

INRA

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE



ENGREF

ECOLE NATIONALE DU GENIE RURAL DES EAUX ET FORETS

THESE

présentée par
Edith GUILLEY

pour obtenir le grade de

Docteur de l'ENGREF
Spécialité : Sciences forestières et Sciences du bois

LA DENSITE DU BOIS DE CHENE SESSILE (*Quercus petraea* Liebl.) :

Elaboration d'un modèle pour l'analyse des variabilités intra- et inter-arbre;

Origine et évaluation non destructive de l'effet « arbre »;

Interprétation anatomique du modèle proposé.

*Soutenue publiquement le 14 avril 2000
à l'Institut National de la Recherche Agronomique
Centre de Nancy*

devant le jury suivant :

M. Bernard ROMAN-AMAT	Rapporteur
M. Karl TOMBRE	Rapporteur
M. Gérard NEPVEU	Directeur de thèse
M. Jean-Jacques DAUDIN	Examineur
M. Jean-Christophe HERVÉ	Examineur
M. Antoine KREMER	Examineur
M. Bernard THIBAUT	Examineur

Cette étude a été soutenue par le projet OAK-KEY de l'Union Européenne « New silvicultural alternatives in young oak high forests. Consequences on high quality timber production (1996-1999) ».

Abstract, Table of contents, titles of chapters / subchapters / paragraphs, Chapter 0 (Introduction) and Chapter 7 (Conclusions and perspectives) as well as captions of figures and tables of this manuscript are translated in English.

LA DENSITE DU BOIS DE CHENE SESSILE (*Quercus petraea* Liebl.) : élaboration d'un modèle pour l'analyse des variabilités intra- et inter-arbre; origine et évaluation non destructive de l'effet « arbre »; interprétation anatomique du modèle proposé.

Résumé :

Les objectifs principaux de ce travail sont i/ l'élaboration d'un modèle de densité du bois chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), en vue de son intégration dans des modèles de croissance en diamètre et en hauteur, ii/ l'évaluation du caractère général du modèle pour une utilisation dans des conditions climatiques, sylvicoles et stationnelles contrastées, iii/ la mise au point d'une méthode d'estimation de la variabilité individuelle de la densité (i.e. effet « arbre ») dans un peuplement de chênes sessiles à partir de prélèvements non destructifs et iv/ la mise en évidence des changements anatomiques qui expliquent les variations intra-arbre et inter-arbre de la densité du bois.

Après avoir examiné dans un premier chapitre les relations qui sont mentionnées dans la bibliographie entre la densité du bois et différents aspects de la qualité interne du bois de Chêne, le chapitre 2 est consacré à l'élaboration d'un modèle de densité du bois pour le Chêne sessile. Le modèle est mis au point à partir de données (microdensité et infradensité du bois) provenant de 82 chênes sessiles échantillonnés dans cinq régions françaises (Alsace, Lorraine, Orne et Sarthe, Allier, Loir-et-Cher). Deux structures de peuplement (taillis sous futaie et futaie) ainsi que trois classes de fertilité étaient représentées dans chaque région. Le modèle établi, qui appartient à la famille des modèles mixtes, tient compte des deux principales sources de variation de la densité observées chez le Chêne : i/ les variations dans l'arbre (radiales et longitudinales) et ii/ les variations entre arbres. Le modèle élaboré est constitué i/ d'une partie déterministe, commune à l'ensemble des arbres, et ii/ d'une partie aléatoire, qui structure et quantifie les écarts propres aux arbres par rapport à la partie déterministe. Dans le manuscrit, ces écarts propres aux arbres sont appelés effets « arbre » et font l'objet d'études détaillées dans les chapitres 3 et 4.

Le chapitre 3 s'intéresse à l'influence des facteurs stationnel, géographique et sylvicole sur le modèle de densité du bois précédemment établi. Nous intégrons ces différents facteurs dans le modèle de densité du bois et nous testons dans quelle mesure ces facteurs contribuent à l'effet « arbre ». Nous apportons notamment des informations sur la structuration de la variabilité individuelle pour la densité du bois (évaluée à l'échelle de plusieurs départements du centre et de la moitié nord de la France, dans des conditions stationnelles et sylvicoles contrastées). Nous recherchons également la présence éventuelle d'une tendance à long terme qui pourrait se manifester sur la relation entre la densité du bois et la croissance en diamètre du Chêne sessile.

Au chapitre 4, nous présentons une méthode faisant appel à une utilisation originale des modèles mixtes et dont l'objectif est d'estimer sur le terrain les modèles individuels (i.e. spécifiques à chaque arbre) de densité du bois à partir de mesures de densité non destructives qui seraient réalisées sur un ou plusieurs groupes de cernes.

Le chapitre 5 est dédié à la mise au point d'une méthode d'estimation de caractères anatomiques du bois de Chêne, en termes de densité et de proportion des tissus constitutifs des cernes, à partir de radiographies de barrettes radiales de faible épaisseur. La méthode proposée est basée sur des calculs de probabilités conditionnelles. Une validation de la méthode est présentée.

Au chapitre 6, nous mettons en évidence les changements anatomiques qui accompagnent les variations de densité du bois. Pour cela, nous distinguons les variations intra-arbre et inter-arbre de la densité du bois structurées par le modèle mixte de densité élaboré au chapitre 2 et nous interprétons chaque partie du modèle au moyen de caractéristiques anatomiques (proportions et densités des tissus, caractéristiques des vaisseaux du bois initial) dont la plupart sont mesurées à l'aide de la méthode mise au point au chapitre 5.

WOOD DENSITY IN SESSILE OAK (Quercus petraea Liebl.): modelling of the within- and between-tree variability ; origin and non-destructive assessment of the « tree » effect ; interpretation of the developed model with anatomical traits.

Abstract :

The general objectives of the thesis are : i/ to develop a wood density model for Sessile oak (Quercus petraea Liebl.), which can be linked with diameter and height growth models, ii/ to test the model in contrasted conditions of climate, silviculture and site quality, iii/ to estimate the between-tree variability of wood density (i.e. variation due to the « tree » effect) by the means of non destructive measurements on standing trees and iv/ to investigate the anatomical modifications which produce within- and between-tree variations of wood density.

After a literature review in a first chapter of relations linking wood density and some features of internal wood quality for Oak, the second chapter is devoted to the establishment of a wood density model for Sessile oak. The model is designed with data (microdensity at ring level as well as basic density at group of rings level) collected from 82 sessile oaks sampled in five French regions (Alsace, Lorraine, Orne et Sarthe, Allier, Loir-et-Cher). Two silvicultural schedules (coppice with standard and high forest) and three fertility classes were represented in each region. The model was developed using mixed model theory and takes into account the two main sources of variation identified in Sessile oak for wood density : i/ within-tree variations (i.e. variations along the radial and longitudinal axes of the tree) and ii/ between-tree variations. The proposed model is made up of : i/ a determinist part shared by every trees and ii/ a random part which structures the between-tree variations. In the work thesis the between-tree variations due to the so-called " tree " effect are investigated in details in Chapters 3 and 4.

Chapter 3 reports on the influence of fertility class, geographical location and silviculture on the wood density model established in Chapter 2. The above mentioned factors are included in the wood density model and their contributions to the "tree" effect are evaluated. We also provide information on the structure of the between-tree variability for wood density (estimated at the level of several departments from central and northern France in contrasted conditions of sites and silvicultures). The significance of a possible long-term effect on the relationship between wood density and radial growth in Sessile oak is additionally tested.

In Chapter 4 is presented an alternative use of the developed mixed model. The objective is to identify on a given standing tree its parameters of the wood density model from non-destructive measurements of basic density done on one or several groups of rings.

In Chapter 5, a method is designed to estimate wood anatomical characters in terms of density and proportion of each constitutive tissue in individual oak rings from x-ray images of 2-millimetre thick radial wood samples. The method uses calculations of conditional probabilities. Chapter 5 includes a validation of the method.

Chapter 6 investigates the anatomical changes which are related to wood density variations. The within- and between-tree variations of wood density as structured by the mixed model established in Chapter 2 are distinguished and interpreted with anatomical traits as tissues proportion and their density, as size of earlywood vessels and their number per 10mm², most of these anatomical traits being estimated by the method designed in Chapter 5.

Remerciements

Au terme de ce travail de thèse réalisé au sein de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois du LERFOB (Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois) du Centre INRA de Nancy, je tiens à remercier Monsieur Gérard NEPVEU, responsable de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois pour avoir initié et dirigé mon travail. Ses conseils, donnés lors de discussions très fréquentes et toujours enthousiasmantes, ainsi que son suivi attentif ont su me faire aimer mon travail au quotidien. Je remercie Gérard de m'avoir permis de présenter régulièrement mes travaux à l'occasion de plusieurs séminaires, tout particulièrement les ateliers du Groupe de Travail S5.01-04 de l'IUFRO dont il est le coordinateur. Je le remercie également d'avoir été soucieux de mon avenir professionnel en me confiant un travail de thèse pluridisciplinaire dont les domaines d'études (gestion et traitement statistique des données, analyse d'images) sont facilement applicables à d'autres secteurs d'activité. Les compétences que Gérard m'a permis d'acquérir en thèse ont d'ailleurs été des éléments déterminants de mon récent recrutement en tant que chercheur à l'Université de Genève. Enfin, je lui suis particulièrement reconnaissante des efforts qu'il a déployés pour essayer de me maintenir en tant que personnel permanent à l'INRA. Pour toutes ces raisons et d'autres encore, je lui dédie mon travail de thèse.

Je suis également reconnaissante à Monsieur Jean-Christophe HERVÉ, responsable de l'Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers du LERFOB, tout d'abord pour m'avoir formée aux modèles linéaires mixtes lors de mon DEA avec beaucoup de pédagogie et de disponibilité et ensuite pour ses conseils techniques d'ajustement et d'interprétation des modèles tout au long de ma thèse. Je remercie aussi Jean-Christophe d'avoir accepté de faire partie de mon Comité de thèse et de mon Jury de thèse.

Je remercie de même Monsieur Pierre DUPLAT de l'Office National des Forêts pour sa participation active aux réunions de Comité de thèse et pour ses lectures particulièrement attentives de mon manuscrit de thèse et d'un de mes articles.

Je tiens à remercier Monsieur Frédéric MOTHE, chercheur à l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois pour son aide et ses conseils sur le traitement semi-automatique d'images radiographiques d'échantillons de bois dont j'ai été chargée pendant une partie de ma thèse et pour sa participation aux réunions de Comité de thèse.

Je remercie également les membres de mon Comité de thèse que je n'ai pas encore mentionnés : Madame Camille DUBY et Monsieur Jean-Jacques DAUDIN, tous deux de l'Institut National Agronomique de Paris Grignon et Monsieur Thiéry CONSTANT de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois. Les membres du Comité de thèse se sont réunis tous les six mois et leurs discussions toujours animées ont beaucoup contribué à enrichir mon travail.

Je remercie les personnes de mon jury de thèse : Messieurs Bernard ROMAN-AMAT, Karl TOMBRE, Gérard NEPVEU, Jean-Jacques DAUDIN, Jean-Christophe HERVÉ, Antoine KREMER et Bernard THIBAUT pour avoir accepté d'évaluer mon travail et pour avoir mis en évidence certaines pistes de valorisation de mes travaux sur la densité du bois de Chêne. Je leur suis reconnaissante pour leurs nombreuses remarques dont je me suis efforcée de tenir compte en vue d'améliorer la version finale de ce manuscrit.

Je remercie l'Office National des Forêts qui, dans le cadre de la Convention « Sylviculture et qualité du bois de Chêne sessile » signée avec l'INRA, a permis la réalisation de l'échantillonnage très complet ayant servi de base à mes analyses. Je remercie la Communauté Européenne pour le soutien financier de mes travaux dans le cadre du Projet OAK-KEY « New silvicultural alternatives in young oak forests. Consequences on high quality timber production » coordonné par Monsieur Francis COLIN.

Mes remerciements vont enfin à l'ensemble du personnel de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois. J'adresse en particulier mes remerciements :

- à Monsieur Christian HERBÉ pour sa disponibilité, pour m'avoir transmis plusieurs de ses très nombreuses connaissances en informatique et en traitement des données et pour avoir répondu à toutes mes questions de manière toujours pragmatique ;

- à Mesdames Simone GARROS, Thérèse HURPEAU et Françoise HUBER, à Messieurs Pierre GELHAYE, André PERRIN, Etienne FARRÉ, Alain MERCANTI, Jean PERRIN, Pierre MICHEL, Claude HOUSSEMENT et Marc DOIDY pour avoir réalisé des appareillages ou échantillonnages avec professionnalisme et méthode et assuré, pour certains d'entre eux, la quasi-totalité des mesures analysées dans ce manuscrit. Pierre et André, avec qui j'ai plus particulièrement travaillé, toujours avec un réel plaisir, ont permis d'enrichir avec beaucoup d'efficacité notre base de données sur le Chêne ;

- aux actuels ou anciens étudiants en thèse, Renaud DAQUITAINE, Gilles LE MOGUÉDEC, Dries VANSTEENKISTE, Laurent SAINT-ANDRÉ, Patricia BURTIN pour leurs critiques constructives de mon travail échangées lors de réunions d'Equipe bi-mensuelles animées par Laurent puis par Dries ;

- à Mesdames Ginette JACQUEMOT et Nathalie MOREL pour leur aide précieuse dans le secteur administratif ;

- à Madame Danièle AUBERT, pour ses conseils et encouragements lors de ma recherche d'emploi ainsi que pour son enthousiasme à acquérir les nouvelles compétences en langage SAS que j'ai pu lui transmettre lors d'études techniques qui lui ont été récemment confiées.

Je garde un excellent souvenir de ma collaboration avec l'ensemble du personnel de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois.

Liste des travaux

Articles dans revues internationales à comité de lecture

Guilley E., Hervé J.C., Huber F., Nepveu G., 1999 : Modelling variability of within-rings density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effects models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density, Ann. Sci. For. 56, 449-458.

Guilley E., Loubère M., Nepveu G., 1999 : Identification en forêt de chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.) présentant un angle du fil du bois intrinsèquement faible, Can. J. For. Res. 29, 1958-1965.

Mutz R., Nepveu G., Sauter U.H., Guilley E., 2000 : Modelling pith-to-bark profiles of wood density components in Scots pine (*Pinus silvestris* L.). The effects of tree and stand at fixed radial growth conditions, Ann. Sci. For., soumis.

Snakkers G., Nepveu G., Guilley E., Cantagrel R., 2000 : Variabilités géographique, sylvicole et individuelle de la teneur en extractibles de chênes sessiles français (*Quercus petraea* Liebl.) : polyphénols, octalactones et phénols volatils, Ann. Sci. For. 57, 251-260.

Articles dans périodiques sans comité de lecture

Nepveu G., Guilley E., 1997 : Etude et modélisation de la qualité du bois de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) selon la vitesse de croissance, Bulletin Technique de l'ONF 33, 83-91.

Communications dans congrès avec actes

Constant T., Dargent G., Guilley E., 1996 : Comparaison de mesures et de simulations du gonflement de planchettes de Chênes. Partie II : Simulation et Validation, Actes du 4^{ème} Colloque Sciences et Industries du Bois, Nancy, 11-13 Septembre, A.R.BO.LOR., 133-140.

Guilley E., Constant T., Nepveu G., 1996 : Influence du plan de débit, influence de la sylviculture et impact d'une modification des retraits, de l'angle du fil et de la densité du bois sur le comportement au séchage de pièces de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.), Actes du 4^{ème} Colloque Sciences et Industries du Bois, Nancy, 11-13 Septembre, A.R.BO.LOR., 83-90.

Guilley E., Hervé J.C., Nepveu G., 1997 : Simulation of the distribution of technological properties of boards coming from a tree population with inter-tree structuration of variability and covariability. Application to warp of boards in Oak (*Quercus petraea* Liebl.), In Proceedings of the Second Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », Krüger National Park, South Africa, 26-31 Août 1996, 113-122.

Guilley E., Nepveu G., 1999 : Using mixed models to estimate the pith-to-bark density profiles in individual logs from reduced density measurements ; Application to Sessile oak, In Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 245-252.

Nepveu G., Constant T., Dendane A., Guilley E., Herbé C., Huber F. 1996 : Effets de la sylviculture, du peuplement et effets individuels sur quelques propriétés de base du bois de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) : angle du fil, largeur et densité des bois initial et final, gonflement, couleur du bois, caractéristiques des gros rayons ligneux. Leurs conséquences, Actes du 4^{ème} Colloque Sciences et Industries du Bois, Nancy, 11-13 Septembre, A.R.BO.LOR., 91-98.

Nepveu G., Hervé J.C., Colin F., Constant T., Guilley E., Leban J.M., Daquitaine R. 1996 : Some statistical problems to solve in order to model wood quality in connection with tree growth conditions, Communication présentée à l'European Workshop on Application of Statistics and Probabilities in Wood Mechanics, Bordeaux, 22-23 Février, 13pp.

Nepveu G., Constant T., Colin F., Dhôte J.F., Guilley E., Le Moguédec G., 1999 : Along the chain from the plant to the plank : The experience recently gained in Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) by the French connection, In Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Softwares », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 514-525.

Rapports

Guilley E., 1996 : Ajustement par un modèle à effets mixtes de quelques propriétés de base du bois influençant les déformations dues à une diminution d'humidité de pièces de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.). Application à la simulation des déformations de pièces provenant d'une ressource forestière, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 30p.

Guilley E., Nepveu G., 1999 : Analyse des variabilités intra et inter-arbre de la durabilité aux champignons sur un premier échantillonnage de 10 chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.). Recherche de corrélations avec d'autres propriétés du bois, Compte rendu d'activité 1999 du projet ADEME - DURACHENE « Evaluation des variabilités intra- et interindividuelle (espèce, station, sylviculture, variabilité individuelle intrapeuplement) de la durabilité naturelle des bois de Chêne européen (Chênes rouvre et pédonculé) en vue de favoriser son emploi en extérieur. Recherche de corrélations avec les extractibles. Impact industriel, 6p.

Définitions

Nous employons dans ce manuscrit diverses variables liées à l'âge que nous définissons ci-après.

Age depuis la moelle d'un cerne : numéro d'un cerne compté depuis la moelle à une hauteur donnée.

Age depuis le cambium d'un cerne : nombre d'années écoulées depuis la formation d'un cerne.

Date de formation d'un cerne : année calendaire de formation d'un cerne.

Age à 1m30 d'un arbre : âge depuis la moelle du dernier cerne formé à 1m30 de hauteur (cette hauteur constitue une hauteur de référence pour la plupart des mesures effectuées en forêt sur les arbres sur pied).

0. Introduction -p1-

- 0.1. Contextes
- 0.2. Objectifs
- 0.3. Présentation du plan de la thèse

1. Revue bibliographique : importance de la densité du bois en tant que critère de qualité interne du bois de Chêne – p10 -

- 1.1. Définitions
- 1.2. Présentation de la revue bibliographique
- 1.3. Que nous enseigne la densité du bois de Chêne?
- 1.4. Conclusions du chapitre 1

2. Elaboration de modèles pour l'analyse des variabilités intra et inter-arbre de la densité du bois – p23 -

- 2.1. Introduction
- 2.2. Analyse des modèles de densité du bois existant chez le Chêne
 - 2.2.1. Traduction dans les modèles existants des variations intra-arbre de la densité du bois
 - 2.2.2. Traduction dans les modèles existants des variations inter-arbre de la densité du bois
 - 2.2.3. Conséquences pour l'élaboration de modèles de densité du bois
- 2.3. Matériel et méthodes
 - 2.3.1. Matériel végétal
 - 2.3.2. Mesures
 - 2.3.3. Récapitulatif des différents échantillonnages
 - 2.3.4. Préparation des données
 - 2.3.5. Méthodes statistiques
- 2.4. Résultats et discussion
 - 2.4.1. Analyse et modélisation des variabilités intra et inter-arbre de l'infradensité à plusieurs hauteurs sur 52 arbres
 - 2.4.2. Analyse et modélisation des variabilités intra- et inter-arbre à 1m30 sur 82 arbres de la densité à l'état sec à l'air à l'échelle du cerne
 - 2.4.3. Comparaison des deux modèles construits du point de vue de la variance de l'effet « arbre »
- 2.5. Conclusions du chapitre 2

3. Recherche de l'origine de l'effet « arbre » sur la densité du bois – p85 -

- 3.1. Introduction
- 3.2. Revue bibliographique
 - 3.2.1. Effets des origines géographique, sylvicole et stationnelle des arbres sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale
 - 3.2.2. Effets des facteurs génétiques sur la relation entre la densité du bois et la croissance
 - 3.2.3. Conséquences pour le modèle mixte de densité du bois élaboré au chapitre 2
- 3.3. Méthode
- 3.4. Résultats
 - 3.4.1 Influences de l'origine géographique, des conditions stationnelles et de la sylviculture sur le modèle mixte de densité
 - 3.4.2 Recherche d'une tendance à long terme sur le modèle mixte de densité du bois
- 3.5. Conclusions du chapitre 3

4. Prédiction de l'effet « arbre » à partir de prélèvements non destructifs – p115 -

- 4.1. Introduction
- 4.2. Méthodes
 - 4.2.1. Prédiction de l'effet « arbre » à partir de la densité sur groupes de cerne
 - 4.2.2. Comparaison de plusieurs prédictions de l'effet « arbre »
- 4.3. Résultats et discussion
 - 4.3.1. Comparaison entre la vraie valeur de l'effet « arbre » et l'effet « arbre » prédit à partir de deux mesures de densité sur groupes de cerne

4.3.2. Comparaison entre la vraie valeur de l'effet « arbre » et l'effet « arbre » prédit à partir de quatre mesures de densité sur groupes de cernes

4.4. Conclusions du chapitre 4

5. Mise au point d'une méthode d'estimation en routine de paramètres anatomiques du bois de Chêne (densités et proportions des tissus) à partir de radiographies de barrettes radiales de faible épaisseur – p127 -

5.1. Introduction

5.2. Tentatives antérieures de développement d'outils automatiques de mesure ou d'estimation en routine de paramètres anatomiques du bois de Chêne

5.3. Matériel et méthodes utilisés pour la mise au point et la validation de la méthode en routine proposée

5.3.1. Matériel végétal

5.3.2. Mesures

5.4. Présentation de la méthode en routine

5.4.1. Méthode en routine d'estimation de la densité des tissus

5.4.2. Procédure automatique de calcul des proportions de tissus

5.4.3. Synopsis de la chaîne complète d'estimation de paramètres anatomiques du bois de Chêne (densités et proportions de tissus)

5.5. Validation de la méthode d'estimation des densités de tissus et de la procédure de calcul des proportions de tissus

5.5.1. Validation de la méthode d'estimation des densités de tissus

5.5.2. Validation de la procédure de calcul des proportions de tissus

5.6. Conclusions du chapitre 5

6. Interprétation anatomique du modèle de densité du bois – p161 -

6.1. Introduction

6.2. Matériel et méthodes

6.2.1 Matériel végétal

6.2.2 Mesures réalisées

6.2.3 Méthode d'analyse

6.3. Résultats et discussion

6.3.1 Présentation des mesures anatomiques

6.3.2 Interprétation anatomique du modèle de densité

6.3.3. Récapitulation : modifications anatomiques à l'origine d'une diminution de la densité

6.4. Conclusions du chapitre 6

7. Conclusions et perspectives – p198 -

7.1. Rappel des principaux résultats

7.1.1. Importance de la densité du bois en tant que critère de qualité interne du bois de Chêne

7.1.2. Elaboration d'un modèle pour la densité du bois de Chêne en vue de son intégration dans des modèles de croissance individuelle

7.1.3. Mise en évidence de l'unicité du modèle de densité du bois et déterminisme de l'effet « arbre »

7.1.4. Proposition d'une méthode de prédiction de l'effet « arbre » à partir de prélèvements non destructifs

7.1.5. Stabilité à long terme du modèle de densité du bois et effet de la duraminisation sur la densité et l'anatomie du bois de Chêne

7.1.6. Mise au point d'une méthode d'estimation de l'anatomie du bois et application de la méthode pour la mise en évidence des changements anatomiques à l'origine des variations de densité du bois

7.2. Perspectives suggérées

0. Introduction

0.1. CONTEXTES

Le Chêne est la première essence feuillue française avec une récolte annuelle en bois d'œuvre (récolte commercialisée de l'exploitation forestière en 1997) de 2.8 millions de m³ sur un total feuillu de 7.9 millions de m³ et sur un total toutes espèces confondues de 22.1 millions de m³ (SCEES, 1997). Cette contribution au volume total en bois d'œuvre de 13% pour le Chêne est à rapprocher de sa contribution en valeur beaucoup plus élevée et égale, en 1996, à 22% des recettes obtenues pour les grumes de bois d'œuvre toutes espèces confondues, soit 1748 MF HT pour un total en bois d'œuvre de 7836 MF HT (prix « bord de route » publiés dans Cinotti, 1998). Précisons d'emblée que le terme « Chêne » cache en réalité deux espèces : le Chêne sessile appelé aussi Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) et le Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.). Ces deux espèces, qui sont d'importance quantitative voisine et que l'on rencontre fréquemment en mélange dans les peuplements, ne sont pas distinguées sur le plan commercial. S'il se vend en moyenne sensiblement plus cher que les autres essences d'importance économique, le Chêne se vend également suivant une fourchette de prix très ouverte. Ainsi, en 1996, une grume de Chêne de sciages se vendait en moyenne 566 F le mètre cube alors qu'une grume de tranchage se négociait en moyenne à 3145 F le mètre cube (prix « bord de route » publiés dans Cinotti, 1998). Les prix des grumes de sciages sont eux-mêmes très variables en fonction du diamètre des grumes (en 1998, 775 F/m³ pour des chênes sur pied de 50 cm et plus de diamètre à 1.30m contre 228 F/m³ pour ceux de 30 à 45 cm de diamètre ; Office National des Forêts, 1999) et de la qualité des grumes (en 1999, pour des chênes sur pied de 180 à 195 cm de circonférence à 1.50 m, de 200 à 350 F/m³ pour les chênes gélifs ou roulés et de 700 à 1300 F/m³ pour les chênes à sciages destinés à la menuiserie ; Chavet et Chavet, 1999). Si l'on considère maintenant les produits après la première transformation, les prix des sciages de Chêne s'échelonnaient en 1999 entre 2180 et 5415 F/m³ selon les qualités (prix hors taxe au départ des scieries pour 10 m³ au minimum publiés dans Lambillon, 1999).

Les grumes haut de gamme destinées à la menuiserie intérieure et à l'ébénisterie sous forme de placages ou de sciages représentent une faible part de la production française de Chêne. Par exemple, les grumes destinées à l'industrie du tranchage ne représentent que 2.5% de la production en bois d'œuvre soit 69000 m³ (Cinotti, 1998), ce qui est « dramatiquement peu au regard des besoins nationaux et des possibilités d'exportation » (Polge, 1984). Les chênes sont en effet traditionnellement associés à une sylviculture très prudente produisant des arbres à accroissements très fins (de l'ordre d'un millimètre) et dont l'âge d'exploitabilité est élevé (de l'ordre de 180 ans ; Polge, 1984).

Les gestionnaires forestiers se sont tout naturellement interrogés sur la possibilité de conduire plus vigoureusement les peuplements de Chêne sans pour autant déprécier la qualité du bois produit. Pour répondre à leurs interrogations et pour les conseiller afin d'optimiser le ratio {qualité sur quantité}, un projet de recherche

sur le Chêne sessile, financé sur 5 ans par l'Office National des Forêts, a débuté en 1992 (Nepveu, 1998). Ce projet, intitulé « Sylviculture et qualité du bois de Chêne sessile », avait pour but de clarifier les relations entre la sylviculture, la croissance et la qualité du bois de Chêne. Ces travaux ont été relayés par un projet européen lancé en 1996 (Projet OAK-KEY CT95 0823 « New silvicultural alternatives in young oak forests. Consequences on high quality timber production » ; Colin, 1996). Ce projet a notamment pour objectif de mettre au point un ensemble de logiciels de simulation qui permettent de prévoir, en fonction de la sylviculture appliquée, la croissance et la qualité du bois de peuplements de Chêne sessile traités en futaie régulière.

L'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois du Centre INRA de Nancy, en collaboration avec l'Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers de l'ENGREF - Nancy, contribue à ce travail d'ampleur qui doit se conclure par la modélisation de toutes les étapes allant du scénario sylvicole à certaines propriétés technologiques des produits finis telles la déformation des planches (Constant, 1995) et des placages (Bos et al., 1999) et à leur esthétique. Cette chaîne de modèles devra fournir aux gestionnaires forestiers des outils d'aide à la décision qui leur permettent de prévoir les conséquences en termes de quantité et de qualité du bois de différents traitements sylvicoles (des exemples de résultats obtenus avec cette démarche sont présentés dans Nepveu et al., 1999). Pour les produits à haute valeur ajoutée qu'est susceptible de fournir le Chêne de menuiserie et d'ébénisterie, ces logiciels doivent impérativement intégrer des modèles de qualité du bois pour répondre à des questions globales et ne pas se limiter à prévoir la quantité de bois produite.

Notre thèse s'insère dans l'élaboration de ce système intégré de prédiction de la croissance et de la qualité du bois de Chêne sessile, l'un de nos objectifs étant d'élaborer un modèle pour une propriété physique du bois, la densité, considérée comme un critère clé de la qualité interne du bois de Chêne (voir le chapitre 1 de ce manuscrit). Ce modèle de densité du bois doit utiliser les informations provenant des modèles de croissance en diamètre et en hauteur et doit pouvoir être utilisé dans un contexte général en intégrant différents facteurs qui déterminent la production ligneuse. Il doit par exemple tenir compte de la variabilité individuelle (*i.e.* entre arbres) existant chez le Chêne et des situations très contrastées en termes de fertilité, de climat et de sylviculture rencontrées par les peuplements de cette essence.

En parallèle à ces recherches, l'Office National des Forêts et le Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers du Centre INRA de Bordeaux ont lancé des travaux visant à mieux connaître la variabilité génétique du Chêne sessile et du Chêne pédonculé, afin, en partie, de guider des politiques de conservation des ressources génétiques. Des progrès importants ont été réalisés dans l'évaluation de la diversité génétique des Chênes, au travers des marqueurs moléculaires identifiés par le Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers. La connaissance, grâce à ces techniques, des relations d'apparentement entre individus dans un peuplement de Chêne est une donnée nouvelle qui pourrait permettre, à moindre coût (c'est-à-dire sans avoir à recourir aux classiques tests de descendance et / ou de clones très longs et très coûteux), d'évaluer l'importance du contrôle génétique, au stade adulte et avec une seule génération, sur les propriétés du bois. Mais un tel objectif ne peut s'envisager que s'il est possible d'estimer sur le terrain et de manière réaliste (c'est-à-dire sans abattre les arbres) les modèles individuels de propriétés du bois. Notre thèse s'inscrit également dans cette

optique puisqu'elle propose une méthode d'estimation des modèles individuels de la densité du bois de Chêne à partir de prélèvements non destructifs.

Dans un contexte plus général d'apport de connaissances sur le bois de Chêne et pour aller plus loin dans la compréhension des causes de la variabilité naturelle de la densité du bois de Chêne, les modifications anatomiques à l'origine des variations de la densité sont mises en évidence en interprétant anatomiquement les différentes composantes du modèle de densité du bois établi en début de notre thèse. Nous apportons ainsi des éclairages nouveaux sur la variabilité d'anatomie du bois dans un peuplement et sur les conséquences, pour l'anatomie du bois de Chêne, des interventions possibles du sylviculteur sur les leviers qu'il peut imaginer actionner : âge d'exploitation, vitesse de croissance, sélection individuelle.

0.2. OBJECTIFS

Les objectifs de notre thèse peuvent se décliner en quatre points :

1. l'élaboration d'un modèle d'une propriété physique du bois, la densité, en vue de son intégration dans des modèles de croissance. Le modèle devra, en plus d'utiliser les informations provenant des modèles de croissance en diamètre et en hauteur, tenir compte de la variabilité individuelle existant chez le Chêne sessile. En particulier, nous évaluerons la possibilité d'utiliser ce modèle de densité dans des conditions climatiques, sylvicoles et stationnelles contrastées;
2. la mise au point d'une méthode d'estimation sur le terrain des modèles individuels de la densité du bois de Chêne à partir de prélèvements non destructifs;
3. la mise en évidence des modifications anatomiques à l'origine des variations de la densité du bois, variations qui auront été au préalable structurées par le modèle de densité;
4. la mise au point d'une méthode d'estimation en routine de paramètres anatomiques du bois de Chêne. L'atteinte de notre troisième objectif nécessitait en effet de disposer de mesures anatomiques portant sur un nombre relativement élevé de cernes.

Nous tenons ici à positionner notre thèse par rapport aux travaux effectués sur le Chêne sessile par Gilles Le Moguédec (2000a) afin d'explicitier la complémentarité des deux études. L'objectif des travaux de Gilles Le Moguédec était de mettre au point une méthodologie basée sur l'analyse conjointe de plusieurs propriétés physiques du bois et permettant de prévoir la qualité technologique d'une ressource forestière en procédant par simulations. Dans le cadre de la thèse de Gilles Le Moguédec, la variabilité individuelle des propriétés du bois de Chêne a bien été prise en compte mais sans chercher à en élucider l'origine. A l'inverse, notre thèse s'est davantage focalisée sur les déterminants de la variabilité individuelle pour une seule propriété du bois, la densité, en apportant des informations sur la structuration de la variabilité dans des peuplements de Chêne évoluant dans des conditions contrastées et en tentant d'en comprendre le déterminisme anatomique.

0.3. PRESENTATION DU PLAN DE LA THESE

Le mémoire de thèse que nous présentons ici est organisé en six chapitres :

- le chapitre 1 examine les relations qui sont mentionnées dans la bibliographie entre la densité du bois et les différents aspects de la qualité interne du bois de Chêne. Il nous a semblé utile d'inventorier ces travaux afin d'évaluer jusqu'à quel degré la densité du bois, que nous étudions en détail dans cette thèse, pouvait être considérée comme un critère de qualité interne du bois de Chêne ;
- le chapitre 2 est consacré à l'élaboration de modèles de densité du bois chez le Chêne sessile en fonction de la croissance radiale et de la hauteur dans l'arbre. Les modèles établis, qui appartiennent à la famille des modèles mixtes, tiennent compte des deux principales sources de variation de la densité observées chez le Chêne : i/ les variations dans l'arbre (radiales et longitudinales) et ii/ les variations entre arbres. Les modèles élaborés sont constitués i/ d'une partie déterministe, commune à l'ensemble des arbres, et ii/ d'une partie aléatoire, qui structure et quantifie les écarts propres aux arbres par rapport à la partie déterministe. Dans le manuscrit, ces écarts propres aux arbres sont appelés effets « arbre » et font l'objet d'études détaillées dans les chapitres 3 et 4 ;
- le chapitre 3 s'intéresse à l'influence des facteurs stationnel, géographique et sylvicole sur le modèle de densité du bois précédemment établi. Nous intégrons ces différents facteurs dans le modèle de densité du bois et nous testons en particulier si ces facteurs sont à l'origine de l'effet « arbre ». Nous apportons notamment des informations sur la structuration de la variabilité individuelle pour la densité du bois (évaluée à l'échelle de plusieurs départements du centre et de la moitié nord de la France, dans des conditions stationnelles et sylvicoles contrastées). Nous recherchons également la présence éventuelle d'une tendance à long terme qui pourrait se manifester sur la relation entre la densité du bois et la croissance en diamètre du Chêne sessile ;
- au chapitre 4, nous présentons une méthode faisant appel à une utilisation originale des modèles mixtes et dont l'objectif est d'estimer sur le terrain les modèles individuels (*i.e.* spécifiques à chaque arbre) de densité du bois à partir de mesures de densité réalisées de manière non destructive sur un voire quelques groupes de cerne ;
- le chapitre 5 est dédié à la mise au point d'une méthode d'estimation de l'anatomie du bois de Chêne, en termes de densité et de proportion des tissus constitutifs des cerne, à partir de radiographies de barrettes radiales de faible épaisseur. Nous présentons d'abord une méthode d'estimation des densités de tissus à partir des histogrammes de densités dans le bois initial et dans le bois final, puis une méthode permettant d'accéder aux proportions de tissus à partir d'un calcul de probabilités conditionnelles. Ces deux méthodes sont ensuite validées ;

- le propos du chapitre 6 est de mettre en évidence les changements anatomiques qui expliquent les variations de densité du bois. Pour cela, nous distinguons les différentes sources de variations de la densité du bois mises en évidence par le modèle mixte de densité élaboré au chapitre 2 (*i.e.* variations intra-arbre, inter-arbre et résiduelles) et nous interprétons chaque partie du modèle au moyen de caractéristiques anatomiques (proportions et densités des tissus, caractéristiques des vaisseaux du bois initial) dont la plupart auront été mesurées à l'aide de la méthode mise au point au chapitre 5.

0.Introduction

0.1. Contexts

Oak is the first hardwood in France with an annual timber harvesting of 2.8 Mm³ in 1997 (7.9 Mm³ for the whole hardwoods and 22.1 Mm³ for the whole species; SCEES / Agreste, 1997). Oak represents 13% of the total timber volume and 22% of the total timber value (1,748 MF before tax in 1996 to compare to a total of 7,836 MF; prices for harvested logs after Cinotti, 1998). It has to be specified that the word "Oak" actually corresponds to two forest species: Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) and Pedunculate oak (*Quercus robur* L.). These two species which represent approximately the same standing volume and which are often found together in the same stand are not distinguished by the French wood industry. Even if Oak timber stays more expensive than other timbers of economical significance, its price is very variable. As an example in 1996 Oak logs intended for sawing cost on average 556 F/m³ and logs intended for veneer cost 3,145 F/m³ (prices for harvested logs after Cinotti, 1998). The selling price of logs intended for sawing is itself very variable and depends on logs diameter (775 F/m³ in 1998 for standing oaks with a breast height diameter of 50 cm and more; 228 F/m³ for standing oaks with a breast height diameter of 30 to 45 cm; Office National des Forêts, 1999) and on logs quality (in 1999 for standing oaks with a breast height girth of 180 to 195 cm : from 200 to 350 F/m³ for frost-cracked or shaken-ring trees and from 700 to 1,300 F/m³ for trees intended for joinery; Chavet, 1999). As for sawn boards, their selling prices range in 1999 between 2,180 and 5,415 F/m³ according to their quality (prices before tax for boards bought at sawmills, 10 m³ minimum, after Lambillon, 1999).

High-quality logs transformed into sawing or veneer and intended for indoor joinery or furniture represent a few part of the French oak production. As an example logs intended for the veneer industry participate only for 2.5 % of the Oak timber production (i.e. 69,000 m³; Cinotti, 1998). High-quality logs intended for sawing or slicing are thin rings logs and are used to be produced according to a traditional silviculture (one rotation per 180 years; Polge, 1984).

In this context forest managers have been interested in more dynamic silvicultural schedules under the condition the quality of the produced timber does not decrease. In order to advice them about the possibility to optimise the ratio quality/quantity a 5-year project focused on Sessile oak was initiated in 1992 under the sponsoring of the Office National des Forêts (Nepveu, 1998). The aim of this project entitled "Silviculture and wood quality in Sessile oak" was to clarify the relationships between silviculture, growth and quality in this species. In 1996 this project hold over to an European project (Project OAK-KEY CT 95 0823 "New silvicultural alternatives in young oak forests. Consequences on high quality timber production"; Colin, 1996). This latter project aimed to develop a set of softwares which would allow the simulation of growth and wood quality for even-aged Sessile oak in high forests in connection with pre-defined silvicultural schedules.

Wood Quality Research Team of INRA Institute (Centre of Nancy) and Forest Systems Dynamics Team situated at ENGREF-Nancy contribute to this project which should lead to the modelling of the various steps from the silvicultural scenario to some technological properties of the products as the distortion of commercial size

boards (Constant, 1995) or veneers (Bos et al., 1999) as well as their aesthetic perception by end-users. This chain of models is planned to deliver decision tools to forest managers and will allow them to predict the consequences of various silvicultural alternatives in terms of quantity and quality (this approach and its first results are presented in Nepveu et al., 1999). Especially for high valuable products as Oak the above mentioned softwares must include wood quality models in order to answer global questions and not only questions limited to quantity.

Our work thesis comes within this integrated system for the prediction of growth and wood quality in Sessile oak since one of our objectives is the modelling of wood density considered as a key-criterion of the internal wood quality for Oak. The wood density model we will establish must use the outputs from height and radial growth models and must run in a general context integrating various factors which determine wood elaboration. For example this model has to take into account the individual (i.e. between tree) variability existing in Oak forests and the contrasted situations as site quality, climate and silviculture encountered by this species.

At the same time the Office National des Forêts and the Forest Trees Genetics and Breeding Laboratory at INRA-Bordeaux initiated joint research projects which aim to increase knowledge on genetic variability of Sessile and Pedunculate oaks and to deliver guidelines for genetic resources conservation. Significant advances have been gained in evaluating the genetic diversity of Oaks thanks to the molecular markers identified by the Forest Trees Genetics and Breeding Laboratory. The possibility to identify the parentage between Oak trees using these techniques offers new perspectives which could allow to cheaply (i.e. avoiding very expansive and long-term progeny and/or clonal tests) evaluate the amount of genetic control at adult stage on wood properties only using one generation. However such an objective can be reached only if the wood properties models attached to each tree can be realistically (i.e. non-destructively) estimated on standing trees. Our PhD work additionally aims to reach this objective as it proposes a non-destructive method to estimate the individual wood density models on standing Oaks.

In a more general and cognitive context and to increase knowledge on the determinism of oak wood density variability, the anatomical changes which induce wood density variations (i.e. between-tree and within-tree variations) will be identified. As a result new knowledge about between-stand variability of wood anatomy and about the consequences on wood anatomy of harvesting age, radial growth and tree selection will be brought.

0.2. Objectives

The objectives of the PhD work are summarised as follows:

1- to establish a wood density model in the view of further connections with growth models. Such a wood density model will have to take into account the between-tree variability observed in Sessile oak and it will also have to use the outputs from individual height and diameter growth models. The possibility to use this wood density model in contrasted conditions of climate, silviculture and site will be assessed;

2- to propose a non-destructive method in order to identify on standing trees the individual parameters of their wood density model;

3- to investigate the anatomical changes which induce the wood density variations structured by the wood density model;

4- to propose a method which allows the automatic estimation of some anatomical traits in Oak wood. Indeed the achievement of the above mentioned objective needed anatomical measurements done on a sufficiently high number of rings. That is why this fourth objective was added to our PhD work.

We mention here an other PhD work led by Le Moguédec (2000a), his work and our own being complementary. The aim of Le Moguédec' work was to design a methodology based on joint modelling of several basic wood properties for the further evaluation of a forest resource quality using simulation tools. Although the models developed by Le Moguédec took into account the between-tree variability on wood properties for Oak, they do not try to elucidate the origin of this variability. On the contrary our work is mainly focused on investigations on possible causes of the individual variability. For wood density we hope to increase knowledge on the structure of variability in Sessile oak stands growing in contrasted conditions as well as to understand its anatomical determinism.

0.3. Plan of the PhD work

The present PhD manuscript is structured by six chapters:

Chapter 1 reviews the literature about relationships between wood density on one hand and several aspects of internal wood quality in Oak on the other hand. We believe that revisiting those works was useful in order to appreciate to which level wood density -investigated in details in our work- can really be considered as a key-criterion for internal wood quality in Oak;

Chapter 2 is devoted to the establishment of a wood density model for Sessile oak which takes into account the radial and height growth of the sampled trees. The built model belongs to the mixed models family and includes the two main sources of wood density variability which are known significant for Sessile oak: i/ within-tree variability along the radial and longitudinal axes of the trees and ii/ between-tree variability. As a consequence our model includes i/ a part common to all the sampled trees and ii/ a random part which structures and quantifies the deviations from the common part due to individual trees (i.e. variation due to the “tree” effect). This latter “tree” effect is investigated in details in Chapter 3;

Chapter 3 reports on the influences of site quality, geographical location and silviculture on the wood density model established in Chapter 2. These above mentioned factors are included in the wood density model and their contribution to the “tree” effect is assessed. We then provide information on the structure of the individual variability on wood density (estimated at the level of several departments from centre and northern parts of France in contrasted conditions of site quality and silviculture). We additionally test the significance of a possible long-term effect on the relationship between wood density and radial growth for Sessile oak;

In Chapter 4 we present an alternative use of the mixed models which the objective is the estimation on standing trees of the parameters of their wood density model from non-destructive measurements of basic wood density on one or several groups of rings;

Chapter 5 aims to design a method for automatic estimation of anatomical characters (i.e. density and proportion of each constitutive tissue in individual rings) from X-ray images of 2-mm-thick radial wood samples. We first propose a method which estimates the density in each tissue from grey levels histograms of earlywood and latewood. We then present a method based on conditional probabilities allowing the estimation of tissues proportions. Chapter 5 includes a validation of the proposed methods;

Chapter 6 investigates the anatomical changes which induce wood density variations (i.e. the ones identified by the wood density model in Chapter 2). Each part of the wood density model is then interpreted with anatomical traits (i.e. tissues proportion and tissues density in earlywood and latewood, size and number per 10 mm² of earlywood vessels), most of them being estimated using the method established in Chapter 5.

1. Revue bibliographique : importance de la densité du bois en tant que critère de qualité interne du bois de Chêne

Compte tenu de l'absence dans la bibliographie de synthèse regroupant de telles relations, il nous a semblé utile d'inventorier les travaux portant sur les relations entre la densité¹ et la qualité interne du bois de Chêne. Par l'analyse de la bibliographie, ce chapitre a pour objectif d'examiner les relations reliant la densité du bois à d'autres propriétés du bois, telles les propriétés physiques, chimiques et technologiques, afin de confirmer, de nuancer ou d'infirmer l'intérêt de mesurer la densité du bois pour évaluer la qualité interne du bois de Chêne. Les relations entre la densité du bois de Chêne et son anatomie ne sont pas répertoriées dans ce chapitre 1 car elles seront l'objet de l'étude bibliographique du chapitre 6. Compte tenu du thème de la thèse, seules les corrélations à un niveau intraspécifique seront présentées dans la revue bibliographique. Enfin, nous avons élargi cette synthèse bibliographique à d'autres essences du genre *Quercus* que les seuls Chênes sessile et pédonculé compte tenu de la relative rareté des études disponibles.

1.1. DEFINITIONS

Nous rappelons ci-après la définition des diverses densités du bois utilisées dans cette synthèse bibliographique. La densité anhydre, d_0 , la densité à l'état sec à l'air, d_{sec} et l'infradensité, Id , ont respectivement pour définition :

$$(1.1) \quad d_0 = \frac{P_0}{V_0},$$

$$(1.2) \quad d_{sec} = \frac{P_{sec}}{V_{sec}},$$

$$(1.3) \quad Id = \frac{P_0}{V_{sat}},$$

avec P_0 et P_{sec} , le poids de l'échantillon de bois respectivement à l'état anhydre et à l'état sec à l'air, V_0 , V_{sec} et V_{sat} , le volume de l'échantillon de bois à l'état respectivement anhydre, sec à l'air et saturé. L'état sec à l'air et l'état saturé correspondent respectivement à l'humidité du bois à la sortie d'une chambre de stabilisation et à l'humidité du bois au point de saturation des fibres, fixée à 30% conformément à la Norme Française B 51-006 (AFNOR, 1985). Les protocoles de mesures de la densité à l'état sec à l'air et de l'infradensité mis en œuvre dans notre thèse sont décrits au paragraphe 2.3.2.

¹ qu'il serait plus correct d'appeler « masse volumique » si ce terme de « densité » n'était consacré par l'usage.

1.2. PRESENTATION DE LA REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

Les relations entre la densité du bois et la qualité interne du bois de Chêne sont tout d'abord présentées au Tableau 1.1 sous la forme d'opinions de professionnels. A la suite du relevé de ces opinions, les relations entre la densité du bois et sa qualité interne, qui ont été établies cette fois à partir de mesures, sont regroupées dans quatre tableaux. Les relations entre le comportement du Chêne au séchage et la densité du bois sont listées dans le Tableau 1.2, comportement qui inclut les déformations au séchage des planches, l'apparition de gerces et l'hygroscopie du bois (les retraits et leur anisotropie qui interviennent dans le comportement du bois au séchage mais aussi dans la mise en œuvre du bois sont cités dans le Tableau 1.4a). Les corrélations entre la densité et la qualité des produits usinés et tranchés sont ensuite présentées au Tableau 1.3. Les Tableaux 1.4a et 1.4b répertorient les relations entre d'une part, la densité et d'autre part, la rétractabilité du bois et ses propriétés mécaniques. Enfin, dans le Tableau 1.5, des relations diverses entre la densité du bois d'une part, la composition chimique, la couleur et la gélivure d'autre part concluent cette synthèse bibliographique.

Tableau 1.1. Quelques opinions sur les relations entre la densité du bois et la qualité interne du bois des Chênes sessile et pédonculé.

Table 1.1. Some opinions about the relationships between wood density and internal wood quality in Sessile and Pedunculate oaks

critères	Opinions	sources
stabilité dimensionnelle, défauts apparaissant au séchage	« Qu'exige-t-on d'un feuillu noble ? Qu'il soit le plus tendre possible, ce qui facilite le travail et réduit les déformations. »	Société Forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est, 1970
	« La conservation des grumes de Chêne non écorcées est assez bonne, à moins qu'un trop long séjour sur parc n'entraîne la formation de gerces ou de fentes de retrait, notamment lorsqu'il s'agit de bois durs particulièrement nerveux. »	Collardet et Besset, 1992
	« Au début de la phase active de séchage, les risques de gerces en surface et de fente en bout sont assez importants, notamment avec des bois denses, plus nerveux. »	Collardet et Besset, 1992
	« La nervosité, exprimée d'après le coefficient de rétractabilité volumique, est assez faible ou moyenne pour le Chêne tendre dit « doux et gras », à forte pour les Chênes durs dits « maigres ou nerveux ». »	Collardet et Besset, 1992
usage	« Qu'exige-t-on d'un feuillu noble ? Qu'il soit le plus tendre possible, ce qui facilite le travail et réduit les déformations. »	Société Forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est, 1970
	« A l'usage en bois sec, les sciages de Chêne se comportent de façon variable selon la densité et la texture. »	Collardet et Besset, 1992
placage	« L'opinion courante des trancheurs est que les bois durs sont plus difficiles à transformer en placage et donnent des produits plus médiocres. »	Nepveu, 1994
propriétés mécaniques	« Les caractéristiques mécaniques des Chênes sont, dans leur ensemble, moyennes à fortes, en accord avec la densité et suivant ses variations. »	Collardet et Besset, 1992
gélivure	« Les Chênes à bois dense et nerveux sont plus exposés à la gélivure. »	D'Arbois de Jubainville et Vesque, 1878

note : le terme « nerveux » s'applique à un bois à fort retrait, le terme « dur » à un bois dense.

note : a wood called as "nervous" corresponds to a wood with high shrinkage / swelling; a wood called as "hard" corresponds to a high density wood.

Tableau 1.2. Corrélations entre la densité du bois de Chêne et son comportement au séchage.

i/ les retraits du bois qui interviennent également dans le comportement au séchage sont reportés au Tableau 1.4a ; ii/ *, **, ***, NS correspondent à des tests respectivement significatifs aux seuils de 5%, 1% et 1‰ et non significatifs (cette convention d'écriture est adoptée dans tout le manuscrit).

Table 1.2. Correlations between wood density in Oak and its drying behaviour

i/ shrinkages /swellings which also influence the drying behaviour are reported in Table 1.4a; ii/ *, **, ***, NS correspond respectively to tests significant at 5%,1% and 1‰ and not significant (this notation is used in the following of the manuscript)

notation is used in the following of the manuscript

critères		espèce	échantillonnage	corrélation	sources
déformation des planches	tuilage (cup)	<i>petraea</i>	7 planchettes débitées sur quartier de 13 mm d'épaisseur en séchage dissymétrique ²	0.95** (corrélation avec le produit largeur de cerne et densité anhydre)	Joyet et Aléon, 1998
		<i>petraea</i>	105 planches débitées sur dosse de 54 mm d'épaisseur en séchage industriel. Les planches proviennent d'arbres d'une forêt du Baden-Württemberg et d'une forêt du Rhineland-Pfalz.	0.54*** (corrélation avec le produit largeur de cerne et densité anhydre)	Joyet et Aléon, 1998
		flèche de chant (spring)	<i>petraea</i>	105 planches débitées sur dosse de 54 mm d'épaisseur en séchage industriel. Les planches proviennent d'arbres d'une forêt du Baden-Württemberg et d'une forêt du Rhineland-Pfalz.	NS
humidité du bois vert		<i>rubra</i>	350 bois ronds de même volume, frais de sciage (1 station échantillonnée en Caroline du Sud ; infradensité calculée à partir de i/ l'humidité et ii/ du volume saturé)	parmi les 30% de bois ronds les plus légers (au niveau infradensité), 72% ont une humidité supérieure à 90% ; parmi les 30% de bois ronds les plus lourds, 4% ont une humidité supérieure à 90%	Harris et al., 1988
gerces apparaissant au séchage		<i>rubra</i>	350 bois ronds de même volume, frais de sciage (1 station échantillonnée en Caroline du Sud ; infradensité calculée à partir de i/ l'humidité et ii/ du volume saturé)	parmi les 10% de bois ronds les plus légers (au niveau infradensité), 28% ont des gerces après séchage; parmi les 10% de bois ronds les plus lourds, 6% ont des gerces après séchage	Harris et al., 1988

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

notes: i/ correlation coefficients written in bold correspond to couples of properties measured at the same scale; ii/ only correlations related to adult wood are reported; iii/ it is explicitly mentioned when the correlations are established on several Oak species; iv/ the nature of the density is mentioned (oven-dry density, air-dry density) except when basic density is used.

² Le principe du séchage dissymétrique consiste à rendre étanche l'échantillon sur l'une des deux faces, sur les chants et en bout. Ainsi, l'échantillon ne sèche que par une face. Un tel séchage est représentatif de celui d'un avivé d'épaisseur double qui sécherait par ses deux faces (Perré, 1999).

Tableau 1.3. Corrélations entre la densité du bois de Chêne et la qualité des produits usinés et tranchés.**Table 1.3. Correlations between wood density in Oak and machinability of solid wood and veneers**

		espèce	échantillonnage	corrélation	sources
usinage	rabotage et toupillage	<i>rubra et alba</i>	15 échantillons rabotés selon 3 angles de coupe différents (relation inter-espèce établie sur 25 feuillus)	le pourcentage de pièces sans défaut diminue quand l'infradensité augmente	Stewart et Polak, 1985
placage	variation d'épaisseur	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	12 arbres très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de la forêt de Haguenau; infradensité mesurée sur carotte de sondage	NS (placages tranchés sur dosse en 6/10 ^e et 3/10 ^e)	Marchal, 1983
		<i>rubra</i>	20 arbres de 25 à 47 ans très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de 2 peuplements du Sud-Ouest de la France; infradensité mesurée sur carotte (8 carottes par arbre)	0.59** (placages tranchés sur dosse) ; {densité faible, largeur de cerne forte} fournit les meilleurs résultats	Aubert, 1987
	défaut de planéité	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	12 arbres très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de la forêt de Haguenau; infradensité mesurée sur carotte	NS (placages tranchés sur dosse en 6/10 ^e) ; -0.58* (placages tranchés sur dosse en 3/10 ^e)	Marchal, 1983
		<i>rubra</i>	20 arbres de 25 à 47 ans très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de 2 peuplements du Sud-Ouest de la France; infradensité mesurée sur carotte (8 carottes par arbre)	0.66** (placages tranchés sur dosse) ; {densité faible, largeur de cerne forte} fournit les meilleurs résultats ; NS (placages tranchés sur faux quartier)	Aubert, 1987
	rugosité	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	12 arbres très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de la forêt de Haguenau; infradensité mesurée sur carotte	NS (placages en 6/10 ^e sur dosse) ; -0.67* (placages en 3/10 ^e sur dosse)	Marchal, 1983
	résistance en traction perpendiculaire aux fibres (cohésion)	<i>rubra</i>	20 arbres de 25 à 47 ans très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de 2 peuplements du Sud-Ouest de la France; infradensité mesurée sur carotte (8 carottes par arbre)	NS (placages tranchés sur dosse ou sur faux quartier)	Aubert, 1987

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

notes: i/ correlation coefficients written in bold correspond to couples of properties measured at the same scale; ii/ only correlations related to adult wood are reported; iii/ it is explicitly mentioned when the correlations are established on several Oak species; iv/ the nature of the density is mentioned (oven-dry density, air-dry density) except when basic density is used.

Tableau 1.4a. Critères intervenant dans la mise en œuvre du bois : corrélations entre la densité du bois de Chêne et sa rétractabilité (début).**Table 1.4a. Correlations between wood density and shrinkage / swelling (beginning)**

critères	espèce	échantillonnage	corrélations avec la densité	sources
retrait / gonflement	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	308 éprouvettes normalisées confectionnées à partir de 8 arbres provenant de 4 parcelles de la forêt de Tronçais	0.34*** (tangentielle), 0.25*** (radiale), 0.40*** (volumique)	Polge et Keller, 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	125 arbres sondés (1 carotte par arbre) issus de 5 parcelles de la forêt de Tronçais	0.29*** (tangentielle), 0.22* (radiale), 0.36*** (volumique)	Polge et Keller, 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	175 arbres de futaie (1 carotte par arbre ; zone du duramen à la limite de l'aubier) répartis sur 8 stations	0.30*** (tangentielle), NS (radiale), 0.27*** (volumique)	Courtoisier, 1976
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	100 arbres sondés de taillis sous futaie répartis en 5 stations	NS (volumique)	Renaud, 1979
	<i>robur</i>	30 arbres sondés de taillis sous futaie (5 placettes de 6 arbres)	NS (volumique)	Girault, 1980
	<i>rubra</i>	532 arbres sondés et répartis en 35 stations ; la zone étudiée correspond aux 15 cerne les plus proches de l'écorce	0.45** (volumique)	Zahnd, 1980
	<i>petraea</i>	30 arbres de 250 ans environ issus d'une seule forêt (représentant une station); mesures sur carotte sur une zone externe proche de l'aubier	0.62*** (tangentielle), NS (radiale), 0.60*** (volumique)	Deret-Varcin, 1983
	<i>robur</i>	27 arbres de 250 ans environ issus d'une seule forêt (représentant une station); mesures sur carotte sur une zone externe proche de l'aubier	0.44* (tangentielle), NS (radiale), NS (volumique)	Deret-Varcin, 1983
	<i>rubra</i>	20 arbres de 25 à 47 ans très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de 2 peuplements du Sud-Ouest de la France; infradensité mesurée sur carotte (8 carottes par arbre) ; retraits mesurés sur des planches débitées sur quartier	NS (tangentielle), NS (radiale), NS (volumique)	Aubert, 1987
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	23 arbres issus de 5 parcelles; 284 cubes de 16 mm d'arête prélevés dans des zones de largeur de cerne homogène à une hauteur et selon quatre orientations	0.51*** (tangentielle), 0.62*** (radiale), 0.57*** (volumique)	Eyono Owoundi, 1992
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	matériel de Eyono Owoundi (1992) ; l'infradensité et les retraits sont modélisés arbre par arbre en fonction de l'âge cambial et de la largeur des cerne ; les 4 paramètres des modèles individuels de retraits sont corrélés avec les 4 paramètres des modèles individuels d'infradensité	de 0.79*** à 0.86*** (tangentielle), de 0.64** à 0.80*** (radiale), de 0.75*** à 0.86*** (volumique)	Zhang et al., 1994

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

Tableau 1.4a. Critères intervenant dans la mise en œuvre du bois : corrélations entre la densité du bois de Chêne et sa rétractabilité (fin).

Table 1.4a. Correlations between wood density and shrinkage / swelling (end)

critères	espèce	échantillonnage	corrélation avec la densité	sources
anisotropie	<i>rubra</i>	532 arbres sondés, répartis en 35 stations ; la zone étudiée correspond aux 15 cerne les plus proches de l'écorce	NS	Zahnd, 1980
	<i>rubra</i>	20 arbres de 25 à 47 ans très typés pour la largeur de cerne et la densité, issus de 2 peuplements de l'Ouest de la France; infradensité mesurée sur carotte (8 carottes par arbre) ; retraits mesurés sur des planches débitées sur quartier	NS	Aubert, 1987
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	23 arbres issus de 5 parcelles; 284 cubes de 16 mm d'arête prélevés dans le duramen dans des zones de largeur de cerne homogène à une hauteur et selon quatre orientations	-0.32***	Eyono Owoundi, 1992

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

Tableau 1.4b. Critères intervenant dans la mise en œuvre du bois : corrélations entre la densité et les propriétés mécaniques du bois de Chêne (début).

Table 1.4b. Correlations between wood density and mechanical properties (beginning).

critères	espèce	échantillonnage	corrélation avec la densité	sources
résistance en flexion dynamique	<i>mongolica</i>	30 éprouvettes	0.69**	Takahashi et al., 1973
	<i>serrata</i>	30 éprouvettes	0.41*	Takahashi et al., 1973
	<i>acuta</i>	30 éprouvettes	NS	Takahashi et al., 1973
	<i>mysinaefolia</i>	30 éprouvettes	0.57**	Takahashi et al., 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	64 arbres (1 billon par arbre) répartis dans 8 stations; 5 éprouvettes par billon ; infradensité mesurée sur carotte	0.31*	Courtoisier, 1976
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	291 merrains (1 éprouvette par merrain) présentant des largeurs de cerne contrastées et provenant de 5 tonnellerie des Charentes	0.49***	Nepveu et Keller, 1995
module en flexion (MOE et MOR)	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	308 éprouvettes normalisées confectionnées à partir de 8 arbres provenant de 4 parcelles de la forêt de Tronçais	0.54*** (MOR)	Polge et Keller, 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	64 arbres (1 billon par arbre) répartis dans 8 stations; 20 éprouvettes par billon	0.67*** (MOE), 0.72*** (MOR)	Courtoisier, 1976
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	291 merrains (1 éprouvette par merrain) présentant des largeurs de cerne contrastées et provenant de 5 tonnellerie des Charentes	0.53*** (MOE)	Cantagrel et al., 1997
	<i>aliena</i>	5 arbres issus d'une même placette; environ 6 éprouvettes par arbre	0.85*** (MOE), 0.73*** (MOR)	Zhang, 1997
	<i>mongolica</i>	5 arbres issus d'une même placette; environ 6 éprouvettes par arbre	0.81*** (MOE), 0.86*** (MOR)	Zhang, 1997

notes : i/ MOE et MOR correspondent respectivement au module d'élasticité et au module de rupture ; ii/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; iii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iv/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; v/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

notes: i/ MOE and MOR correspond respectively to modulus of elasticity and modulus of rupture; ii/ correlation coefficients written in bold correspond to couples of properties measured at the same scale; iii/ only correlations related to adult wood are reported; iv/ it is explicitly mentioned when the correlations are established on several Oak species; v/ the nature of the density is mentioned (oven-dry density, air-dry density) except when basic density is used.

Tableau 1.4b. Critères intervenant dans la mise en œuvre du bois : corrélations entre la densité et les propriétés mécaniques du bois de Chêne (fin).

Table 1.4b. Correlations between wood density and mechanical properties (end).

critères	espèce	échantillonnage	corrélation avec la densité	sources
dureté	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	308 éprouvettes normalisées confectionnées à partir de 8 arbres provenant de 4 parcelles de la forêt de Tronçais	0.60***	Polge et Keller, 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	64 arbres (1 billon par arbre) répartis dans 8 stations; 20 éprouvettes par billon	0.48***	Courtoisier, 1976
	<i>petraea</i>	30 arbres de 250 ans environ issus d'une seule forêt (représentant une station); dureté évaluée par le couple de torsion mesuré lors du prélèvement des carottes	0.63***	Deret-Varcin, 1983
	<i>robur</i>	27 arbres de 250 ans environ issus d'une seule forêt (représentant une station); dureté évaluée par le couple de torsion mesuré lors du prélèvement des carottes	0.48*	Deret-Varcin, 1983
résistance à la compression axiale	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	308 éprouvettes normalisées confectionnées à partir de 8 arbres provenant de 4 parcelles de la forêt de Tronçais	0.66***	Polge et Keller, 1973
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	64 arbres (1 billon par arbre) répartis dans 8 stations; 20 éprouvettes par billon	0.56***	Courtoisier, 1976
	<i>aliena</i>	5 arbres issus d'une même placette; environ 6 éprouvettes par arbre	0.61***	Zhang, 1997
	<i>mongolica</i>	5 arbres issus d'une même placette; environ 6 éprouvettes par arbre	0.71***	Zhang, 1997

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

Tableau 1.5. Corrélations entre d'une part la densité du bois et d'autre part la gélivure, la composition chimique et la couleur du bois de Chêne.

Table 1.5. Correlations between density and sensitivity to frost-cracks, extractives and colour in Oak wood

critères	espèce	échantillonnage	corrélation	sources
gélivure	<i>petraea</i>	64 arbres prélevés dans deux forêts des départements de la Nièvre et de la Moselle (32 couples gélivés - non gélivés proches l'un de l'autre, de même diamètre et de même forme générale)	NS	Cinotti, 1991
	<i>robur</i>	30 arbres prélevés dans une forêt du Cher (15 couples gélivés - non gélivés proches l'un de l'autre, de même diamètre et de même forme générale)	* (les arbres gélivés sont généralement plus denses que les arbres non gélivés)	Cinotti, 1991
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	34 arbres prélevés dans deux forêts des départements du Cher et de la Moselle (17 couples gélivés - non gélivés proches l'un de l'autre, de même diamètre et de même forme générale)	*** (infradensité égale en moyenne à 546 kg/m ³ et 534kg/m ³ respectivement pour les gélivés et les non gélivés)	Cinotti, 1991
concentration en extractibles	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	66 échantillons provenant de 11 arbres issus de 4 forêts (Bertranges, Darney, Tronçais et Citeaux)	NS (corrélation avec les extraits secs)	Feuillat, 1996
	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	291 merrains (sans aubier) présentant des largeurs de cerne contrastées et provenant de 5 tonnellerie des Charentes	-0.14* (corrélation avec les extraits secs)	Cantagrel et al., 1997
concentration en aldéhydes aromatiques	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	291 merrains (sans aubier) présentant des largeurs de cerne contrastées et provenant de 5 tonnellerie des Charentes	-0.17** (corrélation avec la syringaldéhyde)	Cantagrel et al., 1997
couleur (corrélation avec la luminance)	mélange <i>petraea</i> et <i>robur</i>	matériel de Eyono Owoundi (1992)	-0.48*** (dans le plan longitudinal - radial)	Janin et Eyono Owoundi, 1991
			-0.52*** (dans le plan longitudinal - tangentiel)	
			-0.72*** (dans le plan tangentiel - radial)	

notes : i/ lorsque les coefficients de corrélation figurent en gras, il s'agit de propriétés mesurées à la même échelle d'observation ; ii/ seules les corrélations pour le bois adulte sont reportées dans le tableau ; iii/ lorsque les corrélations sont établies sur plusieurs espèces, ceci est explicitement indiqué ; iv/ la nature de la densité (densité anhydre, densité à l'état sec à l'air) est indiquée lorsqu'il ne s'agit pas d'infradensité.

1.3. QUE NOUS ENSEIGNE LA DENSITE DU BOIS DE CHENE?

2 Les opinions présentées au Tableau 1.1 laissent entendre qu'un bois facile à sécher, à travailler (usinage) et à transformer sous forme de placages est un bois de faible densité. Voyons, en examinant les relations établies sur la base de mesures si celles-ci confirment les opinions communément admises.

Selon le plan de débit, la densité du bois de *Quercus petraea* peut se révéler être un bon critère du comportement au séchage du bois pour prévoir les déformations des planches (tuilage) lorsqu'elle est combinée avec la largeur de cerne (Joyet et Aléon, 1998 ; Tableau 1.2). Les planches denses et à cernes larges ont en effet tendance à davantage se déformer au séchage que des planches peu denses et à cernes fins. En revanche, une corrélation négative a été établie par Harris et Araman (1995) entre l'infradensité et l'apparition de gerces lors du séchage de bois ronds de *Quercus rubra*.

Le rabotage et le toupillage est de meilleure qualité pour du bois de faible densité (Stewart et Polak, 1985 ; Tableau 1.3). La densité est également liée positivement aux défauts des placages et permet de distinguer les individus à risques pour la présence de ces défauts. Plus la densité du bois de *Quercus rubra* augmente, plus les défauts des placages d'ébénisterie (variation d'épaisseur, ondulations, rugosité) sont importants (Aubert, 1987). Comme pour les déformations des planches, l'association des mesures de largeur de cerne et de densité du bois chez le Chêne rouge d'Amérique permet une bonne appréciation des critères de qualité des placages tranchés, une faible densité combinée à une forte largeur de cerne fournissant les meilleurs résultats à savoir des placages homogènes en épaisseur et présentant de faibles ondulations au séchage (Aubert, 1987). Cette relation est infirmée par Marchal (1983) pour *Quercus petraea* et *Quercus robur* puisque cet auteur obtient les meilleures qualités de placages (*i.e.* homogènes en épaisseur et présentant de faibles ondulations) sur dosse en 3/10^e et en 6/10^e d'épaisseur avec l'association « cernes fins et bois dense ». Pour ces deux dernières références, les essais de tranchage avaient été réalisés avec les mêmes conditions de coupe quelles que soient la largeur des accroissements annuels et la densité du bois.

De nombreux auteurs trouvent que les retraits (ou gonflements) du bois du Chêne sessile, du Chêne pédonculé et du Chêne rouge augmentent avec la densité du bois (Polge et Keller, 1973 ; Courtoisier, 1976 ; Zahnd, 1980 ; Deret-Varcin, 1983 ; Eyono Owoundi, 1992 ; Tableau 1.4a). L'intensité de cette corrélation est à moduler selon l'espèce prise en compte et selon que la densité et les retraits / gonflements aient été mesurés à une même échelle. Les corrélations positives entre la densité du bois des Chênes européens et japonais et les propriétés mécaniques (résistance en flexion dynamique, module d'élasticité en flexion, module de rupture en flexion, dureté et résistance à la compression axiale) sont élevées (Polge et Keller, 1973 ; Takahashi et al., 1973 ; Courtoisier, 1976 ; Deret-Varcin, 1983 ; Nepveu et Keller, 1995 ; Cantagrel et al., 1997 ; Zhang, 1997 ; Tableau 1.4b). Lorsque ces corrélations ne sont pas significatives, les auteurs concernés (Takahashi et al., 1973) signalent que la variabilité des propriétés étudiées n'est sans doute pas suffisante.

Pour *Quercus petraea* et *Quercus robur*, Cinotti (1991) trouve que les bois des arbres gélivés sont légèrement plus denses que les arbres non gélivés (Tableau 1.5). La densité du bois des Chênes sessile et pédonculé est liée

négativement mais de manière ténue aux concentrations en extractibles et en certains composés aromatiques. Enfin, le bois de *Quercus petraea* et *Quercus robur* s'assombrit lorsque sa densité augmente (Janin et Eyono Owoundi, 1991).

1.4. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 1

Compte tenu des études présentées aux Tableaux 1.2 à 1.5, l'égalité {bois dense = bois de mauvaise qualité} est plus nuancée qu'il n'y paraissait selon les opinions exprimées (Tableau 1.1). De manière surprenante, Marchal (1983) met en évidence, sur des placages tranchés sur dosse en 3/10^e mm d'épaisseur, une corrélation négative entre les défauts de planéité et l'infradensité (corrélation égale à -0.58). Les résultats contradictoires de Marchal (1983) et d'Aubert (1987) laissent présager que la prédiction de propriétés technologiques du bois complexes (telles la qualité des placages) ne peuvent s'envisager uniquement en considérant la densité du bois même si celle-ci est associée à une largeur de cerne. Néanmoins, du fait de la commodité relative de sa mesure et compte tenu des nombreuses relations utilisant la densité, il serait souhaitable que la densité du bois de Chêne intervienne (en termes de comparaison de moyenne ou d'hétérogénéité dans les pièces de dimensions commerciales) dans les règles de classement afin que celles-ci cernent davantage l'aptitude technologique des pièces.

Par ailleurs, cette étude bibliographique met en évidence le fait que certaines relations importantes n'ont pas encore été explorées (ou très peu) au niveau intra-espèce telles les relations entre la densité du bois et la durabilité naturelle (Guilley et Nepveu, 1999b).

2. Elaboration de modèles pour l'analyse des variabilités intra et inter-arbre de la densité du bois

2.1. INTRODUCTION

Le chapitre 2 est consacré à l'élaboration de modèles de densité du bois chez le Chêne sessile. Le lecteur pourra se demander à juste titre pourquoi des modèles de densité du bois sont à nouveau construits alors qu'il en existe déjà de nombreux dans la bibliographie comme, par exemple, ceux établis par Eyono Owoundi (1992) et Zhang et al. (1993) pour *Quercus petraea* et *Quercus robur*, par Ackermann (1995) pour *Quercus robur*, par Degron et Nepveu (1996a), Bergès (1998) et Le Moguédec (2000b) pour *Quercus petraea* ou par Lei et al. (1996) pour *Quercus garryana*.

Deux modèles de densité du bois de Chêne sessile sont élaborés dans ce chapitre 2, en tenant compte bien sûr des acquis des travaux antérieurs précédemment cités, pour deux raisons principales. Tout d'abord, aucun des modèles actuellement disponibles n'intégrait les variations de densité dans la direction longitudinale des arbres. Par ailleurs, aucune de ces études n'avait infirmé ou confirmé le fait qu'un seul niveau était suffisant pour caractériser un arbre et pour étudier la variabilité individuelle de la densité dans un peuplement de Chênes. Sachant qu'actuellement un modèle de croissance pour le Chêne sessile permet, en fonction du scénario sylvicole appliqué, de prévoir les largeurs de cernes en tout point des grumes constituant le peuplement (Dhôte, 1998, 1999 ; Nepveu et al., 1999), il devenait nécessaire d'élaborer un modèle de densité intégrant l'effet de la hauteur pour connecter les modèles de croissance aux modèles de qualité du bois. Ensuite, et surtout, les modèles antérieurement développés, excepté ceux de Degron et Nepveu (1996a), de Bergès (1998) et de Le Moguédec (2000b) ne tenaient pas compte de la variabilité de la densité entre les arbres à croissance fixée, c'est-à-dire, en termes statistiques, de l'effet « arbre » et, par conséquent, ne permettaient de prévoir la densité du bois que pour une population d'arbres. Or, un de nos objectifs étant d'apporter des éléments explicatifs de la variabilité individuelle pour la densité du bois, il était tout à fait crucial de modéliser cette variabilité. L'intérêt de cette double modélisation (*i.e.* modélisation de l'espérance de la densité et de sa variabilité) est d'identifier, de séparer, puis de quantifier les différents niveaux de variation existants à savoir, dans le cas de notre étude, les variations intra-arbre (de la moelle à l'écorce et de bas en haut de la grume) et inter-arbre. C'est seulement après cette étape de double modélisation que pourra commencer, au chapitre 3, l'analyse de l'origine de l'effet « arbre ».

Le chapitre 2 débute par l'analyse des modèles de densité du bois existant chez le Chêne afin d'identifier les variables explicatives les plus usitées ainsi que les fonctions mathématiques utilisées pour transformer ces variables. Nous présentons ensuite l'échantillonnage des arbres et les différentes mesures de densité du bois utilisées ultérieurement pour notre démarche de modélisation. La stratégie de modélisation est par la suite exposée et nous présentons la méthodologie des modèles mixtes parfaitement adaptée pour la modélisation

de données ayant plusieurs niveaux de variation c'est-à-dire, dans notre cas, les variations intra- et inter-arbre de la densité du bois. Nous nous concentrons tout d'abord sur les variations radiales et longitudinales d'infradensité du bois de 52 arbres échantillonnés à plusieurs hauteurs (de 2 à 7 niveaux échantillonnés par arbre selon la longueur de la grume considérée). Cette première analyse qui conduit à l'élaboration d'un modèle mixte d'infradensité, nous permet, vu l'objectif central de notre thèse, d'infirmer ou de confirmer qu'un seul niveau échantillonné dans un arbre donné est suffisant pour caractériser cet arbre et donc pour étudier l'effet « arbre ». Ceci obtenu, nous étudions, à un seul niveau de hauteur, sur l'ensemble de notre échantillonnage, soit 82 chênes, les variabilités intra et inter-arbre de la densité du bois à l'état sec à l'air³ mesurée par microdensitométrie.

Les modèles de densité développés dans ce chapitre intègrent l'effet « arbre » comme seul effet qualitatif c'est-à-dire que nous considérons les 52 (respectivement 82) arbres échantillonnés dans les principales régions productives comme représentatifs d'une seule population et non d'un seul peuplement forestier. D'autres effets, tels que les effets des régions, de la fertilité du sol, de la sylviculture appliquée⁴, ne seront testés qu'au chapitre 3. Ce choix pour le chapitre 2 a été adopté afin de ne pas construire en une seule étape un modèle trop complexe qui aurait rendu l'interprétation des différents facteurs testés plus délicate.

2.2. ANALYSE DES MODELES DE DENSITE DU BOIS EXISTANT CHEZ LE CHENE

Nous ne présentons pas ici les nombreuses études de variabilité de la densité du bois de Chêne mais uniquement les modèles de densité qui ont pour fonction de connecter la croissance des arbres à la densité du bois. Le propos de cette revue bibliographique est en effet de nous apporter des pistes quant aux choix des variables explicatives pertinentes à incorporer dans un modèle de densité du bois. Les modèles de densité du bois existant chez le Chêne sont reportés au Tableau 2.1.

³ La densité à l'état sec à l'air, que l'on nomme simplement « densité » dans le manuscrit, correspond à la densité du bois à une humidité d'environ 12% (i.e. humidité du bois mis en œuvre en menuiserie intérieure).

⁴ autres que ceux exprimés à travers la largeur de cerne déjà incluse dans le modèle.

Tableau 2.1. Les modèles de densité du bois existant chez le Chêne (début).

i/ AGE⁵ correspond à l'âge du cerne ou à l'âge moyen du groupe de cernes compté depuis la moelle (années), LC à la largeur du cerne ou à la largeur moyenne du groupe de cernes (mm), LBI à la largeur du bois initial (mm) et DISTANCE à la distance comptée depuis la moelle (mm) ; ii/ à l'exception de Lei et al. (1996) et Le Moguédec (2000b) qui ont étudié la densité mesurée sur des groupes de cernes, toutes les références citées ont analysé la densité mesurée à l'échelle d'un cerne annuel à l'état sec à l'air (i.e. microdensité).

Table 2.1. Wood density models proposed in the literature for Oak (beginning).

i/ AGE corresponds to the number of rings from the pith at a given height (years), LC corresponds to ring width (mm), LBI to earlywood width (mm) and DISTANCE to distance from the pith (mm); ii/ except for Lei et al. (1996) and Le Moguédec (2000b) who studied wood density at group of rings level, these models were adjusted on air-dry density measured at ring level by microdensitometry.

Espèce	Variables explicatives utilisées	Performance (R ²)	Informations sur les arbres	Référence
<i>Quercus petraea</i> et <i>Quercus robur</i>	AGE, LBI / LC	Ajustements arbre par arbre : R ² = 0.19 à 0.86 (moyenne égale à 0.60)	23 chênes (151 ans et 1.5 mm en moyenne) issus de 5 parcelles de Moselle, 1 hauteur de prélèvement (différente selon les arbres), 2 barreaux diamétraux (considérés comme 2 répétitions)	Eyono Owoundi, 1992
<i>Quercus petraea</i> et <i>Quercus robur</i>	AGE, 1 / LC, AGE / LC	Ajustements arbre par arbre : R ² = 0.23 à 0.88 (moyenne égale à 0.63) ; R ² de l'ajustement sur tous les arbres confondus : 0.28	échantillonnage provenant de Eyono Owoundi, 1992	Zhang et al., 1993
<i>Quercus petraea</i>	$\sqrt{\text{AGE}}$, 1/LC, $\sqrt{\text{AGE}}$ / LC	Modèle de densité reconstitué à partir des modèles de DBI, DBF et LBF ⁽⁶⁾	24 chênes (170 ans et 1.7 mm en moyenne) provenant de 12 parcelles d'Alsace et de Lorraine, 1 hauteur de prélèvement (1.30 m), 2 barreaux diamétraux (considérés comme 2 répétitions)	Degron et Nepveu, 1996a
<i>Quercus garryana</i>	AGE	0.76 (à 1.30 m), 0.65 (à 4.40 m)	6 chênes ⁷ (65 ans et 2.1 mm en moyenne) provenant d'une placette, 2 hauteurs de prélèvement (1.30 m et 4.40 m)	Lei et al., 1996

⁵ Il ne s'agit pas ici de l'âge au sens habituel (i.e. âge d'un être = nombre d'années écoulées depuis sa naissance) mais du numéro du cerne depuis la moelle à une hauteur donnée.

⁶ La performance du modèle de densité n'est pas indiquée dans Degron et Nepveu (1996a).

⁷ Sur cet échantillonnage, les différences de densité entre arbres n'étaient pas significatives (Lei et al., 1996).

Tableau 2.1. Les modèles de densité du bois existant chez le Chêne (fin).

i/ AGE correspond à l'âge du cerne ou à l'âge moyen du groupe de cerne compté depuis la moelle (années), LC à la largeur du cerne ou à la largeur moyenne du groupe de cerne (mm), LBI à la largeur du bois initial (mm) et DISTANCE à la distance comptée depuis la moelle (mm) ; ii/ à l'exception de Lei et al. (1996) et Le Moguédec (2000b) qui ont étudié la densité mesurée sur des groupes de cerne, toutes les références citées ont analysé la densité mesurée à l'échelle d'un cerne annuel à l'état sec à l'air (i.e. microdensité).

Table 2.1. Wood density models proposed in the literature for Oak (end).

i/ AGE corresponds to the number of rings from the pith at a given height (years), LC corresponds to ring width (mm), LBI to earlywood width (mm) and DISTANCE to distance from the pith (mm); ii/ except for Lei et al. (1996) and Le Moguédec (2000b) who studied wood density at group of rings level, these models were adjusted on air-dry density measured at ring level by microdensitometry.

Espèces	Variables explicatives utilisées	Performance (R ²)	Informations sur les arbres	Références
<i>Quercus petraea</i>	AGE / LC, LBI / LC	Moyenne des R ² des ajustements arbre par arbre : 0.56	297 chênes (110 ans et 1.8 mm en moyenne) de futaie provenant du Nord-Est et du Centre de la France, sélectionnés selon un plan d'échantillonnage stratifié suivant le climat, la réserve en eau et le niveau trophique, 1 hauteur de prélèvement (1.30 m) ; 1 direction radiale	Bergès, 1998
<i>Quercus petraea</i>	AGE, LC	Avec 4 effets fixes (région, rayon, AGE et LC), le modèle explique 38 % de la variance totale	82 chênes (150 ans et 1.9 mm en moyenne) prélevés dans 5 régions, 2 structure de peuplement et 3 stations, 1 hauteur de prélèvement (1.30 m), 2 barreaux diamétraux	Guilley et al., 1999a
<i>Quercus petraea</i>	DISTANCE	Avec 1 effet fixe (distance), le modèle explique 31 % de la variance totale	<i>échantillonnage⁸ provenant de Guilley et al., 1999a</i> (les cerne d'aubier ont ici été supprimés)	Guilley et Nepveu, 1999a
<i>Quercus petraea</i>	AGE, 1 / LC	⁽⁹⁾	82 chênes (150 ans et 1.9 mm en moyenne) prélevés dans 5 régions, 2 structure de peuplement et 3 stations, 2 hauteurs de prélèvement, 2 barreaux diamétraux	Le Moguédec, 2000b

⁸ La densité de chaque cerne a été mesurée à 2 positions diamétralement opposées. Pour chaque cerne, ces deux valeurs de densité ont été moyennées. Le modèle a été élaboré sur cette densité moyenne et non sur la densité locale.

⁹ L'information n'est pas disponible.

2.2.1. Traduction dans les modèles existants des variations intra-arbre de la densité du bois

2.2.1.1. Variations radiales

L'âge depuis la moelle et la largeur de cerne sont les deux variables explicatives les plus usitées pour décrire les variations radiales de la densité du bois de Chêne. Exceptés Degron et Nepveu (1996a) qui ont incorporé dans leur modèle la racine de l'âge, tous les auteurs cités dans le Tableau 2.1 ont utilisé l'âge depuis la moelle sans aucune transformation mathématique. La largeur de cerne a été quant à elle très fréquemment utilisée dans les modèles de densité du bois sous la forme de son inverse (Eyono Owoundi, 1992 ; Degron et Nepveu, 1996a ; Bergès, 1998 ; Le Moguédec, 2000b). Le Moguédec (2000b) a justifié l'utilisation de l'inverse de la largeur de cerne par une approche géométrique et Bergès (1998) par l'observation de ses données, les plus fortes variations de la densité s'observant pour les faibles largeurs de cerne (entre 0.5 et 1.5 mm), résultat connu depuis les travaux de Polge et Keller (1973). Cependant, l'effet graduel de la largeur de cerne sur la densité (*i.e.* fortes variations de la densité pour les faibles largeurs de cerne) ne s'observe bien que lorsqu'un arbre possède des gammes variées de largeurs de cerne. Si l'arbre considéré a poussé de manière très régulière en produisant uniquement des cernes fins ou uniquement des cernes larges, cet effet graduel de la largeur de cerne sur la densité ne pourra être observé individuellement (Guilley et al., 1999a). En partant de modèles de densité pour les bois initial et final qui sont des fonctions de l'âge depuis la moelle et en recomposant la densité moyenne de cerne, Eyono Owoundi (1992), Zhang et al. (1993), Degron et Nepveu (1996a) et Bergès (1998) ont abouti à des modèles en AGE / LC ou LBI / LC. Nous remarquons que la distance à la moelle¹⁰ n'a été que très peu utilisée dans les modèles de densité existants. La distance à la moelle n'apporte en effet pas d'information additionnelle par rapport à l'âge depuis la moelle et à la largeur de cerne (Le Moguédec, 2000a). Notons cependant que, lorsque l'âge et la largeur de cerne ne sont pas utilisés, la distance à la moelle explique 31% des variations de la densité (Guilley et Nepveu, 1999) et que cette variable a un intérêt pratique puisqu'elle est facilement mesurable sur le terrain à partir du diamètre des arbres.

Les deux causes principales des variations radiales de la densité du bois sont donc le vieillissement du cambium à une hauteur donnée, qui se traduit par l'augmentation de l'âge depuis la moelle, et l'hétérogénéité de la largeur de cerne. Une troisième raison a été mise en évidence par Klumpers (1994) qui, en comparant des cernes de duramen et d'aubier d'âges voisins et de mêmes largeurs, s'est aperçu que les cernes d'aubier étaient significativement moins denses (de 40 kg/m³ environ) que les cernes de duramen. Cette variation radiale de la densité du bois chez le Chêne coïncide très certainement avec l'évolution des extraits dans le bois, la concentration en phénols solubles étant de 2.5 à 5 fois plus importante dans le duramen que dans l'aubier (Peng et al., 1991 ; Klumpers, 1994). Cet effet de la concentration en extractibles se limite certainement à l'aubier. En effet, la concentration en ellagitanins solubles diminue légèrement du duramen externe vers la moelle mais cette diminution est compensée par une augmentation d'ellagitanins insolubles qui résultent probablement de la polymérisation des ellagitanins solubles avec les éléments chimiques des parois des cellules (Peng et al., 1991 ; Klumpers, 1994).

Peu d’auteurs de modèles statistiques de qualité du bois ont pensé à tester les effets du vieillissement du cerne sur des propriétés physiques du bois. Nous traiterons donc ce point avec attention lors de l’élaboration des modèles de densité du bois (paragraphe 2.4.1. et 2.4.2.).

2.2.1.2. Variations circonférencielles

Les variations circonférencielles de la densité du bois, une fois les influences de l’âge et de la largeur de cerne prises en compte, ont été testées par Guilley et al. (1999a). Sur l’échantillonnage décrit dans le Tableau 2.1, Guilley et al. (1999a) ont écrit un modèle mixte de densité testant {AGE, LC, barreau, AGE x barreau, LC x barreau} en tant qu’effets fixes et {arbre, AGE x arbre, LC x arbre, arbre x barreau, AGE x arbre x barreau, LC x arbre x barreau} en tant qu’effets aléatoires. Parmi les effets où apparaissait le barreau, les interactions suivantes ont été déclarées significatives : { AGE x barreau, LC x barreau} pour les effets fixes et {arbre x barreau, AGE x arbre x barreau, LC x arbre x barreau} pour les effets aléatoires. Signalons cependant que ces effets ont été testés sur seulement deux barreaux radiaux par arbre et que les différences entre barreaux étaient en l’occurrence exacerbées par leur disposition. En effet, le barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l’écorce et le barreau diamétralement opposé ont été choisis¹¹. Même dans ces conditions où deux barreaux très contrastés ont été choisis, ces auteurs ont montré que les effets de l’âge depuis la moelle et de la largeur de cerne, s’ils pouvaient être d’intensité variable selon le barreau considéré, ne s’inversaient pas en changeant de barreau. En d’autres termes, la densité diminue lorsque l’âge augmente et croît avec la largeur de cerne quel que soit le barreau considéré. D’autre part, la corrélation entre

deux barreaux d’un même arbre, calculée selon $\rho_{\text{barreau}} = \frac{\sigma^2_{\text{arbre}}}{\sigma^2_{\text{arbre}} + \sigma^2_{\text{arbre*barreau}}}$, avec σ^2_{arbre} et

$\sigma^2_{\text{arbre*barreau}}$, les variances dues respectivement à l’effet « arbre » et à l’effet « arbre x barreau », variait de 0.68 à 0.83 selon l’arbre considéré (Guilley et al., 1999a).

2.2.1.3. Variations longitudinales

Un effet de la hauteur, à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés, a été mis en évidence par Degron et Nepveu (1996a), Guilley et al. (1999a) et Le Moguédec (2000b) sur la densité du bois de Chêne. Leurs dispositifs expérimentaux ne comportaient cependant que très peu de niveaux de hauteur. Mais aucune étude n’a modélisé pour l’instant chez le Chêne les variations longitudinales de la densité du bois en les reliant à la croissance en hauteur et en s’appuyant sur un échantillonnage riche en nombre de hauteurs échantillonnées. Ce point sera traité dans ce chapitre au paragraphe 2.4.1.

¹⁰ Distance à la moelle du cerne j : somme des largeurs des j premiers cernes.

¹¹ Le bois de tension est fréquemment localisé dans le plus grand rayon.

2.2.2. Traduction dans les modèles existants des variations inter-arbre de la densité du bois

Les variations inter-arbre de la densité du bois, une fois les influences de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne prises en compte, ont été observées lors des travaux de Polge et Keller (1973), Eyono Owoundi (1992) et Zhang et al. (1993). Plus récemment, l'effet individuel a été pris en compte dans des modèles de densité du bois et quantifié par différentes méthodes. Quelles que soient les méthodes statistiques employées, régressions individuelles suivies de l'analyse de variance des paramètres de régression par Degron et Nepveu (1996a) ou analyse de covariance par Ackermann (1995) ou modèle linéaire mixte par Bergès (1998), Guilley et al. (1999a) et Le Moguédec (2000b), l'effet individuel, une fois les influences de l'âge et de la largeur de cerne prises en compte, est unanimement considéré comme le facteur principal de variation de la densité du bois de Chêne. L'analyse de l'origine des variations entre arbres sera abordée au chapitre 3 et les facteurs régionaux, sylvicoles et environnementaux seront alors étudiés comme une cause possible des différences entre arbres à croissance fixée c'est-à-dire de l'effet « arbre ».

2.2.3. Conséquences pour l'élaboration de modèles de densité du bois

L'analyse de la bibliographie nous donne des pistes quant au choix des variables à incorporer (*i.e.* arbre, âge depuis la moelle à une hauteur donnée, largeur de cerne, distance à la moelle, hauteur) et à leur expression, avec ou sans transformation mathématique.

2.3. MATERIEL ET METHODES

2.3.1. Matériel végétal

Le matériel végétal présenté ci-après est issu de l'échantillonnage réalisé dans le cadre de la Convention ONF - INRA 1992 - 1996 intitulée « Sylviculture et qualité du bois de Chêne sessile » (Nepveu, 1998). Le plan d'échantillonnage a été élaboré en concertation par le Département des Recherches Techniques de l'Office National des Forêts (Fontainebleau), par l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois du Centre INRA de Nancy (Champenois) et par l'Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers de l'Ecole Nationale du Génie Rural et des Eaux et Forêts (Nancy). Le matériel végétal utilisé dans cette étude a été constitué de manière à modéliser la variabilité des propriétés locales du bois, telles que la densité, la rétractabilité et la couleur du bois, en fonction de la position dans l'arbre et de la vitesse de croissance. Les concepteurs du plan d'échantillonnage se sont donc efforcés d'explorer une large gamme de vitesses de croissance et de couvrir les différentes sources de variabilité possibles rencontrées dans l'aire de répartition du Chêne sessile.

L'échantillonnage a consisté en 82 chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.) provenant de cinq régions ou départements français producteurs de chênes sessiles. Deux structures de peuplement (taillis sous futaie et futaie) ainsi que trois types de station ont été échantillonnés. Les régions, les types de station et les structures de peuplement concernés par cette étude sont décrits ci-après. Le descriptif suivant reprend en partie la présentation faite par Dhôte et al. (1997).

2.3.1.1. Origine géographique des arbres étudiés

Les 82 chênes ont été échantillonnés dans cinq régions françaises aux climats relativement contrastés et représentant assez bien les aires de répartition du Chêne sessile du Nord-Est et du Centre de la France (Nepveu, 1995a). Il s'agissait i/ du nord de l'Alsace, représenté par les collines sous-vosgiennes et la plaine de Haguenau dans le département du Bas-Rhin, ii/ du plateau lorrain (départements des Vosges, de la Meurthe-et-Moselle et de la Moselle), iii/ de l'Allier Bourbonnais, iv/ du Val de Loire (département du Loir-et-Cher) et v/ de la Basse-Normandie (départements de l'Orne et de la Sarthe). La Figure 2.1 présente la situation géographique des départements dans lesquels les 82 arbres de l'échantillonnage ont été abattus.

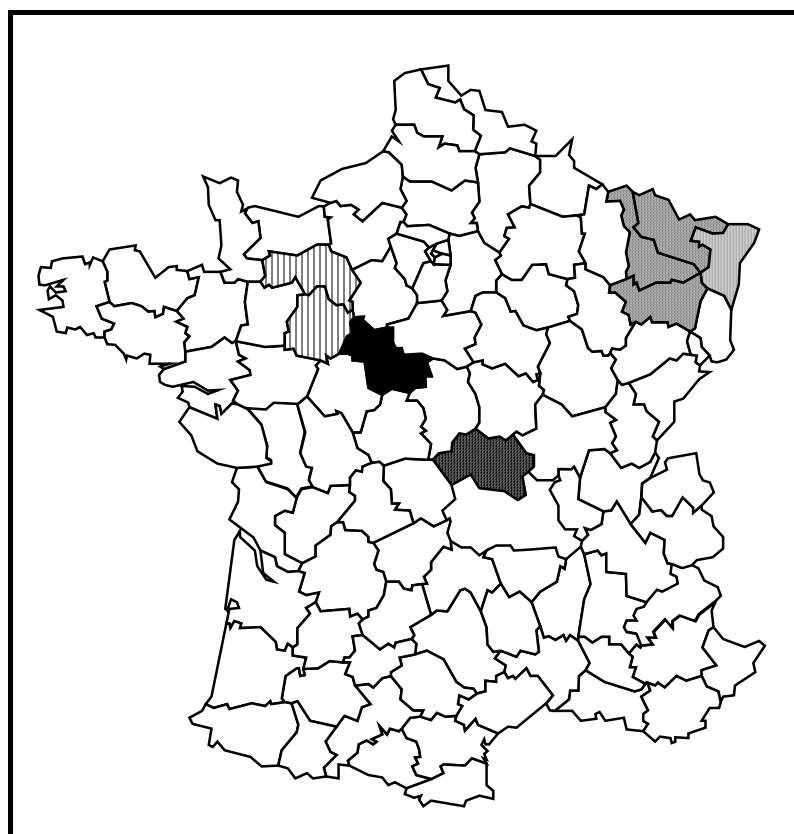


Figure 2.1. Départements dans lesquels les 82 arbres de l'échantillonnage ont été abattus.

Figure 2.1. The departments in which the 82 sampled trees were harvested.

Les départements étudiés représentent 24% en volume sur pied des principaux départements français producteurs de Chêne sessile (*i.e.* départements dont la surface forestière en chênaie est supérieure à 25000 ha avec plus de 50% de chênes sessiles ; Nepveu, 1995a ; Pignard, 1995). L'échantillonnage, conçu de manière à explorer une large gamme de types de station et de structures de peuplement, ne peut néanmoins être considéré comme représentatif des forêts françaises productrices de chênes sessiles. Les forêts du Sud de la France sont par exemple absentes de l'échantillonnage.

Ultérieurement, l'analyse détaillée de la relation liant la densité du bois à la croissance radiale des arbres révélera si l'échantillonnage étudié possède des chênes « paradoxaux » (*i.e.* chênes à forte croissance sans ou avec peu de fibres dans leur bois d'été, Garbaye et Huber, 1990).

2.3.1.2. Descriptif des stations

Dans chaque région, une gamme large de stations a été représentée. La qualité de la station a été déterminée par l'inventaire des espèces ligneuses et arbustives et par l'étude du sol sur 1 m de profondeur par sondage à la tarière. Les sols ont été décrits par leur richesse minérale et leur régime hydrique et ont été classés selon trois niveaux correspondant respectivement à des stations mauvaise, moyenne et bonne pour l'écologie du Chêne sessile. Le diagnostic stationnel a été effectué au voisinage de chaque arbre sélectionné et le choix des arbres a été éventuellement révisé afin que les sols sur lesquels les arbres sélectionnés ont poussé soient homogènes dans une même parcelle. Parmi les 82 arbres de l'échantillonnage, 22 arbres ont été prélevés dans des stations qualifiées de mauvaise pour l'écologie du Chêne sessile, 30 dans des stations de qualité moyenne et 30 dans des stations de bonne qualité.

Afin de s'assurer que les stations échantillonnées ont bien des fertilités contrastées, la Figure 2.2 représente la hauteur des arbres en fonction de leur âge à 1m30.

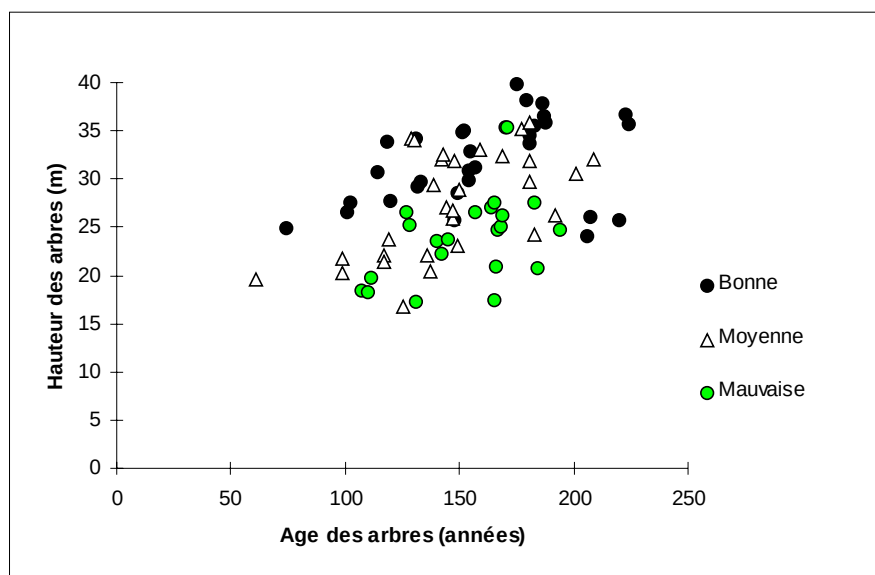


Figure 2.2. Hauteur des arbres en fonction de leur âge à 1m30 pour les trois types de stations échantillonnées.

La hauteur moyenne des arbres échantillonnés est égale respectivement à 32 mètres à 159 ans dans les stations qualifiées de bonne pour l'écologie du Chêne sessile, à 27 m à 147 ans dans les stations qualifiées de moyenne et à 24 m à 153 ans pour les stations qualifiées de mauvaise.

Figure 2.2. Tree height versus ring number at breast height for the three sampled site qualities.

The sampled trees are 32 meter-high at 159 years, 27 meter-high at 147 years, 24 meter-high at 153 years in sites characterised by ecological conditions respectively adequate, medium and bad for Sessile oak.

La manière dont ont été décrites les stations semble pertinente puisque l'indice de fertilité (*i.e.* hauteur à un âge de référence) est d'autant plus élevé que la station est favorable à la croissance (32 m à 159 ans pour les stations qualifiées de bonne pour l'écologie du Chêne sessile, 27 m à 147 ans pour les stations qualifiées de moyenne et 24 m à 153 ans pour les stations qualifiées de mauvaise).

2.3.1.3. Structure des peuplements

Deux situations contrastées ont été recherchées. D'une part, des arbres comprimés en futaie serrée classique, issus de semis ou de souches, ont été sélectionnés. D'autre part, des sujets à croissance relativement libre provenant de taillis sous futaie ont été choisis. La structure des peuplements est donc représentée par deux modalités : la futaie et le taillis sous futaie. Parmi les 82 arbres de l'échantillonnage, 47 arbres ont été prélevés dans des futaies, 35 dans des taillis sous futaie dont un arbre de haie à la croissance libre. La Figure 2.3 illustre quelques caractéristiques dendrométriques moyennes (hauteur totale, hauteur de la base du houppier, circonférence à 1m30) des arbres de futaie et de taillis sous futaie échantillonnés.

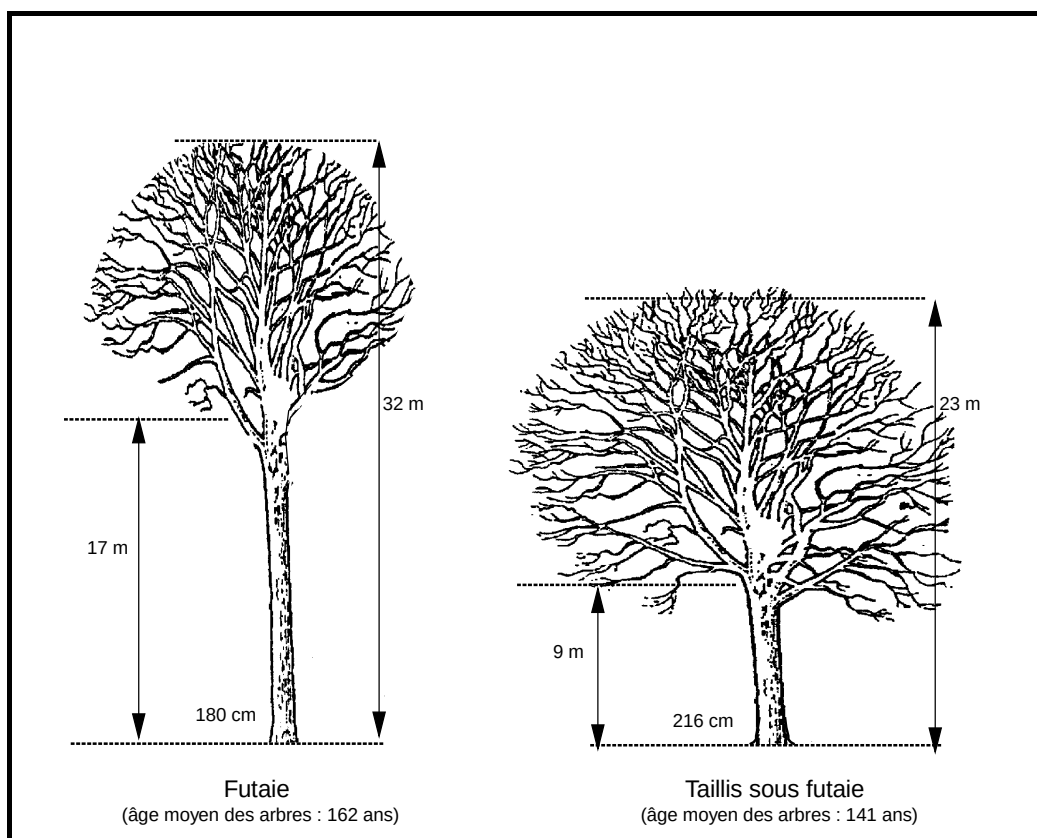


Figure 2.3. Quelques caractéristiques dendrométriques moyennes (hauteur totale, hauteur de la base du houppier, circonférence à 1m30) des 47 arbres de futaie et des 35 arbres de taillis sous futaie échantillonnés.

Figure 2.3. Some mean dendrometric characters (total height, height of the crown base, girth at breast height) corresponding respectively to the 47 sampled trees belonging to high forests and to the 35 sampled trees from coppices with standard.

La Figure 2.3 illustre les différences morphologiques bien connues liées à la structure de peuplement. Les arbres de taillis sous futaie sont plus courts (hauteur totale plus faible), plus trapus (circonférence à 1m30 plus élevée) avec des houppiers plus développés que ne le sont les arbres de futaie.

Afin de s'assurer que les arbres échantillonnés dans des peuplements de structure différente ont effectivement en moyenne des croissances radiales bien contrastées, les courbes moyennes {largeur de cerne - âge} pour chaque modalité sont illustrées en Figure 2.4.

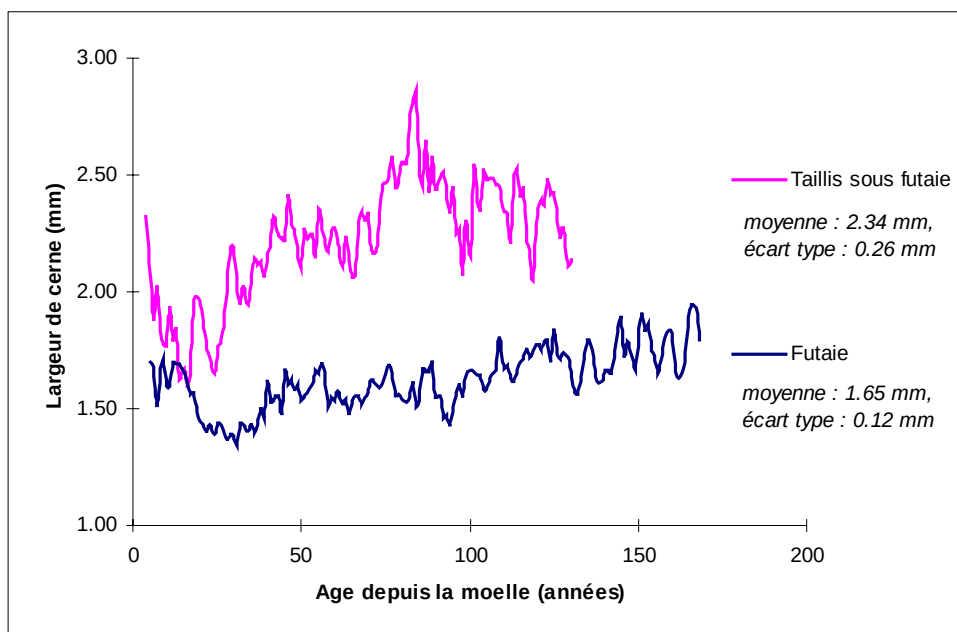


Figure 2.4. Courbes moyennes {âge - largeur de cerne} établies sur les 35 arbres de taillis sous futaie et sur les 47 arbres de futaie échantillonnés.

i/ les moyennes ont été calculées sur les largeurs des cernes ayant le même âge depuis la moelle d'arbres provenant d'une même structure de peuplement, ii/ au minimum, 20 cernes ont été utilisés par âge depuis la moelle et par structure de peuplement pour le calcul de la largeur de cerne moyenne, iii/ lorsque l'effectif était inférieur à 20 cernes, la moyenne des largeurs de cerne n'a pas été calculée.

Figure 2.4. Mean ring width versus ring number from the pith for coppice with standard (35 sampled trees) and for high forest (47 sampled trees), respectively.

i/ each point on the curves corresponds to the mean width of rings having the same age from the pith and coming from trees sampled in high forest (resp. in coppice with standard); ii/ each point on the curves represents at least the mean on 20 rings; iii/ the mean ring width has not been calculated when there was less than 20 rings.

La courbe moyenne {âge - largeur de cerne} établie sur les 35 arbres de taillis sous futaie se distingue nettement de la courbe {âge - largeur de cerne} établie sur les 47 arbres de futaie avec une croissance radiale plus rapide (largeur de cerne moyenne égale à 2.34 mm contre 1.65 mm) et moins régulière¹² (coefficient de variation des largeurs de cerne égal à 11% contre 7%).

2.3.1.4. Effectif des arbres par région, station et structure de peuplement

Au total, trois niveaux de variation sont considérés dans cette étude : la région, la station et la structure de peuplement. Le nombre d'arbres prélevés par région, par station et par structure de peuplement est reporté au Tableau 2.2a.

¹² Le coefficient de variation des largeurs de cernes pour les deux courbes est similaire si on les compare hors bois juvénile.

Tableau 2.2a. Nombre d'arbres prélevés par région, par station et par type de peuplement.

i/ le nombre d'arbres prélevés par région et par station figure en gras, ii/ les deux chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'arbres provenant respectivement de futaie et de taillis sous futaie.

Table 2.2a. Number of trees sampled in each region, each site quality and each silvicultural schedule.

i/ the number of trees sampled in each region and each site quality is written in bold type; ii/ the two numbers in brackets correspond to the number of trees coming respectively from high forest and from coppice with standard.

		Région					Toutes régions confondues
		Alsace	Lorraine	Allier	Loir-et-Cher	Orne et Sarthe	
Station	Bonne	8 (8, 0)	6 (3, 3)	6 (4, 2)	4 (2, 2)	6 (4, 2)	30 (21, 9)
	Moyenne	8 (6, 2)	6 (4, 2)	5 (2, 3)	7 (2, 5)	4 (0, 4)	30 (14, 16)
	Mauvaise	2 (2, 0)	6 (2, 4)	7 (4, 3)	1 (0, 1)	6 (4, 2)	22 (12, 10)
Toutes stations confondues		18 (16, 2)	18 (9, 9)	18 (10, 8)	12 (4, 8)	16 (8, 8)	82 (47, 35)

De façon générale, les stations qualifiées de mauvaise pour l'écologie du Chêne sessile sont sous-représentées (22 arbres proviennent de mauvaises stations contre 30 arbres de moyennes stations et 30 arbres de bonnes stations) et le taillis sous futaie est peu représenté en Alsace (2 arbres de taillis sous futaie contre 16 de futaie). L'échantillonnage, bien que légèrement déséquilibré, fournit une bonne exploration du Chêne sessile adulte (proche de la coupe de régénération) en France, compte tenu du faible effectif permis par la masse de mesures impliquée dans cette étude (Dhôte et al., 1997).

La combinaison {région x station x structure de peuplement} pouvait être représentée par plusieurs placettes, chaque placette étant elle-même représentée par deux ou un seul arbre(s) (34 placettes à deux arbres, 14 placettes à un arbre).

La région, la forêt et la parcelle d'origine ainsi que quelques données dendrométriques simples concernant les 82 chênes sessiles de l'étude sont présentées dans le Tableau 2.2b. La hauteur des arbres échantillonnés s'échelonnait entre 17 et 40 m (28m en moyenne), leur circonférence à 1m30 entre 133 et 327 cm (196 cm en moyenne), leur âge à 1m30 entre 61 et 224 ans (153 ans en moyenne) et leur largeur de cerne moyenne à 1m30 entre 1.2 et 3.9 mm (1.9 mm en moyenne). Les 82 chênes qui avaient été échantillonnés dans des peuplements proches de la coupe de régénération étaient exempts de défauts importants (tiges inclinées, courbures basales, fibre torse excessive, gélivure, gourmands exubérants).

Tableau 2.2b. Origine géographique et caractéristiques dendrométriques des 82 chênes sessiles échantillonnés (début).**Table 2.2b.** *Geographical origin and dendrometric characteristics of the 82 sampled sessile oaks (beginning).*

Numéro d'arbre	Région	Forêt	Parcelle	Structure de peuplement	Fertilité	Hauteur de la base du houppier (m) (de 2.8 à 23.5)	Hauteur totale (m) (de 16.8 à 39.8)	Age à 1m30 (années) (de 61 à 224)	Circonférence à 1m30 (cm) (de 133 à 327)	Largeur de cerne moyenne à 1m30 (mm) (de 1.19 à 3.91)
2368	Lorraine	Mondon	66	futaie	moyenne	15.5	27.0	144	150	1.46
2369	Lorraine	Mondon	66	futaie	moyenne	14.4	28.8	150	181	1.76
2370	Lorraine	Bezange	23	taillis sous futaie	bonne	10.3	24.0	206	266	1.80
2371	Lorraine	Bezange	23	taillis sous futaie	bonne	9.0	26.1	207	319	2.18
2372	Lorraine	Bride	116	futaie	moyenne	14.7	32.0	209	192	1.36
2373	Lorraine	Bride	116	futaie	moyenne	18.9	30.5	201	172	1.19
2374	Alsace	Saverne	217	futaie	moyenne	13.4	32.3	169	248	2.24
2375	Alsace	Saverne	217	futaie	moyenne	14.5	33.0	159	204	2.04
2376	Alsace	Bouxwiller	6	futaie	bonne	20.1	35.9	188	209	1.62
2377	Alsace	Bouxwiller	6	futaie	bonne	21.9	35.5	183	222	1.81
2378	Alsace	Oberbronn	5	futaie	bonne	19.3	34.2	131	162	1.75
2379	Alsace	Oberbronn	5	futaie	bonne	20.0	33.8	118	156	1.83
2380	Alsace	Reichshoffen	66	futaie	moyenne	23.1	35.2	177	155	1.35
2381	Alsace	Reichshoffen	66	futaie	moyenne	18.7	35.8	181	165	1.30
2382	Alsace	Nonnenhart	27	futaie	bonne	21.3	34.8	151	184	1.82
2383	Alsace	Nonnenhart	27	futaie	bonne	20.3	35.1	152	183	1.77
2384	Alsace	Steinbach	98	taillis sous futaie	moyenne	17.4	29.7	181	222	1.84
2385	Alsace	Steinbach	98	taillis sous futaie	moyenne	16.1	31.8	181	220	1.89
2386	Alsace	Haguenau	56	futaie	bonne	20.7	32.9	155	165	1.58
2387	Alsace	Haguenau	56	futaie	bonne	21.2	31.2	157	149	1.28
2388	Alsace	Haguenau	1198	futaie	moyenne	20.3	32.5	143	176	1.80
2389	Alsace	Haguenau	1198	futaie	moyenne	21.5	32.0	142	154	1.62
2390	Alsace	Haguenau	1078	futaie	mauvaise	23.5	35.3	171	258	2.25
2391	Alsace	Haguenau	1078	futaie	mauvaise	14.6	35.4	170	221	1.94
2480	Loir-et-Cher	Boulogne	229	futaie	moyenne	21.7	34.2	129	144	1.53
2481	Loir-et-Cher	Boulogne	229	futaie	moyenne	16.5	34.1	130	172	1.87
2482	Loir-et-Cher	Russy	154	futaie	bonne	12.8	34.6	181	239	2.10
2483	Loir-et-Cher	Russy	154	futaie	bonne	20.4	33.7	181	210	1.78
2484	Loir-et-Cher	Montrichard	66	taillis sous futaie	mauvaise	8.2	20.7	184	203	1.47
2485	Loir-et-Cher	Montrichard	64	taillis sous futaie	moyenne	12.1	23.1	149	271	2.41
2486	Loir-et-Cher	Montrichard	64	taillis sous futaie	moyenne	10.8	24.2	183	242	1.97
2487	Loir-et-Cher	Montrichard	28	taillis sous futaie	bonne	10.8	28.6	149	236	2.40
2488	Loir-et-Cher	Montrichard	28	taillis sous futaie	bonne	13.0	25.8	148	244	2.46
2489	Loir-et-Cher	Montrichard	53	taillis sous futaie	moyenne	11.9	23.7	119	204	2.68
2490	Loir-et-Cher	Montrichard	53	taillis sous futaie	moyenne	7.2	22.1	117	180	2.14
2491	Loir-et-Cher	Montrichard	33	taillis sous futaie	moyenne	4.7	25.9	147	259	2.51
2492	Orne et Sarthe	La Petite Charnie	43	taillis sous futaie	bonne	9.1	27.6	102	207	2.98
2493	Orne et Sarthe	La Petite Charnie	43	taillis sous futaie	bonne	10.8	26.6	101	195	2.70
2494	Orne et Sarthe	La Petite Charnie	11	taillis sous futaie	moyenne	7.0	21.4	117	172	2.11
2495	Orne et Sarthe	La Petite Charnie	11	taillis sous futaie	moyenne	8.8	22.1	136	185	1.85
2496	Orne et Sarthe	Sillé	308	taillis sous futaie	moyenne	7.9	20.4	137	268	2.78

Tableau 2.2b. Origine géographique et caractéristiques dendrométriques des 82 chênes sessiles échantillonnés (fin).**Table 2.2b.** Geographical origin and dendrometric characteristics of the 82 sampled sessile oaks (end).

Numéro d'arbre	Région	Forêt	Parcelle	Structure de peuplement	Fertilité	Hauteur de la base du houppier (m)	Hauteur totale (m)	Age à 1m30 (années)	Circonférence (cm)	Largeur de cerne moyenne à 1m30 (mm)
2497	Orne et Sarthe	Sillé	308	taillis sous futaie	moyenne	5.0	16.8	125	250	2.98
2498	Orne et Sarthe	Perseigne	306	futaie	mauvaise	7.3	20.9	166	150	1.29
2499	Orne et Sarthe	Perseigne	306	futaie	mauvaise	12.0	24.7	167	176	1.46
2500	Orne et Sarthe	Perseigne	73	futaie	mauvaise	14.8	25.2	128	134	1.45
2501	Orne et Sarthe	Perseigne	73	futaie	mauvaise	14.9	26.5	127	153	1.58
2502	Orne et Sarthe	Ecouves	447	taillis sous futaie	mauvaise	7.8	17.4	165	162	1.41
2503	Orne et Sarthe	Ecouves	447	taillis sous futaie	mauvaise	7.5	18.3	110	133	1.76
2504	Orne et Sarthe	Bellême	75	futaie	bonne	21.0	29.8	154	152	1.44
2505	Orne et Sarthe	Bellême	75	futaie	bonne	21.4	30.9	154	166	1.55
2506	Orne et Sarthe	Bellême	88	futaie	bonne	15.6	36.6	223	248	1.54
2507	Orne et Sarthe	Bellême	88	futaie	bonne	14.9	35.7	224	237	1.49
2528	Allier	Grosbois	arbre isolé	taillis sous futaie	moyenne	4.6	19.6	61	166	3.91
2529	Allier	Grosbois	58 B	taillis sous futaie	bonne	9.8	24.9	74	171	3.35
2530	Allier	Grosbois	58 B	taillis sous futaie	bonne	5.5	27.8	120	259	3.16
2531	Allier	Tronçais	70	futaie	mauvaise	15.1	26.6	157	151	1.29
2532	Allier	Tronçais	70	futaie	mauvaise	15.3	25.1	168	146	1.19
2533	Allier	Tronçais	152	futaie	bonne	23.4	37.9	186	209	1.73
2534	Allier	Tronçais	152	futaie	bonne	14.6	36.5	187	214	1.66
2535	Allier	Tronçais	132	futaie	bonne	20.8	39.8	175	220	1.80
2536	Allier	Tronçais	132	futaie	bonne	19.0	38.2	179	167	1.38
2537	Allier	Lavault	9	taillis sous futaie	mauvaise	2.9	18.5	107	160	2.20
2538	Allier	Lavault	18	taillis sous futaie	moyenne	5.5	20.2	99	172	2.39
2539	Allier	Lavault	18	taillis sous futaie	moyenne	6.0	21.8	99	181	2.37
2540	Allier	Lavault	14	taillis sous futaie	mauvaise	3.8	19.7	111	156	2.01
2541	Allier	Lavault	10	taillis sous futaie	mauvaise	2.8	17.3	131	200	2.33
2542	Allier	Tronçais	421	futaie	mauvaise	14.8	27.5	165	159	1.30
2543	Allier	Tronçais	421	futaie	mauvaise	16.5	27.1	164	158	1.35
2544	Allier	Tronçais	337	futaie	moyenne	11.2	31.9	148	197	1.93
2545	Allier	Tronçais	337	futaie	moyenne	16.1	29.4	139	160	1.59
2546	Lorraine	Facq et Juré	57	taillis sous futaie	moyenne	7.2	26.2	192	327	2.53
2547	Lorraine	Pont à Mousson	15	taillis sous futaie	moyenne	11.4	26.8	147	315	3.23
2548	Lorraine	Goviller	23	futaie	bonne	14.5	29.7	133	166	1.74
2549	Lorraine	Goviller	23	futaie	bonne	18.6	29.2	132	160	1.81
2550	Lorraine	Ternes	70	taillis sous futaie	mauvaise	7.3	23.8	145	186	1.86
2551	Lorraine	Ternes	44	futaie	mauvaise	15.0	26.3	169	161	2.06
2552	Lorraine	Ternes	72	futaie	mauvaise	11.9	27.5	183	172	1.36
2553	Lorraine	Parroy	825	taillis sous futaie	mauvaise	10.8	24.7	194	176	1.29
2554	Lorraine	Parroy	831	taillis sous futaie	mauvaise	6.6	22.3	142	203	2.12
2555	Lorraine	Parroy	831	taillis sous futaie	mauvaise	8.5	23.5	140	178	1.75
2556	Lorraine	Brin	41 A	futaie	bonne	16.3	30.7	114	144	1.81
2557	Lorraine	Brin	42	taillis sous futaie	bonne	10.0	25.8	220	288	1.88

2.3.1.5. Prélèvement du matériel expérimental

2.3.1.5.1. Prélèvement des billons

Sur 52 des 82 arbres, de deux à sept billons de 20 centimètre d'épaisseur ont été prélevés par arbre selon la longueur des grumes. Au total sur 52 arbres, 254 billons ont été prélevés avec une moyenne de cinq billons par arbre. Pour l'ensemble des 52 arbres, le billon à 1m30 de hauteur ainsi que le billon à la mi-hauteur entre 1m30 et la base du houppier ont été systématiquement découpés. Sur les 30 arbres restants, seul un billon situé à 1m30 de hauteur a été prélevé.

Les billons échantillonnés dans les grumes ont été décrits par leur unité de croissance que nous avons définie par :

$$(2.1) \quad UC_h = UC_{1m30} + N_{1m30} - N_h,$$

avec UC_h et UC_{1m30} , les unités de croissance respectivement du billon à la hauteur h (en mètres) et du billon situé à 1m30 de hauteur (la première unité de croissance, $UC_{1m30} = 1$, a été choisie arbitrairement à 1m30). Les termes N_h et N_{1m30} correspondent au nombre de cernes respectivement du billon à la hauteur h et du billon situé à 1m30 de hauteur. Par définition, l'unité de croissance augmente avec la hauteur de prélèvement des billons. $UC_h = n$ signifie que l'arbre a mis $(n - 1)$ années pour passer de la hauteur 1m30 à la hauteur h . Pour une hauteur h donnée, une valeur d'unité de croissance faible traduit donc une croissance en hauteur rapide.

2.3.1.5.2. Barrettes prélevées en prévision des mesures de microdensité

Les billons concernés par le sciage des barrettes étaient i/ les billons situés à 1m30 de hauteur sur 82 arbres ainsi que ii/ les billons situés à la mi-hauteur entre 1m30 et la base du houppier sur 52 des 82 arbres. Sur chacun de ces billons, ont été découpés le barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce, nommé « rayon 1 », et le barreau diamétralement opposé, nommé « rayon 5 ». Sur chacun de ces barreaux, des barrettes de 2 millimètres d'épaisseur ont été découpées dans la direction longitudinale à l'aide de scies fraises jumelées (Perrin, 1983) puis stabilisées à 10% d'humidité. L'humidité des barrettes a été contrôlée par la pesée d'échantillons témoins.

2.3.1.5.3. *Echantillons prélevés en prévision des mesures d'infradensité*

Sur 52 arbres, les billons restants (*i.e.* ceux dans lesquels des barrettes n'ont pas été sciées, ainsi qu'indiqué au paragraphe précédent) étaient concernés par le prélèvement d'échantillons en prévision des mesures d'infradensité afin d'alléger le travail technique¹³. Au total sur 52 arbres, 150 billons ont été sciés avec une moyenne de trois billons par arbre. Sur chacun des billons prélevés, ont été découpés le barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce, nommé « rayon 1 », et le barreau diamétralement opposé, nommé « rayon 5 ». Les barreaux avaient une section de 16 mm x 16 mm en direction longitudinale – tangentielle. Les barreaux ont ensuite été fendus en groupes de 9 cernes en commençant, pour chaque barreau, par le cerne formé en 1992 (les arbres ayant été abattus de fin 1992 à fin 1994, des cernes d'aubier sont présents dans l'échantillonnage). Les échantillons ont donc été débités de telle sorte que, pour l'ensemble des arbres et des unités de croissance, les mêmes années calendaires soient représentées pour tous les échantillons de même âge compté depuis le cambium. Cet échantillonnage représentait au total 4329 fendages¹⁴ (soit de 18 à 171 fendages par arbre).

La Figure 2.5 illustre le prélèvement du matériel expérimental.

¹³ Il aurait fallu un minimum de 3 à 4 mois de travail technique en plus si la microdensité du bois avait été mesurée sur les billons restants au lieu de l'infradensité.

¹⁴ Initialement, cet échantillonnage devait être regroupé avec un autre constitué de cubes de 16 mm de côté. Sachant que la largeur de cerne moyenne de nos 82 arbres est égale à 1.8 mm, des fendages de 9 cernes se rapprochaient au mieux des cubes précédents du point de vue des dimensions.

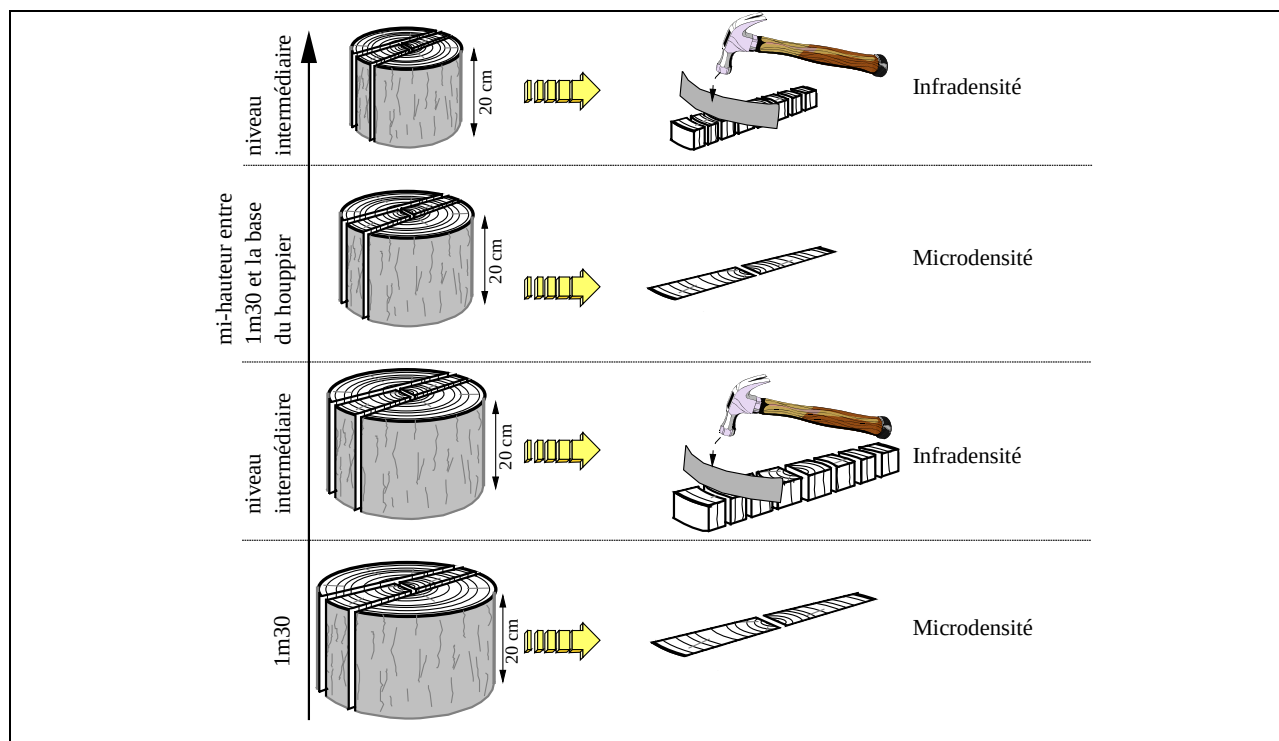


Figure 2.5. Prélèvement du matériel expérimental sur 52 des 82 arbres (sur les 30 arbres restants, seul un billon situé à 1m30 de hauteur a été prélevé).

i/ les mesures de microdensité ont été réalisées sur deux billons, le premier prélevé à 1m30 de hauteur et le second prélevé à mi-hauteur entre 1m30 et la base du houppier ; ii/ les mesures d'infradensité ont été réalisées sur un nombre variable de billons dépendant de la longueur de la grume de bois d'œuvre (3 billons par arbre en moyenne) ; iii/ il n'y a pas eu de mesure d'infradensité aux niveaux prélevés pour la microdensité ; iv/ sur chacun des billons, ont été découpés le barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce, nommé « rayon 1 », et le barreau diamétralement opposé, nommé « rayon 5 ».

Figure 2.5. Sampling of the experimental material on 52 out of the 82 trees (only a single log was cut at breast height on the last 30 trees)

i/ measurements of microdensity were performed on two logs, the first one cut at breast height and the second one cut halfway up between breast height and crown base ; ii/ measurements of basic density were done on a number of logs depending on the length of the bole (3 logs per tree on average) ; any measurement of basic density was performed on logs cut for microdensitometry ; iv/ two radii were cut on each log, one referred to as "radius 1" corresponded to the longest radius of the section, the other referred to as "radius 5" was diametrically opposed to "radius 1".

2.3.2. Mesures

2.3.2.1. Mesures de densité du bois cerne par cerne par microdensitométrie¹⁵

2.3.2.1.1. Protocole des mesures microdensitométriques

Les barrettes ont été irradiées selon la procédure décrite par Polge et Nicholls (1972) pendant 2 heures par des rayonnements X de grande longueur d'ondes, leur source étant à 2.5m d'un film radiographique à grain moyen. Les rayonnements ont été conditionnés par les caractéristiques électriques suivantes : une intensité de 10mA et une tension accélératrice de 10kV. Trois profils de densité ont été enregistrés ; ils correspondaient aux trois passages jointifs sur l'image radiographique des barrettes avec une fenêtre de mesure haute de 500 μ m dans la direction tangentielle et de 24 μ m dans la direction radiale. Les limites de cerne ont ensuite été placées sur les trois profils de densité à l'aide du programme CERD (Mothe et al., 1998a) puis validées ou rectifiées par un opérateur, la procédure de délimitation des cernes n'étant pas entièrement automatique dans le cas du Chêne. Des données intermédiaires ont été calculées sur chaque profil de densité afin de ramener le nombre variable de mesures à un nombre fixe, indépendant de la largeur de cerne. Les valeurs de densité ainsi obtenues ont été systématiquement divisées par la densité de contrôle, égale au rapport entre la densité mesurée au microdensitomètre et la densité mesurée par gravimétrie pour la barrette considérée. Ce traitement est destiné à remédier en partie aux erreurs de mesure sur la densité estimée par microdensitométrie, une partie des erreurs de mesure étant probablement due à un écart par rapport à l'hypothèse d'invariabilité de la composition atomique du bois (Mothe et al., 1998a). Cette hypothèse est nécessaire puisqu'elle permet d'étalonner les radiographies en irradiant avec les éprouvettes en bois une cale usinée dans un matériau synthétique dont la composition atomique est connue (Mothe et al., 1998a). Chaque cerne a été finalement décrit par des variables synthétiques : sa largeur, sa densité moyenne, les largeurs et densités des bois initial et final. Cet échantillonnage représentait au total 38244 cernes (29729 cernes pour les 52 premiers arbres aux deux niveaux étudiés et 8515 cernes pour les 30 derniers arbres à 1m30).

2.3.2.1.2. Précision des mesures microdensitométriques

La précision des mesures de largeur de cerne par le programme CERD a été évaluée par Mothe et al. (1998b). Les largeurs de 96 cernes, provenant de différents arbres et estimées par le programme CERD, ont été comparées aux largeurs de ces mêmes cernes mesurées manuellement par analyse d'image. Les moyennes des largeurs de cerne mesurées et estimées différaient de moins de 0.5% et le coefficient de corrélation entre les largeurs de cerne estimées par microdensitométrie et mesurées par analyse d'images était de 0.98. La précision sur la mesure de densité a été évaluée par Mothe et Huber (2000). Une exploration microdensitométrique a été répétée par ces auteurs sur une même barrette. La corrélation entre les densités des cernes mesurées lors du premier passage et lors du second passage était de 0.94 ($n = 104$) et un test t en séries appariées n'a pas détecté de différence significative entre les deux séries de mesure. Notons que la précision ainsi évaluée intégrait les erreurs de mesure mais aussi la variabilité tangentielle de l'anatomie du bois puisque l'ensemble du cerne visible sur la radiographie n'a pas été exploré compte tenu du procédé de mesure.

¹⁵ Ce procédé estime la densité du bois à l'état sec à l'air (10 – 12%) à l'échelle du cerne.

2.3.2.2. Mesures d'infradensité du bois sur des groupes de 9 cernes

Sur chacun des échantillons, ont été mesurés : i/ le volume saturé par application du principe d'Archimède, les échantillons ayant été mis à gonfler dans de l'eau déminéralisée pendant 72h en milieu réfrigéré, ii/ le poids anhydre, les échantillons ayant été étuvés à 103°C pendant 28h, iii/ la dimension radiale à l'état « sec à l'air » et le nombre de cernes afin de calculer la largeur de cerne moyenne des échantillons. L'âge moyen et l'année calendaire moyenne ont été comptés sur chaque échantillon. L'infradensité a été calculée à partir du poids anhydre et du volume saturé.

Précisons que le volume saturé des échantillons a été atteint selon une procédure conduisant à une perte minimale des substances extractibles du bois. Les cubes ont été placés dans un b cher contenant de l'eau d min ralis e et l'ensemble a  t  plac  sous vide   l'int rieur d'un dessiccateur maintenu   basse temp rature par des gla ons (Eyono Owoundi, 1992).

2.3.2.3. Formule de passage de la densit    l' tat sec   l'air   l'infradensit  du bois

Afin d' tudier en d tail les variations d'infradensit  de bas en haut des grumes, nous avons   notre disposition pour 52 arbres i/ les mesures d'infradensit  sur des groupes de cerne effectu es   plusieurs hauteurs et ii/ les mesures de microdensit  effectu es   deux hauteurs, sachant qu'il n'y a pas eu de mesure d'infradensit  aux niveaux pr lev s pour la microdensit  c'est- -dire   la hauteur 1m30 et   mi-hauteur entre 1m30 et la base du houppier. Afin d'exploiter l'ensemble des mesures, les mesures de microdensit  ont  t  modifi es de mani re   ce quelles soient homog nes aux mesures d'infradensit , l' chelle de mesure et l'humidit  diff renciant au d part les deux  chantillonnages. La moyenne, pond r e par la largeur de cerne, des densit s de 9 cernes jointifs a  t  calcul e   partir de la densit  mesur e cerne   cerne par microdensit m trie. Les cernes ont  t  regroup s de mani re   obtenir, pour l'ensemble des arbres, les m mes ann es calendaires pour tous les  chantillons de m me  ge compt  depuis le cambium, comme cela a  t  fait pour l' chantillonnage d'infradensit . Ensuite, la moyenne de la densit    l' tat sec   l'air des 9 cernes a  t  convertie en infradensit . Le propos de ce paragraphe est de pr senter la formule permettant de convertir la densit  du bois   l' tat sec   l'air en infradensit .

Nous rappelons l'expression de l'infradensité :

$$(2.2) \quad Id = \frac{P_0}{V_{sat}} .$$

avec V_{sat} , le volume saturé et P_0 le poids à l'état anhydre de l'échantillon de bois.

Le passage de la densité du bois à l'état sec à l'air à l'infradensité, requiert la connaissance de l'humidité en % à l'état sec à l'air (h_{sec}) et du coefficient de gonflement volumique (CGV) de l'échantillon de bois dont les formules théoriques sont respectivement (2.3) et (2.4) :

$$(2.3) \quad h_{sec} = 100 \times \frac{P_{sec} - P_0}{P_0} ,$$

avec P_{sec} , le poids à l'état sec à l'air et P_0 le poids à l'état anhydre de l'échantillon de bois ;

$$(2.4) \quad CGV = \frac{100 \times \frac{V_{sat} - V_{sec}}{V_{sec}}}{\Delta h}$$

avec V_{sat} et V_{sec} , le volume respectivement saturé et à l'état sec à l'air du bois, Δh , la différence d'humidité du bois (en %) entre le point de saturation des fibres et l'état sec à l'air.

Les formules (2.3) et (2.4) sont équivalentes à :

$$(2.4b) \quad V_{sat} = V_{sec} \left(\frac{CGV \times \Delta h}{100} + 1 \right) \text{ et}$$

$$(2.3b) \quad P_0 = \frac{P_{sec}}{\frac{h_{sec}}{100} + 1}$$

La formule de passage de la densité du bois à l'état sec à l'air, d_{sec} , à l'infradensité, Id est obtenue à partir des formules (2.3b) et (2.4b) :

$$(2.5) \quad Id = d_{sec} \times \frac{1}{\left(1 + \frac{h_{sec}}{100}\right) \times \left(\frac{CGV}{100} \times (h_{sat} - h_{sec}) + 1\right)} ,$$

avec CGV , le coefficient de gonflement volumique en %/%, h_{sat} et h_{sec} sont les humidités en % respectivement au point de saturation des fibres et à l'état sec à l'air. L'humidité au point de saturation des fibres a été fixée à 30% conformément à la Norme Française B 51-006 et l'état sec à l'air correspondait à

l'humidité du bois à la sortie d'une chambre de stabilisation, c'est-à-dire, pour notre étude, à 10% d'humidité en moyenne pour l'ensemble des barrettes.

L'équation (2.5) est équivalente à :

$$(2.5b) \quad Id = d_{sec} / 1.235$$

avec $h_{sec} = 10\%$ et $CGV = 0.617$ (i.e. valeurs moyennes d'humidité et de coefficient de gonflement volumique sur notre échantillonnage).

Dans la suite du chapitre, la variabilité du coefficient de gonflement volumique, CGV , sera prise en compte en estimant ce caractère par régression linéaire à partir de la densité du bois à l'état sec à l'air, d_{sec} . A partir d'un échantillonnage disponible par ailleurs et indépendant de celui décrit ci-dessus, nous avons i/ établi une régression entre le coefficient de gonflement volumique et la densité du bois à l'état sec à l'air sur une partie de l'échantillonnage ($n = 2045$ échantillons) puis ii/ sur la seconde partie de l'échantillonnage ($n = 1227$ échantillons), évalué la méthode d'estimation de l'infradensité à partir de la densité à l'état sec à l'air.

La régression obtenue est la suivante :

$$(2.5c) \quad CGV = f(d_{sec}) = 0.181 + 8.4 \cdot 10^{-7} \times d_{sec}^2$$

avec un coefficient de détermination, R^2 , égal à 0.48.

Par suite, l'infradensité a donc été estimée à partir uniquement de la densité du bois à l'état sec à l'air et des humidités au point de saturation des fibres et à l'état sec à l'air selon :

$$(2.5d) \quad Id = d_{sec} \times \frac{1}{(1 + \frac{h_{sec}}{100}) \times (\frac{f(d_{sec})}{100} \times (h_{sat} - h_{sec}) + 1)} .$$

La méthode proposée d'estimation de l'infradensité à partir de la densité à l'état sec à l'air utilise plusieurs approximations (dont nous évaluerons ci-après l'impact global) : i/ la méthode ne tient pas compte des variations d'humidité entre échantillons (h_{sec} correspond à l'humidité moyenne des échantillons), ii/ elle suppose que l'humidité des échantillons à l'état saturé est égale pour tous les échantillons à 30% ($h_{sat} = 30$) et iii/ elle utilise une régression linéaire (équation 2.5c) dont le coefficient de détermination n'est pas très élevé ($R^2 = 0.48$ avec 2045 échantillons).

Pour évaluer cette méthode d'estimation, nous comparons en Figure 2.6 les infradensités mesurées et celles estimées par l'équation (2.5c) pour des échantillons n'ayant pas servi à l'établissement de l'équation.

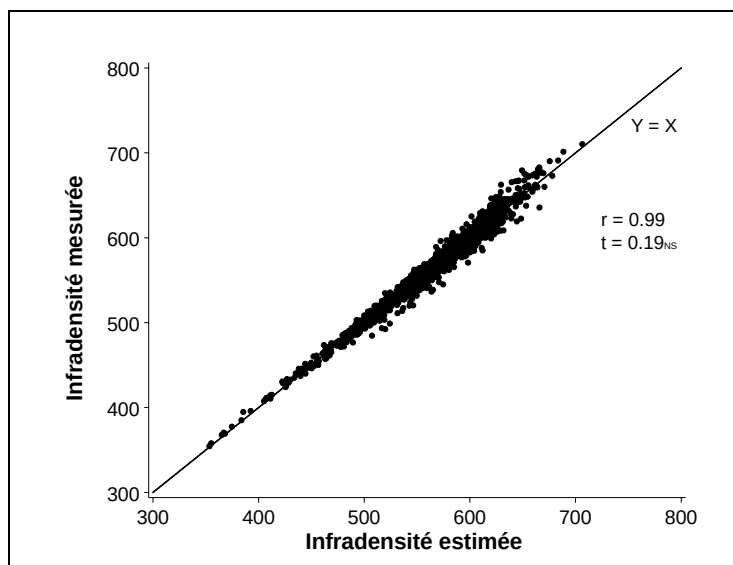


Figure 2.6. Comparaison des infradensités mesurées et des infradensités estimées à partir de la densité à l'état sec à l'air.

Figure 2.6. Comparison between the measured basic density and the basic density estimated from air-dry wood density.

n = 1227 échantillons.

La très bonne corrélation ($r = 0.99$) et l'absence de différence significative ($t = 0.19^{NS}$) entre les infradensités mesurées et estimées nous autorisent à utiliser dans la suite de notre étude cette méthode d'estimation de l'infradensité à partir de la densité à l'état sec à l'air.

2.3.3. Récapitulatif des différents échantillonnages

La nature des mesures et leur intensité sont rappelées dans le Tableau 2.3. Les analyses présentées ultérieurement au paragraphe 2.4.1 ont été effectuées sur la base de l'échantillonnage E1 et celles présentées au paragraphe 2.4.2 ont été effectuées avec l'échantillonnage E2.

Tableau 2.3. Nature des mesures et leur intensité selon les deux échantillonnages utilisés dans cette étude.

Table 2.3. Type of measurements and sampling intensity done in the two samplings used in the present study.

Numéro de l'échantillonnage	Nature et intensité des mesures	Nombre d'arbres concernés
E1	- infradensité mesurée sur 4329 échantillons (groupes jointifs de 9 cernes successifs) à x niveaux de hauteur (x dépendant de la longueur des grumes), - infradensité calculée sur 3154 échantillons à partir de la microdensité à deux niveaux	52
E2	densité à l'état sec à l'air mesurée par microdensitométrie sur 24299 cernes à un niveau (1m30)	82

2.3.4. Préparation des données

Pour le $i^{\text{ème}}$ arbre, au $j^{\text{ème}}$ cerne, nous avons à notre disposition la microdensité mesurée sur le barreau n°1 correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce, d_{ij1} , et celle mesurée sur le barreau n°5 diamétralement opposé, d_{ij5} . Nous avons choisi d'analyser, non pas la variabilité de la microdensité locale, mais la variabilité de d_{ij} , définie par la moyenne de d_{ij1} et d_{ij5} . La même opération a été effectuée sur les valeurs d'infradensité (nous rappelons que les échantillons deux à deux diamétralement opposés avaient le même âge moyen compté depuis la moelle).

Travailler sur les valeurs moyennes nous a permis de simplifier l'écriture du modèle de densité et de nous concentrer davantage sur les effets qu'il était crucial d'analyser tels que l'effet « arbre », les effets de la croissance radiale et en hauteur, les effets régionaux, sylvicoles et stationnels. Ajouter en plus un effet « barreau » et les interactions avec les autres effets aurait largement compliqué l'interprétation du modèle au dépens d'autres effets d'importance plus conséquente. Il aurait été incorrect, mais ce n'était pas le cas, de travailler sur des valeurs moyennes de densité si certains effets, comme ceux de l'âge depuis la moelle ou de la largeur de cerne, s'inversaient avec le barreau considéré (se reporter au paragraphe 2.2.1.2. pour la comparaison des deux barreaux). Il faudra donc garder en mémoire que les résultats présentés ultérieurement dans le chapitre 2 sont valables sur la moyenne de la densité sur tout le cerne et non sur la densité locale mesurée sur un rayon.

2.3.5. Méthodes statistiques

2.3.5.1. Introduction aux modèles mixtes

Nous exposons ici les concepts statistiques importants du modèle linéaire mixte se résumant ici à la décomposition de la variabilité totale en deux composantes inter-arbre et intra-arbre puis à la quantification de ces composantes. Pour cela, partons d'un ajustement à effets fixes établi sur des données structurées par arbre en prenant l'exemple simplifié d'un modèle de densité du bois avec l'âge depuis la moelle comme seule variable explicative. Considérant un modèle individuel à effets fixes ajusté à l'arbre i , au cerne j , la densité du bois d_{ij} s'écrit :

$$(2.6) \quad d_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

où AGE_{ij} est l'âge depuis la moelle du cerne j de l'arbre i , a_i et b_i sont des paramètres individuels spécifiques au $i^{\text{ème}}$ arbre. Les termes d'erreur, ε_{ij} , sont supposés suivre une loi normale $N(0, \sigma^2)$ et être indépendants entre eux.

Si l'on considère maintenant une population d'arbres, la même relation linéaire lie la densité du bois à l'âge depuis la moelle mais les paramètres individuels sont différents selon les arbres (Nepveu, 1995b ; Degron et Nepveu, 1996a). La variation des coefficients de régression représente la variation inter-arbre de la densité

du bois à âge depuis la moelle fixé (*i.e.* variation due à l'effet « arbre »¹⁶). Afin de traduire cette variation inter-arbre, les paramètres de régression, a_i et b_i , sont assimilés à des termes aléatoires (Diggle et al., 1994 et Gregoire et al., 1995) et peuvent s'écrire sous la forme suivante :

$$(2.7) \quad a_i = (a + \alpha_i) ,$$

$$(2.8) \quad b_i = (b + \beta_i) ,$$

où a et b sont respectivement la valeur moyenne de a_i et b_i sur l'ensemble des arbres, et α_i et β_i les écarts, propres à l'arbre i , par rapport à leur moyenne. La formule (2.6) devient alors :

$$(2.9) \quad d_{ij} = \{a + b \times AGE_{ij}\} + \{(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}) + \varepsilon_{ij}\} ,$$

où $\{a + b \times AGE_{ij}\}$ représente la tendance moyenne commune à tous les arbres et la somme $\{(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}) + \varepsilon_{ij}\}$ est l'erreur autour de la tendance moyenne. L'erreur totale est donc formellement décomposée en deux parties, ε_{ij} qui représente la variation résiduelle intra-arbre et $\{\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}\}$ qui décrit la déviation de l'ajustement i par rapport à la tendance moyenne c'est-à-dire la variation inter-arbre. La variation du paramètre α_i traduit que, pour un âge depuis la moelle donné, certains arbres produisent en moyenne des cernes plus denses que d'autres et la variation du paramètre β_i signifie que l'effet de l'âge dépend de l'arbre considéré. Ces deux effets aléatoires ne sont pas de même nature. Le premier est un effet qualitatif, au sens où il est associé à une variable qualitative « arbre » qui est aléatoire. Dans la suite du manuscrit, α_i sera appelé effet « arbre » pur. Le second effet aléatoire correspond à une interaction « arbre x AGE ». Les effets aléatoires « arbre » (*i.e.* α_i et β_i) suivent par hypothèse une loi normale multivariée $N(0, G)$ avec G , une matrice de variance - covariance égale à :

$$(2.10) \quad G = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & \text{Cov}(\alpha_i, \beta_i) \\ \text{Cov}(\alpha_i, \beta_i) & \text{Var}(\beta_i) \end{pmatrix} .$$

Enfin, les termes d'erreur, ε_{ij} , sont supposés suivre une loi normale $N(0, \sigma^2)$. On suppose également qu'ils ne sont pas corrélés entre eux et qu'ils sont indépendants des effets « arbre » aléatoires, α_i et β_i .

Plus formellement, notre analyse a été basée sur un modèle linéaire mixte de la forme :

$$(2.11) \quad y_{ij} = x_{ij}^t a + z_{ij}^t v_i + \varepsilon_{ij} .$$

où y_{ij} est la variable à expliquer, a est le vecteur des effets fixes, v_i , le vecteur des effets aléatoires (effets « arbre »), x_{ij} le vecteur des variables associées aux effets fixes, z_{ij} le vecteur des variables associées aux

¹⁶ Nous considérons tout au long de ce manuscrit l'effet « arbre » comme un effet qualitatif aléatoire afin d'être en mesure de décomposer la variation totale dans la population d'arbres considérée selon différents niveaux de variation (*i.e.* intra- et inter-arbre).

effets aléatoires et ε_{ij} , les termes d'erreur ; ν_i et ε_{ij} sont supposés centrés, indépendants et de matrices de variance-covariance respectives G et R (par exemple, si l'on suppose les ε_{ij} identiquement et indépendamment distribués, R sera égale au produit de la matrice identité par σ^2 , le paramètre de la variance résiduelle à estimer). Les vecteurs x_{ij}^t et z_{ij}^t sont les transposés de x_{ij} et z_{ij} .

Des estimations de a , G et R ont été obtenues par la méthode du maximum de vraisemblance restreint avec la procédure PROC MIXED de SAS/STAT version 6.11 (Diggle et al., 1994; Littell et al., 1996).

La méthode utilisée, appelée Best Linear Unbiased Predictor (BLUP), qui permet de prédire ν (i.e. effets « arbre ») connaissant les observations y , consiste à résoudre les équations du modèle linéaire mixte (Littell et al., 1996). La solution à ces équations s'écrit sous forme matricielle :

$$(2.11b) \quad \bar{\mu} = \bar{G} z^t (z \bar{G} z^t + \bar{R})^{-1} (y - x \bar{\mu})$$

avec $\bar{\mu}$, $\bar{G}$ et $\bar{R}$, les estimations de a , G et R .

2.3.5.2. Elaboration d'un modèle mixte

Par définition, un modèle mixte étant constitué d'une partie déterministe et d'une partie aléatoire, l'élaboration d'un modèle mixte revient à modéliser l'espérance et la variabilité de la variable à expliquer. Une méthode progressive employée par Hervé (1999) a été utilisée pour l'élaboration du modèle mixte. Cette méthode s'est scindée en plusieurs étapes. Tout d'abord, des modèles individuels ont été construits par régression classique. Les variables explicatives permettant d'obtenir des coefficients de détermination les plus élevés et des écarts type les plus bas ont été adoptées. Les paramètres estimés par régression qui semblaient varier selon l'arbre considéré ont ensuite été déclarés aléatoires dans une première version du modèle mixte. La partie aléatoire a alors été étudiée en détail en allégeant ou en augmentant le nombre d'effets aléatoires dans la matrice de variance - covariance. Si certaines variances ou covariances étaient déclarées non significatives, le modèle a été ajusté une nouvelle fois en supprimant cette variance ou covariance et l'impact de cette suppression a été évalué en observant les critères de qualité de l'ancien et du nouvel ajustement. Pour comparer deux ajustements différant uniquement par leurs parties aléatoires, le critère d'Akaike (Littell et al., 1996) a été utilisé. Ensuite, une fois la partie aléatoire construite, les précisions des estimations des effets fixes ont été comparées pour deux ajustements dont seules les parties fixes différaient.

2.3.5.3. Vérification des postulats du modèle linéaire

Les erreurs résiduelles, ε_{ij} , sont généralement supposées i/ centrées, ii/ de variance constante, iii/ indépendantes entre elles et iv/ distribuées selon une loi normale (Tomassone et al., 1993). Ces hypothèses sont contrôlables *a posteriori* c'est-à-dire après l'ajustement du modèle en utilisant les estimations des ε_{ij} . Des méthodes graphiques ont été utilisées pour la vérification de ces postulats.

2.3.5.4. Décomposition de la variation totale dans un modèle mixte

La variation¹⁷ totale de la densité dans le modèle mixte établi a été décomposée selon la formule suivante (Hervé, 1996) :

$$(2.12) \quad \text{Var}(y_{ij}) = \underbrace{a^t \text{Var}(x_{ij}) a}_{\text{i/}} + \underbrace{E(z)^t G E(z) + \text{trace}(\text{Var}(z_{ij}) G)}_{\text{ii/}} + \underbrace{\sigma^2}_{\text{iii/}},$$

où $\text{Var}(x_{ij})$ et $\text{Var}(z_{ij})$ sont respectivement les matrices de variance-covariance des variables x_{ij} et z_{ij} , $E(z)$, le vecteur moyenne des variables z_{ij} . Les estimations fournies par l'ajustement, $\bar{a}$, $\bar{G}$ et $\bar{\sigma}^2$, ont été utilisées pour appliquer la formule de décomposition de la variation. La variation totale de y_{ij} se décompose ainsi en trois parties : i/ la variation expliquée par les effets fixes, ii/ la variation correspondant aux effets « arbre » aléatoires et iii/ la variation résiduelle (Hervé, 1996).

¹⁷ Le terme de « variation » est employé ici car l'équation (2.12) englobe i/ les variations dans un échantillonnage des effets fixes quantitatifs et ii/ les variances des effets aléatoires.

2.4. RESULTATS ET DISCUSSION

2.4.1. Analyse et modélisation des variabilités intra et inter-arbre de l'infradensité à plusieurs hauteurs sur 52 arbres

Un modèle d'infradensité du bois, intégrant les variations intra-arbre (radiales et longitudinales) et les variations inter-arbre, est élaboré ci-après sur la base de l'échantillonnage E1 (groupes jointifs de 9 cernes successifs), présenté au paragraphe 2.3.3. Nous rappelons qu'en moyenne cinq billons ont été prélevés par arbre, et ce, sur 52 arbres.

2.4.1.1. Construction du modèle linéaire mixte

2.4.1.1.1. Construction de la partie fixe

a/ Effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne

Toutes les variables utilisées dans les modèles de densité du bois chez le Chêne, citées en Tableau 2.1 du paragraphe bibliographique 2.2, ont été testées avec notre échantillonnage d'infradensité. Seules les variables faisant intervenir la largeur de bois initial des modèles d'Eyono Owoundi (1992) et de Bergès (1998) n'ont pas été testées puisque cette information n'avait pas été mesurée dans le cadre de notre échantillonnage d'infradensité. Quatre modèles de densité du bois ont été ajustés arbre par arbre sur notre échantillonnage d'infradensité. Le Tableau 2.4 regroupe les moyennes des coefficients de détermination et des écarts type résiduels obtenus pour les quatre modèles.

Tableau 2.4. Coefficients de détermination et écarts type résiduels moyens de quatre modèles de densité du bois ajustés arbre par arbre sur l'échantillonnage d'infradensité.

i/ AGE correspond à l'âge moyen des échantillons compté depuis la moelle (années) et LC à la largeur moyenne des échantillons (mm) ; ii/ les modèles ont été ajustés sur 52 arbres soit 3629 observations au total.

Table 2.4. Mean determination coefficients and mean RMSE for four wood density models fitted tree by tree on the basic density sampling.

i/ AGE corresponds to the mean age of the samples counted from the pith (years) and LC is their mean ring width (mm);ii/ the models were fitted on 52 trees corresponding to a total of 3629 observations.

Variables explicatives utilisées dans le modèle	Auteur du modèle	Coefficient de détermination moyen (R ²)	Ecart type résiduel moyen
AGE, 1 / LC, AGE / LC	Zhang et al., 1993	0.69	25.00
AGE, LC	Ackermann, 1995 ; Guilley et al., 1999a	0.66	25.86
$\sqrt{\text{AGE}}$, 1/LC, $\sqrt{\text{AGE}}$ / LC	Degron et Nepveu, 1996a	0.67	25.84
AGE, 1 / LC	Le Moguédec, 2000b	0.67	25.52

Le modèle de Zhang et al. (1993), avec trois variables explicatives, permet d'obtenir le coefficient de détermination le plus élevé et l'écart type résiduel le plus faible. Cependant, l'apport de la variable {AGE / LC} qui est une combinaison des deux premières variables du modèle, est faible puisque le modèle de Le Moguédec (2000b), qui utilise uniquement l'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne permet d'obtenir un coefficient de détermination légèrement inférieur et un écart type résiduel légèrement supérieur. Le modèle permettant d'obtenir un bon rapport « qualité sur simplicité » c'est-à-dire celui de Le Moguédec (2000b) qui arrive en deuxième position pour ses valeurs de coefficient de détermination et d'écart type résiduel avec deux variables seulement a donc été adopté. L'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne¹⁸ ont donc été choisis comme variables explicatives des variations de l'infradensité du bois.

b/ Effet de l'unité de croissance¹⁹ (i.e. hauteur dans l'arbre)

Les variations d'infradensité sont représentées en fonction de l'âge depuis la moelle en Figure 2.7a et en fonction de la largeur de cerne en Figure 2.7b selon différentes unités de croissance. Les valeurs résiduelles de l'ajustement entre l'infradensité et l'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne des échantillons sont reportées en Figure 2.8 en fonction de leur unité de croissance.

¹⁸ Le choix de l'inverse de la largeur de cerne traduit le fait que l'intensité de la liaison entre l'infradensité et la largeur de cerne est plus élevée pour les cernes fins qu'elle ne l'est pour des cernes larges (Polge et Keller, 1973 ; Eyono Owoundi, 1992).

¹⁹ Se reporter à la définition de l'unité de croissance du paragraphe 2.3.1.5.1.

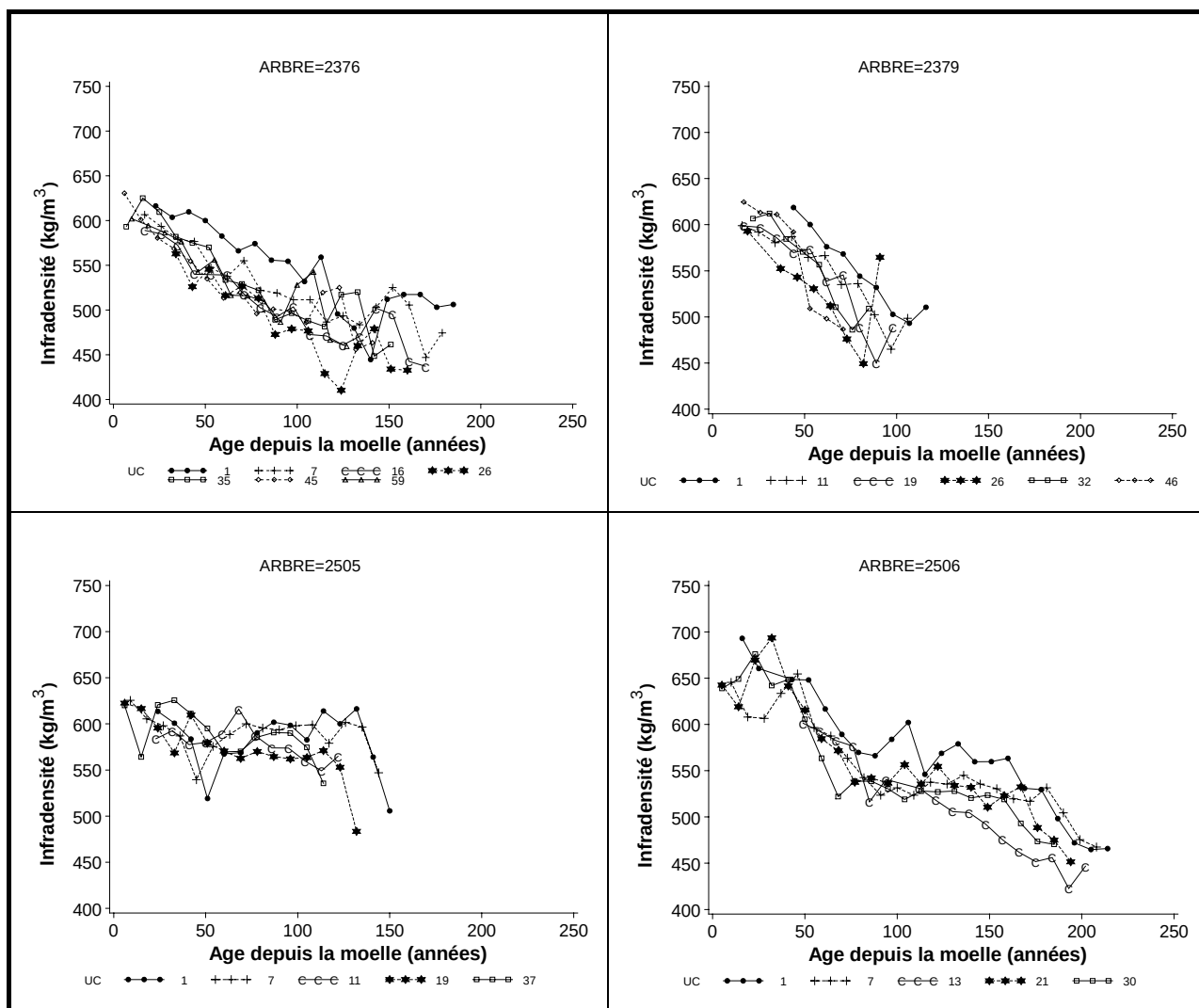


Figure 2.7a. Evolution de l'infradensité de la moelle à l'écorce (aubier compris) à plusieurs unités de croissance pour quatre arbres de l'échantillonnage.

i/ UC correspond à l'unité de croissance dont la définition est donnée au paragraphe 2.3.1.5.1. ; ii/ les valeurs élevées d'unité de croissance correspondent à des billons situés en haut des arbres, iii/ la première unité de croissance (UC = 1) correspond à des billons prélevés à 1m30 de hauteur.

Figure 2.7a. Basic density profiles from pith to bark in several growth units (UC) for four trees out of the sampling.

i/ UC is the growth unit; ii/ the highest value for UC corresponds to logs sampled near the top of the bole; iii/ the first growth unit (UC=1) corresponds to a log cut at breast height.

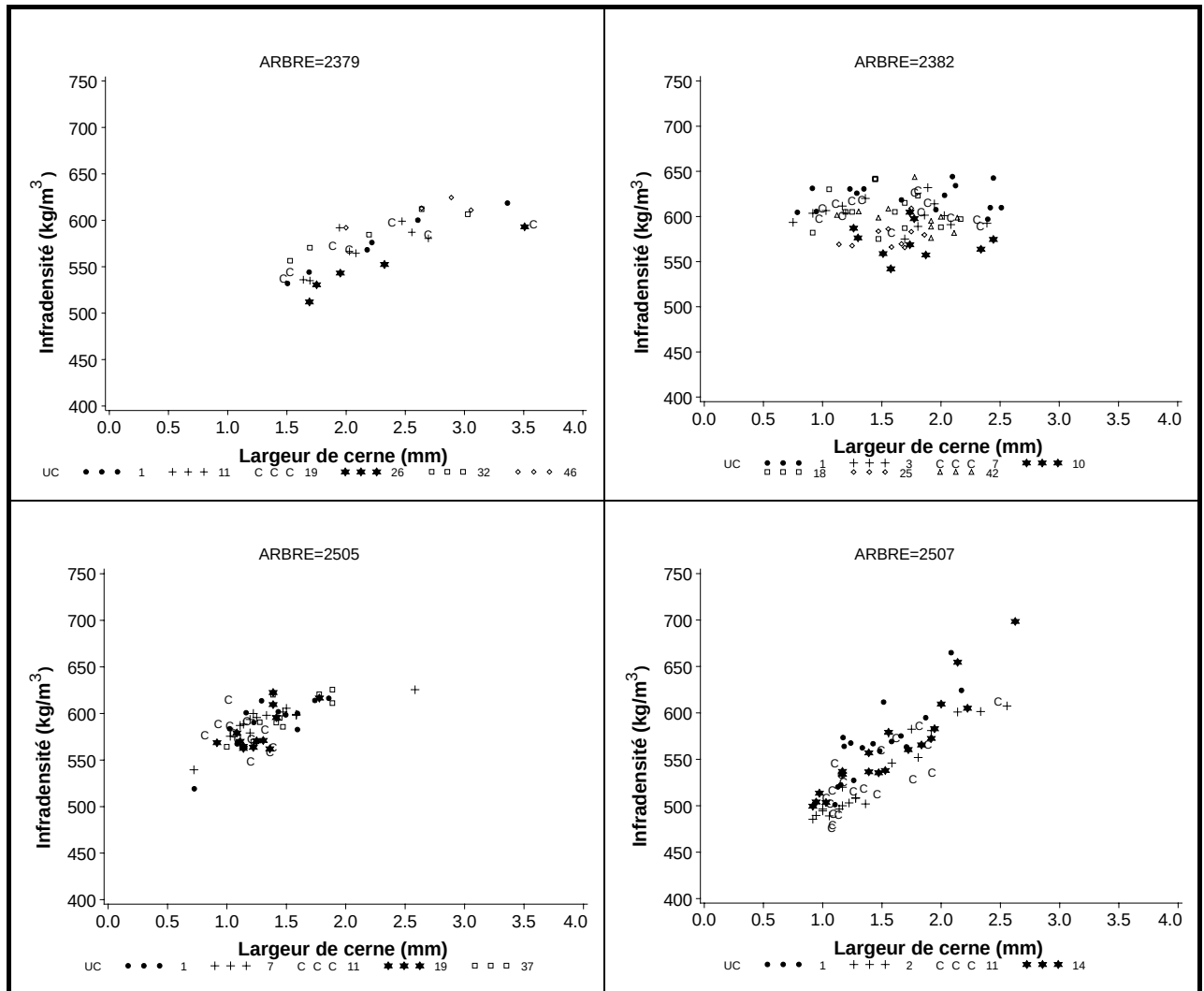


Figure 2.7b. Evolution de l'infradensité de la moelle à l'écorce (aubier compris) en fonction de la largeur de cerne à plusieurs unités de croissance pour quatre arbres de l'échantillonnage.

i/ UC correspond à l'unité de croissance ; ii/ les valeurs élevées d'unité de croissance correspondent à des billons situés en haut des arbres ; iii/ la première unité de croissance (UC = 1) correspond à des billons prélevés à 1m30 de hauteur.

Figure 2.7b. Basic density versus ring width in several growth units (UC) for four trees out of the sampling.

i/ UC is the growth unit; ii/ the highest value for UC corresponds to logs sampled near the top of the bole; iii/ the first growth unit (UC=1) corresponds to a log cut at breast height.

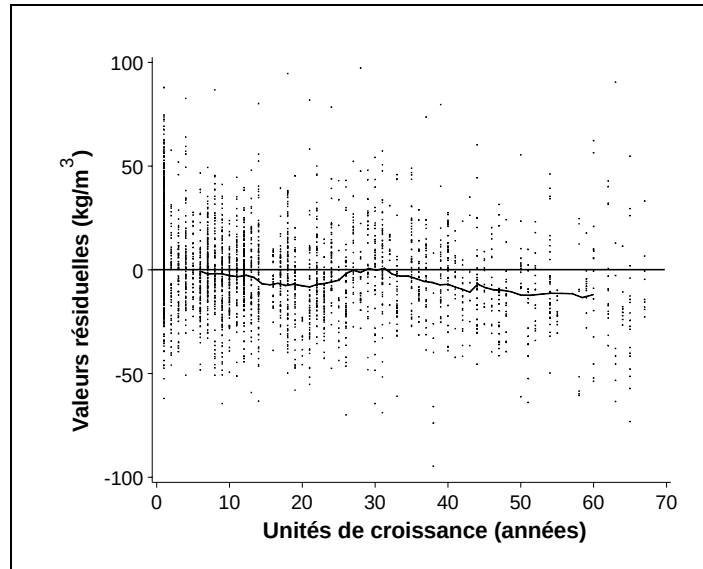


Figure 2.8. Valeurs résiduelles de l'ajustement $ID = f(AGE, 1/LC)$ en fonction de l'unité de croissance.

Le trait représente la moyenne mobile sur 10 unités de croissance.

Figure 2.8. Residuals of the fit $ID = f(AGE, 1/LC)$ versus growth unit.

The line represents the moving average computed on 10 growth units.

L'effet de l'unité de croissance, illustré sur les Figures 2.7a et b, semble relativement faible par rapport aux effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne. Selon la figure 2.8, l'infradensité à AGE et $1/LC$ fixés semble pourtant décroître en fonction de l'unité de croissance. Le coefficient de détermination (R^2) moyen des modèles individuels augmente en effet de 0.07 (*i.e.* de 0.67 à 0.74) lorsque l'unité de croissance est introduite dans un modèle (sous la forme d'un monôme de degré 1) avec l'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne (tableau de résultats non présenté). L'unité de croissance est donc conservée dans le modèle d'infradensité.

Les variations individuelles d'infradensité (ID_{ij}) sont donc modélisées pour le $i^{\text{ème}}$ arbre au $j^{\text{ème}}$ point de mesure par :

$$(2.13) \quad ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

avec AGE_{ij} , l'âge moyen compté depuis la moelle du $j^{\text{ème}}$ échantillon, LC_{ij} , sa largeur de cerne moyenne, UC_{ij} , son unité de croissance.

Pour les 52 arbres étudiés, l'infradensité du bois décroît toujours de la moelle à l'aubier et augmente toujours avec la largeur de cerne. En d'autres termes, le paramètre de l'âge depuis la moelle, b_i , est toujours négatif et le paramètre de l'inverse de la largeur de cerne, c_i , également négatif. Cependant, ces deux paramètres, s'ils sont toujours de même signe, ont des valeurs très différentes selon les arbres comme l'illustrent les Figures 2.7a et b. Ces figures illustrent différents types d'évolution de l'infradensité du bois et nous apportent quelques pistes sur les paramètres estimés par régression qui semblent varier selon l'arbre considéré. Par

exemple, l'infradensité de l'arbre n°2505 diminue très faiblement avec l'âge comparativement aux trois autres arbres. Cette différence d'évolution entre arbres se traduit par le paramètre de l'âge depuis la moelle, b_i , qui est égal à -0.44 pour l'arbre n°2505 et égal à -0.84 pour l'arbre n°2506. De même, les paramètres a_i et c_i dépendent de l'arbre considéré. En ce qui concerne son évolution longitudinale, pour la plupart des arbres, l'infradensité diminue de la base de l'arbre vers le houppier c'est-à-dire lorsque l'unité de croissance augmente ($d_i < 0$). Le paramètre de l'unité de croissance, d_i , varie également selon les arbres.

c/ Effet de l'âge de duraminisation

Une fois pris en compte les effets de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de la hauteur, d'autres variables peuvent-elles expliquer les variations résiduelles de l'infradensité du bois ? Nous avons appris au paragraphe 2.2.1.1. que l'aubier était significativement moins dense que le duramen, à mêmes âge et largeur de cerne d'après les résultats de Klumpers (1994) qui avait comparé, à une hauteur donnée, la densité d'échantillons d'aubier et de duramen jointifs de même largeur de cerne moyenne. Afin de vérifier sur notre échantillonnage les résultats de Klumpers, les moyennes par classe d'âge depuis le cambium des résidus de l'ajustement (2.13) sont représentées en fonction de l'âge depuis le cambium en Figure 2.9.

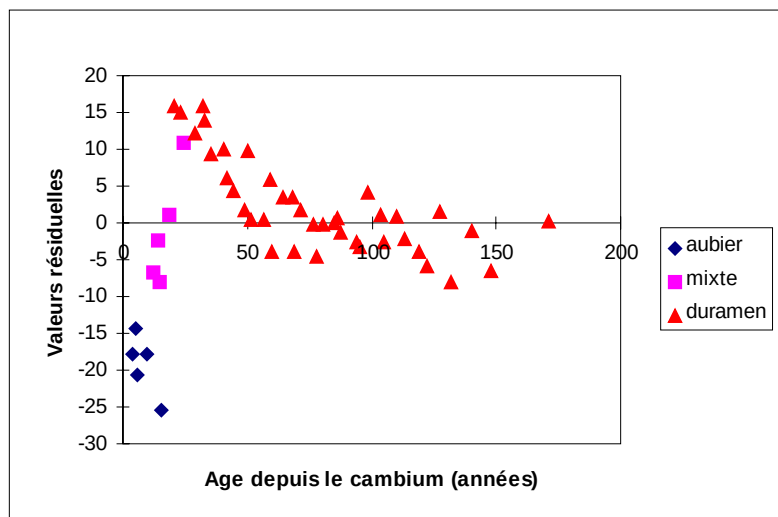


Figure 2.9. Effet de l'âge compté depuis le cambium sur l'infradensité, une fois enlevés les effets de l'âge depuis le moelle, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance²⁰.

i/ l'ordonnée représente les valeurs résiduelles du modèle (2.13) : $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + \varepsilon_{ij}$, ajusté sur l'ensemble des échantillons ($n = 3629$); ii/ chaque point représente la moyenne par classe d'âge depuis le cambium d'environ 72 observations ; iii/ les échantillons mixtes sont composés de cerne d'aubier et de duramen.

Figure 2.9. Effect of age from the cambium on the residuals of the fit giving basic density from age from the pith, ring width and growth unit.

i/ Y-axis represents the residuals of the model (2.13): $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + \varepsilon_{ij}$, fitted on the whole sampling ($n=3629$); ii/ each point represents for each class of age from the cambium the mean of about 72 observations; iii/ samples referred to as "mixed" samples are the ones including sapwood and heartwood rings.

La Figure 2.9 indique que les échantillons d'aubier sont systématiquement moins denses que les échantillons de duramen, toutes choses égales par ailleurs c'est-à-dire à même âge depuis la moelle, même largeur de cerne et même unité de croissance. Ceci confirme donc les résultats de Klumpers (1994).

Un choix s'impose alors pour la suite de nos analyses²¹ : i/ soit les échantillons possédant de l'aubier sont supprimés de l'analyse, ii/ soit l'aubier est conservé et l'effet de l'âge depuis le cambium est pris en compte. La complexité du modèle qui en découlerait si l'âge depuis le cambium était conservé nous a semblé rédhibitoire. Nous avons donc choisi de supprimer de notre analyse les échantillons possédant de l'aubier²². Une fois supprimés les échantillons possédant de l'aubier, le modèle (2.13) est de nouveau ajusté individuellement et les résidus de l'ajustement sont représentés en fonction de l'âge de duraminisation (i.e. âge depuis la limite aubier - duramen) en Figure 2.10.

²⁰ Nous expliquerons au paragraphe 2.4.2.1. pourquoi les valeurs résiduelles ont une structure particulière.

²¹ La suppression des cerne d'aubier se justifiera en particulier lorsque nous étudierons l'effet de la date de formation des cerne sur la densité au chapitre 3. Les cerne d'aubier auraient introduit un biais dans l'échantillonnage sachant que ceux-ci, significativement moins denses que les cerne de duramen, sont uniquement présents dans la classe de date la plus récente.

²² La limite aubier / duramen a été déterminée grâce à l'examen visuel de la couleur du bois (Dhôte et al., 1997).

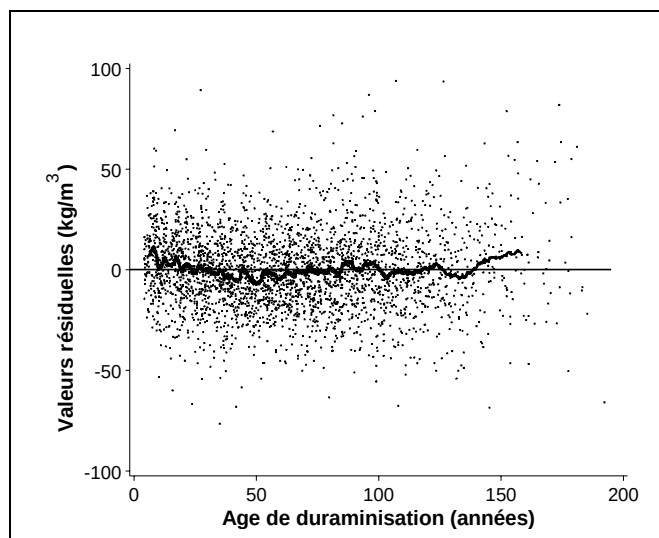


Figure 2.10. Effet de l'âge compté depuis la limite aubier - duramen sur l'infradensité, une fois enlevés les effets de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance.

i/ les valeurs résiduelles sont obtenues en ajustant le modèle (2.13) sur les échantillons de duramen uniquement ($n=3086$) ;

ii/ le trait gras représente la moyenne mobile sur 45 observations.

Figure 2.10. Effect of age from the sapwood/heartwood limit on the residuals of the fit giving basic density from age from the pith, ring width and growth unit.

i/ residuals were obtained using the adjustment of model (2.13) on only heartwood samples ($n=3086$); ii/ the bold line represents the moving average computed on 45 observations.

L'âge de duraminisation semble influencer très légèrement l'infradensité, une fois enlevés les effets de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance. Cette variable explicative n'a cependant pas été incorporée dans le modèle (2.13). En effet, le gain obtenu lorsque cette variable est introduite, en termes de coefficient de détermination et d'écart type résiduel, est relativement faible comme l'indique le Tableau 2.5. Par conséquent, et à la suite de cette analyse exploratoire, les variables explicatives introduites dans le modèle (2.13) sont i/ l'âge depuis la moelle, ii/ l'inverse de la largeur de cerne et iii/ l'unité de croissance.

Tableau 2.5. Comparaison des coefficients de détermination et des écarts type résiduels moyens de deux modèles d'infradensité du duramen pour évaluer l'influence de l'âge de duraminisation sur l'infradensité.

i/ (2.13) $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + \varepsilon_{ij}$;

ii/ (2.14) $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + e_i \times AGE_DUR_{ij}^2 + \varepsilon_{ij}$;

iii/ AGE_{ij} , LC_{ij} , UC_{ij} , AGE_DUR_{ij} correspondent respectivement à l'âge depuis la moelle, la largeur de cerne, l'unité de croissance et l'âge de duraminisation du $j^{ème}$ échantillon de l'arbre i ; iv/ les deux modèles ont été ajustés arbre par arbre sur les échantillons de duramen ($n=3086$).

Table 2.5. Mean determination coefficients and mean RMSE for the two heartwood basic density models to evaluate the effect of age from the sapwood/heartwood limit on basic density.

i/ (2.13) $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + \varepsilon_{ij}$;

ii/ (2.14) $ID_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + d_i \times UC_{ij} + e_i \times AGE_DUR_{ij}^2 + \varepsilon_{ij}$;

iii/ AGE_{ij} , LC_{ij} , UC_{ij} , AGE_DUR_{ij} are respectively age from the pith, ring width, growth unit and age from the sapwood / heartwood limit of the j^{th} sample in i^{th} tree; iv/ the two models were adjusted tree by tree on the heartwood samples ($n=3086$).

	Coefficient de détermination	Ecart type résiduel (kg/m ³)
Modèle (2.13)	0.67	20.1
Modèle (2.14)	0.69	19.6

2.4.1.1.2. Construction de la partie aléatoire

L'analyse individuelle précédente semble nous indiquer que les quatre paramètres du modèle d'infradensité varient selon les arbres. A partir de cette constatation, nous déclarons que chacun est une variable aléatoire et qu'il s'écrit :

$$(2.15a, b, c, d) \quad a_i = a + \alpha_i, b_i = b + \beta_i, c_i = c + \gamma_i, d_i = d + \theta_i,$$

avec a, b, c, d , respectivement la valeur moyenne de a_i, b_i, c_i, d_i sur l'ensemble des arbres, et $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i, \theta_i$, les écarts, propres à l'arbre, par rapport à leur moyenne. Le modèle mixte s'écrit alors :

$$(2.16) \quad ID_{ij} = \{a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + d \times UC_{ij}\} + \{(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \theta_i \times UC_{ij}) + \varepsilon_{ij}\}$$

où $\{a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + d \times UC_{ij}\}$ représente la tendance moyenne commune à tous les arbres et la somme $\{(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \theta_i \times UC_{ij}) + \varepsilon_{ij}\}$ est l'écart autour de la tendance moyenne. L'erreur totale est décomposée en deux parties, ε_{ij} qui représente la variation résiduelle et $(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \theta_i \times UC_{ij})$ qui décrit la déviation de l'ajustement i par rapport à la tendance moyenne c'est-à-dire la variation inter-arbre. La variation résiduelle, ε_{ij} , est supposée suivre $N(0, \sigma^2)$. Les effets « arbre », $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i, \theta_i$, sont des variables aléatoires centrées et corrélées entre elles selon une matrice de variance - covariance G telle que :

$$G = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & \text{Cov}(\alpha_i, \beta_i) & \text{Cov}(\alpha_i, \gamma_i) & \text{Cov}(\alpha_i, \theta_i) \\ \text{Cov}(\alpha_i, \beta_i) & \text{Var}(\beta_i) & \text{Cov}(\beta_i, \gamma_i) & \text{Cov}(\beta_i, \theta_i) \\ \text{Cov}(\alpha_i, \gamma_i) & \text{Cov}(\beta_i, \gamma_i) & \text{Var}(\gamma_i) & \text{Cov}(\gamma_i, \theta_i) \\ \text{Cov}(\alpha_i, \theta_i) & \text{Cov}(\beta_i, \theta_i) & \text{Cov}(\gamma_i, \theta_i) & \text{Var}(\theta_i) \end{pmatrix}.$$

a/ Structure de la matrice de variance - covariance des effets « arbre »

Construire la partie aléatoire du modèle mixte d'infradensité consiste notamment à tester si toutes les variances ou covariances de la matrice G sont significatives.

Les variables explicatives ont été centrées sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 70$ ans, $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$ et $\overline{UC} = 17$ ans). Ces transformations conduisent à des covariances $Cov(\alpha_i, \beta_j)$, $Cov(\alpha_i, \gamma_i)$ et $Cov(\alpha_i, \theta_i)$ non significatives alors qu'elles l'étaient avec des variables non centrées (résultats non présentés). Les résultats de l'ajustement du modèle mixte avec des variables explicatives centrées et une matrice de variance - covariance complète sont reportés en Tableau 2.6.

Tableau 2.6. Estimation et précision des estimations des variances et covariances des effets aléatoires du modèle mixte (2.16).

i/ les probabilités inférieures à 5% sont reportées en gras ; ii/ le modèle mixte a été ajusté avec des variables explicatives centrées sur leur moyenne et avec une matrice de variance - covariance complète ; iii/ pour des raisons de stabilité numérique, l'infradensité et l'âge depuis la moelle ont été divisés par 100 (Le Moguédec, 2000a).

Table 2.6. Estimation and precision of the estimations of variances and covariances for random effects in the mixed model (2.16).

i/ probabilities below 5% are in bold type; ii/ the mixed model has been adjusted with centered variables and with an unstructured matrix of variance-covariance; iii/ basic density and age from the pith have been divided by 100 for numerical stability reasons (Le Moguédec, 2000a).

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
$Var(\alpha_i)$	$5.4 \cdot 10^{-2}$	1.210^{-2}	4.56	< 0.0001
$Cov(\alpha_i, \beta_i)$	$1.3 \cdot 10^{-2}$	$9.0 \cdot 10^{-3}$	1.44	0.1490
$Var(\beta_i)$	$5.6 \cdot 10^{-2}$	$1.3 \cdot 10^{-2}$	4.19	< 0.0001
$Cov(\alpha_i, \gamma_i)$	$1.8 \cdot 10^{-2}$	$1.4 \cdot 10^{-2}$	1.28	0.2015
$Cov(\beta_i, \gamma_i)$	$4.4 \cdot 10^{-4}$	$1.5 \cdot 10^{-2}$	0.03	0.9768
$Var(\gamma_i)$	$1.2 \cdot 10^{-1}$	$3.4 \cdot 10^{-2}$	3.65	0.0003
$Cov(\alpha_i, \theta_i)$	$3.7 \cdot 10^{-4}$	$3.5 \cdot 10^{-4}$	1.05	0.2946
$Cov(\beta_i, \theta_i)$	$2.2 \cdot 10^{-4}$	$3.2 \cdot 10^{-4}$	0.68	0.4943
$Cov(\gamma_i, \theta_i)$	$9.5 \cdot 10^{-4}$	$5.4 \cdot 10^{-4}$	1.77	0.0770
$Var(\theta_i)$	$6.0 \cdot 10^{-5}$	$2.0 \cdot 10^{-5}$	2.97	0.0030
$Var(\varepsilon_i)$	$4.4 \cdot 10^{-2}$	$1.2 \cdot 10^{-3}$	37.69	< 0.0001

Parmi les 10 variances ou covariances de la matrice G , six n'apparaissent pas significatives compte tenu du rapport entre leur estimation et la précision de leur estimation (test - Z de SAS). Le modèle est alors ajusté en supprimant une à une les variances ou covariances non significatives, en commençant par celle qui est la moins significative. L'impact de cette suppression est évalué en observant le critère d'Akaike et la variance résiduelle de l'ancien et du nouvel ajustement, sachant que plus la valeur du critère d'Akaike est grande (en valeur algébrique) et plus la variance résiduelle est faible, meilleur est le modèle (Hervé, 1999). Plusieurs modèles d'infradensité différant uniquement par leur partie aléatoire sont comparés entre eux en Tableau 2.7.

Tableau 2.7. Comparaison de modèles issus du modèle (2.16) différant par la structure de leur matrice de variance - covariance.

i/ plus la valeur du critère d'Akaike est grande et plus la variance résiduelle est faible, meilleur est le modèle ; ii/ une différence entre critères d'Akaike de plus de deux unités est significative ; iii/ l'infradensité a été divisée par 100 afin d'éviter des problèmes d'instabilité numérique (Le Moguédec, 2000a).

Table 2.7. Comparison of models derived from model (2.16) and differing only by the structure of their variance-covariance matrix.

i/ the higher is the value of Akaike criterion and the lower is the residual variance, the better is the model; ii/ a difference of two units between values of Akaike criteria is regarded as significant; iii/ basic density has been divided by 100 for numerical stability reasons (Le Moguédec, 2000a).

Composition de la matrice de variance - covariance	10 paramètres (complète)	7 paramètres	6 paramètres	5 paramètres	4 paramètres (diagonale)
Variance résiduelle	0.044	0.044	0.044	0.044	0.044
Critère d'Akaike	156	156	157	158	157

Selon le Tableau 2.7, le modèle le plus simple avec une matrice de variance - covariance diagonale est de qualité similaire aux autres modèles plus complexes si l'on s'en réfère aux valeurs de la variance résiduelle et du critère d'Akaike des différents modèles. Le modèle mixte avec une matrice de variance - covariance diagonale est donc sélectionné. De plus, la simplification de la matrice de variance - covariance permet d'obtenir des précisions d'estimations des variances légèrement meilleures (résultat non présenté).

b/ Structure de la variance résiduelle

Les résultats de Le Moguédec (2000a) sur un échantillonnage comparable au nôtre, ont montré que les autocorrélations entre valeurs résiduelles du modèle mixte de densité moyenne de groupes jointifs d'une dizaine de cernes successifs pouvaient être négligées. Nous avons donc admis que les variations résiduelles, ε_{ij} , étaient indépendantes entre elles.

2.4.1.1.3. Modèle mixte sélectionné

a/ Structure du modèle mixte sélectionné

Le modèle mixte d'infradensité retenu est donc de la forme :

$$(2.16) \quad ID_{ij} = \{a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + d \times UC_{ij}\} + \{(\alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \theta_i \times UC_{ij}) + \varepsilon_{ij}\},$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \\ \theta_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_i) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_i) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \text{Var}(\theta_i) \end{pmatrix} \text{ et } \text{Var}(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2,$$

où ID_{ij} est l'infradensité du $j^{\text{ème}}$ échantillon dans le duramen du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE_{ij} , son âge moyen compté depuis la moelle, LC_{ij} , sa largeur de cerne moyenne, UC_{ij} , son unité de croissance.

b/ Ajustement du modèle mixte sélectionné

L'ajustement du modèle mixte sélectionné d'infradensité donne le résultat suivant :

$$(2.16) \quad (ID_{ij}/100) = 5.656 - 0.785 (AGE^*_{ij}/100) - 0.908 \times (1/LC_{ij})^* - 0.007 UC^*_{ij} \\ + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i \times (1 / LC_{ij})^* + \theta_i \times UC^*_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \\ \theta_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5.0 \cdot 10^{-2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 5.5 \cdot 10^{-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1.2 \cdot 10^{-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 5.4 \cdot 10^{-5} \end{pmatrix} \text{ et } \sigma^2 = 4.4 \cdot 10^{-2},$$

où ID_{ij} est l'infradensité en kg/m^3 du $j^{\text{ème}}$ échantillon dans le duramen du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE^*_{ij} , l'âge moyen compté depuis la moelle en années, $(1 / LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne moyenne en millimètres, UC^*_{ij} , l'unité de croissance en années, tous trois centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 70$ ans, $\overline{1 / LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$ et $\overline{UC} = 17$ ans). L'infradensité, ID_{ij} , et l'âge depuis la moelle, AGE_{ij} , ont été divisés par 100 afin d'éviter des problèmes d'instabilité numérique (Le Moguédec, 2000a). Les résultats de l'ajustement sont présentés ici en tenant compte de cette transformation. En revanche, la vérification des hypothèses et la décomposition de la variation sont présentées avec l'infradensité sans transformation c'est-à-dire exprimée en kg/m^3 .

Les estimations et précisions des estimations des effets fixes et des variances des effets « arbre » sont respectivement reportées aux Tableaux 2.8 et 2.9.

Tableau 2.8. Estimation et précision d'estimation des effets fixes du modèle mixte (2.16).

(2.16) : $(ID_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + d \times UC_{ij}^* + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}^*/100 + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \theta_i \times UC_{ij}^* + \varepsilon_{ij}$ où ID_{ij} est l'infradensité, AGE_{ij}^* , l'âge moyen compté depuis la moelle en années, $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne moyenne en millimètres, UC_{ij}^* , l'unité de croissance en années, centrés respectivement sur 70 ans, 0.66 mm^{-1} et 17 ans.

Table 2.8. Estimation and precision of the estimations of the fixed effects in model (2.16).

(2.16) : $(ID_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + d \times UC_{ij}^* + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}^*/100 + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \theta_i \times UC_{ij}^* + \varepsilon_{ij}$ where ID_{ij} is basic density, AGE_{ij}^* is age from the pith in years, $(1/LC_{ij})^*$ is the inverse of mean ring width in mm, UC_{ij}^* is growth unit in years, respectively centered on 70 years, 0.66 mm^{-1} and 17 years.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test t	Probabilité
<i>a</i>	5.656	0.033	169.08	< 0.0001
<i>b</i>	-0.785	0.036	-21.57	< 0.0001
<i>c</i>	-0.908	0.058	-15.65	< 0.0001
<i>d</i>	-0.007	0.001	-5.65	< 0.0001

Tableau 2.9. Estimation et précision d'estimation des variances des effets aléatoires du modèle mixte (2.16).

(2.16) : $(ID_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + d \times UC_{ij}^* + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}^*/100 + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \theta_i \times UC_{ij}^* + \varepsilon_{ij}$ où ID_{ij} est l'infradensité, AGE_{ij}^* , l'âge moyen compté depuis la moelle en années, $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne moyenne en millimètres, UC_{ij}^* , l'unité de croissance en années, centrés respectivement sur 70 ans, 0.66 mm^{-1} et 17 ans.

Table 2.9. Estimation and precision of the estimations of random effects variances in mixed model (2.16).

(2.16) : $(ID_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + d \times UC_{ij}^* + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij}^*/100 + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \theta_i \times UC_{ij}^* + \varepsilon_{ij}$ where ID_{ij} is basic density, AGE_{ij}^* is age from the pith in years, $(1/LC_{ij})^*$ is inverse of mean ring width in mm, UC_{ij}^* is growth unit in years, respectively centered on 70 years, 0.66 mm^{-1} and 17 years.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
$Var(\alpha_i)$	$5.0 \cdot 10^{-2}$	$1.1 \cdot 10^{-2}$	4.71	< 0.0001
$Var(\beta_i)$	$5.5 \cdot 10^{-2}$	$1.3 \cdot 10^{-2}$	4.20	< 0.0001
$Var(\gamma_i)$	$1.2 \cdot 10^{-1}$	$3.3 \cdot 10^{-2}$	3.68	0.0002
$Var(\theta_i)$	$5.4 \cdot 10^{-5}$	$1.7 \cdot 10^{-5}$	3.20	0.0014
$Var(\varepsilon_{ij})$	$4.4 \cdot 10^{-2}$	$1.2 \cdot 10^{-3}$	37.74	< 0.0001

Selon le Tableau 2.8, le paramètre de l'âge depuis la moelle (-0.785) et celui de l'unité de croissance (-0.007 x 100 = -0.700) du modèle d'infradensité sont de même signe et ont le même ordre de grandeur. Cette constatation, combinée au résultat de Dhôte et al. (1997) indiquant que la largeur d'un cerne formé l'année n est constante sous le houppier, implique que la densité de ce cerne est la même tout le long de l'arbre (hors houppier et empatement qui n'ont pas été échantillonnés). Ceci nous conforte dans la cohérence biologique du modèle que nous avons établi et nous laisse penser qu'un modèle plus simple, où AGE et UC seraient remplacés par l'âge de l'arbre au moment de la formation du cerne serait envisageable²³.

c/ Vérification des hypothèses *a priori*

Nous vérifions ici quelques-unes des hypothèses admises *a priori* dans le cas des modèles linéaires. Les estimations des ε_{ij} , ou valeurs résiduelles de l'ajustement (2.16), sont illustrées en fonction des infradensités estimées par le modèle mixte (2.16) en Figure 2.11d. L'histogramme de fréquence des valeurs résiduelles est

²³ Néanmoins, cette similitude au niveau général entre le paramètre de l' AGE et celui de l' UC ne se retrouve pas au niveau individuel puisque $Cov(\beta_i, \theta_i)$ est non significativement différente de zéro (Tableau 2.6).

illustré en Figure 2.12. L'observation graphique des valeurs résiduelles du modèle mixte (2.16) en fonction des infradensités estimées par le modèle en Figure 2.11d indique que la moyenne des valeurs résiduelles est nulle ($E(\varepsilon_{ij}) = 0$) et que leur variance est sensiblement constante lorsque l'infradensité estimée augmente ($Var(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2$). La Figure 2.12 indique que les valeurs résiduelles sont normalement distribuées. Les représentations graphiques des valeurs résiduelles en fonction des variables explicatives, c'est-à-dire l'âge depuis la moelle, la largeur de cerne et l'unité de croissance, en Figures 2.11a, b et c, respectivement, indiquent que la forme adoptée pour les variables introduites dans le modèle est correcte. Le contraire pourrait être affirmé, par exemple, si les valeurs résiduelles étaient systématiquement positives pour un âge depuis la moelle faible et systématiquement négatives pour un âge depuis la moelle élevé.

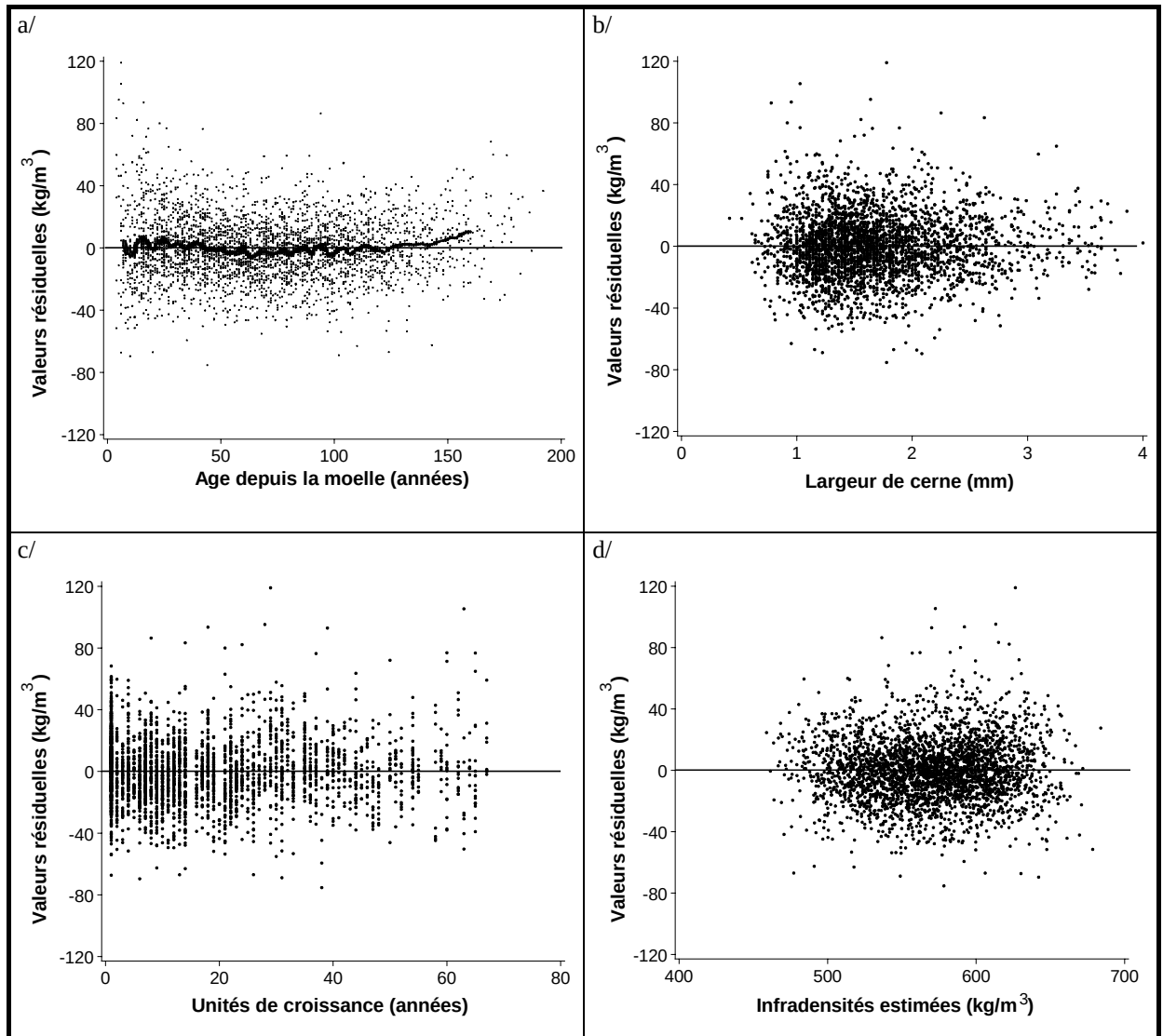


Figure 2.11. Valeurs résiduelles du modèle mixte d'infradensité (2.16) en fonction de a/ l'âge depuis la moelle, b/ la largeur de cerne, c/ l'unité de croissance, d/ les infradensités estimées par le modèle mixte (2.16).

i/ les valeurs résiduelles sont obtenues après ajustement du modèle (2.16) sur les échantillons de duramen uniquement ($n=3086$),

iii/ le trait gras de la Figure 2.11a représente la moyenne mobile sur 45 observations.

Figure 2.11. Residuals of the basic density mixed model (2.16) versus a/ age from the pith, b/ ring width, c/ growth unit and d/ estimated basic densities.

i/ only heartwood samples were used to adjust model (2.16) ($n=3086$); ii/ the bold line on Figure 2.11a represents the moving average computed on 45 observations.

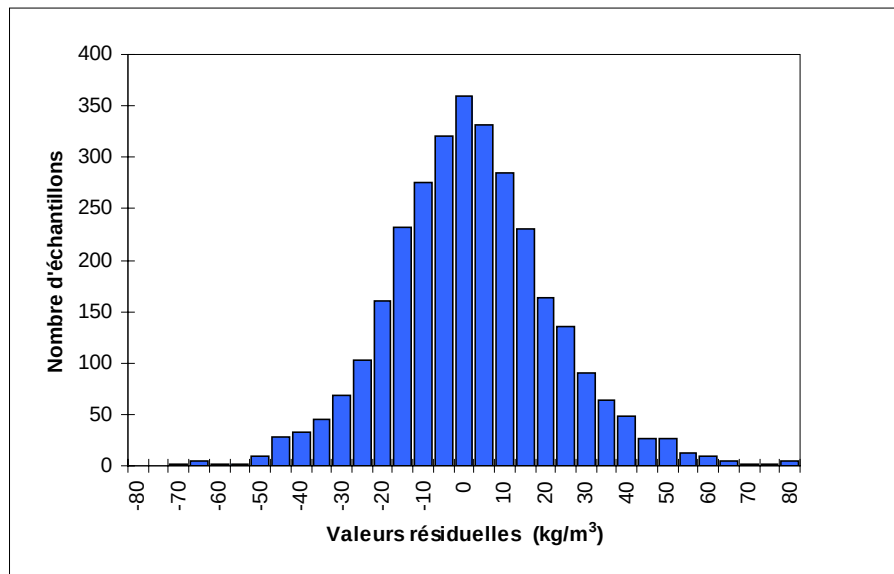


Figure 2.12. Histogramme de fréquence des valeurs résiduelles du modèle mixte d'infradensité (2.16)

Figure 2.12. Histogram of residuals of basic density mixed model (2.16).

2.4.1.2. Décomposition de la variation totale dans le modèle mixte d'infradensité

Afin d'identifier l'importance relative des différentes parties du modèle mixte, les variations totales de l'infradensité sont décomposées dans le Tableau 2.10 selon i/ les variations expliquées par les effets fixes, ii/ les variations dues aux effets « arbre » aléatoires et iii/ les variations résiduelles.

Tableau 2.10. Décomposition de la variation totale dans le modèle mixte d'infradensité (2.16).

i/ la décomposition de la variation totale a été obtenue par application de la formule (2.12) (Hervé, 1996) ; ii/ le modèle d'infradensité (2.16) a été ajusté sur le duramen uniquement ($n = 3086$).

Table 2.10. Decomposition of the total variation according to basic density mixed model (2.16).

i/ the decomposition of the total variation has been performed according to formula (2.12) (Hervé, 1996); ii/ model (2.16) was adjusted only on heartwood samples ($n=3086$).

Source de variation	Variations (kg/m^3) ²	Pourcentage (%)
Variations expliquées par les effets fixes	1348	52
Variations dues aux effets « arbre » aléatoires	504	20
Variations dues à l'interaction « arbre x AGE »	84	3
Variations dues à l'interaction « arbre x LC »	61	2
Variations dues à l'interaction « arbre x UC »	145	6
Variations résiduelles	443	17
Somme des contributions	2585	100

note : les variations dues à l'effet « arbre » pur correspondent aux variations d'infradensité lorsque l'on change d'arbre sans changer d'âge, de largeur de cerne et d'unité de croissance ; les variations dues aux interactions « arbre x {AGE, LC, UC} » correspondent aux variations supplémentaires d'infradensité lorsque l'on change à la fois d'arbre et de position dans l'arbre.

note: variations due to the random "tree" effect correspond to basic density variations when changing tree at fixed age from the pith, ring width and growth unit; variations due to the interactions "tree x (AGE, LC, UC)" correspond to additional basic density variations when changing both tree and position in the tree.

Avec trois variables explicatives qui sont l'âge depuis la moelle, la largeur de cerne et l'unité de croissance, le modèle mixte explique 83% des variations totales d'infradensité (et 52% pour les effets fixes communs à tous les arbres). L'importance de chaque variable explicative est évaluée en regardant de combien chute la variation due aux effets fixes lorsque l'une des variables est supprimée du modèle (Hervé, 1999). Une telle analyse indique que l'âge depuis la moelle explique environ 2/3, la largeur de cerne environ 1/3 et l'unité de croissance un faible pourcentage de la variation due aux effets fixes²⁴. Une fois les effets de l'âge, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance pris en compte, 31% de la variation totale est due à la variabilité entre les arbres. Il est possible de décomposer plus en détail les variations dues aux effets « arbre » aléatoires. Les variations d'infradensité dues à l'effet « arbre » pur (i.e. variations lorsque l'on change d'arbre sans changer d'âge, de largeur de cerne et d'unité de croissance) représentent 20% des variations totales soit une variance de 504 (kg/m^3)². Les variations d'infradensité lorsque l'on change à la fois d'arbre et de position dans l'arbre, appelées interactions « arbre x {AGE, LC, UC} », représentent 11% des variations totales soit une variance de 290 (kg/m^3)² (somme des variations dues aux interactions « arbre x AGE »,

²⁴ Cette analyse prend en compte i/ les variations dans l'échantillonnage des variables AGE et UC et ii/ leur effet sur l'infradensité. Si les effets de AGE et UC sur l'infradensité sont de même ampleur (Tableau 2.8), leur variation propre est différente, l'échantillonnage étant plus intense en direction radiale qu'en direction longitudinale ($\overline{AGE} = 70$ ans et $\sigma_{AGE} = 39$ ans ; $\overline{UC} = 17$ ans et $\sigma_{UC} = 16$ ans). Ainsi, comparativement à AGE, UC explique quelques pour-cent seulement des variations d'infradensité dues aux effets fixes.

« arbre x 1/LC, « arbre x UC » présentées au Tableau 2.10). Enfin, la variabilité résiduelle ne participe que pour 17% à la variation totale d'infradensité.

En particulier, les variations d'infradensité dues à l'interaction « arbre x UC » représentent 19% des variations inter-arbre. Ce pourcentage indique que les études de variabilité réalisées à un seul niveau de hauteur négligent 19% de la variabilité inter-arbre.

2.4.1.3. Conclusions sur l'analyse et la modélisation des variabilités intra- et inter-arbre de l'infradensité à plusieurs hauteurs

Le modèle mixte d'infradensité a été construit en deux étapes. Tout d'abord, les variables explicatives constituant la partie fixe du modèle ont été sélectionnées en comparant par des ajustements arbre par arbre, sur nos données d'infradensité, la qualité prédictive des variables explicatives de modèles de densité précédemment élaborés dans la bibliographie. Nous avons ainsi sélectionné l'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne. L'effet de la hauteur a ensuite été introduit dans le modèle sous la forme de l'unité de croissance (en années). Une fois pris en compte les effets de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance, nous avons mis en évidence une différence importante d'infradensité entre l'aubier et le duramen. Nous avons alors choisi de supprimer de notre analyse les échantillons possédant de l'aubier. La partie aléatoire du modèle mixte a ensuite été construite en choisissant la structure de la matrice de variance des effets « arbre » et la structure des variations résiduelles. Le modèle mixte ainsi construit a mis en évidence trois sources de variation de l'infradensité du bois : i/ les variations expliquées par l'âge depuis la moelle, la largeur de cerne et l'unité de croissance, ii/ les variations dues aux effets « arbre » aléatoires et iii/ les variations résiduelles qui représentent respectivement 52%, 31% et 17% des variations totales. La partie déterministe du modèle (commune à tous les arbres) indique que l'infradensité décroît lorsque l'âge depuis la moelle et l'unité de croissance augmentent et qu'elle augmente avec la largeur de cerne. La partie du modèle « propre à chaque arbre » nous apprend que les études de variabilité réalisées à un seul niveau de hauteur négligent 19% de la variabilité inter-arbre.

2.4.2. Analyse et modélisation des variabilités intra- et inter-arbre à 1m30 sur 82 arbres de la densité à l'état sec à l'air à l'échelle du cerne

Le propos de ce paragraphe est d'analyser et de modéliser la densité à l'échelle des cernes annuels à 1m30 de hauteur sur 82 chênes. L'analyse qui suit a été effectuée sur l'échantillonnage E2 présenté au paragraphe 2.3.3. La structure de ce paragraphe 2.4.2 est identique à celle du paragraphe 2.4.1, un modèle mixte étant élaboré en construisant ses parties fixe et aléatoire.

2.4.2.1. Construction du modèle linéaire mixte

Nous rappelons que les résultats présentés ci-après sont valables sur la moyenne des densités ayant le même âge depuis la moelle et provenant de deux rayons diamétralement opposés (paragraphe 2.3.4.).

2.4.2.1.1. Construction de la partie fixe

a/ Effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne

L'âge depuis la moelle et l'inverse de la largeur de cerne ont été sélectionnés selon les mêmes critères que ceux présentés au paragraphe 2.4.1.2.1. La texture du cerne, qui apparaît en tant que variable explicative des modèles de densité du bois d'Eyono Owoundi (1992) et de Bergès (1998), n'a pas été sélectionnée. En effet, le modèle que nous élaborons à vocation d'être connecté aux modèles de croissance dont les sorties ne fournissent pas la texture du cerne mais, entre autres, l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne. Cependant, nous ne négligeons pas l'apport explicatif que peut représenter la texture puisque dans le chapitre 6 nous interpréterons en terme d'anatomie le modèle de densité élaboré ci-après.

Les variations individuelles de la densité à l'état sec à l'air (D_{ij}) sont donc modélisées pour le $i^{\text{ème}}$ arbre au $j^{\text{ème}}$ cerne par :

$$(2.17) \quad D_{ij} = a_i + b_i \times AGE_{ij} + c_i / LC_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

avec AGE_{ij} , l'âge compté depuis la moelle et LC_{ij} , la largeur de cerne.

b/ Effet de l'âge de duraminisation²⁵

Les moyennes par classe d'âge depuis le cambium des résidus de l'ajustement (2.17) sont représentées en fonction de l'âge depuis le cambium en Figure 2.13. Cette représentation nous permet de comparer, à mêmes âge depuis la moelle et largeur de cerne, les densités des cernes d'aubier et de duramen. La Figure 2.13 nous indique que les cernes d'aubier sont systématiquement moins denses que les cernes de duramen, toutes

²⁵ Un effet de l'âge depuis le cambium sur la densité du bois (en tenant compte de l'effet de l'âge depuis la moelle) impliquerait que la densité d'un cerne donné (hors aubier) évolue à mesure du vieillissement de l'arbre. Si tel était le cas, cela supposerait que ce cerne pourrait connaître avec le temps i/ une évolution des proportions, taille et/ou épaisseur des parois de ses éléments anatomiques et/ou ii/ une évolution des dépôts d'extractibles dans ses éléments anatomiques comme lors de sa duraminisation. Nous pouvons raisonnablement exclure ces deux hypothèses : la première parce qu'à une telle position dans l'arbre, il n'existe plus aucun moteur susceptible de faire évoluer les éléments anatomiques ; la

choses égales par ailleurs c'est-à-dire comparés à même âge depuis la moelle et même largeur de cerne comme l'avait observé Klumpers (1994) par une approche non modélisatrice.

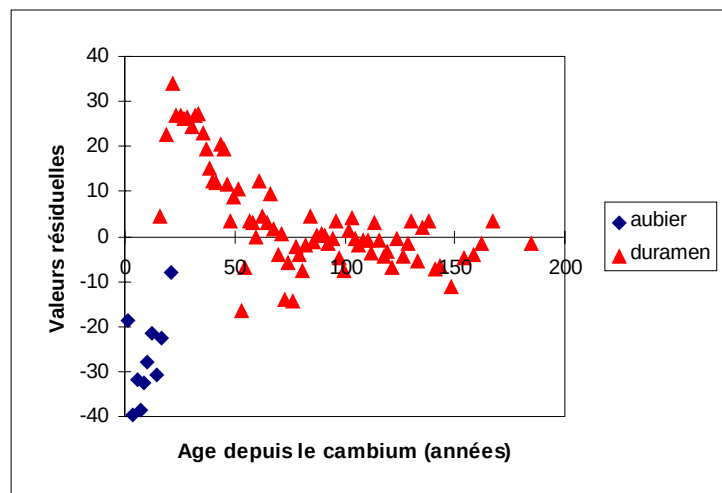


Figure 2.13. Effet de l'âge compté depuis le cambium sur la densité du cerne à l'état sec à l'air, une fois enlevés les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne.

i/ l'ordonnée représente les valeurs résiduelles du modèle (2.17) ajusté sur l'ensemble des échantillons ($n = 11838$) ;

ii/ chaque point représente la moyenne par classe d'âge depuis le cambium d'environ 131 observations.

Figure 2.13. Effect of age from the cambium on the residuals of the fit giving air-dry wood density at ring level from age from the pith and ring width.

i/ Y-axis represents the residuals of model (2.17) adjusted on the whole sampling ($n=11838$); ii/ each point represents the mean on 131 observations by each age from the cambium class.

La différence entre la densité estimée par le modèle et la densité mesurée pour les cernes d'aubier nous donne une idée de l'impact sur la densité du bois du dépôt d'extractibles consécutif au phénomène de duraminisation. La différence de densité entre les cernes d'aubier et de duramen est ici égale à 30 kg/m^3 (i.e. moyenne des moyennes par arbre des valeurs résiduelles pour les cernes d'aubier). Nous avons en outre remarqué que les différences de densité à mêmes âge depuis la moelle et largeur de cerne entre les cernes d'aubier et de duramen étaient très variables selon les arbres. Cette constatation s'accorde bien avec les résultats de Klumpers (1994) et de Snackers et al. (2000) qui ont mis en évidence un effet « arbre » très significatif sur la concentration en extractibles.

La structure particulière des valeurs résiduelles illustrée en Figure 2.13 indique également que le modèle choisi n'est pas correct pour les cernes d'aubier et les cernes du duramen externe. L'exemple de l'arbre n°2371, illustré en Figure 2.14a et b, permet de comprendre pourquoi les valeurs résiduelles sont négatives pour les cernes d'aubier et positives pour les cernes de duramen externe. L'effet linéaire de l'âge depuis la moelle n'est donc pas adapté aux valeurs de densité lorsque les cernes d'aubier sont inclus dans l'analyse.

seconde parce que l'augmentation de densité des tissus n'est plus observée une fois le cerne duraminisé (se reporter aux Figures 6.7 et 6.8).

Ceux-ci sont donc supprimés de notre échantillonnage²⁶. Une fois supprimés les cernes d'aubier²⁷, le modèle (2.17) est de nouveau ajusté individuellement et les résidus de l'ajustement sont représentés en fonction de l'âge de duraminisation (*i.e.* âge depuis la limite aubier - duramen) en Figure 2.15.

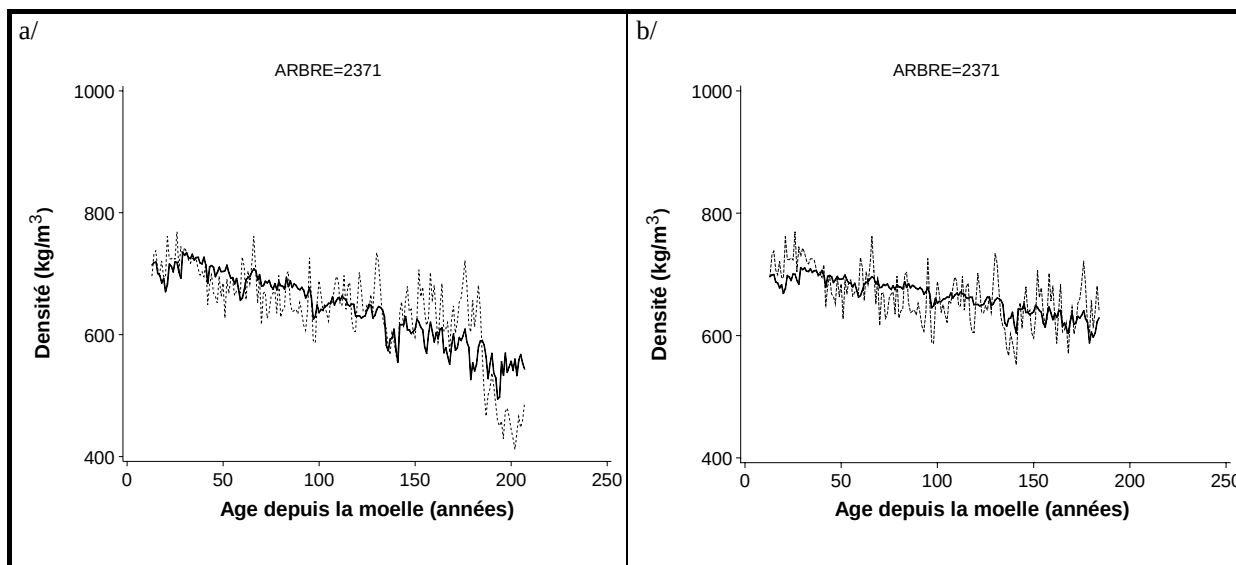


Figure 2.14. Variations en fonction de l'âge depuis la moelle des densités à l'état sec à l'air mesurées et estimées par le modèle individuel (2.17) pour un arbre de l'échantillonnage a/ lorsque les cernes d'aubier sont inclus et b/ lorsque les cernes d'aubier sont exclus.

Les traits pointillés représentent la densité mesurée et les traits gras représentent la densité estimée par le modèle (2.17).

Figure 2.14. Measured and estimated air-dry density versus age from the pith for a tree out of the sampling when a/sapwood rings are included and b/sapwood rings are excluded.

Dotted lines represent measured density and bold lines represent density estimated by model (2.17).

²⁶ La limite aubier / duramen a été déterminée grâce à l'examen visuel de la couleur du bois (Dhôte et al., 1997).

²⁷ La suppression des cernes d'aubier se justifiera en particulier lorsque nous étudierons l'effet de la date de formation des cernes sur la densité au chapitre 3. Les cernes d'aubier auraient introduit un biais dans l'échantillonnage sachant que ceux-ci, significativement moins denses que les cernes de duramen, sont uniquement présents dans la classe de date la plus récente.

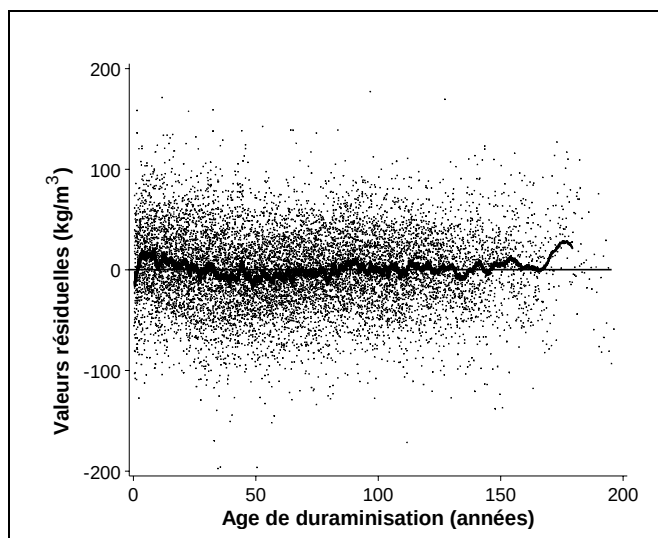


Figure 2.15. Effet de l'âge compté depuis la limite aubier - duramen sur la densité à l'état sec à l'air, une fois enlevés les effets de l'âge depuis le moelle et de la largeur de cerne.

i/ les valeurs résiduelles sont obtenues en ajustant le modèle (2.17) sur les cerne de duramen uniquement ($n=10427$), ii/ le trait gras représente la moyenne mobile sur 90 observations.

Figure 2.15. Effect of age from the sapwood/heartwood limit on the residuals of the fit between air-dry wood density and radial growth criteria (age from the pith and ring width).

i/ the residuals are those gained using model (2.17) with only heartwood rings ($n=10427$); ii/ bold line represents the moving average on 90 observations.

L'âge de duraminisation influence légèrement la densité, une fois enlevés les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne. Cependant, le gain obtenu lorsque l'âge de duraminisation est introduit dans le modèle (2.17b) (sous la forme d'un monôme de degré 2), en termes de coefficient de détermination et d'écart type résiduel, est relativement faible comme l'indique le Tableau 2.11. Par conséquent, l'âge de duraminisation n'est pas sélectionné et les variables explicatives des variations de la densité sont uniquement i/ l'âge depuis la moelle et ii/ l'inverse de la largeur de cerne.

Tableau 2.11. Comparaison des coefficients de détermination et des écarts type résiduels moyens de deux modèles de densité du bois pour évaluer l'influence de l'âge de duraminisation (AGE_DUR) sur la densité du bois.

i/ les variables explicatives du modèle (2.17) sont AGE et $1/LC$; ii/ les variables explicatives du modèle (2.17b) sont AGE , $1/LC$ et AGE_DUR^2 ; iii/ les deux modèles ont été ajustés arbre par arbre sur les échantillons de duramen uniquement ($n=10427$).

Table 2.11. Comparison of determination coefficients and Root Mean Square Error for two wood density models to evaluate the effect of age from the sapwood/heartwood limit on wood density.

i/ the explanatory variables in model (2.17) are age from the pith and the inverse of ring width; ii/ the explanatory variables in model (2.17b) are age from the pith, the inverse of ring width and age from the sapwood/heartwood limit; iii/ both models were adjusted tree by tree only on heartwood rings ($n=10427$).

	Coefficient de détermination moyen	Ecart type résiduel moyen (kg/m^3)
Modèle (2.17)	0.60	39.3
Modèle (2.17b)	0.64	37.6

2.4.2.1.2. Construction de la partie aléatoire

Nous déclarons que chaque paramètre individuel du modèle (2.17) est une variable aléatoire et qu'il s'écrit :

$$(2.18a, b, c) \quad a_i = a + \alpha_i, b_i = b + \beta_i, c_i = c + \gamma_i,$$

avec a, b, c , respectivement la valeur moyenne de a_i, b_i, c_i sur l'ensemble des arbres, et $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i$, les écarts, propres à l'arbre, par rapport à leur moyenne. Le modèle mixte s'écrit alors :

$$(2.19) \quad D_{ij} = a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

où D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air du $j^{\text{ème}}$ cerne dans le duramen du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE_{ij} , son âge compté depuis la moelle et LC_{ij} , sa largeur de cerne. Les variations résiduelles, ε_{ij} , sont supposées suivre $N(0, \sigma^2)$. Les effets « arbre », $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i$, sont des variables aléatoires centrées et corrélées entre elles selon une matrice de variance - covariance G .

La partie aléatoire du modèle mixte est construite ci-après en comparant plusieurs matrices de variance - covariance des effets « arbre » et en testant d'éventuelles corrélations entre les valeurs résiduelles.

a/ Structure de la matrice de variance - covariance des effets « arbre »

Plusieurs modèles de densité différant uniquement par leur matrice de variance - covariance des effets « arbre » sont comparés entre eux au Tableau 2.12.

Tableau 2.12. Comparaison de modèles issus du modèle (2.19) différant par la structure de leur matrice de variance - covariance.

i/ plus la valeur du critère d'Akaike est grande (en valeur algébrique) et plus la variance résiduelle est faible, meilleur est le modèle ; ii/ une différence entre critères d'Akaike de plus de deux unités est significative ; iii/ la densité à l'état sec à l'air a été divisée par 100 afin d'éviter des problèmes d'instabilité numérique (Le Moguédec, 2000a).

Table 2.12. Comparison of the models derived from model (2.19) and differing only by the structure of their variance-covariance matrix.

i/ the higher is the value of Akaike criterion and the lower is the residual variance, the better is the model; ii/ a difference of two units between values of Akaike criteria is regarded as significant; iii/ basic density has been divided by 100 for numerical stability reasons (Le Moguédec, 2000a).

Matrice de variance - covariance	6 paramètres (complète)	4 paramètres (moins $\text{Cov}(\alpha_i, \gamma_i)$ et $\text{Cov}(\beta_i, \gamma_i)$)	3 paramètres (diagonale)
Variance résiduelle	0.1617	0.1617	0.1617
Critère d'Akaike	-5717	-5715	-5715

En nous basant sur les valeurs du critère d'Akaike et de la variance résiduelle, nous sélectionnons donc le modèle mixte avec une matrice de variance - covariance diagonale.

b/ Autocorrélation des valeurs résiduelles

Selon Becker et al. (1994) pour *Quercus petraea* et Ryan et al. (1994) pour *Acer saccharum*, les largeurs de cernes successifs ne sont pas indépendantes entre elles mais corrélées positivement selon un processus autorégressif d'ordre 1 ($\rho = 0.89$ selon Ryan et al.). Bien que notre modèle de densité tienne compte de l'effet de la largeur des cernes, nous avons voulu tester si ce processus d'autocorrélation se retrouvait pour la densité de cernes successifs.

Deux modèles, différant entre eux seulement par leur partie résiduelle, sont comparés dans le Tableau 2.13. Une fois les effets de l'âge et de la largeur de cerne pris en compte par les deux modèles, le premier modèle suppose que la densité de l'année n est indépendante de la densité de l'année $(n-1)$, alors que le second modèle suppose que les densités des deux années consécutives sont corrélées selon un processus autorégressif d'ordre 1.

Tableau 2.13. Comparaison de modèles issus du modèle (2.19) différant par la structure de la matrice des valeurs résiduelles.

i/ plus la valeur du critère d'Akaike est grande (en valeur algébrique), meilleur est le modèle, une différence entre critères d'Akaike de plus de deux unités étant significative ; ii/ la densité a été divisée par 100 afin d'éviter des problèmes d'instabilité numérique (Le Moguédec, 2000a) ; iii/ *** correspond à une corrélation significative à 1/1000.

Table 2.13. Comparison of models derived from model (2.19) and differing only by the structure of their matrix of error terms.

i/ the higher is the value of Akaike criterion, the better is the model, a difference of two units between values of Akaike criteria being regarded as significant; ii/ basic density has been divided by 100 for numerical stability reasons (Le Moguédec, 2000a); iii/ *** corresponds to a correlation significant at 1/1000.

Structure de la matrice des variations résiduelles	Autocorrélation	Critère d'Akaike	Variance résiduelle	$Var(\alpha_i)$
$\text{var}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i(j+1)}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$	–	-5715	0.1617	0.2254
$\text{var}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i(j+1)}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix}$	0.54***	-4101	0.1717	0.2184

Selon le Tableau 2.13, la corrélation entre les densités de deux cernes jointifs, à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés, est égale à 0.54 et est déclarée significative à 1/1000. La prise en compte de l'autocorrélation améliore nettement la qualité du modèle selon les valeurs du critère d'Akaike (-5715 sans autocorrélation contre -4101 avec autocorrélation). Nous notons en parallèle une légère diminution des variances dues aux effets aléatoires (en particulier $Var(\alpha_i) = 0.2254$ contre 0.2184) et une légère augmentation de la variance résiduelle (0.1617 contre 0.1717), ce qui est un effet courant de l'introduction d'une autocorrélation (Hervé, comm. pers.). En revanche, le diagnostic sur les différents effets, fixes et aléatoires, est le même quelle que soit la structure des valeurs résiduelles (résultats non illustrés). Le modèle prenant en compte l'autocorrélation des erreurs est donc sélectionné.

2.4.2.1.3. Modèle mixte sélectionné

a/ Structure du modèle mixte sélectionné

Le modèle mixte de densité retenu est donc de la forme :

$$(2.19) \quad D_{ij} = a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_i) & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_i) \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i(j+1)}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix},$$

où D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air du $j^{\text{ème}}$ cerne dans le duramen du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE_{ij} , son âge compté depuis la moelle et LC_{ij} , sa largeur de cerne.

b/ Ajustement du modèle sélectionné

L'ajustement du modèle mixte sélectionné de densité donne le résultat suivant :

$$(2.19) \quad (D_{ij}/100) = 7.150 - 1.273 (AGE^*_{ij}/100) - 1.188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.218 & 0 & 0 \\ 0 & 0.141 & 0 \\ 0 & 0 & 0.101 \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i(j+1)}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix} \text{ où } \sigma^2 = 0.172 \text{ et } \rho = 0.542.$$

D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air en kg/m^3 du $j^{\text{ème}}$ cerne dans le duramen du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE^*_{ij} , l'âge compté depuis la moelle en années et $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne en millimètres, tous deux centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 76$ ans et $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$). La densité, D_{ij} , et l'âge depuis la moelle, AGE_{ij} , sont divisés par 100 afin d'éviter des problèmes d'instabilité numérique (Le Moguédec, 2000a). Les résultats de l'ajustement sont présentés en tenant compte de cette transformation. En revanche, la vérification des hypothèses et la décomposition de la variation sont présentées avec la densité sans transformation c'est-à-dire exprimée en kg/m^3 .

Les estimations et précisions d'estimation des effets fixes et des variances des effets « arbre » sont respectivement reportées aux Tableaux 2.14 et 2.15.

Tableau 2.14. Estimation et précision d'estimation des effets fixes du modèle mixte (2.19).

(2.19) : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$ où D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air, AGE_{ij}^* , l'âge compté depuis la moelle en années, $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne en millimètres centrés respectivement sur 76 ans et 0.66 mm^{-1} .

Table 2.14. Estimation and precision of the estimation of the fixed effects in model (2.19).

(2.19) : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$ where D_{ij} corresponds to air-dry wood density, AGE_{ij}^* , to age from the pith in years, $(1/LC_{ij})^*$, to the inverse of ring width in mm, respectively centered on 76 years and 0.66 mm^{-1} .

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test t	Probabilité
a	7.150	0.052	136.21	< 0.0001
b	-1.273	0.047	-26.94	< 0.0001
c	-1.188	0.041	-28.80	< 0.0001

Tableau 2.15. Estimation et précision d'estimation des variances des effets aléatoires du modèle mixte (2.19).

(2.19) : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$ où D_{ij} est la densité à l'état sec à l'air, AGE_{ij}^* , l'âge compté depuis la moelle en années, $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne en millimètres centrés respectivement sur 76 ans et 0.66 mm^{-1} .

Table 2.15. Estimation and precision of the estimation of random effects variances in model (2.19).

(2.19) : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$ where D_{ij} corresponds to air-dry wood density, AGE_{ij}^* , to age from the pith in years, $(1/LC_{ij})^*$, to the inverse of ring width in mm, respectively centered on 76 years and 0.66 mm^{-1} .

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
$\text{Var}(\alpha_i)$	0.218	0.035	6.16	< 0.0001
$\text{Var}(\beta_i)$	0.141	0.029	4.80	< 0.0001
$\text{Var}(\gamma_i)$	0.101	0.022	4.66	< 0.0001
ρ	0.542	0.009	60.70	< 0.0001
$\text{Var}(\varepsilon_{ij})$	0.172	0.003	50.00	< 0.0001

En moyenne sur les 82 chênes, la densité à l'état sec à l'air décroît avec l'âge et augmente avec la largeur de cerne, le paramètre de l'âge, b , étant égal à -1.273 et celui de l'inverse de la largeur de cerne, c , étant égal à -1.188 (Tableau 2.14). Le modèle mixte (2.19) estime également la variance de chacun des paramètres de régression considérés comme des variables aléatoires. Par exemple, la valeur initiale, a , de la densité divisée par 100, a pour moyenne $a = 7.150$ et pour variance $\text{Var}(\alpha_i) = 0.218$. Le Tableau 2.15 indique que la variance de chacun des paramètres est statistiquement différente de zéro ($p < 0.0001$) et, par conséquent, que chacun des paramètres est différent selon les arbres. La variation des paramètres de régression représente la variation inter-arbre de la densité du bois à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés. Cette variation due à l'effet « arbre » sera quantifiée ultérieurement et son importance sera comparée à la variation expliquée par les effets fixes et à la variation résiduelle. La Figure 2.16 illustre, pour quatre arbres de l'échantillonnage, la qualité prédictive du modèle (2.19) en superposant les densités mesurées et estimées.

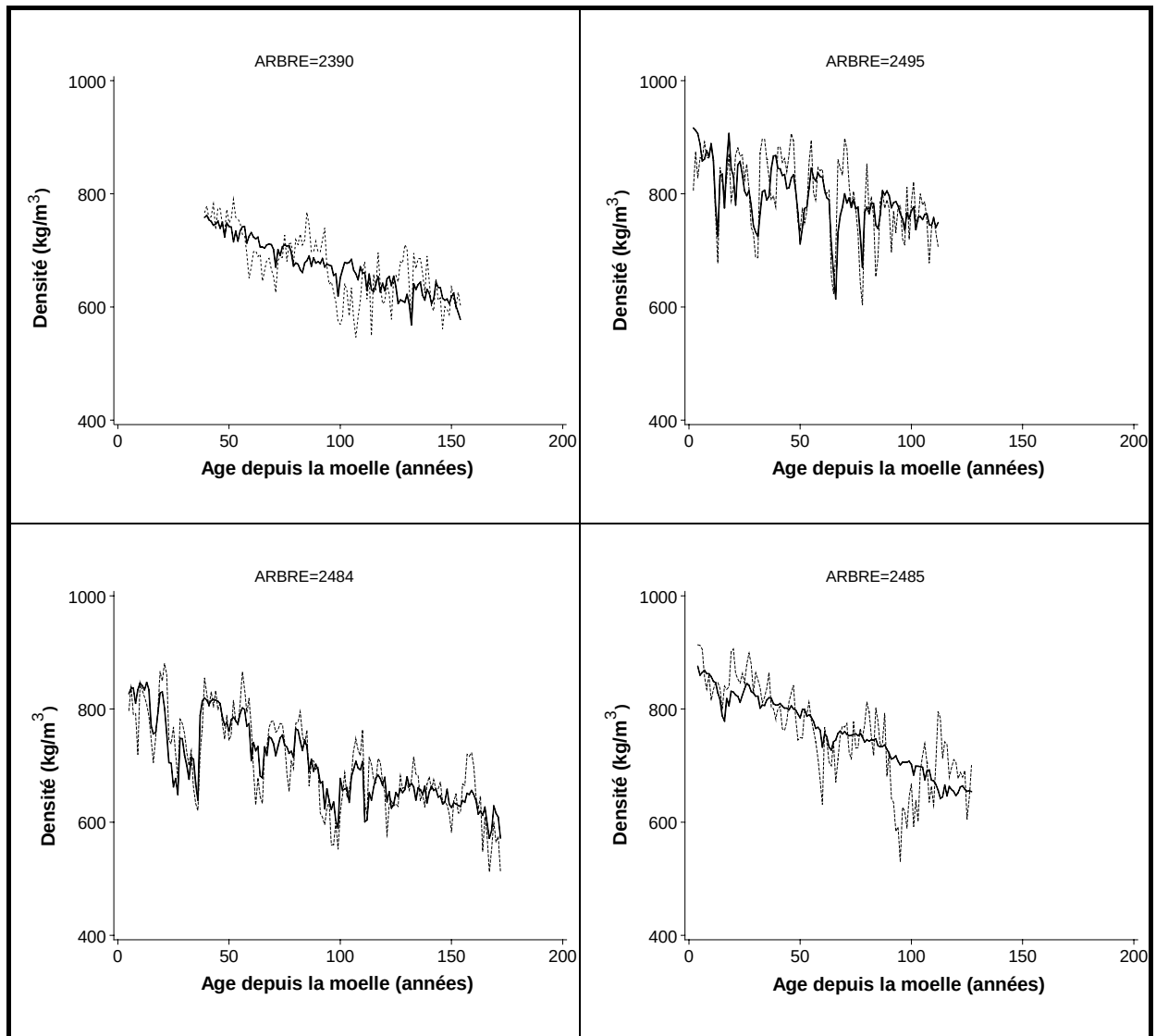


Figure 2.16. Evolution de la moelle à l'aubier (aubier exclu) de la densité à l'état sec à l'air pour quatre arbres de l'échantillonnage.

i/ les traits pointillés représentent la densité mesurée et les traits gras représentent la densité estimée par le modèle (2.19) ;
 iii/ les arbres n°2390 et n°2485 sont des cas démonstratifs d'une forte autocorrélation des valeurs résiduelles.

Figure 2.16. Air-dry wood density variations from pith to sapwood limit (sapwood excluded) for four trees out of the sampling.

i/ dotted lines represent measured density and bold lines represent density estimated by model (2.19); iii/ the trees n°2390 and n°2485 exhibit highly autocorrelated residuals.

c/ Vérification des hypothèses *a priori* sur les valeurs résiduelles intra-arbre

Le nuage des valeurs résiduelles en fonction des valeurs estimées par le modèle (2.19), illustré en Figure 2.17, ne présente pas de structure particulière. Les postulats d'homoscédasticité et de moyenne nulle pour les valeurs résiduelles du modèle (2.19) semblent donc vérifiés. La Figure 2.18 indique que les valeurs résiduelles sont normalement distribuées.

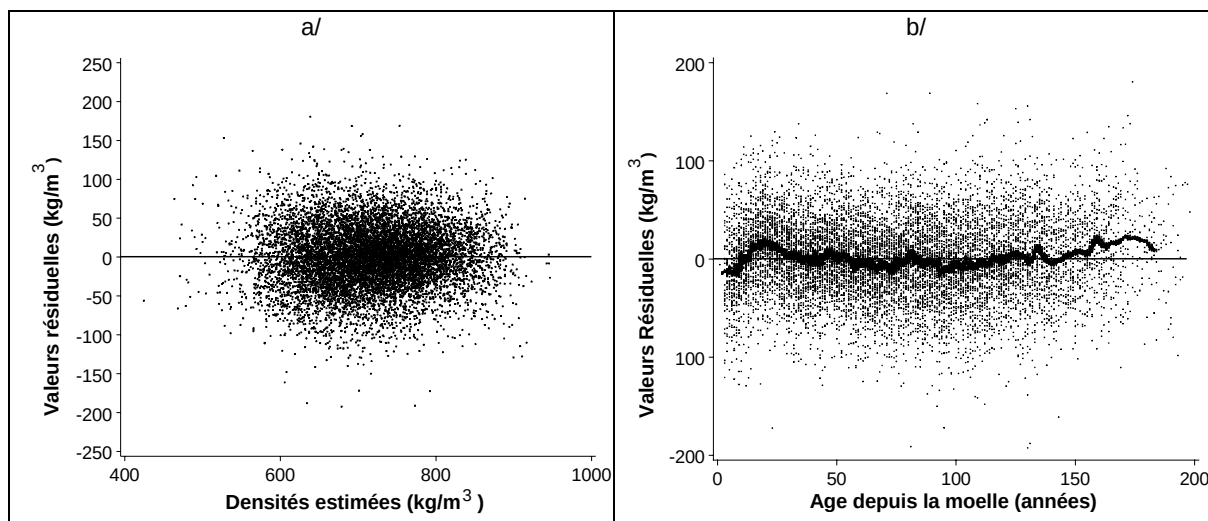


Figure 2.17. Valeurs résiduelles en fonction a/ des densités estimées par le modèle mixte (2.19) et b/ de l'âge depuis la moelle.

i/ les valeurs résiduelles ont été obtenues après ajustement du modèle (2.19) sur les cernes de duramen uniquement ($n=10427$) ; ii/ le trait de la Figure b représente la moyenne mobile sur 90 observations.

Figure 2.17. Residuals versus a/ estimated densities by mixed model (2.19) and b/ age from the pith.

i/ model (2.19) was adjusted only with the heartwood rings ($n=10427$); ii/ the bold line on Figure b represents the moving average on 90 observations.

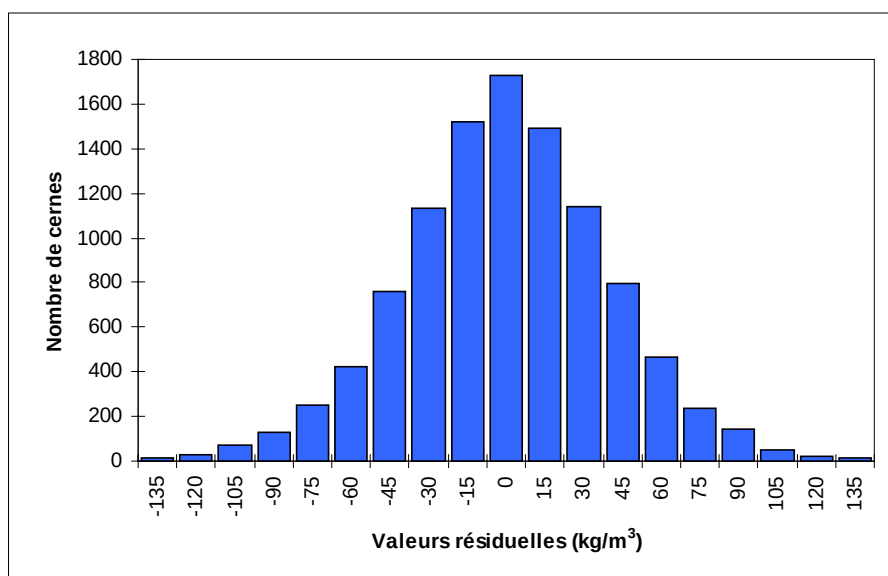


Figure 2.18. Histogramme de fréquence des valeurs résiduelles du modèle mixte (2.19) de la densité à l'état sec à l'air.

Figure 2.18. Histogram of residuals of air-dry wood density mixed model (2.19).

d/ Distribution des effets « arbre »

Les distributions des paramètres individuels $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\rho}_i$ du modèle (2.19) (obtenus par la méthode du BLUP - formule 2.11b du paragraphe 2.3.5.1) sont illustrées en Figures 2.19a, b et c.

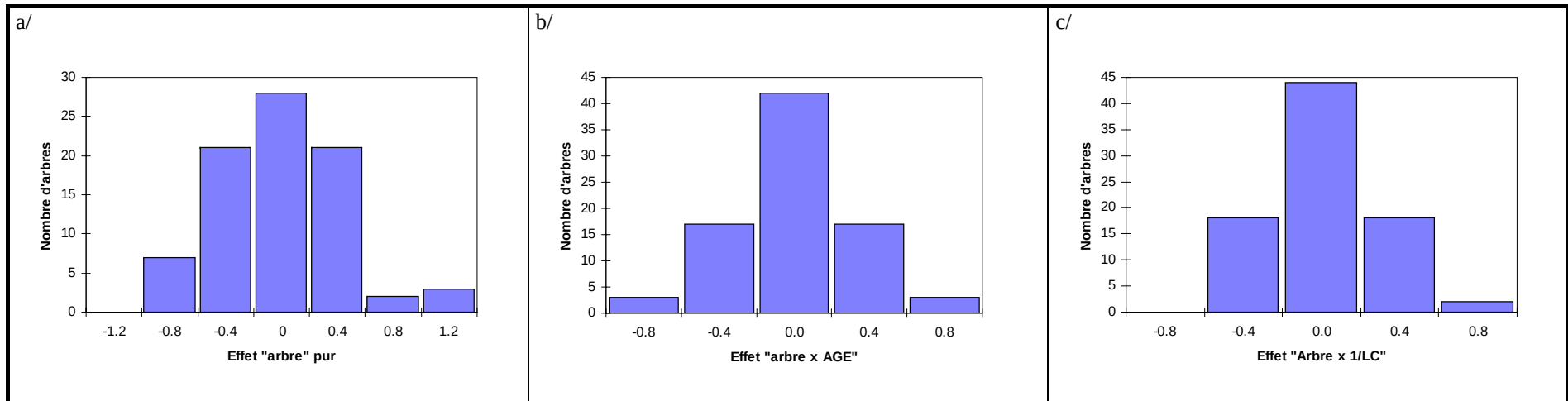


Figure 2.19. Distributions des paramètres individuels a/ $\bar{\alpha}_i$, b/ $\bar{\beta}_i$ et c/ $\bar{\gamma}_i$ du modèle (2.19).

Le modèle de densité est le suivant : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE^*_{ij}/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$.

Figure 2.19. Histogram of the individual parameters a/ $\bar{\alpha}_i$, b/ $\bar{\beta}_i$ and c/ $\bar{\gamma}_i$ of model (2.19).

Wood density model is : $(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE^*_{ij}/100) + c (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$.

Les distributions des effets « arbre » se rapprochent de distributions normales si ce n'est la distribution de l'effet « arbre » pur, α_i , avec un léger déséquilibre (trois arbres dans la classe centrée sur 1.2 et aucun arbre dans la classe centrée sur -1.2). Mais nous n'observons pas dans les distributions d'individus atypiques très éloignés de la moyenne.

Une Analyse en Composantes Principales, réalisée sur les prédictions des effets « arbre » n'a pas mis en évidence d'arbre atypique (résultats non présentés). L'échantillonnage des 82 arbres ne comprend donc certainement pas de chêne paradoxal qui se serait distingué par des paramètres individuels particuliers (*i.e.* forte décroissance de la densité en fonction de l'âge depuis la moelle et faible augmentation en fonction de la largeur de cerne).

2.4.2.2. Décomposition de la variation totale

Afin d'identifier l'importance relative des différentes parties du modèle mixte, les variations totales de la densité à l'état sec à l'air sont décomposées dans le Tableau 2.16 selon i/ les variations expliquées par les effets fixes, ii/ les variations dues aux effets « arbre » aléatoires et iii/ les variations résiduelles. Avec deux variables explicatives qui sont l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne, la partie du modèle commune à tous les arbres explique 48% des variations totales de la densité à l'état sec à l'air. L'âge depuis la moelle explique environ 2/3 et la largeur de cerne environ 1/3 des variations dues aux effets fixes. Les variations non expliquées par l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne se divisent en deux parties : i/ les variations dues aux effets « arbre » et ii/ les variations résiduelles qui représentent respectivement 31% et 21% des variations totales de la densité. L'effet « arbre » traduit le fait que deux arbres ayant une croissance analogue, ont des densités différentes. De nombreux auteurs ont également mis en évidence chez le Chêne des différences de densité entre arbres, une fois les influences de l'âge et de la largeur de cerne prises en compte (Ackermann, 1995; Degron et Nepveu, 1996a; Bergès, 1998 ; Guilley et al., 1999a ; Le Moguédec, 2000b). Les différences individuelles de la densité du bois chez le Chêne ont bien sûr été étudiées avant les années 1990, mais les auteurs concernés ne comparaient pas la densité des arbres en s'affranchissant de la croissance des arbres. Selon le Tableau 2.16, les variations de la densité du bois sont donc dues, par degré d'importance, à la croissance traduite ici par l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne puis à l'effet « arbre ». Bergès (1998) et Guilley et al. (1999a) obtiennent un classement analogue sur un échantillonnage différent avec une même approche statistique. Les variations dues à l'effet « arbre » représentent, selon ces auteurs, de 26 à 37% des variations totales de la densité.

Il est possible de décomposer plus en détail les variations dues aux effets « arbre » aléatoires (Tableau 2.16). Les variations de la densité lorsque l'on change d'arbre sans changer d'âge depuis la moelle et de largeur de cerne, (*i.e.* variations dues à l'effet « arbre » pur) représentent 27% des variations totales soit une variance de $2180(\text{kg/m}^3)^2$. Les variations de densité lorsque l'on change à la fois d'arbre et de position dans l'arbre, appelées interactions « arbre x {AGE, 1/LC} », représentent 4% des variations totales soit une variance de

360 (kg/m³)² (somme des variations dues aux interactions « arbre x AGE » et « arbre x 1/LC présentées au Tableau 2.16).

Tableau 2.16. Décomposition de la variation totale dans le modèle mixte (2.19) de la densité à l'état sec à l'air.

i/ la décomposition de la variation totale a été obtenue par application de la formule (2.12) (Hervé, 1996) ; ii/ le modèle mixte de densité a été ajusté sur le duramen uniquement (n = 10427).

Table 2.16. Decomposition of the total variation according to air-dry wood density mixed model (2.19).

i/ the decomposition of the total variation has been performed according to formula (2.12) (Hervé, 1996); ii/ model (2.19) was adjusted only on heartwood rings (n=10427).

Source de variation		Variations (kg/m ³) ²	Pourcentage (%)
Variations expliquées par les effets fixes		3960	48
Variations dues aux effets « arbre » aléatoires	Variations dues à l'effet « arbre » pur	2180	27
	Variations dues à l'interaction « arbre x AGE »	270	3
	Variations dues à l'interaction « arbre x 1/LC »	90	1
Variations résiduelles		1720	21
Somme des contributions		8220	100

note : les variations dues à l'effet « arbre » pur correspondent aux variations de densité lorsque l'on change d'arbre sans changer d'âge et de largeur de cerne; les variations dues aux interactions « arbre x {AGE, 1/LC} » correspondent aux variations supplémentaires de densité lorsque l'on change à la fois d'arbre et de position dans l'arbre.

note: variations due to the random "tree" effect correspond to density variations when changing tree at fixed age from the pith and ring width; variations due to the interactions "tree x (AGE, 1/LC)" correspond to additional basic density variations when changing both tree and position in the tree.

Il était tout à fait crucial d'opérer cette décomposition de la variation totale de la densité en une part expliquée par l'âge et la largeur de cerne et en une part due à l'effet « arbre ». En effet, l'un de nos objectifs principaux étant d'apporter des éléments explicatifs de l'effet « arbre » sur la densité du bois, nous ne pouvions entreprendre cet objectif sans avoir au préalable épuré l'effet de la croissance sur les variations de la densité du bois.

Une condition nécessaire à l'application de la formule de décomposition de la variation dans un modèle linéaire mixte est l'indépendance entre les effets aléatoires (α_i , β_i , γ_i) et les variables associées aux effets aléatoires (Hervé, 1999). Les corrélations entre les paramètres individuels $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\gamma}_i$ du modèle (2.19) et l'âge des arbres au moment de leur abattage et leur largeur de cerne moyenne à 1m30 pour les 82 arbres de l'échantillonnage sont reportées au Tableau 2.17. D'autres caractéristiques dendrométriques telles que la hauteur de la base du houppier, la hauteur totale des arbres et leur circonférence à 1m30 sont également reportées dans le Tableau 2.17. Plusieurs corrélations linéaires²⁸ apparaissent significatives au seuil de 5/100

²⁸ Nous avons vérifié, en observant les nuages de points, que les relations entre d'une part $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\gamma}_i$ et d'autre part les caractéristiques dendrométriques étaient linéaires.

ou au seuil de 1/100. Parmi elles, la corrélation entre le paramètre individuel de l'âge depuis la moelle, $\bar{\beta}_i$, et l'âge des arbres, est significative au seuil de 1/100 et égale à 0.33. Cette corrélation, à considérer cependant avec précaution puisqu'un paramètre estimé et non le vrai paramètre est à la base du calcul, peut indiquer deux réalités. D'une part, l'âge depuis la moelle peut ne pas être incorporé dans le modèle sous une forme correcte mais, dans ce cas, les valeurs résiduelles du modèle en fonction de l'âge depuis la moelle auraient dû présenter une structure particulière²⁹ qui n'est pas observée en Figure 2.17b. L'autre interprétation serait que les vieux arbres n'ont pas les mêmes paramètres que les jeunes arbres. Ceci pourrait être soit provoqué par un effet « génération », les jeunes arbres ayant un génotype différent des vieux arbres, soit provoqué par des conditions climatiques ou environnementales qui évoluent au cours du temps. Nous ne formulons, à cette étape, aucune conclusion, mais nous considérons ces corrélations comme autant de pistes pour trouver une explication à l'effet « arbre ». Nous vérifierons, au chapitre 3, si d'autres variables telles que l'année de formation des cernes, qui est confondue avec l'âge des arbres au moment de cette formation, se révèlent pertinentes.

Tableau 2.17. Corrélations entre les paramètres $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\gamma}_i$ du modèle (2.19) et quelques caractéristiques dendrométriques des arbres.

i/ (2.19) : $(D_{ij}/100) = 7.150 - 1.273 (AGE_{ij}^*/100) - 1.188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$; ii/ les corrélations sont établies sur 82 arbres; iii/ l'âge de l'arbre correspond au nombre de cernes qu'il présentait à 1m30 au moment de son abattage.

Table 2.17. Correlations between some dendrometric characters of the trees and the parameters $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ and $\bar{\gamma}_i$ of model (2.19).

i/ (2.19) : $(D_{ij}/100) = 7.150 - 1.273 (AGE_{ij}^*/100) - 1.188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE_{ij}^*/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$; ii/ the correlations were established on 82 trees; iii/ age corresponds to the number of rings that the tree had at breast height at the time of its harvest.

	$\bar{\alpha}_i$	$\bar{\beta}_i$	$\bar{\gamma}_i$
Hauteur de la base du houppier	-0.01 ^{NS}	0.04 ^{NS}	0.18 ^{NS}
Hauteur totale	-0.05 ^{NS}	0.07 ^{NS}	0.17 ^{NS}
Age	0.04 ^{NS}	0.33**	0.05 ^{NS}
Circonférence	-0.31**	0.08 ^{NS}	-0.00 ^{NS}
Hauteur totale / Diamètre	0.16 ^{NS}	-0.02 ^{NS}	0.12 ^{NS}
Largeur de cerne moyenne	-0.26*	-0.24*	-0.01 ^{NS}

Le Tableau 2.17 met également en évidence une corrélation négative entre $\bar{\alpha}_i$ et la circonférence des arbres, laissant présager que la relation {densité – croissance radiale} n'est pas strictement la même selon la

²⁹ Les valeurs résiduelles présentent quand même une structure particulière en deux endroits : i/ vers les âges faibles, correspondant très probablement aux cernes du bois juvénile et ii/ vers les âges élevés (remontée tendancielle des valeurs

circonférence des arbres. Sur *Picea abies*, Pape (1999) a trouvé que la relation {densité – largeur de cerne} différait très légèrement au niveau de l'ordonnée à l'origine, selon les classes de diamètre de ses arbres. L'auteur formulait l'hypothèse que cette différence de comportement était due à l'effet propre du houppier (la surface du houppier variant selon les classes de diamètre des arbres) sur la densité des parois. Nous aborderons, sous un angle différent, cette problématique au chapitre 3 en testant si les arbres de futaie et ceux de taillis-sous-futaie, de morphologies différentes en particulier au niveau de la surface du houppier, sont assujettis à la même relation {densité du bois – croissance radiale}.

2.4.2.3. Conclusions sur l'analyse et la modélisation des variabilités intra- et inter-arbre à 1m30 de la densité à l'état sec à l'air

Le modèle mixte de densité à l'état sec à l'air a été élaboré à 1m30 sur 82 arbres en construisant sa partie fixe et sa partie aléatoire. L'élaboration de la partie fixe a mis en évidence une différence significative de densité à l'état sec à l'air entre les cernes d'aubier et les cernes de duramen, toutes choses égales par ailleurs. Ce résultat nous a amené à supprimer de notre analyse les cernes d'aubier et à ne considérer que l'effet linéaire de l'âge depuis la moelle et l'effet curvilinéaire de la largeur de cerne sur la densité du bois. La construction de la partie aléatoire du modèle mixte a mis en évidence i/ un effet « arbre » très significatif et ii/ une corrélation des valeurs résiduelles selon un processus autorégressif d'ordre 1. Trois sources de variation de la densité du bois ont été séparées par le modèle mixte. Il s'agit i/ des variations expliquées par l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne, ii/ des variations dues aux effets « arbre » aléatoires et iii/ des variations résiduelles. Ces variations représentent respectivement 48%, 31% et 21% des variations totales. Cette décomposition de la variation totale a permis de nous affranchir des effets de la croissance sur la densité du bois et d'isoler l'effet « arbre » que nous analyserons en chapitre 3 en cherchant son origine. Nous tenterons alors d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : « Quelle réalité se cache derrière l'effet « arbre » ? Peut-il en partie s'expliquer par des effets régionaux, sylvicoles ou environnementaux ? » Il semble, enfin, au regard de la corrélation entre le paramètre individuel $\bar{\beta}_i$ et l'âge des arbres, que les jeunes arbres n'aient pas les mêmes paramètres que les arbres plus anciens. Nous vérifierons donc, au chapitre 3, si d'autres variables telles que l'année de formation des cernes, qui est confondue avec l'âge des arbres puisque les arbres de l'échantillonnage ont été coupés en même temps, se révèlent pertinentes.

résiduelles entre 120 et 180 ans vers des valeurs positives). L'observation arbre par arbre des valeurs résiduelles indique que seulement 12 arbres sur 82 présentent cette remontée particulière.

2.4.3. Comparaison des deux modèles du point de vue des variances de l'effet

« arbre »

Les deux modèles construits dans ce chapitre sont rappelés ci-après :

- modèle (2.16) d'infradensité sur groupes de cernes établi sur la base d'observations provenant de n billons par arbre ($n = 5$ en moyenne) sur 52 arbres :

$$(2.16) \quad (ID_{ij}/100) = 5.656 - 0.785 (AGE^*_{ij}/100) - 0.908 \times (1/LC_{ij})^* - 0.007 UC^*_{ij} \\ + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i \times (1/LC_{ij})^* + \theta_i \times UC^*_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \\ \theta_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5.0 \cdot 10^{-2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 5.5 \cdot 10^{-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1.2 \cdot 10^{-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 5.4 \cdot 10^{-5} \end{pmatrix} \text{ et } \sigma^2 = \text{Var}(\varepsilon_{ij}) = 4.4 \cdot 10^{-2}$$

- modèle (2.19) de densité « cerne à cerne » à l'état sec à l'air (*i.e.* microdensité) établi sur la base de mesures effectuées à 1m30 sur 82 arbres :

$$(2.19) (D_{ij}/100) = 7.150 - 1.273 (AGE^*_{ij}/100) - 1.188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.218 & 0 & 0 \\ 0 & 0.141 & 0 \\ 0 & 0 & 0.101 \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{i(j+1)}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix} \text{ où } \sigma^2 = 0.172 \text{ et } \rho = 0.542.$$

Puisque la thèse est en particulier centrée sur l'effet « arbre », nous comparons les deux modèles de densité construits dans ce chapitre du point de vue de leur variance de l'effet « arbre ». Plusieurs éléments ne permettent pas une comparaison immédiate. Il s'agit de i/ la nature de la propriété modélisée (densité à l'état sec à l'air contre infradensité), ii/ du nombre d'arbres utilisés (82 arbres contre 52) et iii/ de la présence de la variable « UC » dans l'un des modèles.

Pour permettre la comparaison des deux modèles du point de vue de la variance de l'effet « arbre », le modèle (2.19) a été ajusté sur 52 arbres après avoir converti la densité à l'état « sec à l'air » en infradensité (équation 2.5d) et le modèle (2.16) a été ajusté sans tenir compte de la variable « UC ». Dans ces conditions, la variance de l'effet « arbre » du modèle (2.19) est égale à 753 (kg/m³)² et celle du modèle (2.16) est égale et à 571 (kg/m³)². Ces résultats différents indiquent que la variance due à l'effet « arbre » estimée à une hauteur fixe (1m30) comptabilise les différences de densité entre arbres mais aussi les différences de densité entre unités de croissance, une hauteur donnée correspondant à des unités de croissance différentes selon les arbres. La variance de l'effet « arbre » est donc légèrement sur-estimée à 1m30 (voir Tableau 2.10 lorsqu'on néglige l'interaction « arbre x UC »).

2.5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 2

Le chapitre 2 a été consacré à l'élaboration de deux modèles de densité du bois chez le Chêne.

Il s'agissait, en partie 2.4.1, d'analyser et de modéliser les variations intra-arbre et inter-arbre de l'infradensité du bois en accordant une attention particulière aux variations de bas en haut des grumes de bois d'œuvre. Pour construire un tel modèle, de deux à sept niveaux de hauteur par arbre ont été échantillonnés sur 52 arbres. Le modèle mixte (2.16) permet ainsi de prévoir l'infradensité du bois à plusieurs hauteurs et non seulement à 1m30 comme cela était le cas pour les modèles de densité du bois existant jusqu'à présent pour le Chêne. Le paramètre de l'âge depuis la moelle et celui de l'unité de croissance du modèle d'infradensité sont de même signe et ont le même ordre de grandeur, ce qui nous conforte dans la cohérence biologique du modèle que nous avons établi. Le modèle mixte (2.16) nous a appris également que les études de variabilité qui s'effectuent classiquement à un seul niveau de hauteur négligent un cinquième de la variabilité entre arbres.

La partie 2.4.2. a ensuite été consacrée à la construction d'un modèle de densité à l'état sec à l'air sur la base de mesures microdensitométriques effectuées à 1m30 de hauteur sur 82 chênes. Le modèle mixte développé (2.19), établi sur un nombre relativement élevé d'arbres, a permis de séparer puis de quantifier chacune des sources de variation de la densité du bois dont notamment l'effet « arbre », lequel sera à la base des analyses présentées au chapitre 3. L'analyse de l'origine des variations entre arbres sera abordée en chapitre 3 et les facteurs régionaux, sylvicoles et environnementaux seront alors étudiés comme une cause possible des différences entre arbres à croissance fixée c'est-à-dire de l'effet « arbre ».

3. Recherche de l'origine de l'effet « arbre » sur la densité du bois

3.1. INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent, des modèles mixtes de densité du bois dans le duramen rendant compte des variabilités intra- et inter-arbre ont été élaborés. Le modèle établi pour le niveau de hauteur de référence (1m30) était composé d'une partie déterministe expliquée par l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne et d'une partie aléatoire où figurait l'effet « arbre ». Rappelons que ce modèle a été établi sans tenir compte des origines géographique, sylvicole et stationnelle des arbres. Nous n'avions pas pris en compte ces informations à dessein, la construction des parties fixe et aléatoire étant déjà complexe par elle-même. Nous allons maintenant vérifier si le modèle de densité du bois est valable quels que soient les régions climatiques, les modes de sylviculture et les conditions stationnelles ou bien si ces sources de variation et leurs éventuelles interactions ont un effet sur le modèle de densité du bois. En consultant la bibliographie, nous verrons que la question n'est pas triviale et que les conséquences de la réponse apportée ne sont pas négligeables, sur le plan de la structuration de la variabilité mais aussi en matière d'échantillonnage pour la prédiction de l'effet « arbre ». Par ailleurs, d'après le chapitre précédent, il semblerait que les jeunes arbres n'aient pas les mêmes modèles de densité que les vieux arbres. L'âge des arbres étant confondu dans notre échantillonnage avec la date de formation des cernes, nous nous sommes demandée si la relation entre la densité et la croissance radiale évoluait avec le temps. Ce chapitre se propose donc de répondre aux deux questions suivantes : i/ un seul modèle de densité du bois suffit-il pour toute la zone de production de qualité du Chêne sessile (couverte par cette étude) et en conséquence, à quel niveau se trouve la variabilité due à l'effet « arbre » et ii/ existe-t-il une tendance à long terme sur le modèle de densité du bois?

Ce chapitre apporte des éléments de réponse aux questions posées ci-dessus en débutant tout d'abord par une revue bibliographique. Les travaux antérieurs traitant de l'influence des origines géographique, sylvicole, stationnelle et génétique des arbres sur la relation entre la densité du bois et la croissance sont analysés. Seules les études où la croissance est prise en compte à titre de covariable sont citées puisque notre propos n'est pas d'étudier l'influence des régions, stations, modes de sylviculture ou des génotypes sur la densité du bois mais d'évaluer l'influence de ces facteurs sur la relation entre la densité du bois et la croissance et par conséquent d'évaluer le domaine de validité de cette relation. En revanche, compte tenu du faible nombre d'études où la croissance est prise en compte conjointement aux facteurs contrôlés mentionnés pour expliquer la variabilité de la densité du bois, nous considérons également les études réalisées sur d'autres feuillus que le Chêne et celles réalisées sur les résineux. Nous en venons ensuite à la présentation de notre contribution. La méthodologie de prise en compte de ces nouvelles informations dans le modèle mixte de densité est tout d'abord présentée. Ensuite, nous testons d'une part, les effets des régions, des modes de

sylviculture et des stations sur le modèle de densité du bois et d'autre part, nous vérifions si ce modèle de densité du bois évolue à long terme.

Avant de commencer tant cette revue bibliographique que l'exposé de nos résultats, nous attirons l'attention du lecteur sur le fait que s'agissant, sauf rare exception (se reporter à la bibliographie), d'arbres et de peuplements déjà installés au moment des prélèvements, les variabilités sylvicole, stationnelle et géographique éventuellement mises en évidence intègrent des effets génétiques intraspécifiques (*i.e.* variabilité génétique entre provenances) desquels il est impossible de les séparer.

3.2. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

Nous analyserons tout d'abord les articles traitant de l'effet des origines géographique, sylvicole et stationnelle sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale des arbres. Ensuite, les travaux portant sur l'effet de facteurs génétiques sur la relation entre la densité du bois et la croissance des arbres seront passés en revue.

3.2.1. Effets des origines géographique, sylvicole et stationnelle des arbres sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale

3.2.1.1. Effets des origines géographique et stationnelle des arbres sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale

Depuis une dizaine d'années, quelques travaux se sont attachés à étudier conjointement l'influence de la croissance des arbres et des conditions stationnelles et géographiques sur la densité du bois. Mazet et al. (1990) a ainsi montré, pour *Picea abies* et *Abies alba*, que l'altitude paraissait avoir un certain poids dans l'explication de la variabilité de l'infradensité, une fois l'influence de la largeur de cerne prise en compte alors que cet effet de l'altitude ne se détectait pas pour *Pinus sylvestris*. Mazet et al. ont également observé, à largeur de cerne fixée, un effet des régions échantillonnées sur la densité du bois de *Picea abies* et *Abies alba*. Ces auteurs remarquaient cependant qu'il était difficile d'interpréter cet effet « région » puisque chaque région se distinguait par la nature du substrat mais également par l'altitude. Le Moguédec (2000b) a mis en évidence un effet « région » qui représentait pour la densité du bois de Chêne sessile environ 5% de la variabilité totale après que les influences de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne aient été prises en compte. Précisons qu'il s'agissait dans ce dernier cas du même échantillonnage que le nôtre mais que les effets « région » n'avaient pas été croisés avec les effets stationnels et sylvicoles et surtout qu'un déséquilibre important existait entre régions (deux niveaux de hauteur par arbre pour trois régions et un seul niveau pour deux régions).

Les résultats quant à l'influence des conditions stationnelles sur la relation entre la densité du bois et la croissance divergent selon les essences étudiées et les méthodes d'analyse. Selon Chantre et Gouma (1993), l'infradensité du bois de *Picea abies*, à largeur de cerne fixée, est influencée par la fertilité des stations. Ces

résultats sont confirmés par Ackermann (1995) qui a montré que la station avait une influence directe sur la densité du bois de *Quercus robur* c'est-à-dire une influence qui ne passait pas par la croissance. Les conclusions de cette étude n'étaient cependant basées que sur trois stations correspondant respectivement à des conditions écologiques i/ optimales, ii/ défavorables par le niveau hydrique et iii/ défavorables par les conditions trophique et hydrique pour le Chêne pédonculé. En outre, seuls les cernes appartenant à une classe d'âge depuis la moelle et de largeur commune à tous les arbres avaient été sélectionnés. Ce tri a permis à Ackermann de comparer la densité de cernes de même âge moyen et de même largeur moyenne mais il présentait l'inconvénient de considérer des années à faible croissance dans les bonnes stations et des années à croissance relativement forte dans les stations les plus mauvaises. Bergès et al. (2000), pour *Quercus petraea*, nuancent les résultats d'Ackermann en démontrant, à l'aide d'un modèle mixte de densité où l'âge depuis la moelle et la texture sont les variables explicatives, que l'effet de l'altitude et l'effet des variables hydriques (dont la réserve utile) et trophiques (dont le type d'humus et la teneur en cations dans le sol) sont significatifs mais que ces facteurs stationnels n'expliquent qu'une part très faible de la variabilité totale (de 1.5 à 3%) de la densité du bois. Pour *Picea abies*, *Abies alba* et *Pinus sylvestris*, Mazet et al. (1990) ont observé, quant à eux, que l'effet sur la densité du bois de la classe de fertilité disparaissait lorsque les comparaisons étaient effectuées à largeur de cerne égale. Ces conclusions rejoignent celles de Nepveu et al. (1993) qui ont étudié l'effet de traitements de fertilisation sur la densité du bois de l'Épicéa (*Picea abies* Karst.). Des lots d'épicéas ayant le même génotype moyen avaient subi trois traitements de fertilisation différents dont un traitement de contrôle sans apport d'engrais. Cette expérimentation a mis en évidence l'absence d'effet direct des fertilisants sur la densité du bois, l'effet de la fertilisation ne se répercutant que sur la croissance des arbres et, via cette croissance, sur la densité.

Même si les conditions stationnelles ne sont pas identifiées, d'autres études apportent également des informations concernant l'influence de la station sur la relation entre la densité du bois et la croissance. Par exemple, au moyen d'un modèle mixte d'infradensité pour *Picea abies* dans lequel l'âge depuis la moelle, la largeur de cerne et l'unité de croissance étaient les variables explicatives, Hervé (1999) a détecté un effet « placette » significatif mais remarque que celui-ci est relativement faible devant l'effet « arbre ». Pour *Quercus robur*, Ackermann (1995) évalue également que l'effet « arbre dans placette » est très significatif et qu'il explique la plus grande part de la variabilité de la densité du bois lorsque l'âge depuis la moelle et la largeur des cernes sont fixés, l'effet « placette » étant relativement faible par rapport à l'effet « arbre ». Ces résultats sont confirmés pour *Pinus sylvestris* par Mutz et al. (à paraître) qui ont quantifié les contributions des effets « placette » et « arbre dans placette ». Selon Mutz et al., l'effet « placette » et « arbre dans placette » représentent respectivement 7% et 33% de la variance totale de la densité du bois.

3.2.1.2. Effet du traitement sylvicole sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale

Mazet et al. (1990) signalent que les effets du statut social sur la densité du bois de *Picea abies*, *Abies alba* et *Pinus sylvestris* disparaissent lorsque les comparaisons sont effectuées à largeur de cerne égale. Cette étude était basée sur l'analyse d'arbres de diamètre relativement faible correspondant à des arbres d'éclaircie (524

épicéas, 547 sapins et 288 pins) ainsi que sur des arbres de fort diamètre correspondant à des arbres de peuplement définitif (420 épicéas, 508 sapins et 320 pins). Plus récemment, Pape (1999) a étudié l'influence des éclaircies et l'influence du statut social sur la densité du bois à largeur de cerne fixée de *Picea abies*. Cinq régimes d'éclaircie qui différaient par leur intensité ont été répétés dans sept essais et, à l'intérieur de chaque combinaison « régime d'éclaircie x essai », dix arbres ont été sélectionnés de manière à constituer trois classes de diamètre. Ce dispositif comprenait au total 320 arbres (l'un des cinq régimes d'éclaircie n'étant représenté que dans 4 essais). Le modèle mixte élaboré par Pape, dans lequel l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne ont été intégrés, n'a mis en évidence aucune différence d'infradensité entre les régimes d'éclaircie. Les résultats de Pape (1999) confirment ceux de Johansson (1993) qui indiquent que la densité initiale du peuplement n'affecte pas directement la densité du bois de *Picea abies*. En revanche, Pape a mis en évidence une différence significative d'infradensité entre les arbres de différentes classes de diamètre qui ne s'explique pas complètement par l'effet de la largeur de cerne. Dans son cas, cette différence d'infradensité n'était cependant que de 11 kg/m³.

3.2.2. Effets des facteurs génétiques sur la relation entre la densité du bois et la croissance

Chantre et Gouma (1993), pour *Picea abies*, ont étudié les effets « clone » et « fertilité » ainsi que leur interaction. Leur échantillonnage était constitué de deux tests clonaux âgés de douze ans installés sur deux stations de fertilité très différente. Ces auteurs ont mis en évidence un effet « clone » sur l'infradensité du bois, à largeur de cerne fixée, dont l'ampleur était nettement plus importante que celle de l'effet « fertilité ». L'interaction « clone x fertilité » n'était pas significative, le classement des génotypes n'étant pas affecté par la fertilité des sols. Les résultats de ces travaux sont cohérents avec ceux d'Ackermann (1995), de Hervé (1999), de Bergès et al. (2000) et de Mutz et al. (à paraître) indiquant que l'effet « arbre », probablement assimilable en grande partie à un effet génétique, est toujours très significatif même en intra-placette et même lorsque les conditions stationnelles sont prises en compte. Rozenberg et al. (1999) ont apporté des informations supplémentaires par rapport aux travaux de Chantre et Gouma en comparant l'importance de trois facteurs génétiques de niveaux différents sur la relation entre la densité du bois du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et sa croissance radiale. Rozenberg et al. ont testé l'effet « provenance », l'effet « famille » (il s'agissait ici de familles de demi-frères) et l'effet « clone » au moyen de trois plans expérimentaux. L'effet des facteurs génétiques sur la densité a été testé par analyse de covariance, les covariables étant l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne. Les effets des niveaux « provenance », « famille » et « clone » ont été quantifiés et se sont avérés expliquer respectivement 6%, 9% et 34% de la variabilité totale comme l'indique le Tableau 3.1. Cette étude rejoint les conclusions de Chantre et Gouma (1993) en indiquant que l'effet « clone » explique la plus grande part de la variabilité de la densité du bois à croissance fixée. Notons que pour le second test, la variabilité restante, une fois les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne pris en compte, était structurée par un effet « site » et un effet « famille » qui représentaient respectivement 5% et 9% de la variance totale.

Tableau 3.1. Influence sur la densité du bois de trois facteurs génétiques (provenance, famille et clone) estimée dans trois tests génétiques (Rozenberg et al., 1999).

i/ les tests 1, 2 et 3 s'intéressent respectivement aux effets « provenance », « famille » et « clone » ; ii/ le signe « / » signifie que l'effet correspondant n'a pas été testé.

Table 3.1. *Effect on wood density of three genetic factors (provenance, half-sib progeny and clone) estimated in three test plantations.*

i/ tests 1, 2 and 3 were devoted to the evaluation of the "provenance", "progeny" and "clone" effects respectively; ii/ the sign "/" means that no effect has been tested.

	Test 1	Test 2	Test 3
Variation due à la croissance radiale (âge depuis la moelle, largeur de cerne)	26%	14%	20%
Variation due au site	/	5%	/
Variation due au facteur génétique	6% (provenance)	9% (famille)	34% (clone)
Variation résiduelle	68%	72%	46%
Variation totale	100%	100%	100%

Le matériel et les méthodes statistiques ainsi que les conclusions des études citées dans cette revue bibliographique sont regroupés dans le Tableau 3.2.

Tableau 3.2. Récapitulatif des études citées dans la revue bibliographique relatives à l'effet des origines géographique, sylvicole, stationnelle et génétique des arbres sur la relation entre la densité du bois et la croissance.

Table 3.2. Summary of the works mentioned in the literature review which investigated the effects of geographic origin, silviculture, site and genetics of the trees on the relationship between wood density and radial growth.

Espèce	Plan d'échantillonnage	Méthode statistique	Conclusions de l'étude	Référence
<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	1420 épicéas, 1055 sapins, 608 pins provenant de 3 départements	régression	effets « altitude » et « région », pas d'effet « fertilité » et « statut social »	Mazet et al. (1990)
<i>Picea abies</i>	8 clones installés sur 2 sites ; de 5 à 10 individus par clone	régressions et analyse de variance sur les valeurs résiduelles des régressions	effets « fertilité » et « clone »	Chantre et Gouma (1993)
<i>Picea abies</i>	95 arbres pour 3 traitements de fertilisation	régressions et analyse de variance sur les valeurs résiduelles des régressions	pas d'effet « fertilisation »	Nepveu et al. (1993)
<i>Quercus robur</i>	3 stations, 7 placettes par station et 5 arbres par placette	analyse de variance	effet « station » et effet « placette » faibles devant l'effet « arbre »	Ackermann (1995)
<i>Picea abies</i>	24 arbres provenant de 4 placettes	modèle mixte	effet « placette » faible devant l'effet « arbre »	Hervé (1999)
<i>Picea abies</i>	5 régimes d'éclaircie répétés dans 7 essais (320 arbres au total)	modèle mixte	effet « statut social », pas d'effet « régime d'éclaircie »	Pape (1999)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	93 arbres de 4 provenances ; 777 arbres de 30 familles installés sur 3 sites ; 166 individus de 50 clones	analyse de covariance	effet « provenance » (6%) effet « famille » (9%) effet « clone » (34%)	Rozenberg et al. (1999)
<i>Quercus petraea</i>	297 arbres provenant de 99 placettes	modèle mixte	effet « station » (1 à 3%), effet « arbre » (18 à 23%), pas d'effet « placette »	Bergès et al. (2000)
<i>Quercus petraea</i>	82 arbres provenant de 5 régions	modèles hiérarchiques	effet « région » (5%)	Le Moguédec (2000b)
<i>Pinus sylvestris</i>	99 arbres dans 5 placettes	régression et analyse de variance sur les paramètres de régression	effet « placette » (7%), effet « arbre » (33%)	Mutz et al. (à paraître)

3.2.3. Conséquences pour le modèle mixte de densité du bois élaboré au chapitre

2

Nous ne pouvons exclure que le modèle mixte de densité du bois de *Quercus petraea* élaboré au chapitre 2 soit influencé par les origines géographique, sylvicole et stationnelle des arbres. D'après l'analyse de la bibliographie, la contribution de ces effets à la variabilité totale est faible. Par exemple, les conditions stationnelles n'expliquent qu'une part très faible de la variabilité totale (de 1.5 à 3%) de la densité du bois de *Quercus petraea* lorsque les effets de l'âge depuis la moelle et de la texture sont pris en compte (Bergès et al., 2000). N'oublions pas qu'à l'échelle d'une ressource forestière, ces faibles pourcentages sur lesquels il est possible d'agir en raisonnant ses approvisionnements peuvent toutefois se révéler intéressants. Au vu de ces remarques, les origines géographique, sylvicole et stationnelle des arbres seront donc ultérieurement prises en compte au moyen d'un modèle mixte que nous présenterons au paragraphe 3.3.2.

Selon Rozenberg et al. (1999), l'origine génétique des arbres à l'intérieur d'une provenance est une précieuse information, lorsque celle-ci est disponible, puisque l'effet « clone » explique 34% des variations de la densité du bois de Douglas qui s'ajoutent aux 20% expliqués par la croissance radiale. Dans la présente étude sur le Chêne sessile, l'origine génétique des arbres est incluse dans le modèle de densité sous la forme d'un effet « arbre » aléatoire. Cet effet « arbre » rend compte des différentes origines génétiques des arbres mais aussi, si l'on se place au niveau intraplace, de possibles effets « micro-site », ces deux effets étant indissociables dans notre plan expérimental.

3.3. METHODE

Deux types d'informations supplémentaires ont été introduites dans le modèle mixte (2.19) élaboré au chapitre 2 : i/ les origines géographique, stationnelle et sylvicole des arbres et ii/ la date de formation des cernes. L'incorporation de ces informations a été menée en plusieurs étapes. Les effets « région », « station » et « structure de peuplement », ainsi que leurs interactions, ont tout d'abord été incorporés en tant qu'effets fixes qualitatifs dans le modèle mixte (2.19) élaboré au chapitre 2. Le modèle résultant, intégrant l'ensemble des effets fixes susmentionnés, a ensuite été simplifié. La méthode utilisée dans ce but de simplification était une méthode descendante. Si un effet était déclaré non significatif, le modèle a été ajusté une nouvelle fois en supprimant cet effet et l'impact de cette suppression a été évalué en observant les précisions des estimations des effets fixes avant et après la simplification du modèle. Les effets déclarés non significatifs ont été supprimés l'un après l'autre, en commençant par l'effet le moins significatif. Une éventuelle tendance à long terme a ensuite été recherchée sur le modèle mixte précédemment sélectionné.

Les effets fixes et aléatoires ont été testés, comme au chapitre 2, par la méthode du maximum de vraisemblance restreint avec la procédure PROC MIXED de SAS/STAT version 6.11 (Diggle et al., 1994; Littell et al., 1996).

3.4. RESULTATS

3.4.1 Influences de l'origine géographique, des conditions stationnelles et de la sylviculture sur le modèle mixte de densité

3.4.1.1. Construction d'un modèle mixte intégrant les effets régionaux, stationnels et sylvicoles

3.4.1.1.1. Structure du modèle mixte complet

Partant du modèle mixte (2.19) élaboré au chapitre 2, un nouveau modèle (3.1) plus complet intègre les effets « région », « station » et « sylviculture », ainsi que leurs interactions en tant qu'effets fixes. Ce modèle s'écrit de la façon suivante :

$$(3.1) \quad D_{(rst)ij} = (a + (\Delta a)_{rst}) + (b + (\Delta b)_{rst}) \times AGE^*_{(rst)ij} + (c + (\Delta c)_{rst}) \times (1/LC_{(rst)ij})^* \\ + \alpha_{(rst)i} + \beta_{(rst)i} \times AGE^*_{(rst)ij} + \gamma_{(rst)i} \times (1/LC_{(rst)ij})^* + \varepsilon_{(rst)ij},$$

$$\text{avec } G = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_{(rst)i}) & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_{(rst)i}) & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_{(rst)i}) \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{(rst)ij}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix},$$

où D est la densité à l'état sec à l'air en kg/m^3 , AGE^* , l'âge compté depuis la moelle et $(1/LC)^*$, l'inverse de la largeur de cerne, tous deux centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 76$ ans et $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$). Les indices r, s, t, i, j correspondent respectivement à la région r , à la station s , à la structure de peuplement t , à l'arbre i et au cerne j . Les termes $(\Delta a)_{rst}$, $(\Delta b)_{rst}$ et $(\Delta c)_{rst}$ correspondent aux écarts provoqués par les effets régionaux, stationnels et sylvicoles et leurs interactions par rapport à la tendance moyenne. A titre d'exemple, $(\Delta a)_{rst}$ s'écrit de la manière suivante :

$$(\Delta a)_{rst} = \Delta a_r + \Delta a_s + \Delta a_t + \Delta a_{rs} + \Delta a_{rt} + \Delta a_{st} + \Delta a_{rst}.$$

Le terme $(\Delta a)_{rst}$ correspond à la somme i/ des trois effets « région », Δa_r , « station », Δa_s , « structure de peuplement », Δa_t , ii/ des trois interactions d'ordre deux et iii/ de l'interaction d'ordre trois entre ces effets. La structure de la partie aléatoire du modèle (3.1) est identique à celle du modèle (2.19).

3.4.1.1.2. Structure et ajustement du modèle mixte sélectionné

Le modèle (3.1) est simplifié en supprimant un à un les effets ou interactions fixes déclarés non significatifs. Ainsi est obtenu le modèle (3.2) où seuls subsistent, dans sa partie fixe, les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne et l'interaction « région x 1/LC ». Le modèle (3.2) s'écrit donc de la façon suivante :

$$(3.2) D_{(r)ij} = a + b \times AGE^*_{(r)ij} + (c + \Delta c_r) \times (1/LC_{(r)ij})^* + \alpha_{(r)i} + \beta_{(r)i} \times AGE^*_{(r)ij} + \gamma_{(r)i} \times (1/LC_{(r)ij})^* + \varepsilon_{(r)ij},$$

$$\text{avec } G = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_{(r)i}) & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_{(r)i}) & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_{(r)i}) \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{(r)ij}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix},$$

avec les mêmes indices que précédemment. Le terme Δc_r correspond à l'écart qu'il faut ajouter (ou soustraire, selon qu'il soit positif ou négatif) par rapport à la tendance moyenne pour obtenir le paramètre de 1/LC de chaque région. L'ajustement du modèle (3.2) donne le résultat suivant :

$$(3.2) \quad (D_{(r)ij}/100) = 7.150 - 1.270 (AGE^*_{(r)ij}/100) + (-1.170 + \Delta c_r) \times (1/LC_{(r)ij})^* + \alpha_{(r)i} + \beta_{(r)i} (AGE^*_{(r)ij}/100) + \gamma_{(r)i} \times (1/LC_{(r)ij})^* + \varepsilon_{(r)ij},$$

$$\text{avec } G = \begin{pmatrix} 0.218 & 0 & 0 \\ 0 & 0.140 & 0 \\ 0 & 0 & 0.087 \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{(r)ij}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix} \text{ où } \sigma^2 = 0.172 \text{ et } \rho = 0.542.$$

où D est la densité à l'état sec à l'air en kg/m^3 , AGE^* , l'âge compté depuis la moelle et $(1/LC)^*$, l'inverse de la largeur de cerne, tous deux centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 76$ ans et $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$). Les indices r, i, j correspondent respectivement à la région r , à l'arbre i et au cerne j . Le terme Δc_r correspond à l'écart qu'il faut ajouter (ou soustraire, selon qu'il est positif ou négatif) par rapport à la tendance moyenne pour obtenir le paramètre de 1/LC de chaque région.

Les estimations et précisions des effets fixes et des variances des effets « arbre » du modèle (3.2) sont respectivement reportées aux Tableaux 3.3 et 3.4. Le Tableau 3.3 indique également la valeur du paramètre de 1/LC spécifique à chaque région.

Tableau 3.3. Estimation et précision des paramètres des effets fixes du modèle mixte (3.2).

i/ la partie déterministe du modèle (3.2) est la suivante : $(D_{(r)ij}/100) = a + b \times (AGE^*_{(r)ij}/100) + c_r \times (1/LC_{(r)ij})^*$; ii/ c_r correspond au paramètre de $1/LC$ pour la région r ; iii/ $n = 10427$.

Table 3.3. Estimation and precision of the estimation of the fixed effects in model (3.2).

i/ the part of model (3.2) shared by all the sampled trees is : $(D_{(r)ij}/100) = a + b \times (AGE^*_{(r)ij}/100) + c_r \times (1/LC_{(r)ij})^*$; ii/ c_r corresponds to the parameter of $1/LC$ for the region $n^o r$; iii/ $n = 10427$.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test t	Probabilité
a	7.150	0.052	136.21	< 0.0001
b	-1.270	0.047	-26.94	< 0.0001
c_r (Alsace)	-1.237	0.085	-14.60	< 0.0001
c_r (Allier)	-1.250	0.085	-14.77	< 0.0001
c_r (Loir-et-Cher)	-0.959	0.104	-9.21	< 0.0001
c_r (Lorraine)	-1.054	0.080	-13.17	< 0.0001
c_r (Orne et Sarthe)	-1.393	0.089	-15.66	< 0.0001

Tableau 3.4. Estimation et précision des variances des effets aléatoires du modèle mixte (3.2).**Table 3.4.** Estimation and precision of the estimation of random effects variances in model (3.2).

i/ (3.2) : $(D_{(r)ij}/100) = a + b \times (AGE^*_{(r)ij}/100) + (c + \Delta c_r) \times (1/LC_{(r)ij})^* + \alpha_{(r)i} + \beta_{(r)i} \times AGE^*_{(r)ij} + \gamma_{(r)i} \times (1/LC_{(r)ij})^* + \varepsilon_{(r)ij}$; ii/ $n = 10427$.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
$\text{Var}(\alpha_{(r)i})$	0.218	0.035	6.16	< 0.0001
$\text{Var}(\beta_{(r)i})$	0.140	0.029	4.80	< 0.0001
$\text{Var}(\gamma_{(r)i})$	0.087	0.020	4.43	< 0.0001
ρ	0.542	0.009	60.70	< 0.0001
$\text{Var}(\varepsilon_{(r)ij})$	0.172	0.003	50.00	< 0.0001

Selon le Tableau 3.3, les régions qui se distinguent le plus sont la Basse Normandie avec les départements de l'Orne et de la Sarthe où la densité augmente de manière soutenue ($c_r = -1.393$) et, à l'opposé, le Val de Loire avec le département du Loir-et-Cher où la densité augmente plus faiblement avec la largeur de cerne ($c_r = -0.959$). L'importance de cette différence régionale de comportement sera quantifiée au paragraphe suivant³⁰.

³⁰ La modulation par la région de l'effet commun de la largeur de cerne, toutes choses égales par ailleurs est modeste puisque la densité augmente de 32 kg/m³ dans le Loir-et-Cher et de 46 kg/m³ dans les départements de l'Orne et de la Sarthe lorsque la largeur de cerne passe de 1.5 mm à 3 mm.

3.4.1.1.3. Contribution des effets régionaux, stationnels et sylvicoles à la variation totale de densité du bois

Les variations expliquées par les effets fixes respectivement pour les modèles (3.1), (3.2) et (2.19) sont indiquées dans le Tableau 3.5.

Tableau 3.5. Décomposition de la variation selon trois modèles mixtes dont seules les parties fixes sont différentes.

i/ le modèle (3.1) est le modèle le plus complet avec, dans sa partie fixe, l'âge depuis la moelle, l'inverse de la largeur de cerne, les effets « région », « station », « sylviculture » et les 18 interactions entre facteurs contrôlés d'une part et entre facteurs contrôlés et variables quantitatives d'autre part ; ii/ le modèle (3.2) correspond au modèle sélectionné où seuls les effets et interactions déclarés significatifs sont conservés (à savoir AGE, 1/LC et « région x 1/LC ») ; iii/ le modèle (2.19) ne comprend, dans sa partie fixe, que les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne.

Table 3.5. Decomposition of the total variation according to three mixed models which only the fixed part differs.

i/ model (3.1) is the most complete model which includes as fixed effects age from the pith, inverse of ring width, "region", "site quality", "silvicultural schedule" effects as well as the 18 interactions on one hand between the above mentioned factors and on the other hand between these factors and the quantitative variables; ii/ model (3.2) corresponds to the model in which only the effects and their interactions tested as significant are kept (i.e. AGE, 1/LC and "region x 1/LC"); iii/ model (2.19) only includes age from the pith and ring width as fixed effects.

	Modèle (3.1)	Modèle (3.2)	Modèle (2.19)
Variation expliquée par les effets fixes (%)	50	48	48
Variation due aux effets « arbre » aléatoires (%)	29	31	31
Variation résiduelle (%)	21	21	21
Somme des contributions (%)	100	100	100

Cette comparaison de plusieurs modèles emboîtés indique que les facteurs régionaux, stationnels et sylvicoles tous présents dans le modèle (3.1) n'expliquent qu'une part très faible de la variabilité totale de la densité du bois puisque la variation expliquée par les effets fixes n'augmente que de 2% (de 48% à 50%) lorsque l'ensemble de ces informations est pris en compte. De même, l'interaction « région x 1/LC », déclarée significative dans le modèle (3.2), explique une part mineure de la variabilité totale (moins de 1%). Compte tenu de la très faible importance de l'interaction « région x 1/LC », celle-ci ne sera pas conservée ultérieurement.

Ces résultats confirment ceux de Bergès (1998) qui montre que l'effet de l'altitude et l'effet des variables hydriques et trophiques sont significatifs mais que ces facteurs n'expliquent qu'une part très faible de la variabilité totale (de 1.5 à 3%) de la densité du bois de *Quercus petraea*.

Le caractère non significatif des effets régionaux, stationnels et sylvicoles (et de leurs interactions) implique que la variation due aux effets « arbre » reste aussi importante lorsque ces facteurs contrôlés sont pris en compte dans le modèle (3.1) ou qu'ils ne le sont pas dans le modèle (2.19). La variation due aux effets « arbre » aléatoires ne diminue en effet que de 2% lorsque les effets régionaux, stationnels et sylvicoles sont

inclus dans le modèle (3.1). L'effet « arbre » se rencontre donc tout autant à l'intérieur de la combinaison « région x station x structure de peuplement ».

Il découle de l'interprétation du modèle (3.2) la conclusion suivante : l'absence de différence entre régions, stations et modes de sylviculture sur la relation {densité du bois - croissance radiale} implique qu'un seul modèle de densité du bois suffit pour l'ensemble de la zone étudiée.

3.4.1.2. Construction d'un modèle mixte intégrant les effets « placette »

Le paragraphe précédent nous a appris qu'il existait une variabilité importante à l'intérieur de la combinaison « région x station x structure de peuplement ». Dans notre échantillonnage, ces sites homogènes en termes de climat, de station et de sylviculture peuvent être représentés par plusieurs placettes, chaque placette étant elle-même représentée par deux ou un seul arbre(s). Nous ne pouvons donc pas encore conclure quant à l'origine de la variabilité observée à l'intérieur de la combinaison « région x station x structure de peuplement » puisque la variabilité observée peut être due soit à la variabilité entre placettes, soit à la variabilité entre arbres d'une même placette. Dans ce paragraphe, nous testons si la variabilité individuelle s'observe en intra-placette ou en inter-placette. L'effet « placette » est donc intégré dans le modèle (3.3) suivant :

$$(3.3) \quad D_{(p)ij} = a + b \times AGE^*_{(p)ij} + c \times (1/LC_{(p)ij})^* + \alpha'_p + \beta'_p \times AGE^*_{(p)ij} + \gamma'_p \times (1/LC_{(p)ij})^* + \alpha_{(p)i} + \beta_{(p)i} \times AGE^*_{(p)ij} + \gamma_{(p)i} \times (1/LC_{(p)ij})^* + \varepsilon_{(p)ij},$$

avec p correspondant à la placette n° p . Les variances dues aux effets « placette » (i.e. $\text{Var}(\alpha'_p)$, $\text{Var}(\beta'_p)$ et $\text{Var}(\gamma'_p)$) et les variances dues aux effets « arbre dans placette » (i.e. $\text{Var}(\alpha_{(p)i})$, $\text{Var}(\beta_{(p)i})$ et $\text{Var}(\gamma_{(p)i})$) sont regroupées dans une matrice G' diagonale (6 x 6). Comme précédemment, les variations résiduelles sont supposées suivre un processus autorégressif d'ordre 1. Les 14 placettes ne contenant qu'un seul arbre sont éliminées de l'analyse afin d'éviter un déséquilibre en nombre d'arbres par placette. Il reste donc 34 placettes contenant 2 arbres, soit 68 arbres au total (se reporter au paragraphe 2.3.1.1. « Echantillonnage des arbres »). L'ajustement du modèle (3.3) nécessitant des temps de calcul extrêmement longs, nous n'avons pas eu le loisir de simplifier ce modèle selon une analyse « descendante » basée sur le critère d'Akaike. Nous nous sommes donc limitée à interpréter le modèle (3.3) complet sans ajuster des sous-modèles qui ne comprenaient pas les variances déclarées les moins significatives par le modèle (3.3).

Les estimations des variances des effets « placette » et « arbre dans placette » sont reportées au Tableau 3.6.

Tableau 3.6. Estimation et précision d'estimation des variances des effets « placette » et « arbre dans placette » du modèle mixte (3.3).**Table 3.6.** Estimation and precision of the estimation of variances of "plot" effect and "tree in plot" effect in mixed model (3.3). $n = 10427$.

Paramètres		Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
Variances des effets « placette »	$\text{Var}(\alpha'_p)$	0.030	0.035	0.85	0.3957
	$\text{Var}(\beta'_p)$	0.063	0.035	1.78	0.0744
	$\text{Var}(\gamma'_p)$	0.015	0.024	0.64	0.5240
Variances des effets « arbre dans placette »	$\text{Var}(\alpha_{(p)i})$	0.167	0.042	4.00	< 0.0001
	$\text{Var}(\beta_{(p)i})$	0.092	0.031	2.99	0.0027
	$\text{Var}(\gamma_{(p)i})$	0.076	0.029	2.63	0.0086
ρ		0.532	0.010	54.01	< 0.0001
$\text{Var}(\varepsilon_{(r)ij})$		0.168	0.004	46.24	< 0.0001

D'après le Tableau 3.6, les variations entre placettes ne sont pas significatives (les variances des effets « placette », $\text{Var}(\alpha'_p)$, $\text{Var}(\beta'_p)$ et $\text{Var}(\gamma'_p)$, ne sont pas significativement différentes de zéro avec des probabilités associées au test Z toutes supérieures à 0.05). En revanche, la variabilité entre arbres à l'intérieur des placettes reste très significative. La variabilité individuelle de la densité du bois à croissance radiale fixée s'observe donc en intra-placette. En d'autres termes, deux arbres ayant eu une croissance radiale analogue et provenant d'une même placette sont aussi dissemblables que deux arbres provenant de placettes différentes. Ces résultats rejoignent ceux de Bergès (1998), démontrant que l'effet « placette » représente de 0 à 1% de la variabilité totale de la densité du bois du Chêne sessile lorsque les conditions stationnelles sont prises en compte.

Dans ce chapitre et le précédent, nous avons construit plusieurs modèles mixtes (*i.e.* modèles (2.19), (3.2) et (3.3)). Dans chacun des modèles, la variabilité individuelle à croissance fixée a été prise en compte sous la forme d'un effet « arbre » aléatoire mais la signification de cette variabilité individuelle changeait selon le modèle considéré. La variabilité individuelle des modèles (2.19), (3.2) et (3.3) représentait la variation entre arbres appartenant respectivement i/ à des sites hétérogènes, ii/ à des sites homogènes en termes de climat, de fertilité du sol et de structure de peuplement et iii/ à une même placette. La variabilité individuelle des modèles (2.19), (3.2) et (3.3) incluait donc respectivement i/ la variabilité due aux effets « région », « station », « sylviculture », « placette » en plus de la variabilité due aux effets génotypiques (et / ou microsite), ii/ les variabilités dues aux effets « placette » et aux effets génotypiques (et / ou microsite) et iii/ les effets génotypiques (et / ou microsite). La Figure 3.1 résume les différentes étapes de modélisation en reportant la variation due à l'effet « arbre » estimée dans le cas des trois modèles testés.

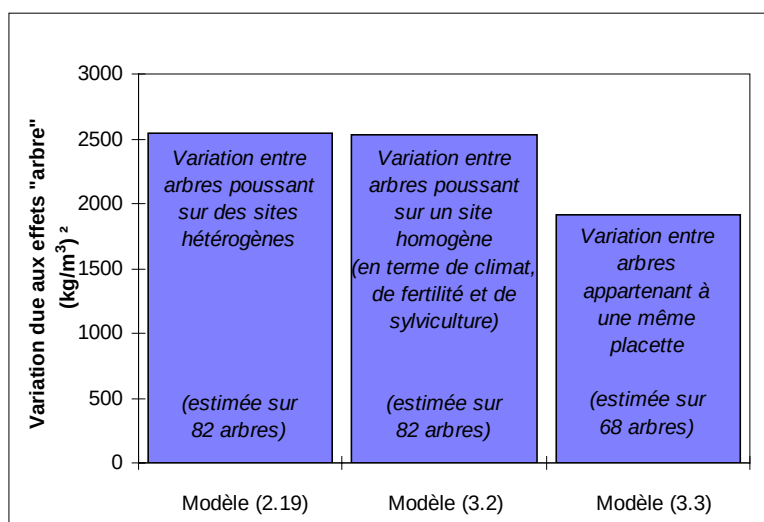


Figure 3.1. Variation due aux effets « arbre » (en $\text{kg/m}^3)^2$ selon les trois modèles mixtes testés.

i/ la variation due aux effets « arbre » du modèle (2.19), estimée sur 82 arbres, inclut les variations dues aux effets « région », « station », « sylviculture », « placette » et aux effets génotypiques (et / ou microsite) ; ii/ la variation due aux effets « arbre » du modèle (3.2), estimée sur 82 arbres, inclut les variations dues aux effets « placette » et aux effets génotypiques (et / ou microsite) ; iii/ la variation due aux effets « arbre » du modèle (3.3), estimée sur 68 arbres, inclut uniquement la variation due aux effets génotypiques (et / ou microsite) ;

Figure 3.1. Variation due to the "tree" effects ($\text{kg/m}^3)^2$ according to the three tested mixed models.

i/ the variation due to the "tree" effect in model (2.19) which is estimated on 82 trees includes the variations due to the effects of "region", "site quality", "silviculture", "plot" and "genotype" (and/or "microsite"); ii/ the variation due to the "tree" effect in model (3.2) which is estimated on 82 trees includes the variations due to the effects of "plot" and "genotype" (and/or "microsite"); iii/ the variation due to the "tree" effect in model (3.3) which is estimated on 68 trees out of the 82 oaks only includes the variation due to the effects of "genotype" (and/or "microsite").

La Figure 3.1 indique que la variabilité individuelle à croissance radiale fixée reste très importante à l'intérieur d'une placette donnée homogène en termes de climat, de station et de sylviculture (i.e. variation individuelle du modèle (3.3)). Celle-ci, incluant les effets génotypiques et / ou microsite est cependant plus faible que la variabilité individuelle du modèle (3.2) qui inclut les effets « placette » en plus des effets génotypiques et / ou microsite ($1910 (\text{kg/m}^3)^2$ contre $2530 (\text{kg/m}^3)^2$). Cette diminution peut être due i/ à l'échantillonnage d'arbres légèrement différent qui a servi à l'ajustement du modèle (3.3) (68 arbres contre 82 arbres) et / ou ii/ au possible apparemment des arbres appartenant à une même placette (ce qui est probable eu égard au mode de reproduction du Chêne et à la faible taille de nos placettes). En effet, si les deux arbres appartenant à une même placette sont apparentés, une partie de la variabilité génétique individuelle est incluse dans la variabilité inter-placette.

De l'interprétation des différents modèles, nous concluons que les effets « région », « station », « sylviculture » et leurs interactions, ainsi que les effets « placette » ne peuvent expliquer qu'une faible partie de l'effet « arbre ». Il ne reste donc plus que les effets génétiques et l'effet du microsite qui puissent expliquer l'effet « arbre ». Les très nombreux travaux attestant d'un contrôle génétique individuel sur les propriétés du bois de la plupart des essences (Nepveu, 1986) et sur le Chêne en particulier (Nepveu, 1993) constituent un appui solide à l'hypothèse d'un contrôle génétique sur l'effet « arbre », bien que ces travaux n'aient pas pris en compte l'influence de la croissance radiale sur l'effet génétique individuel. Sur d'autres

essences, les travaux de Chantre et Gouma (1993) sur l'Epicéa commun et de Rozenberg et al. (1999) sur le Douglas qui ont mis en évidence une variabilité génétique importante entre clones pour la densité du bois, une fois les différences de croissance radiale prises en compte, accréditent également l'hypothèse d'un contrôle génétique de l'effet « arbre ». Nous pensons que les éventuelles différences d'environnement local des arbres (*i.e.* microsite) ne peuvent expliquer une grande partie de l'effet « arbre » sachant que les conditions stationnelles bien identifiées et très contrastées à l'échelle de plusieurs départements français ne contribuent pas à expliquer l'effet « arbre » (se reporter à la Figure 3.1).

La conséquence pratique à en tirer est la suivante : quel que soit le site de provenance, il est possible d'établir un modèle de densité du bois ayant une portée générale à condition d'échantillonner un nombre suffisamment important d'arbres présentant une large palette de croissances radiales.

3.4.2 Recherche d'une tendance à long terme sur le modèle mixte de densité du bois

3.4.2.1. Construction d'un modèle mixte intégrant la date de formation des cernes

3.4.2.1.1. Structure du modèle mixte

Au paragraphe 2.4.2.2. (Tableau 2.17), une corrélation significative a été mise en évidence entre d'une part le paramètre $\bar{\beta}_i$ du modèle (2.19) et d'autre part l'âge des arbres à l'abattage. Cette corrélation est à considérer avec précaution puisqu'un paramètre estimé et non le vrai paramètre est à la base du calcul ; toutefois, elle peut nous donner des pistes quant aux nouvelles variables à tester. Au vue de cette corrélation, la relation entre la densité et la croissance radiale semblerait donc être affectée par l'âge des arbres. Comme les arbres de l'échantillonnage, dont l'âge est différent, ont formé leurs cernes à des dates différentes, nous proposons de tester l'effet de la date de formation des cernes (*DATE*) sur la relation {densité - croissance radiale}.

La corrélation entre $\bar{\beta}_i$ et l'âge des arbres à l'abattage pourrait donc se traduire par une interaction « *DATE* x *AGE* » significative dans le modèle de densité du bois. Nous testons ci-après cette interaction, ainsi que l'effet « *DATE* » et celui de l'interaction « *DATE* x *1/LC* », ne pouvant affirmer *a priori* si ces effets et interactions sont significatifs ou non.

Le modèle mixte (3.4) incorpore la date de formation des cernes de la manière suivante :

$$(3.4) \quad D_{ij} = a + b \times AGE^*_{ij} + c \times (1/LC_{ij})^* + d \times DATE^*_{ij} + e \times DATE^*_{ij} \times AGE^*_{ij} + f \times DATE^*_{ij} \times (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times AGE^*_{ij} + \gamma_i \times (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_i) & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_i) \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix},$$

où D est la densité à l'état sec à l'air en kg/m^3 , AGE^* , l'âge compté depuis la moelle, $(1/LC)^*$, l'inverse de la largeur de cerne, et $DATE^*$, la date de formation des cernes, tous trois centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 76$ ans, $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$ et $\overline{DATE} = 1907$). Les indices i, j correspondent respectivement à l'arbre i et au cerne j . Les effets aléatoires « arbre » (*i.e.* α_i, β_i et γ_i) suivent par hypothèse une loi normale multivariée $N(0, G)$ avec G , la matrice de variance - covariance. Les variations résiduelles, ε_{ij} , sont corrélées suivant un processus autorégressif d'ordre 1.

3.4.2.1.2. Structure et ajustement du modèle mixte sélectionné

L'ajustement du modèle (3.4) indique que l'effet « $DATE$ » sur la densité n'est pas significatif à 5%. Le paramètre d de « $DATE$ » a donc été choisi égal à zéro^{31, 32}. Un modèle (3.5) identique à (3.4) mais sans l'effet « $DATE$ » est alors choisi. L'ajustement de ce modèle donne le résultat suivant :

$$(3.5) \quad (D_{ij}/100) = 7.101 - 1.306 (AGE^*_{ij}/100) - 1.231 \times (1/LC_{ij})^* + 0.002 (DATE^*_{ij}) (AGE^*_{ij}/100) - 0.006 (DATE^*_{ij}) (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i \times (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \begin{pmatrix} 0.221 & 0 & 0 \\ 0 & 0.157 & 0 \\ 0 & 0 & 0.085 \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho \\ \rho & 1 \end{pmatrix} \text{ où } \sigma^2 = 0.167 \text{ et } \rho = 0.534.$$

Les estimations et précisions des effets fixes et des variances des effets « arbre » du modèle (3.5) sont respectivement reportées aux Tableaux 3.7 et 3.8.

³¹ Dans le tableau 2.17, $\hat{\alpha}_i$ n'était d'ailleurs pas linéairement corrélé à l'âge des arbres.

³² Dans notre échantillonnage, la date de formation des cernes et leur âge depuis le cambium sont confondus puisque tous les arbres ont été abattus sur une période de deux ans. La Figure 2.13 du second chapitre met en évidence, à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés, l'absence d'évolution de la densité du duramen en fonction de l'âge depuis le cambium (*i.e.* à mesure du vieillissement de l'arbre). Il n'est donc pas étonnant de trouver dans ce chapitre un effet « $DATE$ » non significatif.

Tableau 3.7. Estimation et précision d'estimation des effets fixes du modèle mixte (3.5).

i/ la partie déterministe du modèle (3.5) est de la forme suivante :

$$(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c \times (1/LC_{ij})^* + e \times DATE_{ij}^* \times (AGE_{ij}^*/100) + f \times DATE_{ij}^* \times (1/LC_{ij})^* ; \text{ii/ } n = 10427.$$

Table 3.7. Estimation and precision of the estimation of the fixed effects in mixed model (3.5).

i/ the part of model (3.5) shared by all the sampled trees is :

$$(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c \times (1/LC_{ij})^* + e \times DATE_{ij}^* \times (AGE_{ij}^*/100) + f \times DATE_{ij}^* \times (1/LC_{ij})^* ; \text{ii/ } n = 10427.$$

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test t	Probabilité
<i>a</i>	7.101	0.053	133.65	< 0.0001
<i>b</i>	-1.306	0.049	-26.51	< 0.0001
<i>c</i>	-1.231	0.039	-31.73	< 0.0001
<i>e</i>	2 10 ⁻³	4 10 ⁻⁴	4.98	< 0.0001
<i>f</i>	-6 10 ⁻³	4 10 ⁻⁴	-12.74	< 0.0001

Tableau 3.8. Estimation et précision des variances des effets aléatoires du modèle mixte (3.5).**Table 3.8.** Estimation and precision of the estimation of random effects variances in model (3.5).

n = 10427.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
Var(α_i)	0.221	0.036	6.17	< 0.0001
Var(β_i)	0.157	0.032	4.93	< 0.0001
Var(γ_i)	0.085	0.019	4.46	< 0.0001
ρ	0.536	0.009	59.67	< 0.0001
Var(ε_{ij})	0.167	0.003	50.46	< 0.0001

D'après le Tableau 3.7, les interactions *DATE* x *AGE* et *DATE* x (1/*LC*), très significatives, indiquent que les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne sur la densité dépendent de la date de formation des cernes. L'importance de ces interactions sera quantifiée au paragraphe 3.4.2.3.

3.4.2.2. Simulation de l'évolution de la densité du bois pour des cernes formés à des dates différentes (à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés)

Nous simulons dans ce paragraphe l'évolution radiale de la densité du bois pour des cernes formés à des dates différentes. La simulation présentée en Figure 3.2 utilise deux modèles : i/ un modèle de croissance élaboré par Dhôte (1999) pour le Chêne sessile et qui permet, pour un scénario sylvicole donné appliqué sur un site de fertilité connue, de connaître la courbe donnant la largeur de cerne³³ en fonction de l'âge depuis la moelle des arbres constituant le peuplement et ii/ le modèle de densité du bois (3.5) élaboré précédemment. Ces deux modèles peuvent être connectés puisque ce que prédit le modèle de croissance (*i.e.* la largeur de cerne à un âge depuis la moelle donné) correspond aux variables prédictives du modèle de densité. Plus précisément, nous avons utilisé un profil de largeur de cerne représentatif d'une sylviculture classique sur un site caractérisé par une hauteur dominante à 100 ans de 26 mètres. La largeur de cerne moyenne du

³³ Les variations climatiques annuelles de largeur de cerne ne sont pas simulées par le modèle de croissance.

peuplement final simulé par Dhôte était égale à 1.6 mm. Le doublet « âge depuis la moelle, largeur de cerne » estimé par le modèle de croissance est alors utilisé pour calculer la densité du bois au moyen de la partie déterministe du modèle de densité (3.5). La simulation de la Figure 3.2 est représentée pour deux arbres moyens âgés de 110 ans, le premier ayant formé ces cernes de 1770³⁴ à 1880 et le second de 1870 à 1980. La simulation permet³⁵ donc de comparer la densité du bois pour deux séries de cernes formés à des dates différentes mais ayant même âge depuis la moelle et même largeur de cerne.



Figure 3.2. Simulation des profils de densité du bois dans le duramen pour deux arbres moyens de même croissance radiale mais ayant poussé à des dates différentes.

i/ la simulation utilise un profil de largeur de cerne représentatif d'une sylviculture classique et la partie déterministe du modèle de densité du bois (3.5) ; ii/ les cernes ont été formés de 1770 à 1880 et de 1870 à 1980 respectivement pour le premier et le second peuplement ; iii/ les variations climatiques annuelles de largeur de cerne ne sont pas simulées par le modèle de croissance de Dhôte (1999).

Figure 3.2. Simulated wood density from pith to sapwood/heartwood limit for two average trees having grown under similar silvicultural schedule but at different times.

i/ the simulation uses a ring width profile corresponding to a classical silvicultural schedule and the deterministic part of density model (3.5); ii/ the rings were formed from 1770 to 1880 for the first average tree and from 1870 to 1980 for the second one; iii/ the ring width variations due to climate are not simulated by the growth model developed by Dhôte (1999).

³⁴ En supposant que notre modèle d'influence de la date est valide pour le 18^{ème} siècle.

³⁵ Elle ne permet pas en revanche de simuler le vieillissement du bois après duraminisation.

3.4.2.3. Contribution de la tendance à long terme à la variation totale de densité du bois

Afin de quantifier l'importance des effets « *DATE x AGE* » et « *DATE x 1/LC* », la variation de la densité est décomposée au Tableau 3.9 selon deux modèles dont seules les parties fixes sont différentes. Le modèle (2.19) comporte deux effets quantitatifs (*i.e.* *AGE*, *1/LC*) dans sa partie fixe alors que le modèle (3.5) en comporte quatre (*i.e.* *AGE*, *1/LC*, *DATE x AGE*, *DATE x 1/LC*). La seule différence entre les deux modèles est donc la présence ou non des variables *DATE x AGE* et *DATE x 1/LC*.

Tableau 3.9. Décomposition de la variation selon deux modèles mixtes dont seules les parties fixes sont différentes.

i/ le modèle (2.19) comporte deux effets quantitatifs (AGE, 1/LC) dans sa partie fixe ; ii/ le modèle (3.5) en comporte quatre (AGE, 1/LC, DATE x AGE, DATE x 1/LC).

Table 3.9. *Decomposition of the total variation according to two mixed models which only the fixed part differs. i/ model (2.19) includes two quantitative effects (AGE, 1/LC) in its fixed part; ii/ model (3.5) includes four quantitative effects (AGE, 1/LC, DATE x AGE, DATE x 1/LC) in its fixed part.*

	Modèle (2.19)		Modèle (3.5)	
	Variations (kg/m ³) ²	Pourcentage (%)	Variations (kg/m ³) ²	Pourcentage (%)
Variation expliquée par les effets fixes	3960	48	4110	49
Variation due aux effets « arbre » aléatoires	2540	31	2590	31
Variation résiduelle	1720	21	1670	20
Somme des contributions	8220	100	8370	100

Cette comparaison de deux modèles emboîtés indique que les variables *DATE x AGE* et *DATE x 1/LC* ont un effet peu important sur la densité du bois, à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés, puisque la variation expliquée par les effets fixes n'augmente que de 1% (de 48% à 49%) lorsque ces variables sont introduites dans le modèle (3.5). En conséquence, la relation entre la densité et la croissance radiale n'est pratiquement pas affectée par la date de formation des cerne.

3.4.2.4. Confrontation avec la bibliographie : tendance à long terme sur la relation entre la densité du bois et la croissance

La bibliographie est riche depuis quelques années en articles traitant du changement à long terme de la productivité des essences forestières d'importance économique. En revanche, seuls Bergès et al. (2000) ont étudié l'évolution à long terme de la relation entre la densité du bois et la croissance. Les changements à long terme de productivité en biomasse doivent pourtant être analysés en tenant compte de ses deux composantes que sont l'accroissement en volume et la densité du bois. Ces deux paramètres jouent en effet un rôle économique important en contrôlant en partie la quantité et la qualité de la ressource. Ils sont également des éléments majeurs dans l'étude des flux de carbone (Bergès et al., 2000).

Pour le Chêne (*Quercus petraea*), Bergès et al. (2000) trouvent une augmentation de la largeur de cerne de +66% de 1890 à 1980 alors que la densité diminue légèrement pendant la même période. Ils mettent donc en évidence une évolution à long terme de la relation entre la densité et la largeur de cerne puisque, la largeur de cerne augmentant, la densité aurait dû également augmenter compte tenu de la relation positive liant la densité à la largeur de cerne. En exprimant d'une autre façon le résultat précédent, Bergès et al. trouvent que, pour une même largeur de cerne, les cernes formés récemment sont moins denses que ceux formés cent ans plus tôt. Bergès et al. estiment que la diminution de la densité est égale à environ 40 kg/m³ de 1890 à 1980, à âge et largeur de cerne fixés. Les résultats de Bergès et al. sont donc en contradiction avec les nôtres puisque nous n'avons pas trouvé d'effet « DATE » pur sur la relation entre la densité et la croissance radiale.

Compte tenu de ces résultats contradictoires entre ceux de Bergès et al. (2000) et ceux de notre étude, nous nous sommes demandé si cette contradiction ne provenait pas d'un artefact dû au fait que dans notre étude nous avons utilisé un modèle mixte alors que Bergès et al. avaient procédé par analyse de variance. Nous avons donc repris nos données en utilisant la même méthode d'analyse que celle utilisée par Bergès et al. afin d'infirmier ou de confirmer nos résultats.

3.4.2.5. Nouvelle analyse des données par ANOVA

3.4.2.5.1. Méthode

Pour tester comment évolue la densité du bois en fonction de la date de formation des cernes à même âge depuis la moelle et même largeur de cerne, nous appliquons sur la densité un modèle d'analyse de variance testant les effets conjoints de la date de formation, de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne.

Le modèle utilisé est un modèle d'analyse de variance à trois facteurs croisés. Ce modèle s'écrit de la manière suivante :

$$(3.6) \quad D_{ijkl} = \mu + AGE_i + LC_j + DATE_k + AGE_i \times LC_j + AGE_i \times DATE_k + LC_j \times DATE_k + AGE_i \times LC_j \times DATE_k + \varepsilon_{ijkl}$$

avec μ , la moyenne de la densité du bois sur l'ensemble des cernes de duramen de notre échantillonnage, i, j, k , représentent respectivement la $i^{\text{ème}}$ classe d'âge depuis la moelle ($i = 1 \text{ à } 3$), la $j^{\text{ème}}$ classe de largeur de cerne ($j = 1 \text{ à } 3$) et la $k^{\text{ème}}$ classe de date ($k = 1 \text{ à } 3$; comme Bergès et al. dont nous voulons reproduire l'analyse, nous avons choisi de diviser les cernes de notre échantillonnage selon trois classes d'âge, trois classes de largeur de cerne et trois classes de date), $AGE, LC, DATE$ représentent respectivement les effets de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de la date, $AGE \times LC, AGE \times DATE, LC \times DATE$, représentent les interactions d'ordre 2, $AGE \times LC \times DATE$ représente l'interaction d'ordre 3 et ε est l'erreur qui suit une loi normale $N(0, \sigma^2)$. Le plan d'échantillonnage construit pour tester le modèle (3.6) est reporté dans le Tableau 3.10.

Tableau 3.10. Plan d'échantillonnage construit pour tester le modèle (3.6) : effectif en nombre de cernes par classes d'âge depuis la moelle, de largeur de cerne et de date de formation.

i/ chaque variable (i.e. âge depuis la moelle, largeur de cerne et date de formation) a été découpée en trois classes d'effectifs égaux; ii/ n = 10427.

Table 3.10. Structure of the sampling used to test model (3.6): ring number for each class of age from the pith, for each class of ring width and for each class of ring formation date.

i/ each variable (i.e. age from the pith, ring width and ring formation date) has been divided into three classes which have the same ring number; ii/ n=10427.

		Classe de date (années calendaires)								
		1776 - 1888			1889 - 1933			1934 - 1982		
	Classe de largeur de cerne (mm)	0.3 - 1.4	1.4 - 2.0	2.0 - 7.4	0.3 - 1.4	1.4 - 2.0	2.0 - 7.4	0.3 - 1.4	1.4 - 2.0	2.0 - 7.4
Classe d'âge (années)	1-50	1112	838	532	228	307	355	6	16	89
	51 - 95	357	317	251	563	584	531	149	244	488
	96 - 198	43	32	6	307	317	302	707	827	919

Notons que la structure du plan d'échantillonnage présentée au Tableau 3.10 présente un déséquilibre important puisque nous ne disposons que de très peu de cernes larges, d'âge élevé et anciennement formés (n = 6) et très peu de cernes fins, jeunes et récemment formés (n = 6). Ce déséquilibre s'explique i/ par le nombre d'arbres relativement faible (n = 82) et ii/ par le faible nombre d'arbres très jeunes ou très vieux, ce qui restreint la gamme de dates disponibles pour chaque âge depuis la moelle.

3.4.2.5.2. Résultats

Les résultats du modèle (3.6) testant les effets conjoints de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de la date de formation sur la densité du bois sont reportés aux Tableaux 3.11a et b.

Tableau 3.11.a et b. Résultats du modèle (3.6) d'analyse de variance à trois facteurs croisés testant les effets conjoints de l'âge depuis la moelle (*AGE*), de la largeur de cerne (*LC*) et de la date de formation (*DATE*) sur la densité du bois.

i/ chaque variable (i.e. âge depuis la moelle, largeur de cerne et date de formation) est découpée en trois classes d'effectifs égaux; ii/ n = 10427.

Table 3.11a and b. Results of the 3-way ANOVA corresponding to model (3.6) which tests the effects of age from the pith (*AGE*), ring width (*LC*) and ring formation date (*DATE*) on wood density.

i/ each variable (i.e. age from the pith, ring width and ring formation date) has been divided into three classes which have the same ring number; ii/ n=10427.

a/

Sources de variation	ddl	Somme des carrés	Carrés moyens	F	p > F
Modèle	26	2.7 10 ⁷	1.0 10 ⁶	233	0.0001
Erreur	10400	4.6 10 ⁷	4.5 10 ³		
Total	10426	7.4 10 ⁷			

b/

Sources de variation	ddl	Somme des carrés (SCE Type III)	Carrés moyens	F	Probabilité
<i>AGE</i>	2	2.3 10 ⁶	1.2 10 ⁶	262.0	< 0.0001
<i>LC</i>	2	6.2 10 ⁵	3.1 10 ⁵	69.1	< 0.0001
<i>DATE</i>	2	226	113	0.0	0.9750
<i>AGE x LC</i>	4	2.1 10 ⁴	5.2 10 ³	1.2	0.3279
<i>AGE x DATE</i>	4	5.4 10 ⁴	1.3 10 ⁴	3.0	0.0167
<i>LC x DATE</i>	4	2.8 10 ⁴	7.0 10 ³	1.6	0.1796
<i>AGE x LC x DATE</i>	8	6.9 10 ⁴	8.7 10 ³	1.9	0.0496

Les résultats de l'analyse de variance (3.6) indiquent que les effets « *AGE* » et « *LC* » sont très significatifs ($p < 0.0001$) mais que l'effet « *DATE* » ne l'est pas ($p = 0.9750$). Les interactions d'ordres 2 et 3 sont faiblement significatives ou non significatives. L'absence d'effet « *DATE* » indique donc que la densité du bois n'est pas significativement différente selon la date de formation des cernes, à âge depuis la moelle et largeur de cerne fixés. Les résultats du modèle d'analyse de variance (3.6) confirment ceux du modèle mixte (3.5). En effet, les deux modèles indiquent tous les deux l'absence d'effet « *DATE* ». L'interaction « *AGE x DATE* », qui était de faible importance selon le modèle mixte (Tableau 3.7), n'est significative qu'à 5% selon le modèle d'analyse de variance (Tableau 3.11b). L'absence d'interaction « *LC x DATE* » et la faible importance de l'interaction « *AGExDATE* » impliquent que la relation entre la densité et la croissance (*i.e.* âge depuis la moelle et largeur de cerne) est conservée au cours du temps. L'invariance au cours du temps de la relation densité = $f(\text{AGE}, \text{LC})$, observée grâce au modèle mixte, est donc confirmée par le modèle

d'analyse de variance. La contradiction que nous observons avec les résultats de Bergès et al. (2000) ne provient donc pas d'un artefact dû à la méthode d'analyse employée.

L'évolution de la densité du bois en fonction de l'âge depuis la moelle pour des cernes de même largeur (de 1.6 à 1.7 mm) et l'évolution de la densité en fonction de la largeur de cerne pour des cernes de même âge (de 66 à 79 ans) sont représentées respectivement en Figures 3.3a et 3.3b pour trois périodes différentes. La Figure 3.2 du paragraphe 3.4.2.2. et la Figure 3.3a peuvent être mises en regard puisque toutes deux représentent l'évolution de la densité du bois en fonction de l'âge depuis la moelle à largeur de cerne fixée pour des cernes formés à des périodes différentes. Il y a bien concordance entre les deux figures qui illustrent l'absence ou la très faible importance d'une tendance à long terme sur la relation Densité = f (AGE) à largeur de cerne fixée.

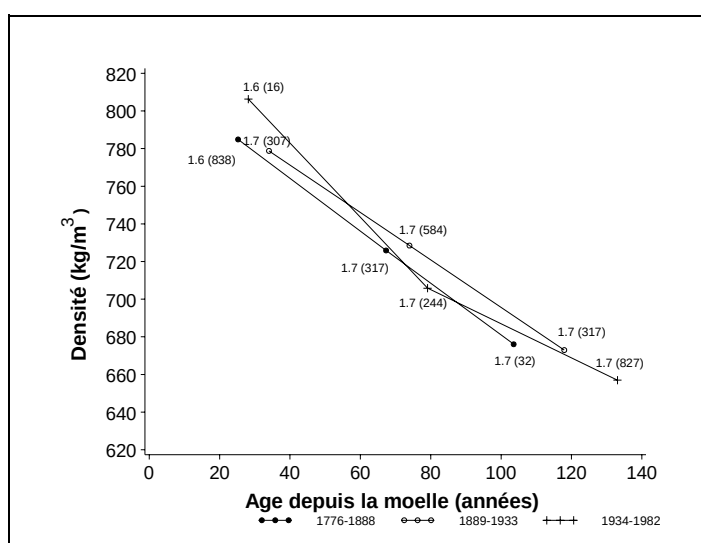


Figure 3.3a. Evolution de la densité du bois en fonction de l'âge depuis la moelle pour des cernes de même largeur (de 1.6 à 1.7mm) formés pendant trois périodes différentes (1776 - 1888, 1889 - 1933, 1934 - 1982).

i/ chaque point a pour ordonnée la densité moyenne et pour abscisse l'âge depuis la moelle moyen pour une combinaison donnée d'âge, de largeur et de date ; ii/ pour chaque combinaison d'âge, de largeur et de date, les largeurs de cerne moyenne ainsi que l'effectif de cernes (entre parenthèses) sont reportés sur le graphe.

Figure 3.3a. Wood density versus age from the pith for rings having similar width (1.6 or 1.7 mm) formed during three different periods of time (1776-1888, 1889-1933, 1934-1982).

i/ Y-axis corresponds to the mean wood density and X-axis to the mean age from the pith for a given class of age from the pith, ring width and period of time; ii/ for each class, mean ring width as well as number of rings (in brackets) are mentioned on the graph.

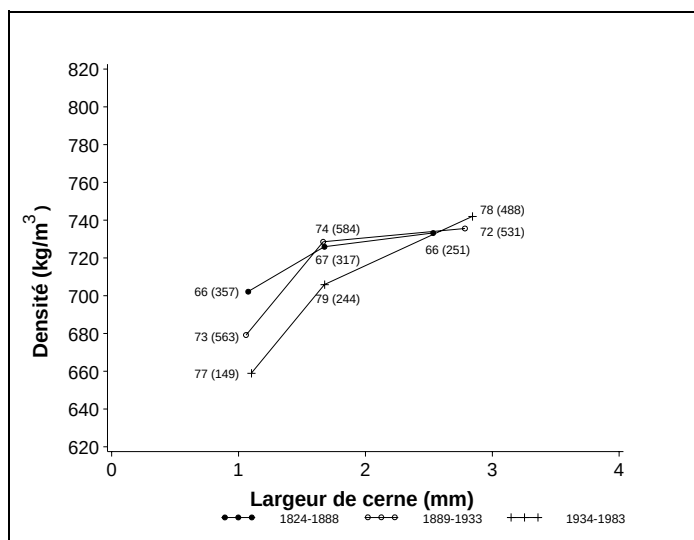


Figure 3.3b. Evolution de la densité du bois en fonction de la largeur de cerne pour des cernes de même âge depuis la moelle (de 66 à 79 ans) formés pendant trois périodes différentes (1824 - 1888, 1889 - 1933, 1934 - 1983).

i/ chaque point a pour ordonnée la densité moyenne et pour abscisse la largeur de cerne moyenne pour une combinaison donnée d'âge, de largeur et de date ; ii/ pour chaque combinaison d'âge, de largeur et de date, l'âge moyen ainsi que l'effectif entre parenthèses sont reportés sur le graphe.

Figure 3.3b. Wood density versus ring width for rings having similar age from the pith (from 66 to 79 years) formed during three different periods of time (1824-1888, 1889-1933, 1934-1983).

i/ Y-axis corresponds to the mean wood density and X-axis to the mean age from the pith for a given class of age from the pith, ring width and period of time; ii/ for each class, mean age as well as number of rings (in brackets) are mentioned on the graph.

Les deux modèles (i.e. modèle mixte et analyse de variance) testant, sur le même jeu de données, les effets conjoints sur la densité de la date de formation, de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne aboutissent donc à la même conclusion : la relation $Densité = f(AGE, LC)$ n'évolue pas, ou très peu, au cours du temps.

Nous nous trouvons donc en présence d'une contradiction entre les résultats de Bergès et al. (2000) et les nôtres, les premiers concluant qu'à âge depuis la moelle et largeur de cerne identiques, les cernes formés récemment sont sensiblement moins denses que les cernes formés cent ans plus tôt (environ 40 kg/m³ pour une densité moyenne de 680 kg/m³) alors que nous ne détectons aucun effet de la date de formation sur la densité du bois. Nous signalons que les mesures correspondant à ces deux études ont été réalisées avec la même méthodologie, dans le même laboratoire et en analysant la densité des cernes selon des méthodes d'analyse identiques (se reporter au paragraphe 3.4.2.5.). Notons en outre que l'absence d'effets « station », « structure de peuplement » et « région » sur la relation entre la densité du bois et la croissance radiale mise en évidence dans notre thèse nous permet d'exclure qu'un effet de l'échantillonnage soit à l'origine de cette contradiction. En revanche, comme Bergès et al. le signalent dans leur discussion, le phénomène de duraminisation, à l'origine d'une différence significative de densité entre les cernes d'aubier et de duramen, à mêmes âge depuis la moelle et largeur de cerne (se reporter au paragraphe 2.4.2.1.1 du chapitre 2), explique

peut-être en partie la tendance à long terme mise en évidence par ces auteurs qui n'ont pas exclu de leurs analyses les cernes d'aubier (ceux-ci sont uniquement présents dans la classe de date la plus récente).

3.4.2.6. Recherche d'une tendance à long terme sur le modèle de densité du bois en incorporant les cernes d'aubier

Afin d'apporter des éléments supplémentaires à cette hypothèse (*i.e.* un biais dans l'analyse de Bergès et al. serait dû à la prise en compte dans leur échantillonnage de cernes d'aubier), nous étudions ci-après l'impact de l'introduction de l'aubier dans notre échantillonnage sur la recherche d'une tendance à long terme.

Les estimations et précisions des effets fixes et des variances des effets « arbre » du modèle (3.4), ajusté sur l'ensemble des cernes (aubier et duramen) sont respectivement reportées aux Tableaux 3.12 et 3.13.

Tableau 3.12. Estimation et précision d'estimation des effets fixes du modèle mixte (3.4) ajusté sur l'ensemble des cernes (aubier et duramen).

i/ la partie déterministe du modèle (3.4) est de la forme suivante :

$$(D_{ij}/100) = a + b \times (AGE_{ij}^*/100) + c \times (1/LC_{ij})^* + d \times DATE_{ij}^* + e \times DATE_{ij}^* \times (AGE_{ij}^*/100) + f \times DATE_{ij}^* \times (1/LC_{ij})^* ;$$

ii/ AGE = 84 ans, 1 / LC = 0.65 mm⁻¹ et DATE = 1916 ; iii/ n = 11838.

Table 3.12. Estimation and precision of the estimation of the fixed effects parameters in mixed model (3.4) fitted on the whole sampling (sapwood and heartwood).

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test t	Probabilité
<i>a</i>	7.000	0.053	131.28	< 0.0001
<i>b</i>	-1.058	0.168	-6.28	< 0.0001
<i>c</i>	-1.288	0.040	-32.27	< 0.0001
<i>d</i>	-0.005	0.002	-3.34	0.0008
<i>e</i>	-2 10 ⁻³	4 10 ⁻⁴	-5.79	< 0.0001
<i>f</i>	-6 10 ⁻³	4 10 ⁻⁴	-13.79	< 0.0001

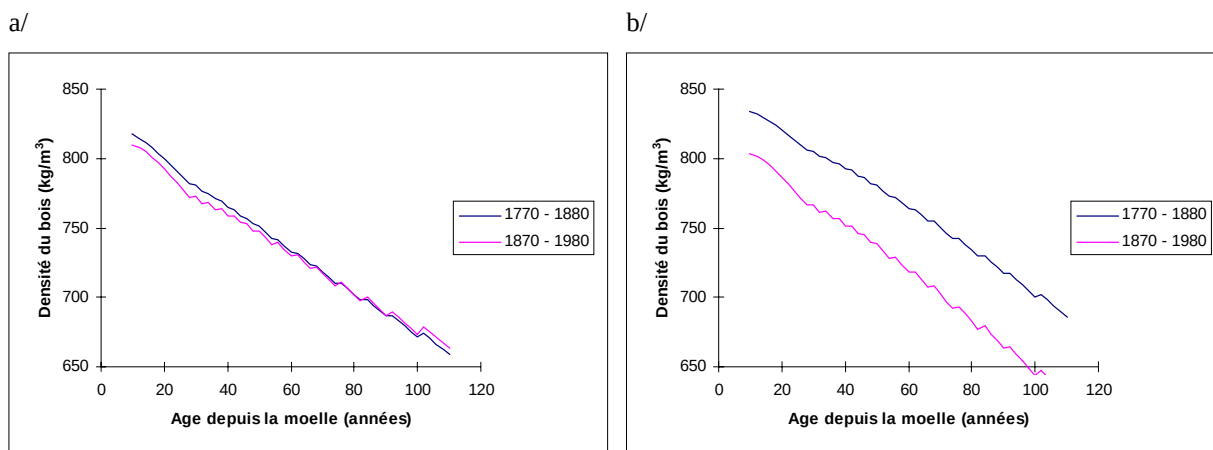
Tableau 3.13. Estimation et précision des variances des effets aléatoires du modèle mixte (3.4) ajusté sur l'ensemble des cernes (aubier et duramen). $n = 11838$.**Table 3.13.** Estimation and precision of the estimation of random effects variances in model (3.4) fitted on the whole sampling (sapwood and heartwood). $n = 11838$.

Paramètres	Estimation	Erreur type	Test Z	Probabilité
$\text{Var}(\alpha_i)$	0.210	0.035	6.07	< 0.0001
$\text{Var}(\beta_i)$	0.257	0.050	5.11	< 0.0001
$\text{Var}(\gamma_i)$	0.093	0.020	4.59	< 0.0001
ρ	0.617	0.008	78.59	< 0.0001
$\text{Var}(\varepsilon_{ij})$	0.203	0.004	48.08	< 0.0001

L'effet pur de la date de formation est déclaré significatif (Tableau 3.12 ; $p = 0.008$) lorsque le modèle de densité (3.4) est ajusté sur l'ensemble des cernes (aubier et duramen) alors qu'il n'est pas significatif lorsque les cernes d'aubier sont exclus de l'analyse (voir 3.4.2.1.2). L'introduction des cernes d'aubier, significativement moins denses que les cernes de duramen et formés uniquement à des dates récentes, crée donc un biais dans la recherche de tendances à long terme sur la densité du bois.

Afin d'évaluer l'importance du biais dû à l'introduction de l'aubier, nous reportons ci-après la densité du bois estimée par le modèle (3.4), ajusté sur l'ensemble des cernes, pour des cernes âgés de 60 ans et larges de 1.8 mm, formés respectivement en 1880 et en 1980. La densité de tels cernes, formés respectivement en 1880 et en 1980 est estimée à 741 kg/m^3 et à 701 kg/m^3 soit une différence de densité de 40 kg/m^3 en 100 ans, ce qui correspond à l'ordre de grandeur de diminution à long terme de la densité annoncé par Bergès et al. (2000).

L'importance du biais dû à l'introduction de l'aubier est illustré graphiquement en Figures 3.4a et b. La densité du bois d'arbres moyens de même croissance radiale mais ayant poussé à des dates différentes est simulée en Figures 3.4a et b, respectivement en utilisant le modèle de densité ajusté sans cerne d'aubier puis en utilisant le modèle ajusté avec des cernes de duramen et d'aubier.



Figures 3.4a et b. Simulation des profils de densité du bois dans le duramen pour deux arbres moyens de même croissance radiale mais ayant poussé à des dates différentes a/ en utilisant le modèle de densité ajusté sans cerne d'aubier puis b/ en utilisant le modèle de densité ajusté avec des cernes de duramen et d'aubier.

La Figure 3.4a est une copie de la Figure 3.2 (se reporter à la légende de la Figure 3.2 pour plus d'informations).

Figures 3.4a and b. Simulation of the density profile in heartwood for two average trees having grown under similar silvicultural schedule but at different times a/ using the wood density model fitted on heartwood rings (sapwood rings excluded) and b/ using the wood density model fitted on heartwood and sapwood rings.

For more information on Figure 3.4a, report to the legend of Figure 3.2.

3.5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 3

Les modèles statistiques élaborés au chapitre 3 ont montré que la variation inter-arbre de densité est presque aussi importante pour des individus appartenant à une même placette que pour des individus appartenant à des sites dont le climat, la fertilité du sol et la sylviculture appliquée sont différents. Ceci nous a conduit à considérer la variabilité génotypique comme la cause la plus probable de l'effet « arbre » sur la densité du bois. Il semble en effet peu probable que d'éventuelles différences d'environnement local des arbres (*i.e.* microsite) à l'intérieur d'une placette puissent contribuer aux variations inter-arbre sachant que les conditions stationnelles très contrastées à l'échelle de plusieurs départements français se révèlent sans impact sur l'effet « arbre ». L'hypothèse de contrôle génétique de l'effet « arbre » est par ailleurs confortée par les travaux de Nepveu (1986 ; 1993), de Chantre et Gouma (1993) et de Rozenberg et al. (1999) qui ont mis en évidence une variabilité génétique importante sur plusieurs propriétés physiques du bois en s'appuyant sur des dispositifs génétiques.

L'interprétation des modèles statistiques nous a également permis de démontrer qu'un seul modèle de densité du bois suffisait pour toute la zone de production du Chêne sessile étudiée. Les cinq régions échantillonnées aux climats contrastés se sont en effet avérées très similaires en terme de densité du bois si celles-ci sont comparées à même âge depuis la moelle et même largeur de cerne. Le climat ne semble donc pas influencer la relation entre la densité du bois et la croissance des arbres. De même, les conditions stationnelles, qu'elles soient très favorables ou défavorables au développement du Chêne sessile, ne modifient pas cette relation. Les arbres comprimés en futaie serrée classique ou les sujets à croissance relativement libre provenant de

taillis sous futaie sont assujettis à la même relation « densité du bois - croissance radiale ». Cette relation unique pour les arbres de futaie et pour ceux de taillis sous futaie est un élément nouveau qui n'avait pas encore été étudié pour le Chêne. Bien que les arbres de futaie et de taillis sous futaie aient une physionomie bien distincte, notamment par la forme du fût ou la surface du houppier, ceux-ci obéissent donc à la même relation moyenne « densité du bois - croissance radiale ».

Partie de notre souci de comprendre l'effet « arbre » (Tableau 2.17), nous avons en outre mis en évidence la stabilité à long terme du modèle de densité du bois. Ces résultats infirment ceux de Bergès et al. (2000). Une confrontation des deux études a mis en évidence l'existence d'un biais dans l'analyse de Bergès et al. dû à la prise en compte dans leur échantillonnage de cernes d'aubier (uniquement présents dans la classe de date la plus récente et significativement moins denses que les cernes de duramen).

4. Prédiction de l'effet « arbre » à partir de prélèvements non destructifs

La méthodologie proposée dans ce chapitre a été décrite et appliquée à l'angle du fil du bois dans l'article suivant : Guilley E., Loubère M., Nepveu G., 1999b : Identification en forêt de chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.) présentant un angle du fil du bois intrinsèquement faible, Can. J. For. Res. 29 : 1958-1965. La méthode proposée dans ce chapitre a également été présentée lors du troisième Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software » sous le titre « Using mixed models to estimate the pith-to-bark density profiles in individual logs from reduced density measurements ; Application to Sessile oak » (Guilley et Nepveu, 1999a).

4.1. INTRODUCTION

Dans les chapitres précédents, une population d'arbres a été caractérisée par un modèle de densité du bois en fonction de la croissance radiale. Tous les arbres suivaient la même loi {densité - croissance} mais chaque individu se différenciait de son voisin par ses paramètres de régression. Si l'on considère maintenant un arbre en forêt, nous n'avons *a priori* aucun moyen d'estimer les paramètres de son modèle de densité du bois puisque ni son phénotype extérieur (se reporter au Tableau 2.17), ni son appartenance à une région, à une station ou à un mode de sylviculture ne peut nous renseigner sur la valeur de ses paramètres. En effet, nous avons vu au chapitre 3 que la variance due à l'effet « arbre » sur la relation {densité - croissance} était maximale à l'intérieur d'une placette et qu'elle ne s'expliquait donc pas par les origines régionale, stationnelle et sylvicole des arbres. La prédiction des paramètres du modèle de densité ne peut donc vraisemblablement s'imaginer qu'en accédant à une ou plusieurs mesures de densité sur un arbre donné.

Prédire en forêt l'effet « arbre », indépendant donc de la croissance, de l'environnement et de la sylviculture, permettrait de sélectionner les individus intéressants du point de vue de la densité de leur bois. L'existence chez *Quercus petraea* d'une héritabilité significative pour le caractère « densité du bois » alliée à une forte variabilité entre clones laissent en effet espérer des gains élevés par sélection sur ce caractère (Nepveu, 1984).

Nous présentons dans ce chapitre une méthode de prédiction de l'effet « arbre » qui tient compte des acquis du modèle mixte et qui permet d'envisager des mesures plus ou moins intensives sur chacun des arbres dont on voudrait connaître le modèle de densité. Une première stratégie d'échantillonnage consiste à ne considérer qu'une seule mesure de densité prise à 1m30 en périphérie (du duramen) d'un arbre et une seconde stratégie opte pour des mesures de densité sur des groupes de cernes répartis le long d'un rayon de l'arbre. Si la première stratégie pourrait être appliquée par un forestier qui désirerait identifier en forêt des paramètres de la densité du bois qui soient « intrinsèques » aux arbres c'est-à-dire indépendants de leur croissance radiale (âge, largeur de cerne, hauteur), la seconde stratégie se place plutôt dans le cadre d'un laboratoire désirant

étudier le déterminisme de l'effet « arbre » en ayant recours à des mesures de densité peu coûteuses en temps.

4.2. METHODES

Le propos de ce chapitre est d'exposer une méthodologie qui permettrait d'estimer les modèles individuels de densité du bois d'arbres sur lesquels des mesures de densité non destructives (réalisées sur quelques groupes de cernes³⁶) seraient effectuées.

Selon le paragraphe 2.3.5.1., l'effet « arbre », v , doit être prédit à partir de deux groupes d'information : i/ des mesures sur un individu et ii/ des éléments caractérisant la population à laquelle l'arbre appartient ($\bar{a}$, $\bar{G}$ et $\bar{R}$, estimés eux-mêmes à partir de mesures). Au chapitre 2, les deux groupes d'informations étaient respectivement i/ l'ensemble des mesures de densité cerne à cerne d'un arbre donné et ii/ les $\bar{a}$, $\bar{G}$ et $\bar{R}$ estimés à partir de l'ensemble des mesures cerne à cerne des 82 arbres.

Pour un nouvel arbre appartenant à notre population, nous voudrions estimer les paramètres de son modèle de densité (i.e. $\bar{v}$) : soit nous mesurons la densité de tous ses cernes, soit nous envisageons de ne mesurer la densité que sur des groupes de cernes (en pratique plus facile) et à ne mesurer que certains groupes dans un souci d'allègement de l'échantillonnage. Deux étapes seront donc étudiées dans ce chapitre : l'impact d'un changement d'échelle (passage de l'échelle du cerne à celui du groupe de cernes) sur le modèle (2.19) et l'allègement de l'échantillonnage.

4.2.1. Prédiction de l'effet « arbre » à partir de la densité sur groupes de cernes

4.2.1.1. Changement d'échelle

La structure du modèle (2.19) est de nouveau précisée ci après :

$$(2.19) \quad D_{ij} = a + b \times AGE_{ij} + c / LC_{ij} + \alpha_i + \beta_i \times AGE_{ij} + \gamma_i / LC_{ij} + \varepsilon_{ij},$$

$$\text{avec } G = \text{var} \begin{pmatrix} \alpha_i \\ \beta_i \\ \gamma_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Var}(\alpha_i) & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(\beta_i) & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(\gamma_i) \end{pmatrix} \text{ et } \text{var}(\varepsilon) = R = \sigma^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho & \rho^2 & \dots & \rho^{n-1} \\ \rho & 1 & \dots & \dots & \dots \\ \rho^2 & \dots & \dots & \dots & \rho^2 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \rho \\ \rho^{n-1} & \dots & \rho^2 & \rho & 1 \end{pmatrix}$$

où $\sigma^2 = 0.172$ et $\rho = 0.542$.

³⁶ Les carottes de sondage sont quand même un peu destructives dans du chêne de qualité.

Les variations résiduelles intra-arbre, autocorrélées selon un processus autorégressif d'ordre 1, sont composées de σ^2 , la variance résiduelle du modèle de densité du bois établi à l'échelle du cerne et de ρ , la corrélation entre deux cernes jointifs.

Considérons maintenant un arbre dont on veut connaître le modèle de densité à partir de n mesures de densité, chacune étant faite sur un groupe de p cernes. Les équations présentées ci-dessus ne peuvent être utilisées en l'état puisqu'elles sont écrites dans le cas de densités mesurées à l'échelle du cerne et non à l'échelle d'un groupe de p cernes. Nous explicitons ci-après le passage d'un modèle « cerne à cerne » à un modèle « groupe de p cernes ». Nous admettons que les effets fixes (effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne) et que la variance inter-arbre ne sont pas affectés de manière significative par ce changement d'échelle. En revanche, nous considérons que ce changement d'échelle affecte les variations résiduelles intra-arbre.

De manière générale, les variations résiduelles pour des groupes de p cernes sont décrites par σ^2_{groupe} , la variance résiduelle pour des groupes de p cernes, et par ρ_{groupe} , la corrélation entre deux groupes jointifs. Nous avons déjà admis, au paragraphe 2.4.1.2.2, que l'autocorrélation, ρ_{groupe} , entre groupes jointifs de 9 cernes pouvait être négligée.

Intéressons nous maintenant à la variance résiduelle pour des groupes de p cernes autocorrélés. Si ε_j est la valeur résiduelle pour un cerne, alors la variance σ^2_{groupe} pour un groupe de p cernes autocorrélés est égale à :

$$(4.1) \quad \sigma^2_{groupe} = Var\left(\frac{1}{p} \sum_{j=1}^p \varepsilon_j\right) = \frac{1}{p^2} Var\left(\sum_{j=1}^p \varepsilon_j\right)$$

soit, en produit matriciel,

$$(4.2) \quad \sigma^2_{groupe} = \frac{1}{p^2} \begin{pmatrix} 1 & \dots & 1 \end{pmatrix} Var \begin{pmatrix} \varepsilon_1 & \dots & \varepsilon_p \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \dots \\ 1 \end{pmatrix}$$

avec $Var(\varepsilon) = R$ dont l'expression est donnée ci-dessus.

Dans le cas particulier où la densité est mesurée sur des groupes de 9 cernes ($p = 9$), σ^2_{groupe} est égale à :

$$(4.3) \quad \sigma^2_{groupe} = \frac{\sigma^2}{9} (1 + 1.79) = 0.053$$

(calculs effectués avec $\sigma^2 = 0.172$ et $\rho = 0.542$, respectivement la variance résiduelle et l'autocorrélation du modèle (2.19)).

Le changement d'échelle étant effectué, l'effet « arbre » sera prédit dans la suite de ce chapitre à partir de n mesures de densité sur des groupes de cernes ($n = 2$ ou 4).

4.2.1.2. Allègement d'échantillonnage : cas particulier de la prédiction de l'effet « arbre » à partir de la densité d'un seul groupe de cernes

En utilisant l'équation (2.11b) du chapitre 2, avec $\hat{a}$ et $\hat{G}$ donnés par le modèle (2.19), $\hat{R}$ donné par le calcul précédent et y , la densité mesurée sur un groupe de cernes d'âge et de largeur de cerne connus

($z^t = x^t = \left(\frac{1}{(1/LC)^*} \right)$), l'effet « arbre » a l'expression suivante :

$$(4.4) \quad \hat{v} = \begin{pmatrix} \hat{\alpha}_i \\ \hat{\beta}_i \\ \hat{\gamma}_i \end{pmatrix} = \frac{1}{Var\alpha_i + Var\beta_i (AGE_{ij}^*)^2 + Var\gamma_i \left(\frac{1}{LC_{ij}} \right)^2 + \sigma_{groupe}^2} \begin{pmatrix} Var\alpha_i \\ Var\beta_i AGE_{ij}^* \\ Var\gamma_i (1/LC_{ij})^* \end{pmatrix} (D_{ij} - \bar{B}_{ij})$$

avec $\bar{B}_{ij}$, la densité prédite par la partie déterministe du modèle de densité (2.19) à partir de AGE_{ij}^* et $(1/LC_{ij})^*$, respectivement l'âge moyen depuis la moelle et la moyenne des $1/LC$ des cernes de l'échantillon; i et j ne prennent ici qu'une seule valeur ($i^{ème}$ arbre, $j^{ème}$ groupe de cernes), et σ_{groupe}^2 , la variance résiduelle pour un groupe de cernes.

En résumé, l'effet « arbre » est dans ce chapitre prédit sur la base de deux ensembles d'informations : i/ une (ou plusieurs) mesure(s) de densité à 1m30 dans le duramen sur des groupes de cernes dont l'âge depuis la moelle et la moyenne des $1/LC$ sont connus et ii/ des informations générales concernant la population de chênes à laquelle l'arbre étudié appartient. Compte tenu des résultats obtenus au chapitre 3 attestant de la quasi-unicité du modèle de densité dans différentes conditions climatiques, stationnelles et sylvicoles, le modèle de densité élaboré peut être utilisé pour tout nouvel arbre dont on désire connaître les paramètres de son modèle de densité.

Rappelons que, dans l'étape de modélisation que nous avons conduite au chapitre 2, la densité d'un cerne a été caractérisée par la moyenne des densités mesurées sur deux barreaux diamétraux. De même, l'effet « arbre » sera prédit à partir de la moyenne des densités mesurées sur deux barreaux diamétraux³⁷.

³⁷ La méthodologie proposée impliquerait donc en pratique le prélèvement sur le terrain de deux carottes diamétrales.

4.2.2. Comparaison de plusieurs prédictions de l'effet « arbre »

Dans la suite de ce chapitre, nous choisissons de prédire l'effet « arbre » en considérant i/ deux groupes de neuf cernes diamétralement opposés et situés à la périphérie du duramen de l'arbre et ii/ quatre groupes de neuf cernes, deux à deux diamétralement opposés (deux groupes à la périphérie du duramen de l'arbre et deux autres groupes à proximité de sa moelle).

Ces différentes prédictions de l'effet « arbre » à partir de n groupes de cernes (avec $n = 2$ ou 4) ont été comparées à la prédiction de l'effet « arbre » à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30 considérée comme celle approchant le mieux la vraie valeur de l'effet « arbre ». Nous avons adopté comme convention de noter $\bar{\alpha}$, l'effet « arbre » prédit à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques disponibles et $\bar{\alpha}_{d=d_n}$, l'effet « arbre » prédit à partir de n mesures de densité sur des groupes de cernes, avec $n = 2$ ou 4 . Par abus de langage, nous appellerons $\bar{\alpha}$ la vraie valeur de l'effet « arbre ».

4.3. RESULTATS ET DISCUSSION

4.3.1. Comparaison entre la vraie valeur de l'effet « arbre » et l'effet « arbre » prédit à partir de deux mesures de densité sur groupe de cernes

Les comparaisons sont présentées ci-après avec les paramètres individuels des modèles de densité (a_i , b_i et c_i) et non avec les effets « arbre » (α_i , β_i et γ_i) ($a_i = \alpha_i + a$, $b_i = \beta_i + b$, $c_i = \gamma_i + c$ où a , b et c sont communs à l'ensemble des arbres; se reporter au modèle (2.19)).

Les paramètres individuels estimés à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques (de 43 à 197 mesures par arbre avec en moyenne 127 mesures par arbre) sont comparés en Figure 4.1 aux paramètres individuels estimés à partir de deux mesures de densité diamétralement opposées sur des groupes de neuf cernes (cernes les plus externes du duramen). La corrélation, r , entre les deux séries d'estimations pour $\bar{\alpha}_i$ et $\bar{\alpha}_{i(d=d_1)}$ est égale à 0.82 (Figure 4.1a.). Ce résultat est intéressant d'un point de vue pratique puisque seulement deux mesures de densité par arbre sur groupe de cernes diamétralement opposés permet relativement bien d'accéder à $\bar{\alpha}_i$ pour un arbre donné³⁸. Les Figures 4.1b et 4.1c n'indiquent en revanche que des corrélations faibles ou nulles. La densité de deux groupes de cernes diamétralement opposés et situés dans le duramen externe ne permet donc pas d'accéder aux paramètres individuels de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne.

³⁸ Le paramètre $\bar{\alpha}_i$ est à la source de la plus grande partie des variations inter-arbre de densité (Tableau 2.16).

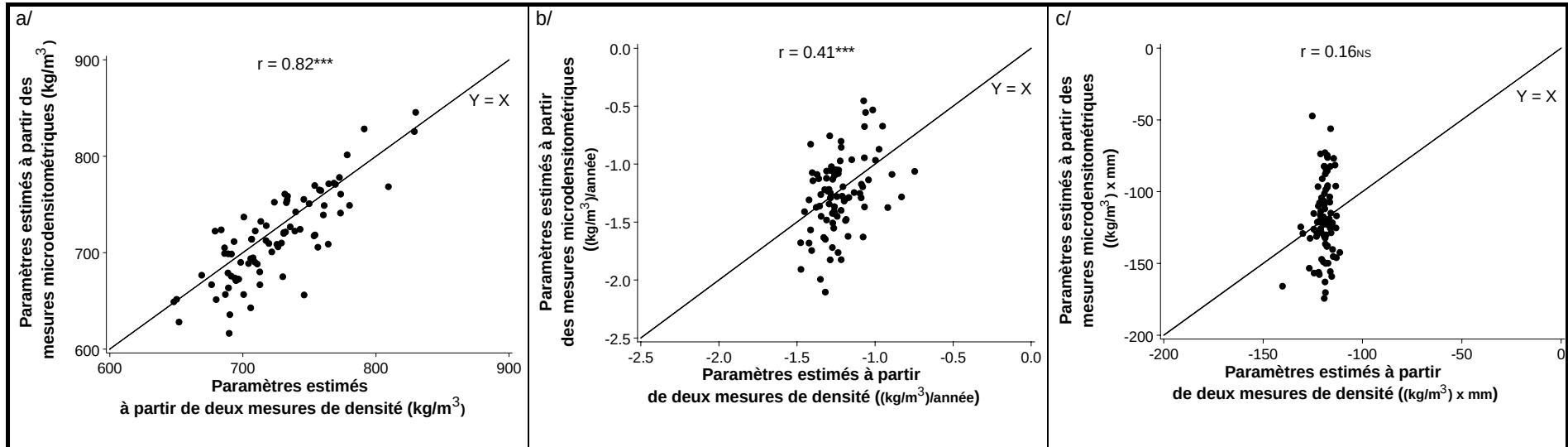


Figure 4.1. Comparaison pour 82 arbres des paramètres du modèle de densité (2.19) estimés en ordonnée à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30 avec ceux estimés en abscisse à partir des mesures sur deux groupes de neuf cernes (diamétralement opposés et situés dans le duramen externe) : a/ $\bar{a}_i \times 100$, b/ $\bar{b}_i$ et c/ $\bar{c}_i \times 100$.

Le modèle de densité est le suivant : $(\bar{D}_{ij}/100) = \bar{a}_i + \bar{b}_i (AGE^*_{ij}/100) + \bar{c}_i (1/LC)^*_{ij}$.

Figure 4.1. Comparison for 82 trees between the parameters of wood density model (2.19) estimated on Y-axis from the whole microdensitometric data sampling and estimated on X-axis from reduced density measurements (i.e. two measurements per tree on 9-heartwood ring samples diametrically opposed and close to the sapwood/heartwood limit) : a/ $\bar{a}_i \times 100$, b/ $\bar{b}_i$ et c/ $\bar{c}_i \times 100$.

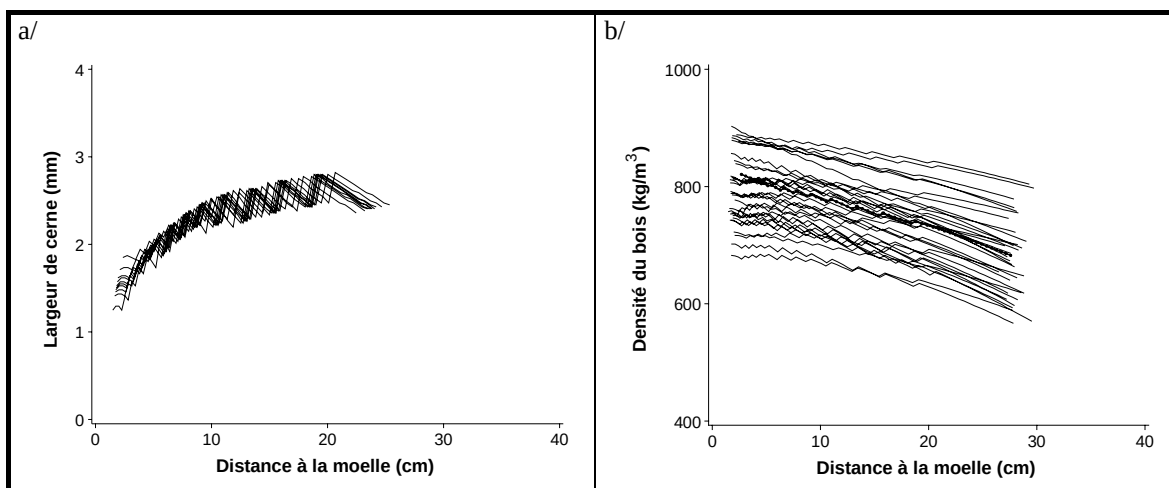
The wood density model is : $(\bar{D}_{ij}/100) = \bar{a}_i + \bar{b}_i (AGE^*_{ij}/100) + \bar{c}_i (1/LC)^*_{ij}$.

Une question se pose alors puisqu'il n'est pas possible d'estimer les paramètres de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne par des mesures légères : le poids de ces paramètres dans la variabilité de la densité est-il important en dépit du fait que la variance de β_i et celle de γ_i soient significativement non nulles (les estimations de $\text{Var}(\beta_i)$ et de $\text{Var}(\gamma_i)$ sont reportées dans le Tableau 2.15.) ?

Pour répondre qualitativement à cette question³⁹, nous simulons en Figure 4.2b les évolutions radiales de la densité du bois d'un ensemble d'arbres, représentatif de notre échantillonnage, dont la croissance en diamètre est similaire. Un modèle de croissance ainsi que le modèle mixte de densité du bois sont utilisés pour la simulation. Le modèle de croissance utilisé, élaboré par Dhôte (1999) pour le Chêne sessile, est caractéristique d'une sylviculture dynamique. La particularité de cette sylviculture est de produire pour le peuplement final des arbres dont la croissance est quasi-identique (les diamètres des arbres produits sont similaires, 57 cm et 64 cm de diamètre pour respectivement l'arbre le plus fin et l'arbre le plus gros). La simulation présentée en Figure 4.2 permet donc d'illustrer l'effet « arbre » sur la densité du bois. Le schéma de simulation, proposé par Hervé (1999), est le suivant :

- générer n profils de largeur de cerne (AGE_{ij} , LC_{ij} qui sont des sorties du modèle de croissance, se reporter à la Figure 4.2a),
- générer n triplets de paramètres (a_i , b_i , c_i) à partir de la distribution normale de moyenne β et de matrice de variance - covariance G du modèle mixte de densité du bois,
- calculer la densité estimée à partir de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne du modèle de croissance et à partir d'un triplet de paramètres : $(\bar{D}_{ij}/100) = a_i + b_i (AGE_{ij}^*/100) + c_i (1/LC_{ij})^*$ (les triplets de paramètres sont associés aléatoirement aux profils de largeur de cerne).

³⁹ Voir également le Tableau 2.16 qui répond à cette question.



Figures 4.2a et b. Evolution a/ de la largeur de cerne et b/ de la densité du bois dans le duramen pour des chênes sessiles ayant subi une sylviculture dynamique.

i/ la sylviculture dynamique produit des arbres de 60 cm de diamètre à 1m30 en 124 ans (57 cm pour le moins gros et 64 cm pour le plus gros) ; ii/ chaque profil en trait fin représente la largeur de cerne et la densité pour 33 arbres tirés au hasard parmi les 93 arbres du peuplement final et le profil en trait gras de la Figure 4.2b représente l'évolution moyenne de la densité du bois dans le peuplement ; iii/ la variation résiduelle du modèle de densité n'est pas représentée afin de ne pas trop surcharger le graphique.

Figures 4.2a and b. Simulation of the profiles from pith to sapwood/heartwood limit of a/ ring width and b/ wood density for sessile oaks having grown under dynamic silviculture.

i/ the dynamic scenario leads on average to trees of 60 cm diameter at breast height after 124 years (57 cm for the smallest tree and 64 cm for the largest one); ii/ each profile in thin line represents the ring width and density variations for 33 trees randomly sampled among the 93 trees in the final crop and the bold line profile in Figure 4.2b. represents the overall population profile; iii/ the residual variability of the wood density model is not represented for a clearer presentation.

Dans ces conditions homogènes de croissance (Figure 4.2a), les profils de densité du bois des arbres sont pour la plupart parallèles entre eux, les arbres se distinguant surtout par leur niveau moyen de densité (i.e. $\bar{\alpha}_i$). En conséquence, l'estimation individuelle des paramètres de l'âge depuis la moelle (i.e. $\hat{b}_i$) et de la largeur de cerne (i.e. $\hat{c}_i$) revêt une moindre importance que celle du paramètre $\bar{\alpha}_i$. Ceci met en valeur l'intérêt de prédire l'effet « arbre » à partir de mesures dans le duramen externe puisqu'elles permettent d'accéder relativement bien au paramètre $\bar{\alpha}_i$.

4.3.2. Comparaison entre la vraie valeur de l'effet « arbre » et l'effet « arbre » prédit à partir de quatre mesures de densité sur groupes de cernes

Les paramètres individuels du modèle de densité du bois estimés à partir de quatre mesures de densité sur groupes de neuf cernes (deux à deux diamétralement opposés et situés dans le duramen externe et dans le duramen interne), sont comparés en Figure 4.3 aux paramètres estimés à partir des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30.

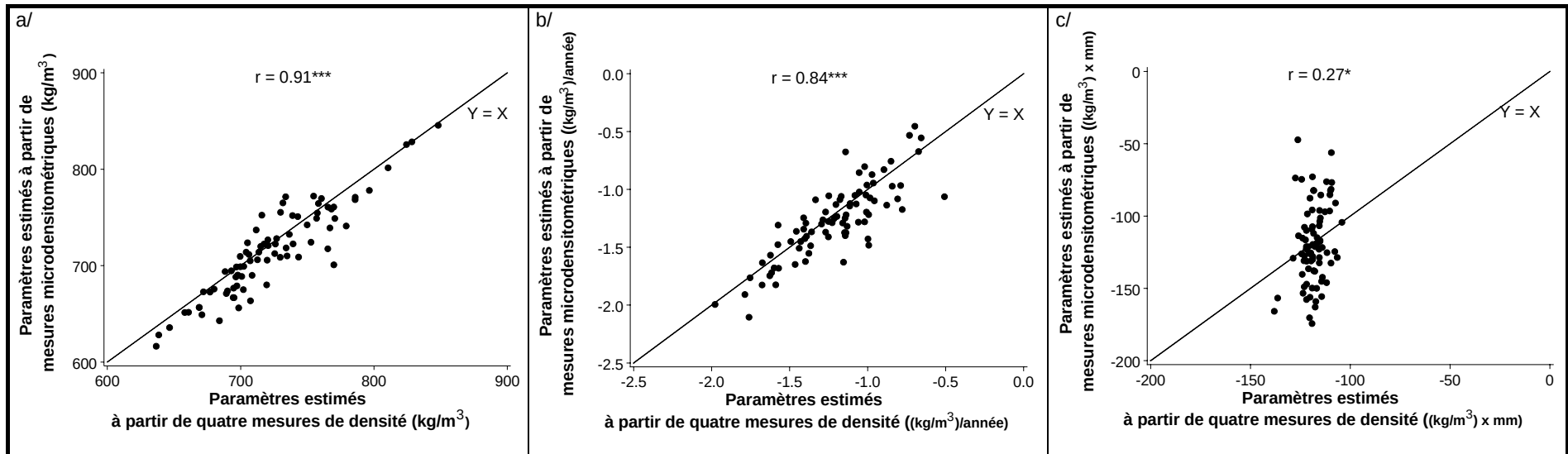


Figure 4.3. Comparaison pour 82 arbres des paramètres du modèle (2.19) estimés en ordonnée à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30, avec ceux estimés en abscisse à partir de quatre mesures de densité par arbre (sur des groupes de neuf cernes deux à deux diamétralement opposés et situés dans le duramen interne et externe) : a/ $\bar{a}_i \times 100$, b/ $\bar{b}_i$ et c/ $\bar{c}_i \times 100$.

Le modèle de densité est le suivant : $(\bar{D}_{ij}/100) = \bar{a}_i + \bar{b}_i (AGE^*_{ij}/100) + \bar{c}_i (1/LC)^*_{ij}$.

Figure 4.3. Comparison for 82 oaks between the parameters of wood density model (2.19) estimated on Y-axis from the whole microdensitometric data sampling and estimated on X-axis from reduced density measurements (on four 9-heartwood ring samples, two closed to the sapwood/heartwood limit, two others near the pith) : a/ $\bar{a}_i \times 100$, b/ $\bar{b}_i$ et c/ $\bar{c}_i \times 100$;

The wood density model is : $(\bar{D}_{ij}/100) = \bar{a}_i + \bar{b}_i (AGE^*_{ij}/100) + \bar{c}_i (1/LC)^*_{ij}$.

Quatre mesures de densité par arbre permettent d'affiner l'estimation du paramètre $\bar{a}_i$ (corrélation entre $\bar{a}_i$ et $\bar{a}_{i(d=d_2)}$ égale à 0.91 contre 0.82 avec deux mesures de densité ; se reporter à la Figure 4.1a) et surtout d'améliorer de manière importante l'estimation du paramètre de l'âge depuis la moelle (corrélation entre $\bar{b}_i$ et $\bar{b}_{i(d=d_2)}$ égale à 0.84 contre 0.41 pour la Figure 4.1b). En revanche, le paramètre de la largeur de cerne reste rétif à toute estimation (corrélation entre $\bar{c}_i$ et $\bar{c}_{i(d=d_2)}$ égale à 0.27 contre 0.16 pour la Figure 4.1c). A titre indicatif, la Figure 4.4 présente l'évolution de la corrélation entre $\bar{a}_i$, estimé à partir des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30 et $\bar{a}_{i(d=d_n)}$, estimé à partir d'un nombre n croissant de mesures de densité sur des groupes de cernes.

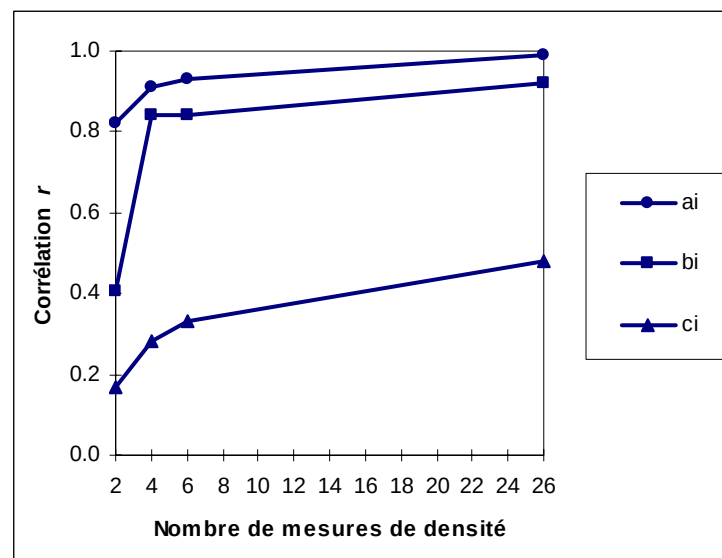


Figure 4.4. Evolution de la corrélation, r , entre le paramètre $\bar{a}_i$ estimé à partir de l'ensemble des mesures microdensitométriques disponibles à 1m30 (en moyenne 127 mesures par arbres) et le paramètre $\bar{a}_{i(d=d_n)}$, estimé à partir d'un nombre n croissant de mesures de densité sur des groupes de cernes.

i/ les groupes de cernes ont été choisis a/ dans le duramen externe ($n = 2$), b/ dans le duramen externe et vers la moelle ($n = 4$), c/ dans le duramen externe, vers la moelle et à une distance intermédiaire entre les deux précédents emplacements ($n = 6$) ; ii/ en moyenne sur les 82 arbres, il a été possible au maximum de constituer dans le duramen 26 groupes de 9 cernes.

Figure 4.4. Increase of the correlation, r , between $\bar{a}_i$ estimated from the whole sampling of microdensitometric data (127 measurements per tree on average) and $\bar{a}_{i(d=d_n)}$, estimated from reduced density measurements on n groups of rings (n increasing from 2 to 26 measurements per tree).

i/ the 9-heartwood-ring groups were chosen a/ near the heartwood/sapwood limit ($n = 2$), b/ near the heartwood/sapwood limit and near the pith ($n = 4$), c/ near the heartwood/sapwood limit, near the pith and at a mid-distance between the two latter positions ($n = 6$) ; ii/ on average the sampled trees had a maximum of 26 groups of 9-heartwood-ring.

Selon la Figure 4.4, quatre mesures de densité du bois semblent un bon compromis pour accéder aux paramètres $\bar{b}_i$ et $\bar{a}_i$, ce dernier étant d'importance majeure parmi les trois paramètres du modèle de la

densité (se reporter à la Figure 4.2b). Les mesures nécessaires dans ce cas, densité, âge depuis la moelle et largeur de cerne sur des groupes de neuf cernes, sont particulièrement peu coûteuses en temps comparées aux mesures microdensitométriques. Quant à $\bar{\alpha}_i$, l'impossibilité de l'estimer ne pose pas réellement de problème vu son faible impact sur la densité (Tableau 2.16).

En évoquant comme ci-dessus la possibilité de multiplier dans l'arbre des mesures de densité sur groupes de cernes, nous nous plaçons bien sûr dans le cadre d'un laboratoire de recherches désireux d'étudier la structuration de la variabilité de la densité du bois dans un peuplement de Chêne et qui peut se permettre de carotter un nombre élevé d'arbres. A titre d'application, nous pensons en particulier à l'évaluation du contrôle génétique sur des arbres adultes sans être contraint de procéder aux études coûteuses de leur descendance. Depuis quelques temps, il est devenu possible, grâce aux travaux d'Antoine Kremer et de son Equipe de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers du Centre INRA de Bordeaux, d'évaluer par des marqueurs moléculaires les relations d'apparentement entre individus dans un peuplement forestier. Dans ce contexte, la méthode proposée de prédiction de l'effet « arbre » à partir d'un nombre réduit de mesures en opposition à une prédiction à partir de mesures microdensitométriques qui restent coûteuses en temps et en argent, peut s'avérer intéressante. En effet, la connaissance simultanée des relations d'apparentement entre les arbres et de leurs paramètres de densité du bois nous permettrait d'évaluer l'importance du contrôle génétique, au stade adulte, sur cette importante propriété du bois.

4.4. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 4

Les résultats du chapitre précédent nous avaient permis de conclure que l'effet « arbre » n'était pas sous l'influence de critères régionaux, stationnels et sylvicoles mais très probablement sous contrôle génétique individuel. La connaissance des origines régionales, stationnelles et sylvicoles des arbres ne pouvaient donc pas contribuer à l'identification en forêt d'arbres intéressants du point de vue de leurs paramètres de densité. Nous avons donc testé dans ce chapitre 4 la faisabilité d'une méthode de prédiction de l'effet « arbre » à partir d'un nombre réduit de mesures de densité sur des groupes de cernes. La méthode proposée combine les informations générales du modèle mixte de densité et des mesures additionnelles de densité à effectuer sur l'arbre dont on cherche les caractéristiques intrinsèques de densité (*i.e.* indépendantes des conditions de croissance). Cette méthode permet de prédire, à partir de quatre mesures de densité par arbre (sur des groupes de cernes deux à deux diamétralement opposés), deux des trois composantes de l'effet « arbre » dont le paramètre $\bar{\alpha}_i$ qui est d'importance majeure dans la caractérisation de l'effet « arbre ». Ce paramètre de la densité, indépendant de la croissance et de l'environnement, permettrait d'identifier en forêt les individus intéressants du point de vue de leur modèle de densité du bois et par la suite de prévoir ce que deviendraient les descendants de tels semenciers, sélectionnés au moment des coupes de régénération, et poussant dans des conditions sylvicoles éventuellement différentes.

Des travaux récents, orchestrés par l'Equipe de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers du Centre INRA de Bordeaux, ont permis d'évaluer les liens de parenté entre individus par marqueurs moléculaires

dans la parcelle 26 de Chêne de la Petite Charnie (Sarthe). Afin d'évaluer l'importance du contrôle génétique, au stade adulte, sur la densité du bois, l'analyse conjointe des paramètres de la densité, estimés par la méthode proposée dans ce chapitre, et des relations d'apparement pourrait être envisagée.

Une seconde application de la méthode proposée pourrait être envisagée d'ici quelques années, cette fois au stade industriel, pour classer, au moment de l'exploitation, les grumes du point de vue de leur densité. Nous avons d'ailleurs présenté l'intérêt d'une telle démarche lors du troisième Workshop intitulé « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software » (Guilley et Nepveu, 1999a). Dans la mesure où la carte de largeur de cerne dans une grume peut être reconstruite par la combinaison de modèles généraux et d'informations saisies sur l'arbre au moment de son exploitation (comme cela est le cas pour l'Epicéa commun ; Saint-André, 1998), il serait imaginable de prévoir, sur 100% de variabilité de la densité, les 50% due à la croissance de chaque arbre puis, en utilisant notre méthode, d'accéder à une partie des 30% due à l'effet « arbre ». Actuellement en Scandinavie, des données détaillées relevant de la dendrométrie sont saisies arbre par arbre par les engins d'exploitation. Il serait donc possible, ainsi que l'a suggéré Jori Uusitalo (1999) lors du Workshop précédemment mentionné, d'incorporer également des équipements de mesure réaliste de la densité lors de l'exploitation des grumes.

5. Mise au point d'une méthode d'estimation en routine de paramètres anatomiques du bois de Chêne (densités et proportions des tissus) à partir de radiographies de barrettes radiales de faible épaisseur

5.1. INTRODUCTION

Tout en rappelant sa simplicité de mesure qui avait été à la base de sa prise en compte, de nombreuses études récentes basées sur l'analyse de données microdensitométriques issues d'échantillons de Chêne (Ackermann, 1995; Degron et Nepveu, 1996a; Bergès, 1998) ont relevé dans leurs conclusions le caractère « réducteur » de la densité du bois, tout particulièrement dans le cas du Chêne. En effet, une même valeur de densité, observée à un âge depuis la moelle et une largeur de cerne fixés, peut être le reflet d'arrangements anatomiques différents susceptibles d'induire des comportements technologiques et physiologiques particuliers. Les résultats obtenus au chapitre 2 sur les évolutions intra- et inter-arbre de la densité du bois nous ont donc semblé mériter d'être approfondis par des analyses anatomiques afin de déterminer quels sont les éléments anatomiques (*i.e.* proportions et / ou densités des tissus) qui varient dans l'arbre et entre arbres. Ces analyses anatomiques nous permettront ainsi d'apporter de nouveaux éléments de réponse sur le déterminisme anatomique de la densité du bois. En outre, puisque le travail de thèse s'est également focalisé sur l'effet « arbre », il nous est apparu important d'identifier les caractéristiques anatomiques qui font que chaque arbre a un modèle de densité du bois qui lui est spécifique. C'est la raison pour laquelle nous nous intéressons de plus près à l'anatomie du bois de Chêne dans ce chapitre qui est entièrement consacré à la mise au point d'une méthode d'estimation de paramètres anatomiques du bois (*i.e.* densités et proportions des tissus).

Les mesures anatomiques reposent actuellement pour la plupart sur des techniques microscopiques qui nécessitent la réalisation de coupes, opération particulièrement délicate, longue et fastidieuse. En parallèle à ce constat, les techniques microdensitométriques ont récemment évolué. Frédéric Mothe de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois a mis au point une chaîne de traitement par analyse d'images qui permet d'obtenir un profil microdensitométrique à partir de radiographies de barrettes de Chêne numérisées à une forte résolution (2500 dpi). La chaîne de traitement par analyse d'images de radiographies offre des avantages indéniables. Outre l'utilisation de barrettes radiographiées au lieu de coupes anatomiques, ce qui induit un gain de temps très important dans la préparation du support⁴⁰ et permet d'acquérir une information incomparablement plus riche en nombre de cernes, l'exploration microdensitométrique des radiographies permet d'accéder à la densité des tissus qui joue un rôle important dans l'explication de la variabilité de la densité du cerne (Sciama, 1995). Ces différents éléments nous ont incitée à développer une méthode qui permette d'estimer en routine les densités et les proportions de tissus à partir des radiographies de barrettes.

⁴⁰ En supposant que l'on dispose de scies jumelées et d'un dispositif d'imagerie X.

Nous débutons ce chapitre par la présentation i/ de mesures de densités de tissus sur des images radiographiques qui nous ont servi à mettre au point et à valider la méthode d'estimation de la densité des tissus puis ii/ de mesures de proportions de tissus sur coupes anatomiques qui nous ont permis de valider la méthode de calcul des proportions. Nous présentons ensuite la méthode d'estimation des densités de tissus à partir des histogrammes de densités du bois initial et du bois final. Puis nous proposons une méthode de calcul des proportions de tissus. Les proportions sont données par un calcul de probabilités conditionnelles où la densité et la position radiale sont deux informations à combiner pour discriminer les différents types de tissus. Enfin, nous terminons ce chapitre en validant les deux méthodes proposées à l'aide des mesures effectuées en début de ce chapitre.

Tout au long de ce chapitre, nous distinguons le bois initial du bois final afin de tenir compte des différences de proportions de tissus et de l'éventuelle variabilité de densité des tissus entre ces deux zones du cerne. Les tissus que nous considérons sont : i/ les vaisseaux⁴¹ du bois initial, ii/ les fibres libriformes des bois initial et final, iii/ l'ensemble {parenchyme longitudinal + trachéides} pour le bois initial et l'ensemble {parenchyme longitudinal + trachéides + vaisseaux} pour le bois final et iv/ les rayons ligneux multisériés. Dans la suite de ce chapitre et au chapitre suivant, nous adoptons pour simplification les dénominations suivantes : i/ « gros vaisseaux » pour les vaisseaux du bois initial, ii/ « fibres » pour les fibres libriformes, iii/ « parenchyme » pour l'ensemble {parenchyme longitudinal + trachéides} du bois initial et l'ensemble {parenchyme longitudinal + trachéides + vaisseaux} du bois final et iv/ « rayons ligneux » pour les rayons ligneux multisériés (Figure 5.1).

⁴¹ Il s'agit en fait du lumen des vaisseaux.

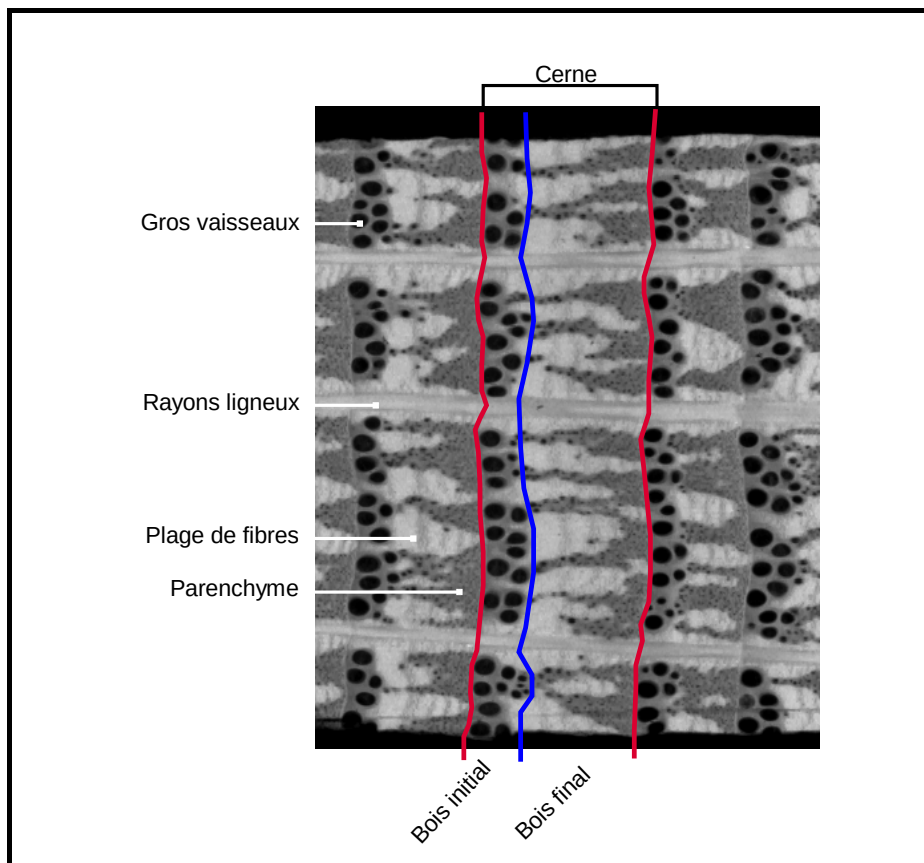


Figure 5.1. Radiographie d'une barrette de 2 mm d'épaisseur présentant les éléments anatomiques du bois de Chêne considérés dans cette étude.

Les cerne sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté par 8 mm).

Figure 5.1. X-ray image of a 2 mm thick radial wood sample showing the wooden tissues in Oak.

The rings are 8-time magnified.

5.2. TENTATIVES ANTERIEURES DE DEVELOPPEMENT D'OUTILS AUTOMATIQUES DE MESURE OU D'ESTIMATION EN ROUTINE DE PARAMETRES ANATOMIQUES DU BOIS DE CHENE

Depuis 1993, l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois a le souci de développer des méthodes qui permettraient de réduire le coût et le temps nécessaires aux mesures de caractéristiques anatomiques du bois de Chêne. Pécheux (1993) fut la première à tenter d'estimer les proportions intra-cerne de tissus à partir de cartes de densité obtenues par microdensitométrie. La méthode d'estimation des proportions intra-cerne de tissus employée par Pécheux consistait à résoudre un système d'équations où les données d'entrée étaient la position radiale et la densité des pixels. Lors de la validation de la méthode, les hypothèses prises pour résoudre le système d'équations (notamment l'hypothèse d'invariabilité de la densité des tissus entre les cerne a été admise) se sont avérées trop contraignantes. Même si les travaux de Pécheux concluaient à la nécessité de nombreuses améliorations, la méthode utilisant comme données d'entrée la position radiale et la densité des pixels apparaissait encourageante, originale et simple à mettre en œuvre. Sciamma (1995) a ensuite proposé une méthode d'estimation des profils de proportion d'éléments anatomiques dans le bois initial et le

bois final de cernes de Chêne à partir de la connaissance des densités et largeurs du bois initial et du bois final des cernes. Ces dernières données avaient pour vocation d'être fournies, soit directement par microdensitométrie, soit indirectement par des modèles utilisant notamment l'âge depuis la moelle et la largeur de cerne. Dans le cadre de cette étude, Sciama a mis en évidence, pour la première fois sur un grand nombre de cernes, la variabilité inter-cerne de densité des tissus et conclu « qu'une estimation correcte des proportions intra-cerne de tissus n'est envisageable que dans la mesure où les densités des tissus du cerne considéré sont connues ». La variabilité des densités spécifiques des éléments anatomiques, mise en évidence par Sciama, implique qu'il est très probablement nécessaire de prendre en compte à la fois les proportions mais aussi les densités des différents tissus constituant le cerne si l'on souhaite expliquer le comportement local du bois. Ces deux références, les seules que nous ayons trouvées sur le sujet bien particulier de la mise au point de systèmes en routine de mesure de paramètres anatomiques du bois de Chêne à partir de radiographies de barrettes, nous ont incité à ne pas négliger la variabilité inter-cerne de densité des tissus, surtout dans l'optique d'expliquer par l'anatomie la variabilité de la densité du bois.

5.3. MATERIEL ET METHODES UTILISEES POUR LA MISE AU POINT ET LA VALIDATION DE LA METHODE EN ROUTINE PROPOSEE

5.3.1. Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans ce chapitre est un sous-ensemble de celui qui avait été constitué lors de l'étude de Delphine Sciama (Sciama, 1995). Il s'agit de cinq chênes sélectionnés parmi les 82 chênes sessiles présentés au chapitre 2. Un billon de 20 centimètres d'épaisseur a été prélevé sur chaque arbre à 1m30 de hauteur. Le barreau diamétralement opposé au barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce a été découpé sur chacun des billons. Ce barreau a été scié dans la direction radiale - tangentielle en deux sous - barreaux. Une barrette de dimensions 2 mm x l x 10 mm en directions (L, R, T), avec l , la longueur entre la moelle et l'écorce, a été découpée à l'aide de scies fraises jumelées (Perrin, 1983) dans le premier sous - barreau. Deux cubes, âgés en moyenne de 50 ans et 100 ans depuis la moelle, ont été prélevés dans le second sous - barreau (jointif au premier sous-barreau). Des coupes anatomiques de 12 μ m d'épaisseur ont ensuite été confectionnées à partir des cubes imprégnés de polyéthylène glycol après une semaine de saturation sous vide. Les barrettes, après avoir été stabilisées à 12% d'humidité, ont été irradiées selon la procédure décrite par Polge et Nicholls (1972) pendant 8 heures par des rayonnements X de grande longueur d'ondes, leur source étant placée à 2.5m d'un film radiographique à grains fins. Les rayonnements ont été conditionnés par les caractéristiques électriques suivantes : une intensité de 10mA et une tension accélératrice de 10kV. Le prélèvement du matériel végétal est illustré par la Figure 5.2.

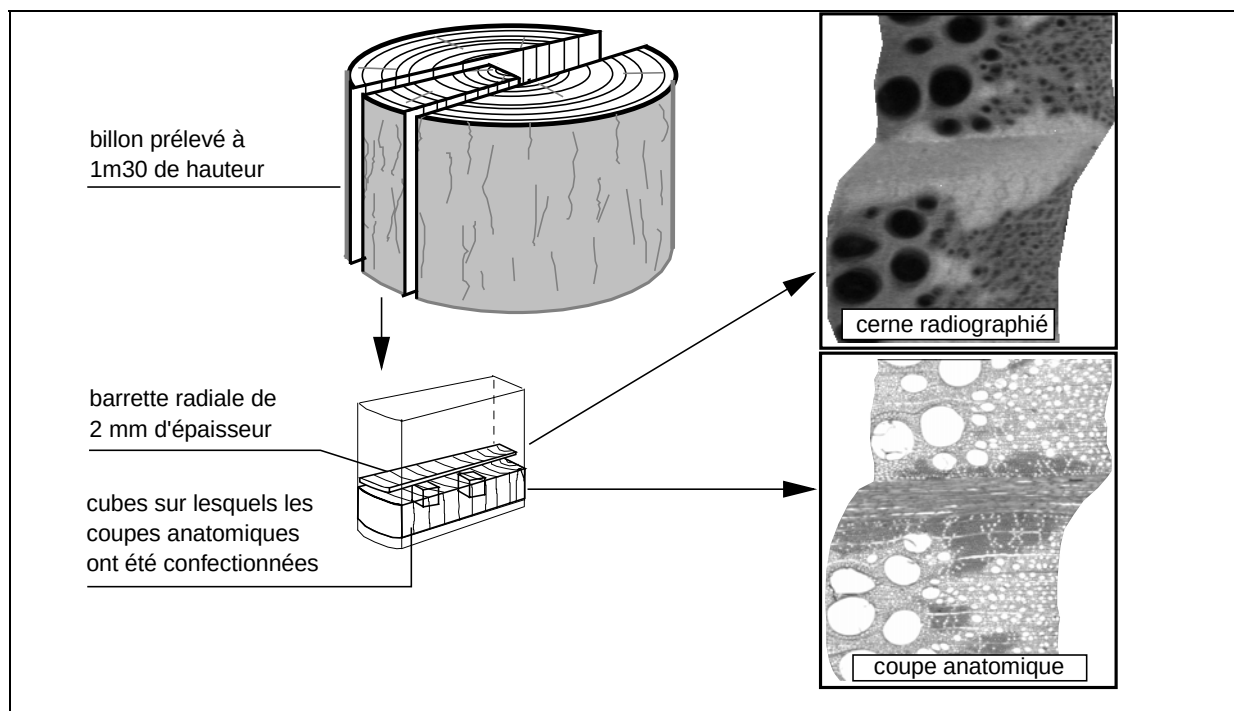


Figure 5.2. Prélèvement du matériel végétal.

i/ le matériel végétal utilisé dans ce chapitre a été constitué lors de l'étude de Delphine Sciamma (Sciamma, 1995) ; ii/ seul le barreau diamétralement opposé au barreau correspondant à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce a été étudié pour ce chapitre ; iii/ les cernes sont grossis 18 fois.

Figure 5.2. Preparation of the sampled material.

i/ this experimental material belongs to the research work done by Delphine Sciamma (Sciamma,1995); ii/ only the strip diametrically opposite to the longest strip was studied for this chapter; iii/ the rings are 18-time magnified.

Les cernes âgés respectivement de 50, 51, 100 et 101 ans depuis la moelle ont été étudiés dans ce chapitre. Ces cernes se retrouvent à la fois sur les coupes anatomiques et sur les barrettes radiographiées comme l'illustre la Figure 5.2. Le matériel végétal était à l'origine constitué de 20 cernes (4 cernes x 5 arbres). Mais, par suite de décalages dans la direction tangentielle entre les coupes anatomiques et les barrettes, 4 cernes n'ont pas pu être représentés à la fois sur coupes anatomiques et sur radiographies. Seuls 16 cernes ont donc été étudiés dans ce chapitre. Une contrainte forte de l'échantillonnage était en effet de représenter la même portion de cerne sur deux supports différents qui sont respectivement la coupe anatomique et la radiographie. Cette contrainte de positionnement devait être respectée puisqu'elle est à la base de la validation des calculs de proportions de tissus à partir des radiographies que nous présenterons au paragraphe 5.5.2. En effet, afin d'évaluer la procédure de calcul, les proportions mesurées sur coupes, qui sont classiquement la référence en terme de mesures anatomiques, ont été comparées aux proportions estimées à partir de radiographies et la comparaison des proportions de tissus mesurées ou calculées sur ces deux supports aurait pu être affectée par l'importante variabilité tangentielle d'anatomie rencontrée chez le Chêne (Degron et Nepveu, 1996b) si cette contrainte de positionnement n'avait pas été respectée.

5.3.2. Mesures

5.3.2.1. Mesures de la densité des tissus

Les mesures de densité des tissus présentées ci-après permettront de mettre au point et de valider la méthode d'estimation de la densité des tissus proposée au paragraphe 5.4.1.

Les radiographies des barrettes ont été numérisées à l'aide d'un scanner à la résolution de 2500 dpi. A cette résolution, un cerne large de 2 mm numérisé sur 1 cm dans la direction tangentielle est décrit par 200 000 pixels. Les numérisations des radiographies ont été traitées par le logiciel CERD 98 développé par Frédéric Mothe de l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois. Le logiciel CERD 98 nous a permis de traduire les niveaux de gris des images radiographiques en densité du bois selon la même procédure que celle utilisée en microdensitométrie classique (Mothe et al., 1998a) et de sélectionner les zones d'intérêt comprenant les 16 cernes à étudier. Les valeurs de densité ainsi obtenues ont été systématiquement divisées par un indice de contrôle, égal au rapport entre la densité mesurée par microdensitométrie et la densité mesurée par gravimétrie pour la barrette considérée.

Les cernes ont ensuite été traités sous Visilog 5, un logiciel d'analyse d'images commercialisé par la société Noesis. Les limites de cerne ainsi que la limite entre le bois initial et le bois final ont été placées manuellement. Les distributions de densité des tissus ont été obtenues après avoir sélectionné les tissus soit par seuillage (gros vaisseaux, parenchymes du bois initial et du bois final), soit par délimitation manuelle (rayons ligneux du bois initial et du bois final, fibres du bois initial et du bois final).

5.3.2.1.1. Variabilités inter-cerne et intra-cerne de la densité des tissus

Compte tenu du faible nombre de références bibliographiques sur la densité des tissus, nous présentons les Figures 5.3 et 5.4 qui donnent respectivement la variabilité inter-cerne et la variabilité intra-cerne (bois initial *versus* bois final) de la densité des tissus pour les 16 cernes de notre échantillonnage.

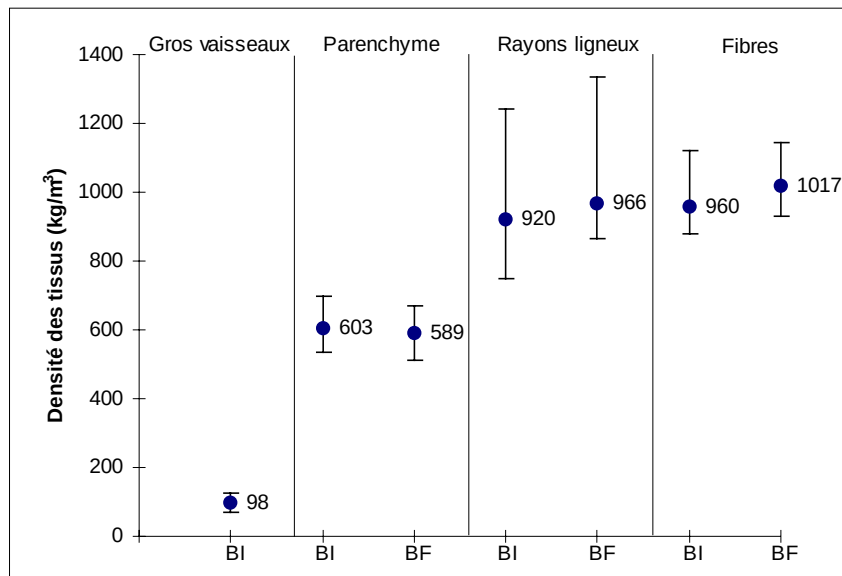


Figure 5.3. Variabilité inter-cerne de la densité des tissus pour les 16 cernes de l'échantillonnage.

i/ les densités moyennes calculées sur 16 cernes sont représentées par des points ; ii/ les barres correspondent aux valeurs extrêmes de densités de tissus observées sur 16 cernes.

Figure 5.3. Between-ring variability of density in wood tissues observed on the 16 sampled rings.

i/ the points represent the mean density computed on the 16 rings; ii/ the bars correspond to extreme values of density observed on the 16 rings.

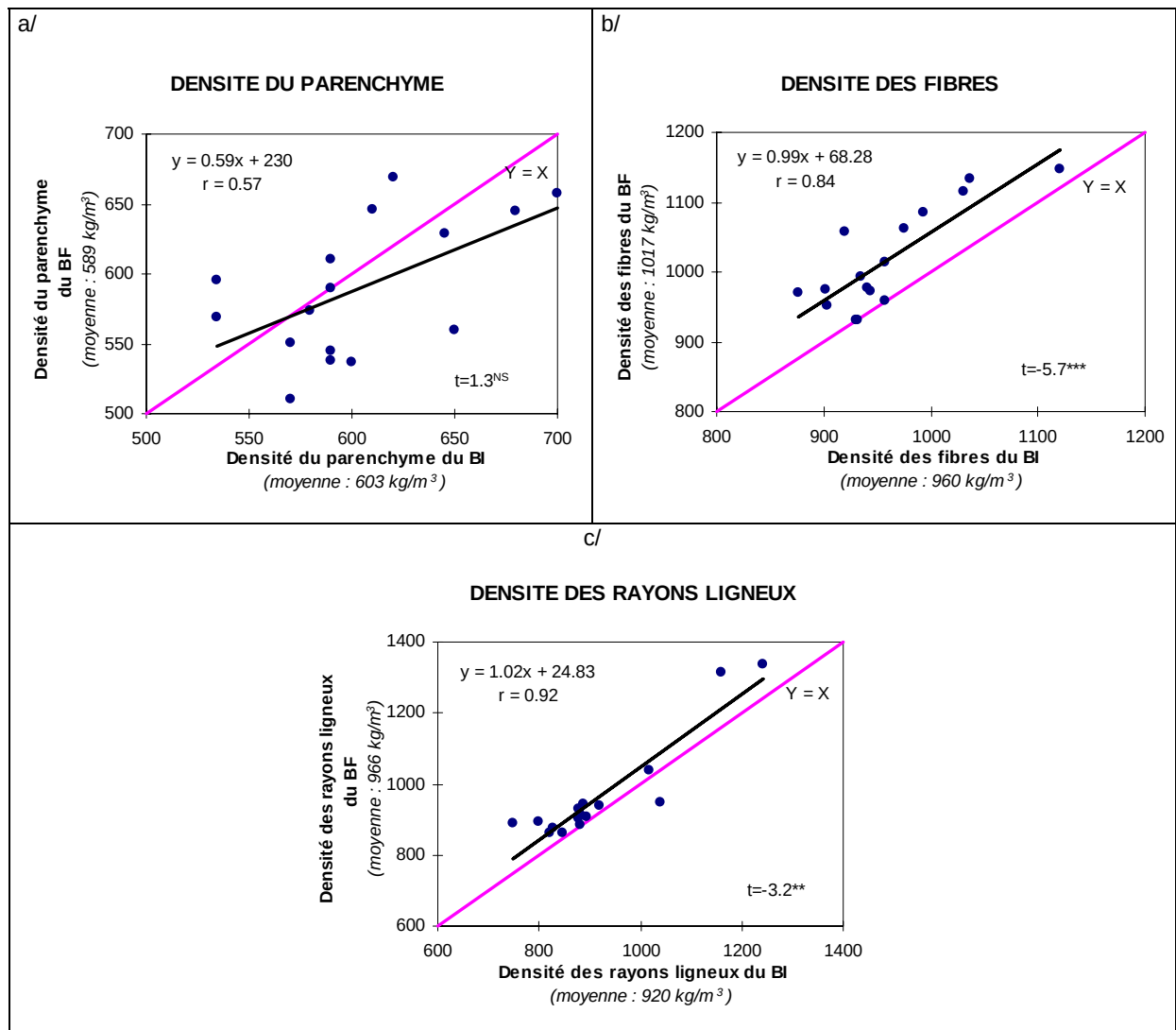


Figure 5.4. Variabilité intra-cerne (bois initial versus bois final) et inter-cerne de la densité a/ du parenchyme, b/ des plages de fibres et c/ des rayons ligneux pour les 16 cerne de l'échantillonnage.

Figure 5.4. Within-ring variability (i.e. earlywood versus latewood) and between-ring variability of density in a/ axial parenchyma, b/ fibres and c/ multiseriate wood rays for the 16 sampled rings.

La Figure 5.3 indique pour les 16 cerne étudiés que le parenchyme (603 kg/m³ et 589 kg/m³ en moyenne respectivement dans le bois initial et dans le bois final) est systématiquement moins dense que les fibres et les rayons ligneux dont les densités sont en moyenne similaires (920 kg/m³ et 966 kg/m³ en moyenne pour les rayons ligneux du bois initial et du bois final, 960 kg/m³ et 1017 kg/m³ en moyenne pour les fibres du bois initial et du bois final). La valeur non nulle de la densité des gros vaisseaux (98 kg/m³ en moyenne) peut étonner. Deux éléments peuvent expliquer cette valeur. D'une part, les gros vaisseaux, éléments conducteurs ressemblant à des cylindres, sont obstrués dans le duramen par des parois fines, les thylles. D'autre part, une possible inclinaison des gros vaisseaux dans les plans longitudinal - radial et longitudinal - tangentiel de la barrette, due à la fibre torse (Guilley et al., 1999b), peut provoquer l'intégration par les rayons X de plusieurs tissus (i.e. gros vaisseaux et parenchyme entourant les gros vaisseaux). Ce cas de figure est illustré en Figure 5.5.

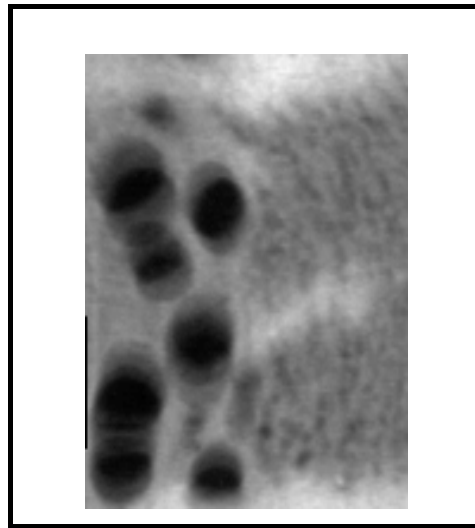


Figure 5.5. Détail d'une radiographie localement floue où l'inclinaison des gros vaisseaux dans le plan longitudinal - tangentiel de la barrette a provoqué l'intégration par les rayons X de plusieurs tissus.

1 cm représente 250 μm .

Figure 5.5. Zoom on a radiographic image locally fuzzy where the inclination of earlywood vessels in the longitudinal-tangential plan of the wood sample results in the integration of several tissues by x-rays.

1 cm represents 250 μm .

Les mesures de densité des tissus effectuées sur 16 cernes mettent également en évidence une variabilité inter-cerne importante (Figures 5.3 et 5.4). Cette variabilité inter-cerne semble particulièrement notable pour les rayons ligneux dont la densité dans le bois initial varie de 749 à 1243 kg/m^3 et dans le bois final de 863 à 1335 kg/m^3 . Ces résultats confirment ceux de Nepveu et al. (1997) qui ont mis en évidence une variabilité importante sur la densité des tissus. A titre d'exemple, Nepveu et al. ont fourni, par une méthode différente de celle employée ici et sans distinguer le bois initial du bois final, des estimations de densité des fibres pour 24 chênes sessiles qui variaient de 970 à 1355 kg/m^3 (dans notre cas, de 877 à 1120 kg/m^3 pour les fibres du bois initial et de 930 à 1146 kg/m^3 pour les fibres du bois final).

Les mesures intra-cerne de densité des tissus, illustrées en Figure 5.4, indiquent i/ que les fibres et les rayons ligneux ont une densité statistiquement inférieure (tests t en séries appariées significatifs) dans le bois initial, respectivement de 57 et 46 kg/m^3 par rapport à leur densité dans le bois final et ii/ qu'il y a dépendance entre la densité des tissus des deux zones du cerne (corrélations respectivement égales à 0.84 et 0.92 pour les fibres et les rayons ligneux). La différence intra-cerne de la densité des fibres, observée sur les radiographies, traduit une réalité anatomique. La densité plus forte des plages de fibres dans le bois final par rapport à leur densité dans le bois initial s'explique en effet par la conformation des cellules de fibres. Celles-ci sont plus petites et à parois plus épaisses dans le bois final que dans le bois initial comme l'illustre la Figure 5.6. En revanche, l'observation des coupes anatomiques ne nous a pas permis de comprendre pourquoi les rayons ligneux étaient plus denses dans le bois final.

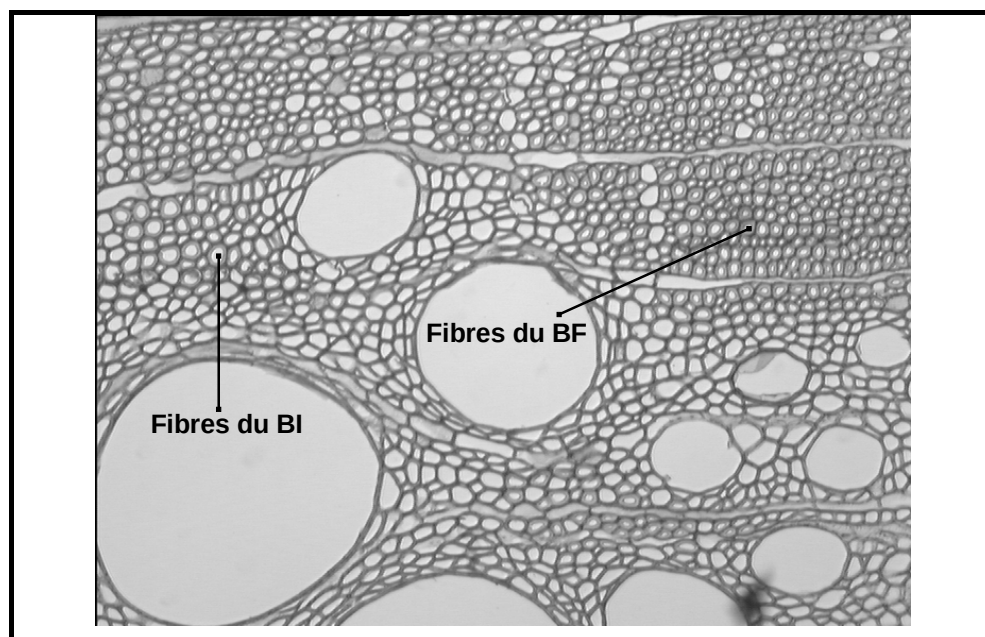


Figure 5.6. Conformation différente des fibres dans le bois initial et dans le bois final (cerne 2390-1).

1 cm représente 100 μm .

Figure 5.6. Sizes of the fibres in earlywood and latewood (ring 2390-1).

1 cm represents 100 μm .

5.3.2.1.2. Distribution de la densité des tissus

Les histogrammes de densité des plages de fibres, des rayons ligneux et des plages de parenchyme sont reportés en Figure 5.7 pour le bois final d'un cerne de l'échantillonnage. La Figure 5.7 nous indique, par cet exemple, que les distributions de densité des tissus semblent suivre une loi normale. En outre, la Figure 5.7 illustre, comme la Figure 5.3 nous l'avait déjà indiqué, le fait que les rayons ligneux et les fibres peuvent avoir des densités similaires.

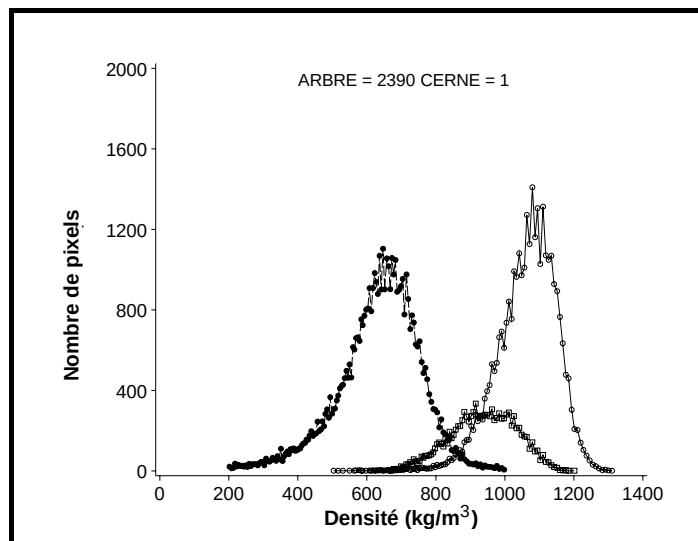


Figure 5.7. Distribution de densité des plages de parenchyme (cercles noirs), des rayons ligneux (carrés) et des plages de fibres (cercles blancs) pour le bois final d'un cerne de l'échantillonnage.

Les histogrammes de densité des tissus ont été obtenus après avoir isolé chacun des tissus par sélection manuelle.

Figure 5.7. Histogram of density in axial parenchyma (black circles), multiseriate wood rays (squares) and fibres in latewood of a sampled ring.

The histograms were obtained after each tissue was manually delimited.

5.3.2.2. Mesures de proportions de tissus sur coupes anatomiques

Les mesures de proportions de tissus présentées ici serviront à valider la procédure de calcul des proportions de tissus présentée au paragraphe 5.4.2.

Les coupes anatomiques ont tout d'abord été numérisées à l'aide d'un microscope relié à un analyseur d'images. Les limites de cerne et la limite entre le bois initial et le bois final ont ensuite été tracées manuellement sur chaque cerne. Les différents tissus ont été isolés soit par délimitation manuelle (fibres et rayon ligneux), soit par seuillage des niveaux de gris (vaisseaux). La proportion de chaque tissu a été calculée à partir de la surface des tissus rapportée à la surface totale du cerne. A titre indicatif, les proportions de tissus d'un seul cerne sont mesurées en 25 minutes. Nous proposons dans le paragraphe 5.4.2. une procédure de calcul des proportions de tissus qui permettra d'éviter de telles mesures, longues et fastidieuses.

Les mesures de proportions de tissus sur coupes anatomiques permettront d'évaluer la procédure de calcul des proportions de tissus présentée au paragraphe 5.4.2. Dans ces conditions, il nous est apparu nécessaire d'évaluer la précision des mesures sur coupes anatomiques. Les proportions de tissus ont donc été mesurées par deux opérateurs. La Figure 5.8 présente les proportions de gros vaisseaux, de rayons ligneux, des plages de fibres et de parenchyme obtenues par ces deux opérateurs.

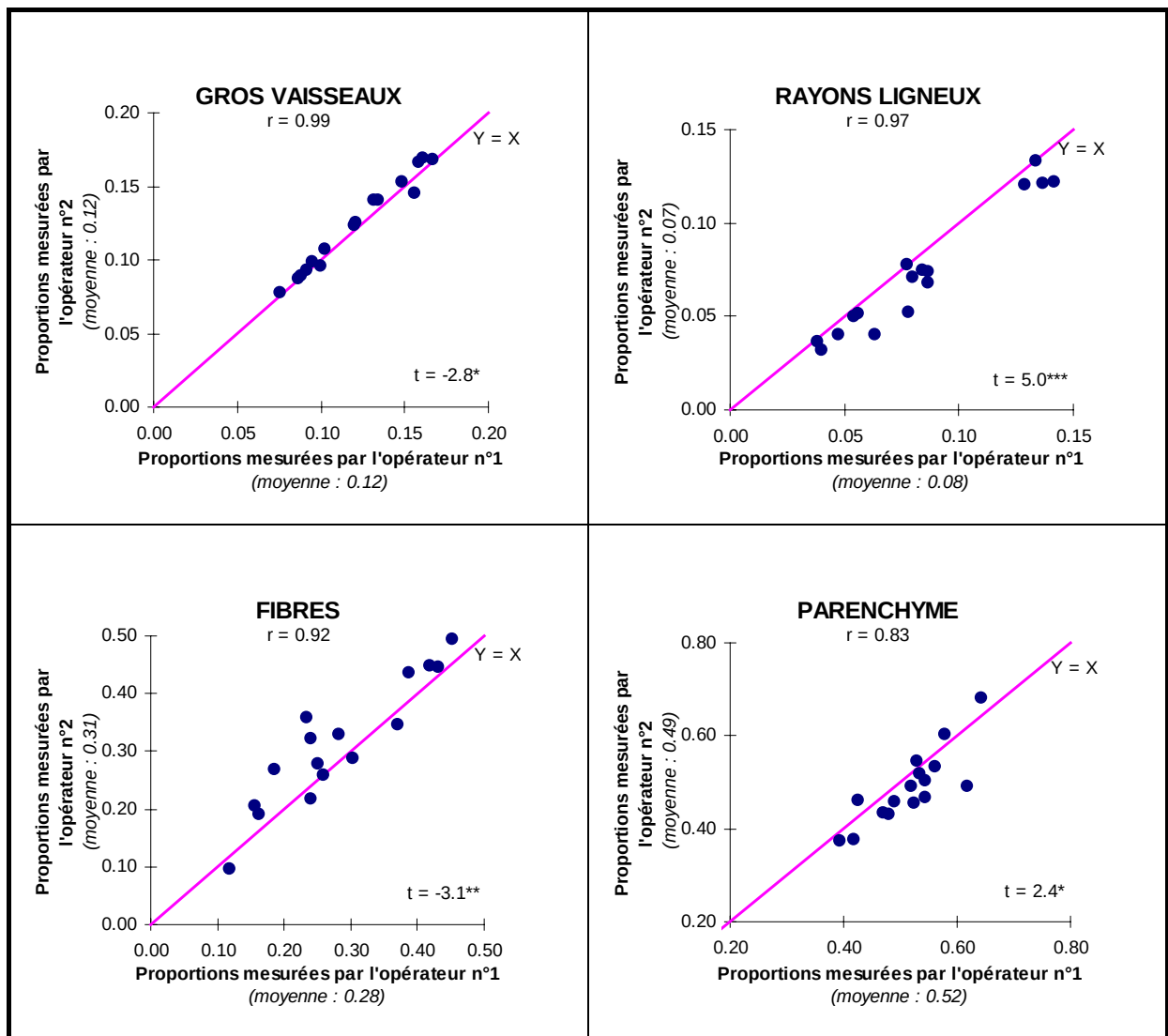


Figure 5.8. Comparaison des proportions de tissus mesurées par deux opérateurs sur les 16 cerne de l'échantillonnage.

Figure 5.8. Comparison of the tissues proportions of the 16 sampled rings recorded by two operators.

Rappelons que les mesures de proportions font appel au jugement de l'opérateur qui place lui-même les limites autour des tissus et choisit le seuillage qui lui semble le mieux adapté pour isoler les différents tissus constitutifs du cerne. Ceci explique la légère différence entre les deux séries de mesures. Cette différence montre en outre que même sur une coupe anatomique, le placement d'une limite de cerne ou d'une limite autour d'une plage de tissu peut être subjectif comme l'illustre la Figure 5.9. Lors de la validation de la procédure de calcul, il faudra donc relativiser les corrélations entre proportions mesurées et estimées en se souvenant des corrélations entre ces deux séries de proportions mesurées.

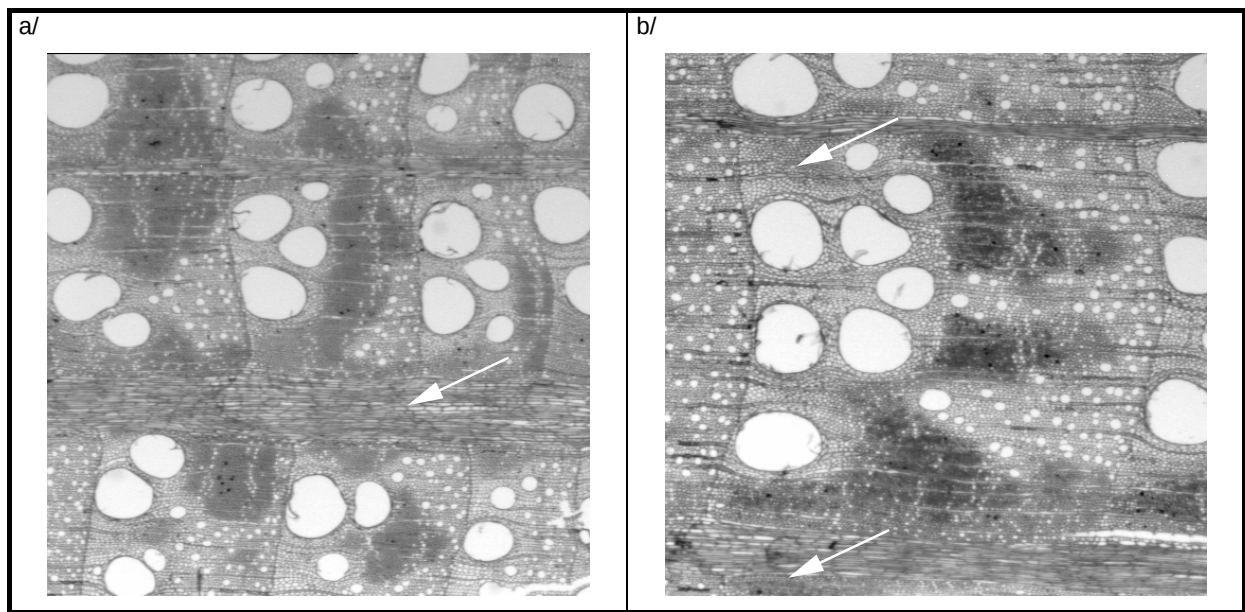


Figure 5.9. Exemple de deux cerne où a/ le placement des limites de cerne et b/ les distinctions entre rayons ligneux et fibres et entre fibres et parenchyme sont délicates.

i/ les flèches blanches indiquent les endroits délicats à délimiter ; ii/ 1 cm représente environ 300 μ m.

Figure 5.9. Example of two rings in which a/ the delimitation between rings and b/ the discrimination between multiseriate wood rays and fibres on one hand and fibres and axial parenchyma on the other hand are tricky.

i/ the white arrows underline the places difficult to demarcate; ii/ 1 cm represents approximately 300 μ m.

5.4. PRESENTATION DE LA METHODE EN ROUTINE

5.4.1. Méthode en routine d'estimation de la densité des tissus

5.4.1.1. Détection de la densité des tissus à partir d'un histogramme de fréquence

Le propos de ce paragraphe est d'estimer la densité des tissus à partir de la détection automatique des pics ou composantes des histogrammes de densité dans le bois initial et dans le bois final (après délimitation manuelle de la limite bois initial / bois final). A la suite de l'observation des distributions de densité des tissus de chacun des 16 cerne, nous formulons l'hypothèse *a priori* que les densités des tissus dans le cerne suivent une loi normale.

Deux éléments doivent être pris en compte pour estimer en routine la densité des tissus :

- il existe une variabilité inter-cerne importante sur la densité des tissus,
- pour un cerne donné, la densité des fibres peut être égale ou proche de celle des rayons ligneux.

Il résulte du point précédent que l'histogramme de densité du bois initial risque de ne présenter que trois pics correspondant à la densité respectivement des gros vaisseaux, du parenchyme et de l'ensemble {fibres + rayons ligneux}. De même, bien que le bois final soit constitué de trois types de tissus, son histogramme de densité peut ne présenter que deux pics, le premier pic correspondant à la densité du parenchyme et le second

à la densité de l'ensemble {fibres + rayons ligneux}. La Figure 5.10. illustre ce cas pour deux cerne de l'échantillonnage.

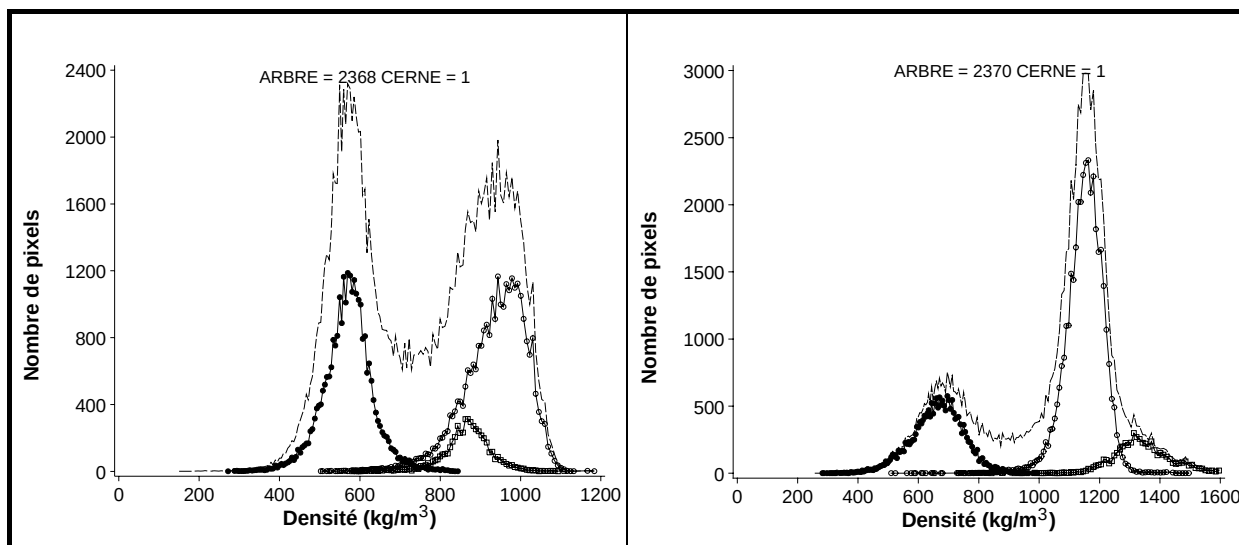


Figure 5.10. Superposition de l'histogramme de densité du bois final et des histogrammes de densité des tissus constitutifs du bois final pour deux cerne de l'échantillonnage.

i/ les histogrammes des tissus ont été obtenus après avoir isolé chacun des tissus par sélection manuelle (le fait que les tissus aient été sélectionnés manuellement a impliqué ici que le nombre de pixels contenus dans les tissus sélectionnés est inférieur au nombre de pixels contenus dans le bois final) ; ii/ les cercles noirs, les cercles blancs et les carrés représentent respectivement l'histogramme de densité du parenchyme, des plages de fibres et des rayons ligneux ; iii/ le trait pointillé représente l'histogramme de densité du bois final.

Figure 5.10. The histogram of latewood density superposed on the histograms of tissues density for two sampled rings.

i/ the histograms of tissues density were obtained after each tissue was manually selected (the manual selection of the tissues implies in this Figure that the number of pixels in the selected tissues is inferior to the number of pixels in the latewood); ii/ the black circles, the white circles and the squares represent the histogram of density respectively for axial parenchyma, for fibres and for multiseriate wood rays; iii/ the thin line represents the histogram of latewood density.

5.4.1.1.1. Détection par mélange de lois

Dans un premier temps, nous avons tenté d'ajuster un modèle de mélange de lois aux histogrammes de densité du bois initial et du bois final des 16 cerne. L'identification des pics dans un histogramme de fréquence revient à analyser un mélange de n lois (n étant égal au nombre de tissus constitutifs du bois initial ou du bois final). Dans le cas simple d'un mélange de deux lois, l'ajustement d'un modèle de mélange de lois consiste à trouver les lois de x et de y à partir d'observations correspondant à $x + y$, avec x et y supposés indépendants⁴² (Guédon, comm. pers.). L'estimation des paramètres d'un mélange fini de lois (*i.e.* moyennes et variances dans le cas de lois normales) est obtenue par la méthode du maximum de vraisemblance faisant appel à l'algorithme EM (McLachlan et Krishnan, 1997). Nous avons testé sur les histogrammes de densité, après les avoir lissés, un modèle de mélange de lois établi par Yann Guédon du CIRAD-AMIS / AMAP. Mais deux éléments nous ont incitée à abandonner cette méthode. Tout d'abord, la présence de tissus ayant

⁴² *A posteriori*, nous nous sommes aperçue que cette hypothèse n'était pas vérifiée (se reporter au Tableau 6.3 du Chapitre 6 indiquant que la densité des fibres est corrélée à celle des rayons ligneux tant dans le bois initial que dans le bois final).

des densités moyennes très proches, comme cela est le cas des fibres et des rayons ligneux, entraîne un mauvais ajustement des données par le modèle. D'autre part, il existe dans l'histogramme de fréquence des pixels dont la densité ne correspond pas à l'un des quatre types de tissus mais à une intégration de plusieurs tissus dans l'épaisseur de la barrette. Cette situation est provoquée par l'inclinaison des tissus dans les plans longitudinal - radial et longitudinal - tangentiel, inclinaison qui rend la radiographie localement floue. Rigoureusement, il aurait fallu considérer les pixels dont la densité intègre plusieurs tissus comme des composantes à part, ce qui aurait augmenté le nombre de composantes à détecter et aurait compliqué très sérieusement la déconvolution de l'histogramme de fréquence.

5.4.1.1.2. Détection des maxima et régression linéaire

Une autre méthode a alors été mise au point. Beaucoup plus simple à mettre en œuvre, cette méthode tient compte de considérations anatomiques empruntées notamment aux travaux de Sciamma (1995). Les histogrammes de densité dans le bois initial et dans le bois final (largeur des classes égale à 6 kg/m³) ont été lissés par une moyenne mobile sur 11 observations puis divisés en trois intervalles comprenant les densités extrêmes respectivement des gros vaisseaux (0 et 300 kg/m³), du parenchyme (300 et 800 kg/m³) et des fibres (800 et 1300 kg/m³) observées sur les 16 cerne. Les densités correspondant aux cinq maxima de chaque intervalle ont été moyennées. Ces trois densités moyennes ainsi obtenues ont été attribuées respectivement à la densité des gros vaisseaux, d_{GVX} , à la densité du parenchyme du bois initial ou du bois final, $d_{PARENCHYME(BI)}$ ou $d_{PARENCHYME(BF)}$ et à la densité de l'ensemble {fibres + rayons ligneux} du bois initial ou du bois final, $d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BI)}$ ou $d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BF)}$. A cette étape donc, seules les densités des gros vaisseaux, des parenchymes du bois initial et du bois final sont estimées en assimilant la densité correspondant aux cinq maxima de fréquence à la densité moyenne du tissu considéré.

Afin d'estimer pour chaque cerne les densités moyennes des fibres et des rayons ligneux du bois initial et du bois final, la procédure qui suit a été appliquée.

a/ Estimation de la densité des fibres du bois final

Selon Sciamma (1995), la proportion de rayons ligneux du bois final est faible devant celle des fibres du bois final (la proportion des fibres est en moyenne 6 fois supérieure à la proportion de rayons ligneux du bois final). En outre, leurs densités sont relativement voisines (Figure 5.3). La densité de l'ensemble {fibres + rayons ligneux} du bois final est donc affectée principalement par la densité des fibres. En conséquence, nous décidons que la densité de l'ensemble {fibre + rayons ligneux} du bois final, détectée par les maxima, soit attribuée à la densité des fibres du bois final ($d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BF)} = d_{FIBRES(BF)}$).

b/ Estimation de la densité des fibres du bois initial

Comme la Figure 5.4b nous l'a indiqué, la densité des fibres du bois initial est corrélée de manière significative à la densité des fibres du bois final. La densité des fibres du bois initial est donc estimée par

régression linéaire⁴³ à partir de la densité des fibres du bois final (laquelle a été détectée précédemment par les maxima dans l'histogramme de densité du bois final).

c/ Estimation de la densité des rayons ligneux du bois initial

La relation (5.1) suivante est vérifiée pour l'ensemble {fibres + rayons ligneux} du bois initial :

$$(5.1) \quad d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BI)} = P_{FIBRES (BI)} \times d_{FIBRES (BI)} + P_{RAYONS LIGNEUX (BI)} \times d_{RAYONS LIGNEUX (BI)}$$

avec $d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BI)}$, la densité de l'ensemble {fibres + rayons ligneux} du bois initial, $d_{FIBRES (BI)}$ et $d_{RAYONS LIGNEUX (BI)}$, la densité moyenne respectivement des fibres et des rayons ligneux du bois initial, $P_{FIBRES (BI)}$ et $P_{RAYONS LIGNEUX (BI)}$, la proportion respectivement des fibres et des rayons ligneux du bois initial. La relation (5.1) est équivalente à :

$$(5.2) \quad d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BI)} = \frac{r}{1+r} \times d_{FIBRES (BI)} + \frac{1}{1+r} \times d_{RAYONS LIGNEUX (BI)}$$

avec r , le rapport entre les proportions de fibres et de rayons ligneux du bois initial.

Selon Sciamma (1995), le rapport, r , entre la proportion de fibres et de rayons ligneux dans le bois initial est égal en moyenne sur 80 cernes à $r = 1.7$. La variabilité de ce rapport étant relativement faible devant les variabilités de proportions de tissus, nous avons choisi de fixer la valeur du rapport r pour un cerne donné à cette valeur moyenne de 1.7. Dans ces conditions, la densité des rayons ligneux du bois initial, $d_{RAYONS LIGNEUX (BI)}$, peut être estimée par la relation (5.3) :

$$(5.3) \quad d_{RAYONS LIGNEUX (BI)} = (1+r) d_{\{FIBRES + RAYONS LIGNEUX\}(BI)} - r d_{FIBRES (BI)}$$

avec $r = 1.7$.

⁴³ Nous rappelons que cette régression linéaire a été établie sur 16 cernes uniquement (paragraphe 5.3.2).

d/ Estimation de la densité des rayons ligneux du bois final

Compte tenu de la relation existant entre les densités des rayons ligneux du bois initial et du bois final (Figure 5.4c), la densité des rayons ligneux du bois final est estimée par régression linéaire⁴⁴ à partir de la densité des rayons ligneux du bois initial.

Les régressions utilisées ont été contraintes à des valeurs limites inférieures correspondant aux densités minimales des tissus observées sur les 16 cernes (*i.e.* 749 kg/m³, 863 kg/m³, 877 kg/m³ et 930 kg/m³ pour respectivement les rayons ligneux du bois initial, ceux du bois final, les fibres du bois initial et celles du bois final) et à une valeur limite supérieure correspondant à la densité de la matière ligneuse (*i.e.* 1530 kg/m³). Mentionnons qu'une limite inférieure a été « déclenchée » seulement pour quelques cernes lors de la détection des densités des rayons ligneux du bois initial et du bois final.

La méthode utilisée tient compte des variabilités inter-cerne et intra-cerne (*i.e.* entre le bois initial et le bois final) de densité des tissus mais considère que les écarts-type de densité (σ_T) autour des densités moyennes sont constants pour tous les cernes (les valeurs moyennes de $\sigma_{GROS\ VAISSEAUX}$, $\sigma_{PARENCHYME\ (BI)}$, $\sigma_{FIBRES\ (BI)}$, $\sigma_{RAYONS\ LIGNEUX\ (BI)}$, $\sigma_{PARENCHYME\ (BF)}$, $\sigma_{FIBRES\ (BF)}$ et $\sigma_{RAYONS\ LIGNEUX\ (BF)}$ sont données ultérieurement).

5.4.1.2. Schéma synoptique de l'estimation de la densité dans les tissus

Le schéma synoptique de l'estimation de la densité des tissus à partir des histogrammes de densités du bois initial et du bois final est illustré en Figure 5.11.

⁴⁴ Nous rappelons que cette régression linéaire a été établie sur 16 cernes uniquement (paragraphe 5.3.2).

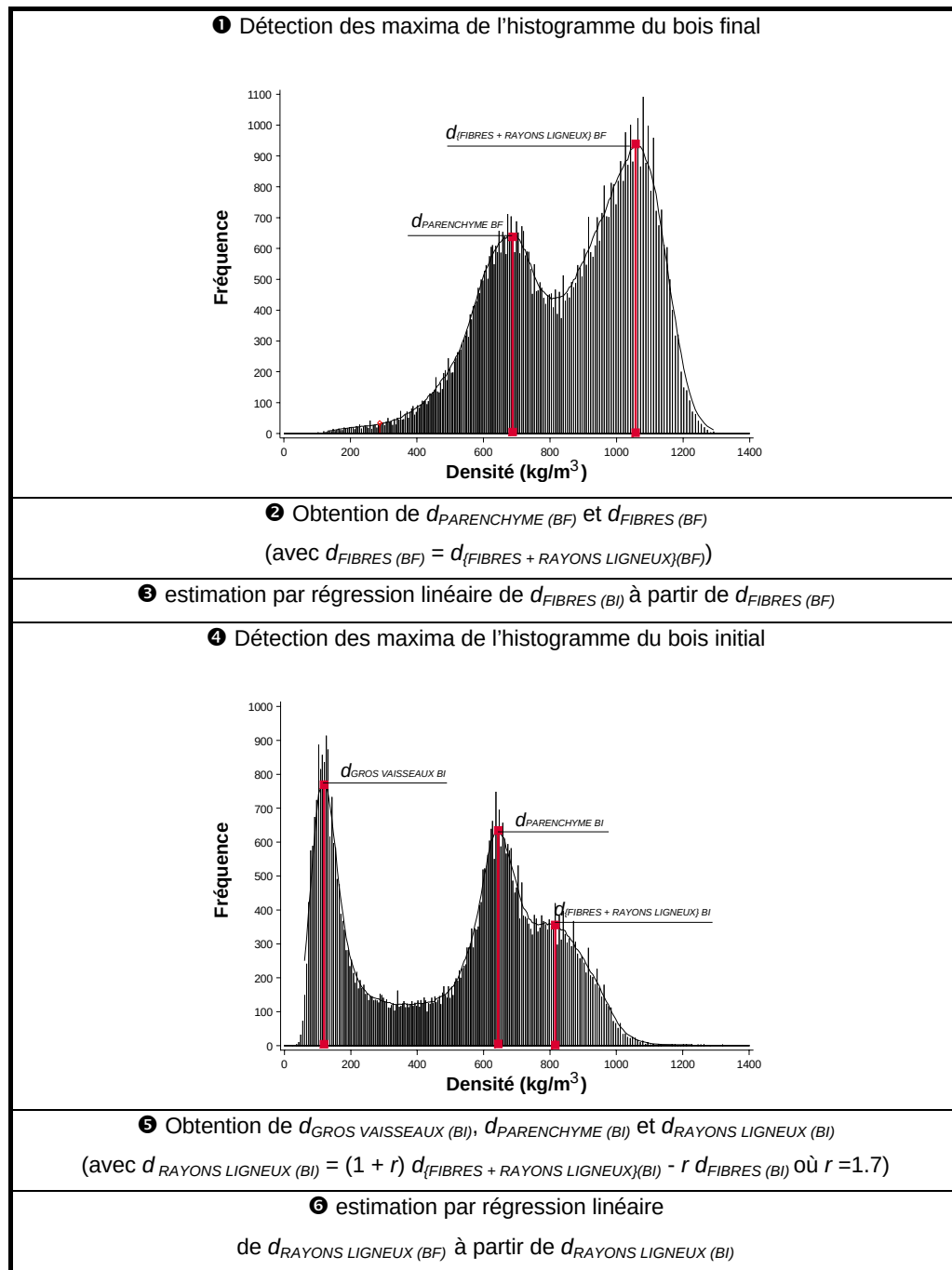


Figure 5.11. Schéma synoptique de l'estimation de la densité des éléments anatomiques.

Nous avons écrit le programme d'estimation de la densité des tissus en langage SAS en utilisant les modules SAS - MACRO et SAS - GRAPH.

Figure 5.11. Synoptic of the method proposed to estimate density in each constitutive tissue.

We have written the programme to estimate density in each tissue in SAS language by using the SAS-MACRO and SAS-GRAPH modules.

5.4.2. Procédure automatique de calcul des proportions de tissus

Nous présentons dans ce paragraphe la méthode de calcul des proportions de tissus que nous proposons. Elle est basée sur un calcul de probabilités conditionnelles. Les images radiographiques des cernes dont nous disposons étant représentées par des cartes de pixels dont la densité et la position radiale sont connues, nous calculons ci-après la probabilité qu'un pixel de densité d et de position radiale y appartienne au tissu T . Nous avons vu précédemment que la densité ne peut discriminer tous les tissus, une même valeur de densité pouvant correspondre à plusieurs types de tissus. De même, la position radiale à elle seule est une information insuffisante puisqu'à une position radiale donnée peuvent correspondre plusieurs types de tissus. En revanche, la combinaison de ces deux informations (*i.e.* densité et position radiale d'un pixel donné) peut se révéler intéressante pour la discrimination des tissus. Par exemple, l'observation d'un grand nombre de cernes montre que les plages de fibres, dont la densité élevée est proche de celle des rayons ligneux, sont très peu présentes en début du bois initial et en particulier moins nombreuses que les rayons ligneux. Un pixel de forte densité situé en début du bois initial aura donc une forte probabilité d'appartenir à un rayon ligneux.

Le calcul de probabilités conditionnelles est formalisé ci-après à partir de considérations sur l'arrangement anatomique alliées à la connaissance de la densité des tissus dans le cerne considéré. Bien que la procédure de calcul des proportions de tissus soit identique pour le bois initial et le bois final, les deux constituants du cerne ne sont pas agrégés dans le calcul des proportions de tissus afin de tenir compte de la variabilité de densité des tissus entre le bois initial et le bois final. En outre, nous avons choisi de calculer les proportions de tissus à 10 positions radiales dans le bois initial (chaque position correspondant à un dixième de la largeur du bois initial) et à 20 positions radiales dans le bois final (chaque position correspondant à un vingtième de la largeur du bois final) afin de mieux décrire le bois final qui, en moyenne, est plus large que le bois initial. Les calculs de proportions ne sont présentés ci-après que dans le cas du bois initial sachant que la procédure de calcul est identique pour les deux constituants du cerne.

5.4.2.1. Calcul des probabilités conditionnelles

En utilisant le théorème de Bayes, la probabilité qu'un pixel de densité d et de position radiale y appartienne au tissu T est égale à :

$$(5.4) \quad \text{Proba } (T_i/d, y) = \frac{f(y, T_i) \times p(d/T_i)}{\sum_{i=1}^4 f(y, T_i) \times p(d/T_i)}$$

où $f(y, T)$ est la proportion du tissu T dans le bois initial à la position radiale y , $p(d/T)$, la probabilité qu'un pixel de densité d appartienne au tissu T et i , l'indice correspondant au tissu n° i (avec $i = 1$ à 4 pour respectivement les gros vaisseaux, le parenchyme, les plages de fibres et les rayons ligneux).

Quelles que soient la position radiale y et la densité d , les égalités suivantes sont vérifiées :

$$(5.5) \quad \sum_{i=1}^4 f(y, T_i) = 1 ,$$

$$(5.6) \quad \sum_{i=1}^4 \text{Proba}(T_i / d, y) = 1 .$$

5.4.2.1.1. Probabilités conditionnelles à la densité

En admettant que la distribution de densité du tissu T suive une loi normale (hypothèse *a priori* posée au paragraphe 5.4.1), la probabilité $p(d / T)$ qu'un pixel de densité d appartienne au tissu T est égale à :

$$(5.7) \quad p(d / T) = \frac{1}{\sigma_T \sqrt{2\Pi}} \exp\left(\frac{-(d - \bar{d}_T^i)^2}{2\sigma_T^2}\right),$$

avec $\bar{d}_T^i$, la densité moyenne du tissu T estimée en routine dans le cerne i (selon la procédure décrite au paragraphe 5.4.1.) et σ_T , l'écart type de densité du tissu T pris constant quel que soit le cerne considéré et égal à l'écart type moyen observé sur les 16 cernes (se reporter aux Figures 5.3 et 5.4 illustrant la variabilité inter-cerne de densité des tissus). L'écart type de densité est pris égal à 25 kg/m³, 67 kg/m³, 80 kg/m³ et 55 kg/m³ pour respectivement les gros vaisseaux, le parenchyme, les fibres et les rayons ligneux du bois initial et à 87 kg/m³, 76 kg/m³ et 67 kg/m³ pour respectivement le parenchyme, les fibres et les rayons ligneux du bois final.

5.4.2.1.2. Probabilités conditionnelles à la position radiale

La proportion $f(y, T)$ du tissu T à la position radiale y donnée par la formule de Bayes est une proportion *a priori*, sans connaître d'information supplémentaire sur la densité des pixels. La proportion la plus probable du tissu T à la position radiale y , sans avoir d'information supplémentaire, est égale à la proportion moyenne de tissu T à la position radiale y sur une population de cernes. Pour calculer cette moyenne, nous avons à notre disposition les proportions intra-cerne de tissus mesurées par Sciamma (1995) sur 80 cernes provenant de 19 chênes sessiles indépendants des 5 chênes utilisés dans ce chapitre (ces cernes, présentant des largeurs contrastées, sont âgés de 50 ans ou de 100 ans depuis la moelle). Courtois et al. (1964) et Lei et al. (1996) ont montré que les proportions de tissus étaient influencées par l'âge et la largeur des cernes. En conséquence, plutôt que d'utiliser une proportion moyenne calculée sur des cernes d'âge depuis la moelle et de largeur différents, les 80 cernes ont été regroupés en deux classes d'âge et trois classes de largeur de bois initial. Pour une classe d'âge depuis la moelle et une classe de largeur de bois initial données, la proportion moyenne du tissu T à la position radiale y est égale à :

$$(5.8) \quad f_{jk}(y, T) = \frac{1}{n_{jk}} \sum_{i=1}^{n_{kj}} f_i(y, T)$$

où j correspond à la $j^{\text{ème}}$ classe d'âge (avec $j=1$ à 2), k à la $k^{\text{ème}}$ classe de largeur de bois initial (avec $k=1$ à 3), n_{jk} au nombre de cernes appartenant à la $j^{\text{ème}}$ classe d'âge et à la $k^{\text{ème}}$ classe de largeur de bois initial et $f_i(y, T)$ correspond à la proportion du tissu T dans le $i^{\text{ème}}$ cerne ($i=1$ à n_{jk}) à la position radiale y . La position radiale y a été exprimée en dixièmes (un dixième correspondant à 10% de la largeur du bois initial) afin d'homogénéiser le nombre de données quelle que soit la largeur du bois initial. Les proportions intra-cerne de tissus sont illustrées en Figure 5.12 pour les six classes définies d'âge depuis la moelle et de largeur de bois initial.

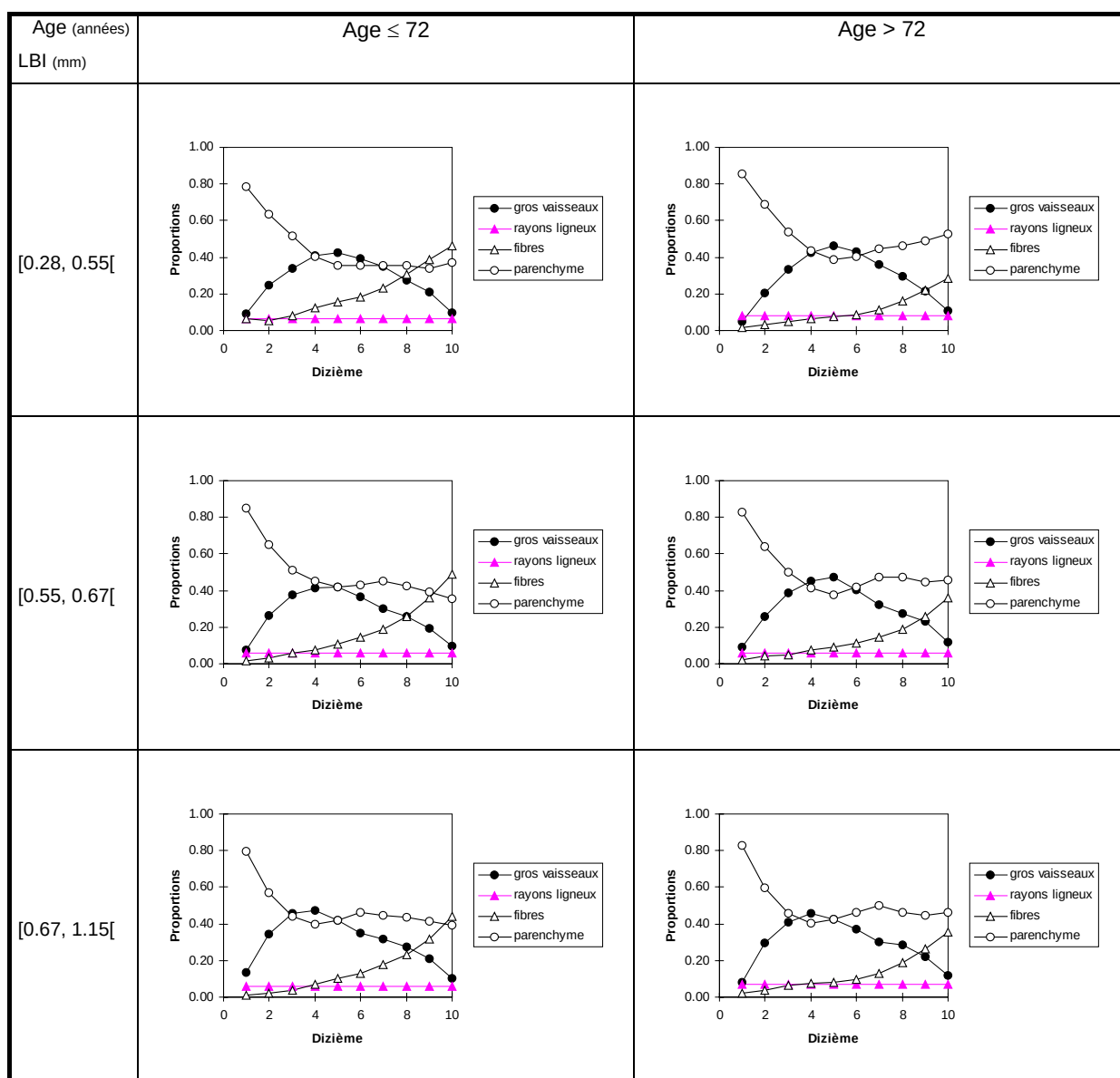


Figure 5.12. Proportions intra-cerne de tissus pour deux classes d'âge depuis la moelle et trois classes de largeur de bois initial (issues des travaux de Sciama (1995)).

i/ la position radiale est exprimée en dixièmes de la largeur du bois initial, un dixième correspondant à 10% de la largeur du bois initial ; ii/ 80 cernes ont été utilisés pour établir cette figure soit, en moyenne, 13 cernes par combinaison « classe d'âge x classe de largeur de bois initial » ; iii/ les deux classes d'âge depuis la moelle correspondent à des cernes dont l'âge est respectivement inférieur ou égal à 72 ans et supérieur à 72 ans ; iv/ les trois classes de largeur de bois initial correspondent à des cernes dont la largeur de bois initial est respectivement inférieure à 0.55 mm, comprise dans l'intervalle [0.55, 0.67] et supérieure ou égale à 0.67 mm.

Figure 5.12. Within-ring proportions of each constitutive tissue for two classes of age from the pith and for three classes of earlywood width.

i/ the radial position in earlywood is given in tenths of earlywood width; ii/ 80 rings have been used to establish this figure (13 rings on average by "class of age x class of earlywood width" combinaison); iii/ the two classes of age from the pith correspond to rings which are respectively not 72 years old and older than 72 years; iv/ the three classes of earlywood width correspond to width respectively inferior to 0.55 mm, included in [0.55, 0.67] interval and superior to 0.67 mm.

Excepté les fibres et le parenchyme dont les proportions sont légèrement influencées par l'âge depuis la moelle, les autres tissus ont une proportion qui ne varie pratiquement pas avec l'âge. De même, les proportions de tissus varient peu avec la largeur du bois initial. Les mêmes conclusions se dégagent pour le bois final (résultats non présentés). Nous aurions donc pu nous contenter de constituer simplement deux classes d'âge depuis la moelle sans distinguer les cerne selon la largeur de leur bois initial.

Ces proportions de tissus en fonction de la position radiale intra-cerne issues des travaux de Sciamma (1995) seront particulièrement utiles pour discriminer en début de cerne les fibres et les rayons ligneux dont les densités sont très proches (en début de cerne, les fibres sont généralement moins présentes que les rayons ligneux).

5.4.2.1.3. Exemple de calcul de probabilités conditionnelles

Nous présentons ci-après un exemple de calcul de probabilités conditionnelles dans le cas très précis d'un pixel de densité $d = 800 \text{ kg/m}^3$ et de position radiale $y = 1$ (exprimée en dixièmes).

La procédure d'estimation de la densité des tissus à partir des histogrammes de densité du bois initial et du bois final du cerne auquel appartient le pixel considéré aboutit aux résultats suivants (calculs non présentés) :

$d_{\text{GROS VAISSEAUX}} = 81 \text{ kg/m}^3$, $d_{\text{PARENCHYME BI}} = 741 \text{ kg/m}^3$, $d_{\text{FIBRES BI}} = 1056 \text{ kg/m}^3$
et $d_{\text{RAYONS LIGNEUX BI}} = 1227 \text{ kg/m}^3$.

Selon (5.7), la probabilité que ce pixel de densité d appartienne respectivement à un gros vaisseau, à une plage de parenchyme, à une plage de fibres ou à un rayon ligneux est égale à :

$$p(d = 800 / \text{gros vaisseau}) = \frac{1}{25\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-(800 - 81)^2}{2 \times 25^2}\right) = 3.9 \cdot 10^{-182},$$

$$p(d = 800 / \text{parenchyme}) = \frac{1}{67\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-(800 - 741)^2}{2 \times 67^2}\right) = 4.0 \cdot 10^{-3},$$

$$p(d = 800 / \text{fibres}) = \frac{1}{80\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-(800 - 1056)^2}{2 \times 80^2}\right) = 3.0 \cdot 10^{-5},$$

$$p(d = 800 / \text{rayons ligneux}) = \frac{1}{55\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-(800 - 1227)^2}{2 \times 55^2}\right) = 5.9 \cdot 10^{-16}.$$

Le pixel considéré appartient à un cerne (n° 2370-1) âgé de 53 ans et de largeur de bois initial égal à 0.67 mm. Ce cerne appartenant à la classe d'âge [0, 72] et à la classe de largeur de bois initial [0.67, 1.15[, la proportion moyenne *a priori* au dixième n°1 de gros vaisseaux, de rayons ligneux, de fibres et de parenchyme est égale respectivement à 0.13, 0.06, 0.01 et 0.79 (Figure 5.12e). Selon l'équation (5.4), la probabilité que ce pixel de densité d ($d = 800 \text{ kg/m}^3$) et de position radiale y ($y = 1$) appartienne

respectivement à un gros vaisseau, à une plage de parenchyme, à une plage de fibres ou à un rayon ligneux est égale à :

$$\text{Proba}(\text{gros vaisseau}/d=800, t=1) = \frac{0.13 \times 3.9 \cdot 10^{-182}}{0.13 \times 3.9 \cdot 10^{-182} + 0.79 \times 4.0 \cdot 10^{-3} + 0.01 \times 3.0 \cdot 10^{-5} + 0.06 \times 5.9 \cdot 10^{-16}} = 1.610^{-180},$$

$$\text{Proba}(\text{parenchyme} / d = 800, t = 1) = 1.0,$$

$$\text{Proba}(\text{fibres} / d = 800, t = 1) = 9.3 \cdot 10^{-5},$$

$$\text{Proba}(\text{rayons ligneux}/d = 800, t = 1) = 1.1 \cdot 10^{-14}.$$

Il s'agit ici d'un pixel nettement identifié comme appartenant au parenchyme. Sa densité (800 kg/m^3), proche de la densité moyenne du parenchyme dans ce cerne (741 kg/m^3), implique que sa probabilité d'appartenir au parenchyme est pratiquement égale à un et les autres presque nulles (somme des probabilités égale à 1). Ce résultat se retrouvera également pour les gros vaisseaux dont la densité est très éloignée de celle des autres tissus. En revanche, on obtiendra en général des résultats moins nets avec les fibres et les rayons ligneux lorsque ceux-ci, dans un cerne donné, ont des densités similaires. Les proportions de tissus *a priori* en fonction de la position radiale apporteront alors des informations supplémentaires (essentiellement en début de cerne).

5.4.2.2. Calcul des profils de proportions intra-cerne de tissus

La proportion, $P(T / y)$, de tissu T à la position radiale y est obtenue en moyennant les probabilités $\text{Proba}^p(T / d, y)$ des p pixels⁴⁵ de même position radiale y . Le bois initial est ainsi décrit par quatre proportions de tissus (*i.e.* gros vaisseaux, parenchyme, plages de fibres et rayons ligneux) à dix positions radiales et le bois final par trois proportions de tissus (*i.e.* parenchyme, plages de fibres et rayons ligneux) à vingt positions radiales.

⁴⁵ Un cerne observé tangentiellement sur 1 cm et dont la largeur du bois initial est égale à 0.8 mm contiendra 80×1000 pixels (pixels de $10 \times 10 \mu\text{m}^2$).

5.4.2.3. Schéma synoptique de la procédure de calcul des profils de proportions intra-cerne de tissus

La procédure de calcul des proportions de tissus est illustrée en Figure 5.13 avec l'exemple du bois initial.

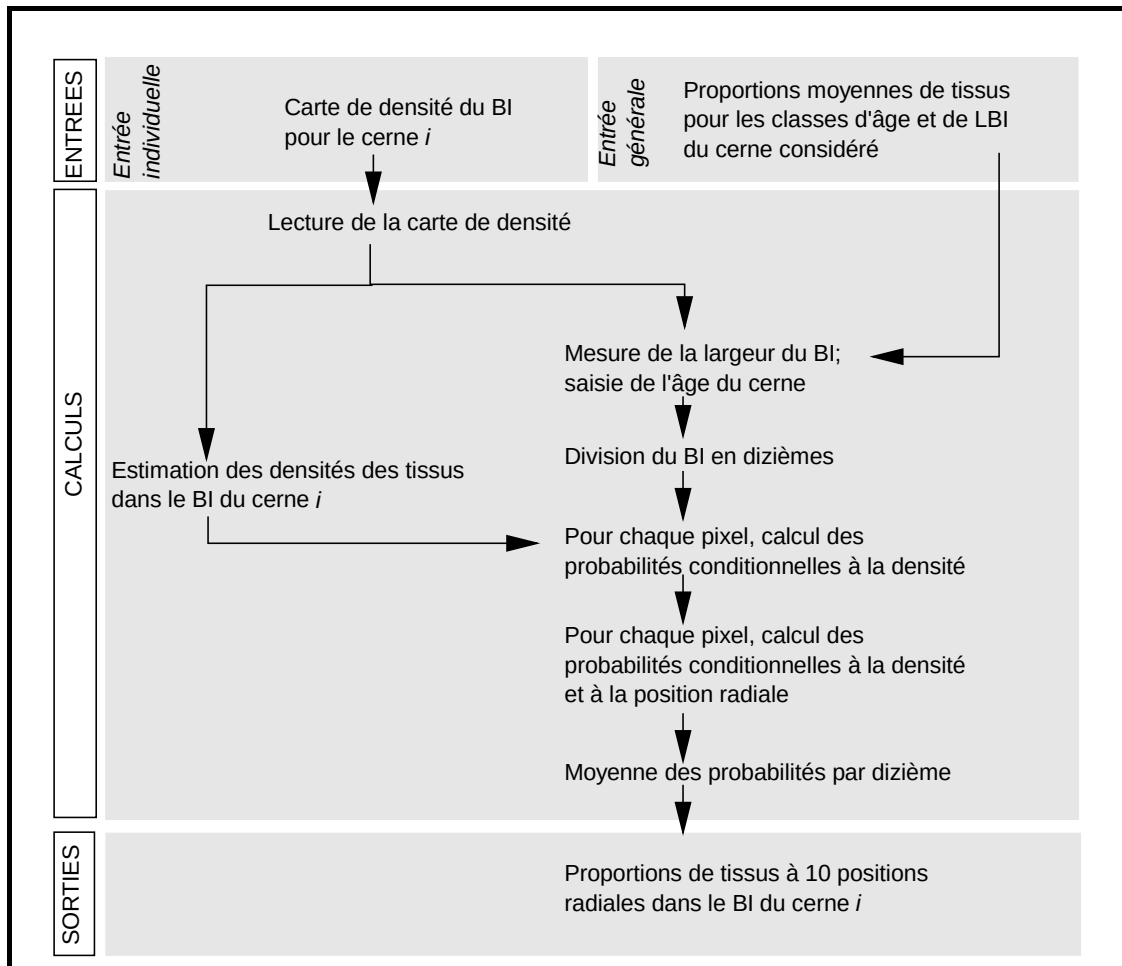


Figure 5.13. Schéma synoptique de la procédure de calcul des profils de proportions intra-cerne de tissus dans le bois initial.

Nous avons écrit en langage SAS le programme permettant le calcul des proportions de tissus en utilisant les modules SAS - MACRO et SAS-GRAPH.

Figure 5.13. Synoptic of the procedure to estimate the proportions profiles of each constitutive tissue in the earlywood.

We have written this procedure using the SAS-MACRO and SAS-GRAPH modules.

5.4.3. Synopsis de la chaîne complète d'estimation de caractéristiques anatomiques du bois de Chêne (densités et proportions de tissus)

Les étapes de la chaîne complète d'estimation de paramètres anatomiques (densités et proportions des tissus) et leur temps d'exécution par cerne sont rappelés ci-après :

- numérisation par scanner des radiographies (quelques minutes pour une radiographie comprenant une dizaine de barrettes),
- sélection manuelle des zones d'intérêt (quelques secondes pour une barrette),
- délimitation des cernes (limites de cerne et limites entre le bois initial et le bois final ; quelques dizaines de secondes par cerne),
- procédure en routine d'estimation de la densité des tissus dans le bois initial et le bois final (une dizaine de secondes par cerne),
- procédure automatique de calcul des profils de proportions intra-cerne de tissus dans le bois initial et le bois final (une minute par cerne).

La chaîne complète d'estimation de paramètres anatomiques nécessite par cerne environ trois minutes. Même si ces temps d'exécution pourraient être diminués par le développement d'une plate-forme commune à l'ensemble des opérations, l'écriture de ce programme nous a déjà permis d'alléger de manière significative les temps de mesure par rapport à la situation antérieure. Rappelons en effet que les mesures de proportions de tissus classiquement effectuées sur coupes anatomiques à l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois nécessitaient environ 25 minutes par cerne (temps de confection de la coupe exclu).

5.5. VALIDATION DE LA METHODE D'ESTIMATION DES DENSITES DE TISSUS ET DE LA PROCEDURE DE CALCUL DES PROPORTIONS DE TISSUS

5.5.1. Validation de la méthode d'estimation des densités de tissus

Afin d'évaluer la méthode d'estimation des densités de tissus présentée au paragraphe 5.4.1, les densités de tissus mesurées par un opérateur sont comparées aux densités de tissus estimées par la méthode proposée. Cette comparaison est présentée en Figure 5.14.

Les valeurs des densités estimées du parenchyme des bois initial et final et des plages de fibres du bois final sont cohérentes avec les valeurs des densités mesurées (coefficient de corrélation respectivement égal à 0.88, 0.96 et 0.97 ; les tests t indiquent cependant des moyennes significativement (mais légèrement) différentes pour les densités mesurées et estimées du parenchyme). La méthode proposée de détection des maxima de fréquence dans une gamme fixée de densités pouvait s'avérer au départ simpliste par rapport à des techniques complexes d'estimation par mélange de lois mais, finalement, vu les résultats de la validation, la méthode proposée semble être adaptée.

L'hypothèse prise pour estimer la densité des rayons ligneux du bois initial (i.e. rapport r entre les proportions de fibres et les proportions de rayons ligneux constant quel que soit le cerne considéré) semble *a posteriori* convenir étant donnée la corrélation entre les densités mesurées et estimées (corrélation égale à 0.95, avec néanmoins une sous-estimation de la densité des rayons ligneux du bois initial).

Les coefficients de corrélation entre les densités estimées par régression et les densités mesurées des fibres du bois initial et des rayons ligneux du bois final sont respectivement égaux à 0.78 et 0.92 (et t respectivement égal à -0.53^{NS} et 1.6^{NS}). Ces résultats apparemment bons doivent impérativement être nuancés en précisant que les régressions utilisées ont été établies sur la base d'un faible nombre de cernes et sur les mêmes cernes que ceux sur lesquels est effectuée la validation.

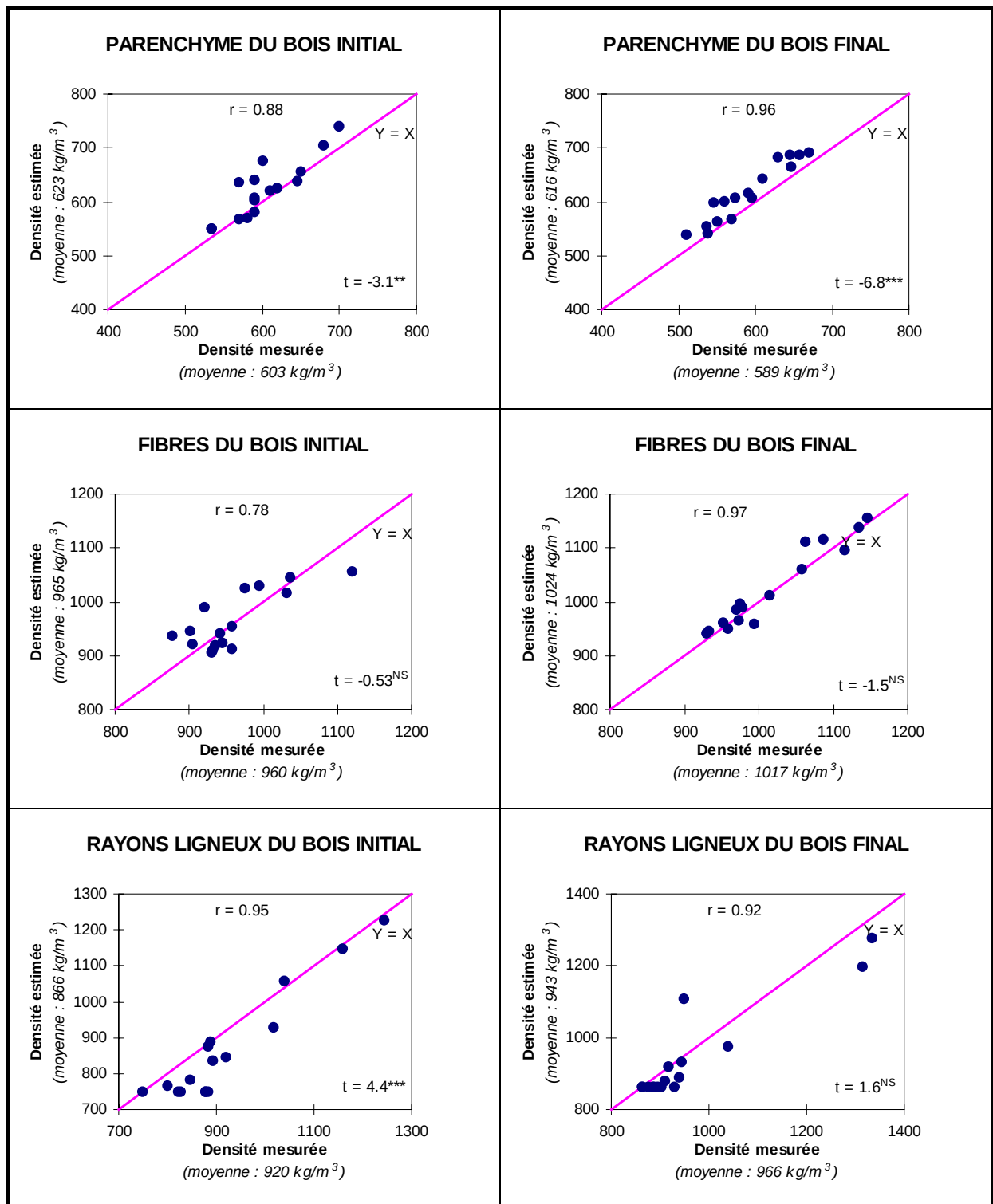


Figure 5.14. Validation de la méthode d'estimation des densités de tissus : comparaison entre les densités de tissus mesurées et estimées pour 16 cerne.

Figure 5.14. Validation of the proposed method estimating the density in each constitutive tissue : comparison between the measured and estimated densities for the 16 sampled rings.

5.5.2. Validation de la méthode de calcul des proportions de tissus

Nous avons choisi de valider la procédure de calcul des proportions de tissus en comparant les proportions de tissus mesurées sur des coupes anatomiques aux proportions de tissus calculées pour l'ensemble du cerne par probabilités conditionnelles à partir des radiographies. Les proportions mesurées correspondent ici aux moyennes des proportions mesurées par deux opérateurs (se reporter au paragraphe 5.3.2.2). La validation de la procédure de calcul des proportions de tissus est illustrée en Figure 5.15 pour respectivement les gros vaisseaux, les rayons ligneux, les plages de fibres et les plages de parenchyme.

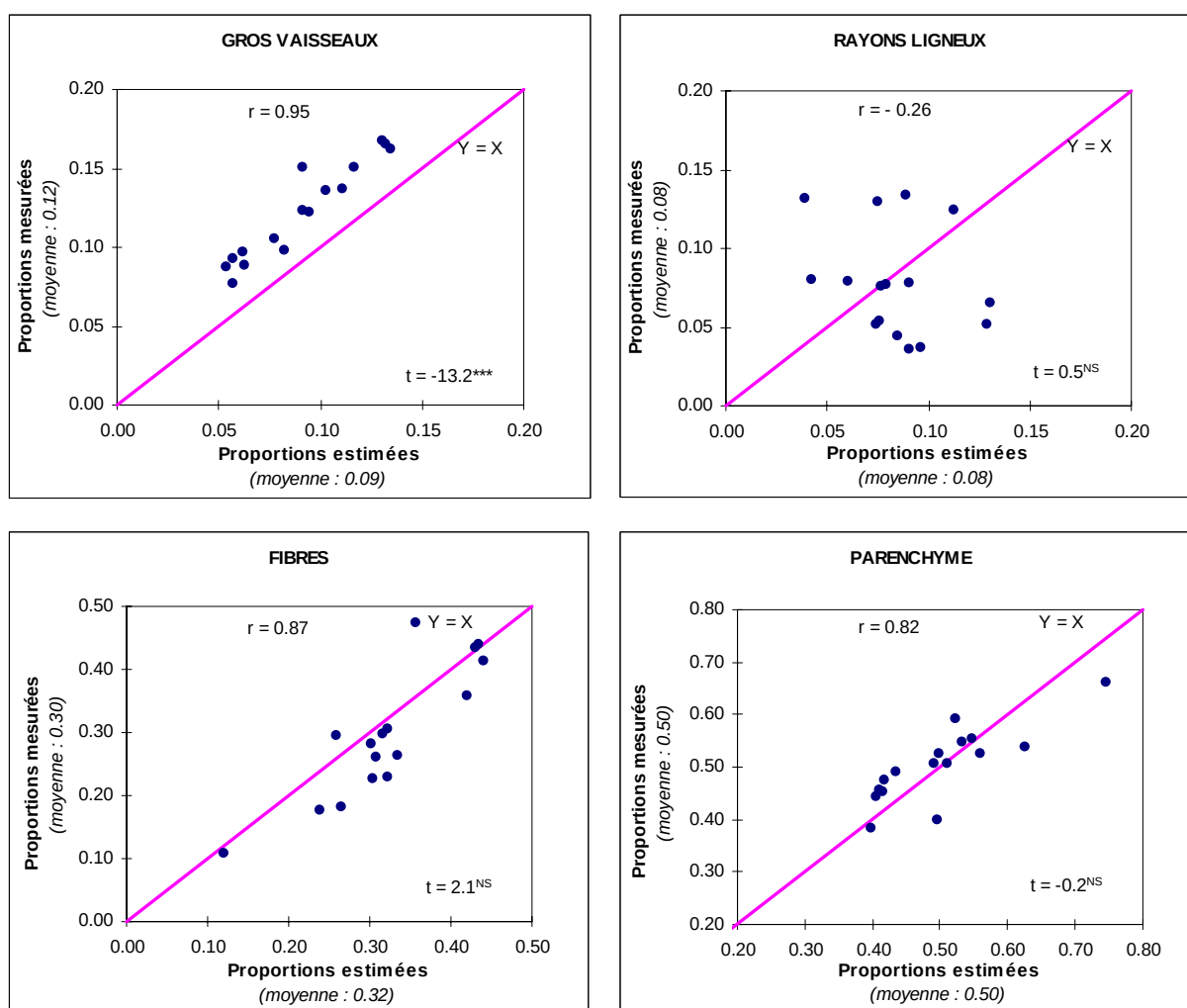


Figure 5.15. Validation de la procédure de calcul des proportions de tissus : comparaison entre proportions mesurées et estimées pour 16 cerne.

i/ les proportions mesurées correspondent aux moyennes des proportions mesurées par deux opérateurs (cf Tableau 5.1 indiquant les corrélations entre les deux séries de mesures) ; ii/ chaque point représente la proportion de tissus d'un cerne.

Figure 5.15. Validation of the proposed method estimating the proportion of each constitutive tissue : comparison between measured and estimated tissue proportions for the 16 sampled rings.

i/ the measured proportions correspond to the mean of the proportions measured by two operators (please report to Table 5.1. giving the correlations between the two sets of measurements); ii/ each point represents the tissue proportions for one ring.

Nous considérons que la validation est concluante pour les proportions de gros vaisseaux, de fibres et de parenchyme lesquelles présentent un coefficient de corrélation avec les proportions mesurées respectivement

égal à 0.95, 0.87 et 0.82. Le fait que les proportions calculées de gros vaisseaux soient systématiquement inférieures aux proportions mesurées (0.09 contre 0.12) provient de l'inclinaison naturelle des gros vaisseaux dans le plan (Longitudinal, Radial) ou (Longitudinal, Tangentiel) qui induit un lumen plus petit sur les radiographies de barrettes de 2 mm d'épaisseur que sur les coupes anatomiques. Les corrélations {proportions mesurées, proportions estimées} sont à relativiser par rapport aux corrélations entre les proportions mesurées par deux opérateurs. En effet, même si les proportions mesurées sur des coupes anatomiques sont considérées comme la référence en matière d'anatomie, elles ne sont pas parfaitement répétables (Figure 5.8). Ceci affecte donc indéniablement les corrélations {proportions mesurées, proportions estimées}. Pour les tissus les plus représentés dans le cerne (*i.e.* plages de fibres et parenchyme) et pour les gros vaisseaux, les corrélations {proportions mesurées, proportions estimées} sont d'ailleurs du même ordre de grandeur que les corrélations entre les proportions mesurées par deux opérateurs (Tableau 5.1 ; respectivement 0.87 et 0.92 pour les fibres, 0.82 et 0.83 pour le parenchyme, 0.95 et 0.99 pour les gros vaisseaux).

Bien que les différences entre proportions mesurées et calculées soient du même ordre de grandeur pour les rayons ligneux que pour les fibres et le parenchyme (en moyenne, les écarts en valeur absolue entre proportions mesurées et estimées sont égaux à 0.04 pour les rayons ligneux, à 0.05 pour les fibres et à 0.04 pour le parenchyme ; tableau de résultat non présenté), celles-ci pèsent beaucoup plus pour les rayons ligneux dont les proportions n'excèdent jamais 0.15. Il en résulte que l'estimation de la proportion de rayons ligneux par la méthode que nous proposons est inefficace au niveau individuel (les proportions moyennes mesurées et estimées sont quant à elles toutes deux égales à 0.08). Nuançons cette remarque en observant que la proportion de rayons ligneux dans un cerne est toujours faible devant les proportions des autres tissus et qu'en conséquence la contribution de ce tissu à la variabilité de la densité du cerne est probablement moindre. Ajoutons également que la proportion de rayons ligneux mesurée sur une barrette large d'un centimètre n'est pas suffisamment représentative de la proportion de rayons ligneux dans l'arbre. Idéalement, il est préconisé une échelle d'observation de quelques centimètres (Dendane, 1996) afin d'avoir une bonne représentativité de la proportion de rayons ligneux. En revanche, il est certain que l'erreur d'appréciation sur la proportion de rayons ligneux entache les calculs de proportions des autres tissus.

Rappelons que le calcul de proportion s'effectue sur la base de densités estimées et non de densités mesurées. Les densités de tissus sont donc entachées d'une erreur. Nous pouvons donc nous demander si le mauvais résultat obtenu pour les proportions de rayons ligneux est du à la méthode de calcul ou à l'estimation de la densité des rayons ligneux qui sert de base aux calculs de proportions. Afin de statuer quant au poids de ces deux causes possibles d'erreur, nous avons calculé les proportions de rayons ligneux, non plus à partir des densités estimées mais à partir des densités mesurées. Comme précédemment, les proportions calculées sont comparées aux proportions mesurées (Tableau 5.1).

Tableau 5.1. Corrélations entre a/ les proportions de tissus mesurées par deux opérateurs, b/ les proportions mesurées et calculées à partir i/ des densités mesurées des tissus et ii/ des densités estimées des tissus.

Table 5.1. Correlations between a/ the two sets of measured tissues proportions, b/ measured tissues proportions and estimated ones using i/ measured tissues densities or ii/ estimated tissues densities.

Corrélations entre proportions :	Gros vaisseaux	Rayons ligneux	Fibres	Parenchyme
- mesurées par deux opérateurs	0.99	0.97	0.92	0.83
- mesurées et calculées (à partir des densités mesurées de tissus)	0.96	-0.33	0.91	0.84
- mesurées et calculées (à partir des densités estimées de tissus)	0.95	-0.26	0.87	0.82

Selon le Tableau 5.1, les corrélations sont du même ordre de grandeur que l'on utilise dans le calcul des densités mesurées ou estimées. Le mauvais résultat obtenu pour les proportions de rayons ligneux est donc dû à la procédure de calcul par probabilité conditionnelle. La combinaison de la densité et de la position radiale ne s'avère en conséquence pas suffisante pour discriminer tous les tissus. En effet, il subsiste des cas où des pixels de même densité et de même position radiale appartiennent à des tissus différents. Ce cas est illustré en Figure 5.16 où les cartes de probabilités calculées à partir des radiographies, ainsi que les coupes anatomiques correspondantes, sont présentées pour deux cernes de l'échantillonnage.

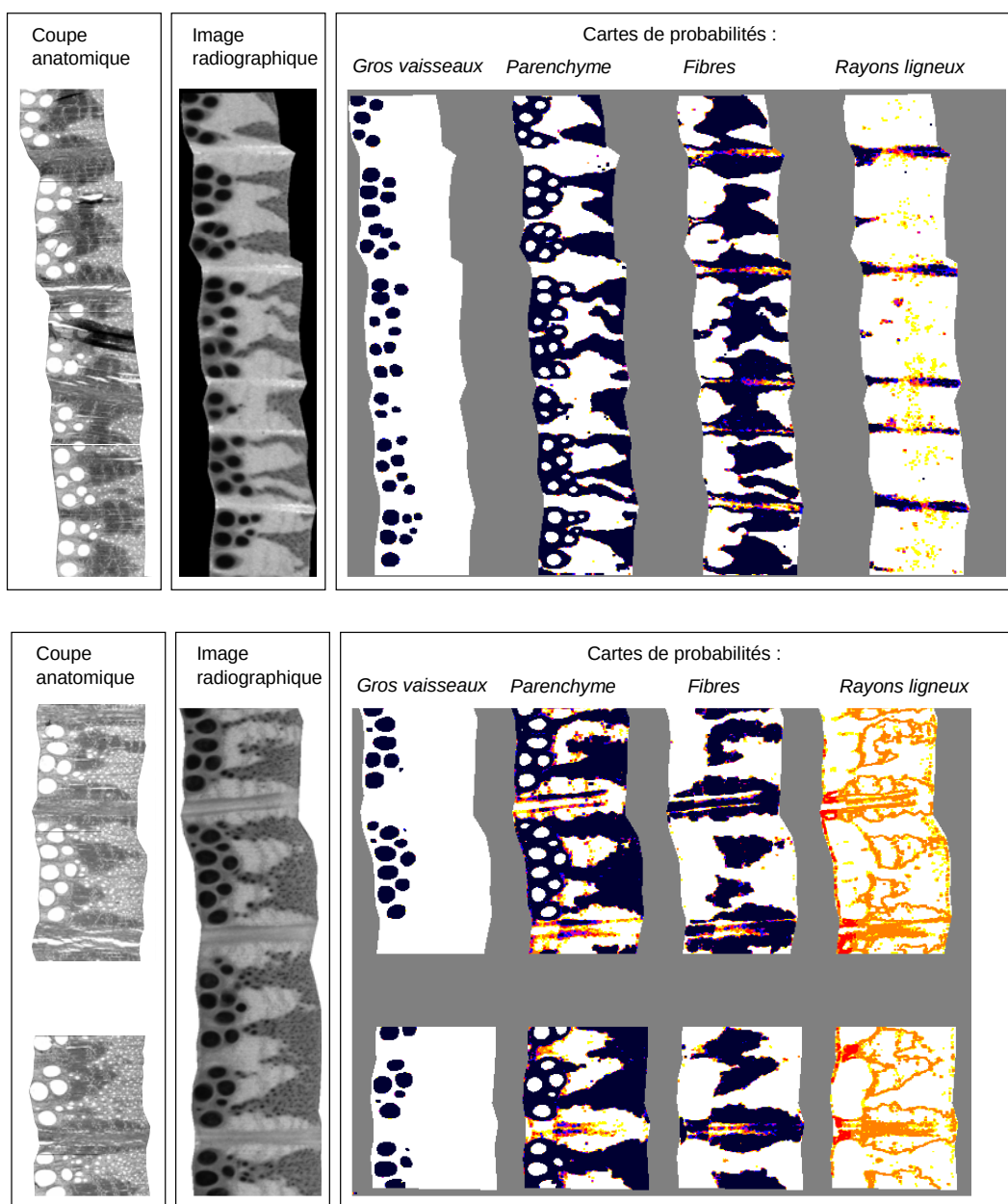


Figure 5.16. Comparaison des coupes anatomiques et des cartes de probabilités calculées à partir des images radiographiques pour deux cernes de l'échantillonnage (n°2370-1 en haut et n°2390-1 en bas).

i/ plus le niveau de gris est sombre, plus les probabilités sont élevées ; ii/ par suite d'un déchirement, la coupe anatomique du cerne n°2390-1 n'a pas pu couvrir la même portion de cerne que la radiographie. Les probabilités n'ont donc été calculées que dans des zones communes à la coupe et à la radiographie, ce qui explique la bande sans valeur de probabilité sur la figure.

Figure 5.16. Comparison between anatomical slices and maps of probabilities computed from radiographic images for two sampled rings (ring n°2370-1 on the top and ring n°2390-1 on the bottom).

i/ the darker the grey level is, the higher the probabilities are; ii/ following tearing, area covered by the anatomical slice for ring n°2390-1 does not correspond exactly to the one covered by the radiographic image. As a result, probabilities were only computed on area represented both on slice and radiography.

La Figure 5.16 illustre un cas (cerne n°2370-1) où la densité et la position radiale des pixels permettent de discriminer tous les tissus avec des probabilités élevées pour un tissu et faibles pour les autres tissus. Le second cerne, n°2390-1, illustre le cas contraire où la densité et la position radiale des pixels ne sont pas suffisantes pour discriminer tous les tissus. La probabilité qu'un pixel appartienne à un rayon ligneux n'est par exemple jamais égale à 1 (correspond à la couleur noire).

5.6. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 5

La méthode mise au point dans ce chapitre nous permet, à partir de radiographies de barrettes de faible épaisseur, d'accéder en routine⁴⁶ aux proportions intra-cerne de gros vaisseaux, de fibres et de parenchyme d'un cerne de Chêne ainsi qu'aux densités de ces tissus. Notons que ces proportions de tissu moyennes par cerne, qui étaient commodes pour réaliser nos validations, constituent déjà une réduction de l'information à laquelle nous pouvons accéder par notre méthode (*i.e.* pour chaque pixel, sa densité et ses probabilités d'appartenir à chacun des tissus constitutifs du cerne). La procédure de validation des proportions de tissus que nous avons conduite a montré que la qualité de cette méthode était bonne sauf en ce qui concerne la proportion de rayons ligneux. Ne connaissant pas *a priori* l'importance que joue la proportion de rayons ligneux dans l'explication de la variabilité de la densité du bois, nous décidons dans le chapitre suivant, dont l'objectif est d'interpréter en terme d'anatomie du bois le modèle mixte de densité du bois élaboré au chapitre 2, de sélectionner manuellement les rayons ligneux sur les cernes que nous analyserons dans ce chapitre et d'appliquer la méthode développée sur les tissus restants.

L'approche par probabilités conditionnelles, séduisante par sa simplicité de mise en œuvre, trouve néanmoins certaines limites, illustrées de façon flagrante pour le cas des rayons ligneux. Ces limites tiennent pour partie au fait que nous n'avons pas abordé l'approche morphologique⁴⁷. Nous avons privilégié cette approche simple et rapide à mettre en œuvre (et dont nous pressentons qu'elle n'a pas encore rendu toutes ses potentialités) afin de respecter le cahier des charges et les délais impartis à notre thèse. La thèse de Dries Vansteenkiste, qui a débuté en avril 1998 et dont l'objectif central est, cette fois, de mettre au point un outil de mesure de l'anatomie du bois de Chêne, explore plus en détail les potentialités des radiographies de barrettes de faible épaisseur en utilisant, à la différence de notre cas, une approche morphologique.

⁴⁶ après distinction manuelle des bois initial et final.

⁴⁷ L'approche morphologique serait intéressante en particulier pour les rayons ligneux qui sont des bandes rectilignes.

6. Interprétation anatomique du modèle de densité du bois

6.1. INTRODUCTION

Ce chapitre 6 a pour propos d'interpréter anatomiquement le modèle de densité du bois en répondant à la question suivante : « Quels changements anatomiques se produisent qui puissent rendre compte des variations de densité du bois aux diverses échelles auxquelles elles sont observées ». Pour répondre à cette question, nous avons mesuré sur une centaine de cernes plusieurs caractéristiques anatomiques : des caractéristiques des vaisseaux du bois initial et, à l'aide de la méthode en routine mise au point et décrite au chapitre précédent, les proportions et les densités des tissus. Afin d'interpréter le modèle de densité du bois, nous distinguons les trois types de variations de densité du bois mis en évidence par le modèle mixte de densité élaboré au chapitre 2 à savoir i/ les variations intra-arbre de densité décrites par la partie déterministe, ii/ les variations inter-arbre à croissance fixée (*i.e.* variations dues à l'effet « arbre ») et iii/ les variations intra-arbre résiduelles. Tout d'abord, nous mettons en évidence les changements anatomiques consécutifs au vieillissement du cambium et à l'accélération de la croissance radiale des arbres qui peuvent expliquer les variations de densité du bois décrites par la partie déterministe du modèle de densité. Sont également abordés les changements anatomiques qui ont lieu dans l'arbre à la suite de la duraminisation de l'aubier et qui expliquent la différence significative de densité du bois, mise en évidence au chapitre 2, entre cernes de duramen et d'aubier de même âge depuis la moelle et de même largeur de cerne. Nous identifions ensuite les caractéristiques anatomiques qui font que chaque arbre a un modèle de densité du bois qui lui est spécifique (*i.e.* interprétation anatomique de l'effet « arbre »). Enfin, nous interprétons anatomiquement les variations résiduelles intra-arbre du modèle mixte en mettant en évidence les changements d'anatomie entre des cernes jointifs de même largeur qui, malgré leur âge depuis la moelle et leur largeur identiques, présentent des densités du bois différentes.

Lors de l'interprétation anatomique de chaque partie du modèle mixte, nous confrontons nos résultats à la bibliographie traitant de l'anatomie du bois des *Quercus*. Notons qu'il existe relativement peu de références traitant de l'anatomie du bois de Chêne qui d'une part se soient proposé de connecter l'anatomie à la densité du cerne ou d'autre part qui aient analysé les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne sur l'anatomie. En outre, compte tenu des limites expérimentales imposées jusqu'à présent (*i.e.* absence de méthodologie et donc de mesure), aucun article, excepté celui de Rao et al. (1997), n'a pris en considération la densité propre des tissus. Ce chapitre se propose donc i/ de combler l'absence d'étude intégrée entre l'anatomie et la densité du cerne en mettant en évidence les modifications anatomiques qui ont lieu chez le Chêne par l'analyse des proportions mais aussi des densités des tissus et ii/ de tenter d'expliquer les variations de densité structurées par le modèle (2.19).

6.2. MATERIEL ET METHODES

6.2.1 Matériel végétal

6.2.1.1. Sélection des arbres

Parmi les 82 chênes de l'échantillonnage ayant servi à l'élaboration du modèle mixte de densité, 30 arbres ont été sélectionnés sur la base de leur densité simulée par le modèle (2.19) pour un âge depuis la moelle et une largeur de cerne donnés. Le principe de sélection a été le suivant :

- l'espérance de la densité de chaque arbre a été calculée pour un âge depuis la moelle égal à 50 ans et une largeur de cerne égale à 1.8 mm selon le modèle (2.19) : $(\bar{B}_{ij}/100) = \bar{a}_i + \bar{b}_i (AGE^*_{ij}/100) + \bar{c}_i (1/LC)^*_{ij}$,
- 30 arbres ont été sélectionnés parmi les 82 de sorte que la distribution des densités calculées des 30 arbres sélectionnés soit approximativement représentative de la distribution des densités calculées pour les 82 arbres,
- le choix d'un arbre a été éventuellement révisé lorsque la radiographie des cernes de cet arbre nous semblait trop floue pour une étude anatomique.

La Figure 6.1 illustre les distributions des densités calculées pour des cernes âgés de 50 ans et larges de 1.8 mm pour les 82 arbres de l'échantillonnage de base et pour les 30 arbres sélectionnés pour l'analyse anatomique.

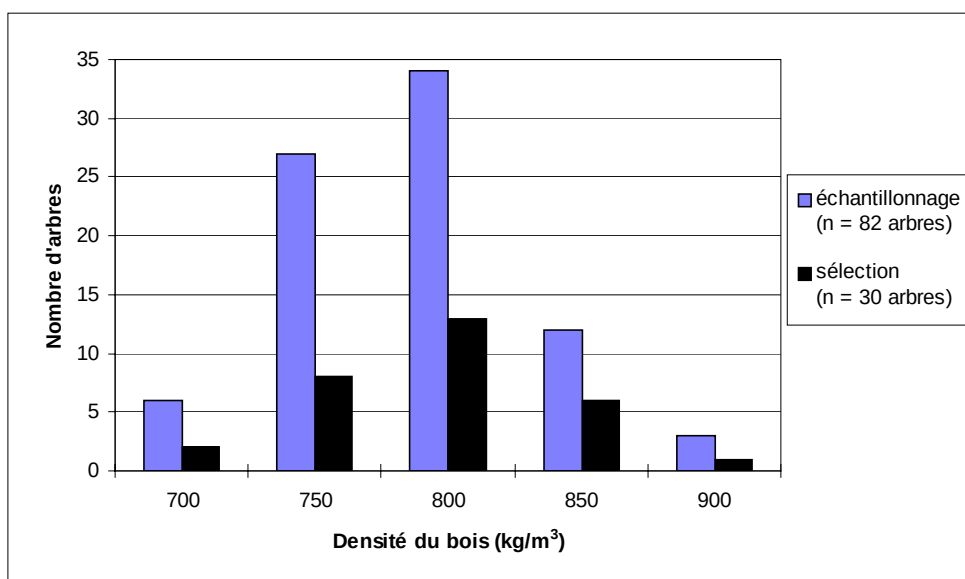


Figure 6.1. Distributions des densités calculées pour des cernes âgés de 50 ans et larges de 1.8 mm pour les 82 arbres de l'échantillonnage de base et pour les 30 arbres sélectionnés pour l'analyse anatomique.

La moyenne (et l'écart type) des densités calculées à {50 ans, 1.8mm} est égale respectivement à $760 \pm 47 \text{ kg/m}^3$ pour les 82 arbres de l'échantillonnage de base et à $768 \pm 46 \text{ kg/m}^3$ pour les 30 arbres sélectionnés pour l'étude anatomique.

Figure 6.1. Wood density histograms for the 82 sampled trees and for 30 trees selected for the anatomical study.

i/ wood density is calculated for rings which are 50 years old and 1.8 mm large; ii/ the mean (and the standard deviation) of the computed densities is $760 \pm 47 \text{ kg/m}^3$ for the 82 trees and $768 \pm 46 \text{ kg/m}^3$ for the 30 trees selected for the anatomical study.

Bien que les classes de densité $[700 \text{ kg/m}^3 - 750 \text{ kg/m}^3]$ et $[750 \text{ kg/m}^3 - 800 \text{ kg/m}^3]$ soient sous-représentées dans l'échantillonnage sélectionné par rapport à l'échantillonnage d'origine, la gamme de densités explorée est la même pour les deux échantillonnages ($[650 \text{ kg/m}^3 - 900 \text{ kg/m}^3]$). Cette sélection nous permettra, tout en allégeant le nombre de mesures anatomiques, de prendre en compte une large gamme de variabilité de densité du bois.

6.2.1.2. Sélection des cernes

Quatre cernes ont ensuite été sélectionnés pour chacun des 30 arbres. Les cernes sélectionnés ont les caractéristiques suivantes :

- un premier cerne d'environ 1.8 mm de large et âgé d'environ 50 ans depuis la moelle (série 1 ; $n = 30$),
- un second cerne d'environ 1.8 mm de large et âgé d'environ 100 ans depuis la moelle (série 2 ; $n = 30$ dont 26 cernes duraminisés et 4 cernes non duraminisés ; se reporter à la remarque du paragraphe 6.2.2. présentant succinctement l'historique de cet échantillonnage),
- un troisième cerne âgé d'environ 50 ans depuis la moelle et d'environ 1 mm de large pour 13 arbres à croissance lente et d'environ 2.5 mm de large pour 17 autres arbres à croissance rapide (au total $n = 13+17 = 30$ pour la série 3),
- un quatrième cerne âgé d'environ 50 ans depuis la moelle et d'environ 1.8 mm de large, qui constitue une répétition intra-arbre du premier cerne (série 4 ; $n = 30$).

Les cernes ont été sélectionnés uniquement sur le barreau n°5 (correspondant au barreau diamétralement opposé à la plus grande longueur entre la moelle et l'écorce ; se reporter au paragraphe 2.3.1.2.2.). Rigoureusement, il aurait fallu mesurer l'anatomie sur deux barreaux diamétraux comme cela a été fait pour la densité du bois puisque notre propos est d'interpréter anatomiquement le modèle de densité du bois. Néanmoins, la procédure d'acquisition de l'anatomie n'étant pas encore aussi rapide et automatisée que la microdensitométrie, nous avons choisi de restreindre le nombre de mesures anatomiques à un barreau seulement.

Compte tenu du faible nombre de cernes sélectionnés par arbre, la largeur moyenne des quatre cernes sélectionnés pour un arbre donné peut être sensiblement différente de la largeur de cerne moyenne de l'arbre en considérant par exemple des années à faible croissance pour des arbres poussant rapidement et des années à croissance relativement forte pour des arbres poussant lentement. Afin d'évaluer l'ampleur de ce biais éventuel, nous présentons au Tableau 6.1 les différences entre la largeur de cerne moyenne à 1m30 d'un arbre donné et la largeur moyenne de ses quatre cernes sélectionnés.

Tableau 6.1. Classes de différence (en valeur absolue) entre la largeur de cerne moyenne à 1m30 d'un arbre donné et la largeur moyenne de ses quatre cernes sélectionnés et effectif d'arbres par classe.

Table 6.1. *Classes of difference (in absolute value) between the mean ring width at breast height of the 30 trees selected for the anatomical study and the mean ring width of the four rings selected in each of them as well as number of trees in each class.*

Classe de différence de largeur de cerne	Effectif d'arbres
< 0.2 mm	14
< 0.4 mm	6
< 0.6 mm	8
< 1.0 mm	2

Selon le Tableau 6.1, la différence entre la largeur de cerne moyenne à 1m30 d'un arbre donné et la largeur moyenne de ses quatre cernes sélectionnés est supérieure ou égale à 0.6 mm pour deux arbres seulement. Nous pouvons donc raisonnablement considérer que les cernes sélectionnés ont une croissance radiale pas trop éloignée de la croissance moyenne de l'arbre duquel ils sont issus.

Quelques-uns des 120 cernes sélectionnés illustrant la variabilité d'anatomie rencontrée sont reportés sur la Figure 6.2.

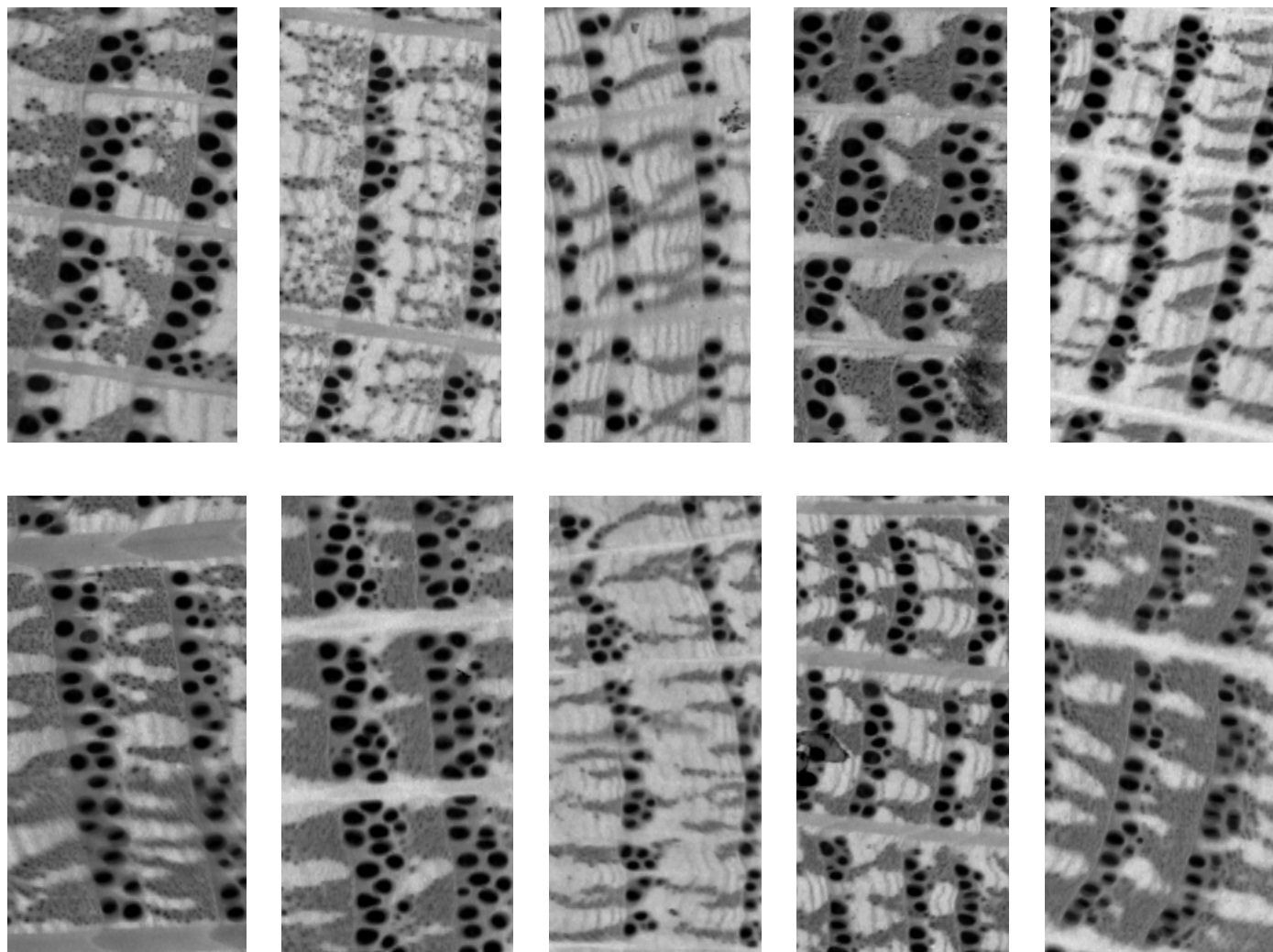


Figure 6.2. Image radiographique de quelques-uns des 120 cernes sélectionnés illustrant la variabilité d'anatomie rencontrée pour une gamme restreinte de largeurs de cerne.
i/ les 10 cernes présentés appartiennent à des arbres différents, leur âge depuis la moelle varie de 42 ans à 103 ans et leur largeur de cerne de 1.41 mm à 2.05 mm ; ii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figure 6.2. Radiographic images of ten rings of similar width out of the 120 selected rings (30 trees x 4 rings in each tree) illustrating the wood anatomy variability.

i/ these 10 rings belonging to different trees are between 42 and 103 years old and their width ranges between 1.41 and 2.05 mm; ii/ the rings are 8-time magnified.

6.2.2 Mesures réalisées

Sur chacun des cernes sélectionnés, ont été mesurées ou estimées les caractéristiques anatomiques suivantes :

- les proportions de tissus (dans le bois initial et le bois final),
- les densités des tissus (dans le bois initial et le bois final),
- la texture,
- le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface du bois initial, la surface de référence étant choisie égale à 10mm² selon l'usage (Keller, 1994),
- le diamètre moyen des gros vaisseaux.

Les proportions de tissus et leur densité respective ont été estimées par la procédure décrite au chapitre 5. La méthode de calcul des proportions de tissus ne permettant pas d'accéder aux proportions de gros rayons ligneux avec une précision suffisante, ceux-ci ont été entourés manuellement et extraits des cernes à l'aide d'un logiciel d'analyse d'images.

Nous avons choisi de mesurer des critères morphologiques simples des vaisseaux du bois initial (*i.e.* nombre par unité de surface et diamètre moyen) car ils sont réputés jouer un rôle important dans le fonctionnement écophysologique des arbres (Fletcher, 1975 ; Gasson, 1987 ; Ponton et al., 2000) et dans les risques de gélivures (Savill, 1986 ; Cinotti, 1991 ; Mather et al., 1993).

La texture, le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface et le diamètre individuel moyen des gros vaisseaux sont définis ci-après :

- la texture d'un cerne, *TEXT*, a été définie très classiquement par le rapport entre la largeur de bois final, *LBF*, et la largeur du cerne, *LC*, selon :

$$(6.1) \quad TEXT = \frac{LBF}{LC},$$

- le nombre de gros vaisseaux dans dix millimètres carrés, *NGVX / US*, a été défini par :

$$(6.2) \quad NGVX / US = \frac{NGVX}{SBI} \times 10,$$

avec *NGVX*, le nombre de gros vaisseaux comptés dans la portion du cerne visible sur la radiographie (les vaisseaux n'apparaissant pas entièrement sur l'image comptent pour moitié) et *SBI*, la surface du bois initial exprimée en millimètres carrés ;

- le diamètre moyen des gros vaisseaux, *DIAM-GVX*, exprimé en micromètres, a été calculé à partir de la surface individuelle des gros vaisseaux, *SIGVX*, en assimilant ceux-ci à des cercles avec :

$$(6.3) \quad SIGVX = \frac{GVX \times SBI \times (10^{-3})^2}{NGVX}$$

où *GVX* correspond à la proportion de gros vaisseaux dans le bois initial, *SBI*, la surface du bois initial exprimée en millimètres carrés et *NGVX*, le nombre de gros vaisseaux comptés dans la portion de cerne visible sur la radiographie.

Au total, 17 caractéristiques anatomiques (*i.e.* texture, densités et proportions des gros vaisseaux, des fibres, du parenchyme longitudinal, des gros rayons ligneux du bois initial, densité et proportion des fibres, du parenchyme associé aux petits vaisseaux, des gros rayons ligneux du bois final, nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface et diamètre moyen des gros vaisseaux) ont été mesurées sur 120 cernes (*i.e.* 4 cernes par arbre pour 30 arbres).

Remarque : En menant notre travail de thèse, nous avons dans un premier temps élaboré le modèle de densité du bois sans exclure les cernes d'aubier de l'analyse, n'ayant pas trouvé dans la bibliographie sur la modélisation de la qualité du bois de justification à la suppression de l'aubier. Ce n'est que lors des études anatomiques que des différences spectaculaires de densité des tissus nous sont apparues entre des cernes de 50 ans et de 100 ans depuis la moelle, lorsque le cerne de 100 ans n'était pas encore duraminisé. Ces observations nous ont incitée à étudier la bibliographie sur la duraminisation du Chêne et, sur cette base, à ajuster de nouveau notre modèle de densité sans les cernes d'aubier. Ce rapide historique explique pourquoi seulement quelques cernes (quatre au total) parmi les 30 cernes âgés de 100 ans sont situés dans l'aubier.

6.2.3 Méthode d'analyse

Même si notre échantillonnage est important comparativement à ceux pris en compte dans les études anatomiques référencées récemment dans la bibliographie (Huber, 1993 ; Lei et al., 1996 ; Rao et al., 1997), le nombre relativement restreint de nos mesures anatomiques ne nous a pas permis d'établir des modèles statistiques d'évolution intra- et inter-arbre de l'anatomie du bois chez le Chêne. De ce fait, nous avons pris le parti d'adopter des méthodes d'analyse simples mais robustes. Il s'agit essentiellement de corrélations simples et de comparaisons de moyennes en séries appariées. Plus précisément, l'interprétation anatomique des effets fixes (*i.e.* âge depuis la moelle et largeur de cerne) sur la densité du bois a été menée de la façon suivante : afin de mettre en évidence les changements anatomiques consécutifs au vieillissement du cambium, à largeur de cerne fixée, les moyennes des caractéristiques anatomiques mesurées pour deux séries de cernes de 1.8 mm et âgés respectivement de 50 ans et 100 ans ont été comparées par un test *t* en séries appariées. De manière analogue, afin de mettre en évidence les changements anatomiques dus à une accélération de la croissance, à âge depuis la moelle fixé, nous avons comparé par un test *t* en séries appariées les moyennes des caractéristiques anatomiques mesurées à 50 ans depuis la moelle pour i/ deux largeurs de cernes (1.0 mm et 1.8 mm) de 13 arbres à croissance lente et pour ii/ deux largeurs de cernes (1.8 mm et 2.5 mm) de 17 arbres à croissance rapide. L'interprétation de l'effet « arbre » a consisté simplement à

corrélér les paramètres individuels du modèle de densité, estimés au chapitre 4, avec les caractéristiques anatomiques à un âge depuis la moelle et une largeur de cerne fixés. Enfin, les variations résiduelles de la densité ont été interprétées anatomiquement en comparant, toujours par un test *t*, les moyennes des caractéristiques anatomiques mesurées pour deux séries de cerne jointifs de 1.8 mm. Les cerne avaient été au préalable classés par arbre selon leur densité moyenne.

6.3. RESULTATS ET DISCUSSION

6.3.1 Présentation des mesures anatomiques

6.3.1.1 Variabilité des caractéristiques anatomiques

La variabilité des caractéristiques anatomiques (*i.e.* texture, densités des tissus, proportions des tissus et caractéristiques des gros vaisseaux du bois initial) et de la densité moyenne de cerne est présentée au Tableau 6.2 et illustrée sur les Figures 6.3a et b pour les 90 cerne de même largeur (environ 1.8 mm) appartenant à 30 arbres.

Tableau 6.2. Variabilité observée (moyenne, écart type, coefficient de variation, minimum et maximum) pour les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne mesurées sur 90 cerne de 1.8 mm en moyenne appartenant à 30 arbres.

Les cerne des séries 1, 2 et 4 (cf paragraphe 6.2.1.2) sont utilisés dans ce tableau.

Table 6.2. Anatomical characteristics and mean ring density variability (mean, standard deviation, coefficient of variation, minimum and maximum) for 90 rings approximately 1.8-millimetre width and coming from 30 trees. Rings of sets 1, 2 and 4 (report to paragraph 6.2.1.2) are used in the table.

Caractéristiques anatomiques		Moyenne	Ecart type	Coefficient de variation (%)	Minimum	Maximum
Texture		0.58	0.09	16	0.36	0.77
Densité des tissus (kg/m ³)	Gros vaisseaux	100	62	62	18	283
	Parenchyme du BI	635	60	9	518	780
	Parenchyme du BF	626	67	11	496	786
	Fibres du BI	998	90	9	743	1193
	Fibres du BF	1051	72	7	819	1193
	Rayons ligneux du BI	1012	145	14	729	1270
	Rayons ligneux du BF	1047	138	13	744	1313
Proportion de tissus	Gros vaisseaux	0.18	0.03	17	0.11	0.25
	Parenchyme du BI	0.56	0.06	10	0.42	0.73
	Parenchyme du BF	0.49	0.10	20	0.33	0.78
	Fibres du BI	0.22	0.06	28	0.05	0.38
	Fibres du BF	0.46	0.10	22	0.19	0.65
	Rayons ligneux du BI	0.05	0.02	41	0.01	0.11
	Rayons ligneux du BF	0.06	0.03	47	0.01	0.13
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)		207	24	12	136	270
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²		53	10	20	37	80
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)		755	76	10	582	885

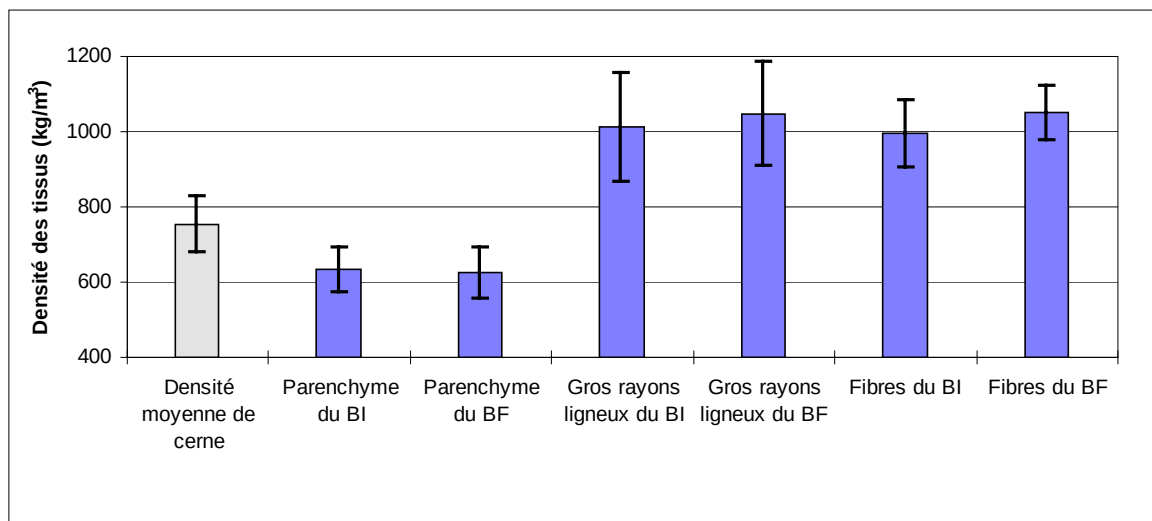


Figure 6.3.a. Variabilité de la densité moyenne de cerne et des densités des tissus pour 90 cerne larges de 1.8 mm en moyenne.

Les barres représentent +/- un écart type.

Figure 6.3a. Mean ring density and tissue density variability for 90 rings approximately 1.8-millimetre width.

Bars represent +/- one standard deviation.

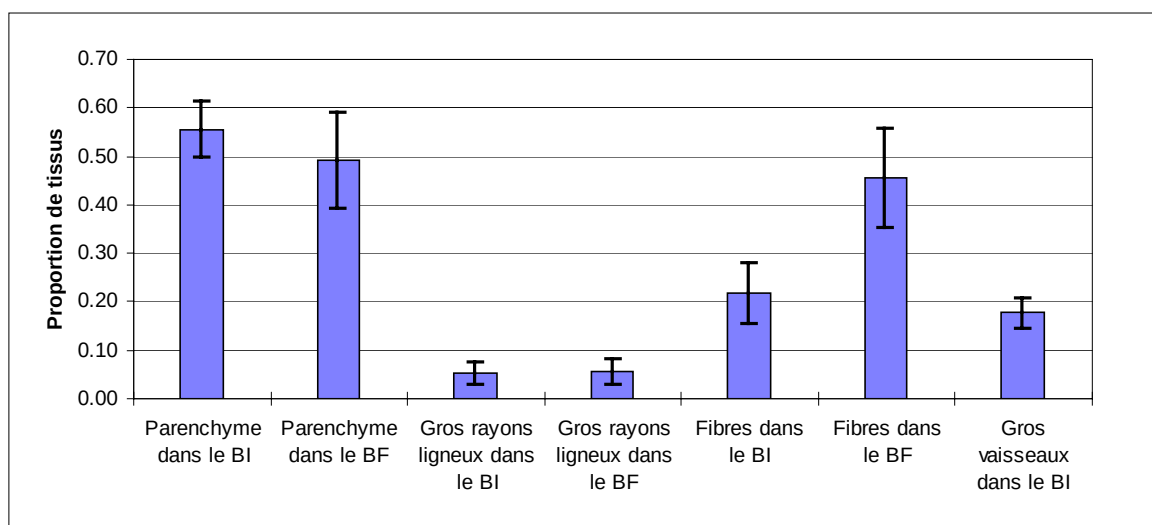


Figure 6.3.b. Variabilité des proportions de tissus pour 90 cerne larges de 1.8 mm en moyenne.

Les barres représentent +/- un écart type.

Figure 6.3b. Tissue proportions variability for 90 rings approximately 1.8-millimetre width.

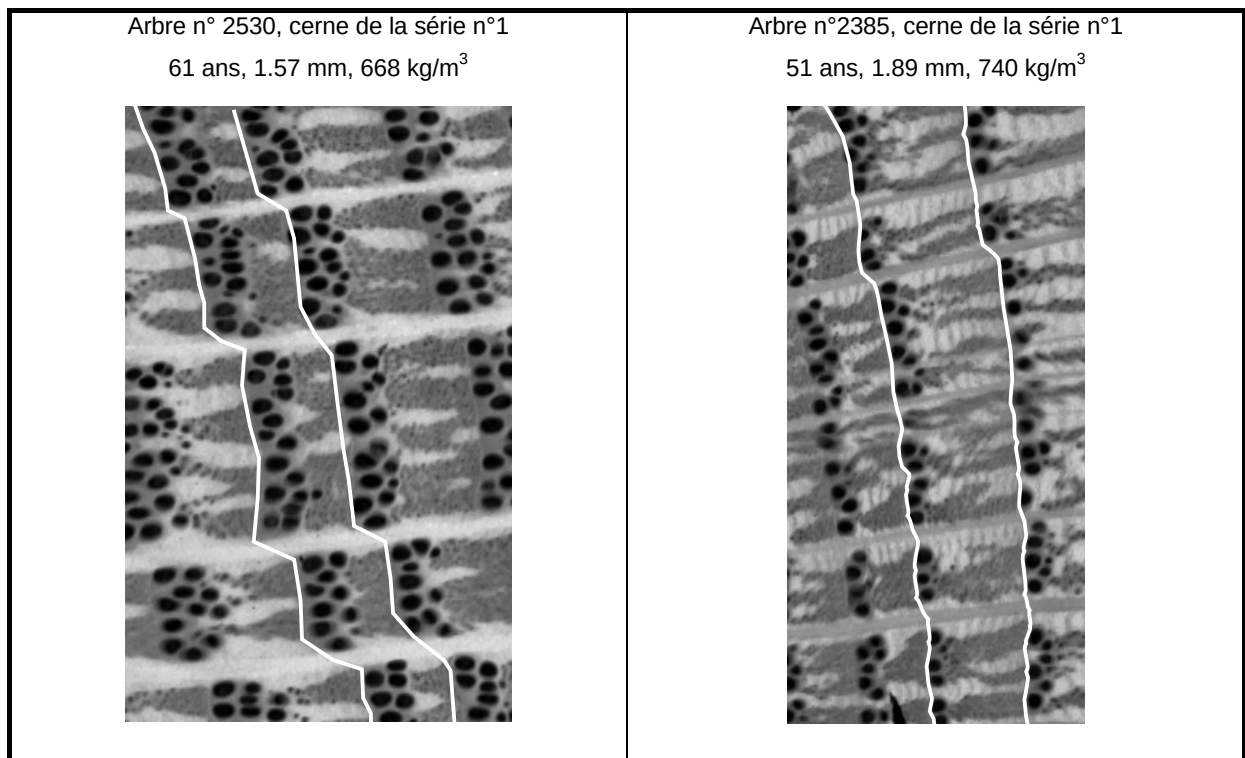
Bars represent +/- one standard deviation.

Selon le Tableau 6.2 et la Figure 6.3a, la variabilité observée, à même largeur de cerne, pour la densité des tissus constitutifs du cerne (de 744 kg/m³ à 1313 kg/m³ pour les rayons ligneux du bois final par exemple) et pour leur proportion (de 0.19 à 0.65 pour les fibres du bois final par exemple) suggère la nécessité de prendre en compte la variabilité de ces caractéristiques anatomiques dans l'explication des variations de la densité moyenne de cerne. En outre, les coefficients de variation des caractéristiques anatomiques, cités dans le Tableau 6.2, sont pour la plupart supérieurs au coefficient de variation de la densité moyenne de cerne

(10%). Ceci suggère que des arrangements anatomiques différents sont probablement à l'origine d'une même densité moyenne de cerne. Ce point sera traité ultérieurement.

La valeur moyenne des diamètres des gros vaisseaux (207 μm) indiquée au Tableau 6.2 est inférieure aux valeurs citées pour *Quercus petraea* et *Quercus robur* par Marchal (1983), Savill (1986) et Cinotti (1991) dont les travaux font état de diamètre moyen des vaisseaux du bois initial égal respectivement à 310 μm , à 306 μm et à 337 μm . De même, pour notre étude, la proportion de gros vaisseaux dans le bois initial est inférieure à celle mesurée par Sciamma (1995) sur des cernes de chênes sessiles (0.18 contre 0.31). Les supports différents (*i.e.* coupes anatomiques dans le cas des références bibliographiques et, dans le cas de notre étude, radiographies sur lesquelles l'inclinaison des gros vaisseaux dans des barrettes de 2 mm d'épaisseur n'est pas négligeable) sont très probablement à l'origine de ces écarts. Toutefois, ceux-ci ne mettent nullement en cause l'étude présentée ci-après dont l'objectif est d'identifier les changements d'anatomie à différents endroits dans l'arbre et entre arbres.

Les Figures 6.4a, b, c illustrent l'anatomie de cernes ayant des caractéristiques anatomiques contrastées en termes de texture, de proportion de fibres dans le bois final et de taille des vaisseaux du bois initial.

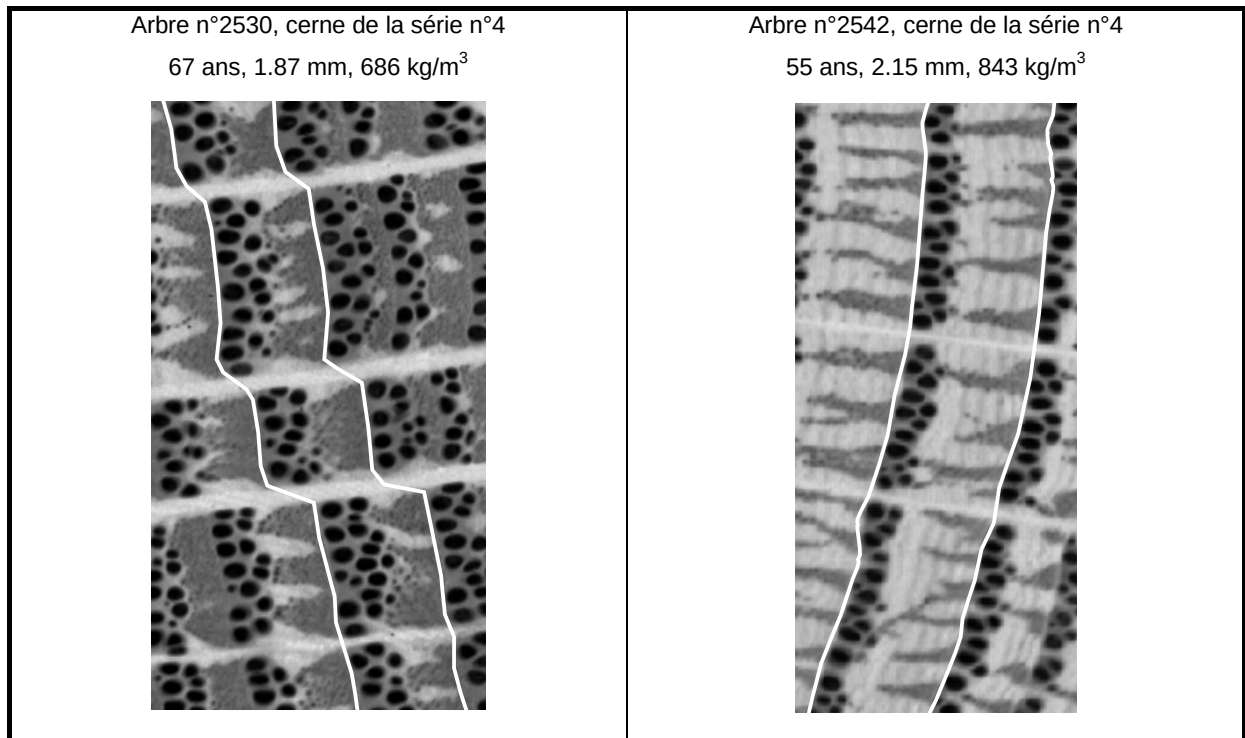


Figures 6.4a. Cernes d'âge depuis la moelle et de largeur similaires mais de texture différente.

i/ la texture des cernes des arbres n°2530 et 2385 est respectivement égale à 0.39 et 0.77 ; ii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figures 6.4a. Rings of similar age from the pith and ring width but of different texture.

i/ ring texture in trees n°2530 and n°2385 is 0.39 and 0.77 respectively; ii/ the rings are 8-time magnified.

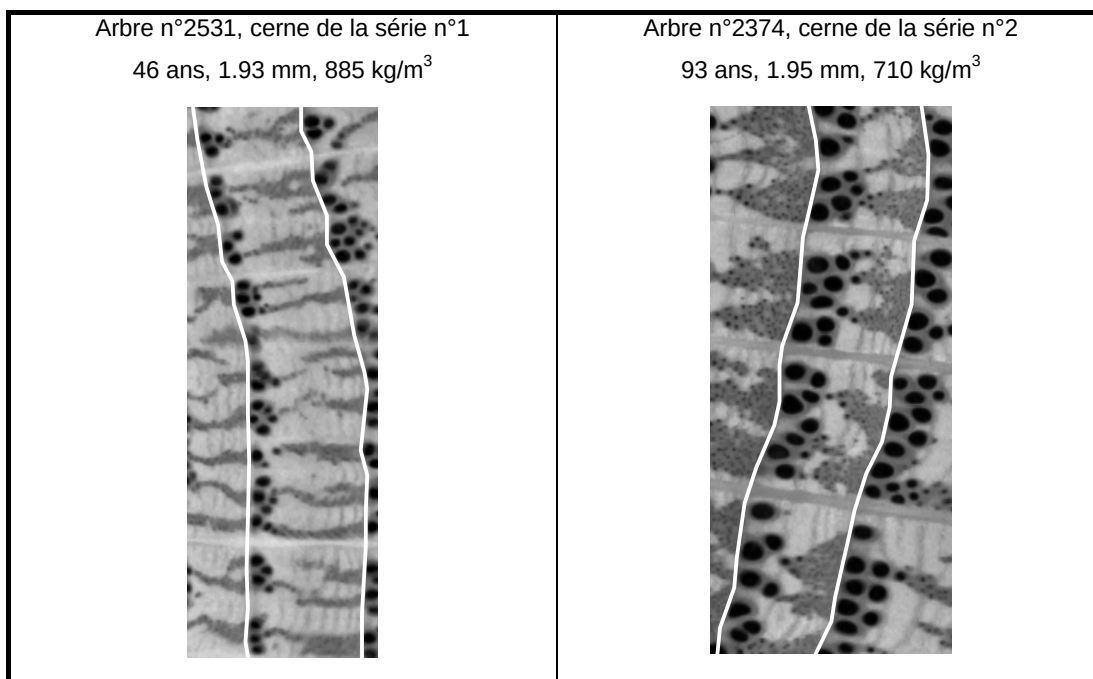


Figures 6.4b. Cernes d'âge depuis la moelle et de largeur similaires mais présentant des proportions de fibres dans le bois final différentes.

i/ la proportion de fibres dans le bois final des cernes des arbres n°2530 et n°2542 est respectivement égale à 0.24 et 0.65 ;

ii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figures 6.4b. Rings of similar age from the pith and ring width but with different proportions of latewood fibres.
i/ the proportion of latewood fibres in the rings belonging to the trees n°2530 and n°2385 is 0.24 and 0.65 respectively; ii/ the rings are 8-time magnified.



Figures 6.4c. Cernes de largeur similaire mais présentant des tailles de vaisseaux du bois initial différentes.

i/ le diamètre moyen des vaisseaux du bois initial des cernes des arbres n°2531 et 2374 est respectivement égal à 136 μ m et 270 μ m ; ii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figures 6.4c. Rings of similar width but of different earlywood vessel diameter.

i/ the mean earlywood vessel diameter in the rings belonging to the trees n°2531 and n°2374 is 136 μ m and 270 μ m respectively; ii/ the rings are 8-time magnified.

6.3.1.2 Corrélations entre caractéristiques anatomiques

Le Tableau 6.3 répertorie les corrélations entre les caractéristiques anatomiques mesurées sur les 90 cernes larges de 1.8 mm. Seules les corrélations qui ont été traitées dans le chapitre 5 sont ici commentées.

Tableau 6.3. Corrélations, r , entre les caractéristiques anatomiques de cernes de 1.8 mm de large.

i/ les cernes des séries 1, 2 et 4 sont utilisés dans ce tableau ($n = 90$) ; ii/ seules les corrélations significatives à 1% sous la diagonale sont repérées en gras.

Table 6.3. Correlations, r , between the 17 studied anatomical traits for 1.8-millimetre width rings.

i/ rings belonging to sets 1, 2 and 4 are used in the table ($n=90$); ii/ only correlations significant at 1/1000 under the diagonal are in bold type.

		Densité des tissus (kg/m ³)								Proportion des tissus								Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²
	Texture	Gros vaisseaux	Parenchyme du BI	Parenchyme du BF	Fibres du BI	Fibres du BF	Rayons ligneux du BI	Rayons ligneux du BF		Gros vaisseaux	Parenchyme du BI	Parenchyme du BF	Fibres du BI	Fibres du BF	Rayons ligneux du BI	Rayons ligneux du BF			
Texture	1.00																		
Gros vaisseaux	-0.01	1.00																	
Parenchyme du BI	-0.02	0.08	1.00																
Parenchyme du BF	0.22	0.32	0.57	1.00															
Fibres du BI	0.19	0.10	0.49	0.58	1.00														
Fibres du BF	0.14	0.07	0.53	0.65	0.86	1.00													
Rayons ligneux du BI	-0.06	0.17	0.54	0.40	0.66	0.61	1.00												
Rayons ligneux du BF	-0.12	0.20	0.49	0.36	0.61	0.59	0.95	1.00											
Gros vaisseaux	-0.18	0.14	-0.04	0.01	-0.04	0.15	0.08	0.13	1.00										
Parenchyme du BI	-0.25	0.11	-0.09	-0.23	-0.17	-0.16	0.12	0.14	-0.08	1.00									
Parenchyme du BF	-0.53	-0.01	-0.21	-0.43	-0.26	-0.30	-0.06	-0.06	0.13	0.53	1.00								
Fibres du BI	0.30	-0.09	0.16	0.23	0.20	0.07	-0.05	-0.09	-0.48	-0.78	-0.55	1.00							
Fibres du BF	0.50	0.06	0.24	0.43	0.27	0.29	0.12	0.12	-0.18	-0.45	-0.97	0.57	1.00						
Rayons ligneux du BI	0.07	-0.25	-0.17	-0.06	-0.08	0.00	-0.29	-0.30	0.21	-0.32	0.00	-0.12	-0.21	1.00					
Rayons ligneux du BF	0.08	-0.20	-0.13	-0.03	-0.09	0.00	-0.27	-0.27	0.24	-0.30	0.00	-0.13	-0.23	0.92	1.00				
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	-0.41	-0.04	-0.17	-0.27	-0.20	-0.09	-0.09	-0.03	0.60	-0.07	0.29	-0.28	-0.31	0.13	0.12	1.00			
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	0.33	0.11	0.17	0.33	0.19	0.25	0.15	0.11	0.17	-0.03	-0.25	-0.07	0.23	0.04	0.07	-0.68	1.00		

Le Tableau 6.3 met notamment en évidence des corrélations significatives à 1‰ entre la densité des tissus du bois initial et du bois final pour le parenchyme ($r = 0.57$), les fibres ($r = 0.86$) et les rayons ligneux ($r = 0.95$). Notons que les corrélations entre la densité des tissus du bois initial et du bois final calculées au chapitre 5 sur 16 cernes (égales respectivement à 0.57 pour le parenchyme, à 0.84 pour les fibres et à 0.92 pour les rayons ligneux ; se reporter au paragraphe 5.3.2.1.1.) sont du même ordre de grandeur que celles calculées ici sur la base de 90 cernes.

6.3.1.3 Analyse en Composantes Principales sur les caractéristiques anatomiques

Afin de représenter graphiquement et simultanément l'ensemble des variables anatomiques et repérer éventuellement des cernes à l'anatomie particulière, une Analyse en Composantes Principales a été réalisée. Les résultats de l'ACP sur les caractéristiques anatomiques de cernes sont présentés en Figure 6.5. L'ACP a été effectuée sur 14 caractéristiques anatomiques⁴⁸ centrées réduites et la densité moyenne de cerne a été introduite en tant que variable supplémentaire.

⁴⁸ Nous avons choisi de ne pas introduire les proportions de rayons ligneux du BI, de parenchyme du BF et la densité des rayons ligneux du BI du fait de leurs très fortes corrélations avec respectivement la proportion de rayons ligneux du BF, la proportion de fibres du BF et la densité des rayons ligneux du BF.

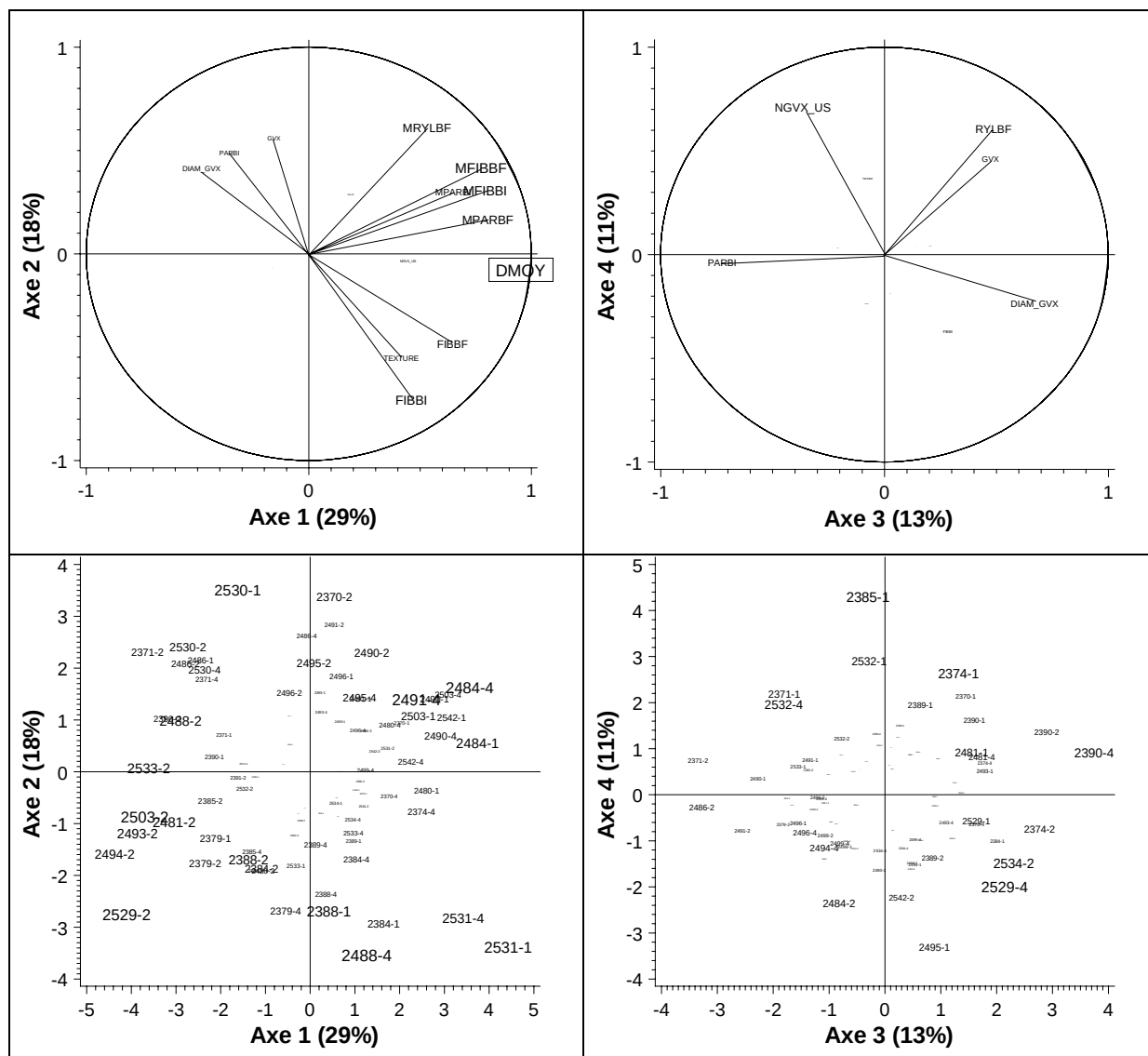


Figure 6.5. Représentation des variables anatomiques et des individus dans les plans 1-2 et 3-4 de l'ACP sur les caractéristiques de cernes de 1.8 mm de large.

i/ les cernes des séries 1, 2 et 4 sont utilisés ($n = 90$); ii/ les conventions d'écriture sont les suivantes : « M » suivi du « type de tissu » correspond aux densités des tissus, « type de tissu » seul correspond aux proportions de tissus ; iii/ la taille des caractères est fonction de la qualité de représentation dans les plans des variables et des individus (repérés par leur numéro d'arbre et leur série) ; iv/ la densité moyenne de cerne (DMOY) est introduite en tant que variable supplémentaire.

Figure 6.5. Representation of the anatomical traits and rings in 1-2 and 3-4 plans of the PCA on the anatomical traits of 1.8-mm width rings.

i/ rings belonging to sets 1, 2 and 4 are used in the table ($n=90$); ii/ "M" with "type of tissue" correspond to tissue densities, "type of tissue" corresponds to tissue proportions; iii/ the writing size indicates the representation quality of the anatomical traits and rings in the plans; iv/ mean ring density (DMOY) is introduced as a supplementary variable.

Les variables anatomiques qui contribuent le plus à la formation des quatre premiers axes⁴⁹ sont, pour l'axe 1, les densités du parenchyme et des fibres dans les bois initial et final et la proportion de fibres dans le bois final, pour l'axe 2, la proportion de fibres dans le bois initial en opposition avec la densité des rayons

⁴⁹ Ceux-ci permettent de représenter 71% de l'information contenue dans le tableau de données.

ligneux, pour l'axe 3, le diamètre moyen des gros vaisseaux en opposition avec la proportion de parenchyme du bois initial et, pour l'axe 4, le nombre de gros vaisseaux par unité de surface et la proportion de rayons ligneux. Selon la Figure 6.5, la densité moyenne de cerne est fortement corrélée au premier axe. Ce sont donc essentiellement les densités des tissus (parenchyme et fibre) et la proportion de fibres du bois final, contribuant au premier axe, qui pèsent sur la densité moyenne de cerne.

Selon les représentations graphiques des cernes dans les plans 1-2 et 3-4, il n'existe pas de cernes à l'anatomie particulière qui auraient pu fortement influencer à eux-seuls l'interprétation anatomique du modèle de densité présentée ci-après. Nous pouvons remarquer dès à présent que les cernes des séries 1 et 4 se trouvent essentiellement du côté droit de l'axe 1 alors que les cernes de la série 2 se situent plutôt du côté gauche. L'âge des cernes (50 et 51 ans pour les séries 1 et 4 ; 100 ans pour la série 2) influence donc la structure anatomique des cernes dans le sens d'une diminution de la proportion de fibres et de la densité des tissus.

6.3.2 Interprétation anatomique du modèle de densité

6.3.2.1. Interprétation des effets fixes

6.3.2.1.1. Interprétation anatomique de l'effet « âge depuis la moelle »

Le Tableau 6.4 présente la comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne pour 26 couples de cernes de même largeur moyenne (1.7 mm) et âgés en moyenne respectivement de 52 ans et de 98 ans depuis la moelle. Les quatre couples de cernes pour lesquels le cerne de 100 ans depuis la moelle se trouve dans l'aubier seront étudiés dans le paragraphe 6.3.2.1.2.

Tableau 6.4. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne pour des couples de cernes de même largeur moyenne (1.75 mm et 1.73 mm) et âgés en moyenne respectivement de 52 ans et de 98 ans depuis la moelle.

Tests T effectués sur la différence entre les séries de cernes de 52 ans et de 98 ans pour 26 couples de cernes dans le duramen.

Table 6.4. Paired T-tests for anatomical characteristics and mean ring density for couples of 1.7-millimetre width rings which are respectively 52 and 98 years old (age from the pith).

Paired T-tests are done on 26 couples of heartwood rings.

Caractéristiques anatomiques		Moyenne à 52 ans et 1.75 mm	Moyenne à 98 ans et 1.73 mm	T	Probabilité
Texture		0.62	0.55	5.22***	0.0001
Densité des tissus (kg/m ³)	Gros vaisseaux	83	106	-1.51 ^{NS}	0.1432
	Parenchyme du BI	649	611	3.22**	0.0036
	Parenchyme du BF	634	592	4.68***	0.0001
	Fibres du BI	1004	996	0.71 ^{NS}	0.4822
	Fibres du BF	1069	1032	3.55**	0.0016
	Rayons ligneux du BI	1021	1004	0.98 ^{NS}	0.3343
	Rayons ligneux du BF	1057	1038	1.22 ^{NS}	0.2321
Proportion de tissus	Gros vaisseaux	0.18	0.18	0.92 ^{NS}	0.3644
	Parenchyme du BI	0.55	0.58	-3.19**	0.0038
	Parenchyme du BF	0.46	0.57	-6.52***	0.0001
	Fibres du BI	0.22	0.20	1.28 ^{NS}	0.2118
	Fibres du BF	0.48	0.39	6.06***	0.0001
	Rayons ligneux du BI	0.06	0.04	3.35**	0.0025
	Rayons ligneux du BF	0.06	0.05	3.15**	0.0042
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)		197	216	-3.77**	0.0009
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²		61	48	5.53***	0.0001
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)		780	708	8.17***	0.0001

Selon le Tableau 6.4, les changements anatomiques significatifs à l'origine de la diminution de la densité moyenne de cerne (de 780 kg/m³ à 50 ans à 708 kg/m³ à 100 ans) lorsque l'âge depuis la moelle augmente sont les suivants :

- diminution de la texture (0.62 contre 0.55),
- diminution de la proportion des éléments de forte densité (*i.e.* fibres et rayons ligneux) compensée par l'augmentation de la proportion de parenchyme (par exemple, la proportion de fibres dans le bois final diminue de 0.48 à 0.39),
- légère diminution de la densité des fibres du bois final (1069 kg/m³ contre 1032 kg/m³) et de la densité des parenchymes du bois initial et du bois final (649 kg/m³ contre 611 kg/m³ pour le bois initial et 634 kg/m³ contre 592 kg/m³ pour le bois final).

En parallèle à ces changements anatomiques qui induisent tous une diminution de la densité moyenne de cerne, les gros vaisseaux ont une morphologie différente en fonction de l'âge depuis la moelle. Les gros vaisseaux du bois initial sont en effet moins nombreux à 100 ans qu'à 50 ans (48 vaisseaux dans dix

millimètres carrés à 100 ans contre 61 à 50 ans) mais plus gros (diamètre de 216 μm à 100 ans contre 197 μm à 50 ans). Les changements anatomiques concernant le nombre et la taille des vaisseaux du bois initial agissent dans des sens opposés et n'impliquent pas au final de modification dans la porosité du bois initial (*i.e.* proportion de gros vaisseaux) qui reste inchangée (0.18 à 100 ans comme à 50 ans).

La Figure 6.6 illustre l'effet de l'âge depuis la moelle sur l'anatomie avec deux cernes d'âge depuis la moelle différent et appartenant au même arbre.

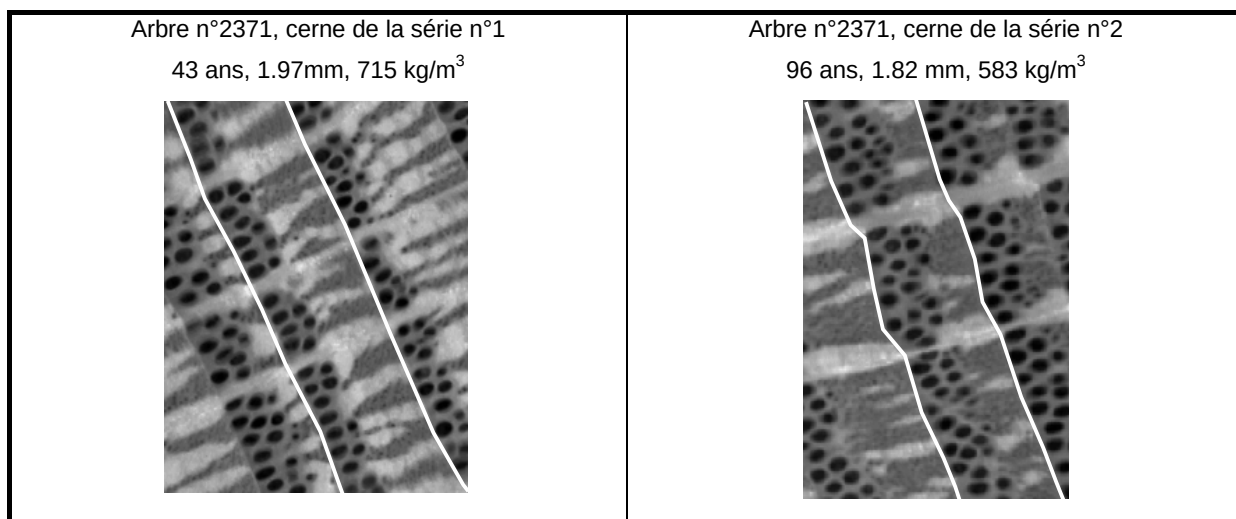


Figure 6.6. Cernes du même arbre et de largeur similaire illustrant l'effet de l'âge depuis la moelle sur l'anatomie.

i/ les deux cernes appartiennent au même arbre (n°2371), ont une largeur de cerne similaire (1.97mm et 1.82 mm) mais sont âgés respectivement de 43 ans et de 96 ans depuis la moelle; ii/ quelques-unes des caractéristiques anatomiques influencées par l'âge depuis la moelle sont ici la texture, la proportion de fibres dans le bois final et la densité des fibres du bois final égales respectivement à 0.63, 0.40, 985 kg/m³ à 43 ans et à 0.38, 0.30, 925 kg/m³ à 96 ans ; iii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figure 6.6. Two rings of similar width belonging to the same tree illustrating the effect of age from the pith on wood anatomy.

i/ the two rings belong to the same tree (n°2371), have similar width (1.97 mm and 1.82 mm) but are respectively 43 and 96 years old; ii/ texture, latewood fibres proportion and latewood fibres density are respectively equal to 0.63, 0.40, 985 kg/m³ at 43 years old and equal to 0.38, 0.30, 925 kg/m³ at 96 years old; iii/ rings are 8-time magnified.

Nous rappelons ci-après les changements anatomiques consécutifs au vieillissement du cambium mis en évidence par notre étude en les comparant aux modifications anatomiques identifiées par la bibliographie :

- diminution de la texture : une diminution de la texture pour des cernes de même largeur mais d'âge depuis la moelle différent a également été mise en évidence par Bergès (1998) pour *Quercus petraea*;

- diminution de la proportion des éléments de forte densité : une diminution de la proportion de fibres dans le bois final consécutive au vieillissement du cambium a également été trouvée par Sciamia (1995) pour *Quercus petraea* et par Rao et al. (1997) pour *Quercus robur*. D'autres auteurs (Courtois et al., 1964 pour *Quercus petraea* et *Quercus robur*; Lei et al., 1996 pour *Quercus garryana*) ont également mis en évidence une diminution de la proportion de fibres dans le cerne lorsque l'âge depuis la moelle augmente mais sans

préciser s'il s'agissait d'une diminution de la texture et / ou d'une diminution propre de la proportion de fibres dans le bois final ;

- diminution de la densité des fibres du bois final et de la densité des parenchymes du bois initial et du bois final : d'après les travaux de Peng et al. (1991) ainsi que de Klumpers et al. (1994) attestant d'une concentration constante en ellagitannins (somme des ellagitannins solubles et condensés) dans le duramen du Chêne sessile, la diminution des densités des fibres et du parenchyme, mise en évidence au Tableau 6.4, ne peut donc pas s'expliquer par des concentrations en tanins différentes selon la position radiale dans le duramen. Des différences anatomiques (parois des cellules moins épaisses et / ou lumens plus grands) sont donc très probablement à l'origine de la diminution des densités des tissus. L'hypothèse de différences anatomiques consécutives au vieillissement du cambium est fortement accréditée par les travaux de Rao et al. (1997) qui ont mis en évidence une diminution d'épaisseur de parois pour les fibres du bois final de *Quercus robur* entre 40 ans et 70 ans depuis la moelle. En revanche, ces auteurs ne trouvent pas de changement dans la taille des fibres du bois final entre 40 ans et 70 ans. En outre, l'augmentation avec l'âge depuis la moelle de la proportion de petits vaisseaux, mise en évidence par Rao et al. (1997) pour le Chêne pédonculé, contribue probablement à expliquer la diminution avec l'âge de la densité du parenchyme du bois final (Tableau 6.4) qui, dans notre étude, assimile le parenchyme longitudinal et les petits vaisseaux du bois final ;
- modification dans la morphologie des vaisseaux du bois initial : un effet de l'âge depuis la moelle sur la taille des vaisseaux du bois initial, observé au Tableau 6.4, a également été mis en évidence par Courtois et al. (1964) entre des cernes de 100 ans et de 300 ans depuis la moelle de chênes sessiles. En observant des chênes sessiles et pédonculés âgés de 200 ans, Huber (1993) a également relevé une augmentation significative et continue avec l'âge depuis la moelle de la surface des vaisseaux du bois initial. D'autres études (Knigge et Koltzenburg, 1965 ; Lei et al., 1996) attestent d'une augmentation de la taille des gros vaisseaux du bois initial mais en comparant des cernes formés près de la moelle à des cernes plus âgés. Les résultats de ces études ne peuvent donc pas être confrontés rigoureusement aux nôtres dont l'échelle d'investigation se situe entre 50 ans et 100 ans depuis la moelle.

6.3.2.1.2. Interprétation anatomique de la duraminisation

Rappelons au lecteur que le modèle de densité du bois a été établi sur des cernes de duramen uniquement ; ceci par suite de la mise en évidence au paragraphe 2.4.2.2.1 d'un important effet de l'aubier sur la densité du bois, une fois les effets de l'âge depuis la moelle et de la largeur de cerne pris en compte. Cette différence de densité entre l'aubier et le duramen s'explique très probablement par la concentration en phénols solubles qui est de 2.5 à 5 fois plus importante dans le duramen que dans l'aubier (Peng et al., 1991 ; Klumpers, 1994). Cette très faible concentration en extraits dans l'aubier doit logiquement se répercuter sur la densité des tissus des cernes d'aubier. Notre échantillonnage comportant quatre cernes d'aubier (se reporter au paragraphe 6.2.2.), nous avons la possibilité de comparer la densité des tissus mesurée sur des cernes de 50 ans dans le duramen et la densité des tissus mesurée sur des cernes de 100 ans dans l'aubier. Le Tableau 6.5 présente la comparaison de moyennes en séries appariées sur la densité des tissus et la densité moyenne de cerne pour 4 couples de cernes âgés de 50 ans et de 100 ans, les cernes âgés de 100 ans depuis la moelle se situant, pour les 4 arbres concernés, dans l'aubier.

Tableau 6.5. Comparaison de moyennes en séries appariées sur la densité des tissus et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même largeur moyenne (1.8 mm) et âgés en moyenne respectivement de 53 ans et de 94 ans, les cernes de 94 ans étant situés dans l'aubier.

Tests t effectués sur 4 couples de cernes.

Table 6.5. Paired T-tests on tissues density and mean ring density for couples of 1.8-millimetre width rings which are respectively 53 and 94 years old (94-year-old rings are located in sapwood).

Paired T-tests are done on 4 couples of rings.

Caractéristiques anatomiques		Moyenne à 53 ans et 1.80 mm	Moyenne à 94 ans et 1.78 mm	T	Probabilité
Gros vaisseaux		97	23	2.25 ^{NS}	0.1102
Parenchyme du BI		665	555	5.55*	0.0115
Parenchyme du BF		622	521	4.73*	0.0179
Densité des tissus (kg/m ³)	Fibres du BI	1017	802	5.53*	0.0117
	Fibres du BF	1065	899	7.11**	0.0057
	Rayons ligneux du BI	1143	776	7.66**	0.0046
	Rayons ligneux du BF	1173	821	6.87**	0.0063
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)		787	609	7.15**	0.0056

Même si seulement quatre couples de cernes sont utilisés dans la comparaison de moyennes présentée au Tableau 6.5, ce qui est bien sûr très faible, les différences de densité des tissus entre des cernes de duramen et des cernes d'aubier sont tellement importantes qu'elles apparaissent significatives. Tous les tissus constitutifs du cerne présentent une densité moindre dans l'aubier par rapport au duramen. Des différences de densité apparaissent en particulier pour le parenchyme du bois final (521 kg/m³ pour des cernes non duraminisés âgés de 100 ans depuis la moelle et 622 kg/m³ pour des cernes duraminisés âgés de 50 ans soit une augmentation de 16%), pour les fibres du bois final (899 kg/m³ pour des cernes non duraminisés âgés de 100 ans depuis la moelle et 1065 kg/m³ pour des cernes duraminisés âgés de 50 ans, soit une augmentation de 16%) et surtout pour les rayons ligneux du bois final (821 kg/m³ dans l'aubier contre 1173 kg/m³ dans le duramen soit une augmentation de densité de 30%).

Deux causes sont à l'origine des différences de densité entre les tissus duraminisés de cernes âgés de 50 ans et les tissus non duraminisés de cernes âgés de 100 ans (Tableau 6.5) : i/ des modifications anatomiques, mises en évidence dans le duramen au Tableau 6.4, et qui sont consécutives au vieillissement du cambium et ii/ des modifications chimiques (*i.e.* synthèse d'extractibles) dues à la duraminisation des tissus. Les modifications anatomiques mises en évidence dans le duramen entraînent des différences de densité de l'ordre de 7% pour le parenchyme du bois final (634 kg/m³ à 50 ans contre 592 kg/m³ à 100 ans), de l'ordre de 4% pour les fibres du bois final (1069 kg/m³ à 50 ans contre 1032 kg/m³ à 100 ans) et de l'ordre de 2% pour les rayons ligneux du bois final (1057 kg/m³ à 50 ans contre 1038 kg/m³ à 100 ans). On peut donc attribuer aux modifications chimiques seules des différences de densité de l'ordre de 9% pour le parenchyme du bois final (16% - 7%), de l'ordre de 12% pour les fibres du bois final (16% - 4%) et de l'ordre de 28% pour les rayons ligneux du bois final (30% - 2%). Ces résultats nous permettent de suggérer que les extractibles se synthétisent préférentiellement dans les rayons ligneux.

Afin d'illustrer l'importance de la duraminisation sur la densité des tissus, les rapports entre les densités des tissus à 100 ans et à 50 ans sont représentés en fonction de l'âge depuis le cambium pour les fibres du bois final en Figure 6.7 et pour les rayons ligneux du bois final en Figure 6.8.

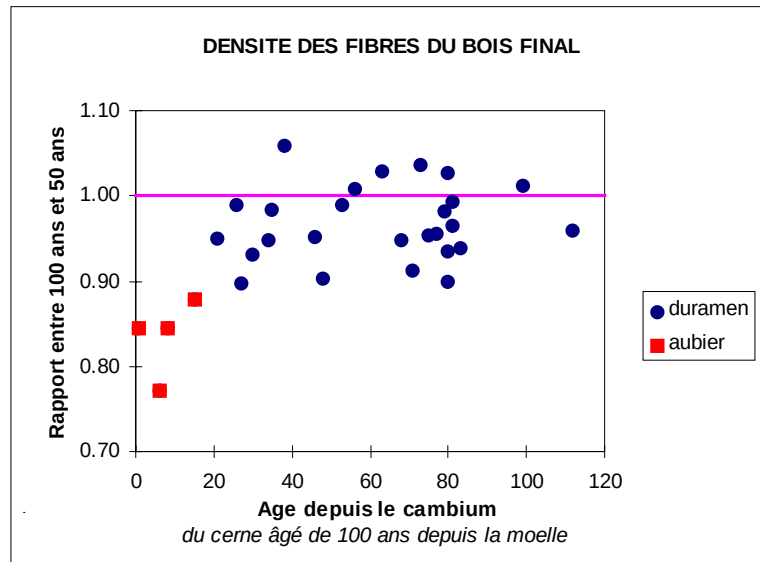


Figure 6.7. Rapport entre les densités des fibres du bois final à 100 ans et à 50 ans depuis la moelle *versus* âge depuis le cambium des cernes âgés de 100 ans depuis la moelle.

Lorsque le cerne de 100 ans se trouve dans l'aubier (resp. dans le duramen), le rapport de densité est symbolisé par un carré (resp. par un point).

Figure 6.7. Ratio between the latewood fibres density of 100-year-old rings and the latewood fibres density of 50-years-old rings *versus* age from the cambium of 100-year-old rings.

The ratio is represented by a square (respectively a dot) when the 100-year-old ring is in the sapwood (respectively in the heartwood).

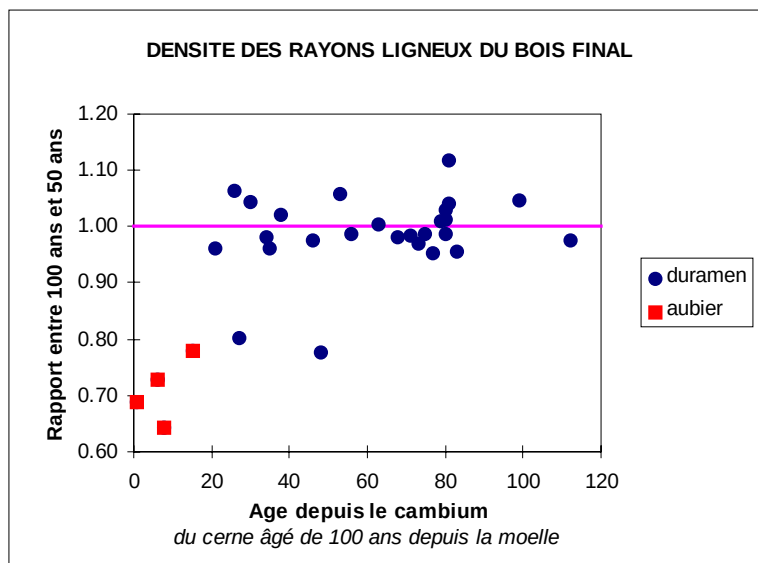


Figure 6.8. Rapport entre les densités des rayons ligneux du bois final à 100 ans et à 50 ans depuis la moelle versus âge depuis le cambium des cernes âgés de 100 ans depuis la moelle.

Lorsque le cerne de 100 ans se trouve dans l'aubier (resp. dans le duramen), le rapport de densité est symbolisé par un carré (resp. par un point).

Figure 6.8. Ratio between the latewood rays density of 100-year-old rings and the latewood rays density of 50-year-old rings versus age from the cambium of 100-year-old rings.

The ratio is represented by a square (respectively a dot) when the 100-year-old ring is in the sapwood (respectively in the heartwood).

Les cernes âgés de 100 ans dans l'aubier se distinguent nettement sur les Figures 6.7 et 6.8 par un rapport de densité des tissus entre 50 et 100 ans inférieur à 1.

Nous sommes consciente que les conclusions tracées ci-dessus à la suite de l'observation de quatre couples de cernes ne peuvent pas être rigoureusement extrapolées à l'ensemble des arbres et ne doivent donc pas être considérées comme des lois générales. Cette étude sur un effectif très réduit apporte plutôt des pistes de recherche. Elle justifie une étude plus détaillée de l'influence de la duraminisation sur la densité des tissus.

6.3.2.1.3. Interprétation anatomique de l'effet « largeur de cerne »

Les Tableaux 6.6 et 6.7 présentent la comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne de cerne respectivement pour 13 couples de cernes âgés de 50 ans et larges de 0.98 mm et 1.74 mm et pour 17 couples de cernes âgés de 50 ans et larges de 1.76 mm et de 2.53 mm.

Tableau 6.6. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même âge moyen (50 ans) et larges en moyenne respectivement de 0.98 mm et de 1.74 mm.

Tests t effectués sur 13 couples de cernes.

Table 6.6. Paired T-tests on anatomical characteristics and mean ring density for couples of 50-year-old rings which are respectively 0.98-millimetre width and 1.74-millimetre width.

Paired T-tests are done on 13 couples of rings.

Caractéristiques anatomiques		Moyenne à 0.98 mm	Moyenne à 1.74 mm	T	Probabilité
Texture		0.45	0.63	5.49***	0.0001
Densité des tissus (kg/m ³)	Gros vaisseaux	122	84	-3.38**	0.0055
	Parenchyme du BI	647	649	0.18 ^{NS}	0.8631
	Parenchyme du BF	629	636	0.71 ^{NS}	0.4926
	Fibres du BI	1013	1026	0.65 ^{NS}	0.5279
	Fibres du BF	1069	1072	0.21 ^{NS}	0.8360
	Rayons ligneux du BI	1054	1057	0.27 ^{NS}	0.7914
	Rayons ligneux du BF	1091	1093	0.14 ^{NS}	0.8884
Proportion de tissus	Gros vaisseaux	0.18	0.19	1.48 ^{NS}	0.1635
	Parenchyme du BI	0.57	0.52	-4.13**	0.0014
	Parenchyme du BF	0.48	0.44	-1.76 ^{NS}	0.1032
	Fibres du BI	0.21	0.24	1.77 ^{NS}	0.1013
	Fibres du BF	0.48	0.50	0.92 ^{NS}	0.3746
	Rayons ligneux du BI	0.04	0.06	4.13**	0.0014
	Rayons ligneux du BF	0.04	0.07	4.77***	0.0005
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)		192	197	1.53 ^{NS}	0.1513
Nombre de gros vaisseaux dans 10mm ²		61	63	0.46 ^{NS}	0.6559
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)		731	800	4.49***	0.0007

Selon le Tableau 6.6, lorsque la densité du bois augmente (de 731 kg/m³ à 800 kg/m³) avec la largeur de cerne (de 0.98 mm à 1.74 mm), les changements anatomiques qui ont lieu en parallèle sont les suivants :

- forte augmentation de la texture (de 0.45 à 0.63),
- augmentation de la proportion de rayons ligneux ,
- légère diminution de la proportion de parenchyme dans le bois initial.

Les éléments anatomiques qui, au contraire, ne sont pas influencés par l'augmentation de largeur de cerne (de 0.98 mm à 1.74 mm) sont : i/ la densité des tissus, ii/ les caractéristiques des gros vaisseaux (*i.e.* proportion dans le bois initial, diamètre moyen et nombre à l'unité de surface) et iii/ la proportion de fibres dans les bois initial et final.

La Figure 6.9 illustre l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie pour deux couples de cernes.

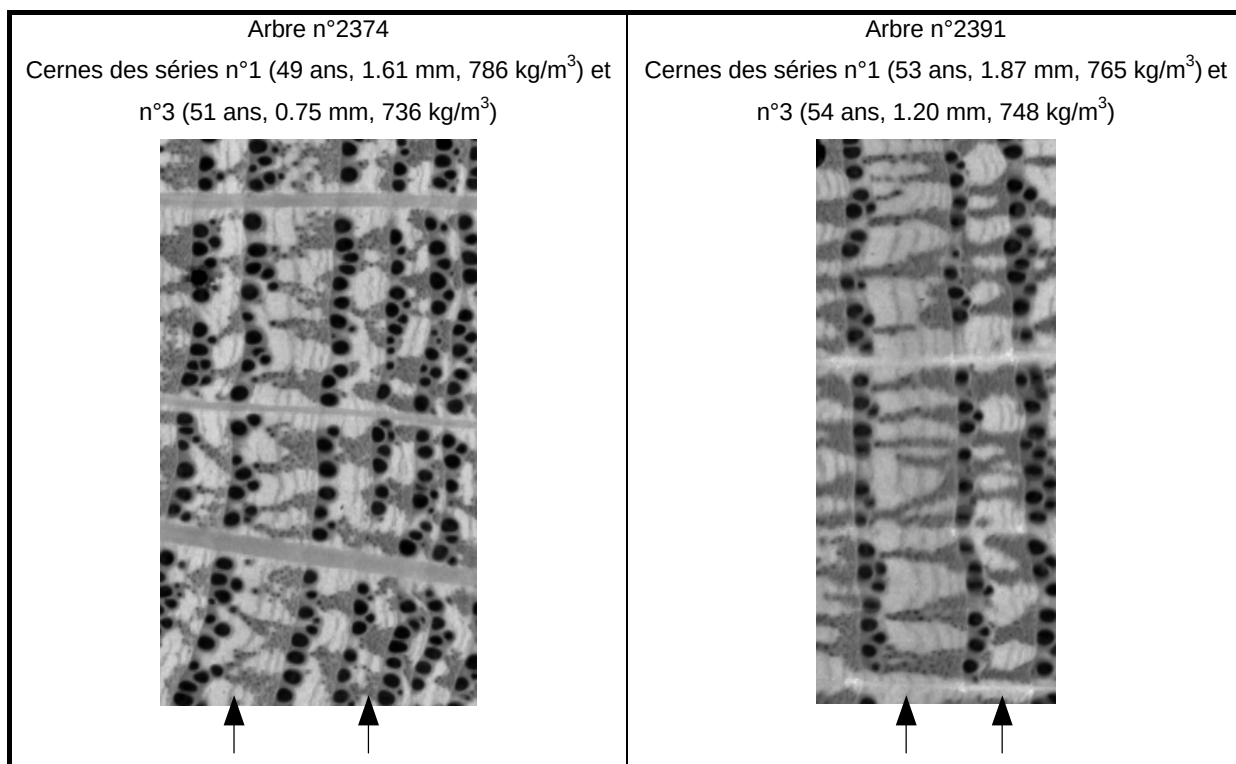


Figure 6.9. Cernes illustrant l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie à âge depuis la moelle fixé (et à arbre fixé).

i/ les cernes 2374-1, 2374-3, 2391-1 et 2391-3, repérés par une flèche, sont respectivement âgés de 49, 51, 53 et 54 ans depuis la moelle et ont une largeur respectivement égale à 1.61, 0.75, 1.87 et 1.20 mm ; ii/ pour ces deux couples de cernes, la texture augmente avec la largeur de cerne (0.48 et 0.64 pour les cernes 2374-3 et 2374-1, 0.61 et 0.74 pour les cernes 2391-3 et 2391-1) mais la proportion de fibres dans le bois final reste relativement constante (0.44 et 0.45 pour les cernes 2374-3 et 2374-1, 0.51 et 0.57 pour les cernes 2391-3 et 2391-1) ; iii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8.

Figure 6.9. Two couples of rings which are the same age from the pith and belong to the same tree and which illustrate the effect of ring width on wood anatomy.

i/ the rings 2374-1, 2374-3, 2391-1 and 2391-3, underlined with an arrow, are respectively 49, 51, 53 and 54 years old (from the pith) and their width is equal to respectively 1.61, 0.75, 1.87 and 1.20 mm; ii/ texture increases with ring width for these two pairs of rings (0.48 and 0.64 respectively for rings 2374-3 and 2374-1, 0.61 and 0.74 respectively for rings 2391-3 and 2391-1) but latewood fibre proportion remains relatively constant (0.44 and 0.45 respectively for rings 2374-3 and 2374-1, 0.51 and 0.57 respectively for rings 2391-3 and 2391-1); iii/ the rings are 8-time magnified.

Tableau 6.7. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes de même âge moyen (50 ans) et larges en moyenne respectivement de 1.76 mm et de 2.53 mm.

Tests t effectués sur 17 couples de cernes.

Table 6.7. Paired T-tests on anatomical characteristics and mean ring density for couples of 50-year-old rings which are respectively 1.76-millimetre width and 2.53-millimetre width.

Paired T-tests are done on 17 couples of rings.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne à 1.76 mm	Moyenne à 2.53 mm	T	Probabilité
Texture	0.60	0.65	-3.92**	0.0012
Gros vaisseaux	87	111	-2.79*	0.0130
Parenchyme du BI	652	662	-0.78 ^{NS}	0.4448
Parenchyme du BF	630	639	-1.02 ^{NS}	0.3215
Densité des tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	991	994	-0.21 ^{NS}	0.8360
Fibres du BF	1066	1037	2.81*	0.0125
Rayons ligneux du BI	1022	1008	1.20 ^{NS}	0.2492
Rayons ligneux du BF	1057	1037	1.90 ^{NS}	0.0756
Gros vaisseaux	0.18	0.17	2.62*	0.0185
Parenchyme du BI	0.57	0.54	2.20*	0.0429
Parenchyme du BF	0.48	0.45	2.50*	0.0235
Proportion de tissus				
Fibres du BI	0.20	0.26	-4.30***	0.0005
Fibres du BF	0.46	0.51	-4.45***	0.0004
Rayons ligneux du BI	0.06	0.04	4.74***	0.0002
Rayons ligneux du BF	0.06	0.04	4.91***	0.0002
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	203	210	-1.80 ^{NS}	0.0903
Nombre de gros vaisseaux dans 10mm ²	56	48	4.24***	0.0006
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	765	785	-2.10 ^{NS}	0.0520

Le Tableau 6.7 ne met pas en évidence de changement significatif de la densité moyenne de cerne (765 kg/m³ contre 785 kg/m³) lorsque la largeur des cernes augmente en moyenne de 1.76 à 2.53 mm. Ceci traduit bien l'effet curvilinéaire de la largeur de cerne sur la densité avec une augmentation sensible de la densité du bois pour des cernes fins (Tableau 6.6) et une augmentation plus modérée voir non significative de la densité pour des cernes larges (Tableau 6.7). Bien que la densité globale du cerne n'augmente pas de manière significative, plusieurs changements anatomiques ont lieu :

- la texture continue d'augmenter mais plus modérément (0.60 contre 0.65),
- les proportions de fibres dans le bois initial et dans le bois final augmentent légèrement alors que les proportions de parenchyme et de rayons ligneux (et de gros vaisseaux pour le bois initial) diminuent,
- la densité des fibres du bois final diminue légèrement (1066 kg/m³ contre 1037 kg/m³),
- le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface diminue (de 56 à 48 pour 10 mm²).

Hormis les fibres du bois final dont la densité diminue légèrement (de 1066 kg/m³ à 1037 kg/m³), la densité des autres tissus reste stable lorsque la largeur de cerne augmente de 1.76 mm à 2.53 mm.

La Figure 6.10 illustre l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie pour un couple de cernes.

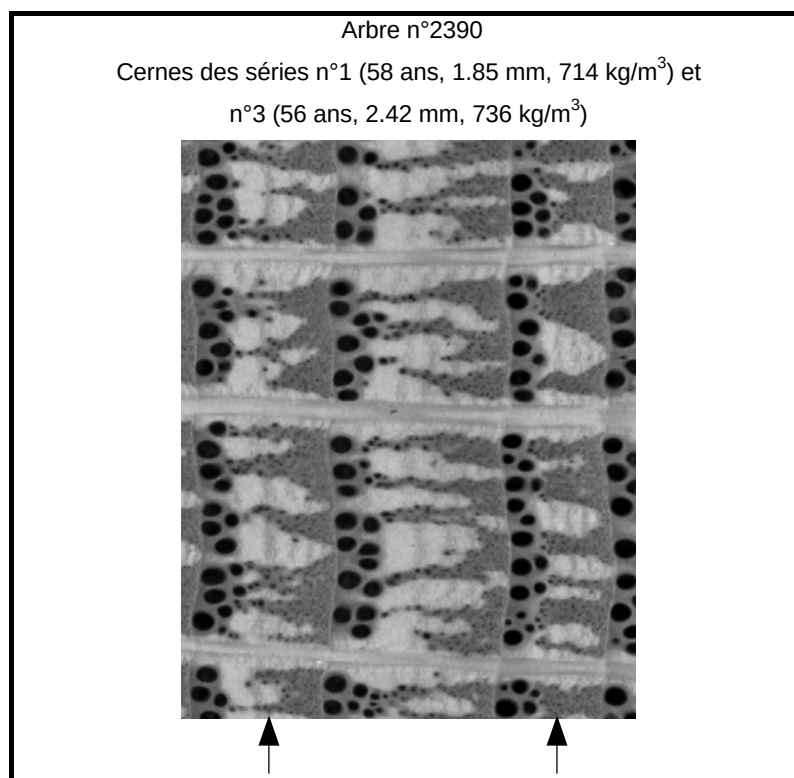


Figure 6.10. Cernes illustrant l'effet de la largeur de cerne sur l'anatomie à âge depuis la moelle fixé (et à arbre fixé).

i/ les cernes 2390-1 et 2390-3, repérés par une flèche, sont respectivement âgés de 58 et 56 ans depuis la moelle et ont une largeur respectivement égale à 1.85 et 2.42 mm ; ii/ pour ce couple de cernes, la texture (0.62 et 0.67) ainsi que la proportion de fibres dans le bois final (0.33 et 0.42) augmentent avec la largeur de cerne ; iii/ les cernes sont représentés à un grossissement de 8 (un cerne de 1 mm est représenté ici par 8 mm).

Figure 6.10. A couple of rings which are the same age from the pith and belong to the same tree and which illustrate the effect of ring width on wood anatomy.

i/ the rings 2390-1 and 2390-3, underlined with an arrow, are respectively 58 and 56 years old (from the pith) and their width is equal to respectively 1.85 and 2.42 mm; ii/ texture (0.62 and 0.67) as well as latewood fibre proportion (0.33 and 0.42) increase with ring width for this pair of rings; iii/ the rings are 8-time magnified.

Si nous rassemblons maintenant les résultats présentés dans les Tableaux 6.6 et 6.7, nous constatons que l'augmentation de la densité avec la largeur de cerne se traduit par des modifications anatomiques qui sont très contingentes de la plage de largeur de cerne considérée. En effet, de 1.0 mm à 1.8 mm (Tableau 6.6), nous notons principalement une forte augmentation de la texture qui induit une augmentation sensible de la densité du bois (731 kg/m³ à 800 kg/m³). En revanche, pour des cernes dont la largeur augmente de 1.8 mm à 2.5 mm (Tableau 6.7), les modifications anatomiques observées ne sont pas les mêmes que pour la gamme de largeur de cerne précédente. Alors que la densité globale du cerne reste stable de 1.8 à 2.5 mm, plusieurs modifications anatomiques ont lieu qui agissent sur la densité du cerne dans des sens opposés (*i.e.* légère augmentation de la texture et de la proportion de fibres, légère diminution de la densité des fibres).

Les moyennes de quelques caractéristiques anatomiques présentées aux Tableaux 6.6 et 6.7 sont illustrées en Figure 6.11.

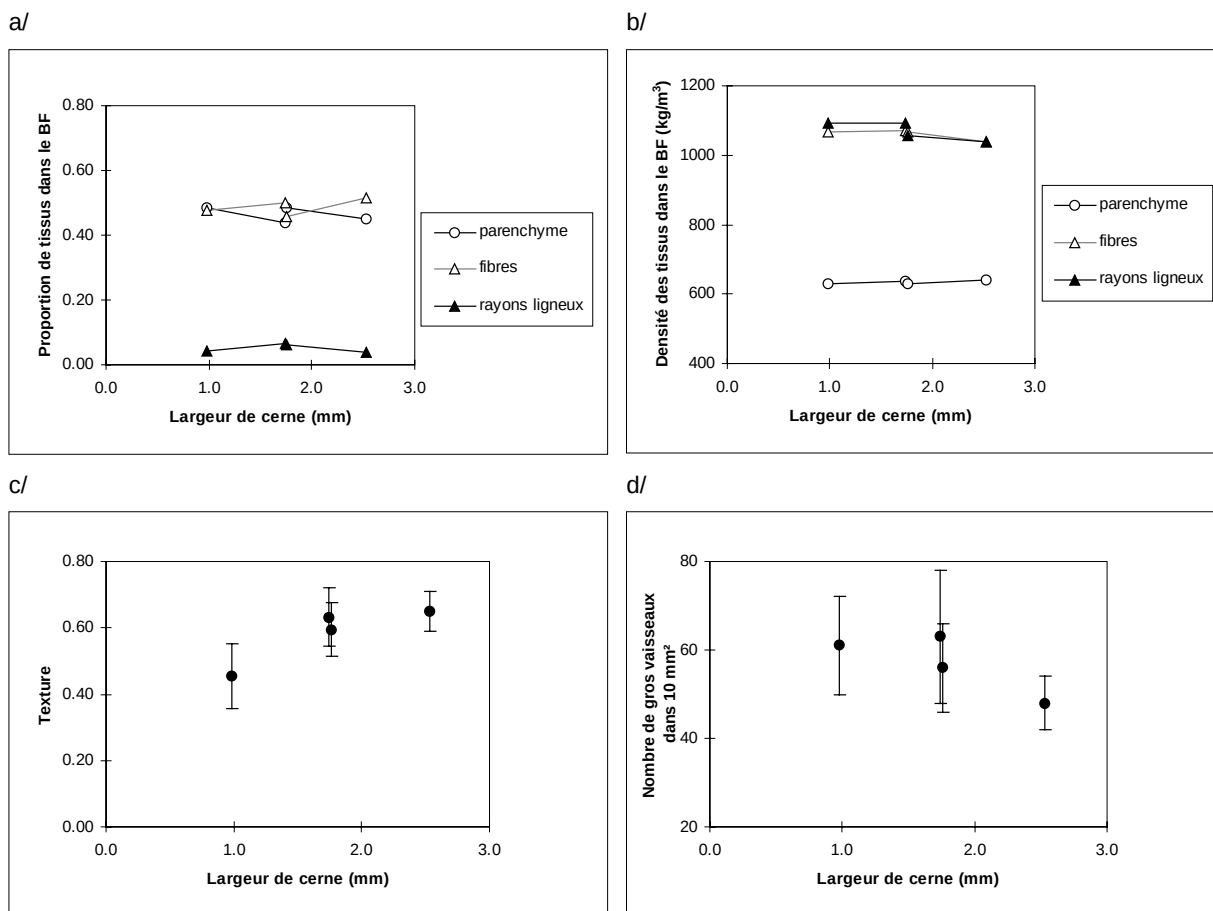


Figure 6.11. Evolution de quelques caractéristiques anatomiques (a/ proportion de tissus dans le bois final, b/ densité des tissus dans le bois final, c/ texture et d/ nombre de gros vaisseaux dans 10 mm²) en fonction de la largeur de cerne.

i/ les séries 1 et 3 sont utilisées pour ces graphiques : de 0.98 mm à 1.74 mm, 13 couples de cernes sont utilisés ; de 1.76 mm à 2.53 mm, 17 couples de cernes sont utilisés ; ii/ les barres des graphiques 6.11c et d représentent +/- un écart type.

Figure 6.11. Effect of ring width on some anatomical traits (a/ latewood tissues proportions, b/ latewood tissues densities, c/ texture and d/ number per 10 mm² of earlywood vessels).

i/ the sets 1 and 3 are used in this figure: from 0.98 to 1.74 mm, 13 pairs of rings are used; from 1.76 to 2.53 mm, 17 pairs of rings are used; ii/ bars in the figures 6.11c and d represent +/- one standard deviation.

Concernant les modifications anatomiques induites par une accélération de la croissance, la texture et le nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface apparaissent en Figure 6.11 plus affectées que les proportions de tissus, qui évoluent pourtant de manière significative (se reporter aux Tableaux 6.6 et 6.7), et que les densités des tissus.

L'augmentation de la texture consécutive à une augmentation de la largeur de cerne est un résultat bien connu depuis les travaux de Courtois et al. (1964). Comme Huber (1993), nous ne trouvons pas d'évolution significative avec la largeur de cerne de la taille des vaisseaux du bois initial. Nous montrons aussi que l'augmentation de la croissance n'induit pas un changement de la densité des tissus. Ce résultat est conforté par les résultats de Rao et al. (1997), montrant que le diamètre des fibres et l'épaisseur de leurs parois ne

changent pas lorsque la largeur de cerne augmente. Rao et al. notent également une augmentation de la proportion de fibres dans le bois final consécutive à l'augmentation des accroissements annuels, ce qui confirme nos résultats sur la plage de largeur de cerne {1.76 mm - 2.53 mm}.

6.3.2.2. Interprétation anatomique des effets aléatoires

6.3.2.2.1. Interprétation anatomique de l'effet « arbre »

Un effet « arbre » sur la densité du bois a été mis en évidence et quantifié par le modèle (2.19) dont nous rappelons l'expression :

$$(2.19) \quad (D_{ij}/100) = 7.150 - 1.273 (AGE^*_{ij}/100) - 1.188 (1/LC_{ij})^* + \alpha_i + \beta_i \times (AGE^*_{ij}/100) + \gamma_i (1/LC_{ij})^* + \varepsilon_{ij}$$

où D_{ij} est la densité moyenne du $j^{\text{ème}}$ cerne du $i^{\text{ème}}$ arbre, AGE^*_{ij} , l'âge compté depuis la moelle, $(1/LC_{ij})^*$, l'inverse de la largeur de cerne, tous deux centrés sur leur moyenne ($\overline{AGE} = 76$ ans et $\overline{1/LC} = 0.66 \text{ mm}^{-1}$) et α_i , β_i et γ_i , les effets « arbre ». Le premier, α_i , que l'on appelle effet « arbre » pur, est un effet qualitatif, au sens où il est associé à une variable qualitative « arbre » qui est aléatoire alors que β_i et γ_i correspondent respectivement à une interaction « arbre x AGE » et à une interaction « arbre x (1/LC) ».

Le propos de ce paragraphe est d'identifier les critères anatomiques qui font que chaque arbre se distingue de la plupart des autres par un modèle de densité qui lui est spécifique. Pour cela, nous avons calculé les corrélations entre les prédictions des effets « arbre » (i.e. $\bar{\alpha}_i$, $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\gamma}_i$) et les caractéristiques anatomiques mesurées⁵⁰ à un endroit donné (50 ans, 1.8 mm). Au préalable, des modèles d'analyse de variance à un facteur (facteur « arbre ») ont été testés sur les caractéristiques anatomiques des cernes de 50 ans et de 1.8 mm de large (séries 1 et 4). Ces analyses mettent en évidence des effets « arbre » significatifs à 1% ou à 1% pour toutes les caractéristiques anatomiques mesurées (tableau de résultats non présenté).

La Figure 6.12 représente les corrélations (r) entre $\bar{\alpha}_i$, l'effet « arbre » pur, et les caractéristiques anatomiques moyennes des séries 1 et 4 (i.e. deux cernes jointifs de 50 ans et de 1.8 mm de large environ pour chaque arbre).

⁵⁰ Voir le paragraphe 6.2.2. Mesures réalisées.

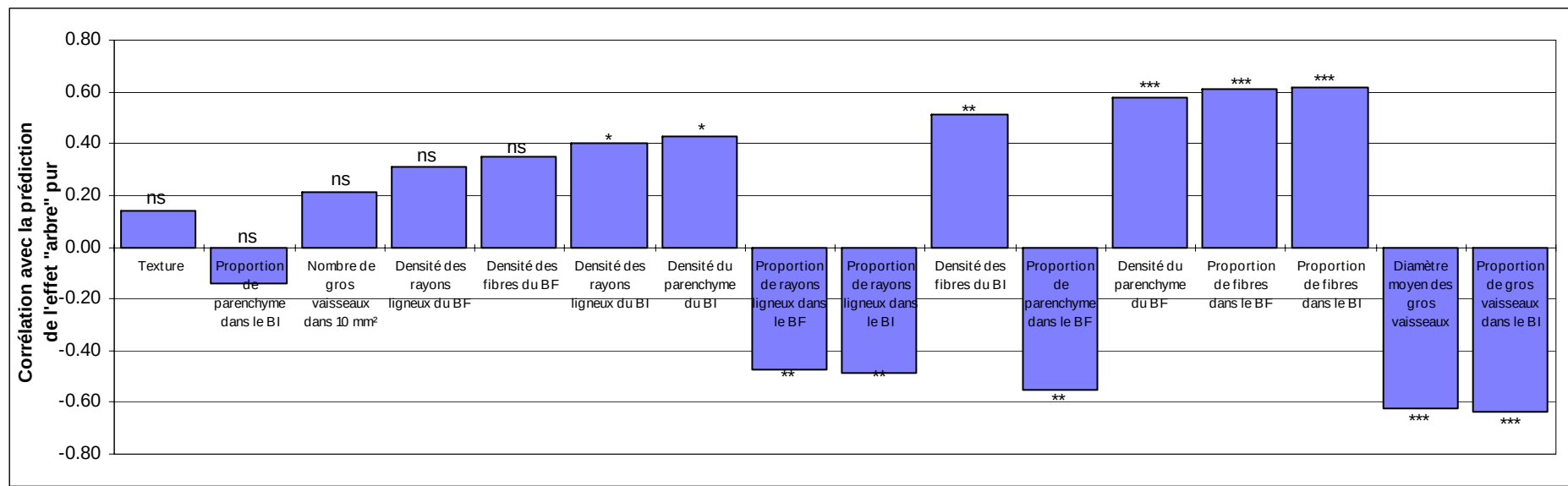


Figure 6.12. Corrélations (r) entre $\hat{\alpha}_i$, la prédiction de l'effet « arbre » pur, et les caractéristiques anatomiques moyennes des séries 1 et 4 (i.e. cernes jointifs de 50 ans et de 1.8 mm de large environ).
 $n = 30$.

Figure 6.12. Correlations, r , between $\hat{\alpha}_i$, the prediction of the “tree” effect, and the mean of some anatomical traits on sets 1 and 4 (i.e. successive 1.8-millimetre rings which are on average 50 years old from the pith).
 $n=30$

D'après la Figure 6.12, la prédiction de l'effet « arbre » pur, $\bar{\alpha}_i$, est corrélée à 1‰ avec i/ des caractéristiques de gros vaisseaux (*i.e.* proportion dans le bois initial avec $r = -0.64$ et diamètre moyen avec $r = -0.62$), ii/ la proportion de fibres dans le bois initial et le bois final (corrélations respectivement égales à 0.62 et 0.61) et iii/ la densité du parenchyme du bois final (corrélation égale à 0.58). Ces corrélations sont de faible ampleur (R^2 de l'ordre de 0.4) mais sont probablement affectées par le faible effectif de cernes ayant servi aux mesures anatomiques. Notons également la corrélation significative et négative entre l'effet « arbre » pur, $\bar{\alpha}_i$, et la proportion de rayons ligneux dans les bois initial et final. Cette corrélation agit dans un sens inattendu (un fort $\bar{\alpha}_i$, qui implique une forte densité de cerne, entraîne, au vu de la corrélation négative, une faible proportion de rayons ligneux, tissu qui pourtant présente une forte densité ; Tableau 6.2). L'effet « arbre x AGE », $\bar{\beta}_i$, n'est corrélé avec aucune des caractéristiques anatomiques mesurées (corrélations au maximum égales à 0.30^{NS}; tableau de résultats non présenté) et l'effet « arbre x (1/LC) », $\bar{\gamma}_i$, n'est corrélé qu'à 5% avec la densité des rayons ligneux du bois final ($r = -0.39$) et avec la proportion de fibres dans le bois initial ($r = 0.37$; tableau de résultats non présenté). Rappelons néanmoins que les effets $\bar{\beta}_i$ et $\bar{\gamma}_i$ pèsent relativement peu dans la variabilité de la densité moyenne (se reporter à la Figure 4.2).

La Figure 6.13 illustre la variabilité d'anatomie pour des cernes d'âge depuis la moelle, de largeur et de paramètres de la densité (*i.e.* $\bar{\alpha}_i$ avec $\bar{\alpha}_i = 7.15 + \bar{\alpha}_i$) similaires.

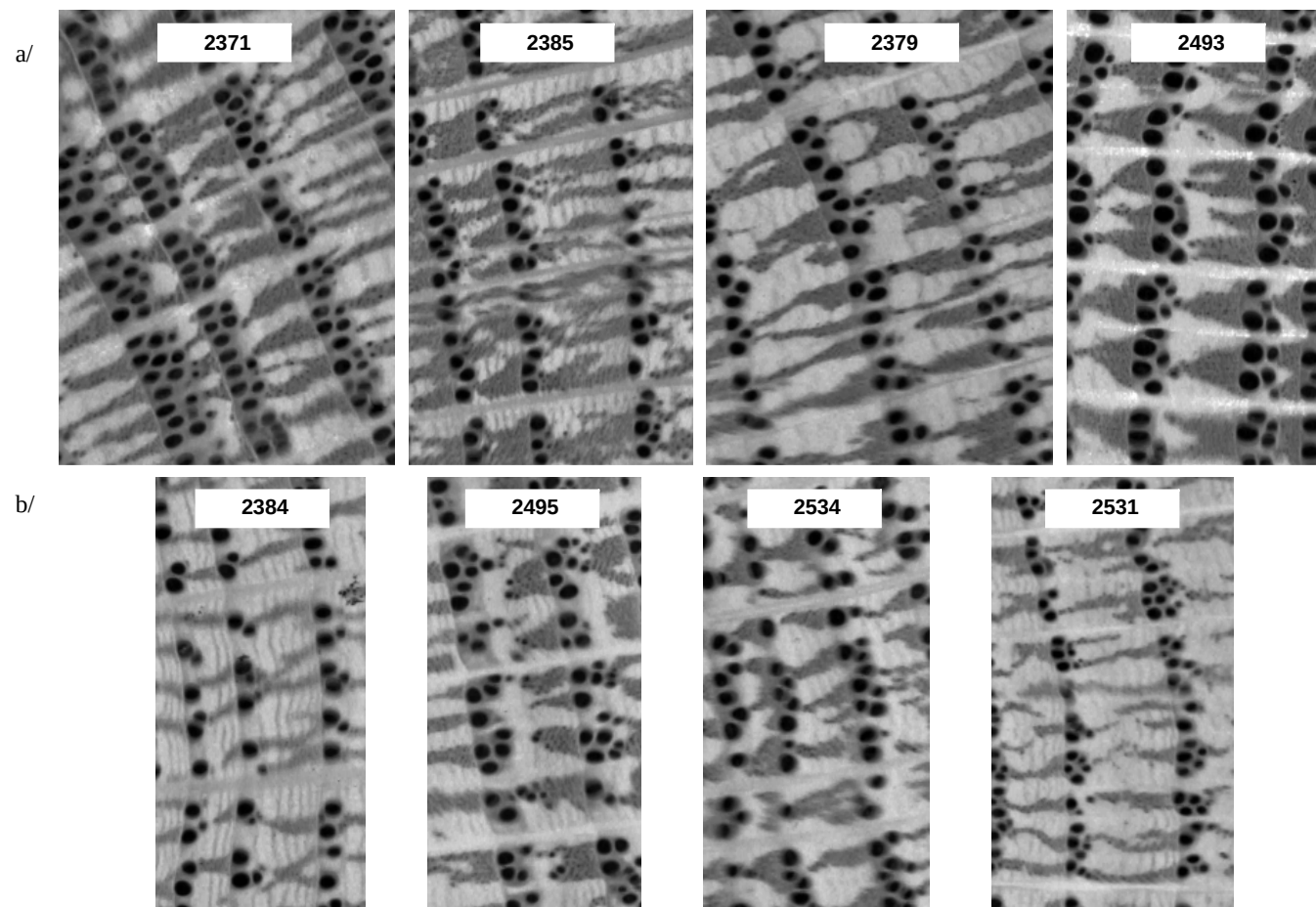


Figure 6.12. Cernes de même âge depuis la moelle et de même largeur appartenant à des arbres dont le paramètre $\bar{\alpha}_i$ (avec $\bar{\alpha}_i = 7.15 + \bar{\alpha}_i$) de la densité du bois est a/ faible puis b/ fort.

i/ les paramètres $\bar{\alpha}_i$ des arbres n°s 2371, 2385, 2379 et 2493 sont respectivement égaux à 656 kg/m³, 663 kg/m³, 677 kg/m³ et 679 kg/m³; ii/ les paramètres $\bar{\alpha}_i$ des arbres n°s 2384, 2495, 2534 et 2531 sont respectivement égaux à 752 kg/m³, 770 kg/m³, 801 kg/m³ et 845 kg/m³.

Figure 6.13. Rings being similar age from the pith and similar width and belonging to trees which the parameter $\bar{\alpha}_i$ (with $\bar{\alpha}_i = 7.15 + \bar{\alpha}_i$) of their own wood density model is a/ low or b/ high.

i/ the parameter $\bar{\alpha}_i$ is respectively equal to 656 kg/m³, 663 kg/m³, 677 kg/m³ and 679 kg/m³ for the trees n° 2371, 2385, 2379 and 2493; ii/ the parameter $\bar{\alpha}_i$ is respectively equal to 752 kg/m³, 770 kg/m³, 801 kg/m³ and 845 kg/m³ for the trees n° 2384, 2495, 2534 and 2531.

La Figure 6.13 illustre, avec l'anatomie de 8 arbres différents, que même à l'intérieur d'une classe homogène en termes d'âge depuis la moelle, de largeur et de paramètres $\bar{\alpha}_i$, les caractéristiques anatomiques sont encore variables.

Sous l'hypothèse que les corrélations entre α_i et les caractéristiques anatomiques soient peu affectées par le faible effectif de cernes, celles-ci peuvent s'interpréter de la façon suivante : si une sélection des arbres à densité du bois intrinsèquement faible (*i.e.* densité faible indépendamment de la croissance radiale) était envisagée, la variabilité d'anatomie resterait probablement importante (faibles corrélations entre α_i et la plupart des caractéristiques anatomiques). Au vu des corrélations entre certaines caractéristiques anatomiques des cernes et la résistance à la sécheresse ou au froid (Fletcher, 1975 ; Savill, 1986 ; Gasson, 1987; Cinotti, 1991 ; Mather et al., 1993 ; Ponton et al., 2000), il y aurait donc peu de risque de fragiliser les populations d'arbres sélectionnés (des températures très basses pouvant induire des risques de gélivure sont quand même de moindre danger par rapport aux sécheresses qui, elles, peuvent provoquer le dépérissement de l'arbre).

6.3.2.2.2. Interprétation anatomique des variations résiduelles

Le modèle (2.19) de densité est composé d'une partie résiduelle traduisant le fait que deux cernes d'âge depuis la moelle voisin et de même largeur de cerne et appartenant au même arbre peuvent ne pas avoir la même densité. Les changements anatomiques à l'origine de ces différences de densité sont mis en évidence au Tableau 6.8 dans lequel les caractéristiques anatomiques de deux séries de cernes d'âges voisins et de même largeur de cerne sont comparées. Au préalable, les cernes ont été triés par arbre selon leur densité c'est-à-dire que la première colonne du Tableau 6.8 correspond aux caractéristiques anatomiques du cerne le moins dense des deux cernes jointifs considérés par arbre.

Tableau 6.8. Comparaison de moyennes en séries appariées sur les caractéristiques anatomiques et la densité moyenne du cerne pour des couples de cernes jointifs âgés de 50 ans en moyenne et larges de 1.8 mm en moyenne.

i/ tests *t* réalisés sur 30 couples de cernes ; ii/ la seconde colonne du tableau correspond aux caractéristiques anatomiques du cerne le moins dense des deux cernes jointifs considérés par arbre.

Table 6.8. Paired *T*-tests on some anatomical traits and mean ring density for couples of successive 1.8-millimetre rings which are 50 years from the pith old.

i/ paired *T*-tests are done on 30 pairs of rings; ii/ the second column of the table corresponds to the anatomical traits of the densest ring of the two jointed 1.8-mm width rings we sampled per tree.

Caractéristiques anatomiques	Moyenne du cerne le moins dense	Moyenne du cerne le plus dense	T	Probabilité
Texture	0.59	0.62	-2.35*	0.0259
Gros vaisseaux	107	99	0.75 ^{NS}	0.4610
Parenchyme du BI	649	651	-0.21 ^{NS}	0.8343
Parenchyme du BF	642	655	-1.26 ^{NS}	0.2193
Densité des Fibres du BI	994	1029	-2.99**	0.0057
tissus (kg/m ³) Fibres du BF	1054	1083	-3.79***	0.0007
Rayons ligneux du BI	1024	1038	-1.38 ^{NS}	0.1791
Rayons ligneux du BF	1059	1074	-1.79 ^{NS}	0.0833
Gros vaisseaux	0.17	0.18	-1.26 ^{NS}	0.2163
Parenchyme du BI	0.55	0.54	1.12 ^{NS}	0.2731
Parenchyme du BF	0.47	0.44	3.19**	0.0034
Proportion de Fibres du BI	0.23	0.22	0.20 ^{NS}	0.8417
tissus Fibres du BF	0.48	0.50	-2.60*	0.0145
Rayons ligneux du BI	0.05	0.06	-1.93 ^{NS}	0.0631
Rayons ligneux du BF	0.06	0.06	-1.46 ^{NS}	0.1560
Diamètre moyen des gros vaisseaux (µm)	201	203	-0.53 ^{NS}	0.6013
Nombre de gros vaisseaux dans 10 mm ²	56	57	-0.92 ^{NS}	0.3643
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	772	799	-6.68***	0.0001

Selon le Tableau 6.8, les variations annuelles intra-arbre de densité à croissance fixée (de 772 kg/m³ à 799 kg/m³ pour des cernes jointifs de même largeur) s'interprètent par les changements anatomiques suivants :

- modification de la densité des fibres du bois initial et du bois final (selon la zone du cerne considérée, de 29 à 35 kg/m³ de différence en densité entre les deux couples de cernes),
- légères modifications de la texture (0.59 contre 0.62) et des proportions de fibres et de parenchyme dans le bois final (respectivement 0.02 et 0.03 de différence en proportion).

En revanche, aucune différence n'est mise en évidence entre les deux couples de cernes de même âge depuis la moelle et de même largeur pour les caractéristiques de gros vaisseaux (*i.e.* proportion dans le bois initial, diamètre moyen et nombre à l'unité de surface) et pour les densités du parenchyme et des rayons ligneux dans les bois initial et final.

6.3.3. Récapitulation : modifications anatomiques à l'origine d'une diminution de la densité du bois

Le Tableau 6.9 récapitule les modifications anatomiques à l'origine d'une diminution de la densité globale du cerne consécutive au vieillissement du cambium, au ralentissement de la croissance, à l'effet « arbre » et aux variations annuelles intra-arbre.

Tableau 6.9. Modifications anatomiques consécutives au vieillissement du cambium, au ralentissement de la croissance, à un changement d'arbre ou d'année et à l'origine d'une diminution de la densité globale du cerne.

i/ les signes $\blacktriangledown$, $\blacktriangleright$ et $\rightarrow$ traduisent respectivement une diminution, une augmentation ou l'absence de changement statistiquement significatif à 5% pour les caractéristiques anatomiques correspondantes ; ii/ la colonne « effet arbre » présente le signe des corrélations entre les caractéristiques anatomiques et $\bar{\alpha}_1$; iii/ les modifications anatomiques consécutives à une diminution de largeur de cerne dans la gamme {2.53 - 1.76} ne sont pas reportées dans ce tableau puisqu'elles n'entraînent aucune variation de densité.

Table 6.9. Anatomical changes due to cambium ageing, decrease of radial growth, change of tree or year which all induce a decrease of the mean ring density.

i/ the signs $\blacktriangledown$, $\blacktriangleright$ and $\rightarrow$ correspond to respectively a decrease, an increase (significant at 5%) and any change in the studied anatomical traits; ii/ the column entitled "tree effect" illustrates the sign of the correlations between the anatomical characters and $\bar{\alpha}_1$; iii/ the anatomical changes related to a decrease of ring width in the (2.53 mm - 1.76 mm) interval are not reported in the table since they induce any change of wood density.

Caractéristiques anatomiques	Vieillissement du cambium (de 50 à 100 ans à largeur de cerne fixée)	Ralentissement de la croissance (de 1.74 mm à 0.98 mm à âge fixé)	Effet « arbre » sur la densité du cerne	Variations annuelles intra-arbre de densité (à âge et largeur de cerne fixés)
Texture	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$
Parenchyme du BI	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$
Parenchyme du BF	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$
Densité des tissus (kg/m ³)				
Fibres du BI	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$
Fibres du BF	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$
Rayons ligneux du BI	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$
Rayons ligneux du BF	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\rightarrow$
Gros vaisseaux	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$
Parenchyme du BI	$\blacktriangleright$	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$	$\rightarrow$
Parenchyme du BF	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$	$\blacktriangleright$	$\blacktriangleright$
Proportion de tissus				
Fibres du BI	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$
Fibres du BF	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$
Rayons ligneux du BI	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$
Rayons ligneux du BF	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$
Diamètre moyen des gros vaisseaux (mm)	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$	$\blacktriangleright$	$\rightarrow$
Nombre de gros vaisseaux dans 10mm ²	$\blacktriangledown$	$\rightarrow$	$\rightarrow$	$\rightarrow$
Densité moyenne du cerne (kg/m ³)	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$	$\blacktriangledown$

Les quatre causes (i.e. vieillissement du cambium, ralentissement de la croissance, effet « arbre » sur la densité et variations annuelles intra-arbre de densité) qui sont pourtant toutes à l'origine d'une diminution de la densité du bois n'induisent pas les mêmes modifications anatomiques. Par exemple, le vieillissement du

cambium entraîne une diminution du nombre de gros vaisseaux à l'unité de surface alors que cette caractéristique n'est pas influencée par la croissance, par l'effet « arbre » ou par les variations annuelles.

6.4. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 6

Sur 120 cernes provenant de 30 arbres (4 cernes par arbre), les mesures de proportions de tissus, de densité des tissus et de quelques caractéristiques des gros vaisseaux du bois initial, nous ont permis d'interpréter anatomiquement le modèle mixte de densité. Nous rappelons les principales tendances observées :

- la diminution de densité du bois consécutive au vieillissement du cambium s'explique en grande partie par des diminutions de la texture et de la proportion de fibres dans le bois final,
- la diminution de densité du bois consécutive au ralentissement de la croissance radiale a principalement pour origine une diminution de la texture,
- les arbres ayant une densité du bois intrinsèquement faible (*i.e.* indépendante de leur croissance radiale) ont tendance à se distinguer par les caractéristiques anatomiques suivantes : une proportion et des diamètres de vaisseaux du bois initial supérieurs à la moyenne, une faible proportion de fibres dans les bois initial et final, une densité faible du parenchyme du bois final,
- les variations annuelles intra-arbre de densité s'expliquent principalement par une diminution de la densité des fibres et par une augmentation de la proportion de parenchyme dans le bois final.

En résumé, les différentes possibilités d'agir sur la densité du bois en contrôlant par exemple l'âge d'exploitabilité des arbres ou leur croissance radiale par la sylviculture ou encore en maîtrisant l'effet « arbre » par une éventuelle sélection des arbres à densité du bois intrinsèquement faible (ou forte), risquent donc d'entraîner chez le Chêne sessile des réponses variées en matière de modifications anatomiques.

Les corrélations de faible ampleur entre l'effet « arbre » sur la densité et les différentes composantes de l'anatomie du bois laissent présager qu'une sélection des arbres à densité intrinsèquement faible ne réduirait que modérément la variabilité d'anatomie et qu'au vu des corrélations entre certaines caractéristiques anatomiques des cernes et la résistance à la sécheresse il y aurait peu de risque de fragiliser les populations d'arbres sélectionnés.

En parallèle à ces résultats, des différences de densité des tissus particulièrement importantes ont été mises en évidence entre l'aubier et le duramen. L'ampleur de ces différences est variable selon les tissus considérés. En particulier, les gros rayons ligneux des cernes non duraminisés sont nettement moins denses, de l'ordre de -30%, que ceux de cernes duraminisés. Notre étude, bien que basée sur un échantillonnage très restreint, montre de manière originale que la synthèse d'extractibles, à l'origine de la duraminisation, a lieu préférentiellement dans les rayons ligneux.

7. Conclusions et perspectives

Les objectifs principaux de ce travail étaient i/ l'élaboration d'un modèle de densité du bois chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) en vue de son intégration dans des modèles individuels de croissance en diamètre et en hauteur, ii/ l'évaluation du caractère général du modèle pour une utilisation dans des conditions climatiques, sylvicoles et stationnelles contrastées, iii/ la mise au point d'une méthode d'estimation des paramètres individuels du modèle de densité dans un peuplement de chênes sessiles à partir d'un nombre réduit de mesures et iv/ la mise en évidence des changements anatomiques à l'origine des variations intra-arbre et inter-arbre de la densité du bois identifiées par le modèle de densité.

Pour atteindre ces objectifs, une méthode d'estimation de l'anatomie du bois de Chêne a été mise au point. En outre, afin d'élaborer le modèle de densité, nous avons abordé deux points qui étaient imprévus : les effets à long terme sur le modèle de densité et l'effet de la duraminisation sur la densité et les caractéristiques anatomiques du bois.

Nous rappelons dans cette conclusion les principaux résultats obtenus et nous proposons plusieurs voies d'approfondissement qui nous semblent prioritaires.

7.1. RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS

7.1.1. Importance de la densité du bois en tant que critère de qualité interne du bois de Chêne

Les travaux portant sur les relations entre la densité et divers aspects de la qualité interne du bois de Chêne ont été inventoriés afin d'évaluer l'importance de la densité en tant que critère de qualité interne. Si la densité est corrélée positivement et de manière significative aux retraits et aux propriétés mécaniques du bois, les relations entre la densité et les propriétés de certains produits semi-finis sont plus floues. Par exemple, les travaux de Marchal (1983) et d'Aubert (1987) aboutissent à des conclusions contradictoires quant à la liaison entre la densité et la qualité des placages tranchés. Cette contradiction laisse supposer i/ que la prédiction de propriétés technologiques du bois complexes ne peut s'envisager uniquement en considérant la densité du bois même si celle-ci est associée à une largeur de cerne et ii/ que, dans ce cas, des informations additionnelles (anatomie du bois) à celles fournies par la densité doivent être également prises en compte (Badel, 1999).

Notons également que l'analyse bibliographique des relations entre la densité du bois et les différents aspects de la qualité interne du bois de Chêne a également révélé que certaines relations n'avaient pas encore été explorées (ou très peu) au niveau intra-espèce telles les relations entre la densité du bois et la durabilité naturelle (Guilley et Nepveu, 1999b).

7.1.2. Elaboration d'un modèle pour la densité du bois de Chêne en vue de son intégration dans des modèles de croissance individuelle

Il s'agissait, avec les données d'infradensité sur groupes de cerne, d'analyser et de modéliser les variations intra-arbre et inter-arbre de l'infradensité du bois en accordant une attention particulière aux variations longitudinales dans les grumes de bois d'œuvre. Pour construire un tel modèle, de deux à sept niveaux de hauteur par arbre ont été échantillonnés sur 52 arbres. Le modèle mixte qui a été construit a ainsi permis d'estimer, à partir de l'âge depuis la moelle, de la largeur de cerne et de l'unité de croissance, l'infradensité du bois en tous points d'une grume, c'est-à-dire non seulement à une hauteur de référence (1m30) dans l'arbre comme cela était le cas pour les modèles de densité du bois existant jusqu'alors chez le Chêne. Ce modèle a en outre permis de structurer et de quantifier trois sources de variation de l'infradensité du bois : i/ les variations intra-arbre expliquées par la croissance (*i.e.* âge depuis la moelle, largeur de cerne et unité de croissance), ii/ les variations dues à l'effet « arbre » et iii/ les variations intra-arbre résiduelles qui représentent respectivement 52%, 31% et 17% des variations totales. Le modèle mixte d'infradensité nous apprend également que les études de variabilité réalisées à un seul niveau de hauteur négligent 19% de la variabilité inter-arbre. Il vaut d'être souligné que l'effet de l'âge depuis la moelle, exprimé en années, est apparu en moyenne⁵¹ de même force que l'effet de la hauteur, exprimée en nombre d'unités de croissance. Cette constatation, combinée au résultat de Dhôte et al. (1997) indiquant que la largeur d'un cerne d'année calendaire donnée reste sensiblement constante le long de l'arbre (hors houppier), implique que la densité du cerne est la même tout le long de l'arbre (hors houppier et empattement qui n'ont pas été échantillonnés).

Un modèle de densité à l'état sec à l'air, appartenant également à la famille des modèles mixtes, a été construit sur la base de mesures microdensitométriques effectuées à 1m30 de hauteur sur 82 chênes. Ce modèle a permis d'estimer, pour chaque cerne, sa densité à partir de son âge depuis la moelle et de sa largeur et de séparer les trois sources principales de variation de la densité du bois que sont i/ les variations intra-arbre dues à la croissance radiale des arbres, ii/ les variations inter-arbre et iii/ les variations intra-arbre résiduelles. Ces variations contribuent respectivement à 48%, 31% et 21% des variations totales.

Ces décompositions de la variation indiquent l'ampleur des marges de manoeuvre possibles pour un forestier : des actions de contrôle de la croissance des arbres (par des éclaircies plus ou moins intensives ou par des révolutions plus ou moins longues) pourraient lui permettre d'agir au maximum sur 50% de la variabilité de la densité et des actions de sélection au plus sur 30% de la variabilité.

⁵¹ Les paramètres de l'âge et de l'unité de croissance du modèle de densité commun à tous les arbres ont le même ordre de grandeur. Cette constatation n'est en revanche pas valable pour les modèles individuels.

7.1.3. Mise en évidence de l'unicité du modèle de densité du bois et déterminisme de l'effet « arbre »

La comparaison de plusieurs modèles emboîtés nous a indiqué que les facteurs régionaux, stationnels et sylvicoles représentés dans notre échantillonnage n'expliquaient qu'une part très faible de la variabilité totale de la densité du bois puisque la variation expliquée par le modèle n'augmente que de 2% (de 48% à 50%) lorsque l'ensemble de ces informations est pris en compte. Ainsi, les cinq régions échantillonnées aux climats pourtant contrastés (Alsace, Lorraine, Normandie, Val de Loire, Allier) ne semblent pas influencer la relation entre la densité du bois et la croissance des arbres. De même, les conditions stationnelles, qu'elles soient favorables ou défavorables au développement du Chêne sessile, ne modifient pas cette relation. De manière plus surprenante, les arbres comprimés en futaie serrée classique ou les sujets à croissance relativement libre provenant de taillis sous futaie apparaissent être en moyenne assujettis à la même relation « densité du bois - croissance radiale ». L'unicité de cette relation pour les arbres de futaie et pour ceux de taillis sous futaie est un élément nouveau qui n'avait pas encore été mis en évidence pour le Chêne.

De ces diverses constatations, nous avons conclu qu'un modèle unique de densité du bois pouvait être appliqué pour la zone de production du Chêne sessile couverte par notre échantillonnage. Il en résulte que, si le modèle de densité du bois que nous avons établi est intégré dans un logiciel de simulation de croissance du Chêne, celui-ci permettra de simuler la densité du bois de grumes de Chêne dans de nombreux cas de figures : itinéraires sylvicoles contrastés sur des sols de fertilité variée et des situations géographiques différentes.

Afin d'en étudier le déterminisme, la variabilité inter-arbre a été observée à une échelle de plus en plus fine : i/ à l'échelle d'un territoire couvrant cinq régions françaises, ii/ à l'échelle de sites homogènes en termes de climat, de fertilité du sol et de structure de peuplement et enfin iii/ à l'échelle d'une placette. Ces différentes échelles d'observation nous ont permis de démontrer que la variabilité individuelle restait très importante à l'intérieur d'une placette donnée, presque aussi importante que celle observée à l'échelle d'un territoire. Il ne restait donc plus, pour expliquer la variabilité individuelle, que les effets génétiques et/ou l'effet du microsite. Nos analyses, confortées par des travaux attestant d'un contrôle génétique individuel sur les propriétés du bois de la plupart des essences (Nepveu, 1986) et sur le Chêne en particulier (Nepveu, 1993), nous ont conduit à considérer la variabilité génétique (au niveau intrapeuplement) comme la cause la plus probable de la variabilité individuelle.

Ces résultats sur la structuration de la variabilité individuelle impliquent qu'il est possible d'établir un modèle de densité du bois ayant une portée générale sur la base d'arbres prélevés dans un seul site, dans la mesure où l'on échantillonne dans ce site un nombre suffisamment important d'arbres présentant une large palette de croissances radiales.

7.1.4. Proposition d'une méthode de prédiction de l'effet « arbre » à partir de prélèvements non destructifs

Compte tenu que la variabilité individuelle pour la densité du bois (*i.e.* l'effet « arbre ») restait très importante dans un peuplement et que le phénotype des arbres (par exemple, rapport hauteur sur diamètre) ne pouvait permettre d'estimer les paramètres du modèle de densité d'un arbre donné, nous avons proposé une méthode d'estimation de ces paramètres à partir de mesures de densité effectuées sur deux ou quatre groupes de cernes. Cette méthode constitue, dans le cadre de notre thèse, une seconde application des modèles mixtes puisqu'elle combine l'utilisation d'informations sommaires provenant de l'arbre à évaluer du point de vue de son modèle de densité et des informations de la population entière (modèle mixte de densité au niveau de la population). La méthode permettrait d'estimer en forêt, à partir de mesures de densité sur des groupes de cernes, un paramètre d'importance majeure dans la caractérisation de l'effet « arbre ». Ce paramètre, indépendant de la croissance et de l'environnement, permettrait i/ d'identifier en forêt les individus intéressants du point de vue de leur densité du bois et / ou ii/ d'étudier la structuration de la variabilité de l'effet « arbre » dans un peuplement.

7.1.5. Stabilité à long terme du modèle de densité du bois et effet de la duraminisation sur la densité et l'anatomie du bois de Chêne

Aucun effet de la date de formation des cernes (effet « DATE » pur) n'a été détecté sur la relation entre la densité et la croissance des arbres.

Nous avons confronté nos résultats à ceux des travaux de Bergès et al. (2000), seule étude qui, à notre connaissance, ait traité des changements à long terme sur la relation {densité du bois - croissance}. Il s'agissait par chance de la même essence que celle qui nous intéresse. Nous avons consacré une analyse détaillée à la confrontation des résultats de Bergès et al. et des nôtres puisque les conclusions des deux études étaient contradictoires. La tendance à long terme détectée par Bergès et al. agit en effet dans le sens d'une diminution importante de la densité du bois, les cernes formés à des dates différentes étant comparés, comme dans notre étude, pour un même âge depuis la moelle et une même largeur de cerne. Nous avons montré que la tendance à long terme détectée par Bergès et al. était en grande partie provoquée par un biais d'échantillonnage (présence des cernes d'aubier dans l'échantillonnage, ceux-ci étant uniquement présents dans la classe de date la plus récente). Nous avons en effet mis en évidence par ailleurs une différence significative de densité entre les cernes d'aubier et de duramen, à mêmes âge depuis la moelle et largeur de cerne et confirmé cette observation par des mesures anatomiques.

7.1.6. Mise au point d'une méthode d'estimation de caractéristiques anatomiques du bois et application de la méthode pour la mise en évidence des changements anatomiques à l'origine des variations de densité du bois

Pour aller plus loin dans la compréhension des causes de la variabilité naturelle de la densité du bois de Chêne, les changements anatomiques à l'origine des variations de la densité du bois, identifiées puis quantifiées par le modèle de densité, ont été mis en évidence. Au préalable, une méthode d'estimation de caractéristiques anatomiques du bois de Chêne a été mise au point à partir de radiographies de barrettes radiales de faible épaisseur. La méthode mise au point, basée sur des calculs de probabilités conditionnelles, nous a permis d'accéder en routine aux proportions intra-cerne de gros vaisseaux, de fibres, de rayons ligneux et de parenchyme d'un cerne de Chêne ainsi qu'aux densités de ces tissus. La validation de la méthode de calculs des proportions de tissus que nous avons conduite a montré que la qualité de la méthode était satisfaisante sauf en ce qui concerne la proportion de rayons ligneux multisériés.

Les trois sources de variations de la densité du bois mises en évidence par le modèle mixte de densité, à savoir i/ les variations intra-arbre de densité dues à l'âge depuis la moelle et à la largeur de cerne, ii/ les variations dues à l'effet « arbre » et iii/ les variations intra-arbre résiduelles ont été interprétées anatomiquement. Cette interprétation, basée sur l'observation de 120 cernes provenant de 30 arbres, indique que les différentes possibilités d'agir sur la densité du bois en contrôlant par exemple l'âge d'exploitabilité des arbres, ou leur croissance radiale par la sylviculture ou encore en maîtrisant l'effet « arbre » par une éventuelle sélection des arbres sur leur densité du bois, entraînent chez le Chêne des réponses variées en matière de modifications anatomiques. Par ailleurs, les corrélations de faible ampleur entre l'effet « arbre » sur la densité et l'anatomie du bois laissent présager qu'une sélection des arbres sur la densité du bois ne réduirait que modérément la variabilité d'anatomie pour la population sélectionnée.

7.2. PERSPECTIVES SUGGEREES

La diversité des résultats obtenus autour de l'idée centrale de notre thèse appellerait l'ouverture de nombreux champs d'investigation. Nous pensons entre autres à la modélisation intra- et inter-arbre de l'anatomie du bois, à la prise en compte dans la modélisation de la densité du bois de ses variations circonférencielles, à l'amélioration de notre système de mesure de caractéristiques anatomiques du bois ou à l'étude de tendances à long terme sur l'anatomie du bois (l'absence de tendance à long terme sur le modèle de densité du bois ne permet pas en effet d'exclure l'existence d'une tendance à long terme sur les proportions et les densités des tissus constitutifs du cerne annuel). Mais nous préférons nous limiter à quelques propositions plus réalistes et qui nous semblent prioritaires :

1. valider le modèle de densité à l'aide d'un peuplement de Chêne sessile qui serait cette fois représenté par de nombreux individus. L'évaluation du modèle pourrait s'effectuer à deux niveaux en examinant i/ si la variabilité inter-arbre évaluée sur 82 chênes à l'échelle de cinq régions est de même ampleur que la variabilité individuelle évaluée sur de nombreux individus provenant d'une seule placette et ii/ si les

relations entre la densité du bois et la croissance radiale établie sur ces deux ensembles d'arbres sont similaires ;

2. intégrer le modèle de densité du bois de Chêne que nous avons établi dans le logiciel de simulation de croissance du Chêne sessile « Fagacées »;
3. vérifier ou infirmer si l'unicité du modèle de densité du bois est valide pour d'autres essences d'importance majeure. L'enjeu en terme d'économies d'échantillonnage est tel que ce point mérite tout particulièrement d'être traité ;
4. analyser la structuration de la variabilité de l'effet « arbre » sur la densité du bois dans un peuplement de Chêne comportant un nombre suffisant d'individus dûment cartographiés. Nous pensons particulièrement à la parcelle 26 de la Forêt Domaniale de la Petite Charnie dans la Sarthe qui est actuellement étudiée par l'Office National des Forêts et par l'INRA des Centres de Bordeaux et Nancy et dans laquelle les relations d'apparement entre arbres ont été identifiées par des marqueurs moléculaires. Sous réserve de quelques vérifications, ce peuplement possède tous les ingrédients nécessaires pour tenter de déconnecter les effets « microsite » des effets génétiques sur les paramètres individuels du modèle de densité du bois et, en conséquence, pour évaluer l'importance du contrôle génétique, au stade adulte et en une seule génération, sur la densité du bois.

7. Conclusions and perspectives

The main objectives of the presented PhD work were i/ to establish a wood density model for Sessile oak (Quercus petraea Liebl.) in the view of further connections with individual height and diameter growth models, ii/ to evaluate the possibility to use the developed model in contrasted conditions of climate, silviculture and site quality, iii/ to propose a non-destructive method to identify on standing trees the individual parameters of their wood density model and iv/ to identify the anatomical changes which induce the within- and between-tree wood density variability identified by our wood density model.

A method for a rapid estimation of some Oak wood anatomical traits has been established to reach the above mentioned objectives. When establishing a wood density model we additionally accommodated two topics which were not initially planned: the long-term effect on the wood density model and the effect of heartwood formation on wood density and anatomy.

In the present conclusion we summarise the main results of our work and we then suggest several points for further investigations.

7.1. Summary of the main results

7.1.1. The importance of wood density for internal wood quality in Oak

Previous works which have investigated the relationships between wood density and several aspects of internal wood quality in Oak have been reviewed in our manuscript in order to evaluate the importance of density for wood quality in Oak. It appeared from this review that, except for shrinkage and mechanical properties, the relationships between density and some other properties of intermediate products were not clearly defined. As an example the works done by Marchal (1983) and Aubert (1987) led to contradictory conclusions on the relationships between density and several aspects of sliced veneers quality. This suggests that when intermediate or final products as veneers are considered i/ wood density is not the only quality criterion to take into consideration even if it is associated with ring width and ii/ more information probably on anatomical traits has to be investigated to complete the one supplied by density itself (Badel,1999).

The literature review additionally emphasised that some relationships between wood density and other important aspects of internal wood quality in Oak have never (or only superficially) been investigated. This is namely the case of natural durability (Guilley and Nepveu,1999b).

7.12. Establishment of a wood density model for Sessile oak for further connections with individual tree growth models

By using a data set containing basic wood density measured on several thousands of ring groups, our first aim was to analyse the within- and between-tree variations of basic density paying special attention to its variability along the stem. From two to seven height levels sampled on 52 trees were used to build such a model. The mixed model we developed allowed to estimate basic density from ring width, age from the pith and growth unit at several positions in the tree stem and not only at breast height as it was previously possible with the existing wood density models established for Oak. The proposed model additionally allowed to structure and quantify three sources of basic density variation: i/ within-tree variation due to tree growth (i.e. age from the pith, ring width and growth unit), ii/ between-tree variation due to the “tree” effect and iii/ within-tree residual variation which represented respectively 52%, 31% and 17% of the total variation. This basic density model also demonstrated that the studies on wood density variability for Oak based on a single sampled height have neglected 19% of the between-tree variability. We have also noticed that the effect on wood density of age from the pith, expressed in years, appeared as strong as the effect of height, expressed in growth units. This may indicate the biological consistency of the delivered model.

Secondly, an air-dry wood density model, belonging as the previous one to the mixed models family, was established on the basis of microdensitometric measurements performed at breast height on 82 oaks. This model allowed to estimate for each ring its density from age from the pith and ring width and to discriminate three sources of variation which were i/ within-tree variation due to tree radial growth, ii/ between-tree variation and iii/ within-tree residual variation. These variations contributed respectively to 48%, 31% and 21% of the total variation.

The latter decomposition of the total variation provide information to foresters about their possibilities to manage Oak wood density: they could manage a maximum of 50% of the total variation by controlling tree radial growth (more or less intensive thinning; more or less long revolution) and at the most 30% of the total variation by selecting individual trees.

7.1.3. A single wood density model for contrasted silvicultures, site qualities and geographical locations - the determinism of the “tree” effect

The comparison of several embedded models has showed that regional, site quality and silvicultural effects which were represented in our sampling explained a very few part of the total variation of wood density. Indeed the variation explained by the model only increased by 2% (from 48% to 50%) when all these above mentioned effects were included in the model. The consequence was that the relationship between wood density and radial growth did not change according to the five sampled regions (Alsace, Lorraine, Normandy, Val de Loire, Allier) and according to the three sampled site qualities. It also implied that trees in high forests which were closed to each other and relatively free radial growth trees from coppice with standard followed the same wood density-radial growth relationship.

As a result whether our wood density model is included in a software simulating the growth of Sessile oak, it could simulate wood density in Oak stems for several situations of contrasted silvicultures, site qualities and geographical locations.

In order to investigate its determinism the between-tree variability was evaluated at several levels: i/ at the level of the five sampled French regions, ii/ at the level of the combination “region x site quality x silvicultural schedule” and iii/ at the within-stand level. The estimation of the wood density variation due to the “tree” effect at these three levels allowed us to demonstrate that the main part of the between-tree variability occurred at the stand level. It implies that the “tree” effect is either under the control of genotype and/or under the control of microsite. Previous works which have demonstrated that wood properties in many forest species (Nepveu, 1986) included Oak (Nepveu, 1993) were under a highly significant individual genetic control corroborated our analyses and led us to consider the within-provenance genetic variability as the main cause of the “tree” effect evidenced in the PhD work.

These findings on the structure of the individual variability for wood density result in the possibility to establish a wood density model of general use on the basis of trees sampled in a single stand providing the sampled trees are in sufficient numbers and exhibit enough radial growth variability.

7.1.4. The prediction of the “tree” effect on standing trees

As the between-tree variability of wood density mainly occurred at the level of a single stand and as the tree phenotype (like the ratio height/diameter) has been found not to be related to the tree parameters of the wood density model, we proposed a method which allowed to estimate these latter parameters from basic density measurements performed on one or two ring groups.

The proposed method – an alternative use of mixed models - combined two types of information, an individual one collected on a given tree which we intend to estimate the wood density model parameters and a general one related to the tree population (i.e. the parameters of the wood density mixed model common to every trees). This method which could be applied on standing trees by non-destructively measuring basic density on ring groups allowed to estimate for a given tree a parameter of first importance of its wood density model. This parameter independent from tree growth and environment could be used i/ to identify in forests the trees intrinsically interesting for their wood density and/or ii/ to study the structure of the between-tree variability of wood density at stand level.

7.1.5. Long-term stability of the wood density model and effect of heartwood formation on density and anatomy in Sessile oak

A long-term effect on the ring level wood density model established in our PhD work has been investigated and has been found not statistically significant.

Our results have been compared to those gained by Bergès et al.(2000) who were the only authors having explored the effect of long-term climatic changes on the relationship between wood density and radial growth. Their work was fortunately related to Oak. The comparison was led in-depth because the two studies contradicted each other. Indeed Bergès et al. found a highly significant long-term effect and concluded that wood density sharply decreased with increasing calendar year for rings of similar width and similar age from the pith. We suggested that this contradiction found its origin in a bias in Bergès study due to the presence of sapwood rings in their sampling (only the most recent class of calendar year contained sapwood rings). Indeed for a similar width and a similar age from the pith the heartwood rings were found much denser than the sapwood rings (we confirmed this finding using anatomical measurements).

7.1.6. Proposition of a method allowing the automatic estimation of some wood anatomy characters in Oak rings and its application to investigate anatomical changes inducing wood density variations

To understand the reasons of the natural variability of wood density in Oak, the anatomical changes related to the wood density variations that we have identified and quantified by a mixed model were investigated. Prior to that we developed a method allowing the rapid estimation of some anatomical traits in individual Oak rings from X-rays images of 2-mm-thick radial samples. The method based on conditional probabilities allowed to estimate in individual rings the proportion and the density of earlywood vessels, fibres, multiseriate rays and axial parenchyma in earlywood and latewood. The validation we have performed demonstrated the quality of the proposed method except for the estimation of multiseriate rays proportion.

The three sources of wood density variation identified by our mixed model i.e. i/ within-tree variation due to age from the pith and ring width, ii/ between-tree variation (due to the “tree” effect) and iii/ within-tree residual variation were interpreted by changes in the proportion and the density of the above mentioned anatomical traits. On the basis of anatomical estimations done on 120 rings sampled from 30 trees the interpretation showed that the several ways to manage wood density using a control either on the harvesting age of the trees or on tree radial growth or using selection of individual trees would lead to contrasted responses in terms of wood anatomy. In other respects the relatively low correlations we observed between wood density and anatomy at the tree level demonstrated that a tree selection based on their intrinsic wood density value could moderately reduce the wood anatomy variability in the selected population.

7.2. Suggested perspectives

The diversity of the results gained when achieving our work thesis would invite to investigate a large number of topics. Among other topics we are thinking of the within- and between-tree modelling of wood anatomy, to the identification of a possible long-term effect on anatomical traits (even if the wood density model does not change with time one cannot exclude a priori that it is the same for the proportion and the density of the constitutive tissues which ring density is the result), to include in the wood density model considerations

related to wood density variability along the tree circumference, to improve our system to estimate wood anatomy...

We prefer to limit to some proposals which seem to us more realistic and urgent:

1- to validate the wood density model with a large number of Sessile oaks sampled in a single stand. We would verify i/ whether the between-tree variability estimated on 82 trees sampled in five regions is similar to the one estimated on trees sampled in a single stand and ii/ whether the relationships between wood density and radial growth separately fitted on these two samplings are comparable to each other;

2- to implement with our wood density model an existing software called “Fagacées” which simulates individual Sessile oak growth;

3- to apply the methodology developed in our thesis for other species of commercial importance: if a single wood density model can be applied for contrasted silvicultures, site qualities and geographical locations as it is the case for Oak, it could represent an important saving in samplings;

4- to analyse in depth the structure of the between-tree variability of wood density in a single Oak stand involving a sufficiently high number of trees with identified spatial position. We are thinking of the stand n°26 in "La Petite Charnie" state forest (in Sarthe department) which has been already investigated jointly by Office National des Forêts and by INRA institute (Bordeaux and Nancy Research Centers) and in which the parentage between the trees has been identified through molecular markers. If some conditions are satisfied the information available in this stand would allow to disconnect the micro-site effect from the genetic effects on the wood density model and as a result to estimate, at mature stage and in only one generation, the amount of genetic control on wood density.

Références bibliographiques

A **Ackermann F.**, 1995 : Influence du type de station forestière sur les composantes intracernes de la densité du bois du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) dans les chênaies de l'Adour et des coteaux basco-béarnais, Ann. Sci. For. 52, 635-652.

AFNOR, 1985 : Détermination du retrait, NF B 51-006, 5p.

Arbois de Jubainville (d') A., Vesque J., 1878 : Les maladies des plantes cultivées, des arbres forestiers et fruitiers, Rothschild, Paris.

Aubert M., 1987 : Recherche de relations entre caractéristiques simples du bois de Chêne rouge (*Quercus rubra* L.) mesurées par voie non destructive et deux de ses propriétés technologiques : stabilité dimensionnelle des planches et qualité des placages d'ébénisterie, Thèse de docteur en Sciences du Bois, Université Nancy I, 348 p.

B **Badel E.**, 1999 : Détermination des propriétés élastiques et de retrait d'un cerne annuel de chêne dans le plan transverse : description de la morphologie, mesures des propriétés microscopiques et calculs d'homogénéisation, Thèse de docteur en Sciences du Bois, ENGREF Nancy, 178p.

Becker M., Nieminen T.M., Gérémy F., 1994 : Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The rôle of climate and atmospheric CO₂, Ann. Sci. For. 51, 477-492.

Bergès L., 1998 : Variabilités individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en relation avec les facteurs écologiques, Thèse de docteur en Sciences Forestières, ENGREF Nancy, 328p.

Bergès L., Dupouey J.L., Franc A., 2000 : Long-term change in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the XIXth century, Trees: Structure and function 14, 398-408.

Bos F., Chiorescu S., Constant T., Jaeger M., Mothe F., Thibaut B., 1999 : Simulating the rotary-cutting of a softwood : modelling the variations of the veneer properties and the consequences on the plywood quality. Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 290-293 (Nepveu, Editeur).

C **Cantagrel R., Snakkers G., Nepveu G., Keller R.**, 1997 : Quelques caractéristiques des merrains en fin de maturation en Charentes - Variabilité rencontrée, différences entre tonnellerie, corrélations entre caractéristiques, Revue des Oenologues 84, 7-13.

Chantre G., Gouma R., 1993 : Influence du génotype, de l'âge et de la station sur la relation entre l'infradensité du bois et la vigueur chez l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst), Annales de l'AFOCEL, 61-89.

Chavet M., Chavet P., 1999 : Cours indicatifs au mètre cube réel sur écorce des bois sur pied, surbille comprise, La Forêt Privée, 250, 48-49.

Cinotti B., 1991 : Recherche de propriétés intrinsèques du bois pouvant expliquer la sensibilité à la gélivure de *Quercus petraea* (Liebl) et *Q. robur* (L), Ann. Sci. For. 48, 453-468.

Cinotti B., 1998 : Récolte de bois en France en 1996 : un recul marqué des volumes commercialisés et des prix, Rev. For. Fr. 5, 425-433.

Colin F., 1996 : New silvicultural alternatives in young oak high forests ; Consequences on high quality timber production, Technical annex of Project OAK-KEY CT95 0823, 74p.

Collardet J., Besset J., 1992 : Bois commerciaux. Feuillus des zones tempérées. Tome II, Vial H. & Centre Technique du Bois et de l'Ameublement, Dourdan, 400p.

Constant T., 1995 : Modélisation des déformations des pièces de bois au séchage et influence de la structure interne de l'arbre, Rev. For. Fr. XLVII, n° spécial, 141-145.

Courtois H., Elling W., Busch A., 1964 : Influence de la largeur du cerne annuel et de l'âge sur la structure microscopique du bois du chêne sessile et du chêne pédonculé, Forstwiss. Centralblatt 5-6, 181-190.

Courtoisier F., 1976 : Etude des relations entre stations et qualité du bois de Chêne en forêt de Bride et de Saint Jean, Mémoire ENITEF, Nogent sur Verisson, 48p.

D Degron R., Nepveu G., 1996a : Prévion de la variabilité intra- et interarbre de la densité du bois de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) par modélisation des largeurs et des densités des bois initial et final en fonction de l'âge cambial, de la largeur de cerne et du niveau dans l'arbre, Ann. Sci. For. 53, 1019-1030.

Degron R., Nepveu G., 1996b : Methodology of microdensitometric measurement for Oak wood (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.) : Proposal for a representative sampling of Oak wood density within ring, Holzforschung, 50, 491-496.

Dendane A., 1996 : Analyse de la variabilité de quelques caractéristiques des gros rayons ligneux chez le Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.). Possibilité d'une estimation non destructive en forêt, DUT Statistique et Traitement Informatique des Données, Université de Metz, 74p.

Deret-Varcin E., 1983 : Etude comparative de la qualité du bois de trois types de Chênes (rouvres, pédonculés et intermédiaires), en forêt de Morimond, Ann. Sci. For., 40(4), 373-398.

Dhôte J.F., 1998 : FAGACEES, simulateur « arbre indépendant des distances » de la croissance du Hêtre et du Chêne (pour Macintosh ®), Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers, ENGREF - INRA, Nancy.

Dhôte J.F., 1999 : Modélisation de la dynamique des peuplements de grands feuillus sociaux. Applications à la sylviculture du Hêtre et du Chêne, Dossier de candidature « Habilitation à Diriger des Recherches », Université Nancy I, 117p.

Dhôte J.F., Hatsch E., Rittié D., 1997 : Profil de la tige et géométrie de l'aubier chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), Bulletin Technique de l'ONF, 33, 59-81.

Diggle P.J., Liang K.Y., Zeger S.L., 1994 : Analysis of Longitudinal Data, Oxford Science Publications, Oxford, 253p.

E Eyono Owoundi R., 1992 : Modélisation de la rétractibilité du bois en relation avec des paramètres de la structure de l'accroissement annuel et de la position dans l'arbre chez *Quercus robur* L. et *Quercus petraea* Liebl. Application à l'intégration de la rétractibilité du bois dans les modèles de croissance de peuplements et d'arbres, Thèse de docteur en Sciences du Bois, ENGREF Nancy, 233p.

F Feuillat F., 1996 : Contribution à l'étude des phénomènes d'échanges bois/vin/atmosphère à l'aide d'un « fût » modèle, Thèse de docteur en Sciences du Bois, ENGREF Nancy, 396p.

Fletcher J.M., 1975 : Relation of abnormal earlywood in oak to dendrochronology and climatology, Nature 254, 506-507.

G

- Garbaye J., Huber F.**, 1990 : Comportement en forêt de plants de Chêne issus de boutures, Rev. For. Fr., 2, 227-232.
- Gasson P.**, 1987 : Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate Oak (*Quercus robur* L.), including comparisons with common beech (*Fagus sylvatica* L.), IAWA 8(2), 149-166.
- Girault D.**, 1980 : Contribution à l'étude des stations du massif forestier de la Reine. Application à la région naturelle de la Woivre, Mémoire ENITEF, Nogent sur Vernisson, 93p.
- Gregoire T.G., Schabenberger O., Barrett J.P.**, 1995 : Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements, Can. J. For. Res. 25, 137-156.
- Guilley E., Hervé J.C., Huber F., Nepveu G.**, 1999a : Modelling variability of within-rings density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effects models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density, Ann. Sci. For. 56, 449-458.
- Guilley E., Loubère M., Nepveu G.**, 1999b : Identification en forêt de chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.) présentant un angle du fil du bois intrinsèquement faible, Can. J. For. Res. 29, 1958-1965.
- Guilley E., Nepveu G.**, 1999a : Using mixed models to estimate the pith-to-bark density profiles in individual logs from reduced density measurements ; Application to Sessile oak, Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 245-252 (Nepveu, Editeur).
- Guilley E., Nepveu G.**, 1999b : Analyse des variabilités intra et inter-arbre de la durabilité aux champignons sur un premier échantillonnage de 10 chênes sessiles (*Quercus petraea* Liebl.). Recherche de corrélations avec d'autres propriétés du bois, Compte rendu d'activité 1999 du projet ADEME - DURACHENE « Evaluation des variabilités intra et interindividuelle (espèce, station, sylviculture, variabilité individuelle intrapeuplement) de la durabilité naturelle des bois de Chêne européen (Chênes rouvre et pédonculé) en vue de favoriser son emploi en extérieur. Recherche de corrélations avec les extractibles. Impact industriel, 6p.

H

- Harris R.A., Taras M.A., Syme J.H.**, 1988 : The correlation between green density and the occurrence of honeycomb in kiln-dried red oak rounds, Forest Prod. J. 38(7/8), 64-66.
- Harris R.A., Araman P.A.**, 1995 : The correlation between green density and the occurrence of honeycomb in kiln-dried red oak lumber, Forest Prod. J. 45(5), 53-54.
- Hervé J.C.**, 1996 : Décomposition de la variation dans un modèle linéaire mixte, Document interne à l'Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers de l'ENGREF, 12p.
- Hervé J.C.**, 1999 : Mixed-effects modelling of between-tree and within variations. Application to wood basic density in the stem, Rapport final FAIR CT 96-1915 « Product properties prediction - improved utilization in the forestry - wood chain applied on spruce sawnwood », Sub-task 2.1., 18p.
- Huber F.**, 1993 : Déterminisme de la surface des vaisseaux du bois des chênes indigènes (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.). Effet individuel, effet de l'appareil foliaire, des conditions climatiques et de l'âge de l'arbre, Ann. Sci. For. 50 (5), 509-524.

J **Janin G., Eyono Owoundi R.,** 1991 : Relationship between the CIELAB 1976 chromatic coordinates : L (lightness black - white), a (redness - greenness) and b (blueness - yellowness) and basic characteristics : ring width, basic density, shrinkage, percentage of latewood (texture) and age from the pith of Oak wood, Annexe au compte-rendu final du contrat CEE « Genetics and Breeding of Oaks », 7p.

Johansson K., 1993 : Influence of initial spacing and tree class on the basic density of *Picea abies*, Scand. J. For. Res. 8, 18-27.

Joyet P., Aléon D., 1998 : Drying and non-symmetric drying of semi-industrial 13 mm and 27 mm thick solid wood pieces. Rapport d'avancement du projet OAK-KEY CT95 0823 « New silvicultural alternatives in young oak forests. Consequences on high quality timber production », Sub-task 33, 7p.

K **Keller R.,** 1994 : La constitution du bois, chapitre I de l'ouvrage « Le bois, matériau d'ingénierie », A.R.BO.LOR., Nancy, 433p.

Klumpers J., 1994 : Le déterminisme de la couleur du bois de Chêne. Etude sur les relations entre la couleur et des propriétés physiques, chimiques et anatomiques ainsi que des caractéristiques de croissance, Thèse de docteur en Sciences du Bois, ENGREF Nancy, 195p.

Knigge W., Koltzenburg C., 1965 : The influence of timber qualities and ecological conditions on the cell sizes and on the proportions of types of cell in hardwoods in the temperate zones, In : Proceedings IUFRO, volume 2, Melbourne, 24p.

L **Lambillon J.M.,** 1999 : Marché des produits de scierie : bilan avant la tempête, La Forêt Privée, 250, 12-22.

Lei H., Milota M. R., Gartner B. L., 1996 : Between- and within-tree variation in the anatomy and specific gravity of wood in Oregon white oak (*Quercus garryana* Dougl.), IAWA 17(4), 445-461.

Le Moguédec G., 2000a : Modélisation de propriétés de base du bois et de leur variabilité chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.). Simulations en vue de l'évaluation de la qualité d'une ressource forestière, Thèse de docteur de l'Institut National Agronomique de Paris - Grignon, Paris, 106p.

Le Moguédec G., 2000b : Choosing simplified mixed models for simulations when data have a complex hierarchical organization. An example with some basic properties in Sessile oak wood (*Quercus petraea*), Ann. Sci. For., à soumettre.

Littell R.C., Milliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D., 1996 : SAS System for Mixed Models, SAS Institute, Cary, NC, 633p.

M **Marchal R.,** 1983 : Intérêt de la prise en compte de caractéristiques physiques et anatomiques simples du bois de Chêne pour l'appréciation de la qualité des placages d'ébénisterie, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 105p.

Mather R.A., Kanowski P.J., Savill P.S., 1993 : Genetic determination of vessel area in Oak (*Quercus robur* L and *Q. petraea* Liebl.) : a characteristic related to the occurrence of stem shakes, Ann. Sci. For. 50(Suppl.1), 395s-398s.

Mazet J.F., Nepveu G., Velling P., Deret-Varcin E., 1990 : Etude des effets de quelques paramètres sylvicoles et environnementaux sur la densité du bois de l'Epicéa commun, du Sapin pectiné et du Pin sylvestre dans le Nord-Est de la France, Actes du Troisième Colloque « Sciences et Industries du Bois », ARBORA Bordeaux, France, 14-15 mai 1990.

McLachlan G.J., Krishnan T., 1997 : The EM Algorithm and Extensions, Wiley, New York.

Mothe F., Duchanois G., Zannier B., Leban J.M., 1998a : Analyse microdensitométrique appliquée au bois: une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cernes (programme CERD), Ann. Sci. For. 55, 301-315.

Mothe F., Sciama D., Leban J.M., Nepveu G., 1998b : Localisation de la transition bois initial - bois final dans un cerne de Chêne par analyse microdensitométrique, Ann. Sci. For. 55, 437-449.

Mothe F., Huber F., 2000 : Analyse micro-densitométrique appliquée au bois : méthode basée sur l'analyse d'images radiographiques, Ann. Sci. For., à soumettre.

Mutz R., Nepveu G., Sauter U.H., Guilley E., 2000 : Modelling pith-to-bark profiles of wood density components in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). The effects of tree and stand at fixed radial growth conditions, Ann. Sci. For., soumis.

N Nepveu G., 1984 : Contrôle héréditaire de la densité et de la rétractibilité du bois de trois espèces de Chêne (*Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*), Silvae Genetica 33(4-5), 110-115.

Nepveu G., 1986 : Faut-il se préoccuper des propriétés du bois dans le cadre des programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers ?, Rev. For. Fr. n°sp, 221-227.

Nepveu G., 1993 : The possible status of wood quality in oak breeding programs (*Quercus petraea* Liebl. and *Quercus robur* L.), Ann. Sci. For. 50(Suppl. 1), 388s-394s.

Nepveu G., 1994 : Un point sur les Chênes « paradoxaux » ; définitions, connaissances disponibles, point de vue personnel sur les travaux qu'il serait souhaitable de relancer sur le sujet, Document interne à l'Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA Nancy, 6p.

Nepveu G., 1995a : The researches in progress at INRA Institute - France (Department of Forestry Research) on the connection between silviculture and wood quality in Oak, Communication au Festkolloquium « Waldbau und Holzqualität », 25 Avril 1995, Göttingen, 20p.

Nepveu G., 1995b : La modélisation de la qualité du bois en fonction des conditions de croissance : définitions et objectifs, entrées nécessaires, sorties possibles, Rev. For. Fr. n° sp., 35-44.

Nepveu G., 1998 : Rapport final de la Convention ONF - INRA 1992 - 1996 « Sylviculture et Qualité du bois de Chêne (Chêne rouvre) », Document Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA Nancy, 71p.

Nepveu G., Houllier F., Leban G., Velling P., 1993 : About the influence of site conditions on wood density of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). The consequences for joint modelling of growth and wood quality and for assessing the quality of the wood ressource, Proceedings du Workshop IUFRO S1.02.06 « Site classification and evaluation », Clermont-Ferrand, France, 19-22 octobre 1993.

Nepveu G., Keller R., 1995 : Variabilité entre tonnelleres de certaines propriétés des merrains de Chêne (Chêne rouvre et Chêne pédonculé) : densité du bois, thyllose, résistance en flexion dynamique, module d'élasticité en flexion. Interprétation de la variabilité entre tonnelleres en liaison avec les pratiques de séchage des merrains (conditions de maturation des bois). Relations entre les propriétés des bois, la largeur de cerne et les taux d'extractibles, Document Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA Nancy, 21p.

Nepveu G., Sciama D., Mothe F., 1997 : Estimation de la proportion des tissus présents dans un cerne de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) à partir de la connaissance des densités et des largeurs de son bois initial et de son bois final délivrées par microdensitométrie, Les Cahiers Scientifiques du Bois 1, 121-138.

Nepveu G., Constant T., Colin F., Dhôte J.F., Guilley E., Le Moguédec G., 1999 : Along the chain from the plant to the plank : The experience recently gained in Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) by the French connection, Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 514-525 (Nepveu, Editeur).

O Office National des Forêts, 1999 : La mobilisation des bois en provenance des forêts bénéficiant du régime forestier en 1998 et les prix obtenus aux grandes ventes de l'automne 1998, Rev. For. Fr. 3, 375-390.

P

- Pape R.**, 1999 : Influence of thinning and tree diameter class on the development of basic density and annual ring width in *Picea abies*, Scand. J. For. Res. 14, 27-37.
- Pécheux E.**, 1993 : Identification de la variation radiale des proportions intracernes d'éléments anatomiques chez le Chêne (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.) à partir d'une exploitation réaliste des profils microdensitométriques, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 69p.
- Peng S., Scalbert A., Monties B.**, 1991 : Insoluble ellagitannins in *Castanea sativa* and *Quercus petraea* woods, Phytochemistry 30(3), 775-778.
- Perré P.**, 1998 : Non-symmetric drying of 5-mm-thick solid wood pieces, Rapport d'avancement du projet OAK-KEY CT95 0823 « New silvicultural alternatives in young oak forests. Consequences on high quality timber production », Contribution 331, 3p.
- Perrin J.R.**, 1983 : Dispositif de sciage de carottes de sondage de 5 mm sans collage préalable sur un support, Ann. Sci. For. 40 (4), 399-406.
- Pignard G.**, 1995 : Répartition des chênes rouvre et pédonculé par département en France, Document interne de l'Inventaire Forestier National de Montpellier.
- Polge H.**, 1984 : Production de Chênes de qualité en France, Rev. For. Fr. n°sp, 34-48.
- Polge H., Nicholls J.W.P.**, 1972 : Quantitative radiography and the densitometric analysis of wood, Wood. Sci. 5(1), 51-59.
- Polge H., Keller R.**, 1973 : Qualité du bois et largeur d'accroissements en forêt de Tronçais, Ann. Sci. For. 30, 91-125.
- Ponton S., Dupouey J.L., Bréda N., Feuillat F., Dreyer E.**, 2000 : Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed *Quercus robur*/*Q. petraea* stands, Plant Cell Environ., à soumettre.

R

- Rao R.V., Aebischer D.P., Denne M.P.**, 1997 : Latewood density in relation to wood fibre diameter, wall thickness, and fibre and vessel percentages in *Quercus robur* L., IAWA 18(2), 127-138.
- Renaud J.P.**, 1979 : Définition et cartographie de stations dans un massif forestier de la Bresse jurassienne. Contribution à l'étude du comportement du Hêtre et du Chêne : production et qualité, Mémoire ENITEF, Nogent sur Vernisson, 100p.
- Rozenberg P., Franc A., Bastien C., Bailly A., Bigot M., Chantre G.**, 1999 : Genetic effect on growth - quality models : a case study on wood density, Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software », La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 271-274 (Nepveu, Editeur).
- Ryan D.A.J., Allen O.B., McLaughlin D.L., Gordon A.M.**, 1994 : Interpretation of sugar maple (*Acer saccharum*) ring chronologies from central and southern Ontario using a mixed linear model, Can. J. For. Res. 24, 568-575.

S **Saint-André L.**, 1998 : Modélisation tridimensionnelle des profils de largeur de cerne dans un billon d'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.) compte tenu de la mesure de son enveloppe externe et des caractéristiques dendrométriques usuelles de l'arbre d'origine, Thèse de docteur en Sciences Forestières et Sciences du Bois, ENGREF Nancy, 215p.

Savill P.S., 1986 : Anatomical characters in the wood of Oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* Liebl.) which predispose trees to shake, *Commonw. For. Rev.* 65(2), 109-116.

SCEES, 1997 : Production de bois et sciages, Editions Agreste, Paris.

Sciama D., 1995 : Estimation de la proportion et de la répartition des tissus d'un cerne de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) à partir de la connaissance des densités et des largeurs de son bois initial et de son bois final, DEA Sciences du Bois, Université Nancy I, 30p.

Snakkers G., Nepveu G., Guilley E., Cantagrel R., 2000 : Variabilités géographique, sylvicole et individuelle de la teneur en extractibles de chênes sessiles français (*Quercus petraea* Liebl.) : polyphénols, octalactones et phénols volatils, *Ann. Sci. For.* 57, 251-260.

Société Forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est, 1970 : Qu'est-ce que le bois de qualité ?, *Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est* 1, 1-6.

Stewart H.A., Polak D.J., 1985 : Relating specific gravity and mechanical properties of hardwoods to machining defects, *Forest Prod. J.* 35(10), 69-72.

T **Takahashi A., Murakami Y., Schniewind A.P.**, 1973 : Relationship between specific gravity and absorbed energy in impact bending, *Mokuzai Gakkaishi* 19(11), 521-532.

Tomassone R., Dervin C., Masson J.P., 1993 : Biométrie ; Modélisation de phénomènes biologiques, Masson, Paris, 553p.

U **Uusitalo J.**, 1999 : Predicting wood quality with harvester data, *Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approach and Simulation Software »*, La Londe-les-Maures, France, 5-12 septembre 1999, 549-554 (Nepveu, Editeur).

Z **Zahnd E.**, 1980 : Etude des exigences stationnelles, des performances de croissance et de la qualité du bois du Chêne rouge d'Amérique et de l'Erable sycomore en Alsace, *Mémoire ENITEF*, 188p.

Zhang S.Y., 1997 : Wood specific gravity - mechanical property relationship at species level, *Wood Sci. Technol.* 31, 181-191.

Zhang S.Y., Eyono Owoundi R., Nepveu G., Mothe F., Dhôte J.F., 1993 : Modelling wood density in European oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) and simulating the silvicultural influence, *Can. J. For. Res.* 23, 2587-2593.

Zhang S.Y., Nepveu G., Eyono Owoundi R., 1994 : Intratree and intertree variation in selected wood quality characteristics of European oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.), *Can. J. For. Res.* 24, 1818-1823.