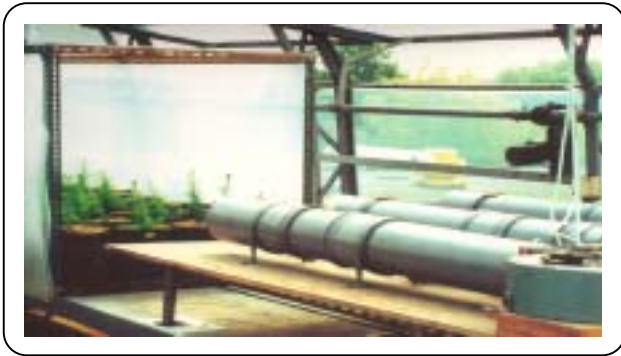


Fig.2.2 : Utilisation de souffleries climatisées pour l'étude de la croissance des peuplements exposés au vent (d'après Stokes *et al*, 1995).

qui avaient déjà fait leurs preuves dans d'autres champs d'investigation scientifique se sont ainsi vues recevoir diverses cultures (Telewski & Jaffe, 1986; Heiligmann & Schneider, 1974; Stokes *et al*, 1995). Mais il s'agit généralement de longues plantations au sein desquelles il existe invariablement un effet lisière et un gradient d'exposition aérodynamique, convenant donc plus aux études menées à l'échelle du peuplement qu'à celle de l'individu (Fig.2.2). Certaines sont plus volumineuses, au point de pouvoir accueillir un jeune arbre par exemple, mais rarement assez larges pour recevoir une quantité importante de spécimens exposés de front, à l'identique. Une batterie de soufflerie ou au moins de ventilateurs étant pour cela nécessaire, une alternative originale et bon marché a été proposée (Beyl & Mitchell, 1977). Il s'agit d'un treillis métallique horizontal contre lequel les tiges de la plantation sont fixées, et qui est animé par un moteur d'un mouvement périodique de va-et-vient, à la manière d'un tamis (Fig.2.3). Mais le remplacement des sollicitations aérodynamiques par un déplacement cyclique, ponctuel et forcé ne peut déclencher qu'une réponse partielle, uniquement relative à cette stimulation particulière peu naturelle (cependant non dénuée d'intérêt). Une amélioration sensible serait donc de procéder à un déplacement non pas ponctuel mais massif des semis, et continu. Les à-coups sont alors à proscrire tandis que les mouvements circulaires développent des forces d'inertie indésirables (réciproquement l'utilisation dans ce but des clinostats implique un effet possible du vent, Sievers & Hejnowicz, 1992) ce qui impose de grandes trajectoires aux courbures limitées par la vitesse de parcourt, difficiles à réaliser raisonnablement. De plus, de tels déplacements impliquent également une modification de l'exposition lumineuse des plants. Reste encore l'angle d'attaque des modèles non pas biophysiques mais numériques de la croissance en écoulement turbulent. Or si la thermodynamique des fluides est relativement bien simulée par ce genre de modèles, en revanche on manque encore d'informations au niveau de l'activité végétale, depuis la perception du vent jusqu'aux réactions architecturales et structurales induites, surtout à long terme (chapitre 1). La référence dans le domaine d'étude que nous abordons reste donc les cultures en souffleries (soit un modèle réaliste d'écoulement sur une végétation réelle), lesquelles, en dehors de l'hétérogénéité d'exposition, impliquent également une périodicité d'exposition nettement limitée vers les hautes fréquences par la capacité électrique et mécanique du matériel, non prévu à un usage spécifiquement alternatif.



Fig.2.3 : Simulation des sollicitations aérodynamiques par une secousse collective des tiges (sollicitation ponctuelle et forcée) d'après Stokes *et al*, 1997.

Pour rassembler un certain nombre d'observations préliminaires indispensables (et forcément assez rudimentaires), un nouveau mécanisme de ventilation spécifiquement périodique était donc requis, qui puisse solliciter à l'identique et par courtes bouffées régulières, un grand nombre de plants.

Contraintes imposées par les études sous serre

D'autres arguments encore vont à l'encontre d'une utilisation des souffleries pour notre objet. Celles-ci et plus généralement les serres, représentent un milieu confiné qui nécessite une climatisation artificielle pour pouvoir recevoir des cultures. Et en plus de la dépendance technique à une simulation du milieu naturel que cela implique, la régulation des températures est souvent assurée par une ventilation froide qui peut vite devenir embarrassante en son voisinage immédiat compte tenu de nos objectifs (Vignes & Carles, 1977). Il existe également un impondérable effet de bords dû à la géométrie même des édifices (Stokes *et al.* 1995). Enfin, les containers qui caractérisent aussi nombre de cultures sous serre, bouleversent la croissance des racines alors que ces organes sont justement très largement impliqués dans les réactions au vent. Cumulés aux risques de stress hydrique, par ailleurs aggravés par le vent, ces inconvénients excluent donc définitivement l'usage de pots pour mener à bien nos travaux.

Par conséquent nous avons fait le choix délibéré d'une culture se rapprochant de conditions naturelles idéales pour les semis, soit en plein air et en pleine terre, en assurant uniquement un arrosage régulier, un traitement antifongique, le désherbage et une protection contre les prédateurs.

2.1.2 Site expérimental

Descriptif du prototype de ventilation

Nous devons concevoir un nouveau dispositif de ventilation robuste, supportant les conditions climatiques extérieures et capable de solliciter à l'identique un grand nombre de semis, plusieurs fois par heure et sur le long terme. A l'image de certaines rampes d'arrosage agricoles, nous avons donc développé un mécanisme de ventilation décrivant un tracé circulaire et reposant entièrement sur un axe central (Fig.2.4).

Le mouvement de révolution est assuré par un moteur électrique et l'équilibre de la structure par un contrepoids. Un engrenage à chaîne et plusieurs réducteurs

à patins placés en série réduisent la fréquence initiale du moteur jusqu'à uniquement 3 tours par heure. Un contact tournant maintient l'alimentation électrique du ventilateur en dépit des révolutions de sa structure porteuse. Et l'ensemble du montage électrique, fixé sur une dalle en béton, est protégé du ruissellement par un coffre ajouré. Dans un premier temps, le régime aérodynamique que nous avons choisi d'administrer ne devait pas connaître de variation quotidienne ni saisonnière. En fait, le trait a même été forcé jusqu'à l'adoption d'une ventilation périodique maintenue jour et nuit toute l'année. Cela simplifie la nature de la sollicitation mais surtout la hisse loin devant le vent naturel en terme de régularité (d'occurrence, de vitesse et de direction). L'écoulement devait pouvoir aussi atteindre pendant quelques secondes une vitesse dont on a plafonné arbitrairement l'ordre de

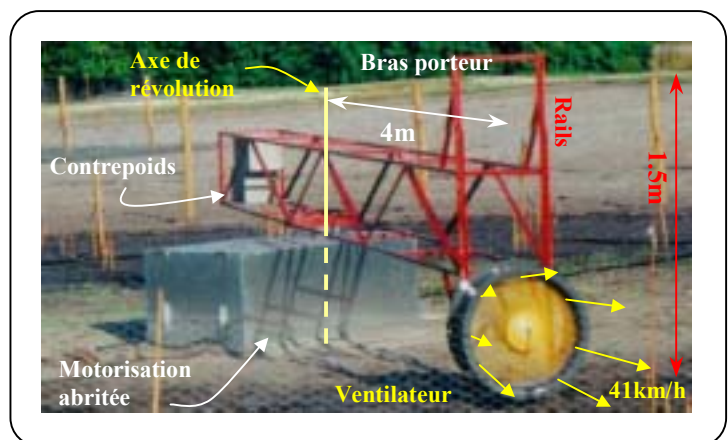


Fig.2.4 : Photographie du prototype de ventilation périodique de plein air mis au point au Laboratoire de Rhéologie du Bois de Bordeaux pour notre étude.

grandeur à 50 km/h de façon à figurer une petite bourrasque. La puissance de ventilation que nous avons finalement obtenue (commercialisée pour l'évacuation des fumées et le dégazage industriel) correspond à un débit de 5200 m³/h à travers un conduit de 40 cm de diamètre, soit une vitesse moyenne de 41 km/h en sortie immédiate. Enfin, le nombre de plants nécessaire à l'étude en visant l'objectif d'un prélèvement de 30 individus par saison de croissance sur deux ans, a définitivement dimensionné le montage : les semis devaient prendre place à 1m du ventilateur, le long d'un tracé circulaire de 10m de diamètre. L'exposition artificielle moyenne est alors de 30 secondes par heure à un vent ne dépassant pas 25km/h. Le dispositif étant prévu pour une utilisation minimum de 2 ans, des rails verticaux ont dû être placés à l'extrémité du bras afin d'ajuster progressivement la hauteur du ventilateur à celle des plants. Une autre fonction de ces rails est de stabiliser le montage en limitant vers le bas son éventuel tangage (Fig.2.4).

Présentation des parcelles

Nous avons obtenu environ 1500m² d'un terrain homogène et travaillé au sein de la pépinière du site INRA de Pierroton en Gironde, site relativement bien abrité du vent par des haies et les peuplements voisins. Cette étendue a permis d'aménager non seulement une parcelle "témoin" représentative des conditions climatiques locales ainsi que le dispositif de ventilation prévu, mais aussi d'adjoindre à ce dernier 2 rangées concentriques supplémentaires (de 12 et 14 mètres de diamètre) et surtout de mettre en place un second dispositif de ventilation similaire.

Deux régimes aérodynamiques distinctifs ont donc été établis, correspondant tous deux à la même exposition moyenne de 30 secondes par heure à des pointes de 25km/h pour la première rangée, 20km/h pour la seconde et 14km/h pour la troisième (le jet fluide obtenu en sortie du ventilateur est assez directionnel, Fig.2.5). Le premier par bouffées de 10s/20min correspond à une fréquence de révolution du bras porteur de 833hz (3tr/h). Le second par impulsion de 1s/2min se caractérise par une fréquence de révolution 10 fois supérieure (8.33Khz soit 30tr/h).

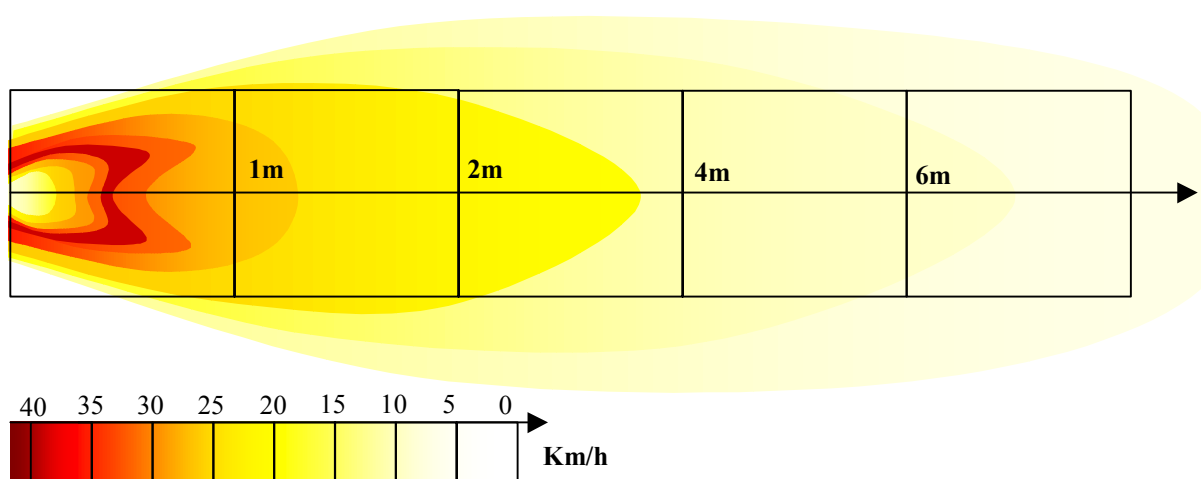


Fig.2.5 : Représentation schématique des vitesses moyennes (sur une minute) mesurées sous abri en sortie du ventilateur. Le jet fluide est très directionnel et une zone d'accalmie existe en son centre.

Afin de ne pas interagir, les 3 parcelles sont espacées bord à bord d'une distance minimum de 10 mètres, encore assez faible pour pouvoir considérer que l'ensemble du site expérimental est sous conditions édaphiques et climatiques comparables. Nous nous sommes néanmoins assurés de cette homogénéité globale par deux caractérisations du site. L'une ponctuelle et globale, a consisté à une analyse sommaire de la composition du sol. Nous avons prélevé 60 carottes de sondage superficiel réparties au hasard en quantités égales sur les parcelles ventilées et témoin, afin d'obtenir pour chacune d'elle un mélange représentatif, tamisé puis séché. Deux échantillons de ces mélanges ont été analysés par le Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras (Fig.2.6a). Il en ressort de petites différences, notamment en PH et en azote respectivement favorables aux pins ventilés et témoins, mais dans des proportions négligeables pour le pin maritime d'après les pédologues et pépiniéristes du site INRA local. La deuxième caractérisation des conditions environnementales a débuté tardivement, en avril 2000, par la mise en place de plusieurs sondes et capteurs (Fig.2.6b) dans le but de certifier l'homogénéité des conditions climatiques au sein du site expérimental et d'obtenir des données plus spécifiques d'éclairage et d'humidité du sol.

Figs.2.6 : Caractérisation des conditions environnementales localisées sur le site expérimental de ventilation

PH eau		Témoins	Ventilés
N	g/Kg	0,93	0,66
P 205		0,133	0,128
Ca	C mol+/Kg	1,05	1,26
Mg		0,1	0,07
K		0,03	0,02

Fig.2.6a : Tableau récapitulatif des analyses de sol effectuées au Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras. Les échantillons ont été prélevés en mai 98.

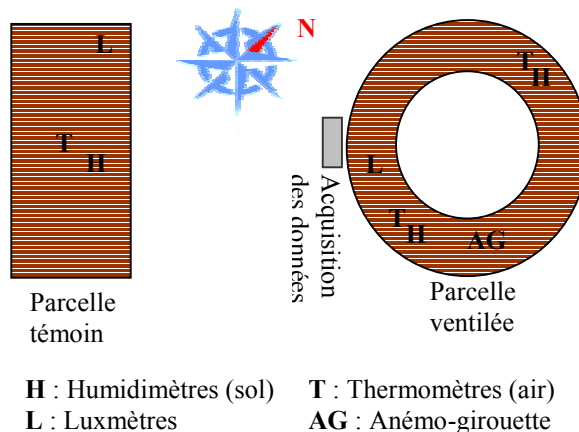


Fig.2.6b : Emplacement des différents appareils de mesure (produits MINICUBE) permettant l'acquisition des données microclimatiques sur le site expérimental à partir d'avril 2000.

Les arroseurs disposés en série le long des semis dépendent pour les 3 parcelles d'un unique circuit hydraulique, déclenché automatiquement de 6h30 à 8h sur une période laissée à l'appréciation du pépiniériste, s'étalant à peu près de juin à septembre. Une clôture isole la pépinière des chevreuils mais l'incursion vorace des rongeurs justifie amplement la mise en place d'un grillage supplémentaire en périphérie des semis enterré jusqu'à mi-hauteur.

Enfin, devant l'impossibilité d'extraire les plants au hasard sans endommager exagérément le reste de la culture (à moins de surdimensionner considérablement le dispositif), nous avons prévu d'effectuer des prélèvements par blocs. Par souci d'homogénéisation, ces blocs ont quand même été divisés et répartis en 4 portions distinctes disposées en quadrature dans les rangées. Leurs densités respectives ont été déterminées au plus juste, selon l'ordre chronologique des prélèvements, afin d'optimiser l'espace disponible. Le même protocole a été suivi pour la parcelle témoin, au détail près que celle-ci est de forme rectangulaire (Fig.2.7).

2.1.3 Matériel végétal

Protocole de semis

Les graines, autochtones, ont préalablement subi un passage de 48 heures à l'eau froide et 3 semaines de réfrigération à 5°C, de façon à garantir un taux de germination recevable. Après égalisation et mise à niveau du sol, elle ont été semées directement en place à la fin du mois de juin 1998, par poquets de 3 à 5 de façon à garantir l'établissement d'une plantule au moins par emplacement (776 au total soit plus de 3000 graines). L'arrosage a été aussitôt mis en œuvre. Puis en raison de l'importance souvent rapportée dans la littérature des prétraitements sur le comportement ultérieur des semis (Rowe, 1964 ou Amzallag, 1997 par exemple), nous avons fait le choix délibéré d'enclencher la ventilation dès les premiers signes de levée, le 10 juillet 98. Nous n'avons eu recours à aucune fertilisation étant donnée la rusticité naturelle du pin maritime, mais la vulnérabilité des semis à la fonte (une pourriture s'attaquant aux radicules) impose celui d'un fongicide pendant quelques semaines. Enfin, le démariage c'est à dire l'élection d'une plantule à chaque emplacement par élimination manuelle des plus malingres ou des plus difformes, a eu lieu fin août. Un désherbage régulier, mécanique et chimique, élimine l'effet à la fois compétitif et protecteur de la végétation adventive.

D'autre part un second semis temporaire destiné à l'arrachage après seulement 2 mois de croissance, a été effectué à l'avant de la première rangée, l'année suivante (en juin 1999) selon une densité de 200 emplacements (15 cm d'espacement, Fig.2.7).

Bien entendu les mêmes protocoles ont été suivis au sein de la parcelle témoin, composée dès juin 1998 de 130 emplacements disposés en 4 rangées parallèles (et espacées d'un mètre) puis à partir de juin 1999, d'une 5^{ème} série temporaire de 60 individus (Fig.2.7).

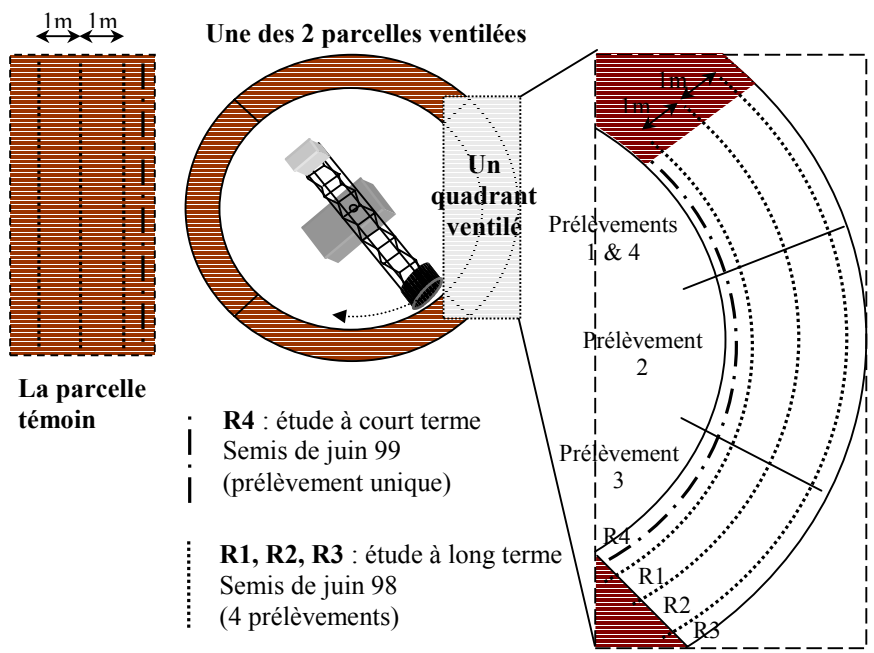


Fig.2.7 : Emplacements des semis dans le dispositif expérimental.

Ventilés : Chaque quadrant est subdivisé en 3 blocs correspondant respectivement à des écarts de 20cm, 25cm et 30 cm. Le premier prélèvement (20cm) s'intercale entre les semis du quatrième (40cm). La rangée provisoire R4 est uniforme avec un écart de 15cm.

Témoins : Les semis sont organisés en rangées et les blocs de prélèvement correspondent à ces rangées.

Basculement artificiel des plants

En dehors d'une ventilation lancinante, nous envisagions également la possibilité d'une exposition brutale en simulant l'un de ses effets les plus préjudiciables, à savoir un basculement du plant (Auberlinder, 1984; Riou-Niver, 1994 par exemple). Parfois c'est le repiquage lui-même qui est pratiqué de biais (Fig.2.8). Les études qui traitent de tels accidents sur la croissance des végétaux maintiennent parfois les tiges dans une position fléchie par haubanage (Osler *et al*, 1996) ou par fixation à un tuteur incliné (Castéra & Fournier, 1990). Ces traitements qui correspondent à des flexions arbitraires et non à un basculement, limitent de surcroît les mouvements possibles de l'arbre. D'autres travaux utilisent donc des masses additives accrochées en bout de branche ou à la tige (Downes *et al*, 1994 par exemple). Mais un réel basculement implique un mouvement de l'ancrage, opération difficile à normaliser à moins d'une croissance en pot. Les plants forestiers issus de telles cultures sont d'ailleurs les premières victimes des coups de vent (Burdett, 1979). Ainsi des semis âgés de 2 ans préalablement élevés en containers allaient prendre place, en mai 1999, aux endroits laissés vacants du dispositif de ventilation "haute fréquence" (1tr/2min) et dans des positions obliques (Fig.2.9). Dix-huit furent inclinés à 45° dont 9 dans le vent et 9 à contre vent, tandis que 10 autres étaient laissés d'aplomb. Puis 16 encore ont été disposés de manière comparable, à l'abri du vent artificiel dans la parcelle témoin. Pour normaliser au mieux les conditions ultérieures de croissance, il n'a pas s'agit d'un réel repiquage mais d'un simple mouvement de rotation des containers stabilisé par enterrement. Si l'arrosage par micro-arroseurs a été aussitôt lancé, en revanche une période préliminaire de 2 jours destinée à vérifier la stabilité des plants et à corriger les éventuels affaissements (par fluage des tiges et surtout en raison du tassement des mottes dans les pots), a précédé le déclenchement de la ventilation.

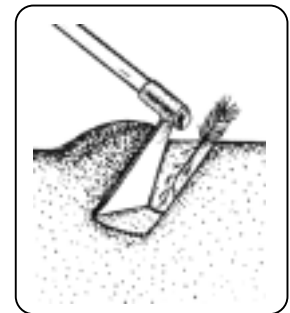


Fig.2.8 : Repiquage artisanal d'un jeune semis de pin maritime.



Fig.2.9 : Photographie du dispositif de ventilation "haute fréquence" (30tr/h) à partir de mai 99

Ci-contre, le détail d'un individu incliné à 45° et des points qui serviront à juxtaposer les représentations numériques de la tige obtenues ultérieurement.

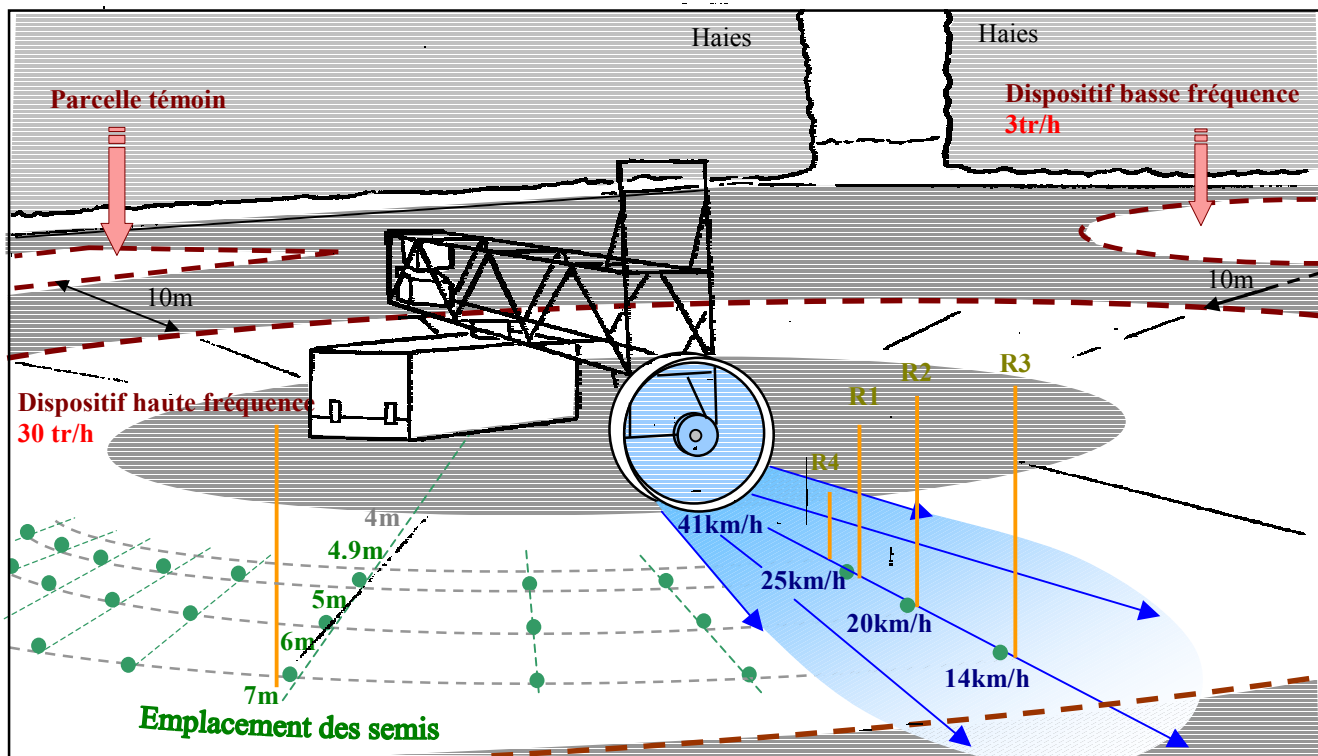


Figs. 2.10

Fig.2.10a : Photographie du dispositif de ventilation rapide (dit "haute fréquence") en juillet 98 (le semis est récent et les plants artificiellement inclinés ne seront mis en place que l'année



Fig.2.10b : Descriptif de la photographie précédente



2.1.4 Méthodes et outils du suivi de croissance

L'observation de dimensions géométriques par des procédés mécaniques, optiques ou photographiques est une technique d'évaluation de la croissance aérienne pratique et non destructive. L'observation intégrale des racines nécessite en revanche des prélèvements définitifs, les techniques radars étant encore coûteuses, très astreignantes et balbutiantes pour cet usage (Lohou, 2000). Ces prélèvements peuvent être employés pour une étude de l'accroissement de matière sèche ou pour une description architecturale complète (système souterrain compris).

Néanmoins au stade vraiment préliminaire où nous en étions, l'objectif était plus de savoir s'il pouvait exister une réaction significative des semis face aux régimes de ventilation imposés que de décrire la cinétique suivie par la croissance dans ces conditions (nous n'en avons de toute façon pas les moyens). Les mesures ont donc été prises à des dates totalement arbitraires et assez éloignées, principalement pour comparaison en des instants donnés, des individus ventilés par rapport aux témoins.

NB : Une numérotation permettant d'identifier chaque semis selon sa localisation, permet de reconstruire les historiques individuels de croissance. Ce détail a son importance dans une étude menée à long terme et sur un grand nombre de plants peu à peu extraits, pour reconnaître et corriger plus facilement les erreurs de mesure ou de saisie, ou encore si l'on souhaite éliminer à posteriori certaines catégories individuelles (les plants ayant subi des épreuves comme l'ensablement ou la rouille par exemple).

Caractérisation des morphologies aériennes

La partie aérienne de l'ensemble des semis a été décrite par diverses quantifications visuelles de dimensions géométriques et de dénombrements :

- Les premiers mois de croissance, nous avons classé les plantules en leur donnant un indice de forme - au sens large - choisi parmi 5 et quand l'ensablement le permettait (mort, maladif, droit, courbé ou sigmoïde). Nous avons également estimé leur longueur de la base à la rosette à l'aide d'un réglet que l'on a souvent dû enfoncer dans un petit amas de sable accumulé au pied des plantules. Leur très petite taille compliquant l'estimation directe de leur inclinaison, cette dernière fut abordée en deux étapes (Fig.2.11) : 1 Après examen visuel, un bâtonnet était piqué dans le sol parallèlement à chaque tige. 2 La direction et l'intensité de l'inclinaison pouvaient ensuite être quantifiées plus aisément par l'azimut et l'angle à la verticale de ces bâtonnets (grandeurs mesurées respectivement à l'aide d'une boussole et d'un rapporteur à niveau).

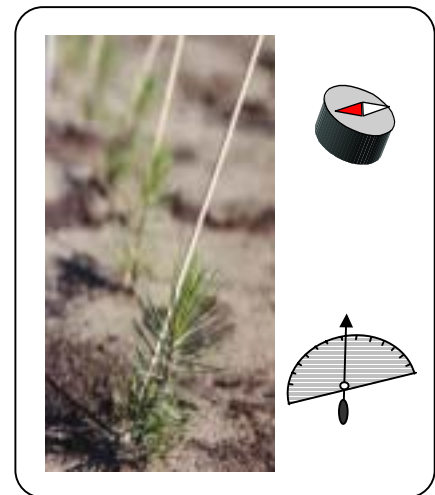
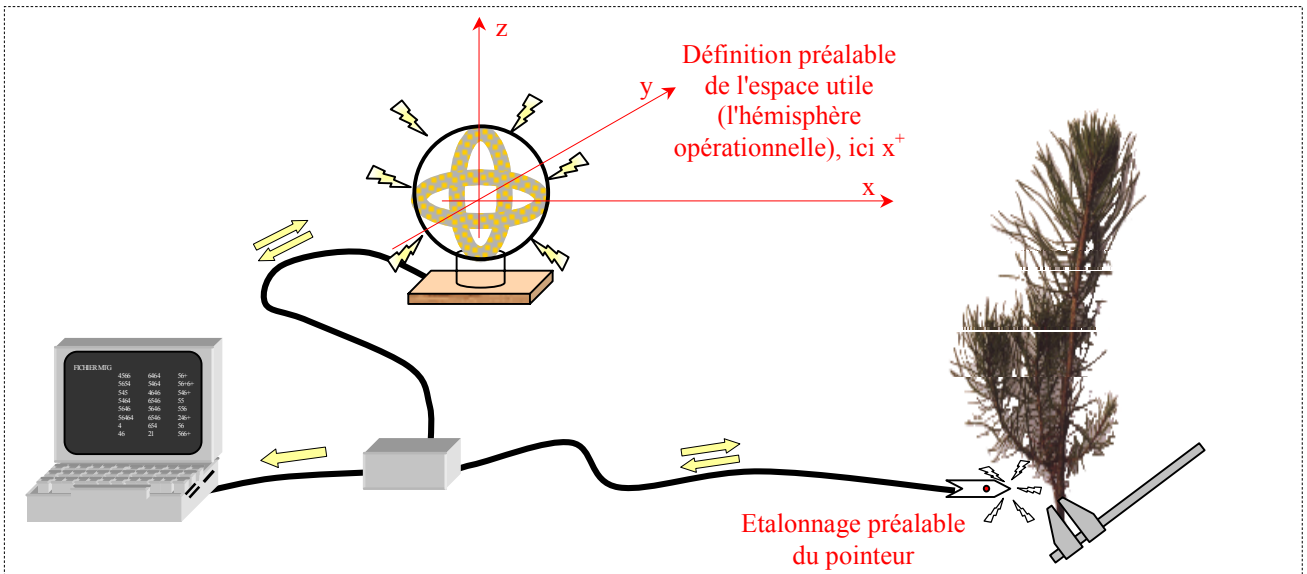


Fig.2.11 : Mesure de l'inclinaison des plantules à l'aide de bâtonnets, d'une boussole et d'un rapporteur à niveau.

- Les 2 années suivantes de croissance, la qualification morphologique des tiges par une méthode optique non destructive était devenu impossible, principalement en raison du développement dense et gênant des aiguilles (ainsi Loup *et al.*, 1991, ont arraché les aiguilles des tiges inclinées dont ils ont suivi ultérieurement le redressement !). Les morphologies rencontrées devenaient également plus complexes et subtiles, donc difficiles à qualifier simplement, surtout de

visu. Nous nous sommes donc contentés d'une simple mesure de hauteur. Nous l'avons néanmoins renforcée par une description morphologique à partir d'un prélèvement de 16 pins ventilés et 15 témoins, en décembre 99, au moyen d'un digitaliseur magnétique. Cet outil permet une reproduction numérique des l'architectures, sur laquelle il devient possible d'effectuer des calculs géométriques et/ou topologiques grâce au logiciel Amap-mod (Fig.2.12). On a ainsi qualifiée la distribution des branches autour de la tige ainsi que leur orientation en calculant notamment l'écart entre les directions globales et d'encastrement.

Fig.2.12 : METHODE DE DESCRIPTION ET DE REPRESENTATION DES ARCHITECTURES VEGETALES (commentaires page suivante)



ACQUISITION

Position des points superficiels
Orientation du pointeur
Diamètres
Topologie

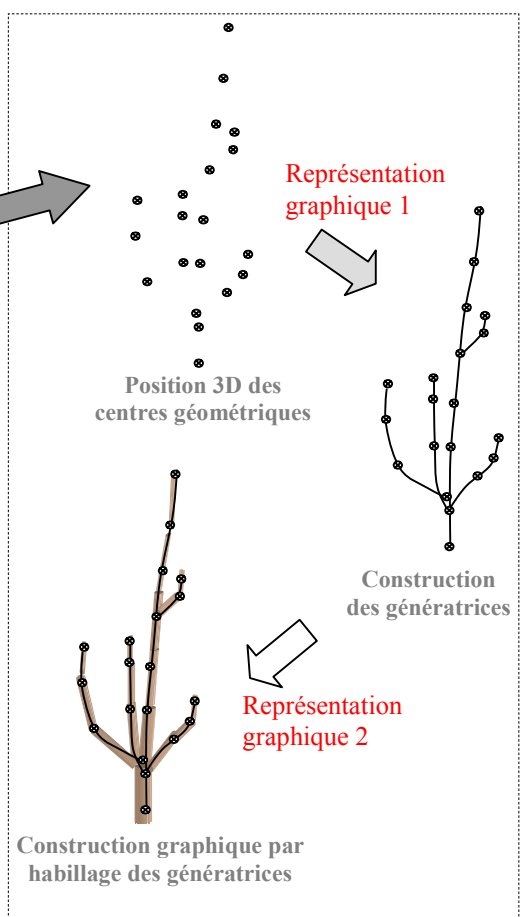
Coordonnées spatiales
organisées selon le
formalste MTG

	XX	YY	ZZ	TopDia	Dist	diam2
/A1	0	0	0	1,61	0	1,58
^/S1	0	0	0	1,61	0	1,58
^<S2	-0,30	0,02	-1,98	1,62	2,1	
MTG:	-0,49	0,42	-3,16	1,7	1,4	
^/S1	-1,53	0,19	-3,49	0,4	1,2	
^<S2	-2,42	0,72	-3,21	0,38	1,1	
^<S3	-2,71	0,57	-3,20	0,35	0,4	
^<S4	-4,88	0,50	-3,34	0,35	2,1	
^<S5	-6,68	-0,17	-4,05	0,35	2,1	
^<S6	-7,61	-0,59	-4,28	0,35	1,1	
^<S7	-9,19	-0,96	-4,35	0,35	1,6	
^<S8	-11,43	-1,87	-4,57	0,35	2,4	
^<S9	-14,04	-2,77	-4,80	0,35	2,8	
^<S10	-14,89	-2,91	-4,78	0,33	0,9	
^<S11	-16,99	-3,98	-5,01	0,33	2,4	
^<S11	-17,74	-4,53	-5,27	0,3	1	

topologie

géométrie

VISUALISATION



ANALYSE MATHÉMATIQUE
(qualification architecturale) par le code de calcul
AMAPmod

Une méthode de représentation tridimensionnelle des architectures végétales a été mise au point par l'équipe du CIRAD-Amis de Montpellier sur la base d'un formalisme topologique (le MTG, Multiscale Tree Graph) et d'une technique de digitalisation adaptée aux besoins de la biologie végétale pour décrire initialement les morphologies foliaires (Godin *et al*, 1999).

Cette technique de digitalisation utilise un système de mesure "3 space fastrack" (POLHEMUS Inc, USA) qui permet de localiser un émetteur-récepteur de petite taille au sein d'un champ magnétique tridimensionnel. Un boîtier électronique permet d'enregistrer cette localisation. L'émetteur-récepteur étant orienté, il ne s'agit pas de la simple position d'un point dans l'espace mais de la disposition d'un vecteur unitaire (3 coordonnées cartésiennes et 3 angles). En adjoignant un bouton poussoir à ce capteur, on obtient une télécommande que l'on peut déplacer le long de la forme à décrire, de façon à enregistrer par impulsions successives une série de vecteurs surfaciques. Un étalonnage préliminaire permet de tenir compte de l'écart existant entre le capteur et le pointeur que l'on déplace réellement en surface de l'élément à décrire. Le repère spatial est celui du champ magnétique, lequel est développé par 3 bobines électriques qui constituent le corps d'un émetteur basse fréquence enfermé dans une sphère en plexiglas. Sa portée est d'une douzaine de mètres que l'on limite préalablement à un demi espace orienté vers l'objet à décrire.

Si l'on déplace convenablement le pointeur le long d'un axe végétal (placé dans le champ magnétique de référence) on peut représenter un profil facial particulier. Si l'on renseigne également chaque disposition enregistrée par un diamètre, mesuré conjointement au pied à coulisse, on peut alors calculer les positions successives du centre géométrique de l'axe à partir des coordonnées vectorielles enregistrées. Par symétrie de révolution cette série constitue une génératrice graphique, mais son calcul permet surtout de prendre en considération la possibilité de rotations du pointeur autour de l'axe lors de sa digitalisation, volontaires ou non. Enfin, si pour finir on organise les mesures de façon à tenir compte des relations topologiques existant entre les portions d'axe décrites, on obtient alors une description non plus strictement géométrique mais architecturale (c'est l'avantage de l'intégration du formalisme MTG dans cette description).

Concrètement il faut être au moins deux pour décrire une architecture selon cette méthode : un manipulateur qui enregistre automatiquement les coordonnées en cliquant sur la télécommande, qui relève également les diamètres et les relations topologiques (prolongement, ramification ou fin d'axe) puis les annonce à un opérateur, lequel enregistre manuellement ces informations complémentaires dans le logiciel d'acquisition (POLHEMUS en fournit un, mais d'autres ont été développés depuis par différents utilisateurs, comme DIPLAMI que nous avons utilisé) et vérifie l'ensemble grâce à un affichage progressif du fichier MTG sur l'écran d'un portable. L'objet numérique obtenu peut aussi être traité par des logiciels de représentation graphique tridimensionnelle, mais surtout in fine par AMAPmod, logiciel spécifique d'analyse des architectures végétales développé conjointement à cette méthode.

- Si l'on renouvelle dans le temps la description architecturale précédente pour un même plant, l'étude devient dynamique. C'est précisément ce que nous avons fait pour retracer le redressement sur 5 mois des plants importés en mai 99 dans le dispositif de ventilation rapide. La superposition

des **profils** obtenus approximativement chaque 6 semaines à compter de la date de basculement, a été rendue possible grâce à la présence dans chaque représentation, d'un point fixe F de référence. Ce point était physiquement figuré par un poinçon à l'extrémité d'un piquet profondément enfoncé au pied de chaque pot, et comportant également un numéro d'identification (Fig.2.9). Des calculs de rotation autour d'un axe vertical passant par ce point ont parfois été nécessaires pour corriger les coordonnées spatiales obtenues à différentes périodes et faire ainsi coïncider l'extrémité inférieure B des profils (autre point supposé fixe, Fig.2.13). Notons que la métrologie employée ici ne reconstitue pas une génératrice de la tige (nous ne relevons pas les diamètres) mais réellement un profil : l'extrados pour les tiges obliques, le côté exposé au vent pour les tiges droites. Notons que certains plants témoins périphériques n'ont pas pu être convenablement décrits en raison des perturbations magnétiques liées à la présence métallique du grillage.

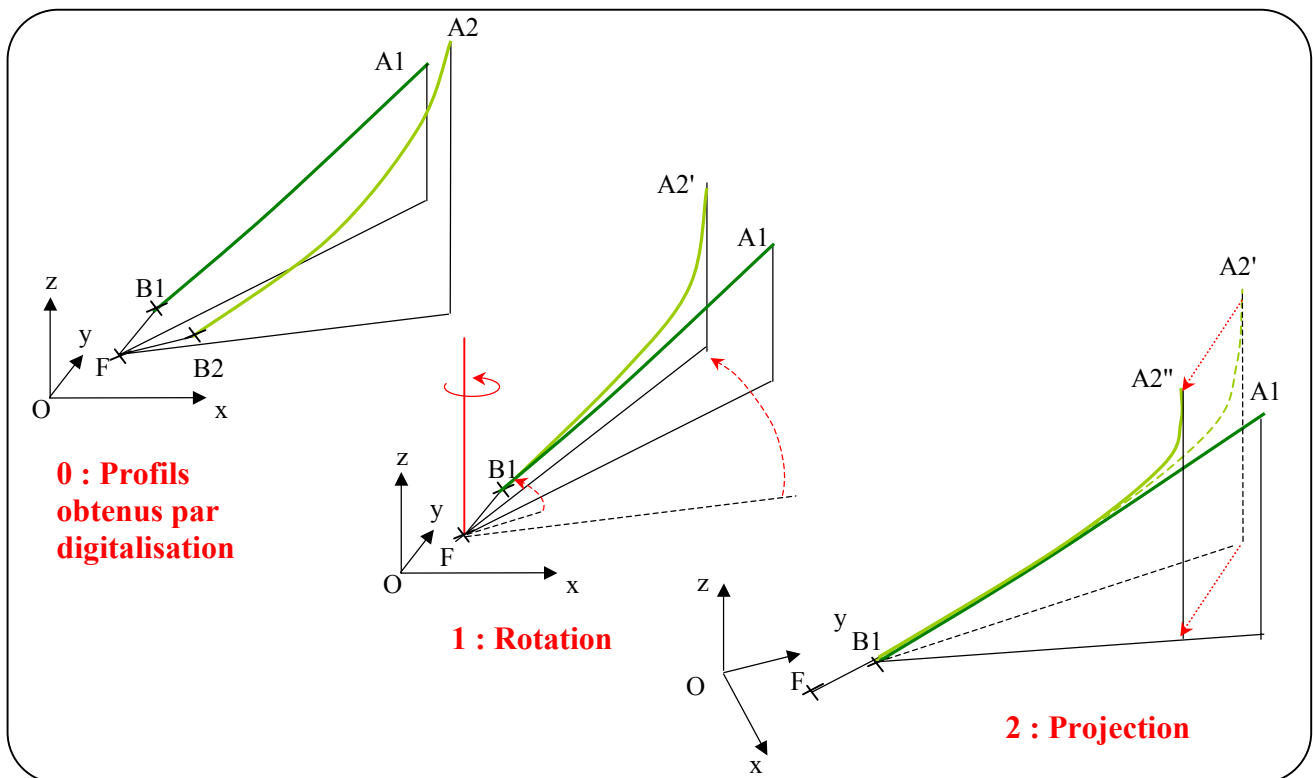


Fig.2.13 : Opérations effectuées sur les coordonnées cartésiennes des profils d'un même plant obtenues à des dates différentes:

- 1 : Rotation autour du point fixe F dans le plan horizontal afin de ramener les bases de tige en un point unique.
- 2 : Projection orthogonale des coordonnées obtenues dans un même plan vertical.

NB : Pour ne pas surcharger la figure précédente, la projection orthogonale illustrée ne correspond pas à la stricte réalité des opérations mathématiques effectuées. Une vue préliminaire des profils successifs projetés dans un plan horizontal (soit une vue aérienne) permettait en effet de visualiser la déviation latérale progressive de la tige au cours de son redressement (parfois sensible, en particulier pour les plants inclinés à contre vent). On a défini ainsi la position du plan de projection vertical comme celui passant par le barycentre des extrémités successives de la tige au cours de son redressement.

Reproduction numérique des architectures racinaires

- La première année

L'analyse morphologique des racines par l'utilisation du logiciel d'analyse d'image Winrhizo (Régent Instruments INC., Québec) s'est avérée hasardeuse avant 1 an de croissance en raison du passage à la 2D qu'il implique, du séchage rapide des racines et de la présence imposante des extrémités assimilatrices, blanches et turgescents. L'occurrence fréquente de mycorhizes compliquait également l'opération. Etant donnée leur très petite taille (à peine quelques millimètres de diamètre) la seule disposition spatiale acceptable des racines a été obtenue en les immergeant dans un bocal d'eau. Mais l'analyse numérique des photographies que nous aurions pu en tirer, aurait été tout aussi aventureuse et nécessiterait à elle seule toute une investigation (stéréoscopie). Les mesures ont donc seulement commencé l'année suivante.

- Dès la deuxième année

L'emploi du digitaliseur magnétique pour cette description a été possible à partir de l'été 99, les racines ayant alors atteint une taille suffisante et les plus grosses présentant un aspect moins enchevêtré. Le déterrement a été manuel et réalisé par blocs afin de limiter les dégâts infligés au reste de la plantation. L'assistance d'une buse profilée alimentée par un compresseur d'air de chantier (matériel de type Airspade décrit dans Rizzo & Gross, 2000) s'est avérée superflue après quelques tentatives, en raison de la structure sablonneuse du sol et de la relativement faible ramification des racines (par rapport à celles de graminées par exemple). Une marque blanche portée sur les tiges indique la provenance du vent artificiel chez les individus exposés, le nord chez les plants témoins. Un changement de l'apparence de l'écorce permet généralement d'identifier la zone de transition entre la partie aérienne et l'ancrage. Bien entendu il reste toujours fatalement quelques résidus végétaux dans le sol, étant donnée la profondeur d'enracinement du pivot et les longueurs de plusieurs mètres déjà atteintes par certaines racines latérales en un an. Mais l'objectif a toujours été d'en extraire le maximum, même par morceaux et tous les plants ont été soumis aux mêmes attentions. Un élagage virtuel était de toute façon réservé à leur reproduction numérique, selon des critères plus formels que l'aurait été un élagage réel, par ailleurs irréversible.

Les reproductions numériques en question ont été obtenues à nouveau par l'utilisation du digitaliseur magnétique (Fig.1.12), moyennant quelques aménagements permettant de traiter le cas d'une structure non autoportante comme les racines fines hors sol (voir également Danjon et al, 1998 pour des racines à 5 ans). Chaque pin préalablement nettoyé a en effet été solidement fixé à un piquet de façon à présenter fermement ses racines vers le haut à hauteur de travail. Puis faute de meilleure méthode, c'est au toucher, en les soupesant et en les manipulant une à une, que l'on a estimé la posture originelle des racines dans le sol. Le cas litigieux des éléments traçants tenant plus du câble que de la poutre, a été résolu en leur attribuant une disposition rectiligne dans le prolongement de leur insertion, conformément à nos observations de terrain. Il nous est en effet paru in situ que seul le compactage du sol semblait varier assez brutalement pour détourner les racines, et que les éléments traçants étaient naturellement assez indifférents à cette discontinuité plutôt verticale (liée à la profondeur des labours). De plus, c'est l'azimut de propagation des racines plus que leur forme et que leur obliquité qui est déterminant dans les analyses d'adaptation au vent, ce qui autorise une certaine approximation de la conformation verticale des racines. Enfin, détail d'importance et encore faute de mieux, la présence matricielle du sol a été restituée au moyen d'un entrelacs de cordes tendues en tous sens autour des racines, pour leur servir de support et de points d'attache.

Le premier prélèvement de décembre 99 (dont les parties aériennes ont été préalablement décrites par la même méthode) était constitué de 11 pins témoins et 16 ventilés (ventilation artificielle "basse fréquence"), tandis que le second, de décembre 2000 en comportait respectivement 16 et 17. Etant donnée les contraintes de temps (au sens large), certains pins ont du être momentanément stockés en chambre froide.

2.1.5 Quelques procédures complémentaires

Pesées de matière sèche

Etant données les conséquences inéluctables de la variabilité hydrique sur la biomasse, surtout des racines après déterrement, les pesées effectuées ont toujours porté sur la matière à l'état sec. Pour le premier prélèvement, constitué du semis temporaire effectué en juin 99 (178 individus ventilés et 57 témoins lors de son extraction en septembre 99) nous avons distingué les parties aériennes et souterraines. Le nettoyage à l'air comprimé s'est montré plus pratique et plus respectueux des racines qu'un lavage (l'eau plus visqueuse, endommage et agglutine souvent les racines fines). Pour le second prélèvement nous avons uniquement distingué les masses de la tige et des rameaux puisqu'il s'agissait en fait d'une éclaircie à un an du semis principal (15 témoins et 19 ventilés extraits en juillet 99).

Structure des tiges

L'échantillon d'un an précédent a également fourni des sections basales de tige sur lesquelles on a mesuré les 2 diamètres biologiques principaux ainsi que la largeur et la localisation du secteur de bois de compression (4 mesures).

Des observations similaires ont été faites à partir des tiges des plants artificiellement inclinés à 45° (en octobre 99), en distinguant la section basale avant et après basculement. Les mesures ont cependant bénéficié cette fois-ci d'une meilleure acuité en étant traitée par un outil numérique. Des photographies des rondelles comportant chacune un repère étalon, ont en effet été examinées au moyen d'un logiciel de traitement d'image (IMAQTM Vision Builder) permettant d'obtenir des longueur et surfaces en traçant respectivement sur les images des segments ou des contours fermés (d'où 8 rayons biologiques et 3 surfaces, Fig.2.14).

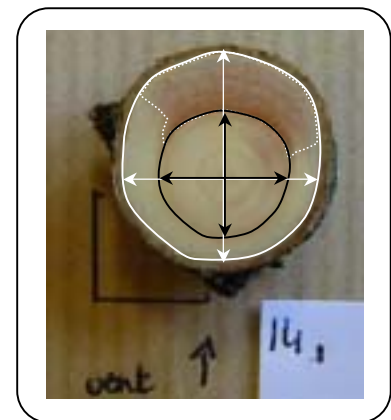


Fig.2.14 : Photographie d'une rondelle basale et illustration des mesures effectuées (de la section avant et après basculement). Le bois de compression se distingue par sa couleur caractéristique.

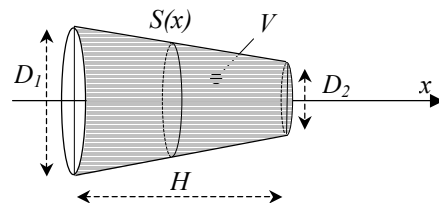
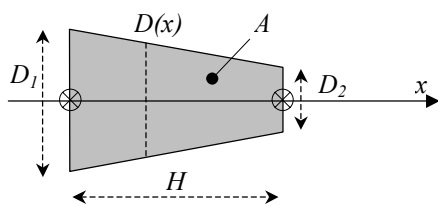
Analyse numérique des architectures racinaires

Un premier prélèvement constitué de 16 individus ventilés et de 15 témoins (en décembre 1999) puis un second en comprenant respectivement 17 et 16 (en décembre 2000) ont été effectués pour une représentation numérique du système racinaire par digitalisation. Les analyses architecturales ont alors été conduites à l'aide du logiciel AMAPmod qui respecte le formalisme MTG en intégrant tout à la fois la morphologie et la topologie de la structure ramifiée à décrire. Il devient ainsi possible de trier les segments de racines selon des critères géométriques (taille, position, forme) et/ou hiérarchiques (ordre de ramification) pour effectuer, sur la base des sous-systèmes

ainsi définis, les calculs mathématiques désirés, construits à partir des fonctions d'AMAPmod. Notons bien qu'il ne s'agit pas réellement de segments de racines, de racines, de sous-systèmes ni d'architecture racinaire mais de leurs représentations numériques, que l'on dénomme indifféremment "vertex" dans le langage d'AMAPmod. Ces calculs s'organisent selon les 7 grandes étapes suivantes :

0. Une rotation préalable autour de la droite $\{y = x, z = 0\}$ ramène le système dans sa position naturelle tournée vers le bas et dans le respect des directions (contrairement à une unique symétrie comme celle qui correspond à la simple inversion du signe des cotes).
1. Un premier train de calculs permet d'extraire des grandeurs globales, intégratives de plusieurs paramètres de l'architecture à l'état brut. Ces grandeurs sont utiles à caractériser chaque prélèvement dans son ensemble et à vérifier son homogénéité. Elles constituent également des références permettant d'exprimer les calculs suivants en variables réduites, moins dispersées et de distribution plus normale que les variables brutes. Ces grandeurs sont les suivantes pour les diamètres : le diamètre au collet, le diamètre moyen (ou représentatif du système) et le diamètre maximum des racines secondaires. Chaque diamètre moyen est calculé à partir du diamètre des éléments d'échelle inférieure (système \rightarrow racine \rightarrow axe \rightarrow segment) pondérés par les longueurs de ces éléments.

où i est un vertex constitutif de longueur totale L_i et de diamètre moyen D_i , calculé de la même manière, jusqu'à l'échelle minimale qui est celle du segment (deux points consécutifs dans le système digitalisé). La surface et le diamètre élémentaires d'un segment sont alors définis par les intégrales suivantes :



$$D = \frac{\int D(x) dx}{\int dx} = \frac{A}{H} = \frac{D_1 + D_2}{2}$$

et

$$S = \frac{\int S(x) dx}{\int dx} = \frac{V}{H} = \frac{\pi}{12} (D_1^2 + D_1 D_2 + D_2^2)$$

Nous avons également procédé au calcul de la section moyenne représentative du système, toujours selon le même principe de pondération par les longueurs, puis à celui du volume total, de la surface de contact avec le sol ainsi que les extensions maximales (profondeur, longueur et distance radiale depuis le collet). Un taux de ramification défini par le nombre de ramifications portées par une racine ramené sur la longueur concernée par ces ramifications (soit celle de la racine porteuse privée de ses deux extrémités nues) a également été calculé pour chaque racine, puis pour le système entier.

2. Ces grandeurs sont ensuite à la base de critères sélectifs comme l'élagage (filtrage des vertex) qui produit une série de systèmes rectifiés comme le sous-système "superficiel" comportant les 60 premiers pour-cent du volume racinaire total ou le sous système "support" constitué

uniquement des portions de racines d'un diamètre supérieur à 2mm ou encore le sous-système "tronqué" réunissant uniquement les portions de racine situées autour du pivot dans un périmètre de 10 fois le diamètre au collet, etc.

3. Puis une nouvelle série de calculs associée à tout vertex composant ces systèmes rectifiés, une direction moyenne par rapport au nord ou à la provenance du vent. A nouveau, les directions sont définies par des vecteurs pondérés par les longueurs et projetés sur un plan horizontal (Fig.2.15).
4. La première qualification véritablement architecturale débute alors. Elle concerne la distribution spatiale des racines secondaires autour du pivot, en considérant dans un premier temps les espaces qui les séparent 2 à 2. Les lois de la statistique circulaire (Mardia, 1972; Batschelets, 1981) appliquées à ces populations d'angles, fournissent une variance qui qualifie la régularité du rayonnement traçant (il s'agit simplement de la demi somme des écarts absolus des angles avec $360^\circ/n$ où n est le nombre de racines). La localisation et l'étendue du plus grand secteur vide sont d'autres indicateurs plus physiques (vis à vis de la stabilité mécanique par exemple) de cette régularité de rayonnement racinaire que nous avons aussi déterminés. En sommant les écarts pour chaque racine entre la direction d'insertion et la direction globale, nous avons aussi estimé la déviation générale des racines. Enfin l'étape suivante consiste à considérer la morphologie des racines en calculant des directions représentatives du système mais pondérées cette fois-ci par des grandeurs autres que la longueur comme le diamètre moyen, le volume ou la surface de contact avec le sol (Fig.2.15).

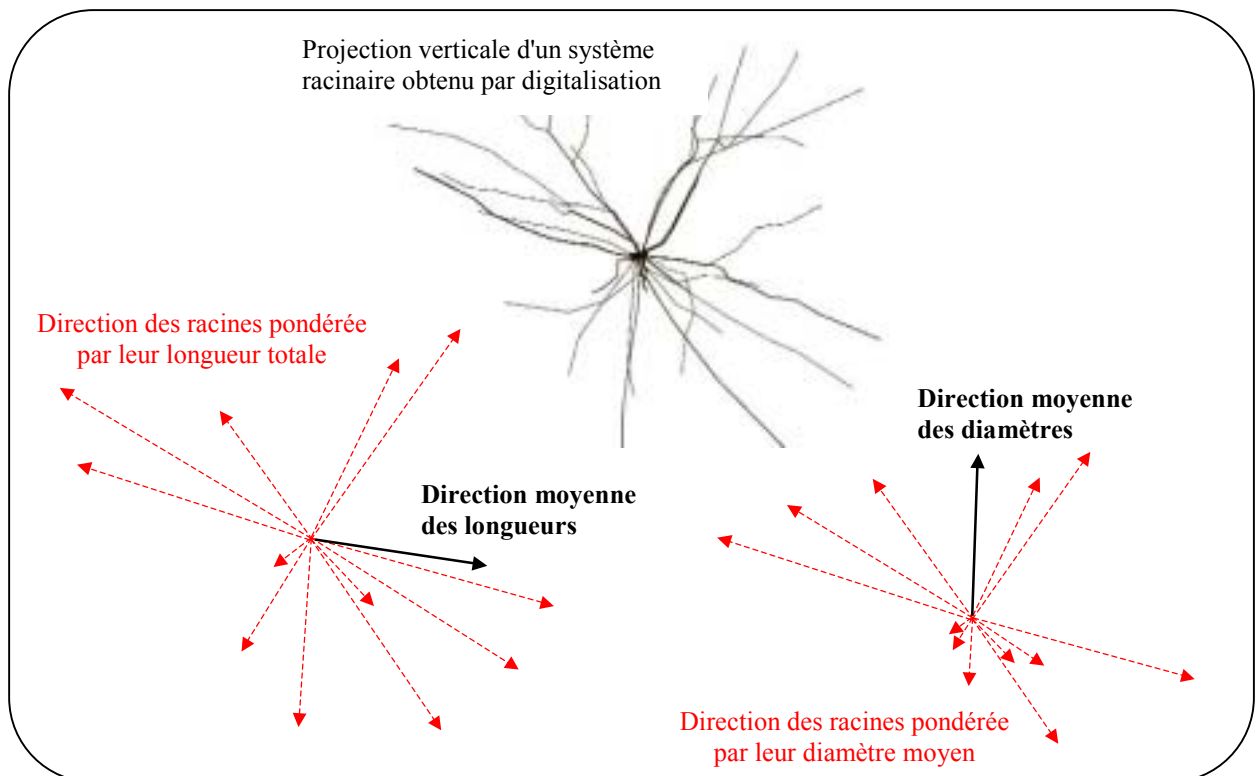


Fig.2.15 : Illustration géométrique de la détermination de la direction moyenne du rayonnement racinaire en longueur ou en diamètre.

5. La seconde qualification architecturale correspond à la démarche classiquement adoptée pour mettre en évidence les réactions du système racinaire au vent. Il s'agit de quantifier les caractères morphologiques précédents mais pour quatre portions distinctes de l'architecture définies par rapport à la direction du vent. Ces grandeurs sont à nouveau exprimées en variables réduites, le rapport se faisant sur les valeurs moyennes du système entier. Une comparaison des différences entre secteurs opposés 2 à 2, ceux correspondant à la direction du vent d'une part et leurs complémentaires d'autre part, détermine alors s'il y a adaptation significative ou non (Fig.2.16). Généralement dans la littérature, l'analyse s'arrête sur ce principe subjectif et équivoque (Stokes *et al*, 1995; Goodman & Ennos, 1999).

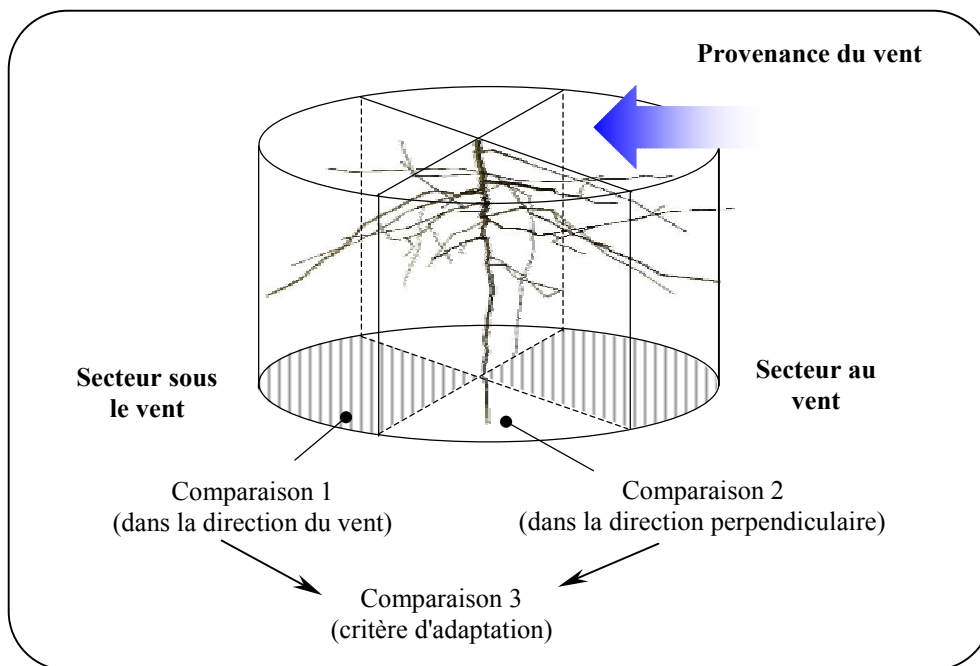


Fig.2.16 : Représentation des 4 portions classiquement comparées lors des études de réactions au vent de l'architecture racinaire.

6. Pour s'assurer que les disproportions éventuellement constatées entre ces 4 portions sont bien dues au vent, nous avons recherché des différences similaires chez les plants témoins. Nous avons d'abords arbitrairement considéré les 4 secteurs définis par rapport au nord, en raison de l'orientation des rangées proche de l'axe nord-sud. Puis un calcul itératif par pas de 5° a déterminé pour chaque plant, la direction des 4 secteurs présentant le plus intensément le contraste recherché afin de déterminer si une orientation privilégiée existe.
7. Enfin nous avons recherché un critère morphologique permettant non seulement de distinguer raisonnablement les individus ventilés des témoins, mais également de retrouver globalement la provenance du vent. Les calculs itératifs précédents ont donc été appliqués aux architectures des plants ventilés, de façon à déterminer la direction moyenne des disproportions remarquables pour comparaison avec celle du vent.

NB : Tous ces calculs ont été effectués sur variables réduites, pour les différents systèmes rectifiés ou élagués envisagés, et selon deux modes de comparaison des secteurs opposés : la différence des valeurs ou leur rapport.

2.1.6 Tableau récapitulatif

	Dispositif lent de ventilation périodique		Dispositif rapide de ventilation périodique		Parcelle témoin	
Juin 98	Semis	315	Semis	315	Semis	130
Septembre 98	Hauteur Inclinaison Forme Fonte	277	Fonte	88	Hauteur Inclinaison Forme Fonte	127
Février 99	Hauteur Inclinaison	275			Hauteur	127
Mai 99	Hauteur Inclinaison Fonte	256	Plants inclinés Dig° T	28PI	Hauteur Inclinaison Fonte	121
					Plants inclinés Dig° T	16PI
Juin 99	Semis provisoire	200SP			Semis provisoire	70SP
Juillet 99	Hauteur Rouille Masse Sa Sections	246 246 19 19	Dig° T	28PI	Hauteur Rouille Masse Sa	121 121 15
					Section Dig° T	16PI
Septembre 99	Inclinaison Masse Sa&Sr	178SP			Masse Sa&Sr	57SP
Octobre 99			Dig° T Section	28PI	Dig° T Section	16PI
Décembre 99	Hauteur Dig° Sa&Sr	230 16			Hauteur Dig° Sa&Sr	103 11
Février 99	Hauteur	212			Hauteur	92
Avril 00	Hauteur	196			Hauteur	82
Mai 00	Hauteur	195			Hauteur	82
Juin 00	Hauteur	195			Hauteur	82
Décembre 00	Dig° Sr	17			Dig° Sr	16

Fig.2.17 : Tableau récapitulatif des différentes opérations réalisées au sein du dispositif expérimental dans son ensemble (désignation et effectifs concernés)

Dig° indique les opérations de digitalisation,

T, Sa, Sr sont mis respectivement en indice des opérations relatives aux tiges, aux systèmes aériens dans leur ensemble, et aux architectures racinaires,

SP et PI précisent les effectifs quand il s'agit du semis provisoire et des plants inclinés de 99.

2.2 Résultats et commentaires

2.2.1 Affections pathologiques

La qualité germinative des graines est excellente puisque 100% des emplacements présentent au moins une plantule au moment de la levée à la mi juillet 98. Mais en dépit des soins qui leur sont apportés, les effectifs de semis accusent très rapidement des pertes que le démariage estompe seulement en partie. L'agent responsable, que les pépinières tentent de réduire au minimum par l'utilisation de terreaux spécifiques et de traitements antifongiques, est la fonte du semis. C'est une pourriture du sol qui s'attaque aux radicules et qui se traduit in fine par un dessèchement fatal des plantules. Le semis "fond". Les plantules mortes sont réparties sans logique

évidente, par trouées entières assez disparates mais d'étendues en revanche très distinctes d'une parcelle à l'autre. Les pertes sont en effet de 72% pour le dispositif de ventilation rapide, 12% pour le dispositif lent et 2% pour la parcelle témoin (Fig.2.18). Ces pertes précoces établissent pratiquement les effectifs définitifs puisque peu de plants succombent par la suite. On dénombre ainsi en mai 99 par rapport à l'effectif de février 98, seulement 5% de perte pour la parcelle témoin et 7% au sein du dispositif de ventilation lent (le second ayant été momentanément abandonné en raison justement de pertes trop importantes, cf. pour mémoire Fig.2.17).

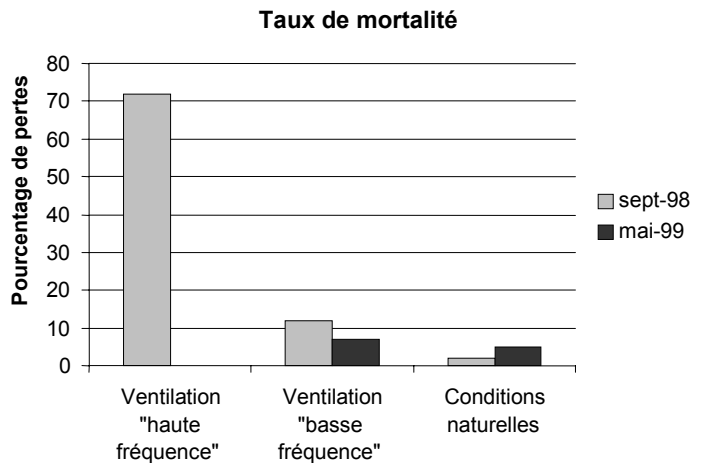


Fig.2.18 : Taux de mortalité des semis à deux mois de croissance (septembre 98) puis au premier printemps (mai 99)

Une autre affection pathologique a touché les semis à partir de leur première année de croissance et de façon assez manifeste pour être identifiée visuellement. Il s'agit de la rouille qui désigne une famille de champignons pathogènes s'attaquant à la partie aérienne des plants pendant leurs premières années de croissance (la prise de hauteur permet aux pins d'échapper aux infections, Desprez-Loustau, 19·). La "rouille courbeuse" en particulier (*Melampsora pinitorqua*) doit son nom à l'étendue orangée et à la courbure prononcée qui caractérise sa présence sur les pousses atteintes (APFA, 19·). Il s'agit de critères moins radicaux que ceux de la fonte, cette affection endémique du pin maritime n'étant pas fatale à l'arbre (seulement parfois à l'axe), mais à titre indicatif nous avons quand même comptabilisé les individus présentant ces symptômes en juillet 99. Les effectifs touchés représentent alors 14.9% des individus ventilés et 7.5% des témoins (Fig.2.19). La différence est encore suffisante pour pouvoir être prise en considération (et les populations examinées sont largement assez importantes).

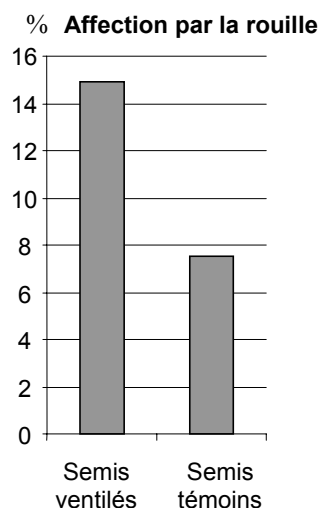


Fig.2.19 : Taux d'affection des semis par la rouille courbeuse à un an de croissance (juillet 99).

2.2.2 Croissance en hauteur

Une des principales grandeurs mesurées sur le terrain à plusieurs reprises et sur l'ensemble du peuplement, est la hauteur des plants. La juxtaposition dans un même graphique de ces mesures (Fig.2.20) permet à nouveau de distinguer clairement la parcelle ventilée (à vitesse de révolution lente) de la parcelle témoin puisque leurs hauteurs moyennes respectives $H_v(t_i)$ et $H_t(t_i)$ sont statistiquement distinctes dès le mois de septembre 98 ($P < 0.001$ en faveur des plants exposés au vent). Les mesures moyennes sont présentées sous forme d'histogrammes puisque l'objectif n'est pas de retracer une cinétique mais simplement de comparer les deux populations à différentes périodes t_i . Nous avons également choisi de quantifier les différences sous une forme réduite, relativement la hauteur des plants témoins $[H_v(t_i) - H_t(t_i)] / H_t(t_i)$. Cette différence relative passe en moyenne de 13% durant les premiers mois de croissance (fin 98) à plus de 43% l'année suivante, avant une légère inflexion vers 38% en 2000 (Fig.2.20).

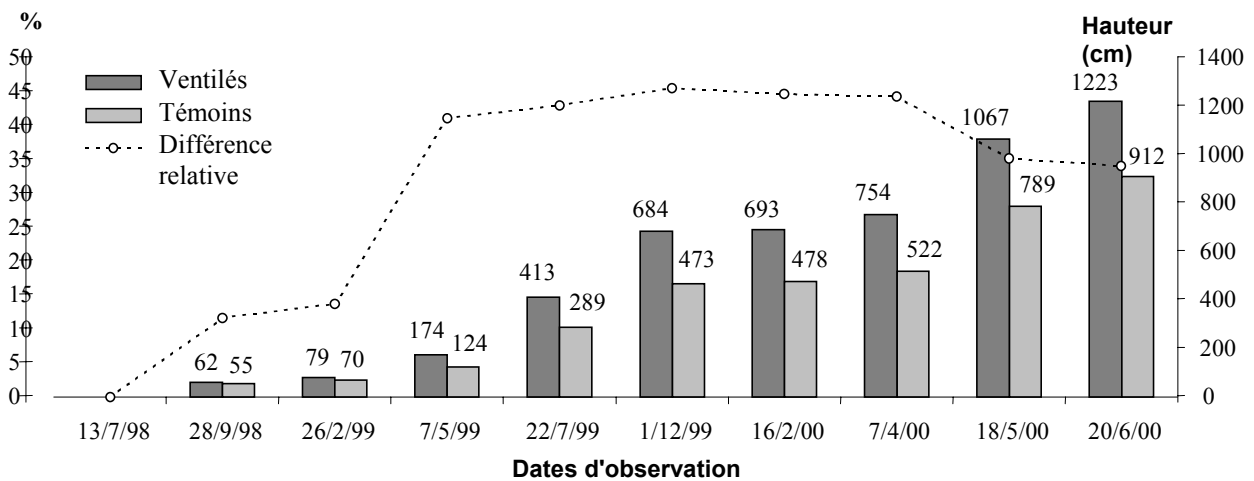
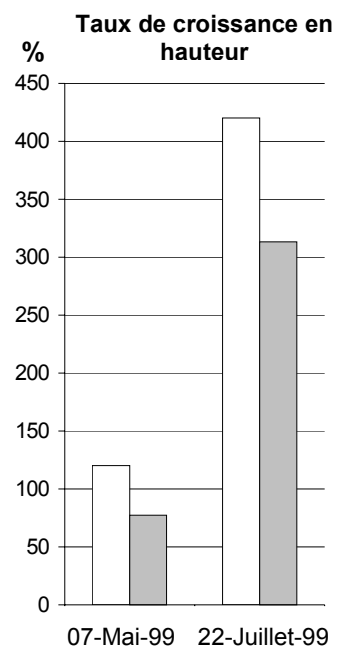


Fig.2.20 : Hauteur des semis en fonction de leur exposition aérodynamique et à différentes dates d'observation (ordonnées de droite). La différence de hauteur ramenée à celle des plants témoins est également indiquée (ordonnées de gauche). Notons que toutes les différences de hauteurs moyennes entre les parcelles ventilée et témoin obtenues dès septembre 98, sont significatives au seuil de 1/1000.

On note en outre que la première année de croissance se caractérise par un taux de croissance en hauteur à l'échelle des populations (différence de hauteur moyenne ramenée à la hauteur moyenne initiale) considérable : 420% et 313% respectivement pour les parcelles ventilée et témoin entre les mois de février et juillet 99 (Fig.2.21). La parcelle ventilée multiplie donc sa taille initiale par une unité de plus que la parcelle témoin à la même période. On ne retrouve pas de telles explosions de croissance relative par la suite.

Fig.2.21 : Taux de croissance des semis depuis février 98 (gain de hauteur / hauteur en février 98).

Legend:
 Ventilés
 Témoins



Il existe également des différences de hauteurs moyennes significatives au sein d'une même plantation (Fig.2.22). Ainsi dans la parcelle ventilée, dès juillet 99 les individus du quadrant sud (soit exposés à une ventilation artificielle provenant du nord) sont plus développés que les autres tandis que ceux de la première rangée sont plus petits (tests statistiques de Fisher avec dans les deux cas $P < 0.001$). L'écart par rapport à la moyenne générale sur toutes les dates d'observations est de $7.7\% \pm 5.3\%$ en faveur des plants du sud et $5.6\% \pm 2.3\%$ en défaveur de la première rangée. Parallèlement, en divisant la parcelle témoin par rangées et en trois portions dans le sens longitudinal, on n'observe aucune différence persistante. Ponctuellement une zone ou l'autre peut se distinguer, mais de façon à peine significative sur le plan statistique ($P \approx 0.05$). En juillet 99 par exemple, le dernier tiers nord-est de la parcelle est plus petit selon une différence de $2.5\% \pm 3.0\%$ avec $P < 0.05$ par rapport à l'ensemble de la plantation, mais cela n'est plus le cas en décembre 2000.

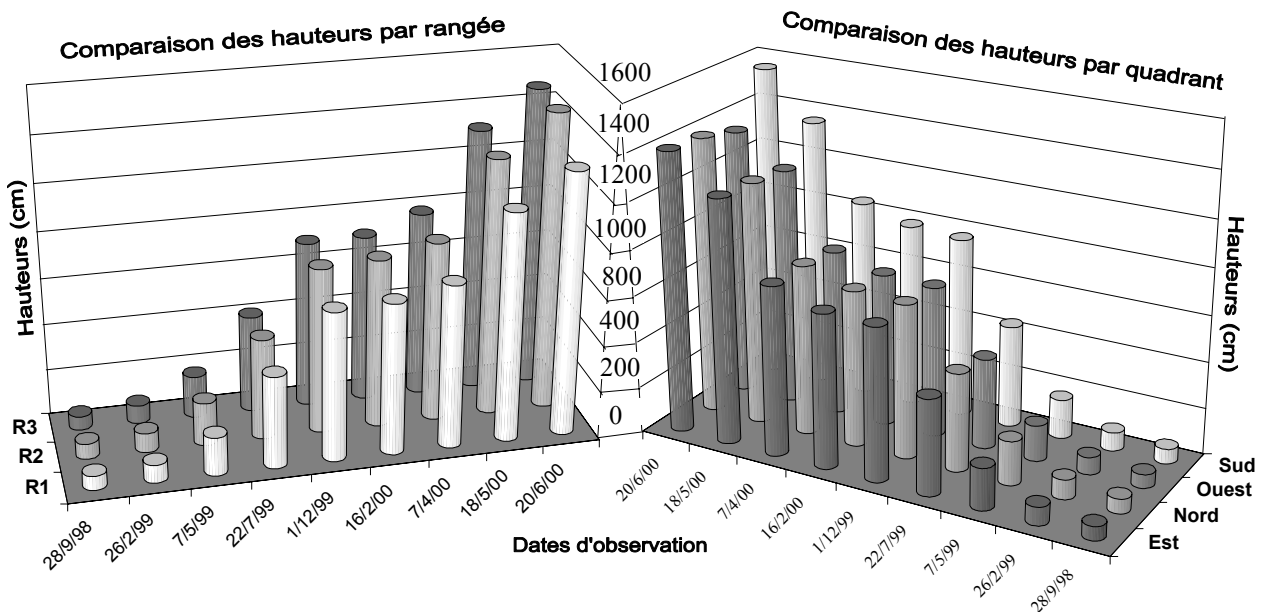


Fig.2.22 : Hauteurs des semis ventilés moyennées selon leur emplacement à différentes dates d'observations. Les individus du quadrant sud (vent provenant du nord) sont particulièrement vigoureux, ceux du premier rang R1 sont en revanche plus trapus. Dans les deux cas les différences sont significatives à 0.1%.

A l'échelle du dispositif expérimental complet, l'arrosage par micro arroseurs est homogène et régulier sur les trois parcelles, et il garantit que l'accès à l'eau n'est jamais un facteur limitant de la croissance. Nous avons néanmoins procédé à des mesures d'humidité superficielle du sol (à environ 30cm de profondeur) à compter d'avril 2000 (Fig.2.6b). Il ne s'agit pas d'une étude approfondie mais les taux d'humidité obtenus en un point de la parcelle témoin comme en deux issus des quadrants sud et nord de la parcelle ventilée à basse fréquence, sont assez synchronisés et de moyennes mensuelles comparables (Fig.2.23).

Humidité du sol (%)	Parcelle témoin	Quadrant sud ventilé	Quadrant nord ventilé
26/06/00 au 18/07/00	10.89 ± 4.99	12.49 ± 5.03	13.37 ± 4.40
18/07/00 au 28/09/00	7.57 ± 3.10	7.88 ± 3.92	8.54 ± 3.52
28/09/00 au 06/12/00	7.80 ± 4.15	5.30 ± 4.51	6.01 ± 5.12

Fig.2.23 : Mesures moyennes d'humidité du sol relevées en un point de la parcelle témoin et en deux autres points diamétralement opposés de la parcelle ventilée. Les données sont disponibles à partir d'avril 2000.

2.2.3 Croissance en biomasse

Un autre moyen de s'assurer que la différence de hauteur entre parcelles n'est pas due pour l'essentiel à une différence d'accès et donc de teneur en eau, consiste à étudier les biomasses sèches. Les pesées individuelles effectuées à partir du semis provisoire de juin 99, soit 178 plantules ventilées et 57 témoins à deux mois de croissance (septembre 99), permettent de quantifier l'allocation de matière sèche selon deux compartiments principaux : la partie aérienne et son complémentaire souterrain (Fig.2.24).

A l'état sec, les semis ventilés sont en moyenne 1.6 fois plus massifs que les témoins, soit une différence relative de 60%. La distribution des masses sèches entre les deux compartiments principaux aérien et souterrain est identique pour tous les plants ventilés, bien que les individus exposés au vent de nord se distinguent par une masse élevée (test comparatif de Fisher, $P < 0.001$). En revanche cette distribution diffère sensiblement ($P < 0.05$) de celle des plants témoins (respectivement 28.4% contre 26.1% de masse sèche consacrée aux racines).

Masses sèches absolues (mg)		Systèmes souterrains	Systèmes aériens	Total
Plants ventilés par provenance du vent	N	576.5 ± 237.8	1763.0 ± 792.8	2339.4 ± 982.8
	E	461.2 ± 187.9	1234.2 ± 608.8	1695.5 ± 771.5
	S	415.0 ± 182.0	1003.1 ± 449.5	1418.1 ± 597.3
	O	488.4 ± 268.2	1226.9 ± 622.7	1715.3 ± 866.8
		P<0.001	P<0.001	P<0.001

Masses sèches absolues (mg)	Systèmes souterrains	Systèmes aériens	Total
Plants ventilés	484.5 ± 227.4	1303.4 ± 683.3	1787.9 ± 875.8
Plants témoins	279.7 ± 101.3	798.1 ± 263.3	1077.8 ± 335.9
	P<0.05	P<0.001	P<0.001

Masses sèches relatives (%)	Systèmes souterrains	Systèmes aériens
Plants ventilés	28.4 ± 7.9	71.6 ± 7.9
Plants témoins	26.1 ± 5.4	73.9 ± 5.4
	P<0.05	P<0.05

Fig.2.24 : Tableaux récapitulatifs des masses sèches à 2 mois de croissance, exprimées en milligrammes ou en pourcentage de la masse totale. Les dissemblances sont estimées à partir d'une analyse des variances au seuil de 5%.

Un second prélèvement réalisé sous forme d'éclaircie après un an de croissance, en juillet 99 (16 témoins et 20 ventilés), a permis d'examiner plus précisément la masse sèche aérienne à cette période, en considérant la tige d'une part, les aiguilles et les rameaux d'autre part (Fig.2.25). Il en ressort que les seules différences significatives sont entre les masses de tige et les proportions massiques entre compartiments ($P < 0.05$). La différence relative de biomasse pour les

tiges est alors de 43% ($1.94g \times 1.43 = 2.77g$). Les effectifs ne sont pas suffisants pour une étude comparative par secteur d'exposition au vent.

Masses sèches absolues (g)	Tiges	Aiguilles et rameaux	Partie aérienne totale
Plants ventilés	2.77 ± 1.16	14.15 ± 5.94	16.92 ± 6.81
Plants témoins	1.94 ± 0.80	13.74 ± 5.10	15.67 ± 5.82

P<0.05

Masses sèches relatives (%)	Tiges	Aiguilles et rameaux
Plants ventilés	17.0 ± 5.6	83.0 ± 5.6
Plants témoins	12.3 ± 2.0	87.8 ± 2.0

P<0.005

Fig.2.25 : Tableaux récapitulatifs des masses sèches de la partie aérienne à 1 an de croissance, exprimées en grammes ou en pourcentage de la masse totale.

(Les dissemblances sont estimées à partir d'une analyse des variances).

2.2.4 Disposition des structures aériennes dans l'espace

Nous avons déjà vu qu'il existait des variations moyennes de hauteur au sein du dispositif de ventilation à peine plus prononcés que celles qui existent parfois au sein de la parcelle témoin mais stables. La morphologie de la parcelle ventilée a déjà un caractère spécifique de ce point de vue. Mais un autre critère important de la morphologie d'une plantation, surtout dans la perspective de mieux comprendre ses réactions au vent, est l'orientation dominante des tiges, qu'il s'agisse de tropismes (inclinaison endogène) ou d'un phénomène purement physique comme le basculement passif (par fatigue ou choc mécaniques).

Orientation des tiges

Les mesures d'angle à la verticale effectuées tant que cela été possible de visu, montrent très distinctement (P<0.001) que les semis témoins demeurent globalement d'aplomb tandis que les semis ventilés connaissent parfois d'importantes déflexions (Fig.2.26).

Angle à la verticale	Plants ventilés	Plants témoins	
Septembre 98	$11.5^\circ \pm 7.6^\circ$	$1.8^\circ \pm 4.0^\circ$	P<0.001
Mai 99	$8.5^\circ \pm 4.3^\circ$	$1.5^\circ \pm 3.5^\circ$	P<0.001

Fig.2.26 : Tableaux récapitulatifs des inclinaisons moyennes de tige mesurées en septembre 98 et en mai 99 pour l'ensemble des semis.

En fait 80.3% des individus témoins sont considérés comme verticaux (nos mesures sont à 2.5° près), les 19.7% restants répartis ci et là ayant une inclinaison moyenne de $8.8^\circ \pm 4.3^\circ$ dans des directions aléatoires. Dans le même temps, la distribution des inclinaisons au sein de la parcelle ventilée est totalement différente. Il y existe en effet un gradient radial d'inclinaison qui évolue vers un effet lisière l'année suivante, ainsi qu'un gradient angulaire (Fig.2.27). Par conséquent alors que les individus exposés à un vent de sud (quadrant nord) sont globalement

proches de la verticale (toujours moins de 6° d'inclinaison pour le quadrant entier), ceux qui leur sont diamétralement opposés, exposés à un vent de nord, sont particulièrement penchés (avec individuellement des inclinaisons atteignant parfois 35° à 40°).

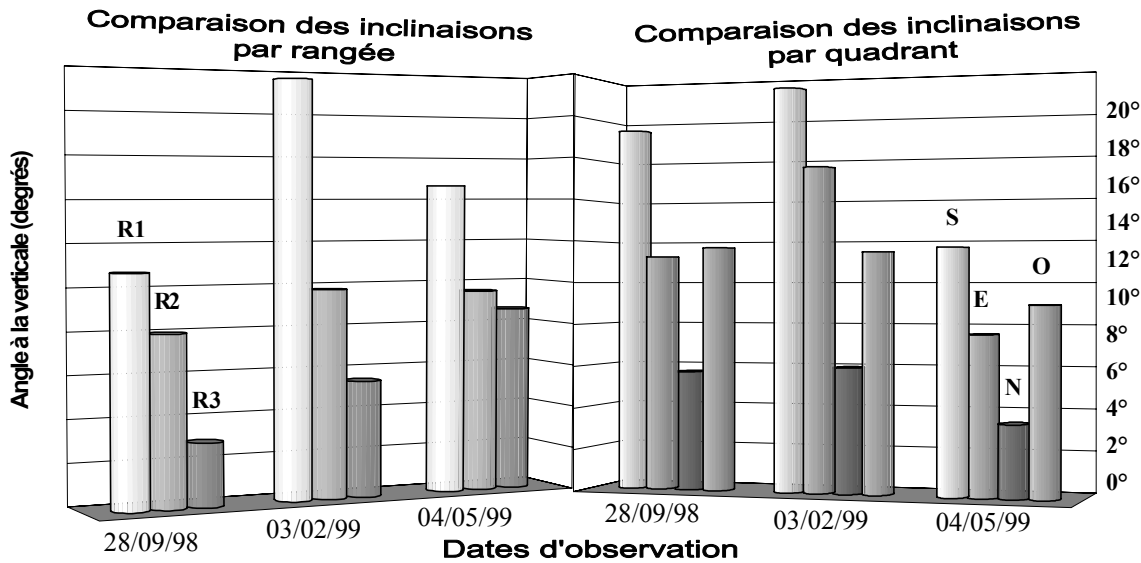


Fig.2.27 : Angles à la verticale des semis ventilés, moyennés selon leur emplacement à trois dates d'observations de la première année de croissance. On devine l'existence d'un gradient polaire de l'inclinaison, qu'une représentation plus détaillée confirmera par la suite.

Notons qu'à ce stade, les observations étant basées sur quelques valeurs discrètes seulement (3 dans le sens radial et 4 selon les angles) il est un peu abusif de parler de gradient. Donnons alors à chaque plant une longueur étalon et observons, grâce à une vue aérienne de la plantation ainsi normalisée (projection verticale), le champ d'inclinaison globale résultant pour le mois de septembre 98 par exemple (Fig.2.28). On visualise ainsi très bien l'existence effective, en moyenne, de ce gradient polaire d'intensité, et on découvre qu'il s'accompagne également d'un gradient de direction. Il s'agit d'un champ vectoriel. Par ailleurs aux mêmes périodes, rien de tel ne se présente au sein de la plantation témoin.

Les mesures ont été réitérées en février. Le champ vectoriel obtenu ressemble beaucoup au précédent, mais faute de formulation mathématique stricte, pour faciliter les comparaisons nous avons calculé des vecteurs moyens par quadrant d'exposition (Fig.2.29 pour la première rangée). Les inclinaisons moyennes obtenues sont légèrement plus prononcées et déviées au plus d'une dizaine de degrés par rapport aux précédentes.

Par ailleurs, si l'on réitère cette opération pour les deux autres rangées, les intensités diminuent et les déviations s'accroissent (mais l'imprécision des mesures augmente pour les inclinaisons faibles, surtout celle de l'azimut). Quoi qu'il en soit, tous les vecteurs moyens prenant en compte l'ensemble des provenances possibles du vent (soit les moyennes de rangée ou de peuplement) indiquent, à toutes les dates d'observation, une direction comprise entre 190° et 210°. Le champ d'inclinaison observé pendant la phase d'établissement des semis ventilés résulte donc de la superposition de deux inclinaisons homogènes, l'une radiale dirigée par le vent (soit centrifuge par rapport au cœur du dispositif), l'autre transversale approximativement orientée au sud-sud-ouest.

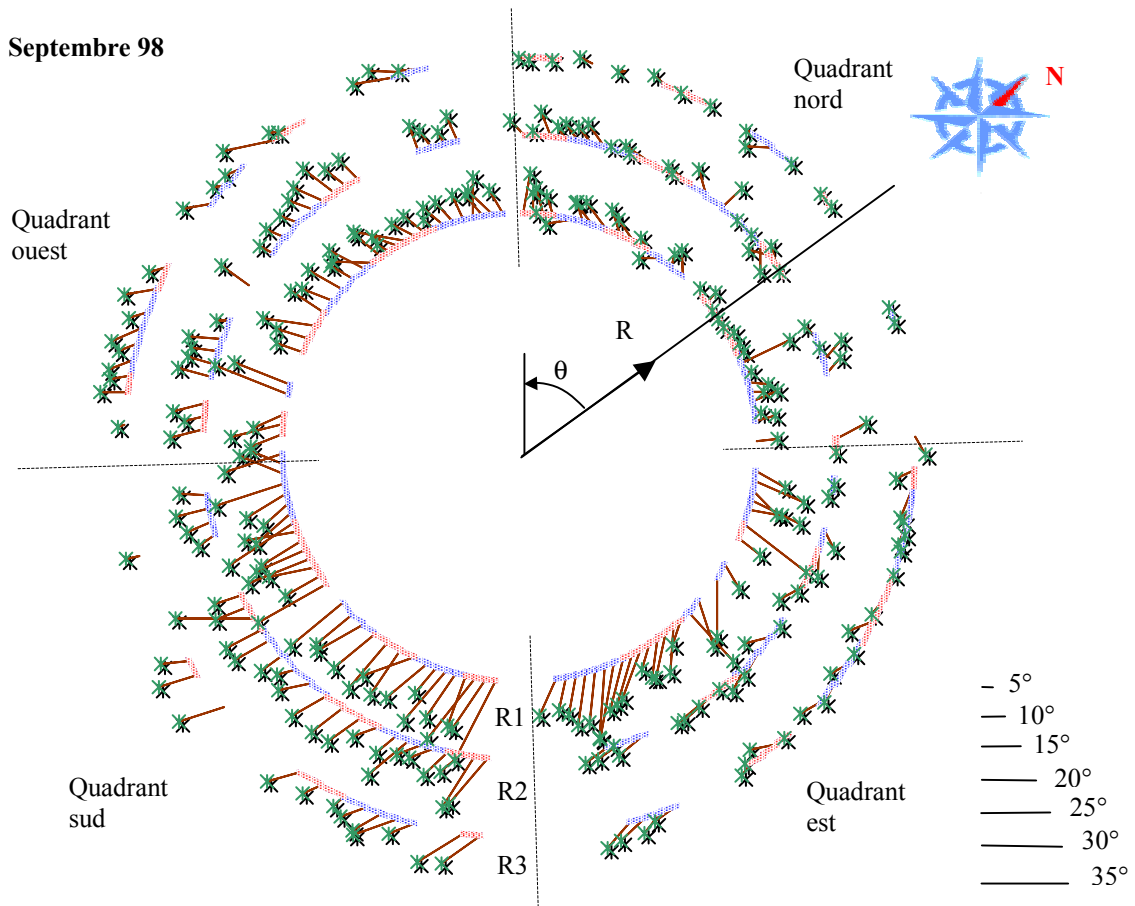


Fig.2.28 : Graphique en coordonnées polaires de la plantation ventilée normalisée en hauteur à partir des mesures d'inclinaison relevées en septembre 98. Chaque plant est figuré par un segment de longueur unitaire. L'origine des angles correspond au nord. Une projection verticale permet d'obtenir cette vue aérienne mettant en évidence l'existence d'un gradient de l'inclinaison globale des semis en intensité et en direction.

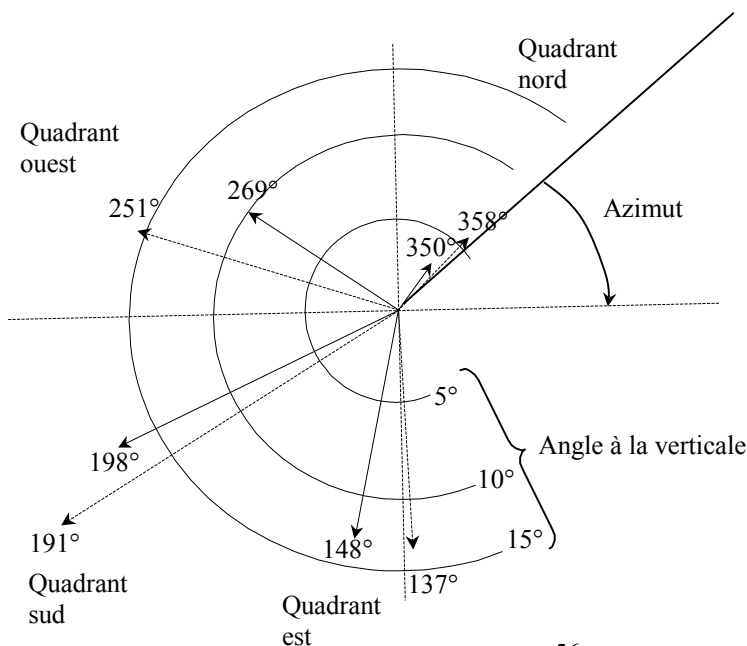


Fig.2.29 : Graphique en coordonnées polaires des inclinaisons globales de la première rangée, moyennées par quadrant en septembre 98 puis en février 99.

Comme pour la figure précédente, la distance radiale est proportionnelle à l'intensité d'inclinaison (au sinus de l'angle à la verticale) et les angles indiqués en degrés correspondent aux azimuts.

Légende :	
→	28 septembre 98
→	3 février 99

Enfin, une troisième et dernière vague de mesures de l'inclinaison globale sur l'ensemble des plants a été effectuée en mai 99. A nouveau le champ discret obtenu est similaire aux deux précédents, simplement son intensité moyenne a nettement diminué, et de façon significative (Fig.2.30). Les plants sont globalement plus verticaux. Par la suite, les seules observations de l'inclinaison des tiges sont issues des quelques pins digitalisés (échantillonnage de décembre 99, cf. pour mémoire Fig.2.17), insuffisantes pour pouvoir identifier et qualifier la présence de ce gradient.

Angles à la vertical moyens (degrés)	Quadrant sud	Plantation globale
03 février 99	$19.3^\circ \pm 9.6^\circ$	$13.0^\circ \pm 9.5^\circ$
05 mai 99	$13.3^\circ \pm 3.5^\circ$	$8.5^\circ \pm 4.3^\circ$
	P<0.05	P<0.05

Fig.2.30 : Evolution de l'inclinaison globale moyenne pour le quadrant sud et pour l'ensemble de la plantation ventilée entre le 3 février et le 5 mai 99.

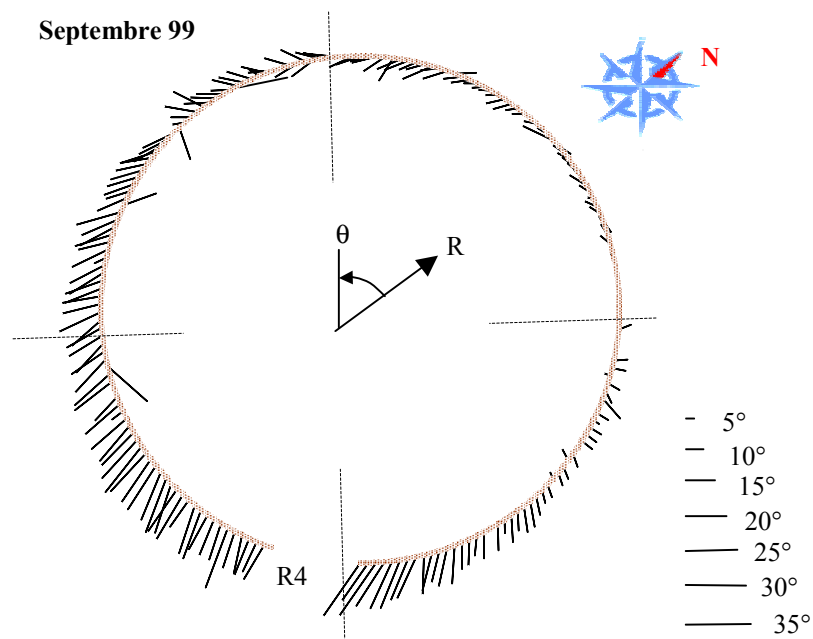
Réitération des observations d'orientation à deux mois de croissance

Le semis provisoire de juin 99 qui a pris place à l'avant de la première rangée du dispositif de ventilation a été effectué dans le but de confronter les observations précédentes à un test de répétition. Les mêmes protocoles ont été suivis (dates et traitements) que pour le semis de juin 98, excepté le fait que la densité de plantation a été augmentée de façon à réduire la discrétisation du champ résultant (près de 200 individus pour un espacement de 15 cm tout de même afin de garantir l'absence de friction entre plants et surtout une certaine porosité du semis à l'écoulement).

On a alors observé (toujours fin septembre) une intensité de l'inclinaison globale moins prononcée que pour le premier semis (Fig.2.31). L'angle à la vertical moyen pour R1 en septembre 98 était en effet de $14.6^\circ \pm 7.6^\circ$, il est pour R4 de $9.7^\circ \pm 6.8^\circ$ (P<0.05). Malgré tout, sur le plan qualitatif, l'orientation centrifuge déviée au sud-sud-ouest a été à nouveau observée, d'ailleurs pour l'anecdote, le parcours circulaire du semis sur le terrain donne l'illusion optique d'un cinématographe.

Fig.2.31: Graphique en coordonnées polaires du semis temporaire R4 de juin 99 à deux mois de croissance (en septembre 99) et selon les mêmes principes de représentation qu'en Fig.2.28.

(Attention néanmoins au changement d'échelle par rapport à Fig.2.28)



Notons enfin concernant les origines possibles de ces résultats (traitées en discussion), que différentes mesures de l'exposition lumineuse ont été enregistrées au cours de l'année 2000 (Fig.2.6b). Elles mettent en évidence que l'ensemble du dispositif expérimental se trouve dans un domaine suffisamment confiné pour que l'éclairement puisse y être considéré comme homogène. Certes il existe bien un ombrage causé par les plantations voisines à l'aube, mais qui favoriserait la parcelle témoin et pendant seulement 20 minutes (Fig.2.32). Ces plantations adultes se situent à 45m en direction de l'est par rapport à notre dispositif, alors que les premiers obstacles situés dans la direction opposée sont disparates et éloignés (quelques bâtiments et plantations basses). Nous pensons par ailleurs que le léger décalage existant entre les ordonnées des deux courbes provient de la difficulté à maintenir les capteurs à la même hauteur et parfaitement horizontaux, qui plus est sur le long terme. Nous ne possédons pas de mesures relatives aux étés 98 et 99 pour comparaison des conditions d'éclairage pendant les premiers mois de croissance des deux semis effectués. Des données à l'échelle de la station ou de la région sont sans doute disponibles, mais quoiqu'il en soit la distinction est évidente du fait que l'été 99 fait figure d'exception tant il a été maussade et pluvieux.

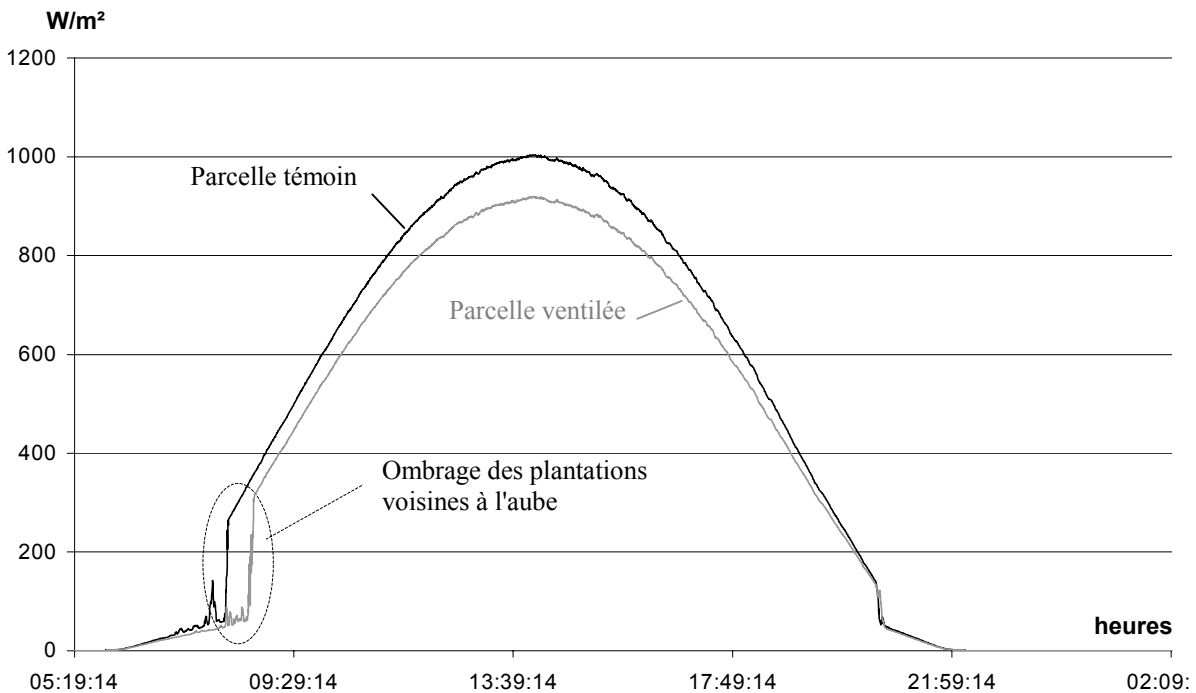


Fig.2.32 : Un exemple de tracé suivant les données relevées par les luxmètres positionnés dans les parcelles expérimentales (Fig.2.6b). Ici la journée du 18 juin 2000, typique des journées claires.

Anémomorphoses foliaires ?

Cette combinaison d'inclinaisons d'origines et de natures variées, orchestrées par l'action multifactorielle du vent aboutit à des formes de tige rarement rectilignes. La verticalité globale des semis du quadrant nord s'accompagne en fait d'une forte proportion d'individus sigmoïdes (plus de 40%) tandis que le tiers des plantules droites (mais néanmoins inclinées) sont regroupées dans le quadrant sud. Les autres secteurs se caractérisent surtout par une proportion dominante d'individus courbés et vrillés. Dans le même temps, les individus témoins présentent une flexuosité rarement remarquable, de sorte que de visu la plus grande majorité d'entre eux paraît

rectiligne. La qualification des formes tridimensionnelles par des moyens simples est difficile et l'œil évalue de surcroît très mal les courbures. Ce classement subjectif n'a donc qu'une valeur indicative de la configuration morphologique des semis avant leur seconde année de croissance, dont nous retiendrons surtout qu'elle est assez torturée par rapport aux témoins et dépendante de la provenance du vent.

Puis la croissance est si importante les mois suivants, en hauteur comme en épaisseur, qu'il reste peu de traces de ses évolutions antérieures (cf. taux de croissance Fig.2.21). Seule une certaine inclinaison basale toujours plus ou moins persistante témoigne des morphologies passées. Elle n'a pas fait l'objet de mesures particulières, mais les bâtonnets ayant servi à apprécier l'inclinaison globale des plantules en février 99, avaient été laissés sur place comme repère (toujours uniquement à titre indicatif). En confrontant leur inclinaison à celle de la base des tiges, il apparaît bien que l'inclinaison basale n'est pas aussi prononcée que l'inclinaison globale de l'hiver passé et qu'un redressement actif est donc vraisemblablement en cours. La fermeture du couvert et sa densité gênent l'observation visuelle des tiges néanmoins la reproduction numérique des architectures aériennes obtenue en décembre 1999 par digitalisation, peut être traitée graphiquement pour observation en 3D, ainsi que par calcul. Les images de ces architectures dépourvues d'aiguilles dans un plan vertical dirigé par le vent, donnent une bonne illustration des modifications morphologiques évoquées (Fig.2.33).

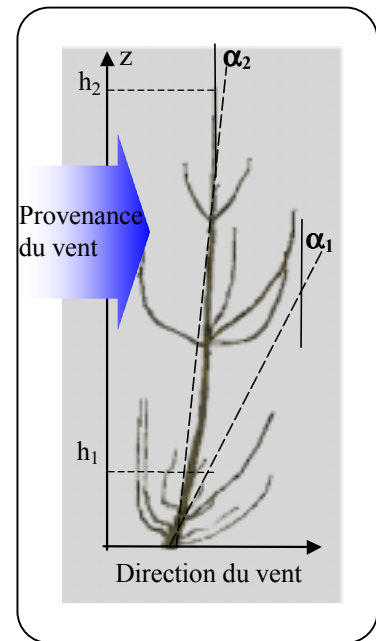


Fig.2.33 : Un exemple de profil graphique de la représentation numérique (par digitalisation 3D) d'un plant ventilé in situ en décembre 1999.

Les changements morphologiques sont illustrés par les hauteurs initiale h_1 (février 1998) et actuelle h_2 ainsi que les angles basal α_1 et global α_2 .

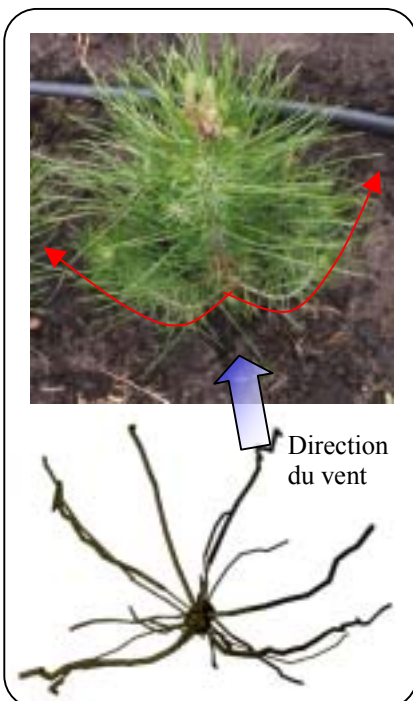


Fig.2.34 : Photographie et représentation numérique à partir de la digitalisation 3D d'un pin maritime du peuplement ventilé (respectivement en mai et décembre 99)

D'autres observations purement qualitatives et toujours très basiques mais néanmoins utiles, complètent ces considérations morphologiques. Il s'agit de la direction de croissance des branches basses (dès le printemps 99) développées irrégulièrement par des bourgeons immatures (initiés pour leur part un an auparavant, en 98). Et à l'image des plantules ces branches sont frêles, poussent en longueur, subissent l'ensablement et surtout sont déviées dans la direction du vent (Fig.2.34). Parallèlement les rameaux issus de bourgeons matures développent au contraire des axes forts, nettement moins déviés. Ils sont pourtant plus exposés au vent dans la mesure où la hauteur du ventilateur est régulièrement ajustée à leur niveau. Il en résulte des houppiers parfois assez dissymétriques que l'on qualifie d'anémomorphosés dans la littérature (chapitre1), mais toujours dans des situations d'expositions autrement plus intenses. L'analyse sous AMAPmod des architectures aériennes digitalisées lors du prélèvement de décembre 99, permet de calculer la déviation moyenne des branches (par la différence angulaire entre leurs directions basale et globale respectives). Pour 16 pins ventilés et 11 pins témoins nous

obtenons les déviations moyennes suivantes : $9.1^\circ \pm 9.8^\circ$ et $5.9^\circ \pm 6.9^\circ$ ($P \approx 0.05$). La phyllotaxie ne semble pas affectée, l'écart moyen entre branches voisines n'étant pas significativement différent entre les deux populations. En fait, si certains individus illustrent bien les réactions au vent (ceux du quadrant sud en particulier) il y a néanmoins une importante variabilité au sein de la plantation.

Enfin il existe également de telles anamorphoses éoliennes à l'échelle de chaque branche, ou du moins au niveau de celles exposées de plein fouet (tige comprise). Sans distinction cette fois-ci de leur position d'encastrement sur la tige et donc sans qu'il soit non plus question d'abrasion ou d'ensablement, les aiguilles exposées au vent sont en effet fortement déviées. Et la déformation est d'autant plus marquée que l'exposition est intense, les aiguilles au vent des 1^{ière}, 2^{ième} et 3^{ième} rangées formant avec la tige un angle moyen respectivement de 20° , 40° et 60° (proche de la symétrie) à 10° près (mesures obtenues à partir de la photographie d'une dizaine de pins par rangée, Fig.2.35).

Pour finir sur les déviations qui s'instaurent à partir de la seconde année de croissance au sein des houppiers ventilés, notons que toutes s'estompent sensiblement lors de la troisième année. Il faut dire que certains pins atteignent plus d'1m80 en octobre 2000, niveau que le ventilateur ne peut de toute façon plus atteindre.

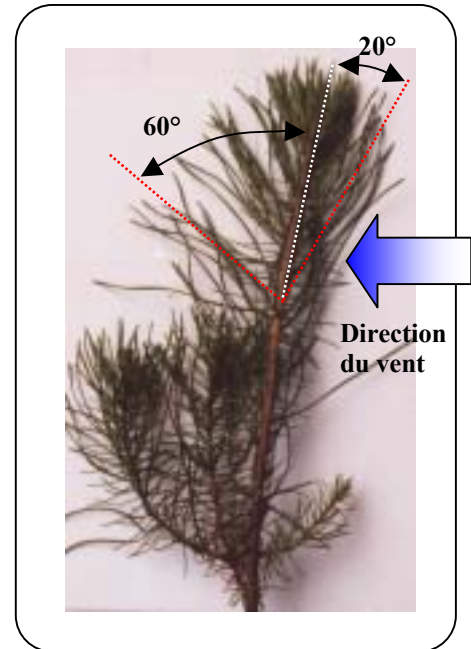


Fig.2.35 : Directions d'encastrement moyennes des aiguilles par rapport à la tige des plants ventilés en juillet 99. Ici un plant de la première rangée, fortement dissymétrique.

Réactions au basculement accidentel

L'éventualité d'un basculement accidentel est maintenant prise en considération. Les profils successivement obtenus pour 28 plants ventilés et 15 plants témoins, tous inclinés à 45° au mois de mai, permettent de juger du redressement gravitropique des tiges. Sur le plan qualitatif, il apparaît de façon évidente surtout en octobre, que les plants témoins connaissent un redressement global nettement moins important que les plants ventilés et que ce redressement se caractérise par des profils flexueux se terminant par des crochets ou d'autres inflexions du même genre (Fig.2.36). Rappelons que l'arrosage des plants est assuré de façon homogène sur toute la plantation et également de manière au moins aussi efficace qu'avant leur mise en place dans le dispositif (ce qui exclut la possibilité d'un stress hydrique).

D'un point de vue plus quantitatif, une étude de la variation de courbure des tiges conduit à une description fine de leur redressement, mais nous avons procédé à un calcul plus intégrateur. Il s'agit des variations angulaires $\theta(t_2) - \theta(t_1)$ calculées à partir de régressions linaires (les angles sont définis par rapport à l'horizontale, t_1 correspond au mois de mai et donc $\theta(t_1) \approx 45^\circ$, Fig.2.37).

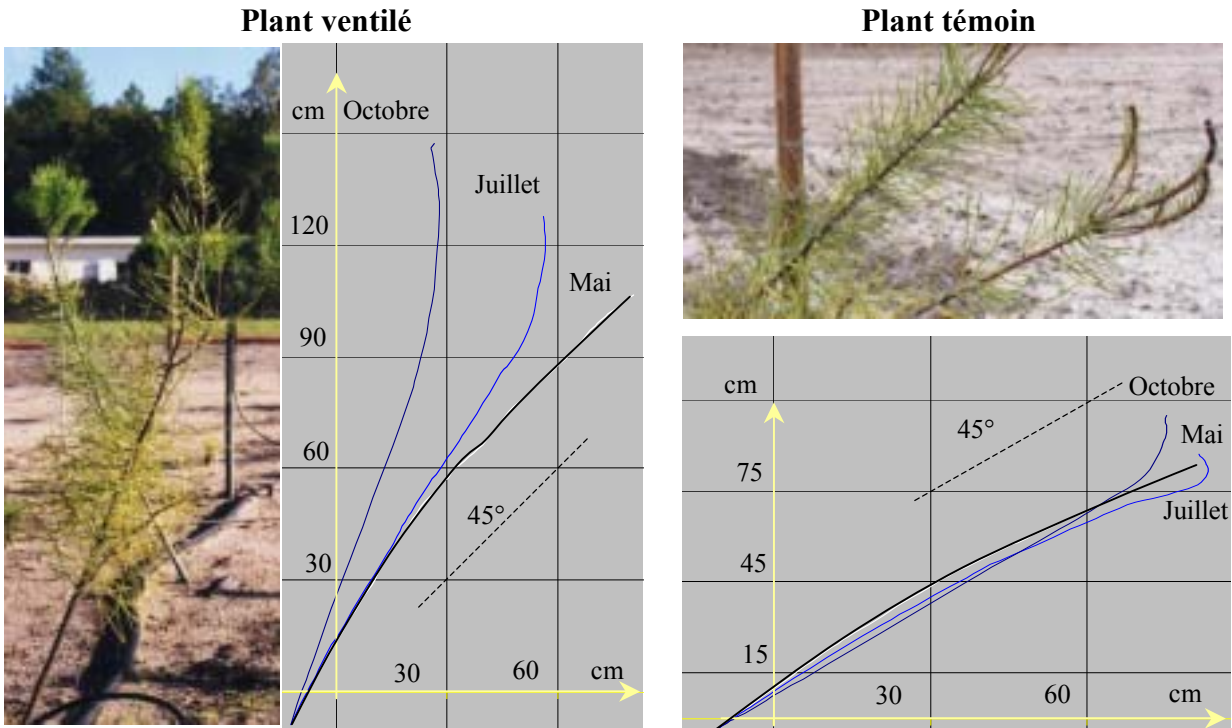


Fig.2.36 : Graphique en coordonnées cartésiennes des profils successifs obtenus dans un plan de projection vertical (Fig.2.13), pour deux individus représentatifs des peuplements ventilé et témoin. Les photographies datant du mois d'octobre 99 permettent de juger de la fidélité des représentations.

Redressement angulaire		Du premier tiers		Du dernier tiers	
De mai à juillet	Ventilés	$5.0^\circ \pm 6.5^\circ$		$13.3^\circ \pm 8.5^\circ$	
	Témoins	$1.5^\circ \pm 6.0^\circ$		$12.2^\circ \pm 16.3^\circ$	
De mai à octobre	Ventilés	$15.6^\circ \pm 9.5^\circ$	P < 0.05	$29.7^\circ \pm 17.2^\circ$	
	Témoins	$4.1^\circ \pm 8.9^\circ$		$31.0^\circ \pm 33.6^\circ$	

Fig.2.37 : Tableau récapitulatif des redressements de tiges calculés à partir de la pente des profils successifs d'un même plant et pour les deux tiers extrêmes de ces tiges.

En dépit d'une croissance primaire verticale, le dernier tiers des tiges n'atteint jamais l'aplomb. Néanmoins cette portion de tige suit le même redressement angulaire moyen de 12.7° entre mai à juillet puis de 30.4° entre mai à octobre quelle que soit la provenance du plant. Le premier tiers de tige en revanche, connaît un redressement près de 4 fois plus important en situation d'exposition au vent artificiel. Notons également que les pins placés à la verticale dans le dispositif de ventilation n'ont pas montré de mouvement significatif des tiges (hormis une légère inflexion transitoire de la pousse, lors des premiers jours d'exposition et dans le sens de l'écoulement).

Devant la variabilité des redressements observés nous avons examiné l'enracinement des plants en fin d'expérience. Il en ressort deux catégories distinctes, l'une de confinement racinaire dans les pots, l'autre d'investissement du sol avoisinant par les orifices de drainage. Mais ces deux

populations ne montrent pas de différence de redressement statistiquement significative. Reste qu'elles sont également faiblement représentées en effectifs (surtout celle de strict confinement).

2.2.5 Anisotropies cambiales

Les tiges artificiellement inclinées présentent des sections basales aux caractéristiques moyennes différentes selon qu'elles sont ventilées ou non (Fig.2.38). Le classement de ces caractéristiques par ordre croissant d'écart relatif est 1 la proportion de bois de compression par rapport au dernier cerne, 2 la surface totale, 3 le méplat, 4 la surface du dernier cerne et 5 la proportion surfacique totale de bois de compression. Malheureusement la variabilité est trop prononcée pour que ces différences puissent être prises en compte, exceptée la dernière ($P < 0.05$, Fig.2.38). Une observation des distributions ne permet pas d'identifier d'individus atypiques pour affiner l'analyse. Par conséquent on peut affirmer que tous les individus inclinés consacrent près de 50% de leur accroissement surfacique transverse au bois de compression, ce qui représente 20% de la surface totale chez les pins ventilés contre moins de 12% chez les témoins (du moins à la base des tiges).

Section basale des tiges inclinées (plants en pots)	Méplat (%)	Surface (mm ²)		Proportion surfacique de bois de compression (%)	
		totale	du dernier cerne	par rapport au dernier cerne	par rapport à la surface totale
18 pins ventilés	113.7 ± 5.1	205.25 ± 80.38	84.83 ± 48.68	51.4 ± 17.2	20.1 ± 7.1
9 pins témoins	109.0 ± 8.1	154.33 ± 44.06	52.42 ± 45.07	48.7 ± 27.4	11.6 ± 5.8

$P < 0.05$

Fig.2.38 : Tableau récapitulatif des mesures et des calculs numériques caractérisant la structure des sections basales des semis artificiellement inclinés dans le dispositif de ventilation rapide, lors de son extraction en octobre 99.

Les pins ventilés inclinés se distinguent également de leurs homologues droits à nouveau par la proportion surfacique de bois de compression mais cette fois-ci relativement au dernier cerne de croissance aussi (Fig.2.39). Les pins droits ventilés consacrent en effet seulement 20% de leur accroissement transversal à la formation de ce bois, ce qui ne représente plus que 9% en moyenne de la surface totale.

Section basale des tiges ventilées (plants en pots)	Méplat (%)	Surface (mm ²)		Proportion surfacique de bois de compression (%)	
		totale	du dernier cerne	par rapport au dernier cerne	par rapport à la surface totale
18 pins inclinés	113.7 ± 5.1	205.25 ± 80.38	84.83 ± 48.68	51.4 ± 17.2	20.1 ± 7.1
10 pins droits	110.3 ± 10.4	172.59 ± 52.99	77.47 ± 45.81	18.8 ± 14.7	8.9 ± 7.4

$P < 0.001$

$P < 0.001$

Fig.2.39 : Tableau récapitulatif des mesures et des calculs numériques caractérisant la structure des sections basales de semis élevées en pot et ventilés.

Avant d'attribuer ce pourcentage au vent, comparons maintenant ce résultat avec les mesures effectuées sur un l'échantillon de juillet 99, issus pour sa part du semis direct (et en distinguant les pins ventilés des témoins, Fig.2.40).

Section basale des semis directs	Méplat (%)	Surface totale (mm ²)	Proportion surfacique de bois de compression (%)
19 pins ventilés	108.8 ± 4.2	53.69 ± 17.19	22.5 ± 8.1
15 pins témoins	104.4 ± 2.9	36.24 ± 11.95	3.5 ± 9.5
	P<0.05	P<0.05	P<0.001

Fig.2.40 : Tableau récapitulatif des mesures (manuelles) et des calculs géométriques caractérisant la structure des sections basales de tiges issues du semis direct.

La proportion surfacique totale de bois de compression correspond à peu près à celle ramenée au dernier cerne puisque les tiges ne sont âgées que d'un an. On constate que l'investissement de croissance cambiale en bois de compression chez les semis ventilés est équivalent à celui déterminé à partir des plants élevés en pot, autour d'une moyenne de 20%. Dans le même temps, les pins témoins comportent en moyenne peu de bois de compression et cela correspond en fait à seulement deux individus, comportant ce bois de part et d'autre de la tige en raison manifestement de la présence de branches basses bien développées.

Par ailleurs, alors que la différence relative de croissance cambiale entre plants ventilés droits et inclinés est de 8% (non significative, Fig.2.39), celle qui sépare les plants témoins des ventilés est en moyenne de 35%, qu'il s'agisse des plants en pot (38%, Fig.2.38) ou des semis directs (32%, Fig.2.40). Une particularité commune aux conditions de croissance de tous les pins ventilés, en pot ou non, explique donc cette distinction par rapport aux témoins.

Remarquons également que contrairement aux plants élevés en pot, toutes les différences sont ici significativement différentes (méplats et surfaces totales) en raison principalement d'une variabilité plus faible. D'ailleurs un calcul statistique complémentaire montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les quadrants d'exposition. Même les individus du quadrant nord ayant toujours été globalement verticaux, présentent un méplat prononcé et du bois de compression.

2.2.6 Architectures racinaires

Grandeurs globales et moyennes

Parmi les quantités globales caractérisant les représentations numériques des architectures racinaires prélevées en décembre 99, aucune ne permet de distinguer les plants témoins des plants ventilés, exceptées les extensions maximales lesquelles sont très liées aux conditions de déterrage. Nous arrivions néanmoins assez généralement à toujours atteindre la profondeur d'ancrage maximale (à concurrence de portions racinaires inférieures à 2 ou 3 millimètres de diamètre) laquelle est plus importante chez les plants ventilés (P<0.05, Fig.2.41). C'est donc la seule différence significative existant entre les caractéristiques globales des architectures élaguées (à arbitrairement 10 fois le diamètre au collet).

		<i>16 Plants ventilés</i>	11 Plants témoins	
Diamètre au collet (mm)		15.78 ± 4.82	12.65 ± 3.07	
Diamètre secondaire maximal (mm)		6.71 ± 1.39	6.14 ± 1.53	
Volume total (cm ³)		580.58 ± 275.16	384.69 ± 192.20	
Volume du pivot (cm ³)		260.11 ± 151.69	157.13 ± 83.25	
Volume secondaire (cm ³)	avant élagage	320.47 ± 134.17	227.56 ± 117.29	
	après élagage	121.97 ± 61.18	88.55 ± 54.55	
Surface de contact totale (cm ²)	avant élagage	5112.6 ± 1726.6	3639.8 ± 1346.3	
	après élagage	1544.2 ± 753.6	1102.9 ± 585.4	
Extension radiale maximale (cm)		81.11 ± 23.71	59.29 ± 15.29	P < 0.05
Profondeur du système pivotant (cm)		41.77 ± 9.90	33.99 ± 7.27	P < 0.05
Profondeur du système traçant (cm)		7.30 ± 2.63	6.59 ± 1.36	
Nombre total de racines secondaires		19.9 ± 6.4	17.2 ± 3.2	

Fig.2.41 : Tableau récapitulatif de quelques grandeurs morphologiques caractéristiques des systèmes racinaires de décembre 99 (calculs effectués sous AMAPmod). L'élagage supprime les portions de racine situées au delà de 10 fois le diamètre au collet. La profondeur du système traçant a été arbitrairement définie comme celle comprenant 60% du volume secondaire (volume du système privé de son pivot).

Disproportions et tropismes racinaires

Il ne se dégage aucune tendance générale, à l'échelle des peuplements, concernant les directions moyennes de racines pondérées par quelque grandeur que ce soit (longueur, diamètre, surfaces de section droite ou de contact avec le sol, volume, moment d'inertie vertical ou taux de ramification). Ces directions aléatoires sont corrélées avec la position médiane du plus grand secteur sans racine à seulement $16\% \pm 10\%$ (les dispersions angulaires sont calculées d'après les lois de la statistique circulaire exposées dans Baschelets, 1981 et rappelées dans Saint-André, 1998). Ces secteurs vides ont une largeur importante, en moyenne de $68^\circ \pm 29^\circ$ pour l'ensemble du prélèvement, ce qui correspond à l'écart angulaire qui existerait entre 6.5 ± 2.8 racines secondaires régulièrement réparties autour du pivot. Or les plants prélevés comportent en moyenne 3 fois plus de racines secondaires (19.9 ± 6.4 chez les pins ventilés et 17.2 ± 3.2 chez les pins témoins) qui doivent de surcroît se partager uniquement l'espace restant, soit $292^\circ \pm 29^\circ$.

Si l'on compare les variables architecturales caractéristiques des 4 sous-systèmes racinaires orientés par rapport au vent (ou au nord pour les témoins), notées X_i avec $i \in \{1,2,3,4\}$ identifiant la position du quadrant (Fig.2.16), alors il n'apparaît aucune différence significative. Ces dernières surviennent seulement si l'on exprime les variables précédentes en moyennes par racine, c'est à dire en réduisant les caractéristiques des sous-systèmes par leurs effectifs en axes secondaires respectifs X_i/n_i . Malheureusement elles disparaissent à nouveau, conjointement à la normalité de distribution des variables, sitôt que l'on considère les systèmes racinaires sous leur forme élaguée. Pour exacerber les différences, abaisser la variabilité individuelle et obtenir des distributions de variables plus gaussiennes, nous avons donc traité des proportions, soit les moyennes de racine par quadrant mais réduites par leur équivalent pour le système entier $x_i =$

$X_i/n_i \cdot n_{tot}/X_{tot}$. Les proportions remarquables ont ensuite été identifiées soit directement par comparaison de variances 4 à 4 (test de Fisher) soit par un calcul préliminaire des écarts entre secteurs opposés suivi d'une comparaison de ces écarts 2 à 2 (Fig.2.16). La quantification de ces écarts a été obtenue par différence algébrique ou par division (respectivement x_1-x_3 et x_2-x_4 ou x_1/x_3 et x_2/x_4 pour cette étude), ce qui nous a donc amenés à effectuer en totalité 3 comparaisons de variances par regroupement de systèmes élagués considéré (6 ont été retenus dans le tableau suivant, Fig.2.42).

Comparaisons envisagées		Représentations numériques élaguées considérées					
		Issues du prélèvement de décembre 1999				puis de celui de décembre 2000	
		16 V tot.	11 T tot.	16 V superf.	11 T superf.	17 V tot.	16 T tot.
1 Comparaison des variances de Fisher (4 à 4)	D					0.7% 3+	
	Db	5.0% 1-				1.5% 3+	
	SD					0.2% 3++	
	SDb					1.4% 3++	
	LT						
	V					0.4% 3++	
	I					<0.1% 3++	
	Ib					0.2% 3++	3.0% 1+
2 Comparaison des différences entre secteurs opposés (2 à 2)	D						
	Db	2.8% 3 > 1			3.8% 1 > 3		1.6% 1 > 3
	SD					4.5% 3 > 1	4.3% 1 > 3
	SDb						
	LT	3.8% 3 > 1					1.8% 1 > 3
	V					4.8% 3 > 1	2.7% 1 > 3
	I					3.0% 3 > 1	2.4% 1 > 3
Ib					3.1% 3 > 1	1.3% 1 > 3	
3 Comparaison des rapports entre secteurs opposés (2 à 2)	D	4.4% 2 > 4		2.5% 3 > 1			
	Db	2.6% 2 > 4		1.9% 3 > 1	2.6% 1 > 3		2.6% 1 > 3
	SD						3.8% 1 > 3
	SDb						
	LT			3.0% 3 > 1			2.7% 1 > 3
	V			4.5% 3 > 1			2.1% 1 > 3
	I						1.5% 1 > 3
	Ib				4.1% 1 > 3		1.2% 1 > 3

Fig.2.42 : Tableau récapitulatif des comparaisons de variances entre secteurs orientés selon le vent (ou le nord chez les plants témoins) pour différentes proportions géométriques. Seules les ressemblances à moins de 5% sont indiquées ($P < 0.05$), celles à moins de 0.1% étant signalées en caractères gras.

Légende :

D, diamètre moyen Db, diamètre à la base SD, surface transversale moyenne SDb, surface transversale à la base LT, surface totale de contact avec le sol V, volume total I, moment d'inertie vertical moyen Ib, moment d'inertie vertical à la base V, plants ventilés T, plants témoins tot., système élagués complets superf., partie superficielle des systèmes élagués (définie comme celle qui réunit 60% du volume secondaire)

Les comparaisons sont accompagnées d'un numéro ou d'une inégalité indiquant le secteur ou couple de secteurs opposés remarquable (la numérotation des quadrants est effectuée dans le sens trigonométrique, en commençant par le secteur au vent ou au nord, Fig.2.16) :

- Comparaison 4 à 4

le signe + (resp. -) indique un secteur hypertrophié (resp. atrophié). Le signe est double (resp. simple) quand ce secteur se distingue de tous les autres (resp. de 2 quadrants seulement).

- Comparaison des différences ou des rapports 2 à 2

l'inégalité indique dans quel sens se présente la disproportion constatée.

En consultant le tableau précédent, constatons d'abord que les trois critères d'identification des disproportions morphologiques envisagés ici ne conduisent pas aux mêmes résultats, et en particulier à des classements par ordre d'importance tout à fait discordants. Même dans le cas de classements localement identiques, les coefficients de confiances ne sont pas les mêmes, de sorte que la définition d'un seuil significatif de dissemblance fait de toute façon naître des inégalités. Néanmoins on peut retenir que les disproportions les plus fréquentes concernent les secteurs 1 et 3 avec une hypertrophie dominante du secteur 3 (sous le vent) chez les plants ventilés et du secteur 1 (au nord) chez les plants témoins. En général ces disproportions se font dans le même sens d'une année à l'autre, mais elles sont plus nombreuses et ne concernent pas toujours les mêmes variables la seconde année, en particulier chez les plants témoins. Se limiter à la tranche superficielle du système racinaire n'accentue pas nécessairement les disproportions mais simplement les modifie (l'idée a été abandonnée pour le prélèvement de décembre 2000). De même, les variables transversales calculées à la base des racines secondaires ne sont pas nécessairement plus hétérogènes que leurs équivalents exprimés en valeurs moyennes sur toute la longueur des racines (précisons que les grandeurs basales sont réduites par leur équivalent pour le système entier lequel est également basal). Certes il est possible de choisir une combinaison au moins de comparaison et de variable pour laquelle les plants ventilés sont les seuls à présenter des disproportions significatives, ou en tout cas les seules interprétables (à priori) en termes d'adaptation au vent. Toutefois, plutôt que de retenir après coup cette combinaison plutôt qu'une autre sous le seul prétexte qu'elle permet de retrouver des résultats attendus, nous tenterons plutôt en discussion de définir la signification et la pertinence d'un tel choix.

Par ailleurs, une fois cette combinaison retenue, on ignore si la direction du vent est bien celle selon laquelle les disproportions attendues sont les plus fréquentes ou les plus intenses. Nous avons donc déterminé à 5° près, pour chaque pin et chaque variable géométrique envisagée, la position des quadrants opposés dont les valeurs moyennes présentent la plus grande différence algébrique ou le plus grand rapport, afin de déterminer la moyenne et dispersion de cette direction sur l'ensemble du peuplement.

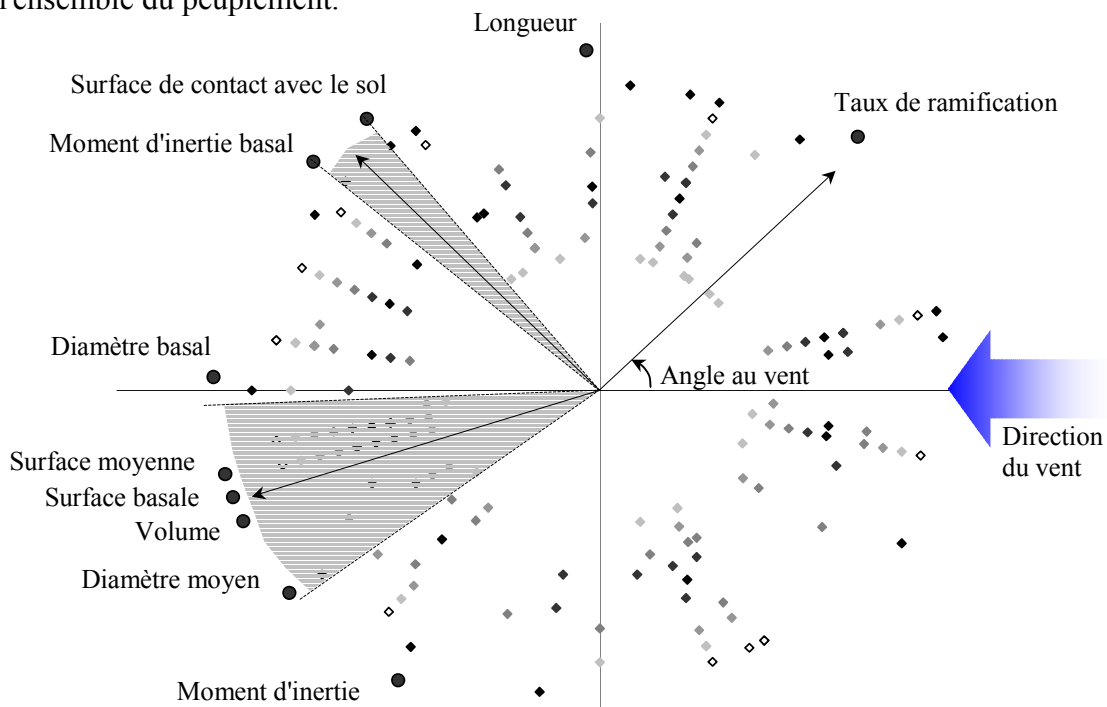


Fig.2.43 : Représentation graphique des directions de plus grande disproportion entre quadrants opposés pour l'échantillon ventilé (tronqué) de décembre 99. Chaque distance radiale correspond à une variable géométrique et rassemblent donc 16 positions (une par plant ventilé). En périphérie, des points noirs indiquent les directions moyennes associées à ces variables. Des directions se regroupent par faisceaux distincts figurés par des flèches (moyenne) et des pointillés (dispersion).

En observant la représentation graphique des directions de disproportion obtenues pour les plants ventilés du premier prélèvement et dans le cas d'une quantification par différence algébrique (Fig.2.43) on constate que la majorité des positions jalonnent des directions préférentielles, et généralement ces alignements désignent un même individu. Il résulte de cet arrangement en directions préférentielles redondantes, des dispersions angulaires comparables entre toutes les variables (Fig.2.44) et dépassant en moyenne 70° (ces déviations sont l'équivalent de l'écart type en statistique linéaire, calculées d'après les lois vectorielles des statistiques circulaires, Mardia, 1972; Batschelets, 1981). Les directions moyennes sont donc entachées d'une importante variabilité mais se regroupent néanmoins par faisceaux. Notons que les directions ainsi regroupées ne correspondent pas forcément à des variables mathématiquement liées (diamètre et surface par exemple) ni même biologiquement corrélées (diamètres moyen et basal par exemple).

En effectuant la même recherche d'écart maximum au moyen d'une quantification par rapport algébrique (Fig.2.44), nous obtenons une représentation graphique similaire à la précédente (non représentée). La principale différence est que la proportion des points alignés est encore plus importante. Par conséquent les directions moyennes se regroupent davantage en faisceaux et sont entachées de déviations particulièrement homogènes. En fait, exceptées celles du taux de ramification, toutes les disproportions présentent des directions moyennes rassemblées en un faisceau unique, dirigé à $193^\circ \pm 20^\circ$.

Direction moyenne des plus grands écarts entre secteurs opposés pour :	Quantification des écarts par différence		Quantification des écarts par rapport
Longueur totale	$92^\circ \pm 69^\circ$		$165^\circ \pm 73^\circ$
Diamètre moyen	$217^\circ \pm 75^\circ$		$175^\circ \pm 77^\circ$
Diamètre basal	$178^\circ \pm 71^\circ$		$206^\circ \pm 62^\circ$
Surface transversale moyenne	$194^\circ \pm 61^\circ$		$208^\circ \pm 71^\circ$
Surface transversale basale	$198^\circ \pm 71^\circ$		$230^\circ \pm 74^\circ$
Surface de contact avec le sol	$127^\circ \pm 76^\circ$		$170^\circ \pm 77^\circ$
Volume	$203^\circ \pm 69^\circ$		$186^\circ \pm 75^\circ$
Moment d'inertie vertical moyen	$239^\circ \pm 72^\circ$		$210^\circ \pm 69^\circ$
Moment d'inertie vertical basal	$138^\circ \pm 77^\circ$		$190^\circ \pm 70^\circ$
Taux de ramification	$48^\circ \pm 76^\circ$		$42^\circ \pm 76^\circ$
<i>Direction moyenne des faisceaux</i>	$204^\circ \pm 19^\circ$	$132^\circ \pm 5^\circ$	$193^\circ \pm 20^\circ$
	92°	48°	

Fig.2.44 : Tableau récapitulatif des directions moyennes de plus grande disproportion entre quadrants opposés pour les plants ventilés du premier prélèvement (décembre 99) selon deux modes de quantification. Les directions moyennes similaires à 25° près sont assemblées par nuances de gris (correspondant aux faisceaux illustrés en Fig.4.43).

Les mêmes calculs de directions moyennes basés sur l'échantillon témoin aboutissent à des résultats moins sporadiques (Fig.2.45). Les dispersions angulaires autour des directions moyennes ont en effet une valeur moyenne de $62^\circ \pm 7^\circ$ plus faible que chez les plants ventilés (et toujours aussi stable). Les directions moyennes les plus fiables sont obtenues avec la quantification des écarts par différence algébrique, la dispersion moyenne tombant alors à $58^\circ \pm 6^\circ$, avec une valeur minimale à 48° pour la disproportion de l'interface sol-racines. Les directions moyennes sont également plus concordantes puisqu'elles définissent pour les deux quantifications envisagées un unique faisceau (disproportion de taux de ramification comprise) orienté en moyenne vers 255° .

Direction moyenne des plus grands écarts entre secteurs opposés pour :	Quantification des écarts par différence	Quantification des écarts par rapport
Longueur totale	272° ± 63°	248° ± 76°
Diamètre moyen	218° ± 57°	284° ± 64°
Diamètre basal	213° ± 54°	282° ± 65°
Surface transversale moyenne	234° ± 64°	241° ± 63°
Surface transversale basale	240° ± 51°	284° ± 64°
Surface de contact avec le sol	231° ± 48°	282° ± 65°
Volume	250° ± 51°	239° ± 63°
Moment d'inertie vertical moyen	234° ± 63°	282° ± 65°
Moment d'inertie vertical basal	254° ± 59°	282° ± 65°
Taux de ramification	279° ± 67°	248° ± 73°
<i>Direction moyenne des faisceaux</i>	242° ± 20°	267° ± 19°

Fig.2.45 : Tableau récapitulatif des directions moyennes de plus grande disproportion entre quadrants opposés pour les plants témoins du prélèvement de décembre 99 (et selon les deux quantifications envisagées).

Si pour finir on réitère une dernière fois les calculs précédents à partir du prélèvement suivant (décembre 2000), l'effet moins dispersif de la quantification des disproportions au moyen d'un rapport algébrique se confirme (le nombre de faisceaux diminue en comparaison de celui qui résulte d'une utilisation des différences, Figs. 2.46 & 2.47). Par ailleurs les directions moyennes de faisceaux diffèrent de celles suivies l'année précédente. Pour les plants témoins par exemple, la disproportion générale (figurée par le plus large faisceau) passe d'une orientation de 255° en 1999 (Fig.2.45) à 348° en 2000 (Fig.2.47).

Direction moyenne des plus grands écarts entre secteurs opposés pour :	Quantification des écarts par différence	Quantification des écarts par rapport
Longueur totale	257° ± 77°	256° ± 75°
Diamètre moyen	251° ± 76°	226° ± 69°
Diamètre basal	209° ± 74°	260° ± 67°
Surface transversale moyenne	183° ± 73°	254° ± 73°
Surface transversale basale	200° ± 75°	243° ± 76°
Surface de contact avec le sol	271° ± 76°	293° ± 74°
Volume	164° ± 73°	234° ± 74°
Moment d'inertie vertical moyen	148° ± 73°	301° ± 71°
Moment d'inertie vertical basal	216° ± 75°	298° ± 75°
Taux de ramification	311° ± 62°	332° ± 58°
<i>Direction moyenne des faisceaux</i>	187° ± 24° 260° ± 8°	262° ± 25°
	311°	332°

Fig.2.46 : Tableau récapitulatif des directions moyennes de plus grande disproportion entre quadrants opposés pour les plants ventilés du prélèvement de décembre 2000 (et toujours selon les deux quantifications envisagées).

Direction moyenne des plus grands écarts entre secteurs opposés pour :	Quantification des écarts par différence		Quantification des écarts par rapport	
Longueur totale	344° ± 58°		3° ± 56°	
Diamètre moyen	4° ± 75°		274° ± 77°	
Diamètre basal	336° ± 60°		2° ± 65°	
Surface transversale moyenne	316° ± 72°		329° ± 71°	
Surface transversale basale	324° ± 68°		358° ± 65°	
Surface de contact avec le sol	354° ± 61°		0° ± 57°	
Volume	355° ± 67°		348° ± 60°	
Moment d'inertie vertical moyen	313° ± 73°		346° ± 74°	
Moment d'inertie vertical basal	93° ± 75°		339° ± 67°	
Taux de ramification	26° ± 66°		2° ± 72°	
<i>Direction moyenne des faisceaux</i>	343° ± 22°	93°	352° ± 11°	274°

Fig.2.47 : Tableau récapitulatif des directions moyennes de plus grande disproportion entre quadrants opposés pour les plants témoins du prélèvement de décembre 2000.

L'instabilité dans le temps des directions dominantes de faisceaux est une expression de celle des directions moyennes de disproportion pour chaque variable. Nous avons donc également quantifié la déviation angulaire de ces directions entre décembre 99 et décembre 2000. Il en ressort qu'aucune n'est stable, exceptée celle des surfaces basales chez les plants ventilés, qui évolue d'une direction de 198° à 200° (resp. de 230° à 243°) avec une quantification des disproportions par différence (resp. par rapport) algébrique. De plus cette direction se rapproche de celle de l'écoulement dans le cas d'une détermination par différence algébrique.

Par ailleurs les plants témoins présentent, selon le même mode de qualification, des directions moyennes certes instables dans le temps mais néanmoins toujours très regroupées vers 242° la première année et vers 343° la seconde (Figs. 2.45 & 2.47). Il est probable que ces directions illustrent un état de concurrence souterrain que l'on sait évolutif (contrairement à la direction du vent artificiel), surtout pendant les premières années du développement caractérisées par de fortes croissances.

Reste que si l'on examine attentivement les valeurs prises par les quadrants présentant les plus importantes disproportions, alors on constate que dans la très grande majorité des cas, l'un d'entre eux est vide. On ne s'étonnera pas d'une telle fréquence étant donnée la largeur moyenne des secteurs vides proche de 70° ± 20° et atteignant plus de 90° pour plusieurs plants. En valeurs réduites, comme c'est le cas ici, les disproportions angulaires sont donc plus le résultat d'une pénurie locale de racines que d'atrophies ou d'hypertrophies comme celles que l'on recherche. La détermination des plus grands écarts entre secteurs opposés est donc assujettie à la présence de "trous" dans le rayonnement racinaire, particulièrement dans le cas d'une quantification par rapport algébrique. Or la localisation tout à fait aléatoire de ces trous (et les racines dévient peu de leur direction d'encastrement) les classe au rang de bruit de fond, mais qu'une étude par quadrant de 90° ne lisse pas suffisamment. Remarquons que le taux de ramification se distingue de cette dépendance au vide du fait qu'il puisse être nul en présence de matière si les racines ne portent aucune ramification.

2.3 Interprétations et bilan

2.3.1 Préambule : Exposition, interception et perception

Les résultats présentés ici, souvent inattendus, illustrent notre méconnaissance des effets du vent sur la croissance végétale et soulignent l'intérêt de recherches sur ce thème marginal. Les brises quotidiennes apparaissent finalement comme pouvant avoir une action morphogène sur le semis de pin maritime. Prospective, la démarche expérimentale qui a conduit à ce résultat présentait par nature un certain risque de stérilité, surtout en présence d'une espèce pionnière et singulièrement rustique, par des moyens d'observation essentiellement visuels et très intégrateurs, limités dans le temps et sans possibilité réelle de répétition. Rappelons en effet que l'écoulement artificiel sur lequel repose toute l'étude se caractérise, sur un cycle de 2 minutes, par une vitesse moyenne de 17 km/h (soit 4,7 m/s *) pendant seulement 10 secondes, avec une pointe furtive à 25 km/h (ou 7 m/s *), puis qui s'annule totalement le reste du temps (1min50s soit plus de 90% de la durée totale d'un cycle). La vitesse moyenne de l'écoulement est donc de 0,55 km/h à peine (moins de 2 m/s *) pour la rangée la plus exposée, l'équivalent des courants d'air frais climatisant les serres et bien moins que le vent naturel (3.3 m/s loin du sol, d'après Météo France). Comment une exposition aérodynamique si infime provoque-t-elle, dans les conditions expérimentales que sont les nôtres, tout à la fois la mortalité des semis, la vigueur accrue des plants, la déviation de leurs branches et de leurs aiguilles, une inclinaison et orientation atypique des tiges, un meilleur redressement en cas de basculement accidentel, voire même certaines dissymétries de l'architecture racinaire ?

* : calculs réalisés à partir de données anémométriques récoltées chaque seconde, Fig.2.6b.

Notions de dose et de réciprocité

La notion d'**exposition** individuelle moyenne ne suffit évidemment pas pour présumer des effets du vent sur la croissance végétale, sa valeur instantanée maximale étant un second paramètre d'importance comme avec tout facteur de l'environnement. Mais plus encore que l'exposition proprement dite c'est en réalité l'**interception** qui rend compte de la réponse végétale, soit une donnée individuelle qui dépend de propriétés physiques et géométriques de la plante (Shropshire, 1979; Niklas, 1992). En toxicologie les caractéristiques de l'organisme qui déterminent l'interception d'une substance étrangère à un instant donné sont usuellement le volume ou la surface externe, selon le mode d'interception associé (contact cutané ou ingestion par exemple; Bounias, 1999). On utilise alors une relation de type *réponse = f(dose)* dite **relation de réciprocité** (Beyl & Mitchell, 1977) en raison de l'équivalence des effets de l'intensité et de ceux de la durée. **La dose** est définie comme le produit de ces deux grandeurs. Ces principes nécessitent implicitement que les mécanismes d'interception soient connus, or ce n'est pas toujours le cas en particulier lorsqu'il s'agit d'étudier les effets d'un chargement mécanique ou ceux de substances endogènes par exemple (voir Guern, 1987 pour une synthèse critique de cette démarche en physiologie végétale pour l'étude des phytohormones). Pour rendre compte par exemple de la réponse d'*Ulmus americana* à une flexion simple de la tige, Telewski et Pruyne (1998) font référence à un "amount of flexure" arbitraire, non individuel et qui correspond à l'intensité de l'effort exercé au point de contact sur une durée fixée. Ce genre de confusion conduit fatalement à une importante variabilité individuelle des relations de causalité contre laquelle on oppose traditionnellement la répétition des observations sur un grand

nombre de plants. Il faut dire que faute de pouvoir maîtriser l'interception physique effective pour la standardiser, l'expérimentateur soucieux d'en rendre compte individuellement s'expose tôt ou tard à une quantification intégrative nécessairement très pointue (de la métrologie au calcul final). Coutand et Moulia (2000) ont ainsi montré que les "amounts of flexure" qui rendent compte du ralentissement d'élongation consécutif à une flexion simple chez la tomate, coïncident en fait avec l'intégration spatiale du champ de déformation longitudinal établi sur l'ensemble de la tige. Dans le cas de nos semis, l'homogénéité des ressources énergétiques placées dans les graines minimise dans une certaine mesure l'impact de l'environnement et de la concurrence sur la variabilité géométrique des plantules. Les semis du premier rang des deux dispositifs de ventilation interceptent donc pendant leurs premières semaines de croissance des "amounts of wind" comparables (tous types de sollicitation confondus) et devraient donc conduire à des réponses également similaires. A deux mois pourtant, les uns connaissent une meilleure croissance que les témoins (Fig.2.20) tandis que les autres ont massivement succombé à la fonte (Fig.2.18). Et de plus, ni l'un ni l'autre de ces résultats ne traduit la thigmomorphogenèse des ligneux telle qu'elle est constamment rapportée dans la littérature (voir Telewski, 1985 soit Fig.1.5 pour illustration).

Comportement transducteur

Par définition, une dose interceptée, au sens le plus large de la notion, ne rend compte de réactions biologiques qu'à la condition *sine qua non* d'avoir été à un moment donné et quelque part, active ou stimulante (Desbiez *et al*, 1992). Pour estimer par exemple la réponse photosynthétique d'une plante à la lumière, on considère l'exposition de ses seuls organes chlorophylliens et on restreint également le rayonnement incident au PAR (pour "Photosynthetically Active Radiations", O.N.F., 1997 par exemple). La quantification de la dose *perçue* impose donc une intégration de la composante active du champ d'exposition, et une intégration non pas systématique et généralisée mais limitée aux zones sensibles du niveau d'organisation inférieur à celui du système étudié. Le problème se trouve ainsi transféré de proche en proche à l'identification et à la localisation des récepteurs biologiques puis à l'établissement de leur mode de **comportement transducteur** (déclenchement, asservissement, interactions avec leur environnement immédiat), travail de longue haleine, fondamental et éminemment physiologique (Shropshire, 1979). Or à chaque niveau d'organisation la variabilité existe, ce que Trewavas (1991) considère d'ailleurs comme la clef de la plasticité comportementale des végétaux. La fermeture des stomates par exemple, est déjà très hétéroclite au sein d'une même feuille. Mieux que la dose globale interceptée, il s'agirait donc en physiologie intégrative, de rendre compte la **distribution spatiale de la stimulation** après avoir préalablement identifié la grandeur qui caractérise son intensité locale ainsi que son mode d'action (Trewavas & Knight, 1994 pour les stimulations mécaniques). Il est clair en particulier que seules les cellules vivantes du xylème peuvent participer à une quelconque perception ou plus généralement à une certaine sensibilité physiologique vis-à-vis des sollicitations mécaniques des axes ligneux, même si les cellules mortes assurent l'essentiel du support et du maintien de ces axes. On envisage d'ailleurs cette sensibilité au sein des rayons ligneux pour expliquer, dans le chapitre 3, la répartition du duramen dans le tronc des arbres adultes. D'autre part les transductions collectives de grande envergure, de nature systémique et diffuse comme celles qui mobilisent l'ensemble de la plante et dont fait partie par nature la transduction mécanique (White, 1979; Amzallag, 1999) ne peuvent être considérées comme instantanées (Kauffman, 1991). On doit donc également avoir recours à une **description dynamique** de la stimulation globale, en tenant compte au minimum de ses différents régimes d'intensité. Et c'est justement sur ce point que les stimulations induites par les deux dispositifs de ventilation "jumeaux" présentés dans ce mémoire diffèrent fondamentalement l'une de l'autre.

Les effets de la répétition

Lorsque la sollicitation cesse, il subsiste à plusieurs échelles et sur des durées qui leur sont propres, différentes traces du processus de transduction depuis les flux de calcium jusqu'aux hormones, pouvant se cumuler aux effets d'une nouvelle stimulation plus tardive. Autrement dit, un système faiblement éloigné d'un état d'équilibre stable n'y retourne pas instantanément. La répétition d'une exposition plus que sa durée totale, maintient donc les stimulations physiologiques qui lui sont associées à un niveau élevé d'intensité. Todd *et al* (1972) par exemple, observent des cinétiques respiratoires qui illustrent cette propriété chez une pousse de *Magnolia* soumise à différents régimes d'exposition au vent (intermittent ou non, Fig.2.48).

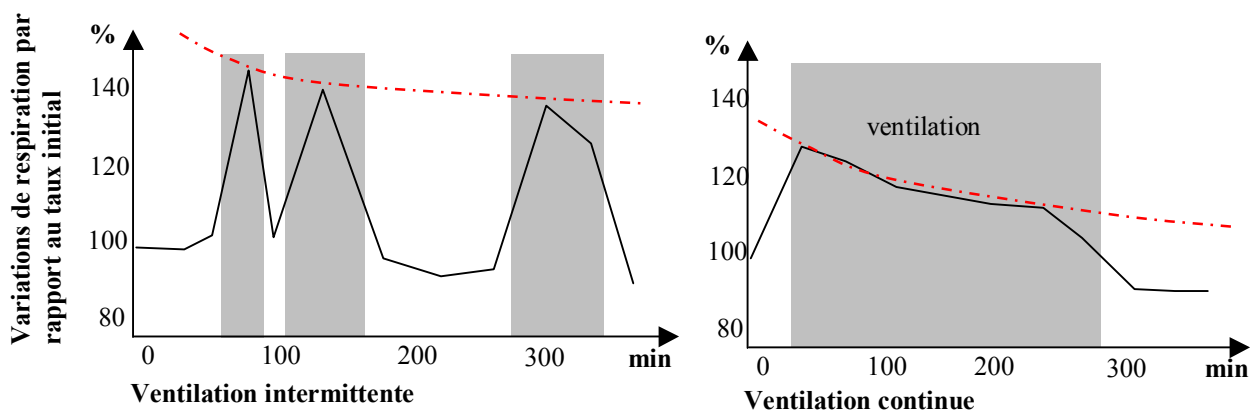


Fig.2.48 : Variation du taux de respiration d'une feuille de *Magnolia* exposée à deux différents modes de ventilation, d'après Todd et al.(1972). Les zones grisées sont les périodes d'exposition à un vent de 7.1m/s.

Le profil des courbes de réponse au stress présentées dans la littérature à différentes échelles d'observation (Telewski, 2000; Beyl & Mitchell, 1977; Brown *et al*, 1995 par exemple), souvent logarithmiques, confirment bien que les systèmes biologiques sont plus sensibles aux variations des stimulations qu'à leurs intensités brutes (Hart, 1989; Guern, 1987; Trewavas, 1991). La **rémanence physiologique** que l'on envisage ici est comparable à la relaxation rhéologique en assimilant les dynamiques de transduction à celles de déformation d'un solide viscoélastique. La vulnérabilité à la fonte que nous rapportons, dépendante de la périodicité de l'exposition au vent (72%, 12% et 2% de perte à mesure que la périodicité diminue, Fig. 2.18), peut s'interpréter comme une illustration de l'**effet cumulatif** d'un stress par répétition.

2.3.2 Fragilisation des plants par ventilation

Spécificité des plantules face au vent

L'interception des stimuli environnementaux implique une série de grandeurs surfaciques ou volumiques dont nous avons vu qu'elles étaient individuelles. Cette étape strictement passive du

processus de perception est donc assujettie à des **lois d'échelles**, soit au dimensionnement des organes et à leur croissance. Il en va d'ailleurs de même pour tous les autres processus physiologiques basés sur des principes physiques tels que le support mécanique ou les transports hydriques. Wadsworth (1959) par exemple, a observé une sensibilité au vent au sein d'un semi placé en soufflerie dépendante de la hauteur individuelle, variabilité qu'il a attribué pour sa part au ralentissement de l'écoulement près du sol. Quand les ordres de grandeurs diffèrent, une analyse dimensionnelle permet de définir les corrections à apporter à une maquette pour que celle-ci soit physiquement représentative d'un phénomène particulier en grandeur réelle. Mais quand bien même ces précautions seraient prises, en biologie une classe d'âge ou de taille donnée ne peut en aucun cas représenter le modèle réduit d'une classe supérieure, en raison des phénomènes de **maturité et d'acclimatation**. Les structures anatomiques, morphologiques et architecturales d'un végétal évoluent sans cesse et connaissent d'importantes transformations métaboliques à mesure de leur développement, comme notamment l'adaptation progressive de leurs "objectifs vitaux" (survie, établissement, dominance, reproduction etc.) Plusieurs travaux (Amzallag, 1997 ou Heutchert & Mitchell, 1983 par exemple) rapportent de surcroît l'existence de cycles quotidiens et saisonniers dans la sensibilité végétale en général. Finalement les plantules se caractérisent donc par plusieurs facteurs de vulnérabilité au stress parmi lesquelles de petites dimensions, d'importantes surfaces externes pour de faibles volumes associés, des tissus primaires encore fragiles et une éventuelle acclimatation à l'environnement tout juste amorcée.

Affaiblissement et difficulté d'accommodation

La périodicité de ventilation aggraverait donc la vulnérabilité naturelle des jeunes semis à la fonte. Quelques travaux relatent justement l'accroissement des dégâts parasitaires et fongiques sur les plantes affaiblies (Shawish & Baker, 1982 par exemple) tandis que d'autres désignent des stimulations de natures variées mais toujours intenses ou persistantes comme sources de cet **affaiblissement** (ONF, 1999 pour la sécheresse et Biddington pour les stimulations mécaniques par exemple). Le renouvellement de l'exposition au vent plus que sa durée pour une même intensité, serait donc à l'origine d'un affaiblissement des plantules. Il s'agit toujours de l'hypothèse d'un cumul des effets du stress par répétition. Faut-il encore que ce stress existe. Or Jaffe et Telewski (1984) rapportent au contraire un renforcement général des végétaux contre les agressions climatiques et parasitaires de toute sorte suite à des chargements mécaniques non traumatiques. L'arrosage quotidien des dispositifs assure d'autre part une alimentation hydrique non limitante des semis et il a été montré qu'une plante ventilée dans ces conditions ne subissait pas de stress hydrique (Grace, 1977 par exemple). Reste néanmoins l'**abrasion** des tissus de protection qui concerne une couche limite superficielle de l'écoulement et dont témoigne un ensablement quasi systématique des semis. A l'échelle et à l'âge des plantules cette pulvérisation minérale prend une importance maximale car elle atteint toute la plante et implique des projectiles proportionnellement considérables. Les blessures infligées déclenchent une série de réactions défensives et curatives coûteuses en énergie, constituent des voies de pénétration privilégiées pour les parasites comme les maladies, et représentent une source incontrôlable de pertes hydriques (Thompson, 1974), le tout se soldant généralement par le sacrifice des tissus atteints. On peut donc sans hésitation parler de stress aux effets durables voire de traumatisme. La plantule affaiblie ne sera sortie d'affaire que si elle parvient à épaissir ses tissus protecteurs et à déployer son système aérien au-delà de la couche limite abrasive. Notons que l'arrosage réduit considérablement l'érosion car le sable humide développe des forces de cohésion qui perdurent à l'état sec (Cordary, 1994). Mais le piétinement et le désherbage mécanique détruisent facilement ces liaisons intergranulaires très fragiles (cf. Tan, 1987 pour un exemple différent de croissance de semis sous influence de l'érosion). A long terme, il existe une parade biologique à la dangerosité de répétition d'un stress. Il s'agit de l'accommodation

physiologique, soit l'ajustement à différentes échelles biologiques des paramètres de tolérance et de sensibilité à ce stress (Firn, 1986; Guern, 1987; Trewavas, 1981 et 1991). C'est d'ailleurs de séries d'expositions cycliques et évolutives tenant compte de cette **capacité d'accommodation** que dépend le succès d'acclimations biologiques (Amzallag, 1997 et Xin & Browse, 2000 respectivement pour la salinité et le gel par exemple), d'entraînements sportifs (Booth *et al*, 1998), de programmes pédagogiques (Lapointe, 2000) ou de traitements thérapeutiques. N'occultons pas, par conséquent, la possibilité d'une acclimation au vent difficile en condition de répétition trop fréquente pour expliquer les différences de mortalité rapportée ici selon les régimes d'exposition.

D'autres observations seraient bien entendu nécessaires pour hiérarchiser ces hypothèses de mortalité par ventilation chez le jeune semis (de pin maritime), à commencer par la **répétition de l'expérience** en disposant les individus témoins à proximité immédiate des plants ventilés (rapprochement des conditions de croissance), directement parmi ces derniers grâce à des brise-vent ou sous le bras porteur du dispositif par exemple. Il serait également du plus grand intérêt de tester d'une part s'il s'agit bien d'une vulnérabilité propre au très jeune semis en les exposant plus tardivement au vent, d'autre part si cette mortalité est bien liée à l'abrasion en modulant cette dernière (une diminution peut s'obtenir par un désherbage strictement chimique et une accentuation par un sarclage régulier). Une réponse définitive à ces questions permettrait finalement d'éviter la mortalité des semis afin d'effectuer **l'étude comparative de croissance prévue initialement** pour des expositions au vent en moyenne identiques mais de périodicités en revanche différentes (à priori le rapport de 10 proposé pour préliminaire dans cette thèse entre les périodes de ventilation à comparer n'est pas à revoir).

Notons bien pour finir que l'abrasion, l'ensablement et l'érosion éolienne atteignent des niveaux extrêmes sur la côte atlantique (cf. figure 2.1 et Laroza, 1984 qui retrace l'histoire de Notre-Dame de la Fin des Terres) mais que **la salinité** de l'air est alors un autre facteur de mortalité largement aussi déterminant. Nos conditions expérimentales, bien que plus proches des conditions naturelles que celles des cultures sous serre ou en pots, restent encore assez artificielles (arrosage, traitement antifongique, protection physique contre les prédateurs et ventilation régulière d'un sol nu et régulier). Il serait donc abusif de vouloir étendre nos observations aux conditions d'établissement réelles des semis, par ailleurs assez mal connues hors pépinière. Ainsi propose-t-on dans le commerce **des protections contre le gibier**, dont l'action est semble-t-il largement déterminante à cet âge. Et il en ressort finalement que l'absence de vent induite par certaines de ces protections décuple les attaques fongiques et les pourritures de la tige, au point que l'on préconise aujourd'hui l'usage de manchons aérés. Les interactions qui s'instaurent entre tous les facteurs de l'environnement susceptibles d'agir sur la croissance d'une plante sont nombreuses, et l'expérience en conditions réelles est souvent à ce titre un précieux prérequis à la modélisation ou à d'autres expérimentations plus conditionnelles.

2.3.3 Augmentation de croissance par ventilation

Optimisation des transferts par turbulence

Après la traversé sélective de la couche limite abrasive, les semis connaissent peu de pertes (Fig.2.18). D'une part le développement inclut implicitement un renforcement des semis que Tan (1987) avait déjà noté en d'autres circonstances (en environnement d'altitude) et d'autre part la fonte est une pourriture spécifique des plantules. Dès lors, les semis du dispositif de ventilation lent se distinguent par une croissance nettement accrue par rapport aux témoins (Figs. 2.20 & 2.21) qui coïncide par ailleurs avec les taux d'affection par la rouille (Fig.2.19). Cette pathologie particulière est en effet naturellement dépendante de la vigueur des plants du fait qu'elle ne s'attaque qu'aux pousses (Desprez-Loustau, 19.; APFA, 19.). Il est pourtant très largement admis dans la littérature que le vent inhibe la croissance primaire voire ne l'affecte pas (Telewski, 1995; Chapitre 1). Mais il s'agit toujours de réactions à des stimulations strictement mécaniques ou à un vent durable et soutenu. Sitôt que l'on aborde les quelques études traitant des effets d'un vent de faible amplitude sur l'activité végétale, on découvre en revanche qu'**il existe des vitesses optimales d'écoulement de l'air pour la croissance** (Wilson & Wadsworth, 1958; Wadsworth, 1959; Vignes & Carles, 1977). Nous avons vu au Chapitre 1 que les turbulences réduisent la résistance aux transferts et accentuent les échanges convectifs entre la plante et l'atmosphère. Cette accentuation peut avoir un effet stimulant sur la croissance si l'eau est en quantité suffisante et si les feuilles ne sont pas endommagées par le vent, mais dépend du control stomatique (Chapitre 1). La complexité de ce control justifie à lui seul la variabilité de vitesse optimale de ventilation pour la croissance qui ressort de la littérature. Néanmoins cette vitesse existe pour de nombreuses espèces en situation de ventilation continue et elle est alors très faible (par exemple 0.3m/s pour *Brassica napus* d'après Wilson & Wadsworth, 1958 et 1.5m/s pour l'épinard d'après Vignes & Carles, 1977). Pour ce qui est de nos propres conditions expérimentales, on peut remarquer que les plants ventilés sont plus massifs que les plants témoins pour la même quantité d'aiguille (masses sèches mesurées en juillet 99, Fig.2.25) ce qui indiquerait une meilleure assimilation carbonée (quantité de matière fixée / quantité d'aiguilles nécessaires). Vignes et Carles (1977) notent à ce sujet que l'optimisation de croissance apportée par la ventilation sur un semis d'épinard n'est pas physiologiquement induite par une modification de leur capacité assimilatrice (exprimée ici comme l'assimilation nette de CO₂) mais simplement par une meilleure **pénétration passive et physique du CO₂** dans les cavités sous-stomatiques. Les plants témoins ayant une croissance normale alors qu'ils sont soumis au vent naturel, en moyenne plus intense que le vent artificiel, cette amélioration bénéficierait plus du caractère périodique de la ventilation que de sa vitesse moyenne. Et cette proposition coïncide tout à fait avec les résultats de Farquhar et Eggleton (2000) obtenus à partir d'un modèle de transfert à l'aplomb d'un couvert de graminées. Ces auteurs ont déterminé en effet que le volume d'air transféré vers le haut lors de l'exposition du couvert végétal à un vent périodique, dépendait du caractère pulsatoire de l'écoulement et non de son intensité. Reste que le fonctionnement physiologique des végétaux est basé sur **des équilibres dynamiques** (Amzallag, 1997 et 2001) uniquement possibles dans une certaine gamme de périodicité. L'alternance du jour et de la nuit est vitale à ce titre, en raison de saturations et de carences internes. Pour les environnements d'évolution plus aléatoire, Kauffman (1991) propose l'apparition d'un équilibre dynamique et d'une auto-organisation des systèmes complexes à partir d'une modélisation en réseaux booléens (aléatoires). Cette genèse d'organisation à partir de comportements chaotiques tient à l'émergence inévitable de cycles préférentiels en raison du nombre fini d'éléments en interaction. Il serait intéressant pour notre étude de savoir si de tels équilibres dynamiques se mettent en place en situation d'exposition parfaitement périodique, et le cas échéant comment ces équilibres évoluent à long terme. Grace et Russell (1982) notent d'ores et déjà à ce sujet, que les variations de transpiration induites par une ventilation diurne diffèrent sensiblement de celles induites par la même ventilation exercée de nuit. Le caractère à la

fois pulsatoire et périodique de la ventilation pourrait donc optimiser les transferts dynamiques qui régissent la croissance végétale et avoir *in fine* un effet stimulant sur cette dernière. Il s'agirait donc ni plus ni moins que de la propriété cumulative déjà évoquée, induite par répétition d'une sollicitation non plus stressante mais stimulante.

Sélection précoce et autres hypothèses

D'autres hypothèses peuvent toutefois expliquer l'amélioration de croissance que nous avons observée comme par exemple une activité photosynthétique non pas plus efficace mais simplement plus durable. Nos observations trop espacées dans le temps ne permettent pas d'étayer cette proposition. Une autre hypothèse que l'on peut également avancer comme origine de la vigueur des plants ventilés est **un effet sélectif du démariage**. La ventilation ayant été déclenchée dès la germination, elle est en effet particulièrement discriminante (car affaiblissante) transformant le démariage à un mois en véritable sélection. Les hiérarchies qui s'instaurent d'une année sur l'autre au sein d'une même plantation sont reconnues pour être assez mal corrélées entre elles. L'hypothèse d'une hétérogénéité édaphique est pour sa part peu probable pour plusieurs raisons. 1 Les masses sèches obtenues en septembre 98 (Fig.2.24) montrent que s'il existe une différence d'accès à l'eau entre parcelles témoin et ventilée, alors c'est en faveur des plants témoins qui investissent proportionnellement moins de biomasse racinaire. Plusieurs travaux ont mis en évidence en effet qu'un déficit hydrique déclenchait une importante prospection souterraine au détriment de la croissance aérienne (Clausnitzer & Hopmans, 1994 par exemple). 2 Un arrosage quotidien assure de toute façon que l'accès à l'eau n'est jamais limitant. 3 D'après Saur (1989) qui détermine pour le pin maritime un PH de sol idéal de 5.5, les plants témoins sont à nouveau favorisés (PH de 5.7 contre 6.3 pour les semis ventilés, Fig.2.6a). 4 Seule une disparité minérale ou organique pourrait finalement expliquer nos observations mais jamais une telle hétérogénéité de croissance n'a été observée dans l'enceinte de la pépinière. De plus la parcelle dont nous avons disposée a fait l'objet de nombreux labours homogénéisants et aucun des symptômes de carence minérale présenté par Saur ne s'est manifesté sur nos semis (cet auteur souligne d'ailleurs la frugalité notoire du pin maritime).

Pour finir, les remarques qui ont clôturé la question de la mortalité sont à nouveau valables. D'abord il ne s'agit que d'une étude particulière non répétée, dont les résultats demanderaient à être validés par **d'autres essais plus instrumentés** et surtout dans des conditions mieux maîtrisées. Ensuite **les effets de la répétition** d'une stimulation ou d'un stress **sont une question clef** que le dispositif présenté ici permet d'aborder dans le cas particulier du vent.

On pourra toutefois également **tester l'hypothèse d'une sélection assistée par ventilation** étant donnée l'intérêt pratique évident qu'un tel résultat représente, en évitant par exemple l'opération de démariage. Et si cette amélioration s'avère bel et bien corrélée à une exposition au vent, il serait intéressant dans un second temps d'explorer son potentiel, en faisant varier les paramètres de l'écoulement et les conditions de culture. Reste évidemment que seule une approche écophysiological permettrait de mettre à jour les mécanismes sous-jacents et d'orienter les observations sur des processus moins intégrateurs que la croissance (flux d'hormones ou de calcium, de sève et d'assimilats par exemple).

2.3.4 Stimulation des tropismes par ventilation

Phototropisme d'origine aérodynamique

A mon sens, l'apport le plus original des travaux présentés dans ce mémoire concerne la **possibilité d'excitation et d'interactions des mouvements de croissance** par ventilation. A trois ans, les semis du dispositif de ventilation lent sont bien vigoureux et verticaux, comme on s'y attend à priori face à une ventilation de si petite ampleur, mais en les examinant de plus près, en dehors de leurs dimensions étonnantes on constate la présence fréquente de courbures basales (un profil à deux ans est présenté Fig.2.33). L'importance de l'histoire des chargements et des effets d'échelle prend ici tout son sens car on voit bien qu'une inclinaison des semis non seulement a eu lieu (Figs. 2.26 à 2.31) mais également n'est pas sans conséquence durable.

Les tropismes sont typiques des jeunes semis qui doivent déterminer la meilleure disposition spatiale à adopter pour assurer rapidement leur autonomie et leur survie. Leur dimensionnement et leur constitution favorisent cette aptitude aux mouvements endogènes (tige turgescente, fine et de faible conicité) mais du même coup les rend également vulnérables aux chargements mécaniques (la première année en particulier du fait de l'absence de croissance cambiale). Ainsi les plantules de plein champ doivent composer avec trois principales perceptions de l'environnement que sont la pesanteur, la lumière et le vent. La **pesanteur** est un impondérable qui gouverne la croissance primaire, l'hypothèse dominante de graviperception reposant sur l'action mécanique de corpuscules pesants (les amyloplastés, composés principalement d'amidon comme leur nom l'indique) sur les parois cellulaires ou sur le squelette cytoplasmique (Björkman, 1988). La **lumière** quant à elle, est une priorité vitale indispensable, mais en l'absence de conditions d'éclairage limitantes (il n'y a pas d'ombrage remarquable, Fig.2.32) aucun phototropisme n'est attendu chez nos semis (le facteur zéta qui dépend de l'importance relative des rayonnements du rouge et du rouge lointain détermine l'occurrence du phototropisme, ONF, 1997). Enfin l'action du **vent** se traduit par une oscillation de la plantule sous les actions concomitantes d'un chargement moyen (une flexion-torsion quasi statique) et de nombreux efforts aléatoires. Pendant les premiers mois de croissance, l'ensablement augmente néanmoins l'importance relative de la composante statique du déplacement. Quel(s) facteur(s) de l'environnement va(vont) déterminer la direction de redressement à suivre par la plantule en réponse à ce déséquilibre ? Une méthode de détermination de la direction à suivre pour atteindre un état d'équilibre compétitif (stable) serait d'explorer les états physiologiques voisins par de petits déplacements tests tels que ceux qui caractérisent justement les plantules (circumnations), mais nous n'avons pas connaissance de travaux traitant de la possibilité d'une telle fonction de ce mouvement. Quoi qu'il en soit réellement, la plantule conserve en permanence sa capacité de perception multiple, de sorte que tout tropisme est probablement plus le **résultat d'un compromis** (souple et évolutif) que de l'élection d'une unique voie d'orientation parmi plusieurs possibles (risquée). Selon ce principe il suffirait donc de diminuer l'influence d'une perception pour accentuer les effets d'une autre, ce que plusieurs cas de figure attestent justement. Par exemple, en ne retenant pour l'instant que la pesanteur et la lumière, l'atténuation des effets du rayonnement par un éclairage diffus stimule les réponses gravitropiques. Cette situation correspond aux conditions naturelles de croissance en plein air, comme celle de nos semis témoins où les tiges sont apparemment droites. A l'inverse et toujours pour illustration, il suffit de lever l'influence de la gravité par utilisation d'un clinostat pour exacerber les réponses phototropiques (cas rapporté par Hart, 1989). La **perception multiple** des stimuli est **nécessaire** à ce mode de fonctionnement intégrateur puisqu'il s'agit d'établir un compromis. Ainsi les cultures en apesanteur ne manifestent pas de phototropisme de

même que les pousses étiolées n'expriment pas de gravitropisme (Handgarter, 1997). Quelques travaux ont tenté de découvrir les origines de ce couplage physiologique en restreignant leurs observations aux mécanismes de perception (effet de l'activité des phytochromes sur la sédimentation des amyloplastes par exemple, par Britz et Galston, 1982 puis par Vitha et al, 1998), mais infructueusement. A l'autre extrémité de la chaîne de transduction on constate en revanche que la plupart des tropismes de type primaire résultent d'une extension cellulaire différentielle que l'on suppose induite tantôt par un différentiel de concentration en auxine, tantôt à une hétérogénéité de sensibilité des tissus à cette hormone (conflit d'opinion bien résumé dans Trewavas & Cleland, 1983). Les tropismes secondaires semblent également dépendre de cette hormone, comme l'illustre le phénomène de dominance apicale et de redressement traumatique (par exemple Cline, 1997). Il y aurait donc plusieurs causes pour un même effet, permettant de la sorte qu'apparaisse un compromis. L'auxine est un médiateur possible mais il est plus probable qu'un jeu complet de substances de croissance conditionne en réalité ce compromis. En ajoutant les stimulations aérodynamiques à la liste des stimuli producteurs d'hormones, on peut rendre compte d'une accentuation par ventilation des tropismes latents ou engagés, tels que l'héliotropisme. Il en résulte une inclinaison globale définie par la superposition d'un affaissement passif dans la direction du vent et d'une croissance active vers le soleil (voire également d'un redressement gravitropique). Les inclinaisons, orientations et formes de tige dépendent ainsi de la provenance du vent. La déviation globalement constatée vers le sud-sud-est est bien héliotropique puisque son intensité est réduite lorsque le rayonnement direct est de moindre importance par rapport au rayonnement diffus (Fig.2.31, l'été 99 se caractérise en effet par un temps nettement plus gris que celui de 98).

On peut par ailleurs remarquer qu'une inclinaison au sud est manifestement bénéfique puisque les individus du quadrant sud sont les plus développés (Fig.2.22 pour les hauteurs, Fig.2.24 pour les masses sèches). La **déviati**on passive des branches et des aiguilles dans la direction du vent (Figs. 2.34 & 2.35) conditionne l'interception lumineuse puisqu'elle modifie les proportions respectives d'aiguilles d'ombre et de lumière, et change leur distribution spatiale globale. Les individus exposés à un vent de sud, déviés vers le nord, sont donc défavorisés. Notons que la déviation des aiguilles est nettement plus prononcée que celles des tiges, probablement en raison de mécanismes de croissances radicalement différents. Une élongation par la base (cas des aiguilles) cumule en effet les courbures.

Nos observations cette fois-ci, on fait l'objet d'une répétition l'année suivante mais sur le même site. Une répétition à nouveau, toujours en situation mieux maîtrisée, ainsi que **des mesures physiologiques** visant à analyser les réactions au vent à l'échelle cellulaire, serait bien entendu nécessaire. On peut imaginer également des essais de ventilation périodique utilisant des **éclairages artificiels** limités à certaines tranches du spectre de la lumière naturelle, jusqu'à identifier les longueur d'onde responsables du couplage vent / héliotrope (voire photo-) tropisme.

Gravitropisme d'origine aérodynamique

Un changement d'objectif marque le développement du semis à partir de sa seconde année de croissance. Il devient moins question d'assurer la survie que la dominance. Autrement dit le tropisme latent est à dominante non plus phototropique mais gravitropique, en même temps qu'un important taux de croissance radiale décuple l'efficacité du redressement secondaire (Fig.2.21). Une importante croissance primaire de direction verticale contribue également à diminuer l'inclinaison

globale des tiges (pour de simples raisons géométriques) mais l'augmentation concomitante de poids propre a un effet antagoniste. De nombreux profils de redressements obtenus pour les plants artificiellement inclinés à 45° présentent en effet un affaissement dû à cette action durant les premières semaines de croissance (Fig.2.36). Par la suite il apparaît clairement que **le redressement secondaire par maturation est exacerbé** par la ventilation artificielle sans que le redressement gravitropique primaire par turgescence ni la croissance primaire verticale ne soient en revanche affectés. Les comparaisons avec d'autres travaux sont difficiles, les effets simultanés du vent et d'une inclinaison sur le redressement des tiges n'ayant apparemment pas été abordés. Castéra et Fournier (1990) comparent le redressement terminal de deux pins inclinés à 45° dont un, soutenu par un tuteur, développe le meilleur redressement, mais l'expérience a eu lieu en serre. Loup et al (1991) pour leur part font une analyse mécanique du redressement d'un individu de 4 ans incliné à 45°, si important qu'une seconde vague de bois de compression a même été formée pour s'opposer à la courbure excessive induite par la première. Cette contre-réaction est connue sous le nom d'autotropisme (fréquent chez les champignons ou les graminées selon d'autres mécanismes, Björkman, 1988). Mais l'inclinaison dans ce cas a eut lieu au moment du débourrement et par déracinement d'un arbre plus âgé que nos semis et de pleine terre. Les mesures effectuées sur les rondelles basales de nos pins montrent par ailleurs que les individus verticaux exposés au vent périodique investissent tout de même 18.8% de leur accroissement en bois de compression ou en tout cas en un bois qui en a l'apparence (Fig.2.39). Une proportion surfacique semblable de 22.5% est déterminée à la base des semis directs ventilés (Fig.2.40), indépendamment de leur position dans le dispositif (soit de leur inclinaison phototropique antérieure). Malheureusement, s'agissant d'observations basales, nous ne savons pas si des contre-réactions ont assuré l'autotropisme (la rectitude) des tiges. Quoi qu'il en soit, un vent léger peut induire la formation d'un bois atypique. Telewski (1995) précise que la durée d'inclinaison de la tige dans le champ gravitationnel doit être suffisante pour induire une perception. Il est probable néanmoins que l'arbre dispose de multiples moyens pour percevoir ses déplacements dans l'espace, selon la nature statique ou dynamique de ces derniers, et en particulier que le comportement des amyloplastés soit plus adapté à tenir la verticalité de la croissance primaire (en agissant comme des niveaux), qu'à organiser le redressement secondaire des tiges, plus intégrateur. Sievers et Hejnowicz (1992) indiquent d'ailleurs que ces amyloplastés sont de moins en moins libres de leurs mouvements à mesure que l'on s'éloigne des extrémités d'axe en raison de l'épaississement progressif du squelette cytoplasmique. De plus les cellules mortes constitutives du bois sont de fait insensibles, de sorte que seules les cellules immatures ou les parenchymes pourraient assurer la graviperception ou plus exactement la perception d'un changement de position. Mais peut-on concevoir que d'un côté la perception lumineuse soit basée sur toute une série de capteurs spécialisés par tranche de longueurs d'ondes et que d'un autre côté la ventilation, qui est une éventualité largement aussi sélective que la lumière pour les arbres, soit assimilée à un simple déplacement par rapport à l'aplomb sensé servir de référence ? Des végétaux mutants privés d'amyloplastés continuent d'ailleurs d'exprimer une sensibilité à la pesanteur (Barlow, 1995). L'Arabette des Dames (*Arabidopsis thaliana*), puisque c'est d'elle qu'il s'agit, est une petite plante dont l'exposition au vent n'est pas un problème de survie. Il serait donc vraiment très intéressant de pouvoir effectuer la même mutation sur une espèce ligneuse d'envergure. L'établissement et le maintien manifestement très efficaces de structure aussi colossales et aussi dépendantes de contraintes physiques que les arbres impliquent nécessairement une perception et une coordination mécanique. Aucun chargement endogène ne compromet l'intégrité de l'arbre qui ne s'écroule jamais sous son propre poids ni sous celui des précontraintes à cœur (le chapitre 3 propose l'hypothèse d'une formation plus ou moins mécanique du duramen). Deux hypothèses non exclusives apparaissent alors pour expliquer l'amélioration de redressement par ventilation régulière. La première est qu'il s'agit d'un **effet secondaire de l'amélioration de croissance**, que l'on constaterait peut-être de façon plus évidente si la population étudiée était plus homogène (Fig.2.38, les accroissements ne sont pas significativement différents, mais la proportion

de bois de compression si). La seconde est que s'il existe **une perception mécanique de l'inclinaison** en raison du poids propre des tiges, alors celle-ci se trouve réduite et **dégénérante en situation d'équilibre** purement **statique**, mais renouvelée et **exacerbée lorsque l'équilibre est dynamique**, grâce aux inerties révélées par le vent. Autrement dit, en absence de vent seule une augmentation de masse informe les cellules périphériques de l'inclinaison de la tige, tandis que des oscillations libres dissymétriques amplifient et entretiennent en revanche cette information. L'axe est alors en mesure de réagir plus efficacement (ou rapidement). Ce mode de perception a un autre avantage. Il permet à un axe convenablement orienté de **réguler sa forme** car l'inertie est une grandeur mécanique qui rend compte en fait de la répartition de matière dans l'espace. On peut aussi avancer l'hypothèse du paragraphe précédent, selon laquelle plusieurs stimulations différentes peuvent contribuer à la réalisation d'un redressement d'axe préétabli. Les déformations élastiques exacerberaient donc le redressement gravitropique par exemple en augmentant les taux et concentrations hormonales qui en sont à l'origine, ou en orientant les microfibrilles pariétales (Fisher & Cyr, 2000), voire en agissant plus en amont encore, sur la disposition des microtubules cytoplasmiques (Lintilhac & Vesecky, 1981). La perception cellulaire des déformations n'est pas encore élucidée, mais on peut néanmoins remarquer que de manière générale le fonctionnement d'une protéine dépend de sa conformation géométrique. L'étude de l'effet de déformations voire de pressions, sur le jeu de construction biochimique qui régit l'activité cellulaire à l'échelle de la molécule, représente déjà à elle seule tout un champ d'investigation (où l'on retrouve les notions de variabilité, de plasticité morphologique, de tolérance, d'évolution et d'adaptation etc.)

Bien sûr on ne peut pas terminer cette discussion sans rappeler qu'il s'agit d'une étude particulière qui mériterait d'être validée par une répétition. Les effets du vent sur la **qualité du bois de réaction** formé au cours d'un redressement de l'arbre mériteraient des travaux anatomiques et chimiques complémentaires. Parallèlement, des modèles biomécaniques de croissance permettraient de déterminer la contribution à attribuer au seul **effet géométrique de la croissance cambiale** sur le redressement. Notons par ailleurs que nos résultats ont sans doute bénéficié de **deux conditions expérimentales particulières** : 1 une **inclinaison tardive** alors que la croissance secondaire est déjà bien entamée, limitant l'impact de la croissance primaire sur le redressement, et 2 une **sollicitation pulsatoire** (1 seconde d'exposition toutes les 2 minutes) qui met en lumière l'effet des oscillations libres amorties sur le redressement (période transitoire de retour à l'équilibre initial) en réduisant au minimum la durée de l'oscillation forcée (période de stricte exposition).

2.3.5 Adaptations architecturales des racines induites par ventilation

En dehors de leur taille et notamment de leur profondeur maximale d'enracinement, les systèmes racinaires (élagués) des plants ventilés et témoins sont morphologiquement comparables, autant que l'on puisse en juger à travers les seules grandeurs biométriques que nous avons considérées et sous la forme adimensionnelle que nous avons établie (Fig.2.41). Par ailleurs, l'analyse classique qui consiste à comparer les secteurs disposés en quadrature par rapport à la provenance du vent ne donne les mêmes résultats selon le mode de comparaison choisi. Enfin la variable géométrique sélectionnée pour rendre compte des disproportions importe peu, en définitive, dans l'identification du secteur ou couple de secteurs remarquable. Toutefois la disproportion la plus significative d'un point de vue statistique, correspond à **une hypertrophie des racines sous le vent** et non à une atrophie ou ramification des racines au vent. Reste que les plants témoins se caractérisent à deux ans par des disproportions du même ordre que les ventilés (Fig.2.42)

et que des disproportions plus prononcées existent dans d'autres directions que celle du vent chez les plants exposés. Nous avons vu qu'il existe une importante variabilité individuelle de la direction de plus grande disproportion, toutes variables confondues, en raison de la présence de larges secteurs sans racines. Cette dispersion considérable, à priori aléatoire, enlève tout sens à la recherche d'une direction moyenne d'extension racinaire à l'échelle de l'individu. Cela signifie également qu'une éventuelle adaptation biomécanique de l'architecture racinaire est sous très forte dépendance de la croissance primaire et notamment de l'émission des racines du second ordre. La présence du pivot réduit par ailleurs l'intensité des déformations réparties dans ces racines. Les directions moyennes que nous avons déterminées pour la population extraite, se caractérisent donc par une importante dispersion (variabilité spatiale) mais également par une certaine déviation dans le temps, riche d'information. On peut considérer en effet que la stabilité dans le temps de cette direction traduit l'existence d'un paramètre environnemental également stable et orienté selon cette direction (vent, concurrence, exposition solaire...). La surface de section droite à l'encastrement est alors la seule grandeur géométrique à la fois orientée dans le sens des vents dominants et qui distingue les individus ventilés des témoins. Mais nous ne disposons que de 2 dates d'observations. Il semble qu'en l'absence de concurrence sensible et surtout qu'en présence d'un sol meuble et régulièrement ennoyé, le pin maritime ait développé sa résilience biologique plutôt que sa résistance mécanique en réponse au déracinement par le vent. **Savoir se remettre d'un choc plutôt que d'y résister.** Les racines traçantes ne sont pas émises préférentiellement dans la direction du vent mais en revanche toutes se prolongent longuement telles des câbles et peuvent assez bien se déchausser du sol. Les individus côtiers au port prostré témoignent de cette aptitude à supporter le basculement, que l'on constate également en observant les nombreux arbres couchés par la tempête de décembre 1999 encore en place aujourd'hui et souvent bien vivants. Il existe également une importante variabilité dans le comportement mécanique de l'ancrage chez le pin maritime, en fonction de son âge. Coutts et al (2000) ou Brown et Kulasiri (1996) ont souligné l'importance de la distribution radiale des racines dans la qualification mécanique de l'ancrage. En complément de l'indication de déséquilibre de l'ancrage apportée à échelle individuelle par la largeur du plus grand secteur vide, il serait intéressant de rendre compte plus exactement de la répartition de matière en déterminant notamment les axes principaux d'inertie des systèmes racinaires. A défaut on pourra également réduire l'impact des espaces vides dans nos calculs de direction moyenne en les déterminant sur un unique système racinaire résultant de la superposition de tous les individus d'une même famille. Une analyse statistique en composantes principales permettrait par ailleurs de limiter ces calculs aux variables géométriques les plus explicatives des différences architecturales.

Ceci étant, plusieurs travaux dans la littérature rapportent en complément de l'épaississement des racines sous le vent, une ramification prononcée des racines au vent (chapitre 1), ce qui n'est pas le cas ici. Et il ne s'agit pas d'une particularité de l'espèce puisque cette disproportion en ramifications s'observe bien chez le pin maritime adulte (Stokes, 2001) ou chez des individus plus jeunes (Danjon, communication personnelle). Nos propres observations toujours suite aux dégâts de la tempête de décembre 1999, montrent que les racines sectionnées ou endommagées réitèrent fortement quand elles survivent. On sait par ailleurs qu'un traumatisme est suivi par la production d'un cal, lequel peut conduire à l'apparition de racines adventives si les conditions d'humidité et de température le permettent, c'est même un principe largement utilisé pour le bouturage. Or les pins de notre dispositif de ventilation ne subissent pas de tels traumatismes, tout juste a-t-on pu constater l'apparition de racines adventives à la base des tiges les plus irritées. Enfin, non seulement l'exposition est faible et temporaire mais en plus l'écoulement occupe un volume invariable qui affecte donc progressivement une proportion du houppier de plus en plus faible. On voit à nouveau l'intérêt d'une notion de dose relative au végétal et non pas absolue dès qu'il s'agit de rendre compte de ses stimulations environnementales.

2.4 CONCLUSION

Le dispositif de ventilation périodique que nous avons mis au point est robuste, son comportement est fiable à long terme et ce malgré une utilisation permanente dans les conditions climatiques extérieures de la région Aquitaine (il s'est montré insensible aux coups de vent en particulier à la tempête de décembre 99, aux pluies diluviennes qui ont suivi et précédé, ainsi qu'aux canicules comme aux gelées). Ses dimensions imposent un rapport caractéristique période /durée d'exposition de 120 ($\zeta=T/\tau$ soit 20min/10s ou 2min/1s pour les deux vitesses de rotation envisagées ici). Sous cette condition d'exposition dès la germination et sous couvert d'un semis direct effectué en juin (en terre ordinaire, sans engrais), puis uniquement assistée par un traitement antifongique contre la fonte, un démariage à 1 mois, un arrosage journalier et une protection physique contre les prédateurs (faute de connaissance, on ne peut pas se permettre de restreindre ces paramètres circonstanciels aux plus influents), alors on peut dire que chez le pin maritime :

- la vulnérabilité à la fonte est accentuée par une augmentation de T (malgré un traitement antifongique préventif),
- cette vulnérabilité est même délétère pour T = 2 min (en considérant que plus de 70% de mortalité revient à la perte du peuplement),
- la croissance des survivants à cette attaque est nettement améliorée, en hauteur comme en biomasse, par une exposition artificielle au vent (T = 20 min),
- une inclinaison précoce et des flexuosités ultérieures se développent, malgré la faible vitesse moyenne de l'exposition (moins de 2m/s pour la rangée la plus exposée),
- cette morphogenèse aérienne est dépendante de la direction et de la vitesse du vent,
- elle concerne également les premiers rameaux et surtout les aiguilles,
- la morphogenèse souterraine se caractérise par un épaississement des racines placées sous le vent, uniquement perceptible à deux ans et à l'échelle du peuplement,
- les tropismes sont exacerbés : le redressement gravitropique secondaire pour T = 2 min (sous condition d'un basculement tardif des plants et d'une croissance en pot) et un héliotropisme précoce (avant un an) pour T = 10 min.

Un réflexe de précaution consiste bien entendu à insister sur la nécessité d'une répétition (au moins) de ces observations inattendues. Néanmoins, le confinement géographique, une analyse de sol préliminaire et surtout l'ensemble des relevés météorologiques effectués à partir d'avril 2000, montrent de concert qu'une étude comparative entre les parcelles est admissible. L'utilisation de plants cultivés en pots pour ce qui concerne l'étude particulière du redressement gravitropique assure également une certaine homogénéité des conditions de croissance et donc à nouveau **la pertinence d'une étude comparative**. Rétrospectivement, il est clair néanmoins que **des mesures complémentaires de nature physiologique auraient été d'un grand secours** pour formuler et effectuer le tri des hypothèses explicatives avancées. L'utilisation du dispositif présenté ici est par ailleurs limitée par les dimensions transversales de l'écoulement relativement à la taille finale des plants et par un rapport $\zeta=T/\tau$ immuable. Ces contraintes sont facilement contournables (changement de ventilateur, modification de la taille du bras porteur, utilisation d'un second ventilateur en remplacement du contrepoids etc.) Fondamentalement, il est nécessaire de découpler nos observations et **d'approfondir les différents points abordés** dans ce chapitre, **indépendamment les uns des autres** (croissance en biomasse, morphogenèse, gravitropismes

primaire et secondaires, phototropisme, mortalité etc.), sans hésiter à utiliser des espèces plus adaptée à l'observation de chaque phénomène et dans des conditions optimisées pour chaque observation particulière.

Notre étude exploratoire et préliminaire, essentiellement descriptive, ayant seulement pour but d'acquérir du savoir et du savoir faire, tout en soulignant l'intérêt de recherches collectives et pluridisciplinaires sur les réactions végétales au vent quotidien, l'objectif de ce point de vue est atteint. Le secours des spécialistes des autres disciplines concernées tels que les anatomistes et physiologistes est bien entendu nécessaire pour avancer sérieusement sur cet axe de recherche, en particulier sur **la question de la mécanoperception**. Le renouvellement de l'exposition au vent et le cas particulier d'une répétition régulière et fréquente sont des points clés à approfondir (adaptation biomécanique, **control non destructif régulier assuré par le vent quotidien...**). Reste qu'il est difficile d'étendre nos observations aux conditions naturelles de développement, ainsi qu'à très long terme. Un prolongement intéressant de ces travaux préliminaires serait donc d'étudier l'évolution de nos semis après leur conditionnement juvénile au vent artificiel, en s'attachant en particulier à savoir si la vigueur et les adaptations racinaires se maintiennent à long terme.

- TROISIEME CHAPITRE -

***ETUDE DENDROMETRIQUE DU PIN
MARITIME FACE AU VENT :
FORMATION DU BOIS DE CŒUR (A 50 ANS).***

SOMMAIRE

Introduction	89
3.1 Indices en faveur d'une intervention du vent dans la duraminisation	89
3.1.1 Quelques caractéristiques du duramen	89
<i>Particularités technologiques</i>	89
<i>Apparition et propagation radiale</i>	90
<i>Distribution longitudinale</i>	90
<i>Période de formation</i>	91
<i>Etat des éléments conducteurs</i>	91
<i>Etat des parenchymes</i>	92
<i>Zone de transition</i>	92
3.1.2 Discussion préalable : Fonctions et causes possibles de la duraminisation.....	93
<i>Interactions biomécaniques avec la croissance cambiale</i>	93
<i>Corrélation 1 : Déformations passagères élastiques</i>	94
<i>Corrélation 2 : Endommagements mécaniques</i>	95
<i>Corrélation 3 : Epuisement physiologique</i>	96
3.1.3 Etude proposée.....	97
3.2 Protocoles expérimentaux	98
3.2.1 Matériel végétal	98
3.2.2 Mesures et calculs.....	98
<i>Qualification sommaire de la géométrie des tiges</i>	99
<i>Description discrète de la structure interne des tiges</i>	99
3.3 Résultats	104
3.3.1 Structure interne, inclinaisons et vent dominant.....	104
<i>Corrélations entre les directions</i>	104
<i>Corrélations entre les intensités</i>	104
3.3.2 Distributions longitudinales.....	106
<i>Manifestations longitudinale de l'irrégularité</i>	106
<i>Deux régressions longitudinales fondamentales</i>	107
3.3.3 Distributions transversales.....	109
<i>Proportionnalité transversale cœur / xylème</i>	109
<i>Anisotropies transversales de duraminisation</i>	110
<i>Débordement transversal du cœur</i>	111
3.3.4 Observations complémentaires.....	112
3.4 Discussion	113
3.4.1 Distribution et irrégularité longitudinale du cœur	113
3.4.2 Distribution et irrégularité transversale du cœur	115
3.4.3 Fonctions de la duraminisation et du duramen.....	117
3.5 Conclusion	119

" Dans leur décrépitude, ces couches de l'intérieur sont hors de service; tout au plus, par l'appui de leur bois tenace, donnent-elles de la solidité à l'édifice général.[...] Pourquoi alors ce nom de bois parfait donné au cœur du tronc ? [...] L'ébène, si dure et si noire, l'acajou rougeâtre et à contexture si fine, proviennent de deux arbres dont l'aubier est mou et blanc. Le santal et le campêche, qui fournissent à la teinture des matières colorantes, sont enveloppés d'aubier incolore."

Jean Henri Fabre, " La plante " (Fabre, 2000) réédition d'un texte original de 1876.

Introduction

Ce chapitre est consacré aux effets possibles du vent sur l'un des mécanismes ontogéniques identifiant l'entrée à l'âge adulte chez le pin maritime. Ces marqueurs sont aussi nombreux que les disciplines biologiques les ayant déterminés (Drénou, 2000) mais la duraminisation est l'un des critères usuels les plus simples (Heller *et al.*, 1995). Nous allons d'abord préciser à travers un bilan bibliographique pourquoi ce processus encore mal connu a retenu notre attention, puis nous développerons la méthode expérimentale qui nous a permis d'identifier le vent comme facteur pouvant intervenir dans son développement - voir également les deux mémoires de D.E.A. relatifs à cette étude, Kokutse (1999) et Gachet (2000), ainsi que les deux articles Stokes & Berthier (2000) et Berthier *et al.* (2001) reproduits en annexe.

3.1 Indices en faveur d'une intervention du vent dans la duraminisation

3.1.1 Quelques caractéristiques du duramen

Particularités technologiques

Grossièrement, le duramen correspond au noyau de bois généralement bien distinctif, dur et foncé, que l'on trouve au cœur des axes ligneux assez âgés (Fig.3.1 et 3.2). Ne conduisant pas la sève et ne contenant pas de cellules vivantes, il est considéré à contrario de l'aubier, comme un bois non fonctionnel. Du point de vue technologique le cœur est donc une source d'hétérogénéité supplémentaire, avec toutes les conséquences classiques que cela implique quant à l'utilisation du bois. Bien que ce tissu particulier ne soit pas éparsé dans le tronc, sa disposition à cœur n'est pas stéréotypée et surtout non maîtrisée, de sorte qu'il y a toujours une importante proportion des débits comportant un mélange de duramen et d'aubier. Il s'agit alors de s'accommoder de relaxations à la coupe et de déformations mécanosorptives très hétéroclites, ainsi que d'un état de surface disparate récalcitrant au séchage, au collage et à l'imprégnation (Green *et al.*, 1987). En revanche à l'état pur le duramen, ou bois parfait, est recherché pour les usages nobles tels que la marqueterie et

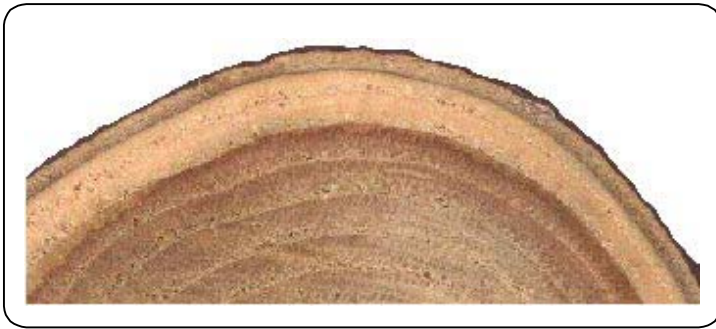


Fig.3.1 : Photographie d'une rondelle de châtaignier à duramen régulier (épaisseur d'aubier périphérique constante).

l'industrie papetière à cause des surcoût d'imprégnation, de macération et de blanchiment des pâtes induits par sa présence (Janin, 1994). En fait, étant donné l'état actuel des connaissances sur le processus de duraminisation, le principal intérêt pratique du bois de cœur chez le pin maritime se limite à la distinction de la race atlantique par rapport aux autres provenances grâce à l'analyse chimique de ses composés terpéniques; encore qu'en général s'agissant de trier des semences, l'analyse est plutôt basée sur les tissus corticaux des graines (Maugé, 1987). On ignore même s'il existe un moyen efficace de contrôler, voire seulement d'infléchir le processus de duraminisation, sur lequel aucune pratique sylvicole particulière ne semble avoir d'effet sensible et surtout formel (Bergström, 2000).

Apparition et propagation radiale

La duraminisation se déclenche à un âge moyen qui dépend très fortement de l'espèce, de 6-8 ans chez *Cryptomeria japonica* à 60-70 ans chez *Faxinus excelsior*, jusqu'à plus de 100 ans pour *Alstonia scholaris* par exemple (Hillis, 1987). Si le duramen est souvent régulier ou considéré comme tel (Fig.3.1), son contour épousant celui des cernes, on rencontre également chez de nombreuses espèces un duramen irrégulier non borné par les couches ligneuses (Fig.3.2). L'âge est donc un critère global de duraminisation à appliquer à l'arbre et non au bois, permettant de se prononcer sur la présence du cœur et non sur sa répartition. Notons cependant que celle-ci est toujours continue et que la plupart des cas où elle apparaît vraiment tourmentée, il s'agit en fait d'une coloration d'origine pathologique ou traumatique (Hillis, 1987; Timell, 1986).

Distribution longitudinale

Chez la plupart des espèces étudiées, on rapporte une surface de duramen maximale à la base du tronc puis diminuant progressivement vers le haut, jusqu'à s'annuler sur toute une portion terminale de la tige (Hillis, 1987). Généralement le duramen est alors régulier ou considéré comme tel, l'aubier conservant approximativement une épaisseur constante le long de la tige (Yang *et al.*, 1994 ou Niklas, 1997 en Fig.3.3). Souvent les branches maîtresses comportent également du



Fig.3.2 : Photographie d'une rondelle issue d'une branche de chêne à duramen irrégulier (épaisseur d'aubier variable et débordement du cœur vers le haut).

duramen (Fig. 3.2). La seconde description fréquente est celle d'un ventre de duraminisation situé plus en hauteur du tronc (Keller & Mosnier, 1987), par exemple à 4-8 mètres chez *Pinus canariensis* (Climent *et al.*, 2001). Il s'agit généralement d'un duramen irrégulier avec des épaisseurs d'aubier très variables tant longitudinalement que transversalement (Hatsch, 1993). Puis dans tous les cas, l'étendue du cœur s'amenuise vers le bas pour disparaître dans les racines, plus ou moins rapidement selon l'espèce et le degré de sénescence (Hillis, 1987).

Période de formation

Les mécanismes caractérisant la duraminisation ne sont pas tout à fait simultanés et se déclenchent plutôt de façon intermittente, avec des périodes de repos plus ou moins distinctes qui dépendent, là aussi, majoritairement de l'espèce (Bergström, 2000). Sous climat tempéré la cinétique globale de duraminisation semble toutefois cyclique et en assez bonne coïncidence avec la dormance (Nobuchi *et al.*, 1984), mais à notre connaissance elle n'a pas été abordée dans le cas particulier du pin maritime. Quoiqu'il en soit, dans la majorité des cas elle a la particularité de se dérouler ou de pouvoir se dérouler au moins partiellement en hiver (Magel *et al.*, 1994).

Etat des éléments conducteurs

La duraminisation correspond à une perte progressive de la fonction conductrice des cellules spécialisées dans le transport de la sève brute. Cela se traduit par un profil radial de vitesse ascensionnelle de ce fluide qui s'annule au moins sur toute la largeur du duramen (Fig.3.3). La

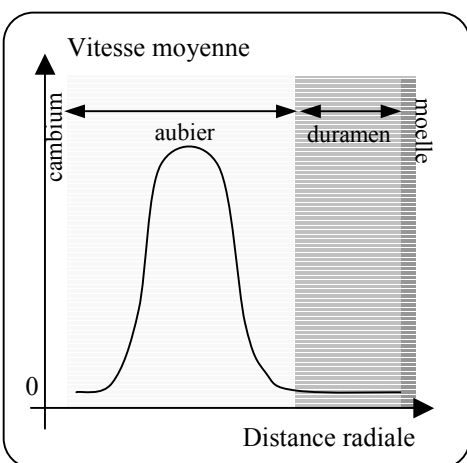


Fig.3.3 : Profil représentatif des vitesses ascensionnelles moyennes de sève brute dans un tronc de conifère (d'après Nepveu, 1994).

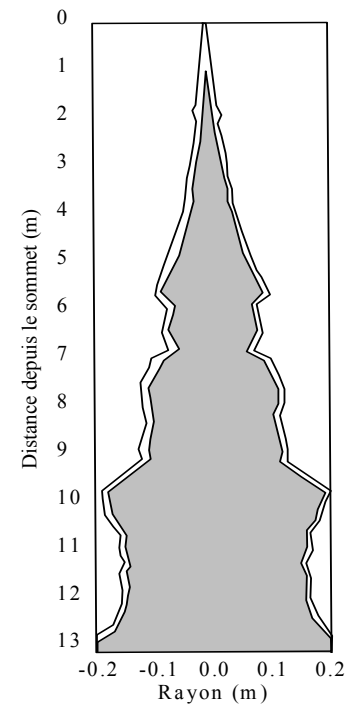


Fig.3.3 : Distribution longitudinale régulière du duramen chez *Robinia pseudoacacia* (d'après Niklas, 1997). Le ventre de duraminisation se situe ici à la base du tronc.

teneur en eau initialement variable dans l'aubier est donc homogène dans le cœur, à un niveau toujours très faible chez les résineux (Nepveu, 1994). On constate par ailleurs que la duraminisation s'accompagne d'un dépôt de diverses substances phénoliques en surface et en périphérie des parois cellulaires (Chanson, 1992; Hillis, 1997), qui s'oppose à la circulation de la sève notamment au niveau des ponctuations et des lumens. Cette concentration phénolique donne au duramen sa couleur caractéristique, brune à rouge sombre chez le pin maritime et parfois également une odeur prononcée, ce qui lui vaut encore aujourd'hui de nombreux usages. Ces composés aromatiques d'origine naturelle ont d'autres propriétés chimiques remarquables, dont une certaine toxicité pour une grande part à l'origine de la durabilité notoire du duramen (Bergström, 2000).

Etat des parenchymes

Le cœur est également très appauvri en composés polysaccharidiques et totalement dépourvu de cellule vivante, il ne respire pas (Hatsch, 1993). Sa formation correspond donc aussi à la perte progressive des fonctions propres au vivant, celle de stockage en particulier (Magel *et al.*, 1994). Hillis (1987) et Roger (1966) rapportent néanmoins quelques cas exceptionnels de duramen comportant des cellules physiologiquement actives sous une forme résiduelle. Les insectes ravageurs et champignons pathogènes de toutes sortes se heurtent ainsi à une matière non seulement peu perméable, chargée de produits insecticides et antifongiques, mais également à une matière dépourvue de source énergétique facilement assimilable. Ces propriétés ne compensent que partiellement l'incapacité du duramen à se défendre activement, de sorte que sa durabilité accrue par rapport à l'aubier s'observe assez clairement sur bois débité (Bergström, 2000) mais rarement dans l'arbre sur pied (Chanson, 1992 ; Shigo *et al.*, 1987; Fig.3.4).

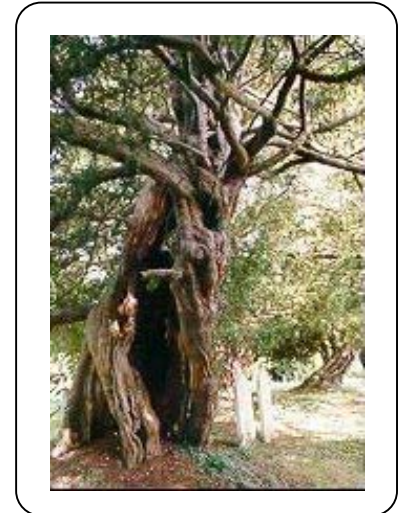


Fig.3.4 : Photographie d'un arbre creux : la plus grande durabilité du duramen par rapport à l'aubier s'observe sur bois débité mais rarement dans l'arbre sur pied.

Zone de transition

La zone de transition entre l'aubier et le duramen a une épaisseur plutôt faible, variable au cours d'un cycle de duraminisation (Bergström, 2000), et une couleur souvent claire mais instable après découpe du bois en raison de son oxydation à l'air (Hillis, 1987). Il s'agit chez le pin maritime d'une frontière de quelques millimètres d'une couleur blanchâtre à l'état frais mais virant après découpe au brun-rouge intense. Dans la littérature cette enveloppe apparaît toujours quelle que soit l'espèce considérée, comme le siège d'une profonde activité enzymatique (Zimmermann, 1983) aboutissant à la disparition des hydrates de carbone non structuraux (oses et amidons) et à la synthèse de nombreux composés aromatiques (Magel *et al.*, 1994 ; Climent *et al.*, 1998).

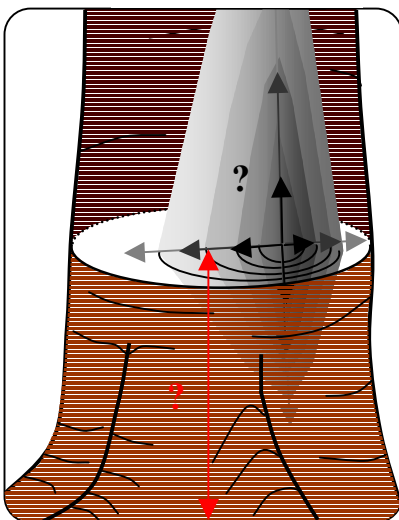


Fig.3.5 : Représentation 3D de la duraminisation...
Où se situe le foyer d'origine ?
Comment et à quelles conditions se propage-t-elle ?

De manière très générale, il semble donc que l'on puisse voir la duraminisation comme la propagation au sein de l'arbre, d'un front enzymatique survenant à un âge spécifique et progressant conjointement le long de la moelle et vers l'écorce. On ignore ce qui conditionne la localisation précise du foyer de départ ainsi que l'énergie qui l'entretient. Simplement on constate que par saccades a priori annuelles et coïncidant sous nos latitudes avec la dormance, ce front tridimensionnel coïncide avec une disparition des polysaccharides de réserve et une concentration en composés polyphénoliques qui obstruent, protègent et colorent un bois désormais mort. Ces caractéristiques permettent de dégager des définitions chimiques ou anatomiques du duramen, mais on peut également tenter de définir ce tissu en s'appuyant sur des arguments de type fonctionnel. Comme l'illustre assez bien l'exemple similaire et désormais bien connu du bois de réaction, cette démarche présente l'avantage d'être plus explicative.

3.1.2 Discussion préalable : Fonctions et causes possibles de la duraminisation

Si le duramen est considéré comme non fonctionnel au même titre que beaucoup d'autres organes ou tissus morts toujours rattachés à leur organisme d'origine, c'est sur le plan isolé et descriptif adopté précédemment. Mais d'un point de vue plus dynamique et global, en intégrant la présence active d'autres tissus comme l'aubier limitrophe ou en introduisant d'autres notions comme celles de la mécanique, le duramen et surtout sa formation, apparaissent fonctionnels par de nombreux aspects. Nous allons montrer à travers un bilan bibliographique qu'il existe en particulier des corrélations entre la duraminisation et la croissance cambiale, puis nous proposerons l'existence de gradients biophysiques ou biochimiques au sein des axes ligneux pour expliquer cette affinité.

Interactions biomécaniques avec la croissance cambiale

Des lois allométriques de type *Pressler* (de Pressler, 1865 qui estime la distribution de l'épaisseur des cernes en fonction de certaines caractéristiques morphologiques du houppier) ou fonctionnelles de type *pipe model* (de Shinozaki *et al.*, 1964 qui assimilent le tronc à un amas de tubes reliant chacun une unité foliaire à une unité racinaire) permettent d'estimer au moins grossièrement et pour certaines espèces la distribution spatiale de l'aubier. Des travaux plus récents proposent de distinguer les fractions conductrice et capacitive de ce tissu pour affiner ces modèles de répartition, surtout chez les feuillus (Hatsch, 1993)). Mais ces principes souvent basés sur une hypothèse implicite de répartition homogène voire à symétrie axiale, ne rendent pas correctement compte de la disposition du cœur, ni du défilement des axes (surtout à proximité des encastremements) ni non plus de leur morphologie transversale. Pour combler ces insuffisances, il faut au moins ajouter au cahier des charges des axes ligneux leur rôle fondamental de soutien et de transfert mécanique, lequel fait référence à d'autres principes de dimensionnement désignés dans la littérature anglo-saxonne par " The Mechanical design of plants " (Mattheck, 1990, 1991; Mattheck & Kubler, 1995; Niklas, 1992; Niklas & Spatz, 2000; et notamment Moulia & Fournier, 1992 pour une revue critique de ces principes). Au-delà de certaines limites à définir (de taille, de temps ou autres ?) les cellules assurant la réalisation des fonctions conductrices et capacitatives de l'aubier pourraient s'avérer inaptes ou insuffisantes pour remplir également ce rôle mécanique, justifiant ainsi l'utilité d'un complément de bois à la fois mort et non conducteur tel que le duramen. Reste que les arbres cavernaux surprennent les spécialistes de tous bords en restant pour certains bien vigoureux, en ne s'écroulant pas sous leur propre poids, et en bravant les tempêtes parfois mieux que leur descendance. A première vue la désactivation d'une certaine portion d'aubier apparaît donc simplement comme un moyen pour l'axe ligneux de moduler ses effectifs cellulaires en réponse aux inévitables conséquences biophysiques d'un développement colossal tant dans l'espace que dans le temps. Selon ce principe, croissance cambiale et duraminisation nécessiteraient un ajustement réciproque, la première renouvelant par couches successives le revêtement ligneux de l'arbre, la seconde entamant périodiquement les anciennes fractions de cet amoncellement. En supposant que cet ajustement s'effectue localement, le champ ou le gradient des conditions le régissant serait donc à l'origine de la répartition régulière ou non du duramen. Et la conservation du massif ainsi désactivé serait une autre affaire, qui n'aurait qu'un intérêt accessoire de protection (barrière physique et chimique), éventuellement mécanique (soutien, dissipation énergétique), voire hydrique (milieu solide d'humidité plus importante et plus stable qu'un environnement gazeux). Ainsi, après avoir vu aux chapitres précédents les multiples impacts du vent sur la morphologie et la structure

des sections droites, nous abordons ici leur corollaire probable au niveau du cœur, et sur la base de diverses corrélations que nous allons proposer avec la croissance cambiale.

Corrélation 1 : Déformations passagères élastiques

Lorsque l'arbre subit une sollicitation passagère et légère comme c'est le cas lors d'une exposition ordinaire au vent, le tronc supporte soudainement un champ de déformations élastiques temporaire non traumatique (Fig.3.6). La périphérie est aux premières loges pour percevoir l'information mécanique et éventuellement y répondre (thigmomorphogenèse cambiale abordée en discussion du chapitre précédent, § 2.3.4), tandis que le cœur adopte un profil plus ou moins calqué sur celui de la section droite. Cette coïncidence morphologique laisse supposer qu'une information présentant un gradient angulaire semblable à celui régnant en surface, est perçue à cœur. On peut désigner les stimuli mécaniques directement perçus à ce niveau par les parenchymes (Fig.3.6) ou bien une substance délivrée par les rayons ligneux et provenant de la périphérie où elle serait synthétisée (Bamber, 1976). Reste que la croissance cambiale et la duraminisation sont rarement simultanées. Plusieurs travaux et en particulier ceux de Lundqvist & Valinger (1996) chez l'épicéa et de Verdus *et al.* (1997) chez le lin, ont toutefois mis en évidence une capacité chez les végétaux à stocker des informations générées par des stimuli non traumatiques (surtout s'ils sont répétés) et la possibilité d'en différer l'expression (Desbiez *et al.*, 1992, présentent également un article synthétique très intéressant sur le traitement des messages de croissance par la plante). Heuchert & Mitchell (1983) rapportent même le résultat singulier chez la tomate d'une réaction à la flexion uniquement lorsque celle-ci est hivernale. La sensibilité et la double capacité conductrice et capacitive des parenchymes font de ces cellules les éléments clés du processus de duraminisation tel qu'il est appréhendé ici. Leur fonctionnement capacitif en deux temps est déjà largement reconnu (Barnola & Crabbé, 1993), en particulier lorsqu'il s'agit d'expliquer la reprise végétative. On sait également que ces éléments produisent de l'éthylène lorsqu'ils interceptent un stimulus mécanique, même léger (Jaffe, 1980; Telewski, 1990) et que ce gaz active les processus de maturation et de sénescence comme la conversion chimique des sucres ou la synthèses enzymatique de substances extractibles (Reid, 1995; Biddington, 1986), processus qui s'apparentent par de nombreux aspects à ceux de la duraminisation. D'ailleurs Hillis (1987) rend compte d'expériences où l'injection directe d'éthylène ou de l'un de ses précurseurs a stimulé la duraminisation. Le problème de ce genre de manipulations est leur nature si ce n'est destructive alors au moins traumatique (la question de l'effet d'un endommagement sur la duraminisation est abordée dans ce paragraphe avec la corrélation suivante). Notons enfin que si l'éthylène volatil est difficile à conserver tant pour l'expérimentateur que pour le végétal, la plupart de ses précurseurs en revanche sont stables et peuvent être stockés (Yang & Hoffman, 1984).

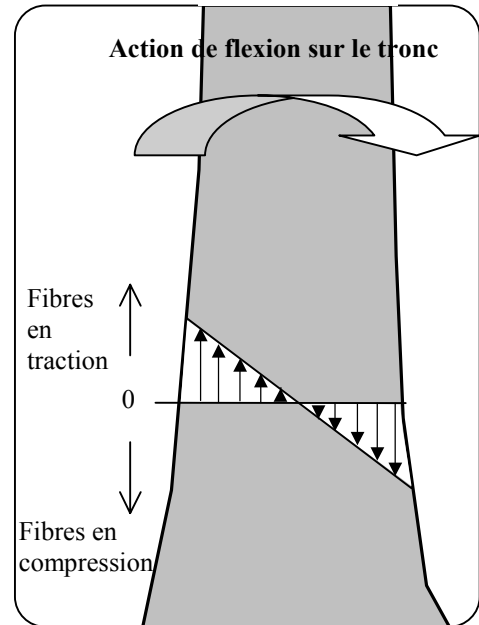


Fig.3.6 : Représentation du champ théorique des déformations longitudinales induites par une flexion passagère du tronc. Les déformations instantanées à cœur sont proportionnelles à celles perçues en périphérie.

Corrélation 2 : Endommagements mécaniques

Il s'agit du même principe que précédemment, mais en insistant sur l'effet de l'intensité, du cumul et de la répétition des stimuli mécaniques. La croissance en particulier (maturation cellulaire, poids propre, perte de branches ou de fruits...) induit à elle seule un champ de contraintes mécaniques qui atteint globalement dans la direction longitudinale, des niveaux de compression s'amplifiant vers la moelle (Fig. 3.7). Et d'année en année, par *cumul*, cet état de contrainte s'amplifie, y compris dans les autres directions (Archer, 1986; Fournier, 1989; Grill, 1997 par exemple). Il connaît également de très nombreuses fluctuations autour de son état moyen en raison, cette fois-ci, des sollicitations extérieures instables et passagères (à l'origine des déformations élastiques abordées précédemment). Et le nombre de *cycles charge-décharge* que ce champ de contraintes enregistre est à nouveau d'autant plus élevé que l'on se rapproche de la moelle, les deux principales sources de ces fluctuations étant le climat (la pluie, la neige, les chocs thermiques mais surtout le vent) ainsi que les stress hydriques. Ces contraintes qui

traduisent un éloignement par rapport à un état d'équilibre mécanique, fatiguent peu à peu les parois des cellules, leur contenu également le cas échéant, les stress hydriques sollicitant pour leur part et en premier lieu, la membrane des ponctuations aréolées (dont le fonctionnement rappelle celui d'une valve). Or plus l'intensité et/ou la répétition d'un effort s'intensifie(nt), plus les risques d'endommagement de l'élément sollicité sont élevés. Par cumul de précontraintes et de cycles de chargement, le xylème est donc d'autant plus vulnérable aux sollicitations mécaniques qu'il est âgé et confiné au cœur de la tige. De ce point de vue la partie centrale du tronc apparaît donc comme une sorte de fusible mécanique permettant d'absorber d'éventuels excédents énergétiques peu à peu stockés (maturation et poids propre, Fig.3.7) ou brutalement interceptés (vent, neige, Fig.3.6). Quelques marqueurs macroscopiques indiquent l'existence de phénomènes physiques dissipatifs au sein du xylème comme la présence généralement du côté comprimé des troncs de poches de résine (Polge et Illy, 1967; Marpeau & Castera, 1999), de bois traumatique et de micro fissures ou de flambements plastiques (Green *et al.*, 1987). Concernant l'observation d'un gradient centripète (vers la moelle) de ces endommagements, nous n'avons à notre connaissance que celui affectant la membrane des ponctuations aréolées, rapporté notamment par Sperry *et al.* (1991) qui lui attribuent une origine enzymatique. Mais on peut également proposer la fatigue physique des ponctuations comme composante possible de cette dégradation, et par extension la vulnérabilité mécanique de l'aubier dans son ensemble comme un élément déterminant de la duraminisation. Le principal argument en faveur de cette hypothèse est l'ensemble des dysfonctionnements physiologiques à priori induits par cette vulnérabilité, en particulier au niveau des mécanismes limitatifs et réparateurs des embolies, dysfonctionnements qui justifient l'intérêt d'une désactivation biologique comme la duraminisation (condamnation complémentaire de celle des jeunes organes lors de stress hydriques extrêmes, décrite dans Cochard, 1994 par exemple). Ce principe d'isolement expliquerait la similitude chimique du cœur avec le bois traumatique ainsi que la périodicité souvent observée de

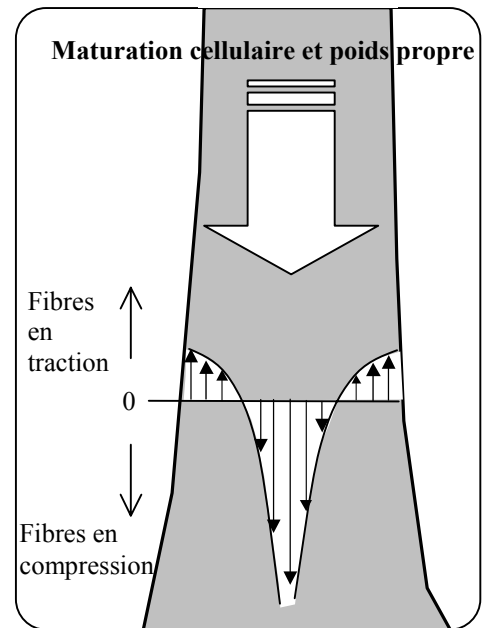


Fig.3.7 : Représentation du champ théorique des contraintes longitudinales de croissance dans un tronc à symétrie axiale (d'après Archer, 1986)

la duraminisation en la considérant comme une réponse à l'embolie hivernale (phénomène chronique et normal décrit à nouveau dans Cochard, 1994). Hillis (1987) définit d'ailleurs la zone de transition comme entourant non seulement le bois de cœur mais aussi les blessures, soit en fait toute partie du xylème à "sacrifier" et à isoler de l'aubier fonctionnel. Par ailleurs, en considérant l'effet de détériorations mécaniques non pas sur les trachéides mais sur les parenchymes, on sait qu'en cas de traumatisme ceux-ci non seulement émettent de l'éthylène mais également s'oxydent s'ils entrent en contact avec l'air et produisent divers constituants terpéniques et polyphénoliques, dont ceux que l'on rencontre dans le duramen à de fortes concentrations (les tanins par exemple, Van Hoven, 1991). On pourrait expliquer ainsi la coloration à cœur que l'on observe chez les arbres meurtris, souvent plus étendue en direction des blessures (Shigo, 2000). Hillis (1987) précise toutefois que de telles considérations soulèvent la question délicate du positionnement d'une frontière (tant physique que conceptuelle) entre le duramen et le bois d'origine traumatique. Quoi qu'il en soit, que l'on considère le dysfonctionnement des trachéides ou la réaction des parenchymes à un traumatisme mécanique comme origine de la duraminisation, il s'agit dans les deux cas d'une formation à régulation passive (d'un phénomène biochimique néanmoins actif). Dans cette régulation, l'endommagement constitue un enregistrement physique irréversible des sollicitations (la croissance végétale ne permet pas la réparation des tissus abîmés), permettant une réaction différée sans qu'il soit question d'une quelconque "mémoire" biologique.

Réciproquement pour finir, rappelons que les bouleversements chimiques pariétaux qui caractérisent la maturation sont à l'origine d'une grande partie des contraintes mécaniques subies par les cellules. Par conséquent et pour les mêmes motifs, il est légitime d'envisager l'existence à cœur d'une mise sous contrainte mécanique similaire, induite par duraminisation. A l'extrême, selon l'hypothèse mécanique de formation du cœur avancée ici, la duraminisation pourrait donc être dans une certaine mesure, autocatalytique. Mais faute de connaissance à ce sujet (les techniques d'observation qui ont révélé l'existence des contraintes de maturation et qui ont permis par la suite de les quantifier, ne sont pas adaptables à l'étude de la duraminisation, principalement en raison du confinement du cœur) on considère encore actuellement dans la littérature que la duraminisation ne modifie en rien le champ des contraintes de croissance (Fournier, 1989).

Corrélation 3 : Epuisement physiologique

Une ancienne hypothèse de formation du duramen (Steward, 1966) qui présentait déjà l'avantage d'être corrélée à la croissance cambiale, est le transport et l'accumulation à cœur des déchets métaboliques de l'arbre jusqu'à des concentrations délétères (phénols et terpènes). Cette idée a été remise en cause par des observations ultérieures où il apparaissait que les composés aromatiques du duramen ont une origine majoritairement locale (Magel *et al.*, 1994) et que les déchets dont il était question sont répartis dans l'arbre qui les tolère (Hillis, 1987 ; ce qui n'enlève rien néanmoins à leur caractère toxique). Cependant, sans qu'il soit question d'empoisonnement mais simplement de vieillissement et/ou de confinement, les cellules situées près de la moelle sont susceptibles de s'épuiser physiologiquement. De nombreux auteurs considèrent ainsi que la duraminisation est le résultat normal de la sénescence du bois (Zimmermann, 1983; Yang *et al.*, 1994). Le vieillissement se ramène à la notion d'usure mécanique abordée précédemment, mais avec une signification plus large et surtout plus biologique. Ainsi, les parenchymes des rayons ligneux seraient d'autant moins bien desservis en assimilats qu'ils seraient éloignés du phloème. Ils subiraient également des carences en oxygène, nutriments et/ou minéraux en raison de la diminution des flux de sève brute à proximité du cœur (flux abordés par Nepveu, 1994 ou Zimmermann, 1983).

Et toutes ces restrictions s'amplifieraient avec la fermeture progressive du couvert, la colonisation grandissante de l'horizon nutritif et la sénescence des interfaces d'échange (feuilles/aiguilles et racines fines). C'est en tout cas ce que laissent supposer les approches trophiques de l'organisation végétale où ce sont les dimensions et distances qui déterminent en majorité l'intensité des échanges entre domaines producteurs et consommateurs (voir par exemple sur ce principe Deleuse *et al.*, 1994 pour les diffusions allométriques, White, 1979 ou Sachs *et al.*, 1993 pour le concept d'arbre comme collectivité, et Trewavas, 1981 au sujet de la notion et de la nécessité d'hormones chez les végétaux). C'est aussi un des aspects du *pipe model* de Shinozaki (1964) qui prévoit que la partie centrale du tronc ne reliant plus aux racines que des branches mortes, ne serait par conséquent plus fonctionnelle. En augmentant les distances et en impliquant l'interconnexion d'organes de moins en moins fonctionnels, le confinement serait un frein aux transferts de toutes sortes favorisant ainsi au moins certains aspects de la duraminisation à mesure que les axes s'épaississent. Le gradient radial dont il est question ici peut avoir des équivalents angulaires. Une sectorisation des flux de sève brute en raison de la disposition de branches et/ou de racines maîtresses, comme supposée respectivement par Bouillet (1993) ou par Nadezhdina & Cermak (2000) par exemple, pourrait induire des irrégularités dans la disposition périphérique de l'aubier conducteur et par suite du duramen. Mais chez les résineux ces circulations de sève sont souvent hélicoïdales (Granier, 1977) et en absence de blessure les sectorisations hydrauliques, quand elles existent, sont liées à la présence de domaines anatomiques atypiques (plages de bois de compression notamment) plutôt qu'à des particularités architecturales (Loustau *et al.*, 1998 pour le pin maritime). Nous n'avons pas non plus à notre connaissance de références traitant d'une disposition angulaire des parenchymes) présentant des propriétés vraiment sectorisées, ou alors sur d'autres espèces que le pin maritime et à des échelles très inférieures à celle de notre étude (Tellerup, 1953).

En fait la plupart des processus impliqués par l'ensemble des hypothèses avancées ici n'étant pas incompatibles ni indépendants (précontraintes de croissances, contraintes additionnelles d'origine climatique, confinement, vieillissement ...) on doit également considérer la possibilité de leurs actions combinées. Nous retiendrons donc finalement l'hypothèse globale d'une duraminisation entretenue par cumul de tous dysfonctionnements physiologiques quelle qu'en soit l'origine. Selon ce principe, le vent peut avoir un effet mécanique stimulant en prédisposant l'aubier à ces dysfonctionnements (fragilisation mécanique) ou plus indirectement en affectant les processus physiologiques élémentaires de l'arbre, son fonctionnement hydraulique (dessèchement, cavitation) et son activité cambiale (thigmomorphogenèse) en particulier.

3.1.3 Etude proposée

En raison sans doute de son manque de valeur marchande en tant que tel et de la prépondérance néfaste d'autres sources d'hétérogénéité chez cette espèce (bois de compression et nodosité notamment), le duramen du pin maritime n'a pas fait spécifiquement l'objet de nombreuses études. Par ailleurs les étendues du cœur rapportées dans la littérature ne concernent généralement que des moyennes par arbre ou section droite. Il est rare en particulier que soit porté un quelconque intérêt aux anisotropies transversales, y compris dans le cas pourtant singulier d'un duramen irrégulier. Il nous a donc semblé opportun de mener ici une étude de la répartition du cœur chez le pin maritime en tenant compte de ces particularités, avec à l'esprit les implications supposées des sollicitations aérodynamiques sur sa formation. En raison des forces et des dimensions engagées, il ne s'agit encore que d'un simple travail prospectif basé sur des arbres n'ayant pas subi de traitement

particulier vis à vis du vent (ventilation artificielle ou haubanage) mais qui alimentera néanmoins une discussion nécessaire sur la formation et le rôle possibles du cœur.

3.2 Protocoles expérimentaux

3.2.1 Matériel végétal

Afin de limiter les facteurs à priori impliqués, les pins que nous avons examinés sont issus d'un seul site géographique et d'une unique classe d'âge. Il s'agit de la parcelle M de la forêt de l'Hermitage à Pierroton, située sur le site I.N.R.A. de Cestas en Gironde, à 45 kilomètres de la côte atlantique ($0^{\circ}46'E$ de longitude, $44^{\circ}44'N$ de latitude et 58m d'altitude). La végétation locale, fougère aigle et molinie principalement, indique qu'il s'agit d'une lande mésophile à tendance humide (Chaperon, 1986). Le vent dominant provient de l'Ouest Nord-Ouest, avec une moyenne annuelle et régionale de $3,3\text{ms}^{-1}$ soit à peu près 12kmh^{-1} et des pointes à plus de 35ms^{-1} soit 126kmh^{-1} (données Météo-France correspondant à une probabilité de rappel inférieure à l'année). A l'origine ces arbres ont été plantés en 1947 à des densités variables, ont alors reçu différents traitements nutritifs, puis ont connu divers régimes d'éclaircie (Lemoine et Sartolou, 1976). En décembre 1998 nous avons sélectionné un échantillon de 26 individus pour la morphologie du tronc avant les premières branches vertes. Nous avons choisi autant que cela peut être possible de visu, des morphologies idéales, à savoir des tiges droites (verticales ou penchées) ni trop flexueuses ni manifestation singulières. Deux campagnes de mesures ont été menées en 1999 sur cet échantillonnage, la première sur 15 arbres d'un diamètre moyen de $38.5\pm 10.3\text{cm}$ et la seconde sur 11 spécimens de $40.5\pm 12.5\text{cm}$ de diamètre moyen, pour une hauteur totale moyenne de $29.3\pm 2.2\text{m}$ (diamètres à 1m30 déduits à partir du modèle d'épaisseur d'écorce de Najjar, 1998, des diamètres mesurés sous écorce, soit respectivement $26.3\pm 4.8\text{cm}$ et $27.9\pm 6.4\text{cm}$).

3.2.2 Mesures et calculs

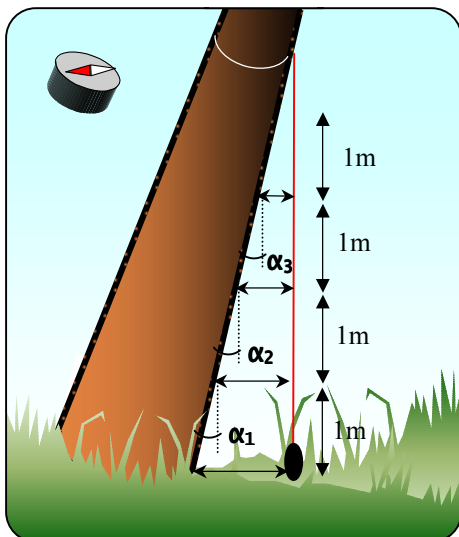


Fig.3.8 : Mesure de l'inclinaison d'un tronc :

- 1 azimut global à l'aide d'une boussole
- 5 à 6 écarts à la verticalité à l'aide d'un fil à plomb et d'un mètre ruban

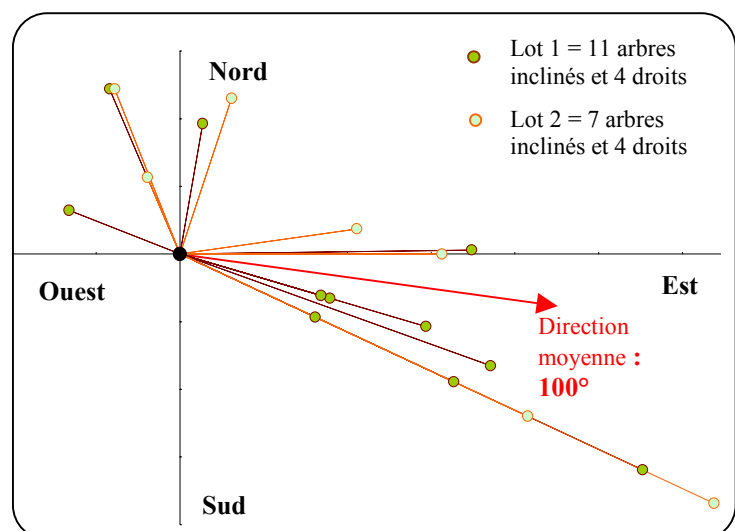


Fig. 3.9 : Détail de toutes les inclinaisons pour les deux prélèvements et direction moyenne de l'ensemble :

- chaque tronc est assimilé au vecteur unitaire qui le dirige
- les vecteurs obtenus sont ramenés au même point puis projetés sur un plan horizontal (le point noir correspond aux 8 pins droits)
- la direction moyenne est celle du vecteur moyen (cf. statistiques circulaires dans Mardia, 1972 ou Batschelet, 1981)

Qualification sommaire de la géométrie des tiges

Notre sélection visuelle des spécimens penchés s'étant limitée autant que possible à des individus inscriptibles dans un plan, nous avons pu déterminer assez facilement à ± 10 degrés près, leur azimut d'inclinaison globale (Fig.3.8). Nous obtenons un azimut moyen de 100° (Fig.3.9) comparable aux 116.7 gr soit 105° déterminés par Polges et Illy en 1967 sur la même parcelle (Polges & Illy, 1967). Un fil à plomb fixé au tronc à une hauteur située entre 4 et 5 mètres nous a permis de retrouver le plan d'inclinaison, et grâce à des mesures d'écart à la verticalité, de quantifier la géométrie basale du tronc dans ce plan (Fig.3.8). Pour cela on a calculé une pente locale (angle à la verticale α_i) pour chaque mètre linéaire de ce tronçon, en considérant par la suite que la première d'entre elles quantifiait l'inclinaison basale tandis que leur moyenne et leur écart type permettaient de rendre compte respectivement de l'inclinaison globale et de la flexuosité. Comme l'indique la figure 4.10, les deux lots sont tout à fait comparables.

	Diamètre à 1m30 (sous écorce)	Hauteur totale	Inclinaison basale		Inclinaison globale		Indice de flexuosité	
			Moyenne	Max.	Moyenne	Max.	Moyenne	Max.
Lot 1 11 penchés & 4 droits	26,3 cm \pm 4,8 cm	Non mesurée	6,3 $^\circ$ \pm 6,5 $^\circ$	22 $^\circ$	6,3 $^\circ$ \pm 5,5 $^\circ$	19 $^\circ$	2,2 $^\circ$ \pm 1,8 $^\circ$	7 $^\circ$
Lot 2 7 penchés & 4 droits	27,9 cm \pm 6,4 cm	29,3 m \pm 2,2 m	7,5 $^\circ$ \pm 9,8 $^\circ$	33 $^\circ$	6,2 $^\circ$ \pm 6,8 $^\circ$	22 $^\circ$	2,4 $^\circ$ \pm 1,8 $^\circ$	9 $^\circ$

Fig.3.10 : Principales caractéristiques morphologiques des deux lots étudiés.

Description discrète de la structure interne des tiges

Mesures

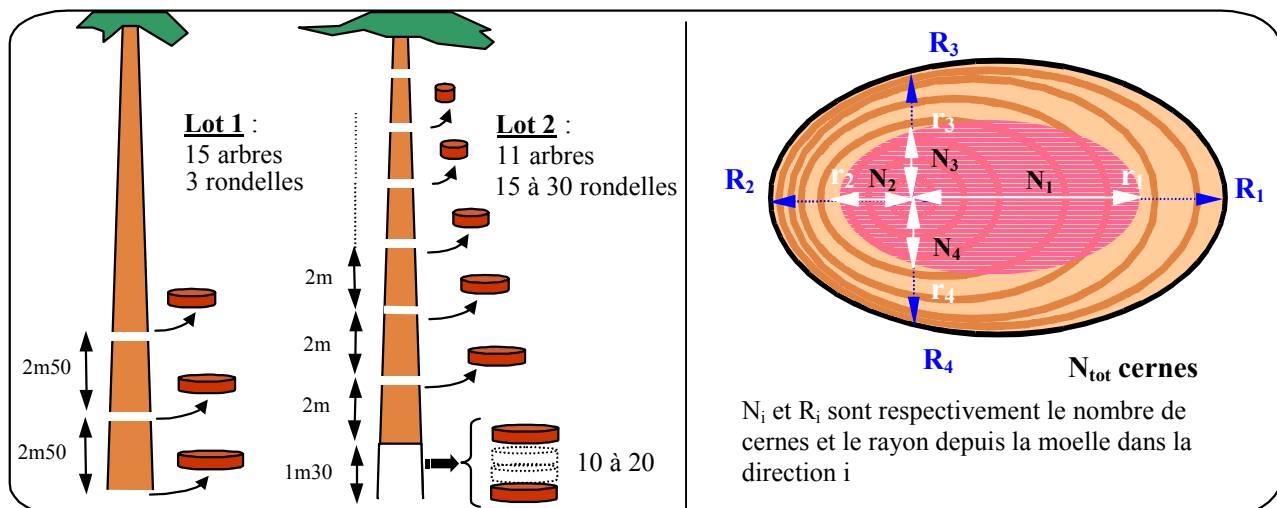


Fig.3.11 : Mode de prélèvement et position des rondelles pour les deux lots sélectionnés.

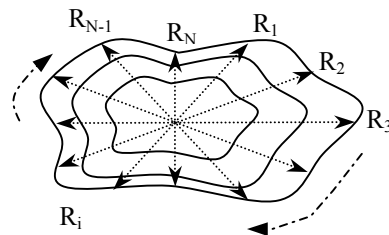
Fig.3.12 : Mesures effectuées sur chaque rondelle extraite soit 8 rayons et 5 décomptes de cernes.

(Les rayons 1 et 2 correspondent au plus grand diamètre et/ou à la plus grande excentricité de la moelle, la direction 1 étant celle de la plus forte croissance cambiale)

Pour la première campagne de mesures, il a s'agit d'une coupe de 15 arbres à but commercial, qui n'a donc permis d'ôter des rondelles qu'à des distances standards, soit à la base, à 2.5m et à 5m (Fig.3.11). En se basant sur les premières observations obtenues sur ce lot, nous avons établi un mode d'échantillonnage plus complet pour la coupe suivante. Celle-ci concernait 11 pins, d'abord débités en 10 à 20 rondelles jusqu'à 1m30, puis fournissant encore entre 5 à 8 sections droites prélevées tous les 2 mètres jusqu'à la base du houppier (Fig.3.11). Au fur et à mesure du tronçonnage, les échantillons ont été marqués sur la face inférieure pour permettre leur orientation et leur identification ultérieures (arbre d'appartenance et hauteur d'insertion). Après égalisation et ponçage de la face supérieure, le décompte des cernes et la mesure des rayons depuis la moelle ont permis de quantifier la croissance cambiale et la duraminisation selon 4 directions orthogonales, la direction 1 correspondant à celle de la plus forte croissance (Fig.3.12).

Calculs à partir des rayons

- Pour les espèces présentant des tiges à sections très irrégulières (en raison de contreforts racinaires, d'anastomoses caulinaires ou de pathologies locales hypertrophiantes par exemple), une évaluation des surfaces transverses demande souvent un outil numérique. Pour des troncs de section plus monotone comme chez le pin maritime, on peut en obtenir une très bonne estimation mathématique par discrétisation polaire régulière puis sommation, à l'aide de l'égalité suivante (Pardé & Bouchon, 1988 ; Saint-André, 1998) :



$$S = \frac{1}{N} \pi \sum_{i=1}^N R_i^2 \quad (IV.1)$$

On utilise la même estimation pour quantifier les surfaces des houppiers projetées sur le sol, et en ayant le plus souvent recours à la mesure de huit rayons (Pardé & Bouchon, 1988), alors que ces surfaces présentent des profils plus découpés que les sections de tige (Radi, 1992). Nous avons donc jugé qu'une estimation à partir de quatre rayons était satisfaisante pour la surface des sections droites de pin maritime comme pour leur étendue de duramen. Saint-André (1998) en étudiant la précision du calcul de surface IV.1 en fonction du nombre de rayons mesurés, a d'ailleurs démontré mathématiquement que l'utilisation de quatre rayons orthogonaux était amplement suffisante.

$$S = \frac{1}{4} \pi (R_1^2 + R_2^2 + R_3^2 + R_4^2) \quad \text{surface de xylème} \quad (IV.2)$$

$$\sigma = \frac{1}{4} \pi (r_1^2 + r_2^2 + r_3^2 + r_4^2) \quad \text{surface de duramen} \quad (IV.3)$$

Remarque : Toutes les surfaces calculées, y compris celles de l'aubier déduites par différence, ont finalement été réduites par rapport à des valeurs étalons (prises à la base ou à 1m30) de façon à ne manier que des grandeurs adimensionnelles (Les rayons R_i et r_i sont décrits Fig.3.12).

• Nous avons ensuite procédé à deux catégories de comparaisons morphologiques. La première a pour objectif de quantifier l'isomorphie entre les rondelles et leur étendue de cœur respective, par le biais de rapports homothétiques entre les rayons ou les surfaces (IV.4 et IV.5).

$$H_i = \frac{r_i}{R_i} \text{ rapport homothétique linéique " cœur / xylème " dans la direction } i \quad (\text{IV.4})$$

$$H = \sqrt{\frac{\sigma}{S}} \text{ rapport homothétique surfacique " cœur / xylème " } \quad (\text{IV.5})$$

* | Rappel : Les rayons R_i et r_i sont spécifiés figure 4.12, tandis que S et σ sont définis par les égalités IV.2 et IV.3

Le second examen morphologique quantifie la non-circularité de ces formes en comparant leurs différents rayons avec celui d'un disque de même surface centré sur la moelle. La différence normalisée entre le rayon réel et ce rayon moyen est un coefficient adimensionnel que nous avons employé pour rendre compte de l'anisotropie radiale d'expansion (aussi bien de la croissance cambiale que de la duraminisation, IV.6 et IV.7, voir également la figure 4.29).

$$A_i = \frac{R_i - \sqrt{S/\pi}}{\sqrt{S/\pi}} \text{ coefficient d'anisotropie de croissance cambiale dans la direction } i \quad (\text{IV.6})$$

$$a_i = \frac{r_i - \sqrt{\sigma/\pi}}{\sqrt{\sigma/\pi}} \text{ coefficient d'anisotropie de duraminisation dans la direction } i \quad (\text{cf. *}) \quad (\text{IV.7})$$

• Enfin, pour faciliter les comparaisons avec d'autres études, bien que cela soit redondant par rapport aux opérations précédentes nous avons également calculé les méplats et excentricités, grandeurs classiquement utilisées en dendrométrie pour qualifier l'anisotropie de croissance radiale (nous avons toutefois étendu ces notions aux sections droites de cœur). Le méplat est le rapport d'un diamètre par son homologue perpendiculaire (Polge & Illy, 1967; Pardé & Bouchon, 1988; Radi, 1992). Il renseigne sur la circularité d'une section indépendamment de la position de sa moelle. En général pour une forme aussi monotone qu'une rondelle de pin maritime, on distingue rarement plus d'une direction préférentielle de développement radial, et on a par conséquent recours à une seule valeur de méplat, dans cette direction :

$$M = \frac{R_1 + R_2}{R_3 + R_4} \text{ méplat de la section droite de tige } \quad (\text{IV.8})$$

$$m = \frac{r_1 + r_2}{r_3 + r_4} \text{ méplat de la section droite de cœur } \quad (\text{cf. *}) \quad (\text{IV.9})$$

L'excentricité complète cette notion en qualifiant la position de la moelle indépendamment de la forme de la section. Elle est généralement définie par un vecteur, mais en pratique on l'oriente et on

l'exprime presque toujours - comme pour le méplat - selon le plus grand diamètre. On trouve alors plusieurs expressions de son intensité dans la littérature (revue critique dans Bouillet, 1993 et Saint-André, 1998) mais la plus courante est le rapport du plus grand rayon par le plus petit. Nous avons calculé pour cette étude les quatre valeurs accessibles à partir de nos mesures :

$$e_L = \frac{R_1}{R_2} \quad \text{excentricité longitudinale de la rondelle} \quad \text{(dite aussi excentricité de la moelle)} \quad \text{(IV.10)}$$

$$e_T = \frac{R_3}{R_4} \quad \text{excentricité transversale de la rondelle} \quad \text{(IV.11)}$$

$$\varepsilon_L = \frac{r_1}{r_2} \quad \text{excentricité longitudinale du cœur} \quad \text{(IV.12)}$$

$$\varepsilon_T = \frac{r_3}{r_4} \quad \text{excentricité transversale du cœur} \quad \text{(cf. *)} \quad \text{(IV.13)}$$

Calculs à partir du décompte des cernes

Pour compléter les calculs précédents, nous avons également quantifié l'irrégularité du cœur en comparant la quantité de cerne qu'il affecte dans une direction avec celle qu'il touche dans la direction opposée. La différence entre ces deux nombres ramenée au total de cernes permet de quantifier ce que nous désignerons dorénavant par le débordement du cœur :

$$\delta_L = \frac{|N_1 - N_2|}{N_{tot}} \quad \text{débordement longitudinal (du cœur)} \quad \text{(IV.14)}$$

$$\delta_T = \frac{|N_3 - N_4|}{N_{tot}} \quad \text{débordement transversal (du cœur)} \quad \text{(IV.15)}$$

Rappel : les dénombrements de cernes N_{tot} et N_i sont décrits Fig. 4.12

Construction d'un pin moyen représentatif

Certaines rondelles ayant été prélevées à des hauteurs identiques (soit la base, 1m30 puis tous les 2m pour un lot, et la base, 2m50 et 5m pour l'autre lot) il a été possible de faire à ces niveaux des calculs de moyenne. Nous ne les avons pas effectués en amont de l'analyse c'est à dire sur les valeurs avant calcul, mais sur les valeurs finales (c'est à dire les mesures si elles sont l'objet même de l'étude, le résultat des calculs impliqués sinon). On a ainsi construit deux pins moyens représentatifs des deux lots, ou plus exactement un ensemble de valeurs représentatives des prélèvements et permettant les comparaisons avec les résultats d'autres recherches, en particulier celles de Polge & Illy (1967) réalisées sur la même parcelle.

Quelques mesures complémentaires

- En vue de les confronter ultérieurement aux étendues d'aubier, les surfaces foliaires $S_{\Sigma\text{aiguille}}$ des pins issus du lot 2 ont également été estimées à partir de la méthode développée par Waring *et al.* (1982). Conformément à cette méthode, les houppiers ont été découpés afin de mesurer la masse fraîche de tous les rameaux porteurs d'aiguilles $f_{\Sigma\text{rameau}}$, dont une vingtaine par pin était ensuite retirée comme échantillon représentatif. Ensuite 20 aiguilles étaient retirées de chacun des 20 rameaux pour être scannées (soit 400 aiguilles par pin) pour établir finalement divers coefficients de proportionnalité détaillés ci-après, entre la surface cumulée des aiguilles et différentes masses. Les surfaces scannées (Fig.3.13) ont été mesurées grâce à un logiciel ad hoc (WinNeedle©, Regent Guay Instrument, Canada) tandis que les masses ont été obtenues à l'aide d'une balance de précision. Puis en vertu de la représentativité supposée des échantillons, la validité des coefficients a été étendue à l'ensemble du houppier :

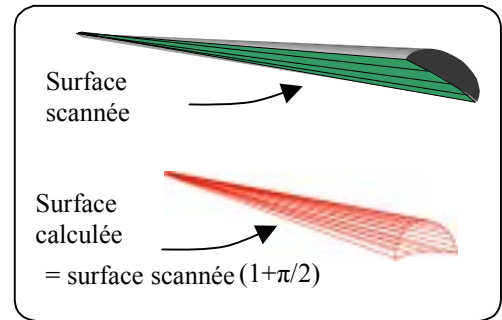


Fig.3.13 : Mesure des surfaces d'aiguille sur un échantillon représentatif du houppier (nécessitant un calcul pour obtenir la superficie totale)

$S_{\Sigma\text{aiguille}}/d_{\Sigma\text{aiguille}} = S_{X\text{aiguille}}/d_{X\text{aiguille}}$ relation entre les surfaces S et masses sèches d des aiguilles

$d_{\Sigma\text{aiguille}}/f_{\Sigma\text{aiguille}} = d_{X\text{aiguille}}/f_{X\text{aiguille}}$ relation entre les masses sèches d et fraîches f des aiguilles

$f_{\Sigma\text{aiguille}}/f_{\Sigma\text{rameau}} = f_{X\text{aiguille}}/f_{X\text{rameau}}$ relation entre les masses d'aiguille avec et sans axe porteur

de sorte que

$$S_{\Sigma\text{aiguille}} = f_{\Sigma\text{rameau}} (f_{X\text{aiguille}}/f_{X\text{rameau}}) (d_{X\text{aiguille}}/f_{X\text{aiguille}}) (S_{X\text{aiguille}}/d_{X\text{aiguille}}) \quad (\text{IV.15})$$

- Enfin, étant donné le rôle de soutien supposé du duramen, des essais mécaniques comparatifs ont été menés à partir d'éprouvettes d'aubier ou de duramen purs extraites de six arbres du lot 2. Il s'agit de 54 paires de barrettes de $30 \times 1 \times 1 \text{ cm}^3$ chacune, prélevées longitudinalement de part et d'autre de la zone de transition, selon les 4 rayons principaux et en des positions voisines appartenant si possible au même cerne (Fig.3.14). Un banc de flexion circulaire instrumenté (Instron Tensile Testing machine, JJ-T5002, Fig.3.15) permet ensuite d'appliquer un effort de flexion et de mesurer son évolution ΔF , tandis que la courbure de la partie centrale de l'éprouvette est estimée grâce aux mesures Δy acquises simultanément par un capteur de déplacement (L.V.D.T.-Sensorex SX9, Fig. 4.15). Une simple relation issue de la Résistance des Matériaux (Timoshenko, 1968; Guitard, 1987) permet de calculer la rigidité du bois à partir de ces mesures et de dimensions caractéristiques, sous couvert d'essais effectués à vitesse lente (ici 0.1 mm.s^{-1}) et en petits déplacements (ici $< 3 \text{ mm}$).

Remarque : En raison des hypothèses dont dépend l'égalité précédente, le module élastique calculé correspond à celui d'une éprouvette homogène isotrope parfaite, globalement équivalente sur le plan de la flexion circulaire à la portion centrale (Fig.3.15). La petite taille, l'élançement et l'exclusion des barrettes présentant un défaut manifeste (nœud ou découpe défectueuse) font néanmoins de ce module (apparent) un paramètre intégrateur, représentatif de la rigidité longitudinale macroscopique du matériau étudié (surtout d'un point de vue comparatif).

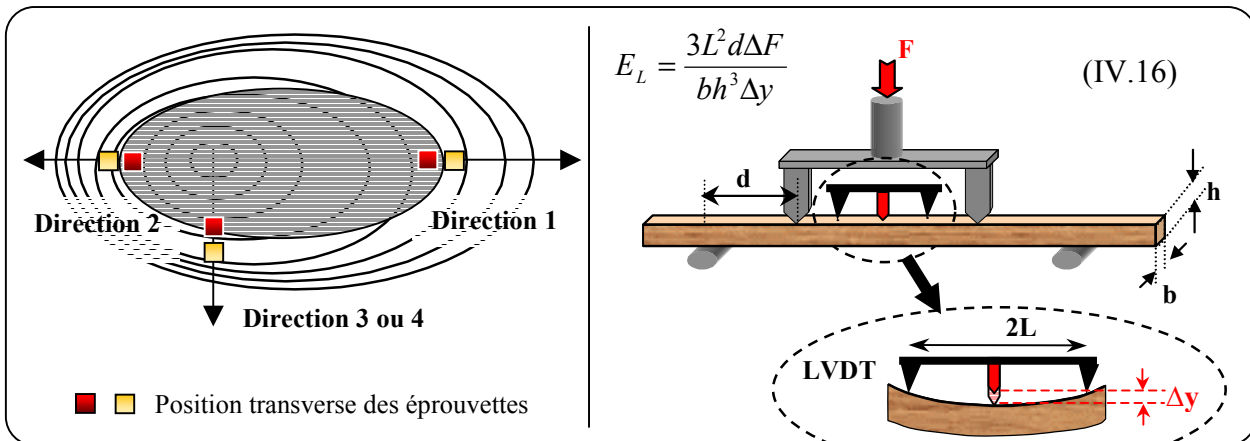


Fig.3.14 : Prélèvement d'éprouvettes voisines d'aubier et de duramen purs, de part et d'autre de la zone de transition et si possible dans le même cerne (La direction 1 correspond à la plus forte croissance cambiale).

Fig.3.15 : Calcul d'après la méthode de la courbure (Timoshenko, 1968; Guitard, 1987) d'un module élastique longitudinal pour chaque éprouvette, à partir d'un essai de flexion circulaire. Δy est la déflexion de l'échantillon par rapport aux appuis du capteur de déplacement LVDT (mobile). Les unités sont les mètres pour les distances, les newtons pour ΔF , et les pascals pour E_L .

3.3 Résultats

3.3.1 Structure interne, inclinaisons et vent dominant

Corrélations entre les directions

Nos observations sur le terrain lors du tronçonnage confirment l'idée répandue selon laquelle le plus grand diamètre et/ou le plus excentré (celui que nous avons choisi Fig.3.12 pour définir les directions 1 et 2) coïncide près de l'encastrement, avec la direction d'inclinaison de la tige si l'arbre est penché, à celle du vent dominant sinon (surtout pour les catégories morphologiques que nous avons retenues). Par conséquent même les arbres droits et verticaux peuvent comporter un méplat et/ou une excentricité parfois intenses, tant au niveau de leur section droite qu'à celui du cœur. Sur le plan quantitatif cependant, la direction de ces anisotropies n'a pas fait l'objet de mesures particulières dans cette étude (voir Radi, 1992 ou Alteyrac, 1998 pour connaître l'évolution de ces directions le long du tronc chez le pin maritime).

Corrélations entre les intensités

- Pour ce qui est en revanche des intensités d'excentricité et de méplat, on peut observer que celles-ci diminuent assez irrégulièrement avec la hauteur aussi bien à l'échelle de l'individu qu'à celle du peuplement (Fig.3.16). Comme le débordement adopte le même mode de variation longitudinale sans s'annuler totalement, le duramen demeure donc irrégulier sur toute la longueur du tronc. Devant la difficulté à dégager un paramètre intégrateur caractérisant ces distributions longitudinales non triviales, nous en avons retiré arbitrairement 3 grandeurs représentatives : la valeur à la base, celle à 1m30 et la moyenne individuelle (arithmétique). Sur la base de régressions linéaires, nous avons étudié l'interdépendance de ces grandeurs et de quelques autres, avec les inclinaisons de tige (Fig.3.17). Toutes variables confondues, par intensité décroissante de corrélation on trouve alors les valeurs à 1m30, puis celles à la base et enfin les moyennes, tandis que les résultats les meilleurs sont obtenus avec l'inclinaison basale et avec le méplat du duramen.

Lot 2		X					
		Inclinaison basale (en degrés)			Inclinaison globale (en degrés)		
		Equation : Y = aX+b	R ² %	p	Equation : Y = aX+b	R ² %	p
Excentricité de la section droite	à la base	0,0358 X + 1,55	56,8	0,007	0,0523 X + 1,44	66,3	0,002
	à 1m30	0,0445 X + 1,46	72,7	0,001	0,0600 X + 1,35	72,0	0,001
	moyenne	0,0122 X + 1,34	42,9	0,029	0,0197 X + 1,30	55,7	0,008
Excentricité du coeur	à la base	0,0326 X + 1,070	47,8	0,019	0,0458 X + 1,61	51,3	0,013
	à 1m30	0,0592 X + 1,42	73,8	0,001	0,0651 X + 1,37	48,6	0,017
	moyenne	0,00910 X + 1,35	38,1	0,043		34,3	0,058
Méplat de la section droite	à la base		29,3	0,086		31,1	0,075
	à 1m30	0,00118 X + 1,06	61,8	0,004	0,0155 X + 1,03	57,6	0,007
	moyenne		26,9	0,102	0,00348 X + 1,14	39,3	0,039
Méplat du coeur	à la base	0,0228 X + 1,13	66,7	0,002	0,0227 X + 1,09	53,6	0,001
	à 1m30	0,0229 X + 1,04	94,8	< 0,001	0,0283 X + 0,997	79,0	< 0,001
	moyenne	0,00748 X + 1,05	75,6	0,001	0,0109 X + 1,03	79,8	< 0,001
Débordement du coeur	à la base	0,00612 X + 0,103	64,8	0,003	0,00801 X + 0,0892	60,6	0,005
	à 1m30	0,00738 X + 0,0873	61,1	0,004	0,00889 X + 0,0763	48,3	0,018
	moyenne	0,00222 X + 0,0540	60,2	0,005	0,00309 X + 0,0498	57,6	0,007
Proportion de duramen	à la base		11,3	0,312		15,9	0,224
	à 1m30		13,6	0,265		18,8	0,183
	moyenne		2,00	0,676		2,40	0,648

Fig.3.17 :Tableau récapitulatif des régressions linéaires obtenues entre les caractéristiques des inclinaisons et certains facteurs représentatifs de la structure interne des tiges (les équations sont indiquées si R² ≥ 70% et p ≤ 5%, et en caractères gras si R² ≥ 70% et p ≤ 0.1%).

L'excentricité de la moelle et le débordement viennent en seconde position. Toutes ces corrélations tombent néanmoins dès que l'on considère exclusivement les arbres droits et verticaux dans la mesure où ceux-ci peuvent présenter les mêmes particularités de structure interne (à priori en raison du vent à en juger par la coïncidence des orientations). Notons enfin que la proportion de duramen, quelle que soit la grandeur considérée de sa distribution longitudinale, n'est jamais corrélée avec les inclinaisons de tige.

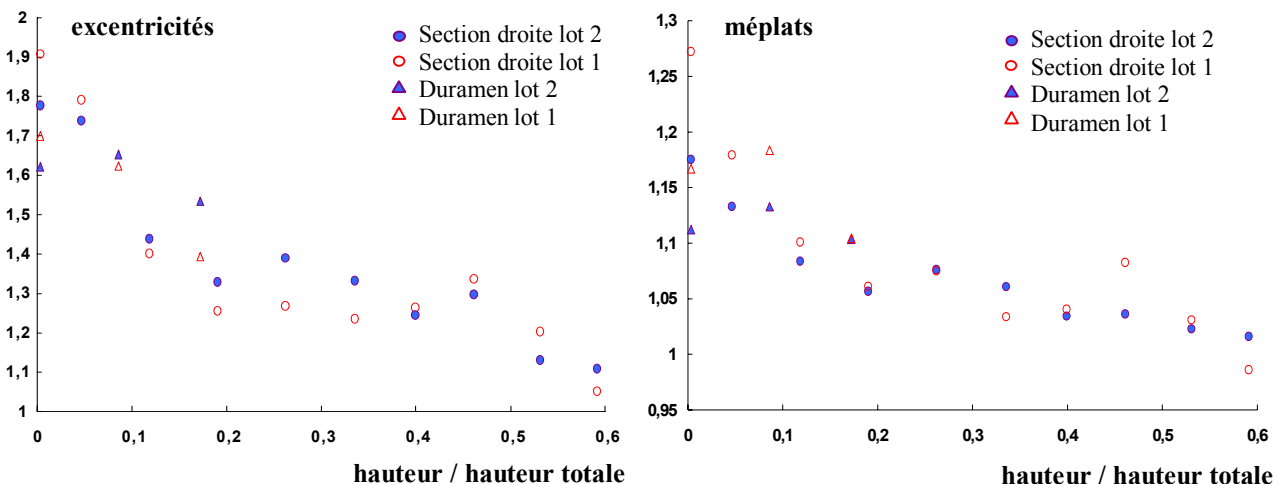


Fig.4.16 : Distribution longitudinale des excentricités et des méplats moyens pour les deux lots étudiés.

- Méplat et excentricité se trouvent également fortement corrélés deux à deux. A 1m30 par exemple en considérant leurs valeurs pour chaque section droite (IV.8 et IV.10) on obtient R² = 92%, lequel vaut 87.1 % à partir des valeurs du coeur (IV.9 et IV.12), avec dans les deux cas p <

0.001. Enfin en effectuant les mêmes analyses mais selon le second diamètre, les valeurs obtenues ne suivent pas d'évolution significative avec la hauteur, sont très dispersées autour d'une moyenne globale quasi égale à 1, et n'ont pas de corrélation significative avec les inclinaisons de tige, ni entre elles.

3.3.2 Distributions longitudinales

Manifestations longitudinales de l'irrégularité

Le profil obtenu dans la direction du plus grand diamètre à partir des moyennes par hauteur des rayons (R_1 , r_1 , R_2 et r_2 définis Fig.3.12) permet d'avoir une représentation type de la répartition longitudinale du cœur chez le pin maritime (Fig.3.18). La moelle étant l'origine des rayons, elle est figurée par l'axe des ordonnées, et en observant son éloignement par rapport au centre géométrique (assimilable ici au milieu du diamètre) on reconnaît l'évolution tortueuse de l'excentricité vue précédemment (Fig.3.16). Autrement dit le profil n'est pas symétrique, la direction de la plus forte croissance et de la plus forte duraminisation correspondant (au moins à la base) à celle des vents dominants et/ou à celle de l'inclinaison. L'effet concomitant de l'empatement et d'un appauvrissement du cœur vers la base conduit à une proportion maximale et à une extension maximale de cœur situées respectivement à 12% et 7% de la hauteur totale, soit à 3m50 et 2m pour notre peuplement (hauteur totale moyenne de 29.3 m).

L'irrégularité générale de distribution longitudinale s'observe également si l'on considère non pas les épaisseurs mais le nombre de cernes constitutifs de l'aubier. Ce dénombrement permet par ailleurs d'estimer l'âge moyen du bois juste avant duraminisation, qui est au minimum de 16 ans à l'extrême pointe supérieure du cœur, mais qui atteint aussi plus de 34 ans à la base (Fig.3.19). Il apparaît alors clairement que l'âge du bois n'est pas un critère suffisant pour estimer la localisation du duramen chez le pin maritime.

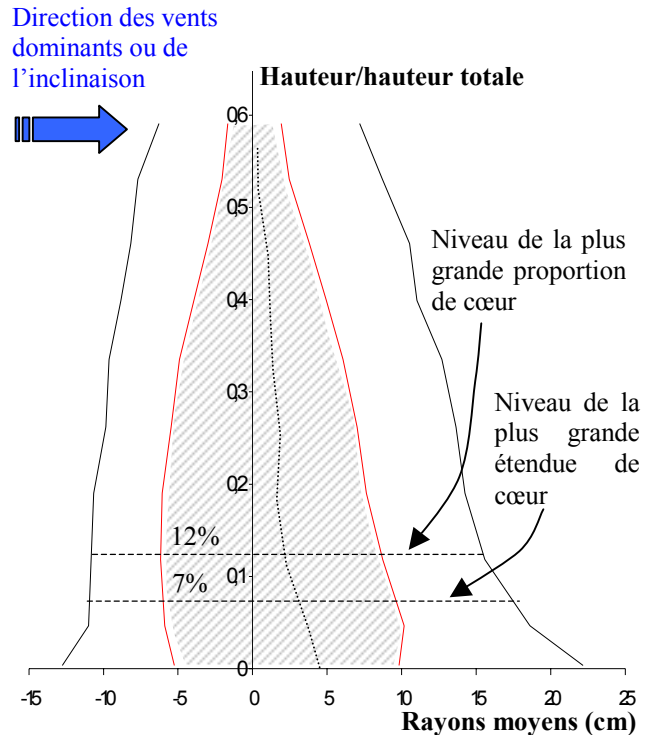


Fig.3.18 : Représentation du profil longitudinal moyen des tiges selon leur plus grand diamètre (la surface grisée correspond au cœur).

Il ne s'agit pas d'un profil réel puisque le centre biologique (la moelle) définit l'axe rectiligne des ordonnées. Le centre géométrique du xylème (en 2D) est figuré par la courbe en pointillés.

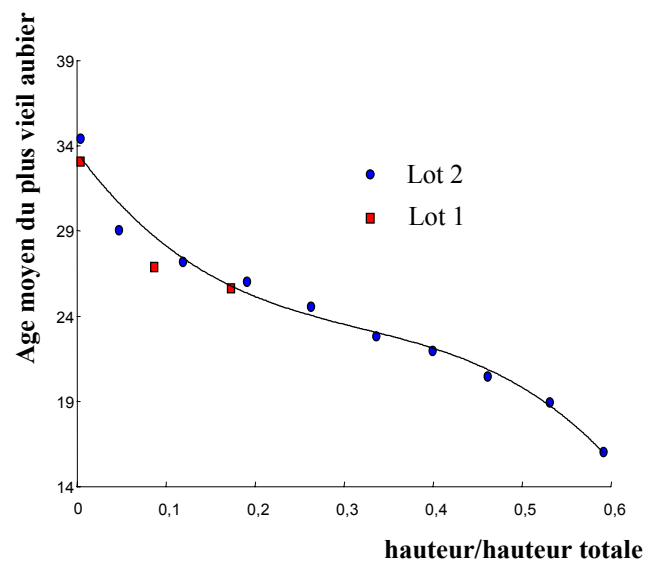


Fig.3.19 : Moyenne par hauteur et dans les 4 directions étudiées du nombre de cernes d'aubier, soit l'âge moyen du bois juste avant duraminisation.

Deux régressions longitudinales fondamentales

En choisissant des normalisations adéquates, nous avons pu identifier deux régressions longitudinales sur l'ensemble de nos mesures. Ces régressions permettent de rendre compte de la majorité des autres distributions longitudinales de la dendrométrie classique (défilement, disposition relative des différents bois, rapports de proportionnalité...) au prix d'un nombre limité de mesures relativement accessibles. L'emploi de variables réduites permet manifestement de s'affranchir en grande partie de la variabilité individuelle, en particulier celle qui serait induite par l'inclinaison de l'arbre ou par son statut social. La première régression (Fig.3.20, notée IV.17) concerne la surface d'aubier relativement à sa valeur basale, elle est logarithmique.

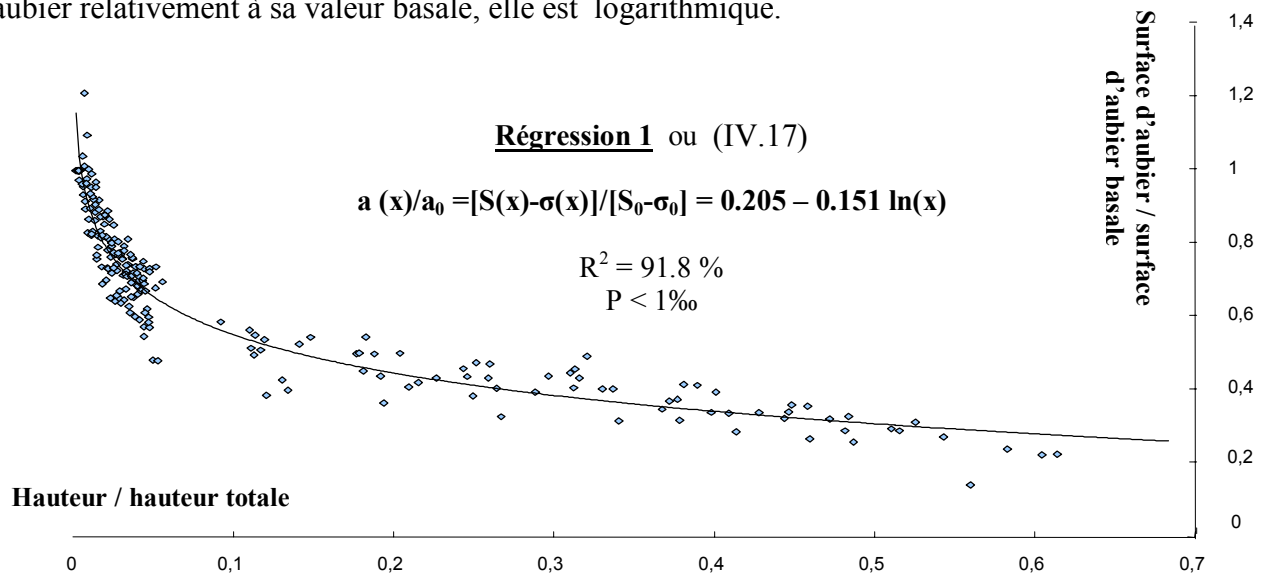


Fig.4.20 : Régression rendant compte de la distribution longitudinale de la surface d'aubier $a(x)$, relativement à sa valeur basale a_0 . x est la hauteur relative, $S(x)$ est la surface de la section droite, $\sigma(x)$ est celle du duramen (S_0 et σ_0 sont leurs valeurs respectives à la base).

La seconde régression (Fig.3.21, notée IV.18) concerne la surface de duramen relativement à sa valeur à 1m30, elle est linéaire et déterminée à partir des rondelles situées au dessus de 1m30 :

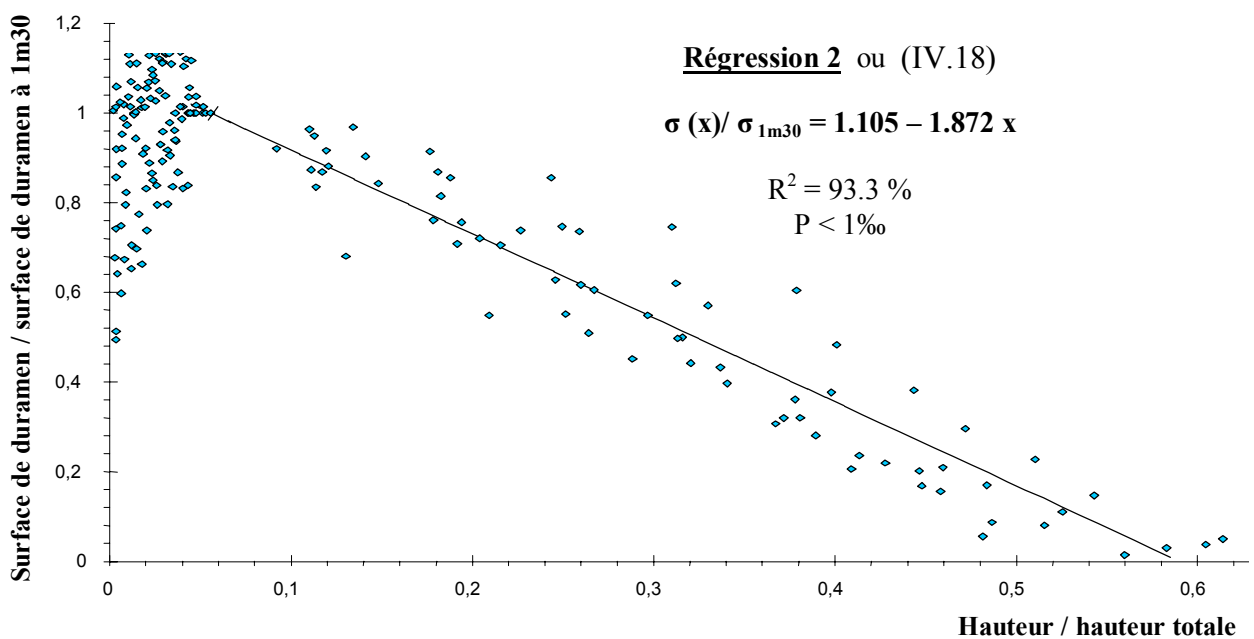


Fig.4.21 : Régression rendant compte de la distribution longitudinale de la surface $\sigma(x)$ de duramen après 1m30, relativement à sa valeur σ_{1m30} à 1m30 (x est la hauteur relative).

Il est donc possible à partir des deux régressions précédentes de déterminer par exemple le défilement métrique normalisé à 1m30 (moyen). Son expression s'obtient en effet à partir de la racine carrée du défilement surfacique (également normalisé à 1m30) le quel est obtenu facilement en combinant IV.17 et IV.18 :

$$\frac{S(x)}{S_{1m30}} = \frac{a(x) + \sigma(x)}{a_{1m30} + \sigma_{1m30}} = \frac{\frac{a(x)}{a_0}}{\frac{a(x_{1m30})}{a_0} \frac{1}{k_{1m30}}} + \frac{\frac{\sigma(x)}{\sigma_{1m30}}}{\frac{k_{1m30}}{1 - k_{1m30}} + \frac{\sigma(x_{1m30})}{\sigma_{1m30}}}$$

$$\approx \frac{\frac{a(x)}{a_0}}{\frac{a(x_{1m30})}{a_0} \frac{1}{k_{1m30}}} + \frac{\frac{\sigma(x)}{\sigma_{1m30}}}{1 - k_{1m30}}$$

(IV.19)

Rappel des notations :

S pour les surfaces de section droite

σ pour les surfaces de duramen

a pour les surfaces d'aubier

avec $\frac{a(x)}{a_0}$, $\frac{a(x_{1m30})}{a_0}$ et $\frac{\sigma(x)}{\sigma_{1m30}}$ donnés respectivement par IV.17 et IV.18

$x_{1m30} = \frac{1m30}{h_{tot}}$ la hauteur relative à 1m30 (h_{tot} est la hauteur totale moyenne).

$k_{1m30} = \frac{a_{1m30}}{S_{1m30}}$ la proportion d'aubier à 1m30 (surfacique)

La figure suivante (Fig.3.22) représente le résultat de cette approximation (en tenant compte de la proportion surfacique moyenne d'aubier à 1m30 soit 70.2%, et de la hauteur totale moyenne soit 29.3m) en comparaison avec deux régressions directes. Il ressort que peu d'informations ont été perdues par l'usage des expressions IV.17 et IV.18.

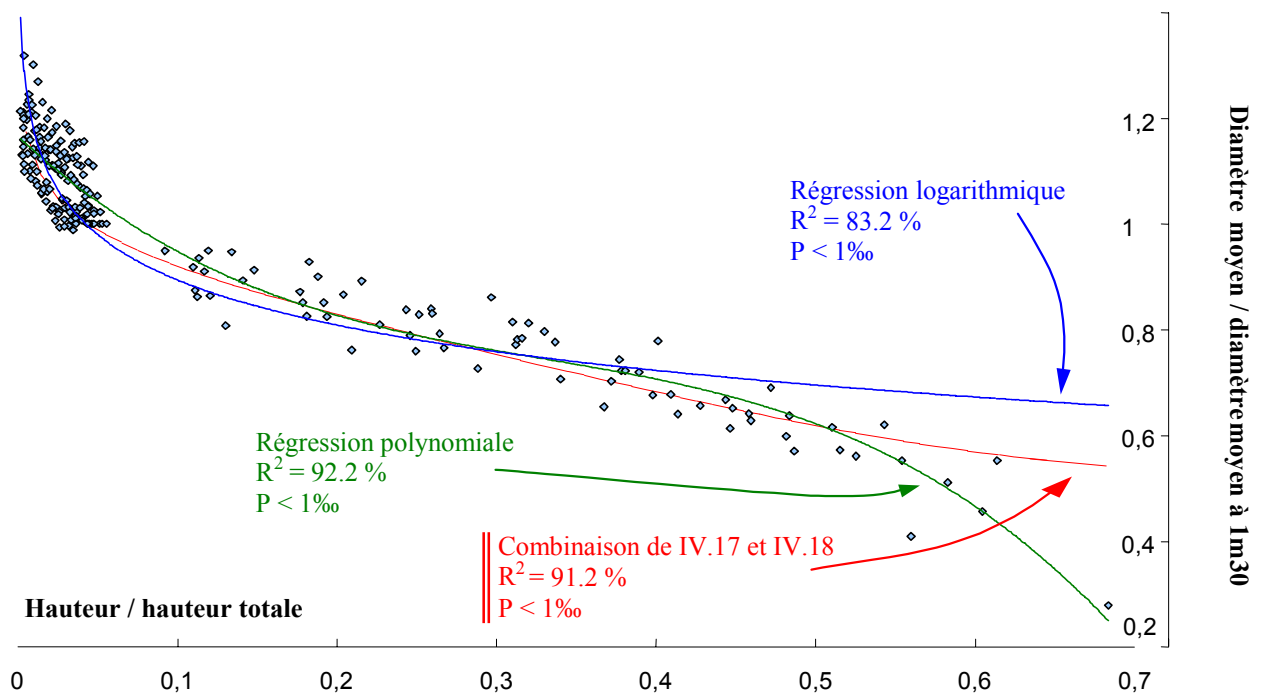


Fig.3.22 : Un exemple d'utilisation des régressions 1 et 2 (IV.17 et IV.18) pour déterminer une distribution longitudinale classique (le défilement métrique normalisé à 1m30).

L'intérêt principal de l'utilisation des régressions IV.17 et IV.18 est que, bien qu'ayant été obtenues à partir de toutes les mesures regroupées sans distinction (mais traduites en variables réduites), elles rendent assez bien compte de la variabilité individuelle (Fig.3.23) :

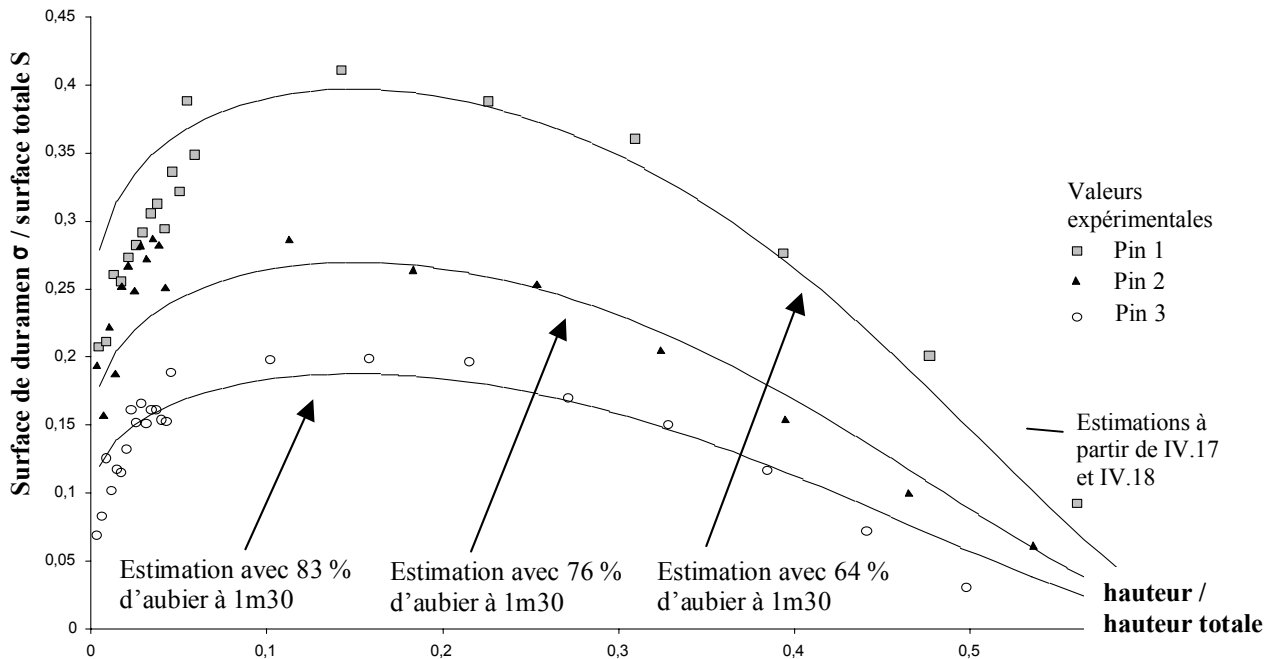


Fig.4.23 : Un second exemple d'utilisation de IV.17 et IV.18 pour déterminer une distribution longitudinale (la proportion de duramen) mais à échelle individuelle.

En revenant à la distribution longitudinale de la proportion de duramen à l'échelle du peuplement (à partir des moyennes par hauteur) on obtient des grandeurs représentatives que l'on peut confronter aux résultats d'autres recherches sur la même espèce. Les valeurs coïncident relativement bien avec celles de Keller & Mosnier (1987) par exemple (Fig.3.24).

3.3.3 Distributions transversales

Proportionnalité transversale cœur / xylème

Par rondelle, l'écart entre les rapports homothétiques linéiques H_i et surfacique H (définis par IV.4 et IV.5) est au maximum de 10% (pour l'ensemble des rondelles, ces cinq valeurs sont corrélées entre elles à plus de 99% avec $p < 1\%$). La duraminisation *moyenne* s'effectue donc majoritairement au prorata de la croissance secondaire, selon un ratio unique dans toutes les directions radiales mais variable avec la hauteur. On peut néanmoins déduire facilement cette variation longitudinale, toujours à partir des deux mêmes régressions de base (IV.17 et IV.18), puisque les figures 3.23 et 3.24 illustrent l'évolution de $\sigma/S = H^2$. A titre indicatif on a trois domaines distinctifs de cette distribution pour les moyennes par hauteur (Fig. 3.24), en particulier un palier entre 5% et 25% de la hauteur totale (soit entre 1m50 et 7m30 pour notre peuplement) où elle atteint un taux de 57% (soit $0.57^2 = 32\%$ pour les surfaces, ce qui correspond par exemple aux 33% que l'on peut calculer à partir des données issues de O.N.F., 1999). Notons que l'on avait déjà un bon aperçu de l'homogénéité de ces proportions ainsi que de leur évolution longitudinale, en observant le profil de distribution moyenne du cœur de la figure 3.18.

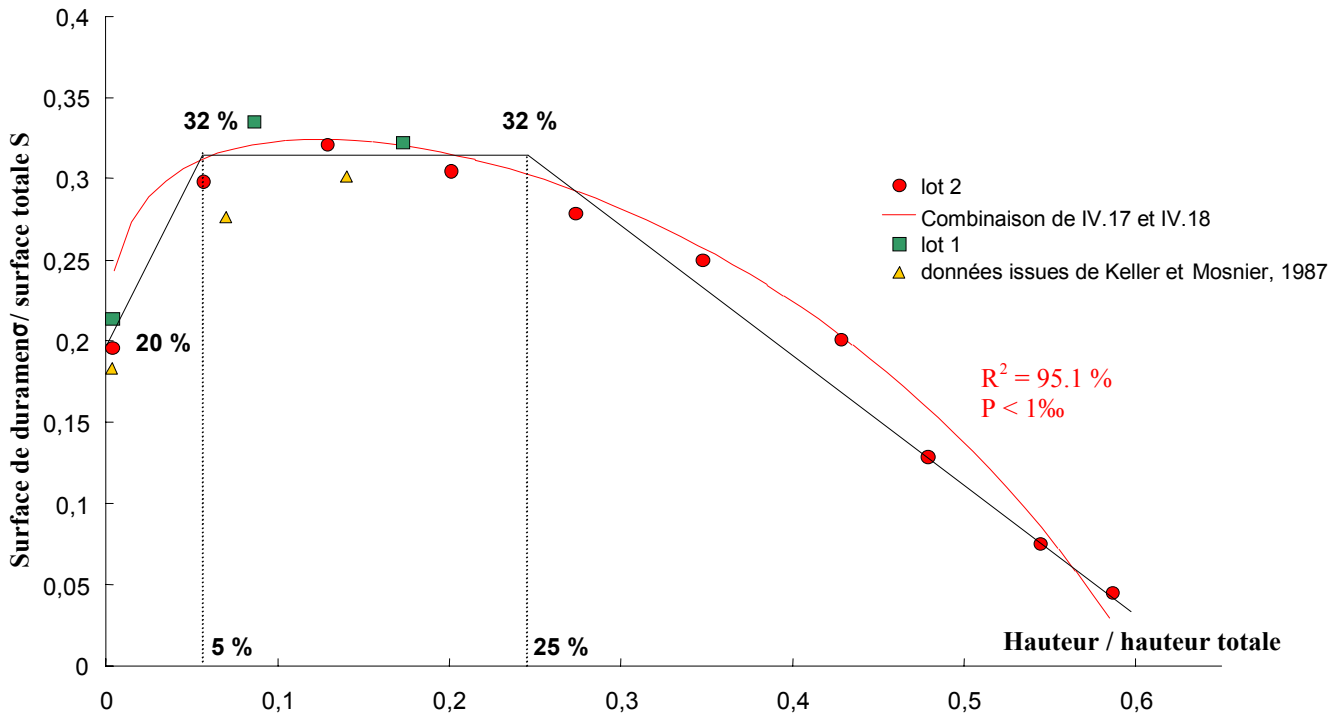


Fig.3.24 : Distribution de la proportion moyenne de duramen et comparaison avec la distribution calculée et avec les valeurs déterminées par Keller & Mosnier (1987)

Anisotropies transversales de duraminisation

Par ailleurs, dès que l'on ne compare plus les rayons entre eux mais avec ceux correspondant à une formation isotrope, soit en considérant les coefficients d'anisotropie définis par les égalités IV.6 et IV.7, on obtient des distributions longitudinales naturellement du même type non linéaire que celles des excentricités et des méplats vues précédemment (Fig.3.16), étant données les combinaisons linéaires existant entre tous ces facteurs. Mais on obtient également et surtout de très bonnes corrélations linéaires entre les caractéristiques moyennes des sections droites et celles du duramen, qu'il s'agisse des anisotropies, des excentricités ou des méplats (Figs.3.25a et 3.25b).

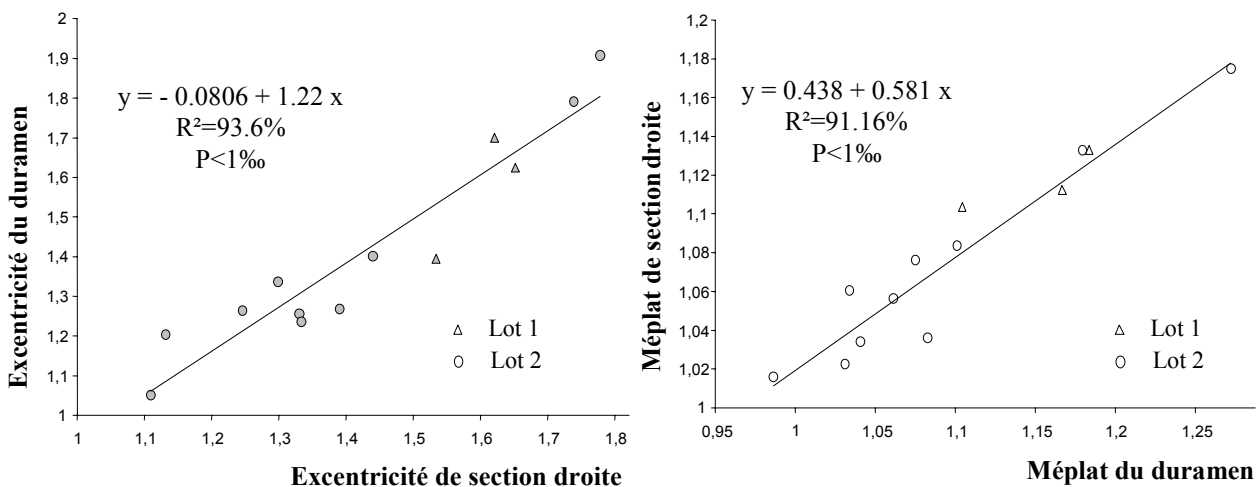
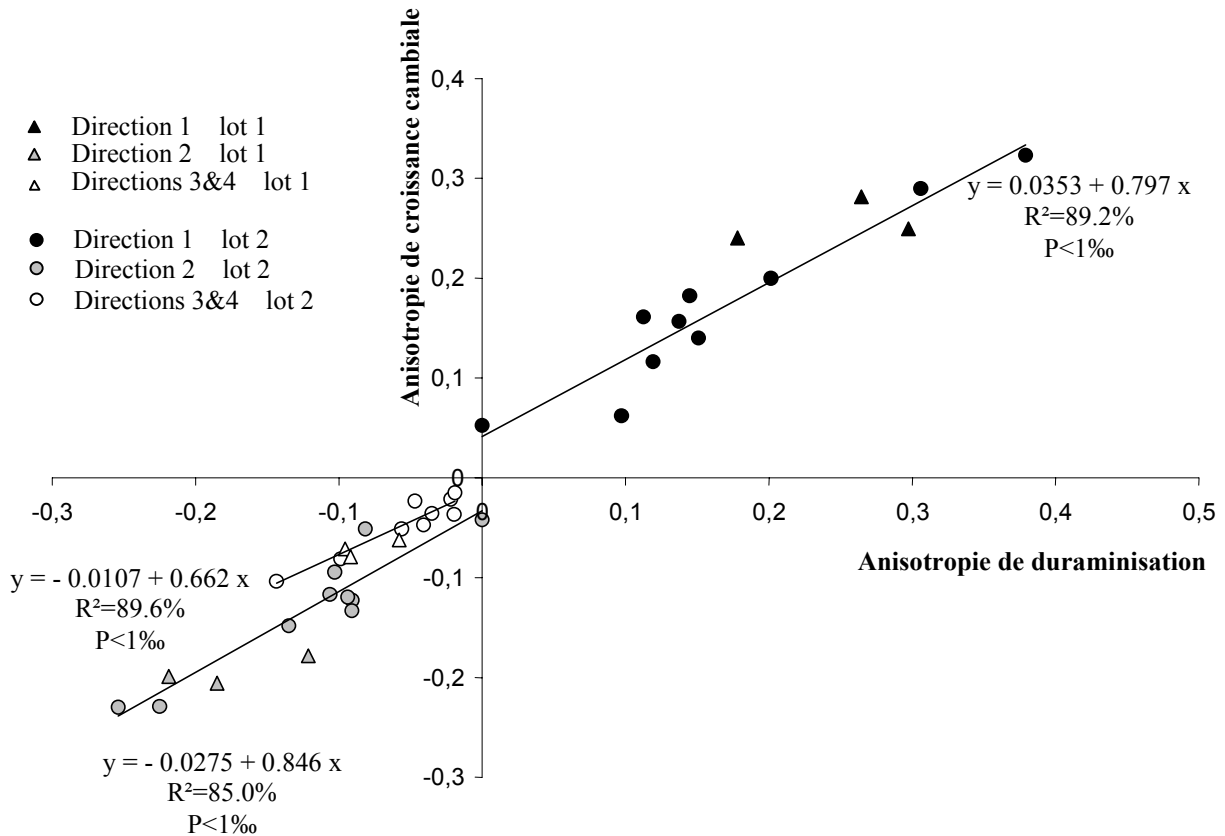


Fig.425a : Corrélations linéaires entre les facteurs moyens (par hauteur) caractérisant l'hétérogénéité de croissance cambiale et ceux caractérisant l'hétérogénéité de duraminisation (ici les excentricités et méplats IV.8 à IV.13)



Débordement transversal du cœur

Reste la notion de débordement qui met en jeu non plus deux mais tout un ensemble de surfaces (celle du cœur, relativement à l'ensemble des accroissements ligneux) et qui dépend donc de la cinétique de croissance cambiale. L'évolution longitudinale décroissante vers le haut (à nouveau non triviale) du débordement n'est pas déductible à partir des régressions fondamentales précédentes. On peut simplement remarquer en considérant à nouveau des valeurs moyennes arbitraires (par hauteur ou par arbre), que le débordement est assez bien corrélé avec les excentricités moyennes individuelles, surtout celle du duramen et surtout à 1m30 (Fig.3.26).

Débordement	Excentricité de section droite		Méplat de section droite		Excentricité du cœur		Méplat du cœur	
	R² (%)	p	R² (%)	p	R² (%)	p	R² (%)	p
à la base	77,8	0,005	67,1	0,024	74,3	0,009	73,2	0,010
à 1m30	85,4	0,001	68,7	0,020	94,7	< 0,001	79,5	0,003
moyen	70,3	0,016	47,2	0,142	77,1	0,005	59,8	0,052

Fig.4.26 : Coefficients de corrélation du débordement avec les méplats et excentricités moyens (par arbre) de la section droite et du cœur.

3.3.4 Observations complémentaires

La corrélation généralement rapportée dans la littérature entre les surfaces conductrice et foliaire (Waring *et al.*, 1982 et Marchand, 1983 par exemple) dont une formulation est le *pipe model* de Shinozaki (1964), est à nouveau vérifiée dans ce cas singulier de répartition dissymétrique de l'aubier pour un résineux (Fig.3.19). L'irrégularité se traduisant longitudinalement par des profils difficiles à appréhender simplement, les corrélations présentées sont donc une fois de plus basées sur des valeurs arbitraires (prises à la base, à 1m30 et à 5m). Notons que cette corrélation a également été vérifiée en considérant uniquement les arbres inclinés (Berthier *et al.*, 2001).

X = surface d'aubier (cm ²)	Y = surface foliaire (cm ²)		
	Régression: Y = aX + b	R ² (%)	p
à la base	250 X + 74298	85	< 0,001
à 1m30	283,8 X + 103604	86	< 0,001
à 5 m	385,6 X + 81702	82	< 0,001

Fig.3.27 Corrélation linéaire entre la surface foliaire et la surface d'aubier moyenne (exprimée de 3 façons arbitraires) pour l'ensemble des arbres du lot 2.

Enfin, les modules élastiques de l'aubier et du duramen déterminés à l'état frais, à partir des essais de flexions circulaires décrits précédemment (Figs. 3.14 & 3.15 et égalité IV.16) sont globalement du même ordre (Fig.3.28). Seules les valeurs ayant été obtenues pour les éprouvettes prélevées dans la direction du plus grand rayon se distinguent significativement des autres, qu'elles soient constituées de duramen ou d'aubier. Ce résultat s'explique par la faible raideur longitudinale du bois de compression (malgré une densité importante), propriété bien connue de ce bois classiquement associé aux fortes croissances cambiales.

Emplacement des éprouvettes par rapport à la moelle		Modules élastiques moyen de l'aubier	Modules élastiques moyen du duramen
		Du côté des fortes croissances (direction 1)	7,2 ± 0,6 Gpa *
Du côté opposé (direction 2)		8,1 ± 1,0 Gpa	8,6 ± 0,3 Gpa
Du côté perpendiculaire (directions 3 & 4)		9,2 ± 0,6 Gpa	8,0 ± 1,1 Gpa
Valeur moyenne		8,1 ± 0,5 Gpa	7,1 ± 0,4 Gpa

Fig.4.28 : Modules élastiques longitudinaux moyens d'aubier et de duramen purs déterminés à partir d'essais de flexion circulaire à l'état vert (cf. Figs.4.14 & 4.15 et l'égalité IV.16)

3.4 Discussion

Cette étude qui se veut prospective est basée sur une description discrète des étendues d'aubier et de cœur, tant longitudinalement (tranchage discontinu) que transversalement (4 directions radiales). La continuité macroscopique de ces tissus autorise néanmoins l'interpolation tandis que la répétition des mesures par hauteur et par rayon permet d'estimer les distributions moyennes. Par ailleurs si la mesure de la largeur de chaque cerne présente un intérêt évident d'un point de vue dynamique, rien en revanche à notre connaissance ne permet d'identifier des étapes dans le processus de duraminisation, pas même chimiquement. Fatalement notre étude est donc statique, la disposition des cernes n'étant prise en compte qu'indirectement à travers la notion de débordement. Néanmoins en replaçant les caractéristiques que nous avons dégagées des distributions du cœur ou de l'aubier dans leur contexte bibliographique, nous allons pouvoir discuter des causes et fonctions possibles de la duraminisation, en considérant tout particulièrement le cas des sollicitations aérodynamiques du vent.

3.4.1 Distribution et irrégularité longitudinale du cœur

L'irrégularité du cœur le long de la moelle se caractérise par des quantités de cernes ou par des épaisseurs (d'aubier comme de duramen) variables avec la hauteur. Faute d'information sur sa cinétique de propagation dans la tige, il est impossible de dater ou de situer l'origine du front de duraminisation à partir de ces profils de distribution. En particulier Hillis (1987) constate que la duraminisation débute en moyenne entre 1 et 3m pour toutes les espèces, mais que ce niveau ne correspond pas nécessairement à l'expansion latérale du cœur la plus forte.

Climent *et al.* (2001) déclarent néanmoins qu'un ventre de duraminisation se situe en hauteur chez la plupart des résineux (entre 2 et 7 mètres pour *Pinus pinaster* d'après notre étude, cf. Fig.3.24) en raison de la morphologie typique de cette famille à l'âge adulte. Selon cette équipe, un houppier généralement haut perché et qui plus est à l'extrémité d'un tronc souvent élancé, induit sous la charge du vent une concentration de contraintes mécaniques en hauteur, précisément au niveau de ce renflement du cœur en vertu de l'hypothèse d'une stimulation mécanique de la duraminisation (hypothèse avancée § 3.1.2 et également dans Stokes & Berthier, 2000). Pour étayer cette interprétation Stokes (2001) souligne que le profil des contraintes de flexion en compression calculées par Milne (1995, mais voir également Gaffrey, 2000, sur un autre résineux) le long d'une tige d'épicéa en flexion simple, se rapproche sensiblement du profil de distribution du cœur que nous avons déterminé, par ailleurs similaire à celui exposé par l'équipe de Climent chez *Pinus canariensis*. Mais l'empatement de l'épicéa adulte qui est loin d'être un trait commun à tous les conifères, peut justifier tout autant la diminution basale des efforts de flexion rapportée par Milne. De plus, son calcul n'intègre pas l'existence des précontraintes de croissance. Une approche plus généraliste pour localiser l'emplacement des plus fortes contraintes longitudinales de flexion lors d'une exposition aérodynamique de l'arbre, peut être l'observation des volis (bris du tronc par le vent). Pour ce qui est des pins maritimes de notre parcelle, la dernière tempête importante de décembre 1999 n'y a provoqué que des chablis. Néanmoins nos observations des chandelles (la partie ancrée du volis) toujours en place à ce jour dans toute la région, montrent que d'ordinaire le niveau de rupture se situe en contrebas du houppier (il reste souvent quelques branches vertes), y compris pour les classes d'âge avancées situées en sol profond (près de la côte par exemple) ou en

plantation grêle (le coefficient d'élanement H_{tot}/D_{1m30} est connu pour être un bon indicateur du risque individuel de volis). Il ressort donc de ces observations basiques à grande échelle, que la montée progressive du houppier à mesure du développement de l'arbre induit chez cette essence un niveau de casse évolutif, rapidement situé au delà des 25% maximum de hauteur relative attendus d'après la distribution moyenne de la figure 3.24 de notre étude, et selon l'hypothèse de formation du cœur retenue ici. Reste que la résistance mécanique d'un matériau homogène est une propriété intégrative de l'ensemble du champ de contraintes qui ne dépend donc pas de la seule composante longitudinale, et que pour un matériau hétérogène comme le bois il faut également tenir compte de la variabilité spatiale de ses propriétés mécaniques et de son niveau de précontrainte. Il peut en particulier exister des zones fragiles ou fragilisées comme les nœuds, les attaques fongiques, les galeries d'insectes xylophages... ou justement le cœur de l'arbre comme nous l'avons vu. L'effet structure intervient également, la flexuosité et les singularités architecturales comme les fourches ou les baïonnettes favorisant les concentrations de contrainte. D'autre part plusieurs études mécaniques du comportement aérodynamique de l'arbre (chapitre 1, mais à échelle individuelle voir Blackburn, 1997 pour une étude expérimentale, Guitard *et al.* 1991 ou Fournier *et al.* 1993 pour la modélisation) désignent le volis comme le résultat d'une rupture non pas statique mais dynamique, et pas nécessairement selon le mode fondamental du comportement à la flexion du tronc mais selon un de ses harmoniques, voire même en torsion (tronc flexueux, houppiers fortement excentrés ou dissymétriques). Or dans tous ces cas, les champs de déformations et de contraintes développés sont radicalement différents de ceux obtenus en situation de flexion simple. En fait cette dernière serait a priori plus représentative des brises quotidiennes faiblement turbulentes (cycles thermiques des environnements côtiers ou montagneux par exemple) que des coups de vents sporadiques et tempétueux, ces deux extrêmes d'expositions aérodynamiques pouvant très bien ne pas avoir les mêmes conséquences sur la formation du cœur (Telewski fait cette distinction dans une revue bibliographique de 1995 où il répertorie les réactions physiologiques de l'arbre au vent). Finalement une mise à l'épreuve expérimentale classique de l'hypothèse mécanique de duraminisation avancée ici pourrait être la comparaison pour une espèce sensible, des profils de répartition du cœur obtenus en des sites d'exposition aérodynamique bien distincts, ou suite à une modification artificielle de l'interception du vent par l'arbre au moyen de haubans ou de voilures par exemple (et bien sûr en restreignant autant que possible les sources de variabilité probables, comme le type de station ou la morphologie des tiges).

Deux principaux arguments hydrauliques peuvent également expliquer ce renflement du cœur en hauteur chez les espèces concernées, non pas comme le résultat d'une duraminisation accentuée ou accélérée à ce niveau mais comme celui d'une progression congestionnée à la base. Le premier argument, architectural, considère que l'aubier basal est parcouru de sève sur toute sa superficie en raison de la convergence des racines à ce niveau. Nadezhdina & Cermak (2000) rapportent une sectorisation des flux de sève à la base des troncs induite par la proximité des embranchements racinaires. La duraminisation de la partie basse de la tige serait donc assujettie à l'activité hydraulique des racines les plus directement connectées au cœur, soit principalement le pivot chez le pin maritime. Le vent pourrait influencer ce mode de développement du cœur en provoquant prématurément la désactivation hydraulique de certaines racines déchaussées ou endommagées par les tempêtes. Le second argument est anatomique, il considère que les trachéides ont des parois d'autant plus épaisses et un lumen d'autant plus étriqué que l'on se rapproche des racines (anatomie typique des bois à destination principalement mécanique comme le bois de réaction par exemple, O.N.F., 1999 et Zimmermann, 1983) ce qui leur impose d'être plus nombreuses dans la partie basse du tronc pour assurer la conservation du débit ascendant de sève.

Le lierre qui réunit sur le même individu des axes grimpants et d'autres autoportés, illustre bien cette évolution anatomique (Speck, 1994).

Quoi qu'il en soit, du fait de son inactivité biologique le duramen ne fait jamais l'objet des formulations dynamiques de la croissance en épaisseur des axes, plutôt basées sur une dépendance des quantités d'aubier ou de xylème vis à vis de données plus ou moins écophysologiques. A notre connaissance, bien que ces dépendances puissent varier avec la hauteur dans quelques cas (diffusion descendante des assimilats exposée par Deleuse *et al.*, 1994 par exemple, mais dont les coefficients sont encore arbitraires faute de mieux), elles ne permettent pas de rendre compte des profils de répartition du cœur "à renflement" tel que celui déterminé par notre étude. En revanche, bien qu'il s'agisse de relations moyennes et globales ces corrélations hydrauliques expliquent bien la relation souvent soulignée dans la littérature entre la proportion globale de duramen et la vigueur de l'arbre (la surface foliaire peut en être une expression, cf. Fig.3.27 par exemple) ou sa dominance (O.N.F., 1999) et non pas avec d'autres variables morphologiques comme l'inclinaison du tronc par exemple (cf. Fig.3.17). Notons toutefois pour nuancer ces propos que Bergström (2000) a suivi les modifications de la proportion de cœur induites par différents modes d'élagage (parfois sévères) chez l'épicéa sans rien constater de remarquable pendant les cinq années suivant cette opération. Ce résultat confirme l'idée intuitive que les flux de sève brute sont une grandeur trop instable pour servir brutalement de consigne au déclenchement d'un processus définitif comme la duraminisation et que la vulnérabilité à l'embolie (ou plus globalement aux dysfonctionnements physiologiques) est un meilleur critère. En corollaire il est probable que l'aubier passe préalablement par une période d'inactivité transitoire et surtout réversible de façon par exemple à rester disponible pour la réalimentation hydrique progressive d'un houppier mutilé en phase de restauration ou pour permettre à la sève de contourner plus facilement d'éventuelles blessures superficielles. L'existence systématique d'un manchon d'aubier entourant le cœur où les flux de sève sont très faibles voire nuls (Nepveu, 1994 et Fig. 3.23) étaye cette théorie. Le dysfonctionnement des ponctuations serait une origine privilégiée de cette prédisposition à la duraminisation si on en juge par leur dégradation centripète progressive rapportée par Sperry *et al.* (1991) chez *Populus tremuloides* ou par la formation prématurée de duramen décrite par Timell (1986) chez *Abies grandis* suite à une infection par *Adelges piceae*, un insecte piqueur qui provoque l'occlusion des ponctuations. La diffusion probable des polyphénols dans la sève brute stagnante à proximité de la zone de transition peut néanmoins modifier les propriétés physiques originales de l'eau comme sa tension superficielle, propriété qui conditionne en grande partie la cavitation.

Reste que malgré toutes ces considérations fonctionnelles et spéculatives, les régressions que nous avons déterminées dans cette étude préliminaire des distributions d'aubier et de cœur (Fig.3.24 et 3.25) sont encore purement analytiques (comme celles d'autres travaux, dont ceux de Climent *et al.* 2001 par exemple). La répétition de nos mesures en plus grand nombre et sur des peuplements présentant d'autres caractéristiques que celui étudié ici permettrait en outre d'estimer la sensibilité des coefficients obtenus vis à vis de l'âge, de la station ou des conditions climatiques (le vent en particulier bien sûr, comme nous l'avons déjà précisé).

3.4.2 Distribution et irrégularité transversale du cœur

Observons pour commencer que les paramètres généralement employés pour quantifier les distributions transversales du cœur ou de l'aubier se sont pas toujours très pertinents. Il faut nuancer par exemple la corrélation entre l'excentricité et le méplat qui ressort de notre étude car les définitions utilisées (ici et largement dans la littérature) se trouvent non seulement approximatives mais aussi artificiellement liées de par leur dépendance systématique aux mêmes rayons. La notion de méplat en effet, pour être vraiment complémentaire et indépendante de l'excentricité, devrait

qualifier la circularité des surfaces indépendamment de la position de la moelle, or elle dépend ici de diamètres biologiques (dont celui définissant l'excentricité). Une meilleure définition ferait référence à des diamètres géométriques, mais son intérêt est vite limité en raison de la difficulté à localiser le centre géométrique d'une section d'axe, surtout en disposant uniquement de la mesure de quatre rayons. Saint-André (1998) qui utilise 36 rayons pour situer analytiquement ce point sur des rondelles d'épicéa, recommande d'ailleurs le recours aux méthodes numériques. Et en utilisant un méplat réellement géométrique, cet auteur détermine que celui-ci est très mal corrélé à l'excentricité, ce que Bouillet (1993) avait déjà noté sur *Pinus kesiya*. C'est pourquoi nous considérons que les coefficients d'anisotropie définis par IV.6 et IV.7 présentent une alternative intéressante de la qualification morphologique des surfaces transverses car ils permettent de rendre compte de la répartition de la matière sans faire référence au centre géométrique (Fig. 3.29). En fait les notions de méplat (géométrique) et d'excentricité (biologique) sont des grandeurs vectorielles que l'on assimile souvent à leur norme sans faire mention de leur direction ou l'inverse, ce qui contribue évidemment à la confusion générale. Il faut donc être prudent quant à l'utilisation des travaux portant sur ces grandeurs et se garder de leur généralisation abusive. Enfin il faut également garder à l'esprit que la mesure de rayons dits biologiques est une grandeur intégrative et non pas anatomique de la croissance cambiale (la progression radiale des lignées cellulaires, dont la plus visible est celle des rayons ligneux, suit en effet une direction normale aux accroissements tangentiels, rarement rectiligne, cf. Fig. 3.30).

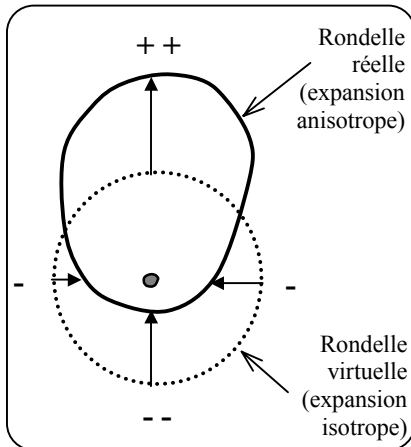


Fig.3.29 : Représentation de l'anisotropie d'expansion radiale sans référence au centre géométrique i.e. par utilisation des coefficients définis en IV.6 et IV.7 (les deux rondelles ont même centre biologique et même surface).

La notion complémentaire d'irrégularité du duramen dans le plan transversal fait quant à elle référence à plusieurs concepts qu'il convient de distinguer :

1- Il s'agit d'abord de la non conformité de la zone de transition avec une limite de cerne, que nous qualifierons d'irrégularité *anatomique*, quantifiée par le coefficient de débordement (défini par IV.14 et IV.15, et illustré Fig. 3.30).

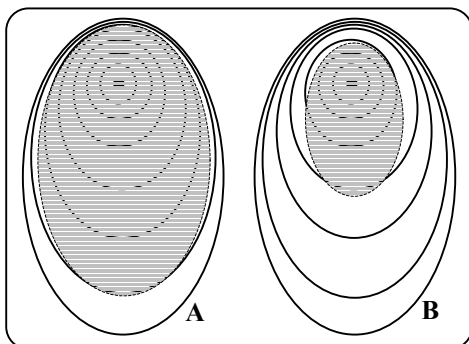


Fig.3.31 : Dans le cas d'un cœur homothétique à la section de tige, le débordement est plus manifeste chez les essences présentant une faible épaisseur d'aubier (A : type châtaignier, B : type pin maritime).

2- On constate en revanche assez généralement une certaine régularité *géométrique* du duramen. Deux situations se présentent, soit l'aubier conserve une épaisseur moyenne constante dans un plan transversal donné (cas le plus fréquent dans la littérature), soit comme nous l'avons déterminé pour le pin maritime, il existe une relation de proportionnalité

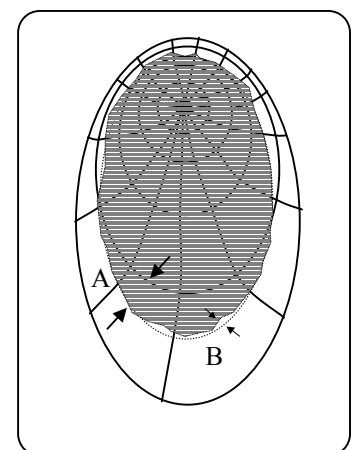


Fig.3.30 : Représentation des directions radiales de croissance effectives (celles des rayons ligneux) et des irrégularités du cœur A : débordement B : fluctuation locale

entre l'épaisseur du cœur et celle du xylème. Les couches ligneuses qui se succèdent pour constituer la tige sont en revanche rarement homothétiques, l'isomorphisme entre deux cernes étant d'autant plus improbable que leur différence d'âge est élevée. Par conséquent, plus la zone de transition est distante du cambium, plus le débordement est manifeste, expliquant peut-être que celui-ci soit rarement noté chez les essences aux faibles épaisseurs d'aubier (Fig. 3.31).

3- Enfin le duramen connaît également des *fluctuations locales* autour de son extension latérale moyenne dont il a été question jusqu'à présent (Fig. 3.30). Le calcul à partir de nos mesures de ces valeurs résiduelles aboutit à des grandeurs totalement dispersées, sans lien évident de direction ou d'intensité avec une variable morphologique (surface foliaire, inclinaison de tige...) ou environnementale (direction des vents dominants ou du sud par exemple). Un découpage plus précis permettant de qualifier précisément la distribution de cette variabilité permettrait peut-être de se prononcer sur son caractère aléatoire (s'agit-il d'un bruit ?) et sur son éventuel déterminisme (sont-elles liées à des irrégularités anatomiques ?).

3.4.3 Fonctions de la duraminisation et du duramen

La fonction mécanique généralement supposée du cœur (soutient et rigidité) est mise à défaut par de nombreuses constatations. Le duramen est souvent considéré à priori comme plus rigide que l'aubier du fait de sa dureté, de son faible taux d'humidité et de sa plus forte densité alors que ces propriétés tiennent surtout à la prolifération dans les lumens de composés aromatiques qui ne participent en rien à la tenue mécanique de l'ensemble (ou en tout cas, pas physiquement). Par ailleurs Nicklas (1997) chez l'accacia détermine bien un module élastique 35% plus élevé pour le duramen mais Mencuccini *et al.* (1997) chez l'épicéa calculent au contraire un module localement plus faible en raison de la présence de bois juvénile autour de la moelle (connu pour ses propriétés mécaniques médiocres cf. Dumail, 1995). Pour ce qui est du pin maritime, nous constatons que la rigidité du bois de cœur est du même ordre que celle de l'aubier (Fig.3.31). Nos éprouvettes ayant été prélevées loin de la moelle de part et d'autre de la zone de transition, ce n'est pas l'effet dépréciatif du bois juvénile qui ressort de nos essais mais celui du bois de compression aussi bien pour l'aubier que pour le duramen (Fig. 3.28, le bois de compression, souvent associé aux fortes croissances cambiales, se caractérise également par un faible module élastique longitudinal). Quoi qu'il en soit, comme signalé par Nicklas (1997) et Mencuccini *et al.* (1997), plus que la souplesse du matériau c'est la rigidité du massif tout entier qu'il faut considérer en tenant compte de l'effet de sa géométrie, soit le produit $E \cdot I$ lorsqu'il s'agit d'appréhender le comportement à la flexion. L'expression mathématique du moment d'inertie I qui rend compte de la manière dont est répartie la matière par rapport au plan de flexion (I dépend donc de cette direction), montre ainsi qu'à quantité de matière fixée la forme elliptique (ou tout profil élancé dans le plan de sollicitation) est plus rigide à la flexion que la forme circulaire, et qu'une section creuse est également plus rigide que son équivalent plein (à volumes identiques). Ainsi en considérant un tronc constitué d'un noyau de cœur cylindrique recouvert par une épaisseur régulière d'aubier, le rapport des moments d'inertie varie comme celui des surfaces au carré. Chez le pin maritime (Fig.3.28) le rapport inertiel xylème/duramen est donc au plus de 0.32^2 soit moins de 11% et à peine de 5% en moyenne (cf. Fig.3.28), de sorte que même s'il était réellement plus rigide, le cœur contribuerait de toute façon peu à la raideur du tronc en flexion. De ce point de vue la conservation du cœur présente donc peu d'intérêt, ce que la tenue manifeste de nombreux arbres creux face aux tempêtes illustre

parfaitement. Notons pour finir sur la rigidité du cœur que le point de vue adopté pour hiérarchiser les propriétés mécaniques de l'arbre vis à vis de la tenue au vent (rigidité, résistance et résilience en particulier) est particulièrement relatif et subjectif. Cela souligne d'ailleurs la difficulté à déterminer puis à quantifier simplement, en théorie comme en pratique, des grandeurs accessibles permettant de rendre compte objectivement du comportement d'une telle structure (même sur un plan strictement physique).

Par ailleurs, il suffit également d'une faible épaisseur de xylème pour bloquer les déformations de maturation périphériques et ainsi développer les précontraintes superficielles essentielles à la bonne tenue de l'arbre (meilleure résistance et cicatrisation des fissures superficielles notamment ; voir par exemple la théorie des structures autocontraintes dans Motro, 1992 ou Mattheck, 1990, 1991 pour le cas particulier de l'arbre). A ce stade de l'analyse, la présence physique du cœur de l'arbre apparaît donc d'un intérêt mécanique assez limité.

Néanmoins, l'arbre doit encore opposer une résistance suffisante à son propre poids ce qui limite les possibilités de développement d'une cavité interne en raison du phénomène de flambement (effondrement d'une structure élancée sous compression axiale). Or le cœur éprouvé de l'arbre préfigure souvent la disposition d'une future nécrose conduisant à l'apparition d'une cavité (par la pourriture rouge notamment, Schutz 1990). Les arbres ainsi évidés ont alors leur flanc le plus fin comme talon d'Achille dès qu'il s'agit de résister à toute charge pondérale (poids propre, fructification, neige..., Spatz & Speck, 1994 pour le cas des graminées) aux tempêtes (Mattheck & Breloer, 1994) ou aux attaques biologiques. On voit donc à travers cette considération, surtout pour les individus présentant une excentricité marquée, l'intérêt d'une duraminisation ne suivant pas le contour des cerne, et en particulier de celle conservant une épaisseur d'aubier constante. Reste que l'histoire de la croissance et des chargements est déterminante pour déterminer l'état mécanique d'un arbre. Il serait donc intéressant d'utiliser les modèles actuellement disponibles pour suivre la redistribution progressive des contraintes de croissance dans un tronc d'arbre en réaction au développement d'une cavité interne selon divers scénarios (ce qui n'est pas présenté à notre connaissance dans la littérature).

Enfin, un dernier avantage mécanique de la présence du cœur est la possibilité de dissipation énergétique qu'il offre, en particulier quand l'arbre est sollicité par le vent, sans que cela compromette aucun processus physiologique. Le duramen mécaniquement fragilisé et fortement précontraint (cf. § 3.1.2) présente à ce titre en effet, une certaine prédisposition aux phénomènes dissipatifs tels que frottements, déformations plastiques ou microfissures par rapport au reste du tronc.

La synthèse de toutes ces observations relatives à la fonction du cœur chez l'arbre, est que sa *conservation* n'est apparemment pas vitale sur un plan strictement mécanique, en particulier du point de vue de la tenue au vent (principalement grâce à sa position géométriquement centrée), mais qu'elle représente toutefois des avantages subsidiaires appréciables. En particulier, dès lors que l'on considère les performances mécaniques du bois en tenant compte de ses dépenses métaboliques, le duramen inerte est toujours plus rentable que l'aubier vivant. Nous distinguerons donc sa conservation de sa *formation*, laquelle en revanche a un coût énergétique élevé et semble essentielle

au fonctionnement hydraulique de l'arbre, en particulier dès qu'il s'agit de juguler le développement et l'impact des embolies.

3.5 Conclusion

L'arbre a une croissance indéfinie, il augmente constamment ses effectifs cellulaires alors que son extension dans l'espace est physiquement et surtout physiologiquement bornée (capacités mécaniques, hydrauliques et photosynthétiques limitées). Pour que cette croissance ne soit pas un amoncellement accablant mais un renouvellement salutaire, le végétal doit pouvoir réguler ces effectifs en disposant d'un moyen de les réduire. La duraminisation en est un, qui concerne les tissus constitutifs de l'aubier et qui serait génétiquement *déclenché* à partir d'un âge spécifique. Au regard de la bibliographie, des dysfonctionnements physiologiques affectant aussi bien les trachéïdes que les parenchymes et pouvant être d'origine endogène (liés à la croissance cambiale et au développement) ou plus rarement exogène (suite à un endommagement mécanique ou une attaque d'insecte) seraient à l'origine de sa *propagation*, en raison surtout d'une vulnérabilité hydraulique rédhibitoire. Sa similitude avec la formation du bois traumatique viendrait des processus enzymatiques qui se mettent alors en place pour parachever la désactivation cellulaire (utilisation des réserves et dégradation des polysaccharides, incrustation phénolique etc.) dans le but commun de condamner et d'isoler une zone fragilisée et déficiente de l'arbre. Finalement, du fait même de son inactivité métabolique, le duramen devient de toute façon un soutien mécanique rentable pour l'arbre. Sa localisation à cœur ne le prédispose pas à l'interception instantanée des coups de vent, mais il constitue en revanche peu à peu un mode de dissipation énergétique, par cumul de précontraintes et de chargements.

La dépendance de la duraminisation vis à vis de la croissance cambiale se manifeste par une disposition du cœur calquée sur celle du xylème, selon **une loi de proportionnalité radiale** chez le pin maritime. Cette loi se caractérise par **un rapport inégal le long de l'axe** mais que deux régressions de la forme $a(h/h_{tot})/a_{0m} = A - B \cdot \ln(h/h_{tot})$ et $\sigma(h/h_{tot})/\sigma_{1m30} = C - D \cdot h/h_{tot}$ (où a et σ sont respectivement les surfaces d'aubier et de duramen, h la hauteur considérée et A, B, C, D quatre réels positifs) nous ont permis de rattacher analytiquement à quelques grandeurs dendrométriques de base. On ignore le déterminisme des coefficients caractérisant ces régressions, mais on propose que le vent puisse conditionner la duraminisation soit progressivement (cycles quotidiens des thermiques côtiers ou montagneux) soit brusquement (bourrasques orageuses et tempêtes hivernales) en prédisposant directement l'aubier aux dysfonctionnements ou en affectant plus indirectement les processus physiologiques élémentaires, l'activité cambiale en premier lieu (altération du métabolisme phénolique, modification de l'allocation carbonée, développement de stress hydriques induits par un endommagement racinaire et par le dessèchement des parties aériennes, aggravé par le bris, l'abrasion, la salinité ou le gel ...).

A ce stade préliminaire, **l'étude se veut plus un support de réflexion qu'une démonstration expérimentale**. Il est clair que cette dernière passe par la répétition et l'élargissement de nos observations sur d'autres peuplements de pin maritime. Néanmoins il serait sans doute aussi fructueux, ne serait ce qu'à titre de comparaison, de répéter nos observations sur une espèce feuillue ou physiologiquement plus sensible au vent qu'une essence pionnière comme le pin maritime. Reste que même si l'on retient l'hypothèse d'une formation mécanique du cœur, il est clair que le mécanicien peut résoudre *dans une certaine mesure* la question de l'exposition et de

l'interception du vent à différentes échelles, mais que les perceptions, transductions et réactions qui s'ensuivent restent en grande partie un champ d'investigation de la physiologie végétale.

La question reste donc entière de la signification précise de " physiologiquement plus sensible au vent ", mais nous avons vu ici que chez l'arbre adulte, certains aspects de la duraminisation sont une expression possible de cette sensibilité.

CONCLUSION GENERALE

Ce travail de thèse apporte de nouveaux éléments permettant d'approfondir les formulations biomécaniques de référence généralement basées sur une hypothèse de stabilité ou de continuité du milieu. Notre contribution à une meilleure compréhension des effets du vent, fondamentalement instable, sur la croissance et le développement des arbres s'organise en deux points principaux.

1 Sur le plan technique, la réalisation d'un **nouveau dispositif de ventilation** spécifiquement intermittente s'est révélée très productive. Il s'agit d'un mécanisme robuste ayant fonctionné 3 ans en plein air, sans problème majeur. Comme pour tout prototype, il va s'agir maintenant d'harmoniser son dimensionnement et son utilisation avec la croissance et la sensibilité de l'espèce à étudier, sur la période d'observation retenue. Nous avons également acquis en ce but un certain savoir-faire et une meilleure connaissance du "tempérament moyen" du semis de pin maritime face à une ventilation durable et périodique.

2 Sur le plan théorique, nos travaux ont une portée descriptive qui peut renseigner les modèles de croissance existants pour les affiner et qui constituent également, de par leur originalité, un support fertile de discussion autour de la question délicate de la tenue végétale. Nous avons suivi pour la première fois la croissance de plantes ventilées pendant près de trois ans, sans que la portion racinaire (et donc l'activité hormonale) ne soit perturbée par la présence de pots. Nous avons également proposé de nouvelles interprétations de la répartition du duramen chez l'arbre adulte en relation avec son exposition aux vents dominants. Le rôle du vent quotidien dans la croissance et le développement de l'arbre, jusqu'à présent négligé puisque théoriquement sans effet physique durable, apparaît alors comme largement influent sur le long terme ou au stade du semis.

Il ressort en particulier qu'il existe probablement un élément induit par toute exposition aérodynamique même légère, qu'une répétition entretient au point d'agir visiblement sur les mécanismes de croissance et de développement. Le vent est une sollicitation physique multifactorielle, en partie mécanique. Sur cet aspect précis, les processus d'élaboration, de différenciation et de maturation cellulaires qui définissent l'activité méristématique de même que ceux qui caractérisent l'activité synthétique des parenchymes, se déroulent en des temps caractéristiques très différents, susceptible d'être physiquement affecté par des déformations mécaniques d'une durée comparable. Autrement dit les questions récurrentes posées par le choix et le changement d'échelle spatiale dans la biomécanique de l'arbre, possèdent leur corollaire temporel. Reste à identifier ces processus mécano-sensibles, parmi lesquels une éventuelle mécano-perception, par des études physiologiques. Le recours à des modèles biomécaniques reste nécessaire aux approches quantitatives, afin d'estimer l'intensité et la durée des déformations réparties dans la structure au cours de son chargement. Une perspective intéressante de nos travaux consisterait par ailleurs, en complément de cette démarche, à comparer l'efficacité avec laquelle une plante est capable de résoudre un problème mécanique donné selon qu'elle est soumise à une faible brise intermittente ou non. Nous avons en effet uniquement traité dans ce mémoire le problème particulier du basculement accidentel (celui du maintien et de l'intégrité physique de la plante au cours de sa

croissance étant inévitablement abordé). Enfin il peut être judicieux d'utiliser en ce but fondamental d'identification, d'autres espèces que le pin maritime. Nous avons déjà eu par exemple un aperçu des réactions du chêne à l'occasion des travaux effectués sur le même dispositif par E. Tamasi (2001), concernant la rhizogenèse et l'enracinement, dont le port s'est avéré bien plus anémorphosé que celui du pin (les feuilles ont une plus grande prise au vent que les aiguilles... mais en revanche ne sont pas persistantes). La comparaison des réactions de croissance à des durées d'exposition identiques mais réparties selon des intervalles différents (prévue initialement), constitue un bon moyen de vérifier l'importance relative de la répétition par rapport à celle de la durée (ce qui implique de maîtriser préalablement le problème de la mortalité) et reste toujours à réaliser.

Pour finir, la communication scientifique et de vulgarisation qui a déjà été largement entamée autour de nos travaux (en particulier ceux plus anciens qui concernent la duraminisation), conduit aujourd'hui à définir de nouvelles collaborations. Sur le plan scientifique et au sein du seul site INRA de Pierroton (où ont été effectués nos travaux) on peut citer notamment l'intervention récente de F. Danjon qui souhaite rendre compte de l'enracinement des semis ventilés à 3 ans et celle de C. Plomion qui cherche à identifier les protéines exprimées par le pin maritime exposé au vent. Toutes ces projets et d'autres encore essentiellement collectifs, sont présentés en détail dans l'H.D.R. d'Alexia Stokes qui a co-encadré cette thèse (Stokes, 2001).

BIBLIOGRAPHIE

- Almeras T., Gril J., Costes E., 2002.** Bending of apricot tree branches under the weight of axillary growth : test of a mechanical model with experimental data. *Trees* N°16, pp. 5-15.
- Alteyrac J., Fourcaud T., Castera P., Stokes A., 1999.** Analysis and simulation of stem righting movements in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). Proc. Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software, Third Workshop of IUFRO WP S5.01-04, La Londe-Les-Maures, France, September 5-12, 1999, pp. 105-112.
- Alteyrac J., 1998.** Relations dynamiques entre la forme de l'arbre et la structure interne chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) Mémoire de DEA en Sciences du Bois, Université de Bordeaux I, France, pp. 31.
- Amzallag G.N., 1997.** Influence of periodic fluctuations in root environment on adaptation to salinity in *Sorghum bicolor*. *Australian journal of Plant Physiology* N°24, pp. 579-586.
- Amzallag G.N., 1999.** Regulation of growth : the meristem network approach. *Plant, Cell and Environment* N°22, pp. 483-493.
- Amzallag G.N., 2001.** Data analysis in plant physiology : are we missing the reality ?. *Plant, Cell and Environment* N°24, pp. 881-890
- Ancelin P., Fourcaud T., Lac P., 1999.** Non-linear structure analysis to investigate tree biomechanics. Proc. Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software, Third Workshop of IUFRO WP S5.01-04, La Londe-Les-Maures, France, September 5-12, 1999, pp. 95-104.
- Ancelin P., 2001.** Modélisation du comportement biomécanique de l'arbre dans son environnement forestier – application au Pin maritime. Thèse de doctorat en Mécanique, Université Bordeaux I, France, pp. 130.
- Antonova G.F., Cherkashin V.P., Stasova V.V., Varaksina T.N., 1995.** Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees* N°10, pp. 24-30.
- Association Pour la Protection de la Forêt Aquitaine, 19.** Les rouilles du pin maritime, la rouille courbeuse *Melampsora pinitorqua* Rostr., dépliant disponible auprès de l'APFA, Gradignan, Gironde.
- Aphalo P.J., Jarvis P.G., 1993.** The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mole fraction of CO₂ and water vapour in the air. *Plant, Cell and Environment* N°16, pp. 771-783.
- Archer R.R., 1986.** Growth Stresses and Strains in Trees. Springer Verlag Series in Wood Science, T.E. Timell ed., pp. 240.
- Auberlinder V., 1984.** De l'instabilité du pin maritime. *Annales de recherches sylvicoles AFOCEL*, pp. 139-176.
- Baradat P., 1976.** Juvenile-mature relationships in individual selection with information from relatives. Advanced generation breeding, in Proc. IUFRO Conference, INRA Bordeaux, pp. 121-138.
- Barlow W., 1995.** Gravity perception in plants : a multiplicity of systems derived by evolution ? *Plant, Cell and Environment* N°18, pp. 951-962.
- Barnola P., Crabbé J., 1993.** L'activité cambiale, composante active ou passive dans les réactions de croissance de l'arbre ?. *Acta botanica Gallica* N°140(4), pp. 403-412.
- Batschelets E., 1981.** Circular statistics in biology. Academic Press, London, pp. 371.
- Bergström B., 2000.** Aspects on heartwood formation in scots pine. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå.

- Bernard P., 1994.** Dynamique stochastique non linéaire des structures : quelques progrès récents. Application des Statistiques et Probabilités en Analyse des Matériaux et des Ouvrages, Journée Nationale de Cachan, mars 1994, pp. 435-444.
- Berthier S., Kokutse A.D., Stokes A., Fourcaud T., 2000.** Irregular heartwood formation in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) : Consequences for biomechanical and hydraulic tree functioning, *Annals of Botany* N°87 pp. 19-25.
- Beyl C.A., Mitchell C.A., 1977.** Automated mechanical stress application for height control of greenhouse *Chrysanthemum*. *HortScience* Vol.12 N°6, pp. 575-577.
- Biddington N.L., 1986.** The effects of mechanically-induced stress in plants – a review. *Plant Growth Regulation* Vol.4, pp. 103-123.
- Björkman T., 1988.** Perception of gravity by plants. *Advances in Botanical Research* Vol.5, pp. 1-40.
- Blackburn G.R.A., 1997.** The growth and mechanical response of trees to wind loading. Thèse de doctorat en Biologie environnementale, Université de Manchester, pp. 205.
- Booth F.W., Tseng B.S., Fluck M., Carson J.A., 1998.** Molecular and cellular adaptation of muscle in response to physical training. *Scandinavian Physiological Society* N°162, pp. 343-350.
- Bouillet J.P., 1993.** Influence des éclaircies sur la forme du tronc – anisotropie radiale et profil en long – de *Pinus Kesiya* dans la région du Mangoro (Madagascar). Thèse de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, France, pp. 136.
- Bounias M., 1981.** Traité de toxicologie générale. Springer-Verlag France, pp. 777, Section VI. Relations quantitatives et modélisation pp. 243-320.
- Boyer N., Desbiez M-O., Hofinger M., Gaspar T., 1992.** Effect of lithium on thigmomorphogenesis in *Bryonia dioica* ethylene production and sensitivity. *Plant Physiology* N°72, pp. 522-525.
- Britz S.J., Galston A.W., 1982.** Light-enhanced perception of gravity in stems of intact pea seedlings. *Planta* N°154, pp. 189-192.
- Brown A.H., Chapman D.K., Johnsson A., Heathcote D., 1995.** Gravitropic responses of the *Avena* coleoptile in space and on clinostats. I gravitropic response thresholds. *Physiologica Plantarum* N°95, pp. 27-33.
- Burdett A.N., 1979.** Juvenile instability in planted pines. *Irish Forestry* Vol.36, N°1, pp. 36-47.
- Castéra P., Fournier M., 1990.** Aspects mécanique de la croissance d'un rameau. Colloque Sciences et Industries du Bois, 15-20 mai 1990, Bordeaux, *Arbora* Vol.2, pp. 353-364.
- Castéra P., 1992.** Histoire de l'arbre, coulées de bois de réaction et qualité des produits chez *Pinus pinaster* Ait. 5^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Paris, 1^{er} décembre, 1992, 5, pp. 92-107.
- Chanson B., 1992.** Dynamique de l'élaboration du bois : nature et disposition dans la structure arborée. 5^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Paris, 1^{er} décembre, 1992, 5, pp. 40-55.
- Chaperon H., 1986.** La culture du pin maritime en Aquitaine. AFOCEL Paris, pp. 231.
- Clausnitzer V., Hopmans J.W., 1994.** Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil* N°164, pp. 299-314.

- Climent J., Gil L., Pardos J.A., 1998.** Xylem anatomical traits related to resinous heartwood formation in *Pinus canariensis* Sm. Trees N°12, pp. 139-145.
- Climent J., Chambel R., Gil L., Pardos J.A., à paraître.** Vertical heartwood variation patterns and prediction of heartwood volume in *Pinus canariensis* Sm. à paraître.
- Cline M.G., 1997.** Concepts and terminology of apical dominance. American Journal of Botany Vol.8, N°84, pp. 1064-1069.
- Cochard H., 1994.** Embolie hivernale et estivale : données actuelles et mécanismes explicatifs. Séminaire "L'eau dans la vie de l'arbre" du Groupe d'Etude de l'Arbre, Clermont-Theix, 14-15 avril 1995 pp. 67-95.
- Combes J.G., 1994.** Etude des relations entre la morphologie de l'arbre et les propriétés mécaniques, physiques et chimiques du bois chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Rapport de D.E.A. Sciences du Bois, Université Bordeaux I, pp.31.
- Cordary D., 1994.** Mécanique des sols, éditions Tech et Doc Lavoisier, pp. 380.
- Coutand C., Moulia B., 2000.** Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : local strain sensing and spatial integration of the signal. Journal of Experimental Botany, Vol.51, N°352, pp. 1825-1842.
- 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. Journal of Experimental Botany, Vol.51, N°352, pp. 1813-1824.
- Dailly C., 1996.** Modélisation géométrique de la structure interne du bois. Stage de fin d'études EERIE, CIRAD-GERDAT, Unité de modélisation, Agropolis, Montpellier, pp. 20.
- Danjon F., Bert D., Godin C., Trichet P., 1998.** Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* by 3D digitising and analysed with AMAPmod, Plant and Soil N°211, pp. 241-258.
- Deleuse C., Houllier F., Bert D., 1994.** Premiers résultats de modélisation à partir d'une synthèse bibliographique sur l'activité cambiale : un modèle de diffusion des assimilats & un modèle de croissance du xylème. 7^{ième} Séminaire Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, avril 1994, pp. 124-142.
- DERF/INRA/AFOCEL, 1998.** Modèle de croissance et qualité pour le pin maritime. Rapport final de la première tranche.
- Desbiez M-O., Boyer N., Thellier M., 1992.** Les messages de croissance chez les plantes. La Recherche N°23, pp. 189-196.
- Desprez-Loustau, 19.** Intensification de la sylviculture et rouille courbeuse du pin maritime, document interne INRA.
- Downes G.M., Moore G.A., Turvey N.D., 1994.** Variation in response to induced stem bending in seedlings of *Pinus radiata*. Trees N°8, pp. 151-159.
- Drénou C., 2000.** Estimer l'état général d'un arbre par la méthode architecturale. Forêt-Entreprise N°134, pp. 36-40.
- Dumail J-F., 1995.** Caractéristiques physiques et mécaniques du bois juvénile de pin maritime. Thèse de doctorat en Mécanique, Université Bordeaux I, France, pp. 190.
- Dupuy J-L., 2000.** Les apports possibles de la physique du feu à la conception et à l'entretien des coupures de combustible. Forêt Méditerranéenne VOL.21, N°4, pp. 497-509.

- Eklund L., Säll H., 2000.** The influence of wind on spiral grain formation in conifer trees. *Trees* N°14, pp. 324-328.
- Ennos R., 1995.** Development of buttresses in rainforest trees : the influence of mechanical stress. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 293-301.
- Fabre J.H., 2000.** La plante. Leçons à mon fils sur la botanique. Réédition d'après une œuvre originale de 1876, pp. 340.
- Farquhar T. Eggleton C.D., 2000.** Pulsatile flow heightens vertical exchanges in a wheat canopy. In *Plants Biomechanics 2000*, proceedings of the 3rd plant biomechanics conference Freiburg-Badenweiler, august 27th to september 2nd, Spatz & Speck eds., Thieme New-York, pp. 529-534.
- Finnigan J.J., Brunet Y., 1995.** Turbulent airflow in forest on flat and hilly terrain. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 3-40.
- Firn R.D., 1986.** Growth substance sensitivity : the need for clearer ideas, precise terms and purposeful experiments. *Physiologica Plantarum* N°67, pp. 267-272.
- Fisher D.D., Cyr R.J., 2000.** Mechanical forces in plants growth and development. *Gravitational and Space Biology Bulletin* Vol.2, N°13, pp. 67-73.
- Fourcaud Th., Lac P., 1996.** Mechanical analysis of the form and internal stresses of a growing tree by the finite element method. *Engineering Systems Design and Analysis*, ASME Vol.77, Montpellier, pp. 231-220.
- Fourcaud Th., 1999.** Défauts de forme et structure interne du Pin maritime. Actes du 5^{ème} colloque "De la forêt cultivée à l'industrie de demain - Propriétés et usages du Pin maritime", ARBORA, 2-3 décembre 1999, Bordeaux, France, pp. 77-84.
- Fournier M., Moulia B., 1992.** Mécanique des structures évolutives et auto-adaptives, le cas des arbres. Partie 1 : Définitions Biomécaniques. 5^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Paris, 1^{er} décembre, 1992, 5, pp. 56-76.
- Fournier M., Rogier P., Costes E., Jaeger M., 1993.** Modélisation mécanique des vibrations propres d'un arbre soumis aux vents, en fonction de sa morphologie. *Annales des Sciences Forestières* N°50, pp. 401-412.
- Fournier M., Chanson B., Thibaut B., Guitard D., 1994.** Mesures des déformations résiduelles de croissance à la surface des arbres, en relation avec leur morphologie. *Observations sur différentes espèces*. *Annales des Sciences Forestières*, 51, pp. 249-266.
- Fournier M., 1989.** Mécanique de l'arbre sur pied : maturation, poids propre, contraintes climatiques dans la tige standard. Thèse de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, pp. 257.
- Fujii T., Suzuki Y., Kuroda N., 1999.** Bordered pit aspiration in the wood of *Cryptomeria japonica* in relation to air permeability. *IAWA Journal*, Vol. 20.
- Gaffrey D., 2000.** Simulated stress distribution in a stem of a 64-year old Douglas fir applying a 3D-tree and load model. In *Plants Biomechanics 2000*, proceedings of the 3rd plant biomechanics conference Freiburg-Badenweiler, august 27th to september 2nd, Spatz & Speck eds., Thieme New-York, pp. 425-431.
- Gardiner B.A., 1995.** The interactions of wind and tree movement in forest canopies. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 41-59.
- Gardingen P.Van, Grace J., 1991.** Plants and wind. *Advances in Botanical Research* Vol.18, pp. 192-253.
- Garnier J., 199.** Modèles réduits en mécanique des sols. Issu de "Les modèles réduits en génie civil", AVGC, coordinateur J-G. Sieffert, pp. 13.

- Gérard J., 1992.** Fentes d'abattage et déformations de sciage dues à la libération des contraintes de croissance : revue bibliographique. 5^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Paris, 1^{er} décembre, 1992, 5, pp. 108-138.
- Godin C., Costes E., 1997.** Mesures et digitalisation de la structure topologique et géométrique des plantes. Document de travail de l'unité de modélisation des plantes, 1-97, CIRAD, Montpellier, France.
- Godin T., Costes E., Sinoquet H. 1999.** A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* N°84, pp. 343-357.
- Goodman A.M., Ennos A.R., 1999.** The effects of soil bulk density on the morphology and anchorage mechanics of the root systems of sunflower and maize. *Annals of Botany* N°83, pp. 293-302.
- Grace A., Russell G., 1982.** The effect of wind and a reduced supply of water on the growth and water relations of *Festuca arundinacea* Schreb. *Annals of Botany* N°49, pp. 217-225.
- Grace A., 1977.** Plant responses to wind. Academic press, London.
- Granier A., 1977.** Transfert de la sève brute dans le tronc des arbres : aspects méthodologiques et physiologiques. *Annales des Sciences Forestières* N°34(1), pp. 17-45.
- Green D.W., Winandy J.E., Kretschmann D.E., 1987.** Mechanical properties of wood. Chapitre 4 du *Wood Handbook : wood as an engineering material*, pp. 466, Forest Products Laboratory, Washington DC, pp. 4-1-4-45.
- Gril J., 1990.** Maturation et viscoélasticité : Rhéologie du bois en formation et recouvrance hygrothermique. 3^{ème} séminaire Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1990.
- Gril J., 1997.** Couplages et blocages en rhéologie du bois. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Université Montpellier 2, pp. 80.
- Guern J., 1987.** Regulation from within: The hormone dilemma. *Annals of Botany* N°60, supplement 4, pp. 75-102.
- Guitard D., Castera P., 1995.** Experimental analysis and mechanical modelling of wind-induced tree sways. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 182-194.
- Guitard D., 1987.** Mécanique du matériau bois et composites. Cepadues-Editions, pp 238.
- Guitard D., 1990.** Reponse dynamique de l'arbre aux vents. 3^{ème} séminaire Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1990, pp 24-33.
- Hallé F., 1999.** Eloge de la plante, pour une nouvelle biologie. Ed. Seuil, pp. 340.
- Hangarter R.P., 1997.** Gravity, light and plant form. *Plant, Cell and Environment* N°20, pp. 796-800.
- Hart J.W., 1989.** Plant tropisms and other growth movements. Unwin Hyman, London, pp. 207.
- Hatsch E., 1993.** Géométrie de l'aubier et des accroissements ligneux dans les tiges de jeunes chênes sessiles (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb.) Mémoire de D.E.A. en Biologie Forestière, Université de Nancy I, France, pp. 25.
- Heiligmann R., Schneider G., 1974.** Effects of wind and soil moisture on black walnut seedlings. *Forest Science* N°20, pp. 331-335.

- Heller R., Esnault R., Lance C., 1995.** Physiologie végétale : 2.développement. Abrégé Masson, 5^{ième} édition, Paris, pp. 315.
- Heuchert J.C., Mitchell C.A., 1983.** Inhibition of shoot growth in greenhouse-grown tomato by periodic gyratory shaking. Journal of the American Society of Horticultural Science N°108(5), pp. 795-800.
- Hillis W.E., 1987.** Heartwood and tree exudates. Springer-Verlag, Timell ed., pp. 265.
- Hintikka V., 1972.** Wind-induced movements in forest tree. Comm. Inst. For. Fenn. N°76, pp. 1-56..
- Holbrook N.M., Putz F.E., 1989.** Influence of neighbors on tree form : effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (Sweet gum). American Journal of Botany N°76, pp. 1740-1749.
- Hunt E.R., Jaffe M.J., 1980.** Thigmomorphogenesis : The interaction of wind and temperature in the field on the growth of *Phaseolus vulgaris* L. Annals of Botany N°45, pp. 665-672
- Inberg D.E., 1997.** Integrins, tensegrity, and mechanotransduction. Gravitational and Space Biology Bulletin Vol.2, N°10, pp. 49-55.
- Itier B., 1984.** Vent et convection. Dans "Les bases de la Bioclimatologie, 1- bases physiques", semaine de formation Meribel 19-23 mars 1984, INRA formation permanente, pp. 39-66.
- Jacobs M.R., 1954.** The effect of wind-sway on the form and development of *Pinus radiata* D. Don. Australian Journal of Botany N°2, pp. 35-51.
- Jaffe M.J., Telewski F.W., 1984.** Thigmomorphogenesis : Calose and ethylene in the hardening of mechanically stressed plants. Phytochemical Adaptation to Stress, Timmermann *et al* Eds., Plenum Press New york, pp. 79-95
- Jaffe M.J., Biro R., Bridle K., 1980.** Thigmomorphogenesis : Calibration of the parameters of the sensory function in beans. Physiologica Plantarum N°49, pp. 410-416.
- Janin G., 1994.** Chapitre XI *Le bois, les fibres, les pâtes à papier* pp. 401-426 de *Le bois, matériau d'ingénierie*. Textes rassemblés par P. Jodin, édités par l'Association pour la Recherche sur le BOis en LORraine, Nancy, France, pp. 430.
- Jones H.G., 1992.** Energy balance and evaporation. In "Plants and Microclimate", a quantitative approach to environmental plant physiology. 2nd édition, Cambridge University Press, pp. 106-130.
- Kauffman S., 1991.** Antichaos et adaptation. Pour la Science N°168, pp. 66-72.
- Kaufman P.B., Wu L-L., Brock T.G., Kim D., 1995.** Hormones and the orientation of growth. In Plants Hormones, Davies P.J. ed., Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 547-571.
- Keller R., Mosnier J.C., 1987.** Influence de l'écart à la verticalité des arbres sur pied sur la qualité du bois de pin maritime : observations sur la répartition du bois de compression et la place occupée par le duramen. Actes du 2ième Colloque Sciences et Industries du Bois, Nancy, avril 1987, édités par l'Association pour la Recherche sur le BOis en LORraine, Tome I, pp. 225-231.
- Kokutse A.D., 1999.** Formation du duramen chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) Mémoire de DEA en Sciences du Bois, Université de Bordeaux I, France, pp. 25.
- Kré P., Soize C., 1983.** Dynamique des structures souples soumises aux effets de la turbulence atmosphérique. Chapitre VI de "Mécanique aléatoire". Bordas, Paris, pp. 223-287.

- Kubler H., 1987.** Growth Stresses in Trees and Related Wood Properties. *Forestry Abstracts*, 48,3, pp. 130-189.
- Langbour P., 1989.** Rigidité de l'arbre sur pied, indicateur de l'élasticité longitudinale du bois. Applications aux peupliers. Thèse de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, France, pp. 136.
- Lapointe J., 2000.** L'approche systémique et la technologie de l'éducation. www.fse.ulaval.ca
- Laroza O., 1984.** L'ensablement, le désensablement et la reconstruction au XIX^{ème} siècle de l'église de Soulac. *Bulletin et Mémoires de la Société Archéologique de Bordeaux*, tome LXXV, pp. 39-44.
- Lawton RO, 1982.** Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree : an adaptative explanation. *American Soc. Bot. Vol.8, N°69*, pp. 1224-1230.
- Lemoine B., Sartolou A., 1976.** Les éclaircies dans les peuplements de pin maritime d'âge moyen. *Technique et forêt N°28*, pp. 447-457.
- Lemoine B., 1995.** Un modèle de croissance pour le pin maritime dans les landes de Gascogne. *Revue Forestière Française XLVII – N°spécial 1995*, pp. 116-119.
- Lintilhac P.M., Vesecky T.B., 1981.** Mechanical stress and cell wall orientation in plants. II The application of controlled directional stress to growing plants; with a discussion on the nature of the wound reaction.. *American Journal of Botany Vol.9, N°68*, pp. 1222-1230.
- Lohou C., 2000.** Analyser, comprendre et protéger les arbres en milieu urbain. Actes des journées d'études "La tempête, l'arbre et la forêt", 3-4 Mai 2000, Brunet & Fourcaud Eds., pp. 33-37.
- Loup C., Fournier M., Chanson B., Moulia B., 1991.** Redressements, contraintes de croissance et bois de réaction dans le bois d'un jeune *Pinus pinaster* artificiellement incliné. 3^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, février 1991.
- Loustau D., Granier A., El Hadj Moussa F., 1990.** Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pin maritime. *Annales des Sciences Forestières N°21*, pp. 599-618.
- Loustau D., Domec J.C., Bosc A., 1998.** Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) : application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Annales des Sciences Forestières N°55*, pp. 29-46.
- Lundqvist L., Valinger E., 1996.** Stem diameter growth of Scots pine trees after increased mechanical load in the crown during dormancy and (or) growth. *Annals of Botany N°77*, pp. 59-62.
- Magel E., Jay-Allemand C., Ziegler H., 1994.** Formation of heartwood substances in the stemwood of *Robinia pseudoacacia* L.II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. *Tree N°8*, pp. 165-171.
- Mansfield T.A., Davies W.J., 1985.** Mechanisms for leaf control of gas exchange. *BioScience Vol.35, N°3*, pp. 158-164.
- Marchand P.J., 1983.** Sapwood area as estimator of biomass and projected leaf area for *Abies balsamea* and *Picea rubens*. *Canadian Journal of Forestry Research N°14*, pp. 85-87.
- Mardia K.V., 1972.** Statistics of directional data. Academic Press, London, pp. 1-130.
- Mattheck C., Bethge K., 1998.** The structural optimization of trees. *Naturwissenschaften N°85*, pp. 1-10.
- Mattheck C., Breloer H., 1994.** The body language of trees. A handbook for failure analysis, HMSO ed., pp. 239.

- Mattheck C., Kubler H., 1995.** Wood - The Internal Optimization of Trees. Springer Verlag Series in Wood Science, T.E. Timell ed.
- Mattheck C., 1990.** Why they growth, how they growth : the mechanics of trees. Arboricultural Journal N°14, pp. 1-17.
- Mattheck C., 1991.** Trees. The mechanical design. Springer Verlag, pp. 121.
- Maugé J-P., 1987.** Le pin maritime: premier résineux de France. Paris, I.D.F. ed., pp. 191.
- Mitchell C.A., Severson C.J. Wott J.A., Hammer P.A., 1975.** Seismomorphogenic regulation of plant growth. Journal of American Society of Horticulture Sciences Vol.100, N°2, pp. 161-165.
- Morrow A., Dute R., 1998.** Development and structure of pit membranes in the rhizome of the woody fern *Botrychium dissectum*. IAWA Journal, Vol. 19, pp. 429-441.
- Motro R., 1992.** La morphologie structurale : structures spatiales conçues par l'homme. 4^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, 24-25 Février 1992, pp. 187-196
- Moulià B., Fournier M., 1992.** Mechanics of structures and plants morphology : a critical review of plant mechanical design. 4^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, 24-25 Février 1992, pp. 199-231.
- Nadezhdina N., Cermak J., 2000.** Responses of sap flow along tree stem and coarse root radii to changes of water supply. The Supporting Roots of Trees and Woody Plants : Form, Function and Physiology, Stokes ed., Kluwer Academic Publishers, pp. 227-238.
- Najar M., 1998.** Modèles de croissance et qualité pour le Pin maritime, tâche 3 : équation de forme. Convention DERF/INRA/AFOCEL, rapport final de la première tranche, pp. 9.
- Nepveu G., 1994.** Chapitre V *L'eau dans le bois de l'arbre sur pied et dans le bois mis en œuvre* pp. 183-199 de *Le bois, matériau d'ingénierie*. Textes rassemblés par P. Jodin, édités par l'Association pour la Recherche sur le BOis en LORraine, Nancy, France, pp. 430.
- Nicoll B.C., Ray D., 1996.** Adaptative growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. Tree Physiology N°16, pp. 891-898.
- Niklas K.J., 1997.** Size- and age-dependent variation in the properties of sap- and heartwood in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) Annals of Botany N°79, pp. 473-478.
- Niklas K.J., Spatz H.C., 2000.** Wind-induced stresses in cherry trees : evidence against the hypothesis of constant stress levels. Trees N°14, pp. 230-237.
- Niklas K.J., 1992.** Plant biomechanics. An engineering approach to plant form and function, University of Chicago Press, U.S.A., pp. 607.
- Niklas K.J., 1996.** Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. Annals of Botany N°78, pp. 61-66.
- Nobuchi T., Sato T., Iwata R., Harada H 1984.** Season of heartwood formation and the related cytological structure of ray parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* L. Mokuzai Gakkaishi N°30, pp. 628-636.
- Office National des Forêts, 1995.** Le CO₂ et la forêt. Bulletin technique N°29, octobre 1995, pp. 147.
- Office National des Forêts, 1997.** La lumière et la forêt. Bulletin technique N°34, décembre 1997, pp. 167.

- Office National des Forêts, 1999.** L'eau et la forêt. Bulletin technique N°37, mai 1999, pp. 205.
- Ohta S., 1979.** The observation of tree ring structure by soft X-ray densitometry. The effects of wind direction on growth and some properties of *Pinus pinaster*. Moruzai Gaukaishi, Vol. 25, N°9, pp. 561-566. *Attention : article en japonais !*
- Osler G.H.R., West P.W., Downes G.M., 1996.** Effects of bending on taper and growth of stems of young *Eucalyptus regnans* trees. Trees N°10, pp. 239-246.
- Pardé J., Bouchon J., 1988.** Dendrométrie. 2^{ème} édition, ENGREF Nancy, pp. 328.
- Polge H., Illy G., 1967.** Observations sur l'anisotropie du Pin maritime des Landes. Annales des Sciences Forestières, 24, 3, pp. 205-231.
- Quirk J.T., Freese F., 1976.** Effect of mechanical stress on growth and anatomical structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.): torque stress. Canadian Journal of Forestry Research N°5, pp. 691-699.
- Quirk J.T., Freese F., 1976.** Effect of mechanical stress on growth and anatomical structure of red pine : compression stress. Canadian Journal of Forestry Research N°6, pp. 195-202.
- Quirk J.T., Freese F., 1976.** Effect of mechanical stress on growth and anatomical structure of red pine : stem vibration. Canadian Journal of Forestry Research N°6, pp. 375-381.
- Radi M., 1992.** Analyse morphologique de l'arbre en vue de sa modélisation mécanique. Thèse de doctorat en Sciences du bois, Université Bordeaux I, France, pp. 143.
- Reffye (de) Ph., Edelin C., Jaeger M., 1989.** Modélisation de la croissance des plantes. La Recherche, 20, 207, pp. 158-168.
- Reffye (de) Ph., Houllier F., Blaise F., Fourcaud Th., 1997.** Essai sur les relations entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. Modélisation et Simulation de l'architecture des végétaux, INRA ed., Sciences Update, pp. 255-423.
- Reid M.S., 1995.** Ethylene in plant growth, development, and senescence. Plant Hormones, Davies Ed., Kluwer Academic Publishers, pp. 486-508.
- Richter W., 1984.** A structural approach to the function of buttresses of *Quaribea asterolepis*. Ecology N°65, pp. 1429-1435.
- Riou-Nivert P., 1994.** Morphologie et gestion des résineux. Forêt-entreprise N°94, pp. 34-43.
- Rizzo D.M., Gross R., 2000.** Distribution of *Armillaria* on pear root systems and a comparison of root excavation techniques. The Supporting Roots of Trees and Woody Plants : Form, Function and Physiology, A. Stokes ed., Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 305-311.
- Robertson A., 1990.** Directionality of compression wood in basalm fir wave forest trees. Canadian Journal of Forestry Research N°20, pp. 1143-1148.
- Robertson A., 1991.** Centroid of wood density, bole eccentricity, and tree ring width in relation to vector winds in wave forests. Canadian Journal of Forestry Research N°21, pp. 73-82.
- Robson P.H.R., Smith H., 1996.** Genetic and transgenic evidence that phytochromes A and B act to modulate the gravitropic orientation of *Arabidopsis thaliana* hypocotyls. Plant. Physiol. N°110, pp. 211-216.
- Rogier P., Fournier M., 1992.** Modélisation des modes propres d'oscillation d'un arbre : prise en compte de la flexibilité des branches. 4^{ième} séminaire Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1992, pp. 144-185.

- Rowe J.S., 1964.** Environmental preconditioning, with special reference to forestry. *Ecology* N°45 (2), pp. 399-403.
- Sachs T., Novoplansky A., Cohen D., 1993.** Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment* N°16, pp. 765-770.
- Saint-André L., 1998.** Modélisation tridimensionnelle des profils de largeur de cerne dans un billon d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) compte tenu de la mesure de son enveloppe externe et des caractéristiques dendrométriques usuelles de l'arbre d'origine. Thèse de doctorat de l'ENGREF en Sciences forestières et du bois, INRA Nancy, France, pp. 215.
- Sano Y., Kawakami Y., Ohtani J., 1999.** Variation in the structure of intertracheary pit membrane in *Abies sachalinensis*, as observed by field-emission scanning electron microscopy. *IAWA Journal* N°20, pp. 375-388.
- Saur E., 1989.** Nutrition oligo-minérale du pin maritime, interaction phosphore-cuivre. Thèse de doctorat de l'INPL en Sciences agronomiques, Académie de Nancy-Metz, pp. 162.
- Schaffar L., Esterle A. 1991.** La perception cellulaire de la pesanteur. *La Recherche* N°237, Vol.22, pp. 1316-1324.
- Schutz J.P., 1989.** Sylviculture 1 : Principe d'éducation des forêts. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, pp. 243.
- Shigo A.L., Vollbrecht K., Hvass N. 1987.** Biologie et soins de l'arbre, guide photographique. Ed. SITAWS, Ballerup, Danemark, Diff. I.D.F., Paris, France, pp. 140.
- Shigo A.L., 2000.** La « cicatrisation » des arbres. Pour la Science N°HS janvier 2000 « De la graine à la plante », pp. 108-114.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T., 1964.** A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory, 1. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* N°14, pp. 97-105.
- Shropshire W., 1979.** Stimulus perception. Physiology of movements, *Encyclopaedia of Plant Physiology*, NS Vol.7, Haupt & Freinleib Eds., Springer Berlin, pp. 10-41.
- Sierra-de-Grado R., Moulia B., Fournier M., Alía R., Díez-Bara R., 1997.** Genetic control of stem form in *Pinus pinaster* Ait. seedlings exposed to lateral light. *Trees* N°11, pp. 455-461.
- Sievänen R., Nikinmaa E., Nygren P., Ozier-Lafontaine H., Perttunen J., Hakula H., 2000.** Components of functional-structural tree models. *Annales des Sciences Forestière* N°57, pp. 399-412.
- Sievers A., Hejnowicz Z., 1992.** How well does the clinostat mimic the effect of microgravity on plant cells and organs ? *ASGSB Bulletin* Vol.5, N°2, octobre 1992, pp. 69-75.
- Skatter S., Kucera B., 1998.** The cause of the prevalent directions of the spiral grain patterns in conifers. *Trees* N°12, pp. 265-273.
- Spatz H.C., Speck T., 1994.** Local buckling and other modes of failure in hollow plant stems. *Biomimetics* Vol.2 N°2, pp. 149-173.
- Speck T., 1994.** Bending stability of plant stems : Ontogenetical, ecological and phylogenetical aspects. *Biomimetics* Vol.2 N°2, pp. 109-128.
- Sperry J.S., Perry A.H., Sullivan E.M., 1991.** Pit membrane degradation and air-embolism formation in ageing xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx. *Journal of Experimental Botany* N°244, pp. 1399-1406.

- Spicer R., Gartner L., 1998.** Hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) branches and branch halves with reference to compression wood. *Tree Physiology* N°18, pp. 777-784.
- Stegemann J., Timm H-C. Küppers M., 1999.** Simulation of photosynthetic plasticity in response to highly fluctuating light : an empirical model integrating dynamic photosynthetic induction and capacity. *Trees* N°14, pp. 145-160.
- Stewart C.M., 1966.** Excretion and heartwood formation in living trees. *Sciences* N°153, pp. 1068-1074.
- Stokes A., Berthier S., 2000.** Irregular heartwood formation in *Pinus pinaster* Ait. Is related to eccentric, radial, stem growth. *Forest Ecology and Management* N°135, pp. 115-121.
- Stokes A., 2001.** Tree resistance to wind. Dossier de synthèse réalisé en vue de la présentation de l'HDR, Université Bordeaux I, pp. 115.
- Stokes A., Fitter A.H., Coutts M.P., 1995.** Responses of young trees to wind : effects on root growth. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 293-301.
- Stokes A., Nicoll B.C., Coutts M.P., Fitter A.H., 1997.** Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition : effects on biomass allocation, root development and resistance to bending. *Canadian Journal of Forestry Research* N°27, pp. 1049-1057.
- Stokes A., Berthier S., Sacriste S., Martin F., 1998.** Variations in maturation strains and root shape in root systems of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Trees* N°12, pp. 334-339.
- Tan B.S., 1987.** Etude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur les premiers stades de régénération du sapin (*Abies alba*) à l'étage montagnard du jura. *Revue Ecol. Biol. Sol* Vol.24, N°4, pp. 623-635.
- Tamasi E., 2001.** Analisi e modellizzazione dell'architettura radicale di giovani piante arboree soggette a stress meccanico. Tesi di dottorato in difesa delle produzioni agro-alimentari, Università degli studi del Molise (scenari animali, vegetali e dell'ambiente).
- Telewski F.W., Jaffe M.J., 1980.** Thigmomorphogenesis : changes in the morphology and chemical composition induced by mechanical perturbation in 6-month-old *Pinus taeda* seedlings. *Canadian Journal of Forestry Research* N°11, pp. 380-386.
- Telewski F.W., Jaffe M.J., 1986.** Thigmomorphogenesis : Field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum* N°66, pp. 211-218.
- Telewski F.W., Jaffe M.J., 1986.** Thigmomorphogenesis : Anatomical, morphological and mechanical analysis of genetically different sibs of *Pinus taeda* in response to mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum* N°66, pp. 219-226.
- Telewski F.W., Pruyn M.L., 1996.** Thigmomorphogenesis : a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. *Tree physiology* N°18, pp. 65-68.
- Telewski F.W., 1989.** Structure and function of flexure wood in *Abies fraseri*. *Tree Physiology* N°5, pp. 113-122.
- Telewski F.W., 1990.** Growth, wood density, and ethylene production in response to mechanical perturbation in *Pinus taeda*. *Canadian Journal of Forestry Research* N°20, pp. 1277-1282.
- Telewski F.W., 1995.** Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 293-301.

- Telewski F.W., 2000.** The thigmomorphogenetic dose response of plants to mechanical flexure. In *Plants Biomechanics 2000*, proceedings of the 3rd plant biomechanics conference Freiburg-Badenweiler, august 27th to september 2nd, Spatz & Speck eds., Thieme New-York, pp. 668-667.
- Tellerup E., 1953.** Individual differences in the shape of wood rays in *Fagus sylvatica* L., *Bulletin from the Arboretum, Horsholm*, pp. 147-157.
- Thibault B., 1992.** Bilan de quatre années du programme "ASMA". 5^{ème} Séminaire Interne Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Paris, 1^{er} décembre 1992, pp. 4-20.
- Thompson J.R., 1974.** The effect of wind on grasses. II Mechanical damage in *Festuca arundinacea* Schreb. *Journal of Experimental Botany* N°25, pp. 965-972.
- Timell T.E., 1986.** *Compression Wood in Gymnosperms*. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag Berlin, 3 volumes, pp. 2150 (!).
- Timoshenko S.P., 1968.** Résistance des matériaux. Paris, Dunod ed., traduit à partir de l'original *Strength of materials*. Princeton, New Jersey, D. Van Nostrand Company, Inc. (1941) par C. Lafitte
- Todd G.W., Chadwick Don L., Tsai S-D., 1972.** Effects of wind on plant respiration. *Physiologia Plantarum* N°27, pp. 342-346.
- Trewavas A., Cleland R.E., 1983.** Is plant development regulated by changes in the concentration of growth substances or by changes in the sensitivity to growth substances?. *TIBS*, octobre 1983, Elsevier Science Publisher B.V., Amsterdam, pp. 354-357.
- Trewavas A., Knight M., 1994.** Mechanical signalling, calcium and plant form. *Plant Molecular Biology* N°26, pp. 1329-1341.
- Trewavas A., 1981.** How do plant growth substances work ? *Plant, Cell and Environment* N°4, pp. 203-228.
- Trewavas A., 1991.** How do plant growth substances work II ? *Plant, Cell and Environment* N°14, pp. 1-12.
- Valinger E., Lundqvist L., Sundberg B., 1994.** Mechanical stress during dormancy stimulates stem growth of Scots pine seedlings. *Forest Ecology and Management* N°67, pp. 299-303.
- Van Hoven W., 1991.** Mortalities in Kudu populations related to chemical defence in trees. *L'ARBRE, biologie et développement, Naturalia Monspeliana* N°h.s., Edelin ed., pp. 535-538.
- Verdus M.C., Thellier M., Ripoll C., 1997.** Storage of environmental signals in flax. Their morphogenetic effect as enabled by a transient depletion of calcium. *Plant Journal* N°12(6), pp. 1399-1410.
- Vignes D., Carles J., 1977.** Influence du vent sur l'activité photosynthétique et les échanges gazeux. *Ecologia Plantarum*, Vol.12, N°2, pp. 149-158.
- Vitha S., Yang M., Kiss J.Z., Sack F.D., 1998.** Light promotion of hypocotyl gravitropism of a starch-deficient tobacco mutant correlates with plastid enlargement and sedimentation. *Plant. Physiol.* N°116, pp. 495-502.
- Vogel S., 1989.** Drag and reconfiguration of broad leaves in high winds. *Journal of Experimental Botany* N°40, pp. 41-948.
- Wadsworth R.M., 1959.** An optimum wind speed for plant growth. *Annals of Botany* Vol.23, N°89, pp. 195-199.
- Waring R.H., Schroeder P.E., Oren R., 1982.** Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forestry Research* N°12, pp. 556-560.

- Watson A.J., 1995.** Measurement of wind-induced tree-root stresses in New Zealand. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 220-226.
- White J., 1979.** The plant as a metapopulation. *Annual Reviews of the Ecological Systems* N°10, pp. 109-145.
- Wilson B.F., Archer R.R., 1979.** Tree design: some biological solutions to mechanical problems. *Bioscience* N°29(5), pp. 293-298.
- Wilson J.W., Wadsworth R.M., 1958.** The effect of wind speed on assimilation rate, a re-assessment. *Annals of Botany* Vol.22, N°86, pp. 285-290.
- Woitzik F., Mohr H., 1988.** Control of hypocotyl gravitropism by phytochrome in a dicotyledonous seedling (*Sesamum indicum* L.). *Plant, Cell and Environment* N°11, pp. 663-668.
- Wood C.J., 1995.** Understanding wind forces on trees. In *Wind and Tree*, Coutts & Grace Eds., Cambridge University Press, pp. 133-164.
- Xin Z., Browse J., 2000.** Cold comfort farm : the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant, Cell and Environment* N°23, pp. 893-902.
- Yamamoto H., Okuyama T., 1988.** Analysis of the Generation Process of Growth stresses in cell walls, *Mokuzai Gakkaishi* N°34, pp. 788-793.
- Yang S.F., Hoffman N.E., 1984.** Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Reviews of Plant Physiology* N°35, pp. 155-189.
- Yang K.C., Chen Y.S., Chiu C., Hazenberg G., 1994.** Formation and vertical distribution of sapwood and heartwood in *Cryptomeria japonica* D. *Trees* N°9, pp. 35-40.
- Zimmermann M.H., 1983.** Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Timell ed., pp. 150.

RESUME :

Le but de cette thèse est de soulever l'importance de la stimulation des plantes par *le vent quotidien* dans leur croissance et leur développement, en utilisant *le pin maritime* (*Pinus pinaster* Aït.) comme espèce modèle.

Une analyse biomécanique préliminaire détermine les facteurs physiques et biologiques à mettre en relation pour rendre compte qualitativement de la réponse d'un arbre au vent. Une étude expérimentale exploratoire en plein champ et sur 3 ans, basée sur un mécanisme de ventilation inédit et spécifiquement intermittent, est ensuite proposée en complément de cet état de l'art. Elle aboutit à plusieurs résultats très inattendus. Le premier est le rôle prépondérant de la direction et de la fréquence des stimulations aérodynamiques lorsque celles-ci sont modérées, dans la morphogenèse des tiges et des racines du semis. La répétition et l'abrasion par érosion confèrent un caractère sélectif à l'exposition proposée, au stade précoce. Mais les semis développent par la suite une meilleure croissance ainsi qu'un héliotropisme et une réponse gravitropique au basculement nettement exacerbés par rapport aux conditions naturelles de croissance. L'importance relative des contraintes mécaniques et des transferts de masse dans les mécanismes de croissance doit être prise en compte.

Une investigation dendrométrique de la structure interne du tronc est abordée pour finir chez l'arbre adulte, en relation avec son exposition aux vents dominants d'ouest. L'hypothèse d'une contribution des sollicitations mécaniques de l'aubier à la formation irrégulière du duramen chez le pin maritime, notamment celles induites par le vent quotidien (fatigue) ou les tempêtes (rupture) est alors proposée. Mais en dépit de nombreux indices favorables à cette théorie strictement mécanique, d'autres facteurs physiques et physiologiques sont également explicatifs, comme ceux concernant l'activité hydraulique de l'aubier.

MOTS CLEFS : Biomécanique – Vent – Arbre– Soufflerie – Morphogenèse – Racines – Contraintes – Duramen - Aubier

ABSTRACT : Growth and developmental responses of Maritime pine (*Pinus pinaster* Aït.) to aerodynamic loading - influences on shoot and root morphogenesis and heartwood formation.

The aim of this thesis was to study the importance of everyday wind loading on the growth of Maritime pine (*Pinus pinaster* Aït.). A preliminary biomechanical analysis determined the mechanical and biological factors to be analysed in order to evaluate tree response to wind stress. Experimental studies were carried out in a novel artificial wind device set up in the field. Results were highly surprising in that not only low wind speeds modified root and shoot morphogenesis in young seedlings, but that the frequency and direction of loading also play an important role. Phototropism was particularly pronounced and abrasion of windblown soil particles on the shoot would increase the selective character of the repeated mechanical stress. Growth in these seedlings was also significantly greater compared to control plants and may be due to changes in mass transfer at the air-leaf boundary. In artificially inclined saplings exposed to wind stress, straightening up of stems was greater compared to the control plants. Cross sections of these stems were also highly eccentric with reaction wood. In mature trees, a dendrometrical analysis of the trunk was carried out, with regards to the prevailing wind direction. Several hypotheses are proposed to explain the irregular transformation of sapwood into heartwood, with particular reference to the influence of mechanical stress. In spite of numerous indications favourable to this hypothesis, other physical and physiological factors appear to be determinant, in particular concerning the hydraulic activity of sap wood.