
Démarche expérimentale

2.1. Choix effectués

2.1.1. Etude expérimentale et observationnelle

Dans cette étude, nous avons combiné une approche expérimentale à une approche observationnelle. L'étude expérimentale a consisté en la création d'ouverture du couvert forestier, pratique sylvicole fréquente. Plus précisément, les ouvertures appliquées sont d'une taille supérieure à celles réalisées communément par les forestiers (§ 2.2.2). De plus, le matériel végétal étudié peu fréquent. Il s'agit alors d'une étude de cas extrême visant à comprendre si de vieux arbres dominés sont encore en capacité de répondre à une ouverture et comment ils s'y adaptent. Les réponses observées à l'ouverture de la canopée expérimentale sont interprétées d'un point de vue fonctionnel. Nous tenterons de caractériser l'évolution des traits biomécaniques et hydrauliques après ouverture à partir des ajustements de la géométrie des tiges et de propriétés du bois observées à posteriori.

L'approche observationnelle se focalisera sur les traits du bois des arbres avant l'ouverture créée expérimentalement jusqu'à remonter à leur naissance. D'une part, le dispositif expérimental a été mis en place en 2006 pour répondre à des questions de gestion sylvicole et non dans le but d'une analyse fonctionnelle. Les données concernant les conditions de croissance passées n'ont alors pas été suivies. Le jeu de données ne permet donc pas explorer les relations entre les variables pertinentes caractérisant les conditions de croissance (précipitations, angle d'incidence et taux de lumière) et les réponses observées. L'ouverture de la canopée étant une modification de l'ensemble des variables de l'environnement immédiat de l'arbre libéré et dépendant de la taille de l'ouverture mais aussi de la localisation de celle-ci (présence d'une pente, orientation cardinale), les réponses observées seront interprétées comme des ajustements à l'ensemble des modifications des variables microclimatiques limitrophes de l'arbre libéré. D'autre part, les mesures réalisables en suivi sur des grands arbres en contexte sylvicole pour caractériser les changements de conceptions hydriques (vulnérabilité à la cavitation, conductance stomatique) ou mécaniques (régime de déformation) ne sont possibles qu'au prix de protocoles expérimentaux lourds dans le cas où ils ont été développés et validés. Cela implique donc des limites en termes d'interprétation fonctionnelle.

2.1.2. Mesures en rétrospectif

Le bois enregistre l'histoire de l'arbre et reflète les changements de conditions de croissance (Wimmer, 2002; Fonti *et al.*, 2010). La lecture des largeurs de cernes et des longueurs d'unités de croissance renseignent sur l'ajustement de la forme de l'arbre et de sa taille au cours de sa vie. Toutes ces informations permettent une vision assez complète de la réaction de l'arbre à un traitement tel que l'ouverture de la canopée. Par contre, cette approche rétrospective présente aussi des limites. Entre autre, les informations sur les performances hydrauliques sont indirectes et limitées à une interprétation fonctionnelle de l'anatomie du bois. Une approche physiologique serait nécessaire pour être précis dans la caractérisation de l'acclimatation hydraulique. Ce type d'étude a déjà fait l'objet de certaines études auparavant et l'anatomie du bois a été étudié en parallèle des mesures physiologiques (Caquet, 2008; Gebauer *et al.*, 2014). Nous espérons que les modifications de l'anatomie du bois permettront d'identifier les processus clés de l'acclimatation hydraulique et dégageront des pistes pour de futures investigations plus précises.

2.1.3. Approche multidisciplinaire et intégrative

Une approche multidisciplinaire a été adoptée pour cette étude. Les modifications des performances hydrauliques induites par le changement de conditions de croissance sont beaucoup plus documentées que les performances biomécaniques. De ce fait, nous avons choisi de conduire la majorité des travaux sur les performances biomécaniques où la bibliographie est rare sur les grands arbres et, plus particulièrement, sur les grands arbres en cours d'acclimatation.

Comme soulevé dans le **chapitre 1**, l'échelle la plus pertinente pour évaluer les performances biomécaniques est l'échelle individuelle (Violle *et al.*, 2007; Fournier *et al.*, 2013). Néanmoins, chaque paramètre mesuré à une échelle différente peut contribuer de façon plus ou moins importante à la performance observée à l'échelle individuelle. Pour déterminer l'influence des différents paramètres tels que les dimensions et la forme des arbres, les propriétés matérielles du bois et le chargement, nous avons utilisé les traits intégratifs biomécaniques proposés par Fournier *et al.* (2013). Les traits calculés se focaliseront sur deux différentes composantes de la fonction de support du bois : (i) le squelette, qui fait intervenir l'épaisseur et le défilement de la tige avec la rigidité du bois ; (ii) la motricité, qui est impliquée dans les mouvements actifs générés par les auto-stress mécaniques.

Deux jeux de données originaux ont été obtenus pendant cette étude et ont aussi conditionné le choix des disciplines mises en avant : les accroissements axiaux (longueur d'unités de croissance) et l'évolution de l'inclinaison des arbres après ouverture (scans T-LIDAR). Les accroissements axiaux permettent d'analyser la relation entre la réponse en croissances radiale et axiale après ouverture, ce qui est très peu étudié expérimentalement chez les grands arbres ([Article 1](#)). Les scans T-LIDAR permettent pour la première fois de confronter le redressement modélisé des tiges après une ouverture avec des données expérimentales ([Article 2](#)).

2.1.4. Le hêtre

L'espèce modèle choisie pour cette étude est le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.). Son aire naturelle est vaste et s'étend sur une grande partie de l'Europe pour atteindre une superficie de 14 millions d'hectares. En France, cette espèce occupe 1 422 000 ha pour un volume de 312 Mm³ (source : IFN), ce qui en fait la troisième essence feuillue sur le territoire français. Il s'agit donc d'une espèce d'intérêt sylvicole important.

Espèce opportuniste, elle est tolérante à l'ombrage. Il est donc possible d'observer des individus âgés restés dans l'étage dominé (Emborg, 2007). Dans ce cas, les hêtres dominés peuvent présenter des cernes manquants rendant l'estimation de l'âge des individus ardu (Grundmann *et al.*, 2008). Le hêtre est capable de répondre rapidement aux changements de ses conditions de croissance (Collet *et al.*, 2001; Caquet *et al.*, 2010). Même des individus restés durant de longues périodes dans l'étage dominé sont capables d'augmenter leur croissance radiale après l'ouverture de la canopée (Emborg, 2007; Trotsiuk *et al.*, 2012) ce qui augmente les probabilités d'obtenir des réponses mesurables. Cette espèce est dite « nerveuse », elle est encline à produire une grande quantité de bois de tension. Ce qui est probablement lié à son caractère opportuniste qui nécessite une grande réactivité aux changements de conditions externes. C'est donc une bonne espèce modèle pour étudier le redressement des tiges.

Par ailleurs, le hêtre présente un bois à pores diffus et plusieurs de ses précédents cernes annuels sont fonctionnels en termes de conduction de la sève (Gasson, 1985; Dalsgaard *et al.*, 2011). La stratégie d'acclimatation des performances hydrauliques sera donc spécifique à cette espèce et non généralisable à des espèces telles que le chêne où le bois présente une structure à zone initiale poreuse et où le dernier cerne assure la majorité de la conduction de la sève (Granier *et al.*, 1994).

2.2. Dispositif expérimental

2.2.1. Descriptif du site

Le site étudié fait partie d'une étude expérimentale de plus grande ampleur sur la réactivité des perches en forêt hétérogène (Ningre *et al.*, 2011). Le site est situé dans la parcelle n°15 (47.9507°N, 6.3857°E), en forêt syndicale du massif du Grand Poiremont en Haute-Saône (70). La parcelle d'étude s'étend sur 13 ha à une altitude de 470 m. Un ruisseau borde le côté ouest de la parcelle qui a une pente de 12% (Fig. 2.1).

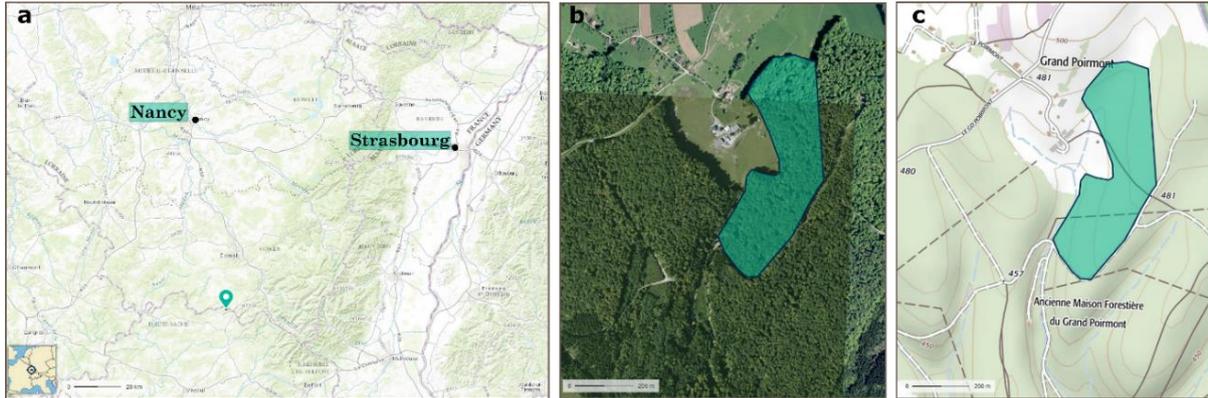


Figure 2.1 : Emplacement du dispositif expérimental (en bleu).

a : carte géographique de la forêt syndicale du Grand Poiremont au sud de Nancy (marqueur bleu).
 b : photographie aérienne de la parcelle. c : carte IGN (courbe de niveaux tous les 10 m). (© IGN 2016 – www.geoportail.gouv.fr/mentions-legales)

La forêt a été acquise en 1970 et depuis, elle est gérée en tant que futaie irrégulière avec des coupes jardinatoires à rotation de 10 ans. En 1955-56 tous les diamètres 35 et plus ont été prélevés. La dernière date d'exploitation connue est en 1995. En 2006, la parcelle est dominée par *Fagus sylvatica* L. en mélange avec *Quercus spp.*, *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Carpinus betulus* L., *Betula spp.*, *Abies alba* Mill, et *Picea abies* L. (H) Karst. La surface terrière était de 28.3 m² ha⁻¹ hors perches et la hauteur des arbres dominants était de 31.6 m.



Figure 2.2 : Photos des traitements appliqués.

a : couvert au-dessus d'une perche témoin. b : couvert au-dessus d'une perche éclaircie après 6 ans de traitement. c : perche éclaircie après 6 ans de traitement en période hors feuille. (Source : INRA)

2.2.2. Traitement

Un échantillon de 42 perches de hêtres distribuées sur toute la parcelle et éloignées de 18 m ont été sélectionnées suivant des critères morphologiques (Ningre *et al.*, 2011). Pendant l'hiver 2007-08, la moitié des perches ont été libérées de toute compétition dans un rayon de 12 m autour de l'arbre d'intérêt (perches « libérées »), tandis que l'autre moitié de l'échantillonnage demeure sous couvert (perches « dominées ») (Fig. 2.2), les caractéristiques morphologiques sont résumées dans le Tableau 2.1.

Tableau 2.1 : Récapitulatif des caractéristiques morphologiques mesurées 6 ans après ouverture de la canopée (2013) des perches dominées et libérées.

H : hauteur de l'arbre, D_b : diamètre basal, DBH : diamètre à 1.30 m, H/D_b : ratio d'élancement, A_w : surface projeté du houppier.

	Age	H (m)	D_b (m)	DBH (m)	H/D_b	A_w (m ²)
Dominées	86	18.3 ± 3.3	0.16 ± 0.04	0.12 ± 0.05	113.8 ± 11.9	30.7 ± 14.0
Libérées	84.8	18.4 ± 3.32	0.19 ± 0.03	0.15 ± 0.05	96.9 ± 17.6	35.5 ± 13.4

2.2.3. Mesures

Les mesures ont été réalisées en trois temps (Fig. 2.3). En hiver 2013-14, la totalité des perches étudiées est abattue et ramenée au laboratoire. Pour les mesures faites sur le terrain, un suivi annuel tous les 3 ans a été réalisé pour les projections de houppier et les mesures morphologiques (encadré vert). Les mesures de distribution de la biomasse, de défilement du tronc et les indicateurs de contraintes de croissance ont été réalisées l'année de la récolte. Toutes les mesures au laboratoire ont permis l'acquisition des données en rétrospectif. Le détail des méthodes utilisées est précisé dans la partie matériel et méthode des articles.

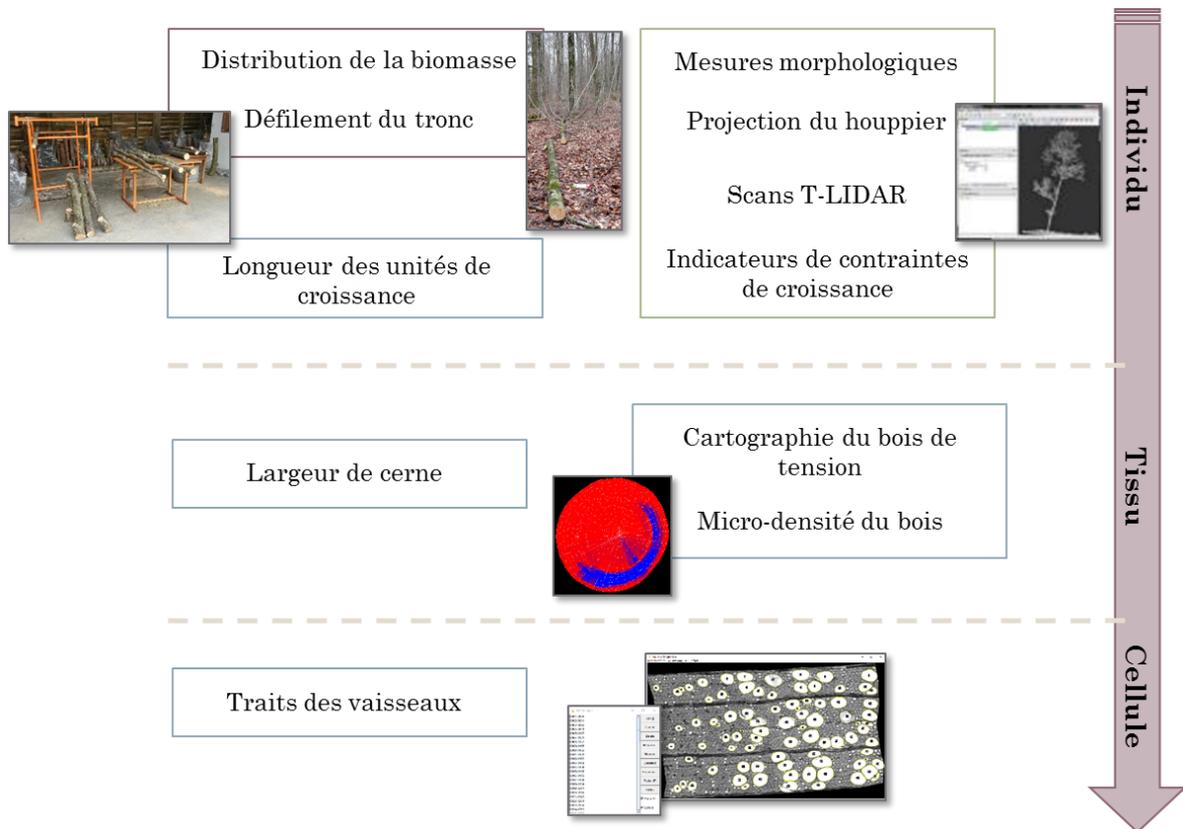


Figure 2.3 : Schéma récapitulatif des mesures effectuées par échelle.
 Encadré vert : arbre sur pied. Encadré violet : pendant l'abattage. Encadré bleu : au laboratoire.

2.3. Démarche globale

Les chapitres suivants présenteront les résultats d'une étude multidisciplinaire. Pour couvrir l'analyse de l'acclimatation, une approche intégrative est développée. Des mesures rétrospectives permettent la réalisation de cinétiques.

Nous commencerons par une étude de la réponse en croissance du hêtre à l'ouverture de la canopée. Pour cela, le **chapitre 3** se concentrera sur une étude de la stratégie de l'allocation de la croissance des perches sous couvert. La relation statique et temporelle entre la croissance en hauteur et la croissance en diamètre sera analysée ainsi que l'impact des ouvertures passées de la canopée.

Le **chapitre 4** est divisé en trois parties. La première est une estimation rétrospective des contraintes de maturation. La seconde et la troisième se focaliseront sur les performances biomécaniques des perches dominées et libérées ainsi que sur l'évolution des performances des perches après l'ouverture de la canopée de 2007-08.

Le **chapitre 5** sera axé sur les caractéristiques anatomiques du bois de hêtre par une analyse à l'échelle cellulaire mais aussi tissulaire. Les traits du bois liés aux performances hydrauliques des perches, tels que les caractéristiques des vaisseaux, seront comparés à ceux de hêtres dominants de la même parcelle. La réponse à l'ouverture de la canopée des perches sera, quant à elle, confrontée à celle de semis de hêtres d'une précédente étude pour apprécier l'impact de la taille initiale des individus sur la stratégie de réponse du hêtre à cette échelle.

