UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Critique de l' article: Growth and hydraulic (not mechanical)
constraints govern the scaling of tree height and mass, PNAS 101:
15661-15663

Bio-9010-030

EXAMEN DE SYNTHÈSE

par

HUGUES POWER

avril 2010

Table des matières

Critique de l'article	1
Commentaires généraux	1
Titre	1
Résumé	1
Introduction.....	2
Modèles présentés	2
Matériel et méthodes.....	4
Résultats et discussion	6
Revue de littérature	8
Allométrie	8
Résistance mécanique	13
Conductivité hydraulique	15
Proposition de suivi expérimental.....	19
Objectifs et hypothèses.....	19
Choix des espèces.....	21
Récolte de données	22
Ajustement des modèles.....	23
Évaluation des modèles.....	24
Calcul des valeurs critiques	26
Appendice A.....	27
Article : Growth et hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height et mass, Ecology 101: 15661-15663.....	27
Bibliographie.....	31

Critique de l'article

Commentaires généraux

L'article de Nicklas et Spatz (2004) fait preuve d'originalité et le travail présenté dans cette publication est certainement une avancée significative dans les connaissances touchant les relations allométriques des plantes et leurs origines physiologiques. La littérature scientifique adopte de manière générale une attitude dichotomique quant aux limites de la hauteur et de la masse des arbres en fonction d'un certain diamètre. Les deux théories généralement mises en opposition sont celle associant la limite à des contraintes mécaniques et celle l'associant à des contraintes hydrauliques. Cet article utilise et compare les deux approches pour prédire la relation entre la hauteur et le diamètre et celle entre la masse et le diamètre. L'article établit les relations pour un large éventail d'arbres et de plantes de toute taille. L'utilisation en parallèle des deux approches est en soi très originale.

Titre

Le titre de l'article décrit bien le sujet. Il est court, mais précis et cerne très bien le sujet en laissant entrevoir une prise de position des auteurs autour d'une question controversée.

Résumé

Le résumé, rédigé habilement est à l'image de l'article : court et précis. Il inclut une bonne mise en contexte, présente le sujet, comprend un bref résumé des connaissances fondamentales reliées au problème, pose le problème et annonce les principaux résultats. Par contre, plus de détails sur la méthodologie comme le développement du modèle ou les données utilisées pour déterminer ses paramètres, auraient pu être apportés. De plus, il y aurait eu avantage à décrire les résultats obtenus de manière plus détaillée. Par exemple, la meilleure performance du modèle développé, comparée à celle du modèle de similarité élastique, ainsi que la présence d'effets non linéaires dans les relations Log-Log devraient être annoncées. La dernière phrase du résumé mentionne que le modèle

explique la différence des relations allométriques entre les espèces et les habitats. Ce résultat n'est pas explicite dans l'étude et ne devrait donc pas être mentionné dans le résumé.

Introduction

L'introduction fournit une bonne mise en contexte de l'étude. Le problème, les origines des relations $L \propto D^{2/3}$ et $M \propto D^{8/3}$, où L est la hauteur totale de la plante, D son diamètre et M sa masse, est bien défini. Les auteurs posent l'hypothèse que ces relations, peuvent être dérivées des équations $G_T = k_1 M_T^{3/4}$ et $M_l = k_2 D^2$ où G_T est la croissance de l'arbre, M_T la masse totale de l'arbre, M_l la masse du feuillage, D le diamètre à la base de l'arbre, k_1 et k_2 des constantes.

Par contre, l'introduction présente des éléments qui devraient se retrouver dans les résultats et la discussion. Ainsi, il y est mentionné que selon le modèle développé, les relations Masse-Diamètre et Hauteur-Diamètre sont différentes pour les plantes de petite et moyenne taille ou pour les plantes de grande taille. Un autre élément de résultats et de discussion présents dans l'introduction est la comparaison de l'ajustement du modèle développé par les auteurs aux prédictions de l'équation de Euler-Greenhill.

Modèles présentés

La présentation des modèles développés par les auteurs occupe une section spécifique de l'article. C'est un choix judicieux, compte tenu de l'importance pour le lecteur de bien comprendre les liens entre les modèles finaux et leurs bases provenant de théories hydrauliques et de la relation entre la masse et la croissance.

Le modèle, afin d'exprimer la masse du feuillage à l'aide du diamètre, se base sur la prémisse que l'eau est conservée entre les racines et le feuillage. Il se sert de cette

prémisse pour déduire qu'une relation isométrique doit unir la masse du feuillage et la superficie conductrice de la tige. Cependant, certains auteurs affirment que le ratio surface foliaire/superficie d'aubier n'est pas constant à travers les espèces et les conditions de croissance (Long et Smith, 1988; Kershaw et Maguire, 2000; Valentine, 2001). Cette inconstance pourrait être associée à une variation de conductivité hydraulique (Whitehead *et al.*, 1984). Si cette situation affecte l'exposant de la relation Masse feuillage-Superficie conductrice de la tige, un certains biais pourrait alors être induit dans les équations finales. Nous croyons que les auteurs auraient pu mieux justifier leur choix d'une équation isométrique pour exprimer cette relation.

Un autre problème mineur du modèle vient de l'affirmation qui est faite que la superficie d'aubier est proportionnelle au diamètre de l'arbre. Cette affirmation doit-être considérée comme une approximation puisque lorsque l'on regarde la moyenne des coefficients des équations de Bond-Lamberty, Wang et Gower (2002) la surface d'aubier à hauteur du sol est proportionnelle au diamètre exposant 7/3 et celle à hauteur de poitrine est proportionnelle au diamètre exposant 13/6.

Le modèle se base en bonne partie sur des relations qui unissent les principaux compartiments des plantes : la masse des racines, la masse de la tige, la masse des branches et celle du feuillage. Chacun de ces compartiments est exprimé en fonction du diamètre et de la longueur de l'arbre.

Le model développé inclut dans la masse de la tige, celle de l'écorce et des branches. Cette simplification peut être considérée comme problématique compte tenu que dans le développement du modèle, la masse de la tige (incluant la masse du tronc, de l'écorce et des branches) est liée au diamètre et à la hauteur à l'aide de l'équation $M_s = kD^2L$ où k est une constante, M_s la masse de la tige, de l'écorce et des branches, D le diamètre de la plante et L la hauteur de la plante. Le lien entre la masse de la tige et D^2 et L variera en

fonction de la masse volumique de la tige et de la forme de celle-ci. La masse volumique du bois peut différer gretement entre les espèces ligneuses, à preuve la densité basale de l'Épinette blanche peut être estimée à 0,354 alors que celle de l'érable à sucre peut être évaluée à 0,597 (Beaudoin, 1996). On peut penser que cette variation est encore plus grande pour les espèces de plus petite dimension et les semis d'arbres inclus dans l'étude, cette variation étant causée, entre autre, par la proportion importante de cellules de moelle (Zobel et van Buijtenen, 1989). On peut penser que les plantes de petite et de moyenne dimension qui n'ont pas encore atteint leur maturité, incluront une plus grande proportion de bois juvénile, un bois qui est moins dense que le bois mature (Zobel et van Buijtenen, 1989; Jozsa et Middleton, 1994).

Les différences d'architecture de cime sont un autre élément dont le modèle ne tient pas compte. On peut comprendre l'approximation de la masse de la tige et de l'écorce par l'équation $M_s = kD^2L$. Par contre, le lien entre cette équation et la masse des branches n'est pas direct et est sûrement source d'une certaine incertitude qui grandit lorsque l'on regroupe différentes espèces d'arbres ensemble (Ung *et al.*, 2008).

Ces simplifications ont probablement un impact sur l'aspect prédictif du modèle. Cependant, nous comprenons que le but de cette étude n'est pas de prévoir précisément la hauteur et la masse d'une plante à l'aide de son diamètre, mais plutôt d'examiner la continuité à travers les espèces de ces relations. En ce sens, nous pouvons penser que les généralités incluses dans le modèle n'ont probablement que peu d'effet sur la moyenne des prédictions et que la démarche demeure donc valable.

Matériel et méthodes

Niklas et Spatz ont utilisé un compendium de biomasse forestière (Cannell, 1982) afin de calibrer leurs modèles. Ce compendium regroupe les données de biomasse provenant de nombreuses études réalisées sur plusieurs espèces à travers le monde. L'utilisation de ces

données ont permis à Niklas et Spatz de tester leurs modèles sur des données provenant d'arbres d'espèces et de conditions de croissance variées, permettant ainsi aux auteurs de valider l'application générale de leur modèle. Les données du compendium ne sont cependant pas uniformes et les méthodes d'estimation ou de récolte des données peuvent varier ainsi que la qualité des études dont elles sont tirées. Les auteurs auraient eu avantage à expliquer comment ils ont choisi à travers le compendium les données qu'ils ont utilisées.

Niklas et Spatz ont ajouté aux données du compendium des mesures sur des plantes de petite dimension. Cependant, aucun détail sur la nature de ces nouvelles valeurs n'est fourni dans l'article, sinon une mention que ces informations proviennent de la littérature. Encore une fois, plus de détails auraient permis au lecteur de se faire une meilleure idée des données utilisées et de leurs liens avec les résultats de l'étude. Il aurait été d'autant plus important de mentionner clairement la source de ces mesures compte tenu qu'un résultat majeur de l'étude consiste en la différence des relations observées entre les plantes de petits et grands diamètres.

Les auteurs ont utilisé une seule équation, tirée de la formule de Euler-Greenhill, pour calculer la masse et la hauteur critiques pour toutes les plantes de l'étude. Pour ce faire, les auteurs ont assumé que le rapport entre le module d'élasticité de Young et le poids spécifique du matériel est constant et égal à une moyenne publiée pour le bois vert. Considérant les grandes différences de valeurs du module d'élasticité entre les différents types de tissus et l'écart entre les espèces de la relation unissant la densité et les propriétés mécaniques du bois (Zobel et van Buijtenen, 1989; Niklas, 1994), nous pouvons douter que cette simplification soit juste.

Résultats et discussion

De manière générale, on peut considérer que les résultats sont bien présentés. Le regroupement des sections résultats et discussion pour un article de cette taille nous semble être un choix judicieux qui permet une analyse efficace et concise des résultats. Les auteurs présentent leurs résultats et les discutent à la lumière de l'étude réalisée sans extrapoler.

Par contre, aucune statistique d'ajustement concernant les modèles n'est fournie. Il aurait été intéressant de voir les intervalles de confiance associées aux différents paramètres du modèle. Une analyse de sensibilité du modèle aux exposants affectant le diamètre aurait également été intéressante, sachant que de larges intervalles de confiance peuvent être associés aux coefficients de la relation allométrique entre la hauteur et le diamètre (Kooyman et Westoby, 2009). Les auteurs auraient également pu séparer aléatoirement les données en deux groupes distinct : un groupe servant à calibrer le modèle et un autre groupe visant à vérifier l'ajustement (Vanclay et Skovsgaard, 1996).

Les auteurs mentionnent que le facteur de sécurité (la différence entre la hauteur ou la masse critique et la hauteur ou la masse observée) est difficile à interpréter en termes biologiques. Nous sommes partiellement en accord avec eux à ce sujet. Considérant que ce facteur de sécurité varie en fonction des conditions de croissance et des espèces (Holbrook et Putz, 1989; King, 2005), nous croyons qu'il est possible d'y voir certaines pistes d'explications biologiques.

Les résultats présentés pour les modèles de hauteur et de masse de la tige parviennent apparemment à prédire de manière juste et non biaisée les variables dépendantes. Cependant, lorsque l'on observe le graphique de prédiction de la masse versus le

diamètre, il semble que l'effet non linéaire soit très faible et nous croyons que les auteurs auraient dû apporter des nuances quand à la non linéarité du modèle Masse-Diamètre.

Il faut également garder en mémoire que les effets non linéaires des modèles sont présentés dans l'échelle logarithmique et que, dans le cas du modèle Hauteur-Diamètre, ces effets sont grandement associés à la valeur de la constante k_6 , soit l'ordonnée à l'origine de la relation. En termes biologiques, l'ordonnée à l'origine n'a que peu de sens puisqu'elle implique des valeurs de hauteur négatives lorsque le diamètre tend vers 0. Cependant, comme le modèle Hauteur-Diamètre est dérivé d'autres équations il n'y a d'autres choix que de maintenir ce paramètre afin d'assurer la cohérence du modèle.

Une critique que l'on peut formuler au sujet de l'article est que malgré le fait que le modèle se base sur des liens entre la biomasse foliaire, la croissance de la plante et sur la nécessité d'alimenter le feuillage en eau à partir des racines, ces considérations physiologiques sont presque entièrement évacuées de la discussion. On mentionne que les prédictions de hauteur et de masse du modèle mécanique ont peu de références biologiques, mais on élabore peu sur les références biologiques du modèle développé dans l'article.

L'article ne présente pas de conclusion. Ce choix des auteurs pourrait être expliqué par la faible longueur du texte. Cependant, une réponse claire et précise aux questions ainsi qu'aux hypothèses amenées en introduction aurait été appropriée.

Revue de littérature

Allométrie

Depuis longtemps, les relations allométriques ont fait l'objet de travaux et ce dans plusieurs domaines de la biologie (Schmidt-Nielsen, 1984; Niklas, 1994; Beuchat *et al.*, 1997; West *et al.*, 1997). L'allométrie peut être définie comme l'étude des corrélations entre différentes mesures reliées à la taille et à la forme des êtres vivants (Niklas, 1994). Les relations allométriques peuvent être abordées empiriquement ou physiologiquement. L'étude empirique s'intéresse exclusivement à la relation mathématique entre deux variables alors que l'étude physiologique se préoccupe des origines de la relation (Niklas, 1994). Une relation allométrique peut prendre plusieurs formes, mais la relation la plus souvent présentée est sans doute celle unissant la masse d'un organisme et ses différentes parties (West *et al.*, 1997).

Les relations allométriques peuvent être utiles pour explorer les liens entre les différentes parties d'un organisme, comprendre comment le changement d'une variable amène le changement d'une autre et éventuellement comprendre les processus physiologiques qui gouvernent ces relations (Schmidt-Nielsen, 1984; Niklas, 1994). De manière générale, il est possible de mentionner que les relations allométriques permettent de dresser le portrait de la croissance d'un individu en connaissant les relations qui unissent les différentes parties.

Les formes mathématiques des relations allométriques sont également variées, mais une forme particulièrement présente dans la littérature est la fonction puissance de la forme $Y = b_0 X^{b_1}$. Dans cette équation, Y et X correspondent aux variables à l'étude (souvent la masse totale de l'organisme ou de ses composantes), b_0 se définit comme le coefficient de proportionnalité et b_1 comme la puissance de la relation (Huxley, 1950; Schmidt-Nielsen, 1984; Niklas, 1994). Plusieurs auteurs transforment la relation de base pour lui donner la forme $\log Y = \log b_0 + b_1 \log X$. Cette transformation permet de rendre linéaire la relation entre les deux variables (Schmidt-Nielsen, 1984; Niklas, 1994;

Enquist *et al.*, 1998). Dans sa version linéaire, le coefficient de proportionnalité correspond à l'ordonnée à l'origine alors que la puissance correspond à la pente de la relation.

Les relations allométriques peuvent être classifiées en relations isométriques et non isométriques. Les relations isométriques impliquent que la variable dépendante et la variable indépendante varient selon un facteur constant, comme dans le cas de relations linéaires, alors que dans le cas des relations non isométriques la variable Y change à un rythme qui est proportionnel à la valeur de la variable X (Schmidt-Nielsen, 1984; Niklas, 1994). Il faut cependant user de précautions avant de juger de l'isométrie d'une relation. En effet, il faut tenir compte des unités de mesure dans lesquelles les variables s'expriment. Par exemple, si la surface d'un objet est proportionnelle à son volume exposant $2/3$ ($S \propto V^{2/3}$). Comme la surface s'exprime en m^2 et le volume en m^3 lorsque l'on ramène ces deux entités au même ordre d'unité de mesure (m) on trouve une relation isométrique avec un exposant d'ordre 1 (Niklas, 1994). En fait, les relations isométriques sont celles qui lorsque l'on tient compte des unités dans lesquelles elles s'expriment sont linéaires.

Les considérations au sujet des relations isométriques et non isométriques nous amènent à parler de dimension et de forme des objets. La dimension d'un objet s'exprime en termes d'unités physiques fondamentales alors que sa forme ne s'exprime pas en unités physiques, mais souvent en termes de rapports entre différentes dimensions (Niklas, 1994). Lorsqu'on se trouve en présence de relations isométriques, nous pouvons affirmer que la variation de la valeur d'une variable affectera la dimension de l'objet mais pas sa forme, alors que pour une relation non isométrique la dimension et la forme seront affectées. On peut donc penser qu'il n'existe pas réellement de forme générale des individus, mais plutôt qu'elle variera en fonction de la taille des individus lorsque liée à des relation non isométriques (Huxley, 1950; Niklas, 1994).

Jusqu'à tout récemment, les relations allométriques n'ont pas été étudiées de manière aussi importante dans le domaine de la biologie végétale que dans le domaine de la biologie animale (Niklas, 1994). Tel que mentionné précédemment, la masse apparaît généralement comme une des principales composantes de ces relations. En ce sens, la masse de l'arbre et de ses différents compartiments ont souvent été mis en relation entre eux (King, 1981; Enquist *et al.*, 1998; Enquist *et al.*, 1999; Bond-Lamberty *et al.*, 2002).

Plusieurs études ont montré que les coefficients allométriques entre la masse d'une plante et d'autres variables comme le métabolisme, la durée de vie, la photosynthèse, le taux de production de feuillage, les organes reproducteurs ou la masse des racines tendent vers des multiples entiers de 1/4 (King, 1981; West *et al.*, 1997; Enquist *et al.*, 1998).

Plusieurs études se sont concentrées à étudier la relation entre la masse et le métabolisme. La plus aboutie est sans doute celle de West, Brown et al. (1997) qui établie les fondements de la relation Masse-Métabolisme sur les contraintes liées à la distribution des ressources. Ces auteurs établissent l'exposant de la relation Masse-Métabolisme à $\frac{3}{4}$. Cette conclusion est cependant nuancée par Riisgard (1998) qui soutient que cette conclusion est une généralisation qui n'est valide que pour de grands groupes d'individus (Riisgard, 1998). D'autres études ont cependant montré des exposants de $\frac{2}{3}$ pour la même relation (Sebens, 2002; Biswas *et al.*, 2008). Il faut prendre en compte le large intervalle de confiance sur les exposants des relations allométriques qui portent parfois à conclure que les valeurs $\frac{3}{4}$ et $\frac{2}{3}$ sont toutes deux possibles (Niklas, 2004; Kooyman et Westoby, 2009). Niklas et Enquist (2001) ont quand à eux étudié la relation entre la masse des plantes et leur croissance annuelle. Ils ont trouvé qu'à travers un large spectre de dimensions, la croissance était proportionnelle à la masse de la plante exposant $\frac{3}{4}$.

Deux autres relations allométriques fréquemment étudiées chez les plantes sont les relations Hauteur-Diamètre et Masse-Diamètre. À cause de leur importance pour estimer le volume des arbres, la croissance et l'allocation des ressources, plusieurs auteurs ont utilisé ce type de relation (Bégin et Raulier, 1995; O'Brien *et al.*, 1995).

La relation entre le diamètre et la hauteur ou entre la masse et la hauteur de l'arbre est souvent présentée sous la forme $Y = b_0 D^{b_1}$ ou dans sa version linéaire $\log Y = \log b_0 + b_1 \log D$ où D est le diamètre de l'arbre, Y la hauteur ou la masse de l'arbre et b_0 le coefficient de proportionnalité (King, 1981; Niklas, 1995; O'Brien *et al.*, 1995; Alves et Santos, 2002). Zianis et Mencuccini (2004) ont quand à eux établi une relation entre le coefficient de proportionnalité et la puissance de la relation allométrique Masse-Diamètre, réduisant ainsi la relation de base à la forme suivante $\log M = a \log D$ où a est une fonction du coefficient de proportionnalité et de la puissance de la relation. La corrélation entre le coefficient de proportionnalité et l'exposant a également été remarqué pour la relation Masse-Diamètre par Pilli, Anfondillo *et al.* (2006).

Certaines études ont cependant démontré que la puissance de la relation Hauteur-Diamètre n'était pas toujours égale à 2/3. Ainsi, lors d'une étude comparant des espèces utilisant la strate supérieure de la canopée à des espèces de sous étage, O'Brien *et al.* (1995) ont remarqué que la hauteur de trois espèces sur huit ne présentait pas une relation avec le diamètre exposant 2/3, mais une relation avec des exposants supérieurs ou inférieurs à 2/3. King (1996) a étudié des arbres utilisant différentes portions de la canopée. Dans cette étude, les espèces utilisant la portion supérieure de la canopée ont un exposant de la relation Hauteur-Diamètre inférieur à 2/3, les arbres de la canopée ont un exposant de 2/3 et les espèces poussant sous la canopée présentent un exposant supérieur à 2/3. Le même auteur a également utilisé la largeur de la cime afin d'améliorer la relation entre le diamètre du tronc et la hauteur totale. Les différences remarquées entre les arbres de classes de hauteurs distinctes pourraient, en partie, être expliquées par le besoin des espèces utilisant la portion supérieure de la canopée de développer un plus grand diamètre afin d'augmenter leur solidité. Cette qualité étant rendue nécessaire puisqu'ils sont exposés à de plus grands stress mécaniques que les arbres plus petits (Alves et Santos, 2002).

Par contre, pour le même genre d'étude certains ont trouvé des différences entre les coefficients de proportionnalité, mais pas entre les exposants des différentes espèces (Kohyama et Hotta, 1990; Kohyama *et al.*, 2003). À ce sujet, Niklas (2004) mentionne dans son article que souvent la valeur des coefficients de proportionnalité est négligée alors qu'ils ont une grande importance en ce qui concerne la relation qui unit les deux variables. Ces différences sont associées aux milieux de croissance et à la strate de la canopée à laquelle les espèces sont rattachées. Dans une autre étude sur des pins *Ponderosa* (*Pinus ponderosa*) poussant en milieux montagneux et désertique, Callaway et De Lucia (1994) ont trouvé que pour un même diamètre, les pins poussant en milieu montagneux pouvaient être jusqu'à 50% plus haut.

Plusieurs auteurs ont noté qu'il pouvait y avoir divergence quant au coefficient de la relation allométrique lorsque l'on compare des plantes de différents milieux ou ayant des rythmes de croissance différents (King, 2005; Fehrmann et Kleinn, 2006; Muller-Landau *et al.*, 2006; Russo *et al.*, 2007; Aiba et Nakashizuka, 2009; King *et al.*, 2009; Kooyman et Westoby, 2009). Certains émettent l'hypothèse que l'exposant $2/3$ entre le diamètre et la hauteur de l'arbre pourrait être vraie seulement pour une période de la vie de l'arbre. Nicklas et Spatz (2004) remarquent un écart à la relation des $2/3$ pour les plantes de petits et de grands diamètre. King, Davis et al. (2009) associent la relation $2/3$ à la période médiane de la vie des arbres. D'autres auteurs abondent dans le même sens et trouvent que l'exposant de la relation Masse-Diamètre change avec le développement de l'arbre (Pilli *et al.*, 2006).

Un lien peut être fait entre les résultats de King, Davis et al. (2009) et ceux obtenus par Nicklas et Spatz (2004). Cette divergence à la relation linéaire log Diamètre fonction de log Hauteur amène les auteurs de ces deux études à mentionner la présence de variations que la fonction puissance n'arrive pas à expliquer. Afin de palier à ce problème, Aiba et Nakashizuka (2009) utilisent une relation asymptotique afin de modéliser la relation entre la hauteur de l'arbre et son diamètre.

Cette relation prend la forme de l'équation $H = H_{\max} \left[1 - e^{(-a[DHP]^b)} \right]$ où H est la hauteur totale de l'arbre, $H_{\max}$ la hauteur maximale atteinte par l'espèce en question, DHP le diamètre à hauteur de poitrine, a et b des coefficients.

Résistance mécanique

Plusieurs hypothèses ont été avancées afin d'expliquer le lien plus ou moins constant entre la hauteur, la masse et le diamètre de l'arbre. Une des hypothèses parmi les plus documentée est celle de la résistance mécanique. Selon cette théorie, les arbres modulent leur croissance en hauteur et en diamètre afin de ne pas se placer en danger de chablis ou de bris de la tige. Les fondements de la théorie de la résistance mécanique remontent au 18^{ième} siècle lorsque Leonhard Euler calcula la masse critique que peut supporter une colonne avant de ployer sous son propre poids. L'équation développée sera connue sous le nom de formule de Euler et prend la forme suivante: $P_{cr} = \frac{n\pi EI}{l^2}$ où P_{cr} est la masse critique de la colonne, n et π sont des constantes, E est le module d'élasticité (pente de la portion linéaire du rapport entre la tension appliquée et la déformation induite), I le moment d'aire de la colonne et l sa longueur. Greenhill (1881) adapte la formule afin de déterminer la hauteur maximale que peut atteindre un arbre avant de perdre sa stabilité.

L'adaptation de Greenhill se présente sous la forme $L_{crit} = C \left(\frac{E}{\rho} \right)^{1/3} D^{2/3}$ où L_{crit} est la hauteur critique de l'arbre, C une constante de proportionnalité, E le module d'élasticité de Young, ρ la densité du bois et D le diamètre de la tige. Dans cette équation, le diamètre est la seule variable influençant la hauteur critique si le module d'élasticité et la masse volumique de l'arbre sont gardés constants (McMahon, 1973; King, 1981). D'autres auteurs vont par la suite modifier la formule de base adaptée par Greenhill afin de la rendre plus conforme à la situation existante de l'arbre. Gere et Carter (1963), King et Loucks (1978) et King (1981) incluent dans l'équation le poids de la cime et tiennent compte du défilement du tronc. Les résultats de ces adaptations conservent la puissance de la relation entre la hauteur critique de l'arbre et son diamètre établie à 2/3. L'effet de

ces modifications est un changement du coefficient de proportionnalité. Holbrook et Putz (1989) ont examiné les prédictions des modèles de Greenhill (1881), Gere et Carter (1963) et King (1981) ainsi que celles de leur propre modèle pour de jeunes arbres exposés à différentes conditions de croissance. Tous les modèles arrivaient aux mêmes résultats quant à la stabilité de la plante.

Les prédictions de hauteurs maximales qui suivent les principes de l'équation de Euler-Greenhill prédisent généralement des hauteurs qui sont supérieures à celles atteintes par les arbres (McMahon, 1973; Holbrook et Putz, 1989; Niklas et Spatz, 2004). La différence entre la limite de la hauteur critique et la hauteur observée peut être interprétée comme un facteur de sécurité prévenant l'instabilité de l'arbre (Niklas, 1994). Plusieurs auteurs ont constaté que la valeur du facteur de sécurité pouvait varier en fonction des conditions de croissance (Holbrook et Putz, 1989; Callaway et DeLucia, 1994; Niklas, 1994; O'Brien *et al.*, 1995; Ryan et Yoder, 1997). Les arbres dominants présentent souvent un facteur de sécurité plus élevé qui s'expliquerait par leur besoins de résister à des forces extérieures plus grandes (vent, neige, etc.) (King et Loucks, 1978; King, 1981; O'Brien *et al.*, 1995). Contrairement aux arbres dominants, les arbres qui poussent dans un milieu ombragé auraient tendance à présenter un facteur de sécurité moins élevé probablement à cause de contraintes différentes (Holbrook et Putz, 1989; Niklas, 1992). Ces informations sont cohérentes avec les variations des coefficients de la relation allométrique Hauteur-Diamètre tel qu'observé par King (King, 1996).

Les modèles de hauteur et de masse critique s'appuyant sur la formule de Euler sont des simplifications de la réalité. En effet, le postulat selon lequel le module d'élasticité et la densité du bois sont constants à travers l'arbre n'est pas toujours vrai {Wiemann, 1989 #35; Niklas, 1994 #6; Niklas, 1992 #7; Pérez Cordero, 2002 #156}. Une variation de densité et une variation du module d'élasticité se produit entre les cernes annuels lorsque ceux-ci sont examinés à partir du cœur de l'arbre vers sa périphérie (Zobel et van Buijtenen, 1989). De plus, les propriétés mécaniques d'un arbre peuvent être modifiées

en cours de croissance par un changement de géométrie du tronc, un changement de la densité ou un changement du module d'élasticité (Niklas, 1994). Le changement de densité s'accompagne d'une augmentation de la valeur du module d'élasticité. Cette caractéristique peut influencer positivement la valeur du facteur de sécurité, et ce malgré le fait que l'augmentation de densité du bois accroît également le poids de la tige, diminuant ainsi sa hauteur limite (Van Gelder *et al.*, 2006).

King (1981) parle de la croissance de peupliers faux-trembles en terme de compromis entre l'investissement en biomasse dans la cime ou dans la croissance en hauteur. L'auteur trouve que la valeur du ratio poids de la cime versus poids du tronc qui favorise une plus grande croissance en hauteur est de 0,17. Cependant, les arbres observés possédaient un ratio constant mais inférieur à cette valeur. Cette différence pourrait possiblement être expliquée par des contraintes spatiales imposées aux arbres codominants limitant l'investissement dans leur cime.

L'étude de la stabilité mécanique des arbres doit prendre en compte le rôle que joue le système racinaire. En effet, les deux principales fonctions du système racinaire sont de collecter l'eau, les nutriments et d'assurer la stabilité mécanique de la plante. La relation qui unit le diamètre de la tige avec sa hauteur doit donc se refléter dans l'investissement dans le système racinaire (Ennos, 1993).

Conductivité hydraulique

La différence entre la hauteur limite des arbres et la hauteur observée amène certains auteurs à contester l'hypothèse que des contraintes mécaniques modulent la croissance en hauteur des arbres. Les hypothèses alternatives concernent entre autres la conductivité hydraulique, l'augmentation de la respiration autotrophique, la diminution de la disponibilité des éléments nutritifs, l'investissement dans la reproduction et la perte d'efficacité du méristème apical (Callaway et DeLucia, 1994; Ryan et Yoder, 1997; Bond

et Ryan, 2000; McDowell *et al.*, 2002a; Niklas et Spatz, 2004). Parmi les hypothèses précédentes, la conductivité hydraulique est probablement celle qui a été examinée avec le plus de détails. La raison de cet intérêt serait peut-être, comme certains auteurs le mentionnent, que les deux principales fonctions de la tige de l'arbre sont le support mécanique de la cime ainsi que le transport d'eau et de nutriments à partir des racines vers les organes photosynthétiques (Taneda et Tateno, 2004).

Le transport de l'eau et des nutriments qui y sont dissous est un phénomène complexe où plusieurs facteurs entrent en ligne de compte. La facilité avec laquelle un arbre peut apporter de l'eau à ses feuilles dépend de plusieurs éléments et pourrait avoir une influence sur la quantité de carbone photosynthétisé. Notons d'abord qu'une différence de potentiel hydrique entre le sol et la feuille doit exister afin que l'eau puisse être puisée dans le sol et parcourir le trajet vers la feuille. Le potentiel hydrique étant défini par la formule $\varphi = \frac{RT \ln\left(\frac{e}{e^0}\right)}{V_w}$ où R est la constante universelle des gaz, T la température, e/e^0 le rapport entre la pression de vapeur du liquide et celui de l'eau pure et V_w est le volume d'une mole d'eau. Notons aussi que l'évaporation de l'eau dans la feuille fait baisser le potentiel hydrique au niveau de la feuille (Niklas, 1992; Tyree et Zimmermann, 2002). Un autre élément essentiel au transport de l'eau est la cohésion de la colonne d'eau. La colonne d'eau s'étendant des racines aux feuilles se maintient grâce aux propriétés physiques des molécules d'eau (liaison de Van Der Waals et pont hydrogènes) et au lien entre ces molécules et les parois des capillaires (Niklas, 1992). Lorsqu'une certaine différence de potentiel entre les racines et les feuilles est observée, la conductivité du chemin est alors responsable de la quantité de liquide pouvant être acheminée aux feuilles (Tyree et Zimmermann, 2002). La conductivité peut se définir par l'équation suivante : $K = \frac{F}{\Delta P/L}$ où F est le débit et $\Delta P/L$ la différence de pression normalisée par unité de longueur. La conductivité est influencée premièrement par le diamètre des conduits, ensuite par la gravité, la nature des tissus et la viscosité du liquide (Niklas, 1992; McDowell *et al.*, 2002b; Tyree et Zimmermann, 2002). La tige de l'arbre est la partie où la conductivité est la plus grande. Les branches, les feuilles, les portions non vasculaires

des racines de même que la jonction entre les branches et le tronc offrent beaucoup plus de résistance (Niklas, 1992; Tyree et Zimmermann, 2002). Une grande conductivité pourrait être considérée comme un atout pour une plante. Cependant, cet avantage s'accompagne d'un inconvénient. En effet, une plus grande conductivité est associée à un risque accru de cavitation (McDowell *et al.*, 2002b; Tyree et Zimmermann, 2002), laquelle étant la rupture temporaire ou permanente de la continuité de la colonne d'eau ce qui a pour effet de diminuer la conductivité totale de la plante.

Plusieurs auteurs avancent l'hypothèse selon laquelle la conductivité hydraulique diminue avec l'accroissement en hauteur de l'arbre, ce qui entraîne la diminution de la capacité photosynthétique de la plante (Yoder *et al.*, 1994; Ryan et Yoder, 1997; McDowell *et al.*, 2002a; Koch *et al.*, 2004). Koch *et al.* (2004) ont trouvé que la quantité de carbone 13 assimilée par les plus grands Sequoias (*Sequoia sempervirens*) est plus importante dans la partie supérieure de l'arbre. Ceci laisse supposer que les feuilles situées en hauteur subissent des stress hydriques plus importants que celles situées plus près du sol. Ces mêmes auteurs ont calculé la limite que ces arbres pouvaient atteindre comme étant égale à 130m, compte tenu du potentiel hydrique, de la quantité de carbone 13 assimilé ainsi que de l'augmentation du rapport masse des aiguilles versus surface foliaire. Cependant, McDowell *et al.* (2002b) n'ont quand à eux pas trouvé de différence quand à l'assimilation de carbone, à la conductance stomatale ou le déficit de pression de vapeur pour des Sapins Douglas (*Pseudotsuga mensizii*) de 20, 40 et 60m. Nabeshima et Hiura (2008) n'ont quand à eux pas trouvé de différences de conductance hydraulique entre des arbres de taille différentes et ce même si la conductance stomatale diminue. Les taux d'assimilation du carbone sont restés les mêmes entre les arbres de même espèce et de taille différente mais étaient différents entre les arbres de différentes espèces.

D'autres auteurs ont voulu vérifier si la diminution de la conductivité hydraulique était un phénomène relié à la hauteur ou à l'âge de l'arbre. Petit, Anfondillo *et al.* (2008), lors d'une expérience comparant des pousses d'arbres d'âges différents greffées à de jeunes

hôtes, n'ont constaté aucune différence quand à leur conductivité hydraulique. Lorsque la conductivité hydraulique des arbres source a été mesurée, une différence significative entre les arbres plus vieux et plus jeune est apparue, les arbres plus jeunes ayant une meilleure conductivité hydraulique, laissant ainsi supposer une influence de la taille de l'arbre plutôt que de son âge.

La vitesse de déplacement de l'eau dans l'arbre, un facteur influençant la photosynthèse, dépend de la différence de potentiel hydrique entre la feuille et la racine ainsi que de la résistance hydraulique, ce dernier facteur augmentant avec la longueur du trajet (Niklas, 1992; Ryan et Yoder, 1997). Yoder Ryan et al.(1994) amènent l'hypothèse que la productivité moins grande des peuplements plus âgés de pins Ponderosa (*Pinus ponderosa*) et de pins Tordus (*Pinus contorta*) pourrait être due à des branches plus longues et moins conductrices.

L'hypothèse du facteur hydraulique limitant la croissance est cependant contestée par certains. Becker, Meinzer et al. (2000) croient que la croissance en hauteur des arbres n'est pas contrôlée par des limites de conductivité hydraulique mais plutôt par des facteurs génétiques. Selon ces auteurs, la résistance de conductivité du sol, le ratio surface foliaire versus surface racinaire, la résistance à la conduction dans les feuilles et la capacité de stockage en eau de l'aubier sont tous des facteurs majeurs influençant la conductivité hydraulique, limitant potentiellement la photosynthèse mais indépendants de la hauteur de l'arbre.

La cause unique du lien entre la hauteur et le diamètre des arbres ne fait toujours pas l'unanimité de nos jours. Il est probable que la meilleure piste afin d'expliquer ce phénomène ne soit pas une cause unique, mais plutôt un ensemble de facteurs incluant des contraintes mécaniques et des limites de conductivité hydraulique (King, 2005; King et al., 2009).

Proposition de suivi expérimental

Objectifs et hypothèses

L'article de Niklas et Spatz peut être analysé sous l'angle de trois principaux sujets. Premièrement, sous l'angle de la relation entre la hauteur des plantes et leur diamètre, relation reposant sur des contraintes hydrauliques. Deuxièmement, la relation entre la masse de la tige et des branches et le diamètre, relation reposant sur la croissance annuelle de la plante. Troisièmement, la comparaison des résultats obtenus à l'aide de ces relations aux prédictions de hauteur et de masse critique obtenues à l'aide de la formule de Euler-Greenhill.

La proposition de suivi de l'article de Niklas et Spatz comprend cinq principaux objectifs :

- 1-vérifier l'application des modèles à l'échelle d'un écosystème;
- 2-évaluer l'application des modèles à l'échelle de l'espèce;
- 3-comparer les hauteurs et masses critiques de chacune des espèces aux valeurs prédites par les modèles;
- 4-considérer l'application des modèles pour des individus d'une même espèce, mais évoluant dans des conditions de croissance différentes;
- 5- examiner à partir de quel diamètre les relations Log-Log deviennent linéaires.

À ces cinq objectifs est associé cinq hypothèses de recherche soit :

- 1-les modèles originaux s'appliqueront à l'échelle de l'écosystème.
- 2-les modèles originaux s'appliqueront à l'échelle de l'espèce et présenteront des différences significatives quant aux coefficients mais non quant aux exposants.
- 3-les différences entre les hauteurs et masses critiques et les prédictions des modèles calibrés seront plus grandes pour les espèces expérimentant un climat plus rigoureux.

4-les modèles calibrés pour des groupes d'individus d'une même espèce mais expérimentant des conditions de croissance différentes présenteront les mêmes exposants mais différeront quant aux coefficients.

5-le diamètre à partir duquel les relations Log-Log deviennent linéaires ne variera pas en fonction des écosystèmes, espèces ou conditions de croissance.

Niklas et Spatz ont calibré leur modèle à l'aide d'un jeu de données regroupant un grand nombre d'espèces de plantes de plusieurs genres et de plusieurs familles croissant dans des endroits variés. Nous proposons de calibrer les modèles pour des regroupements d'espèces de plusieurs grands écosystèmes forestiers. Cette expérience nous permettrait de vérifier si des tendances, quant aux relations Hauteur-Diamètre et Masse-Diamètre, peuvent être observées entre les arbres de ces écosystèmes.

Dans un second temps, nous proposons de recalibrer les modèles à l'échelle de l'espèce pour quelques espèces de différents grands écosystèmes. Cette portion du suivi nous permettra de vérifier si les modèles et leurs fondements sont assez robustes pour prédire sans biais les valeurs des espèces prises individuellement. Cette portion du suivi permettra également de vérifier si des différences interspécifiques quant aux modèles Hauteur-Diamètre et Masse-Diamètre peuvent être observées.

La troisième partie du suivi visera à recalculer les valeurs critiques de hauteur et de masse à l'aide de paramètres spécifiques à l'espèce (module d'élasticité et densité du bois). Les nouvelles valeurs critiques adaptées à l'espèce en question seront alors comparées aux prédictions des modèles.

Pour la quatrième partie, les modèles pourront être testés à l'échelle de l'espèce en faisant des sous-groupes constitués d'arbres croissant dans des milieux uniformes (sol, drainage,

climat). Ces sous-ensembles permettront de vérifier si des différences intra spécifiques, quant à l'application des modèles Hauteur-Diamètre et Masse-Diamètre, peuvent être observées.

En dernier lieu, l'endroit où l'équation présentée dans l'échelle Log passe de non-linéaire à linéaire sera déterminée pour tous les modèles calibrés (écosystème, espèces et espèce-site). Les valeurs obtenues seront alors comparées entre elles.

Choix des espèces

Étant donné l'intérêt porté à l'applicabilité du modèle à l'échelle des espèces, elles seront choisies afin de présenter de grandes variations de diamètre tout au long de leur développement. Nous sélectionnerons donc exclusivement des arbres, qui par définition sont des plantes qui peuvent atteindre 5m de hauteur et plus de 10cm de diamètre mesuré à 1,3m de hauteur (Little Jr., 1979).

Nous proposons de choisir des arbres provenant des trois plus grands écosystèmes forestiers soit la forêt boréale, la forêt tempérée et la forêt tropicale (Waring et Schlesinger, 1985). En couvrant ainsi plusieurs écosystèmes, il sera possible de comparer l'application du modèle et de ne pas limiter les conclusions aux arbres d'une seule région. Il est certain que le choix des espèces sera conditionné par la disponibilité de données déjà récoltées. Il est difficile d'envisager un échantillonnage portant sur un nombre important d'arbres couvrant un large spectre de diamètres et d'espèces dans les principaux écosystèmes forestiers de la planète. Dans le choix des espèces, la diversité des traits sera favorisée. Ainsi, lorsque possible, le choix des essences devrait au moins comporter des gymnospermes et des angiospermes pour chacun des écosystèmes.

Récolte de données

Le rassemblement des données sera sans doute un élément critique du projet. Plusieurs sources de données sont accessibles et potentiellement utilisables afin d'atteindre les différents objectifs de l'étude. Pour la forêt boréale, les données du projet BOREAS pourraient être utilisées. Une collaboration avec le Service canadien des forêts pourrait être envisagée afin d'utiliser les données du projet ENFOR utilisées par Lambert, Ung et al. (2005). Ces données regroupent plus de 8500 arbres de toutes les essences commerciales du Canada. Leurs caractéristiques telles que le DHP, la Hauteur et la Biomasse des différents compartiments sont connus. Les données d'inventaires forestiers de différents pays pourraient également contribuer au projet. Par contre, bien qu'abondantes elles ne comportent généralement pas de mesures de biomasse, ce qui limite leur utilisation à la calibration du modèle Hauteur-Diamètre. En ce qui concerne les forêts tropicales, des données de placettes permanentes du « Centre for Tropical Forest Sciences du Smithsonian Tropical Research Institute » pourraient être utilisées pour calibrer le modèle Hauteur-Diamètre et une recherche pourrait être faite pour trouver des données de biomasse parmi celles publiées pour les espèces tropicales.

Une des principales conclusions de Niklas et Spatz concerne la non-linéarité de leurs modèles pour les petits diamètres sur l'échelle logarithmique. La non-linéarité est présente entre 1mm et 1cm de diamètre pour le modèle Hauteur-Diamètre et entre 2 et 3 cm pour le modèle Masse-Diamètre. Une attention particulière devra donc être portée afin que cette portion du spectre des diamètres soit bien représentée. À défaut de trouver des données provenant d'arbres au stade de semis, un échantillonnage pourrait être envisagé.

La mesure de semis serait facilement réalisable. Afin de réaliser le mesurage pour les essences tropicales, un partenariat avec une université ou un centre de recherche présent en milieu tropical pourrait être envisagé. Notons qu'à défaut d'obtenir les données

souhaitées pour les semis, les modèles pourraient toujours être testés et leur validité vérifiée pour les gaules et les arbres de stade de développement plus avancé.

Étant donnée que la densité du peuplement forestier influence grandement la relation entre la hauteur et le diamètre (Assmann, 1970), il sera important lors de la récolte des données d'en tenir compte et éviter particulièrement les tendances telles que d'associer les petits diamètres à des peuplements plus denses et les grands diamètres à des peuplements moins dense. Un tel biais pourrait avoir comme conséquence de porter une conclusion erronée sur l'ajustement des modèles.

Une importante étape préalable aux analyses statistiques consistera à uniformiser les données utilisées. Deux principales avenues sont possibles, soit de calculer une moyenne à l'échelle du peuplement (diamètre moyen, hauteur moyenne, biomasse moyenne par arbre) ou d'utiliser les données des arbres de manière individuelle. L'utilisation de la moyenne permet de ne pas tenir compte dans l'analyse de la corrélation entre les arbres d'un même peuplement par contre elle diminue grandement le nombre de données disponibles (Littell *et al.*, 2006). De plus, l'utilisation de la moyenne lorsque les échantillons ne sont pas bien balancés peut amener la création d'un arbre moyen qui n'est pas représentatif du peuplement. Par contre, les valeurs moyennes à l'échelle du peuplement sont plus facile à trouver que des données brutes. L'étude de Niklas et Spatz utilise d'ailleurs des données moyennes de hauteur, de diamètre et de biomasse.

Ajustement des modèles

Suite au choix des essences, le jeu de données sera aléatoirement divisé et une portion des données sera réservée pour vérifier l'ajustement des modèles. La portion réservée devra tout comme la portion utilisée couvrir des arbres d'un large spectre de diamètres provenant de peuplements de différentes densités afin de pouvoir tester adéquatement le modèle (Vanclay, 1994).

La calibration des modèles à l'échelle des écosystèmes et des espèces se fera à l'aide de méthodes de régression linéaire et non linéaires mixtes. Un modèle mixte non-linéaire sera calibré pour trouver les coefficients de la relation $L = k_5 D^a - k_6$. Le modèle inclura un effet fixe pour le diamètre de la tige, un effet aléatoire pour le site et pour l'espèce lors de la calibration à l'échelle de l'écosystème. L'exposant (a) du diamètre pourra varier ainsi que les deux coefficients k_5 et k_6 . Un modèle sera d'abord calibré pour le regroupement des espèces de chacun des trois écosystèmes (boréal, tempéré et tropical) et ensuite pour chacune des espèces sélectionnées de ces écosystèmes. Cette méthode permettra d'obtenir des valeurs adaptées à l'échelle de travail désirée.

Un second modèle, mixte linéaire, sera calibré afin de trouver le coefficient k_4 de l'équation $M_s = k_4 D^2 L$. L'effet fixe sera appliqué au produit $D^2 L$ alors qu'un effet aléatoire sera appliqué au site. Tout comme le modèle prédisant la hauteur, ce modèle sera d'abord calibré pour l'ensemble des espèces d'un écosystème, puis individuellement pour chacune des espèces sélectionnées.

Compte tenu que le rapport entre la masse ou le volume d'un arbre, son diamètre ainsi que sa hauteur est bien connu et largement utilisé (Perron, 1985), il semble moins opportun de tester la valeur des exposants affectant le diamètre et la hauteur du modèle Masse-Diamètre. Lorsque les coefficients k_4 , k_5 , et k_6 auront été trouvés, il sera alors possible d'utiliser le modèle $M_s = k_4 k_5 D^{8/3} - k_4 k_6 D^{6/3}$ et de vérifier son ajustement aux différentes espèces d'arbres.

Évaluation des modèles

Un examen visuel des résidus sera effectué afin de détecter des signes d'hétéroscédasticité ou d'anormalité. L'utilisation d'effets aléatoires permettra de tenir

compte de la corrélation entre les arbres provenant d'un même site ou d'une même essence, et ainsi travailler au niveau de l'arbre plutôt qu'au niveau de la placette.

Une régression linéaire des valeurs observées en fonction des prédictions sera effectuée pour les trois modèles. Un test de F simultané ayant comme hypothèse nulle, que l'ordonnée à l'origine est égale à 0 et que la pente de la régression est égale à 1 sera effectué (Mayer et Butler, 1992). Ce test permettra de vérifier statistiquement l'ajustement du modèle et de détecter la présence de biais. Le rejet de l'hypothèse nulle mènerait à la conclusion suivante : la présence d'un biais.

Suite à la calibration des modèles, les intervalles de confiance sur les coefficients et sur l'exposant du modèle Hauteur-Diamètre seront comparés entre les différents écosystèmes et les différentes espèces. Cette comparaison permettra de vérifier si les modèles développés dans l'article de Niklas et Spatz peuvent être appliqués à ces différentes échelles et si les coefficients ou les exposants des relations peuvent changer entre les écosystèmes et entre les espèces.

Une autre portion du suivi expérimental consistera à vérifier si les relations appliquées aux espèces varient en fonction des conditions de croissance du site sur lequel elles sont testées. Les arbres d'une même espèce pourront être séparés en deux jeux de données de même dimension entre les sites de bonne et de mauvaise qualité. Les modèles seront recalibrés pour chacun des groupes et comparés entre eux.

Lorsque les modèles auront été calibrés, nous pourrions utiliser la dérivée seconde des deux modèles par rapport au diamètre afin de trouver mathématiquement les diamètres à partir desquels les relations LogHauteur-LogDiamètre et LogMasse-LogDiamètre deviennent linéaires. Lorsque les fonctions présenteront une pente constante, la dérivée

seconde selon le diamètre sera égale à 0. Le diamètre à partir duquel la fonction devient linéaire pourra être comparé entre les différents écosystèmes, les différentes espèces et les différentes conditions de croissance.

Calcul des valeurs critiques

Les valeurs critiques de hauteur et de masse seront calculées pour chacune des espèces en utilisant des valeurs spécifiques de module d'élasticité et de densité. Ces données sont accessibles dans des ouvrages traitant de l'anatomie du bois. Un autre élément à considérer dans le calcul des longueurs et des poids critiques est la valeur de la constante de proportionnalité qui change en fonction de la forme de la tige. Cette constante pourra également être ajustée en fonction des espèces étudiées. Différentes manières de calculer les hauteurs et les masses critiques pourront être intégrées dans le suivi expérimental entre autres celles documentées par Gere et Carter (1963), King (1981) et Hobrook et Putz (1989). L'utilisation de ces modèles demande par contre des données plus détaillées, comme par exemple le diamètre de la tige au niveau du centre de gravité de la cime ou le rapport entre la masse de la cime et celle de la tige. Le rapport entre la masse de la cime et celle de la tige devrait pouvoir être trouvé puisque les données recherchées devront déjà comprendre la masse de la tige et que les études de biomasse produisent généralement ces deux valeurs.

Les valeurs critiques de hauteur et de masse seront calculées selon la formule Euler-Greenhill à l'aide des valeurs spécifiques du module d'élasticité et de la densité du bois. Cette opération devrait permettre une meilleure comparaison des valeurs prédites par la formule Euler-Greenhill et celles des modèles de Niklas et Spatz.

Appendice A

Article : Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height et mass, PNAS 101: 15661-15663

Bibliographie

- Aiba, M., Nakashizuka, T., 2009. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 23, 265-273.
- Alves, L.F., Santos, F.A.M., 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 245-260.
- Assmann, E., 1970. *The principles of forest yield study*. Pergamon Press, Oxford, U.K.
- Beaudoin, M., 1996. Propriétés physico-mécaniques du bois. In: Science-Impact, C. (Ed.), *Manuel de foresterie*. Les Presses de l'Université Laval, Québec, p. 1428.
- Becker, P., Meinzer, F.C., Wullschlegel, S.D., 2000. Hydraulic limitation of tree height: A critique. *Functional Ecology* 14, 4-11.
- Bégin, J., Raulier, F., 1995. Comparaison de différentes approches, modèles et tailles d'échantillons pour l'établissement de relations hauteur-diamètre locales. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 1303-1312.
- Beuchat, C.A., Kuikka, J., Brown, J.H., Enquist, B.J., West, G.B., 1997. Allometric scaling laws in biology [3] (multiple letters). *Science* 278, 371-373.
- Biswas, D., Das, S.K., Roy, S., 2008. Dependence of the individual growth process upon allometric scaling exponents and other parameters. *Journal of Biological Systems* 16, 151-163.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C., Gower, S.T., 2002. Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1441-1450.
- Bond, B.J., Ryan, M.G., 2000. Comment on 'Hydraulic Limitation of Tree Height: A Critique' by Becker, Meinzer and Wullschlegel. *Functional Ecology* 14, 137-140.
- Callaway, R.M., DeLucia, E.H., 1994. Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: An analog for response to climate change. *Ecology* 75, 1474-1481.
- Cannell, M.G.R., 1982. *World forest biomass and primary production data*. Academic Press, London ; Toronto.
- Ennos, A.R., 1993. The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology* 161, 61-75.
- Enquist, B.J., Brown, J.H., West, G.B., 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395, 163-165.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401, 907-911.
- Fehrmann, L., Kleinn, C., 2006. General considerations about the use of allometric equations for biomass estimation on the example of Norway spruce in central Europe. *Forest Ecology and Management* 236, 412-421.
- Gere, J.M., Carter, W.O., 1963. Critical loads for tapered columns. *Transaction of the American Society of Civil Engineers* 128, 736-754.
- Greenhill, G., 1881. Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 4, 65-73.
- Holbrook, N.M., Putz, F.E., 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76, 1740-1749.
- Huxley, J.S., 1950. Relative growth and form transformation. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. The Royal Society, London, pp. 465-469.
- Jozsa, L.A., Middleton, G.R., 1994. A discussion of wood quality attributes and their practical implications. In: Corp., F.C. (Ed.), *Vancouver*.

Kershaw, J.A., Maguire, D.A., 2000. Influence of Vertical Foliage Structure on the Distribution of Stem Cross-Sectional Area Increment in Western Hemlock and Balsam Fir. *Forest Science* 46, 86-94.

King, D., 1981. Tree Dimensions: Maximizing the Rate of Height Growth in Dense Stands. *Oecologia* 51, 351-356.

King, D., Loucks, L., 1978. The Theory of Tree Boles and Branch Form. *Radiation and Environmental Biophysics* 15, 141-165.

King, D.A., 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12, 25-44.

King, D.A., 2005. Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecological Modelling* 185, 77-91.

King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Nur Supardi, M.N., 2009. Trees approach gravitational limits to height in tall lowland forests of Malaysia. *Functional Ecology* 23, 284-291.

Koch, G.W., Stillet, S.C., Jennings, G.M., Davis, S.D., 2004. The limits to tree height. *Nature* 428, 851-854.

Kohyama, T., Hotta, M., 1990. Significance of Allometry in Tropical Saplings. *Functional Ecology* 4, 515-521.

Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., Kubo, T., 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91, 797-806.

Kooyman, R.M., Westoby, M., 2009. Costs of height gain in rainforest saplings: Main-stem scaling, functional traits and strategy variation across 75 species. *Annals of Botany* 104, 987-993.

Lambert, M.C., Ung, C.H., Raulier, F., 2005. Canadian national tree aboveground biomass equation. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1996-2018.

Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., Wolfinger, R.D., 2006., O.S., 2006. SAS for mixed models. SAS institute.

Little Jr., E.L., 1979. Checklist of United States trees (native and naturalized). Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington.

Long, J.N., Smith, F.W., 1988. Leaf-Area - Sapwood Area Relations of Lodgepole Pine as Influenced by Stand Density and Site Index. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 18, 247-250.

Mayer, D.G., Butler, D.G., 1992. Statistical validation. *Ecological Modelling* 68, 21-32.

McDowell, N., Barnard, H., Bond, B.J., Hinckley, T., Hubbard, R.M., Ishii, H., KÅ¶stner, B., Magnani, F., Marshall, J.D., Meinzer, F.C., Phillips, N., Ryan, M.G., Whitehead, D., 2002a. The relationship between tree height and leaf area: Sapwood area ratio. *Oecologia* 132, 12-20.

McDowell, N.G., Phillips, N., Lurch, C., Bond, B.J., Ryan, M.G., 2002b. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 22, 763-774.

McMahon, T., 1973. Size and shape in biology. *Science* 179, 1201-1204.

Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Chave, J., Thomas, S.C., Bohlman, S.A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K.E., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I.F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., MuÃ±oz, G.V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Thomas, D., Vallejo, M.I., Ashton, P., 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9, 575-588.

Nabeshima, E., Hiura, T., 2008. Size-dependency in hydraulic and photosynthetic properties of three *Acer* species having different maximum sizes. *Ecological Research* 23, 281-288.

Niklas, K.J., 1992. *Plant biomechanics : an engineering approach to plant form and function*. University of Chicago Press, Chicago.

Niklas, K.J., 1994. *Plant allometry : the scaling of form and process*. University of Chicago Press, Chicago.

Niklas, K.J., 1995. Plant height and the properties of some herbaceous stems. *Annals of Botany* 75, 133-142.

Niklas, K.J., 2004. Plant allometry: Is there a grand unifying theory? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 79, 871-889.

Niklas, K.J., Enquist, B.J., 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 2922-2927.

Niklas, K.J., Spatz, H.C., 2004. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 15661-15663.

O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R.B., 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76, 1926-1939.

Perron, J.-Y., 1985. *Tarif de cubage général - volume marchand brut*. (2e éd.). Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Service de l'inventaire forestier.

Petit, G., Anfodillo, T., Mencuccini, M., 2008. Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist* 177, 653-664.

Pilli, R., Anfodillo, T., Carrer, M., 2006. Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management* 237, 583-593.

Riisgard, H.U., 1998. No foundation of a "3/4 power scaling law" for respiration in biology. *Ecology Letters* 1, 71-73.

Russo, S.E., Wiser, S.K., Coomes, D.A., 2007. Growth-size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the Metabolic Ecology Model. *Ecology Letters* 10, 889-901.

Ryan, M.G., Yoder, B.J., 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth: What keeps trees from growing beyond a certain height? *BioScience* 47, 235-242.

Schmidt-Nielsen, K., 1984. *Scaling Why is Animal Size so Important?* Cambridge university press, Cambridge.

Sebens, K.P., 2002. Energetic constraints, size gradient and size limits in benthic marine invertebrates. *Integrative and Comparative Biology* 42, 853-861.

Taneda, H., Tateno, M., 2004. The criteria for biomass partitioning of the current shoot: Water transport versus mechanical support. *American Journal of Botany* 91, 1949-1959.

Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin.

Ung, C.H., Bernier, P., Guo, X.J., 2008. Canadian national biomass equations: new parameter estimates that include British Columbia Data. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 1123-1132.

Valentine, H.T., 2001. Influence of Vertical Foliage Structure on the Distribution of Stem Cross-Sectional Area Increment in Western Hemlock and Balsam Fir. *Forest Science* 47, 115-116.

Van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F.J., 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171, 367-378.

Vanclay, J.K., 1994. *Modelling Forest Growth and Yield*. In, *Application to Mixed Tropical Forests*. CAB International.

Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1996. Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling* 98, 1-12.

- Waring, R.H., Schlesinger, W.H., 1985. *Forest Ecosystems, Concepts and Managements* Academic Press, Inc., London.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122-126.
- Whitehead, D., Edwards, W.R.N., Jarvis, P.G., 1984. Conducting sapwood area, foliage area and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Canadian Journal of Forest Research* 14, 940-947.
- Yoder, B.J., Ryan, M.G., Waring, R.H., Schoettle, A.W., Kaufmann, M.R., 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40, 513-527.
- Zianis, D., Mencuccini, M., 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management* 187, 311-332.
- Zobel, B.J., van Buijtenen, J.P., 1989. *Wood Variation, its Causes and Control*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Neww-York, London, Paris, Tokyo.