



Acclimatation de l'arbre aux flexions répétées et conséquences sur le comportement mécanique et les propriétés hydrauliques du bois vert : Biologie végétale

Benjamin Niez

► To cite this version:

Benjamin Niez. Acclimatation de l'arbre aux flexions répétées et conséquences sur le comportement mécanique et les propriétés hydrauliques du bois vert : Biologie végétale. Biologie végétale. Université Clermont Auvergne [2017-2020], 2018. Français. NNT : 2018CLFAC046 . tel-02060329

HAL Id: tel-02060329

<https://theses.hal.science/tel-02060329>

Submitted on 7 Mar 2019

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

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

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET
DE LA SANTE – AGRONOMIE – ENVIRONNEMENT

THESE

présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : Biologie végétale

Soutenue publiquement le 17 décembre 2018

Benjamin NIEZ

Acclimatation de l'arbre aux flexions répétées et conséquences sur le comportement mécanique et les propriétés hydrauliques du bois vert

Rapporteurs : **Bruno CLAIR**, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier
Pauline DEFOSSEZ, Chargée de Recherche, INRA, Bordeaux

Examineurs : **Jean-Christophe DOMECH**, Professeur, Bordeaux Sciences Agro, Bordeaux
Evelyne TOUSSAINT, Professeur, Université Clermont-Auvergne, Clermont-Ferrand

Directeur de thèse : **Bruno MOULIA**, Directeur de Recherche, INRA, Clermont-Ferrand

Co-encadrants : **Eric BADEL**, Chargé de Recherche, INRA, Clermont-Ferrand
Jana DLOUHA, Chargée de Recherche, INRA, Nancy

Invité : **Joseph GRIL**, Directeur de Recherche, CNRS, Clermont-Ferrand

Laboratoire de Physique et Physiologie Intégrative de l'Arbre en environnement Fluctuant
(UMR PIAF, Université Clermont-Auvergne – INRA)

Remerciements

Dans un premier temps, je remercie mon encadrant de thèse Monsieur Eric BADEL de m'avoir permis de réaliser ce projet pluridisciplinaire, pour sa très grande disponibilité et pour les nombreuses discussions très enrichissantes que nous avons eues au cours de ces trois années de thèse, notamment à la suite de chaque présentation ou réunion permettant l'amélioration de ce travail. Je le remercie également pour ses conseils avisés qui ont notamment permis la mise en place des dispositifs expérimentaux originaux.

Je tiens à remercier mon directeur de thèse, Monsieur Bruno MOULIA, et ma co-encadrante, Madame Jana DLOUHA, pour leur confiance, leurs encouragements et leurs conseils qui ont conduit au bon déroulement de cette thèse.

J'exprime toute ma gratitude à l'ensemble des membres de mon jury de soutenance de thèse d'avoir accepté d'évaluer ce travail, en particulier, à Madame Pauline DEFOSSEZ et à Monsieur Bruno CLAIR d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse et à Madame Evelyne TOUSSAINT d'avoir présidé ce jury.

Mes remerciements vont également à Monsieur Alexandre BOSC, à Monsieur Hervé COCHARD et à Monsieur Joseph GRIL pour leur participation à mon comité de suivi de thèse et pour leurs conseils et remarques qui ont permis de mener à bien ce projet de thèse.

Je remercie le Conseil Régional Auvergne-Rhône-Alpes et le département EFPA de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) pour le financement de ces travaux de thèse.

Mes remerciements s'adressent à l'ensemble des membres du laboratoire PIAF pour ces trois belles années passées en leur compagnie, en particulier à l'équipe MECA et à Jean-Louis JULIEN pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire et à toutes les personnes qui ont participé à ce projet, sans lesquelles ce travail n'aurait pu aboutir : Stéphane PLOQUIN, Brigitte GIRARD, Pierre CONCHON, Romain SOUCHAL, Aline FAURE, Patrice CHALEIL, Christelle BOISSELET, Norbert FRIZOT, Dominique TIZIANI, Sylvie VAYSSIE, Sandrine MEYNIEL et Fabrice DUMAS. Je remercie, plus particulièrement, Stéphane pour son aide précieuse dans l'élaboration des dispositifs expérimentaux, la réalisation des flexions manuelles des arbres trois fois par jour pendant 10 mois et pour les nombreuses discussions ; Romain pour son aide, entre autres, dans la réalisation du Mouton de Charpy et du système d'irrigation automatique des arbres ; Pierre pour les 13 semaines passées sur la réalisation des scans de peupliers à la microtomographie à rayons X et le traitement des nombreuses images qui en ont découlé et Brigitte pour les coupes cytologiques et les mesures d'infradensité.

J'adresse d'amicaux remerciements à l'ensemble des doctorants, post-doctorants et stagiaires qui ont su animer ces trois années de thèse au laboratoire et en dehors : merci à Antoine, Cédric, Clémence, Erwan, Félix, François, Hugo, Jeanne, Juliette, Lia, Lise, Lise-Marie, Ludovic, Marine, Romain, Sébastien et Vivien.

Enfin, je souhaite remercier chaleureusement tous les membres de ma famille pour leur écoute, l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux et pour leur soutien tout au long de mon cursus universitaire et en particulier au cours de ces trois années de thèse : merci à mes parents Marie-Andrée et Denis et à mes frères Alexandre, Jérémy et Simon.

Résumé

Les arbres, enracinés au sol, adaptent leur développement à leur environnement fluctuant et en particulier aux conditions mécaniques imposées en permanence par le vent. Les tempêtes des dernières décennies ont mis en lumière le rôle majeur, pour la survie à long-terme des arbres, du processus d'acclimatation aux contraintes mécaniques dues au vent. Au premier ordre, le vent exerce principalement des efforts de flexion répétés sur les branches et tiges des arbres qui tendent à osciller pendant les épisodes venteux. Ces flexions entraînent une modification de la croissance des arbres en hauteur, en diamètre ou au niveau du système racinaire mais également la formation d'un bois à l'anatomie et aux propriétés particulières ; lequel est désigné par le terme « bois de flexion ». Au cours de ces travaux de thèse, nous avons développé des dispositifs expérimentaux originaux nous permettant, d'une part, d'appliquer des traitements de flexions unidirectionnelles répétées sur des tiges de jeunes peupliers, en contrôlant l'amplitude des déformations appliquées à la tige, et d'autre part, de contrôler différents niveaux de stress hydrique. Les suivis de croissance pendant une saison de végétation complète ont montré que l'acclimatation mécanique des arbres est un processus qui, bien que très coûteux en matière de construction de biomasse, s'avère primordial et se met en place même lors de conditions de stress hydrique sévère. De plus, nous avons pu démontrer que l'augmentation de biomasse liée à cette acclimatation s'effectue principalement dans les zones où les déformations tissulaires sont les plus fortes ; conduisant ainsi à des géométries de sections particulières qui accroissent considérablement la rigidité de flexion des tiges. Une modélisation mécanique par éléments finis a aussi permis de révéler que ces configurations issues de l'acclimatation conduisent à une meilleure répartition des contraintes mécaniques, en abaissant en particulier l'intensité des contraintes maximales de compression subies par le bois. Afin de descendre dans les échelles spatiales, nous avons développé des outils et des méthodes de caractérisation originaux qui ont permis de mesurer, au niveau tissulaire, l'impact des différents types de sollicitations (compression et/ou traction répétées), engendrées au cours d'une flexion de tige, sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert ; tant du point de vue des propriétés usuelles (comportement élastique, conduction hydraulique) que du point de vue des fonctions de sécurité (rupture, sensibilité à la cavitation, ...). Nous avons alors pu mettre en évidence le comportement singulier du bois formé sous sollicitations de compressions répétées qui montre en particulier une nette augmentation de sa capacité à subir des déformations importantes avec un endommagement très réduit. L'ensemble des résultats expérimentaux et de modélisation aux échelles tissulaires comme de l'organe entier, indique que les acclimations de la croissance secondaire et des propriétés intrinsèques du matériau bois procurent un bénéfice mécanique pour la pérennité de l'arbre dans son environnement venteux fluctuant.

Mots-clefs : acclimatation – bois vert – comportement mécanique – propriétés hydrauliques – thigmomorphogénèse – flexion de tiges – expérimentations - modélisation

Abstract

Trees, anchored in the ground, adjust their development to their fluctuating environment and particularly to the mechanical conditions daily imposed by wind. Storms of last decades enlightened that acclimation of trees to mechanical stresses due to wind is a vital requirement for their long-term survival. Wind mainly leads to repeated bending of the branches and stems of trees that swing during windy events. These bending cause a modulation of trees growth in height, in diameter or at the level of the root system but also imply the formation of a wood with specific anatomy and properties; this wood was defined as “Flexure wood”. In our work, we developed original experimental setups in order to apply a treatment of repeated unidirectional bending to the stem of young poplars, while controlling the magnitude of the strains applied to the stem. The setup controlled different levels of hydric stress too. The monitoring of the growth during a growing season showed that the mechanical acclimation is a process that, although costly in terms of biomass construction, turns out to be essential and takes place even under severe hydric stress. Besides, we demonstrated that the increase of biomass, linked to this acclimation, is mainly provided in the areas where tissue strains are the highest; leading to specific cross-section geometries that considerably increase the stem bending rigidity. A mechanical modelling using Finite Elements also enlightens that these configurations, due to acclimation, lead to a better distribution of mechanical stresses, especially by decreasing the intensity of maximal compressive stresses endured by wood. In order to investigate the microscopic scale, original experimental devices were developed at the tissue scale to measure the effect of different mechanical stresses (repeated compression and/or tension), applied by stem bending, on the hydraulic and mechanical properties of green wood; as much in terms of usual properties (elastic behaviour, hydraulic conduction) as in terms of security functions (rupture, sensibility to cavitation, ...). Thus, we enlighten the specific behaviour of wood formed under repeated compressive stresses that shows a significant increase of its ability to withstand high levels of strains with a very reduced damaging. The whole experimental and modelling results, as much at the tissue scale as at the tree scale, points out that the acclimations of secondary growth and wood properties provide a mechanical benefit for tree sustainability in its fluctuating windy environment.

Key words: acclimation – green wood – mechanical behaviour – hydraulic properties – thigmomorphogenesis – stem bending – experiments – modelling

Table des matières

Remerciements	1
Résumé	2
Abstract	3
Table des matières	5
Index des figures.....	9
Index des équations	19
Index des tableaux.....	21
Liste des abréviations.....	23
Introduction	25
Chapitre 1 : Synthèse bibliographique.....	29
I/ L'anatomie du bois	31
I-1/ Echelle macroscopique	31
I-1-1/ La croissance de l'arbre.....	31
I-1-2/ Le plan ligneux.....	33
I-1-3/ Les cellules constitutives du bois	34
I-2/ Echelle cellulaire	40
I-2-1/ L'organisation de la paroi cellulaire	40
I-2-2/ Les constituants chimiques de la paroi cellulaire.....	41
I-3/ Le bois de réaction.....	43
I-3-1/ Le bois de compression.....	43
I-3-2/ Le bois de tension.....	44
I-4/ Le peuplier.....	46
II/ Les propriétés du bois vert	48
II-1/ Propriétés hydrauliques	48
II-1-1/ Propriété usuelle : la conductivité hydraulique.....	50
II-1-2/ Propriété de sécurité : la sensibilité à la cavitation	54
II-2/ Propriétés mécaniques.....	64
II-2-1/ Quelques notions sur le domaine de la Résistance des Matériaux et la Mécanique des Milieux Continus	64

II-2-2/ Déterminants anatomiques du bois affectant ses propriétés mécaniques	68
II-2-3/ Méthodes de caractérisation du comportement mécanique du bois.....	74
III/ Les changements climatiques : nature et impacts sur la formation du bois	81
III-1/ Quels changements climatiques ?	81
III-2/ Impacts du stress hydrique sur le bois formé.....	81
III-2-1/ Impacts sur la formation du bois	81
III-2-2/ Impacts sur les propriétés du bois	82
III-3/ Impacts du stress mécanique sur le bois formé.....	83
III-3-1/ Impacts sur la formation du bois	83
III-3-2/ Impacts sur les propriétés du bois	85
III-4/ Notion de trade-offs fonctionnels entre propriétés hydrauliques et mécaniques.....	86
Objectifs de thèse.....	88
Chapitre 2 : Impacts des flexions répétées sur le développement de l'arbre et sur ses propriétés mécaniques	89
I/ Modulation de la croissance des arbres soumis aux traitements de flexions répétées .	91
I-1/ Matériel et méthodes	91
I-1-1/ Organisation du compartiment de la serre	92
I-1-2/ Application du traitement de flexions répétées de tige	94
I-1-3/ Pilotage de la contrainte de stress hydrique	97
I-1-4/ Analyse de la croissance	100
I-1-5/ Prélèvements des échantillons de bois pour l'analyse mécanique	101
I-1-6/ Mesure de la biomasse des arbres de l'expérimentation de 2017	101
I-1-7/ Réalisation de coupe cytologique.....	102
I-2/ Résultats et discussions	102
I-2-1/ Niveau des stress appliqués aux arbres	102
I-2-2/ Diminution de la croissance primaire longitudinale des jeunes arbres soumis aux flexions répétées.....	103
I-2-3/ Les flexions unidirectionnelles répétées engendrent une surcroissance radiale anisotropique	105
I-2-4/ Discussion autour des modulations de croissance des arbres par les traitements de flexions répétées.....	108
I-2-5/ Les flexions répétées affectent la biomasse sèche totale de l'arbre et sa distribution au sein de la tige	109

I-3/ Résultats marquants sur l'impact des traitements de flexions répétées sur la production du bois	111
II/ Modulation du comportement mécanique de la tige par les traitements de flexions répétées.....	112
II-1/ Matériel et méthode.....	112
II-1-1/ Essai de flexions sur tige de 34 centimètres	112
II-1-2/ Mesure de l'infradensité	120
II-1-3/ Nombre d'individus par expérimentation	122
II-2/ Résultats et discussions	123
II-3/ Résultats marquants sur la modulation des propriétés mécaniques de la tige.....	130
III/ Modélisation : contribution mécanique de l'ovalisation de la section en formes singulières.....	131
III-1/ Matériel et méthode	131
III-2/ Résultats et discussions.....	133
III-3/ Résultats marquants sur la contribution géométrique à la tenue mécanique	135
IV/ Conclusions du chapitre 2.....	136
Chapitre 3 : Impact des traitements de flexions répétées sur les propriétés fonctionnelles du bois vert.....	139
I/ Impact des traitements de flexions répétées asymétriques sur les propriétés hydrauliques du bois vert	141
I-1/ Matériel et méthode.....	141
I-1-1/ Mesure locale de la conductivité hydraulique.....	141
I-1-2/ Mesure locale de la sensibilité à la cavitation	143
I-1-3/ Nombre d'individus testés.....	146
I-2/ Résultats et discussions	147
I-3/ Résultats marquants sur la modulation des propriétés hydrauliques par les traitements de flexions répétées	152
II/ Impact des flexions répétées sur les propriétés mécaniques du bois vert	154
II-1/ Matériel et méthode.....	155
II-1-1/ Usinage des échantillons.....	155
II-1-2/ Mesure du comportement élastique, plastique et en rupture par tests de micro-flexion 3 points.....	157
II-1-3/ Essai de résilience au choc : le mouton de Charpy.....	161
II-1-4/ Nombre d'individus caractérisés par essais mécaniques et par condition de croissance	164

II-2/ Résultats et discussions	165
II-2-1/ Modulations du comportement mécanique du bois des arbres fléchis	165
II-2-2/ Caractérisation de la rupture dynamique du bois des arbres soumis aux flexions répétées.....	179
III/ Conclusions du chapitre 3.....	181
Conclusion générale	185
Bibliographie.....	189

Index des figures

Figure 1 : Coupe de tronc. On distingue le cambium situé entre le xylème et le liber. (Sirtin 2012).....	33
Figure 2 : Les trois plans de référence formant le plan ligneux (Moutee 2006). R, T, L correspondent aux axes radial, tangentiel et longitudinal et permettent de former les plans de référence du bois : transverse (RT), radial (LR) et tangentiel (LT)	34
Figure 3 : Développement des cellules à partir du cambium (Rathgeber et al. 2016).	35
Figure 4 : Plan ligneux d'un gymnosperme (Berger 2012).	36
Figure 5 : Coupe transversale d'un épicéa (J.C Mosnier).....	37
Figure 6 : Plan ligneux d'un angiosperme (Berger 2012).....	38
Figure 7 : Coupes anatomiques de bois d'angiospermes. (A) Bois à zone initiale poreuse (J.C Mosnier); (B) Bois à pores diffus (J.C Mosnier); (C) Bois à zone semi-poreuse (Dejardin et al. 2010).....	39
Figure 8 : Les différentes couches constitutives de la paroi cellulaire (Dlouha 2009). P correspond à la paroi primaire de la fibre et M à sa lamelle moyenne. Les couches S1, S2 et S3 forment la paroi secondaire de la fibre.....	40
Figure 9 : Distribution des polymères principaux du bois dans les différentes couches pariétales d'après Panshin et Zeuw (Panshin 1970). M représente la lamelle moyenne, P la paroi primaire et (S1, S2, S3) les couches de la paroi secondaire.....	41
Figure 10 : Facteurs déterminant la formation du bois (B.Niez).	42
Figure 11 : Bois de compression (schéma modifié depuis (Anselme 2012)).....	43
Figure 12 : Bois de tension (schéma modifié depuis (Anselme 2012)).	45
Figure 13 : (A et B) Cas du bois « normal » ; (C et D) Cas du bois de tension : développement de la couche G (Dejardin et al. 2010). (ML+PCW) représentent la lamelle moyenne et la paroi primaire de la fibre, (S1, S2, S3) les couches de sa paroi secondaire. (G) correspond à la couche gélatineuse formée dans le bois de tension.	46
Figure 14 : Coupe anatomique de peuplier âgé d'un an (B.Niez). La coupe est colorée à l'aide d'une solution de 1% de safranine et de bleu Astra.	47
Figure 15 : Le cycle de la sève dans l'arbre (Olivier 2017).....	48
Figure 16 : Profil de vitesse de l'écoulement de Poiseuille d'un liquide dans un capillaire en régime stationnaire.	51
Figure 17 : Implication de la loi de Poiseuille. Les rayons des conduits R_1 et R_2 sont définis tels que $R_1 = 2 \times R_2$ (B.Niez)	53
Figure 18 : Propagation de l'embolie à travers une ponctuation. r_{pore} correspond au rayon équivalent du pore de la membrane de la ponctuation.	56
Figure 19 : Principe du Cavitron (Cochard et al. 2005). La centrifugation génère la tension appliquée aux extrémités du segment de branche. L'observation in situ du déplacement du ménisque d'eau dans la cuvette indique le flux d'eau qui passe à travers l'échantillon. Le paramètre r est défini comme la différence entre les niveaux d'eau dans les deux réservoirs (Upstream et Downstream).	58

Figure 20 : Courbe type de vulnérabilité à la cavitation (Tixier 2013). P50 est défini comme la pression à laquelle le xylème a perdu 50% de sa capacité à conduire.	59
Figure 21: Principe de l'atténuation des rayons X. I_0 correspond à l'intensité du rayonnement X arrivant sur l'échantillon et I à l'intensité du faisceau atténué par l'échantillon d'épaisseur x et de coefficient d'atténuation μ	61
Figure 22 : Principe de la microtomographie 3D à rayons X.	62
Figure 23: Exemples de scans réalisés en micro-tomographie à rayons X. (a) Cartographie de la propriété d'absorption du xylème d'un Douglas (Dalla-Salda et al. 2014). (b) Cartographie de la propriété d'absorption d'une tige de Vitis. On observe à cette échelle les trachéides (a) ou vaisseaux (b) embolisés (point noir) ou non.	63
Figure 24 : Exemple de courbe contrainte-déformation. σ correspond aux contraintes appliquées au matériau et ε aux déformations. E représente le module d'élasticité longitudinal du matériau, σ_R sa contrainte de rupture et $(R_{el} ; \varepsilon_{el})$ respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du matériau.	67
Figure 25: Corrélation entre densité et modules d'élasticité du bois à 12% d'humidité relative.	70
Figure 26: Corrélation entre le module d'élasticité longitudinal d'une cellule de bois de printemps et l'AMF (Navi et al. 1995). L'AMF est l'angle des microfibrilles et est représenté ici par le paramètre α	71
Figure 27: Evolution des modules d'élasticité en fonction de la teneur en eau du bois. Cette variation des modules est calculée à partir de la valeur de référence pour une teneur en eau de 12% (Guitard et Fournier 1994). Le PSF correspond au point de saturation des fibres, HR correspond à l'humidité relative et $E_{HR=12\%}$ le module d'élasticité du bois à une humidité relative de 12%.	75
Figure 28: Evolution du module d'élasticité au cours de la transition vitreuse de polymères amorphes (Navi and Heger 2005b). E correspond au module d'élasticité du bois et T à la température.	76
Figure 29: Courbe contrainte-déformation d'une éprouvette de peuplier en compression simple suivant les directions l, r et t à déformations contrôlées (d'après Roussel (1997) cité dans (Navi and Heger 2005a)). Les directions r, t et l correspondent aux axes de référence du bois : radial, tangentiel et longitudinal. Les lettres M, N et Q délimitent les domaines singuliers du comportement du bois en compression simple.	78
Figure 30: Courbe Force-déplacement typique d'un essai de traction dans la direction longitudinale à déplacement contrôlé (Navi and Heger 2005a). p correspond à la force appliquée à l'éprouvette et δ au déplacement de celle-ci.	79
Figure 31: Principe des essais de flexions. A gauche : essai de flexion 3 points. A droite : essai de flexion 4 points. F correspond à la force mesurée et L correspond à la longueur de la travée.	79
Figure 32: Courbes de vulnérabilité de peupliers hybrides (Awad et al. 2010). La courbe aux marqueurs creux correspond aux plants bien irrigués tandis que celles aux marqueurs pleins représentent les plants sous stress hydrique (rond : stress modéré et triangle : stress sévère). 82	
Figure 33: Ovalisation de la section de tige (radiographie) à la suite de l'application de flexions unidirectionnelles répétées. Le grand axe des sections ovalisées (vertical) correspond à la direction des flexions. La barre d'échelle correspond à 2 mm (Telewski 1989).	83

Figure 34: Comparaison de la proportion de fibres avec couche G entre bois de flexion et bois de tension. Anatomie du bois de <i>P.tremula</i> x <i>P.alba</i> . sous flexions asymétriques (B-D) ou après inclinaison (E-F). (B) TFW, (C) CFW, (D) zone neutre, (E) bois de tension, (F) bois opposé (Roignant et al., 2018). TFW (resp. CFW) correspond au bois formé sous sollicitations de traction (resp. compression).	85
Figure 35: Plan de l'expérimentation en serre de 2016. (SMa) correspond aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique, (SH) aux arbres sous stress hydrique et (T) aux arbres témoins.	92
Figure 36: Plan de l'expérimentation en serre de 2017. (SMa) correspond aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement et (T) aux arbres témoins. Tous les arbres croissent dans des conditions hydriques non contraignantes.	93
Figure 37: Principe des flexions unidirectionnelles asymétriques. L_0 est la longueur initiale de la tige fléchie, ε_{max} est la déformation maximale appliquée à l'écorce de la tige, $D_{//}$ est le diamètre de la tige et ρ est le rayon de courbure du gabarit.	95
Figure 38: Principe des flexions unidirectionnelles symétriques. L_0 est la longueur initiale de la tige fléchie, ε_{max} est la déformation maximale appliquée à l'écorce de la tige, $D_{//}$ est le diamètre de la tige et ρ est le rayon de courbure du gabarit. Les lettres T et C symbolisent respectivement les sollicitations de traction et de compression appliquées à la tige.	96
Figure 39: Systèmes de contrôle de l'arrosage automatique pour maintenir une quantité d'eau constante dans chaque pot tout au long de l'expérimentation. A: Vue d'ensemble des arbres soumis au stress hydrique (SH et SMHa). B: Electrovanes. C: Automate Crouzet em4.	97
Figure 40: Suivi des données des 20 balances. Trois phases sont représentées : la phase de diminution de la quantité d'eau dans chaque pot (1), la phase de stabilisation du stress hydrique à hauteur de la valeur cible (2) et la phase de diminution du stress hydrique avant prélèvement des arbres (3).	98
Figure 41: Principe de la chambre à pression (André 2002; Tyree et al. 2003). (A) Dispositifs nécessaires à la mesure du potentiel hydrique foliaire de base, (B) Circulation de la sève après coupure du pétiole, (C, D) comportement de la sève en réaction à une augmentation de la pression de la chambre.	99
Figure 42: Mesure du potentiel hydrique foliaire de base. Mesure effectuée le 1 ^{er} septembre 2016. (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) aux arbres sous stress hydrique. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$ et ****: $p < 0.001$ (Test-T de Student). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent l'écartype.	100
Figure 43: Croissance primaire des arbres soumis aux flexions asymétriques répétées (campagne 2016). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance primaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.	104
Figure 44: Croissance primaire des arbres soumis aux flexions répétées de leur tige (campagne 2017). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance primaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.	104
Figure 45: Surcroissance secondaire des arbres soumis à des flexions asymétriques répétées (campagne 2016). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de	

croissance secondaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.	105
Figure 46: Surcroissance secondaire des arbres soumis aux flexions répétées de leur tige (campagne 2017). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance secondaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.	106
Figure 47: Ovalisation de la section des tiges des arbres ayant subi le traitement de flexions répétées en fonction de leur état hydrique. Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes d'ovalisation entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.	107
Figure 48: Ovalisation des sections de tiges des arbres soumis aux flexions répétées. (a) Section de tige des arbres témoin. (b) Section de tige des arbres soumis aux flexions répétées asymétriques (SMa). T, C et N correspondent respectivement aux zones de bois sous sollicitations de traction, de compression ou sous aucun effort. (c) Section de tige des arbres soumis aux flexions répétées symétriques (SMs). LN signifie ligne neutre.	108
Figure 49: Allocation de la biomasse suivant les conditions de croissance. Le « segment d'étude » correspond à la portion de tige soumise à la flexion sur gabarit (Test de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.	110
Figure 50: Essai de flexion 4 points. CFW et TFW représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression et de traction. LN est la ligne neutre de la section de tige où les déformations sont théoriquement nulles.	114
Figure 51: Principe de calcul des contraintes et déformations maximales en flexion 4 points. Les différents cas présentés, concernant l'expression des contraintes et des déformations, dépendent de la position des appuis centraux au cours de l'essai de flexion (Variation des paramètres a et c).....	115
Figure 52: Protocoles de flexions 3 points (campagne 2017). CFW et TFW représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression et de traction. LN est la ligne neutre de la section de tige où les déformations sont théoriquement nulles.	117
Figure 53: Schéma explicatif de l'analyse 2. Les ordonnées correspondent aux nombres dérivés de la courbe contrainte-déformation. La zone constante correspond à la partie linéaire dans la courbe contrainte-déformation. E est le module d'élasticité, ϵ_{el} la déformation élastique limite et ϵ_R la déformation à la rupture.	119
Figure 54: Principe de vérification du poinçonnement au cours d'un essai de flexion. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ.	120
Figure 55: Mesure du volume saturé du bois. Cette mesure appelée pesée hydrostatique suit le principe d'Archimède qui consiste à mesurer le volume d'un échantillon en mesurant le volume d'eau qu'il déplace lorsqu'il est plongé dans un liquide.	121
Figure 56: Impact des traitements de flexions asymétriques répétées sur la rigidité des tiges (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. La notion de parallèle // indique qu'il s'agit de la rigidité de flexion dans la direction des flexions répétées alors que le symbole $\perp$ fait référence à la	

direction perpendiculaire aux flexions répétées (Test de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	123
Figure 57: Impact des traitements de flexions répétées sur la rigidité des tiges (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement et (SMs) les arbres fléchis symétriquement. La notion de parallèle // indique qu'il s'agit de la rigidité de flexion dans la direction des flexions répétées alors que le symbole $\perp$ fait référence à la direction perpendiculaire aux flexions répétées (Test de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	124
Figure 58: Impact de flexions asymétriques répétées sur le module d'élasticité longitudinal apparent du bois (campagne 2016, test de Student $p < 0.05$). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	126
Figure 59: Impact de flexions répétées sur le module d'élasticité longitudinal apparent du bois (campagne 2017, test de Student $p < 0.05$). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement et (SMs) les arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	126
Figure 60: Impact des flexions répétées sur l'infradensité moyenne du bois (Test de Student $p < 0.05$). Les histogrammes à contour noir correspondent à la campagne 2017. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	127
Figure 61: Impact des flexions répétées sur la déformation élastique limite de la tige (campagne 2017, test de Student $p < 0.05$). (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	128
Figure 62: Impact des traitements de flexions répétées sur la contrainte élastique limite de la tige R_{el} et sur son module de rupture MOR (campagne 2017, test de Student $p < 0.05$). (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.....	129
Figure 63: Création des poutres pour la modélisation. Exemple de la section issue des arbres soumis à des flexions répétées asymétriques SMa.....	132
Figure 64: Contribution de la géométrie de la section de tige sur son comportement mécanique en flexion - Impact de la thigmomorphogénèse. Modélisation aux éléments finis de la distribution des contraintes au sein d'une section de tige soumise à de la flexion simple. Le rouge représente l'intensité des contraintes de traction et le vert celle des contraintes de compression. L'échelle de couleur est ajustée pour chaque graphique.....	133
Figure 65: Dispositif de mesure locale de la conductivité hydraulique des trois zones du xylème (CFW, TFW et bois en zone neutre). Le Xyl'em applique une pression contrôlée en amont de l'échantillon et la mesure du débit généré est réalisée par un débitmètre de précision à la sortie de 3 aiguilles plantées dans le xylème. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.	142

Figure 66: Les étapes de la mesure de vulnérabilité à la cavitation. (a) Centrifugation de l'échantillon, (b) Scan par microtomographie à rayons X, (c) Projection 2D de la tige et (d) coupe transversale après reconstruction 3D. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction, CFW celui formé sous sollicitations de compression et N celui formé en zone neutre. 144

Figure 67: Protocole du traitement des images issues de la microtomographie à rayons X. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction, CFW celui formé sous sollicitations de compression et N celui formé en zone neutre. 145

Figure 68: Exemple de courbe de vulnérabilité. P50 et P90 représentent les pressions pour lesquelles le bois a perdu 50% et 90% de sa capacité à conduire la sève brute. Le paramètre s est la pente de la courbe de vulnérabilité au point P50. Il renseigne sur la largeur de la gamme des tensions auxquelles les vaisseaux sont les plus sensibles. 146

Figure 69: Impact des flexions asymétriques sur la conductivité hydraulique du bois (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes. 147

Figure 70: Impact des flexions asymétriques sur le paramètre P50 du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes. 149

Figure 71: Impact des flexions asymétriques sur le paramètre P90 du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes. 150

Figure 72: Observation directe de la sévérité du stress hydrique appliqué via la mesure du taux d'embolie native du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de

compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.	152
Figure 73: Cartographie aux rayons X de la propagation de l'embolie gazeuse. (a) Cartographie 3D d'une tige de peuplier. (b, c, d, e) Cartographies 2D des vaisseaux embolisés (points noirs) à différents niveaux de tension. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.	153
Figure 74: Echantillonnage des échantillons au sein de la tige. (a, b) Plan d'échantillonnage des segments de tige et (c) Position des allumettes au sein de chaque segment de tige (cas des arbres fléchis). TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.	155
Figure 75: Usinage des allumettes de bois vert. (a) Plan d'échantillonnage dans le plan transversal, (b) dégauchissage permettant d'obtenir une section rectangulaire de la planchette diamétrale contenant CFW et TFW, (c) amincissement de la première épaisseur par fraisages successifs, (d) mise aux dimensions finales des allumettes (2x2 mm ²). TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.	156
Figure 76: Dispositif des micro-flexions 3 points. (a) Vue d'ensemble du dispositif. (b) La presse DEBEN Microtest. (c) Zoom sur un échantillon en micro-flexion 3 points.	157
Figure 77: Courbe-type du comportement d'une allumette de bois vert en flexion 3 points. E représente le module d'élasticité longitudinal du bois, $\sigma_{rupture}$ représente la contrainte à la rupture du bois (MOR) et (R_{el} ; ϵ_{el}) représentent respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du bois.	159
Figure 78: Courbe-type du comportement des allumettes en flexion 3 points lors de cycles de charge-décharge : calcul de l'endommagement. E représente le module d'élasticité longitudinal du bois, E_{end} le module d'élasticité endommagé du bois après un cycle de charge-décharge à 0.8% de déformation, $\sigma_{rupture}$ représente la contrainte à la rupture du bois (MOR) et (R_{el} ; ϵ_{el}) représentent respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du bois.	160
Figure 79: Vérification du poinçonnement au cours d'un essai de micro-flexion 3 points sur des allumettes de bois vert. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ.	161
Figure 80: Principe du mouton-pendule de Charpy par mesure de différence d'énergie. α correspond à la position angulaire du balancier par rapport à la verticale et h à sa hauteur par rapport à l'échantillon. Δh représente la différence de hauteur entre les positions (initiale et finale) du balancier.	162
Figure 81: Dispositif du mini mouton de Charpy développé pour des échantillons de faibles dimensions. (a) Vue d'ensemble du dispositif. (b) Capteur d'angle à haute résolution. (c) Electro-aimant permettant de contrôler la position de départ du balancier à 90°. (d) Zone d'impact du balancier sur l'échantillon en position 0°.	163
Figure 82: Modulation de l'infradensité du bois des arbres fléchis (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres	

fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 165

Figure 83: Modulation de l'infradensité du bois des arbres fléchis (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbres i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 166

Figure 84: Modulation du module spécifique du bois par les traitements de flexions asymétriques répétées (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres soumis aux flexions, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 168

Figure 85: Modulation du module spécifique du bois au cours de l'acclimatation aux flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 169

Figure 86: Modulation de la contrainte élastique limite du bois des arbres soumis aux flexions répétées (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 171

Figure 87: Modulation de la contrainte élastique limite du bois par les traitements des flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé

sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes..... 172

Figure 88: Modulation de la déformation élastique limite du bois par les traitements de flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes..... 172

Figure 89: Endommagement du bois suite à une déformation de 0.8-0.9%. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes..... 174

Figure 90: Corrélation entre l'endommagement du bois et son module spécifique. Les couleurs noir, rouge et vert représentent les valeurs d'endommagement de la totalité des bois issus respectivement des arbres témoins, fléchis asymétriquement et symétriquement. 174

Figure 91: Coupes cytologiques des bois CFW et SMs. (a) Coupe d'un bois formé sous flexions asymétriques (SMa). (b) Coupe d'un bois SMs (« bois de flexion »). (c, d) Zoom sur la structure anatomique des bois CFW et SMs. C, T et N représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression, sous sollicitations de traction et en zone neutre. LN signifie la ligne neutre. 176

Figure 92: Contrainte de rupture en fonction des traitements subis par le bois (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre ; i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes..... 177

Figure 93: Contraintes de rupture du bois en fonction des traitements qu'il a subis (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même

arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 178

Figure 94: Résilience des bois en fonction des traitements qu'ils ont subis lors de sa formation (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 179

Figure 95: Résilience des bois en fonction des traitements qu'ils ont subis lors de sa formation (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes. 180

Index des équations

Équation 1 : Potentiel hydrique dans le xylème	49
Équation 2: Equation de conservation de masse	50
Équation 3 : Hypothèse de continuité - cas d'un fluide incompressible	50
Équation 4: Equation de Navier-Stokes	50
Équation 5: Equation de Stokes	52
Équation 6: Equation de Hagen-Poiseuille.....	52
Équation 7: Conductance et conductivité hydraulique.....	52
Équation 8 : Loi d'Ohm	52
Équation 9: Expression de la conductivité hydraulique dans un conduit de section constante et pour un écoulement de Poiseuille.....	53
Équation 10 : Expression de la perte de conduction (PLC) par rapport à la conductance maximale $K_{\max}$ d'un échantillon.....	54
Équation 11: Pression due à la tension superficielle de l'eau en fonction du rayon du conduit à l'interface liquide-gaz	55
Équation 12: Conditions de stabilité d'une bulle d'air dans un vaisseau	55
Équation 13: Loi de Jurin	56
Équation 14: Expression de la force centrifuge.....	58
Équation 15: Gradient de pression subi par une colonne d'eau en rotation.....	58
Équation 16: Equations décrivant le principe physique de la méthode « Cavitron ».....	59
Équation 17: Expression de la perte en conductance	59
Équation 18: Sigmoid exponentielle	60
Équation 19: Loi d'atténuation de la transmission de photons	61
Équation 20: Matrice associée au tenseur des déformations linéarisées	65
Équation 21: Expression du vecteur-contrainte en fonction d'une force de surface	65
Équation 22: Expression du vecteur-contrainte en fonction du tenseur des contraintes.....	65
Équation 23: Equations d'équilibre	65
Équation 24: Relation Contrainte-Déformation dans le cadre de l'élasticité linéaire	66
Équation 25: Matrice des complaisances élastiques - Cas d'un milieu orthotrope cylindrique (le bois)(Guitard and Fournier 1994)	66
Équation 26: Conséquences de la symétrie de la matrice de complaisances élastiques.....	66
Équation 27: Module d'élasticité longitudinal de la paroi	69
Équation 28: Module d'élasticité longitudinal du tissu ligneux.....	69
Équation 29: Relation statistique entre le module d'élasticité longitudinal du bois et l'infradensité du bois	70
Équation 30: Expression reliant le module d'élasticité longitudinal du bois avec l'AMF de la paroi de ses cellules (Fournier et al. 2013).....	72
Équation 31: Impact théorique de la teneur en eau sur les modules d'élasticité du bois	74
Équation 32: Expression du moment quadratique d'une section	80
Équation 33: Expression de la conductivité hydraulique spécifique.....	86

Équation 34 : Expressions du rayon de courbure et de la déformation maximale lors d'une flexion pure	94
Équation 35: Expression reliant le diamètre de la tige $D_{//}$, le rayon de courbure des gabarits ρ et la déformation maximale longitudinale de l'écorce $\varepsilon_{\max}$	95
Équation 36: Suivi de l'intensité du stress hydrique.....	97
Équation 37: Ovalisation de la section de tige	100
Équation 38: Expression de la contrainte maximale et de la déformation maximale appliquées à une poutre en flexion 3 points	118
Équation 39 : Facteur de sécurité de l'arbre au vent.....	125
Équation 40: Expression de l'endommagement mécanique d'un matériau	160
Équation 41: Dissipation d'énergie due au différentiel d'énergie potentielle entre les positions initiale et finale.....	162

Index des tableaux

Tableau 1 : Nombre d'individus par mesure. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique.....	122
Tableau 2: Tableau récapitulatif des effets des flexions répétées de tige sur la croissance des arbres, l'allocation de biomasse et le comportement mécanique de la tige. (SMs) correspond aux arbres fléchis symétriquement, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement et (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique. Les arbres (SMs) et (SMa) sont comparés aux arbres témoins (T) et les arbres (SMHa) aux arbres sous stress hydrique (SH). Le signe « + » indique un bénéfice par rapport à la propriété du bois de référence et le signe « - » indique une dégradation de la propriété par rapport à celle de référence. Le symbole « = » indique qu'aucune différence significative n'a été trouvée.	137
Tableau 3: Nombre d'individus pour l'exploitation des données. (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et en stress hydrique, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les lettres - C, -T et -N indiquent si l'allumette est échantillonnée respectivement dans les zones sollicitées en compression, en traction ou dans la zone neutre de la tige.....	164
Tableau 4: Tableau récapitulatif de l'effet des flexions répétées sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert. (SMa) représente les arbres fléchis asymétriquement et (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (CFW) correspond au bois formé sous sollicitations de compression et (TFW) à celui formé sous sollicitations de traction. Les bois formés sous sollicitations mécaniques (SMs, CFW et TFW) sont comparés aux bois non sollicités (bois neutre). Le signe « + » indique un bénéfice par rapport à la propriété du bois de référence et le signe « - » indique au contraire une dégradation par rapport à la propriété de référence. Le symbole « = » indique qu'aucune différence significative n'a été trouvée.....	183

Liste des abréviations

AMF	angle des microfibrilles	H_w	hauteur du centre d'application de la force de trainée
A_s	aire conductrice du xylème		
A_w	aire de la surface d'exposition du houppier au vent	I	moment quadratique
		K	conduction hydraulique
c_d	coefficient de trainée	K_H	conductivité hydraulique
CFW	Compressive Flexure Wood	K_s	conductivité hydraulique spécifique
d	déplacement de la traverse	MOR	contrainte de rupture
D_{//}	diamètre dans la direction des flexions répétées	N	zone neutre de la section d'une tige
D_⊥	diamètre perpendiculaire à la direction des flexions répétées	P	indice de significativité de Student
D_{SF}	diamètre dans la direction de l'essai de flexion	P	pression ou tension
E	module d'élasticité longitudinal	P50	tension correspondante à 50% de perte de conduction
E_{end}	module d'élasticité longitudinal endommagé	P90	tension correspondante à 90% de perte de conduction
EI	rigidité de flexion	PLC	pourcentage de perte de conduction
E_f	énergie dissipée par frottements	PSF	point de saturation des fibres
E_{rupture}	énergie de rupture	Q_R	résilience au choc
FC	field capacity	s	pente de la courbe de vulnérabilité au point P50
F	force appliquée	SH	arbres en stress hydrique
F_w	facteur de forme du vent	S_{Ma}	arbre soumis aux flexions asymétriques
g	accélération de la pesanteur		
HR	humidité relative		

SMa-C	bois des arbres SMa formé sous compression	SMs-N	bois formé dans la zone neutre des arbres SMs
SMa-T	bois des arbres SMa formé sous traction	SW	facteur de sécurité au vent
SMa-N	bois formé dans la zone neutre des arbres SMa	T	température
SMHa	arbre soumis aux flexions asymétriques et en stress hydrique	TFW	Tensile Flexure Wood
SMHa-C	bois des arbres SMHa formé sous compression	ΔE	énergie totale dissipée au cours d'un essai de résilience
SMHa-T	bois des arbres SMHa formé sous traction	ρ	densité/infradensité
SMHa-N	bois formé dans la zone neutre des arbres SMHa	σ	contrainte
SMs	arbre/bois soumis aux flexions symétriques	ε	déformation
		ψ	potentiel hydrique

Introduction

L'arbre est une structure vivante plus ou moins élancée se développant dans un environnement aux conditions environnementales fluctuantes. Ces changements de conditions de croissance s'accompagnent de modulations du développement de l'arbre. On dit alors que l'arbre s'acclimata ; c'est-à-dire qu'il met en place un fonctionnement physiologique adéquat qui lui permet de faire face et de survivre dans son nouvel environnement. Le développement des organes ainsi que la structure interne des tissus qui les composent sont alors modifiés. Les impacts de conditions de croissance particulières comme les restrictions d'eau, les carences en nutriments, les hausses de température sont étudiées depuis de nombreuses années. Or, on peut constater étonnamment que, malgré sa présence sur l'ensemble du globe et ses très grandes fluctuations, qu'elles soient spatiales ou temporelles, le vent n'est toujours pas considéré comme un facteur majeur pouvant influencer la croissance des arbres. Pourtant, on sait maintenant depuis quelques années que l'arbre soumis au vent module fortement le développement de son architecture globale ainsi que la structure du matériau bois à l'échelle tissulaire. Le matériau bois, formant le tronc et les branches, assure trois fonctions vitales principales de l'arbre : le soutien mécanique de l'individu, la conduction hydraulique de la sève brute des racines jusqu'aux feuilles et le stockage des réserves. Dans un contexte de changement climatique où les conditions de vent vont être rapidement modifiées, la compréhension des mécanismes et des capacités d'acclimation de l'arbre vis-à-vis des sollicitations mécaniques extérieures, comme le vent, est essentielle afin de pouvoir donner aux sylviculteurs et aux sélectionneurs les clefs pour mieux adapter leur gestion des forêts.

Chez de nombreuses espèces, gymnospermes comme angiospermes, des travaux de recherche ont montré que les sollicitations mécaniques dues au vent modifiaient significativement les processus de croissance primaire et secondaire de l'arbre ainsi que l'anatomie et les propriétés du bois : ce phénomène d'acclimation de l'arbre aux sollicitations mécaniques a été défini comme la thigmomorphogénèse (Jaffe 1973). Le bois formé sous ces sollicitations mécaniques (principalement des flexions) a été nommé « flexure wood » (ou « bois de flexion ») (Telewski 1989) et se distingue par une anatomie et des propriétés fonctionnelles différentes du bois dit « normal » ; c'est-à-dire différent des arbres protégés de toute stimulation mécanique. En reproduisant l'effet du vent par des flexions de tige, quelques travaux ont caractérisé l'effet de la thigmomorphogénèse sur les propriétés de ce bois particulier. Cependant, ces études très qualitatives ne contrôlaient pas l'intensité des stimuli qui étaient appliqués.

Enfin, ce processus d'acclimation, observé principalement en matière de modulation de la croissance, n'a jamais été confronté à d'autres perturbations environnementales. En particulier, les restrictions de ressource en eau, qui sont connues pour fortement affecter la croissance à la baisse. De nouveau, pris dans un contexte de changements climatiques, on peut se demander si l'arbre soumis à un fort stress hydrique pourra garder, intacte ou amoindrie, sa capacité d'acclimation mécanique qui lui permet d'assurer la pérennité de sa structure.

Dans ce contexte, mes travaux de thèse font suite à la thèse de Jeanne Roignant, réalisée au laboratoire PIAF, sur l'impact des flexions répétées sur l'anatomie du bois. Ils visent à répondre principalement à trois grandes questions autour de l'acclimatation mécanique de l'arbre à des flexions répétées de tige :

1/ Des conditions de restriction en eau, facteur limitant de la photosynthèse et de la croissance, peuvent-elles bloquer partiellement, voire complètement, le processus d'acclimatation mécanique au contraire connu comme impliquant une augmentation forte de la croissance secondaire ?

2/ L'impact de sollicitations répétées de compression et de traction, sollicitations élémentaires de la flexion, sur le processus de formation du bois se traduit-il sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois ; propriétés assurant les fonctions principales de l'arbre à savoir la conduction de la sève brute et le support mécanique de l'arbre ? Autour de cette question se pose celle d'éventuels trade-off entre les fonctions du bois, i.e. l'acclimatation mécanique se fait-elle au détriment des fonctions hydrauliques ?

3/ L'ensemble des modulations de croissance, de formation du bois et de propriétés du matériau bois apporte-t-il à l'arbre un bénéfice dans le contexte de la pérennité mécanique de sa structure dans un environnement venteux fluctuant ?

Ce manuscrit se propose donc de montrer comment, par une approche mêlant expérimentations et modélisation mécanique, nous avons traité ces trois questions qui ont nécessité des investigations à différentes échelles spatiales. Pour cela, nous avons soumis des jeunes clones de peupliers à des stress environnementaux contrôlés en serre pendant une saison complète de végétation afin de pouvoir suivre leur croissance et in fine, récolter le bois formé dans ces conditions particulières. Puis, nous avons développé des outils originaux afin, entre autre, de mesurer des propriétés physiques du bois vert à une échelle tissulaire ; données assez rares dans la littérature.

Ce manuscrit se compose de trois chapitres. Au vu de l'interdisciplinarité de notre sujet, mêlant mécanique, hydraulique et anatomie, le premier chapitre s'attache à rappeler les bases de ces disciplines nécessaires à notre étude. Cet état de l'art se divise en trois parties : la première consiste à donner les bases de l'anatomie du bois, chez gymnospermes et angiospermes, au travers de différentes échelles anatomiques. Ensuite, une description des propriétés hydrauliques et mécaniques de base du bois vert dans l'arbre (théorie et méthodes de caractérisation) est présentée. Enfin, la troisième partie de cette synthèse s'attache à présenter l'état des connaissances concernant les effets des flexions répétées et du stress hydrique sur la formation et les propriétés mécaniques du bois.

Les méthodes et les résultats de mes travaux de thèse sont ensuite répartis dans les deux chapitres suivants.

Le chapitre 2 est organisé en trois parties ; la première rapporte les connaissances acquises autour de l'effet des traitements de flexions répétées associées ou non à un stress hydrique sur la croissance des arbres et leur allocation de biomasse. La deuxième partie se consacre à la

caractérisation des propriétés physiques et mécaniques à l'échelle de la tige des arbres soumis aux flexions répétées : infradensité, rigidité de flexion, module d'élasticité, module de rupture... La dernière partie de ce chapitre est une approche de modélisation mécanique qui permet d'explorer, à l'échelle de la tige, la question du fort bénéfice mécanique de la modulation particulière de la géométrie de la section de tige.

Le dernier chapitre se concentre sur l'échelle tissulaire à savoir l'acclimatation des propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert formé sous les deux sollicitations mécaniques de base que sont les efforts de compression et les efforts de traction. Nos investigations abordent autant les fonctions usuelles (soutien mécanique, conduction hydraulique) que les fonctions de sécurités (rupture mécanique, sensibilité à la cavitation) du bois vert dans l'arbre.

L'ensemble de nos résultats est ensuite analysé pour discuter du bénéfice mécanique de l'acclimatation des arbres à des contraintes mécaniques environnementales.

Chapitre 1 : Synthèse bibliographique

L'arbre est un organisme vivant divisé en deux parties : une structure souterraine et une structure aérienne. Les racines, partie souterraine, assurent l'absorption d'eau et de minéraux et l'ancrage mécanique de l'arbre au sol. La structure aérienne est composée du tronc et du houppier (branches et feuilles) (Wiedenhoeft 2010). Tout au long de sa vie, cette structure vivante élabore un matériau cellulaire complexe, le bois, lui permettant, via les propriétés de ce dernier, d'assurer ses trois principales fonctions vitales :

- Le soutien mécanique c'est-à-dire la capacité de l'arbre à « tenir debout » dans son environnement.
- La conduction de la sève brute dans sa tige des racines jusqu'aux feuilles.
- Le stockage des réserves et la défense faces aux agressions extérieures (champignons, insectes ...).(Dejardin et al. 2010; Keller 1994; Pratt et al. 2008; Wiedenhoeft 2010)

I/ L'anatomie du bois

I-1/ Echelle macroscopique

I-1-1/ La croissance de l'arbre

Les arbres ont deux types de croissance : la croissance primaire qui permet la création et l'allongement de ses axes, et la croissance secondaire qui permet l'augmentation du diamètre des axes ainsi créés.(Thibaut et al. 2001)

La croissance primaire de l'arbre est assurée grâce à des tissus cellulaires spécialisés dans la croissance situés au niveau des bourgeons terminaux. Ces tissus sont nommés méristèmes primaires ou apex. Par un processus de divisions et expansions cellulaires, principalement longitudinales, le méristème primaire conduit à la formation d'un xylème primaire qui conduit à l'allongement de l'axe (Robert and Catesson 1990).

Cette croissance primaire est suivie de la mise en place d'un méristème secondaire à la périphérie des axes qui va permettre leur croissance en largeur grâce à deux méristèmes secondaires : le cambium et le phellogène.

Le cambium, également appelé assise génératrice libéro-ligneuse, par un processus de divisions, expansions et différenciations cellulaires, est responsable de la formation du xylème secondaire, ou bois, vers l'intérieur du tronc et du liber, ou phloème secondaire, vers l'extérieur (Keller 1994; Wiedenhoeft 2010).

A l'échelle d'une tige, le xylème se divise en deux zones : l'aubier et le duramen. L'aubier est le bois fonctionnel de l'arbre. Il est le bois récemment formé par le cambium dans lequel les cellules de parenchyme radial sont vivantes. Il est responsable de la conduction de sève brute des racines jusqu'aux feuilles, du stockage des réserves ainsi que du support mécanique de l'arbre. Le duramen, ou « bois de cœur », quant à lui, est situé au centre de la tige. Il est donc le bois le plus ancien dans lequel toutes les cellules sont mortes. Dans cette zone, suite à un

processus de vieillissement, le bois subit des transformations biochimiques qui peuvent conduire à la synthèse de substances de préservation comme des tannins qui lui confèrent une durabilité face à d'éventuelles agressions biotiques. Ses cellules ne participent plus à la conduction de l'eau vers les feuilles. Toutefois, ce bois conserve un rôle de soutien mécanique de l'arbre. Enfin, il est à noter que pour certaines essences, le duramen et l'aubier peuvent montrer des couleurs différentes, souvent lié à la présence de tannins. Concernant les arbres en régions tempérées, il est possible d'observer, sur les sections transverses du xylème, des anneaux concentriques appelés cernes annuels issus de l'activité saisonnière du cambium. Un cerne annuel est constitué (du centre vers l'écorce) du « bois initial », ou « bois de printemps », et du « bois final », ou « bois d'été » (Keller 1994; Wiedenhoef 2010).

Le cambium produit également vers l'extérieur de la tige le phloème secondaire. Il forme le tissu cellulaire au travers duquel la sève élaborée est conduite des feuilles jusqu'aux différents organes en croissance de l'arbre. La sève élaborée contient le sucre produit par photosynthèse au niveau des feuilles (Wiedenhoef 2010).

Enfin, la croissance secondaire est également assurée par le phellogène ou assise génératrice subéro-phellodermique. Il s'agit d'une couche de cellules qui assure la formation, vers l'intérieur, du phelloderme (tissu de réserve) et, vers l'extérieur, du suber ou liège (rôle de protection de l'arbre).

Pour résumer, la section transversale de l'arbre se compose de la manière suivante (en partant du centre de la tige vers l'extérieur, (cf. Figure 1)) :

- La moelle, issue de la croissance primaire,
- Le duramen, bois non fonctionnel,
- L'aubier, bois fonctionnel remplissant les trois fonctions vitales de l'arbre que sont le soutien mécanique, la conduction hydraulique et le stockage de réserves.
- Le cambium, méristème générateur du xylème et du phloème
- Le phloème ou liber, tissu conducteur de sève élaborée
- Le phelloderme, tissu de réserve
- Le phellogène, méristème générateur du phelloderme et du suber
- Le suber qui joue un rôle de protection contre d'éventuels stress biotiques (attaques de champignons, insectes, etc.) et abiotiques (rôle d'isolant thermique, de protection contre les chocs, etc...)

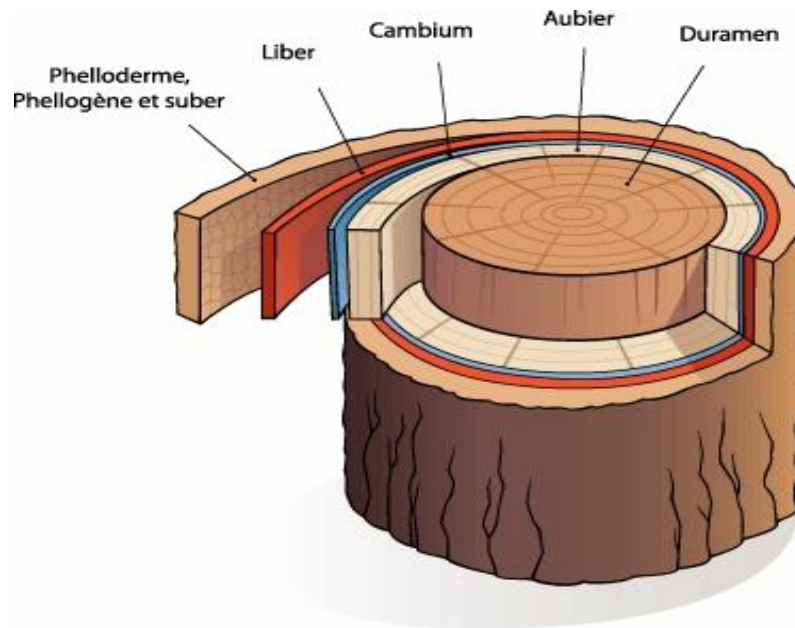


Figure 1 : Coupe de tronc. On distingue le cambium situé entre le xylème et le liber. (Sirtin 2012).

Le processus de formation du bois, par création de couches annuelles concentriques, engendre une première anisotropie à l'échelle tissulaire entre les directions radiale et tangentielle. Cette notion d'anisotropie sera détaillée dans la partie II-2/ Propriétés mécaniques.

Nous nous attacherons dorénavant uniquement au xylème que nous appellerons bois.

I-1-2/ Le plan ligneux

Les différents processus de croissance de l'arbre font du bois un matériau à la structure très orientée. Ainsi, on distingue trois directions orthogonales de référence du bois (cf. Figure 2) :

- La direction longitudinale (L) représente l'axe principal du tronc et définit ainsi, le plan transverse qui lui est orthogonal
- La direction tangentielle (T) qui, dans le plan transverse, correspond à la direction tangente aux cernes annuels
- La direction radiale (R), qui, dans le plan transverse, suit la direction de la moelle à l'écorce.

Ces directions principales permettent de définir les trois plans de référence du bois : le plan transversal (RT) formé par les directions radiale et tangentielle, le plan radial (LR) orienté par les directions longitudinale et radiale et le plan tangentiel (LT) défini par les directions longitudinale et tangentielle. L'organisation tissulaire et cellulaire du bois dans ces trois plans de référence forme le plan ligneux, caractéristique génétique, qui différencie les essences entre elles. (Keller 1994).

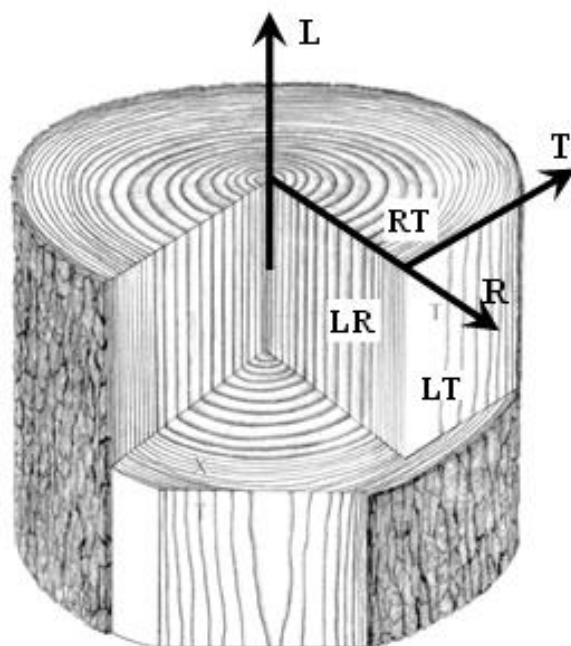


Figure 2 : Les trois plans de référence formant le plan ligneux (Moutee 2006). R, T, L correspondent aux axes radial, tangential et longitudinal et permettent de former les plans de référence du bois : transverse (RT), radial (LR) et tangential (LT)

Le plan transverse (RT) correspond à la section du tronc après découpe de l'arbre perpendiculairement par rapport à son axe. Ce plan renseigne sur les structures anatomiques et leur modification suivant les directions radiale et tangentielle. On peut facilement y observer la largeur des cernes, les différents types de tissus ou les diamètres des cellules. Toutefois, ce plan ne permet aucune description des variations structurelles le long de l'axe longitudinal du tronc (Wiedenhoeft 2010).

De même, le plan radial (LR) s'étend de la moelle à l'écorce et est parallèle à l'axe du tronc. Il donne des informations sur les variations de structure dans les directions longitudinale et radiale mais ne renseigne pas sur les caractéristiques du bois en tangential (Wiedenhoeft 2010).

Le plan tangential (LT), correspondant au plan tangent aux cernes de croissance, renseigne uniquement sur les caractéristiques du bois dans la direction tangentielle le long de l'axe du tronc (Wiedenhoeft 2010).

Ces bases sur la structure du bois à l'échelle du tronc ayant été faites, nous allons maintenant nous focaliser sur la structure cellulaire d'un cerne de croissance.

I-1-3/ Les cellules constitutives du bois

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, la formation des cellules du xylème consiste en la production de nouvelles cellules à partir des cellules cambiales et en leur

différentiation en cellules matures fonctionnelles. Cette formation peut être divisée en cinq étapes majeures (Rathgeber et al. 2016) :

- La division d'une cellule cambiale mère en deux cellules filles.
- L'élargissement de ces cellules
- La création de la paroi secondaire par dépôt de cellulose et d'hémicellulose
- L'imprégnation de la paroi cellulaire par les lignines
- la mort de la cellule

Ce processus de division cellulaire crée des files radiales de cellules (voir Figure 3) c'est-à-dire un alignement des cellules du xylème dans la direction radiale du plan ligneux. Cette organisation est à l'origine d'une forte anisotropie entre les directions radiale et tangentielle à l'échelle tissulaire.

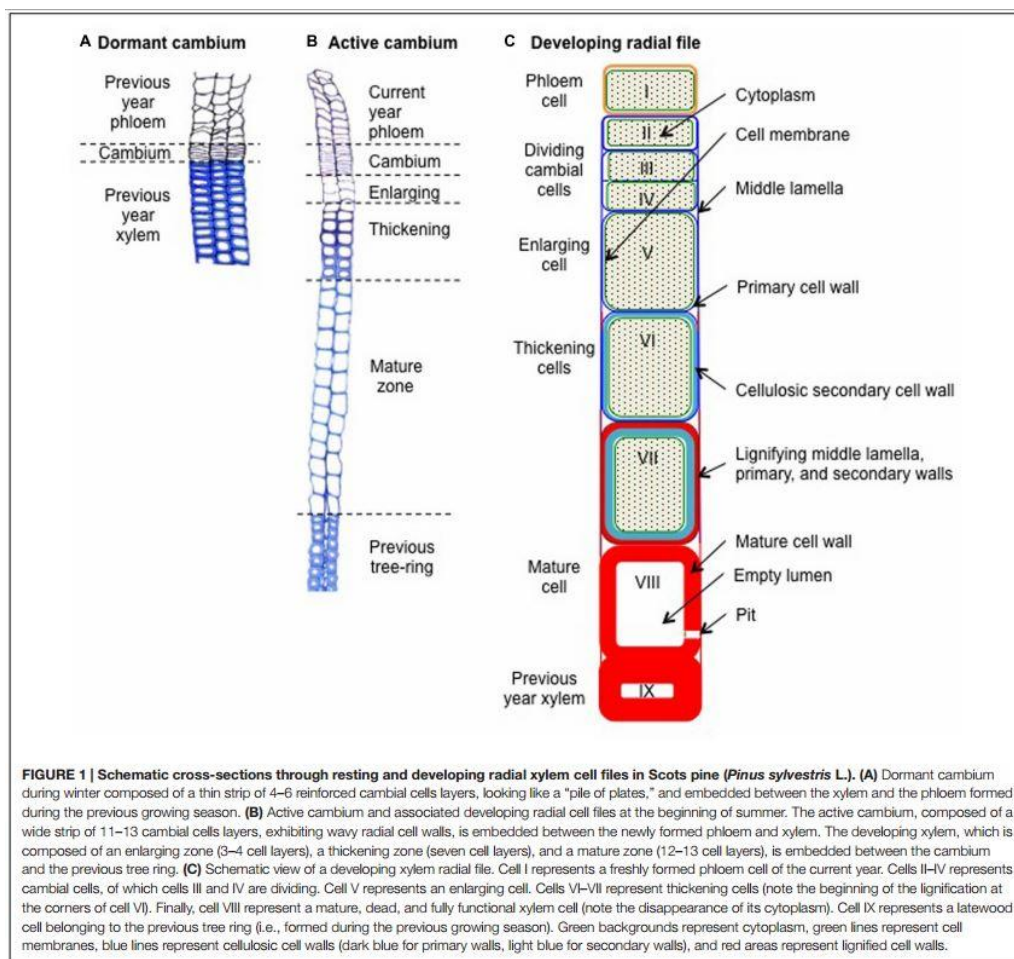


Figure 3 : Développement des cellules à partir du cambium (Rathgeber et al. 2016).

Ces cellules, une fois matures, assurent les fonctions vitales de l'arbre énoncées précédemment. Toutefois la nature de ces cellules diffère selon le groupe auquel appartient l'arbre : gymnosperme ou angiosperme.

I-1-3-1/ Les gymnospermes

Les gymnospermes (famille dans laquelle on trouve essentiellement les conifères) sont définis comme des plantes dont l'ovule puis les graines sont portés par des pièces foliaires groupées sur un rameau fertile. Les gymnospermes ont un plan ligneux simple puisqu'ils ne possèdent que deux types de cellules : les trachéides et les cellules de parenchyme (Figure 4).

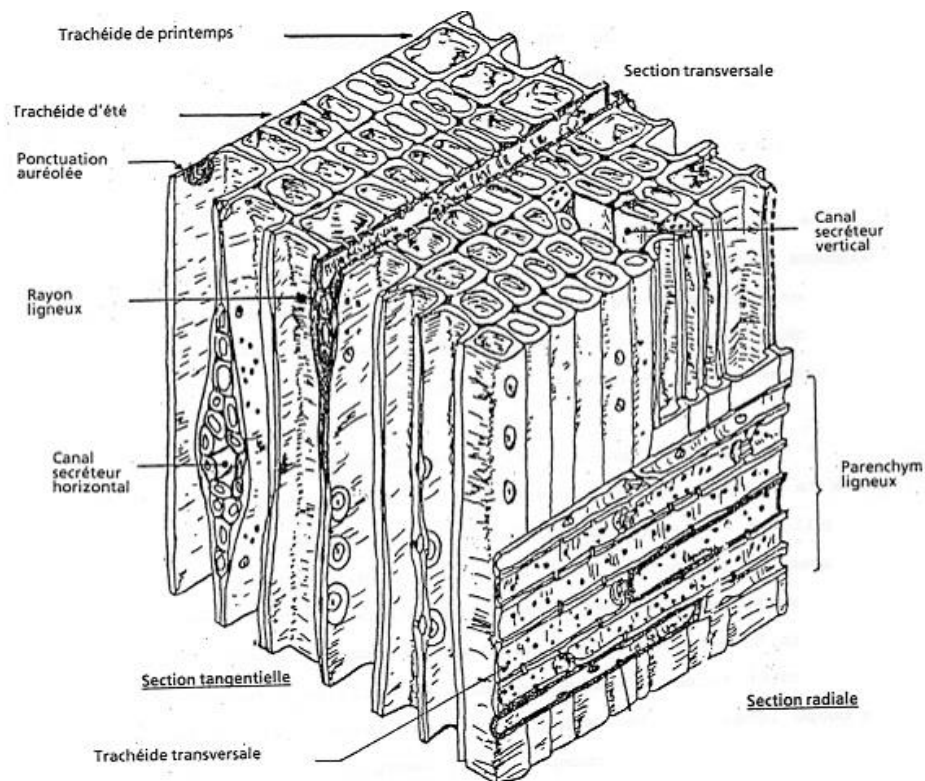


Figure 4 : Plan ligneux d'un gymnosperme (Berger 2012).

Les trachéides sont des cellules allongées orientées majoritairement suivant la direction longitudinale. Sur le plan ligneux des résineux (Figure 4), elles apparaissent comme des tubes à section rectangulaire, rondes ou hexagonales. Elles assurent le double rôle de conduction hydraulique de la sève brute et de soutien mécanique de l'arbre. Ces deux fonctions seront explicitées dans la partie suivante II/. Sur le plan transversal, on peut observer que les caractéristiques géométriques de diamètre des cellules et d'épaisseur de leurs parois varient considérablement (Figure 5) (Wiedenhoeft 2010). En particulier, au cours d'une saison de croissance, lors du passage du bois initial (formé au printemps) au bois final (formé en été), on observe une diminution de la taille des cellules couplée à une augmentation de l'épaisseur de leur paroi (Cuny et al. 2014). Les trachéides, représentant 90% du volume, sont les principales composantes du bois des résineux (Wiedenhoeft 2010).

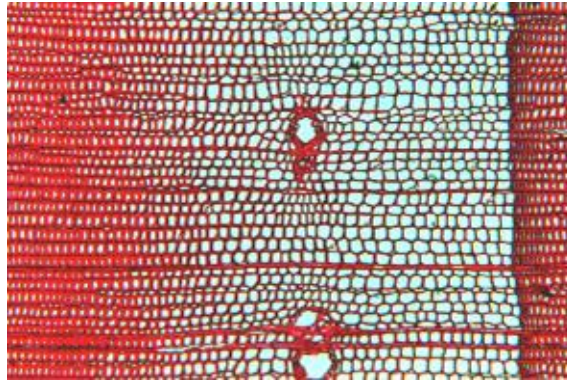


Figure 5 : Coupe transversale d'un épicéa (J.C Mosnier).

Les cellules de parenchyme sont majoritairement orientées dans le sens radial. Dans certaines essences de résineux, on peut trouver des cellules de parenchyme axiales mais elles ne représentent que 1% du volume du bois. Sur le plan ligneux, elles prennent la forme de cylindres à section rectangulaire et forment des réseaux radiaux appelés rayons ligneux. Elles assurent la troisième fonction vitale du bois c'est-à-dire la synthèse, le stockage et le transport latéral des réserves. A l'intersection des cellules de parenchyme et des trachéides, on observe des ouvertures permettant de connecter les réseaux axial et radial (Keller 1994; Wiedenhoef 2010).

I-1-3-2/ Les angiospermes

A l'inverse des gymnospermes, les angiospermes ou feuillus sont des végétaux dont les organes reproducteurs sont regroupés dans la fleur et dont les graines fécondées sont présentes à l'intérieur d'un fruit. Leur structure cellulaire est plus complexe que celle des gymnospermes. En effet, le bois des feuillus est plus hétérogène : le système longitudinal est constitué de fibres trachéides, de vaisseaux et de parenchymes axiaux. Dans la direction radiale, on trouve comme chez les résineux des cellules de parenchyme qui forment les rayons ligneux. De plus, contrairement aux résineux, les feuillus possèdent des cellules de taille et de forme très variables (Wiedenhoef 2010).

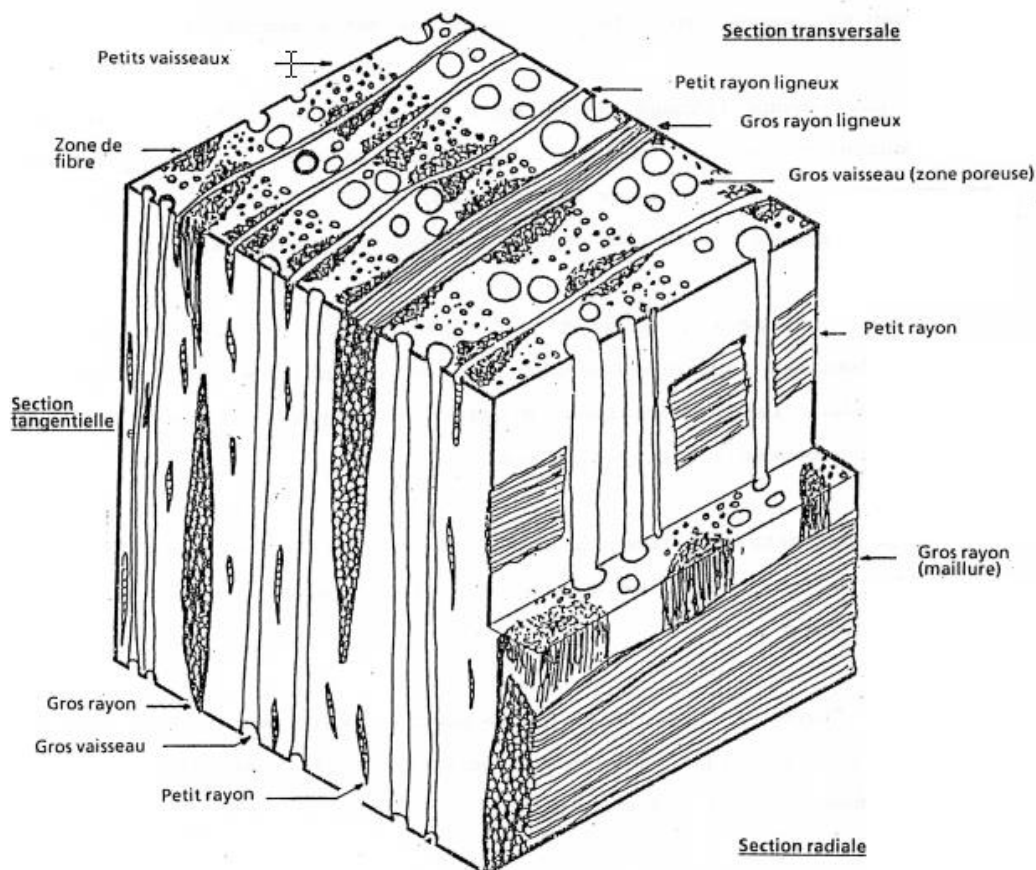


Figure 6 : Plan ligneux d'un angiosperme (Berger 2012).

Avant de décrire les différentes cellules énoncées ci-dessus, il convient de s'attacher aux trois groupes principaux de bois dans lesquels se classent les feuillus (Keller 1994) :

- Le bois à « zone initiale poreuse » comporte de gros vaisseaux principalement localisés dans le bois initial et dont le diamètre est nettement plus important que les petits vaisseaux du bois final. On retrouve dans ce groupe le chêne, le châtaignier, le frêne, etc. (Figure 7A).
- Le bois à « pores diffus » ou « homogène » : les vaisseaux sont répartis de manière assez uniforme dans le cerne de croissance et leur diamètre est quasi-identique que ce soit dans le bois initial ou dans le bois final. Le hêtre, le peuplier sont classés dans ce groupe (Figure 7B).
- Le bois à « zone semi-poreuse » : la taille des vaisseaux est identique le long du cerne d'accroissement. Toutefois, concernant leur distribution, les vaisseaux sont plus abondants dans le bois initial. On y retrouve par exemple le peuplier ou le noyer (Figure 7C).

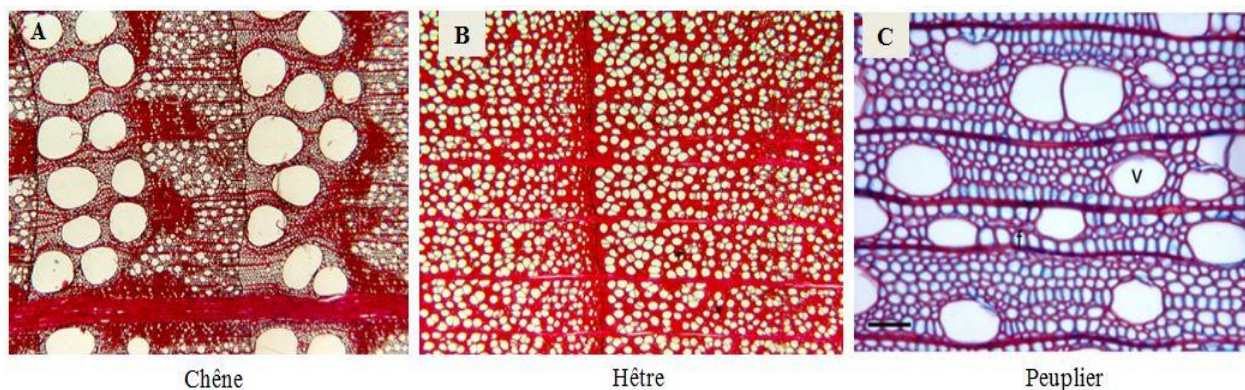


Figure 7 : Coupes anatomiques de bois d'angiospermes. (A) Bois à zone initiale poreuse (J.C Mosnier); (B) Bois à pores diffus (J.C Mosnier); (C) Bois à zone semi-poreuse (Dejardin et al. 2010).

Nous allons maintenant nous attacher aux cellules constitutives du bois des feuillus dont la structure est plus hétérogène.

Les fibres trachéides sont des cellules allongées et orientées dans la direction longitudinale du bois. Elles sont plus courtes que les trachéides des résineux mais sont généralement deux à dix fois plus longues que les éléments de vaisseaux. L'épaisseur de leur paroi est le facteur déterminant de la densité et de la rigidité du bois de feuillus. Elle est variable selon l'essence de feuillus : parois fines pour les peupliers, les tilleuls et parois plus épaisses chez le chêne ou le robinier. Ces cellules ont pour principale fonction d'assurer le soutien mécanique de l'arbre. (Wiedenhoeft 2010)

Les vaisseaux, qui peuvent atteindre plusieurs mètres de longueur, sont constitués d'une succession de cellules nommées éléments de vaisseaux. Ces cellules sont orientées dans le sens longitudinal et sont des cellules spécialisées dans le transport d'eau. Ainsi ce sont ces cellules qui assurent la fonction hydraulique de l'arbre de conduction de la sève brute des racines vers les feuilles (ce phénomène est décrit dans la partie II-1/Propriétés hydrauliques). La conduction longitudinale de la sève brute entre les éléments de vaisseaux est possible grâce à des perforations présentes à leur interface. Les vaisseaux sont également connectés entre eux par des ponctuations (Keller 1994; Wiedenhoeft 2010).

Les parenchymes axiaux ont la même géométrie et la même fonction que chez les résineux. Cependant, la différence avec les résineux provient de l'abondance et de la spécificité de ces cellules dans le bois.

Enfin, suivant l'axe radial du bois, on trouve des rayons ligneux formés par des cellules de parenchyme radiales similaires à celle des résineux (Wiedenhoeft 2010). Les cellules de parenchyme, comme chez les résineux, assurent la troisième fonction principale de l'arbre à savoir le stockage des réserves et la défense vis-à-vis des champignons, insectes... .

Ces différentes orientations des cellules constitutives du bois engendrent la seconde anisotropie du bois : l'anisotropie longitudinale-radiale.

Cette brève description de la structure tissulaire du bois faite, nous allons maintenant nous concentrer sur la structure de la paroi cellulaire.

I-2/ Echelle cellulaire

I-2-1/ L'organisation de la paroi cellulaire

La paroi des cellules est un matériau composite multicouches (Dlouha 2009; Guitard 1987). Ces différentes couches constitutives sont les suivantes (de l'extérieur vers le centre, cf. Figure 8) :

- La lamelle moyenne constituée majoritairement de pectines et de lignines. Elle permet l'adhésion des cellules entre elles pour former le tissu cellulaire.
- La paroi primaire, première couche créée au cours du développement de la cellule. Elle est caractérisée par l'arrangement aléatoire des microfibrilles de cellulose qui la constituent.
- La paroi secondaire est caractérisée par une organisation structurée des microfibrilles de cellulose. Cette paroi se décompose en trois sous-couches : S1, S2 et S3. La couche S1 est une couche fine d'épaisseur comprise entre 0.1 et 0.3 micromètres. Les microfibrilles qui la constituent sont disposées en hélices d'orientation variable et alternée dont l'angle qu'elles forment avec la direction longitudinale (AMF : angle des microfibrilles) varie de 60° à 80° (Keller 1994). La couche S2 est la plus épaisse puisqu'elle représente 75% à 85% de l'épaisseur totale de la paroi secondaire. Elle possède une organisation dense de microfibrilles disposées en hélice dont l'angle (AMF) est de l'ordre de 10° à 30° . Cet angle a un impact fort sur les propriétés mécaniques du bois. La couche S3 est plus fine, environ 0.1 micromètre, et est caractérisée par un AMF compris entre 60° et 90° (Dlouha 2009).

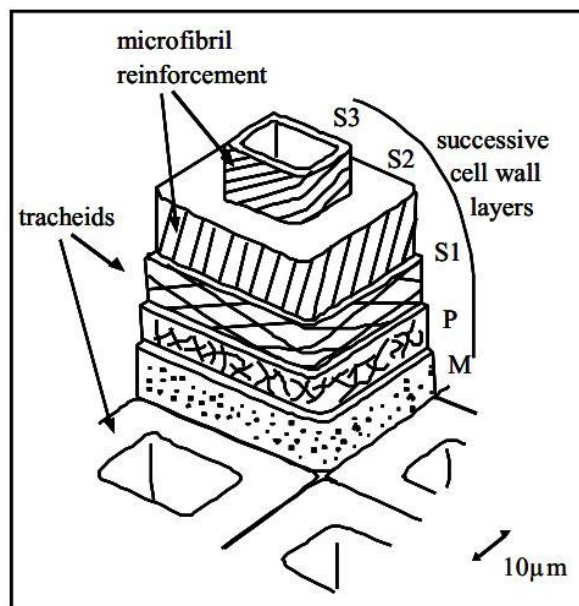


Figure 8 : Les différentes couches constitutives de la paroi cellulaire (Dlouha 2009).
P correspond à la paroi primaire de la fibre et *M* à sa lamelle moyenne. Les couches *S1*, *S2* et *S3* forment la paroi secondaire de la fibre.

I-2-2/ Les constituants chimiques de la paroi cellulaire

Le bois est constitué de deux groupes de substances chimiques : les substances macromoléculaires de la paroi cellulaire, composants présents abondamment dans toutes les essences de bois, et les substances de faible poids moléculaire plus spécifiques à certaines essences. Nous nous attarderons ici seulement aux macromolécules constitutives de la paroi cellulaire. Les trois principaux polymères constituant la paroi cellulaire sont la cellulose, l'hémicellulose et la lignine (Haluk 1994; Keller 1994).

La cellulose est une constante quel que soit l'essence de bois (chez les résineux et les feuillus). Elle fait partie, avec l'hémicellulose, des polysaccharides qui constituent 65 à 75% du bois et à elle seule constitue approximativement 50% du bois (résineux et feuillus) (Keller 1994). Elle est une structure supramoléculaire caractérisée par un arrangement très ordonné et compact de ses molécules. Cette structure forme les microfibrilles constitutives des différentes couches pariétales (Haluk 1994).

Le deuxième polysaccharide est l'hémicellulose. Ce sont des polymères étroitement liés avec la cellulose dans la paroi cellulaire. Elles constituent des chaînes moléculaires plus courtes que celles de la cellulose. Les hémicelluloses sont plus présentes chez les feuillus que chez les résineux (Keller 1994).

Le troisième composant majoritaire de la paroi est la lignine, ou les lignines, présente dans le bois dans des proportions du même ordre de grandeur que les hémicelluloses. Toutefois, la teneur en lignine est plus importante chez les résineux que chez les feuillus. La lignine est une substance macromoléculaire amorphe fortement localisée dans la lamelle moyenne. Elle est créée à la fin du développement cellulaire et est intégrée dans les parois par interpénétration dans les fibrilles de cellulose (Keller 1994).

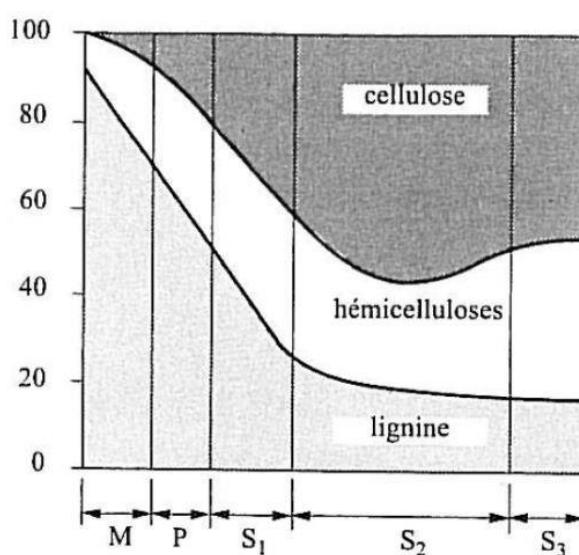


Figure 9 : Distribution des polymères principaux du bois dans les différentes couches pariétales d'après Panshin et Zeuw (Panshin 1970). M représente la lamelle moyenne, P la paroi primaire et (S1, S2, S3) les couches de la paroi secondaire.

La répartition de ces polymères dans les couches pariétales est hétérogène (voir Figure 9). En effet, la cellulose constitue majoritairement la paroi secondaire (en particulier les couches S2 et S3). La teneur en cellulose est maximale au niveau de la couche S2. Concernant les hémicelluloses, leur teneur augmente légèrement entre la partie externe et interne de la paroi. La lignine est fortement présente dans les couches externes de la cellule (lamelle moyenne et paroi primaire) mais sa teneur diminue plus on se dirige vers la face interne de la paroi (Navi and Heger 2005c).

Au sein de la paroi cellulaire, les microfibrilles de cellulose jouent le rôle d'armature et les hémicelluloses et la lignine constituent la matrice contenant cette armature.

Enfin, les substances mineures du bois sont constituées majoritairement par l'amidon et la pectine. On les retrouve essentiellement dans le cambium et l'écorce interne (phloème) et elles ne constituent seulement que 1% des cellules de parenchyme du bois (Keller 1994).

Les parties précédentes ont permis de souligner les différences interspécifiques du bois suivant s'il appartient aux gymnospermes ou aux angiospermes : la complexité de la structure cellulaire (simple pour les résineux et hétérogène pour les feuillus), la spécialisation des cellules, la dimension et la fréquence des cellules sur un cerne. Cependant, ces caractères anatomiques sont modulés par les conditions de croissance des arbres : disponibilité en eau, vent, ensoleillement, température, contraintes mécaniques, etc.

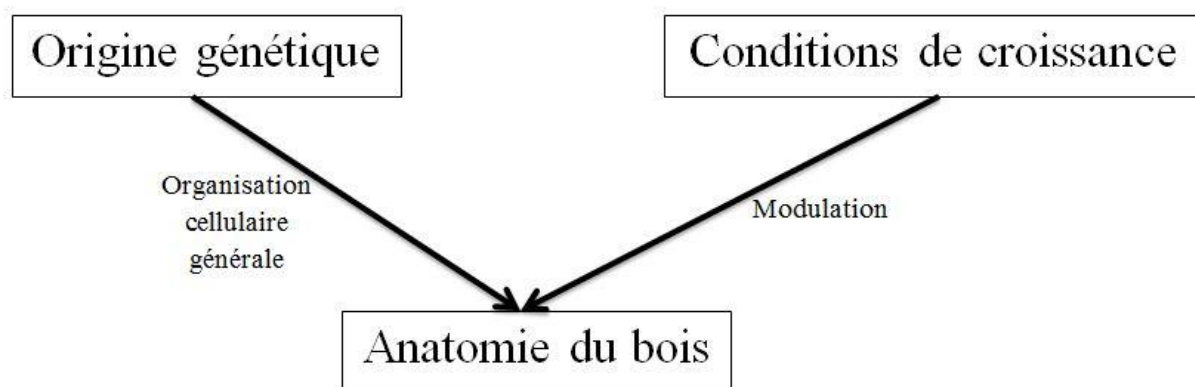


Figure 10 : Facteurs déterminant la formation du bois (B.Niez).

La partie ci-dessous traite du cas particulier mais très commun de l'impact de la réorientation de l'axe du tronc ou de branches sur le bois formé : en effet, pour arriver à moduler l'orientation de ses axes, l'arbre développe un bois particulier appelé « bois de réaction ». Les modifications anatomiques liées à la sécheresse et au vent seront traitées dans la partie III/.

I-3/ Le bois de réaction

Le bois de réaction a été défini par l'IAWA (International Association of Wood Anatomists) comme un bois aux caractéristiques anatomiques distinctes du bois « normal » et formé dans des parties particulières de tiges penchées ou coudées et dans les branches. Ils existent deux types de bois de réaction : le bois de compression dans le cas des gymnospermes et le bois de tension chez les angiospermes (Gardiner et al. 2014; Jourez 1997). Le bois de réaction participe aux mouvements de réorientation ou de maintien en position d'équilibre de l'axe du tronc ou de la branche (Jourez 1997). Ces mouvements peuvent avoir plusieurs origines : la recherche de la lumière (phototropisme) ou la recherche de la verticalité du tronc (gravitropisme)

I-3-1/ Le bois de compression

Chez les gymnospermes, le bois de compression est formé sur la face inférieure et comprimée d'une branche ou d'un tronc d'arbre incliné. Ce bois spécifique est capable d'exercer une pression longitudinale qui tend à redresser l'axe (Jourez 1997). Sa présence est généralement révélée par des cernes excentrés contenant un taux élevé de bois final dans la zone de croissance rapide (voir Figure 11). Lorsqu'il est visible sur la section transverse, les zones à croissance rapide présentent une coloration particulière distincte du bois « normal » (Keller 1994). Le bois de compression est plus dense que le bois « normal » mais il possède des propriétés mécaniques plus faibles que celles qu'on pourrait prévoir au regard de cette forte densité.

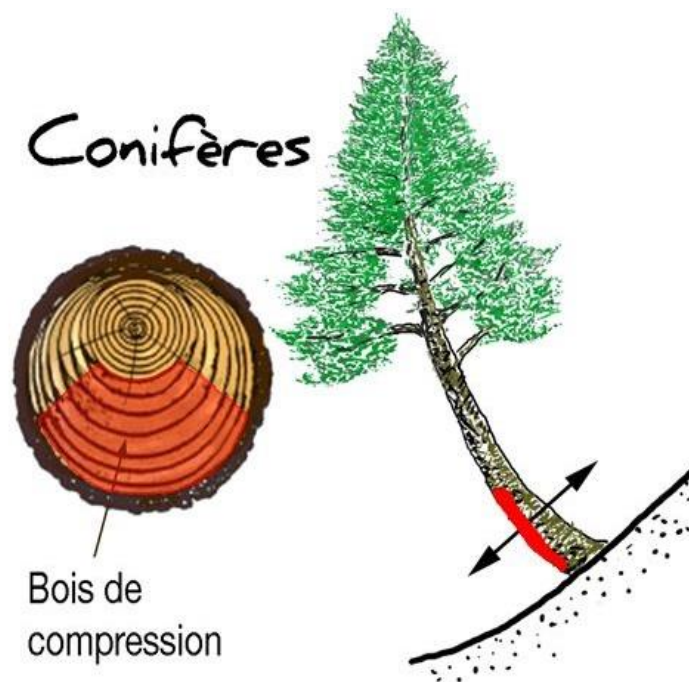


Figure 11 : Bois de compression (schéma modifié depuis (Anselme 2012)).

Au niveau microscopique, les principaux critères caractéristiques du bois de compression sont les suivants (Keller 1994) :

- Les trachéides ont des sections transversales arrondies, au contraire de leur section rectangulaire ou hexagonale dans le bois « normal ».
- Au niveau de l'interface entre trois ou quatre cellules, des espaces sont apparents en section transversale.
- Dans le bois final du cerne de croissance, les trachéides ont une épaisseur de paroi plus importante, environ le double de celle des trachéides normales alors qu'au début du bois initial, leur épaisseur est sensiblement la même voire légèrement inférieure.
- Les diamètres radiaux des cellules sont quasi-identiques le long du cerne à l'exception de ses limites. Enfin, les diamètres moyens dans les sens radial et tangentiel sont inférieurs à ceux des cellules du bois « normal ».
- La paroi secondaire des trachéides du bois de compression est limitée à deux sous-couches : la S1 et la S2 modifiée.
- Au niveau de la couche S2, l'angle des microfibrilles est d'environ 45°, ce qui est plus important que pour la S2 de trachéides « normales ».
- Les trachéides sont 10 à 40% plus courtes que pour le bois « normal » et leurs extrémités sont plus tordues contrairement à celles des trachéides normales qui ont un contour régulier.
- Sur le plan de la composition chimique, la teneur en lignine y est plus grande que dans le bois « normal » a contrario de la teneur en cellulose qui y est plus faible.

Enfin, le bois formé du côté diamétralement opposé au bois de compression (dit bois opposé) diffère du bois « normal » en quelques points : les cernes n'ont pas une épaisseur uniforme, la couche S2 est plus épaisse et la couche S3 a généralement une surface irrégulière dans le bois final (Keller 1994).

I-3-2/ Le bois de tension

Chez les angiospermes, au contraire du bois de compression, le bois de tension se forme généralement sur la partie supérieure de l'arbre incliné ou d'une branche, partie soumise à de la traction (voir Figure 12). Cette partie correspond généralement à la partie en croissance la plus rapide. Ce bois exerce une force de traction longitudinale dont le but est de réorienter (ou de maintenir) l'axe du tronc ou de la branche. La section transversale d'un tronc avec du bois de tension montre une excentricité avec les rayons les plus importants du côté du bois de tension (Dejardin et al. 2010). Toutefois, la formation du bois de tension n'engendre pas forcément une excentricité d'après B. Chanson (cité dans (Ruelle 2014)).

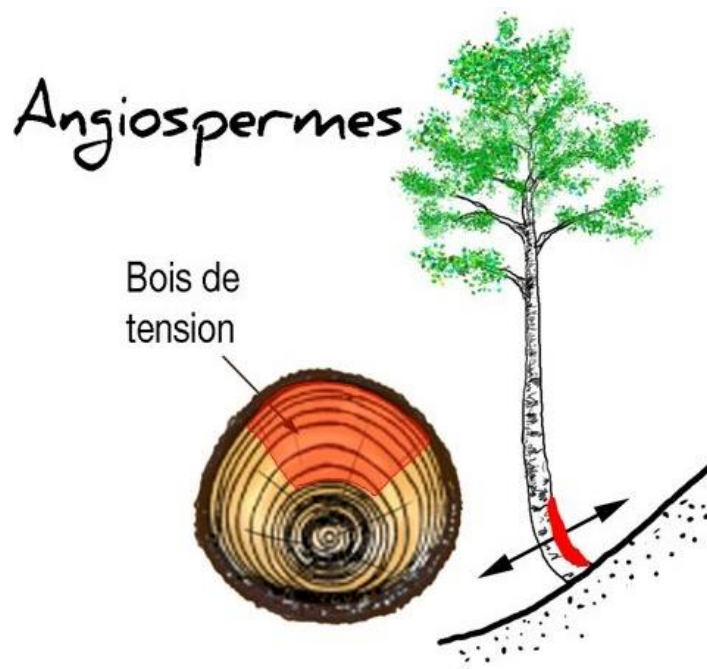


Figure 12 : Bois de tension (schéma modifié depuis (Anselme 2012)).

Le bois de tension est en général plus dense que le bois « normal ». Toutefois, ses propriétés mécaniques ne sont pas supérieures à celle du bois « normal » ce qui pourrait s'expliquer par une épaisseur des couches S1 et S2 plus faible et un angle des microfibrilles plus grand dans S1 (Keller 1994).

Au niveau macroscopique, le bois de tension à l'état vert, possède parfois une surface d'apparence plus pelucheuse et rugueuse. Au niveau technologique, le séchage de pièces contenant du bois de tension entraîne des déformations importantes rendant difficile la valorisation de ces bois. (Keller 1994)

D'un point de vue anatomique, le bois de tension diffère du bois « normal ». Dans le cas du peuplier, les vaisseaux ont des diamètres plus faibles et une fréquence également plus faible sur la surface d'un cerne (Dejardin et al. 2010). On observe un raccourcissement des rayons ligneux et des parenchymes axiaux ainsi qu'une présence plus rare de ces derniers. C'est au niveau des fibres que l'on observe les différences principales par rapport au bois « normal » (Keller 1994):

- Dans le bois de tension, les fibres ont un diamètre plus faible mais une longueur plus importante. Elles sont également plus nombreuses dans ce bois et leur paroi est plus épaisse avec des contours plus arrondis.
- La paroi de ces fibres développe une couche « gélatineuse », la couche G, toujours sur la face interne de la paroi (voir Figure 13). Cette couche est caractérisée par un angle des microfibrilles très faible (environ 5°) et une épaisseur supérieure ou égale à celle de la couche S2 dans le cas du bois « normal ». Elle se distingue par une apparence gondolée et gonflée. Elle se détache du reste de la paroi par endroit.

- Trois configurations de paroi sont possibles : S1-S2-S3-G ; S1-S2-G (voir Figure 13) ; S1-G.

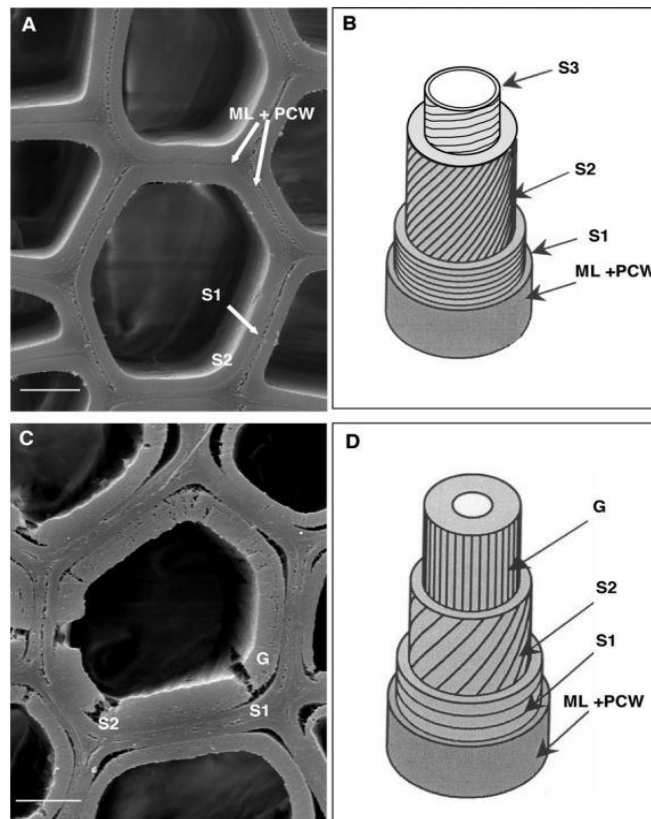


Figure 13 : (A et B) Cas du bois « normal » ; (C et D) Cas du bois de tension : développement de la couche G (Dejardin et al. 2010). (ML+PCW) représentent la lamelle moyenne et la paroi primaire de la fibre, (S1, S2, S3) les couches de sa paroi secondaire. (G) correspond à la couche gélatineuse formée dans le bois de tension.

Au niveau de la composition chimique du bois de tension, il est possible d'observer une teneur en cellulose plus importante de 40 à 50%, une teneur en lignine plus faible. La cellulose constitue la couche G à hauteur de 98% et y est plus cristalline que dans le bois « normal » (plus ordonnée et compacte) (Keller 1994).

I-4/ Le peuplier

Nous concluons ce volet dédié à l'anatomie du bois en nous focalisant sur l'essence étudiée au cours de ces travaux de thèse : le peuplier.

Le peuplier est du genre *Populus* de la famille des Salicacées qui contient un nombre très important d'espèces. Il s'agit d'un arbre qui peut s'hybrider, caractère fortement utilisé par les hommes pour obtenir des arbres à croissance rapide et/ou plus résistants à certaines maladies ; le peuplier étant un arbre assez sensible à bon nombre de maladies comme les rouilles (Touzet 2008). L'économie des peupliers s'est développée en raison de deux atouts forts du peuplier : sa rapidité de croissance et la qualité de son bois. Les propriétés de son bois (légèreté,

maniabilité, de droit fil, bonne qualité alimentaire) en font un bois attractif pour les industriels dans le domaine de l'emballage et des pâtes à papier. (Touzet 2008)

Outre son importance économique, le choix du peuplier comme essence d'étude vient aussi du fait qu'il soit devenu scientifiquement une essence modèle pour les feuillus depuis le séquençage complet de son génome en 2006 (Tuskan et al. 2006). Il devient alors la troisième plante au génome séquencé après *Arabidopsis thaliana*, plante modèle chez les herbacées et le riz *Oryza sativa*.

Comme cela a été énoncé dans la partie précédente, le peuplier a un bois à pores diffus et à zone semi-poreuse. D'après Panshin and de Zeeuw (1980), les fibres constituent le composant majoritaire du bois de peuplier avec une proportion égale à 53-60% du volume total du bois. Le bois est également constitué d'environ 28-34% de vaisseaux et 11-14% de rayons ligneux. Il possède une faible part de parenchymes axiaux puisque leur proportion est de l'ordre de 0.1-0.3% du volume total du bois (Balatinecz 2001). D'un point de vue géométrique, les fibres sont assez courtes par rapport à la moyenne des feuillus avec une longueur moyenne allant de 1.32 à 1.38mm. Les éléments de vaisseaux, quant à eux, tendent vers des longueurs comprises entre 0.58 et 0.67mm (Panshin 1980) et leur diamètre moyen est de l'ordre de 50 μm (Awad et al. 2010).

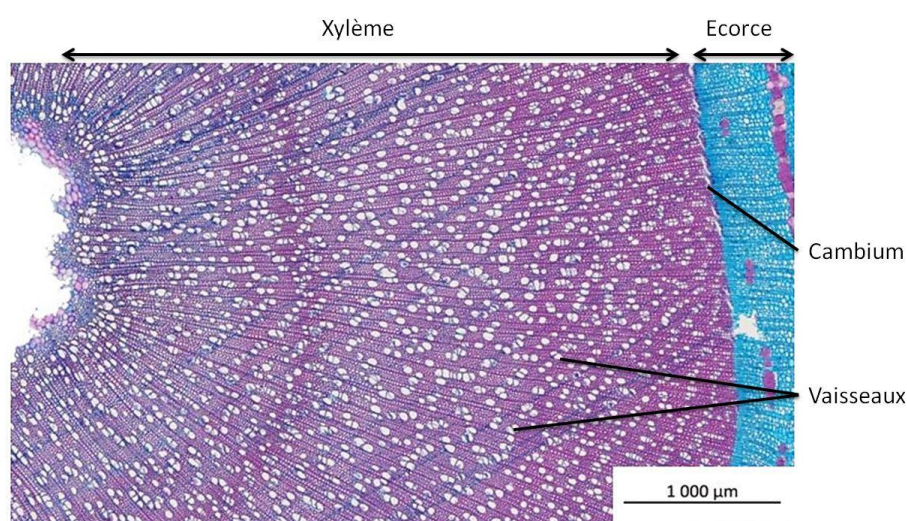


Figure 14 : Coupe anatomique de peuplier âgé d'un an (B.Niez). La coupe est colorée à l'aide d'une solution de 1% de safranine et de bleu Astra.

Enfin, au niveau de sa composition chimique, le bois de peuplier est caractérisé par une forte teneur en polysaccharides, environ 50% de cellulose et 30% d'hémicellulose. Les lignines constituent un peu moins de 20% des polymères constitutifs du bois de peuplier (Balatinecz 2001).

Cette première partie a permis de décrire les caractéristiques anatomiques du bois à différentes échelles ainsi que ses spécificités suivant l'essence étudiée. Nous allons maintenant nous concentrer sur les propriétés du bois vert.

II/ Les propriétés du bois vert

Nous nous attacherons dans ce travail uniquement aux propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert de feuillus lui permettant d'assurer les fonctions vitales de conduction de la sève brute et de soutien mécanique.

II-1/ Propriétés hydrauliques

La capacité de l'arbre à s'approvisionner en eau et en nutriments (sève brute) depuis le sol est primordiale pour sa survie. En effet, la photosynthèse au niveau des feuilles et le maintien d'une température non mortelle implique que l'arbre absorbe une grande quantité d'eau. Le circuit de la sève à l'intérieur d'un arbre passe par trois étapes : l'absorption au niveau du système racinaire, le transport au travers du xylème et enfin l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles (Niklas and Spatz 2012b). Cette évaporation par les stomates (orifices sur la partie inférieure des feuilles) représente la majeure partie de l'eau transportée des racines aux feuilles et seule une petite partie de l'eau absorbée sert à l'élaboration de la sève élaborée. Au niveau foliaire, l'absorption de CO_2 et d'énergie solaire permet cette création de matière organique (constituant la sève élaborée qui est redistribuée dans les organes de la plante) et le rejet de dioxygène dans l'atmosphère : c'est la photosynthèse. De plus, c'est l'évaporation foliaire qui permet la mise en circulation de la sève dans l'arbre. En effet, lorsque l'eau arrive au niveau des stomates des feuilles, elle se retrouve en contact avec l'atmosphère. Le potentiel hydrique de l'atmosphère étant plus faible, l'eau se transfère des parois des cellules des chambres sub-stomatique vers l'atmosphère. Cette évaporation (possible grâce à l'absorption d'énergie fournie par le soleil) augmente le rayon de courbure du ménisque formé aux pores des parois (interface eau/air) qui va réduire la pression de l'eau, P_x , directement en-dessous du ménisque (Tyree and Zimmermann 1971).

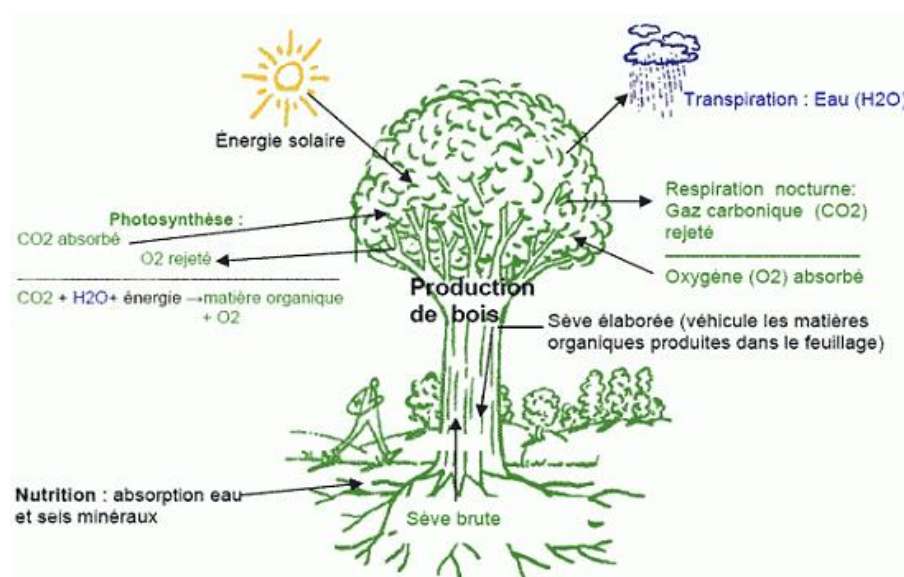


Figure 15 : Le cycle de la sève dans l'arbre (Olivier 2017).

Cette pression est liée directement au potentiel hydrique ψ par la formule suivante :

$$\Psi = P_x + \Pi \text{ avec } \Pi \text{ le potentiel osmotique}$$

Équation 1 : Potentiel hydrique dans le xylème

Le potentiel hydrique diminue donc dans les régions adjacentes à l'évaporation et devient plus faible que celui des régions en amont. Cette tension se transfère jusqu'aux racines impliquant un potentiel hydrique racinaire plus faible que celui du sol, or le flux étant dirigé des zones à fort potentiel hydrique vers celles à faible potentiel hydrique, l'eau est absorbée depuis le sol et est conduit jusqu'aux feuilles pour compenser la perte en eau due à l'évaporation. De ce fait, l'eau est sous tension dans le xylème (Cochard and Granier 1999; Tyree 2002).

Au niveau du xylème, la circulation de la sève se fait au travers des vaisseaux. Comme nous l'avons vu dans la partie I-1-3-2/, les vaisseaux sont formés d'éléments de vaisseaux qui sont « empilés » les uns après les autres. Leur paroi est perforée à l'interface de deux éléments de vaisseaux permettant de ce fait le transfert de l'eau entre éléments. Ils permettent ainsi la formation d'une colonne d'eau sans discontinuité hydraulique du système racinaire jusqu'aux feuilles (Cochard and Granier 1999; Niklas and Spatz 2012b).

L'état de l'eau dans le xylème est qualifié de métastable puisque, lorsque P_x est inférieure à la pression du vide P_v , si la continuité hydraulique vient à être rompue elle ne pourra pas se reformer à moins que P_x devienne supérieure à la pression du vide (Tyree 2002). Deux propriétés de l'eau permettent la conservation de l'état métastable de l'eau dans l'arbre :

- La cohésion des particules d'eau entre elles.
- L'adhésion de ces particules d'eau avec les parois du xylème.

Ces propriétés sont assurées grâce aux liaisons hydrogène créant un maillage fortement symétrique des particules d'eau et dont la rupture peut se faire uniquement par l'absorption d'une quantité importante d'énergie (Niklas and Spatz 2012b).

Toutes ces données permettent de définir le principe de la théorie de la Tension-Cohésion proposée par Dixon et Joly en 1894 (Tyree 2002) :

- L'eau monte dans l'arbre dans un état métastable (sous tension) avec une pression du xylème négative
- La force motrice d'ascension de l'eau est générée par la tension de surface au niveau des parois des cellules des chambres sub-stomatiques. Cette force est transmise à travers une colonne d'eau sans discontinuité hydraulique des feuilles jusqu'aux racines.

La circulation de la sève brute dans l'arbre étant définie, nous allons maintenant nous attacher à la description des propriétés hydrauliques du xylème caractérisant ce transport.

II-1-1/ Propriété usuelle : la conductivité hydraulique

II-1-1-1/ Quelques notions de dynamique des fluides

La dynamique des fluides est une partie de la mécanique qui se consacre à décrire le comportement d'un fluide en mouvement c'est-à-dire l'écoulement d'un fluide. Ainsi, le transport de la sève brute dans les vaisseaux du xylème peut être étudié à partir des équations dont nous détaillerons les conditions d'application.

Hypothèses de travail

La sève brute composée majoritairement d'eau peut être considérée comme un fluide Newtonien c'est-à-dire que son comportement mécanique sous un effort de cisaillement montre un lien de proportionnalité entre la contrainte de cisaillement et le taux de cisaillement (variation spatiale de la vitesse de l'écoulement). Le coefficient de proportionnalité est noté η et correspond à la viscosité dynamique du fluide (Niklas and Spatz 2012a; Roussel 2011). Dans le cas de l'eau pure, η vaut $1.003.10^{-3} \text{ kg.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$ ou Pa.s.

La mécanique des fluides suppose que les fluides respectent l'hypothèse de continuité suivante :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \text{div}(\rho \vec{v}) = 0$$

Équation 2: Equation de conservation de masse

$\vec{v}$ est la vitesse du flux (en m.s^{-1}), ρ sa masse volumique (kg.m^{-3}).

Or pour des vitesses faibles, on peut considérer l'eau comme **incompressible** ce qui revient à affirmer que la masse volumique est constante dans le temps et uniforme dans l'espace. Ainsi, le transport de la sève brute respecte l'hypothèse de continuité suivante :

$$\text{div}(\vec{v}) = 0$$

Équation 3 : Hypothèse de continuité - cas d'un fluide incompressible

Equation de Navier-Stokes

La sève brute étant un fluide Newtonien et incompressible, la dynamique de son écoulement suit l'équation de Navier-Stokes (analogie au Principe fondamental de la dynamique pour les solides) (Niklas and Spatz 2012a; Roussel 2011):

$$\rho \left(\frac{d\vec{v}}{dt} + (\vec{v} \cdot \overrightarrow{\text{grad}}) \vec{v} \right) = -\text{grad}P + \eta \Delta \vec{v} + \rho g$$

Équation 4: Equation de Navier-Stokes

On trouve dans cette équation $\frac{d\vec{v}}{dt}$ l'accélération locale, $(\vec{v} \cdot \overrightarrow{\text{grad}})\vec{v}$ l'accélération convective, $-\text{grad}P$ la force volumique induite par la différence de pression, $\eta\Delta\vec{v}$ la force volumique de frottements visqueux et ρg le poids volumique. Il faut noter que l'opérateur Δ correspond ici au Laplacien (Niklas and Spatz 2012a; Roussel 2011).

Equation de Hagen-Poiseuille

L'équation de Hagen-Poiseuille, établie au milieu du XIX^{ème} siècle, permet de calculer le flux d'un liquide visqueux dans une conduite cylindrique. Plusieurs hypothèses sont liées à ce modèle d'écoulement (Roussel 2011) :

- Un vaisseau s'apparente à un capillaire de rayon R et de longueur L
- L'écoulement est permanent : $\frac{d\vec{v}}{dt} = 0$
- L'écoulement est incompressible : $\frac{\partial \rho}{\partial t} = 0$ donc $\text{div}(\vec{v}) = 0$
- Le nombre de Reynolds est suffisamment petit pour supposer un écoulement laminaire : $R_e \approx \frac{\rho * d * v}{\eta}$
- L'écoulement est parallèle à la direction longitudinale du vaisseau (Ox) et il est invariant par rotation autour de (Ox). Ceci implique que la vitesse n'est orientée que suivant (Ox) et ne dépend que de r et x (dans le repère cylindrique (r, θ , x)).
- La pesanteur est négligée

L'écoulement d'un fluide respectant ces hypothèses est dit « écoulement de Poiseuille » et il possède un profil paraboïde de vitesse (le liquide est stationnaire sur les parois et sa vitesse augmente vers le centre du capillaire) (Poiseuille 1846; Roussel 2011).

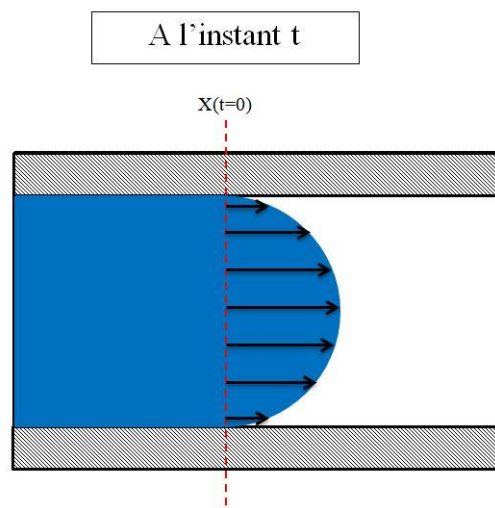


Figure 16 : Profil de vitesse de l'écoulement de Poiseuille d'un liquide dans un capillaire en régime stationnaire.

L'équation de Hagen-Poiseuille résulte de la simplification de l'équation de Navier-Stokes qui s'écrit alors (équation de Stokes) :

$$\text{grad}P = \eta \Delta \vec{v}$$

Équation 5: Equation de Stokes

Si on note Q_v le débit volumique ($Q_v = \iint \vec{v} dS$), alors par double intégration de l'équation de Stokes, on arrive à l'équation de Hagen-Poiseuille :

$$Q_v = \frac{\pi * R^4}{8 * \eta} * \frac{\Delta P}{L}$$

Équation 6: Equation de Hagen-Poiseuille

où L est la longueur du vaisseau, R le rayon de vaisseau, η est la viscosité dynamique de l'eau et ΔP est la différence de pression provoquant le flux d'eau entre les deux extrémités du conduit.

II-1-1-2/ La conductivité hydraulique du bois vert

Analogie avec un réseau électrique

D'après l'équation 6, on peut donc simplement définir l'aptitude d'un conduit ou d'un réseau de conduits à transporter un fluide. On introduira alors les notions de conductance hydraulique K et de conductivité hydraulique K_H :

$$Q_v = K * \Delta P = K_H * \frac{\Delta P}{L}$$

Équation 7: Conductance et conductivité hydraulique

La conductivité hydraulique est généralement exprimée en $\text{kg.m.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ou encore $\text{mmol.m.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$.

Cette relation fait écho à la loi d'Ohm pour les réseaux électriques reliant la différence de potentiel électrique (tension) $U=\Delta V$ à l'intensité du courant I par un coefficient de proportionnalité correspondant à la résistance électrique du réseau R (inverse de la conductance électrique) (Roussel 2011; Tyree 2002; Van den Honert 1948) :

$$U = R * I \leftrightarrow I = \frac{1}{R} * \Delta V$$

Équation 8 : Loi d'Ohm

Influence du rayon du capillaire

A partir des équations 6 et 7, on identifie l'expression de la conductivité hydraulique :

$$K_H = \frac{\pi * R^4}{8 * \eta}$$

Équation 9: Expression de la conductivité hydraulique dans un conduit de section constante et pour un écoulement de Poiseuille

R est le rayon du conduit et η est la viscosité dynamique de l'eau.

Cette relation soulève un point important à savoir la forte influence de la dimension des vaisseaux sur leur aptitude à conduire la sève brute. En effet, une réduction de moitié du diamètre des conduits engendre une perte de conductivité de la tige de 93,75% (K_H divisée par 16).

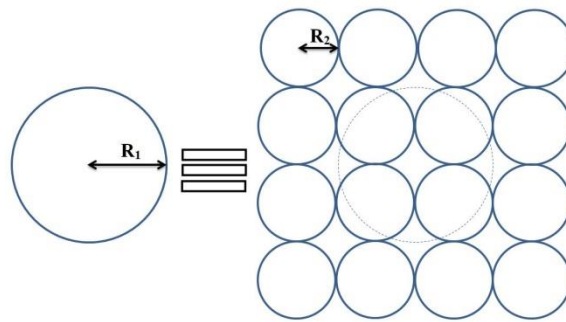


Figure 17 : Implication de la loi de Poiseuille. Les rayons des conduits R_1 et R_2 sont définis tels que $R_1 = 2 \times R_2$ (B.Niez)

Influence de la viscosité dynamique

Comme nous l'avons vu précédemment, la viscosité dynamique est la constante de proportionnalité liant la contrainte de cisaillement au taux de cisaillement pour un fluide Newtonien. Sa valeur est fortement impactée par la température du fluide : une augmentation de température engendre une diminution de la viscosité dynamique du fluide (Roussel 2011). Ainsi, l'équation de Hagen-Poiseuille indique que la conductivité hydraulique augmente avec la température. On observe donc une augmentation de 2,3-2,4% de la conductivité hydraulique par degré Celsius (Sperry et al. 1988; Tyree 2002).

II-1-1-3/ Mesure de la conductivité hydraulique

Mesure au Xyl'EM

Cette partie vise à expliciter le matériel et la méthode utilisée au sein du laboratoire PIAF pour mesurer la conductance hydraulique du xylème. Le dispositif (Xyl'EM pour **XYL**em

Embolus Meter) a été développé au laboratoire PIAF par Cochard et al. (2000) et permet la mesure simultanée de trois paramètres hydrauliques (Cochard et al. 2000) :

- Le flux de solution aqueuse dégazée entrant dans l'échantillon (débit massique) par l'utilisation d'un débitmètre à haute résolution (d'une précision de $1.4 \cdot 10^{-5} \text{ g.s}^{-1}$),
- Le gradient de pression hydrostatique créé par une colonne d'eau (de l'ordre du kilo Pascal),
- La température de l'eau dans lequel est immergé l'échantillon afin de corriger les effets de la température sur la viscosité dynamique de l'eau.

A partir de ces valeurs expérimentales, un logiciel calcule la conductance hydraulique K de l'échantillon. Ce dispositif peut également créer un flux sous haute pression (de l'ordre de 0.1 MPa) permettant de remplir des vaisseaux qui seraient initialement embolisés. Cette opération est appelée « flush ». Une fois l'ensemble du réseau vasculaire resaturé, on peut alors mesurer la conductance hydraulique maximale du xylème, $K_{\max}$, (potentiel de conduction maximum du xylème). La comparaison de K et $K_{\max}$ permet de quantifier la perte de conduction résultant d'une éventuelle embolie gazeuse. Cette perte, appelée couramment PLC, s'exprime en termes de pourcentage de la conductance maximum d'un échantillon selon la formule suivante (Cochard et al. 2000; Espino and Schenk 2011) :

$$PLC (\%) = 100 * (1 - \frac{K}{K_{\max}})$$

Équation 10 : Expression de la perte de conduction (PLC) par rapport à la conductance maximale $K_{\max}$ d'un échantillon

II-1-2/ Propriété de sécurité : la sensibilité à la cavitation

II-1-2-1/ Le phénomène de cavitation chez les angiospermes

Nous avons vu précédemment que l'état de l'eau au sein des vaisseaux (colonnes de grandes hauteurs) est métastable due aux fortes pressions négatives générées par la transpiration foliaire. Lorsque la tension sur la colonne d'eau dépasse une valeur critique, la colonne d'eau rompt et on observe alors la formation d'une embolie gazeuse (bulle d'air) qui s'étend rapidement dans tout le vaisseau et engendre le dysfonctionnement hydraulique de ce dernier (arrêt du flux de sève) (Cochard et al. 2013; Cochard and Granier 1999). Deux phénomènes peuvent induire l'apparition de bulle d'air dans les vaisseaux (Cochard and Granier 1999; Tyree 2002) :

- Le premier est le gel de la sève brute. L'air étant très peu soluble dans la glace, le gel de la sève entraîne l'apparition de bulles d'air. A la suite du dégel de la sève, ces bulles d'air seront « libérées » dans les vaisseaux. Plus ces bulles seront initialement grosses, plus le risque qu'elles s'étendent à tout le vaisseau sera élevé.

- Le second est le résultat d'une pression dans le xylème assez négative, en général liée à un stress hydrique sévère de l'arbre ; laquelle provoque une cavitation du vaisseau. Ce second phénomène est détaillé ci-dessous.

La cavitation est la création d'un vide, rempli de vapeur d'eau et d'air, dans de l'eau sous tension. Ce vide tend vers une géométrie sphérique (bulle d'air) afin de minimiser l'énergie produite. En effet, la création d'une interface air/eau engendre la rupture des liaisons hydrogène entre les molécules d'eau ce qui induit un état énergétique plus élevé des molécules d'eau à l'interface. Or, la sphère est la configuration géométrique avec la plus petite surface par unité de volume c'est-à-dire la forme qui rompt le moins de liaisons hydrogène pour un même volume d'air (Tyree 2002). Ce vide est instable car la pression (P_r) due à la tension superficielle (τ) de l'eau tend à le résorber. Cette pression est définie par l'équation suivante (Tyree 2002) :

$$P_r = \frac{2 * \tau}{r}$$

Équation 11: Pression due à la tension superficielle de l'eau en fonction du rayon du conduit à l'interface liquide-gaz

avec r le rayon à l'interface entre la phase liquide et la phase gazeuse due à l'embolie.

La stabilité de la bulle d'air n'est possible que si la pression exercée sur l'interface compense cette pression due la tension superficielle. La pression exercée sur l'interface est la différence entre la pression absolue de l'eau (P_{eau}) et celle du gaz contenu dans la bulle d'air ($P_{embolie} > 0$) :

$$P_{embolie} - P_{eau} = P_r$$

Équation 12: Conditions de stabilité d'une bulle d'air dans un vaisseau

Dans les vaisseaux du xylème, la transpiration engendre une diminution de la pression absolue de l'eau (pression négative). Pour maintenir l'équilibre, la pression à l'intérieur de l'embolie doit diminuer ce qui induit, d'après la loi des gaz parfaits (en considérant le gaz dans la bulle comme un gaz parfait), une augmentation du volume de l'embolie jusqu'à obstruer la totalité de la section du vaisseau et ainsi arrêter le flux de sève le long de ce vaisseau embolisé (Tyree 2002).

Dans la partie I-1-3-2/, nous avons mentionné que les vaisseaux sont reliés entre eux tangentiellement par des ponctuations. Il est indéniable que ces ponctuations jouent un rôle majeur dans la propagation de l'embolie. La membrane de la ponctuation (Figure 18) est constituée de pores de dimensions variées et de formes irrégulières toutefois pour l'explication du phénomène de propagation, ces pores sont définis par un rayon équivalent r_{pore} (Tyree 2002).

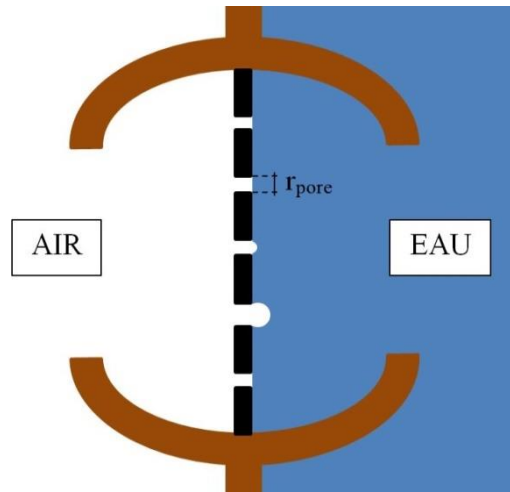


Figure 18 : Propagation de l'embolie à travers une ponctuation. r_{pore} correspond au rayon équivalent du pore de la membrane de la ponctuation.

Le mécanisme présenté ici a été proposé par Zimmermann en 1983 et est défini comme le mécanisme du « germe d'air » (Cochard et al. 1992; Cochard and Granier 1999). Lorsqu'un vaisseau est totalement embolisé, la bulle d'air vient s'appliquer contre la membrane et son ménisque est divisé en plusieurs petits ménisques au niveau de chaque pore. A chacune de ces ouvertures, l'équilibre est maintenu par l'ajustement du rayon de courbure du ménisque ($r_{ménisque}$) permettant ainsi de ralentir la propagation de l'embolie (voir équation ci-dessus). Néanmoins, lorsque la tension augmente (pression de plus en plus négative) dans le vaisseau rempli d'eau, ce rayon de courbure diminue jusqu'à atteindre un seuil critique correspondant au rapport $\frac{r_{pore}}{\cos(\theta)}$ avec θ l'angle de contact entre l'eau et la paroi du pore (loi de Jurin) (Badel et al. 2015; Tyree 2002) :

$$P_{embolie} - P_{eau} = \frac{2 * \tau * \cos(\theta)}{r_{pore}}$$

Équation 13: Loi de Jurin

En dessous de ce seuil, l'équilibre est rompu et la bulle d'air est aspirée dans le vaisseau voisin à travers le pore de plus grande dimension (Cochard and Granier 1999; Cruiziat et al. 2001; Tyree 2002). Ce mécanisme souligne le rôle majeur de la taille des pores (porosité de la membrane des ponctuations) pour empêcher le dysfonctionnement de vaisseaux adjacents à un vaisseau embolisé (Sperry and Tyree 1988; Tyree 2002). Par conséquent, d'un point de vue purement statistique, certains travaux considèrent que les vaisseaux les plus gros du xylème seront plus vulnérables à la cavitation car leur grande dimension induit un nombre plus élevé de ponctuations donc une probabilité accrue de posséder des pores de rayon équivalent important (Cochard and Granier 1999).

Enfin, il existe des mécanismes pouvant permettre de limiter le développement et la propagation de l'embolie (Cochard and Granier 1999) :

- La régulation stomatique consiste à ajuster l'ouverture des stomates afin de réguler la transpiration des plants et ainsi contrôler la tension appliquée à la colonne d'eau.

- La segmentation hydraulique a été proposée par Zimmermann et démontrée sur palmier par Sperry et al. en 1985 (Sperry 1985). Ce principe repose sur le confinement de l'embolie dans les parties jeunes de l'arbre (rameaux et feuilles) afin de protéger le tronc et les racines.

La sensibilité (ou vulnérabilité) à la cavitation d'une essence est un ensemble de paramètres caractérisant le comportement de cette essence face à la cavitation. Une des manières les plus adéquates pour caractériser cette sensibilité est la création de courbes de vulnérabilité reliant la perte en conductivité hydraulique du xylème à la pression du xylème (Alder et al. 1997; Tyree and Sperry 1989). Différentes techniques ont été développées afin de quantifier le phénomène de cavitation et de créer ces courbes de vulnérabilité. Certaines de ces méthodes sont exposées dans la partie suivante.

II-1-2-2/ Méthodes de caractérisation

La caractérisation de la sensibilité à la cavitation est réalisable par l'utilisation conjointe de deux types de mesures : la première consiste à induire de la cavitation par stress hydrique et la seconde à quantifier le niveau d'embolie résultant de ce stress. Cochard et al. (2013) a développé une méthode regroupant ces 2 étapes de mesures (Cochard et al. 2013). Je m'intéresserai ici uniquement à la centrifugation comme technique pour induire la cavitation. Je détaillerai deux méthodes permettant la mesure de l'embolie suivant le niveau de stress appliqué : celle du « Cavitron » (Cochard 2002; Cochard et al. 2000) et la microtomographie à rayons X (Cochard et al. 2015; Fromm et al. 2001).

Induire la cavitation et mesurer globalement le degré d'embolie : Cavitron

La technique du « Cavitron » permet à la fois d'induire la cavitation à un segment de xylème par centrifugation et de quantifier le degré d'embolie engendré (Cochard 2002; Cochard et al. 2000). L'échantillon est placé sur un rotor ; chacune de ses extrémités placée dans des réservoirs (Upstream et Downstream) contenant de l'eau (Figure 19). Ces récipients sont munis d'un orifice chacun. L'orifice du réservoir Upstream est légèrement plus proche du centre de l'échantillon ce qui implique qu'au début de l'essai, le volume d'eau du réservoir Upstream est supérieure à celui du réservoir Downstream. Enfin, la rotation du rotor est centrée sur le milieu de l'échantillon.

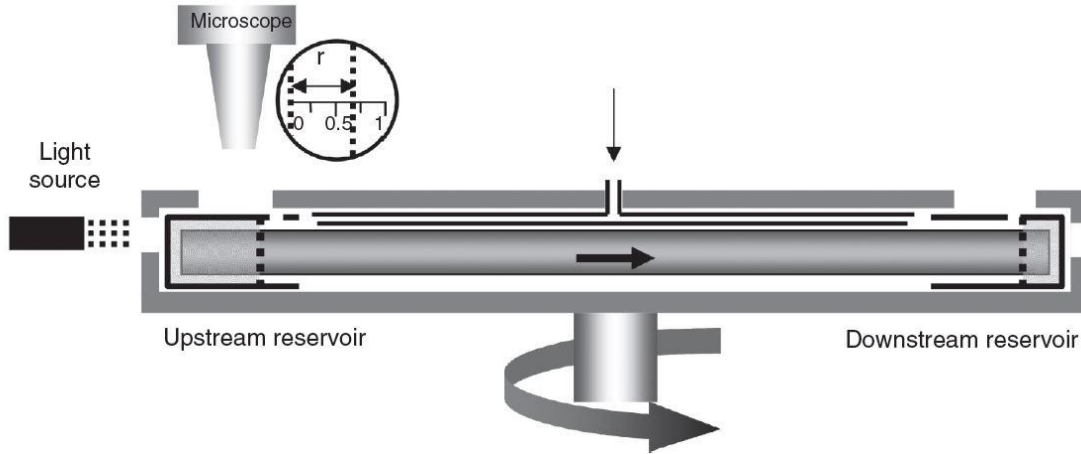


Figure 19 : Principe du Cavitron (Cochard et al. 2005). La centrifugation génère la tension appliquée aux extrémités du segment de branche. L'observation in situ du déplacement du ménisque d'eau dans la cuvette indique le flux d'eau qui passe à travers l'échantillon. Le paramètre r est défini comme la différence entre les niveaux d'eau dans les deux réservoirs (Upstream et Downstream).

L'objectif de cette technique est de créer artificiellement une tension dans l'échantillon afin de provoquer de l'embolie. Cette tension est générée par centrifugation de l'échantillon. La centrifugation suit un principe physique bien étudié dans la littérature. Toute masse m en rotation uniforme (vitesse de rotation ω) autour d'un point O est soumise à une force fictive d'entraînement, également appelée « force centrifuge », qui tend à l'éloigner du centre de rotation. Cette force fictive est définie par l'équation :

$$\vec{F}_C = m * \omega^2 * \overrightarrow{OM}$$

Équation 14: Expression de la force centrifuge

Dans le cas de l'induction d'embolie dans des échantillons, nous avons vu que le xylème se compose de colonnes d'eau. Si l'on prend un segment de xylème et qu'on lui applique une rotation centrée en son milieu, alors chaque colonne d'eau sera soumise à un gradient de pression entre son centre et son extrémité libre (longueur notée R). Ce gradient s'obtient de l'expression précédente et s'écrit de la manière suivante (Alder et al. 1997) :

$$\frac{dP(r)}{dr} = \rho * \omega^2 * r$$

Équation 15: Gradient de pression subi par une colonne d'eau en rotation

Avec P la pression appliquée à la colonne d'eau, ρ la masse volumique de l'eau et r la distance entre le centre de l'échantillon (centre de rotation) et le centre d'un volume élémentaire d'eau.

La différence de position (r) entre les ménisques formés par l'eau contenu dans les réservoirs (Upstream et Downstream, Figure 19) génère un gradient de pression hydrostatique positif ΔP (Cochard 2002). Ce gradient ΔP engendre un flux Q traversant l'échantillon du réservoir Upstream vers celui Downstream. A chaque niveau de pression négative, la mesure optique, via une caméra, de l'évolution de cet écart r , permet de déterminer ce flux Q (en mmol.s^{-1}).

Ces paramètres sont définis par les équations suivantes (Cochard 2002; Cochard et al. 2005) :

$$Q = S * \frac{dr}{dt} \quad \text{et} \quad \Delta P = \frac{1}{2} * \rho * \omega^2 * (R^2 - (R - r)^2)$$

Équation 16: Equations décrivant le principe physique de la méthode « Cavitron »

S est la surface de la section d'eau dans le réservoir et dt est le temps que met le ménisque du réservoir Upstream pour parcourir dr.

La construction d'une courbe de vulnérabilité suit le protocole suivant. La pression initiale P_0 est fixée à 0.5MPa. A cette pression, on mesure le flux traversant l'échantillon. On descend ensuite à un palier de pression plus négative et on maintient la configuration pendant une minute puis on effectue la mesure du flux traversant l'échantillon à ce niveau de pression. On répète cette manipulation pour chaque palier de pression (pression de plus en plus négative). A partir des valeurs de pression et de flux pour chaque palier de pression négative, le logiciel affilié au Cavitron calcule la conductance hydraulique de l'échantillon et le PLC résultant, permettant l'élaboration des courbes de vulnérabilité (Cochard 2002). Les valeurs du PLC sont définies par l'équation ci-dessus :

$$PLC = 100 * (1 - \frac{K}{K_0})$$

Équation 17: Expression de la perte en conductance

K_0 représente la valeur de la conductance hydraulique initiale de l'échantillon calculée pour une pression P_0 .

Cette technique permet donc de mesurer en continu la conductance hydraulique d'un seul segment de xylème sous pression négative et d'obtenir rapidement la courbe de vulnérabilité résultante (temps de manipulation inférieure à 30 minutes (Cochard et al. 2005)). De plus, dans le cas où les extrémités du segment de xylème sont à l'air libre, il a été montré que les courbes de vulnérabilité obtenues par centrifugation sont très proches de celles obtenues par d'autres techniques standards d'induction de cavitation : banc de déshydratation ou injection d'air (Alder et al. 1997; Cochard et al. 2005).

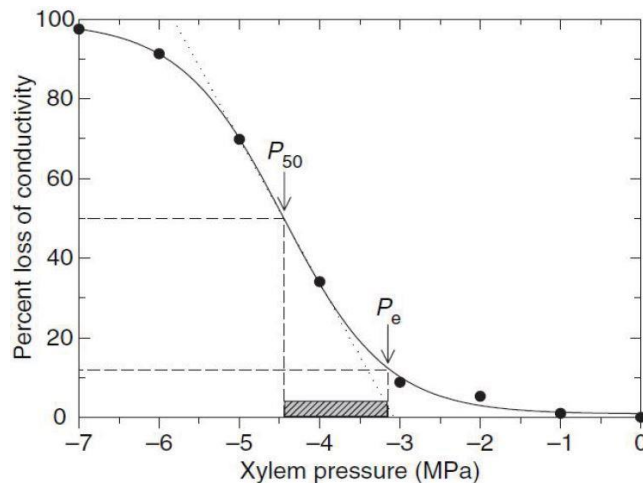


Figure 20 : Courbe type de vulnérabilité à la cavitation (Tixier 2013). P_{50} est défini comme la pression à laquelle le xylème a perdu 50% de sa capacité à conduire.

Les courbes de vulnérabilité obtenues peuvent être extrapolées par des sigmoïdes exponentielles dont l'équation est la suivante (Pammenter and Vander Willigen 1998) :

$$y = \frac{100}{1 + \exp(\frac{s * (P - P_{50})}{25})}$$

Équation 18: Sigmoïde exponentielle

P50 correspond à la valeur de la pression négative appliquée à la colonne d'eau (pression du xylème) engendrant une perte de conductivité hydraulique de 50%. Ce paramètre peut être relié à la moyenne des pores de ponctuations les plus gros par vaisseaux (Pammenter and Vander Willigen 1998). Le paramètre s représente la pente de la courbe de vulnérabilité à ce point de pression P50. Il décrit la gamme de pressions négatives pour laquelle la conductivité hydraulique est fortement impactée. Il pourrait donc être corrélé à la distribution des pores de ponctuations les plus gros sur la totalité des vaisseaux (Pammenter and Vander Willigen 1998).

Cette méthode rencontre quelques limites :

- Elle limite la taille des échantillons qui peuvent être étudiés en raison de la dimension limitée de centrifugeuses.
- Elle n'est pas fiable pour des essences dont la longueur des conduits vasculaires dépasse la longueur de l'échantillon que peut accueillir le rotor (30-40cm). Ce problème de longueur des conduits limite cette technique aux conifères et aux feuillus à vaisseaux courts comme, en général, ceux à pores diffus (par exemple le peuplier). Les essences à zone initiale poreuse comme le chêne ont généralement des vaisseaux bien plus longs ce qui implique que l'échantillon testé possède des vaisseaux ouverts et donc se vident prématurément au cours de la centrifugation (Cochard et al. 2005).
- Cette technique fait partie des méthodes dites « indirectes » (mesure de PLC) et globales car elle mesure le phénomène d'embolie intégrée sur l'ensemble de l'échantillon. Elle ne donne aucune information sur le comportement local du xylème vis-à-vis de la cavitation (zones du bois les plus sensibles, propagation de l'embolie...).

Mesure locale du taux d'embolie : la microtomographie à rayons X

Les méthodes indirectes de quantification de la cavitation sont sujettes à artefacts et doivent donc être confortées par des méthodes de mesure directe du degré d'embolie engendrée par des pressions négatives. Des méthodes permettent de visualiser directement l'état embolisé ou non des conduits vasculaires. Plusieurs technologies peuvent être employées pour observer l'embolie de manière non-destructive (Cochard et al. 2015) : l'imagerie à résonance magnétique (IRM), la microscopie électronique à balayage (MEB) ou la microtomographie à rayons X (micro-CT). Je présenterai ici uniquement la microtomographie à rayons X.

Il s'agit d'une technique qui, à l'origine difficile d'accès (uniquement via les Synchrotrons), est devenue accessible via des dispositifs de laboratoire comme le Nanotom (Nanotom 180 XS ; GE, Wunstorf, Allemagne). Cette technique d'observation permet d'accéder à une excellente résolution spatiale (1 micromètre contre 20 pour l'IRM) lui permettant de visualiser nettement le contenu du lumen des trachéides ou des vaisseaux (Cochard et al. 2015). Cochard et al. (2015) la recommande ainsi comme technique de référence pour la visualisation du contenu de conduits vasculaires intacts. Enfin, elle permet de valider les conclusions des méthodes indirectes : par exemple cette technique a pu démontrer que les méthodes indirectes semblaient surestimer la vulnérabilité de certaines essences à longs vaisseaux (Cochard et al. 2015).

Le principe physique sur lequel est basée cette technique est l'absorption de photons X par un échantillon plus ou moins absorbant (Röntgen 1895). Ce niveau d'absorption est décrit par une loi d'atténuation de Beer-Lambert (Fromm et al. 2001) :

$$\frac{I}{I_0} = \exp(-\mu * x)$$

Équation 19: Loi d'atténuation de la transmission de photons

I correspond à l'intensité du faisceau X atténué par l'échantillon et mesurée par le détecteur situé derrière l'échantillon, I_0 est l'intensité du rayonnement X émis par la source, μ est le coefficient d'atténuation du matériau. Celui-ci dépend de la matière traversée (densité, composition atomique) mais également de l'énergie des photons émis. Enfin, x est l'épaisseur de l'échantillon dans la direction de l'émission des rayons X.

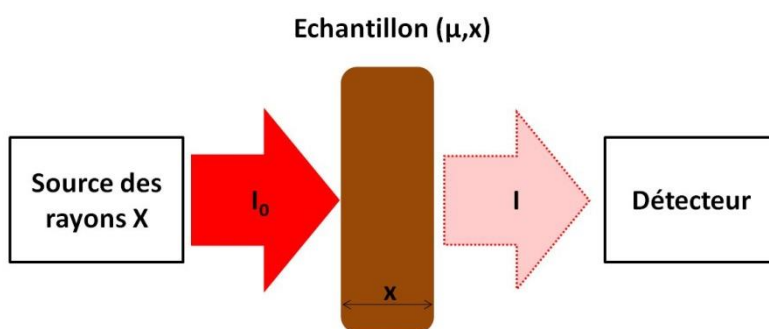


Figure 21: Principe de l'atténuation des rayons X. I_0 correspond à l'intensité du rayonnement X arrivant sur l'échantillon et I à l'intensité du faisceau atténué par l'échantillon d'épaisseur x et de coefficient d'atténuation μ .

L'utilisation d'un détecteur 2D permet de cartographier la propriété d'absorption intégrée sur l'épaisseur de l'échantillon (mesure du rapport I/I_0). En microtomographie X, l'échantillon est radiographié sous différents angles. Pour ce faire, l'échantillon est placé sur une platine de rotation permettant d'acquérir un millier de vues sur 360 degrés. En combinant la totalité des images acquises sur 360°, une opération mathématique appelée « reconstruction » permet de reconstruire le volume 3D scanné de la structure interne de l'échantillon.

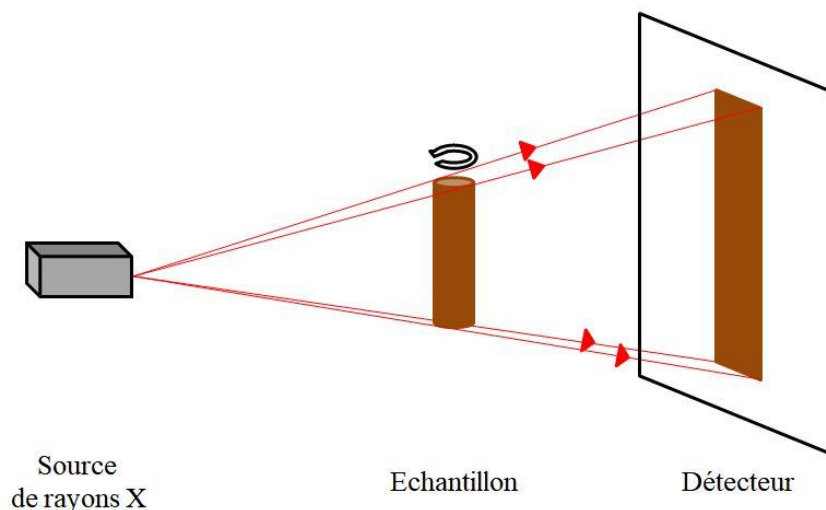


Figure 22 : Principe de la microtomographie 3D à rayons X.

Dans le cadre de l'étude de la sensibilité à la cavitation du xylème, cette technique, associée à une technique d'induction de la cavitation (centrifugation, banc de déshydratation...), permet :

- la visualisation du contenu des conduits après application des différents niveaux de pressions négatives et ainsi la création de courbes de vulnérabilité. Cela a été le cas dans plusieurs travaux sur différentes essences d'arbres (*laurus* chez Cochard et al. (2015), *Pinus* chez Charra-Vaskou et al. (2012), ou encore *Quercus* et *Populus* chez Choat et al. (2016) (Charra-Vaskou et al. 2012; Choat et al. 2016; Cochard et al. 2015)). De plus, les images acquises via cette méthode peuvent être traitées par des logiciels en accès libre comme ImageJ. A partir de chaque scan (correspondant à l'état hydrique du xylème à chaque niveau de pression négative), les diamètres des conduits vasculaires embolisés sont mesurés et la loi de Hagen-Poiseuille permet de retrouver la conductivité hydraulique du xylème rendant possible la construction des courbes de vulnérabilité.
- la caractérisation de la structure interne, du statut hydrique local et des modifications de cette structure lorsqu'elle est soumise à un stress hydrique (Charra-Vaskou et al. 2012).
- de déterminer localement les vaisseaux les plus vulnérables ainsi que la dynamique de propagation de l'embolie.

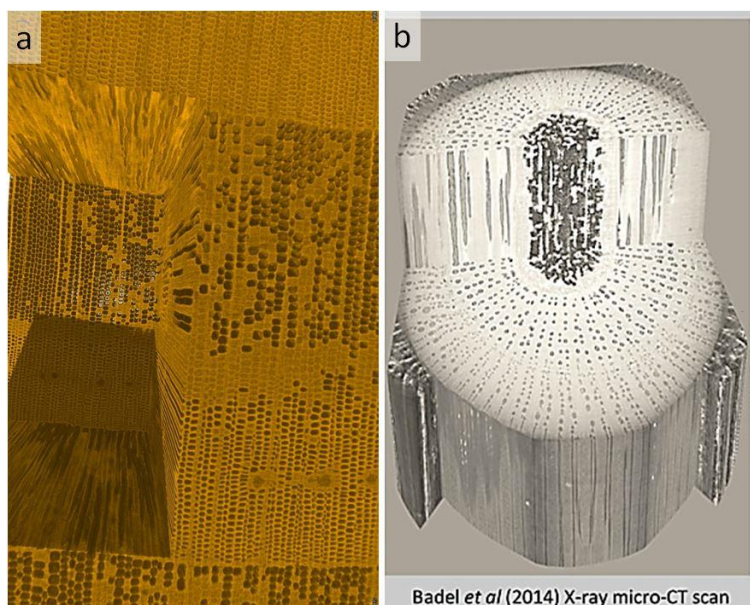


Figure 23: Exemples de scans réalisés en micro-tomographie à rayons X. (a) Cartographie de la propriété d'absorption du xylème d'un Douglas (Dalla-Salda et al. 2014). (b) Cartographie de la propriété d'absorption d'une tige de Vitis. On observe à cette échelle les trachéïdes (a) ou vaisseaux (b) embolisés (point noir) ou non.

La microtomographie à rayons X présente l'avantage d'être une méthode de haute précision et non-destructive pour la caractérisation de la sensibilité à la cavitation. Toutefois, on peut dégager certaines limites à cette technique. Dans le cas des dispositifs de laboratoire comme le Nanotom, la chambre accueillant les échantillons est étroite et limite la longueur des échantillons pouvant être testés. De plus, pour augmenter la résolution des images, le temps d'acquisition doit être augmenté ce qui pose le problème de la stabilité hydrique de l'échantillon pendant le scan. Ce séchage peut, toutefois, être évité en enveloppant l'échantillon dans de la paraffine liquide (la paraffine étant hydrophobe, elle permet de stabiliser l'état hydrique de l'échantillon) (Charra-Vaskou et al. 2012; Cochard et al. 2015).

La nature des propriétés hydrauliques du bois et leurs méthodes de caractérisation étant définies, nous allons maintenant décrire le comportement mécanique du bois.

II-2/ Propriétés mécaniques

La deuxième fonction vitale principale de l'arbre est son support mécanique ; c'est-à-dire sa capacité à maintenir sa posture dans un environnement aux perturbations mécaniques fluctuantes. L'arbre, structure élancée, met donc en place un matériau cellulaire complexe, le bois, dont les propriétés mécaniques lui permettent d'assurer cette fonction.

II-2-1/ Quelques notions sur le domaine de la Résistance des Matériaux et la Mécanique des Milieux Continus

Avant de définir les paramètres mécaniques caractéristiques du matériau bois, il convient de rappeler rapidement quelques définitions de la résistance des matériaux et de la mécanique des milieux continus. On considère ici le matériau bois comme un milieu continu homogène. Cette hypothèse de continuité n'est valable que si l'étude est effectuée sur des volumes élémentaires suffisamment grands devant la structure cellulaire du bois et suffisamment petits devant les hétérogénéités (cernes, nœuds...).

Notions de déformations

Tout solide déformable soumis à des sollicitations externes mécaniques (chargement, poids...) ou physiques (température, humidité...) est susceptible de voir sa forme modifiée. Cette adaptation géométrique oppose une réaction interne à ces sollicitations externes (loi d'action-réaction) permettant le passage d'un état d'équilibre de référence (non contraint) à un état d'équilibre contraint (Guitard 1987; Guitard and Fournier 1994; Timoshenko and Goodier 1934). Cette transformation engendre une déformation du solide si (Guitard and Fournier 1994) :

- La distance géométrique entre deux points du solide est modifiée : contraction ou élongation.
- L'angle entre trois points du solide est modifié : cisaillement angulaire.

Si on se place dans un repère (x_R, x_T, x_L), correspondant aux trois directions orthogonales de référence du plan ligneux, on peut définir le déplacement subi par le solide par le vecteur :

$$U = (u_R, u_T, u_L)$$

Dans le cadre des petites déformations, au cours du déplacement U , le solide subit des déformations définies par le tenseur des déformations linéarisées représenté ci-dessous par sa matrice associée (Guitard and Fournier 1994) :

$$\bar{\varepsilon} = \begin{pmatrix} \varepsilon_{RR} & \varepsilon_{RT} & \varepsilon_{RL} \\ \varepsilon_{TR} & \varepsilon_{TT} & \varepsilon_{TL} \\ \varepsilon_{LR} & \varepsilon_{LT} & \varepsilon_{LL} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial u_R}{\partial x_R} & \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_R}{\partial x_T} + \frac{\partial u_T}{\partial x_R} \right) & \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_R}{\partial x_L} + \frac{\partial u_L}{\partial x_R} \right) \\ \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_R}{\partial x_T} + \frac{\partial u_T}{\partial x_R} \right) & \frac{\partial u_T}{\partial x_T} & \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_T}{\partial x_L} + \frac{\partial u_L}{\partial x_T} \right) \\ \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_R}{\partial x_L} + \frac{\partial u_L}{\partial x_R} \right) & \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_T}{\partial x_L} + \frac{\partial u_L}{\partial x_T} \right) & \frac{\partial u_L}{\partial x_L} \end{pmatrix}_{(x_R, x_T, x_L)}$$

Équation 20: Matrice associée au tenseur des déformations linéarisées

Dans la matrice associée au tenseur des déformations linéarisés, les éléments diagonaux représentent les variations relatives de longueur dans les directions des axes du repère tandis que les éléments non diagonaux correspondent aux demi-variations angulaires (angles initialement droits dans la configuration initiale de référence) (Guitard and Fournier 1994; Timoshenko and Goodier 1934; Timoshenko 1930). Enfin, les équations de compatibilités cinématiques (représentées ci-dessus dans la matrice) doivent, pour être vérifiées, permettre de remonter au déplacement U à partir de déformations connues (condition d'intégrabilité des composantes de la matrice).

Notions de contraintes

Nous avons vu dans la sous-partie précédente qu'en se déformant le solide oppose une réaction aux sollicitations externes qu'il subit. Si le solide est soumis à une force de surface $\vec{F}$ (sur une surface S du solide), alors on définit une facette orientée $\vec{n}dS$ (avec $\vec{n}$ le vecteur unitaire normale à cette facette) supportant une part $d\vec{F}$ de cette force. Sur chacune de ces facettes, la réaction du solide est représentée par le vecteur-contrainte $\vec{T}$ (densité surfacique de force en un point P de la facette) défini par la relation ci-dessous (Guitard 1987; Guitard and Fournier 1994; Timoshenko and Goodier 1934) :

$$\vec{T}(P, \vec{n}) = \frac{d\vec{F}}{dS}$$

Équation 21: Expression du vecteur-contrainte en fonction d'une force de surface

Ce vecteur-contrainte se divise en deux composantes : une composante de contrainte normale à la facette orientée σ_{nn} et une composante de contrainte de cisaillement tangente à la facette orientée σ_{tn} . Enfin, il est également relié à l'état de contrainte du solide caractérisé par le tenseur des contraintes $\bar{\sigma}$ (représenté par sa matrice associée 3x3) :

$$\vec{T}(P, \vec{n}) = \bar{\sigma} \cdot \vec{n}$$

Équation 22: Expression du vecteur-contrainte en fonction du tenseur des contraintes

Les neuf composantes de la matrice associée au tenseur des contraintes doivent satisfaire les équations d'équilibre issues du principe fondamental de la dynamique appliquée à un volume dV (Guitard and Fournier 1994) :

$$\frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} + \rho * f_i = \rho * a_i \quad \text{avec } i, j \text{ les directions des axes du repère}$$

Équation 23: Equations d'équilibre

Avec f_i les composantes de la densité massique d'effort extérieur et a_i les composantes du vecteur accélération.

Tenseur des rigidités

Dans le cadre de l'élasticité linéaire en petites déformations, la relation entre les matrices associées des tenseurs de contraintes et de déformations est linéarisée (Guitard and Fournier 1994; Timoshenko and Goodier 1934) :

$$\hat{\sigma} = C \cdot \hat{\varepsilon}$$

Équation 24: Relation Contrainte-Déformation dans le cadre de l'élasticité linéaire

C est la matrice (6x6) associée au tenseur des rigidités (tenseur inverse du tenseur des complaisances élastiques S), $\hat{\sigma}$ et $\hat{\varepsilon}$ sont les vecteurs contraintes et déformations (6x1).

Pour le cas du bois, on considère le « tronc idéal » comme un milieu continu, homogène et orthotrope cylindrique (Guitard and Fournier 1994). Le caractère orthotrope du bois amène des simplifications de la matrice de rigidités ou de complaisances comme par exemple la symétrie de cette matrice (Maya 2014). L'équation ci-dessous illustre la relation linéaire entre contrainte et déformation dans le repère principal d'orthotropie (R, T, L) :

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_{RR} \\ \varepsilon_{TT} \\ \varepsilon_{LL} \\ \varepsilon_{TL} \\ \varepsilon_{RL} \\ \varepsilon_{RT} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{E_R} & -\frac{\nu_{RT}}{E_R} & -\frac{\nu_{RL}}{E_R} & 0 & 0 & 0 \\ -\frac{\nu_{TR}}{E_T} & \frac{1}{E_T} & -\frac{\nu_{TL}}{E_T} & 0 & 0 & 0 \\ -\frac{\nu_{LR}}{E_L} & -\frac{\nu_{LT}}{E_L} & \frac{1}{E_L} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{G_{TL}} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{G_{LR}} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{G_{RT}} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \sigma_{RR} \\ \sigma_{TT} \\ \sigma_{LL} \\ \sigma_{TL} \\ \sigma_{RL} \\ \sigma_{RT} \end{pmatrix}$$

Équation 25: Matrice des complaisances élastiques - Cas d'un milieu orthotrope cylindrique (le bois)(Guitard and Fournier 1994)

E_R , E_T et E_L sont les modules d'élasticité dans les trois directions principales d'orthotropie. G_{TL} , G_{LR} et G_{RT} sont les modules de cisaillement et les paramètres ν_i sont les coefficients de Poisson. La symétrie de la matrice met en lumière les relations suivantes :

$$\frac{\nu_{RT}}{E_R} = \frac{\nu_{TR}}{E_T} ; \frac{\nu_{RL}}{E_R} = \frac{\nu_{LR}}{E_L} ; \frac{\nu_{TL}}{E_T} = \frac{\nu_{LT}}{E_L}$$

Équation 26: Conséquences de la symétrie de la matrice de complaisances élastiques

Loi de comportement mécanique

La rhéologie a pour objectif de caractériser les paramètres mécaniques d'un matériau permettant de relier son état de déformation à son état de contrainte (Guitard 1987). La relation entre état de déformation et état de contrainte constitue les lois de comportement du matériau. Les courbes contraintes-déformations sont généralement utilisées pour représenter ces lois. A titre d'illustration, lors d'un essai de traction on peut mettre en relation la contrainte appliquée et la déformation d'extension engendrée :

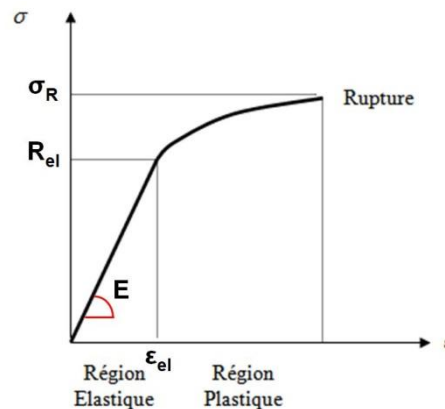


Figure 24 : Exemple de courbe contrainte-déformation. σ correspond aux contraintes appliquées au matériau et ϵ aux déformations. E représente le module d'élasticité longitudinal du matériau, σ_R sa contrainte de rupture et (R_{el} ; ϵ_{el}) respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du matériau.

Sur cette courbe, on distingue deux zones :

La première, linéaire, est appelée zone élastique. Un matériau a un comportement élastique si après décharge il restitue la totalité de l'énergie qu'il lui a été fourni pour se déformer ; c'est-à-dire que toutes déformations subies dans cette zone élastique sont réversibles (Maya 2014; Timoshenko and Goodier 1934). Elle est caractérisée par une pente qui représente le module d'élasticité ou module d'Young E . Ce module rend compte de la rigidité du matériau dans le sens de la sollicitation externe. Cette zone est caractérisée par un deuxième paramètre : la limite élastique caractérisée par sa contrainte élastique limite R_{el} et sa déformation élastique limite ϵ_{el} . Ce paramètre marque la limite entre le domaine élastique et la seconde zone de la courbe : la zone plastique (Giet and Geminard 1997a; Guitard and Fournier 1994).

Cette zone plastique est non linéaire et se termine par la rupture du matériau. L'amplitude en déformation de la zone plastique d'un matériau renseigne sur la nature de sa rupture : si la différence entre déformation élastique limite et déformation à la rupture est grande alors sa rupture est dite « ductile ». Si elle est faible, la rupture du matériau est définie comme « fragile » (Guitard 1987). Cette rupture est caractérisée par différents paramètres mécaniques : la résistance à la rupture (équivalent à la contrainte maximale avant la rupture), l'allongement à la rupture (déformation maximale engendrant la rupture) et également l'énergie de rupture (Giet and Geminard 1997a).

Notion de viscoélasticité

Le bois vert est un matériau viscoélastique. Un matériau a un comportement viscoélastique (comportement élastique différée) si, premièrement, sa réponse à une sollicitation dépend de la vitesse d'application de cette sollicitation et si, deuxièmement, après décharge, il retourne à l'état initial non déformé de manière non instantanée. Dans le cadre de petites déformations, lorsqu'un matériau viscoélastique subit une sollicitation rapide, sa réponse se fait en deux temps (Ciccotti 2017) :

- Réponse élastique instantanée,
- Réponse retardée ou différée qui tend à se stabiliser après un temps caractéristique défini comme le temps de relaxation viscoélastique.

Ce caractère est à prendre en compte au cours des essais en adaptant la vitesse de chargement ou de déchargement afin de limiter les effets de la viscoélasticité qui complexifient la mesure d'autres paramètres mécaniques comme le module d'élasticité.

Ces lois de comportement caractérisées par de multiples paramètres mécaniques (module d'élasticité, limite élastique ...) sont intrinsèques au matériau. Toutefois, elles peuvent être très variables entre le bois d'essences différentes voire même au sein d'un bois d'une même essence car les paramètres mécaniques sont fortement tributaires de la structure anatomique du bois ; laquelle, nous l'avons vu au chapitre I, est très variable.

II-2-2/ Déterminants anatomiques du bois affectant ses propriétés mécaniques

Hétérogénéité et anisotropie du bois

L'anisotropie d'un matériau conditionne les règles de calcul permettant de déterminer ses paramètres mécaniques. Il est donc indispensable de comprendre les causes anatomiques de ce caractère.

L'anisotropie des propriétés du bois provient d'une forte anisotropie structurelle qui est la conséquence de l'hétérogénéité structurelle multi-échelle du bois (voir partie I). Nous l'avons vu précédemment, il est possible de définir trois échelles d'hétérogénéité du bois (Vieville and Guitard 1996) :

- Echelle nanométrique : on se trouve à l'échelle de la paroi cellulaire constitué d'une matrice amorphe d'hémicellulose-lignine incrustée de microfibrilles de cellulose cristalline.
- Echelle micrométrique : il s'agit du niveau de la cellule (fibres, trachéides, vaisseau)
- Echelle millimétrique : on tient compte ici de l'empilement des accroissements annuels ainsi que de l'alternance de « bois d'été » et de « bois de printemps » ou des rayons ligneux (direction radiale du plan ligneux).

A l'échelle microscopique, ce sont les microfibrilles, via leur orientation et leur proportion, qui apportent le caractère anisotrope à la paroi. En effet, leur allongement dans la direction longitudinale du bois contribue à la rigidification du bois dans cette direction (module d'élasticité longitudinal E_L^f). La matrice, quant à elle, peut être considérée comme isotrope de module d'élasticité E^m et de coefficient de Poisson ν (Guitard and Gachet 2004; Vieville and Guitard 1996). Par une loi des mélanges simple proposée dans un modèle décrit dans les travaux de Guitard et Gachet (2004), on peut passer de la rigidité de ces éléments de parois à la rigidité longitudinale de la paroi E_L^p :

$$E_L^p = (1 - V) * \frac{1 - \nu}{(1 + \nu) * (1 - 2 * \nu)} * E^m + V * \sin^2 * (\varphi) * (1 + \cos^2(\varphi)) * E_L^f$$

Équation 27: Module d'élasticité longitudinal de la paroi

V est la fraction volumique des microfibrilles de cellulose, φ est l'angle des microfibrilles.

A l'échelle mésométrique, le degré d'anisotropie augmente avec le pourcentage de vide (lumen des cellules). Ainsi à ce niveau, la porosité du bois influe fortement sur son degré d'anisotropie et donc sur les rigidités. En effet, Guitard et Gachet (2004) montre que l'on peut intégrer la porosité P de la structure cellulaire du bois pour estimer le module d'élasticité longitudinal du tissu ligneux E_L^* à partir de celui des parois cellulaires E_L^p . Les équations sont définies telles que (Guitard and Gachet 2004) :

$$E_L^* = \frac{\rho}{\rho_{paroi}} * E_L^p = (1 - P) * E_L^p$$

Équation 28: Module d'élasticité longitudinal du tissu ligneux

où ρ est la densité du tissu ligneux et ρ_{paroi} celle de la paroi.

A l'échelle macroscopique, les acteurs de l'anisotropie sont principalement l'empilement concentrique des cernes de croissance et la présence et la géométrie des rayons ligneux. En effet, les cernes forment des plaques concentriques qui participent à la rigidification de la direction longitudinale et engendrent ainsi des anisotropies longitudinale-radiale et radiale-tangentielle. Les rayons ligneux, par leur forme orientée dans la direction radiale, participent à l'anisotropie en augmentant la rigidité du bois dans la direction radiale.

Cette partie a permis de souligner l'influence forte de l'hétérogénéité du bois (à différentes échelles) sur son comportement mécanique. Les différentes équations ont montré que les propriétés mécaniques globales du bois sont un assemblage multi-échelle des propriétés mécaniques de ses constituants de l'échelle microscopique (composite matrice d'hémicellulose-lignine et fibres de cellulose) jusqu'à l'organisation macroscopique du plan ligneux. Outre cette structure multi-échelle très organisée, les singularités comme les nœuds et les défauts naturels, non pris en compte ici, sont des facteurs importants de l'hétérogénéité du bois (Navi and Heger 2005a).

Enfin, nous avons pu voir que deux paramètres influencent les propriétés mécaniques longitudinales du bois : la densité et l'angle des microfibrilles. Leur influence est étudiée dans les deux sous-parties suivantes.

Influence de la densité

La densité du bois est considérée comme le facteur principal affectant les propriétés mécaniques du bois lorsqu'on compare des bois d'essences différentes (Clair and Thibaut 2014). Ce paramètre physique fluctue au sein d'un même arbre : il varie selon la position dans le tronc ainsi que dans le cerne de croissance entre « bois de printemps » et « bois d'été ». La densité apparente du bois, tenant compte de la porosité de ce dernier, a souvent été un moyen d'estimer la rigidité du bois de par la facilité de sa mesure (Clair and Thibaut 2014; Guitard and Fournier 1994). Une loi statistique (loi puissance) a été développée pour estimer la valeur des composantes du tenseur des rigidités d'un bois de feuillus à partir de sa densité. La Figure 25 illustre cette loi pour l'estimation des modules d'élasticité suivant les axes du repère principal d'orthotropie (Guitard and Elamri 1987) :

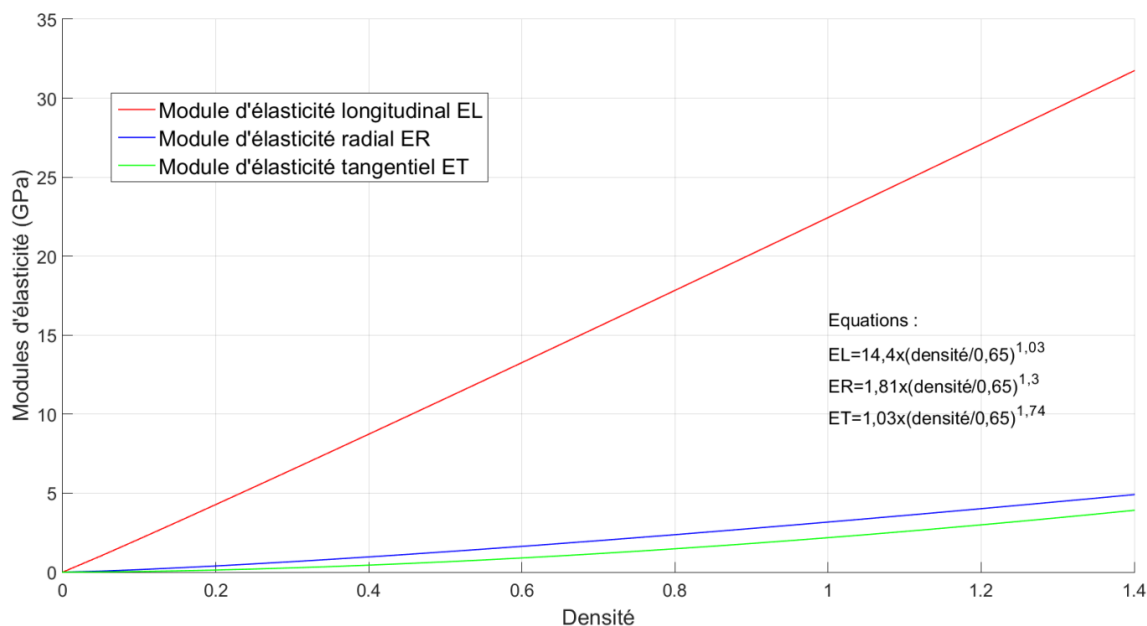


Figure 25: Corrélation entre densité et modules d'élasticité du bois à 12% d'humidité relative.

Dans le cas de l'étude du bois vert, la mesure de l'infradensité se substitue souvent à celle de la densité. L'infradensité équivaut au rapport entre la masse sèche d'un échantillon de bois et son volume saturé en eau (Clair and Thibaut 2014; Fournier et al. 2013). Une relation statistique similaire à celle développée dans les travaux de Guitard et al. (1987) permet d'estimer le module d'élasticité longitudinal du bois E_L à partir de son infradensité ρ (Fournier et al. 2006) :

$$E_L (GPa) = 10,400 * \left(\frac{\rho}{0,53} \right)^{1,03}$$

Équation 29: Relation statistique entre le module d'élasticité longitudinal du bois et l'infradensité du bois

Dans ces deux expressions, on peut remarquer que l'évolution du module d'élasticité longitudinal est quasi-linéaire avec sa densité. La densité semble également être un bon indicateur pour estimer la contrainte à la rupture (Yang and Evans 2003). Les travaux de Yang et Evans (2003) montrent que la densité est responsable d'environ 80% des variations du module d'élasticité et du module de rupture du bois d'Eucalyptus.

Plusieurs travaux montrent que la densité et l'angle des microfibrilles sont les deux facteurs clefs pour la prédiction de la résistance et de la rigidité du bois. De plus, ces paramètres semblent indépendants l'un de l'autre (Evans and Ilic 2001; Fournier et al. 2013).

Influence de l'angle des microfibrilles (AMF)

L'angle des microfibrilles (AMF) est formé par l'enroulement hélicoïdal des microfibrilles de cellulose cristalline dans une matrice amorphe d'hémicellulose-lignine le long de la paroi cellulaire. Ces fibrilles ont une rigidité longitudinale plus élevée que la matrice amorphe. Ainsi, leur orientation dans la paroi conditionne fortement la rigidité de la paroi cellulaire et par conséquent la rigidité du bois (Barnett and Bonham 2004; Xu and Liu 2004). Navi (1988) donne un exemple de relation entre l'angle des microfibrilles et le module longitudinal d'une cellule de « bois de printemps » (cité dans (Navi et al. 1995)) :

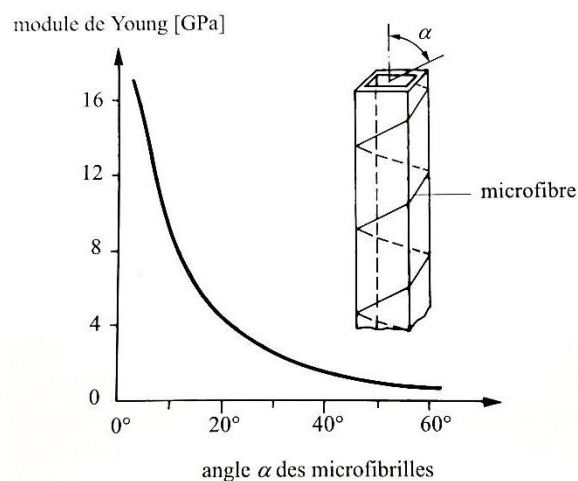


Figure 26: Corrélation entre le module d'élasticité longitudinal d'une cellule de bois de printemps et l'AMF (Navi et al. 1995). L'AMF est l'angle des microfibrilles et est représenté ici par le paramètre α .

De nombreux travaux considèrent ainsi ce paramètre structurel comme un déterminant majeur de la rigidité et de la résistance du bois (Evans and Ilic 2001; Hein and Lima 2012; Xu and Liu 2004; Yang and Evans 2003). Cet angle est en général compris entre 10 et 30° mais peut être plus faible dans des cas précis comme par exemple le bois de tension (étudié dans la sous-partie suivante). Plusieurs modèles du plus rigoureux ou plus simplifié permettent d'estimer l'influence de cet angle sur le module d'élasticité de la paroi et du tissu ligneux (Xu and Liu 2004). Pour des angles supérieurs à 10°, le modèle simplifié ci-dessous relie le module spécifique du tissu ligneux avec l'AMF et le module spécifique de la paroi permettant ainsi

d'avoir une première approximation de l'influence de l'AMF sur la rigidité du bois (Fournier et al. 2013) :

$$\frac{E_L^{tissu}}{\rho_{tissu}} = \frac{E_L^{paroi}}{\rho_{paroi}} * \cos^4(AMF)$$

Équation 30: Expression reliant le module d'élasticité longitudinal du bois avec l'AMF de la paroi de ses cellules (Fournier et al. 2013)

Les travaux de Yang et Evans (2003) sur eucalyptus indiquent que l'AMF est responsable respectivement de 87% et 82% des variations du module d'élasticité et du module de rupture pour cette essence. Il est souligné également qu'une augmentation de l'AMF jusqu'à 16° engendre une diminution importante du module d'élasticité. Toutefois, au-delà de cet angle seuil de 16°, l'augmentation de l'AMF ne semble pas significativement réduire d'avantage le module d'élasticité (Yang and Evans 2003). Plusieurs travaux affirment ainsi que l'AMF a un impact plus important sur le module d'élasticité longitudinal que la densité. Cependant, ces deux paramètres indépendants sont souvent utilisés conjointement pour prédire les variations du module d'élasticité longitudinal (Evans and Ilic 2001; Yang and Evans 2003). Une augmentation de la densité combinée avec une diminution de l'AMF engendre un bois plus rigide et plus résistant. Inversement, la combinaison d'une densité faible avec un AMF élevé permet une grande flexibilité du bois (un grand AMF engendre une déformation à la rupture plus élevée (Burgert 2006)). Enfin, une densité et un AMF élevé donne un bois à ténacité élevée (énergie absorbée avant rupture) (Burgert 2006; Fournier et al. 2013; Jungnikl et al. 2009).

Nous avons vu dans ces deux premières sous-parties en quoi les propriétés mécaniques du bois sont tributaires de ses paramètres anatomiques. La partie suivante met en lumière le cas particulier du bois de tension chez les angiospermes. Ce bois particulier est un bon exemple de l'impact des modifications anatomiques sur les propriétés mécaniques du bois.

Le bois de tension chez les angiospermes

Comme nous avons pu le voir dans la partie I-3-2/, la réorientation dynamique d'un angiosperme est rendu possible par la formation d'un bois particulier appelé bois de tension. Ce bois possède des propriétés physiques et mécaniques permettant à l'arbre de modifier la courbure de son tronc ou de ses branches. Il n'est cependant pas aisé de tirer des généralités sur les propriétés mécaniques et physiques de ce bois tant elles varient suivant l'essence de feuillus étudiée contrairement au bois de compression chez les résineux (Clair and Thibaut 2014). Nous avons vu précédemment que la densité est le facteur principal affectant les propriétés mécaniques du bois et permettant une bonne estimation des propriétés mécaniques lorsqu'on compare des essences entre elles. En ce qui concerne le bois de tension, les changements qui s'opèrent au niveau structurel modifient considérablement le comportement mécanique.

La densité du bois contenant du bois de tension varie selon la sévérité du bois de tension, sévérité déterminée soit à partir du pourcentage de couche G dans le bois soit par mesure des déformations de croissance (Clair and Thibaut 2014). Les résultats ne permettent pas de tirer des tendances générales : certaines études, ne tenant pas compte du critère de sévérité, montrent que la densité du bois de tension est plus élevée que celle du bois « normal » (Coutand et al. 2004; Jourez et al. 2001) engendrant un module d'élasticité longitudinal plus élevé (Coutand et al. 2004) alors que d'autres ne montrent aucune tendance significative ; les résultats dépendant fortement de l'essence (Clair and Thibaut 2014; Ruelle et al. 2007). La densité du bois de tension est positivement corrélée à l'épaisseur des parois. Dans le cas de bois de tension avec couche G, la formation de couche G augmente l'épaisseur de la paroi des fibres. Toutefois pour des contraintes de maturation élevées, ce gain en épaisseur peut être compensé par une réduction de l'épaisseur de la sous-couche S2 (cas du peuplier (Fang et al. 2007)). Concernant les essences sans couche G, il a été montré que l'épaisseur de la paroi des fibres peut être parfois inférieure à celle du bois « normal » (Clair and Thibaut 2014; Ruelle et al. 2006). De plus, la difficulté de la généralisation provient également de la structure hétérogène des tissus des angiospermes. Leur densité ne dépend donc pas seulement de l'épaisseur de paroi mais aussi de la taille et du nombre des vaisseaux, nombre qui semble plus faible dans le bois de tension (Clair and Thibaut 2014; Ruelle et al. 2006).

On a pu voir qu'il existe une bonne corrélation entre les propriétés élastiques dans la direction longitudinale et l'angle des microfibrilles. Or dans la partie I-3-2/, nous avons souligné que cet angle diminue dans le bois de tension surtout en raison de la présence de couche G (AMF de 5° environ). Ainsi toute sollicitation longitudinale est plus reprise par les microfibrilles que par la matrice d'hémicellulose et de lignine dans le bois de tension. Les microfibrilles étant plus rigides que la matrice, la rigidité longitudinale du bois de tension en est augmentée (Clair and Thibaut 2014). Cette plus forte rigidité pour le bois de tension que pour le bois « normal » est vraie pour la plupart des essences chez les feuillus (Almeras et al. 2005; Ruelle et al. 2007). L'impact positif de la présence de fibres avec couche G sur le module d'élasticité longitudinal a été démontré dans plusieurs travaux (Yamamoto et al. 2005). Les modules d'élasticité radial et tangentiel sont toutefois plus faibles dans le bois de tension que dans le bois « normal » à cause du faible module transverse de la couche G dû à un AMF faible et à l'absence de lignine (Clair and Thibaut 2014).

En matière de rupture, la seule tendance serait que le bois de tension semble plus résistant en traction et moins résistant en compression que le bois « normal » (Clair and Thibaut 2014).

Connaissant les paramètres anatomiques qui affectent les propriétés mécaniques du bois, nous allons maintenant étudier les méthodes de caractérisation de ces propriétés.

II-2-3/ Méthodes de caractérisation du comportement mécanique du bois

Le bois matériau hygroscopique

Le bois est un matériau hygroscopique c'est-à-dire qu'il peut absorber une grande quantité d'eau en fonction des conditions environnementales dans lesquelles il est plongé. Or, le taux d'humidité du bois influe beaucoup sur son comportement mécanique. De ce fait, les conditions d'humidité et de température dans lesquelles se déroulent les essais de caractérisation influencent grandement les résultats obtenus. Dans cette partie, nous allons donc décrire l'influence de la teneur en eau et de la température du bois sur son comportement mécanique.

On retrouve trois natures différentes d'eau au sein du bois. Au niveau des micropores des parois cellulaires et des lumens, l'eau est présente sous deux de ces états : la vapeur d'eau et l'eau libre ou capillaire. La troisième nature sous lequel se trouve l'eau est l'eau liée (ou hygroscopique) qui est absorbée par les sites de sorption ou groupes hydroxyle se positionnant majoritairement sur les hémicelluloses ou les celluloses amorphes (Navi and Heger 2005d). La présence simultanée de ces trois états dans le bois dépend de sa teneur en eau.

La teneur en eau du bois varie, sous l'effet de la sorption, pour tendre vers un état d'équilibre avec l'humidité relative du milieu ambiant. On peut distinguer deux phases lors du séchage du bois vert (Navi and Heger 2005d) :

- Dans un premier temps, l'eau libre s'évapore aux niveaux des micropores et des lumens. Lorsqu'il n'y a plus d'eau libre (teneur en eau de 25% à 30%), on atteint alors un point singulier appelé point de saturation des fibres (PSF). A ce niveau d'humidité relative, les parois cellulaires du bois sont toujours saturées.
- Dans un second temps, si la teneur en eau du bois diminue en dessous du PSF c'est alors l'eau liée qui est extraite des parois cellulaires.

Les fluctuations de la teneur en eau au-dessus du point de saturation des fibres n'ont aucun impact sur les propriétés physiques et mécaniques du bois vert. Ce sont les variations comprises entre l'état anhydre et le point de saturation des fibres qui engendrent des phénomènes de retrait, de gonflement et influencent le comportement mécanique du bois vert (Guitard and Fournier 1994). Les propriétés mécaniques sont corrélées négativement à la teneur en eau du bois tant que celle-ci est inférieure au PSF (Gerhards 1982). Pour des valeurs de teneur en eau HR comprises entre 0% et le PSF, les modules d'élasticité du bois peuvent être estimés à partir des modules d'élasticité de référence du bois (valeur pour une teneur en eau de 12%) à l'aide des équations statistiques suivantes (Gerhards 1982; Guitard and Fournier 1994; Kollmann and Côté 1968) :

$$E_L(\rho, HR) = E_L(\rho, 12\%) * (1 - 0.01 * (HR - 12))$$

$$E_{R ou T}(\rho, HR) = E_{R ou T}(\rho, 12\%) * (1 - 0.03 * (HR - 12))$$

Équation 31: Impact théorique de la teneur en eau sur les modules d'élasticité du bois

E_L , E_R et E_T sont les modules d'élasticité du bois suivant les axes du plan ligneux, ρ correspond à la densité du bois et HR est la teneur en eau du bois. A partir de ces équations, il est possible de tracer la variation des modules d'élasticité autour des valeurs de référence (HR=12%) en fonction de l'humidité :

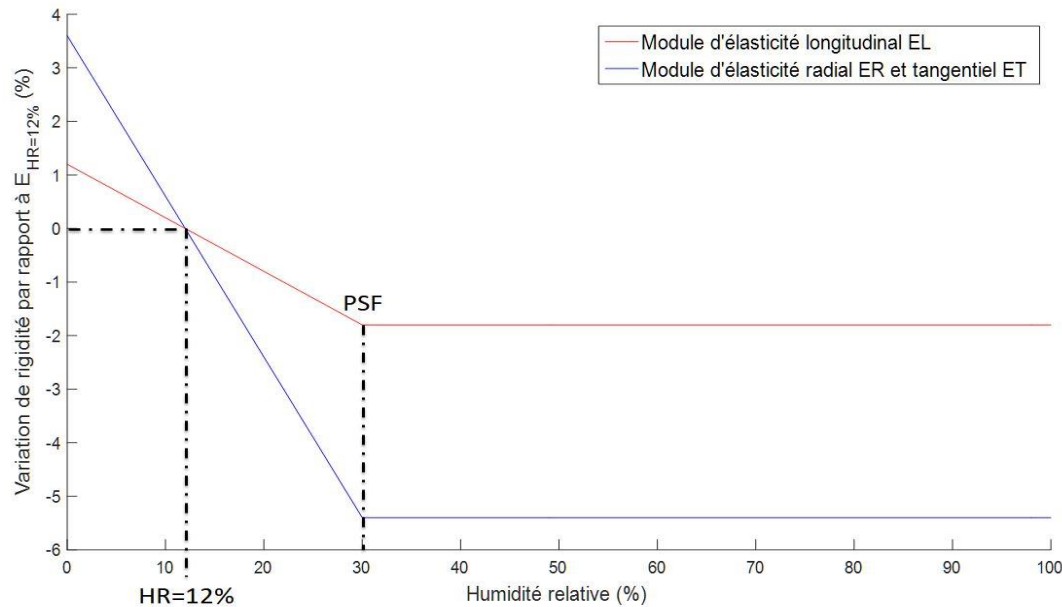


Figure 27: Evolution des modules d'élasticité en fonction de la teneur en eau du bois. Cette variation des modules est calculée à partir de la valeur de référence pour une teneur en eau de 12% (Guitard et Fournier 1994). Le PSF correspond au point de saturation des fibres, HR correspond à l'humidité relative et $E_{HR=12\%}$ le module d'élasticité du bois à une humidité relative de 12%.

La figure ci-dessus illustre la relation entre module d'élasticité et humidité relative du bois mentionnée précédemment. Cette relation est également observable pour les contraintes de limite élastique : elles sont sensiblement abaissées par une augmentation de la teneur en eau comprise entre l'état hydrique et le PSF (Guitard 1987).

La variation de l'humidité relative impacte également le comportement viscoélastique (comportement différée) du bois de manière significative : les variations engendrent par exemple un phénomène de fluage plus important (Navi and Heger 2005b). Cet effet est nommé effet mécanosorptif.

Le comportement mécanique du bois dépend également de la température : la résistance et la rigidité du bois augmentent avec la baisse de la température (Gerhards 1982; Kollmann and Côté 1968). Comme cela a été mentionné dans les parties précédentes, le bois est composé essentiellement de cellulose (amorphe et cristalline), d'hémicellulose et de lignines, constituants impactant ses propriétés mécaniques. Or ces composants amorphes peuvent se déformer, voire changer de phase à partir d'un certain niveau de température et ainsi modifier totalement le comportement du bois. Cette température correspond à la température de transition vitreuse (T_G) des composants du bois. La transition vitreuse est définie comme la phase de transition entre deux états fondamentaux (Navi and Heger 2005b) :

- L'état vitreux définit un état dur et cassant du polymère ($T < T_G$). Il est souvent caractérisé par un module d'élasticité constant de l'ordre du Giga Pascal. Les

mouvements des molécules dans cet état sont de faibles amplitudes ce qui engendre des déformations à la rupture de l'ordre de quelques pourcents.

- L'état caoutchouteux correspond à l'état du polymère pour des températures supérieures à celle de la transition vitreuse. Le module d'élasticité de cet état est très nettement inférieur à celui de l'état vitreux (3000 à 4000 fois plus faible (Navi and Heger 2005b)). Dans cet état, les mouvements moléculaires sont de plus grande amplitude permettant des déformations à la rupture de l'ordre de 500 à 1000%.

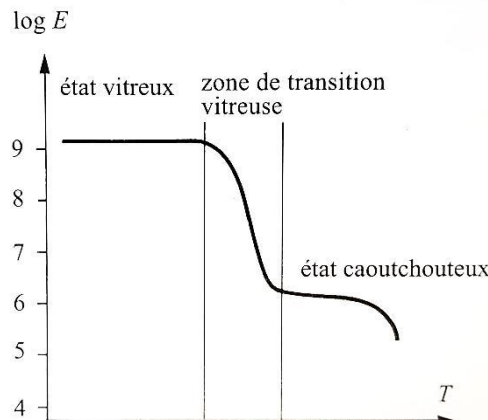


Figure 28: Evolution du module d'élasticité au cours de la transition vitreuse de polymères amorphes (Navi and Heger 2005b). *E* correspond au module d'élasticité du bois et *T* à la température.

Comme l'indique la Figure 28, la transition vitreuse s'accompagne d'une chute des constantes élastiques caractéristiques du matériau bois (Guitard and Fournier 1994).

A l'état anhydre, les températures de transition vitreuse des polymères organiques amorphes sont très élevées et par conséquent nettement supérieures aux températures auxquelles se réalisent généralement les essais de caractérisation. Ces températures pour les polymères du bois sont les suivantes (Guitard and Fournier 1994; Navi and Heger 2005b) :

- Entre 200 et 250°C pour la cellulose paracristalline
- Entre 150 et 220°C pour l'hémicellulose
- Entre 140 et 190°C pour la lignine

Toutefois, ces températures de transition vitreuse diminuent sensiblement avec l'augmentation de la teneur en eau. En effet, l'eau agit comme un plastifiant qui, lorsqu'elle est absorbée, diminue les interactions entre les macromolécules des polymères hydrophiles et engendre ainsi une diminution de la température de transition vitreuse. Les hémicelluloses et la cellulose paracristalline sont hydrophiles et possèdent plus de groupes hydroxyles (fixant les molécules d'eau) que la lignine. De ce fait, la saturation des parois cellulaires a pour effet d'abaisser la température de transition vitreuse en-dessous de la température ambiante pour la cellulose paracristalline et les hémicelluloses. La lignine est moins impactée et voit sa température de transition vitreuse en conditions saturantes tendre aux alentours de 85°C. Concernant la cellulose cristalline (constituant les microfibrilles), l'eau ne peut pas pénétrer son réseau cristallin grâce à la stabilité de sa structure (nombre élevé de ponts hydrogène). Par

conséquent les microfibrilles restent cristallines et très rigides même à température et humidité relative élevée (Navi and Heger 2005b).

Pour des essais sur du bois vert (condition de saturation en eau) et à température ambiante, on retrouve donc, dans les parois cellulaires, les hémicelluloses et la cellulose paracristalline dans l'état caoutchouteux et la lignine dans son état vitreux. C'est pour de plus hautes températures (au-delà de 85°C) que le bois montre une plus grande flexibilité (Navi and Heger 2005b). L'impact des variations atmosphériques sur le comportement du bois étant connu, il convient maintenant d'étudier les méthodes permettant la caractérisation de ce matériau.

Méthodes de caractérisation mécaniques

Les essais de caractérisation des propriétés mécaniques d'un matériau peuvent se diviser en deux catégories : les essais quasi-statiques et les essais dynamiques.

Les essais quasi-statiques sont en général réalisés à l'aide d'une presse mécanique, dont les dimensions dépendent de la taille des échantillons étudiés. Cette presse vient appliquer à l'échantillon une sollicitation soit de traction (étirement de l'échantillon) soit de compression (écrasement de l'échantillon). Deux sortes de pilotages existent pour ces essais :

- Un pilotage en force : la force appliquée par la traverse mobile est contrôlée.
- Un pilotage en déplacement : le déplacement de la traverse est contrôlé.

Le bois étant un matériau orthotrope, les courbes contrainte-déformation ou force-déplacement obtenues via ces essais diffèrent selon la direction de la sollicitation (direction longitudinale, radiale ou tangentielle). De plus, le sens de la sollicitation (traction ou compression) et le type de pilotage de l'essai influence l'allure de ces courbes (Navi and Heger 2005a). Le comportement différé du bois exige de réaliser des essais avec des vitesses peu élevées car une vitesse élevée implique une surestimation des modules d'élasticité du bois. La norme ASTM D143 donne une vitesse de déplacement de la traverse de 1mm/min (Guitard and Fournier 1994). Ces paramètres d'essais définissent ainsi le comportement mécanique du bois à un type de sollicitation donnée.

Dans le cas de la compression axiale, méthode souvent utilisée pour la caractérisation du bois, on peut observer un comportement réellement distinct entre une sollicitation dans la direction longitudinale et une sollicitation dans les deux autres directions (radiale et tangentielle). La Figure 29 représente les courbes contraintes-déformations suivant ces trois directions. Ces essais, menés au cours des travaux de Roussel (1997), ont été réalisés sur des éprouvettes de 25x25x5mm³ de peuplier. Nous nous attachons ici uniquement au comportement mécanique dans la direction longitudinale. Sur la courbe, il est possible d'observer trois phases de réponse (Navi and Heger 2005a) :

- Une phase élastique linéaire (entre l'origine et le point M₁). La pente (représentatif du module d'élasticité en compression du bois) et la limite de cette phase (limite élastique) caractérisent cette phase.

- La phase comprise entre les points M1 et N1 illustre un comportement dit « assouplissant » (notion opposée à l'écrouissage pour les métaux), conséquence du mode de ruine des fibres du bois. Dans le cas de bois de faible densité, ce comportement serait dû à la rupture de la paroi à l'extrémité des fibres engendrant un effondrement de ces dernières (Easterling et al. 1982). Pour les bois de plus forte densité, le flambement local des parois latérales des fibres semble engendrer ce type de comportement (Bariska and Kucera 1985).
- La dernière phase est une phase de rigidification ou de densification : l'effondrement des fibres les unes contre les autres engendre une densification du tissu menant à une rigidification du comportement mécanique du bois.

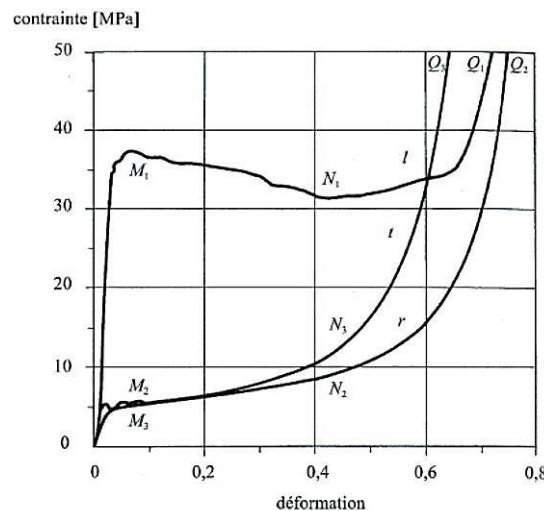


Figure 29: Courbe contrainte-déformation d'une éprouvette de peuplier en compression simple suivant les directions l , r et t à déformations contrôlées (d'après Roussel (1997) cité dans (Navi and Heger 2005a)). Les directions r , t et l correspondent aux axes de référence du bois : radial, tangential et longitudinal. Les lettres M , N et Q délimitent les domaines singuliers du comportement du bois en compression simple.

Les essais de traction en déplacement contrôlé donnent des courbes très similaires. Dans la direction longitudinale, on observe une phase élastique (souvent plus grande que celle en compression) puis une phase plastique avec un pic de rupture puis un comportement « assouplissant » dû à la propagation de la fissure et à la zone endommagée (Navi and Heger 2005a). La figure 30 représente la courbe force-déplacement illustrant le comportement expliquée ci-dessus. La rupture du bois en traction est une rupture fragile par opposition à celle en compression qui aurait un caractère plutôt ductile. Par analyse des faciès de rupture, il est possible de déterminer que le mode de ruine du bois en traction correspond à la rupture de ses fibres (Guitard 1987).

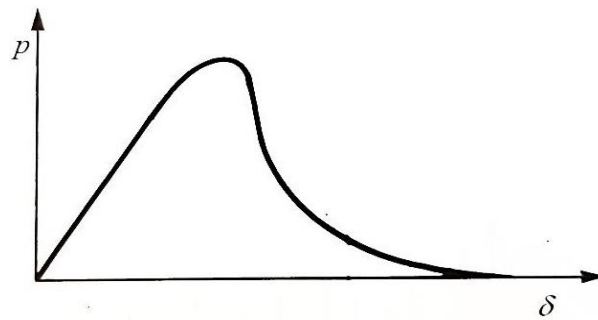


Figure 30: Courbe Force-déplacement typique d'un essai de traction dans la direction longitudinale à déplacement contrôlé (Navi and Heger 2005a). p correspond à la force appliquée à l'éprouvette et δ au déplacement de celle-ci.

Dans le cas des essais de traction, une attention particulière doit être prise sur l'usinage des éprouvettes à tester. Contrairement aux éprouvettes cubiques des essais de compression ou de cisaillement, ces éprouvettes de traction sont usinées de telle sorte que leurs extrémités soient plus épaisses permettant ainsi une meilleure accroche aux mors de la machine d'essai (Guitard 1987). La bonne qualité de l'accroche aux mors est primordiale pour éviter un glissement au cours de l'essai de traction qui parasiterait la mesure.

La caractérisation du module d'élasticité dans la direction de la plus grande dimension d'une éprouvette parallélépipédique ou cylindrique (en général E_L) peut être faite par des essais de flexion simple (flexion 3 points) ou circulaire (flexion 4 points). Ils consistent à appliquer une charge ponctuelle sur une éprouvette disposée sur deux appuis au niveau de ses extrémités (Figure 31).

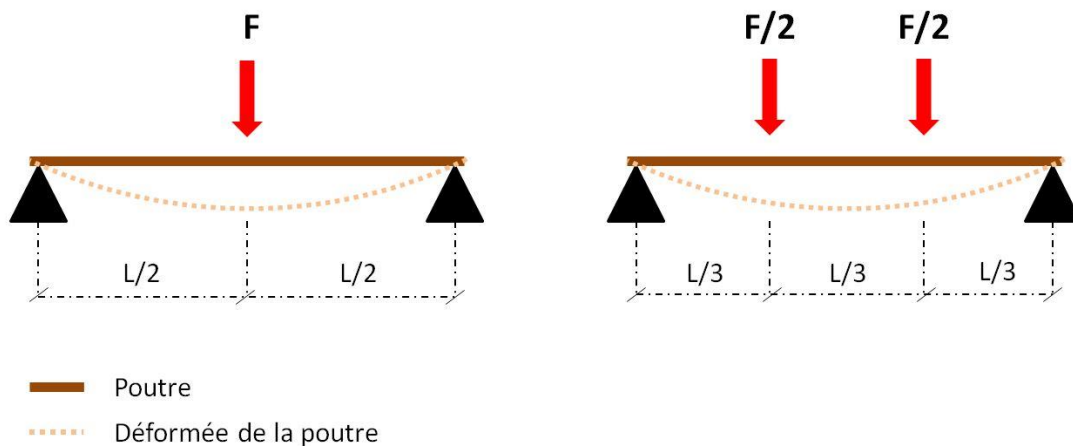


Figure 31: Principe des essais de flexions. A gauche : essai de flexion 3 points. A droite : essai de flexion 4 points. F correspond à la force mesurée et L correspond à la longueur de la travée.

Ces essais permettent d'estimer le module d'élasticité à partir de la rigidité de flexion de l'éprouvette de bois obtenue au cours de ces essais (Guitard 1987). Cette rigidité de flexion est la multiplication du module d'élasticité par le moment quadratique de la section dans la direction de la sollicitation. Ce moment quadratique (I) représente la contribution de la géométrie dans le comportement mécanique d'une structure. Dans un repère (x, y, z) , en

considérant une sollicitation suivant l'axe y (flexion de l'éprouvette autour de l'axe z), ce paramètre s'exprime comme suit :

$$I_z = \iint y^2 dS$$

Équation 32: Expression du moment quadratique d'une section

Le paramètre dS représente une surface élémentaire que l'on intègre sur la surface S de la section transverse de l'éprouvette de bois (plan (y, z)).

Cette sous-partie n'aborde pas de manière exhaustive les essais permettant la caractérisation totale du matériau bois. D'autres essais sont nécessaires comme par exemple des essais de cisaillement sur des éprouvettes cubiques permettant de déterminer les modules de cisaillement du tenseur des rigidités (Guitard 1987). Les essais dynamiques ne sont pas présentés ici. L'essai dynamique de résistance au choc (Giet and Geminard 1997b) fera l'objet d'une présentation détaillée dans le chapitre 3 concernant les méthodes mises en place au cours de mes travaux de thèse.

Enfin, tout au long de sa vie, l'arbre subit des perturbations mécaniques et le vent est l'un des grands acteurs responsable de ces perturbations (Jaffe et al. 1984). Or, plusieurs travaux estiment que le vent engendre principalement des charges de flexions sur les arbres (Fournier et al. 2006; Telewski and Pruyn 1998). Ce type de sollicitation ne faisant intervenir uniquement les propriétés mécaniques longitudinales d'un matériau, la suite de ce rapport s'attachera seulement à l'étude des propriétés longitudinales du bois c'est-à-dire suivant la direction parallèle aux fibres.

III/ Les changements climatiques : nature et impacts sur la formation du bois

III-1/ Quels changements climatiques ?

Les phénomènes climatiques extrêmes comme la tempête de 1999 ou la sécheresse de 2003 produisent de très lourds dommages écologiques et économiques. Or le 21^{ème} siècle connaîtra une modification importante des conditions climatiques. En effet, Haarsma *et al.* (2013) montre que le réchauffement climatique induira au cours du 21^{ème} siècle une augmentation de l'intensité et de la fréquence des tempêtes en Europe de l'Ouest alors que les vents chroniques auront tendance à être moins forts (Haarsma *et al.* 2013). De plus, ces nouveaux régimes venteux s'accompagneront d'épisodes de sécheresse plus forts et plus fréquents à l'horizon 2070 (Chauveau *et al.* 2013; Lebourgeois *et al.* 2001). Ainsi, les processus biologiques d'élaboration du bois ainsi que ses propriétés fonctionnelles devront s'acclimater aux nouvelles conditions mécaniques induites par le vent, acclimatation susceptible d'être « mise à l'épreuve » par des épisodes de sécheresse (stress hydrique).

Il est bien établi dans la littérature que le stress hydrique et le stress mécanique sont les deux stress abiotiques modulant le plus la croissance des plantes. Il est donc intéressant d'en étudier l'impact sur la formation du bois ainsi que sur ses propriétés fonctionnelles (hydrauliques et mécaniques).

III-2/ Impacts du stress hydrique sur le bois formé

III-2-1/ Impacts sur la formation du bois

L'impact d'un stress hydrique sur la croissance des arbres est très largement étudié dans la littérature : il engendre une inhibition homogène de la croissance que ce soit en hauteur ou en diamètre (Breda *et al.* 2006; Giovannelli *et al.* 2007; Krabel *et al.* 2015). De plus, ce ralentissement de la croissance touche tous les organes de la plante : le stress hydrique engendre une réduction de la longueur de la tige et des racines, du nombre de branches latérales ainsi qu'une baisse de production de bourgeons et de feuilles menant à une diminution de la surface foliaire totale. Ces modifications résultent en une biomasse sèche des arbres sous stress hydrique plus faible (Breda *et al.* 2006; Krabel *et al.* 2015; Osorio *et al.* 1998).

Ces modifications de croissance s'accompagnent de plusieurs modifications de la structure anatomique du bois. En effet, des travaux sur des peupliers hybrides (*P. tremula* x *P. alba*, clone INRA 717-1B4) ont montré que les vaisseaux d'un bois formé sous stress hydrique sont fortement impactés : leur diamètre est réduit alors que leur fréquence et leur épaisseur de

paroi augmentent (Awad et al. 2010). En revanche, pour ces peupliers, la densité du bois ne semble pas être significativement modifiée par le stress hydrique.

Ces paramètres structuraux sont corrélés à différentes propriétés fonctionnelles du bois. Ainsi, leur modification est susceptible de moduler certaines propriétés hydrauliques et mécaniques du bois formé.

III-2-2/ Impacts sur les propriétés du bois

L'augmentation de la fréquence des vaisseaux semble compenser la réduction de leur diamètre d'un point de vue de « l'efficacité hydraulique ». En effet, dans les mêmes travaux, Awad et al. (2010) montre que la conductivité hydraulique spécifique du bois n'est pas impactée par une croissance de l'arbre sous stress hydrique. Néanmoins, c'est au niveau de la « sureté hydraulique » que le stress hydrique est le plus impactant : comme on peut le voir sur le graphique ci-dessous (Figure 32), les peupliers ayant crû sous stress hydrique sont moins vulnérables à la cavitation. Le paramètre P50, défini dans la partie II, est plus faible, ainsi que les paramètres P12 et P88 désignant respectivement le point d'initiation de l'embolie et le point d'embolie totale (Awad et al. 2010). La pente des courbes de vulnérabilité n'est pas significativement modifiée par un stress hydrique.

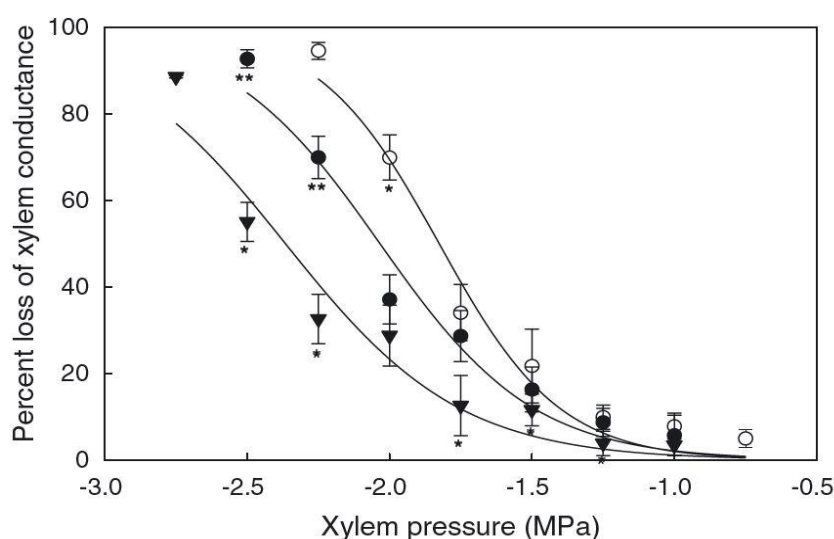


Figure 32: Courbes de vulnérabilité de peupliers hybrides (Awad et al. 2010). La courbe aux marqueurs creux correspond aux plants bien irrigués tandis que celles aux marqueurs pleins représentent les plants sous stress hydrique (rond : stress modéré et triangle : stress sévère).

Au niveau mécanique, le stress hydrique ne semble pas entraîner de modifications de la rigidité du matériau bois pour des peupliers similaires (Awad et al. 2012) ; ces résultats sont cohérents avec ceux sur la densité du bois présentés dans la sous-partie précédente. Dans les travaux de Rosner et al. (2008) sur *Picea abies*, la conductivité hydraulique spécifique à saturation du bois est significativement plus faible pour les plants formés sur site sec que sur site humide tandis qu'aucun impact n'est visible sur leur vulnérabilité à la cavitation. De plus, la croissance des arbres sur site sec entraîne une réduction des propriétés mécaniques du bois

en matière de résistance à la rupture et de rigidité, alors qu'elle ne semble pas impacter sa densité (Rosner et al. 2008). Rosner et al. (2008) explique que la croissance des épicéas en zone humide engendre une allocation de biomasse plus importante ce qui exige de meilleures performances mécaniques du bois afin d'assurer le support du houppier.

III-3/ Impacts du stress mécanique sur le bois formé

III-3-1/ Impacts sur la formation du bois

Croissance et allocation de biomasse

Tout au long de leur vie, les arbres sont en permanence soumis à des perturbations mécaniques dont les plus courantes sont celles induites par le vent (Jaffe et al. 1984). De ces perturbations, ils en perçoivent les déformations mécaniques imposées à leurs organes et modulent leur croissance en conséquence (Coutand and Moulia 2000; Moulia et al. 2015).

Dans quelques travaux sur différentes essences, il a été montré que les flexions de tige, contrainte dominante que subit l'arbre au vent, engendrent une diminution de la croissance primaire de l'arbre et une augmentation de sa croissance secondaire ; cette surcroissance secondaire est plus marquée dans le sens des perturbations mécaniques de plus grande intensité (Jaffe et al. 1984; Kern et al. 2005; Telewski and Pruyn 1998). Ce différentiel de croissance secondaire résulte en une ovalisation de la section de la tige dans la direction de la flexion (Roignant et al. 2018; Telewski 1989).

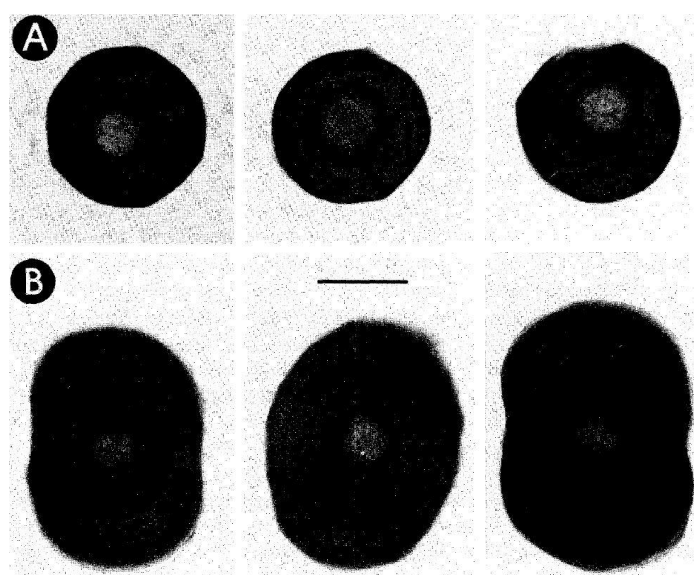


Figure 33: Ovalisation de la section de tige (radiographie) à la suite de l'application de flexions unidirectionnelles répétées. Le grand axe des sections ovalisées (vertical) correspond à la direction des flexions. La barre d'échelle correspond à 2 mm (Telewski 1989).

L'impact de perturbations mécaniques sur la biomasse de l'arbre a fait l'objet de quelques études. Les flexions de tige semblent modifier significativement l'allocation de biomasse aux différents organes de l'arbre : il a été observé une allocation préférentielle vers les racines plutôt que vers la partie aérienne de l'arbre (Coutand et al. 2008; Gartner 1994). La thigmomorphogénèse constitue l'ensemble de ces réponses de croissance à des perturbations mécaniques (Jaffe 1973). Ces modifications de la croissance de l'arbre s'accompagnent d'un ajustement de l'anatomie du bois.

Modifications de la structure anatomique : le bois de flexion

Telewski (1989) a proposé de définir le bois formé sous perturbations mécaniques de type flexion unidirectionnelle symétrique par le terme de « Bois de flexion ». Sur *Abies Fraseri*, il montre que les trachéides de ce bois de flexion sont plus courtes et plus étroites et leur paroi est plus épaisse. De plus, ce type de bois semble plus dense. D'autres travaux sur angiospermes ont démontré que des flexions unidirectionnelles symétriques engendrent une réduction significative de plusieurs paramètres structuraux à savoir le diamètre moyen du lumen des vaisseaux, le diamètre hydraulique, la fréquence des vaisseaux, le diamètre et la longueur des vaisseaux (Kern et al. 2005; Neel and Harris 1971). Enfin, le bois de flexion chez les angiospermes semblent également être plus dense (Kern et al. 2005). Dans ces travaux expérimentaux, il faut noter que l'intensité des flexions appliquées aux plants n'est pas contrôlée.

Dans le cas plus spécifique de flexions unidirectionnelles asymétriques, une partie du bois est formé uniquement sous sollicitations de traction et une autre sous sollicitations de compression. De ce fait, le terme générique précédent a été adapté en deux termes : TFW (« Tensile Flexure Wood ») pour le bois formé sous sollicitations de traction et CFW (« Compressive Flexure Wood ») pour celui formé sous sollicitations de compression (Roignant et al. 2018). Dans ce cas, une troisième zone, souvent appelée zone neutre, correspond à la zone de bois formé suivant la direction radiale perpendiculaire à celle des flexions : il s'agit du bois formé sous les déformations les plus faibles voire nulles au niveau de l'axe neutre (Roignant et al. 2018). Les travaux de Roignant et al. (2018) ont mis en lumière l'impact de stimuli mécaniques contrôlés sur certains paramètres anatomiques du bois de flexion chez un peuplier hybride, *P.tremula* x *P.alba* (clone INRA 717-1B4). En effet, que ce soit au niveau du TFW ou du CFW, la fréquence des vaisseaux diminue de 19% par rapport au bois dit « normal » d'arbres contrôlés non sollicités. Le TFW se distingue des autres zones au niveau de l'angle des microfibrilles (AMF) et de la taille des vaisseaux, preuve que le signe des sollicitations mécaniques semble avoir un rôle important dans la formation du bois (Roignant et al. 2018) : l'AMF est de 22° dans le TFW pour 28° pour le bois des arbres contrôlés et 27° pour le CFW et le bois de la zone neutre ; le diamètre des vaisseaux est réduit de 8.2% par rapport au bois « normal ». De plus, le TFW est caractérisé par de nombreuses fibres constituées de couche G (18.6%) alors que les fibres du bois de la zone neutre et du CFW en sont dénuées (environ 0.6% de fibres avec couche G contre en général 2% pour le bois « normal »). Roignant et al. (2018) a montré ainsi que cette proportion reste, tout de même, très nettement inférieure à celle classiquement mesurée dans le bois de tension (98.4%) :

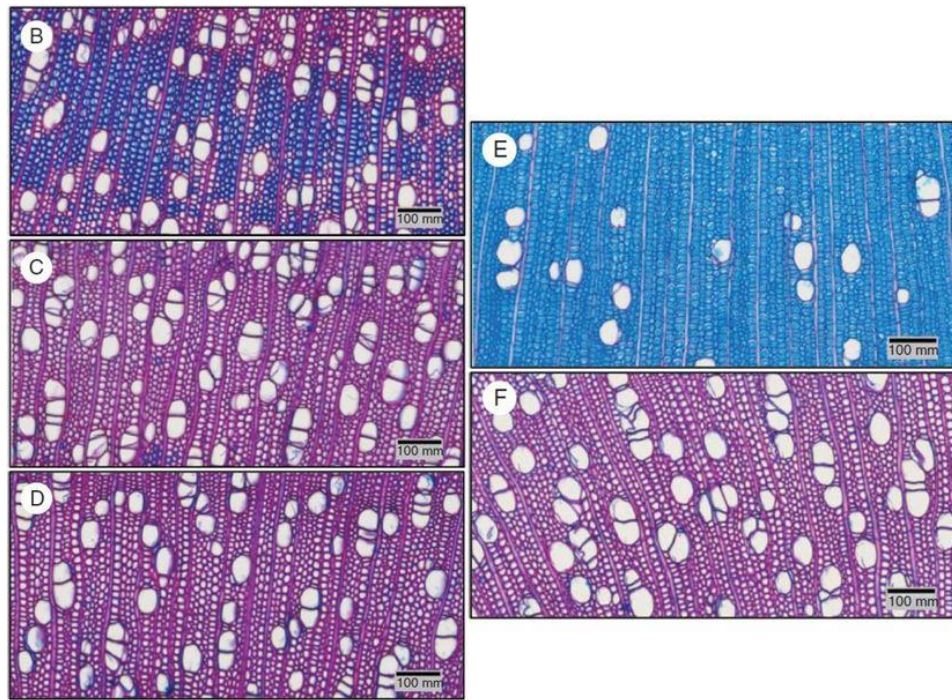


Figure 34: Comparaison de la proportion de fibres avec couche G entre bois de flexion et bois de tension. Anatomie du bois de *P.tremula* x *P.alba*. sous flexions asymétriques (B-D) ou après inclinaison (E-F). (B) TFW, (C) CFW, (D) zone neutre, (E) bois de tension, (F) bois opposé (Roignant et al., 2018). TFW (resp. CFW) correspond au bois formé sous sollicitations de traction (resp. compression).

Le diamètre des fibres de ce bois de flexion est plus élevé que celui des fibres du bois « normal » : à hauteur de +6% pour les fibres sans couche G et de +15% pour les fibres avec couche G. Enfin, les fibres sans couche G (que ce soit dans le TFW ou le CFW) ont une épaisseur de paroi plus importante de 10% tandis que l'épaisseur de la paroi (hors couche G) des fibres avec couche G est nettement réduite (Roignant et al. 2018).

Le bois de flexion diffère donc du bois « normal » par sa structure anatomique présentée ci-dessus. Or, l'anatomie du bois influençant ses propriétés fonctionnelles ; il semble cohérent de faire l'hypothèse que ce bois de flexion possède des propriétés mécaniques et hydrauliques modifiés par rapport à un bois dit « normal ».

III-3-2/ Impacts sur les propriétés du bois

Au niveau des propriétés fonctionnelles du « bois de flexion », très peu de travaux se sont attachés à les étudier. Seules quelques études, sur quelques essences, donnent quelques indications. Les études sur des hybrides de peupliers, sur *Pinus taeda* et *Abies fraseri* s'accordent pour dire que la surcroissance secondaire, induite par des flexions, engendre une rigidité de flexion (EI) de la tige significativement plus importante tandis que le module d'élasticité du bois formé décroît malgré une densité du bois de flexion qui a été démontré plus élevée (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski 1989; Telewski and Jaffe 1986a; Telewski and Jaffe 1986b). Les travaux de Kern et al. (2005) montrent également que les perturbations mécaniques entraînent la formation d'un bois de plus faible module de rupture (MOR), i.e. contrainte maximale de rupture en flexion. Toutefois, ce résultat a été observé

seulement pour deux clones de peupliers tandis que pour les cinq autres aucune modification du MOR n'était significative.

Concernant les propriétés hydrauliques du bois, les perturbations mécaniques semblent ne pas affecter les conductivités hydrauliques K_{hmin} et K_{hmax} du bois (conductivités avant et après « résorption » de l'embolie existante) ni son taux d'embolie native (embolie créée au cours de la saison de croissance). Toutefois, la modification de la taille des vaisseaux (en diamètre) engendre une diminution significative de la conductivité hydraulique spécifique du bois K_s (Kern et al. 2005). Ce paramètre est défini comme suit :

$$K_s = \frac{K_{hmax}}{A_s}$$

Équation 33: Expression de la conductivité hydraulique spécifique

A_s correspond à l'aire conductrice du xylème. Le fait que la conductivité hydraulique spécifique soit affectée alors que la conductivité hydraulique à l'échelle de la section entière ne le soit pas provient certainement d'un équilibre lié à la surcroissance secondaire. En effet, la diminution de la taille des vaisseaux et de leur fréquence semble être compensée par un nombre de vaisseaux plus important induit d'une section transversale plus grande (Kern et al. 2005).

Un certain nombre de ces travaux expérimentaux ont essayé de mettre en lumière certaines corrélations entre les propriétés du bois et son anatomie mais également entre les propriétés hydrauliques et les propriétés mécaniques du bois. Ces compromis entre propriétés, appelés notamment trade-offs fonctionnels, font l'objet de la sous-partie suivante.

III-4/ Notion de trade-offs fonctionnels entre propriétés hydrauliques et mécaniques

La notion de trade-offs fonctionnels est tributaire de l'essence de l'arbre considérée. Dans le cas des gymnospermes, on a vu précédemment que le bois est composé de trachéides assurant à la fois le transport de l'eau dans l'arbre et le support mécanique de ce dernier (Awad et al. 2012). On peut alors s'attendre à ce que les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois de résineux soient corrélées positivement ou négativement (trade-offs). En effet, l'augmentation du diamètre des trachéides engendre une augmentation de la conductivité hydraulique K_H (K_H étant proportionnelle à la puissance 4 du diamètre de la trachéide) ; cependant cela implique également une augmentation de la porosité du bois qui est susceptible de diminuer la rigidité du bois, en particulier le module d'Young. Les travaux de Rosner et al. (2008) ont mis en lumière de tels trade-offs :

- entre vulnérabilité à la cavitation et résistance et rigidité de flexion
- entre conductivité hydraulique et résistance et rigidité du bois

Concernant les angiospermes, l'existence de telles corrélations n'est pas assurée. En effet, la structure des feuillus est plus complexe avec des cellules spécialisées : les vaisseaux et les fibres assurant respectivement les fonctions hydrauliques et mécaniques de l'arbre. Ainsi, l'amélioration des propriétés hydrauliques du bois passant par la modification des vaisseaux (diamètre et fréquence) n'est pas nécessairement susceptible de dégrader les propriétés mécaniques du bois (Awad et al. 2012) qui peuvent être assurées par d'autres cellules telles que les fibres. Kern et al. (2005) montre pourtant que, sur des peupliers hybrides, soumis à des perturbations mécaniques, certaines corrélations positives peuvent être observées entre la rigidité de flexion et la conductivité hydraulique maximale ou encore la conductivité hydraulique spécifique et le module de rupture. Toutefois, d'autres travaux semblent conclure qu'aucun trade-off ne semble exister entre ces deux types de propriétés du bois chez le peuplier (Awad et al. 2012; Kern et al. 2005).

Les travaux expérimentaux étudiant l'impact de stress abiotiques (sécheresse, perturbations mécaniques dues au vent) sur la formation et les propriétés du bois sont peu nombreux (Awad et al. 2010; Kern et al. 2005; Rosner et al. 2008; Telewski and Pruyn 1998). De plus, la plupart des travaux antérieurs (Kern et al. 2005; Telewski 1989) sur l'impact de stimuli mécaniques ne contrôlaient pas l'intensité de ces stimuli, donnée qui semble primordiale pour caractériser pleinement le processus de thigmomorphogénèse. D'autre part, en général, les travaux expérimentaux antérieurs dans ce domaine ne font intervenir qu'un seul stress abiotique à la fois (stress hydrique ou stimulation mécanique) ce qui ne permet pas de déterminer si le processus de thigmomorphogénèse est encore efficace en cas de sécheresse sévère.

Objectifs de thèse

Comme nous avons pu le voir au travers de cette synthèse bibliographique, l'impact de stimulations mécaniques sur les propriétés fonctionnelles du bois est peu documenté. De plus, la plupart des travaux sur les propriétés du « bois de flexion » ne contrôlaient pas l'intensité des stimulations mécaniques qu'ils appliquaient aux arbres. Enfin, aucune étude n'a été entreprise concernant l'effet de stimulations mécaniques sur des arbres en condition de sécheresse. Dans ce contexte, mes travaux de thèse visent à vérifier trois grandes hypothèses selon lesquelles :

- 1) Les épisodes de sécheresse pourraient altérer, voire annuler, le processus de thigmomorphogénèse des arbres.
- 2) L'impact des sollicitations élémentaires de compression et de traction sur le processus de formation du bois (Roignant et al. 2018) se traduirait sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois.
- 3) L'acclimatation des arbres au vent serait un bénéfice adaptatif vis-à-vis de futures sollicitations mécaniques.

Pour ce faire, nous cherchons à caractériser l'impact de sollicitations mécaniques contrôlées (compression et/ou traction) sur la formation et les propriétés fonctionnelles du bois ainsi qu'à apporter les premiers résultats sur l'effet d'un stress hydrique sur le processus de thigmomorphogénèse. Mes travaux de thèse se sont donc répartis suivant trois axes.

Tout d'abord, nous visons à caractériser l'impact de traitements de flexions répétées sur la croissance primaire et secondaire de jeunes peupliers sous deux régimes hydriques différents. Pour cela, nous avons mis en place un dispositif permettant de contrôler la déformation maximale longitudinale appliquée à la tige ainsi qu'un second dispositif pour l'automatisation de l'application du stress hydrique.

Dans un second temps, nous souhaitons déterminer l'impact des traitements de flexions répétées sur le comportement mécanique de la tige. Une étude expérimentale, au travers d'essais de flexion, ainsi qu'un modèle mécanique ont été réalisés pour atteindre cet objectif.

Enfin, nous avons pour but de caractériser les propriétés mécaniques et hydrauliques du bois formé sous différents types de sollicitations mécaniques et/ou sous stress hydrique. Pour ce faire, des protocoles originaux ont été mis en place pour l'échantillonnage et la caractérisation locale des propriétés fonctionnelles du bois formé uniquement au cours de la période d'application des contraintes abiotiques.

Chapitre 2 : Impacts des flexions répétées sur le développement de l'arbre et sur ses propriétés mécaniques

Au cours de ces travaux de thèse, nous cherchions à répondre à trois questions. Tout d'abord, nous visions à vérifier l'hypothèse selon laquelle l'arbre pourrait percevoir le signe des déformations qu'il subit au cours d'une flexion et modifier en conséquence la formation et les propriétés du bois. La deuxième hypothèse testée consistait à supposer qu'un stress hydrique pourrait affecter le processus de thigmomorphogénèse. Enfin, nous cherchions à confirmer l'hypothèse selon laquelle l'acclimatation de l'arbre au vent, au niveau de la formation et des propriétés du bois, est un bénéfice adaptatif vis-à-vis de futures sollicitations mécaniques.

Pour ce faire, deux grandes expérimentations ont été menées sur la caractérisation de l'impact de stimulations mécaniques sur la formation et les propriétés du bois. Une première expérimentation visait à vérifier les deux hypothèses ci-dessus. En effet, elle avait pour objectif d'étudier l'impact de stimulations mécaniques asymétriques sur la croissance de l'arbre sous deux conditions hydriques différentes et sur les propriétés mécaniques et hydrauliques du bois formé dans ces conditions ainsi que sur le comportement mécanique à l'échelle de la tige. Les stimulations mécaniques asymétriques consistaient à des flexions de tige, d'amplitude contrôlée, de telle sorte que la moitié de la section de la tige était soumise à des efforts de compression et l'autre moitié à des efforts de traction. L'objectif de la seconde expérimentation était de comparer l'impact des flexions asymétriques à celui de flexions symétriques ; ces dernières étaient des flexions de tige, d'intensité contrôlée, permettant la formation de bois sous des efforts alternés de compression et de traction (sollicitations probablement plus proches des perturbations que l'arbre pourrait rencontrer dans la nature). Comme pour la première expérimentation, les paramètres étudiés sont la croissance des arbres, les propriétés mécaniques du bois formé sous ces différentes sollicitations mécaniques ainsi que le comportement mécanique de la tige.

I/ Modulation de la croissance des arbres soumis aux traitements de flexions répétées

I-1/ Matériel et méthodes

Les deux expérimentations ont été réalisées sur de jeunes peupliers hybrides (*P.tremula* x *P.alba*, clone INRA 717-1B4). Ces peupliers ont été multipliés in vitro dans un milieu de Murashige et Skoog (dilué de moitié) (Mader et al. 2016; Murashige and Skoog 1962; Roignant et al. 2018). Après deux mois de repotages et de périodes d'acclimatation, 40 arbres ont été sélectionnés selon leur homogénéité et transférés dans une serre sur le site Crouel de l'INRA (Clermont-Ferrand, France). La température de la serre était régulée entre $22 \pm 1^\circ\text{C}$ le jour et $19 \pm 1^\circ\text{C}$ la nuit et les arbres étaient exposés à la lumière naturelle. Une fois acclimatés aux conditions de la serre, ils ont été repotés dans des pots de 10L contenant un substrat constitué d'un tiers de tourbe et de deux tiers de terre noire argileuse de Limagne (Bornand et al. 1975; Roignant et al. 2018). Enfin, un brise-vent a été installé contre les

ouvertures afin de limiter le courant d'air qui pourrait faire bouger les arbres (stimuli mécaniques non contrôlés).

I-1-1/ Organisation du compartiment de la serre

Au cours de ces expérimentations, il a été choisi de répartir les arbres dans la serre de telle manière à créer des lots de quatre arbres composés d'un arbre de chaque configuration de croissance soumis aux mêmes conditions (gradient de température Nord-Sud dû à la ventilation). Les figures ci-dessous 35 et 36 montrent ces dispositions.

Expérimentation 2016

L'expérimentation avait pour but principal de tester l'hypothèse selon laquelle la thigmomorphogénèse pourrait être affectée par un stress hydrique. Quarante-deux arbres ont été répartis en quatre groupes de conditions de croissance (Figure 35) :

- 12 arbres témoins (T)
- 10 arbres soumis aux flexions asymétriques (SMa)
- 10 arbres soumis aux flexions asymétriques et à un stress hydrique (SMHa)
- 10 arbres témoins soumis uniquement à un stress hydrique (SH)

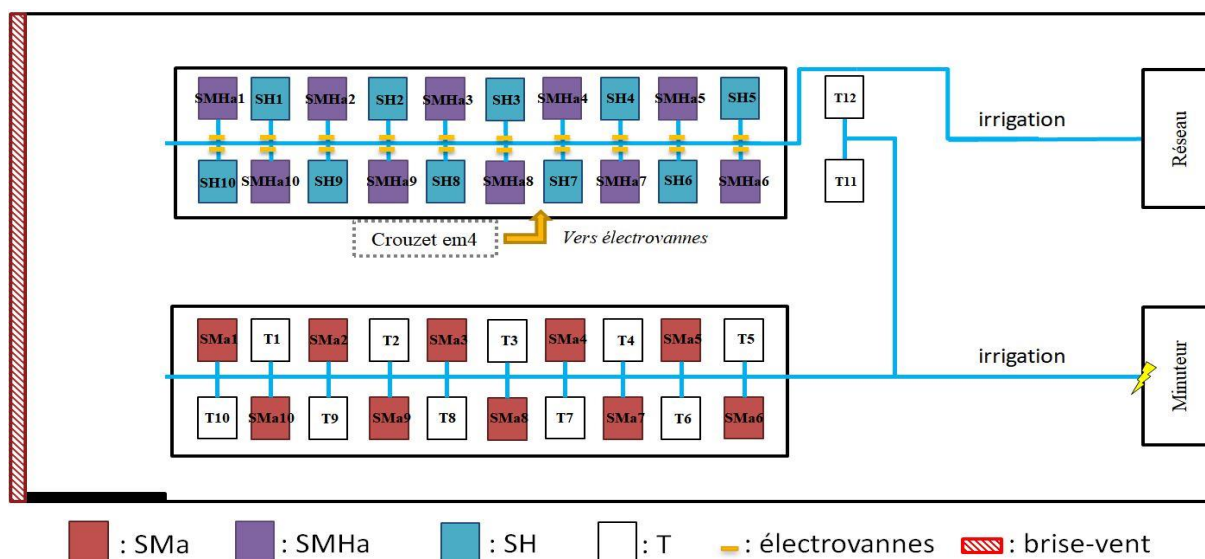


Figure 35: Plan de l'expérimentation en serre de 2016. (SMa) correspond aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique, (SH) aux arbres sous stress hydrique et (T) aux arbres témoins.

Nous avons développé un système automatique de gestion du stress hydrique (présenté dans la partie suivante), lequel nous a contraints à regrouper les arbres sous stress hydrique sur la même tablette. Ainsi, afin de se prémunir d'effet de table, deux arbres témoins supplémentaires (T11 et T12) ont été placés dans le prolongement des arbres soumis au stress hydrique.

Il est à noter qu'au cours de l'expérimentation en serre, les arbres SH4, SMHa4 et T11 sont morts.

Expérimentation 2017

L'un des objectifs de la seconde expérimentation était de comparer l'impact de sollicitations mécaniques asymétriques avec des sollicitations symétriques, probablement plus réalistes de ce qui peut se produire dans la nature. Quarante arbres ont été disposés sur les tablettes de l'expérimentation de 2016 de la manière suivante (Figure 36) :

- 20 arbres témoins
- 10 arbres soumis à des sollicitations mécaniques asymétriques (SMa)
- 10 arbres soumis à des sollicitations mécaniques symétriques (SMs)

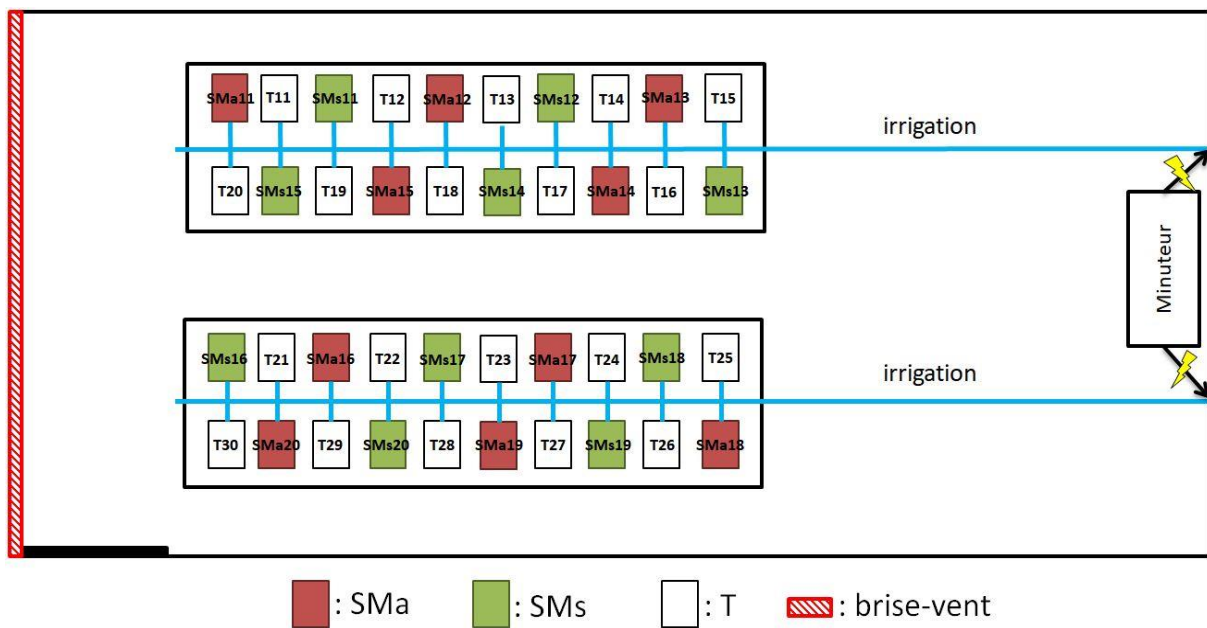


Figure 36: Plan de l'expérimentation en serre de 2017. (SMa) correspond aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement et (T) aux arbres témoins. Tous les arbres croissent dans des conditions hydriques non contraignantes.

La disposition en quinconce des arbres (les arbres SMa et SMs étaient positionnés à l'extérieur des tablettes) permet de réaliser les sollicitations mécaniques symétriques sans perturber les arbres voisins.

Il faut noter qu'un problème technique est survenu juste avant le début des traitements de flexions répétées : sur un week-end, la température de la serre n'a plus été régulée ce qui a engendré des températures avoisinant les 50°C. De ce fait, l'apex de la totalité des arbres a séché, ce qui nous a obligés à tailler tous les arbres à une hauteur de 50 cm de tige (1 cm au-dessus d'un bourgeon latéral). Les séances de flexions répétées des arbres n'ont pu commencer que lorsque la croissance de ces derniers a repris soit 20 jours après l'incident (la tige formée à partir du bourgeon latéral s'est alignée verticalement avec la tige formée avant incident).

I-1-2/ Application du traitement de flexions répétées de tige

Comme nous l'avons mentionné précédemment, deux types de sollicitations ont été appliqués aux arbres stimulés mécaniquement. Un premier (SMA) visait à générer un champ de déformation qui permettait de créer des zones de la tige soumises uniquement à des déformations de compression et des zones soumises uniquement à des déformations de traction. Nous avons donc mis en place des flexions asymétriques (SMA). Dans un second temps, l'expérimentation cherchait à explorer les conséquences de la thigmomorphogénèse lorsque le bois subit alternativement des sollicitations de traction et de compression (SMs) ; comme cela peut être le cas lors de sollicitations naturelles dues au vent. Nous avons alors mis en place des flexions symétriques (SMs).

Traitement de flexions asymétriques

Au minimum quinze jours après le repotage des arbres en pots de 10 litres, les traitements de flexions ont débuté. Elles consistaient en une séance de trois flexions manuelles consécutives d'une portion de tige (« segment d'étude »). Cette portion de tige correspondait aux quarante premiers centimètres de tige au-dessus du collet. Cette séance était répétée trois fois par jour (9h, 12h et 15h), cinq jours par semaine. La sollicitation appliquée ici est dite asymétrique (Figure 37) car la flexion était toujours suivant la même direction et le même sens permettant ainsi à l'arbre de former sur la moitié de la section un bois soumis uniquement à des efforts de compression (CFW) et sur l'autre moitié un bois soumis seulement à des efforts de traction (TFW) (Roignant et al. 2018). L'utilisation de gabarit de flexions à rayon de courbure constant (ρ) permet de contrôler l'intensité du champ des déformations appliquées à la tige (Coutand et al. 2009). De plus, cela permet également d'appliquer un niveau de déformation uniforme le long du « segment d'étude » de la tige. En effet, le diamètre de la tige $D_{//}$ étant supposé constant dans le « segment d'étude », ce segment était soumis à de la flexion pure. Or, la résistance des matériaux nous indique qu'en élasticité linéaire la déformation maximale longitudinale (ε_{max}) est constante dans une poutre soumise à de la flexion pure. En effet, au cours d'une flexion pure, le moment fléchissant M d'une poutre est constant. Par conséquent si le moment quadratique I et le module d'élasticité E de la poutre sont constants alors :

$$\rho = \frac{E * I}{M} = \text{constante et } \varepsilon_{max} = E * \sigma_{max} = \frac{M * D_{//}}{E * I} = \text{constante}$$

Équation 34 : Expressions du rayon de courbure et de la déformation maximale lors d'une flexion pure

En ajustant le rayon de courbure des gabarits (de 200mm à 1000mm), nous pouvions maintenir à environ 1% la déformation maximale longitudinale de l'écorce (ε_{max}). Cette déformation peut être exprimée en fonction du diamètre $D_{//}$ de la tige et du rayon de courbure du gabarit de flexion via le théorème de Thalès (Coutand et al. 2009; Moulia et al. 2015).

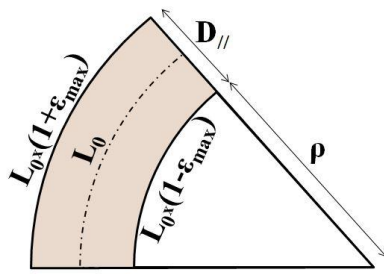


Figure 37: Principe des flexions unidirectionnelles asymétriques. L_0 est la longueur initiale de la tige fléchie, ε_{max} est la déformation maximale appliquée à l'écorce de la tige, $D_{//}$ est le diamètre de la tige et ρ est le rayon de courbure du gabarit.

$$D'où : \varepsilon_{max} = \frac{D_{//}}{D_{//} + 2 * \rho}$$

Équation 35: Expression reliant le diamètre de la tige $D_{//}$, le rayon de courbure des gabarits ρ et la déformation maximale longitudinale de l'écorce ε_{max}

Afin d'éviter une déformation permanente des tiges due aux flexions, le diamètre du gabarit est ajusté chaque semaine afin de maintenir un même niveau de déformation tout au long de l'expérimentation.

La durée de chaque flexion était d'environ 2 secondes. Ainsi, elle restait suffisamment courte devant le temps de présentation (> 30 secondes) qui pourrait engendrer une réponse gravitropique due à l'inclinaison de la tige (Bonnesoeur et al. 2016; Jourez and Avella-Shaw 2003; Perbal and Drissecole 1993; Roignant et al. 2018).

Stress mécanique symétrique

L'application d'un stress mécanique symétrique repose sur le même principe de base que celui présenté précédemment pour l'application d'un stress mécanique asymétrique :

- Séance de flexions 3 fois par jour, 5 jours par semaine sur 5 mois
- Contrôle de l'intensité du champ de déformations par l'utilisation de gabarit de flexions à rayon de courbure constant
- Durée d'une flexion est d'environ 2 secondes

La stimulation mécanique est ici une séance de trois flexions manuelles, unidirectionnelles et consécutives du « segment d'étude » de la tige suivant chaque sens de la direction de sollicitation (Figure 38). En effet, si la direction de flexion correspondait à la direction Nord-Sud alors on réalisait trois flexions consécutives du Nord vers le Sud et trois flexions du Sud vers le Nord. Ce protocole permet la formation d'un bois soumis à la fois à des efforts de compression et de traction ; configuration dans lequel le bois se développe en conditions naturelles. Le choix d'appliquer trois flexions par sens de sollicitations vient de l'hypothèse formulant que l'arbre est capable de sentir l'intensité et le signe des déformations qui lui sont appliquées (Roignant et al. 2018). Ainsi, afin de pouvoir déterminer l'impact d'une symétrie des stimulations mécaniques, le même nombre de flexions par sens de sollicitations a été appliqué entre les arbres SMA et SMs.

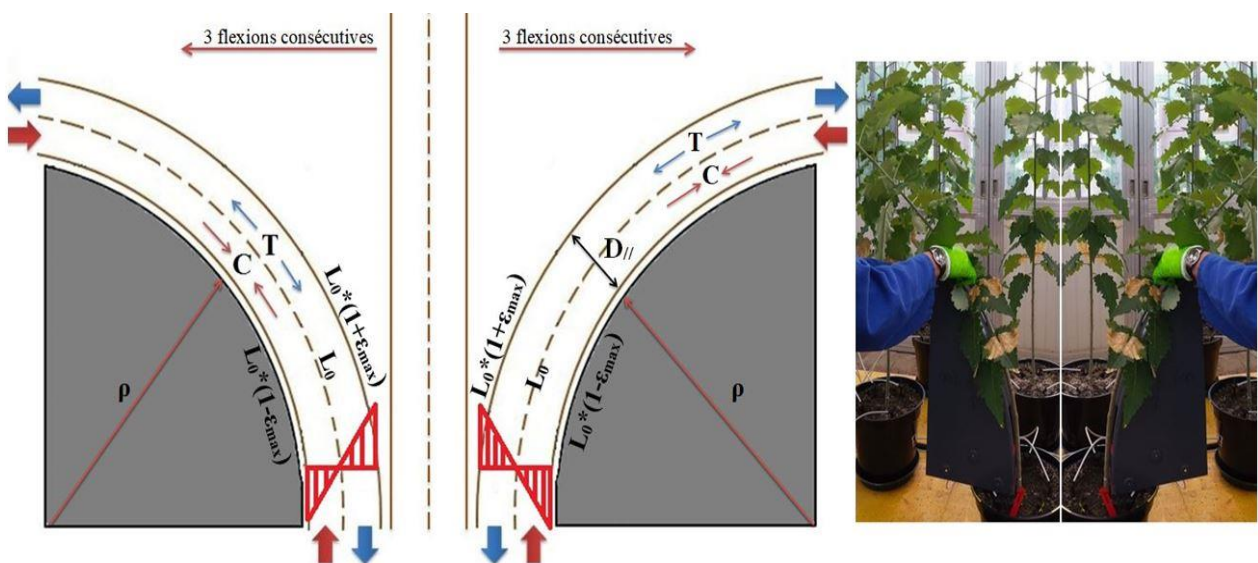


Figure 38: Principe des flexions unidirectionnelles symétriques. L_0 est la longueur initiale de la tige fléchie, ϵ_{max} est la déformation maximale appliquée à l'écorce de la tige, $D_{//}$ est le diamètre de la tige et ρ est le rayon de courbure du gabarit. Les lettres T et C symbolisent respectivement les sollicitations de traction et de compression appliquées à la tige.

Que ce soit pour les sollicitations asymétriques ou symétriques, une flexion se divise en deux phases :

- Application manuelle de la tige sur le gabarit de flexion
- Retour accompagné de la tige à sa position initiale

Choix de l'intensité des flexions répétées

Comme nous l'avons mentionné ci-dessus, l'amplitude de la déformation sur écorce a été fixée à 1% pour les deux expérimentations. Ce niveau de stress était une valeur-seuil : il s'agissait d'un niveau de déformation suffisant pour engendrer des modifications de croissance significatives (Roignant et al. 2018) et cette valeur était également une limite au-delà de laquelle les déformations auraient généré un endommagement important de la tige.

I-1-3/ Pilotage de la contrainte de stress hydrique

Cette sous-partie concerne uniquement la première expérimentation.

Le principe de notre gestion du stress hydrique s'inspire des travaux antérieurs menés au sein du laboratoire (Awad et al. 2010). En amont de l'expérimentation, nous avons établi la quantité de terre à mettre dans chaque pot de 10 litres. Nous avons ensuite saturé cette terre en eau et nous avons laissé s'écouler l'eau libre. Le taux d'humidité relative de la terre tend vers un palier correspondant à la capacité maximale de rétention en eau du sol (saturation des microporosités du sol). La masse de terre à cet état, m_{sat} , a été mesurée. Nous avons ensuite séché la terre en étuve à 104°C jusqu'à stabilisation de la masse afin d'obtenir la masse sèche de terre (m_{sec}). La différence entre ces deux masses nous a donné la masse d'eau nécessaire pour obtenir un état saturé ($m_{100\%FC}$ avec FC pour field capacity). Ainsi, le maintien du stress hydrique à hauteur de $k\%$ de la capacité maximale de rétention en eau du sol (%FC) suit la loi ci-dessous :

$$m_{objectif,k\%} = m_{sec} + k\% * m_{100\%FC}$$

Équation 36: Suivi de l'intensité du stress hydrique

Pour assurer un contrôle précis du niveau de stress hydrique tout au long de l'expérimentation, nous avons développé un système automatisé de gestion de l'alimentation en eau. Celle-ci repose sur l'utilisation de 20 balances (précision de 5g) et 20 électrovannes pilotées par un automate programmable Crouzet em4 (Figure 39). Par suivi en continu des données des balances, l'automate active les électrovannes dès qu'un seuil minimal est franchi et les désactive une fois le seuil maximal atteint. Les seuils ont été définis respectivement comme $m_{seuil} \pm m_{objectif,k\%} \pm 5\% * m_{100\%FC}$. L'enregistrement de la masse des pots s'effectue toutes les 30 minutes.

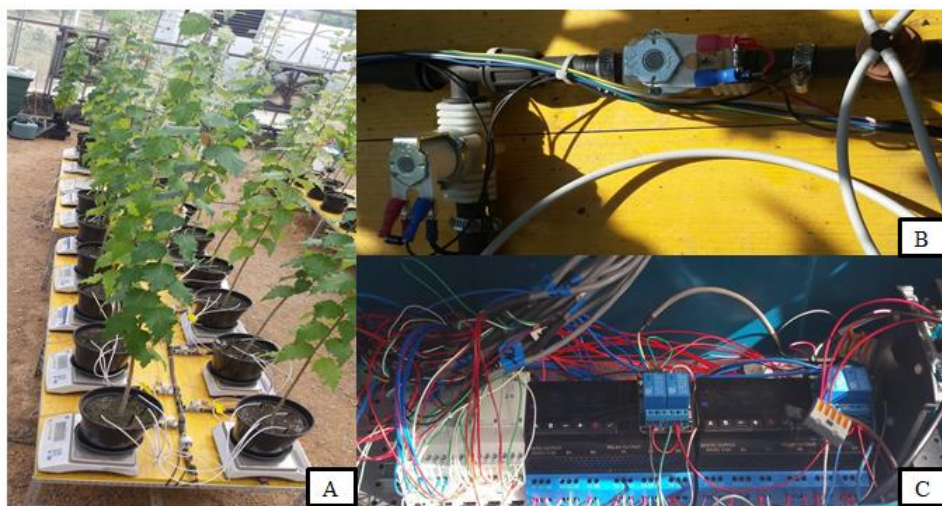


Figure 39: Systèmes de contrôle de l'arrosage automatique pour maintenir une quantité d'eau constante dans chaque pot tout au long de l'expérimentation. A: Vue d'ensemble des arbres soumis au stress hydrique (SH et SMHa). B: Électrovannes. C: Automate Crouzet em4.

La gestion du stress hydrique est divisée en trois phases (Figure 40). La première consiste en une montée très progressive du stress hydrique pour éviter toute mortalité des arbres en assurant une bonne reprise des arbres dans les pots après repotage. Cette phase a duré de début avril à juin. La seconde phase est une phase de stabilisation du stress hydrique autour de 42% de la capacité au champ du sol (FC). Ce fut au cours de celle-ci que nous avons estimé la masse des arbres (m_{arbre}). En effet, l'arbre prenant de la masse au cours de la saison de végétation, cet incrément de masse peut être interprété par l'automate comme une masse d'eau supplémentaire ce qui reviendrait à appliquer en réalité un stress hydrique plus sévère que celui souhaité. C'est pourquoi en milieu de saison nous avons estimé la masse d'un arbre moyen et cette valeur a été intégrée dans le calcul de la masse d'eau à maintenir dans les pots. Le choix d'appliquer un stress hydrique égal à 42% de la capacité au champ du sol s'appuie sur deux raisons :

- cette valeur génère un stress hydrique assez sévère pour impacter significativement la croissance des peupliers et la formation de leur bois (Awad et al. 2010)
- Ce niveau de stress permet, cependant, de maintenir un processus biologique de formation de bois nécessaire ; bois formé donc sous stress et dont nous souhaitons caractériser les propriétés.

Enfin, la troisième phase, en fin de saison de végétation, consiste à un retour vers une teneur en eau égale à celle des arbres bien irrigués à savoir 80%FC.

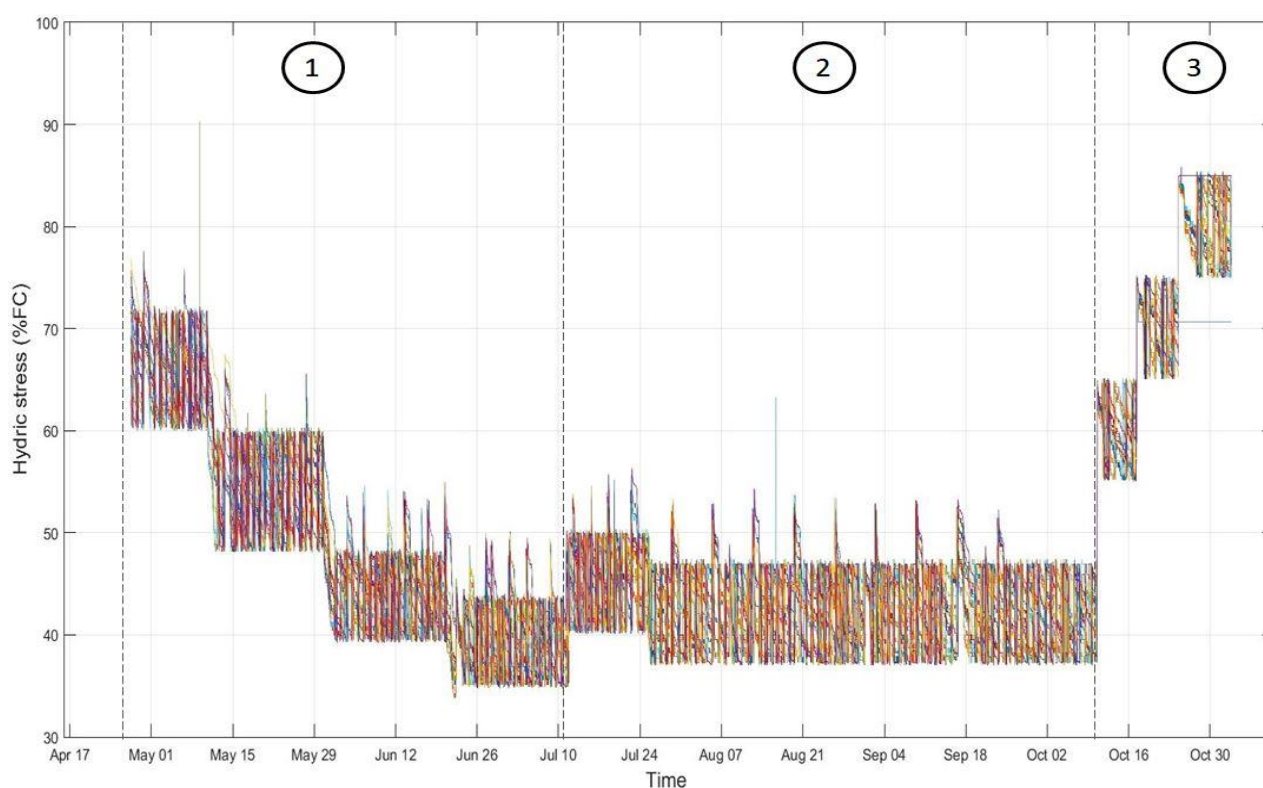


Figure 40: Suivi des données des 20 balances. Trois phases sont représentées : la phase de diminution de la quantité d'eau dans chaque pot (1), la phase de stabilisation du stress hydrique à hauteur de la valeur cible (2) et la phase de diminution du stress hydrique avant prélèvement des arbres (3).

Afin de vérifier l'état hydrique des plants de peupliers, nous avons effectué une mesure de potentiel hydrique foliaire de base à 5 heures du matin (avant le lever du soleil) le 1^{er} septembre 2016. Ce paramètre nous renseigne sur l'état hydrique de la plante c'est-à-dire le niveau de stress hydrique qu'elle subit par l'intermédiaire du niveau de tension mesuré dans le système vasculaire. En effet, à cette heure-là, la transpiration de la plante est négligeable. Ainsi, la tension de la sève brute au niveau du pétiole est en équilibre avec le potentiel hydrique du sol au niveau des racines. La veille des essais, nous avons placé les feuilles sélectionnées dans des sachets en aluminium. Le prélèvement de ces feuilles a eu lieu avant le lever du soleil en coupant au rasoir le pétiole. La tension exercée sur la sève entraîne un retrait de celle-ci vers la feuille (migration de la sève dans les cellules adjacentes aux vaisseaux (Figure 41B)). Il faut donc appliquer une pression égale à cette tension pour « ramener » l'eau à la surface sectionnée du pétiole. Cette manipulation a été réalisée à l'aide d'une chambre à pression ou bombe de Scholander (Ritchie and Hinckley 1975; Scholander et al. 1965) (Figure 41A).

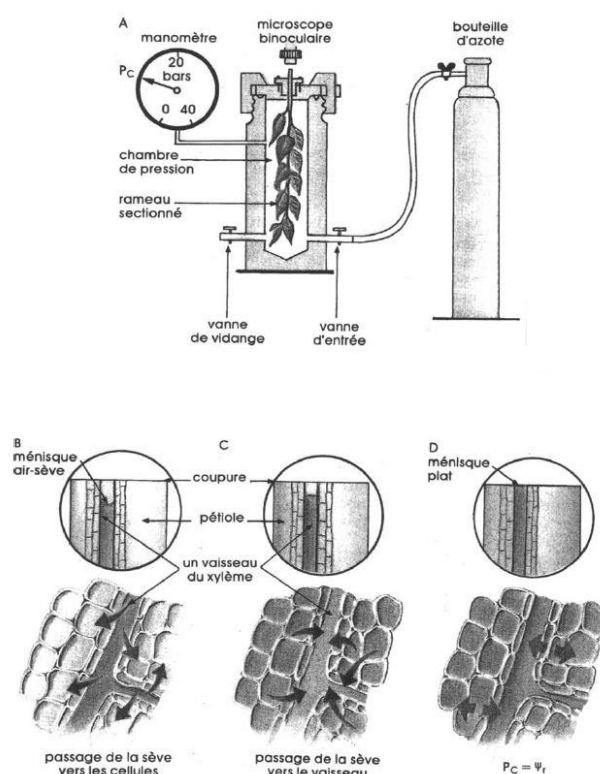


Figure 41: Principe de la chambre à pression (André 2002; Tyree et al. 2003). (A) Dispositifs nécessaires à la mesure du potentiel hydrique foliaire de base, (B) Circulation de la sève après coupure du pétiole, (C, D) comportement de la sève en réaction à une augmentation de la pression de la chambre.

Dans le laboratoire, les feuilles ont été stockées dans une glacière en attendant la mesure et ont été testées dans l'heure qui a suivi leur prélèvement. La feuille est placée avec son sachet dans la chambre de telle sorte que seul le pétiole sorte au travers d'un orifice dans le joint d'étanchéité. La chambre est reliée à une bouteille d'air comprimé via un manodétendeur. En injectant de l'air dans la chambre, on y augmente la pression ce qui engendre un retour de la sève vers la surface sectionnée du pétiole (Figure 41C et D). Cette pression est égale à

l'opposé de la tension de la sève avant prélèvement de la feuille (potentiel hydrique foliaire de base) soit au potentiel hydrique du sol. Pour visionner l'instant où l'eau atteint la surface sectionnée, nous utilisons une caméra microscope (DigiMicro 2.0) reliée à un ordinateur.

Nous avons ainsi pu vérifier l'état hydrique des arbres traités en stress hydrique (SH et SMHa) par rapport aux arbres bien irrigués (Figure 42). Le potentiel hydrique foliaire de base des arbres sous stress hydrique est 50% plus faible que celui des arbres bien irrigués ($p < 0.01$).

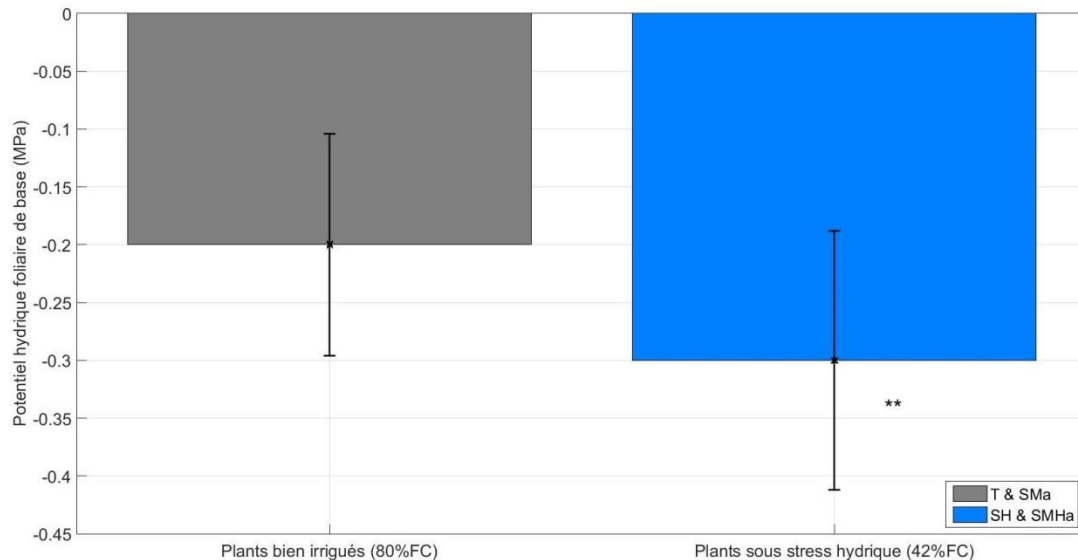


Figure 42: Mesure du potentiel hydrique foliaire de base. Mesure effectuée le 1^{er} septembre 2016. (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) aux arbres sous stress hydrique. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$ et ***: $p < 0.001$ (Test-T de Student). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent l'écartype.

I-1-4/ Analyse de la croissance

Un suivi de la hauteur et des diamètres de la totalité des arbres a été effectué au cours des 5 mois d'expérimentation. La hauteur des arbres a été mesurée toutes les deux semaines à l'aide d'un mètre ruban : cette hauteur correspond à la distance entre le collet et l'apex de l'arbre. Les diamètres ont été mesurés via un pied-à-coulisse digital au milieu de la zone d'étude de la tige soit à 20 centimètres au-dessus du collet. Les diamètres mesurés correspondent au diamètre dans la direction des flexions ($D_{//}$) et au diamètre dans la direction perpendiculaire à la direction des flexions ($D_{\perp}$). Cette dernière direction contient la ligne neutre de la section de tige où la déformation induite par la flexion est théoriquement nulle (L_0 dans la Figure 37). Enfin, ce suivi nous a permis d'enregistrer l'évolution de l'ovalisation de la section de tige ; l'ovalisation est définie par l'équation ci-dessous :

$$Ovalisation(t) = 100 * \frac{D_{//}(t) - D_{\perp}(t)}{D_{\perp}(t)}$$

Équation 37: Ovalisation de la section de tige

Avec t le temps depuis le début de l'expérimentation.

I-1-5/ Prélèvements des échantillons de bois pour l'analyse mécanique

Le segment de tige servant à la caractérisation des propriétés fonctionnelles du bois est restreint aux quarante premiers centimètres de tige à partir du collet. Pour les arbres sollicités mécaniquement (SMa, SMHa et SMs), il correspond aux quarante centimètres de tige fléchis. La méthode de prélèvement diffère cependant entre les deux expérimentations.

Expérimentation de 2016

Les mesures des propriétés hydrauliques imposent d'éviter tout phénomène d'embolie lors du prélèvement des échantillons. Le prélèvement a donc été effectué sous eau :

- Les arbres ont été totalement défeuillés
- Ils ont été immergés avec leur pot dans un bac d'eau (le premier mètre de tige est immergé)
- Le segment de la tige d'intérêt est isolé sous eau
- Les segments sont ensuite amenés dans l'eau au laboratoire où ils y sont redécoupés pour obtenir les échantillons finaux de tige d'une longueur de 34 centimètres. Cette longueur a été optimisée afin que les échantillons puissent être centrifugés et scannés en microtomographie à rayons X.

Le prélèvement des arbres ne s'effectue pas sur la même journée. En début de chaque semaine, nous prélevons uniquement les arbres dont les propriétés hydrauliques sont testées au cours de la semaine soit seulement un prélèvement de 4 arbres par semaine.

Expérimentation de 2017

Sans contrainte de mesures hydrauliques (seules les propriétés mécaniques sont testées durant cette campagne), le segment de tige d'intérêt des quarante premiers centimètres est prélevé sans précautions particulières. Toutefois, sur 15 arbres, les feuilles, les racines et les portions de tige restantes ont été conservées pour effectuer une mesure de biomasse. Le segment d'étude a été ensuite ramené à 34 centimètres de long comme pour les échantillons de 2016.

Pour ces deux expérimentations, les portions de tige d'intérêt ont été conservées avant les tests mécaniques dans une solution d'éthanol diluée à 30%.

I-1-6/ Mesure de la biomasse des arbres de l'expérimentation de 2017

La biomasse a été mesurée sur 5 arbres témoins, 5 arbres SMa et 5 arbres SMs afin d'évaluer l'influence de la thigmomorphogénèse sur l'allocation de biomasse. Quel que soit l'arbre, nous avons considéré trois domaines d'étude : le système racinaire, la tige (partie aérienne et portion de tige souterraine entre le collet et le pivot racinaire) et les feuilles. Nous avons également pris aléatoirement 10 feuilles sur chaque arbre dont nous avons mesuré la surface foliaire et la masse sèche. A partir de ces mesures, nous avons pu déterminer la surface

foliaire totale de chacun des arbres. Les racines ont été extraites des pots puis lavées. Enfin, chaque organe (tige, racines, feuilles) a été placé en étuve jusqu'à ce que sa masse se stabilise. La masse sèche a été mesurée grâce à une balance de résolution 0.1g et la surface foliaire à l'aide d'un planimètre.

I-1-7/ Réalisation de coupe cytologique

Des coupes cytologiques ont été réalisées sur les segments d'études des arbres de chaque année d'expérimentation (voir Figure 74 dans le chapitre suivant). Des sections de 25 µm d'épaisseur ont été découpées grâce à un microtome (LEICA RM 2165, Jena, Allemagne) puis ces sections ont été teintes à l'aide d'une solution de 1% de safranine et de bleu Astra. Ces coupes ont ensuite été montées entre lame et lamelle avec un fixateur (Eukitt) pour leur observation au microscope et la prise d'images numériques. Aucune mesure anatomique n'a été réalisée sur ces coupes au cours de ces travaux de thèse, les coupes serviront ici uniquement à illustrer les modifications de croissance des arbres soumis aux flexions répétées.

I-2/ Résultats et discussions

I-2-1/ Niveau des stress appliqués aux arbres

Le choix des intensités des stress appliqués aux jeunes arbres de peupliers nous a permis d'observer des réponses morphogénétiques tout en maintenant une croissance amoindrie (malgré le stress hydrique) et sans endommager mécaniquement la tige (par les flexions répétées). Les résultats de ces expérimentations, présentés ci-dessous, montrent que ces niveaux de stress étaient suffisants pour impliquer des modulations de croissance significatives.

Il est important de comparer les durées d'application des stress appliqués aux peupliers. Le stress hydrique est un stress permanent tout au long de l'expérimentation de 2016 ; la durée d'application de ce stress à son niveau critique (42%FC) a été de 111 jours consécutifs (soit 159 840 minutes). En parallèle, quelle que soit l'expérimentation, les traitements de flexions répétées sont des sollicitations transitoires (d'intensité égale à 1% de déformation maximale) d'une durée de 2 secondes :

- dans l'expérimentation de 2016 : ces sollicitations transitoires sont répétées 9 fois par jour pendant 116 jours soit une durée cumulée de 35 minutes. Le ratio entre stress mécanique et stress hydrique était donc de 1/5000.
- dans l'expérimentation de 2017 :
 - pour les arbres sous flexions asymétriques, les sollicitations mécaniques sont répétées 9 fois par jour pendant 88 jours soit une durée cumulée d'environ 26 minutes.

- pour les arbres sous flexions symétriques, les sollicitations mécaniques étaient répétées 18 fois par jour pendant 88 jours soit une durée cumulée d'environ 53 minutes.

Pour l'expérimentation de 2016, la différence de nature des stress appliqués (transitoire et permanent respectivement pour les flexions asymétriques et le stress hydrique) n'autorise pas la comparaison de leur effet sur la croissance des arbres ou sur les propriétés fonctionnelles du bois formé.

Enfin, les travaux de Roignant et al. (2018) ont montré que certains acteurs biologiques de la croissance pouvaient être sensibles au signe des déformations appliquées au bois (compression ou traction). Partant de ce fait et afin de pouvoir comparer les arbres sous stimulations symétriques aux arbres sous stimulations asymétriques, nous avons appliqué le même nombre d'efforts de compression et d'efforts de traction. Nous avons donc réalisé trois flexions dans un sens puis trois autres dans le sens opposé pour les arbres sous stimulations symétriques. Il est cependant évident que, pour certains acteurs biologiques sensibles uniquement aux valeurs absolues des déformations, cette modalité engendre une « double dose » et par conséquent une réponse morphogénétique probablement plus prononcée.

I-2-2/ Diminution de la croissance primaire longitudinale des jeunes arbres soumis aux flexions répétées

Quelle que soit l'expérimentation, l'allure des courbes de croissance des arbres bien irrigués comprend deux phases : une première phase de croissance régulière jusqu'à mi-août puis un arrêt de croissance jusqu'à la fin de l'expérimentation (Figure 43 et 44). En 2016, la croissance des arbres sous stress hydrique a suivi ce schéma à l'exception qu'au cours de la première phase, une réduction de la croissance a eu lieu après le 20 juin, date à laquelle le niveau de stress le plus sévère a été appliqué (Figure 43).

Les flexions asymétriques de tige réduisent la croissance primaire des arbres. En effet, après cinq mois d'expérimentations, la croissance primaire des arbres soumis aux flexions asymétriques était plus faible de 6.4% et 6% (respectivement pour 2016 ($p=2.8.10^{-4}$) et 2017 ($p=4.4.10^{-5}$)) par rapport à leur témoin.

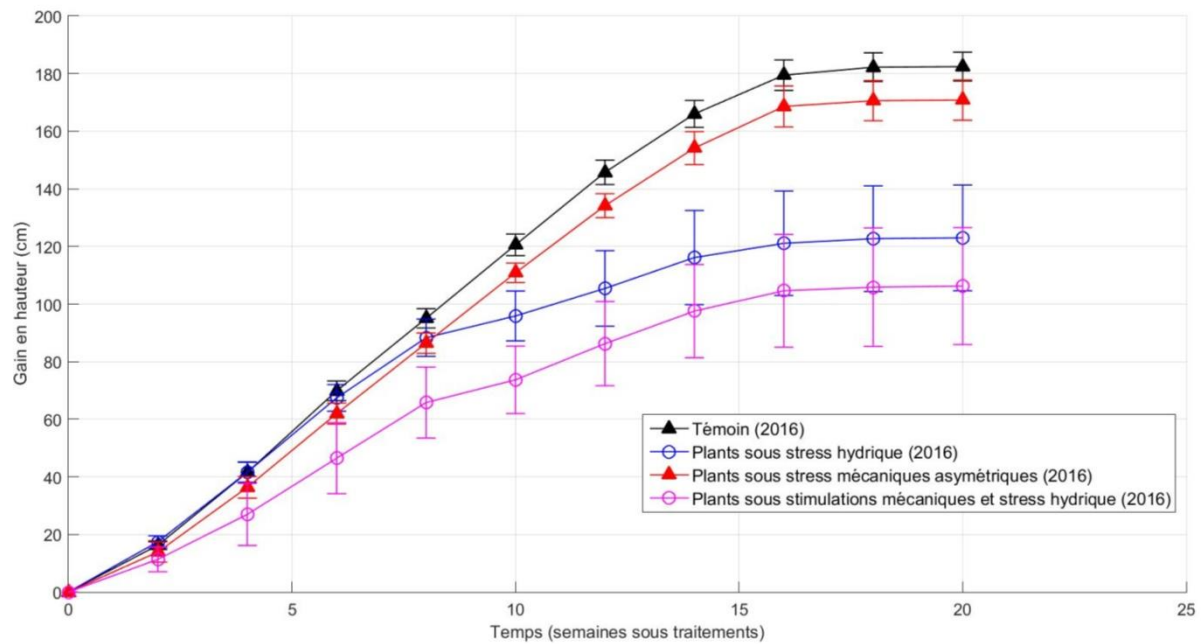


Figure 43: Croissance primaire des arbres soumis aux flexions asymétriques répétées (campagne 2016). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance primaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.

La symétrie des traitements de flexions engendre une réduction significative de la croissance primaire des arbres témoins et également par rapport aux arbres soumis aux flexions asymétriques (Figure 44) : -9.1% par rapport aux arbres témoins ($p=4.2 \cdot 10^{-8}$) et -3.3% par rapport aux arbres fléchis asymétriquement ($p=0.035$).

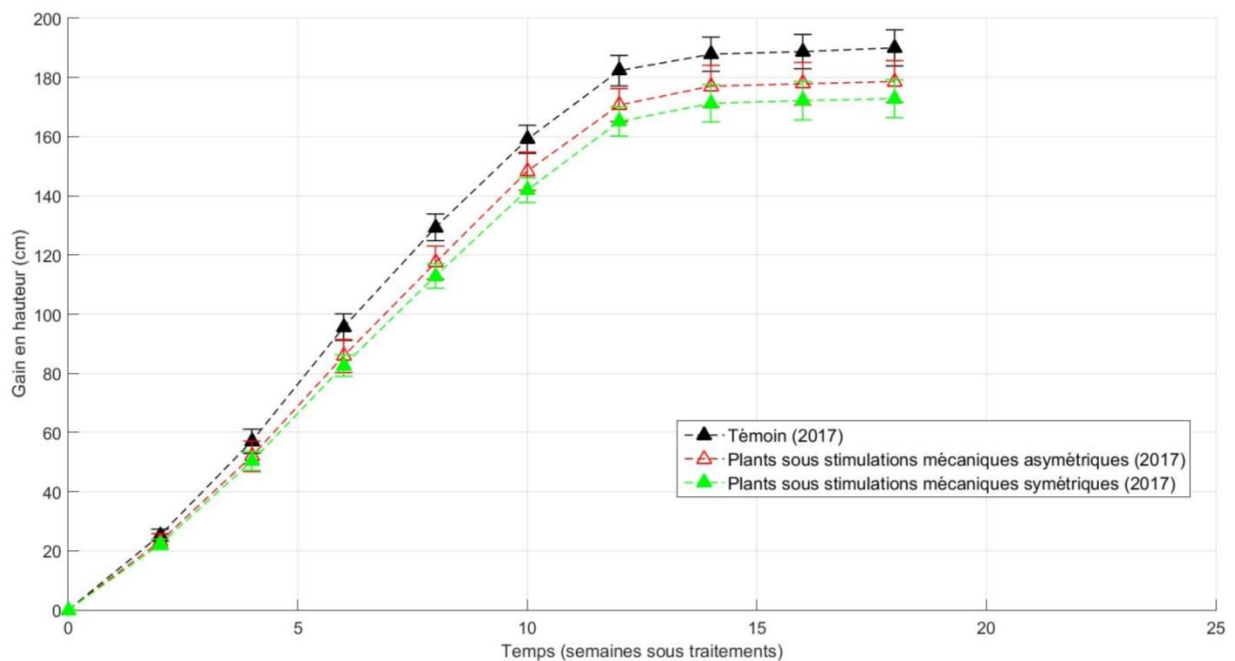


Figure 44: Croissance primaire des arbres soumis aux flexions répétées de leur tige (campagne 2017). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance primaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.

Enfin, les arbres soumis à un stress hydrique voient leur croissance primaire fortement réduite (-32.6% pour les arbres non stimulés mécaniquement et -37% pour les arbres soumis également à des flexions asymétriques) par rapport aux arbres témoins ($p=2.6.10^{-9}$). Dans le cas des arbres sous stress hydrique, nous observons également un fort impact du processus de thigmomorphogénèse sur la croissance primaire (-13%).

I-2-3/ Les flexions unidirectionnelles répétées engendrent une surcroissance radiale anisotropique

Concernant la croissance secondaire des arbres, les courbes de croissance semblent suivre un schéma identique en deux phases : une première phase de croissance plus régulière pour les arbres bien irrigués que pour ceux soumis à un stress hydrique (Figure 46) ; suivie d'une deuxième phase d'arrêt de croissance qui est atteinte plus tardivement par les arbres sous stress hydrique. Toutefois sur les courbes de l'expérimentation de 2017 (Figure 46), on observe une phase d'une durée courte où la croissance est réduite (les deux premières semaines de l'expérimentation).

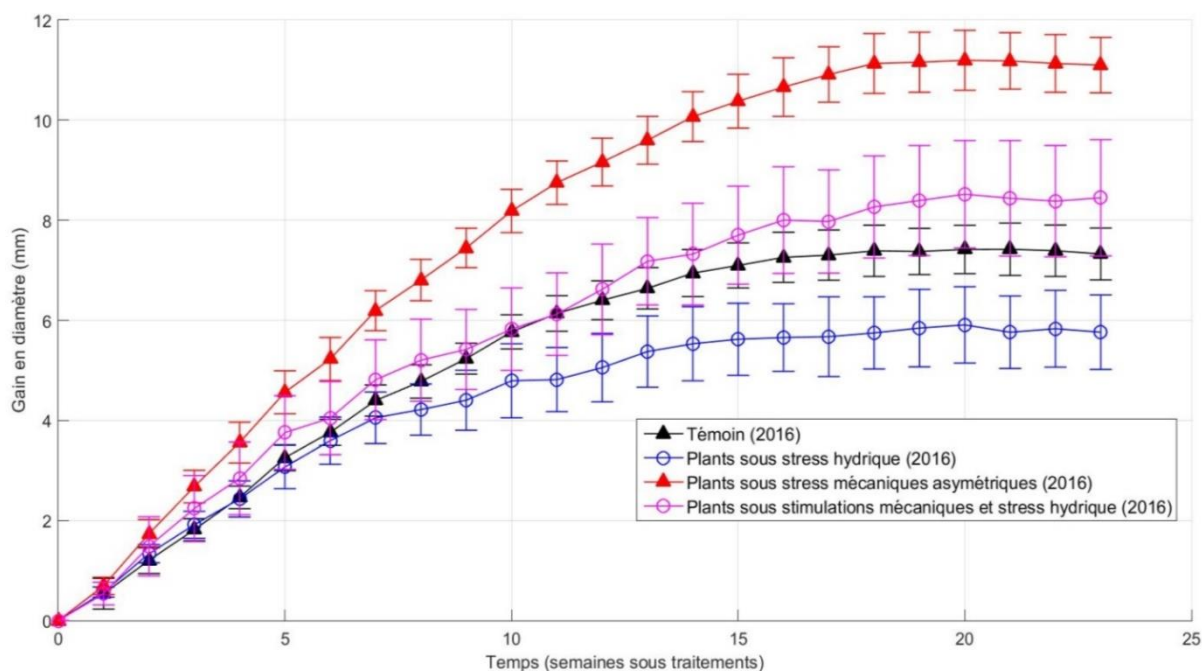


Figure 45: Surcroissance secondaire des arbres soumis à des flexions asymétriques répétées (campagne 2016). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance secondaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.

Le stress hydrique réduit clairement la croissance secondaire : à la fin de l'expérimentation, nous observons une croissance secondaire réduite de 21.3% comparée à celle des arbres témoins ($p=9.76.10^{-6}$). Par contre, les traitements de flexions asymétriques et symétriques génèrent une forte augmentation de la croissance secondaire dans les deux directions $D_{//}$ et $D_{\perp}$ (définie ci-dessus). Toutefois, la surcroissance est nettement plus prononcée dans la direction des flexions quotidiennes ($D_{//}$). En fin d'expérimentation, la croissance en diamètre est plus

importante pour les arbres soumis à des flexions asymétriques d'environ 51.5% et 76.3% respectivement pour les arbres de 2016 ($p=6.03.10^{-13}$) et 2017 ($p=2.24.10^{-21}$). L'application de flexions symétriques (Figure 46) engendre une surcroissance encore plus marquée de +93.3% par rapport aux arbres témoins ($7.9.10^{-23}$) et de +9.7% par rapport aux arbres soumis aux flexions asymétriques ($p=0.003$).

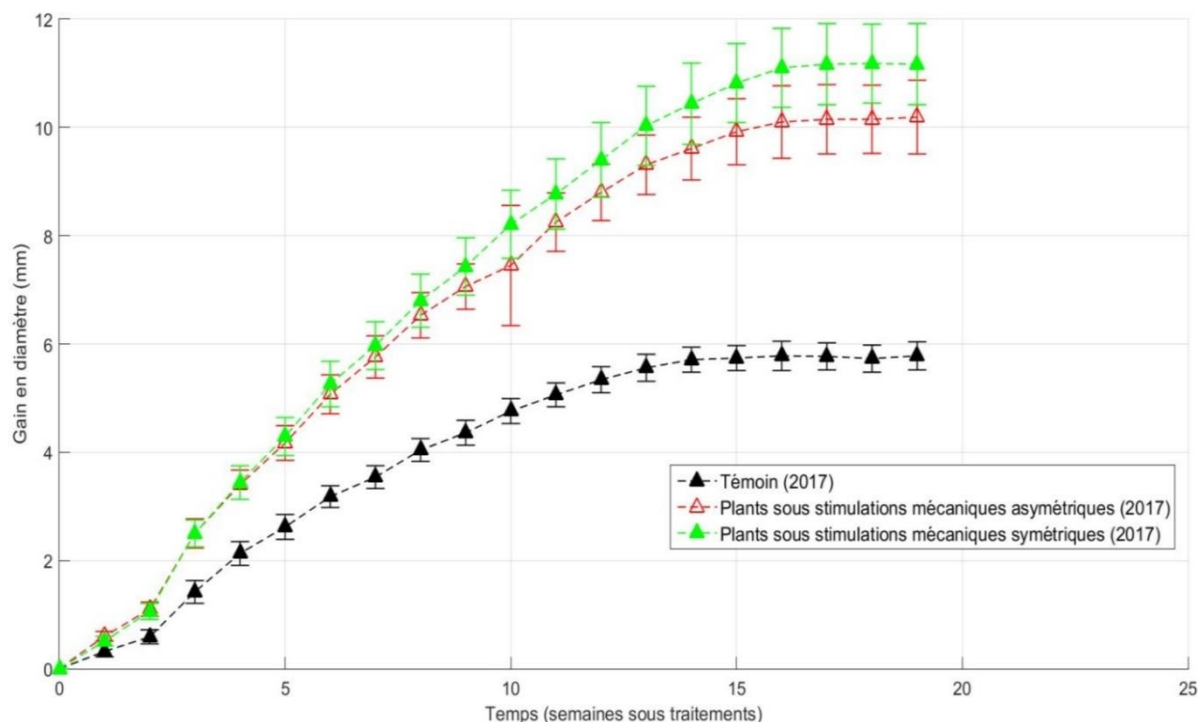


Figure 46: Surcroissance secondaire des arbres soumis aux flexions répétées de leur tige (campagne 2017). Les barres d'erreur représentent l'écartype des valeurs moyennes de croissance secondaire entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.

Pour les arbres ayant crû sous stress hydrique (Figure 45), les flexions asymétriques ont généré aussi une augmentation très importante de la croissance secondaire dans le sens des flexions quotidiennes de 46.6% ($p=8.07.10^{-6}$) par rapport aux arbres SH non stimulés mécaniquement. Ce résultat montre que le processus de thigmomorphogénèse est très important pour la survie de l'arbre. On peut même faire l'hypothèse que la réponse thigmomorphogénétique est une priorité pour le maintien de l'arbre qui, malgré le peu de ressource en eau, forme une grande quantité de bois pour répondre aux contraintes mécaniques. Nous reviendrons plus tard sur ce point particulièrement important. Enfin, on observe que, quelle que soit l'expérimentation, l'arrêt de croissance des arbres soumis aux flexions répétées (asymétriques et symétriques) se produit deux semaines après celui des arbres témoins. Ce retard est également présent pour les arbres sous stress hydrique : l'arrêt de croissance des arbres SMHa intervient environ trois semaines après celui des arbres SH.

Si nous nous attachons maintenant à la croissance secondaire dans la direction perpendiculaire aux flexions quotidiennes ($D_{\perp}$), nous observons un impact des traitements de flexions répétées plus faible mais significatif que ce soit pour les arbres bien irrigués (+25.9% ($p=1.61.10^{-7}$) et +37.3% ($p=4.10^{-13}$) pour les arbres soumis aux stimulations asymétriques (2016 et 2017) et

+51.4% ($p=2.4.10^{-15}$) pour les arbres soumis aux stimulations symétriques) que pour les arbres sous stress hydrique (+17.9% ($p=0.014$)). Ici encore, les flexions symétriques engendrent une surcroissance du diamètre de 10.3% ($p=0.004$) par rapport aux arbres soumis aux stimulations asymétriques.

Ainsi, cette anisotropie de la croissance radiale (plus importante dans la direction des flexions quotidiennes) conduit à une section de tige elliptique. Après cinq mois d'expérimentations, nous observons une ovalisation de section des tiges des arbres fléchis à hauteur de 15-16% (Figure 47). La figure ci-dessous souligne un point remarquable à savoir que l'intensité de l'ovalisation des tiges est identique quel que soit le niveau de croissance secondaire des arbres (rapide pour les arbres bien irrigués et lente pour les arbres sous stress hydrique).

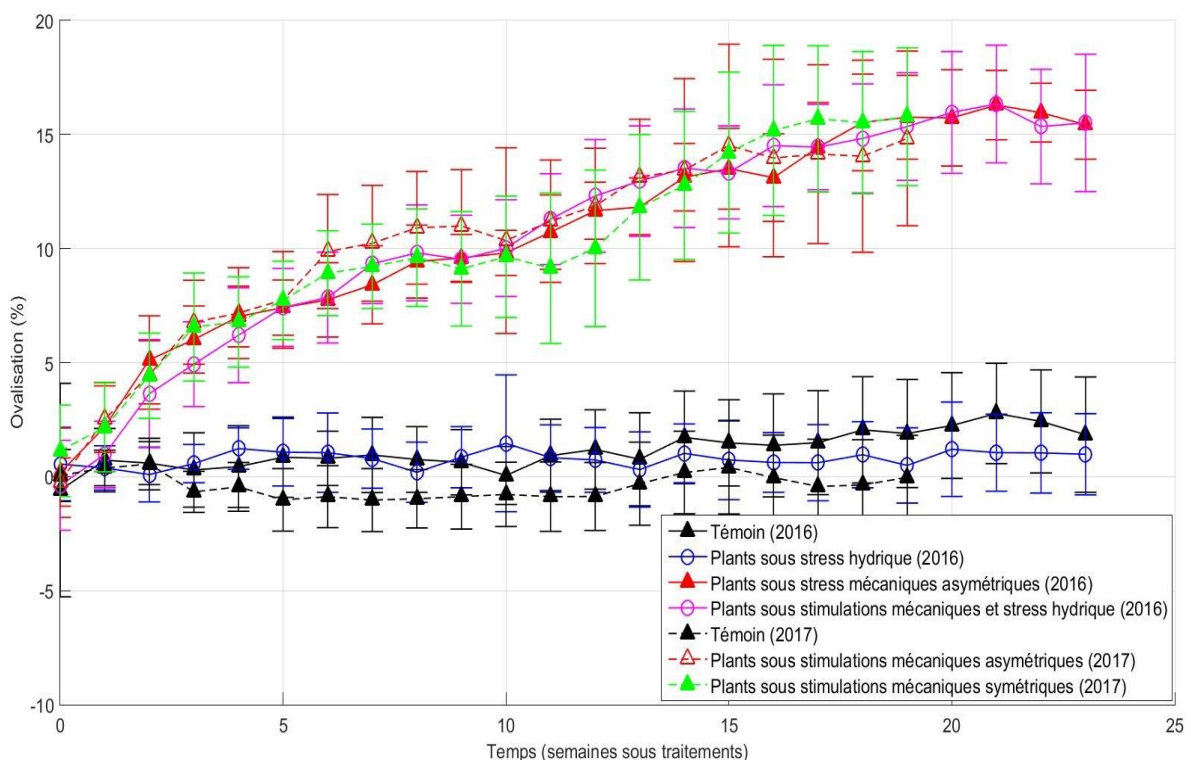


Figure 47: Ovalisation de la section des tiges des arbres ayant subi le traitement de flexions répétées en fonction de leur état hydrique. Les barres d'erreur représentent l'écart-type des valeurs moyennes d'ovalisation entre chaque arbre d'une même condition de croissance. Le point de référence est pris au début de la phase de traitement mécanique.

Un autre point intéressant à noter est la forme des sections de tige des arbres soumis aux flexions répétées. Lorsque les flexions répétées sont symétriques (flexion unidirectionnelles dans les deux sens), la section de la tige semble tendre vers une section à contour elliptique (section symétrique par rapport à son plan neutre (Figure 48c)). Par contre, lorsque les flexions sont asymétriques (toujours du même côté), la section de tige devient aussi asymétrique et prend une forme de « poire » (Figure 48b) avec un renflement du côté soumis aux efforts de compression.

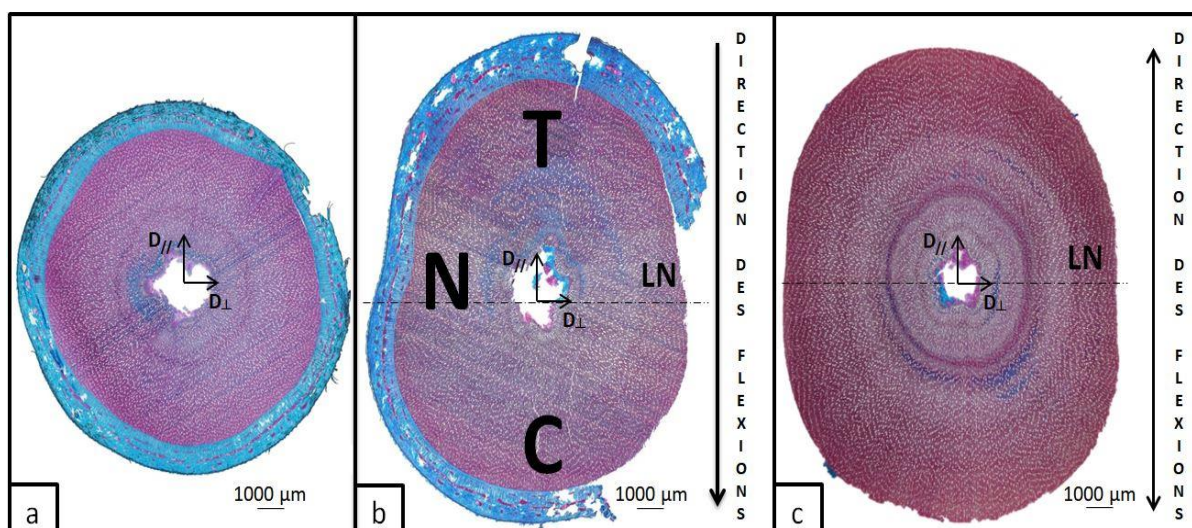


Figure 48: Ovalisation des sections de tiges des arbres soumis aux flexions répétées. (a) Section de tige des arbres témoin. (b) Section de tige des arbres soumis aux flexions répétées asymétriques (SMA). T, C et N correspondent respectivement aux zones de bois sous sollicitations de traction, de compression ou sous aucun effort. (c) Section de tige des arbres soumis aux flexions répétées symétriques (SMs). LN signifie ligne neutre.

I-2-4/ Discussion autour des modulations de croissance des arbres par les traitements de flexions répétées

Les réponses de croissance des peupliers soumis à un seul type de stress abiotique (traitements de flexions répétées ou stress hydrique) observées dans cette étude corroborent les travaux précédents cités dans la littérature. En effet, comme cela a été observé dans notre étude, plusieurs travaux sur angiospermes et gymnospermes ont montré que les flexions engendraient un ralentissement de la croissance primaire et une augmentation de la croissance secondaire (Coutand et al. 2008; Jaffe et al. 1984; Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski 1989). Dans notre étude, nous avons montré également que l'augmentation de la croissance secondaire des arbres soumis aux flexions répétées est due à l'augmentation de la vitesse de croissance (production hebdomadaire de bois) et à l'extension de la durée de croissance. Les études portant sur les flexions unidirectionnelles de tige signalent aussi une ovalisation de la section de la tige avec le diamètre le plus grand dans la direction de ces flexions (Pruyn et al. 2000; Roignant et al. 2018; Telewski 1989). D'autre part, la réponse de réduction des croissances primaire et secondaire du stress hydrique observé au cours de notre expérimentation est largement décrite dans la littérature (Awad et al. 2010; Lebourgeois et al. 2004; Merian et al. 2011; Osorio et al. 1998; Silva et al. 2004).

Les principaux apports de notre étude sur ce volet résident en deux points :

1. l'investigation de la réponse thigmomorphogénétique des peupliers sous deux conditions hydriques différentes
2. la comparaison des conséquences d'une symétrie des traitements de flexions (flexions de tige unidirectionnelles symétriques ou asymétriques) sur la croissance de peupliers.

Sachant que le stress hydrique et les flexions de tige réduisent la croissance primaire des arbres (Breda et al. 2006; Jaffe et al. 1984), il apparaît cohérent d'observer une diminution de la croissance primaire chez les arbres soumis à ces deux stress simultanés. Par contre, leur impact étant opposé sur la réponse en croissance secondaire, on peut émettre l'hypothèse que la réponse thigmomorphogénétique qui tend à produire plus de bois peut être inhibée par la contrainte hydrique. Au contraire, nos résultats démontrent clairement que la réponse thigmomorphogénétique s'exprime très fortement, même en situation de stress hydrique sévère. Le résultat le plus marquant est que l'ovalisation de la section de tige se prononce de façon identique pour les deux conditions hydriques étudiées (Figure 47). Il paraît donc clair que même sous stress hydrique, la croissance et l'allocation de biomasse correspondante sont modifiées en réponse biomécanique aux flexions répétées de tige. Concernant l'impact du caractère symétrique ou non des flexions de tige sur la croissance des peupliers, nos résultats semblent indiquer un effet dose de l'application des flexions répétées. En effet les réponses thigmomorphogénétiques au niveau aussi bien de la croissance primaire que de la croissance secondaire sont renforcées par les flexions symétriques que nous avons mises en place. Cela semble suggérer que les acteurs biologiques responsables de la croissance primaire et secondaire sont sensibles à l'intensité des déformations appliquées plutôt qu'à leur signe. L'ovalisation de la section de tige n'est pas modifiée par la symétrie des stimulations. Les sections en forme de « poire » avec un renflement du côté comprimé sur les arbres soumis aux flexions asymétriques (Figure 48) semblent toutefois montrer une perception du signe des déformations appliquées qui entre en jeu dans une répartition anisotrope et adaptée de la biomasse dans la section de la tige. Ce résultat, déjà observé par Roignant et al. (2018) est discuté au travers d'un modèle mécanique dans la partie III-2/ pour explorer l'éventuel bénéfice adaptatif d'une telle section.

I-2-5/ Les flexions répétées affectent la biomasse sèche totale de l'arbre et sa distribution au sein de la tige

Les flexions unidirectionnelles asymétriques et symétriques de tige stimulent la production de biomasse (Figure 49). La biomasse sèche totale (système racinaire + tige + feuilles) des arbres fléchis atteint $262.9 \pm 19\text{g}$ (SMa) et $268.3 \pm 15\text{g}$ (SMs) contre $242.8 \pm 7.25\text{g}$ pour les arbres témoins ($p=0.029$ et $p=0.005$ respectivement). Cela correspond à une augmentation de biomasse de 8.3% pour les arbres SMa et de 10.5% pour les arbres SMs par rapport aux témoins. Outre sa production totale, la distribution de biomasse est aussi affectée par les traitements de flexion. En effet, les flexions répétées de la tige favorisent la production de biomasse dans celle-ci : la biomasse de la tige des arbres fléchis en asymétrique et en symétrique augmente de 18.1% ($p=0.00018$) et de 20.7% ($p=0.00019$) respectivement par rapport aux arbres témoins.

Par contre, la production de biomasse dans les racines et les feuilles ainsi que la surface foliaire ne sont pas impactées par les traitements de flexion asymétriques. Cependant, les flexions symétriques, si elles n'ont pas impacté la production de biomasse dans les feuilles, elles engendrent une légère augmentation de la biomasse racinaire (+8.1%, $p=0.016$). Si nous regardons plus en détail à l'échelle de la tige, nous observons que la production de biomasse est localisée dans le « segment d'étude » de la tige i.e. la portion de 40 cm soumise aux flexions pures sur les gabarits (Figure 49) : les traitements de flexions répétées engendrent ici une augmentation de 60.9% ($p=6.3.10^{-6}$) et de 76.2% ($p=1.5.10^{-6}$) de la biomasse dans cette portion de tige par rapport aux arbres témoins alors qu'elles n'ont aucun impact sur la production de biomasse dans les portions de tige non stimulées. Pour finir, la symétrie des flexions répétées n'engendre aucune différence significative ($p>0.2$ entre SMA et SMs).

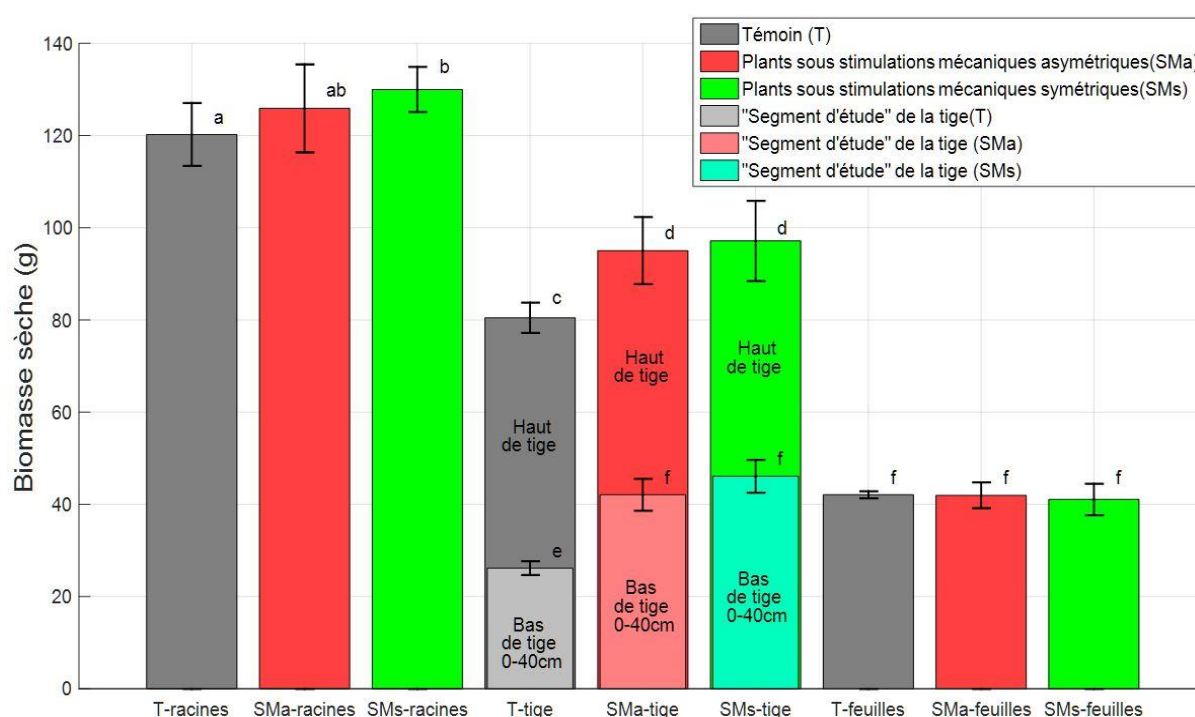


Figure 49: Allocation de la biomasse suivant les conditions de croissance. Le « segment d'étude » correspond à la portion de tige soumise à la flexion sur gabarit (Test de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Dans la bibliographie sur la production de la biomasse totale et sa distribution dans l'arbre, Gartner (1994) et Coutand et al. (2008) ont observé, respectivement sur des plants de tomates et sur *Prunus Avium*, que les flexions de tige augmentaient l'allocation de biomasse dans le système racinaire et diminuaient l'allocation vers la partie aérienne sans toutefois modifier la biomasse totale de l'arbre. Sur des peupliers hybrides, Kern et al. (2005) a également montré que les flexions de tige génèrent une diminution de la biomasse aérienne totale. Ce dernier résultat se retrouve dans d'autres travaux sur *Ulmus Americana* et *Acer saccharum* signalant une diminution de la croissance primaire et une réduction de la surface foliaire totale de l'arbre due à l'application de flexions (Niklas 1996; Telewski and Pruyn 1998). Dans notre expérience, nous avons observé au contraire que les flexions répétées augmentaient la biomasse totale de l'arbre de 8.3% et 10.5% (respectivement pour les flexions asymétriques et

symétriques), la surproduction de biomasse étant allouée principalement dans la zone de la tige de l'arbre sollicitée au cours des flexions répétées alors que les racines et les feuilles ne semblaient pas affectées par les flexions de tige. On peut faire l'hypothèse que cette différence avec les travaux de Coutand et al. (2008) sur la biomasse aérienne pourrait résulter de choix expérimentaux différents : dans l'expérimentation de Coutand et al. (2008), le « segment d'étude » était deux fois plus long que dans notre expérimentation et l'intensité des déformations appliquées variaient de 4.4% au collet à 1.8% à 65cm du sol, i.e. des niveaux nettement plus élevés que notre niveau de déformations de 1%. Cette plus grande intensité des déformations pourrait expliquer une réponse à distance dans la partie apicale plus prononcée. Si on considère maintenant l'impact de la flexion de tige sur le système racinaire, notre dispositif de flexion empêche la déformation du système racinaire. Cela explique probablement pourquoi nous n'observons aucune réponse thigmomorphogénétique au niveau des racines contrairement aux travaux de Coutand et al. (2008). Cela suggérerait donc que les réponses thigmomorphogénétiques des racines suivraient le même schéma que le système aérien, à savoir que les racines répondraient aux déformations mécaniques locales qu'elles subissent comme cela a été démontré pour la croissance secondaire de la tige (Coutand and Moulia 2000; Moulia et al. 2015; Roignant et al. 2018) et observé sur les tiges des arbres soumis aux flexions répétées (asymétriques et symétriques). Cependant, nous ne pouvons pas écarter l'hypothèse que le processus de thigmomorphogénèse soit dépendant de l'essence de l'arbre et puisse affecter les croissances primaire et secondaire selon l'essence et sa stratégie écologique.

Enfin, contrairement à ce que nous avons pu observer au cours du suivi de croissance, la production de biomasse n'est pas plus impactée lors du traitement en flexions symétriques.

I-3/ Résultats marquants sur l'impact des traitements de flexions répétées sur la production du bois

Cette partie sur les modulations de croissance des arbres dont les tiges sont soumises à des flexions répétées a permis de mettre en lumière quatre points importants :

- les flexions de tige répétées unidirectionnelles réduisent la croissance primaire et augmentent nettement la croissance secondaire des arbres. Cette surcroissance secondaire est liée au niveau de déformation que les tissus subissent. L'anisotropie de la stimulation conduit donc à une ovalisation de la section des tiges dont le grand axe correspond à la direction des flexions. De plus, les flexions asymétriques de tige engendrent une section de tige en forme de « poire » avec un renflement du côté comprimé. Cette différence d'allocation de biomasse dans la section de la tige semble valider la première hypothèse énoncée en début de chapitre et suggérer ainsi que les arbres peuvent percevoir le signe des déformations qu'ils subissent et adapter la production de bois en conséquence (Niez et al. 2018).

- la réponse thigmomorphogénétique de l'arbre ne semble pas être affectée par son statut hydrique. Même dans des conditions de stress hydrique sévère, la réponse aux sollicitations mécaniques s'avère une priorité pour l'arbre qui va produire le bois nécessaire à la tenue de sa structure ; comme en témoigne l'intensité de l'ovalisation complètement identique des tiges des arbres soumis à la combinaison des stress mécanique et hydrique. Ce résultat infirme l'hypothèse du début de chapitre vu qu'il suggère qu'en matière de croissances le stress hydrique ne semble pas annuler les réponses thigmomorphogénétiques de l'arbre (Niez et al. 2018).
- la biomasse des arbres soumis aux flexions unidirectionnelles est significativement augmentée et allouée préférentiellement vers les zones de l'arbre qui endurent les plus grandes déformations mécaniques (Niez et al. 2018).
- Enfin, les résultats sur les flexions symétriques de tige soulignent un effet dose sur la croissance primaire et secondaire des arbres suggérant que les acteurs biologiques pilotant la croissance de l'arbre semblent sensibles à l'intensité des déformations mécaniques subies par la tige plutôt qu'à leur signe.

II/ Modulation du comportement mécanique de la tige par les traitements de flexions répétées

Nous avons vu dans la partie précédente l'impact positif de flexions répétées sur la production de bois. L'objectif de cette nouvelle partie est d'explorer le comportement mécanique des arbres se développant sous sollicitations mécaniques répétées comme cela peut être le cas pour les arbres croissant dans le vent. Pour cela, nous avons réalisé une série de caractérisations mécaniques en flexion à l'échelle de la tige pour tester l'hypothèse d'un processus d'acclimatation qui conduirait à un bénéfice adaptatif de l'arbre au vent.

II-1/ Matériel et méthode

II-1-1/ Essai de flexions sur tige de 34 centimètres

Les essais ont été réalisés sur les 34 centimètres de tige sur lesquelles les expérimentations hydrauliques avaient été menées. Deux méthodes de caractérisation ont été employées : la flexion 4 points pour les échantillons de 2016 et la flexion 3 points pour ceux de 2017. Le dispositif utilisé pour ces deux expérimentations est une presse mécanique de laboratoire INSTRON 5565 munie d'une cellule de force de capacité 1 kN.

Flexion 4 points (campagne 2016)

- Design du dispositif :

La configuration 4 points a été choisie afin de mieux répartir les efforts le long de l'éprouvette au cours de l'essai et ainsi limiter au maximum les phénomènes de poinçonnement au niveau des appuis. Le poinçonnement est une rupture transversale locale en compression du bois situé au niveau des appuis. Les deux appuis centraux ont été montés ensemble sur un dispositif que nous avons développé spécifiquement et relié à la traverse de la machine à essai. Ce dispositif a été conçu de telle sorte qu'il assure deux fonctions :

- Il permet le réglage de la distance entre les deux appuis centraux
- Il autorisait une rotation des appuis via sa liaison rotule avec la traverse de l'INSTRON (Figure 50a). Cette rotule permet de s'adapter à la géométrie irrégulière de la tige et d'appliquer simultanément les deux appuis centraux dès le début du chargement de l'échantillon évitant ainsi un début d'essai en flexion 3 points excentré.

- Méthode :

L'essai de flexion se déroule en trois temps :

- mise en contact des appuis sur la tige
- 3 cycles de charge-décharge dans le domaine élastique du matériau
- une montée en charge jusqu'à une déformation de 2%. Ce niveau de déformation a été choisi afin de rester dans le domaine élastique du matériau (établi par des tests préliminaires) évitant ainsi tout endommagement du bois qui a vocation à subir d'autres tests de caractérisation mécanique.

Les essais de flexion 4 points ont été réalisés suivant deux directions pour chaque échantillon : suivant la direction des flexions quotidiennes et suivant la direction perpendiculaire (Figure 50b).

Concernant les essais de flexions 4 points dans la direction des flexions répétées quotidiennes, ils sont réalisés de telle manière que le bois formé sous efforts de compression CFW (respectivement le bois formé sous sollicitations de traction TFW) soit testé en compression (respectivement en traction) au cours de l'essai de flexion.

Enfin, afin d'explorer les rôles respectifs du bois et de l'écorce, permettant ainsi de tester l'impact éventuel de la thigmomorphogénèse sur les propriétés de l'écorce, les essais ont été réalisés dans 2 configurations pour chacun des échantillons : avec et sans écorce.

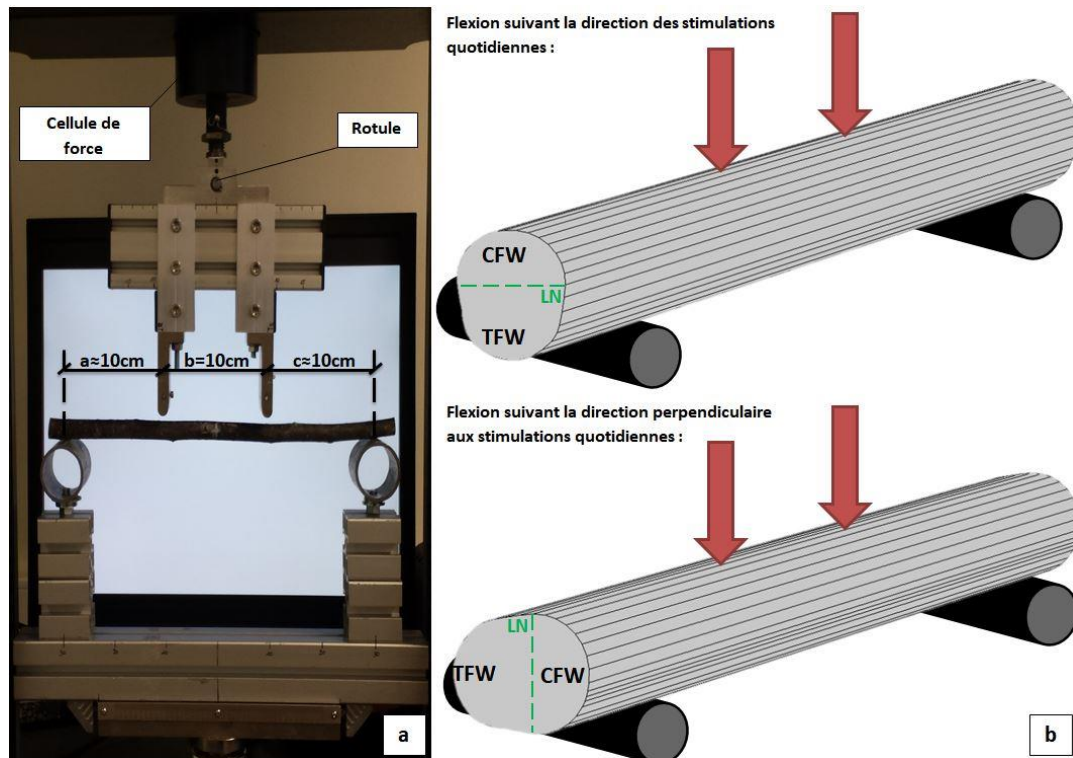
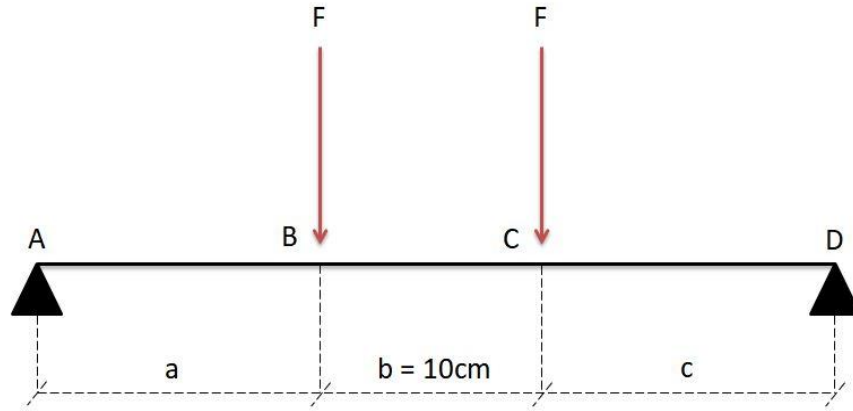


Figure 50: Essai de flexion 4 points. CFW et TFW représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression et de traction. LN est la ligne neutre de la section de tige où les déformations sont théoriquement nulles.

- Traitement des données :

Le logiciel associé à l'INSTRON 5565 enregistre le déplacement de la traverse et la force appliquée à l'échantillon. Ces données sont ensuite traitées par un code Matlab que nous avons développé pour nos essais : seules les données (force/déplacement) post cycles préliminaires ont été utilisés. A partir de ces données, nous avons pu calculer l'évolution de la contrainte maximale et de la déformation maximale appliquée à la tige (via les formules classiques de la Résistance des Matériaux (Figure 51)). Notre code Matlab tient compte de la légère asymétrie des essais de flexion 4 points due à la conicité de la tige (les distances entre appuis a et c peuvent légèrement varier autour des 10 centimètres). Dans le cadre de l'hypothèse d'élasticité linéaire pour de faibles déformations, nous avons pu relier les vecteurs force P et déplacement d respectivement aux contraintes maximales $\sigma_{\max}$ et aux déformations maximales $\epsilon_{\max}$ suivant l'asymétrie de l'essai (Figure 51).



- $\sigma_{max} = \frac{-F*a*D_{SF}}{2*I}$ si $a = c$
- $\sigma_{max} = \frac{-F*(2-\frac{2*a+b}{L})*a*D_{SF}}{2*I}$ si $a > c$
- $\sigma_{max} = \frac{-F*(\frac{2*a+b}{L})*c*D_{SF}}{2*I}$ si $a < c$
- $\varepsilon_{max} = \frac{-12*D_{SF}*d}{(3*L^2-4*a^2)}$ si $a = c$
- $\varepsilon_{max} = \frac{-3*D_{SF}*(2-\frac{2*a+b}{L})*a*d_B}{Y_B}$ si $a > c$
- $\varepsilon_{max} = \frac{-3*D_{SF}*(\frac{2*a+b}{L})*c*d_C}{Y_C}$ si $a < c$

Figure 51: Principe de calcul des contraintes et déformations maximales en flexion 4 points. Les différents cas présentés, concernant l'expression des contraintes et des déformations, dépendent de la position des appuis centraux au cours de l'essai de flexion (Variation des paramètres a et c).

F est la force appliquée et L est la longueur de la travée. Les déplacements des appuis aux points B et C sont notés d_B et d_C et D_{SF} est le diamètre de la tige dans la direction de l'essai de flexion. Y_B et Y_C sont des constantes issues des calculs.

En ajustant la courbe (domaine élastique) par une fonction linéaire, nous pouvons mesurer la rigidité en flexion EI de la tige. Ce paramètre se compose du module d'élasticité longitudinal apparent de la tige et du moment quadratique de la section de tige I ; I représente la contribution géométrique à la rigidité de la tige en flexion.

Afin de déterminer le module d'élasticité longitudinal apparent de la tige (celui du matériau « bois + écorce » et celui du bois seul), nous avons dans un premier temps calculé le moment quadratique de la tige. Etant donné la géométrie très régulière de nos segments de tige, nous avons supposé que cette valeur était constante sur les 34 centimètres d'échantillon et en moyenne égale au moment quadratique de la section de tige à mi-travée. Les clichés de cette section ont été obtenus soit à partir des scans microtomographiques soit de photographies de la section prises juste après les essais de flexions. Après segmentation de l'image de la section par le logiciel ImageJ (Doube 2017), nous avons pu calculer la valeur du moment quadratique de la section (à l'aide du plugin dédié BoneJ (Doube et al. 2010)).

Flexion 3 points (campagne 2017)

- Méthode :

Les essais de flexion ont été menés en mode 3 points jusqu'à rupture pour la moitié des échantillons de 2017 (5 échantillons par configurations (Témoin, SMa et SMs)). Le choix de la flexion 3 points par rapport à la flexion 4 points est dicté par l'objectif de fléchir jusqu'à la rupture des échantillons. Les essais préliminaires sur tige en flexion 3 et 4 points ont montré qu'en 3 points, la concentration de la force en un point (mi-travée) et l'augmentation de la portée entre appuis rendent l'essai plus pertinent pour la rupture.

Pour la seconde moitié des échantillons (testé uniquement dans leur domaine élastique), la flexion 3 points a également été retenue ici par simple soucis d'homogénéité sur cette campagne.

- Caractérisation du comportement élastique de la tige sous trois types de chargement : flexions unidirectionnelles et de sens opposé :

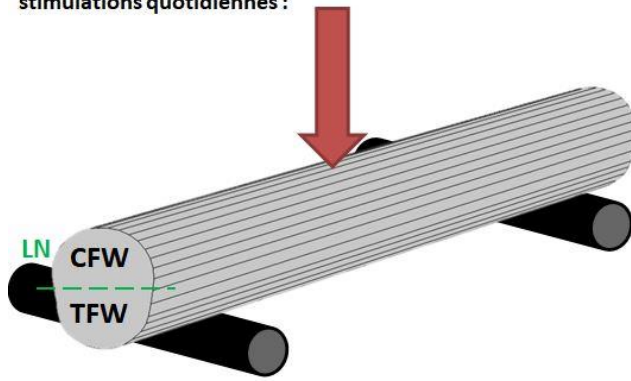
Nous avons émis l'hypothèse qu'un bois formé sous sollicitations de compression répétées (ici CFW) pourraient développer des propriétés particulières et montrer un comportement particulier en compression. De la même manière, on peut supposer qu'un bois formé sous traction (ici TFW) développe des propriétés particulières en traction. Pour tester cette hypothèse, nous avons réalisé deux tests de flexions qui consistaient simplement à retourner l'éprouvette telle manière que le bois formé sous efforts de compression CFW (respectivement le bois formé sous sollicitations de traction TFW) soit testé une première fois en compression (respectivement en traction) au cours de l'essai de flexion (Figure 52a) et inversement lors du deuxième essai (Figure 52b). De plus, nous avons également réalisé un essai de flexion 3 points suivant la direction perpendiculaire aux flexions répétées de tige i.e. suivant le plan neutre de la tige (Figure 52c).

La méthode employée ici est identique à celle de la flexion 4 points :

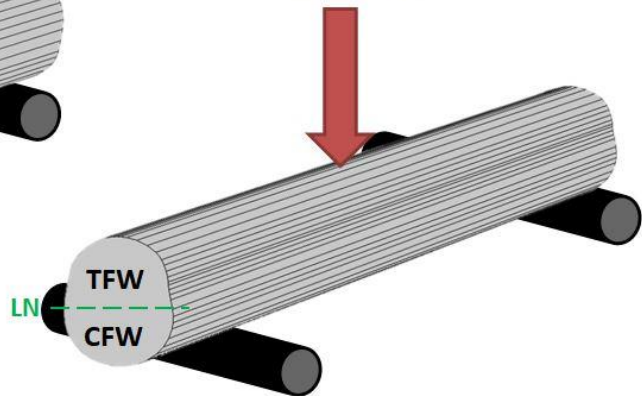
- Mise en contact de l'appui central
- Application de trois cycles préliminaires de charge-décharge dans le domaine élastique
- Application d'un chargement jusqu'à 2‰ de déformation

Comme en 2016, nous avons testé les tiges avec et sans écorce.

a. Flexion 3 points suivant la direction des stimulations quotidiennes :



b. Flexion 3 points suivant la direction des stimulations quotidiennes :



c. Flexion 3 points suivant la direction perpendiculaire aux stimulations quotidiennes :

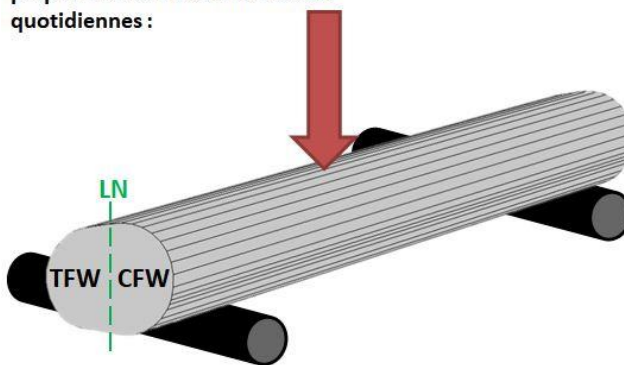


Figure 52: Protocoles de flexions 3 points (campagne 2017). CFW et TFW représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression et de traction. LN est la ligne neutre de la section de tige où les déformations sont théoriquement nulles.

- Caractérisation du comportement à la rupture des tiges :

La méthode développée pour caractériser la rupture des échantillons suit le même schéma que les essais précédents :

- mise en contact de l'appui central
- trois cycles préliminaires de charge-décharge dans le domaine élastique (déformation de 2‰)
- un dernier chargement jusqu'à la rupture de l'échantillon.

Ces essais ont été réalisés sur les tiges de 34 cm des 15 arbres (5 par conditions de croissance).

- Traitement des données :

De la même manière que pour le traitement des essais de flexion 4 points, les données expérimentales acquises par l'INSTRON (force F et déplacement d) ont été analysées par un code Matlab développé pour l'occasion à partir duquel ont été calculées la contrainte

maximale et la déformation maximale grâce aux formules de la théorie des poutres de la Résistance des Matériaux ci-dessous :

$$\sigma_{max} = \frac{F * L * D_{\parallel ou \perp}}{8 * I} \text{ et } \varepsilon_{max} = \frac{6 * D_{\parallel ou \perp} * d}{L^2}$$

Équation 38: Expression de la contrainte maximale et de la déformation maximale appliquées à une poutre en flexion 3 points

En ajustant la partie linéaire de la courbe avec une fonction linéaire, nous pouvons mesurer la rigidité en flexion EI de la tige. Après mesure du moment quadratique par analyse d'image de la section (présenté précédemment pour la campagne 2016), on peut extraire le module d'élasticité longitudinal apparent de la tige (celui du matériau « bois + écorce » et celui du bois seul).

Dans le cas de l'étude du comportement mécanique complet de la tige (domaines élastique et plastique), deux analyses ont été menées (calculées simultanément dans le même code Matlab) pour déterminer le module d'élasticité et la limite élastique :

- **Analyse 1 :** il s'agit de la même méthode que précédemment (étude du domaine élastique en flexion 3 ou 4 points), le module d'élasticité est donnée par la pente de la régression linéaire et la limite élastique est définie par le point à partir duquel la corrélation n'est plus satisfaisante ($R^2 < 0.997$).
- **Analyse 2 :** nous avons interpolé la courbe en totalité par un polynôme du neuvième degré ($R^2 > 0.95$). A partir des valeurs interpolées, nous avons calculé l'évolution la dérivée de la contrainte maximale par rapport à la déformation maximale. Cette évolution correspondait à celle du module d'élasticité. Sur la plage de déformations [0‰ ; 2‰], on calcule la valeur moyenne de la dérivée et on la définit comme la valeur consigne ($E_{consigne}$). La limite élastique (R_{el} ; ε_{el}) correspond au point à partir duquel la dérivée sort de l'intervalle de confiance $E_{consigne} \pm 10\%$. Enfin, le module d'élasticité est calculé comme la moyenne de la dérivée sur l'intervalle des déformations [0 ; ε_{el}].

L'analyse 2 nous a également permis de déterminer une contrainte maximale de rupture (ou module de rupture, MOR). En effet, de l'évolution du nombre dérivée de la contrainte, nous avons calculé une moyenne glissante sur 10 valeurs. Le point à partir duquel cette moyenne s'annulait représentait le point de rupture de la tige (σ_R ; ε_R).

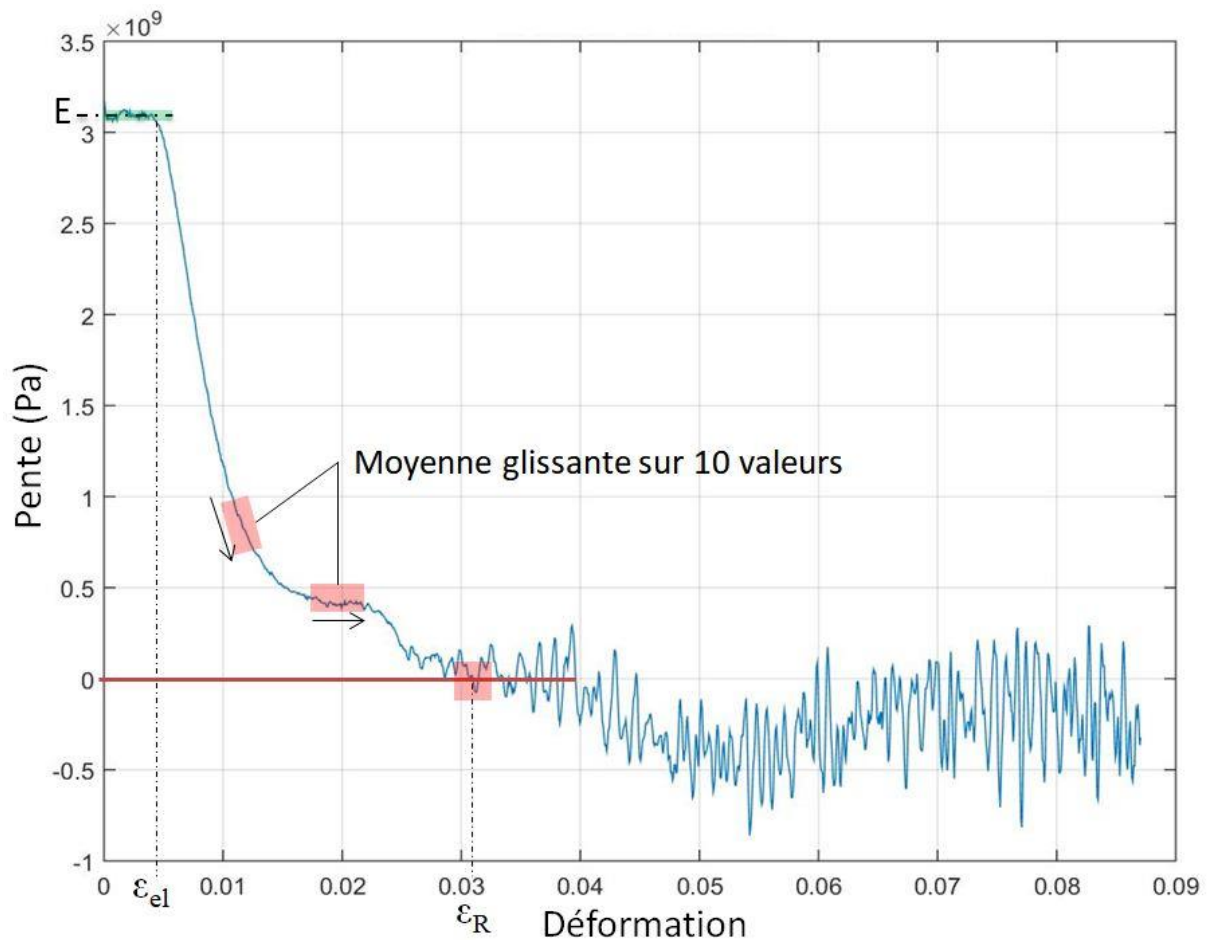


Figure 53: Schéma explicatif de l'analyse 2. Les ordonnées correspondent aux nombres dérivés de la courbe contrainte-déformation. La zone constante correspond à la partie linéaire dans la courbe contrainte-déformation. E est le module d'élasticité, ϵ_{el} la déformation élastique limite et ϵ_R la déformation à la rupture.

- Contrôle du poinçonnement :

Les essais de flexion ont été filmés par une caméra PCO.1600. La caméra est placée à 1m de la presse mécanique de telle sorte que l'on puisse visualiser la totalité de l'éprouvette au cours de l'essai. Ce suivi nous a permis d'estimer l'ampleur de l'éventuel poinçonnement au niveau des appuis. Les films ont été traités dans le logiciel ImageJ (Doubé 2017). La première étape consiste à seuiller les images pour distinguer l'échantillon du fond de l'image (Figure 54 Etape 1). Puis, des régions d'intérêt (ROI) ont été définies sous les appuis centraux et à mi-travée de l'éprouvette en partie inférieure de la tige (Figure 54 Etape 2). Dans chacune de ces zones, nous avons isolé la fibre inférieure de la tige. La position du barycentre de ce segment sur chacune des images du film indique le déplacement de la fibre inférieure au cours de l'essai de flexion soit le déplacement de l'échantillon (Figure 54 Etape 3). Ce déplacement a été comparé avec la mesure de déplacement donnée par l'INSTRON 5565.

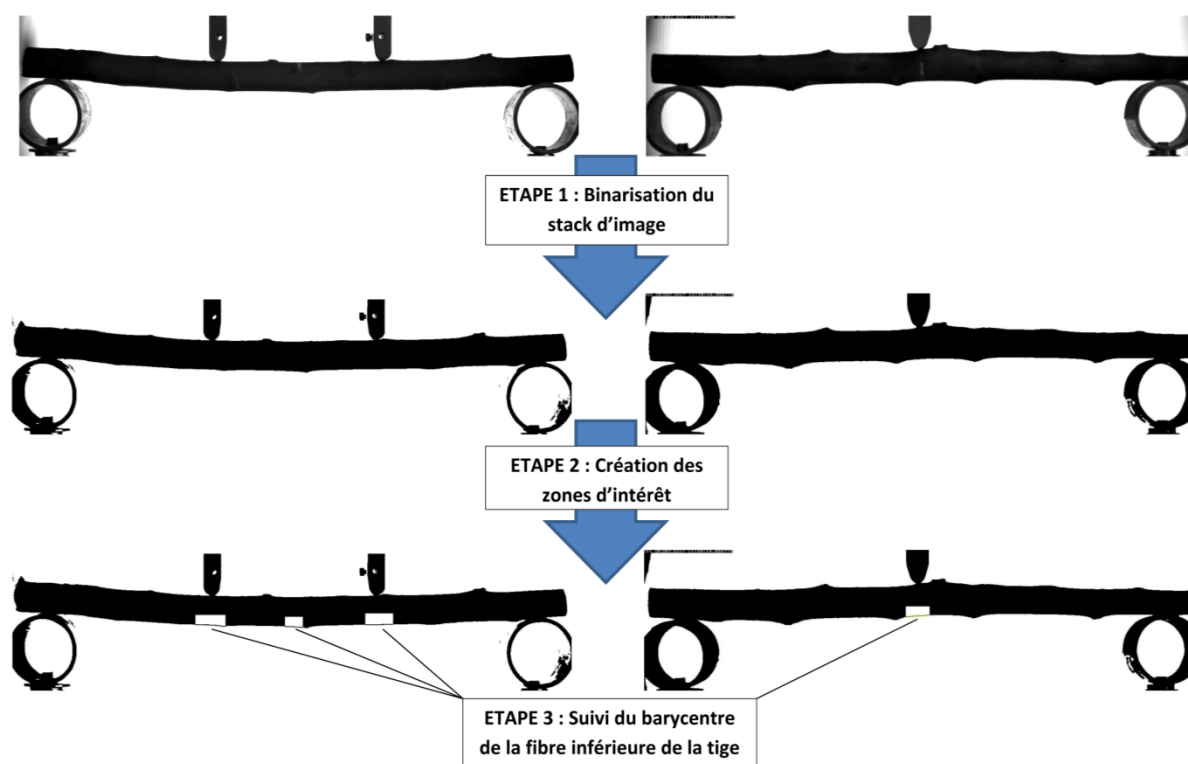


Figure 54: Principe de vérification du poinçonnement au cours d'un essai de flexion. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ.

La différence moyenne entre les valeurs expérimentales extraites de l'INSTRON et de l'analyse d'image a été estimée à 0.17 mm pour la flexion 4 points et à 0.13 mm pour la flexion 3 points. Cependant, la résolution des images est supérieure à cette différence. Le système de contrôle n'est donc pas assez résolutif pour montrer l'existence d'un poinçonnement au cours des essais de flexion. Par conséquent, l'analyse du comportement mécanique de la tige en flexion a été réalisée à partir des données issues de l'INSTRON.

II-1-2/ Mesure de l'infradensité

Nous avons vu dans la synthèse bibliographique que les propriétés mécaniques d'un matériau dépendent fortement de sa densité (ou son infradensité). C'est pourquoi nous avons mesuré l'infradensité du bois des arbres soumis aux différentes conditions de croissance. L'infradensité est définie comme le rapport de la masse sèche de l'échantillon par son volume saturé. La mesure du volume saturé est basée sur le principe d'Archimède (Figure 55). On pose un bécher contenant de l'eau sur une balance de précision et on tare cette balance (Sartorius BP201S d'une précision de 0.1mg). Ensuite, on immerge l'échantillon dans un second récipient immergé lui-même dans l'eau mais suspendu de manière à ce que ce dernier ne touche pas les parois du premier bécher. Ainsi les masses de ce 2^{ème} bécher et de l'échantillon ne sont pas mesurées par la balance. Par contre, le volume d'eau déplacé par l'immersion de l'échantillon génère une force verticale mesurée par la balance de précision.

La valeur donnée par la balance correspond donc au volume saturé de l'échantillon. Il faut noter qu'une part du volume d'eau déplacé est due à l'immersion de la tige tenant le récipient contenant l'échantillon. Cette contribution est quantifiée et soustraite au volume total mesuré pour obtenir uniquement le volume d'eau déplacé par l'immersion de l'échantillon.

La masse sèche des échantillons est mesurée après un passage en étuve à 104°C pendant 24h.



Figure 55: Mesure du volume saturé du bois. Cette mesure appelée pesée hydrostatique suit le principe d'Archimède qui consiste à mesurer le volume d'un échantillon en mesurant le volume d'eau qu'il déplace lorsqu'il est plongé dans un liquide.

Seul le bois est au centre de nos investigations. Nous avons donc mesuré uniquement l'infradensité du bois de la tige, c'est-à-dire sans écorce ni moelle.

II-1-3/ Nombre d'individus par expérimentation

Le nombre total d'individus exploités pour l'élaboration des résultats est réparti de la manière suivante :

Tableau 1 : Nombre d'individus par mesure. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique.

Nombre d'individus	Infradensité	Module d'élasticité	Rigidité de flexion	Déformation élastique limite	Contrainte élastique limite	Contrainte de rupture
T (2016)	5	5	10	/	/	/
T (2017)	5	5	5	5	5	4
SMa (2016)	5	5	10	/	/	/
SMa (2017)	5	5	5	5	5	5
SMs (2017)	5	5	5	5	5	2
SMHa (2016)	4	4	8	/	/	/
SH (2016)	4	4	9	/	/	/

Le nombre peu élevé d'individus SMs (2017) pour la caractérisation de la contrainte de rupture de la tige vient de la forme singulière des tiges testées dont trois des cinq tiges ont glissé au cours de l'essai de flexion dans le domaine plastique.

II-2/ Résultats et discussions

Impact de la croissance sous traitement de flexions répétées sur le comportement mécanique élastique de la tige

Impact sur la rigidité de flexion de la tige (bois + écorce) :

L'augmentation de la croissance secondaire dans la direction des flexions répétées entraîne une forte augmentation du moment quadratique de la section de tige (I), paramètre constitutif de la rigidité de flexion (EI) de la tige (Figure 56). En effet, la rigidité de flexion est multipliée par 3.12 ($p=2.8.10^{-8}$) et par 3.25 ($p=2.04.10^{-5}$) après cinq mois de traitements de flexions asymétriques (respectivement pour 2016 et 2017).

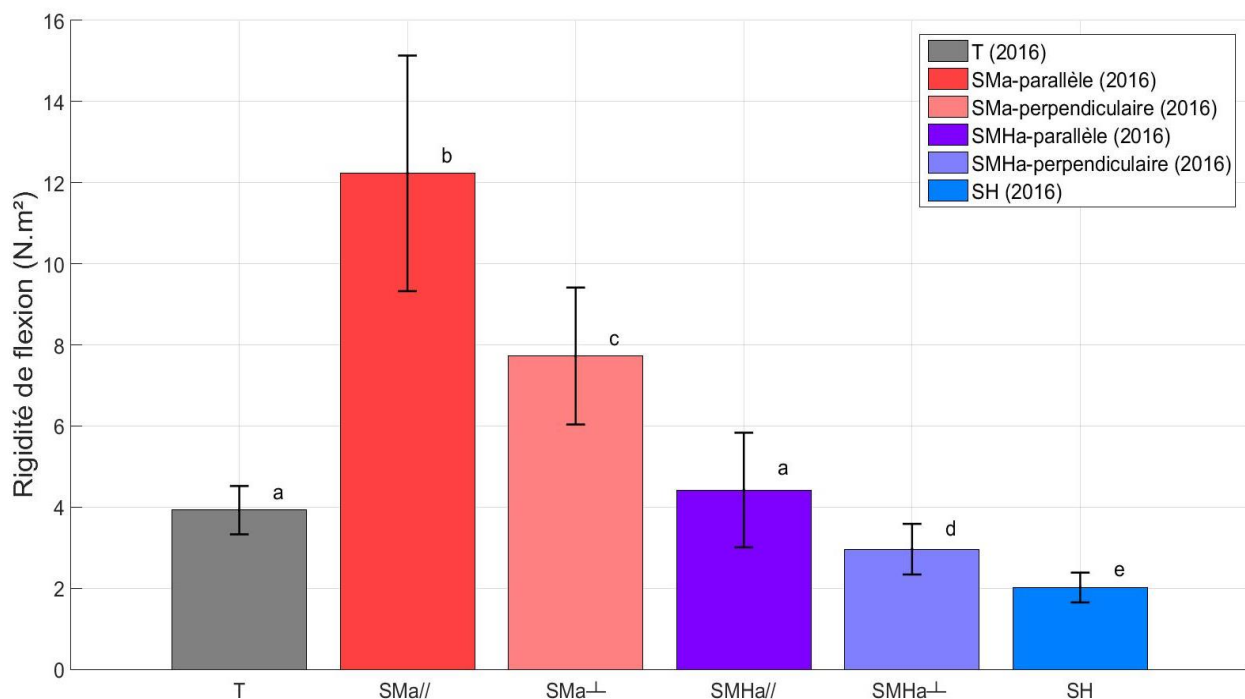


Figure 56: Impact des traitements de flexions asymétriques répétées sur la rigidité des tiges (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. La notion de parallèle // indique qu'il s'agit de la rigidité de flexion dans la direction des flexions répétées alors que le symbole $\perp$ fait référence à la direction perpendiculaire aux flexions répétées (Test de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Les flexions symétriques ont multiplié la rigidité de flexion par 3.56 par rapport aux arbres témoins ($p=5.92.10^{-9}$). On observe aussi une très importante augmentation de EI par les flexions répétées pour les arbres sous stress hydrique : EI est 2.2 fois plus grand pour les arbres SMHa que pour les arbres témoins sous stress hydrique SH ($p=9.10^{-5}$).

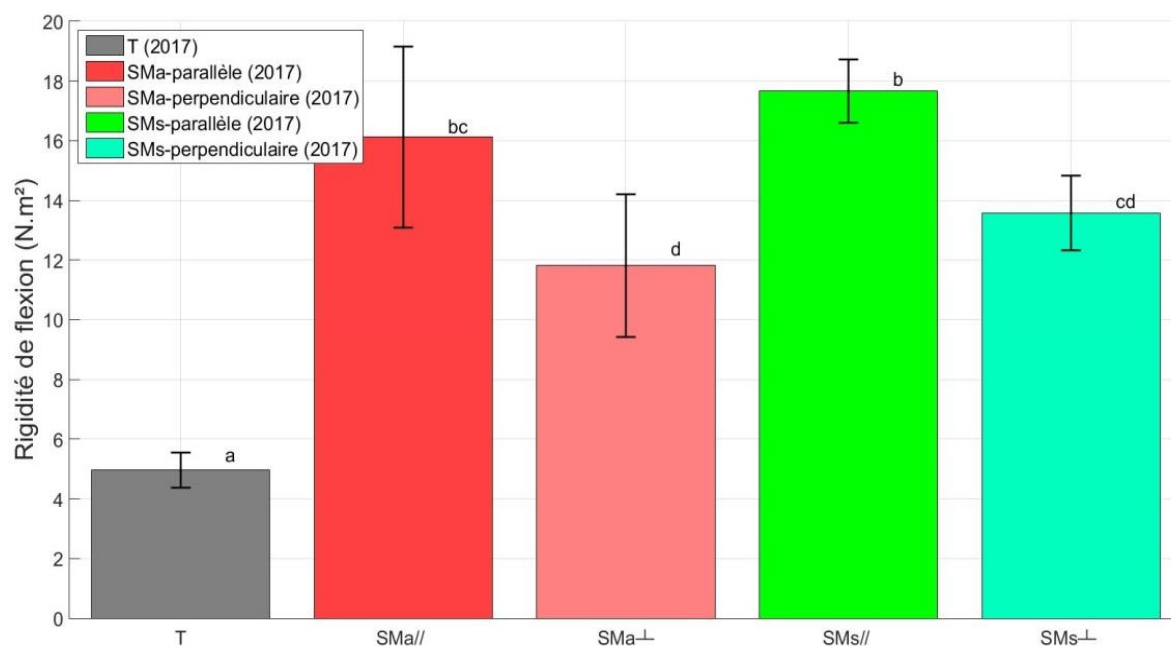


Figure 57: Impact des traitements de flexions répétées sur la rigidité des tiges (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMA) les arbres fléchis asymétriquement et (SMs) les arbres fléchis symétriquement. La notion de parallèle // indique qu'il s'agit de la rigidité de flexion dans la direction des flexions répétées alors que le symbole ⊥ fait référence à la direction perpendiculaire aux flexions répétées (Test de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Enfin, quel que soit l'état hydrique des arbres, les flexions répétées augmentent également de manière importante la rigidité de flexion des tiges dans la direction perpendiculaire aux flexions (Figure 56) :

- x1.97 pour les arbres SMA (2016) et x2.38 pour les arbres SMA (2017) par rapport à leurs arbres témoins (2016 et 2017)
- x1.47 pour les arbres SMHa par rapport aux arbres témoins sous stress hydrique SH
- x2.74 pour les arbres SMs par rapport aux arbres témoins (2017)

Comme cela a été décrit dans des travaux précédents (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski 1989), les flexions de tige ont un fort impact positif sur la croissance secondaire des arbres et de manière préférentielle dans la direction des contraintes de flexion maximales. Cette surcroissance en diamètre conduit toujours à une augmentation significative de la rigidité de flexion (EI). Notre étude souligne le bénéfice mécanique d'une contribution géométrique forte sur la rigidité de flexion de la tige : une augmentation de la rigidité de flexion de 224% pour les arbres SMA et de 271.7% pour les arbres SMs résulte majoritairement d'une augmentation du moment quadratique de 183% pour les arbres SMA et de 244.9% pour les arbres SMs (toutes ces valeurs sont prises sur les arbres de l'expérimentation de 2017). Cette forte contribution de la géométrie de la section de tige sur la rigidité de flexion confirme des calculs précédents (Badel et al. 2015; Fournier et al. 2013) : une faible augmentation du diamètre génère un impact conséquent sur le comportement mécanique de la tige qui peut compenser un bois avec de faibles propriétés mécaniques (ici le module d'élasticité). Nos résultats montrent qu'une croissance secondaire accrue générée par des flexions répétées unidirectionnelles est très bénéfique en matière de rigidité de flexion de la tige. Ce résultat vaut pour les arbres bien irrigués comme pour les arbres en stress hydrique.

Dans le cadre de l'arbre au vent, une analyse complète de l'impact des modulations de croissances sur un éventuel bénéfice adaptatif se doit de prendre en compte l'ensemble des paramètres. En effet, le moment fléchissant engendré par la force de trainée du vent sur le houppier dépend fortement de la hauteur de l'arbre. Fournier et al. (2013) ont établi une analyse mécanique rigoureuse de la sécurité de l'arbre au vent menant à l'établissement d'un facteur de sécurité au vent SW qui intègre la géométrie de l'arbre et la résistance mécanique du bois (élastique ou de rupture) :

$$SW = \frac{4 \times I \times \sigma_c}{c_d \times A_w \times H_w \times F_w \times D_{//}}$$

Équation 39 : Facteur de sécurité de l'arbre au vent

Les composantes de cette équation sont :

- I le moment quadratique de la section de tige,
- σ_c la contrainte longitudinale critique du bois au niveau du collet (contrainte à la rupture ou contrainte élastique limite),
- c_d le coefficient de trainée,
- A_w l'aire de la surface d'exposition du houppier au vent,
- H_w la hauteur du centre d'application de la force de trainée,
- F_w le facteur de forme du vent,
- $D_{//}$ le diamètre de la tige dans la direction de la flexion

Si on intègre l'ensemble de nos résultats relatifs à la croissance et donc aux dimensions des organes impliqués dans cette équation : diminution de la hauteur de l'arbre de 5.3% (SMa) et de 7.8% (SMs), augmentation de 33.5% (SMa) et de 41.4% (SMs) du diamètre $D_{//}$, et augmentation de 183% et 244.9% du moment quadratique (les paramètres c_d , A_w et F_w étant supposés constants), le processus de thigmomorphogénèse conduit à une augmentation du facteur de sécurité au vent SW de 123.9% pour les arbres SMa ($p=2.10^{-10}$) et de 165.1% pour les arbres SMs ($p=5.10^{-12}$) par rapport aux témoins. Une analyse similaire montre que le processus de thigmomorphogénèse a également un fort impact positif sur le facteur SW pour les arbres en stress hydrique (+75.4%, $p=4.10^{-10}$).

Le processus de thigmomorphogénèse impacte donc positivement et très fortement trois des principaux paramètres qui influencent le facteur de sécurité de l'arbre au vent SW :

- le diamètre dans la direction des flexions,
- la hauteur de l'arbre,
- le moment quadratique de la section de tige

Impact des flexions répétées sur le module d'élasticité du bois :

Nous avons vu précédemment l'impact de la thigmomorphogénèse sur la production de bois. Nous nous attachons maintenant aux propriétés de celui-ci et en particulier au module d'élasticité longitudinal E (Figure 58). En 2016 et 2017, les traitements de flexions

asymétriques engendrent une augmentation du module d'élasticité apparent respectivement de l'ordre de 13.4% ($p=0.0102$) et 32.3% ($p=9.10^{-4}$).

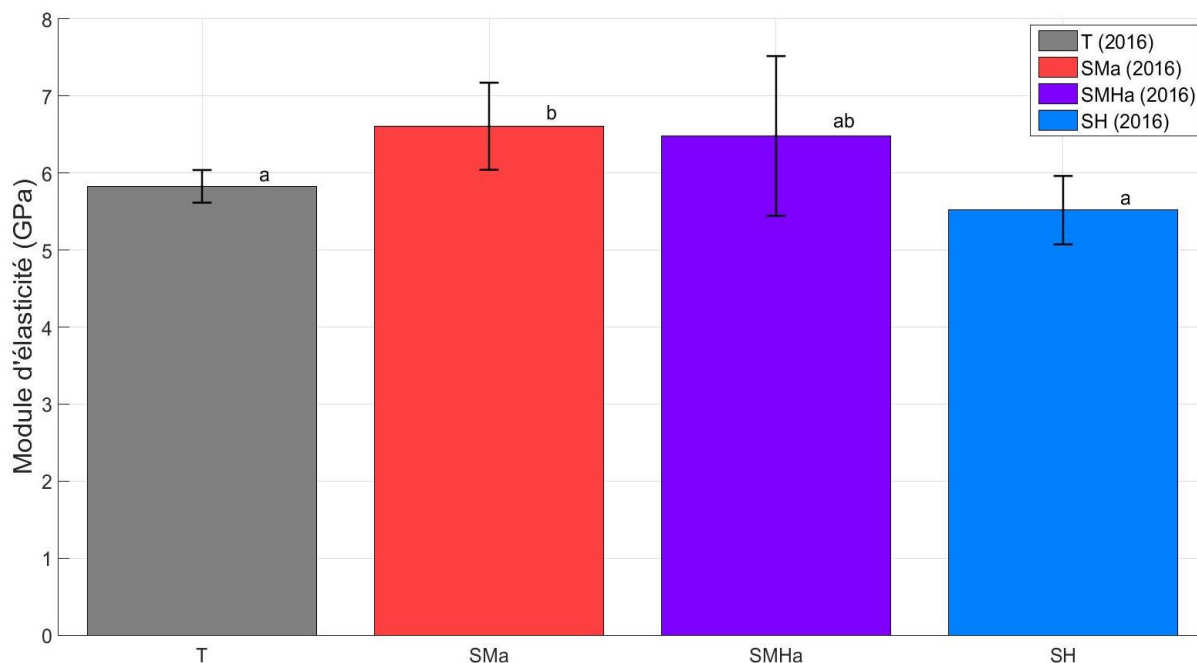


Figure 58: Impact de flexions asymétriques répétées sur le module d'élasticité longitudinal apparent du bois (campagne 2016, test de Student $p<0.05$). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Même si les moyennes semblent indiquer la même tendance pour le traitement symétrique (Figure 59) et pour les arbres en stress hydrique (Figure 58), la variabilité de nos résultats ne nous permet pas d'affirmer un fort impact de la thigmomorphogénèse dans ces deux cas.

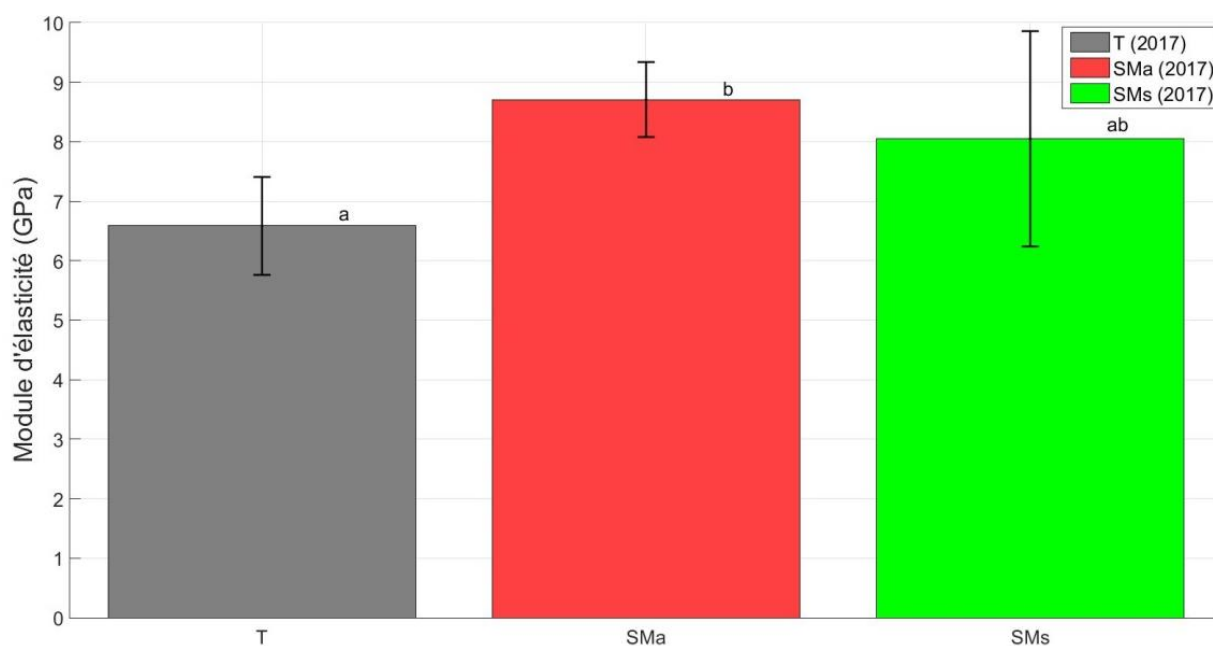


Figure 59: Impact de flexions répétées sur le module d'élasticité longitudinal apparent du bois (campagne 2017, test de Student $p<0.05$). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement et (SMs) les arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Enfin, nous l'avons rappelé dans le chapitre bibliographique, le module d'élasticité est fortement corrélé avec l'infradensité du bois. Nos résultats montrent que l'infradensité (Figure 60) est elle aussi impactée positivement par les flexions répétées ; que ce soit avec les stimulations asymétriques (+9.6% ($p=0.0003$) en 2016 et +12.9% ($p=2.41.10^{-6}$) en 2017) que pour les asymétriques (+15.8% avec $p=2.12.10^{-6}$). Cet impact des flexions répétées est également observable pour les arbres en stress hydrique avec une augmentation de l'infradensité de 14.7% ($p=0.0022$). L'expérimentation de 2017 souligne que les arbres soumis à des flexions répétées symétriques montrent un bois légèrement plus dense que les arbres soumis aux stimulations asymétriques (+2.6% avec $p=0.029$).

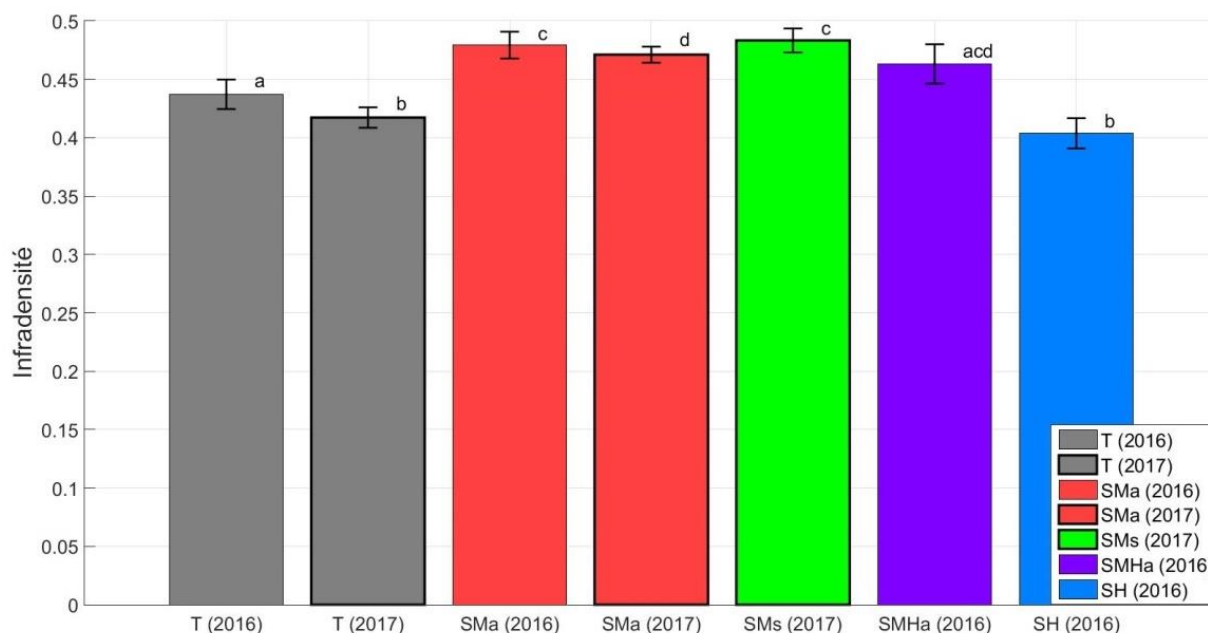


Figure 60: Impact des flexions répétées sur l'infradensité moyenne du bois (Test de Student $p<0.05$). Les histogrammes à contour noir correspondent à la campagne 2017. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Dans la littérature, plusieurs travaux, sur peupliers hybrides et *Abies fraseri*, ont montré que les flexions répétées de tige diminuaient le module d'élasticité longitudinal du bois (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski 1989). Dans notre étude, les flexions répétées ne semblent pas dégrader le module d'élasticité du bois que ce soit pour les arbres bien irrigués ou sous stress hydrique. Au contraire, le module d'élasticité du bois des arbres soumis aux flexions asymétriques augmente significativement. Ces résultats sont assez remarquables dans un contexte de surcroissance secondaire due aux flexions répétées. On pourrait faire l'hypothèse contraire car l'augmentation de croissance est souvent accompagnée d'un milieu plus poreux et souvent moins rigide. Les résultats sur l'infradensité sont cependant tout à fait cohérents avec nos modules d'élasticité : les flexions répétées augmentent l'infradensité du bois quel que soit leur état hydrique. Cette augmentation de l'infradensité du bois de flexion avait également été rapportée dans les travaux de Kern et al (2005). Ces résultats sur l'augmentation simultanée de l'infradensité et du module d'élasticité sont cohérents entre eux vu que la littérature décrit une corrélation positive entre le module d'élasticité du bois et son infradensité (Clair and Thibaut 2014; Guitard and Elamri 1987; Yang and Evans 2003). Il faut toutefois nuancer ces résultats qui sont nos résultats macroscopiques à l'échelle de la tige qui

inclut le bois formé sous les contraintes environnementales mais également le bois formé avant les traitements. C'est pourquoi nous proposerons dans le chapitre 3 des investigations locales permettant de caractériser uniquement le bois formé au cours de la période des traitements de flexions répétées.

Impact du sens de la sollicitation de flexion sur des arbres soumis à des flexions répétées asymétriques

Nous avons fait l'hypothèse que le bois CFW formé toujours sous sollicitations de compression (respectivement TFW en traction) pouvait montrer des propriétés mécaniques particulières en compression (resp. en traction). Les essais de flexions spécifiques que nous avons réalisés en ce sens ne montrent aucun changement significatif sur la rigidité de flexion des tiges donc du module d'élasticité ce qui nous permet de conclure que le module d'élasticité en compression est égal à celui en traction. Il serait intéressant aussi d'investiguer si le sens de la sollicitation a un impact dans la zone plastique et en rupture de la tige. Souhaitant utiliser le bois de ces éprouvettes pour d'autres investigations, nous n'avons pas mené ces études jusqu'à ces zones d'endommagement.

Impact des traitements de flexions répétées sur le comportement post-élasticité (plasticité et rupture) de la tige

L'expérimentation de 2017 a permis de caractériser également le comportement plastique des tiges d'arbres soumis aux traitements de flexions répétées. Nous avons observé que les traitements de flexions répétées engendraient une diminution de la limite élastique de la tige (déformation élastique limite (Figure 61) et contrainte élastique limite R_{el} (Figure 62)).

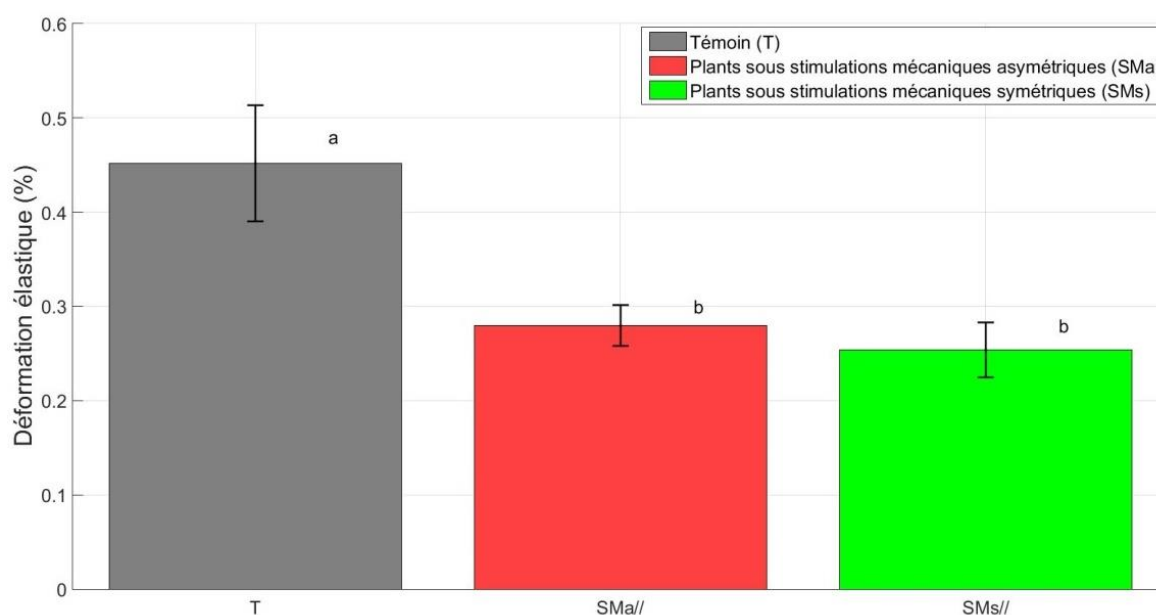


Figure 61: Impact des flexions répétées sur la déformation élastique limite de la tige (campagne 2017, test de Student $p < 0.05$). (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écarts types.

Nous avons constaté une diminution de 38.1% ($p=1.8.10^{-4}$) et 36.6% ($p=1.2.10^{-4}$) respectivement pour la déformation élastique limite et la contrainte élastique limite des arbres soumis aux flexions asymétriques (SMa) ainsi qu'une baisse de 43.8% ($p=9.4.10^{-5}$) et 38.2% ($p=7.5.10^{-5}$) pour les arbres soumis aux flexions symétriques (SMs).

Concernant la rupture des échantillons (Figure 62), nous avons observé une rupture dans la zone sous compression. Nos essais montrent une forte augmentation du MOR pour les arbres soumis aux flexions répétées asymétriques et symétriques (respectivement +35.8% ($p=0.003$) et +28.8% ($p=0.04$)) par rapport aux témoins. Il est important de noter que ces essais ont été réalisés sur 5 échantillons par configurations. Néanmoins, la contrainte à la rupture MOR n'a pu être calculée que sur 2 échantillons des arbres soumis aux flexions répétées symétriques SMs ; la forme asymétrique de la section de ces tiges conduisant à une instabilité au cours des essais qui ne permet pas de les analyser au-delà de la zone élastique.

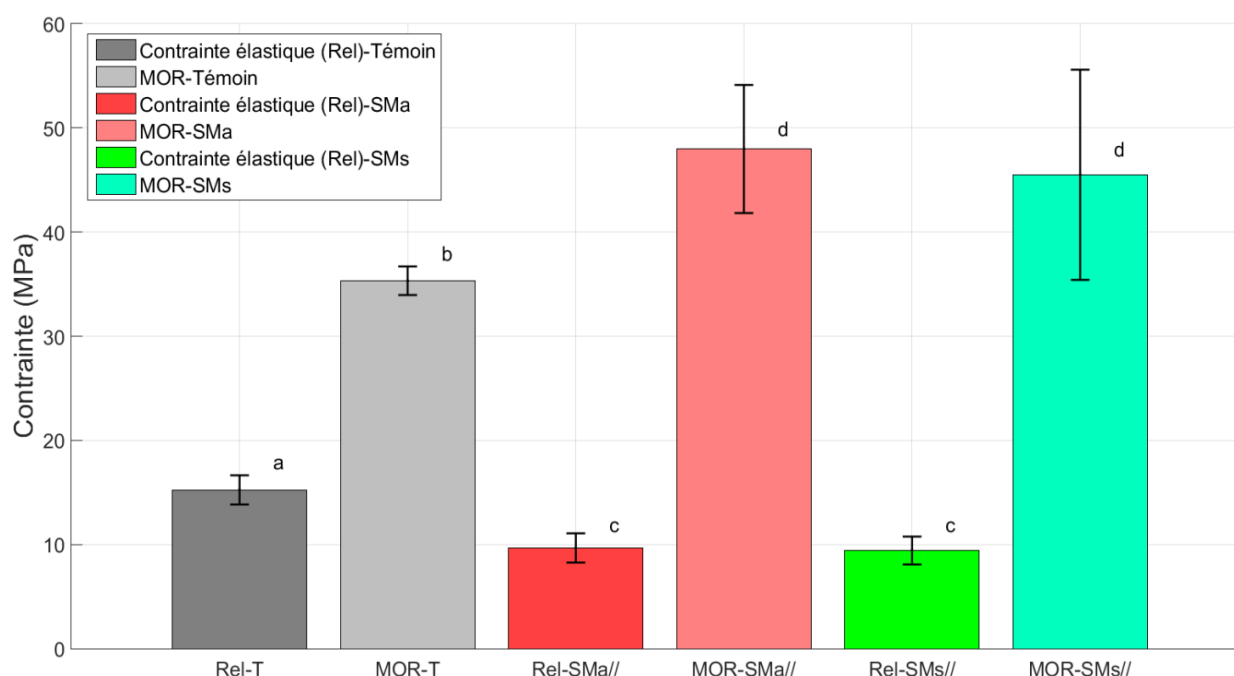


Figure 62: Impact des traitements de flexions répétées sur la contrainte élastique limite de la tige R_d et sur son module de rupture MOR (campagne 2017, test de Student $p<0.05$). (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Les résultats présentés ci-dessus (Figure 62) montrent que l'acclimatation à des flexions répétées, aussi bien asymétriques que symétriques, engendre une forte diminution de la limite élastique de la tige (en contrainte et en déformation) mais une augmentation de son module de rupture. L'abaissement de la limite élastique des tiges des arbres acclimatés aux flexions répétées a pour conséquence que lors de flexions ultérieures, les tiges de ces arbres entreront précocement dans la zone plastique par rapport aux tiges des arbres témoins. Ce résultat nous interroge sur la stratégie pour un jeune arbre d'entrer en plasticité plus rapidement : on peut faire l'hypothèse adaptative d'une stratégie de reconfiguration face au vent des jeunes arbres (stratégie d'évitement), en permettant une plus grande déformation dans cette zone comme

cela a été démontré dans les ripisylves (*Populus nigra* L.) pour faire face aux crues (Hortobagyi et al. 2017) ou au contraire d'un trade-off fonctionnel.

La valeur plus élevée du MOR des tiges des arbres SMA et SMs, et par conséquent l'écart plus important entre la contrainte élastique limite R_{el} et le MOR des tiges de ces arbres, montre qu'une fois la zone de plasticité atteinte, la résistance du bois des arbres témoins se dégrade plus rapidement que celle des arbres acclimatés aux flexions répétées : l'acclimatation des arbres aux flexions répétées permet à leur bois d'être plus résistant à de grandes déformations lors de vents de forte intensité. Telewski et Jaffe (1986a) ont également montré sur un clone de *Pinus taeda* que les tiges des arbres acclimatés à des perturbations mécaniques étaient capables de supporter un chargement plus élevé en flexion avant rupture que les tiges des arbres non sollicités. Par contre, les travaux de Kern et al. (2005) semblent montrer sur des peupliers hybrides, que le MOR n'était pas modifié par des perturbations mécaniques (5 clones sur 7) ; voire il est même diminué pour deux clones de peupliers soumis à ces perturbations mécaniques. Cette différence entre nos résultats et ceux des travaux de Kern et al. (2005) pourrait provenir du dispositif expérimental de flexions utilisé sur les jeunes arbres. En effet, Kern et al. (2005) appliquaient aux peupliers 20 flexions symétriques par jour pendant environ 3-4 mois (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000) ; une flexion consistant à l'inclinaison de la tige à -45° puis $+45^\circ$ par rapport à la verticale, et ce, quelle que soit la phase de croissance de l'arbre malgré la prise en diamètre des peupliers. L'intensité de la perturbation a très fortement augmentée pendant l'expérimentation et a pu probablement endommager la tige en fin d'expérimentation lorsqu'elle avait un diamètre plus important. Cet élément de protocole expérimental pourrait expliquer le fait que le bois acclimaté de leur expérimentation ait une résistance à la rupture (MOR) plus faible que celle du bois des arbres de notre expérimentation.

II-3/ Résultats marquants sur la modulation des propriétés mécaniques de la tige

Cette partie sur les modulations des propriétés mécaniques de la tige par l'acclimatation des arbres aux traitements de flexions répétées met en lumière quatre points importants :

- Premièrement, le processus de thigmomorphogénèse engendre la formation d'une tige avec une rigidité de flexion beaucoup plus élevée que celle des tiges des arbres non fléchis. Ce gain en rigidité est fortement dû à la surcroissance secondaire des tiges, en particulier dans la direction des flexions qui entraîne une ovalisation de la section. Ces résultats ont fait l'objet d'un article (Niez et al. 2018).
- Deuxièmement, cette surproduction de bois n'entraîne pas une dégradation de sa qualité ; au contraire, le bois des arbres fléchis possède une infradensité et un module de rupture plus élevés que le bois formé sans stimuli. Son module d'élasticité est égal à celui du bois des arbres témoins (cas du bois formé sous

- stimulations symétriques) voire même supérieur (cas du bois formé sous stimulations asymétriques).
- D'autre part, un point étonnant a été soulevé concernant la diminution de la limite élastique de la tige des arbres acclimatés aux traitements de flexions répétées. Ce résultat nous questionne sur le bénéfice adaptatif d'une telle modulation de propriété. Cependant, la surcroissance secondaire des arbres fléchis conduit à une très forte augmentation du moment quadratique de la section des tiges soit in fine à l'augmentation de leur rigidité de flexion. Il faut donc des forces d'intensité bien plus élevée pour déformer irréversiblement les arbres soumis aux flexions répétées (SMa, SMs) que pour déformer les arbres non sollicités. Cela pourrait donc suggérer qu'il n'est pas nécessaire pour les arbres fléchis d'avoir une limite élastique de tige élevée.
 - Enfin, les propriétés macroscopiques des bois des arbres soumis aux flexions asymétriques et symétriques étant identiques, il semblerait donc que la symétrie des flexions n'a aucun impact sur les propriétés à l'échelle de la tige (moyenne des propriétés du bois de toute la section).

III/ Modélisation : contribution mécanique de l'ovalisation de la section en formes singulières

III-1/ Matériel et méthode

L'objectif de cette modélisation est de déterminer la contribution de la forme de la section de la tige sur son comportement mécanique macroscopique. Pour cela, nous avons modélisé cinq sections de tige caractéristiques : 4 sections théoriques (2 sections circulaires et 2 sections elliptiques) qui nous servent de repères comparatifs et 3 sections issues de sections expérimentales (1 section typique représentant les arbres témoins d'aire A1, 1 section typique représentant les arbres soumis à des flexions asymétriques (SMa) d'aire A2 et 1 section typique représentant les arbres soumis aux flexions symétriques (SMs) d'aire A3). Les contours de ces sections expérimentales sont directement extraits par segmentation d'image avec le logiciel ImageJ (Figure 63 Etape 1 et 2). Les sections théoriques sont créées de telle sorte que leur aire soient égales à celles des sections expérimentales des arbres SMa et SMs : une paire de section (circulaire, elliptique) d'aire A2 et une d'aire A3. L'ovalisation des sections elliptiques théoriques ont été choisie de manière à être cohérente avec les mesures expérimentales de croissance.

Nous avons ensuite recréé cinq poutres à partir de ces sections via le logiciel Comsol 5.3 (Figure 63 Etape 3) afin de déterminer l'impact de la géométrie des sections de tige sur la répartition des contraintes mécaniques. Après leur maillage avec le logiciel Comsol 5.3, nous

avons simulé le comportement mécanique de chacune de ces poutres. La configuration adoptée est la flexion simple d'une poutre :

- encastrée à une extrémité et libre à l'autre extrémité (modèle d'encastrement de la tige dans le sol)
- soumise à une force ponctuelle appliquée sur leur extrémité libre (modèle d'application d'une force liée au vent sur le houppier)
- de telle sorte que le CFW (resp. TFW) soit sollicité en compression (resp. en traction)
- constituée du même matériau (module d'élasticité et coefficient de Poisson identiques), l'objectif étant de caractériser la contribution mécanique de la forme de la section de tige

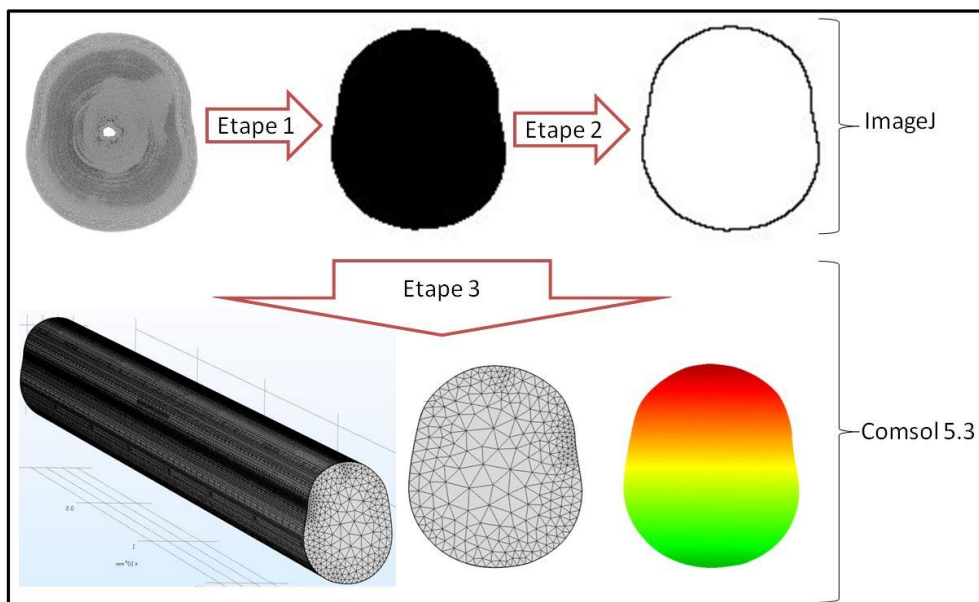


Figure 63: Création des poutres pour la modélisation. Exemple de la section issue des arbres soumis à des flexions répétées asymétriques SMA.

La simulation mécanique par éléments finis (Comsol 5.3) permet alors de calculer la distribution des contraintes engendrées lors du test de flexion. La distribution des contraintes est observée sur la section à mi-travée des poutres (au milieu) afin de se placer suffisamment loin des perturbations extérieures pour satisfaire à l'hypothèse de Saint-Venant.

III-2/ Résultats et discussions

Comme nous avons pu le voir dans les parties précédentes, les arbres soumis à des flexions répétées se dotent de sections de tige particulières qui peuvent prendre plusieurs géométries : une section ovalisée (cas des arbres sous stimulations symétriques SMs (Figure 64h)) ou en forme de « poire » (cas des arbres sous stimulations asymétriques SMA (Figure 64e)). On peut donc s'interroger sur le bénéfice mécanique éventuel de telles sections de tige.

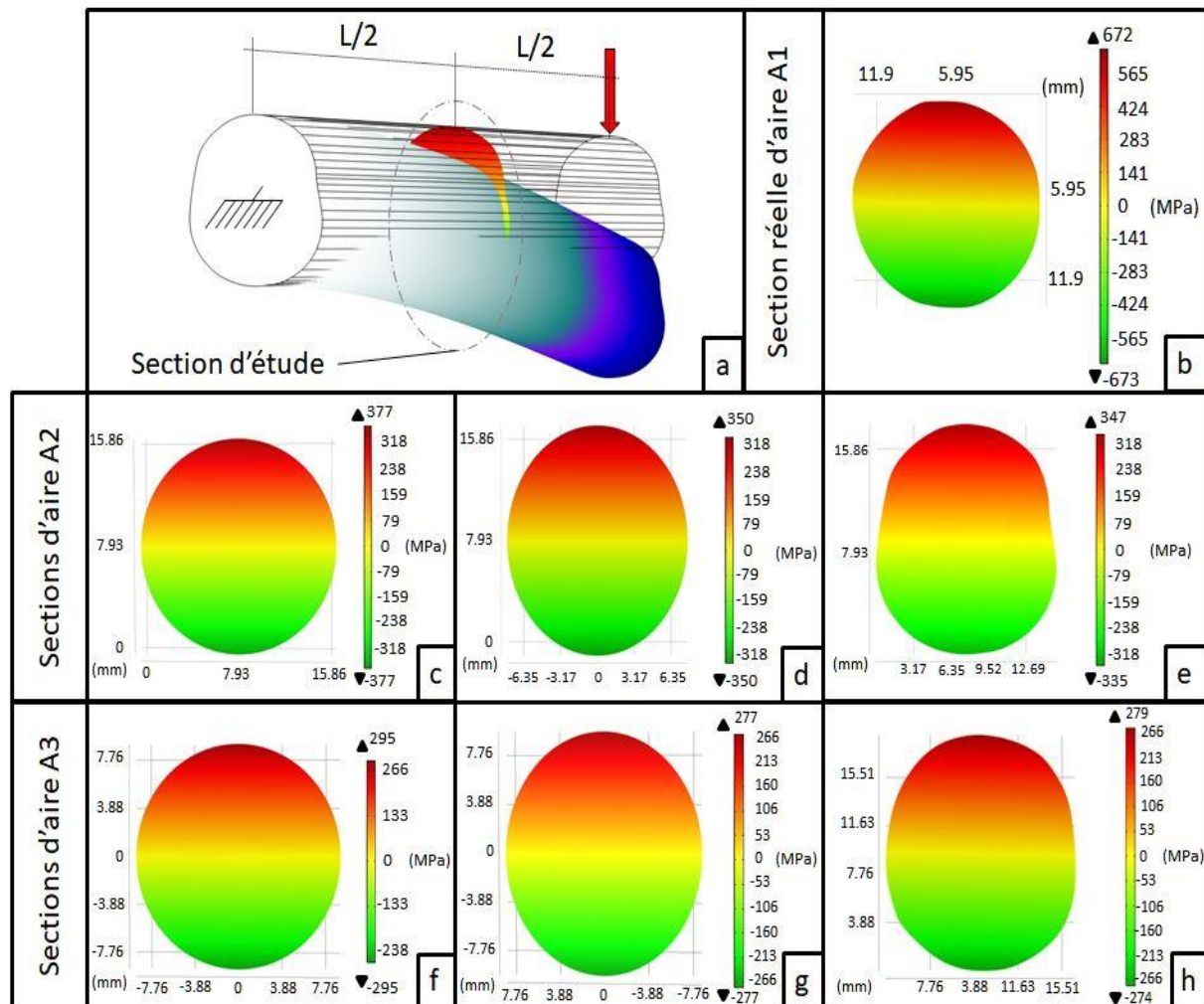


Figure 64: Contribution de la géométrie de la section de tige sur son comportement mécanique en flexion - Impact de la thigmomorphogénèse. Modélisation aux éléments finis de la distribution des contraintes au sein d'une section de tige soumise à de la flexion simple. Le rouge représente l'intensité des contraintes de traction et le vert celle des contraintes de compression. L'échelle de couleur est ajustée pour chaque graphique.

Nous avons simulé le comportement mécanique de l'ensemble des tiges modélisées par éléments finis. La comparaison entre les arbres avec des sections de tige d'aire différente (Figure 64b, c et f) montre le bénéfice mécanique très important de l'augmentation de la croissance ($A1 < A2 < A3$) sous la forme d'une diminution des contraintes longitudinales maximales en périphérie de la section. Par exemple, le modèle montre qu'une augmentation

de l'aire de la section de 47.4% (resp. +73.6% pour la section A3) mène à une diminution des contraintes longitudinales maximales d'environ 44% (resp. -56%). Une telle stratégie est très couteuse car seule la matière la plus éloignée de la ligne neutre doit résister aux niveaux maximum de contraintes au cours d'une flexion alors que la biomasse allouée à proximité de la ligne neutre contribue que faiblement à la rigidité de flexion de la tige.

Comparons maintenant les bénéfices mécaniques d'une modulation de la forme de la section pour une quantité de biomasse identique (aire égale). Pour cela, nous avons comparé le comportement mécanique d'une tige de section elliptique (Figure 64d et g) d'aire A2 et A3 respectivement à celui de tige circulaire d'aire A2 et A3. Ces formes de section sont très similaires à celles observées sur les arbres traités en flexions répétées montrant une allocation de biomasse préférentielle suivant la direction des flexions quotidiennes. Les simulations du modèle mécanique montrent que l'ovalisation de la section diminue les contraintes longitudinales maximales de 7.3% (Figure 64d) et 6.3% (Figure 64g) par rapport à des sections circulaire de même aire. Ces résultats mettent en lumière le bénéfice mécanique d'une allocation préférentielle de biomasse le long de la direction des contraintes maximales de flexion qui diminue les contraintes longitudinales maximales (et donc les déformations) que subissent les cellules ; les maintenant ainsi éloignées des gammes de contraintes à risque.

Les scenarii présentés ci-dessus considèrent uniquement une allocation symétrique de biomasse entre les zones formées sous compression (CFW) et celles formées sous traction (TFW). Au regard des observations des sections de tiges de notre expérimentation, nous avons étudié le cas d'une allocation de biomasse asymétrique entre CFW et TFW. Nous avons donc comparé le comportement mécanique d'une tige ayant réalisé une allocation de biomasse symétrique (circulaire) et d'une tige ayant réalisé une allocation de même intensité (aire A2) mais à section en forme de « poire » construite à partir d'une section expérimentale d'un arbre soumis à des flexions asymétriques SMa (Figure 64e). Les simulations de comportement en flexion montrent que la forme en « poire » engendre une diminution de 7.9% des contraintes longitudinales maximales de traction et de 11.1% des contraintes longitudinales maximales de compression par rapport à une section circulaire d'aire identique (Figure 64c). En effet, l'allocation accrue vers le CFW déplace la ligne neutre vers la zone en compression ; réduisant ainsi les efforts en compression lors de la flexion. Or, il est intéressant de noter que vu sa structure cellulaire anisotropique, le bois est moins résistant en compression qu'en traction : lorsque les cellules longitudinales subissent de la compression, on assiste très rapidement à un phénomène de flambement local des parois cellulaires (Bariska and Kucera 1985; Deng et al. 2012; Navi and Heger 2005a). La comparaison de cette forme à celle des sections circulaire et elliptique montre que cette forme asymétrique améliore la résistance mécanique de la tige en flexion par une optimisation de la distribution périphérique de la biomasse suivant les zones à forts risques de rupture mécanique.

Pour finir, nous avons modélisé le comportement mécanique d'une tige en flexion dont la section a été construite à partir de celle d'un arbre soumis à des flexions symétriques SMs. Les résultats du modèle mécanique montrent que chez ces arbres, l'allocation de biomasse s'étant établie de manière assez symétrique par rapport à la ligne neutre, le comportement

mécanique est similaire à celui d'une tige de section elliptique (-7.2% côté subissant la compression et -5.4% du côté subissant la traction).

La distribution anisotrope de biomasse, préférentiellement dans les zones de fortes sollicitations mécaniques, conduit à la diminution des contraintes mécaniques maximales et contribue donc à la sécurité mécanique de la tige. La différence d'allocation de biomasse entre la zone en compression et celle en traction corrobore l'hypothèse selon laquelle l'arbre perçoit le signe des déformations mécaniques qu'il subit et modifie la formation du bois en conséquence. Les peupliers semblent ainsi suivre deux stratégies pour adapter au mieux leur bois face à de futures contraintes de flexions asymétriques : une production plus importante de biomasse dans le CFW afin de diminuer les contraintes de compression subies et une formation de fibres avec couche G dans le TFW pour renforcer la résistance du TFW en traction grâce à leur faible AMF (Roignant et al. 2018). Face à des flexions symétriques, la meilleure stratégie semble être, toutefois, l'ovalisation de la section dans la direction des sollicitations mécaniques de plus forte amplitude.

III-3/ Résultats marquants sur la contribution géométrique à la tenue mécanique

Ce modèle mécanique permet de souligner à quel point la modulation de la distribution de la biomasse au sein de la section de tige améliore son comportement mécanique réduisant considérablement le risque de casse :

- si les stimulations sont asymétriques alors la section de tige est asymétrique. L'arbre alloue la biomasse de façon asymétrique mais dans les zones de sollicitations maximum : il forme dans la zone du bois sollicité en traction (TFW) une proportion plus importante de fibre avec couche G (Roignant et al. 2018) et il alloue plus de biomasse dans la zone en compression (CFW) ce qui a pour conséquence de réduire les contraintes longitudinales de compression ; lesquelles sont un point faible de rupture.
- si les stimulations sont symétriques alors sa section de tige reste symétrique par rapport à la ligne neutre mais montre une section elliptique.

Ces résultats confortent les résultats de Roignant et al. (2018) qui montraient que les arbres perçoivent à la fois l'amplitude et le signe des déformations qu'ils subissent. Ils montrent surtout le bénéfice adaptatif de la distribution spatiale de la biomasse dans des zones particulières sur le comportement mécanique de la tige (Niez et al. 2018).

IV/ Conclusions du chapitre 2

La thigmomorphogénèse a été définie comme les réponses physiologiques des plantes à un environnement mécanique fluctuant. D'un point de vue biomécanique, ce chapitre met en lumière l'impact majeur du traitement de flexions répétées sur la formation du bois en quantité et sur le comportement mécanique de la tige. Nous avons montré en particulier que cette acclimatation reste un élément dominant de la croissance secondaire même en cas de stress hydrique. Cela suggère que l'acclimatation à ces flexions répétées est un besoin vital pour le soutien mécanique de l'arbre et sa survie à long terme. Par le biais de flexions unidirectionnelles (asymétriques et symétriques), périodiques et contrôlées de tige de jeunes peupliers, nous avons pu démontrer que les traitements de flexions asymétriques et symétriques génèrent une croissance radiale et une allocation de biomasse préférentielles vers les zones de la tige qui subissent les contraintes les plus élevées. Cette réponse se traduit essentiellement par l'augmentation du diamètre de la tige dans la direction des flexions engendrant par conséquent une croissance secondaire anisotrope menant à des sections de tige ovalisées. Cette ovalisation de section augmente considérablement la rigidité de flexion des tiges. Pour autant, la surcroissance radiale n'entraîne pas une dégradation de la qualité du bois : le module d'élasticité du bois reste au moins égal à celui du bois des arbres non sollicités et les arbres acclimatés résistent mieux à de grandes déformations de flexions. De plus, les arbres soumis à des flexions répétées asymétriques développent des sections plus spécifiques i.e. ces arbres allouent plus de biomasse dans la zone du bois soumise aux efforts de compression (CFW) que dans la zone soumise aux efforts de traction (TFW). Le modèle mécanique aux éléments finis montre que cette distribution localisée de la biomasse produite dans la tige est un moyen très efficace de moduler de manière asymétrique la distribution spatiale des contraintes dans la section de tige et de réduire les risques de rupture dans les zones du tronc les plus faibles mécaniquement. La symétrie des flexions répétées conduit à la symétrie de la section des tiges par rapport à la ligne neutre (les zones de part et d'autre de la ligne neutre sont autant soumises à des efforts de compression qu'à des efforts de traction). Leur comportement mécanique est alors similaire à celui d'une tige à section elliptique.

D'un point de vue écophysologique, ces réponses de modulations fortes de croissance nous interrogent sur la manière dont les arbres arrivent à produire la biomasse nécessaire à leur acclimatation mécanique sans pour autant modifier leurs systèmes racinaires et foliaires (responsables de l'approvisionnement de l'arbre en nutriments).

Tableau 2: Tableau récapitulatif des effets des flexions répétées de tige sur la croissance des arbres, l'allocation de biomasse et le comportement mécanique de la tige. (SMs) correspond aux arbres fléchis symétriquement, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement et (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique. Les arbres (SMs) et (SMa) sont comparés aux arbres témoins (T) et les arbres (SMHa) aux arbres sous stress hydrique (SH). Le signe « + » indique un bénéfice par rapport à la propriété du bois de référence et le signe « - » indique une dégradation de la propriété par rapport à celle de référence. Le symbole « = » indique qu'aucune différence significative n'a été trouvée.

	Flexions répétées symétriques (SMs)	Flexions répétées asymétriques (SMa)	Flexion répétées asymétriques + stress hydrique (SMHa)
Croissance primaire	-	-	-
Croissance secondaire	++	++	++
Ovalisation	+15-16%	+15-16%	+15-16%
Biomasse (racines)	+	=	
Biomasse (tige)	++	++	
Biomasse (feuilles)	=	=	
Rigidité de flexion (EI)	++	++	++
Module d'élasticité	=	+	=
Contrainte élastique limite	--	--	
Déformation élastique limite	--	--	
MOR	++	++	
Infradensité	+	+	+

Ce chapitre a été l'occasion de traiter de l'impact de la thigmomorphogénèse sur le comportement mécanique à l'échelle de l'organe qu'est la tige. En ce qui concerne le bois, nous n'avons ici évalué que des propriétés mécaniques moyennes qui d'une part intègrent le bois formé sous stress mais aussi le bois formé avant les traitements et d'autre part sans faire la distinction entre le bois formé sous contraintes de compression et celui formé sous contraintes de traction. Or, si on fait un petit parallèle avec les bois de réaction, et si l'on se réfère aux résultats récents de Roignant et al. (2018) sur l'anatomie de ces bois, on peut faire l'hypothèse que ces différents stress conduisent à des propriétés différentes dans ces deux zones. Le chapitre suivant s'attache à la caractérisation à l'échelle tissulaire des propriétés hydrauliques et mécaniques de ces bois particuliers.

Chapitre 3 : Impact des traitements de flexions répétées sur les propriétés fonctionnelles du bois vert

L'objectif des travaux présentés dans ce chapitre est de caractériser les propriétés hydrauliques et mécaniques à l'échelle tissulaire, d'une part du bois formé uniquement pendant les traitements de contraintes environnementales (flexions répétées et/ou stress hydrique) et d'autre part en prenant soin de distinguer les sollicitations de traction des sollicitations de compression. Pour ce faire, nous avons développé des méthodes d'échantillonnage et de caractérisation locales de propriétés qui seront détaillées avant chaque présentation des résultats. Nous mènerons nos investigations sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert dans l'arbre.

I/ Impact des traitements de flexions répétées asymétriques sur les propriétés hydrauliques du bois vert

Les essais de caractérisation des propriétés hydrauliques du bois ont duré 13 semaines. Les mesures ont été réalisées sur le « segment d'étude » juste après prélèvement dans la serre. Une semaine type de caractérisation hydraulique était la suivante :

- Lundi :
 - prélèvement segments de tige (34cm)
 - enrobage des segments de tige dans de la paraffine pour stabiliser leur état hydrique
 - scan à la micro-tomographie à rayons X pour déterminer l'état natif d'embolie des échantillons
 - mesure de la conductance hydraulique locale à l'aide du Xyl'EM
- Du mardi au vendredi :
 - mesure de la sensibilité à la cavitation des échantillons par microtomographie à rayons X (un échantillon par jour).

Les différentes méthodes utilisées pour la caractérisation de la conduction et de la sensibilité à la cavitation sont détaillées dans les deux parties ci-dessous.

I-1/ Matériel et méthode

I-1-1/ Mesure locale de la conductivité hydraulique

Contrairement à la majorité des études précédentes sur la conductivité hydraulique d'une tige, nous ne cherchons pas déterminer la conductivité hydraulique intégrée de la section de tige mais celle des différents types du bois formés pendant les périodes de traitements : CFW, TFW et bois en zone neutre. Pour réaliser cette étude locale, nous avons élaboré un dispositif spécifique s'inspirant d'une étude sur le bois de compression chez *Picea abies* (Mayr and Cochard 2003). L'échantillon de tige est relié via un réseau de tuyaux à deux appareils : un Xyl'EM en entrée de tige (extrémité basse de tige) et un débitmètre externe (5g/h) en sortie de tige (extrémité haute de tige). Le Xyl'EM permet d'imposer une surpression en entrée

d'échantillon. La différence de pression entre l'entrée et la sortie de la tige engendre un flux d'eau au travers de la tige. En sortie d'échantillon, trois aiguilles de seringue (diamètre 1.6mm) sont insérées localement ; une pour chaque zone d'intérêt de la section du xylème (CFW, TFW et bois en zone neutre). A l'aide d'un système de raccord en T et de vannes ainsi que du débitmètre externe, nous avons pu mesurer le débit du flux traversant chacune de ces zones de bois et en déduire la conductivité hydraulique de ces zones selon l'équation 7 décrite au chapitre 1.

La même méthodologie a été appliquée pour les échantillons des arbres non soumis à des flexions quotidiennes afin de caractériser uniquement le bois formé au cours de la saison de végétation (témoins et stress hydrique). Tous les branchements ainsi que les mesures se réalisent sous eau afin d'éviter l'entrée de bulles d'air dans le réseau hydraulique. Le dispositif expérimental est représenté sur la Figure 65 ci-dessous.

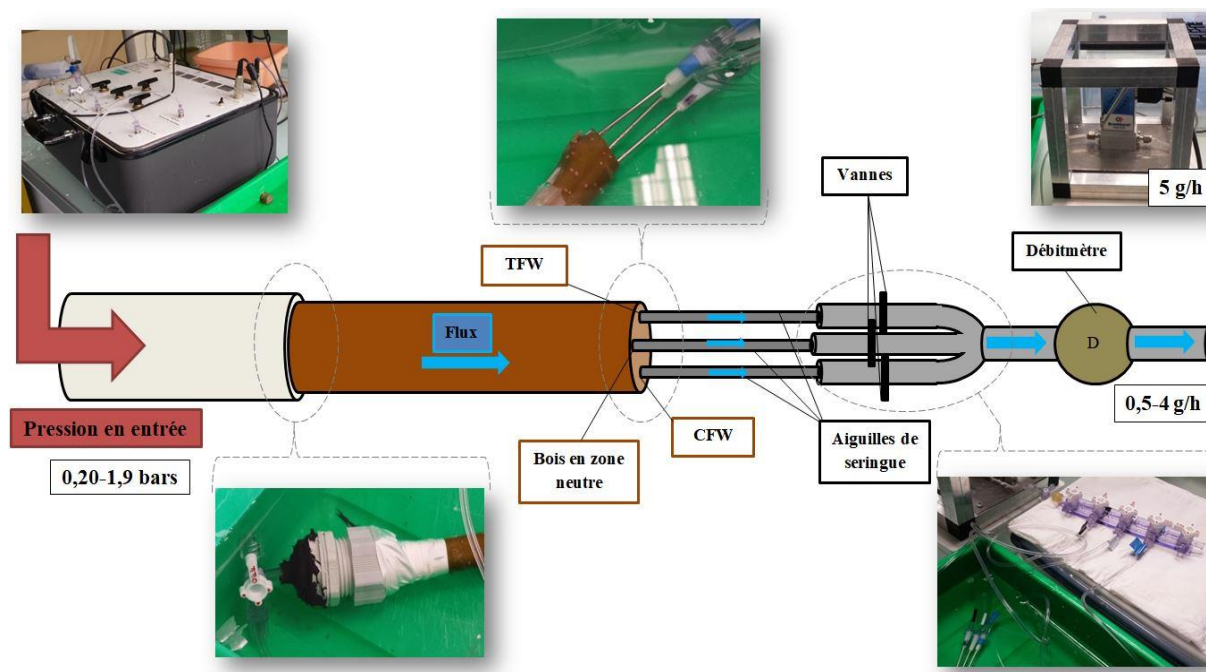


Figure 65: Dispositif de mesure locale de la conductivité hydraulique des trois zones du xylème (CFW, TFW et bois en zone neutre). Le Xyl'em applique une pression contrôlée en amont de l'échantillon et la mesure du débit généré est réalisée par un débitmètre de précision à la sortie de 3 aiguilles plantées dans le xylème. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.

L'objectif est de mesurer la conductivité hydraulique maximale des différentes zones du xylème. Pour s'affranchir d'une éventuelle embolie dans les vaisseaux du xylème, nous procédons à un « flush » de la tige. Ce « flush » consiste à imposer une forte pression en entrée d'échantillon pour engendrer un flux d'eau important qui remplit les vaisseaux embolisés et chasse les bulles d'air de la tige. Chaque tige est soumise à 20 minutes de « flush » avant la mesure de conductivité hydraulique. Les aiguilles sont ensuite insérées dans les zones d'intérêt. Grâce à un système de vannes, la mesure de la conduction hydraulique est réalisée successivement pour les trois zones d'intérêt après stabilisation du flux généré par le Xyl'em.

I-1-2/ Mesure locale de la sensibilité à la cavitation

Observation non-destructive par microtomographie à rayons X :

L'objectif de cette deuxième expérimentation est d'élaborer les courbes de vulnérabilités à la cavitation à l'échelle tissulaire du bois formé sous flexions répétées asymétriques. Il s'agit donc de quantifier l'évolution de l'embolie dans les différentes zones du xylème (CFW, TFW et bois en zone neutre) au cours d'une mise en tension progressive des colonnes d'eau. Cette caractérisation locale de la vulnérabilité à la cavitation n'est rendue possible que par l'utilisation de la technique d'observation non destructive qu'est la microtomographie à rayons X. Le protocole spécifique que nous avons établi est le suivant. La tension sur les colonnes d'eau est appliquée par centrifugation sur les segments de tige de 34cm durant 5 minutes (Figure 66). L'échantillon est ensuite placé dans le microtomographe (Nanotom, GE) et scanné. L'échantillon est maintenu verticalement sur une platine de rotation grâce à un dispositif (socle muni de sangles et d'un aimant) que nous avons développé pour cette expérimentation. Ce dispositif s'adapte aux différents diamètres de tige testés et se positionne aisément sur la platine grâce à son aimant. L'échantillon est placé de telle sorte que la zone imagée soit focalisée sur le milieu du segment de tige ; partie de l'échantillon qui subit la tension hydraulique la plus forte. Un scan en microtomographie consiste à acquérir un grand nombre de projections 2D à partir desquelles on peut reconstruire la section de l'échantillon de tige à mi-travée. Dans nos conditions expérimentales, nous avons réalisé 1000 projections durant la rotation complète de l'échantillon sur 360°. L'ajustement du diamètre de l'échantillon (de 10.6 à 17.9 mm) avec le champ d'observation conduit à une résolution finale sur les images variant entre 5.8 et 9 μm . Lors des scans successifs après chaque étape de centrifugation, les échantillons sont toujours placés de façon identique afin de pouvoir recalculer les zones d'intérêt dans le temps.

Afin d'éviter le séchage de l'échantillon au cours des 20 minutes de scan microtomographique, les échantillons sont enrobés de paraffine. La paraffine présente aux extrémités de l'échantillon est enlevée avant chaque centrifugation afin de ne pas limiter l'expulsion de l'eau contenue dans les vaisseaux vers l'extérieur.

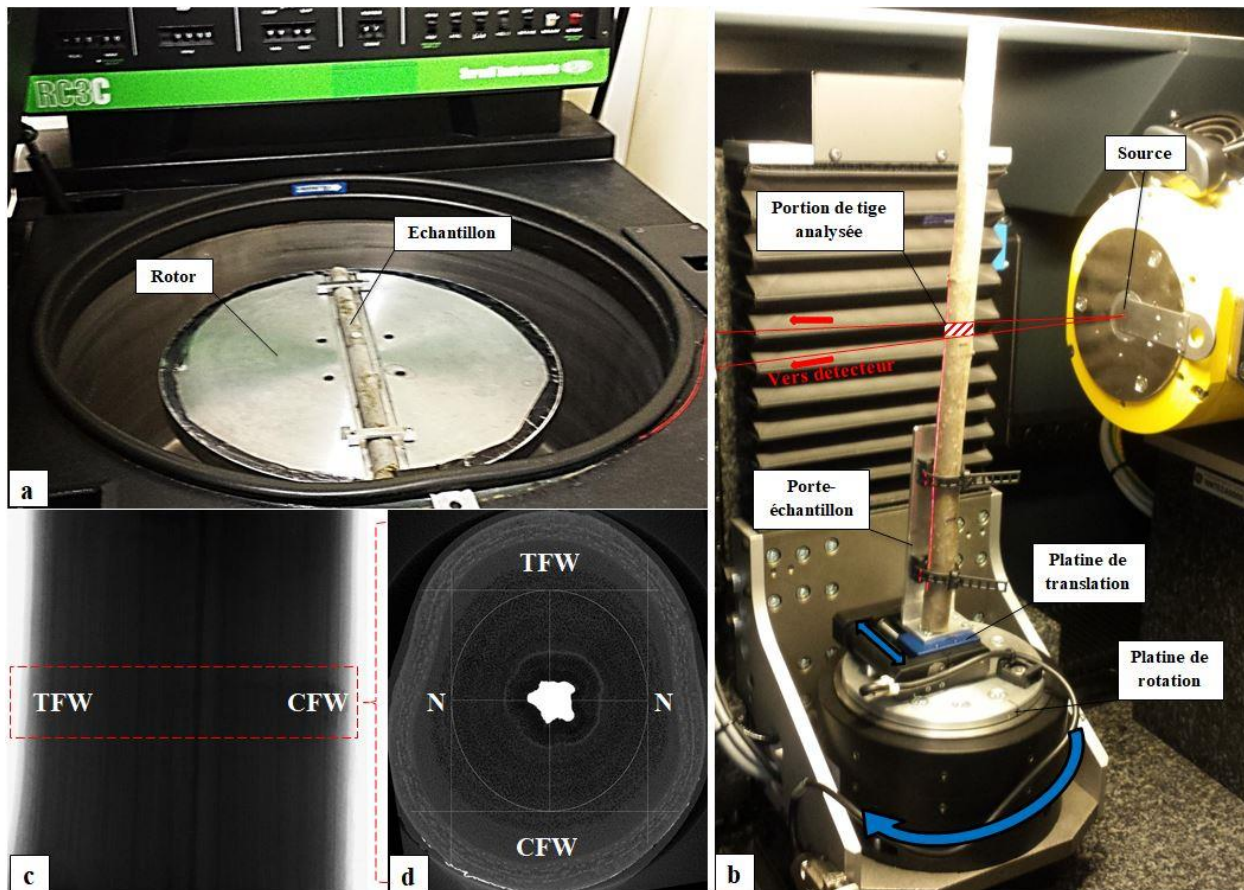


Figure 66: Les étapes de la mesure de vulnérabilité à la cavitation. (a) Centrifugation de l'échantillon, (b) Scan par microtomographie à rayons X, (c) Projection 2D de la tige et (d) coupe transversale après reconstruction 3D. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction, CFW celui formé sous sollicitations de compression et N celui formé en zone neutre.

Traitement des images de microtomographie :

Les scans 3D permettent d'extraire une coupe virtuelle au milieu de l'échantillon où l'on distingue clairement les vaisseaux embolisés. Chaque image correspond à un niveau de tension hydraulique ; soit 11 images par échantillon au cours de la mise en tension des colonnes d'eau (soit un total d'environ 430 scans de microtomographie). Ces images sont traitées à l'aide des logiciels ImageJ et Matlab pour construire les courbes de vulnérabilité locales des différentes zones de bois.

Dans le logiciel ImageJ, les 11 images correspondant aux différents niveaux de tension hydrauliques d'un même échantillon ont été regroupées dans des stacks sur lesquelles nous avons appliqué un protocole de traitement spécifique (Figure 67). La zone du bois formé avant la période des sollicitations a été supprimée de l'analyse (Figure 67b). Sur l'aire restante, correspondant au bois formé pendant les flexions répétées et/ou stress hydrique (zone jaune sur la Figure 67c), nous avons sélectionné trois zones d'étude : CFW, TFW et zone neutre (Figure 67d). Ces différentes zones ont été appliquées au stack dans son ensemble c'est-à-dire qu'elles étaient identiques pour toutes les images d'un même échantillon. Les images du stack ont été seuillées de telle manière que seuls les vaisseaux embolisés apparaissent (Figure 67e). Le logiciel calcule ensuite l'aire totale des vaisseaux embolisés sur chaque image. Nous avons ainsi obtenu l'évolution de l'aire embolisée pour chacun de nos échantillons.

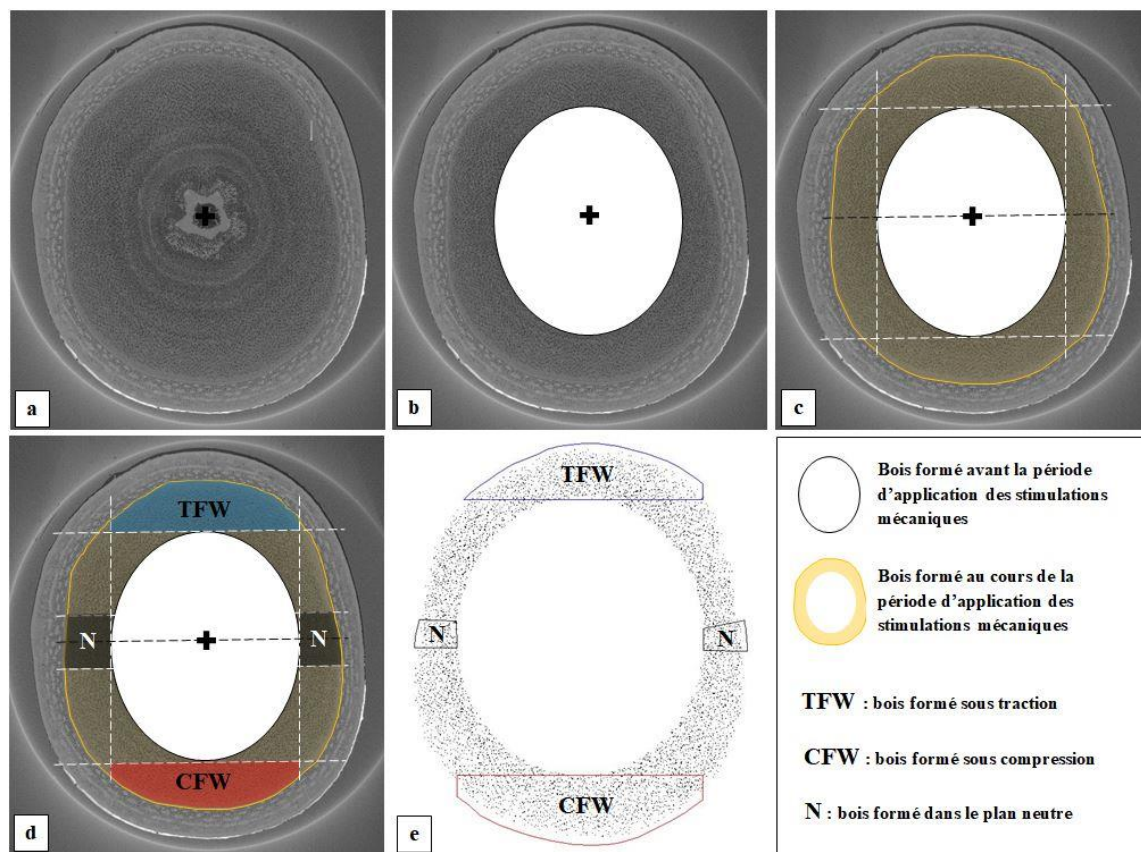


Figure 67: Protocole du traitement des images issues de la microtomographie à rayons X. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction, CFW celui formé sous sollicitations de compression et N celui formé en zone neutre.

Nous avons développé un code Matlab afin de tracer les courbes de vulnérabilité. Pour calculer un pourcentage d'embolie, il est nécessaire d'avoir une mesure de référence de l'ensemble du réseau hydraulique. Nous avons utilisé pour cela l'image correspondant à un niveau de tension de 40 bars, niveau suffisant pour emboliser l'ensemble des vaisseaux sur nos peupliers. Nous avons ensuite mesuré, pour chaque niveau de tension, le pourcentage d'aire de vaisseaux embolisés ; ce qui nous a permis de tracer les courbes de vulnérabilité des différents types de bois formé (96 courbes de vulnérabilité au total) selon l'équation 18 présentée dans le chapitre 1.

A partir des courbes de vulnérabilité (exemple en Figure 68), nous avons pu extraire quatre paramètres caractérisant « la sûreté hydraulique » du bois : le taux d'embolie native du bois (i.e. embolie présente lors de l'échantillonnage à la fin de la saison de croissance des arbres), le P50, le P90 ainsi que la pente de la courbe de vulnérabilité au point de pression P50. Le P50 correspond à la tension qui engendre une perte de conduction de 50% du xylème et le P90 est la tension limite à laquelle on considère que le xylème n'est plus en mesure de conduire la sève brute ce qui engendre la mort de l'arbre. Enfin, la pente de la courbe de vulnérabilité renseigne sur la largeur de la gamme des tensions auxquelles les vaisseaux sont les plus sensibles i.e. gamme des tensions où la majeure partie de la cavitation se déroule.

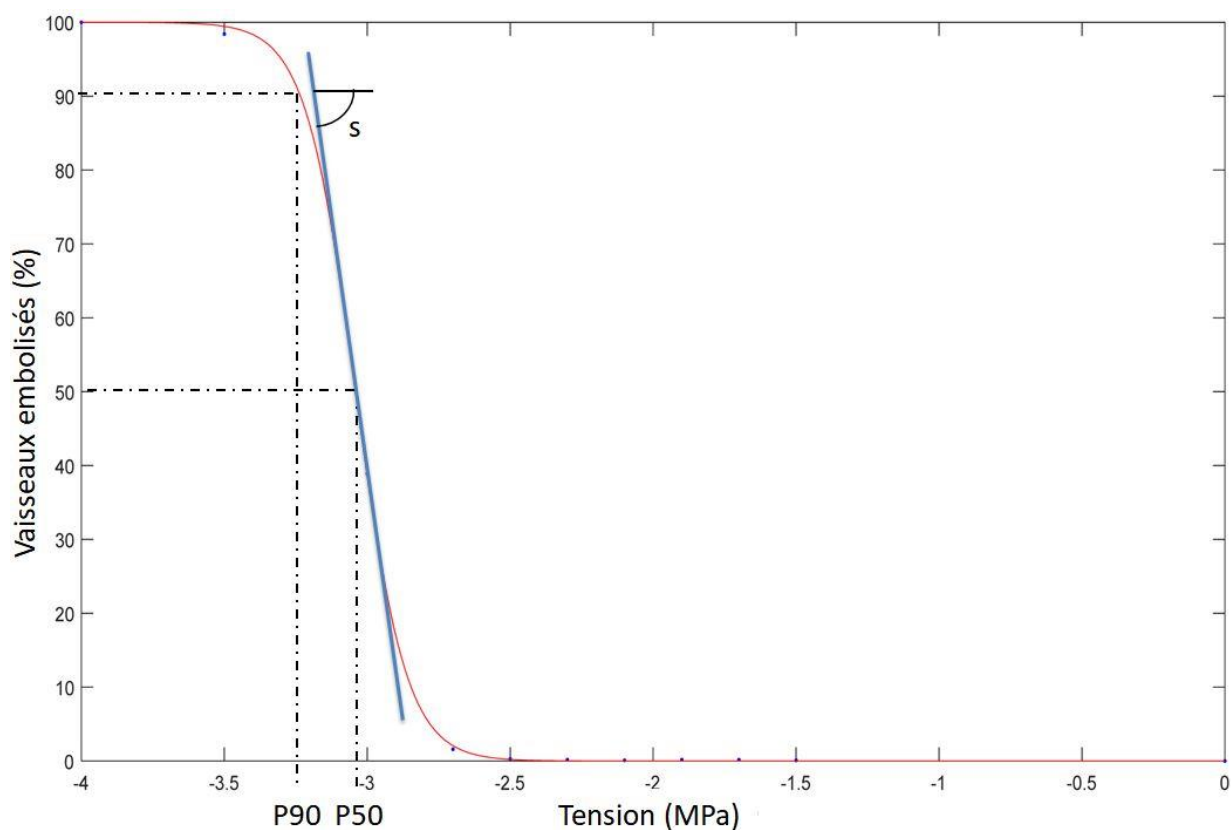


Figure 68: Exemple de courbe de vulnérabilité. P50 et P90 représentent les pressions pour lesquelles le bois a perdu 50% et 90% de sa capacité à conduire la sève brute. Le paramètre s est la pente de la courbe de vulnérabilité au point P50. Il renseigne sur la largeur de la gamme des tensions auxquelles les vaisseaux sont les plus sensibles.

I-1-3/ Nombre d'individus testés

Le nombre total d'individus qui nous a permis d'établir les tendances présentées dans la partie suivante se répartit de la manière suivante :

- 11 arbres témoins soit 11 échantillons de bois Témoin
- 10 arbres soumis aux flexions asymétriques soit :
 - 10 échantillons dans la zone de bois CFW
 - 10 échantillons dans la zone de bois TFW
 - 10 échantillons dans la zone de bois de la zone neutre
- 9 arbres soumis aux flexions asymétriques et au stress hydrique soit :
 - 9 échantillons dans la zone de bois CFW des arbres sous stress hydrique (SMHa-C)
 - 9 échantillons dans la zone de bois TFW des arbres sous stress hydrique (SMHa-T)
 - 9 échantillons dans la zone de bois de la zone neutre des arbres sous stress hydrique (SMHa-N)
- 9 arbres sous stress hydrique soit 9 échantillons de bois formé sous stress hydrique

Les paramètres présentés ci-dessous ont été calculés pour ces 77 échantillons de bois.

I-2/ Résultats et discussions

Impact du traitement de flexions asymétriques sur la conduction de la sève brute

Les résultats des conductivités hydrauliques des différents types de bois présentent de grandes variabilités. Cela est sans doute dû à la méthode même mise en place pour la mesure de ce paramètre qui semble finalement peu adaptée pour des échantillons longs (34 centimètres) mais de diamètre assez faible engendrant des points d'insertion des aiguilles très proches les uns des autres (Figure 69). Cette proximité plus ou moins importante selon les échantillons pourrait causer des interférences (compaction des tissus autour des aiguilles) plus ou moins prononcées sur la mesure de la conductivité hydraulique du bois. A ce facteur vient s'ajouter bien évidemment la variabilité « naturelle » du bois qui à cette échelle est particulièrement grande. La petitesse de la zone de mesure renforce donc cet effet car l'effet de quelques vaisseaux en plus ou en moins dans la zone de mesure de l'aiguille peut avoir des conséquences importantes sur la conduction hydraulique.

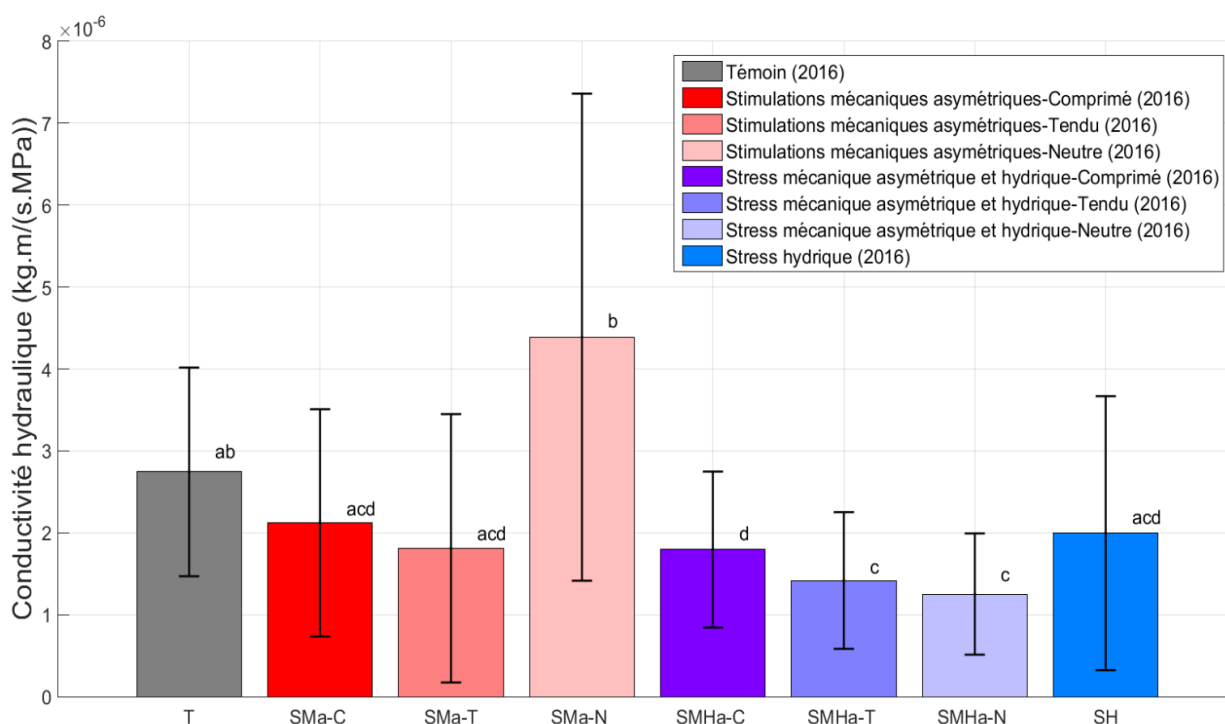


Figure 69: Impact des flexions asymétriques sur la conductivité hydraulique du bois (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Toutefois, quelques tendances se dessinent notamment au sein des bois des arbres soumis aux traitements de flexions. Nous avons pu constater une diminution significative de la conductivité hydraulique des bois CFW (formé sous efforts de compression) et TFW (formé sous efforts de traction) par rapport aux bois de la zone neutre respectivement de -52% ($p=0.025$) et -59% ($p=0.011$). On observe cependant aucune différence entre la conductivité

hydraulique du bois CFW et celle du bois TFW. Cette tendance n'est pas retrouvée chez les arbres soumis également à un stress hydrique. Au contraire, nous observons une plus grande conductivité hydraulique de leur bois CFW par rapport à leur bois neutre (+43%, $p=0.032$) ainsi que par rapport à leur bois TFW (+27%, $p=0.022$). De plus, aucune différence significative n'a été observée entre le bois TFW et le bois de la zone neutre.

Ces résultats semblent corroborer des travaux précédents. Kern et al. (2005) avait rapporté que l'application de flexions bidirectionnelles sur des peupliers hybrides engendrait une diminution significative de la conductivité hydraulique spécifique du bois de flexion due à une diminution de la fréquence des vaisseaux dans le bois ainsi qu'une diminution du diamètre des vaisseaux (diamètre réel et diamètre hydraulique) et de l'aire de leur lumen. Cette modulation anatomique a également été observée chez des *Liquidambar styraciflua* soumis à des stimuli vibratoires de 30 secondes (Neel and Harris 1971). Dans le cas de flexions unidirectionnelles, Roignant et al. (2018) a constaté que des flexions répétées similaires à nos traitements engendraient une diminution de 14.2% de la fréquence des vaisseaux dans le bois des zones soumises aux déformations CFW et TFW. De plus, le diamètre moyen des vaisseaux du bois TFW était également plus faible que celui des vaisseaux des bois CFW et de la zone neutre (-8.1%). Or dans le chapitre 1, nous avons vu que la conductivité hydraulique d'un réseau hydraulique est fortement tributaire du diamètre des conduits formant ce réseau hydraulique. Il est donc tout à fait logique de trouver une conductivité hydraulique des bois formé sous sollicitations mécaniques CFW et TFW plus faible que celle d'un bois formé sans perturbations mécaniques (bois de la zone neutre). Roignant et al. (2018) fait l'hypothèse que la fréquence des vaisseaux du bois serait pilotée uniquement par l'intensité des déformations mécaniques appliquées au bois tandis que leur diamètre serait tributaire du signe des déformations mécaniques que subissait le bois. Nos résultats semblent cependant montrer l'influence seule de l'intensité des déformations mécaniques sur la conductivité hydraulique du bois sachant qu'aucune différence significative de conduction hydraulique n'est observable entre les bois CFW et TFW.

Enfin, les résultats sur les arbres sous flexions répétées asymétriques et sous stress hydrique (SMHa) semblent surprenants car ils ne reproduisent pas la tendance observée chez les arbres bien irrigués soumis aux flexions répétées asymétriques (SMa). La littérature montre que le stress hydrique, chez *Populus tremula* x *Populus alba*, réduit le diamètre des vaisseaux mais augmente leur fréquence et l'épaisseur de leur paroi (Awad et al. 2010). Ces travaux démontrent que le stress hydrique n'a aucun impact sur la conductivité hydraulique du bois. Pourtant, dans nos expérimentations, nous observons une augmentation significative de la conductivité hydraulique du bois CFW par rapport aux bois TFW et de la zone neutre lorsque les arbres étaient soumis aux flexions répétées asymétriques en condition de stress hydrique. On pourrait donc voir ici le signe d'une interférence entre les deux stress abiotiques. Toutefois, il faut nuancer ce résultat et le mettre en regard des problèmes méthodologiques que nous avons rencontrés pendant ces mesures : les tiges des arbres sous stress hydrique avaient des diamètres faibles (section de tige étroite) ce qui complexifiait la mise en place des aiguilles et favorisait sans doute les erreurs de ces mesures très locales. En effet, il est par

exemple difficile de garantir que l'aiguille insérée dans la zone neutre ne soit pas en contact avec du bois formé sous efforts de traction (TFW) ou de compression (CFW).

Impact des flexions répétées sur la sensibilité à la cavitation du bois formé

La caractérisation de la sensibilité à la cavitation des différents types de bois passe par la détermination de leur valeur de P50 (Figure 70), valeur de tension (pression négative de la sève brute) à partir de laquelle le bois a perdu 50% de sa capacité à conduire la sève brute (pour les bois homogènes à pores diffus (peuplier), cela équivaut à dire qu'environ 50% des vaisseaux sont embolisés). L'impact le plus visible est celui du stress hydrique : il engendre une diminution du P50 de 8.43% ($p=0.003$) entre les arbres SH et les arbres témoins ; le faisant passer de -3.1 ± 0.2 MPa (Témoin) à -3.4 ± 0.1 MPa (SH). Cette diminution est observable également entre les arbres soumis aux flexions répétées asymétriques entre les bois CFW (-5.4% entre SMaC et SMHaC avec $p=0.03$) et ceux de la zone neutre (-5.8% entre SMaN et SMHaN avec $p=0.013$).

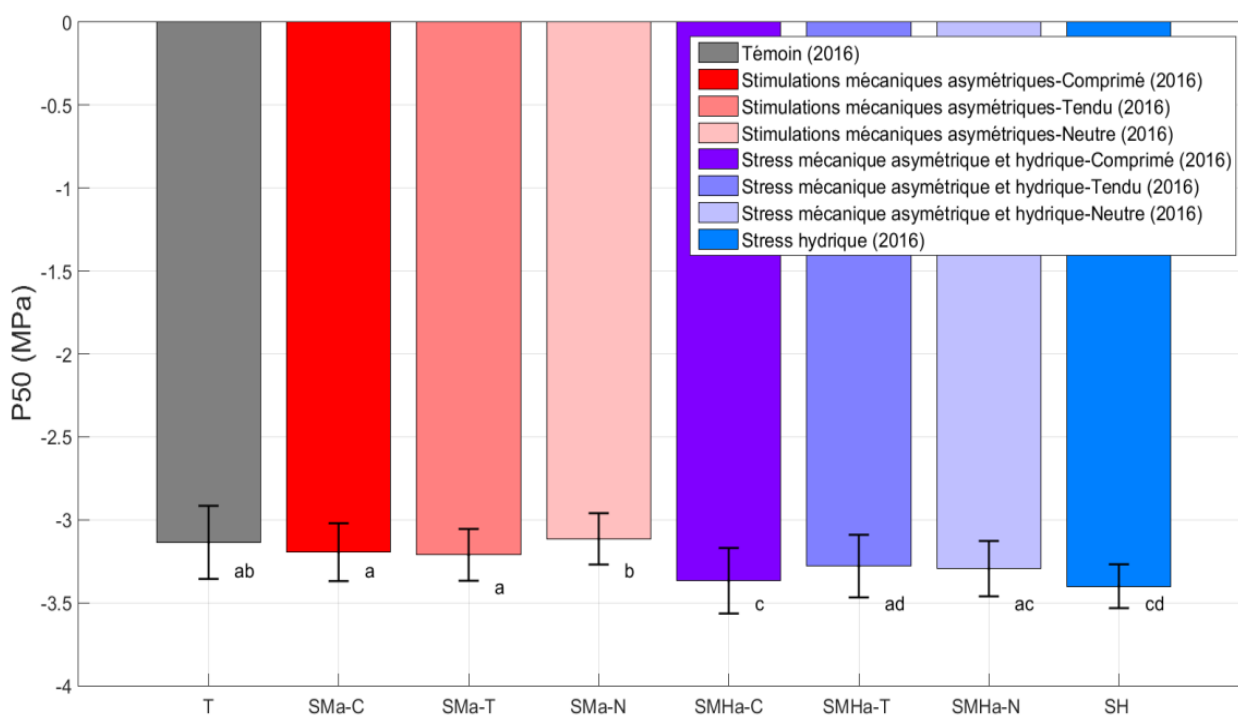


Figure 70: Impact des flexions asymétriques sur le paramètre P50 du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Nous avons également pu observer un impact faible mais significatif des flexions répétées asymétriques sur le P50 du bois. Les bois formés sous les plus hauts niveaux de déformations mécaniques (CFW et TFW) montrent un P50 plus faible que le bois formé en zone neutre :

- diminution du P50 de 2.6% ($p=0.012$) entre le bois CFW et le bois neutre
- diminution de 3.1% ($p=0.0004$) entre le bois TFW et le bois neutre.

Cette tendance n'est cependant pas retrouvée dans le cas du bois des arbres soumis à la fois à un stress hydrique et à des flexions répétées asymétriques.

Le deuxième indicateur hydraulique permettant la caractérisation de la sensibilité à la cavitation du bois est le P90 ; valeur interprétée comme la tension limite après laquelle on considère que le xylème perd totalement sa capacité à conduire la sève brute (Figure 71). Pour ce paramètre, nous n'observons pas de variation significative due au stress hydrique mis à part sur le bois en zone neutre des arbres SMHa par rapport à celui des arbres SMa : nous remarquons une diminution de -5.7% ($p=0.047$) due à l'application du stress hydrique.

Pour les arbres soumis aux flexions répétées, nous constatons une diminution faible mais significative du P90 pour les bois CFW (-3.62 ± 0.3 MPa) et TFW (-3.65 ± 0.3 MPa) par rapport au bois en zone neutre (-3.53 ± 0.2 MPa) respectivement de -2.4% ($p=0.045$) et -3.3% ($p=0.009$). Comme pour le paramètre P50, cette tendance n'est pas retrouvée dans le cas du bois des arbres soumis à la fois à un stress hydrique et à des flexions répétées asymétriques.

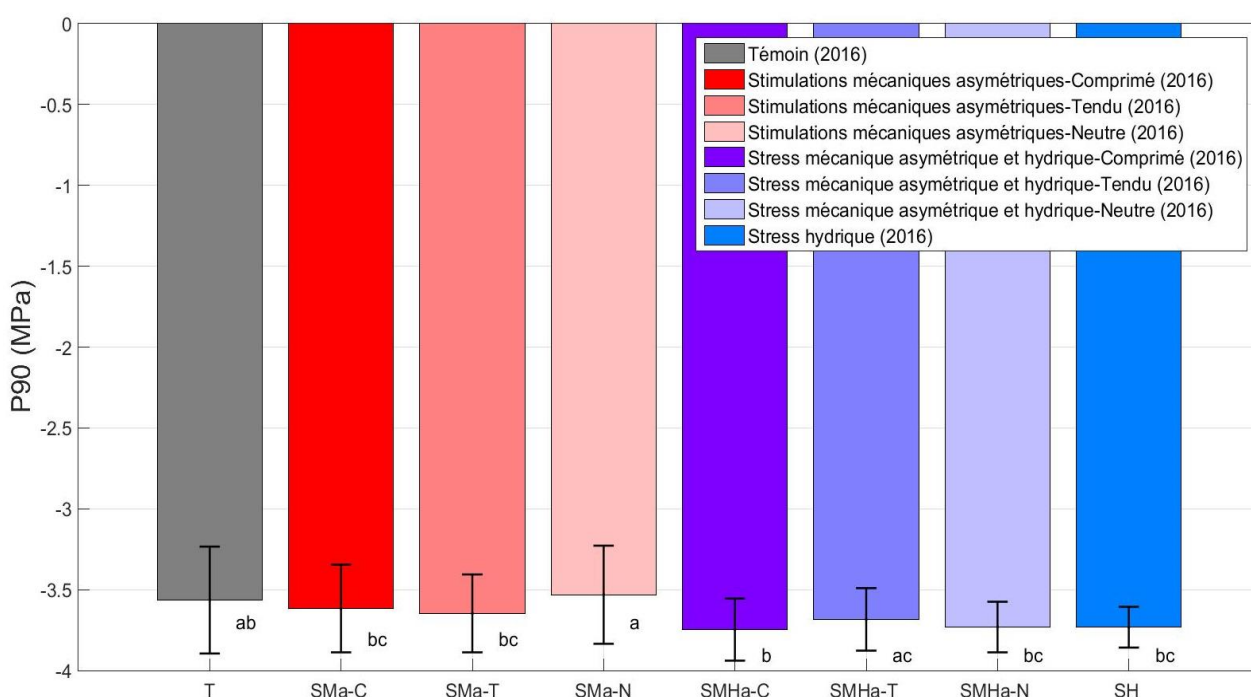


Figure 71: Impact des flexions asymétriques sur le paramètre P90 du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Les travaux de Kern et al. (2005) sur des peupliers hybrides n'avaient pas montré de variation du P50 suite à des flexions répétées. De plus, comme nous l'avons mentionné précédemment, plusieurs travaux ont mis en lumière l'impact de flexions répétées asymétriques et symétriques sur l'anatomie du bois formé chez des hybrides de peupliers et *Liquidambar styraciflua* : réduction du diamètre moyen du lumen, du diamètre hydraulique, du diamètre et de la longueur des vaisseaux ainsi que de leur fréquence (Kern et al. 2005; Neel and Harris 1971; Roignant et al. 2018). D'autre part, les travaux d'Awad et al. (2010) ont montré que

l'application d'un stress hydrique engendrait la formation d'un bois moins vulnérable à la cavitation, phénomène symbolisé par un décalage de leur courbe de vulnérabilité vers des valeurs de tension plus négatives : P12, P50 et P88 sont plus négatifs pour des arbres formés sous stress hydrique que pour les témoins (Figure 32, chapitre 1, page 69). Nos résultats sur le P50 corroborent les résultats trouvés par Awad et al. (2010). Toutefois la variabilité des résultats des P90 pour les arbres témoins ne nous permet pas de mettre en lumière cette tendance.

Concernant l'impact des flexions répétées asymétriques, nos résultats semblent cohérents avec les résultats de la littérature sur l'anatomie. Les flexions répétées semblent diminuer la taille des vaisseaux. Or, Cochard et Granier (1999) expliquent que les vaisseaux de grandes dimensions seraient plus vulnérables à la cavitation en raison de leur grande dimension qui induirait un plus grand nombre de ponctuations susceptibles d'avoir un diamètre équivalent élevé (paramètre majeur dans la vulnérabilité à la cavitation d'un vaisseau (Sperry and Tyree 1988; Tyree 2002)). De ce fait, l'obtention de valeurs de P50 et P90 plus faibles pour les bois CFW et TFW semble cohérente puisque ces bois possèdent moins de vaisseaux et des vaisseaux de plus faibles dimensions que le bois en zone neutre. Enfin, nous avons observé que la pente des courbes de vulnérabilité des échantillons n'était pas affectée, ni par les flexions répétées ni par le stress hydrique (résultats également obtenus par Awad et al. (2010) sur *Populus tremula* x *Populus alba* sous stress hydrique). Ce résultat nous indique que ces stress abiotiques ne modifient pas la largeur de la gamme des tensions pour lesquelles les vaisseaux du xylème sont les plus vulnérables, c'est-à-dire la distribution de la sensibilité à la cavitation autour du P50.

Il faut noter que cette expérimentation nous a également permis de vérifier a posteriori la sévérité du stress hydrique appliqué aux arbres SMHa et SH à travers la mesure du taux d'embolie native (Figure 72). En effet, malgré la forte variabilité des résultats, nous observons un taux d'embolie native des arbres sous stress hydrique (SMHa et SH) environ 4 fois supérieur à celui des arbres témoins bien irrigués. Cette différence est encore plus prononcée pour les arbres soumis aux traitements de flexions asymétriques (comparaison faite entre les bois des arbres SMHa et ceux des arbres SMa) :

- le taux d'embolie native est 43.6 fois plus important dans le bois CFW pour les arbres sous stress hydrique SMHa ($p=0.007$) que pour les arbres bien irrigués SMa ;
- le taux d'embolie native est 51.4 fois plus élevé dans le bois TFW pour les arbres sous stress hydrique SMHa ($p=0.003$) que pour les arbres bien irrigués SMa ;
- le taux d'embolie native est 19.1 fois plus élevé dans le bois de la zone neutre pour les arbres sous stress hydrique SMHa ($p=0.001$) que pour les arbres bien irrigués SMa ;

Enfin, un autre résultat intéressant se dégage : une analyse intra-arbre (SMa) révèle que le bois formé sous les plus hauts niveaux de déformations mécaniques (CFW et TFW) semble avoir été nettement moins sensible au phénomène de cavitation au cours de la saison de végétation que le bois formé sans perturbations mécaniques (bois de la zone neutre) : le taux

d'embolie native est 60.9% ($p=0.047$) et 67.4% ($p=0.034$) plus faible respectivement pour les bois CFW et TFW que pour le bois de la zone neutre.

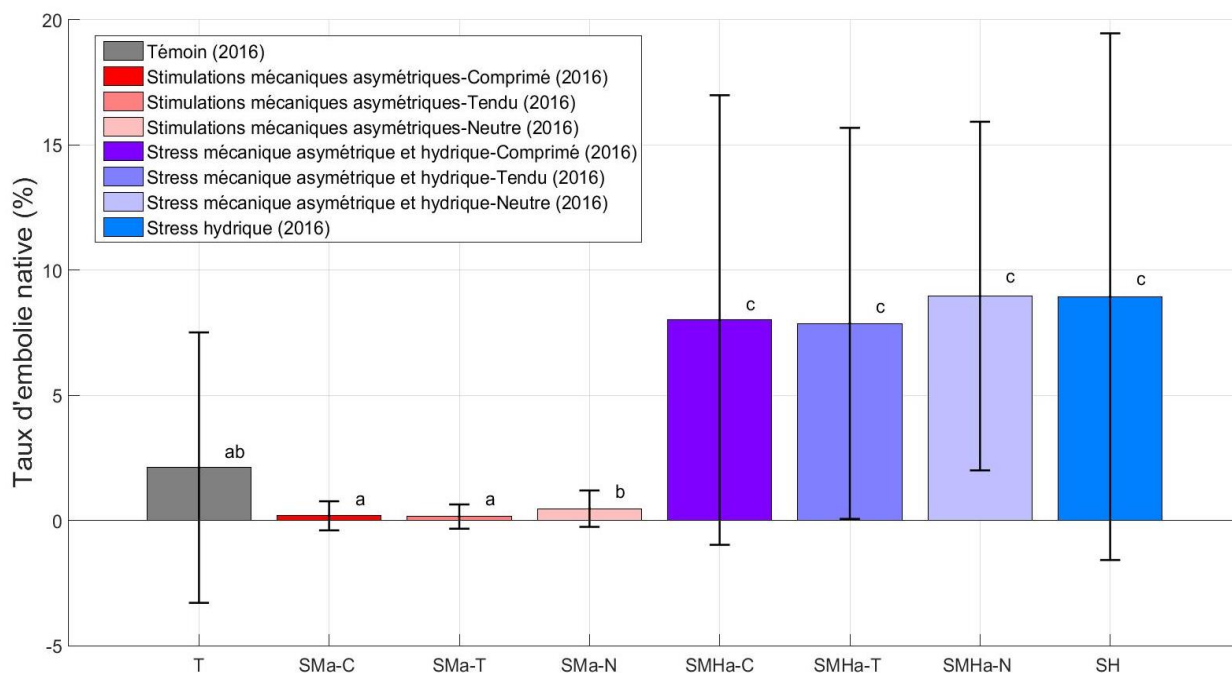


Figure 72: Observation directe de la sévérité du stress hydrique appliqué via la mesure du taux d'embolie native du bois. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Ce dernier résultat semble cohérent avec les résultats précédents sur les paramètres P50 et P90 puisqu'ils tendent tous à suggérer que le bois formé sous déformations mécaniques serait légèrement plus résistant au phénomène de cavitation. Comme nous l'avons vu ci-dessus, ceci peut s'expliquer par les modifications anatomiques liées à la formation d'un tel bois ; entre autre, un réseau hydraulique constitué de vaisseaux de plus faible diamètre (Roignant et al. 2018). Enfin, ce dernier résultat sur le taux d'embolie native met en lumière la nécessité essentielle de l'acclimatation mécanique des arbres pour leur pérennité : la thigmomorphogénèse semble conduire à la formation d'un bois plus résistant à la sécheresse.

I-3/ Résultats marquants sur la modulation des propriétés hydrauliques par les traitements de flexions répétées

Plusieurs messages forts ressortent des résultats présentés dans cette partie sur la modulation des propriétés hydrauliques du bois des arbres soumis aux flexions asymétriques.

- la conduction du xylème formé sous déformations mécaniques est réduite. Ce résultat s'explique par les modulations du diamètre des vaisseaux du xylème formé sous flexions asymétriques (CFW et TFW).

- le xylème formé sous flexions répétées semble légèrement plus résistant à la cavitation (meilleure « sûreté hydraulique »). Ces mesures se confirment sur les mesures d'embolie native qui montrent que, sur les arbres bien irrigués et soumis aux flexions répétées, les bois CFW et TFW ont été moins vulnérables à la cavitation que le bois de la zone neutre au cours de la saison de croissance.
- il semblerait que le stress hydrique perturbe les effets des flexions répétées de tige sur les propriétés hydrauliques du xylème. Néanmoins, des études approfondies à ce sujet devront être réalisées pour compléter les résultats ci-dessus et confirmer ou infirmer cette hypothèse.
- Enfin, la microtomographie à rayons X apporte les outils pour réaliser ce type d'étude locale mais également pour investiguer de nombreux autres points cruciaux dans la compréhension du comportement hydraulique du bois à savoir :
 - l'identification des vaisseaux les plus sensibles à la cavitation : impact du diamètre des vaisseaux...
 - l'observation des faciès de propagation de l'embolie. Dans notre expérimentation, nous observons une propagation centrifuge de l'embolie (de la moelle vers le cambium) pour la totalité des arbres quelles que soient leurs conditions de croissance.

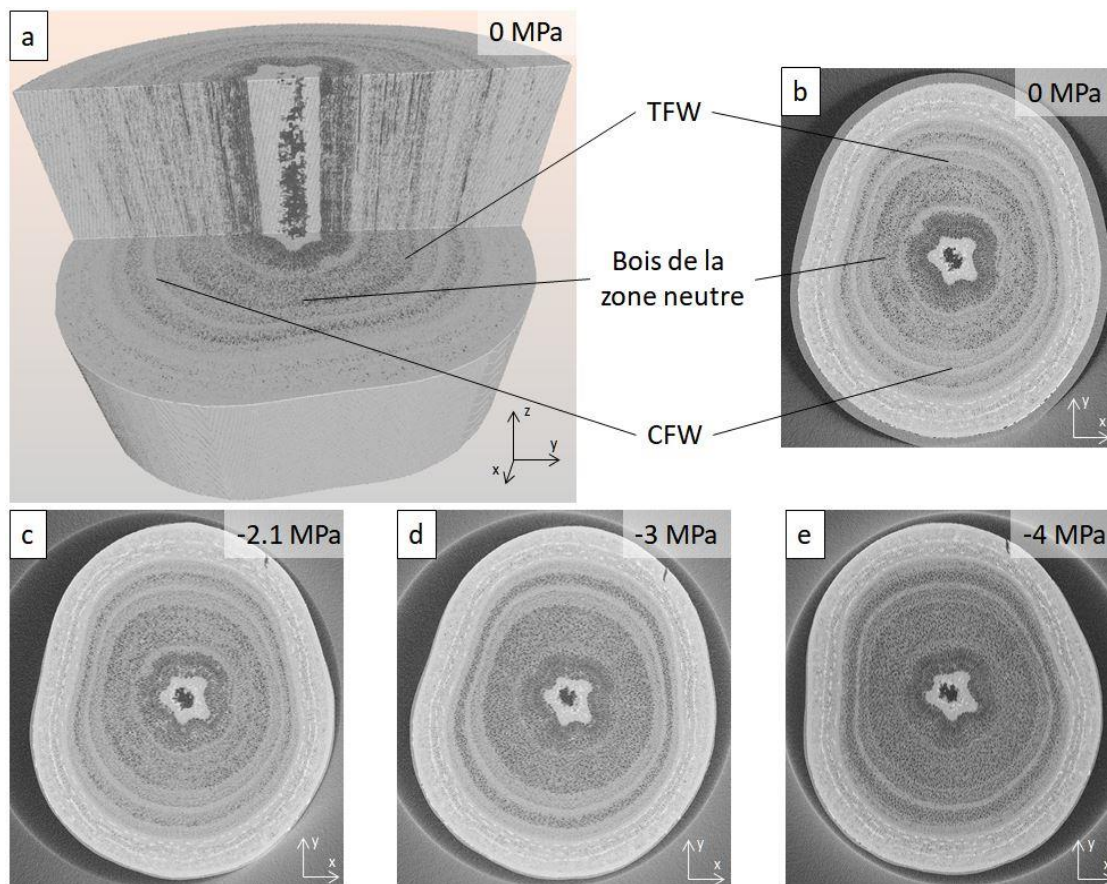


Figure 73: Cartographie aux rayons X de la propagation de l'embolie gazeuse. (a) Cartographie 3D d'une tige de peuplier. (b, c, d, e) Cartographies 2D des vaisseaux embolisés (points noirs) à différents niveaux de tension. TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.

II/ Impact des flexions répétées sur les propriétés mécaniques du bois vert

L'objectif de ces expérimentations est d'étudier l'impact des sollicitations mécaniques de traction et de compression appliquées lors de traitement de flexions répétées sur les propriétés mécaniques longitudinales locales du bois alors formé. Pour ce faire, il faut caractériser les propriétés mécaniques du bois formé uniquement pendant la période de traitement.

Nous avons choisi de caractériser plusieurs grandeurs du comportement mécanique du bois :

- le comportement élastique, à savoir le module d'élasticité et la limite élastique
- le comportement dans la zone plastique ; en particulier l'endommagement du bois qui caractérise la perte de rigidité du bois lors de sa déformation.
- la résilience au choc qui correspond au rapport entre l'énergie de rupture de l'éprouvette et sa section. L'énergie de rupture est définie comme la quantité d'énergie que peut absorber l'éprouvette en bois, au cours d'un choc mécanique, avant de rompre.

La détermination de ces grandeurs mécaniques est possible grâce à deux grands types d'essais mécaniques :

- d'une part, des essais de micro-flexions nous permettent d'accéder à des informations sur le comportement de ce bois dans la zone élastique et dans la zone plastique.
- d'autre part, des essais de résilience sont réalisés grâce à un mouton de Charpy développé pour l'expérimentation. Ces essais nous permettent d'obtenir la résilience au choc de ce bois.

La période de croissance durant les traitements correspond à une croissance radiale de seulement environ 2-3 mm. Afin de réaliser une mesure locale des propriétés mécaniques du bois formé sous stress abiotiques, l'échantillon sera usiné uniquement dans cette zone de croissance. Pour cela, nous avons fixé la section des échantillons (allumettes) à 2x2 mm² (RxT).

II-1/ Matériel et méthode

II-1-1/ Usinage des échantillons

Les tests de micro-flexion et les essais dynamiques de résilience sont réalisés sur des éprouvettes de type « poutre ». Les segments de tige de 34 centimètres sont donc divisés en 6 segments de tige :

- 2 segments de 50 mm de long pour les tests de micro-flexion sur les allumettes de TFW et CFW
- 2 segments de 70 mm de long pour les tests de résilience au choc sur les allumettes de TFW et CFW
- 1 segment de 70 mm de long pour les tests sur le bois en zone neutre (micro-flexion et résilience au choc)
- 1 segment de 30 mm destiné à des analyses de l'anatomie

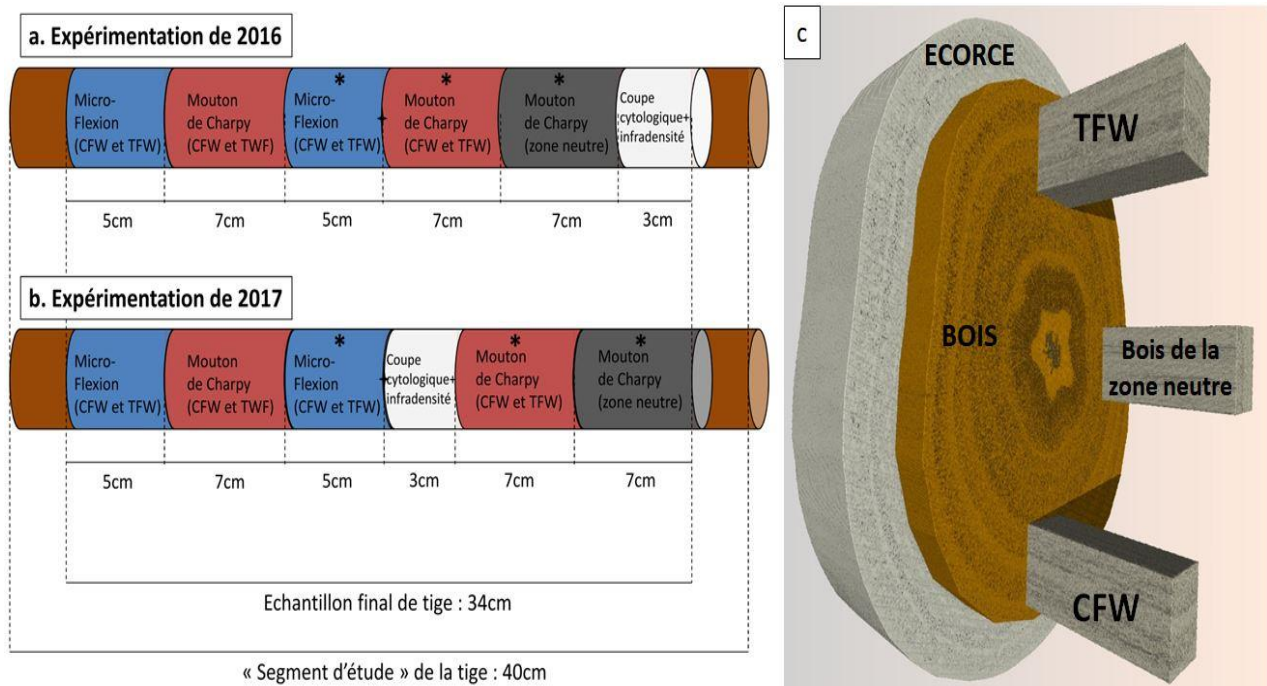


Figure 74: Échantillonnage des échantillons au sein de la tige. (a, b) Plan d'échantillonnage des segments de tige et (c) Position des allumettes au sein de chaque segment de tige (cas des arbres fléchis). TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.

Une fois découpés, les segments sont stockés dans une solution d'éthanol à 30% en attendant leur usinage en allumettes pour éviter le développement de pourriture. L'usinage des échantillons sous forme d'allumettes a suivi un protocole mis au point au cours de plusieurs essais préliminaires. Le protocole présenté ci-dessous suit l'exemple de l'usinage d'allumettes TFW ou CFW :

- Dans un premier temps, on usine une planchette diamétrale comprenant le CFW et le TFW dont on aplanit les quatre faces pour obtenir un parallélépipède. Cette

opération est réalisée à l'aide d'un mini-rabot inversé fixé dans un étau et muni d'un guide à 90° (Figure 75b).

- Les faces parallèles au sens des flexions quotidiennes sont ensuite amincies jusqu'à la moelle à l'aide d'une fraise à bois montée sur une perceuse colonne (Figure 75c)
- La planche obtenue est ensuite divisée en deux le long de la moelle à l'aide d'une lame de rasoir pour séparer la partie formée en traction (TFW) de la partie formée en compression (CFW).
- Enfin, les dimensions finales de chaque allumette (2x2mm²) sont usinées par fraisage successifs (Figure 75d). Les dimensions des allumettes sont contrôlées en trois points (milieu et extrémités de l'allumette) à l'aide d'un pied-à-coulisse.

L'ensemble des opérations d'usinage est réalisé sous eau afin d'éviter tout séchage des éprouvettes. Les allumettes sont ensuite stockées dans des piluliers contenant une solution d'éthanol à 30%.

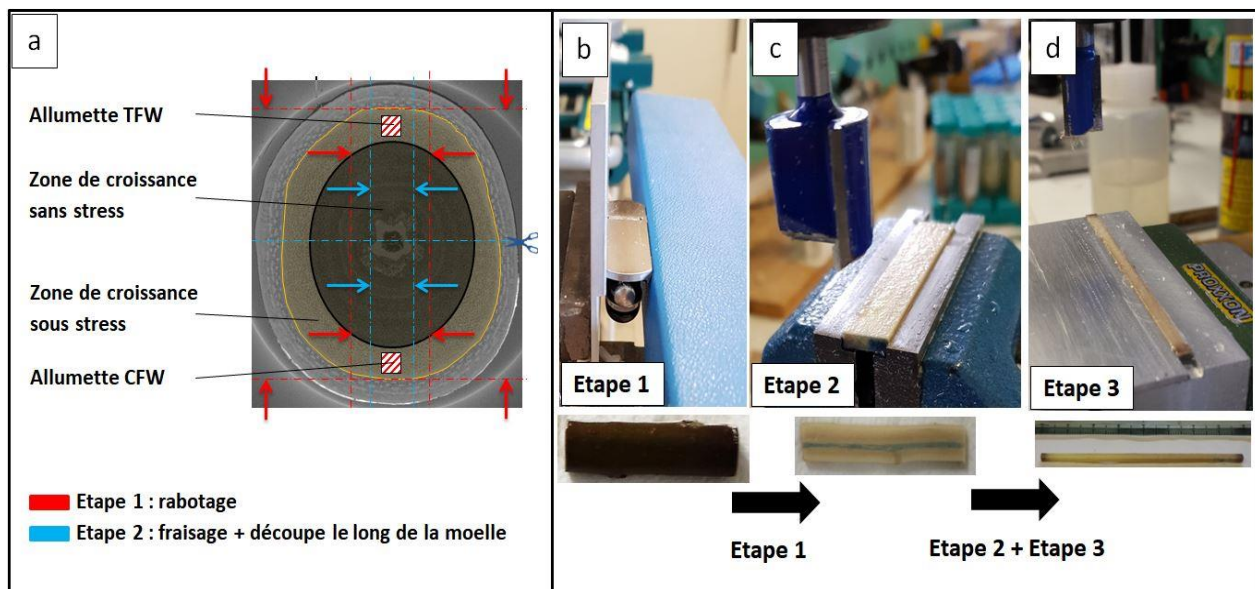


Figure 75: Usinage des allumettes de bois vert. (a) Plan d'échantillonnage dans le plan transversal, (b) dégauchissage permettant d'obtenir une section rectangulaire de la planchette diamétrale contenant CFW et TFW, (c) amincissement de la première épaisseur par fraisages successifs, (d) mise aux dimensions finales des allumettes (2x2 mm²). TFW représente le bois formé sous sollicitations de traction et CFW celui formé sous sollicitations de compression.

Un total de 250 allumettes a été usiné pour les tests de caractérisation mécanique. Pour chaque essai de caractérisation et chaque échantillon, nous avons au minimum une allumette par type de bois : bois formé sous stress hydrique, bois des arbres témoins, bois formé sous efforts de compression (bien irrigué et sous stress hydrique), bois formé sous efforts de traction (bien irrigué et sous stress hydrique) et bois formé sur la ligne neutre (bien irrigué et sous stress hydrique). D'un point de vue notation : pour les arbres ayant subi des flexions asymétriques, les allumettes SMa-C (2016 et 2017) correspondent au bois CFW et celles notées SMa-T correspondent au bois TFW. De même, les allumettes issues des arbres soumis aux flexions asymétriques et au stress hydrique sont respectivement notées SMHa-C et SMHa-T selon qu'elles aient été formées sous efforts de compression ou de traction. Enfin, le bois des arbres soumis aux flexions symétriques est noté SMs.

II-1-2/ Mesure du comportement élastique, plastique et en rupture par tests de micro-flexion 3 points

L'objectif de cette expérimentation est de caractériser différents paramètres du comportement mécanique du bois vert : son comportement élastique, plastique et son comportement à la rupture.

Les essais de micro-flexion 3 points sur les allumettes sont réalisés sur une presse mécanique (ou platine) dédiée à des échantillons de faibles dimensions : DEBEN Microtest (Figure 76b). Cette presse est munie de trois cellules de force de gamme 50, 500 et 2000N (le capteur utilisé au cours de nos manipulations était la cellule 50N). Nous avons bâti une chambre noire pour y placer la platine (Figure 76a) permettant le support d'une caméra PCO (décrite dans le chapitre précédent). L'observation par caméra sert à contrôler l'impact du poinçonnement des appuis sur l'échantillon (détaillé ci-dessous).

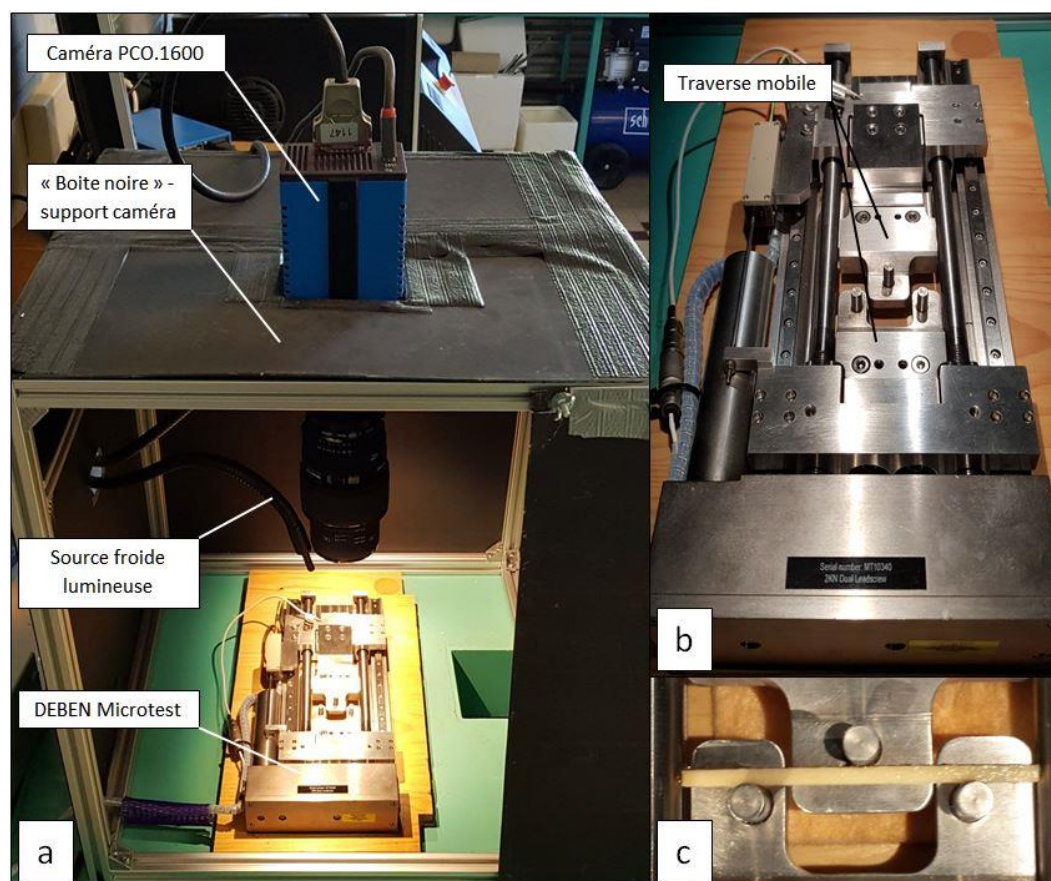


Figure 76: Dispositif des micro-flexions 3 points. (a) Vue d'ensemble du dispositif. (b) La presse DEBEN Microtest. (c) Zoom sur un échantillon en micro-flexion 3 points.

La presse et la caméra sont pilotées par deux ordinateurs différents. La vitesse des essais de flexion (vitesse de déplacement des traverses de 0.5 mm/min) est choisie assez rapide pour limiter les effets de viscoélasticité et éviter le séchage des échantillons en cours d'essai. Il faut noter que contrairement à l'INSTRON 5565, les traverses de la DEBEN microtest sont toutes

les deux mobiles ; permettant ainsi à la zone centrale de rester au centre du champ d'observation de la caméra.

Expérimentations de 2016

- Protocole d'un test de flexion :

L'objectif de ces expérimentations est d'accéder aux caractéristiques du comportement élastique, puis du comportement plastique et enfin de tester le point de rupture. Pour cela, nous avons mis au point un protocole spécifique :

- une précharge de 0.5N pour assurer le contact
- l'enregistrement de l'essai par la caméra et le démarrage des trois cycles préliminaires de chargement dans la zone élastique jusqu'à une déformation maximale de 2‰.
- un dernier chargement jusqu'à rupture de l'échantillon. L'ensemble des tests de micro-flexion est piloté en déplacement de la travée.

Tout au long du test, la caméra enregistre une photo toutes les deux secondes soit environ 100 photos sur la durée totale d'un essai.

- Traitement des données expérimentales par Matlab :

Le traitement des données s'effectue à l'aide d'un code Matlab développé pour cette expérimentation. Ce code est similaire à celui traitant les essais de flexion 3 points sur tige (formules de RDM identiques) et adapté pour les essais de micro-flexion sur allumettes (partie II-1-1/, page 107). Nous avons adopté l'analyse 1 (explicitée au chapitre précédent, page 107) nous permettant, par une simple régression linéaire, d'extraire la valeur du module d'élasticité du bois vert E ainsi que la limite élastique (contrainte élastique limite R_{el} et déformation élastique limite ε_{el}).

La notion de rupture de l'allumette est caractérisée par la valeur de la contrainte maximale longitudinale, notée σ_{max} (Figure 77) i.e. la contrainte maximale que peut subir le matériau en flexion avant rupture : on la définit comme la contrainte à la rupture en flexion du bois ou le module de rupture du bois (MOR).

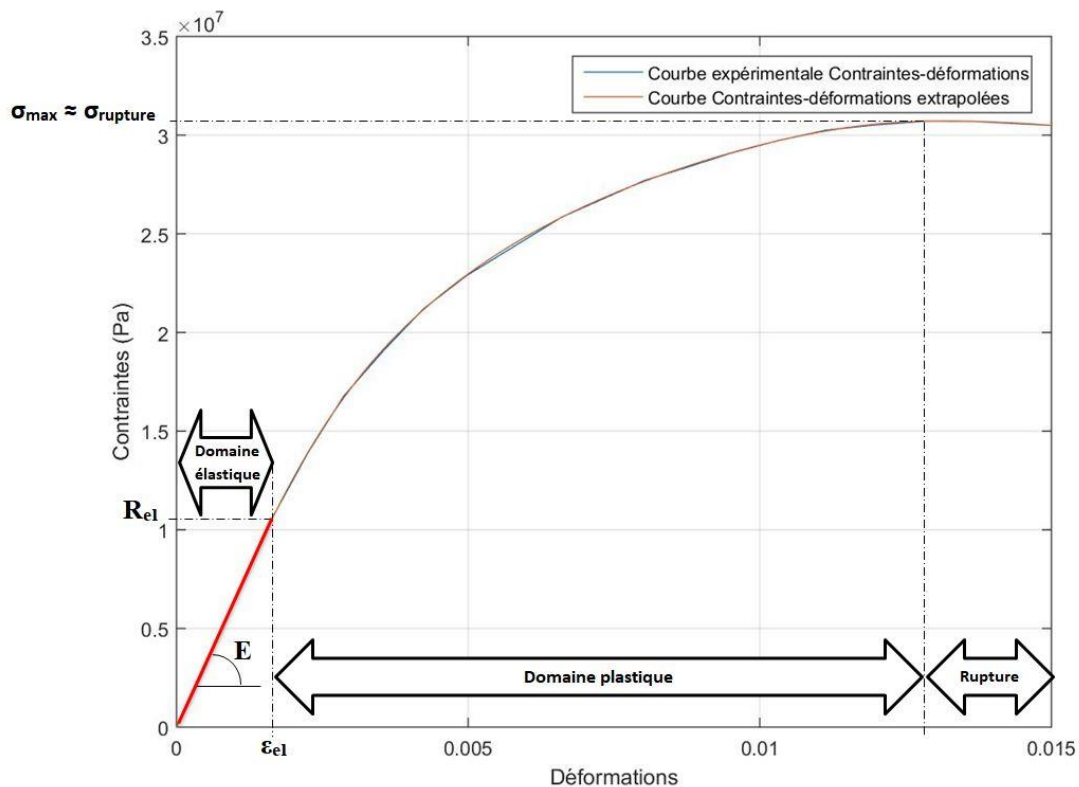


Figure 77: Courbe-type du comportement d'une allumette de bois vert en flexion 3 points. E représente le module d'élasticité longitudinal du bois, $\sigma_{rupture}$ représente la contrainte à la rupture du bois (MOR) et (R_{el} ; ϵ_{el}) représentent respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du bois.

Expérimentations de 2017

- Protocole d'un test de flexion :

Cette série de tests mécaniques suit le même protocole pour les échantillons de 2016. Cependant, nous avons ici étudié un paramètre supplémentaire à savoir l'endommagement du bois vert. Ce paramètre caractérise la diminution du module élastique suite à un chargement important dans la zone plastique. La première partie du protocole suit donc les mêmes étapes qu'en 2016 :

- Mise en contact des appuis sur l'échantillon par une précharge de 0.5 N
- 3 cycles de chargement jusqu'à une déformation de 2‰ (les cycles s'effectuent dans le domaine élastique)

Afin de caractériser l'endommagement, nous effectuons ensuite un cycle de chargement jusqu'à une déformation d'environ 0.8-0.9%. La décharge de l'échantillon s'initie alors dans le domaine plastique du bois vert. Enfin, nous appliquons un dernier chargement jusqu'à la rupture de l'échantillon.

De la même manière que pour l'expérimentation de 2016, l'essai est piloté en déplacement et la caméra enregistre une photo toutes les deux secondes soit environ 100 photos sur la durée totale du test.

- Traitement des données expérimentales :

Le traitement des données issues du logiciel associé à la presse a été réalisé de la même manière que pour l'expérimentation de 2016 à l'aide de codes écrits sur Matlab. Les paramètres à déterminer au cours de ces essais sont les mêmes que ceux étudiés en 2016 : module d'élasticité ou module spécifique, limite élastique et module de rupture. De plus, en 2017, nous souhaitons également l'endommagement du bois vert. Pour le calcul de ce paramètre, on compare le module d'élasticité endommagé du bois vert noté E_{end} (mesuré durant le cycle à 0,8-0,9% de déformation (Figure 78)) au module d'élasticité mesuré dans la zone élastique. L'endommagement est considéré comme la dégradation de la rigidité du matériau entre les deux niveaux de déformation :

$$\text{Endommagement (\%)} = 100 * \frac{E - E_{end}}{E}$$

Équation 40: Expression de l'endommagement mécanique d'un matériau

L'endommagement est donc une valeur relative comprise entre 0 (pas d'endommagement, i.e. $E_{end}=E$) et 1 ($E_{end}=0$).

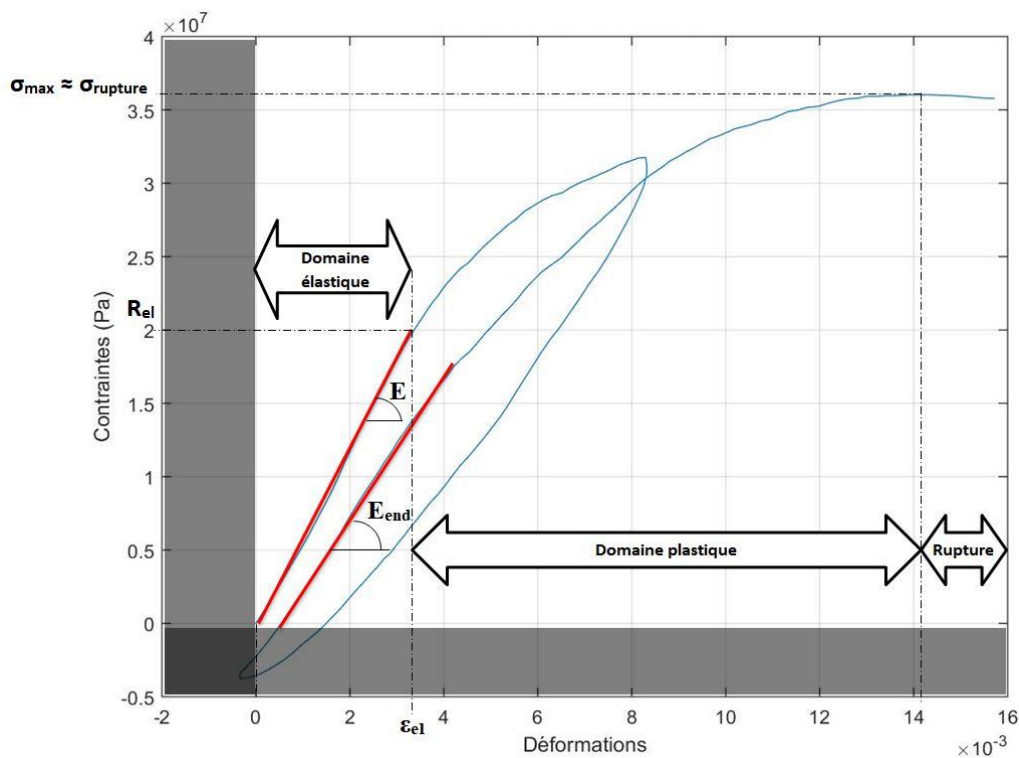


Figure 78: Courbe-type du comportement des allumettes en flexion 3 points lors de cycles de charge-décharge : calcul de l'endommagement. E représente le module d'élasticité longitudinal du bois, E_{end} le module d'élasticité endommagé du bois après un cycle de charge-décharge à 0.8% de déformation, $\sigma_{rupture}$ représente la contrainte à la rupture du bois (MOR) et (R_{el} ; ϵ_{el}) représentent respectivement la contrainte et la déformation élastique limite du bois.

Contrôle du poinçonnement par suivi vidéo

La totalité des essais de flexion a été enregistrée par une caméra PCO.1600. Ce suivi nous a permis d'estimer un éventuel poinçonnement au niveau de l'appui central. Les images du film

sont d'abord seuillées afin d'isoler l'échantillon du fond de l'image (Figure 79). Puis, on définit une Région d'Intérêt (ROI) centrée sur une cible (marque de stylo) initialement positionnée à mi-travée (au-dessus de l'appui central) du côté des fibres les moins impactées par un poinçonnement éventuel de l'appui central dans l'échantillon. La position du barycentre de cette cible sur chacune des images du film nous indique le déplacement de la cible au cours de l'essai de flexion soit le déplacement en flexion de l'allumette (Figure 79). Ce déplacement est ensuite comparé avec le déplacement donné par le logiciel associé à la platine d'essais.

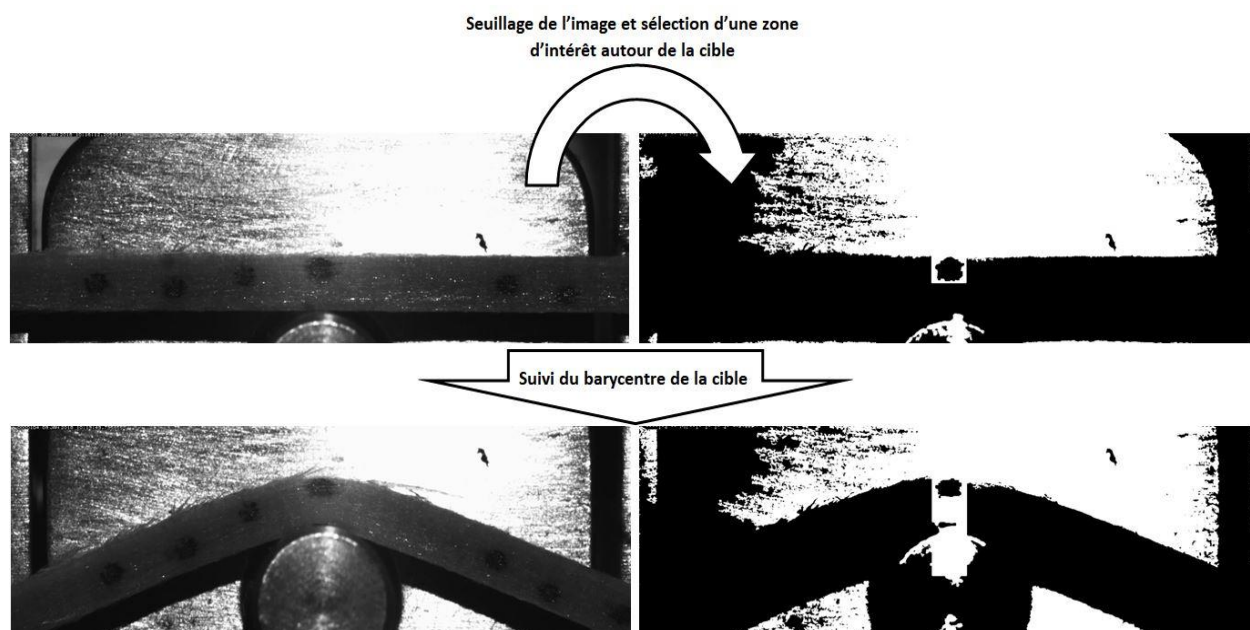


Figure 79: Vérification du poinçonnement au cours d'un essai de micro-flexion 3 points sur des allumettes de bois vert. L'analyse est réalisée par segmentation des images à l'aide du logiciel ImageJ.

La différence moyenne entre les valeurs expérimentales du déplacement maximum des traverses et celles extraites de l'analyse d'image du déplacement réel maximal de l'échantillon a été estimée à moins de 1% (0.93%). Ce contrôle réalisé, nous avons donc utilisé les données de déplacement de traverse pour analyser nos essais mécaniques.

II-1-3/ Essai de résilience au choc : le mouton de Charpy

L'objectif de cet essai est de caractériser et comparer la résilience au choc des bois formés sous contraintes mécaniques répétées. Comme nous l'avons mentionné en début de partie, la résilience est le rapport entre l'énergie de rupture de l'éprouvette et sa section. En effet, le bois vert étant un matériau très déformable, il sera difficile d'atteindre expérimentalement la rupture totale d'une allumette en flexion 3 points. De ce fait, nous avons conçu et développé un dispositif basé sur le principe du mouton pendule de Charpy (Figure 80) permettant de mesurer l'énergie de rupture du bois vert i.e. l'énergie nécessaire pour rompre une éprouvette en bois en une seule fois.

Déroulé d'un essai de rupture dynamique

Un essai de choc engendre l'application d'une « force de percussion » sur l'éprouvette testée pendant un très court instant (environ 0.01 s). L'objectif d'un tel essai est de mesurer la résistance au choc du matériau en quantifiant le travail de la « force de percussion » appelé travail de rupture ou énergie de rupture (Giet and Geminard 1997b).

Par convention, 0° correspond à la position verticale (au repos). Le balancier est initialement placé en position $\alpha_{\text{initial}} \approx -90^\circ$. Lors de l'essai, la chute du balancier transforme son énergie potentielle en énergie cinétique jusqu'à la position verticale où il atteint sa vitesse maximale et vient rompre l'échantillon se trouvant en position 0° . Le balancier continue alors son mouvement sur sa lancée, transformant son énergie cinétique en énergie potentielle jusqu'à atteindre une vitesse nulle et un angle α_{final} . La différence de hauteur Δh entre la position initiale (h_{initiale}) et finale (h_{finale}) du balancier correspond à la dissipation d'énergie ΔE (différence des énergies potentielles) due aux frottements du système E_f et à la rupture de l'échantillon E_{rupture} (Figure 80) :

$$\Delta E = E_f + E_{\text{rupture}} = m * g * \Delta h = m * g * L * (\cos(\alpha_{\text{final}}) - \cos(\alpha_{\text{initial}}))$$

Équation 41: Dissipation d'énergie due au différentiel d'énergie potentielle entre les positions initiale et finale

La masse de l'appui venant percuter l'échantillon est notée m et vaut ici 173.92g, g est l'accélération de la pesanteur (9.81 m.s^{-2}) et L est la longueur du balancier entre l'axe de rotation et le milieu de l'appui ($L=48\text{cm}$).

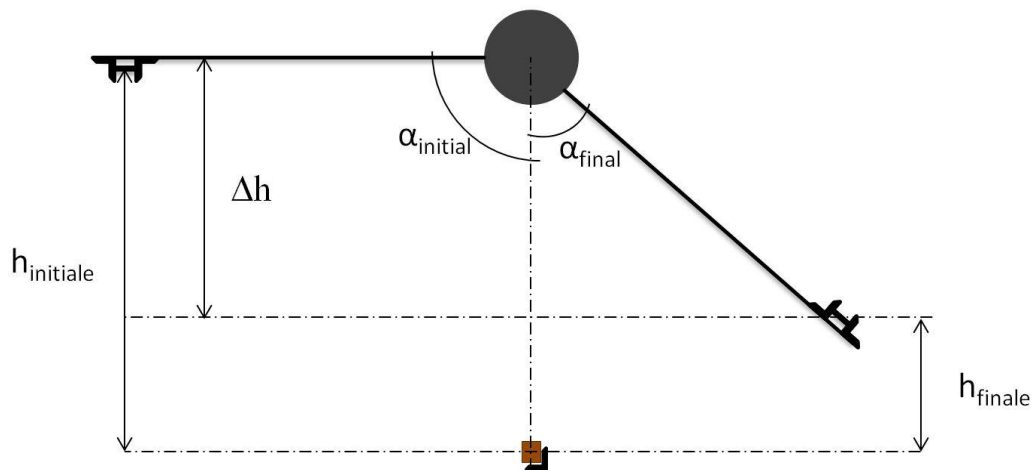


Figure 80: Principe du mouton-pendule de Charpy par mesure de différence d'énergie. α correspond à la position angulaire du balancier par rapport à la verticale et h à sa hauteur par rapport à l'échantillon. Δh représente la différence de hauteur entre les positions (initiale et finale) du balancier.

Tous les deux essais, nous réalisons un essai à vide (sans échantillon) pour quantifier l'énergie dissipée par les frottements E_f permettant ainsi d'en déduire l'énergie liée uniquement à la rupture de l'échantillon. Afin de comparer les allumettes dont les dimensions pouvaient légèrement varier entre elles, nous calculons la résilience au choc du bois Q_R c'est-à-dire l'énergie de rupture (travail de rupture) ramenée à la section de l'allumette au point de rupture.

Le dispositif expérimental

Notre « mini-mouton de Charpy » se compose d'un bâti avec en base deux appuis pour accueillir l'échantillon de type « poutre » (Figure 81). Un balancier portant une masse (m) est fixé sur un axe lui-même supporté par deux roulements à bille. Une de ses extrémités est raccordée à un capteur de précision permettant de mesurer l'angle du balancier avec la verticale. Ce capteur est un codeur incrémental (Baumer BNIV) dont la résolution est de 20 000 impulsions par tour soit 0.018° . Le design du système codeur-roulement-axe de rotation a été optimisé pour limiter les frottements ; lesquels ont été caractérisés à moins de 1.48° pour un lâcher de 90° ; soit une perte reproductible de 0.82% de l'énergie initiale (résultats issus de 20 essais de lâché du balancier sans échantillon et avec la masse m).

Dans un tel essai, le contrôle de l'énergie initiale est primordial. Pour cela, il faut maîtriser l'énergie potentielle (liée à la position initiale du balancier) et l'énergie cinétique éventuelle. Nous avons donc installé un électro-aimant permettant de garantir une vitesse initiale nulle et la position de départ du balancier à -90° en début d'essai ; et garantir ainsi une répétabilité des essais en s'affranchissant de tout effet « opérateur ». Au cours d'un lâcher, le codeur émet une impulsion tous les 0.018° parcourus par le balancier. Ces impulsions sont comptées par un Arduino Uno connecté à un ordinateur qui permet de visualiser et d'enregistrer les données via une interface créée spécialement pour ce dispositif à partir du logiciel MegunoLink Pro.

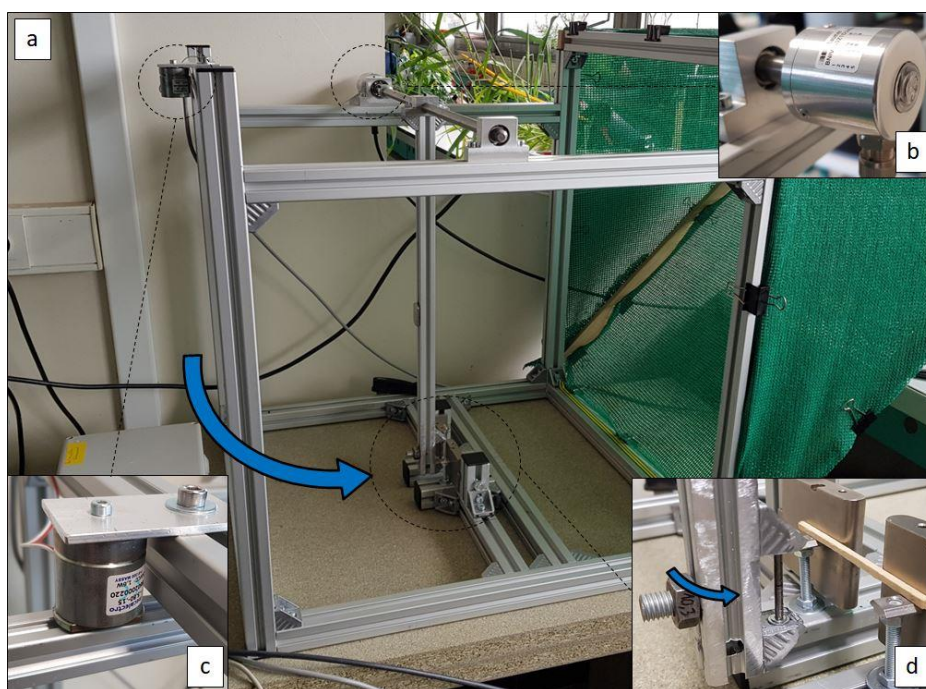


Figure 81: Dispositif du mini mouton de Charpy développé pour des échantillons de faibles dimensions. (a) Vue d'ensemble du dispositif. (b) Capteur d'angle à haute résolution. (c) Electro-aimant permettant de contrôler la position de départ du balancier à 90° . (d) Zone d'impact du balancier sur l'échantillon en position 0° .

Il faut noter que dans les essais de résilience au choc au mouton de Charpy, les allumettes sont entaillées en V ou en U au droit du point d'impact. Toutefois, nos échantillons étant de très faibles dimensions 2x2 mm, nous ne pouvions pas réaliser ces entaillures.

Traitement des données expérimentales via Matlab

Lors de chaque test, nous obtenons une courbe sinusoïdale amortie caractéristique du mouvement du balancier. Nous avons développé un code Matlab pour en extraire les deux positions angulaires clefs du signal (position initiale et angle maximum atteint juste après le choc) et ensuite calculer la résilience mécanique du bois vert. Ce code intègre les valeurs obtenues au cours de deux essais : un essai à vide à partir duquel il mesure l'énergie dissipée par frottements et un essai avec échantillon pour en déduire l'énergie de rupture de l'éprouvette.

II-1-4/ Nombre d'individus caractérisés par essais mécaniques et par condition de croissance

Le nombre total d'échantillons dont les résultats ont été exploités se répartit de la manière suivante :

Tableau 3: Nombre d'individus pour l'exploitation des données. (T) correspond aux arbres témoins, (SMa) aux arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) aux arbres fléchis asymétriquement et en stress hydrique, (SMs) aux arbres fléchis symétriquement. Les lettres -C, -T et -N indiquent si l'allumette est échantillonnée respectivement dans les zones sollicitées en compression, en traction ou dans la zone neutre de la tige.

Nombre d'individus	Infradensité	Paramètres élastiques et de rupture	Endommagement	Résilience
T (2016)	8	8	/	8
T(2017)	5	5	5	3
SMa-C (2016)	9	9	/	8
SMa-T (2016)	10	10	/	10
SMa-N (2016)	9	9	/	9
SMHa-C (2016)	9	9	/	9
SMHa-T (2016)	8	8	/	6
SMHa-N (2016)	9	9	/	9
SMa-C (2017)	5	5	5	4
SMa-T (2017)	4	4	4	4
SMa-N (2017)	4	4	4	3
SMs (2017)	10	10	10	7
SMs-N (2017)	5	5	5	3
SH (2016)	9	9	/	7

Le terme « Paramètres élastiques et de rupture » de la troisième colonne du tableau ci-dessus contient les paramètres mécaniques que nous avons détaillés précédemment dans la partie « méthode » et dont les résultats seront exposés dans la partie suivante à savoir le module spécifique, la limite élastique et la contrainte à la rupture en flexion.

Il faut noter que tous ces échantillons ont été testés dans les mêmes conditions de température.

II-2/ Résultats et discussions

Avant de débiter cette partie, il faut noter que nous présenterons ici aussi des résultats sur l'infradensité des allumettes de bois vert des différentes zones du bois (CFW, TFW et bois neutre). La méthode n'a pas été explicitée dans la partie précédente car elle a fait l'objet d'une description détaillée dans le chapitre 2 (partie II-1-2/) et elle est strictement identique pour la mesure de l'infradensité des allumettes.

II-2-1/ Modulations du comportement mécanique du bois des arbres fléchis

Les flexions contrôlées répétées affectent l'infradensité du bois

Dans le chapitre 1, nous avons vu que la densité du bois est un facteur clef influençant fortement ses propriétés mécaniques, en particulier le module d'élasticité longitudinal. Avant de présenter les résultats des propriétés mécaniques du bois, nous exposerons ceux illustrant l'impact des traitements de flexions répétées sur l'infradensité du bois (Figure 82 et 83).

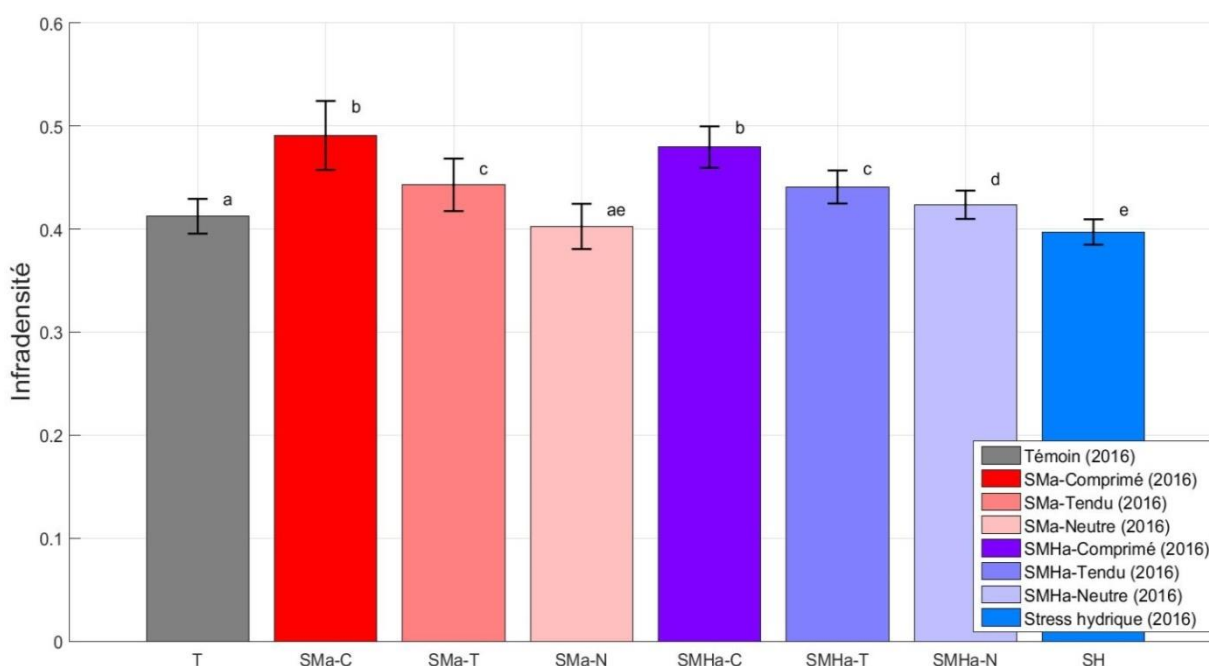


Figure 82: Modulation de l'infradensité du bois des arbres fléchis (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Les mesures locales d'infradensité montrent que l'infradensité du bois de la zone neutre des arbres soumis aux flexions asymétriques (SMa) n'est pas différente de celle du bois des arbres témoins.

A l'échelle intra-arbre, quelle que soit l'année, l'infradensité du bois CFW est très nettement supérieure à celle du bois de la zone neutre : +21.9% ($p=1.12 \times 10^{-6}$) en 2016 et +15.9% ($p=0.01$) en 2017. De même, le bois CFW est également bien plus dense que le bois TFW de +10.8% ($p=1.4 \times 10^{-5}$) en 2016 et +14.7% ($p=0.003$) en 2017. Le bois SMs des arbres soumis aux flexions symétriques a également une infradensité plus élevée que le bois de la zone neutre de (+6.1%, $p=0.016$).

En 2016, le bois TFW montre également une infradensité clairement supérieure à celle du bois de la zone neutre (+10%, $p=1.1 \times 10^{-4}$) alors qu'en 2017, étonnement, aucune différence n'est observable entre ces deux zones de bois (Figure 83).

Ces résultats obtenus pour les bois des arbres SMa en 2016 sont également vérifiés pour les bois des arbres soumis simultanément aux flexions répétées et au stress hydrique (SMHa) : l'infradensité du bois CFW est supérieure à celle du bois TFW et du bois de la zone neutre respectivement de +8.8% ($p=2 \times 10^{-4}$) et +13.2% ($p=2.1 \times 10^{-5}$) et le bois TFW est plus dense que celui de la zone neutre de +4.1% ($p=0.032$).

Enfin, autre résultat collatéral, nous observons une légère diminution de -3.7% ($p=0.024$) de l'infradensité entre les bois des arbres stressés hydriquement (SH) et les arbres témoins bien irrigués (Figure 82).

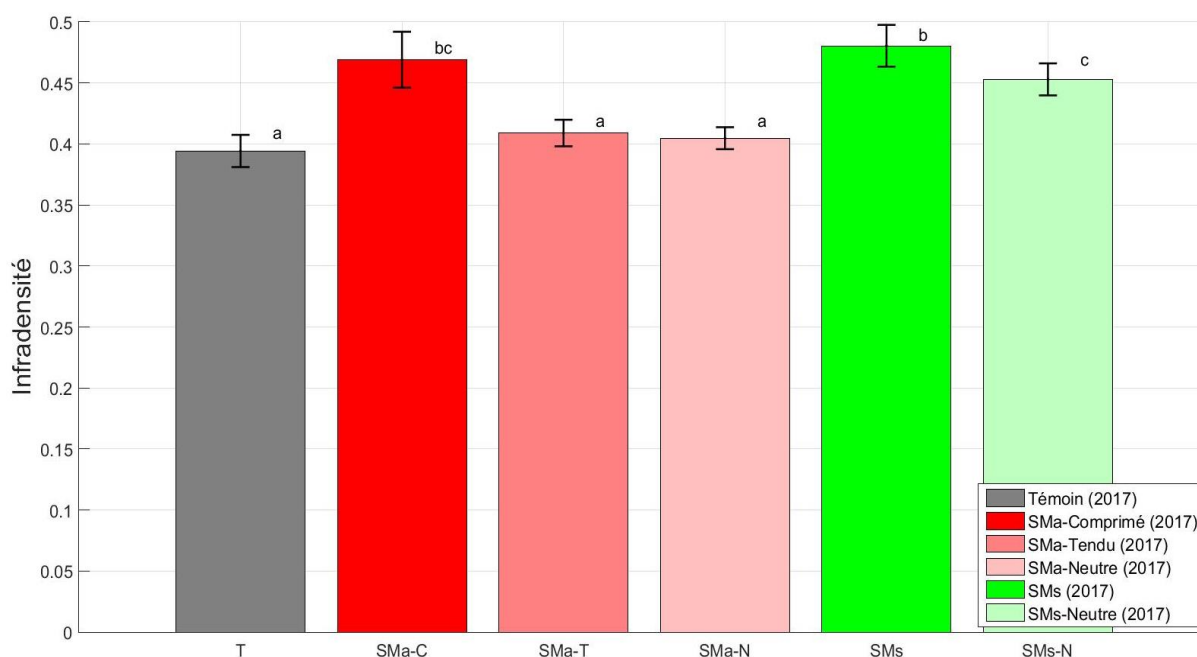


Figure 83: Modulation de l'infradensité du bois des arbres fléchis (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbres i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Dans la littérature, les travaux menés sur des hybrides de peupliers et sur épicéa ne semble montrer aucune modification de l'infradensité du bois due à sa formation sous stress hydrique (Awad et al. 2010; Rosner et al. 2008). Pourtant, nos expérimentations semblent montrer une légère diminution de l'infradensité due au stress hydrique. Toutefois, nous devons remarquer

que cette diminution, certes significative, reste très faible et que l'on ne retrouve pas ce résultat sur les arbres soumis aux flexions asymétriques. Ce résultat peut à première vue paraître surprenant sachant que les travaux d'Awad et al. (2010) ont montré que, sur peupliers (*Populus tremula* x *Populus alba*), le stress hydrique engendrait une diminution du diamètre des vaisseaux ainsi qu'une diminution de leur fréquence et une augmentation de leur épaisseur de parois. Ces modifications anatomiques devraient donc logiquement mener à un bois moins poreux donc plus dense. Néanmoins, dans nos expérimentations, cette baisse de densité est parfaitement cohérente avec celle trouvée au cours de la mesure de l'infradensité du bois à l'échelle de la tige (chapitre 2, partie II-2) : nous avons trouvé une diminution de l'infradensité de 8% ($p=0.0005$) soit une infradensité de 0.45 pour le bois des arbres témoins et de 0.41 pour celui des arbres sous stress hydrique.

Concernant le bois formé pendant le traitement de flexions symétriques, les travaux de Telewski sur *Abies fraseri* et ceux de Kern et al. (2005) sur peupliers ont mis en avant que la densité du « bois de flexion » était supérieure à celle du bois dit « normal » ; i.e. le bois d'arbres témoins non sollicités. Dans notre expérimentation, nous avons noté la même tendance pour les bois formés sous flexions symétriques et asymétriques. Cette augmentation de l'infradensité du bois des arbres soumis aux flexions asymétriques peut être notamment expliquée par les modifications anatomiques de ce bois obtenues au cours des récents travaux de Roignant et al. (2018). En effet, Roignant et al. (2018) a montré que les bois CFW et TFW possèdent un moins grand nombre de vaisseaux (-19% par rapport au bois non soumis aux déformations mécaniques) et des fibres aux parois plus épaisses de 10% par rapport à celle du bois des arbres témoins. De plus, les vaisseaux de ces bois de flexion ont soit un diamètre identique à celui du bois des arbres témoins soit un diamètre inférieur (-8.2% pour le bois TFW). Tous ces paramètres modulés semblent indiquer une densification du tissu ligneux des arbres soumis aux flexions.

Un autre point intéressant concerne le bois de la zone neutre des arbres soumis aux flexions asymétriques qui montre une infradensité égale à celle du bois des arbres témoins. Ce résultat, couplé à ceux de Roignant et al. (2018) (aucune modification anatomique par rapport au bois des arbres témoins) semblerait indiquer que le bois de la zone neutre des arbres SMA puisse être considéré vraiment comme similaire au bois dit « normal » des arbres non fléchis. Enfin, les résultats de 2016 sur le bois des arbres soumis aux flexions asymétriques montrent que le stress hydrique n'interfère pas avec ce stress mécanique : la hiérarchie des infradensités au sein des différents secteurs de la tige reste inchangée lorsque les arbres sont soumis à un stress hydrique (l'infradensité du bois CFW est supérieure à celle du bois TFW qui est également significativement supérieure à celle du bois de la zone neutre).

Les traitements de flexions répétées modifient le comportement élastique du bois

Module spécifique du bois :

Le module spécifique correspond au rapport du module d'élasticité longitudinal du bois par son infradensité. Notre choix de présenter ici ce module spécifique au lieu du module d'élasticité vient d'une part du fait que ce dernier ne semble pas être impacté par l'application de déformations mécaniques pour les arbres bien irrigués soumis aux flexions. D'autre part, pour la caractérisation d'un matériau poreux comme le bois, le module spécifique permet d'accéder à la rigidité de la matière constitutive du bois en s'affranchissant de la porosité de ce dernier.

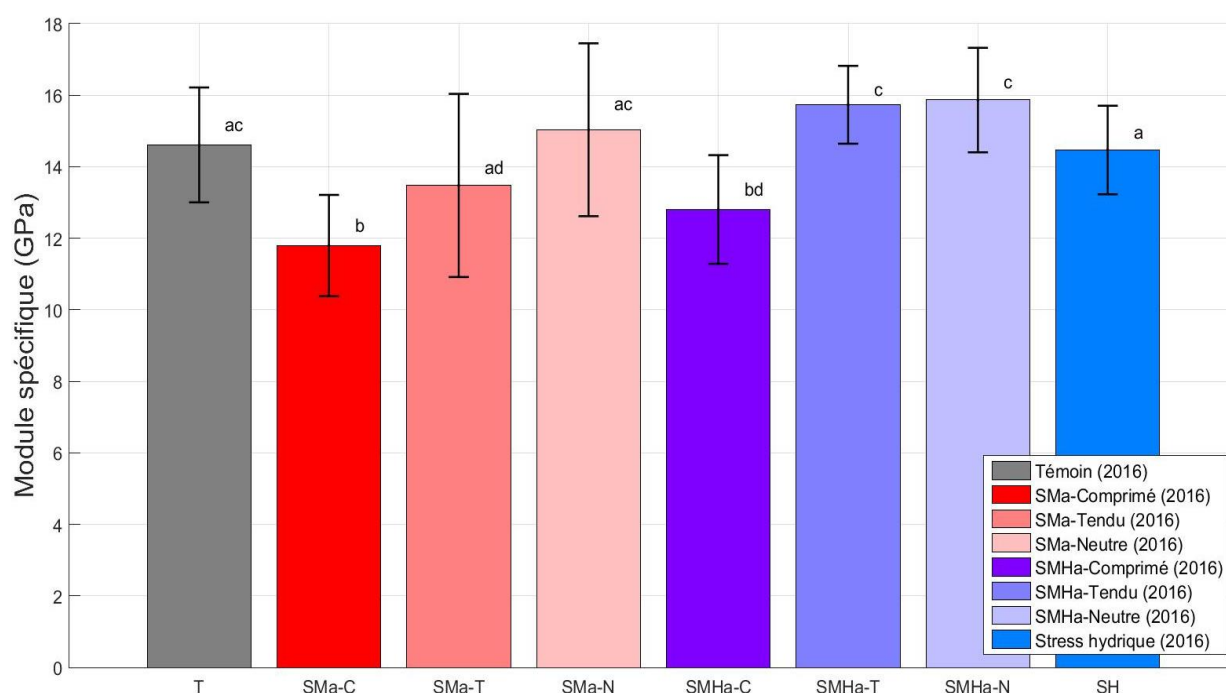


Figure 84: Modulation du module spécifique du bois par les traitements de flexions asymétriques répétées (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (Sma) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres soumis aux flexions, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Que ce soit en 2016 (Figure 84) ou en 2017 (Figure 85), le bois CFW possède un module spécifique très nettement inférieur à celui du bois de la zone neutre (-21.5% en 2016 avec $p=0.002$ et -31.8% en 2017 avec $p=0.005$).

Toutefois, nous avons observé deux tendances différentes selon l'année pour le bois TFW (Sma-T) : en 2016, son module spécifique ne se distingue pas significativement de celui du bois neutre Sma-N (-10.4%, $p=0.107$) alors qu'il est significativement différent en 2017 (-19.3%, $p=0.001$). Ceci peut s'expliquer par un module spécifique du bois en zone neutre nettement plus élevé en 2017 qu'en 2016 (+18.4% entre 2016 et 2017, $p=0.027$) tandis que les modules spécifiques des bois CFW et TFW restent similaires entre les échantillons des deux

années. Enfin, en 2016 le module spécifique du bois CFW est également différent de celui du bois TFW (-12.5%, $p=0.015$).

Les échantillons SMs constitués de bois formé sous efforts alternés de compression et de traction suivent la même tendance que le bois CFW i.e. leur module spécifique est nettement inférieur à celui du bois de la zone neutre (-29.7% avec $p=0.0001$) ; suggérant ainsi des propriétés mécaniques pariétales altérées par les traitements de flexions.

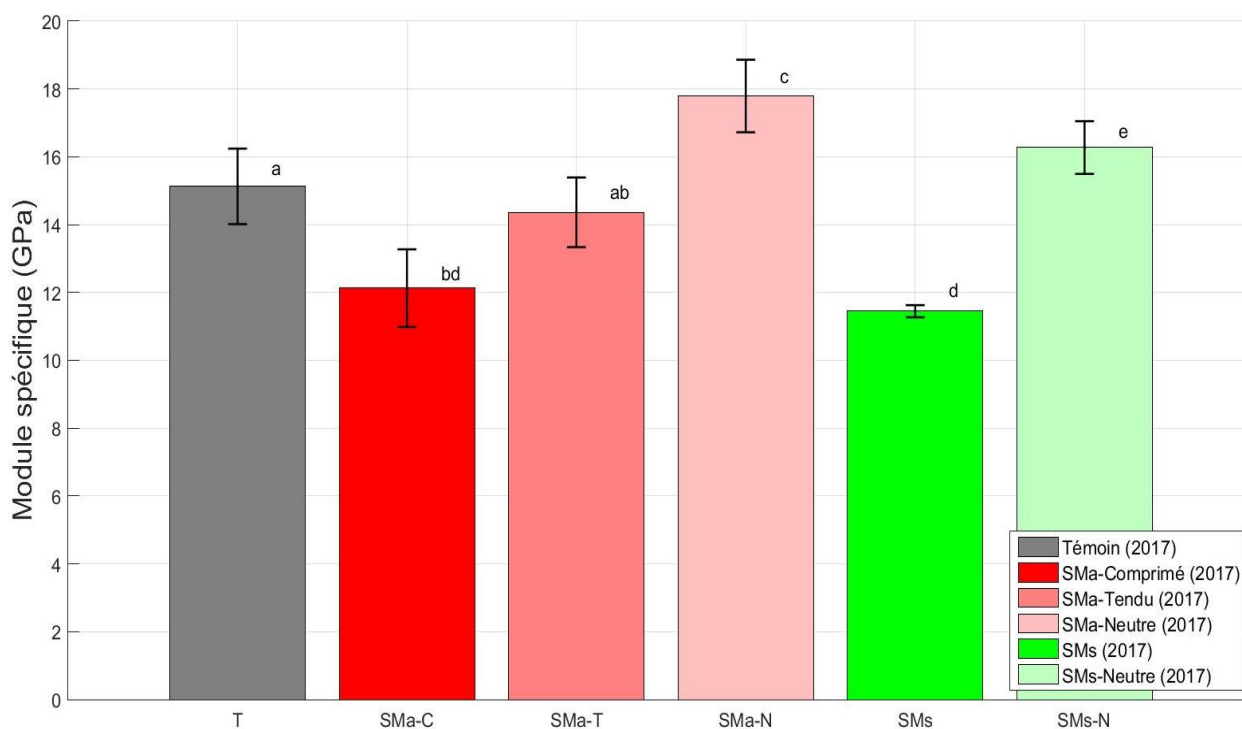


Figure 85: Modulation du module spécifique du bois au cours de l'acclimatation aux flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écarts types.

Pour finir, en 2016 (Figure 84), les tendances observées sur l'impact des sollicitations de flexion sur le module spécifique des bois des arbres bien irrigués (SMa) sont aussi observées sur les bois des arbres sous stress hydrique (SMHa) : le module spécifique du bois CFW est 19.3% plus faible que celui du bois de la zone neutre ($p=0.0001$) alors que le bois TFW possède un module spécifique équivalent à celui du bois de la zone neutre et significativement supérieur à celui du bois CFW de 18.6% ($p=0.002$).

Les travaux sur *Pinus taeda*, *Abies Fraseri* et des hybrides de peupliers s'accordent sur le fait que le bois de flexion montre une infradensité supérieure à celle du bois « normal » et un module d'élasticité plus faible (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski and Jaffe 1986a; Telewski and Jaffe 1986b). Cela semble donc suggérer globalement un module spécifique moyen du bois de flexion plus faible. Dans notre expérimentation, le bois issu des arbres soumis aux flexions symétriques (« bois de flexion ») corrobore complètement ces

conclusions. Or, pour les arbres soumis aux flexions asymétriques, nous avons observé que seul le bois CFW possède un module spécifique inférieur au bois « normal » (bois de la zone neutre et bois des arbres témoins) ; le module spécifique du bois TFW étant lui similaire à celui du bois « normal ». Nos expérimentations où les stimuli étaient particulièrement contrôlés ont permis de distinguer pour la première fois clairement le type d'efforts (traction ou compression) appliqués sur les tissus des arbres SMA de 2016 et de 2017. Ainsi, nos mesures à l'échelle tissulaire semblent indiquer que ce sont les efforts de compression qui engendrent la majeure partie de la perte de rigidité du bois. Par conséquent, cela suggère que la modulation de ce paramètre mécanique serait dépendante du signe des déformations subies par le bois au cours de sa formation.

Le fait qu'en 2016 le bois TFW, malgré sa plus forte densité, ait un module spécifique équivalent à celui du bois « normal » pourrait s'expliquer par la présence de fibres avec couche G contrairement au bois CFW et aux bois des arbres non fléchis. En effet, Roignant et al. (2018) a montré que la présence de couche G conduisait à une diminution de l'AMF moyen du bois TFW ($AMF=22^\circ$) par rapport à celui du bois CFW et des bois des arbres non fléchis (de l'ordre de $27-28^\circ$). Or, nous avons vu dans le chapitre 1 que le module d'élasticité augmentait avec la diminution de l'AMF. Ainsi, la présence de couche G pourrait compenser la légère augmentation de l'infradensité et mener ainsi à un module spécifique équivalent à celui du bois « normal ».

Nos mesures locales mettent également en lumière que cette modulation du module spécifique se retrouve pour des arbres fléchis et soumis à un stress hydrique ; suggérant ainsi que le stress hydrique n'empêcherait pas le processus d'acclimatation aux stress mécaniques.

Limite élastique du bois vert :

La limite élastique du bois représente la fin du domaine élastique et peut être définie par deux paramètres : la contrainte élastique limite, ou résistance élastique (Figure 87), et la déformation élastique limite (Figure 88). La définition pratique de ces valeurs peut prendre plusieurs formes et il est difficile de trouver un consensus. Nous avons choisi une méthode explicitée dans le chapitre 2 (page 107).

Les mesures de contrainte élastique limite montrent des variabilités assez importantes. A l'échelle intra-arbre, nous n'avons observé aucune différence significative pour les échantillons des arbres bien irrigués de 2016 entre les zones soumises à des traitements de compression, de traction ou neutre (Figure 86). Par contre, pour les arbres en stress hydrique, il semble que dans les zones de bois formé sous compression ou sous traction pendant un stress hydrique, la contrainte élastique limite du bois CFW (SMHa-C) est plus faible de 17.9% ($p=0.016$) par rapport à celle du bois TFW (SMHa-T).

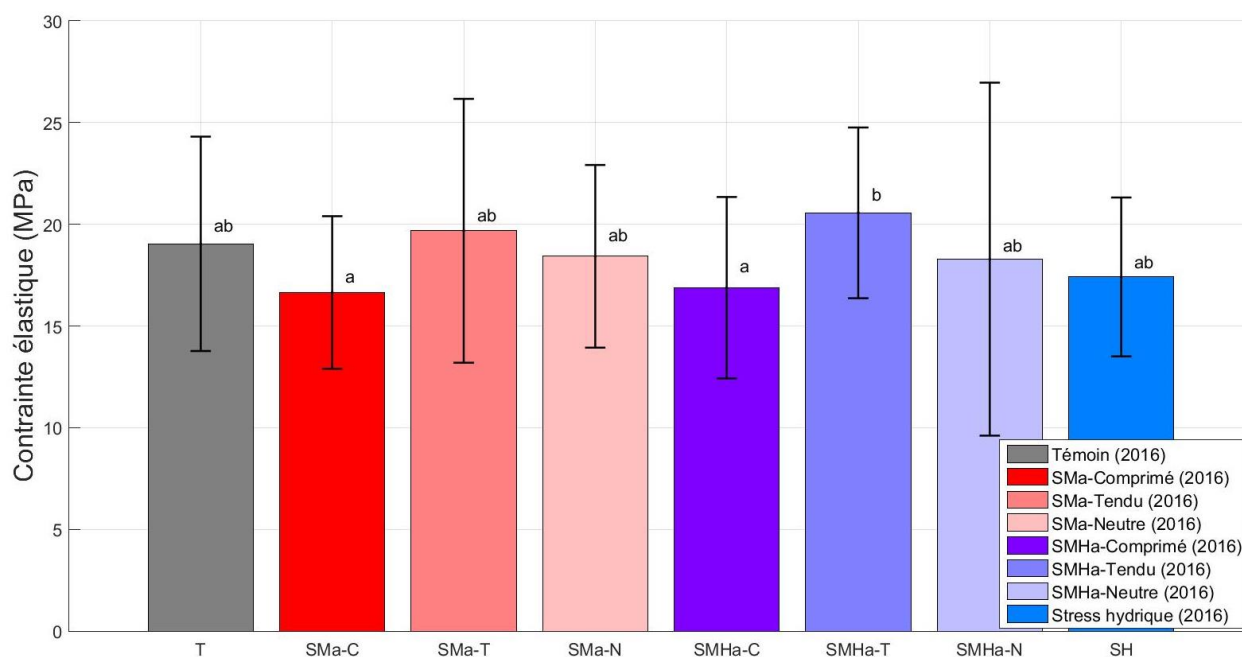


Figure 86: Modulation de la contrainte élastique limite du bois des arbres soumis aux flexions répétées (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

De même, sur la campagne 2017 (Figure 87), nous observons que, pour les arbres soumis à des flexions qu'elles soient asymétriques (SMa) ou symétriques (SMs), la contrainte élastique limite est fortement réduite dans les zones de bois formées sous traction et/ou sous compression par rapport à leur zone neutre respective (Figure 87). Cette diminution atteint -30.8% ($p=0.034$) pour le bois CFW (SMa-C), -35.5% ($p=0.025$) pour le bois TFW (SMa-T) et -41.1% ($p=0.016$) pour le bois de flexion SMs. La contrainte élastique limite de ces bois est aussi nettement plus faible que celle des bois des arbres témoins (-23.2% pour SMa-C, -28.5% pour SMa-T et -38.2% pour SMs), alors que pour la zone neutre des arbres fléchis, on retrouve les valeurs caractéristiques du bois des arbres non stimulés. Ceci renforce l'idée que la zone neutre ressemble vraiment à un bois témoin et n'est effectivement pas impactée par la thigmomorphogénèse.

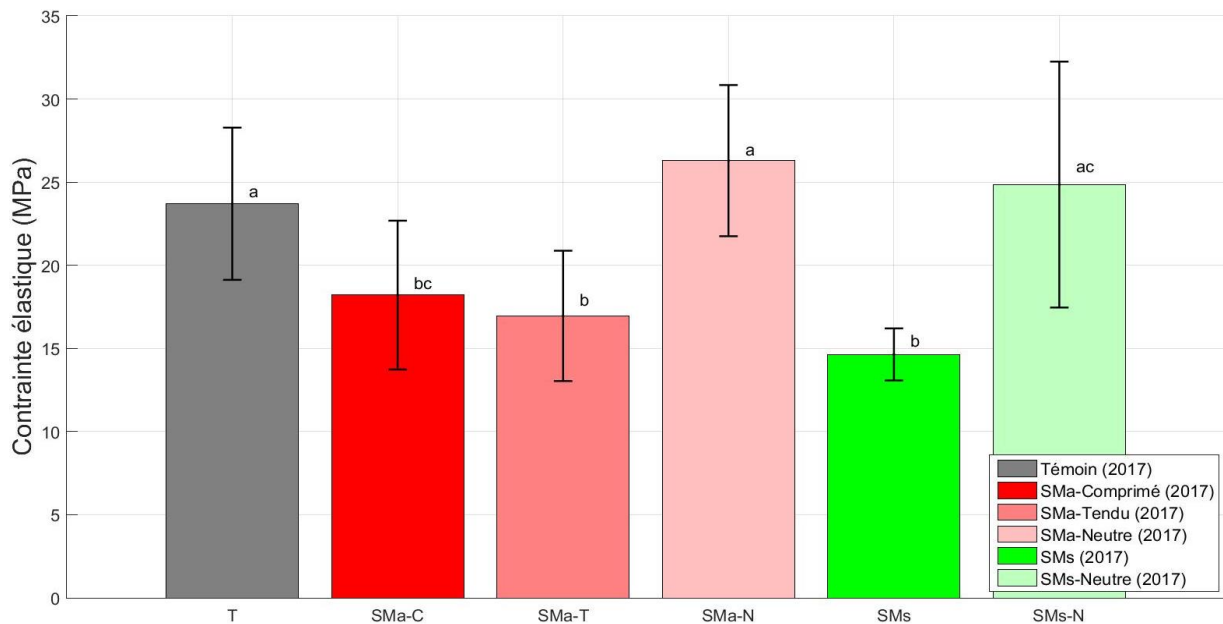


Figure 87: Modulation de la contrainte élastique limite du bois par les traitements des flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Les mesures de déformation élastique limite du bois montrent aussi une grande variabilité (Figure 88). On retrouve cependant, même si les tests statistiques ne l'attestent pas, les mêmes tendances, à savoir que les zones formées sous traction ou compression montrent des valeurs plus faibles que leur zone neutre ; lesquelles semblent montrer les mêmes valeurs que le bois des arbres témoins non-stimulés. La déformation élastique limite des bois CFW, TFW et SMs est réduite respectivement de -15.5% ($p=0.093$), -22.5% ($p=0.081$) et -24.5% ($p=0.091$) par rapport au bois de la zone neutre.

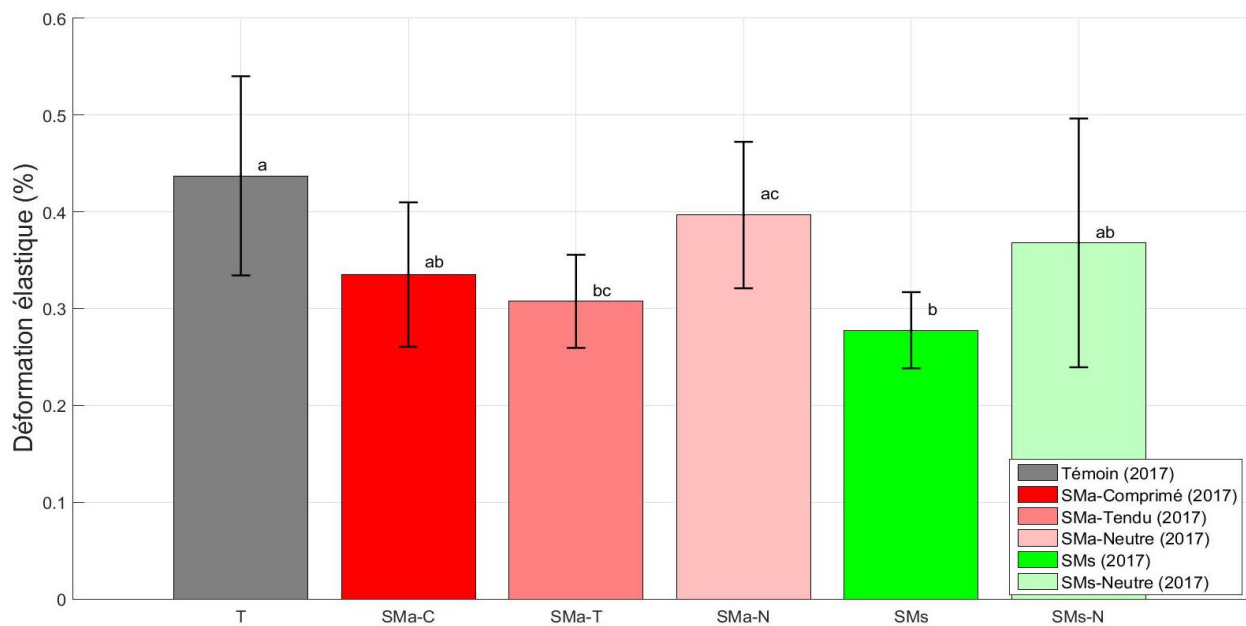


Figure 88: Modulation de la déformation élastique limite du bois par les traitements de flexions répétées (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur donnent les écartypes.

Dans le chapitre 2, nous avons vu qu'à l'échelle de la tige, les essais de flexion (campagne 2017) menés jusqu'à la rupture, lorsqu'on sollicite en flexion les tiges dans la direction des traitements de flexions répétées (SMa et SMs), montrent une limite élastique du bois des tiges SMa et SMs plus faible que chez les arbres témoins (contrainte élastique limite et déformation élastique limite). Ici, dans cette étude locale sur allumettes, la variabilité de nos résultats ne nous permet pas de conclure. Par contre, la contrainte élastique limite du bois des arbres sollicités mécaniquement en 2017 semble réduite par les traitements de flexions répétées. Comme pour l'étude du comportement mécanique de la tige, ce résultat nous interroge sur le bénéfice d'un tel comportement pour le bois : en quoi entrer précocement en plasticité peut-il être un bénéfice adaptatif pour la structure qu'il compose ?

Les traitements de flexions répétées modulent très fortement le comportement plastique et en rupture du bois

Nous abordons maintenant l'impact des flexions répétées sur le comportement plastique du bois et sa rupture.

Endommagement du bois :

La mesure de l'endommagement sur les échantillons de 2017 met en lumière des tendances intéressantes entre les conditions de croissance (Figure 89). Les valeurs présentées dans le graphique ci-dessous représentent l'endommagement du matériau après une déformation de 0.8%-0.9% soit une déformation de 2 à 3 fois supérieure à celle de la limite élastique. Il apparaît très clairement qu'à ce niveau de déformation important, le bois CFW a été, de très loin, le moins endommagé :

- à l'échelle inter-arbre, l'endommagement du CFW est 51% plus faible que celui du bois des arbres témoins ($p=0.002$)
- à l'échelle intra-arbre, l'endommagement du CFW est 49.1% ($p=0.005$) plus faible que celui du TFW et 57.2% ($p=0.003$) plus faible que celui du bois de la zone neutre

Concernant les arbres soumis aux flexions symétriques, le bois formé sous les efforts alternés de traction et de compression suit aussi la tendance du comportement du bois CFW. A l'échelle intra-arbre, le bois SMs est également moins endommagé que le bois de la zone neutre (-20.7% avec $p=0.038$) et à l'échelle inter-arbre, ce bois est moins endommagé que le bois des arbres témoins de -35.5% ($p=0.0006$). Le bois de la zone neutre des arbres soumis aux flexions symétriques (SMs-N) a un endommagement significativement plus faible que celui du bois des arbres témoins de 18.7% ($p=0.044$). Enfin, on remarque également que le bois soumis aux efforts alternés de traction et de compression (SMs) subit un endommagement inférieur à celui du bois TFW (-33%, $p=0.0008$) tandis que son endommagement est identique à celui du bois CFW. Une fois encore, ce résultat semble montrer qu'en cas de sollicitations alternées, le bois formé montre un comportement très similaire à celui du CFW et non à celui du TFW.

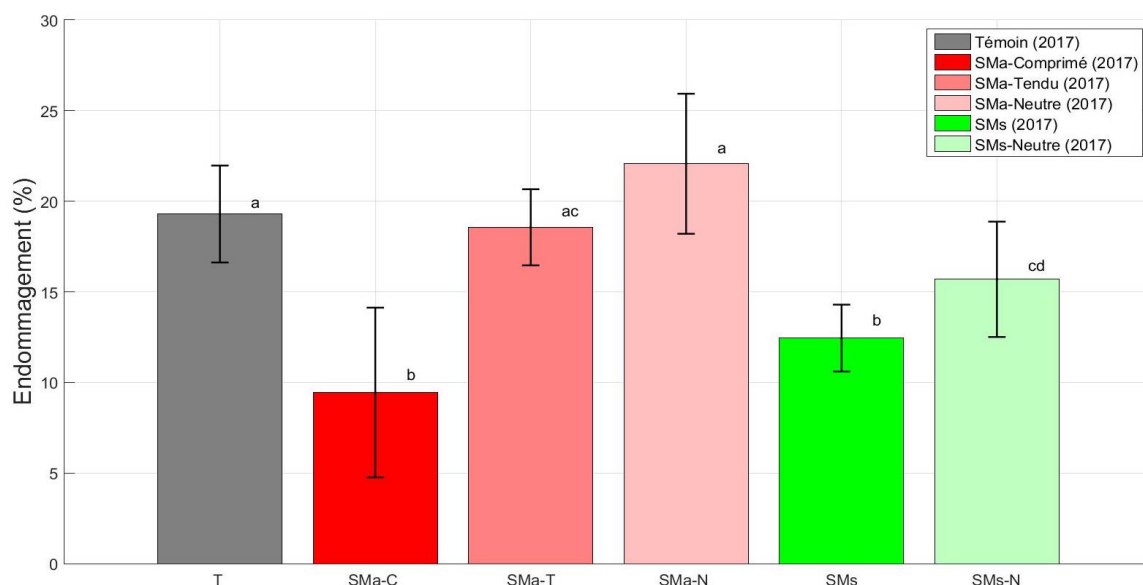


Figure 89: Endommagement du bois suite à une déformation de 0.8-0.9%. (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Cette propriété d'endommagement semble assez bien corrélée avec le module spécifique du bois. En effet, la figure 90 met en lumière une tendance assez nette montrant une augmentation de l'endommagement du bois avec l'augmentation de son module spécifique. Le module spécifique du bois représente la rigidité longitudinale pariétale moyenne. Il semblerait donc que plus les parois cellulaires sont rigides plus le bois est vulnérable à de grandes déformations mécaniques. Cette assertion doit être confirmée par d'autres tests mécaniques à cycles d'intensité croissante afin de vérifier que les tendances observées se conservent pour d'autres niveaux de déformations (plus importantes) mais elle semble révéler ici un trade-off mécanique entre la rigidité et la capacité à supporter d'importantes déformations.

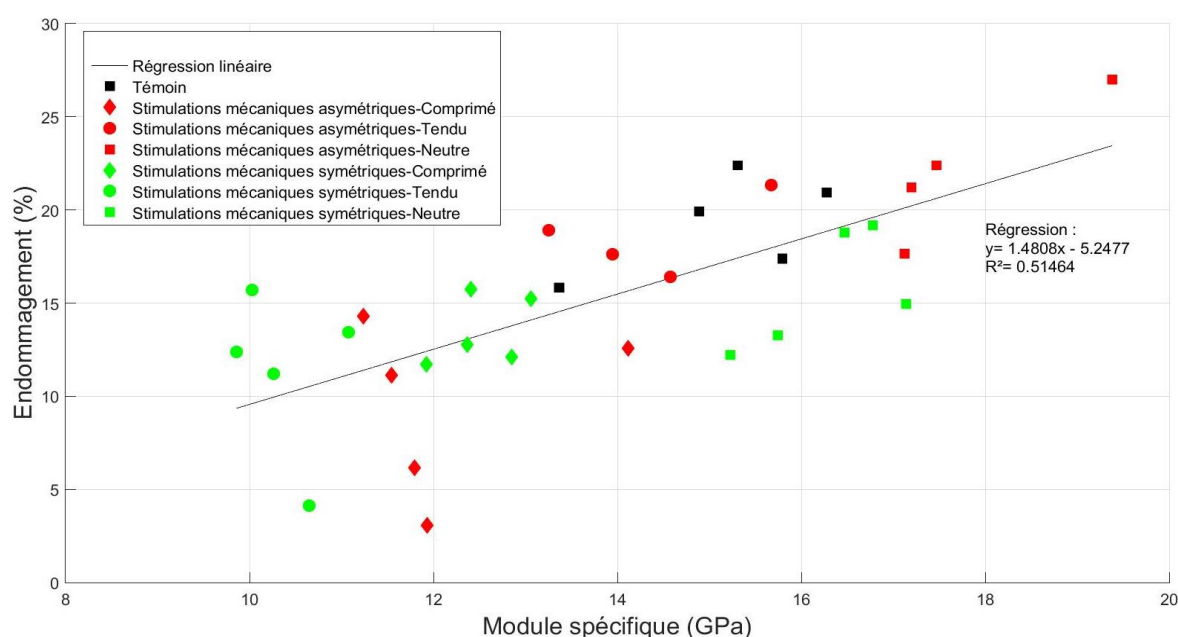


Figure 90: Corrélation entre l'endommagement du bois et son module spécifique. Les couleurs noir, rouge et vert représentent les valeurs d'endommagement de la totalité des bois issus respectivement des arbres témoins, fléchis asymétriquement et symétriquement.

L'endommagement du bois a été défini ici comme sa perte en rigidité après une forte sollicitation dans le domaine plastique. Cette dégradation mécanique du matériau est due à des glissements entre fibres, des ruptures irréversibles à l'échelle cellulaire et l'apparitions de microfissures dans le matériau au cours de sa déformation (Fortunier 2003). Nos résultats montrent que les efforts de compression, générés par les flexions répétées, conduisent à la formation d'un bois nettement moins vulnérable à l'endommagement ; i.e. plus résistant à l'apparition de ces endommagements irréversibles. Ce résultat est particulièrement intéressant vu que nous avons montré auparavant que ce bois se distingue également des autres bois en matière de module spécifique et de contrainte élastique limite. Cela renforce l'hypothèse selon laquelle l'arbre perçoit le signe des déformations mécaniques qu'il subit et modifie la structure anatomique et les propriétés mécaniques du bois en conséquence (Roignant et al. 2018).

De plus, le bois formé sous flexions symétriques répétées (SMs) est également nettement moins vulnérable à l'endommagement que les autres bois. Ce point est très intéressant si on le remet dans le contexte de l'arbre au vent : dans la nature, par l'oscillation des organes sollicités, le bois subit souvent alternativement des déformations de compression et de traction et l'arbre aura donc tendance à former un bois de type SMs. Le bénéfice adaptatif des traitements de flexions répétées semble donc évident et on peut se demander quelles caractéristiques anatomiques sont modifiées pour permettre à l'arbre de moduler ainsi ses propriétés.

Enfin, un dernier point intéressant est la différence significative entre le bois formé sous flexions symétriques (SMs) et le bois TFW tandis qu'il montre un comportement similaire au bois CFW. Ce bois étant formé sous sollicitations alternées de compression et de traction, on pouvait émettre l'hypothèse qu'il montrerait un comportement en endommagement moyen entre ceux des bois CFW et TFW. Or, nous montrons ici clairement que les sollicitations en compression semblent avoir un impact prédominant sur l'endommagement du « bois de flexion » comme cela est le cas pour l'infradensité, le module spécifique et la contrainte élastique limite. Sur tous ces volets, le bois sollicité alternativement en traction et en compression a tous les attributs d'un bois sollicité exclusivement en compression ; posant ainsi la question des mécanismes de mécanoperception qui sont en jeu et de l'anatomie qui en découle. A première vue, les coupes cytologiques mettent en lumière une grande similarité de la structure anatomique des bois SMs et CFW (Figure 91) ; pouvant expliquer un comportement similaire entre ces bois.

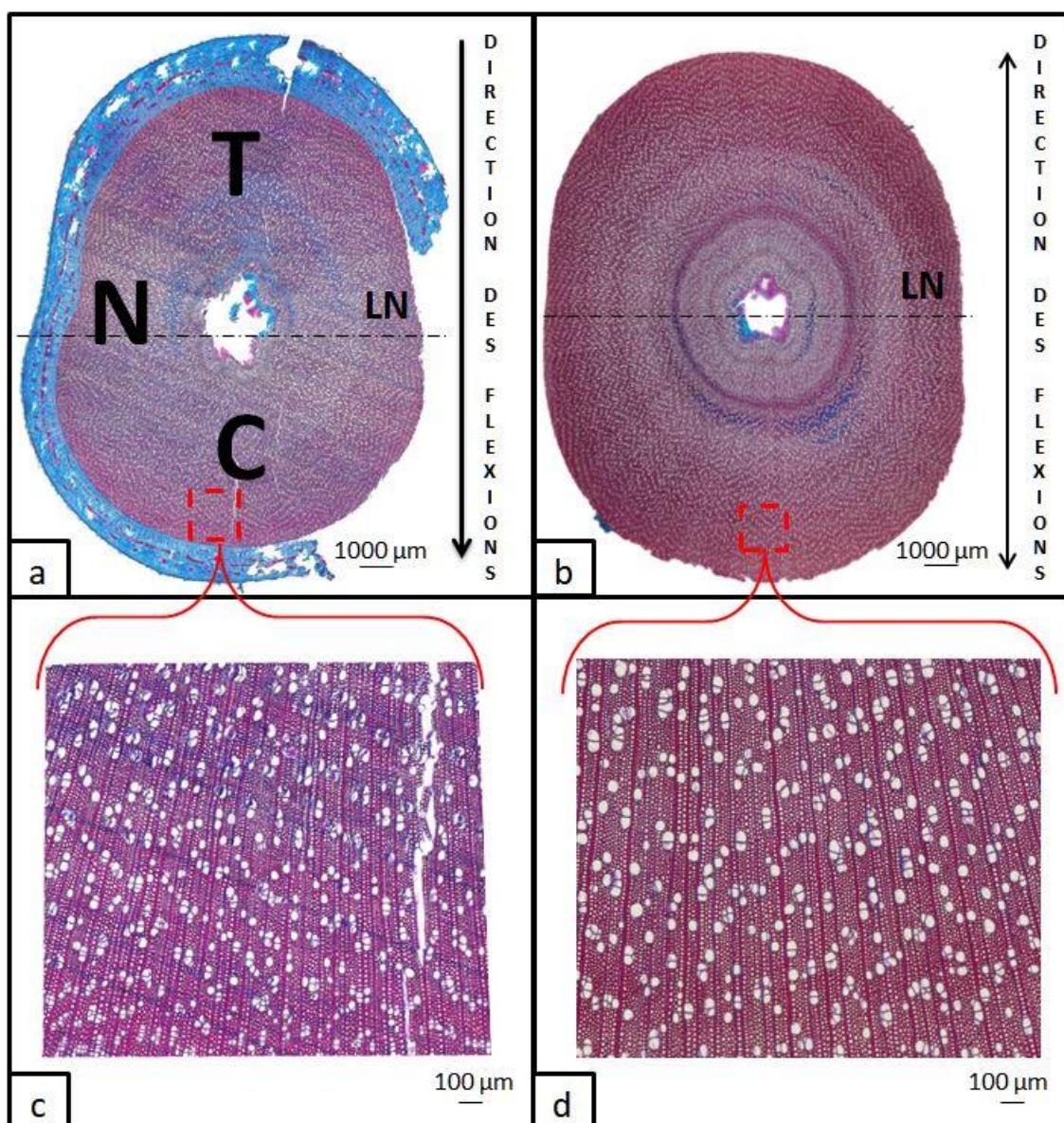


Figure 91: Coupes cytologiques des bois CFW et SMs. (a) Coupe d'un bois formé sous flexions asymétriques (SMa). (b) Coupe d'un bois SMs (« bois de flexion »). (c, d) Zoom sur la structure anatomique des bois CFW et SMs. C, T et N représentent respectivement le bois formé sous sollicitations de compression, sous sollicitations de traction et en zone neutre. LN signifie la ligne neutre.

Contrainte de rupture en flexion ou Module de rupture (MOR) :

A l'échelle inter-arbre, quelle que soit l'année d'expérimentation, le bois CFW (SMa-C) montre un module de rupture nettement plus fort que celui du bois des arbres témoins (+15.2% en 2016 avec $p=0.005$ et +13% en 2017 avec $p=0.019$) tandis que pour le bois TFW (SMa-T), nous n'observons aucune différence significative avec le bois des arbres témoins. C'est au niveau du bois de la zone neutre que les expérimentations divergent : en 2016, il n'y a aucune différence entre le module de rupture du bois de la zone neutre et celui des arbres témoins alors qu'en 2017 le bois de la zone neutre montre un module de rupture plus élevé que celui des arbres témoins (+12.8%, $p=0.02$).

A l'échelle intra-arbre, en 2016 (Figure 92), le bois CFW montre un module de rupture nettement supérieur à celui du bois TFW (13.4%, $p=0.02$). On retrouve un résultat similaire pour les arbres traités également sous stress hydrique où le module de rupture du bois CFW (SMHa-C) est plus élevé de 9.3% ($p=0.003$) par rapport à celui du bois TFW.

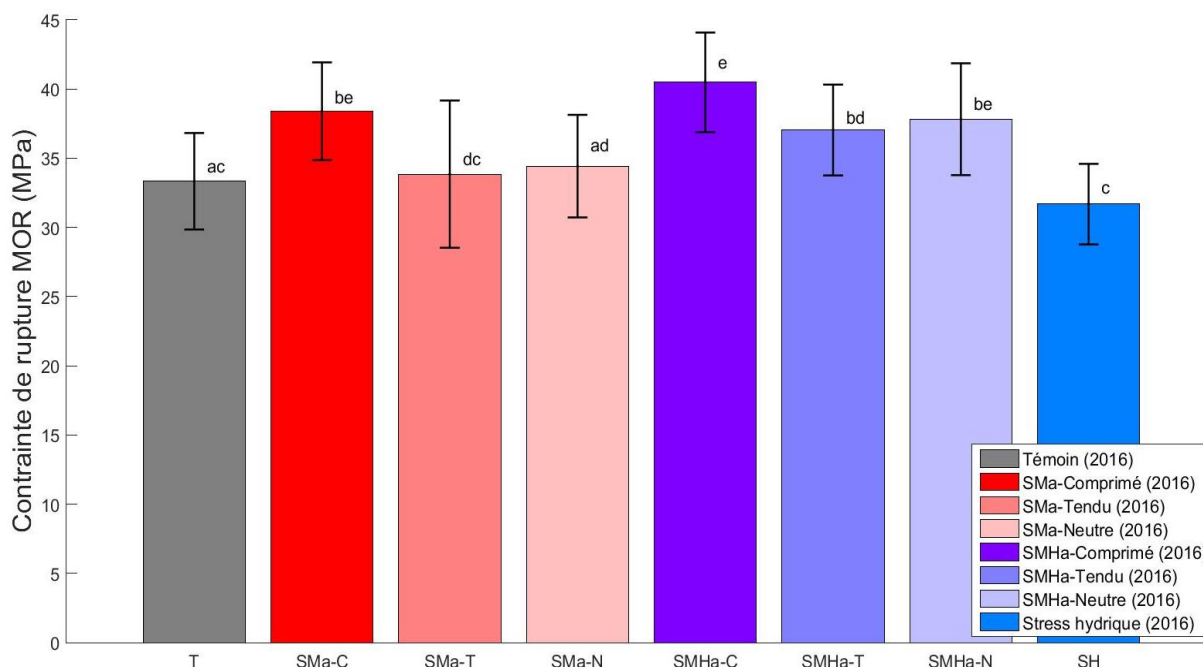


Figure 92: Contrainte de rupture en fonction des traitements subis par le bois (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre ; i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

En 2017, bien que les statistiques ne l'attestent pas, on retrouve la tendance à l'augmentation (+13.4%, $p=0.077$) de la contrainte à la rupture pour le bois sollicité en compression (Figure 93). De plus, concernant les arbres soumis aux flexions symétriques (SMs), les bois subissant les plus hauts niveaux de déformations possèdent une contrainte de rupture (MOR) significativement plus faible que celui du bois de la zone neutre (-18.3%, $p=0.0003$). Toutefois, ces résultats sont à nuancer car ils ont été observés sur des éprouvettes ayant subi un essai d'endommagement auparavant.

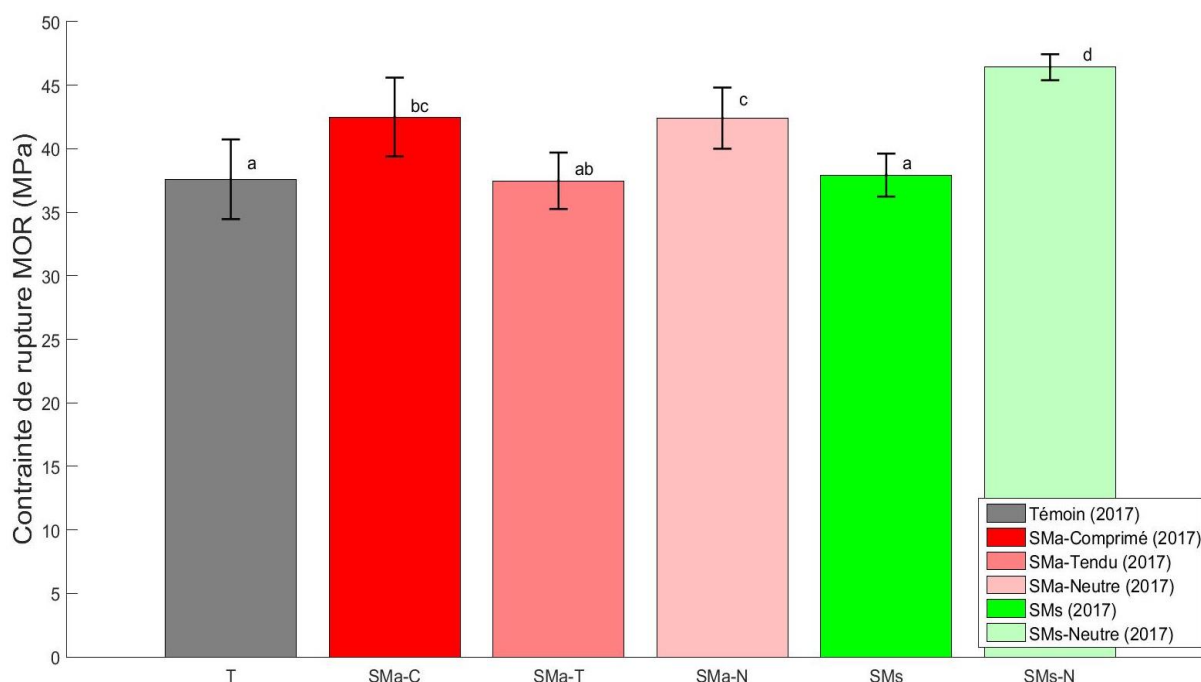


Figure 93: Contraintes de rupture du bois en fonction des traitements qu'il a subis (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Les travaux de Kern et al. (2005) sur des hybrides de peupliers ont souligné que sur sept hybrides, deux montraient un bois de flexion avec un MOR plus faible que le bois des arbres témoins tandis que le bois de flexion des cinq autres hybrides montrait un MOR inchangé. Nos expérimentations à l'échelle de la tige ne confirmaient pas ce résultat puisque au contraire nous mesurons un MOR des tiges supérieur pour les arbres soumis aux flexions (asymétriques et symétriques) ; résultats similaires à ceux des travaux de Telewski and Jaffe (1986a) sur *Pinus taeda*. Néanmoins, nos mesures locales montrent pour le bois de flexion, i.e. le bois formé sous flexions symétriques, des résultats cohérents avec ceux de Kern et al. (2005) à savoir que le bois formé sous stress mécanique de signes alternés montre un MOR plus faible que le bois de la zone neutre.

Cependant, pour les arbres sous flexions asymétriques, cette tendance n'est plus vérifiée. En effet, en 2016, le bois CFW possède un MOR supérieur au bois des arbres témoins ainsi qu'au bois TFW, et ce, quelle que soit l'état hydrique de l'arbre. Ce résultat est cohérent avec la valeur élevée de l'infradensité du CFW par rapport au TFW et la forte corrélation positive reliant le MOR à l'infradensité (Yang and Evans 2003) comme nous avons pu le voir dans le chapitre 1 (partie II-2-2, page 61). Ici encore, le stress hydrique ne semble pas avoir d'influence sur l'impact des flexions sur la contrainte de rupture du bois (ou MOR) ce qui confirme une fois de plus que l'acclimatation de la formation du bois par l'arbre aux flexions répétées semble s'effectuer même en cas de sécheresse.

Si nous nous attachons maintenant uniquement aux arbres soumis aux flexions de l'expérimentation de 2017, les résultats obtenus ci-dessus semblent confirmer ceux de 2016. En effet, pour les arbres SMa, le bois CFW montre un MOR supérieur au TFW qui lui-même

n'est pas différent des témoins. Il faut, ici encore, prendre garde aux conclusions faites sur les échantillons de la campagne de 2017 puisqu'ils ont subi des essais d'endommagement avant la mesure de la contrainte de rupture.

II-2-2/ Caractérisation de la rupture dynamique du bois des arbres soumis aux flexions répétées

Les essais sur le mouton de Charpy nous ont permis de mesurer l'énergie liée à la rupture des allumettes lors d'un choc transversal. Seuls les résultats sur la résilience sont présentés dans cette partie car ce sont les résultats les plus pertinents puisqu'ils sont adimensionnalisés par la géométrie de l'allumette. Ainsi, seules sont considérées les propriétés intrinsèques du matériau testé (Figure 94).

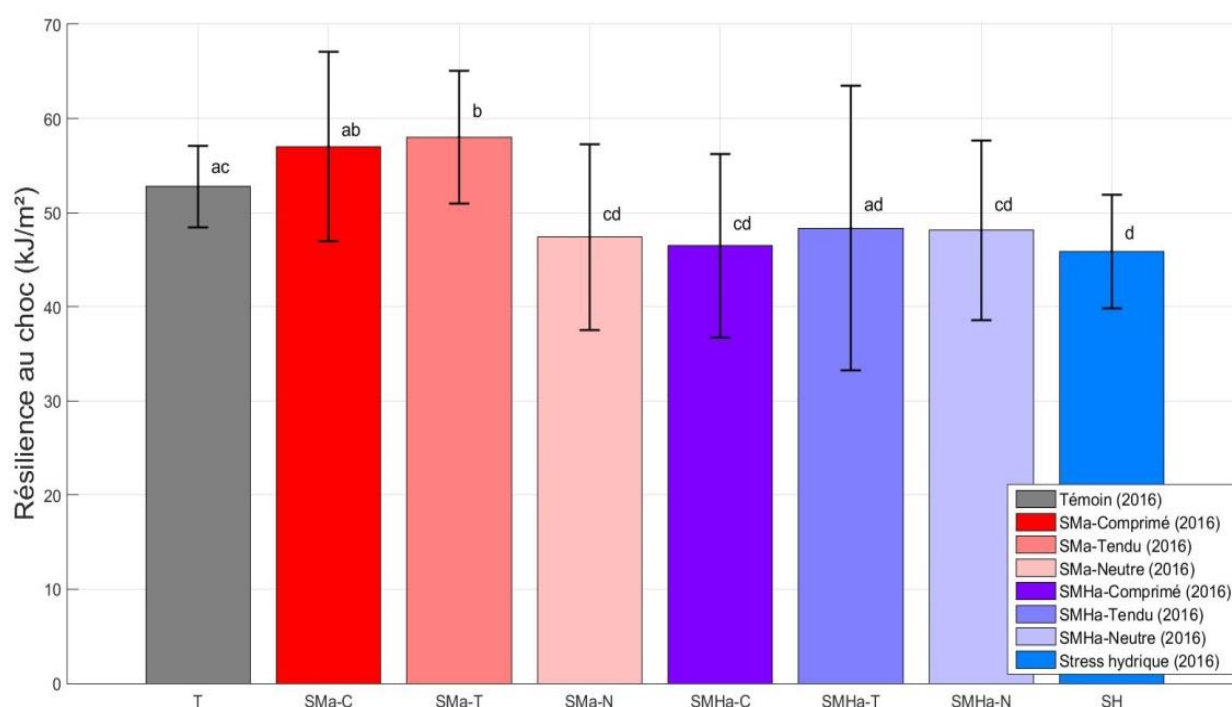


Figure 94: Résilience des bois en fonction des traitements qu'ils ont subis lors de sa formation (campagne 2016). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMHa) les arbres fléchis asymétriquement et sous stress hydrique et (SH) les arbres sous stress hydrique. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p < 0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écarts types.

L'expérimentation de 2016 met en avant l'impact négatif du stress hydrique sur la résilience au choc du bois (Figure 94). En effet, le bois issu des arbres sous stress hydrique présente une résilience plus faible de 13.1% ($p=0.012$) par rapport à celle du bois des arbres témoins.

D'autre part, toujours pour les arbres en stress hydrique, on retrouve également une baisse générale, quelle que soit la zone considérée, de la propriété de résilience pour le bois des arbres soumis aux flexions asymétriques : -18.5% entre SMa-C et SMHa-C ($p=0.022$) et -16.6% entre SMa-T et SMHa-T ($p=0.05$).

Par contre, pour les arbres bien irrigués soumis uniquement aux flexions asymétriques, les zones stimulées en compression (SMa-C) ou en traction (SMa-T) montrent une résilience au choc nettement supérieure à celle du bois de la zone neutre : le gain de résilience est alors de 20.4% ($p=0.024$) pour le bois CFW et de 22.4% pour le bois TFW ($p=0.02$).

En 2017, on retrouve cette tendance forte pour le CFW (+20.6% par rapport à la zone neutre, $p=0.044$) mais avec moins de force statistique pour le TFW (Figure 95). Concernant les arbres soumis aux flexions symétriques, nous n'avons remarqué aucune différence significative entre les différentes zones, mais avec tout de même une légère tendance entre le bois SMs et celui des arbres témoins ; le bois SMS montre une résilience plus forte que le bois des arbres témoins, se rapprochant ainsi, une fois encore pour ce nouveau paramètre mécanique, du comportement des bois CFW.

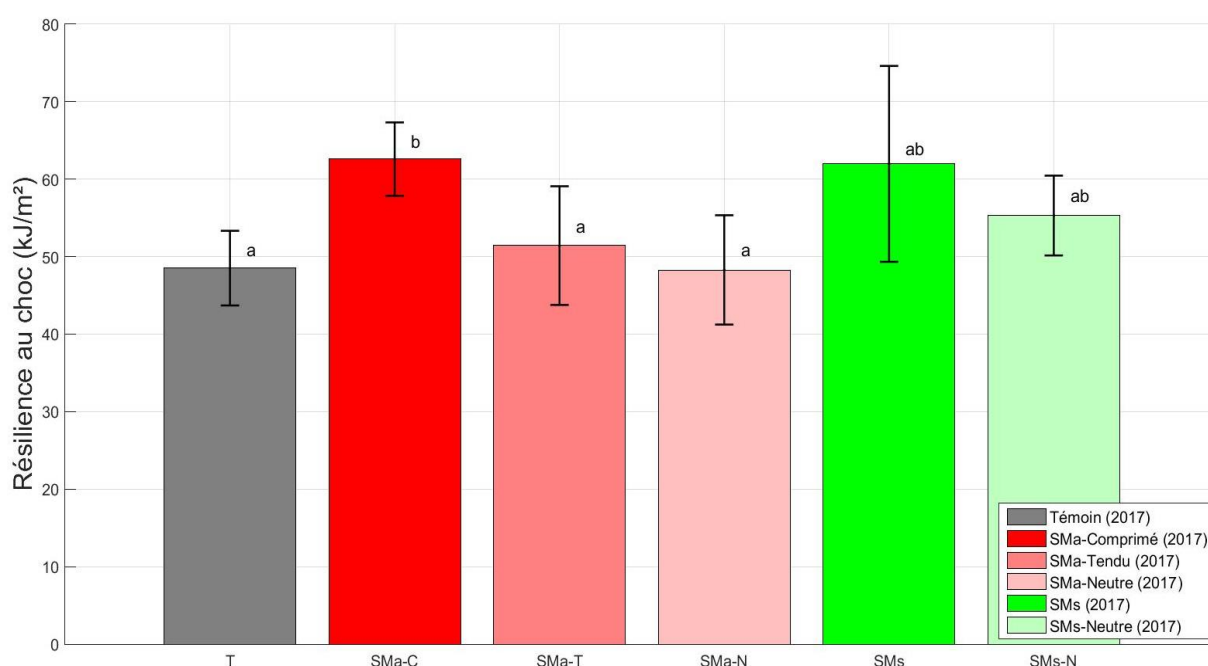


Figure 95: Résilience des bois en fonction des traitements qu'ils ont subis lors de sa formation (campagne 2017). (T) représente les arbres témoins, (SMa) les arbres fléchis asymétriquement, (SMs) les arbres fléchis symétriquement. (-C) correspond au bois formé sous sollicitations de compression (CFW), (-T) à celui formé sous sollicitations de traction (TFW) et (-N) à celui formé en zone neutre. Pour les arbres fléchis, les tests-T de Student sont réalisés intra-arbre i.e. la significativité statistique est donnée entre le bois neutre, le CFW et le TFW d'un même arbre (Test-T de Student $p<0.05$). Les histogrammes représentent les valeurs moyennes et les barres d'erreur représentent les écartypes.

Plusieurs articles ont souligné qu'une densité élevée couplée avec un angle des microfibrilles élevé pouvait engendrer une plus grande capacité d'absorption d'énergie avant rupture ; i.e. une plus grande ténacité (Burgert 2006; Fournier et al. 2013; Jungnikl et al. 2009). Or, nous avons montré précédemment que le bois CFW possédait une infradensité supérieure à celle du bois de la zone neutre et du TFW (que ce soit en 2016 ou en 2017). D'autre part, les travaux de Roignant et al. (2018) rapportent que l'AMF du CFW est similaire à celui du bois de la zone neutre. Ces critères de structure, appliqués à nos essais, indiquent bien que le CFW, qui montre un AMF et une infradensité supérieurs au TFW, lui montre aussi in fine une propriété de résilience supérieure.

On peut analyser les résultats sur le TFW de la même manière. En effet, celui-ci montre aussi un AMF plus faible (Roignant et al. 2018) et une infradensité plus importante (Figure 82) que la zone neutre. Suivant l'argumentation précédente pour le CFW, il n'est donc pas étonnant que le TFW montre une résilience plus forte que la zone neutre ; même si l'impact est moindre en 2017 avec une infradensité plus faible.

Ces analyses semblent mettre en lumière le rôle prépondérant de l'infradensité dans la capacité du matériau à absorber de l'énergie lors de la rupture, comme l'avaient suggéré Burgert (2006), Fournier (2013) et Jungnikl (2009).

III/ Conclusions du chapitre 3

Peu de travaux ont étudié les propriétés du bois vert dans le domaine de la biomécanique de l'arbre. Dans nos travaux, nous avons caractérisé à l'échelle tissulaire les propriétés mécaniques et hydrauliques du bois vert car nous souhaitons comprendre l'impact des différents types de sollicitations, engendrées au cours d'une flexion de tige (compression et traction), sur le comportement du bois formé.

Pour cela, nous avons développé plusieurs méthodologies originales ; tant au niveau de l'échantillonnage local (allumettes) que de la caractérisation locale des propriétés hydrauliques et mécaniques du bois.

Au niveau de la caractérisation des propriétés hydrauliques, la microtomographie à rayons X a permis, par une observation locale et directe de l'embolie, l'élaboration des courbes de vulnérabilité pour le bois de chaque secteur de la tige (CFW, TFW et le bois de la zone neutre). De plus, cette méthode ne se limite pas à la création des courbes de vulnérabilité car elle a permis également de visualiser les faciès de propagation de l'embolie au sein de la tige.

La platine de micro-flexion et le « mini-mouton » de Charpy ont permis aussi de réaliser une analyse locale du comportement élastique, plastique et en rupture des différents bois d'une même tige (CFW, TFW et le bois de la zone neutre). Ces méthodes originales ont conduit à l'obtention de résultats nouveaux concernant les effets des traitements de flexions répétées sur le comportement mécanique et hydraulique du bois vert.

Au niveau de la modulation des propriétés hydrauliques du bois formé sous stimuli mécaniques, deux résultats marquants sont à retenir :

1. Les traitements de flexions dégradent la conductivité hydraulique des bois formés sous efforts de traction (TFW) ou de compression (CFW) ; résultats cohérents avec les observations anatomiques faites sur ces bois (Roignant et al. 2018) à savoir un diamètre de vaisseaux plus faible dans ces bois que dans le bois « normal ».
2. Par contre, l'acclimatation des arbres aux flexions répétées de tige semble conduire à la formation d'un bois un peu plus résistant à la cavitation.

Les essais de micro-flexion ne montrent pas d'impact fort des traitements de flexions répétées sur le module d'élasticité des bois formés (CFW et TFW) malgré une augmentation notable de l'infradensité de ces bois notamment pour le bois CFW. Un point étonnant et inexplicable concerne la baisse de la limite élastique du bois qui conduit à réduire la gamme des déformations réversibles que peut subir ce bois. A ce stade, il est difficile d'analyser ce résultat en matière de bénéfice adaptatif pour l'arbre. La caractérisation du comportement en rupture des différents bois a mis en lumière, là encore, le comportement mécanique très différent du CFW par rapport aux autres bois : les sollicitations de compression, générées lors des traitements de flexions, semblent conduire à la formation d'un bois plus résistant à la rupture comme en attestent les résultats sur la résilience et la contrainte de rupture. Enfin, et surtout, en matière d'endommagement, le bois formé sous compression CFW montre, de nouveau, une très nette différence par rapport aux autres bois avec un endommagement 50% plus faible que celui du bois « normal » lorsqu'ils subissent des déformations importantes. Il faut remarquer ici que nos tests caractérisaient l'endommagement après une déformation de l'ordre de 0.8-0.9%. Ce niveau de déformation est à mettre en regard avec les traitements de flexions répétées qui imposaient une déformation maximale de l'ordre de 0.8%. On peut donc se demander :

- si le fait d'avoir appliqué, lors de la saison de croissance, des sollicitations répétées de l'ordre de 0.8% au bois des arbres lui aurait effectivement permis de se déformer avec très peu d'endommagement jusqu'à ce niveau-là lors des essais de flexion.
- est-ce qu'il en serait de même si on avait appliqué des sollicitations répétées de plus fortes (ou plus faibles) intensités ?

Nos campagnes de mesures locales ont aussi mis en avant que le bois formé sous sollicitations alternées de compression et de traction (SMs) montre une structure anatomique et un comportement mécanique similaires à celui du bois formé sous sollicitations de compression (CFW ou SMa-C). Or, si nous avons réalisé ce traitement, c'est dans l'optique de nous rapprocher des sollicitations naturelles du vent qui génèrent des oscillations alternées. C'est donc probablement ce bois qui nous informe le plus sur le comportement mécanique du bois formé *in natura*.

Tableau 4: Tableau récapitulatif de l'effet des flexions répétées sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert. (S_{Ma}) représente les arbres fléchis asymétriquement et (S_M) les arbres fléchis symétriquement. (CFW) correspond au bois formé sous sollicitations de compression et (TFW) à celui formé sous sollicitations de traction. Les bois formés sous sollicitations mécaniques (S_M, CFW et TFW) sont comparés aux bois non sollicités (bois neutre). Le signe « + » indique un bénéfice par rapport à la propriété du bois de référence et le signe « - » indique au contraire une dégradation par rapport à la propriété de référence. Le symbole « = » indique qu'aucune différence significative n'a été trouvée.

	Bois de flexion (S _M)	S _{Ma}		S _{MHa}		Campagne
		CFW	TFW	CFW	TFW	
Conductivité hydraulique		-	-	+	=	2016
P50		+	+	=	=	
P90		+	+	=	=	
Pente au point P50		=	=	=	=	
Taux d'embolie native		+	+	=	=	
Infradensité		+	+	+	+	2016
	+	+	=			2017
Module spécifique		-	=	-	=	2016
	-	-	-			2017
Contrainte de la limite élastique		=	=	=	=	2016
	-	-	-			2017
Déformation de la limite élastique		=	=	=	=	2016
	=	=	=			2017
Endommagement	+	++	=			2017
MOR		+	=	+	=	2016
	-	=	-			2017
Résilience au choc		+	+	=	=	2016
	=	+	=			2017

Enfin, en introduction de ce travail, nous avons émis l'hypothèse selon laquelle le stress hydrique pourrait altérer, voire annuler, le processus de thigmomorphogénèse. Si cela semble vérifié au niveau des propriétés hydrauliques du bois, les résultats sur les propriétés mécaniques tissulaires infirment clairement cette hypothèse. En effet, les tendances observées de l'impact de la thigmomorphogénèse liée aux flexions répétées s'avèrent similaires que les arbres aient crû sous stress hydrique ou non. Ce résultat marquant nous permet de conclure sur le rôle primordial de l'acclimatation mécanique du bois qui s'avère essentielle pour la pérennité de l'arbre dans un environnement aux conditions mécaniques fluctuantes.

Conclusion générale

L'arbre doit en permanence acclimater son développement aux conditions environnementales qu'il subit. L'ensemble des réponses physiologiques qu'il met en œuvre pour faire face aux sollicitations mécaniques environnementales constitue le processus de thigmomorphogénèse. Dans la littérature, les études entreprises dans le domaine de la biomécanique de l'arbre visaient à mimer les effets mécaniques du vent en appliquant des flexions répétées de tige afin d'étudier l'impact de la thigmomorphogénèse sur la croissance, souvent à l'échelle de l'organe. Or, dans la majorité de ces travaux (Kern et al. 2005; Pruyn et al. 2000; Telewski 1989), d'une part l'intensité des déformations générées lors de ces traitements n'était pas contrôlée, et d'autre part, les effets sur le bois formé sous les sollicitations élémentaires que sont la compression et la traction n'avaient jamais été étudiés. Mes travaux de thèse font suite à ceux de Jeanne Roignant au PIAF dont l'objectif a été de caractériser en détail les effets de ces sollicitations élémentaires contrôlées sur la structure anatomique du bois (Roignant et al. 2018). Dans cette thèse, nous visions à tester principalement trois hypothèses : 1/ d'une part que des stress hydriques importants pouvaient bloquer le processus d'acclimatation mécanique, 2/ que l'impact des sollicitations de compression et de traction sur le processus de formation du bois se traduisait sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois ; propriétés assurant les fonctions principales de l'arbre à savoir la conduction de la sève brute et le support mécanique de l'arbre ; et enfin, 3/ que l'ensemble des modulations de croissance, de formation du bois et de propriétés du matériau bois apportait à l'arbre un bénéfice mécanique dans le contexte de sa pérennité dans un environnement venteux fluctuant. Pour ce faire, nous avons mis en place des dispositifs expérimentaux permettant de contrôler l'intensité des stress abiotiques au cours de la saison de croissance des arbres dont un système de contrôle très précis du stress hydrique qui est devenu une méthode de référence au laboratoire.

La première hypothèse que nous souhaitions vérifier concernait donc l'impact du statut hydrique de l'arbre sur sa capacité à s'acclimater à des sollicitations mécaniques environnementales. L'un des résultats marquants obtenu indique que les flexions répétées de tige augmentent très fortement la croissance secondaire des arbres quel que soit leur statut hydrique. Cela suggère que l'acclimatation des arbres aux flexions répétées est une exigence primordiale pour la pérennité de l'arbre dans un environnement aux conditions mécaniques fluctuantes même si ce processus est très coûteux sur le plan de la construction de la matière nécessaire : contrairement aux rares travaux à ce sujet (Coutand et al. 2008; Gartner 1994), nous avons observé une surproduction de biomasse dans la tige des arbres soumis aux traitements de flexions par rapport aux arbres non sollicités. On pourra retrouver en détail l'ensemble des résultats sur l'impact du stress hydrique sur le processus de thigmomorphogénèse dans l'article de Niez et al. (2018).

L'impact de la thigmomorphogénèse sur les propriétés mécaniques et hydrauliques du bois a été étudié à deux échelles différentes : à l'échelle de la structure qu'est la tige et à celle du matériau bois.

A l'échelle de l'arbre, nous avons montré que les traitements de flexions répétées conduisent à une allocation asymétrique de la biomasse vers les zones qui endurent les plus grandes déformations. Dans le cas de nos flexions directionnelles, cette allocation engendre une ovalisation de la section des tiges dans la direction des flexions ; conduisant à une très nette augmentation du moment quadratique de la section de la tige. Or, le moment quadratique compose, avec le module d'élasticité, la rigidité de flexion de la tige. Son augmentation de près de 200% conduit donc à une très forte rigidification de la tige ; menant à une mise en sécurité mécanique de l'arbre malgré la légère baisse de la limite élastique de la tige. De plus, cette mise en sécurité de l'arbre est également assurée par une distribution particulière de la biomasse au sein de la section de tige. En effet, on sait que lors de flexions générées par le vent, la zone de la tige où le risque de rupture est le plus élevé correspond à la zone de bois formé sous compression. Or, on observe une surproduction de bois dans cette zone ; conduisant, comme nous l'avons montré à l'aide d'un modèle mécanique de distribution des contraintes (Niez et al. 2018), à réduire l'intensité des contraintes maximales appliquées sur cette zone à risque. Enfin, nous avons également observé que les traitements de flexions augmentaient très fortement la résistance à la rupture de la tige ; résultat renforçant l'hypothèse d'une mise en sécurité de l'arbre par son acclimatation aux flexions répétées.

Nous avons, par la suite, développé des méthodes originales pour caractériser, à l'échelle tissulaire, l'impact des traitements de flexions répétées sur les propriétés hydrauliques et mécaniques du bois vert. Ces méthodes ont permis, pour la première fois, de déterminer localement le comportement mécanique et hydraulique du bois formé sous les deux sollicitations élémentaires appliquées par les flexions répétées.

Pour le volet hydraulique, la mesure locale de conduction et l'observation locale de l'embolie par microtomographie à rayons X ont permis de mettre en évidence un faible impact de ces traitements de flexions sur les propriétés de conduction et de sensibilité à la cavitation. En effet, nous avons observé une augmentation de la résistance à la cavitation pour les arbres fléchis mais une diminution de la propriété de conduction du bois formé sous déformations mécaniques ; une légère diminution qui pourrait être compensée par la nette surproduction de bois chez les arbres fléchis. Malgré ces modulations modérées, ces essais de caractérisation ont mis en avant la « puissance » de la technique de microtomographie à rayons X dans ce type d'analyse ; permettant à la fois l'observation locale de l'embolie gazeuse et le suivi de sa propagation dans la tige.

Par des essais de micromécanique, nous avons caractérisé le comportement mécanique du bois formé uniquement pendant la période des traitements environnementaux. Pour ce faire, nous avons développé une nouvelle méthode d'échantillonnage ainsi que des essais de caractérisations locales, comme le mini-mouton de Charpy, adaptés pour des échantillons millimétriques. Ces essais ont mis en lumière le comportement mécanique singulier du bois formé sous les sollicitations de compression. Ce bois, d'infradensité élevée par rapport au bois « normal », montre une résistance à la rupture nettement plus élevée que celle des autres bois. De plus, lors d'une flexion importante, on observe pour ce bois un endommagement mécanique 50% plus faible que pour le bois non sollicité ; i.e. le traitement de compressions

répétées semble conduire à la formation d'un bois plus résistant à l'apparition de dommages irréversibles.

L'ensemble des résultats présentés dans ce travail met en avant le fort bénéfice adaptatif pour l'arbre de son acclimatation aux traitements de flexions répétées. En effet, la surcroissance secondaire couplée à une allocation « pertinente » de la biomasse dans les zones à risque de la tige conduit à une nette amélioration du dimensionnement mécanique de la tige face à de futures sollicitations. De plus, la formation d'un bois plus résistant à la rupture et moins vulnérable à l'endommagement permet à l'arbre d'augmenter la capacité de sa tige à endurer des déformations mécaniques de grande intensité lors d'épisodes venteux. Ces modifications des propriétés du bois semblent suggérer que, dans un contexte forestier, la différence de croissance observée sur des arbres isolés après éclaircie ou de lisière est fortement due à une plus grande exposition au vent et s'accompagne probablement d'une acclimatation des propriétés du matériau. Enfin, toutes ces modulations, tant à l'échelle de l'arbre que du matériau qui le constitue, révèlent le caractère bénéfique du processus de thigmomorphogénèse vis-à-vis de futures sollicitations mécaniques ; processus essentiel dans le contexte actuel de changements climatiques.

Dans la nature, les arbres au vent ne subissent que rarement des flexions asymétriques. Les sollicitations mécaniques dues au vent conduisent, en général, à des oscillations de la tige. Ces oscillations engendrent la formation d'un bois sous sollicitations alternées de compression et de traction. Partant de ce constat, nous avons voulu caractériser le comportement mécanique de ce bois particulier. Les résultats obtenus montrent que son comportement mécanique est très similaire à celui du bois formé sous sollicitations de compression ; ce qui, à première vue, est cohérent avec sa structure anatomique qui semble proche de celle du bois formé sous stimuli de compression. Cette sollicitation élémentaire étant la plus dangereuse pour des matériaux comme le bois, le pilotage de la formation du « bois de flexion » par cette sollicitation de compression semble parfaitement adéquat pour une sécurisation de la structure face des sollicitations de flexion. Un point intéressant à noter concerne les dénominations faites dans ces travaux de thèse. Nous avons considéré le bois formé sous sollicitations mécaniques (SMs) comme un bois « traité » et le bois formé sans aucune perturbation mécanique a été désigné comme « témoin » d'un bois « normal ». Or, à l'état naturel, les arbres subissent quotidiennement des sollicitations mécaniques fluctuantes dues au vent plus ou moins fort ; tandis que les arbres non sollicités mécaniquement sont des arbres haubanés donc des arbres « traités ». Il conviendra donc d'inverser les termes et de considérer le bois sollicité (SMs) comme le bois « normal » formé *in natura* alors que le bois formé sans perturbations mécaniques serait un bois résultant d'un traitement particulier.

Enfin, plusieurs interrogations ressortent de ces travaux. En effet, au cours de nos expérimentations, nous appliquons toujours la même intensité de sollicitations à de jeunes peupliers. Il serait donc intéressant d'étudier la réponse d'arbres adultes à des sollicitations mécaniques environnementales afin de vérifier si nos résultats sont transposables à des arbres plus âgés et si, pour de tels arbres, la réponse thigmomorphogénétique est toujours aussi fortement exprimée : par exemple, l'ovalisation de section est-elle toujours observée dans le cas de section de tige plus importante ? Ou encore, est-ce que la modulation des propriétés

mécaniques du bois est nécessaire pour des arbres avec des sections de tige importantes (moment quadratique élevé) ? D'autre part, cette étude pourrait s'étendre à d'autres essences d'arbres, angiospermes (bois à zone initiale poreuse) comme gymnospermes, pour tester le caractère « générique » de la réponse thigmomorphogénétique des arbres soumis à des sollicitations mécaniques. De plus, dans le contexte de changements climatiques, au vu des prédictions annonçant une diminution de la fréquence des vents courants et une augmentation de la fréquence des tempêtes (Chauveau et al. 2013), seules les essences d'arbres avec une grande capacité d'acclimatation assureront leur pérennité dans leur nouvel environnement ; d'où l'importance de l'étude de l'acclimatation de différentes essences aux perturbations mécaniques dues au vent afin de pouvoir réaliser une sélection génétique pertinente des arbres. Enfin, au vu de la surproduction de biomasse impliquée dans les zones où les déformations sont les plus importantes (CFW et TFW) et les plus critiques (CFW), on peut se demander si la croissance secondaire n'est pas réalisée afin de maintenir les déformations mécaniques subies par l'arbre dans une gamme mécaniquement « acceptable » ; en tout cas sous un seuil critique de risque. Autrement dit, les déformations mécaniques que subissent les tissus seraient-elles les pilotes principaux de la croissance secondaire des arbres ?

Bibliographie

- Alder NN, Pockman WT, Sperry JS, Nuismer S (1997) Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation *J Exp Bot* 48:665-674 doi:10.1093/jxb/48.3.665
- Almeras T, Thibaut A, Gril J (2005) Effect of circumferential heterogeneity of wood maturation strain, modulus of elasticity and radial growth on the regulation of stem orientation in trees *Trees-Struct Funct* 19:457-467 doi:10.1007/s00468-005-0407-6
- André J-P (2002) Organisation vasculaire des angiospermes une vision nouvelle. Un point sur...
- Anselme B (2012) Sciences de la nature.
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S (2010) Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions *Physiologia Plantarum* 139:280-288
- Awad H, Herbette S, Brunel N, Tixier A, Pilate G, Cochard H, Badel E (2012) No trade-off between hydraulic and mechanical properties in several transgenic poplars modified for lignins metabolism *Environmental and Experimental Botany* 77:185-195 doi:10.1016/j.envexpbot.2011.11.023
- Badel E, Ewers F, Cochard H, Telewski FW (2015) Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: Impact of the thigmomorphogenetic process *Front Plant Sci* 6 doi:10.3389/fpls.2015.00266
- Balatinecz JJK, David E. (2001) Properties and utilization of poplar wood. In: Press NR (ed) *Poplar culture in North America*. pp 277-291
- Bariska M, Kucera LJ (1985) On the fracture morphology in wood .2. Macroscopical deformations upon ultimate axial-compression in wood *Wood Sci Technol* 19:19-34 doi:10.1007/bf00354750
- Barnett JR, Bonham VA (2004) Cellulose microfibril angle in the cell wall of wood fibres *Biol Rev* 79:461-472 doi:10.1017/s1464793103006377
- Berger P (2012) Le matériau bois : Etude anatomique des végétaux ligneux. http://philippe.berger2.free.fr/Bois/Orga/materiau_bois/Le%20bois.htm.
- Bonnesoeur V, Constant T, Moulia B, Fournier M (2016) Forest trees filter chronic wind-signals to acclimate to high winds *New Phytol*:n/a-n/a doi:10.1111/nph.13836
- Bornand M, Dejou J, Servant J (1975) Terres noires of Limagne (Massif Central, France)- Various soil facies and their place in french classification *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences Serie D* 281:1689-1692
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences *Ann For Sci* 63:625-644
- Burgert I (2006) Exploring the micromechanical design of plant cell walls *Am J Bot* 93:1391-1401 doi:10.3732/ajb.93.10.1391
- Charra-Vaskou K, Badel E, Burlett R, Cochard H, Delzon S, Mayr S (2012) Hydraulic efficiency and safety of vascular and non-vascular components in *Pinus pinaster* leaves *Tree Physiol* 32:1161-1170 doi:10.1093/treephys/tps071
- Chauveau M et al. (2013) What will be the impacts of climate change on surface hydrology in France by 2070? *Houille Blanche-Rev Int*:5-15 doi:10.1051/lhb/2013027
- Choat B, Badel E, Burlett R, Delzon S, Cochard H, Jansen S (2016) Noninvasive Measurement of Vulnerability to Drought-Induced Embolism by X-Ray Microtomography *Plant Physiol* 170:273-282 doi:10.1104/pp.15.00732
- Ciccotti M (2017) *Mécanique des Solides et des Matériaux 2*. Paris

- Clair B, Thibaut B (2014) Physical and Mechanical Properties of Reaction Wood. In: Gardiner B, Barnett J, Saranpaa P, Gril J (eds) *Biology of Reaction Wood*. Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag Berlin, Berlin, pp 171-200. doi:10.1007/978-3-642-10814-3_6
- Cochard H (2002) A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures *Plant, Cell and Environment* 25:815-819
- Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review *J Exp Bot* 64:4779-4791 doi:10.1093/jxb/ert193
- Cochard H, Bodet C, Ameglio T, Cruiziat P (2000) Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? *Plant Physiol* 124:1191-1202 doi:10.1104/pp.124.3.1191
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves - Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis *Plant Physiol* 100:205-209 doi:10.1104/pp.100.1.205
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Ameglio T (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves *Physiologia Plantarum* 124:410-418
- Cochard H, Delzon S, Badel E (2015) X-ray microtomography (micro-CT): a reference technology for high-resolution quantification of xylem embolism in trees *Plant, Cell & Environment* 38:201-206 doi:10.1111/pce.12391
- Cochard H, Granier A (1999) Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers *Revue forestière française* 51:121-134
- Coutand C, Dupraz C, Jaouen G, Ploquin S, Adam B (2008) Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: Demonstration with young *Prunus avium* trees *Ann Bot* 101:1421-1432
- Coutand C, Jeronimidis G, Chanson B, Loup C (2004) Comparison of mechanical properties of tension and opposite wood in *Populus* *Wood Sci Technol* 38:11-24 doi:10.1007/s00226-003-0194-4
- Coutand C, Martin L, Leblanc-Fournier N, Decourteix M, Julien JL, Moulia B (2009) Strain Mechanosensing Quantitatively Controls Diameter Growth and PtaZFP2 Gene Expression in Poplar *Plant Physiol* 151:223-232 doi:10.1104/pp.109.138164
- Coutand C, Moulia B (2000) Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal *J Exp Bot* 51:1825-1842
- Cruiziat P, Ameglio T, Cochard H (2001) La cavitation : un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez le végétaux *Mec Ind* 2:289-298
- Cuny HE, Rathgeber CBK, Frank D, Fonti P, Fournier M (2014) Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure *New Phytol* 203:1231-1241 doi:10.1111/nph.12871
- Dalla-Salda G, Fernández ME, Sargent A-S, Rozenberg P, Badel E, Martinez-Meier A (2014) Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? *Journal of Plant Hydraulics* 1:e0005
- Dejardin A, Laurans F, Arnaud D, Breton C, Pilate G, Leple JC (2010) Wood formation in Angiosperms *C R Biol* 333:325-334 doi:10.1016/j.crvi.2010.01.010
- Deng Q, Li S, Chen YP (2012) Mechanical properties and failure mechanism of wood cell wall layers *Comput Mater Sci* 62:221-226 doi:10.1016/j.commatsci.2012.05.050
- Dlouha J (2009) Comportement viscoélastique longitudinal du bois vert: diversité et prédiction à long terme. Université Montpellier II-Sciences et Techniques du Languedoc

- Doube M (2017) ImageJ. <https://imagej.net/BoneJ>.
- Doube M et al. (2010) BoneJ: Free and extensible bone image analysis in ImageJ *Bone* 47:1076-1079 doi:<https://doi.org/10.1016/j.bone.2010.08.023>
- Easterling KE, Harrysson R, Gibson LJ, Ashby MF (1982) On the mechanics of Balsa and other woods *Proc R Soc London Ser A-Math Phys Eng Sci* 383:31-& doi:10.1098/rspa.1982.0118
- Espino S, Schenk HJ (2011) Mind the bubbles: achieving stable measurements of maximum hydraulic conductivity through woody plant samples *J Exp Bot* 62:1119-1132 doi:10.1093/jxb/erq338
- Evans R, Ilic J (2001) Rapid prediction of wood stiffness from microfibril, angle and density *For Prod J* 51:53-57
- Fang CH, Clair B, Gril J, Almeras T (2007) Transverse shrinkage in G-fibers as a function of cell wall layering and growth strain *Wood Sci Technol* 41:659-671 doi:10.1007/s00226-007-0148-3
- Fortunier R (2003) Comportement mécanique des matériaux. Ecole National Supérieure des Mines, Saint-Etienne
- Fournier M, Dlouha J, Jaouen G, Almeras T (2013) Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength *J Exp Bot* 64:4793-4815 doi:10.1093/jxb/ert279
- Fournier M, Stokes A, Coutand C, Fourcaud T, Moulia B (2006) Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. In: Herrel A. STaRNe (ed) *Ecology and Biomechanics : a biomechanical approach of the ecology of animals and plants*. CRC Taylor and Francis, Boca Raton (USA), pp 1-33
- Fromm JH, Sautter I, Matthies D, Kremer J, Schumacher P, Ganter C (2001) Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography *Plant Physiol* 127:416-425 doi:10.1104/pp.127.2.416
- Gardiner B, Barnett J, Saranpää P, Gril J (2014) Biology of Reaction Wood. In: Gardiner B, Barnett J, Saranpää P, Gril J (eds) *Biology of Reaction Wood*. Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag Berlin, Berlin, pp 1-274. doi:10.1007/978-3-642-10814-3
- Gartner BL (1994) Root biomechanics and whole-plant allocation patterns. Responses of tomato plants to stem flexure *J Exp Bot* 45:1647-1654
- Gerhards CC (1982) Effect of moisture-content and temperature on the mechanical properties of wood - An analysis of immediate effects *Wood and Fiber* 14:4-36
- Giet A, Geminard L (1997a) Résistance des matériaux vol Tome 1. 5ème édition edn. Dunod,
- Giet A, Geminard L (1997b) Sollicitations simples. Essais caractéristiques mécaniques des matériaux. In: Université Te (ed) *Résistance des matériaux*, vol Tome 1. 5ème édition edn. Dunod, pp 76-99
- Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S, Crivellaro A (2007) Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus x canadensis* Monch 'I-214' and P-deltoides Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth *J Exp Bot* 58:2673-2683 doi:10.1093/jxb/erm117
- Guitard D (1987) Mécanique du matériau bois et composites. Cepadues-Editions,
- Guitard D, Elamri F (1987) Tridimensional elastic behavior predicting models for hardwood and softwood *Ann Sci For* 44:335-358 doi:10.1051/forest:19870305
- Guitard D, Fournier M (1994) Comportement mécanique du bois. In: ARBOLOR (ed) *Le bois matériau d'ingénierie*. pp 91-125
- Guitard D, Gachet C (2004) Structural and/or ultrastructural parameters governing the variability inside the tree of the elastic anisotropy of wood *Ann For Sci* 61:129-139 doi:10.1051/forest:2004004

- Haarsma RJ et al. (2013) More hurricanes to hit western Europe due to global warming
Geophys Res Lett 40:1783-1788 doi:10.1002/grl.50360
- Haluk J-P (1994) Composition Chimique du bois. In: ARBOLOR (ed) Le bois matériau d'ingénierie. pp 54-89
- Hein PRG, Lima JT (2012) Relationships between microfibril angle, modulus of elasticity and compressive strength in Eucalyptus wood Maderas-Cienc Tecnol 14:267-274 doi:10.4067/s0718-221x2012005000002
- Hortobagyi B, Corenblit D, Ding ZQ, Lambs L, Steiger J (2017) Above- and belowground responses of *Populus nigra* L. to mechanical stress observed on the Allier River, France Geomorphologie 23:219-231 doi:10.4000/geomorphologie.11748
- Jaffe MJ (1973) Thigmomorphogenesis. The response of plant growth and development to mechanical stimulation Planta 114:143-157
- Jaffe MJ, Telewski FW, Cooke PW (1984) Thigmomorphogenesis. On the mechanical properties of mechanically perturbed bean plants Physiologia Plantarum 62:73-78
- Jourez B (1997) Tension wood. 1. Definition and distribution in the tree BASE: Biotechnologie, Agronomie, Societe et Environnement 1:100-112
- Jourez B, Avella-Shaw T (2003) Effect of gravitational stimulus duration on tension wood formation in young stems of poplar (*P. euramericana* cv 'Ghoy') Ann For Sci 60:31-41 doi:10.1051/forest:2002071
- Jourez B, Riboux A, Leclercq A (2001) Comparison of basic density and longitudinal shrinkage in tension wood and opposite wood in young stems of *Populus euramericana* cv. Ghoy when subjected to a gravitational stimulus Can J For Res-Rev Can Rech For 31:1676-1683 doi:10.1139/cjfr-31-10-1676
- Jungnikl K, Goebbels J, Burgert I, Fratzl P (2009) The role of material properties for the mechanical adaptation at branch junctions Trees-Struct Funct 23:605-610 doi:10.1007/s00468-008-0305-9
- Keller R (1994) La constitution du bois. In: ARBOLOR (ed) Le bois matériau d'ingénierie. pp 13-52
- Kern KA, Ewers FW, Telewski FW, Koehler L (2005) Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars Tree Physiol 25:1243-1251
- Kollmann FFP, Côté WA (1968) Principles of Wood Science and Technology: Solid wood. Springer-Verlag,
- Krabel D, Meyer M, Solger A, Muller R, Carvalho P, Foulkes J (2015) Early root and aboveground biomass development of hybrid poplars (*Populus* spp.) under drought conditions Can J For Res 45:1289-1298 doi:10.1139/cjfr-2015-0126
- Lebourgeois F, Cousseau G, Ducos Y (2004) Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce ("Futaie des Clos", Sarthe, France) Ann For Sci 61:361-372 doi:10.1051/forest:2004029
- Lebourgeois F, Granier A, Breda N (2001) An analysis of regional climate change in France between 1956 and 1997 Ann For Sci 58:733-754
- Mader M et al. (2016) Whole-genome draft assembly of *Populus tremula* x *P. alba* clone INRA 717-1B4 Silvae Genet 65:74-79 doi:10.1515/sg-2016-0019
- Maya M (2014) Cours de Mécanique des Milieux Continus. Cluny
- Mayr S, Cochard H (2003) A new method for vulnerability analysis of small xylem areas reveals that compression wood of norway spruce has lower hydraulic safety than opposite wood Plant Cell Environ 26:1365-1371
- Merian P, Bontemps JD, Berges L, Lebourgeois F (2011) Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.)

- under temperate conditions *Plant Ecol* 212:1855-1871 doi:10.1007/s11258-011-9959-2
- Moullia B, Coutand C, Julien J-L (2015) Mechanosensitive control of plant growth: Bearing the load, sensing, transducing and responding *Front Plant Sci* 6:20 p. doi:10.3389/fpls.2015.00052
- Moutee M (2006) Modélisation du comportement mécanique du bois au cours du séchage. Université de Laval
- Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bio assays with Tobacco tissue cultures *Physiologia Plantarum* 15:473-497 doi:10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- Navi P, Heger F (2005a) Approche micromécanique du comportement mécanique du bois. In: Comportement thermo-hydromécanique du bois: applications technologiques et dans les structures. PPUR Presses polytechniques, pp 167-215
- Navi P, Heger F (2005b) Comportement du bois sous l'action mixte de la température, de l'eau et de la charge mécanique. In: Comportement thermo-hydromécanique du bois: applications technologiques et dans les structures. PPUR Presses polytechniques, pp 93-165
- Navi P, Heger F (2005c) Comportement thermo-hydromécanique du bois: applications technologiques et dans les structures. PPUR Presses polytechniques,
- Navi P, Heger F (2005d) L'eau dans le bois. In: Comportement thermo-hydromécanique du bois: applications technologiques et dans les structures. PPUR Presses polytechniques, pp 41-64
- Navi P, Rastogi PK, Gresse V, Tolou A (1995) Micromechanics of wood subjected to axial tension *Wood Sci Technol* 29:411-429
- Neel PL, Harris RW (1971) Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in *Liquidambar* *Science* 173:58-& doi:10.1126/science.173.3991.58
- Niez B, Dlouha J, Moullia B, Badel E (2018) Water-stressed or not, the mechanical acclimation is a priority requirement for trees *Trees-Struct Funct* doi:10.1007/s00468-018-1776-y
- Niklas KJ (1996) Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites *Ann Bot* 78:61-66 doi:10.1006/anbo.1996.0096
- Niklas KJ, Spatz HC (2012a) Fluid Mechanics. In: Plant Physics. University of Chicago Press, pp 203-246
- Niklas KJ, Spatz HC (2012b) Plant Water Relations. In: Plant Physics. University of Chicago Press, pp 71-103
- Olivier EA (2017) La photosynthèse d'un arbre, c'est comment ? http://www.allo-olivier.com/Elagage/Arbre_4.html.
- Osorio J, Osorio ML, Chaves MM, Pereira JS (1998) Water deficits are more important in delaying growth than in changing patterns of carbon allocation in *Eucalyptus globulus* *Tree Physiol* 18:363-373
- Pammenter NW, Vander Willigen C (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation *Tree Physiol* 18:589-593
- Panshin AJDZ, C. (1970) Textbook of wood technology. The American forestry series, vol Accessed from <http://nla.gov.au/nla.cat-vn376601>. McGraw-Hill, New York
- Panshin AJDZC (1980) Textbook of wood technology. McGraw-Hill, New York
- Perbal G, Drissecole D (1993) Microgravity and root gravitropism *Acta Bot Gall* 140:615-632 doi:10.1080/12538078.1993.10515642
- Poiseuille JL (1846) Recherches expérimentales sur le mouvement des liquides dans les tubes de tres-petits diamètres. Imprimerie Royale,

- Pratt RB, Jacobsen AL, North GB, Sack L, Schenk HJ (2008) Plant hydraulics: new discoveries in the pipeline *New Phytol* 179:590-593 doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02566.x
- Pruyn ML, Ewers BJ, Telewski FW (2000) Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation *Tree Physiol* 20:535-540
- Rathgeber CBK, Cuny HE, Fonti P (2016) Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course *Front Plant Sci* 7 doi:73410.3389/fpls.2016.00734
- Ritchie GA, Hinckley TM (1975) The Pressure Chamber as an Instrument for Ecological Research. In: MacFadyen A (ed) *Advances in Ecological Research*, vol 9. Academic Press, pp 165-254. doi:[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60290-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60290-1)
- Robert D, Catesson AM (1990) *Organisation végétative. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes* vol Tome 2. Doin éditeurs, Paris
- Roignant J, Badel E, Leblanc-Fournier N, Brunel-Michac N, Ruelle J, Moulia B, Decourteix M (2018) Feeling stretched or compressed? The multiple mechanosensitive responses of wood formation to bending *Ann Bot*:1-11 doi:10.1093/aob/mcx211
- Röntgen W (1895) Sur une nouvelle sorte de rayons (traduit de "Über eine neue Art von Strahlen") *Compte-rendus des réunions de la Société physico-médicale de Würzburg*
- Rosner S, Klein A, Muller U, Karlsson B (2008) Tradeoffs between hydraulic and mechanical stress responses of mature Norway spruce trunk wood *Tree Physiol* 28:1179-1188
- Roussel J (2011) Dynamique des fluides visqueux. http://femto-physique.fr/mecanique_des_fluides/mecaflu_C3.php.
- Ruelle J (2014) Morphology, Anatomy and Ultrastructure of Reaction Wood. In: J.Gril BGJBPS (ed) *The Biology of Reaction Wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 13-35
- Ruelle J, Beauchene J, Thibaut A, Thibaut B (2007) Comparison of physical and mechanical properties of tension and opposite wood from ten tropical rainforest trees from different species *Ann For Sci* 64:503-510 doi:10.1051/forest:2007027
- Ruelle J, Clair B, Beauchene J, Prevost MF, Fournier M (2006) Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species 2. Comparison of some anatomical and ultrastructural criteria *Iawa J* 27:341-376 doi:10.1163/22941932-90000159
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants - Negative hydrostatic pressure can be measured in plants *Science* 148:339-+ doi:10.1126/science.148.3668.339
- Silva FCE, Shvaleva A, Maroco JP, Almeida MH, Chaves MM, Pereira JS (2004) Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance *Tree Physiol* 24:1165-1172 doi:10.1093/treephys/24.10.1165
- Sirtin (2012) Toujours là, vieille branche ?! <http://www.sirtin.fr/2012/11/01/toujours-la-vieille-branche/>.
- Sperry JS (1985) Xylem embolism in the Palm *Rhapis-Excelsa* *Am J Bot* 72:802-802
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem *Plant Cell Environ* 11:35-40 doi:10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x
- Sperry JS, Tyree MT (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism *Plant Physiol* 88:581-587 doi:10.1104/pp.88.3.581
- Telewski FW (1989) Structure and function of flexure wood in *Abies fraseri* *Tree Physiol* 5:113-121
- Telewski FW, Jaffe MJ (1986a) Thigmomorphogenesis - Anatomical, morphological and mechanical analysis of genetically different sibs of *Pinus taeda* in response to

- mechanical perturbation *Physiologia Plantarum* 66:219-226 doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb02412.x
- Telewski FW, Jaffe MJ (1986b) Thigmomorphogenesis - Field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation *Physiologia Plantarum* 66:211-218 doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb02411.x
- Telewski FW, Pruyn ML (1998) Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings *Tree Physiol* 18:65-68
- Thibaut B, Gril J, Fournier W (2001) Mechanics of wood and trees: some new highlights for an old story *C R Acad Sci Ser II Fasc B-Mec* 329:701-716 doi:10.1016/s1620-7742(01)01380-0
- Timoshenko S, Goodier JN (1934) *Theory of Elasticity*. McGraw-Hill Book Co.,
- Timoshenko SP (1930) *Strength of Materials Vol.1* vol 1. D. Van Nostrand Company, Inc edn. D. Van Nostrand Company, Inc, Princeton
- Tixier A (2013) *Physique et biologie moléculaire de la vulnérabilité du xylème à la cavitation*. Université Blaise Pascal
- Touzet G (2008) *Le peuplier* Tome 21:183-199
- Tuskan GA et al. (2006) The Genome of Black Cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) *Science* 313:1596-1604 doi:10.1126/science.1128691
- Tyree MT, Cochard H, Cruiziat P (2003) The water-filled versus air-filled status of vessels cut open in air: the 'Scholander assumption' revisited *Plant Cell Environ* 26:613-621 doi:10.1046/j.1365-3040.2003.00997.x
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism *Annu Rev Plant Physiol Plant Molec Biol* 40:19-38 doi:10.1146/annurev.pp.40.060189.000315
- Tyree MT, Zimmerman, M.H (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap. *Wood Science*.
- Tyree MT, Zimmermann MH (1971) Theory and practice of measuring transport coefficients and sap flow in xylem of red maple stems (*Acer rubrum*) *J Exp Bot* 22:1-+ doi:10.1093/jxb/22.1.1
- Van den Honert TH (1948) Water transport in plants as a catenary process *Discussions of the Faraday Society* 3:146-153 doi:10.1039/df9480300146
- Vieville P, Guitard D (1996) Numerical simulation of the relation between the microstructure and the anisotropy of wood on various levels of inhomogeneity *Ann Sci For* 53:1137-1151 doi:10.1051/forest:19960608
- Wiedenhoef A (2010) Structure and function of wood. In: Edition C (ed) *Wood handbook : wood as an engineering material*. pp 3.1-3.18
- Xu P, Liu H (2004) Models of microfibril elastic modulus parallel to the cell axis *Wood Sci Technol* 38:363-374 doi:10.1007/s00226-004-0235-7
- Yamamoto H, Abe K, Arakawa Y, Okuyama T, Gril J (2005) Role of the gelatinous layer (G-layer) on the origin of the physical properties of the tension wood of *Acer sieboldianum* *J Wood Sci* 51:222-233 doi:10.1007/s10086-004-0639-x
- Yang JL, Evans R (2003) Prediction of MOE of eucalypt wood from microfibril angle and density *Holz Als Roh-und Werkst* 61:449-452 doi:10.1007/s00107-003-0424-3