

Stabilité des relations branche-tige chez l'épicéa commun en régime de futaie régulière

Michel Loubère

▶ To cite this version:

Michel Loubère. Stabilité des relations branche-tige chez l'épicéa commun en régime de futaie régulière: Conséquences sur la modélisation des caractères de la branchaison intéressant la qualité du bois.. Sylviculture, foresterie. ENGREF (AgroParisTech), 2007. Français. NNT: . tel-01136332

HAL Id: tel-01136332 https://pastel.hal.science/tel-01136332

Submitted on 27 Mar 2015

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

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







Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts (AgroParisTech-ENGREF)

Spécialité : Sciences Forestières

présentée et soutenue publiquement par

Michel LOUBERE

le 16 Janvier 2007

Stabilité des relations branche-tige chez l'épicéa commun en régime de futaie régulière

Conséguences sur la modélisation des caractères de la branchaison

Conséquences sur la modélisation des caractères de la branchaison intéressant la qualité du bois.

Directeur de thèse : **François HOULLIER**Co-encadrement de la thèse : **Jean-François DHOTE**

Jury

M. Jean-François DHOTE, Directeur de Recherches, UMR LERFOB, Agroparistech-ENGREF Nancy
 Mme Mériem FOURNIER, Directrice de Recherches, UMR Ecologie des Forêts de Guyane
 M. Laurent SAINT-ANDRE, Chargé de Recherches, CIRAD Département Forêt
 M. Henri FROCHOT, Ingénieur de Recherches, UMR LERFOB, INRA Nancy
 Mme Christine DELEUZE-BREZINS, IGREF, AFOCEL

Président Rapporteur Rapporteur Examinateur Examinateur



Remerciements

Je voudrais remercier toutes les personnes qui ont contribué à l'aboutissement de ce travail :

Une pensée spéciale pour **Jean Bouchon** (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance)

Mon directeur de thèse **François Houllier** (INRA, Directeur Scientifique « Secteur Plante et Production du végétal ») ainsi que **Jean-François Dhôte** (UMR LERFOB) pour leur patience dans un travail de longue haleine

Henri Frochot (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), Catherine Collet (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), Michel Pitsch (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), Léon Wehrlen (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), Claude Parvé (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance) pour leur soutien constant

Jean-Marc Ottorini (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), **Noël le Goff** (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance) qui furent pour moi des modèles de démarche scientifique

Je voudrais également remercier **Mark Bakker** (INRA Bordeaux), **Michael Drexhage** (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance), qui a relu une partie du manuscrit, ainsi que **Catherine Kruckhenmeier**

Jean-Christophe Hervé (ENGREF Nancy, UMR LERFOB, Equipe DSF) qui est arrivé à rendre claires les notions statistiques les plus impénétrables à l'esprit d'un biologiste

Gérard Nepveu (INRA Nancy, UMR LERFOB, ERQB) , **Thierry Constant** (INRA Nancy, UMR LERFOB, ERQB) , **Frédéric Mothe** (INRA Nancy, UMR LERFOB, ERQB) qui m'ont apporté une précieuse compréhension à la fois du travail de forestier et de son aboutissement

Christian Herbé (INRA Nancy, UMR LERFOB, ERQB) pour sa légendaire capacité à dompter les PC les plus rebelles.

Dédé Perrin (INRA Nancy, UMR LERFOB, ERQB), **Daniel Rittié** (ENGREF Nancy, UMR LERFOB, Equipe DSF) et **René Canta** (INRA Nancy, UMR LERFOB, Equipe Croissance) qui m'ont apporté une connaissance du travail de terrain et de la scierie

Laurent Saint-André (CIRAD, Laboratoire de modélisation des plantes) pour ses conseils précieux et indispensables en matières de rédaction d'articles et ses idées toujours très bonnes.

Christine Deleuze (AFOCEL) et **Stéphanie Pouderoux** (ENGREF Nancy, UMR LERFOB, Equipe DSF), qui m'ont aidé tant sur le terrain que dans mes recherches

Max Brucciamachie (UMR LERFOB, Equipe DSF) et **Brice de Turckeim** (ProSilva France), auxquels je dois une précieuse connaissance de la foresterie

Je prie tous ceux que j'aurais malencontreusement oubliés de citer de m'en excuser.

"L'universalité de l'homme apparaît en pratique précisément dans l'universalité qui fait de la nature entière son corps non organique dans la mesure où elle est un moyen de subsistance et la matière, l'objet et l'outil de son activité vitale. La nature, c'est à dire la nature qui n'est pas elle-même le corps humain, est le corps non organique de l'homme. L'homme vit de la nature signifie: la nature est son corps avec lequel il doit rester constamment en contact pour ne pas mourir."

K. Marx (Ökonomish-philosophische Manuscript, 1844)

Résumé

On a cherché à modéliser la branchaison de l'Epicéa commun, issu de plantations monospécifiques équiennes, dans le but d'estimer la qualité du bois de la ressource forestière sur pied d'après les données recueillies par les gestionnaires dans le cadre des inventaires forestiers. On s'est intéressé aux branches verticillaires de l'unité de croissance préformée. On a essayé d'estimer leur nombre, leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Au niveau du houppier on a cherché un modèle de la hauteur de la première branche verte, du premier verticille vert et de la première branche morte. On est parti d'un modèle précédemment établi pour des arbres jeunes et issus de peuplements de fertilité moyenne dans les Vosges, d'après lequel le diamètre basal moyen des branches verticillaires, l'angle d'insertion moyen et les hauteurs de base du houppier pouvaient se déduire de la donnée de la hauteur totale de la tige de son diamètre à 1,30 m et de son âge. Nos objectifs étaient : (i) essayer de modéliser la variabilité du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches à l'intérieur du verticille ; (ii) vérifier que le modèle peut être appliqué à des arbres choisis pour représenter des conditions de croissance non représentées dans l'échantillon initial (valeurs élevées de l'indice de fertilité, peuplements âgés) ; (iii) déterminer dans quelles limites géographique le modèle pouvait être employé sans nécessiter de calibrage.

Pour l'étude du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches verticillaires, on a constitué un échantillon de calibrage issu des régions forestières nationales Vosges (72 arbres) et Plateau Lorrain (26 arbres). Les peuplements ont été choisis d'après leur âge (à la plantation ou à la souche) et leur indice de fertilité (HØ), qui est la hauteur dominante estimée à l'âge de 100 ans. On a défini les modalités : fertilité élevée (classes I et II) et fertilité faible (classe III), arbres jeunes (35 ans), mâtures (66 et 68 ans) et âgés (95 et 133 ans). Après abattage, on a relevé les dimensions de la tige (Ht : hauteur totale et D130 : diamètre à 1,30 m) et les accroissements en hauteur annuels. Toutes les deux unités de croissance annuelle on a mesuré les branches verticillaires pour leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Les branches ont été notées mortes si aucun rameau latéral vert n'était détecté. Les hauteurs de base de houppier repérées ont été le premier verticille vert (hauteur du premier verticille rencontré depuis le sol avec au moins 3/4 de ses branches vertes), la première branche verte, la première branche morte (hauteur du premier chicot depuis le sol). Le climat est décrit par les moyennes mensuelles de températures et précipitations non neigeuses pour la période 1986-1996. Pour la modélisation des hauteurs de base de houppiers, cet échantillon a été complété par 24 arbres belges issus de 4 peuplements (âge = 48 à 82 ans, HØ = 29 à 46 m) et 106 arbres suédois de 12 peuplements distribués du sud au nord (âge 61 à 152 ans, HØ = 18 à 36 m). Une étude fine de l'accroissement radial annuel des branches a été conduite sur 4 arbres d'un peuplement de classe de fertilité I de la région forestière nationale du Plateau Lorrain, sur lesquels on a pratiqué une analyse de tige, parallèlement à laquelle l'accroissement radial annuel a été mesuré le long de l'axe de branches verticillaires de l'extrémité insérée sur la tige jusqu'à l'apex. Pour la validation du modèle, on a utilisé un échantillon de 38 arbres de la région Midi-Pyrénées (12 peuplements, Ages = 20 à 60 ans, HØ = 29 à 52 m). Pour la croissance fine des branches, l'échantillon de validation provenait de deux peuplements des Vosges (Age = 37 et 46 ans, $H\emptyset$ = 46 et 49 m).

L'importante variance du diamètre basal des branches et de l'angle d'insertion dans le verticille des arbres âgés nous a conduit à modéliser séparément les branches vertes et les mortes. L'étude du diamètre basal des branches vertes a montré que celles-ci pouvaient être simulées dans plusieurs régions géographiques distinctes en utilisant un seul modèle dont les variables indépendantes sont Ht, D130 et âge. Les différences constatées entre régions dans la branchaison sont attribuables aux branches mortes. Cette conclusion est confirmée par la modélisation de la hauteur de base du houppier pour laquelle il est possible de produire un modèle pour l'ensemble de l'échantillon à condition de prendre en compte les variables climatiques.

Les caractéristiques des branches mortes ont été dérivées de celles des branches vertes en simulant leur croissance. L'étude de l'accroissement radial annuel des branches a démontré que leur croissance était effectivement très corrélée à la croissance de la tige, ce qui est à l'origine de la corrélation statistique observée à un âge donné entre le diamètre basal de la branche et la dimension de la tige (Ht, D130). L'accroissement radial des branches n'est toutefois pas corrélé avec l'accroissement de la tige contemporain, mais avec la croissance moyenne de la tige durant les années précédentes.

Cette étude montre que la possibilité de réduire le besoin en recalibrage des modèles d'inventaire de la ressource sur pied est conditionnée à une meilleure compréhension du phénomène de la mortalité des branches et à l'explicitation de leur croissance. Des solutions sont proposées afin de mieux expliciter le fonctionnement de la branche dans les modèles de simulations destinés à la qualité du bois.

Mots-Clefs: Epicéa commun, futaie, France, Belgique, Suède, Hauteur totale, diamètre à 1,30 m, fertilité, âge, verticille, branche, nombre de branches, diamètre, angle d'insertion, base du houppier, nodosité

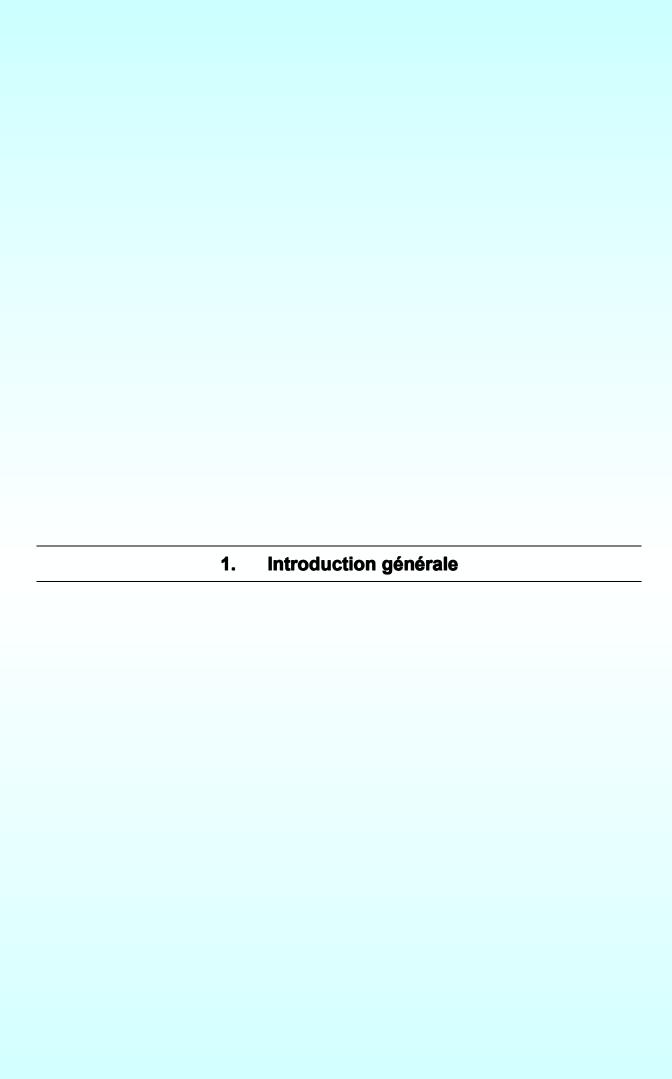
Table des matières

Introd	luction générale	_ 5
1.1.		6
1.2.	Branche, Nœud et Nodosité	_ 6
1.3.	Qualité du bois de la ressource forestière sur pied : choix d'un arbre modèle et d'un	
mod	èle sylvicole	_ 9
1.3	èle sylvicole	9
]	1.3.1.1. L'arbre	9
]	1.3.1.2. Pourquoi y a-t-il de grosses branches dans l'arbre ? Régulation de la croissance radiale de	: la
t	pranche 11	11
	1.3.1.2.1. La branche en croissance	. II 12
1 3	1.3.1.2.2. La branche en déclin	- 13 15
		_
	Qualité du bois de la ressource forestière sur pied : choix d'une méthode de traitement	
	question	. 16
1.4	1. Formulation du problème 2. Que modéliser : le nœud ou la branche ?	$-\frac{16}{16}$
	.2. Que modéliser : le nœud ou la branche ?.3. Les méthodes disponibles	$-\frac{16}{16}$
	•	
1.5.	Démarche de modélisation et hypothèses de départ	_ 22
1.6.	Objectifs	24
1.7.	Organisation du travail et du document	- 26
Cuath		- 28
2.1.	Estimation de la morphologie des houppiers des arbres d'une ressource	_29
2.1	.1. Présentation générale	_ 30
4	2.1.1.1. France Sud	_ 32
4	2.1.1.2. Echantillon France Nord	33 34
2	2.1.1.3. Belgique	- 34 34
	2.1.1.4. Suède 2. Définitions des grandeurs mesurées dans les peuplements et les arbres	35
2.1	2.1.2.1. Données climatiques	- 36
2	2.1.2.2. Données dendrométriques	
2	2.1.2.3. Données arbre	_ _37
2.1	.3. Mesures de branchaison	_40
	2.1.3.1. Caractéristiques des branches	_40
	2.1.3.2. Base du houppier	_ 40
2.1		$-{44 \over 44}$
	2.1.4.1. Echantillons propriétés des branches 2.1.4.2. Echantillons bases de houppier	- 44 46
	**	-
2.2.		_ 46
2.2		$^{-49}$
2.2		49
	2.2.2.1. Faisabilité de modéliser le défilement des branches (échantillon 39)	- 49 50
	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	
Lorrai	ine : Effets de l'âge et de la fertilité sur le nombre de branches et les relations entre	?
croissa	ances cumulées des branches et des tiges	<i>52</i>
3.1.	Introduction	53
3.1		
	angement de modèle ?	53
	2. Rappels sur le modèle FOREST et ses composantes : hypothèses sous-jacentes et prédictions	_ 53
3.2.	Méthodes de modélisation	- 57
_ ·-·		

3.2.1.	Diamètre de branche et angle d'insertion	57
3.2.1		57
	.2. Modélisation de variables dépendantes à distributions conjointes	
3.2.1	* 	
3.2.2.	Nombre de branches	62
3.2.3.	Localisation des branches autour du verticille	
3.2.4.	Méthodes utilisées pour l'analyse du modèle FOREST	63
3.3. R	ésultats	63
	Le modèle FOREST	-63
3.3.1		
	3.1.1.1. Diamètre des branches verticillaires	
	3.1.1.2. Angle d'insertion des branches verticillaires	69
3	3.1.1.3. Nombre de branches	72
	.2. Comment la mortalité des branches influe sur la qualité des estimateurs des caractères	
	ches : exemple avec le diamètre basal	76
3	3.1.2.1. Modélisation de la distribution des branches mortes dans le houppier vert	$\overline{}$ 7 ϵ
3	3.1.2.2. Autres modèles possibles : possibilité d'un effet âge sur la mortalité des branches	94
3	3.1.2.3. Développements possibles de l'étude de la distribution des branches mortes	96
3.3.1		97
3.3.2.	Proposition pour un nouveau modèle : Estimation des caractéristiques des branches mortes	
arbre à	partir de la connaissance de celles de ses branches vertes	100
	partir de la connaissance de celles de ses branches vertes	100
	2.2. Branches vertes: Couple Diamètre basal - Angle d'insertion	102
	3.2.2.1. Diamètre des branches vertes	102
	3.2.2.2. Angle d'insertion des branches vertes	123
	3.2.2.3. Ajustement conjoint des modèles d'angle d'insertion et diamètre basal	
	2.3. Branches vertes : Nombre de branches verticillaires	$-\frac{126}{115}$
3.3.2	2.4. Position des branches autour du verticille	147
3.4. R	elation branche-tige : Synthèse	148
3.4.1.	• • •	148
3.4.2.	Choix du modèle final pour la simulation du houppier	150
		_
	comparaison directe d'un caractère de branchaison observé dans plusieurs	
régions de	e l'aire de l'Epicéa commun	_ 152
41 In	troduction.	153
4.1.1.	Importance de l'estimation de la hauteur de base du houppier dans la chaîne de modèles « d	
1 ()	1 1 1	1.50
4 1 2	Etat actuel des modèles de bases du houppier : le modèle FOREST, hypothèses du modèle e	13-
prédicti	•	1 -
4.1.3.	Point de vue adopté pour la mise en place de nouveaux modèles	- 15 155
	lodèle de base du houppier vert	_ 156
4.2.1.	Echantillons et variables indépendantes	156
4.2.2.		161
	Construction du modele	-16^{2}
4.2.4.	Methodes statistiques	164
	Les variables dépendantes	$-\frac{16^{2}}{16^{2}}$
4.2.4	D/ 1	1//
4.2.5.	Résultats	1//
4.2.5	Onstruction du modele Qualité des estimateurs calculés pour des arbres issus de conditions de croissance diffé	166
	2.2. Qualité des estimateurs calcules pour des arbres issus de conditions de croissance différences	
de ce	elles représentées dans l'échantillon de calibrage	172
4.3. D	iscussion	174
4.3.1.	Détermination et amélioration du domaine de validité des modèles	<u> </u>
4.3.2.		
4.3.3.	Consistance du modèle Autres prédicteurs possibles	175
4.4. C		
4.4. 4. 4.1.	onclusionL'élagage : Modèle de Hauteur de la première branche morte	- 170 177
4.4.1.	L elagage . Modele de fladicul de la première dianche morte	1//

	4.4.1.1. Méthodes de modélisation	_ 177
	4.4.1.2. Comparaison entre les arbres français et suédois	$-\frac{177}{170}$
4.4	4.4.1.3. Modèle pour les arbres français	$-\frac{179}{182}$
	ation : Calcul du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches mortes, à du modèle du houppier vert	183
5.1.	Implémentation du modèle	_184
5.2.	Le processus de simulation	186
5.2	.1. Le premier stade	_ _186
	.2. La croissance du houppier	_ 187
	5.2.2.1. Ajout d'un nouveau verticille	$-\frac{187}{197}$
	5.2.2.3. Cas des branches situées au-dessus de la nauteur de la première branche verte	_ 187 nière
	pranche morte	189
5	5.2.2.4. Cas de la branche est morte et élaguée	_ _190
5.3.	Echantillon de validation	190
5.4.	Estimation des caractéristiques de branches mortes de l'échantillon France Nord	
(peuj	plements 31 à 35)	190
5.5.	Validation des hypothèses concernant la relation branche-tige au pas de temps annu	
5.6.	La nodosité	_196
	on entre la croissance annuelle de la tige et la croissance radiale annuelle de la he. Vers un modèle intégré du développement de la tige et des branches ?	198
6.1.		_199
pour 6.2 1'ar	ngle d'insertion des branches mortes	_199
	.2. Modélisation de la forme de l'axe principal de la banche	202
	ige 202	mes-
	6.2.2.1.1. Identification de la distribution des accroissements radiaux dans l'axe de la branche.	
	Influence de la sylviculture	202
	6.2.2.1.2. Corrélation entre la croissance radiale de la tige et celle des branches verticillaires	
	èse et Conclusion	232
7.1.	Reformulation de la problématique de la modélisation du houppier de l'Epicéa com	
7.2.	Aspects nouveaux dans la compréhension de la branchaison	236
	.1. La relation branche verte – tige 7.2.1.1. Relations statistiques sur la croissance cumulée	- 236 236
,	7.2.1.1. Hétérogénéité des branches vertes : de haut en bas du houppier	236
	7.2.1.1.2. Hétérogénéité des branches vertes à l'intérieur du verticille	236
	7.2.1.2. Relations statistiques sur la croissance annuelle	_ 237
7.2	.2. Stabilité des relations branche-tige	_237
7.2		
7.3.		239
7.3 7.3		_239
	1 12: 4:	240
7.3		-243
7.4.	Question de l'extrapolabilité des modèles de branchaison de l'Epicéa commun_	243
75	Perspectives	244

7.5		244
7.5	.2. Estimation de la hauteur de base du houppier	246
7.5	.3. Vers un modèle intégré du développement de l'Epicéa commun	247
7	7.5.3.1. Modèle à base écophysiologique	247
7	7.5.3.2. Modèle d'élongation de l'axe de la branche	248
7.6.	Conclusion	248
Liste d	les références citées dans le corps de texte	251
Index_		258
9.1.	Index des auteurs cités	259
9.2.	Index des espèces citées	261
Annex	res	26 3
10.1.	Caractéristiques individuelles des arbres	264
10.2.	Récapitulatif des abréviations et symboles utilisés	266
10.3.	Modèles régionaux de base du houppier	268
10.4.	Aspects techniques du logiciel DINC	269
11.	Résultats de simulation pour les arbres STUD	270



1.1. Contexte

Produire un bois de qualité est désormais une préoccupation prépondérante dans les scénarios sylvicoles modernes (Mc Donald & Hubert 2002, Picard 1996, Cown 1992). La sylviculture ne peut pas prendre en compte certains aspects de la notion de qualité du bois trop liés à la commercialisation des produits finis. Par contre les choix du sylviculteur déterminent les propriétés de base du matériau bois : dimension des grumes, densité du bois, quantité de bois juvénile, nodosité. Les processus d'optimisation de la qualité des bois obtiennent donc un meilleur rendement lorsqu'ils sont commencés tôt. Par exemple, Mc Donald & Hubert (2001) suggèrent que c'est dès la plantation que le sylviculteur doit orienter son peuplement vers une catégorie d'usages finaux déterminés. Pour l'Epicéa de Sitka, ils divisent ainsi les futaies en « Sawlog type » (futaies destinées à produire du bois de sciage) et « fibre type » (les autres utilisations, moins valorisantes du bois de Sitka). On imagine effectivement qu'un même peuplement ne pourra jamais fournir du bois pour construire à la fois des poutres, de la pâte à papier et des violons. Pour une bonne résonance, le bois des violons doit avoir des cernes très fins, comme ceux que produisent les Epicéas de montagne à croissance très lente (Jeannin, Comm. Pers.) et serait beaucoup trop dur (c'est à dire cassant) pour supporter les contraintes qui pèsent sur une poutre.

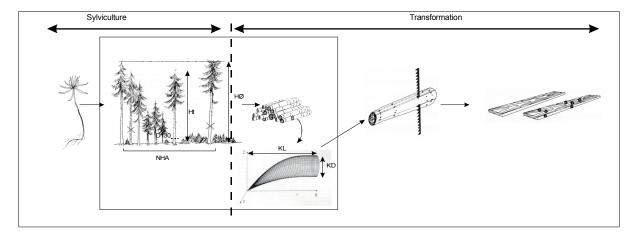
Des travaux sont ainsi menés pour intégrer dans une même chaîne de production du bois les processus de croissance des arbres et de transformation du bois (Figure 1) : la chaîne de production « du plant à la planche » (Leban 1995, Leban *et al.* 1992). Le sylviculteur est aujourd'hui considéré comme le premier transformateur du bois (Picard 1996).

Enfin, l'introduction des concepts de la gestion durable introduit d'autres contraintes d'optimisation sur la sylviculture. La fonction de production de la forêt doit ménager une place aux deux autres usages reconnus : écologique (réservoir de gènes) et patrimoniale (espace ouvert au public et rôle paysager). Cependant, il est nécessaire que cet ajustement n'affecte pas les gestionnaires. La qualité du bois peut être une réponse à ce problème.

Figure 1

La chaîne de transformation du bois « du plant à la planche ». Position de la problématique dans cette chaîne.

: interface entre la sylviculture et la qualité des Bois. A gauche (du côté « sylviculture »), les variables, mesurées dans les inventaires forestiers, qui serviront d'entrées dans les modèles. A droite (du côté « transformation »), les variables de qualité des bois dont on cherche à estimer la distribution. HØ: hauteur dominante du peuplement (hauteur des 100 plus gros arbres/ha); Ht: hauteur arbre; D130: diamètre de la tige; KL: longueur nœud; KD: Diamètre nœud.



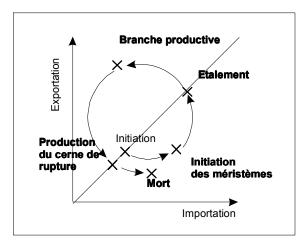
1.2. Branche, Nœud et Nodosité

Ici on s'intéressera à l'aspect économique de la ressource forestière et l'aspect de la qualité du bois envisagé est celui de la nodosité. On s'intéressera aux produits du sciage, du déroulage et bien sûr du tranchage, qui concerne les plus hautes qualités. Le nœud est la partie de l'axe de la branche incluse dans le tronc de l'arbre. La nodosité d'un tronc ou d'une pièce de bois est définie par le nombre de nœuds, leur diamètre, leur longueur, leur

qualité (les nœuds verts, sains et adhérents que nous allons définir ci-dessous). Etant donné l'impact de celle-ci sur le rendement en volume, le séchage, l'usinage, les propriétés mécaniques des produits et leur aspect esthétique, c'est avec la densité du bois une des principales caractéristiques des bois ronds que l'on cherche à estimer (Mc Donald & Hubert 2001, Picard 1996, Cown 1992, Oja 1977).

Un nœud est le produit du cycle de vie d'une branche. Disséquer une tige le long d'un plan longitudinal radial passant par l'axe d'un nœud permet d'en obtenir une coupe et de reconstituer son évolution (Vestøl *et al.* 1999, Fujimori 1993, Maguire & Hann 1987). La Figure 2 résume les principales étapes du cycle d'une branche de Conifère. Les axes figurent la quantité d'assimilats exportés de la branche vers la tige (axes des Y) et la quantité importée depuis la tige (axe des X). La bissectrice représente un bilan de carbone nul (autonomie de la branche). La Figure 3 est un schéma reproduisant les résultats d'une expérience de dissection de tiges de *Picea abies* (Vestøl *et al.* 1999) et montre la traduction de l'évolution de la branche en terme d'anatomie interne de la tige et de la branche. La branche s'est développée à partir d'un bourgeon axillaire, lui-même issu de l'activité du méristème primaire de la tige. Elle est donc reliée à la moelle de la tige par un tractus : « la cupule » (notée « Cup » dans la Figure 3).

Figure 2Représentation schématique des principales étapes du déroulement du cycle de vie de la branche



Durant la vie de la branche, la croissance radiale de la tige fait que celle-ci, englobe la base de la branche, ce qui forme le nœud. Ce dernier a alors une double fonction. C'est d'une part le point d'attache mécanique et d'autre part la connexion vasculaire entre la branche et la tige. L'aspect mécanique est représenté par le bourrelet qui attache la branche à la tige. Au cours de la vie de la branche, il se développe dissymétriquement, s'épaississant très fortement sur sa face inférieure pour résister à l'effet bascule créé par le poids de la branche. A l'endroit de la connexion entre la branche et la tige, les bois produits par les deux organes se mélangent. Les cernes de la tige rentrent dans la branche (Figure 3). Par cette connexion, la branche exporte ses assimilats qui contribueront à la croissance de la tige et importe l'eau et les nutriments nécessaires à son activité productrice. Le nœud qui constitue la partie englobée d'une branche vivante est appelé « nœud vert ». Sa présence crée des perturbations importantes

dans le bois de la tige. Les fibres sont déviées. A cet endroit, l'angle du fil affecte des variations complexes et importantes. Il en résulte d'importantes modifications des propriétés mécaniques des pièces de bois (Mc Donald & Hubert 2002, Duchanois *et al.* 1998). La dégradation de la valeur des bois à nodosité importante est d'autant plus problématique qu'elle est difficile à estimer. Dans les arbres branchus, la proximité importante des nœuds entraîne des interactions mécaniques entre eux, qui ne sont pas pleinement comprises lorsqu'elles impliquent plus de deux nœuds à la fois (Wang & Bodig 1999).

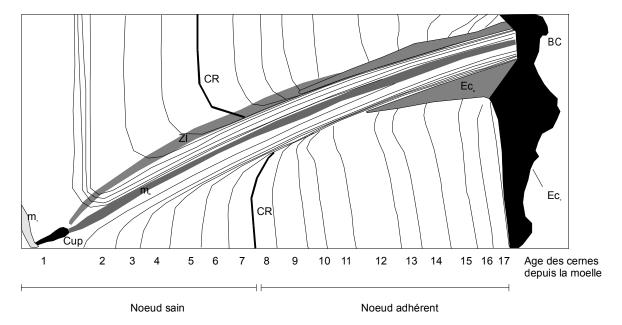
Le déclin de la branche est marqué par la production d'un « cerne de rupture » (noté CR sur la Figure 3). C'est un cerne de la tige qui ne rentre plus dans la branche (Spathelf 2003, Vestøl *et al.* 1999, Fujimori 1993, Maguire & Hann 1987). A partir de ce moment la branche n'est plus connectée à la tige et ne peut plus exporter d'assimilats vers celle-ci, même lorsque sa production est excédentaire. Cet état semble ne pas être réversible. Par contre, elle importe de l'eau. C'est pourquoi, on considère que dans cette phase de leur vie, les branches deviennent parasites de la tige. A quel moment le cerne de rupture est-il produit, et quelle sont les facteurs qui induisent sa production sont des sujets de recherche actuellement. Le déclin et la mort des branches sont des phénomènes dont le déterminisme est mal connu. Nous aborderons les explications qui en ont été donnés dans les chapitres consacrés à la remonté du houppier (Chapitre 4) et à la croissance des branches (Chapitre 5). La tige, elle, continue de croître et d'englober le nœud. Mais à partir de la production du cerne de rupture les fibres du bois de la tige ne rentrant plus à l'intérieur du nœud, cette partie englobée n'est plus rattachée à la tige. C'est le « nœud adhérent » (Figure 3). La partie de la branche englobée avant que la tige ne produise le cerne de rupture est, elle, qualifiée de « nœud sain ». Au moment du découpage d'une pièce de bois, les nœuds adhérents, n'étant retenus par rien, tombent, laissant un vide à leur emplacement, qui doit être purgé de la pièce. Les nœuds adhérents causent d'importantes pertes en volume à la transformation. Les nœuds sains sont, eux, retenus par les

fibres du bois de la tige. Nous déjà évoqué ci-dessus les problèmes qu'ils posaient en abordant la nodosité. Mais ils peuvent aussi intervenir positivement en améliorant l'aspect visuel de certains produits.

Figure 3

Représentation schématique du résultat d'une dissection de tige : coupe longitudinale radiale passant par la moelle du nœud.

BC : Bourrelet cicatriciel. CR : Cerne de rupture. Ec_B : écorce de la branche. Ec_T : écorce de la tige. m_B : moelle de la branche. m_T : moelle de la tige. ZI : zone inorganisée de phloème et xylème mélangés



L'évolution du nœud continue après la mort de la branche : c'est la phase de l'élagage. Une mesure de l'élagage couramment utilisée est la hauteur de la première branche morte : la hauteur du premier chicot apparaissant hors de l'écorce de la tige (beaucoup d'auteurs fixent une contrainte de diamètre pour ce premier chicot comme un diamètre de 1 cm au minimum tandis que d'autres, comme nous, ne fixent aucune contrainte). C'est un paramètre clef pour la qualité des bois puisqu'il détermine le volume de bois sans nœud. Il paraît difficile d'établir une relation avec les paramètres descriptifs de la tige ou du peuplement, bien que certains auteurs, comme Colin (1992) aient réussi à produire des relations statistiques entre la hauteur de la première branche morte et la hauteur de la tige ou son diamètre. L'axe de la branche est attaqué par des champignons ou par des Insectes. Certains Coléoptères comme le Longicorne Pogonocherus hispidulus (Coléoptères Cerambycidae) se développent même préférentiellement dans les branches mortes de Conifères (Rémy 1975, Bemse 1999). Les Fourmis peuvent également activement miner l'axe. Ces organismes, ainsi que beaucoup d'autres, sont les agents de l'élagage naturel. Comme souligné par Mäkinen (1999), c'est leur activité qu'il faudrait modéliser. Face à un aussi ardu, d'autres auteurs ont ainsi préféré la voie des statistiques paramétriques (Uusitalo & Kivinen 1999). L'action de ces organismes est très lente : Colin (1992) distingue 7 étapes dans l'élagage naturel d'une branche d'Epicéa commun ; Baldwin et al. (1997) estiment qu'une branche de Pinus taeda met 8 ans à s'élaguer. Ces processus peuvent encore être ralentis lorsque les facteurs édaphiques empêchent leurs populations de se développer. Ainsi globalement, chez l'Epicéa commun, l'élagage naturel est presque insignifiant et la majeure partie des plantations est élaguée artificiellement. Une fois la branche élaguée. la tige forme un bourrelet cicatriciel par-dessus le nœud et l'englobe totalement (Figure 3).

De ce cycle évolutif du nœud, on déduit une relation simple entre la branchaison et la nodosité : plus un arbre a de branches et plus leur diamètre basal et important, plus la qualité de son bois risque d'être dépréciée par une nodosité importante. Il est donc évidemment tentant de réduire le nombre de branches et leur diamètre. On peut imposer aux peuplements de fortes densités initiales : les arbres produisent moins de branches ; le diamètre des branches est moins important ; la remonté du houppier est plus rapide. On peut aussi pratiquer la régénération sous couvert. Par exemple, l'Epicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.) étant une essence d'ombre, il est apte à croître sous un couvert. Dans le Jura Français et en Suède, on le régénère sous un couvert de Hêtres qu'il finira par dépasser en hauteur. Pour l'Epicéa de Sitka (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.), en Grande-Bretagne, on utilise le Mélèze (*Larix decidua* Mill.) pour faire de l'ombre (Mc Donald & Hubert 2002). Egalement dans le cas de

l'Epicéa de Sitka, des tactiques d'éclaircies ont été essayées dans lesquelles, au lieu d'enlever l'arbre éclairci, on l'étête, ne lui laissant que la partie inférieure de son houppier. Ceci assure que cet arbre ne croîtra plus. Mais il continuera quand même suffisamment à concurrencer son voisin, arbre d'avenir, pour réduire son nombre de branches et leur diamètre. Toutes ces tactiques ont l'inconvénient qu'elles réduisent la capacité du houppier à produire les assimilats nécessaires à la croissance de la tige. La croissance de l'arbre s'en trouve ralentie et le forestier enregistre une perte en volume lors de l'exploitation. On retrouve ce problème dans l'élagage artificiel. Chez les Conifères, une « *rule of thumb* » est d'élaguer le tiers inférieur du houppier considéré comme ne contribuant plus à la croissance de l'arbre. Cependant, on ne sait pas exactement déterminer quelle proportion du houppier est formée de branches exportatrices. Deleuze (1996) est arrivé à calculer une « base de houppier fonctionnel », à partir de la loi de Pressler. Cette base de houppier fonctionnel se caractérise par un point d'inflexion dans le profil de répartition des assimilats à l'intérieur de la tige. Pour le moment, sur les arbres debout, on n'a pas encore isolé de marqueur externe de cette base du houppier fonctionnel que le forestier pourrait utiliser pour doser l'élagage. De ce fait, même un élagage prudent peut réduire la croissance de l'arbre d'avenir.

1.3. Qualité du bois de la ressource forestière sur pied : choix d'un arbre modèle et d'un modèle sylvicole

1.3.1. L'Epicéa commun (Picea abies (L.) Karst.)

1.3.1.1.L'arbre

Les considérations que nous venons d'émettre sur les rapports entre qualité des bois et sylviculture s'appliquent à toutes les essences forestières. Cependant, les Conifères ont été privilégiés comme matériel expérimental, à cause de leur moindre plasticité environnementale. Les morphologies de la tige ou du houppier sont moins variables que chez les feuillus. Les tentatives menées sur des feuillus comme le Chêne sessile (Guilley *et al.* 1999) obtiennent de bons résultats, mais progressent plus difficilement. C'est pourquoi, nous avons aussi choisi comme sujet d'étude un Conifère : l'Epicéa commun. C'est de plus une essence pour laquelle de nombreuses informations sont déjà disponibles dans ce domaine. En effet, l'étude que nous présentons succède à celles menées par Colin (1992) et Daquitaine (1995).

L'unité architecturale de cette essence a été décrite par Edelin (1977), comme correspondant au modèle de Rauh: arbres à tronc monopodial à croissance rythmique, développant des verticilles de branches elles-mêmes morphogénétiquement identiques au tronc, à floraison latérale ne limitant pas la croissance des axes (Hallé et al. 1978). Le modèle de Rauh est le modèle de développement majoritaire dans la famille des Pinaceae. L'Epicéa commun produit au maximum 4 ordres de ramification. Pour nous y repérer, il nous faut une convention. Il en existe plusieurs. Dans le système de Strahler employé par Kurth & Sloboda (1997) ou Kellomäki & Kurttio (1991), l'ordre 1 est formé par tous les rameaux apicaux, le 2 par les axes dont ils sont issus et le tronc formera l'ordre 3 ou 4 selon les arbres. Dans notre cas, partir de l'ordre 1 pour le tronc apportera plus de clarté. Les axes insérés sur le tronc sont alors l'ordre 2. Ce sont ceux que nous appelons branches et qui sont le centre de notre étude. L'identité morphogénétique des branches avec le tronc, contenue dans la définition du modèle architectural, implique que tous les axes latéraux adoptent une croissance orthotropique. Dans la pratique, seul l'apex de la branche a une croissance orthotropique. De plus, lorsque les branches vieillissent, elles deviennent plagiotropes (Ribeyrolles 1993) : Les aiguilles et rameaux ne sont plus disposés en « écouvillon » (Debazac 1964) comme dans les branches jeunes, mais dans un plan. Les branches peuvent même devenir géotropes : les draperies. L'angle d'insertion des branches est sous contrôle génétique. Ainsi une adaptation de l'Epicéa aux hautes altitudes et aux hautes latitudes est le port columnaire (Collignon et al. 2002), reconnaissable au fait que les branches du bas du houppier poussent quasiment vers le bas (Figure 4). Ce port se maintient chez les individus issus de semences replantées à basse altitude. Ainsi l'Epicéa commun peut être considéré comme oscillant entre le modèle de Rauh, où les branches sont identiques au tronc et le modèle de Massart, dans lequel elles sont plagiotropes alors que le tronc est orthotrope (Edelin 1977, Figure 5). Hallé (1997) a poussé l'idée d'une identité des branches avec le tronc jusqu'à son extrême, en considérant le tronc comme un ensemble de branches fusionnées, ou alors serait-ce la branche qui serait un modèle réduit de tronc ? Ce qui nous intéresse dans cette question, ce sont ses conséquences physiologiques. En traitant de la production de bois, on traite de la production et de la répartition des assimilats. Pour la branche, on sait très peu de choses. Mais si la

similarité morphologique traduit une similarité de fonctionnement, on pourrait espérer transposer aux branches au moins une partie des connaissances acquises sur les tiges, économisant des mesures longues et coûteuses. Nous reviendrons dans le Chapitre 5 sur cette question des conséquences sur le fonctionnement physiologiques de ces deux types d'axes de leur similarité morphologique.

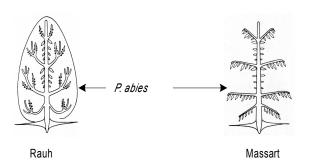
Figure 4Exemple de port columnaire. Forêt

de Zittersheim, PNR des Vosges du Nord, Haut-Rhin (68)



Figure 5

L'unité architecturale de l'Epicéa commun, d'après Edelin (1977).



Dans les modèles de Rauh et Massart, la ramification est verticillée. Dans le cas de l'Epicéa commun, parler de verticille constitue une simplification, mais que nous emploierons nous aussi. En fait, il s'agit plutôt de pseudoverticilles (appelés en anglais « *Clusters* » dans Cown 1992 ou « *Nodes* » dans Colin 1992). L'unité de croissance (UC) est constituée de 3

catégories de branches. Les branches verticillaires soutiennent la majorité de la biomasse foliaire et sont celles qui ont le plus gros impact sur la qualité du bois. Le reste de l'unité de croissance est occupé par les branches interverticillaires. A la base on trouve des branches proleptiques. L'ensemble de l'unité de croissance montre un gradient acrotonique important. Les interverticillaires sont de longueur et de diamètre basal très inférieurs aux verticillaires. Les proleptiques, à la base sont encore plus courtes et plus fines. On trouvera le détail de la structure de l'UC, d'après Ribeyrolles (1993) dans le § 3.2.2, consacré à la modélisation du nombre de branches. L'unité de croissance étant un empilement d'entre-nœuds, on considère que le nombre de ramifications qu'elle porte est directement lié à sa longueur. La longueur de chaque zone à l'intérieur de l'UC (zone de branche verticillaires, interverticillaires, proleptiques) et ses variations ne sont pas très bien connues. Colin (1992) estime que le verticille occupe 15 à 20% de la longueur de l'UC et fait ses simulations en utilisant une proportion fixe de 20%. Saint-André (1999a) préfère une proportion de 25%.

La structure décrite ci-dessus est commune à toutes les UC d'un Epicéa commun. Mais cette essence est polycyclique : dans une année il peut y avoir deux vagues de croissance. Le polycyclisme est fréquent mais pas systématique. Est-ce que le polycyclisme est le mode croissance normal de l'Epicéa commun qui serait réprimé dans les stations peu fertiles ou est-ce la manifestation d'une stratégie de croissance opportuniste ? Cette question n'est pas tranchée. On constate que cette essence est capable de résister, en croissance ralentie, à l'ombrage par d'autres arbres et à des conditions édaphiques très rigoureuses. Chez les arbres à croissance lente, l'unité de croissance annuelle (UCA) ne comprend qu'une seule unité de croissance (UC) : la préformée, c'est à dire celle qui est issue du bourgeon qui a hiverné. Les arbres issus de sites de haute fertilité, de climats moins rigoureux disposant d'une meilleure alimentation hydrique et d'un ensoleillement suffisant produisent très souvent une seconde pousse dans l'année : la pousse d'août. Les bourgeons à l'origine des ramifications que porte cette pousse n'ont pas hiverné. Ils sont formés et débourrent dans la même année (UC néoformée). Ainsi les branches de l'UC préformée ont été formées sur deux années, à la différence des branches de l'UC néoformée qui ont été formées en une seule année. C'est un aspect dont il faut tenir compte lorsqu'on analyse les rapports entre la branchaison et les effets annuels.

Les branches préformées (dites également « verticillaires » dans la suite) sont les plus nombreuses : d'une part, ce sont donc celles qui vont contribuer en priorité à la croissance de l'arbre et d'autre part ce sont aussi elles qui ont l'impact le plus important sur la qualité du bois. Dans la suite de ce travail nous n'avons pas traité des branches néoformées. Chaque fois que nous emploierons les termes Unité de croissance (UC), il s'agira en réalité de l'UC préformée, ce qui constitue un abus de langage.

Comme la tige, les branches produisent des UCA, délimitées par les cicatrices laissées par les écailles entourant le bourgeon terminal hivernant, constituées d'une pousse préformée à laquelle s'ajoute éventuellement une pousse néoformée. *A priori*, il semble donc possible de reconstituer la croissance en longueur des branches de la même manière que la croissance en hauteur de la tige. Mais il faut être prudent, car en étudiant *Picea rubens* et *Picea abies*, Wilson (1989) a remarqué que les branches peuvent ne pas produire de pousse une année. La structure de l'unité de croissance de la branche est la même que celle de la tige : on peut y distinguer des ramifications verticillaires et interverticillaires (Ribeyrolles 1993).

Nous ne traiterons pas non plus le cas des ramicornes. Ce sont des branches de diamètre important, insérées sur la tige avec un angle très aigu et qui, de ce fait, produisent des nœuds de grand diamètre et très longs. Ces branches sont très dévalorisantes du point de vue de la qualité des bois, car il faut purger la grume de la portion où elles sont contenues. Leur apparition est souvent liée à perte de dominance apicale. Bien que celle-ci soit forte chez l'Epicéa commun, il existe néanmoins quelques cas où elle faiblit. Les plus souvent, c'est à cause d'un accident dans la croissance : avortement du bourgeon terminal, bris de la portion apicale du houppier. Dans ces situations, le relais du bourgeon terminal est pris par une ou plusieurs branches verticillaires, qui peuvent selon les cas former des cimes concurrentes ou des ramicornes.

1.3.1.2.Pourquoi y a-t-il de grosses branches dans l'arbre ? Régulation de la croissance radiale de la branche

Nous allons nous arrêter quelque peu sur la vie de la branche. Les facteurs régulant la croissance des branches, ainsi que la relation de celles-ci avec la croissance de la tige sont connus d'une manière qualitative, les connaissances disponibles étant dispersées sur un grand nombre d'espèces d'arbres et donc fractionnaires pour chacune d'elle. Il n'est pas possible, ici, d'en donner un aperçu exhaustif. De toute façon, pour de nombreux aspects de la biologie de la branche, les protocoles d'observation sont lourds et hors de notre portée. Nous n'observerons nous-mêmes qu'un nombre limité de descripteurs de la croissance des branches. Cet exposé suivra donc les limites de ce que nous pourrons aborder, lesquelles se déclinent hiérarchiquement : (i) la présentation des mécanismes physiologiques de la croissance des branches sera évidemment centrée sur la production et la répartition des assimilats ; (ii) des nombreux modèles existants des mécanismes de production et répartition des assimilats, nous ne présenterons que ceux qui nous ont semblé pertinents pour Picea abies ; (iii) les conséquences du fonctionnement physiologique sur la morphologie de la branche seront envisagées au travers des descripteurs qui intéressent la qualité du bois : le diamètre basal de la branche et son angle d'insertion. Nous n'avons par exemple pas traité nous-mêmes la croissance en longueur. Nous nous sommes contentés de choisir un modèle, convenant à notre contexte, dans la littérature disponible sur ce sujet. Dans ce qui suit, nous allons aborder la vie des branches dans l'ordre chronologique. On parlera d'abord des mécanismes de la croissance radiale, puis du déclin et de la mort des branches.

1.3.1.2.1.La branche en croissance

Les mécanismes de la croissance radiale de l'axe de la branche sont parmi les premiers mécanismes physiologiques à intéresser la qualité du bois : d'une part, à cause des conséquences directes des variations de taille des branches sur la qualité des produits qu'on peut tirer de la grume et d'autre part parce que le diamètre basal des branches s'est révélé être le descripteur de la branchaison dont les variations sont les plus étroitement corrélées, au sens statistique, à celles des dimensions de la tige (Colin 1992). Cette corrélation semble qualitativement stable, car elle a été confirmée dans d'autres régions géographiques pour Picea abies. Elle pourrait même être généralisable à d'autres essences de Pinaceae, comme Pinus nigra ssp. Laricio (Méredieu & Colin 1996) ou Pinus sylvestris (Mäkinen & Colin 1999). Bien qu'il existe quelques contre-exemple, comme Doruska & Burkhart (1994), qui ont dû recourir aux méthodes statistiques non paramétriques pour *Pinus taeda*, ceci fait du diamètre basal des branches le caractère pour lequel nous avons le meilleur espoir d'obtenir des prédictions en utilisant comme entrées les données que peuvent fournir les inventaires forestiers. Cependant, ces relations statistiques concernent les dimensions finales des axes, observées au moment de l'inventaire d'un peuplement ou de sa récolte. La dynamique qui aboutit à ces relations est encore assez mal connue : la corrélation observée entre les dimensions finales des organes se retrouve-t-elle au pas de temps annuel ? Krause (1992) a comparé des largeurs de cernes de branches et de tiges d'Epicéas communs. La courbe obtenue en moyennant les largeurs de cerne des branches est fortement corrélée avec la courbe de largeurs de cernes de la tige, ce qui semble confirmer l'idée que la relation entre la croissance de la branche et

celle de la tige découlerait d'une régulation au pas de temps annuel. Mais Krause (1992) n'en fournit pas de description.

Un premier schéma de relation entre la croissance des branches et celle de la tige est fourni par la loi de Pressler, qui fut établie pour l'Epicéa et à laquelle cette essence se conforme globalement assez bien (Deleuze 1996). A l'intérieur du houppier, la surface de cerne de la tige croit en fonction de la somme des biomasses foliaires audessus du point d'observation. En dessous du houppier, la surface de cerne de la tige ne change plus. Deleuze (1996) déduit de cela un modèle dans lequel la croissance de la tige est couplée au pas de temps annuel avec celle du houppier. Cependant, le houppier étant conçu comme un compartiment dans lequel les branches ne sont pas individualisées, on ne sait rien de leur croissance. Courdier & Lemoine (1995) sont allés un peu plus loin dans le détail. Ils produisent pour le Pin maritime une corrélation entre la surface d'accroissement radial de la tige à une hauteur et la somme des surfaces basales de toutes les branches au-dessus de la hauteur observée. Cela confirme bien une corrélation fine entre la croissance du houppier et celle de la tige, mais on ne sait toujours rien des branches individuelles. C'est Mäkinen (1999) qui apporte une description de cette relation annuelle pour le Pin sylvestre.

L'aspect dynamique de la relation entre la croissance individuelle d'une branche et celle de la tige commence à être abordé par les modélisateurs (de Reffye *et al.* 1997, Sievänen *et al.* 1997, Salas-González *et al.* 2001). Les modèles à base écophysiologique permettent définir une première représentation des relations entre une branche individuelle et la tige au pas de temps annuel. L'une des premières explications envisagées pour cette relation statistique est trophique : elle s'établit par l'intermédiaire des échanges entre la branche et la tige. Il y a deux échanges : la branche exporte des assimilats issus de sa production et elle importe de l'eau. Comme nous nous intéressons à la croissance radiale, notre attention se portera plus particulièrement sur les échanges d'assimilats. Comment s'effectue leur transport ? Qu'est-ce qui régule le flux ? Et surtout, quelle part revient à la branche ?

En ce qui concerne le transport des assimilats, la majorité des auteurs fait intervenir le pipe model (Shinozaki *et al.* 1964), originellement conçu pour décrire le flux hydrique. L'arbre est vu comme un ensemble de tuyaux, feuillés à leur extrémité apicale et ayant des racines à leur extrémité basale. La racine envoie de l'eau et des nutriments en direction de la branche, qui lui retourne des assimilats. Dans la Figure 6 : le modèle source-puit généralisé. Dans ce dernier, chaque unité de croissance possède son propre pool de carbone, reçoit des assimilats en provenance des unités de croissance situées en position apicale et peut éventuellement leur en fournir. Faire un choix entre ces hypothèses est hors du champ de notre travail. Le modèle source-puit généralisé est d'ailleurs assez difficile à mettre en évidence. De plus, le modèle que nous avons adopté pour décrire la croissance de l'axe de la branche nous place d'emblée¹ dans le contexte de « la branche autonome ». Le paragraphe qui suit présentera le développement de la branche, en ayant cette hypothèse comme hypothèse implicite.

Ces modèles de relations trophiques sont utiles pour décrire les variations intra-arbre et inter-arbre du diamètre des branches. Mais il est extrêmement important pour nous de décrire la variation des diamètre basaux à l'intérieur du verticille. Les interprétations actuelles du phénomène de la différenciation des diamètres basaux des branches du verticilles en plusieurs classes font appel à l'acrotonie (Maguire *et al.* 1994), la mécanique du développement de la branche (Ford & Ford 1990) ou à l'environnement local de chacune des branches (disponibilité en lumière, compétition avec les branches des arbres voisins). On peut mentionner une dernière hypothèse, qui bien que provenant d'un espèce complètement différente de l'Epicéa commun, nous a semblé mériter quelque attention. Nozeran *et al.* (1971) se sont posés la question de savoir si les branches d'un verticille avaient des relations entre elles. Ils ont défeuillé des branches dans des verticilles de *Phyllanthus amara* (*Euphorbiaceae Phyllantheae*) et observé leur croissance en longueur les saisons suivantes. Non seulement les branches défeuillées ne recouvrent pas leur capacité de croissance en longueur, mais la différence

¹ Le choix du modèle de la branche autonome est aussi dû au fait que le modèle centraliste nou semble rencontrer quelques difficultés à expliquer certains phénomènes constatés expérimentalement :

La croissance imperceptible des branches : nous avons constaté pour l'Epicéa commun, comme pour d'autres Conifères que les branches sénescentes étaient en croissance ralentie. La croissance ralentie s'explique très bien dans le modèle de la branche autonome, beaucoup moins dans le modèle centraliste (pourquoi la tige n'aiderait-elle pas les branche qui sont en déficit de carbone?)

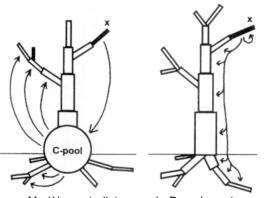
Durant la croissance de l'arbre, le houppier remonte. On n'a jamais observé de « descente » du houppier ou très épisodiquement. Une branche en croissance ralentie ne retourne pas à l'état de branche productive. Avec le modèle centraliste, il faut expliquer pourquoi la tige ne réalimenterait pas les branches en croissance ralentie, les années où le pool central de carbone est excédentaire

Kurth & Sloboda (1997) montrent que les prédictions de défilement de tige réalisées avec le modèle centraliste ne s'accordent pas aux données expérimentales. Dans leur simulation d'une placette, c'est l'arbre le plus étouffé par ses compétiteurs qui surcime ses voisins et la croissance en diamètre de la tige n'est pas affectée par la compétition

entre les branches défeuillées et non défeuillées augmente avec le temps. De cela ils concluent qu'il n'y a pas de communication trophique entre les branches du verticille et qu'elles pourraient même entretenir entre elles une relation de compétition pour des ressources comme l'eau ou les nutriments.

Figure 6

Modèles de répartition des assimilats entre la branche et la tige, reproduit d'après Kurth & Sloboda (1997).



a. Modèle centraliste b. Branche autonome

Parmi les différents régulateurs possibles de la croissance des branches, on peut aussi s'interroger sur le rôle de la dominance apicale. Elle est plus souvent invoquée pour expliquer la différence d'accroissement annuel en longueur des différents ordres de ramifications : celui-ci diminue, quand l'ordre de ramification croît. La pousse terminale de la tige (ordre 1) est plus longue que celles des branches (ordre 2). Intuitivement, on peut se demander s'il n'existe pas un rapport similaire entre les croissances radiales des axes appartenant aux différents ordres de ramification. Sinon, on pourrait rencontrer des Epicéas communs avec des branches aussi grosses que leur tronc ! Si effectivement la dominance apicale était à l'origine d'un tel phénomène pour la croissance radiale, cela impliquerait que, dans un arbre, la distribution des diamètres des branches devrait avoir une limite supérieure. Comme la tige continue de croître radialement bien après la mort de la branche, un tel rapport ne peut être caractérisé qu'en étudiant les

branches vivantes. Les données statistiques disponibles dans la littérature ne différencient pas les branches vivantes des mortes et ne permettent pas de confirmer cette idée. Les modèles écophysiologiques se concentrent généralement sur la mise en place du tronc et peu de conclusions peuvent en être tirées pour le diamètre des branches. Nous reviendrons donc sur cette question au § 3.3.2.2.1 consacré au diamètre basal des branches vertes.

1.3.1.2.2.La branche en déclin

Il est évident que notre manque de connaissances sur la production et la répartition des assimilats à l'intérieur d'une branche individuelle tient à la difficulté d'effectuer les mesures de croissance radiale. Cette difficulté découle des phénomènes qui se passent pendant la partie de la vie de la branche qui intéresse le plus la qualité du bois : son déclin. En effet, plusieurs des propriétés les plus importantes de la grume sont liées à la récession du houppier, c'est à dire à la mortalité des branches : volume de bois exploitable, quantité de bois juvénile et localisation, qualité des nœuds (verts, sains ou adhérents).

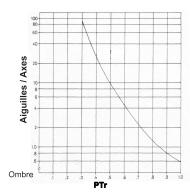
Comme on l'a signalé, la sénescence des branches est marquée par deux phénomènes, l'un visible par observation externe : le port plagiotrope ; l'autre qui ne peut être diagnostiqué que par des dissections de tige : la production du cerne de rupture. Pour l'instant aucune étude n'a établi de lien entre ces deux événements.

Plusieurs raisons sont invoquées pour expliquer le déclin des branches. Une première est « *la dégradation continue de l'environnement de la branche quand celle-ci vieillit* » (Deleuze 1996). La croissance en hauteur du peuplement a accumulé une grande quantité de feuillage au-dessus de la branche et la quantité de lumière disponible n'est plus suffisante pour qu'elle puisse maintenir son activité de production. Le bilan de carbone devient négatif. C'est l'interprétation contenue dans Figure 2. La Figure 7, d'après Kellomäki (1981) montre une observation du phénomène chez le Pin sylvestre. L'axe des abscisses est la quantité moyenne de lumière atteignant un arbre. L'axe des ordonnées est le ratio de la production de feuillage par la production de bois. Lorsque la lumière diminue, les branches tendent à produire des aiguilles au détriment de l'accroissement radial de l'axe. A gauche de la courbe, on trouve les branches en croissance ralentie.

Figure 7

Observation de la croissance des branches de pin sylvestre en fonction de la quantité de lumière qui atteint l'arbre d'après Kellomäki (1981).

Ordonnées : ratio de la production d'aiguille par rapport à la production de bois d'axe. Abscisses : quantité moyenne de lumière atteignant l'arbre (PTr).



Le vieillissement des branches est fortement influencé par la densité du peuplement. Ribeyrolles (1993) le montre pour l'apparition de la plagiotropie : les branches des arbres ayant crû dans des peuplements de forte densité deviennent plagiotropes plus rapidement que celles d'arbres ayant crû dans des densités faibles (dans son cas 200 tiges/ha). Il est d'ailleurs dommage que cet auteur n'ait pas observé la croissance des tiges en même temps que celle des branches. En effet, comme la densité du peuplement influe aussi sur le défilement de la tige (Saint-André *et al.* 1999b, Mc Donald & Hubert 2002), il devrait être possible d'établir un rapport statistique entre les dimensions de la tige et l'âge de la branche auquel la plagiotropie apparaît.

Mais, Ribeyrolles (1993) note également que dans les arbres de forte densité, les caractères qui traduisent le vieillissement morphologique des branches apparaissent dès les plus jeune stades de la branche, comme si la branche avait été affectée dès le stade de bourgeon.

Contrairement à la plagiotropie, la relation entre l'âge d'apparition du cerne de rupture et la croissance de la tige a été étudiée. L'Équation 1 est la relation statistique établie par

Mäkinen (1999) pour le Pin sylvestre. On constate que l'apparition du cerne de rupture est corrélée négativement au défilement de la tige : plus il est grand (grande densité de peuplement ou arbres récessifs), plus le cerne de rupture est produit tôt. La corrélation avec l'âge de l'arbre est positive, ce qui va dans le sens de la remarque de Gava (1973) au sujet de l'Epicéa commun selon laquelle l'espérance de vie des branches augmenterait avec la hauteur de l'arbre.

$$Ln(R_{BC}) = 3.9 \cdot 10^{-2} \cdot AGE_{B} - 1.5 \cdot 10^{-3} \cdot \frac{Ht_{B}}{DBH_{B}} + 1.7 \cdot 10^{-1} \cdot IR_{B} + 1.3$$

$$R^{2}=0.52 \text{ ; RMSE}=0.48 \text{ cernes}$$

R_{BC}: nombre de cernes dans la section transversale d'une branche compté entre son étalement et l'âge auquel est produit le cerne de rupture. AGE_B, Ht_B, DBH_B, IR_B: âge de l'arbre à la hauteur 1,30 m, hauteur de la tige, diamètre à 1,30 m sur écorce, largeur moyenne des cernes produits les 10 années précédentes, mesurés au de l'étalement de la branche

Mais deux aspects de l'Équation 1 sont très surprenants. Le premier est qu'elle ne contient que des variables décrivant la croissance de la tige. D'après la Figure 7, on s'attendrait à y trouver des variables en rapport avec l'environnement de la branche ou de l'arbre. Mäkinen (1999) a testé l'indice de fertilité et deux indices de compétition. Aucune de ces variables n'est significativement (au seuil de 10 %) corrélée avec le nombre de cernes que la branche produit entre son étalement et l'apparition du cerne de rupture (c'est à dire l'âge que la branche a atteint à ce moment). Un second aspect très surprenant de l'Équation 1 est que les dimensions de la tige qu'elle contient se réfèrent toutes à l'époque de l'apparition de la branche et non à l'époque contemporaine de l'apparition du cerne de rupture, ce qui nous renvoie directement à la remarque de Ribeyrolles (1993). Ces résultats semblent indiquer que certaines potentialités de la branche seraient déterminées dès l'époque de son étalement. Les études sur la dynamique de croissance des branches se sont concentrées sur les événements qui se produisent entre le débourrement du bourgeon et la mort de la branche. Les études cytologiques, concernant la morphogenèse de la branche, comme Hejnowicz & Obarska (1995), contiennent quant à elles peu d'informations concernant l'influence de l'environnement sur le processus. Bollman et al. (1996) confirment effectivement que la taille de la branche est fortement corrélée à celle du bourgeon, la taille du bourgeon étant elle-même corrélée à l'apport en cytokinines qu'il reçoit. Mais on ne sait pas ce qui régule l'apport hormonal. On reviendra sur ce point, d'une part dans le chapitre consacré au diamètre des branches vertes (§ 3.3.2.2.1), puis dans celui consacré à l'étude des relations branche-tige au pas de temps annuel (Chapitre 5).

Entre la production du cerne de rupture et la mort de la branche, un grand nombre d'années peuvent s'écouler. Cette période occupe en moyenne 34% de la vie de la branche chez le Douglas (Kershaw & Maguire 1990) et 21% chez *Cryptomeria japonica* (Fujimori 1975). Durant ces années, les branches ne peuvent plus exporter vers

la tige et ne contribuent plus à la croissance de l'arbre, même lorsque leur bilan de carbone est positif : les branches sont autonomes. Mais elles continuent à représenter un coût de maintenance pour l'arbre par leur activité respiratoire et leur transpiration, de sorte qu'elles peuvent même être considérées, comme parasites pour l'arbre. Leur croissance à ce moment est très faible. Pour qualifier cette période nous reprendrons l'expression de Kershaw & Maguire (1990) de « croissance imperceptible » (en Anglais : « Imperceptible growth »), car elle rend bien compte du problème rencontré par les expérimentateurs : les cernes sont trop fins pour pouvoir être mesurés par des appareillages conventionnels de type Ecklund. Dans notre contexte où on est amené à observer de grands échantillons afin d'en tirer des modèles généralisables, ceci représente un gros obstacle. En plus d'être fins, les cernes peuvent être très perturbés. Même en effectuant les mesures à partir de coupes microscopiques, les fusions de cernes (Larson 1994), courantes avec une croissance aussi faible, peuvent entraîner les expérimentateurs à commettre d'importantes erreurs de mesure. Mais ce n'est pas le cas chez tous les Conifères. Chez le Pin sylvestre, entre la production du cerne de rupture et la mort des branches, celles-ci croissent en diamètre de 2 mm au minimum, cette zone contenant 17 cernes au maximum (Mäkinen 1999), ce qui fait que la largeur de cerne à la base de la branche est de 0,11 mm au minimum, c'est à dire supérieure aux valeurs de Kershaw & Maguire (1990) et susceptible d'être mesurée avec les appareillages classique de type Ecklund. En ce qui concerne l'Epicéa commun, la situation n'est pas claire. D'un côté, Doussot (1996), étudiant des arbres d'un peuplement fertile de plaine, près de Nancy, indique au contraire qu'aucun cerne ne manquait à la base des branches, même après analyse microscopique. Mais on rencontre dans la littérature des allusions à des phénomènes qui se rapporteraient à la croissance imperceptible. Krause (1992), étudiant des arbres de plaine de la région de Lübeck constate qu'en dessous de 0,1 mm de largeur, les cernes tendent à se fusionner. Courbaud (1999), étudiant des Epicéas des Alpes, considère que la mesure des cernes de branches n'était pas possible. Spathelf (2003) note que les branches produisent des cernes fins avant de mourir. La fertilité et probablement d'autres conditions de croissance ont certainement un impact sur la croissance radiale de la branche.

La mort des branches intervient en fin de saison de végétation (à la fin de l'Eté et au début de l'Automne, Doussot 1999). C'est cette phénologie qui a suggéré à certains auteurs que la mort des branches seraient lié à l'alimentation en eau. Les vieilles branches auraient acquis une structure trop complexe pour résister à un déficit hydrique important. Elles cavitent durant la période sèche de l'été. Une seconde hypothèse fait appel au bilan de carbone de la branche : les branches meurent lorsque leur bilan devient négatif, c'est à dire quand leur production d'assimilats ne couvre plus la dépense qu'implique la respiration d'entretien (Sievänen *et al.* 1997, Bosc 2000). Une dernière hypothèse repose sur le pipe modèle : le contrôle par la sénescence de l'aubier (Sievänen *et al.* 1997). Chez *Pinus sylvestris*, on a en effet constaté expérimentalement que les cernes ne restaient pas dans l'aubier plus d'une certaine durée maximale. De plus, la mort d'une verticille correspond à la transformation en bois de cœur d'une partie de l'aubier. Selon le pipe model, l'occlusion d'un tuyau doit entraîner la mort des organes situés à ses deux extrémités.

1.3.2. La sylviculture

En ce qui concerne l'aspect sylvicole, nous nous limiterons aux peuplements monospécifiques équiennes, c'est à dire la « futaie résineuse ». Il s'agit ici d'une volonté de simplifier les conditions de croissance et non de rendre compte de la situation de la ressource en Epicéa commun. Si on prend l'exemple d'une région comme la Lorraine, le volume d'Epicéa commun traité selon cette sylviculture n'est pas négligeable (du moins avant 1999), mais l'autre moitié de la surface occupée par cette essence est constituée de mélange avec le Sapin pectiné (Abies alba Mill.). D'autre part, cette sylviculture, bien qu'apparemment plus simple que les futaies mélangées ou les futaies jardinées jurassiennes, s'est finalement avérée difficile de conduite. Lorsque le peuplement vieillit, le défilement des tiges croît jusqu'à des valeurs qui ne permettent plus les interventions sylvicoles et rendent les peuplement extrêmement fragiles au vent (Pardé 1984). La faible qualité des arbres, extrêmement branchus, issus de cette sylviculture les rend impropre aux usages les plus valorisants, de sorte que l'industrie française a été obligée d'importer malgré une production en volume qui aurait dû couvrir ses besoins (Conseil Supérieur de la Forêt 1994). Pour terminer, les dysfonctionnements écologiques, la chute de biodiversité et la dégradation des paysages dus aux grandes surfaces exploitées selon cette sylviculture ont entraîné une désaffection des planteurs. Par exemple, dans le Département des Vosges, l'Inventaire Forestier National n'a enregistré aucun reboisement en Epicéa commun entre ses deux campagnes de 1980 et 1992 (IFN 1992).

1.4. Qualité du bois de la ressource forestière sur pied : choix d'une méthode de traitement de la question

1.4.1. Formulation du problème

L'optimisation de la qualité du bois pose deux questions : ce qu'il faut faire pour les arbres d'aujourd'hui et ce qu'il faut faire pour préparer ceux de l'avenir. Notre travail se rattache à la première de ces deux questions. Pour les forestiers, réduire l'impact de la nodosité doit se faire par des décisions sylvicoles équilibrées, ménageant la croissance des arbres d'avenir. Pour les transformateurs, la question se pose d'affecter chaque grume à son usage le plus judicieux compte tenu de ses propriétés (Cown 1992). Des outils d'aide à la décision sont mis en place, afin d'aider dans leur choix sylviculteurs et transformateurs et de réduire les coûts des processus d'évaluation de la qualité du bois, en les automatisant. Dans les deux cas, l'aide à la décision doit se baser sur une description de l'état actuel de la nodosité de la grume, de l'arbre ou du peuplement. C'est là notre préoccupation. Le travail que nous allons présenter vise à mettre au point une méthode pour décrire les caractéristiques des bois ronds (bois abattus, écimés et ébranchés), connaissant certaines de celles de l'arbre au moment de sa récolte (Picard 1996).

1.4.2. Que modéliser : le nœud ou la branche ?

D'après ce que l'on vient de voir sur les rapports entre les branches et leur nœud, il y a deux facons de procéder. Le processus d'évaluation peut se baser sur une étude de la nodosité ou une étude de la branchaison. Une étude de la nodosité vise à établir des relations entre le nombre de nœud, leur taille, leur longueur et leur qualité et les facteurs édaphiques ou sylvicoles de la croissance. Les méthodes employées pour ces études peuvent être destructives comme les dissections de tige (Vestøl et al. 1999, Maguire & Hann 1987) ou non destructives comme les méthodes utilisant le scanner (Saint-André et al. 1999a) ou la tomographie (Björklund 1997). L'avantage de l'étude directe des nœuds est qu'on détecte aussi ceux qui sont complètement inclus dans le bois après l'élagage de la branche dont ils sont issus. L'inconvénient est que c'est un processus lourd, qui ne permet pas de traiter de grands échantillons, ou alors à des coûts d'étude importants. L'autre approche, consiste à étudier la branchaison (Colin 1992). C'est celle que nous avons choisie. On peut aisément estimer le nombre des branches, leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Ces données sont directement visible sur l'arbre. C'est une méthode légère qui convient pour de grands échantillons. Se baser sur la branchaison n'exclue pas totalement d'étudier la nodosité, car il faut une relation entre la taille de la branche et celle du nœud. Mais des travaux précédents ont montré que les relations entre dimension des branches et des nœuds étaient suffisamment étroites pour que des modèles simples comme celui de Daquitaine (1995), dans lequel le nœud est décrit par un tronc de cône et un cylindre, donnent de bons résultats.

1.4.3. Les méthodes disponibles

Nous sommes dans la position d'un gestionnaire qui cherche à se faire une idée de la nodosité des arbres qu'il a devant lui au moment de l'inventaire de son peuplement. De façon générale, on va essayer d'obtenir une image de l'anatomie interne des troncs. La modélisation et la simulation à l'aide de logiciels informatiques ont été les méthodes privilégiées pour obtenir cette image (Salas-González 2001, Leban et al. 1997, Saint-André et al. 1997, Houllier & de Reffye 1996, Mäkelä et al. 1997, Courbaud et al. 1997, Petersson 1998, Vestøl et al. 1998, Méredieu 1994, Colin 1992). Dans cette partie, nous allons présenter les voies de recherches qui nous étaient accessibles quand nous avons commencé notre travail, celles que nous avons choisies et nos raisons. Cette présentation des méthodes de modélisation disponibles ne se veut donc pas exhaustive. Nous n'entrerons pas non plus dans les débats sur la classification de ces méthodes. Quasiment tous les termes employés dans le domaine de la modélisation des plantes ont des sens très variables selon les auteurs, de sorte qu'on peut considérer qu'il n'existe pas de classification des modèles. Par exemple, Baldwin et al. (1993), Baldwin et al. (2001) ou Mäkelä et al. (2000) emploient le terme « growth and vield models » pour désigner les modèles qui ont évolué à partir des méthodes statistiques développées pour prédire l'accroissement des peuplements forestiers. Mais d'autres méthodes permettent d'obtenir les mêmes résultats et sont donc aussi des modèles de croissance et production. En ce qui nous concerne, pour désigner le modèle dont nous sommes partis (produit par Colin 1992 et que nous désignerons dans la suite sous le nom de modèle FOREST), nous avons préféré le terme « modèle statistique ». De même pour le terme architecture et ses dérivés. Ce terme peut être employé au sens strict pour désigner les modèles mis en place d'après la méthode architecturale définie par Hallé et al. (1978), utilisant les

notions qualitatives résumées dans Barthélémy (1989). Ces modèles sont qualifiés par Kurth & Sloboda (1997) de « modèles proches de la Botanique ». Dans l'optique de relier entre elles les connaissances acquises par les différentes méthodes de modélisation, le sens du mot architecture a été étendu à tous les modèles qui décrivent la structure topologique de l'arbre (Houllier & de Reffye 1996, de Reffye *et al.* 1997, Kurth & Sloboda 1997), ce qui inclut par exemple les « *L-Systems* ». Pour notre part, nous avons très peu fait appel aux notions topologiques, qu'elles soient issues de la méthode architecturale ou d'une autre. Dans la suite, nous parlerons donc de « morphologie » du houppier ou des branches, terme qui n'a pas de connotation méthodologique particulière.

Notre problème est d'obtenir une image de la nodosité d'un peuplement à partir de sondages sur quelques arbres. Suivant Mäkelä *et al.* (2000) qui proposent de classer tous les modèles existants sur un continuum en fonction de leur finesse de description des mécanismes physiologiques de la croissance, nous avons distingué les méthodes de modélisations existantes en deux groupes : celles qui obtiendront cette estimation en reconstituant l'histoire du peuplement de son origine au moment où on l'observe et celles qui essayent de construire une « photographie », sans se préoccuper de l'histoire du peuplement. Le premier groupe représente les méthodes dans lesquelles on essaye d'exprimer un ou plusieurs des processus physiologiques de la croissance des arbres et des peuplements. Le second groupe contient les méthodes purement statistiques comme le modèle FOREST (non mentionné dans le Tableau 1, car c'est un module à l'intérieur du simulateur WinEPIFN).

Tableau 1Liste des modèles de croissances examinés

Nom du modèle	Espèce	Auteur
LIGNUM	Pinus sylvestris	Perttunen et al. (1996)
PTAEDA2	Pinus taeda	Baldwin <i>et al.</i> (1993)
MAESTRO	Pinus taeda Pseudotsuga menziesii	Baldwin <i>et al.</i> (2001)
PIPEQUAL	Pinus taeda	Baldwin <i>et al.</i> (1993)
HYDRA		Früh (1997)
AMAPPara	Pleins!	de Reffye <i>et al.</i> (1997)
WinEPIFN	Picea abies Pseudotsuga menziesii	Leban et al. (1997)
EMILION	Pinus pinaster	Bosc (2000)
ShX	Picea abies	Deleuze (1996)
SIMCOP	Picea abies Pseudotsuga menziesii	Ottorini (1991)
GPM		Breckling (1996)

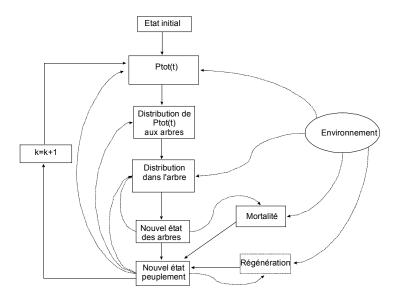
Les modèles qui essaient de reproduire le fonctionnement de l'arbre ou du peuplement entrent dans la catégorie des « *Bottom-up approaches* » (littéralement : « du bas vers le haut ») de Jarvis (1993) ou aussi « modèles à base écophysiologique » (en anglais : « *process-based models* »). Dans la Figure 8, on a représenté le schéma général de ces modèles d'après Mäkelä *et al.* (2000), qui peut-être comparé avec la chaîne de modèles statistiques « du plant à la planche » de la Figure 1. Le modèle à base écophysiologique est foncièrement itératif et contient une variable temporelle, alors que la chaîne statistique ne décrit que l'état final du peuplement et n'est donc pas itérative. Les modèles à base écophysiologiques décrivent les différentes échelles de fonctionnement des arbres. A l'échelle des organes (en général, aiguille et branche), on étudie les mécanismes physiologiques de l'arbre (photosynthèse, respiration, évapotranspiration, répartition des assimilats). Les modèles pour les organes sont ensuite intégrés pour former un arbre et les arbres des peuplements. Ces modèles se concentrent en général sur un aspect de la physiologie de l'arbre, ce qui donne les 4 catégories de modèles suivantes :

• Modèles mécaniques: on y explique la taille de la branche (longueur et diamètre) et son orientation dans l'espace par la contrainte que son accroissement en biomasse et que l'environnement (compétition, climat) font peser sur son axe, assimilé à une poutre attachée par une de ses extrémité au tronc et libre de l'autre (Castéra & Morlier 1991, Castéra & Fournier 1998). L'aspect du fonctionnement de l'arbre qui est décrit est la réaction de cet axes aux contraintes. Les caractères de la branches qui sont décrits sont sa biomasse, son orientation dans l'espace, les caractéristiques mécaniques de son bois (modules d'élasticité et de rupture), la production et la répartition du bois de compression

- Hydraulique : ces modèles essaient de reproduire les transferts hydriques au sein de l'arbre. La branche et les ramifications qu'elle porte sont considérées comme un réseau hydraulique, dynamique, formé de segments dont on modélise les conductances ainsi que les échanges avec le milieu.
- Bilan de carbone : modèles qui reproduisent la production d'assimilats par le houppier, leur exportation vers la tige et la croissance résultante de celle-ci (Deleuze & Houllier 2002, Deleuze & Houllier 1995, Sievänen *et al.* 1988). Soit on y décrit le houppier comme un compartiment sans individualiser les branches (Deleuze 1996), soit on décrit les caractères de la branches en rapport avec l'activité photosynthétique (accroissement de biomasse, surface d'aubier). De même, l'environnement est appréhendé essentiellement au travers de la compétition pour la ressource lumineuse
- Modèles architecturaux : ces modèles reposent sur deux mécanismes de fonctionnement de l'arbre. Au sens propre, ces modèles décrivent le fonctionnement du méristème apical des axes d'un arbre. L'activité principale de ce méristème consiste à produire des entre-noeuds : une portion d'axe contenant des bourgeons axilaires. C'est donc le processus de ramification qui est décrit : mise en place des différentes catégories d'axes, agencement dans l'espace nombre et longueur. Pour l'Epicéa commun on trouvera l'étude de Ribeyrolles (1993). Il existe de nombreux modèles architecturaux variant entre eux par la méthode de formalisation de la structure qu'ils emploient. Ces méthodes forment des «langages » dédiés à la description des plantes, dont on trouvera une synthèse dans Kurth (2000) : méthodes inspirées de l'architecture des végétaux (Rey et al. 1997) ou des L-systems (Kurth & Sloboda 1997). Pour doter les axes simulés (tronc et branches) d'un diamètre, un second mécanisme de croissance a été incorporé afin de décrire la répartition des assimilats (de Reffye et al. 1997), de sorte que ces modèles sont aujourd'hui assez proches des modèles de bilan de carbone.

Figure 8

Mécanisme général d'un modèle à base écophysiologique d'après Mäkelä *et al.* (2000). → : Trajet des données dans le modèle. → : Modification des paramètres des modules d'un niveau par les sorties d'un niveau inférieur (rétrocontrôle) et action des facteurs édaphiques. K : pas de temps quelconque. Ptot(t) : production totale de carbone au pas k.



Les modèles dans lesquels on essaie de construire une « photographie » du peuplement sont les modèles statistiques comme ceux de Colin (1992) ou Méredieu (1999). Ils entrent dans la Top-down classe des approaches » (littéralement « du haut vers le bas ») de Jarvis (1993). Ces modèles sont bien adaptés pour décrire des peuplements entiers. On les a perfectionnés pour décrire des arbres puis les organes de l'arbre. Dans cette classe de modèle, le fonctionnement de l'arbre n'est pas ignoré mais implicite : on considère qu'il est à l'origine des corrélations de tailles entre les organes que l'on s'attache à quantifier dans le modèle. Par exemple, dans peuplement d'Epicéa, la compétition affecte la croissance en diamètre des tige. Elle affecte donc le défilement. D'autre part, la compétition affecte aussi la croissance du houppier. Il en résulte une corrélation entre défilement de la tige et certaines caractéristiques du houppier.

Dans les inventaires forestiers pratiqués en France, on ne connaît pas l'histoire sylvicole des peuplements. Mais si la compétition génère une corrélation entre défilement des tiges et certaines caractéristiques de branchaison, son expression dans le modèle peut être remplacée par le défilement.

L'avantage des modèles statistiques est que les variables d'entrées peuvent être choisies parmi des caractères de l'arbre aisément mesurables. Du point de vue de la construction du modèle, il est alors possible de mesurer un grand nombre d'arbres et de peuplements. Du point de vue de l'utilisation, la mise en œuvre de la méthode d'évaluation fait appel à des données accessibles aux forestiers. Il est ainsi envisageable d'interfacer ces modèles avec les bases de données de l'Inventaire Forestier National (Salas-González et al. 2001). C'est pourquoi les précédents travaux sur la modélisation de la branchaison et la qualité du bois de l'Epicéa commun ont été statistiques (Colin 1992, Daquitaine 1995, Saint-André et al. 1999b). Ainsi, à la chaîne de production du bois qui intègre sylviculture et transformation et que nous avons décrite dans la Figure 1 (Page 6), on a pu faire correspondre une chaîne de modèles statistiques, qui permet une évaluation de la qualité aux différentes étapes du processus de production du bois (Leban 1995). Pour ce qui concerne Picea abies, en France, cette chaîne de modèles est implémentée dans le logiciel WinEPIFN (Leban et al. 1998). Les caractéristiques dendrométriques des peuplements et des arbres, enregistrées par les gestionnaire fournissent une description de la tige. De celle-ci on obtient une description du houppier et des branches, ce qui permet de reconstruire la nodosité. Le modèle statistique de Colin (1992) est l'élément de cette chaîne de modèles qui accepte comme entrées les dimensions de la tige et fournit en sorties les données de branchaison qui sont ensuite acceptées par le modèle de nodosité. C'est cet élément de la chaîne que nous allons tenter d'améliorer. On trouvera donc le modèle de Colin (1992), désigné dorénavant sous le terme de modèle FOREST, brièvement résumé au §1.5 ci-dessous et détaillé au §3.1.2.

Les deux inconvénients des méthodes statistiques ont la même origine dans la nature de la méthode. Ces logiciels sont faits pour réaliser une photographie de l'état actuel du peuplement à partir d'un sondage sur quelques arbres. Même si aujourd'hui on peut obtenir des représentations très détaillées de la morphologie externe de l'arbre, de son anatomie interne et des produits qui peuvent en être tirés, le manque de représentation explicite des mécanismes de la croissance de l'arbre entraîne deux conséquences. Tout d'abord, ces méthodes sont peu extrapolables. Par exemple Houllier (1994) estime que le modèle FOREST ne doit être employé que pour des arbres de 40 à 100 ans. Et d'après Daquitaine (1995), il vaut mieux qu'ils soient vosgiens. En dehors de ces classes d'âge et de cette aire géographique, on court le risque d'obtenir des sorties aberrantes. On attend en général d'un modèle qu'il soit valide sur un domaine suffisamment important pour justifier l'effort de modélisation. La nécessité de multiplier les efforts de recalibrage peut entraîner à devoir changer de méthodes. D'autre part, un second problème avec les modèles statistiques concerne la philosophie de la modélisation. Le but final est d'interfacer, dans la pratique, en une seule chaîne de production du bois les processus de croissance de l'arbre (le côté « Sylviculture » de la Figure 1) avec les processus de transformation (Figure 1). Or, précisément, les méthodes statistiques, en progressant dans la précision des sorties du côté « transformation » de la chaîne de production du bois ont tendance à laisser de côté le problème, qui intéresse les sylviculteurs, de « comment obtenir le billon de la qualité désirée ? » (Houllier et al. 1993, Mäkelä et al. 1997).

Du côté des « *Bottom-up approaches* », l'avantage est la finesse de description qu'on peut obtenir pour un arbre. Mais ces méthodes ont trois inconvénients majeurs. Le premier est que la finesse de description de l'arbre entraîne des temps de calcul très longs, croissant avec l'âge de l'arbre (Barczi *et al.* 1997). Un second problèmes est que certains modèles utilisent comme données d'entrées des mesures difficiles à réaliser dans le contexte de l'inventaire forestier (Mäkelä *et al.* 2000), entre autre : extinction de la lumière dans la canopée (Courbaud 1997), surface foliaire (difficile à estimer chez les Conifères). Ces mesures exigent des protocoles difficiles à mettre en œuvre pour un nombre de peuplements aussi grand que ce qu'exige la constitution d'un échantillon représentatif de la ressource forestière. Dans certaines situations, des paramètres ayant une signification biologique ne peuvent être définis, par manque de connaissance dans le domaine (Mäkelä *et al.* 2000). Ces modèles semblent moins susceptibles de comportements aberrants lorsqu'on change les conditions de croissance ou le scénario sylvicole. C'est plutôt lorsqu'on intègre les différents niveaux d'observations que de tels comportements peuvent apparaître : par exemple les modèles de production des assimilats fonctionnent à l'échelle de la feuille et à des pas de temps de l'ordre de quelques heures qu'il faut intégrer sur des échelles de mois ou d'années pour prédire la croissance du peuplement. C'est pourquoi, Mohren & Burkhart (1994) estiment qu'en l'état, ces modèles ne sont pas utilisables dans les problématiques de gestion forestière.

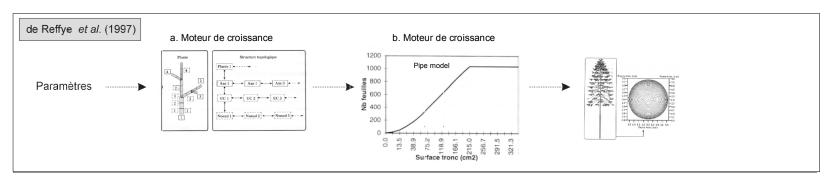
Pour surmonter les difficultés inhérentes à chaque approche, les modélisateurs se sont orientés vers le développement de modèles que nous appellerons « combinés » (« aggregated models », Mäkelä et al. 1997, « hybrid models » Mäkelä et al. 2000). La Figure 6 représente ce qu'on entend par modèles combinés à l'aide de deux cas que nous avons simplifiés pour la clarté de l'exposé. Un premier cas est celui des « structural-

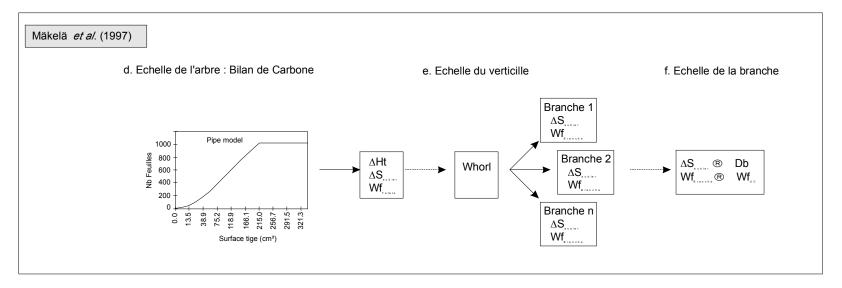
functionnal models », dans lesquels, la structure de l'arbre (nombre d'axes de chaque ordre, longueur) est générée par les techniques découlant de l'architecture des végétaux tandis que le croissance radiale est obtenue grâce à des modèles à base écophysiologique (Kurth & Sloboda 1997, Houllier & de Reffye 1996, de Reffye et al. 1995). La Figure 9 (9a à 9c) représente le modèle de Reffye et al. (1997). Dans la Figure 6a, on a la topologie de l'arbre telle qu'elle peut être produite par un simulateur architectural. On sait tous les organes qui constituent le houppier (branches, organes reproducteurs), les relations qu'ils ont entre eux (qui porte qui ?) et leur longueur qui découle du fait que l'on a simulé les entre-nœuds. Cette représentation n'intéresse pas les forestiers ou les transformateurs du bois, car elle ne contient aucune indication sur la croissance radiale et donc le volume de la tige. C'est la partie écophysiologique du modèle combiné, basée sur le Pipe model qui permet d'obtenir une représentation de l'arbre dans laquelle les axes ont un volume et les sorties désirées par les forestiers et le transformateurs. Dans un second type de modèles combinés, on combine un modèle statistique avec un modèle à base écophysiologique (Deleuze 1996, Mäkelä et al. 1997, Baldwin et al. 2001). Dans les Figure 9d à f, on a représenté la solution de Mäkelä et al. (1997). C'est une représentation simplifiée, car on n'y a pas figuré le modèle assurant la remonté de la base du houppier. Ce modèle reproduit la structure hiérarchique d'un arbre. Un modèle de bilan de carbone, basé sur le pipe model, construit une tige de Pin sylvestre à laquelle il alloue une biomasse foliaire totale et une surface d'aubier. Le modèle de verticille est statistique : à partir de la surface d'aubier du verticille transmise par le modèle de tige, il calcule celle de chaque branche et il répartit la biomasse foliaire totale du verticille entre les branches. Au niveau le plus bas, un modèle statistique de branche, utilise des relations allométriques pour calculer le diamètre basal de la branche à partir de la surface d'aubier et répartit la biomasse foliaire de la branche le long de celle-ci. Le modèle de Mäkelä et al. (1997) permet in fine d'obtenir les mêmes sorties que le modèle FOREST : nombre de branches, diamètre basal, angle d'insertion et position de la base du houppier. Un autre type de modèle combinant modèle à base écophysiologique et modèle statistique est celui qu'a présenté Deleuze (1996). C'est à ce dernier modèle que nous nous sommes intéressés et il sera présenté en détail dans le Chapitre 5. En effet pour le moment, c'est seulement un mécanisme de croissance de la tige qui utilise une fonction statistique pour la croissance en hauteur et un modèle à base écophysiologique pour la croissance radiale mais qui ne donne aucun renseignement sur le houppier qui est considéré comme un compartiment. On ne connaît que la hauteur de sa base et la biomasse foliaire totale.

Figure 9

Représentation simplifiée de deux exemples de modèles combinés. En haut un « *structural-functional model* » (de Reffye *et al.* 1997). En bas un modèle combinant un modèle de bilan de carbone avec un modèle statistique (Mäkelä *et al.* 1997).

ΔHt : accroissement annuel en hauteur de la tige ; ΔS_{Aubler} : variation annuelle de la surface d'aubier de la tige ; Wf_{Total} : biomasse foliaire totale supportée par la tige ; Whorl : modèle calculant la variation de surface d'aubier cumulée des branches du vertilicille et la répartissant entre les branches (*idem* pour la biomasse foliaire du verticille) ; Wf_{Branche} : biomasse foliaire des branches ; Db : diamètre basal des branches ; Wf_{uc} : biomasse foliaire dans chaque UC d'une branche.





Dans notre travail, nous ne traiterons pas de la croissance de la tige. Celle-ci est supposée fournie par un modèle statistique. Il est intéressant de conserver un modèle statistique pour cette partie du modèle arbre, car les fonctions statistiques de croissance en hauteur et diamètre du peuplement ou de l'arbre peuvent être utilisées comme contraintes sur les modèles écophysiologiques afin de les intégrer au niveau de l'arbre puis du peuplement (Baldwin *et al.* 2001). Nous emprunterons des méthodes dérivées de celles des modèles architecturaux pour mettre en place la partie de la structure du houppier qui nous intéresse : le verticille. Nous essaierons ensuite de déterminer si les modèles à base écophysiologiques peuvent être utilisés pour décrire, non seulement l'état actuel des branches, mais aussi les processus par lesquels elles ont acquis leurs caractéristiques actuelles. Malheureusement, l'état actuel des travaux sur la modélisation de la branchaison ne permet pas encore d'envisager de relier entre eux tous les aspects de la vie de l'arbre. C'est par exemple le cas pour le fonctionnement hydrique. Ces modèles employant un formalisme incompatible avec le nôtre et s'intéressant à des variables différentes pour décrire le houppier n'ont pu être considérés.

1.5. Démarche de modélisation et hypothèses de départ

Les caractéristiques de la branchaison qui sont jugées importantes dans notre contexte et que l'on cherche à prédire, sont résumées dans le Tableau 2. Dans la chaîne de modèles « du plant à la planche », nos sorties sont des entrées pour les modèles de qualité du bois. Dans la colonne de gauche, on a mis le paramètre de branchaison que nous souhaitons obtenir en sortie à l'issue de notre travail. Dans colonne de droite, on a mis les modèles de qualité des Bois dans lesquels le paramètre de branchaison interviendra. Le diamètre basal et l'angle d'insertion servent à calculer la forme du nœud, c'est à dire le trajet de la partie de la branche incluse dans le tronc, de la moelle de la tige à l'écorce de la tige. Ces deux caractères interviennent aussi dans le calcul du KAR (« Knot Area Ratio ») qui est la surface de nœud visible sur une pièce de bois. Le calcul du KAR suppose de simuler un plan de sciage en plus du diamètre et de l'angle d'insertion des branches. Il semble que l'impact de l'angle d'insertion sur le KAR soit faible à négligeable (Daquitaine comm. pers. 1997), mais cela reste à confirmer.

Tableau 2Les Paramètres de la branchaison que nous essaierons de prédire et les paramètres de qualité des bois qu'ils serviront à calculer.

Paramètre de branchaison	Paramètre de Qualité des bois
Nombre de branches	Nombre de nœuds Propriétés mécaniques des pièces
Diamètre basal des branches	Forme des nœuds KAR
Angle d'insertion	Forme des nœuds KAR
Position de la base du houppier	Délimitation des zones de nodosité dans la grume : zone sans nœuds, zone de nœuds sains, zones de nœuds adhérent Position et quantité de bois juvénile dans la grume

Dans la perspective de coupler nos modèles avec les données de l'IFN (Colin 1992, Houllier & Leban 1991), les données de départ de notre travail sont celles contenues dans les inventaires forestiers. On pense plus particulièrement à l'Inventaire Forestier National, mais aussi aux inventaires d'aménagement réalisés par les forestiers eux-mêmes. Il nous semble souhaitable que nos modèles ne contiennent que les données communes à tout inventaire qu'il ait été exécuté par des gestionnaires privés, publiques ou l'IFN. Nous considérerons que le peuplement est décrit par sa hauteur dominante et sa densité au moment de l'inventaire. D'autres données sont parfois recueillies. L'Inventaire Forestier National a procédé à des sondages des types de sol et de la végétation. L'Office National des Forêts dispose de son propre réseau de stations météorologiques. A part les données météorologiques, les autres relevés ne font pas l'objet de protocoles systématiques et standardisés. Ils ne peuvent donc pas être pris en compte comme entrées de nos modèles. La sylviculture n'est pas connue : densité initiale, nombre des éclaircies et intensité sont considérées comme des données inaccessibles. Contrairement à l'inventaire forestier suédois qui fonctionne en partie grâce à un réseau de placettes permanentes, dans lesquelles la sylviculture est connue, l'IFN n'utilise que des placettes semi-permanentes ou temporaires et ne recueille

comme données historiques que l'accroissement en hauteur des 5 dernières années. Ceci entraîne deux contraintes importantes dans la démarche de modélisation, sur lesquelles il faut nous arrêter : (i) on ne peut pas prendre en compte le scénario sylvicole ; (ii) on se limitera aux modèles arbres indépendants des distances.

L'inconnue sur le scénario sylvicole a pour effet d'exclure d'utiliser les modèles dynamiques qui essaient de reconstituer le fonctionnement de l'arbre et du peuplement jusqu'au moment de l'inventaire. Or les modèles à base écophysiologique, architecturaux et mécaniques sont par définition dynamiques (comparer la Figure 1 p 6 avec la Figure 8 p 18). On est donc face à une contradiction : pour stabiliser les modèles statistiques, certains aspects déterminants du fonctionnement de l'arbre ne peuvent plus être traités de manière implicite, il faut les exprimer dans les modèles. Par exemple, Houllier & de Reffye (1996) montrent l'importance de prendre en compte la topologie de l'arbre, c'est à dire la description de sa structure, comme dans les modèles architecturaux. Mais pour y arriver, il faudrait que nos modèles statistiques deviennent plus dynamiques. Dans la suite de notre travail nous aurons a trouver une solution à cette contradiction. Certains auteurs comme Salas-González et al. (2001) utilisent les connaissances disponibles sur la sylviculture pour bâtir un scenario moyen. C'est une démarche risquée, la sylviculture variant de manière importante entre les régions. Par exemple, on peut obtenir un volume de bois équivalent en fin de rotation en pratiquant de 5 éclaircies d'intensité faible comme dans la table de production d'Eriksson (1976) ou 3 claircies d'intensité forte, comme dans celle de Décourt (1972). Même à l'intérieur d'une région, à une époque donnée, il y a de nombreuses variantes autour du scenario moyen en fonction du matériel génétique, des objectifs du sylviculteur et des conditions du milieu (exposition au vent, pente, neige, fertilité du sol). La sylviculture varie aussi de manière très importante dans le temps. En Grande-Bretagne, Mc Donald & Hubert (2001) montrent comment la densité initiales des plantations d'Epicéa de Sitka a constamment diminué entre 1946 et 1991, l'écartement initial passant de 1,50 m à plus de 2 m. De même, dans cette période, la hauteur à laquelle est effectuée la première éclaircie a connu d'importantes variations entre 7 m et 12 m. Introduire des scénarios sylvicole dans la démarche de modélisation risque ainsi d'augmenter la variance résiduelle. D'autre part, Salas-González et al. (2001) s'intéressaient à la principale région de production de l'essence qu'ils étudiaient (le Pin maritime dans les Landes), alors que nous nous intéressons à une ressource recouvrant une aire vaste en France. On cherchera donc à ce que les modèles produits soient au moins transposables à d'autres régions et au mieux extrapolables. Or, on peut craindre, que la prise en compte de la sylviculture n'entraîne un manque d'extrapolabilité des modèles

Une conséquence importante de ne pas prendre en compte la sylviculture est que nous ne connaissons pas l'évolution de la densité du peuplement, ni les éclaircies qu'il a subies. Nous ne pouvons donc rien supposer sur le nombre de compétiteurs qu'un arbre a eu, ni à quelle distance ils se trouvaient et on ne peut pas se faire une idée de son environnement local (par exemple en terme de la quantité de lumière accessible à une hauteur donnée dans le houppier). On doit donc se limiter aux modèles arbres indépendants des distances.

Etant donné les entrées possibles pour nos modèles et la méthode choisie pour les construire, nous ferons reposer notre travail de modélisation sur la conclusion de Colin (1992) :

« Quel que soit l'âge d'un arbre et les conditions de sa croissance, il existe des allométries entre la tige et le houppier qui permettent de calculer les caractéristiques principales de la branchaison à partir de la donnée de la hauteur et du diamètre de la tige. »

En résumé, selon Colin (1992), la qualité du bois d'un peuplement d'Epicéa commun peut être estimée en connaissant le triplet (Hauteur tige, diamètre tige, Age peuplement). Deux arbres ayant connu des croissances identiques auront un houppier vert occupant la même longueur de tige, des branches de diamètre basal et d'angle d'insertion identiques en moyenne (Colin 1992). Deux arbres de même âge, mais différant entre eux par la hauteur et le diamètre de leur tige auront des houppiers homothétiques. Il n'y a pas d'effet de taille dans la branchaison de l'Epicéa commun (Cannell 1974).

Dans la suite, nous avons exprimé cette notion sous le terme de relation « branche-tige », c'est à dire une relation statistique entre les caractères utilisés pour décrire les branches et les dimensions de la tige. Comme expliqué cidessus, elle n'a été pour l'instant que mesuré sur les dimensions finales des arbres. Nous ne connaissons pas son déterminisme.

1.6. Objectifs

Nous partirons du modèle du houppier de l'Epicéa commun (modèle « FOREST »), présenté par Colin (1992). Nos objectifs restent aussi les mêmes : définir une méthode qui, partant des données d'inventaires forestiers, permettrait de fournir, pour la partie de la ressource non observée, une estimation des caractéristiques moyennes de la branchaison et de la variabilité autour de ces tendances. Le modèle produit doit pouvoir s'insérer dans la chaîne « du plant à la planche » à la même position que le modèle FOREST et alimenter les modèles de qualité des bois. L'amélioration qu'on espère obtenir par rapport au modèle FOREST porte sur la finesse de description de la branchaison et la stabilité du modèle du houppier. Pour ce qui concerne la finesse de description du houppier : on ne se contentera plus de prédire les caractéristiques moyennes des branches d'un verticille, on essaiera d'exprimer leur variabilité. En ce qui concerne la stabilité des modèles statistiques, notre but est de limiter les comportements aberrants lorsqu'on sort du domaine de calibrage du modèle de houppier. Pour atteindre ces objectifs, nous avons d'une part essayé d'observer des aspects de la branchaison de l'Epicéa commun que les études préliminaires avaient laissés de côté, comme la branchaison des arbres âgés. D'autre part, nous avons considéré qu'en fin de compte, seule l'intégration dans les modèles statistiques de connaissances provenant des autres méthodes d'analyse de la branchaison pourraient en assurer la stabilisation. Nous avons ainsi essayé de nous inscrire dans la « Top-down approach » de Jarvis (1993) et essayé de déterminer où il était possible d'améliorer la description des mécanismes de croissance de l'arbre, sous-jacents dans le modèle statistique. Dans le cadre d'une liaison entre nos travaux et l'inventaire forestier, le choix de la méthode à adopter pour améliorer la description des mécanismes de croissance de l'arbre est soumis aux conditions suivante : (i) minimiser le nombre de modèles nécessaires dans la chaîne de simulation de la branchaison, afin de limiter les phénomènes de propagation d'erreurs ; (ii) minimiser le nombre de paramètres à entrer dans la chaîne ; (iii) choisir des paramètres d'entrées pour le modèle qui soient mesurables sur de grands échantillons.

Encadré 1

l'échantillon de Colin (1992) était trop réduit pour permettre d'explorer toute la variabilité de la relation statistique qui relie les caractéristiques du houppier aux dimensions de la tige

Quel fraction de la ressource faudrait-il échantillonner pour obtenir un échantillon qui permette d'observer toute la variabilité de ces allométries?

D'autres prédicteurs que les seules dimensions de la tige sont peut-être nécessaires pour évaluer les caractéristiques de la branchaison, ce qui n'était pas apparu dans l'échantillon de Colin (1992).

Quels seraient ces prédicteurs?

Permettraient-ils de produire des modèles utilisables dans le contexte de l'inventaire forestier, c'est à dire dont les paramètres d'entrée sont en nombre réduit et accessibles par les gestionnaires?

La méthode statistique constitue elle-même une limite ?. Obtenir des modèles demandant moins de recalibrages n'est possible que si l'on explicite mieux les mécanismes relais entre la croissance de la tige et celle du houppier.

Quelles connaissances pertinente du point de vue de la fiabilité des modèles et compatible avec le contexte de l'inventaire forestier faudrait-il introduire pour améliorer les modèles statistiques : développement architectural de l'arbre, écophysiologie, contraintes mécaniques?

Dans l'Encadré 1, on a résumé les questions initiales soulevées après le travail de Colin (1992). Leur traitement nous a conduit à développer quatre axes, autour desquels ce travail s'articule : (i) déterminer si tous l'éventail de variabilité de la relation branche-tige à l'échelle des Vosges a bien été observée ; (ii) améliorer la description de la variabilité des caractères de la branchaison dans un arbre vosgien ; (iii) étudier le domaine de validité des relations statistiques établies pour les arbres vosgiens en comparant les données vosgiennes à des données d'autres régions ; (iv) améliorer notre compréhension de la relation branche-tige.

Compléments d'observations sur la relation branche-tige chez les arbres vosgiens

En premier lieu, les travaux initiaux sur la branchaison de l'Epicéa commun se sont basés sur des échantillons vosgiens qui avaient pour objectif d'être représentatifs de la ressource forestière sur pied pour cette essence, dans

cette région. Ceci paraît logique, étant donné le contexte de notre travail. Le problème est que, dans les Vosges, la majorité des peuplements est jeune et plantée sur des sites de fertilité moyenne. Ce genre d'échantillonnage aboutit alors à observer un éventail étroit de conditions de croissance. Les arbres de plus de 60 ans ou de plus de 30 cm de diamètre à 1,30 m étaient sous-représentés dans l'échantillon initial (Colin 1992). Il n'est pas évident que cet éventail restreint soit suffisant pour diagnostiquer la variabilité des relations « branche-tige ». Nous essaierons donc d'observer des arbres issus de conditions de croissance différentes : arbres vieux et arbres issus de sites de haute fertilité, afin de déterminer si on constate les mêmes relations entre les paramètres décrivant le houppier et ceux décrivant l'arbre et le peuplement.

Améliorer la description de la variabilité des caractères de la branchaison dans un arbre vosgien

Dans le modèle FOREST, toutes les branches d'un verticille simulé ont le même diamètre basal et le même angle d'insertion. Ainsi une partie importante de la variabilité des descripteurs de la branchaison n'est pas accessible. Or le matériau bois est hétérogène et la variabilité des caractéristiques des branches y est pour beaucoup. Celle-ci ne peut-être négligée, sous peine d'importantes erreurs par exemple, lors de la classification des bois reçus en scierie (Spånberg 1999). Nous avons donc essayé d'appliquer à l'Epicéa commun les techniques de modélisation de la variabilité développées pour d'autres essences comme le Chêne sessile (Loubère 1996) ou le Pin laricio (Méredieu *et al.* 1998)

Possibilité de transposer les modèles dans d'autres régions

Actuellement, l'aire géographique sur laquelle un modèle peut être considéré comme adéquat nous est inconnue : un massif, une région forestière nationale définie par l'IFN, une région administrative comme la Lorraine ? L'examen de la littérature suggère que les relations branches-tige décrites par Colin (1992) pour des arbres vosgiens pourraient se retrouver dans d'autres régions. L'étude de Daquitaine (1995) en a apporté la confirmation tout en faisant apparaître les limites du modèle. En étudiant des arbres de la région Midi-Pyrénées Daquitaine (1995) a montré que l'on pouvait effectivement utiliser le système de modèles de Colin (1992) pour modéliser leur branchaison, mais que les modèles qu'on obtenait différaient significativement de ceux des arbres vosgiens par les valeurs de leurs paramètres. La raison de cette différence entre les paramètres des deux régions n'a pas pu être établie à partir des seules données d'inventaire. On a été amené à se poser la question de l'existence d'un niveau de variabilité régional des caractères de la branchaison. D'un côté, l'existence d'une variabilité entre les régions ne serait pas surprenante, car on retrouverait le phénomène d'émergence des propriétés des systèmes biologiques lorsqu'on change d'échelle. D'un autre côté, on a pu mettre en évidence de sérieuses limites au modèle de houppier de Colin (1992) pour la région même pour laquelle le modèle a été construit. Lorsqu'on a appliqué le modèle aux arbres vosgiens, on a constaté une chute de la qualité des prédictions lorsque le diamètre et la hauteur de la tige augmentent, la grande taille des arbres pouvant être la conséquence d'une durée de rotation importante ou d'une haute fertilité du site. Il semblerait plutôt que ce modèle de houppier présenterait un mauvais comportement en extrapolation, indépendamment de l'origine géographique des arbres étudiés. Phénomène d'émergence ou mauvais comportement du modèle ? La littérature ne peut pas nous apporter d'indications a priori. D'un auteur à l'autre, les différences entre protocoles de mesures, méthodes de modélisation et sorties recherchées permettent, au mieux de porter une appréciation qualitative sur le problème. Par exemple, de nombreuses provenances d'Epicéa commun ont été comparées dans le cadre des programmes d'amélioration, mais la mesure des caractères de branchaison ne prend souvent pas en compte les différences de croissances. On arrive ainsi à des conclusions contradictoires. Pendant que certains trouvent des différences significatives entre les provenances, d'autres comme Cannell (1974) les attribuent aux différences de croissances de la tige. Pour clarifier cette situation, il nous est apparu nécessaire de procéder à une comparaison directe d'un même caractère de branchaison, observé dans plusieurs régions géographiques selon la même méthode. Grâce à cette démarche, on espère répondre aux question suivantes : existe-t-il un niveau de variabilité régional des caractères de branchaison ou les résultats précédents étaient-ils dus à un artefact du modèle ? Si ce niveau de variabilité régional existe : faut-il prévoir d'intégrer d'autres paramètres ? Alternativement, dans l'éventualité où ces nouveaux paramètres seraient trop difficiles à acquérir, faut-il prévoir un calibrage par région ? Avec cette dernière question, on rejoint la problématique de la détermination des limites du domaine de validité de nos modèles.

Etude approfondie de la relation branche-tige

Enfin, il nous est apparu important d'aller plus loin dans la compréhension de la relation branche-tige. observée dans des modèles statiques comme celui de Colin (1992). Comme cela a été proposé par Deleuze (1995), un renforcement de la robustesse des modèles statistiques peut être obtenu en intégrant dans ceux-ci une représentation schématisée des mécanismes de croissance. De telles représentations ont été développées dans les

modèles architecturaux, modèles à base écophysiologique et modèles mécaniques. Comme on l'a signalé au §1.2, la croissance radiales des branches est un sujet peu abordé dans la littérature, pour les Conifères, comme les Feuillus. Cette étude demande, en effet, un effort d'échantillonnage conséquent, au-delà de ce qui est possible dans le cadre usuel des travaux sur la Qualité du Bois, dans lesquels on doit traiter des arbres adultes, en grands nombres. En ce qui nous concerne, il ne saurait donc pas être question chercher un modèle du défilement de la branche applicable à un peuplement d'arbres, car pour l'instant on ne sait pas si c'est faisable. Nous nous sommes préoccupés de la faisabilité de relier la croissance des branches à celle de la tige, en essayant de répondre aux questions suivantes :

- la croissance radiale des branches peut-elle être mesurée?: Savoir si mesurer des cernes de branches est faisable est d'autant plus important pour nous que notre objectif final est le défilement de la branche. De ce fait, contrairement aux auteurs que nous avons cités, nous ne nous sommes pas seulement intéressés à la base de la branche, mais à tout l'axe, de son insertion sur la tige à son apex. La littérature ne nous fournit aucun renseignement sur l'étendue de la période de croissance imperceptible pour l'Epicéa commun. On suspecte qu'elle peut varier en fonction de l'âge de l'arbre et de la fertilité du milieu. Il semble *a priori* évident que les mesures doivent être très difficiles à pratiquer chez les arbres à croissance lente des stations de haute altitude/latitude. Ce qui nous intéresserait, c'est que la croissance radiale des branches soit mesurable sur l'arbre forestier représentant les conditions de croissance moyenne de notre ressource, ce qui nous permettrait d'obtenir déjà quelques informations. Ici, n'ayant pas eu l'occasion de pouvoir faire varier les conditions de croissance dans une amplitude assez large, nous avons fait varier la sylviculture et avons comparé des mesures de cernes de branches pratiquées sur des arbres issus de sylvicultures extrêmes et d'une sylviculture moyenne.
- Le défilement des branches peut-il être modélisé?: On va essayer de déterminer si on peut construire un modèle de profil de branche de la même manière qu'on construit des modèles de profil de tige. Ensuite on comparera les branches issues de différentes positions du houppier. En effet, les branches affrontent des situations de compétition et des micro-climats très différents entre divers points du houppier. Nous essaierons de déterminer si les modes de croissances de toutes ces branches peuvent être reliés entre eux.
- Les modèles sont-ils compatibles avec notre contexte? : les entrées du modèle de houppier sont la hauteur de la tige, le diamètre de la tige et les données de peuplement (Indice de fertilité, âge et densité au moment de la récolte). Si il existe un modèle du défilement de la branche, est-ce que ses paramètres peuvent être corrélés aux entrées du modèle arbre ? Si c'est le cas, cela signifierait que la relation branche-tige mesurée par Colin (1992), qui est une relation entre la croissance cumulée de la tige et des branches, existerait aussi au pas de temps annuel.

1.7. Organisation du travail et du document

Le Chapitre 3 est consacré aux arbres de deux régions françaises. Comme, nous l'avons expliqué, il ne nous a pas été possible de retenir le modèle de Colin (1992). Ce chapitre expliquera pourquoi puis présentera un modèle alternatif possible. A l'aide de ce modèle alternatif, nous comparerons les deux régions françaises entre elles.

Le Chapitre 4 est entièrement consacré à la composante géographique de notre travail. Nous avons décidé d'étendre notre logique comparative au maximum. Le sujet de l'étude est un caractère fréquemment mesuré dans les inventaires forestiers : la base du houppier. Le houppier complet est reconstitué dans le Chapitre 5.

Le Chapitre 6 traite du dernier modèle destiné à notre simulateur : le défilement de l'axe de la branche. Reconstituer cette grandeur était important pour évaluer le diamètre des nœuds dans le bas de la grume, la zone d'intérêt pour la qualité des bois. Produire pour le défilement des branches un modèle utilisable pour des simulations à grande échelle s'est avéré impossible, l'échantillon sur lequel le modèle était basé étant d'une taille insuffisante. Cependant, ce travail nous a permis d'aborder deux point importants que nous allons développer cidessous : (i) vérification de l'hypothèse découlant des parties I et II, selon laquelle il existerait une corrélation entre la croissance radiale annuelle des branches et celle de la tige. La vérification de cette hypothèse est une problématique complexe se décomposant en plusieurs questions que nous allons exposer ci-dessous. (ii) Explorer une voie qui permettra peut-être de construire des modèles synthétisant les informations obtenues par des méthodes de modélisation très différentes de celles usuellement employées en Qualité du Bois, comme l'Ecophysiologie.

Les modèles sélectionnés pour simuler les arbres sont résumés à la fin des Chapitres correspondants : on trouvera les modèles de la branche dans le Tableau 28 (p 149) et ceux de la base du houppier dans le Tableau 38 (p 182).



Dans une optique de synthèse des données collectées sur l'Epicéa commun par le Laboratoire d'Etude Ressources Forêt Bois et de façon à ce que le travail de modélisation puisse s'appuyer sur un spectre de variabilité des conditions de croissance le plus large possible, ce travail a été construit à partir d'échantillons collectés pour de précédentes études (Colin 1992, Rondeux 1994, Ribeyrolles 1993, Saint-André 1994, Deleuze & Houllier 1995, Saint-André 1998, Daquitaine 1995), auxquels nous en avons ajouté de nouveaux. Tous ces échantillons varient entre eux par le nombre de peuplements échantillonnés et le nombre d'arbres dans chaque peuplement. Cependant, il était nécessaire qu'ils partagent un nombre minimum de définitions. Ce sont également les mêmes variables dépendantes et indépendantes qui ont été mesurées dans chacun. Ici, nous allons donc exposer une synthèse des définitions et des variables. Mais plus loin, dans les chapitres 3 à 5, on détaillera la partie de l'échantillonnage concernant le travail qui y est exposé. Les méthodes de modélisation que nous avons employées ont été adaptées aux variables dépendantes étudiées. Elles seront exposées dans le contexte de

L'échantillonnage a abordé 2 problématiques : (i) Estimation des caractéristiques des houppiers dans une ressource forestière et (ii) étude de la croissance radiale des branches en fonction de la croissance de la tige. En ce qui concerne l'estimation des caractéristiques des houppiers, on s'est intéressé à élargir la gamme de conditions de croissance représentées dans l'échantillon. Au contraire, pour la problématique de la croissance radiale des branches, le but n'étant pas de produire immédiatement un modèle généralisable, mais de tester la faisabilité de ce projet dans notre contexte, l'échantillon est plus réduit en nombre d'arbres comme de peuplements.

La ressource forestière en Epicéa commun est formée de différents types de peuplements. Pour l'instant, la démarche entreprise ne concerne que la futaie régulière, monospécifique. Tous les échantillons ont donc été prélevés dans des peuplements composés au moins à 90% d'Epicéa commun et dont les individus ont sont supposés de même âge. Les arbres mesurés sont toujours des dominants, choisis au centre des peuplements hors des zones soumises à effet de lisière.

2.1. Estimation de la morphologie des houppiers des arbres d'une ressource

Ces échantillons sont destinés à traiter les deux questions suivantes :

leurs problématiques respectives, aux Chapitres 3, 4 et 5.

- est-il possible de produire un modèle nécessitant un minimum de travaux de recalibrage, lorsqu'il doit prédire les caractéristiques de branchaison d'arbres représentant une autre partie du spectre de variation des conditions de croissance de l'Epicéa commun ?: pour traiter cette question, nous avons constitué une série d'échantillons servant à construire et valider les modèles, ainsi qu'un échantillon externe qui sera utilisé pour évaluer le comportement du modèle en dehors de son domaine de calibrage;
- peut-on relier les modèles de caractéristiques du houppier établis dans des régions différentes de l'aire de répartition de l'Epicéa commun ? : nous avons réuni un échantillon qui nous permettra de comparer directement les variations d'un des caractères de branchaison entre différentes régions.

D'après le modèle FOREST, on peut définir les arbres par le triplet de données (Ht, Age, D130), Ht : hauteur totale, Age : âge du peuplement, D130 : diamètre de la tige. C'est ce triplet que nous avons fait varier, en jouant sur les facteurs : région, classe d'âge, classe de fertilité. En âge, on a étendu le spectre exploré vers les vieux arbres. Pour varier Ht et D130, on a échantillonné dans plusieurs régions selon un gradient SO-NE. Pour ce faire, on s'est intéressé à 3 Etats de l'Union Européenne : France Belgique, Suède et chaque fois à plusieurs régions (Tableau 4) :

- •France: Massif Central (Lot, Aveyron), Lorraine (Vosges, Meurthe-et-Moselle);
- •Belgique : Lorraine Belge, Ardennes Belges ;
- •Suède : Côte Sud (Småland, Halland), Centre (Dalarna, Ostergötland), Nord (Jämtland, Angermanland).

·

Les parties suivantes seront donc consacrées à faire une synthèse des peuplements échantillonnés et à présenter les variables communes à tous ainsi que leur définition. Les protocoles d'échantillonnages ont dû être adaptés aux conditions de la ressource locale. Il existe donc quelques différences entre les échantillons :

- taux de mélange des essences : Les boisements français et belges sont purs, alors qu'en Scandinavie une grande partie de la ressource est formée de peuplements mélangés ;
- mode de régénération : les boisements français du sud de la France et de Belgique ont été plantés ; dans les Vosges le mode de régénération n'a pas toujours pu être déterminé ; en Scandinavie, une partie des peuplements est issue de la régénération naturelle ;
- classes d'âge: les ressources inventoriées présentaient des structures en âge diverses, de sorte que les mêmes classes d'âges ne pouvaient pas être représentées dans toutes les régions que couvrait l'échantillon. Dans le Sud de la France, il n'existe pas de peuplements aussi vieux qu'en Suède. Dans les Vosges, ils sont rares ce qui ne permet pas d'échantillonnés dans des peuplements très contrastés;
- densité des peuplements: Comme nous partons de l'hypothèse de Colin (1992), la densité des peuplements n'est pas un facteur contrôlé. La valeur de densité du peuplement mesurée au moment de l'échantillonnage nous apporte peu de renseignements supplémentaires, une fois que l'on connaît les dimensions de la tige. L'évolution de la densité du peuplement au cours de sa croissance serait, à la rigueur, plus informative. Mais cette variable n'est pas disponible. Il ne nous a d'ailleurs pas été possible de contrôler la densité des peuplements.

2.1.1. Présentation générale

Pour ce qui concerne la branchaison (nombre de branches, diamètre basal, angle d'insertion), l'étude ne porte que sur l'échantillon France Nord (Tableau 3, peuplements 31 à 35 dans le Tableau 4).

Le caractère que nous avons choisi de comparer entre différentes régions est la base du houppier. Ce choix est dû au fait que :

- elle est fréquemment relevée par les auteurs d'inventaires forestiers, même si ce relevé n'est pas systématique ;
- •il est facile de standardiser sa définition d'un échantillon à l'autre ;
- •l'effort de collecte de donnée est assez faible comparé aux mesures de branchaison.

Les modèles de bases du houppier ont donc été établis sur l'ensemble des échantillons France Nord + Belgique + Suède.

Dans les échantillons France Nord, Belgique, Suède, les facteurs contrôlés sont l'âge des arbres et l'indice de fertilité. On a essayé de rendre compte des différentes classes de fertilité (Figure 11) des arbres de la ressource sur pied susceptible d'une exploitation commerciale. Tous les peuplements ont subi au moins une éclaircie. Les plus jeunes arbres sont peu représentés.

L'échantillon France Sud (peuplements 59 à 70, Tableau 4) diffère de tous les autres par :

- la géographie : on se trouve dans une des zones les plus méridionales de l'aire de répartition de l'Epicéa commun ;
- •les classes d'âge qu'il représente : ce sont des arbres jeunes ;
- les classe de fertilité : dans le gradient géographique de fertilité de l'Epicéa commun, on est à l'autre bout de la variabilité comparé aux arbres suédois.

C'est ainsi l'échantillon qui nous a paru le plus intéressant pour servir d'échantillon externe et évaluer l'extrapolabilité de nos modèles. Il n'a donc été impliqué dans aucune démarche de modélisation (Tableau 3). Ces arbres avaient déjà servi à cette même expérience dans le travail de Daquitaine (1995), qui avait essayé d'estimer leurs caractéristiques de branchaison à l'aide du modèle que Colin (1992) avait mis au point sur des arbres vosgiens. A l'époque des différences significatives étaient apparues entre ces arbres et les arbres vosgiens. Le modèle que nous avons mis au point a aussi été calibré sur des arbres vosgiens, mais qui représentent une autre partie de cette ressource. En rééditant l'expérience de Daquitaine (1995), on a cherché à savoir si les différences constatées entre arbres Midi-Pyrénéens et vosgiens provenaient de la méthode de modélisation, de l'échantillon qui a servi à calibrer les modèles ou d'un facteur jusqu'ici ignoré de la branchaison de l'Epicéa commun, émergent lorsqu'on s'intéresse à la variabilité interrégionale et dont nos données ne rendrait pas compte.

Tableau 3

Résumé des échantillons et des mesures disponibles pour chacun.

Problématique : **Modélisation** : Echantillons qui ont été employés pour la construction des modèles ; **Externe** : Echantillon utilisé pour simuler le comportement des modèles lorsqu'ils sont utilisés pour estimer les caractéristiques du houppier d'une ressource étrangère ;

Echantillon : Dénomination de l'échantillon utilisée dans le présent travail ;

Branches : Mesures des branches verticillaires (position le long de la tige, nombre, diamètre basal, angle d'insertion, statut) ; **Bases de houppler** : hauteur de la 1ère branche verte, 1er verticille vert ; 1ère branche morte. **X** : indique que ces mesures sont disponibles pour l'échantillon ; _ indique que ces mesures n'ont pas été effectuées

Effectifs:

Arbres : dans cette colonne on a indiqué le total et sa décomposition en nombre de peuplements × nombre d'arbres échantillonnés dans chaque peuplement.

Problématique	Echantillon	Objectif	Caractères mesurés		Eff	ectifs
			Branches	Bases de houppier	Peuplements	Arbres
Modélisation	France Nord	Modélisation des caractéristiques des branches chez des arbres âgés	Х	Х	5	98 (4 × 18 + 1 × 26)
	Suède	Observation directe des variation d'un descripteur du houppier entre plusieurs régions	-	X	12	106 (8 × 14 + 4 × 6)
	Belgique	Observation directe des variation d'un descripteur du houppier entre plusieurs régions	-	Х	4	24 (4 × 6)
Externe	France Sud	Test des modèles	Х	Х	12	38 (11 × 3 + 1 × 5)

Tableau 4

Localisation des peuplements.

Code peuplement : numéro de code sous lequel on désigne le peuplement dans les analyses, défini en référence au contrat EC-FAIR STUD. Les numéros manquants sont ceux des échantillons destinés à l'étude des caractéristiques techniques des bois et qui ne sont pas présentés ici. **Localité**, **Province** : commune et région administrative où le peuplement a été prélevé ; **Codes pour la régénération** : **P** : peuplement régénéré par plantation ; **N** : peuplement régénéré par voie naturelle ; **NR** : aucun renseignement disponible sur le mode de régénération

Echantillon	Code Peuplement	Localité	Province	Régénération	Altitude (m)	Longitude (°)	Latitude (°)
Belgique	5	Ternel	Limbourg	Р	263	6,4211	48,7667
-	6	Wellin	Limbourg	Р	263	6,4211	48,7667
	7	Dohan	Luxembourg	Р	349	4,7900	50,0228
	8	Solwaster	Luxembourg	Р	349	4,7900	50,0228
Suède	11	Siljansfors	Dalarna	N	220	14,3806	60,8916
	12	Granhult	Småland	N	225	14,7392	57,1333
	13	Åsa	Småland	N	185	14,7750	57,1550
	14	Sannarps	Halland	Р	170	12,7958	56,9347
	21	Theden	Halland	Р	95	13,1125	56,6958
	22	Atvidaberg	Ostergötland	Р	120	15,9347	58,2083
	23	Östersund	Jämtland	Р	310	14,5000	63,2181
	24	Östersund	Jämtland	Р	310	14,5000	63,2181
	25	Östersund	Jämtland	Р	310	14,5000	63,2181
	26	Hoting	Angermanland	N	270	14,1333	64,0833
	27	Hoting	Angermanland	N	270	14,1333	64,0833
	28	Hoting	Angermanland	N	270	14,1333	64,0833
France Nord	31	Saint-Amé	Vosges	Р	750	6,6705	48,0255
	32	Le Puid	Vosges	Р	605	7,0411	48,3936
	33	Le Puid	Vosges	Р	625	7,0411	48,3936
	34	Moussey	Vosges	NR	860	7,0175	48,4272
	35	Champenoux	Meurthe-et- Moselle	Р	250	6,3472	48,7436
France Sud	59	Alpuech	Aveyron	Р	1020	2,8492	44,7631
	60	Saint-Chély d'Aubrac	Aveyron	Р	1259	2,9219	44,7589
	61	Belcastel	Aveyron	Р	614	2,3378	44,3894
	62	Bournazel	Aveyron	Р	607	2,2992	44,4617
	63	Curan	Aveyron	Р	981	2,8550	44,2002
	64	Arnac-sur- Dourdou	Aveyron	Р	763	2,9300	43,7300
	65	Arnac-sur- Dourdou	Aveyron	Р	763	2,9300	43,7300
	66	Arnac-sur- Dourdou	Aveyron	Р	763	2,9300	43,7300
	67	Masclat	Lot	Р	637	1,3908	44,8361
	68	Tauriac	Lot	Р	236	1,7767	44,9072
	69	Tauriac	Lot	Р	236	1,7767	44,9072
	70	Viala-du-Tarn	Lot	Р	658	2,8783	44,0731

2.1.1.1.France Sud

Cet échantillon a été collecté par Daquitaine (1995), auquel nous renvoyons pour une description complète du protocole. La région Midi-Pyrénées a été choisie, parce qu'elle représente un fort contraste de conditions de croissance avec les Vosges. Les départements du Lot et de l'Aveyron représentent le versant sud du Massif

Central. L'Epicéa commun n'y est pas une essence indigène. Les arbres sont souvent issus de provenance alpines. Les sols sont d'origine volcaniques. Bien que le climat puisse être contrasté (Valeurs extrêmes de température moyenne annuelle dans les sites visités : 7,4°C – 12.45°C), les stations échantillonnées ont, en moyenne un climat plus clément que dans les Vosges. Par exemple, les températures moyennes annuelles sont respectivement : 10,2°C pour les stations de l'échantillon France Sud et 8,8°C pour celles de France Nord.

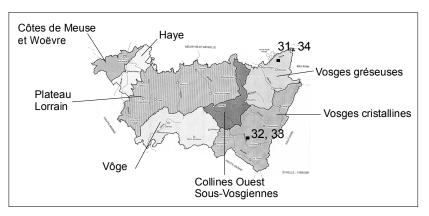
Un autre intérêt est que c'est une région dont la ressource en Epicéa est peu connue comparativement aux Alpes, au Jura ou aux Vosges. On a donc a cherché à être représentatif de la ressource du sud du Massif Central et de visiter un grand nombre de peuplements. Pour chaque classe de fertilité, on a échantillonné plusieurs valeurs de densité de peuplement (Figure 11). Cette démarche limitait l'effort d'échantillonnage à l'intérieur des peuplements. Seuls 3 arbres ont été prélevés dans chacun. Le peuplement 69 est représenté par 5 arbres : les deux surnuméraires ont été échantillonnés au cas où 2 des arbres choisis auraient été impropres à l'étude de la qualité du bois à laquelle ils étaient destinés.

2.1.1.2. Echantillon France Nord

Figure 10

Cet échantillon se compose peuplements vosgiens (31 à 34, Tableau 4 et 1 peuplement localisé sur le Plateau Lorrain (35, Tableau 4). Dans les Vosges, on a cherché à croiser les modalités âge et fertilité dans des peuplements ayant atteint ou dépassé l'âge d'exploitation (Tableau 5). Pour obtenir des fertilités contrastées, on échantillonné dans les deux régions des Vosges (Figure 10): Vosges cristallines et

Localisation des peuplements vosgiens (peuplements codés 31 à 34, Tableau 4) par rapport aux régions forestières définies par l'IFN (IFN 1992)



Vosges gréseuses. La région du Col du Hantz, d'où proviennent les peuplements 32 et 33 constituant la modalité « fertile » de notre échantillon est située dans les Vosges gréseuses. La roche est composée soit de roches d'origine métamorphique, soit de granites calco-alcalins (Duchaufour, 1978). Au-dessus, on trouve des matériaux d'altération issus du grès Vosgiens. Les sols sont des variantes de sols bruns et podzoliques. Les peuplements étaient situés à une altitude proche de 600 m. On suspecte que ces deux peuplements auraient pu être exposés à des vents soutenus, dans la mesure, où le peuplement 33 a été le seul présentant une orientation préférentielle significative de la croissance radiale de la tige (Saint-André 1998). Les peuplements représentant la modalité « peu fertile » proviennent, eux, des Vosges cristallines. Dans cette partie du massif, le socle hercynien affleure, le Grès vosgien n'apparaissant que rarement. Il est formé de roches plutoniques et métamorphiques. Les sols sont de type brunifié brun ocreux. Le peuplement 34 était un peuplement localisé en crête pour lequel les propriétaires ont reporté de nombreux chablis. Les arbres portaient de nombreuses traces d'attaques d'*Ips* (Coléoptères *Scolytidae*). Le peuplement 31 était quant à lui localisé sur une tourbière de pente.

A l'intérieur des peuplements vosgiens, 18 arbres ont été choisis dans une placette circulaire de 1 are délimitée autour du centre de la parcelle. Les arbres de cette placette ont été répartis en 3 classes de D130, dans lesquelles 6 arbres ont été choisis aléatoirement.

Pour certaines caractéristiques, il est nécessaire de représenter tout le gradient d'âge dans l'échantillon qui sert pour construire les modèles. Nous avons donc cherché à compléter l'échantillon vosgien par de jeunes arbres (peuplement 35, Tableau 4)

C'est dans l'échantillon France Nord que le facteur densité des peuplements a le moins bien été contrôlé. Nous n'avons pas pu la fixer pour les arbres matures, faute de trouver un peuplement « mature, fertile » de la bonne valeur de densité (Peuplement 33, Tableau 4). Nous n'avons pas pu trouver non plus de jeunes

Tableau 5

Tableau synoptique des modalités de l'échantillonnage vosgien. Les cellules contiennent les identificateurs des peuplements décrits dans le Tableau 4 (p 32)

	Modalité d'âge					
Modalité de fertilité	Matures Agés (< 90 ans) (> 90 ans)					
Fertile	33 32					
Peu Fertile	31	34				

peuplements adéquats. Pour compléter l'échantillon avec de jeunes arbres en faisant varier Ht et D130, nous avons échantillonné dans un dispositif expérimental (peuplement 35, Tableau 4), en densité variable, de 707 tiges/ha à 10640 tiges/ha au moment de l'échantillonnage. On en trouvera une description détaillée dans Dreyfus (1988). Ce peuplement situé sur le Plateau Lorrain, régions de plaines parsemées de côtes, sur un substrat argileux ou limoneux sur argiles et dont l'altitude varie entre 200 et 450 m. Les sols sont hydromorphes, majoritairement de type gley ou pseudogley. Le peuplement 35 correspond à une classe de fertilité 1 (Décourt 1972). Les arbres qui le composent sont tous demi-frères. Etant donné son caractère spécifique, le peuplement 35 n'a été utilisé que pour la modélisation du diamètre des branches. Dans la problématique des bases de houppier où le gradient de fertilité joue un rôle important (Loubère & Colin 1999), il n'a pas été utilisé, son caractère irrégulier ne permettant pas de déterminer une valeur fiable de la hauteur dominante.

2.1.1.3.Belgique

Le caractère base du houppier est celui pour lequel il est apparu le plus important d'avoir des données couvrant la plus large partie de la variabilité d'une ressource. Il semble important de représenter les gradients d'âge et de fertilité. De ce point de vue, l'échantillon France Nord est le plus déséquilibré, comparé à Suède. Notamment, les arbres de plaines y sont sous-représentés. Les arbres belges, issus d'une région géographiquement et climatiquement proche de la Lorraine ont été introduits dans la modélisation de la base du houppier de manière à compenser ce déséquilibre.

Ces arbres ont été échantillonnés selon 2 classes d'âges : arbres matures et arbres âgés. C'est un des rares échantillons dont la sylviculture passée est connue. Dans chaque classe d'âge, on a un peuplement issu d'une sylviculture avec éclaircie forte et un avec éclaircie faible. Cependant, dans les autres échantillons, la sylviculture n'est pas un facteur contrôlé. Chacun des autres peuplements représente sans doute un cas particulier. Le principe de notre travail de modélisation est également que la croissance passée est implicite dans les modèles. Elle est traitée du point de vue des allométries qu'elle génère entre les organes de l'arbre au moment où on l'observe. En conséquence, on n'a pas tenu compte des informations dont on disposait sur la sylviculture pratiquée.

2.1.1.4.Suède

On a tenté de représenter le plus grand nombre des classes de fertilité suédoises. Comme l'indice de fertilité décroît régulièrement avec la latitude (Collignon *et al.* 2002), on a exploré 3 régions : Côte Sud, Centre, Nord. Les provinces les plus nordiques n'ont cependant pas été atteintes, les arbres de ces peuplements posant des problèmes pour les mesures de propriétés du bois (non présentées ici). Dans chacune des régions, on a choisi 4 peuplements purs ou comportant au moins 90% d'Epicéa commun, représentant les 2 modes de régénération pratiqués : naturelle ou artificielle. Au centre de chacun des peuplements, on a appliqué la même stratégie d'échantillonnage que dans France Nord. Les arbres ont été répartis en 3 classes de D130 : petits (18 à 39 cm de D130), moyens (38-41 cm), gros (>41 cm). Ces arbres ne servaient pas seulement à des études de branchaison, mais aussi de qualité des bois. Dans les 8 peuplements, où des arbres ont été échantillonnés pour l'étude de la qualité des bois, 14 arbres ont été prélevés : 2 petits, 6 moyens, 6 gros. Dans les 4 peuplements échantillonnés uniquement pour l'étude de la branchaison, seuls 6 arbres ont été mesurés : 2 dans chaque classe de D130.

2.1.2. Définitions des grandeurs mesurées dans les peuplements et les arbres

Chaque peuplement est décrit par 3 séries de données, qui sont résumées dans le Tableau 6 :

- •dendrométriques;
- •position géographique du peuplement ;
- •climatiques.

Les descripteurs des peuplements ont été choisis de manière à être compatibles avec les fichiers d'inventaires forestiers. Les données dendrométriques concernent la hauteur du peuplement, son âge, le nombre d'arbres. Ce sont les renseignements que fournissent usuellement ces fichiers. Les données climatiques ont de même été choisies parmi les mesures climatiques les plus accessibles. Elles servent à décrire des différences entre les localités. Mais quand, dans une même localité plusieurs peuplements ont été échantillonnés, on leur a affecté les mêmes valeurs des paramètres climatiques observés.

Tableau 6Abréviations et définitions des grandeurs d'arbres et de peuplements communes à tous les échantillons

Type de Donnée	Abréviation	Unités	Définition	Remarque
Peuplement	Age	ans	Age du peuplement	1/ Age de plantation s'il est connu
				2/ Plus grande valeur trouvée par comptage des cernes sur les souches
	HØ	mètres	Hauteur dominante	Hauteur moyenne des 100 plus gros arbres par hectare
	SI	mètres	Indice de fertilité	Hauteur dominante à l'âge de 100 ans
	NHA	arbres/ha	Densité du peuplement	Mesurée au moment de l'échantillonnage
Arbre	_Ht	mètres	Hauteur de la tige	Mesurée après abattage
	D130	centimètres	Diamètre à 1,30 m	
Position du peuplement	X, Y	degrés	Latitude, Longitude du peuplement	
	Alt	m	Altitude	
Climat	Т	°C	Température moyenne mensuelle	Suède : moyenne sur 10 ans mesurée à la station météorologique la plus proche du peuplement
				Belgique : moyenne sur 10 ans mesurée sur la commune où se trouve le peuplement
				France : Moyenne sur 10 ans Interpolée pour la position géographique exacte du peuplement
	P	mm	Précipitations moyennes mensuelles	Comme pour T

2.1.2.1.Données climatiques

Tableau 7

Echantillon STUD-Suède : stations météorologiques e correspondance avec les localités échantillonnées (Source Swedish Meteorological and Hydrological Institute).

Station	Latitude	Longitude	Altitude	Peuplement
météorologique			(m)	
Siljansfors	60,88	14,38	340	11
Nässjö	57,64	14,69	315	12, 13
Genevad	56,57	13,03	20	14
Barkåkra	56,29	12,85	17	21
Åtvidaberg	58,49	15,53	90	22
Frösön	63,20	14,49	360	23, 24, 25
Hoting	64,12	16,21	240	26, 27, 28

Les données climatiques proviennent de l'ENGREF pour les peuplements français, de l'Université agricole de Gembloux pour les peuplements Belges et du SMHI pour les peuplements suédois. Les prédicteurs choisis concernent donc les moyennes de températures et de précipitations mensuelles. Les précipitations neigeuses ne sont pas incluses. Les moyennes mensuelles sont calculées sur 10 ans. Pour les peuplements belges et suédois, les observations proviennent des dispositifs météorologiques. Pour les peuplements suédois, il s'agit des stations météorologiques les plus proches des peuplements échantillonnés (Tableau 6). Pour les belges selon les données

météorologiques mesurées pour la commune dans laquelle se trouvait l'échantillon. Dans le cas des peuplements français, les données météorologiques ont été interpolées par la méthode AURELHY (Benichou & Le Breton 1987), à partir des données de MétéoFrance pour la position géographique de la commune du peuplement donnée dans le Tableau 4. Par conséquent, peuplements localisés sur le territoire d'une même commune ont les mêmes valeurs pour leurs variables climatiques

Dans la suite, les moyenne annuelles de températures (Tm) et de précipitations (Pm) sont la moyenne des moyennes mensuelles. Exemple pour Tm : $\frac{1}{12} \cdot \sum_{i=1}^{12} T_i$, T : Température moyenne mensuelle ; i : mois de

l'année. Les données climatiques caractérisant nos échantillons sont présentées en détail dans le chapitre 4 (p 152) consacré à la base du houppier.

2.1.2.2.Données dendrométriques

Pour les peuplements, dont la date de plantation n'est pas connue, l'âge a été estimé par comptage des cernes sur les souches des arbres abattus (Figure 11). On a pris comme âge du peuplement la plus grande valeur trouvée. En l'absence d'analyses de tige, l'âge que nous utilisons dans ce travail est donc une donnée approximative : (i) il existait une variabilité entre les arbres d'un peuplements ; (ii) on n'avait pas les moyens de détecter les cernes manquants, fréquents chez les arbres âgés. Dans le cas des peuplements France Nord, nous n'avons mesuré la branchaison que de 18 arbres par peuplements. Mais tout le peuplement étant abattu à chaque fois, on avait un plus grand nombre de mesures d'âges à la souche, ce qui a permis de se faire une idée de l'approximation. La différence entre la plus petite et la plus grande valeur trouvée est de 6 ans pour les arbres du peuplement 31 (âge peuplement = 66 ans), 3 pour le 33 (âge peuplement = 68 ans), 7 pour le 32 (âge peuplement = 95 ans) et 11 pour le 34 (âge peuplement = 133 ans). Cette approximation augmente avec l'âge du peuplement. Cependant pour le 34 elle ne représente qu'une erreur de 8,3 %, ce qui reste raisonnable.

Tous les peuplements doivent être décrits par leur hauteur dominante (Figure 11). A partir de la hauteur dominante mesurée de l'échantillonnage, on a calculé l'indice de fertilité. Pour les échantillons suédois, on s'est reporté à la table de Eriksson (1976). Pour tous les échantillons français, on a standardisé les indices de fertilité en utilisant le modèle de Lorieux (1990, Équation 2).

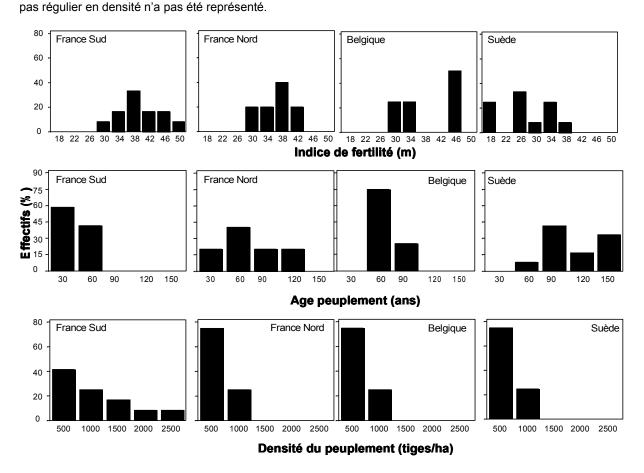
Équation 2

$$\begin{split} & H \varnothing(t) = S \cdot \left(1 - e^{-\alpha \cdot t}\right)^{\!\beta} \\ & \alpha_{\text{Vosges}} = 2,385 \cdot 10^{-2} \quad \alpha_{\text{MP}} = 2,861 \cdot 10^{-2} \\ & \beta_{\text{Vosges}} = 1,455 \quad \beta_{\text{MP}} = 1,852 \end{split}$$

 α_{Vosges} , β_{Vosges} : valeurs des constantes pour les Vosges (Lorieux 1990); α_{MP} , β_{MP} : valeurs des constantes pour la région Midi-Pyrénées (Daquitaine 1995) ; S :hauteur maximale que peut atteindre le peuplement. Unités de paramètre α = ans⁻¹

La procédure consiste à utiliser le couple $(H\varnothing(age), age)$, mesuré sur le terrain (age = âge auquel on observe le peuplement) pour obtenir SI. L'utilisation du modèle de Lorieux (1980) n'est pas toujours très heureuse. Ce modèle semble capable de surestimer fortement la hauteur dominante à 100 ans, notamment pour les arbres du Sud de la France, où l'on a utilisé le recalibrage de Daquitaine (1995).

Figure 11Pour chaque échantillon, on a indiqué sa région de provenance ainsi que son identification dans le Tableau 3.
Remarque pour les graphes de densité des peuplements de l'échantillon France Nord : le peuplement 35 n'étant



2.1.2.3.Données arbre

Dans tous les échantillons, les tiges sont décrites au moins par leur Hauteur totale et le diamètre à 1,30 m, sur écorce (Tableau 8, Figure 12). Ces mesures ont été effectuées après abattage de l'arbre. Pour Ht, il a été tenu compte de la longueur de la souche. Pour calculer D130, on a en fait mesuré la circonférence sur écorce. Quand les arbres étaient tombés dans une position où cette mesure n'était pas possible, D130 a été calculé comme la moyenne géométrique de 2 mesures au compas forestier, choisies dans des directions aléatoires et

perpendiculaires entre elles. Les graphes Ht-D130 des échantillons sont présentés dans la Figure 12. Dans la suite le défilement de la tige sera noté H/D: H/D=Ht/D130. Mais pour tous nos calculs, nous avons utilisé la valeur du défilement corrigée pour la hauteur à laquelle on mesure le diamètre de la tige. On la notera

HD:
$$HD = \frac{Ht - 1,30}{D130}$$

Pour les arbres français qui servaient à la modélisation du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches, on a aussi reconstitué la croissance en hauteur passée de la tige, en relevant les positions des cicatrices d'arrêt annuel de croissance. Pour l'échantillon France Nord, un profil de tige sur écorce est également disponible : on a mesuré la circonférence sur écorce au milieu de chaque UC. Cette donnée n'a pas été utilisée dans notre travail. La mesure de la croissance passée en hauteur et celle du profil de tige sur écorce ont été arrêtées au pied de la tige, à la dernière cicatrice clairement identifiable. Dans la partie de la grume où les cicatrices d'arrêt de croissance ne sont plus visibles, les mesures de circonférence de la tige ont été réalisées tous les 20 cm. La numérotation des UCA est faite depuis le sommet de l'arbre. La pousse de l'année est notée UC1. Pour l'échantillon France Nord un contrôle des mesures a été effectué par Saint-André (1999a) par mesure de l'enveloppe externe des arbres au laser.

Figure 12Courbes hauteur-diamètre des peuplements de l'échantillon d'étude de la morphologie du houppier

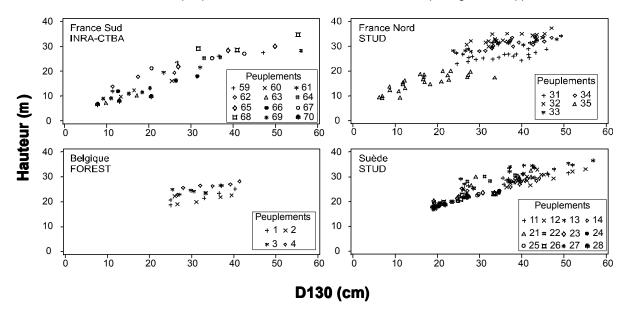


Tableau 8

Récapitulatif des mesures effectuées et des définitions : données arbre et branche

Echantillon : indique pour quels échantillons la mesure est disponible. Se reporter au Tableau 3 pour les codes d'échantillon ;

Abréviation	Unités	Précision	Echantillon	Définition	Remarque
Ht	mètres		Tous	Hauteur de la tige	Mesurée après abattage
D130	centimètres	0,1	Tous	Diamètre à 1,30 m sur écorce	
UC	pas d'unités		France Nord France Sud	Unité de croissance	Portion de la tige comprise entre 2 cicatrices d'arrêt de croissance
HUC	mètres	0,1	France Nord France Sud	Hauteur d'UC	
CUC	centimètres	0,1	France Nord France Sud	Circonférence d'UC	Mesurée à mi-longueur de l'UC, sur écorce.

2.1.3. Mesures de branchaison

2.1.3.1. Caractéristiques des branches

Les mesures de branchaison disponibles dans les échantillons français ne concernent que les branches verticillaires. Les interverticillaires, pousses d'août et ramicornes n'ont pas été prises en considération. Nous n'avons pas mesuré la position individuelle des branches le long de la tige. Toutes les branches d'un verticille sont repérées par la hauteur de la cicatrice d'arrêt de croissance de l'UCA à laquelle elles appartiennent (HUC, Tableau 9).

Toutes les mesures de branches de cet échantillon portent sur la base de la branche. Deux mesures de diamètre basal ont été prises, sur écorce, en dehors du bourrelet de la branche : diamètre vertical de la branche c'est à dire le long de la perpendiculaire à l'axe de la branche (et non de la verticale du fil à plomb, Figure 13) ; diamètre horizontal perpendiculaire au vertical. Le diamètre basal de la branche (Db,Tableau 9) est la moyenne géométrique des deux mesures. L'angle d'insertion est l'angle que fait la tangente à l'axe de la branche avec la ligne de référence qu'est le profil de tige.

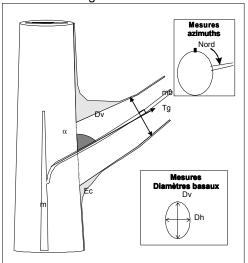
Dans l'échantillon France Nord, les mesures de branchaison ont été prises tous les 2 verticilles de l'apex de la tige, jusqu'au dernier chicot visible au pied de l'arbre. Les mesures de diamètre basal des branches sont ainsi parfois imprécises car on ne pouvait relever l'un des 2 diamètres : le vertical et l'horizontal. Dans l'échantillon France Sud, les mesures de branchaison n'ont été prises que tous les 3 verticilles.

Par rapport à l'échantillon France Sud, France Nord a une mesure de branchaison supplémentaire : l'azimut. L'azimut mesure la position de la branche autour de la tige. Dans le haut du houppier que l'on pouvait détacher du reste de l'arbre, la mesure de l'azimut a été prise au rapporteur. Dans le reste du houppier, on a en fait mesuré la distance sur écorce entre l'insertion de la branche et la ligne de référence représentant le nord, marquée avant l'abattage de l'arbre (Figure 13).

Figure 13

Récapitulation des mesures de branchaison :

 α : angle d'insertion ; $\mbox{\bf Dh}$: diamètre horizontal ; $\mbox{\bf Dv}$: diamètre vertical ; $\mbox{\bf Ec}$: écorce ; $\mbox{\bf m}$: moelle de la tige ; $\mbox{\bf mb}$: moelle de la branche ; $\mbox{\bf Nord}$: repère sur écorce fait avant abattage ; $\mbox{\bf Tg}$: tangente à la moelle de la branche à son insertion sur la tige



2.1.3.2.Base du houppier

Pour tous les arbres de l'échantillon on a aussi mesuré les hauteurs de base du houppier. Le Houppier a été délimité inférieurement par 3 points (de haut en bas) : le premier verticille vert (H1vv), la première branche verte (H1bv), la première branche morte (H1bm). On a considéré qu'une branche était verte dès qu'elle possédait au moins un rameau latéral vert. Un verticille est considéré comme vert si au moins les ¾ de ses branches sont vertes. Les symboles et définitions de ces grandeurs sont rappelées dans le Tableau 9. Pour H1vv, la définition utilisée en France habituellement (Colin 1992) a dû être adaptée pour tenir compte des arbres suédois. La définition adoptée pour la mesure de la hauteur premier verticille vert est la règle de Björklund *et al.* (1999) :

1/ On détermine la hauteur depuis le sol du premier verticille vert

2/ On mesure la distance entre ce verticille et le prochain verticille vert. Si elle est de plus de 3 UC, c'est le prochain verticille qui définit la hauteur H1vv, sinon c'est la première mesure.

En réalité la seconde partie de cette définition n'a pas été utilisée pour les arbres français et belges. La Figure 16. illustre la différence du protocole suédois par rapport aux mesures françaises et belges. Nous n'avons pas tenu compte de cette différence de protocole car aucun verticille vert isolé n'a été observé dans les arbres français et belges (distance moyenne entre la première branche verte et la suivante chez les arbres français : 1 à 2 verticilles).

Figure 14

Définition de la hauteur de la première branche verte (H1bv) selon les protocoles français (Colin 1992), belge (Rondeux 1992) et suédois (Björklund *et al.* 1999).

 $H1bv_{FB}$: définition de la hauteur de la 1^{ere} branche verte selon les protocoles français et belges ; $H1bv_S$: définition selon le protocole suédois. « 1 verticille mort » : nombre de verticilles morts entre celui qui contient la premier branche verte et le prochain verticille contenant une branche verte.

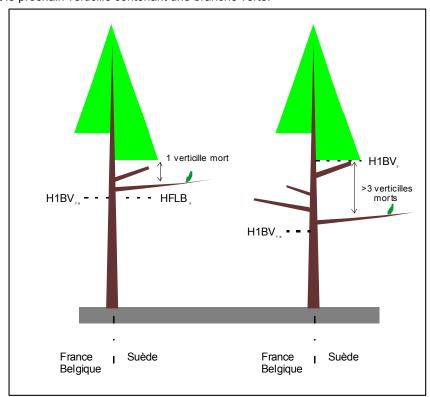
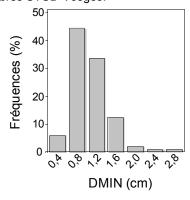


Figure 15Distribution de du plus petit diamètre basal de branche (DMIN), dans le dernier verticille mesuré au pied des arbres STUD-Vosges.



La hauteur de la première branche morte (H1bm) est une mesure de l'élagage. Les données dont nous disposons ne nous permettent pas de savoir si l'élagage artificiel a été employé pour nos peuplements. Dans les protocoles français et belges, c'est le premier chicot visible au pied de l'arbre qui définit H1bm. Aucune contrainte de diamètre n'a été mise sur cette branche. Du côté suédois, on a distingué le premier chicot de 0,5 cm (H1bm_{0,5}) et celui de 1 cm (H1bm₁). Nous avons donc vérifié si la mesure française était compatible avec une des deux mesures suédoises. Etant donné le protocole d'échantillonnage rythmique à l'intérieur du houppier des arbres, les mesures de branchaison françaises contiennent parfois le verticille qui définit H1bm, parfois celui du dessus. Nous avons calculé DMIN dans le verticille mesuré le plus bas des arbres français. Pour l'échantillon STUD-Vosges, la moyenne (± écart-type) est de : 1,05 cm (± 0,4). La distribution de DMIN au pied des arbres est représentée dans la Figure 15. La mesure française de H1bm semble donc compatible avec la hauteur H1bm_{0.5} définie pour les arbres suédois.

Tableau 9

Résumé des mesures de branchaison et de bases de houppier.

Tous : mesures faites pour les échantillons France Nord, France Sud, Belgique et Suède. France Nord : mesure disponible pour les peuplements France Nord (31 à 35).

France Sud : mesure disponible pour les peuplements 59 à 70.

Abréviation	Unités	Précision	Echantillon	Définition	Remarque
H1BV	mètres	0,1	Tous	Hauteur de la 1ère branche verte	1ère branche rencontrée en partant du sol avec un rameau vert au moins
H1VV	mètres	0,1	Tous	Hauteur du 1er verticille vert	voir le texte pour la définition
H1BM	mètres	0,1	Tous	Hauteur de la 1ère branche morte	1er chicot émergeant de l'écorce
Nb	pas d'unités		France Nord France Sud	nombre de branches dans un verticille	
Az	degrés	5	France Nord	Position de la branche autour de la tige	Angle horizontal entre l'insertion de la branche et le nord géographique marqué sur la tige avant abattage
Db	centimètres	0,1	France Nord France Sud	Diamètre basal des branches	Moyenne géométrique du diamètre vertical et du diamètre horizontal
Al	degrés	5	France Nord France Sud	Angle d'insertion	0°=axe de la tige, 90°=branche perpendiculaire à la tige
Statut	pas d'unités		France Nord, France Sud	Etat de la branche : morte ou vivante	

Tableau 10Résumé des symboles et grandeurs dérivées des mesures et de leur définition.
Statut de la variable : **Dépendante** : variable modélisée ; **Indépendante** : donnée d'entrée de modèles ;

Abréviation	Unités	Statut de la variable	Définition	Remarque
DMOY	centimètres	Dépendante	Diamètre moyen verticillaire	$DMOY = \frac{1}{Nb} \cdot \sum Db_i$
				Nb : nombre de branches dans le verticille
				i=1Nb : Branche du verticille
DMAX	centimètres	Dépendante	Diamètre maximum verticillaire	Diamètre basal de la plus grosse branche du verticille
DMIN	centimètres	Dépendante	Diamètre minimum verticillaire	Diamètre basal de la plus fine branche du verticille
ANGMOY	Degrés	Dépendante	Angle moyen verticillaire	Voir DMOY
Rx	%	Indépendante	Distance de l'apex au verticille calculée en proportion de la longueur	$rx = 100 \cdot \frac{(Ht - HUC)}{Ht}$
			de la tige	HUC (m) : Hauteur depuis le sol de l'arrêt de croissance délimitant supérieurement le verticille
				Ht (m): Hauteur de la tige
CR1	%	Dépendante	Coefficient de couronne correspondant à H1bv	$CR1 = 100 \cdot \frac{(Ht - Hlbv)}{Ht}$
				H1bv (m): hauteur de la 1ère branche verte
				Ht (m): hauteur de la tige
CR2	%	Dépendante	Coefficient de couronne correspondant à H1vv	voir CR1
CR3	%	Dépendante	Coefficient de couronne correspondant à H1bm	voir CR1

2.1.4. Echantillons de calibrage, validation et échantillons externes

2.1.4.1. Echantillons propriétés des branches

L'échantillon de calibrage est un sous-échantillon de France Nord. Il est composé des peuplements 31 à 35. Dans chacun d'entre eux, nous avons tiré 9 arbres au hasard, selon une loi uniforme. C'est la moitié des arbres vosgiens. Par contre cela constitue un sous-échantillonnage du peuplement 35 (26 arbres). Mais nous avons préféré que le calibrage des modèles soit fait sur des effectifs équilibrés, dans la mesure du possible.

Le ré-échantillonnage a peu perturbé la structure des échantillons qui sont très proches entre eux et de l'échantillon France Nord. Il n'y a que dans le cas des peuplements 31 et 35 que le retirage aléatoire a généré des échantillons de structure un peu différente : l'échantillon de calibrage contient les arbres grands et les petits (Figure 18) ; les moyens se trouvent dans l'échantillon de validation.

Dans le peuplement 34, l'arbre 3419 n'a pas été pris en compte, car il manque une grande partie du houppier, cassé durant l'échantillonnage. Il n'était pas possible de calculer la distance des branches à l'apex de la tige. L'échantillon de calibrage s'est donc composé de 44 arbres et celui de validation de 63 arbres (4×9 arbres + 1×16 arbres).

Une technique alternative aurait consisté à générer par tirage aléatoire tous les échantillons possibles de 44 arbres. Cependant, il est courant qu'un grand nombre de modèles statistiques très proches les uns des autres soient susceptibles de décrire les variations d'un caractère dans un échantillon. L'utilisation de cette technique a généralement abouti à accroître la difficulté du choix, c'est à dire le risque de ne pas choisir un modèle optimal.

Figure 16Graphiques hauteur-diamètre des échantillons de calibrage et de validation

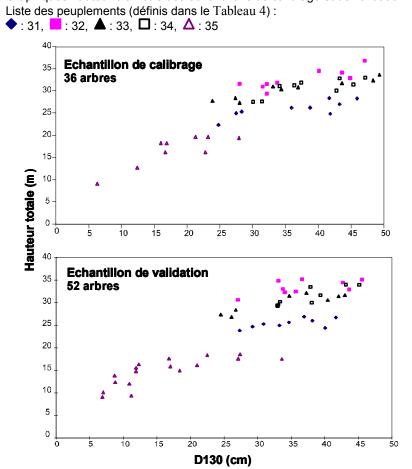


Tableau 11

Nombre de mesures disponibles pour le Diamètre basal des branches et d'angle d'insertion dans les sous-échantillons de calibrage et validation.

Peuplement	Cali	brage	Valid	dation	Total
	Mortes	Vivantes	Mortes	Vivantes	
		Angle d'ins	sertion (AI)	<u>'</u>	
31	389	559	369	547	1864
32	633	570	676	516	2395
33	440	524	548	514	2026
34	597	464	697	574	2332
35	343	360	602	673	1978
Total	2402	2477	2892	2824	10595
		Diamètre l	basal (Db)		
31	453	600	392	577	2022
32	795	634	875	567	2871
33	568	575	670	557	2370
34	762	559	776	612	2709
35	349	365	605	679	1998
Total	2927	2733	3318	2992	11970

2.1.4.2. Echantillons bases de houppier

En ce qui concerne la France, l'échantillon de calibrage se compose des peuplements 31 à 34. Le peuplement 35 a été exclu en raison de son caractère irrégulier et de l'impossibilité de calculer une valeur fiable de l'indice de fertilité. On a rajouté les arbres suédois et belges. L'échantillon externe se compose des arbres Midi-Pyrénéens (peuplements 59 à 70).

2.2. Etude de la croissance des branches en fonction de la croissance de la tige

On a cherché à recueillir les arbres dans des situations de croissance proches de celles des peuplements utilisés pour construire le modèle d'arbre. Tous les peuplements sont situés en Lorraine. Les 4 arbres des échantillons 37 et 38 (Tableau 12) proviennent des Vosges gréseuses (Etival-Clairefontaine, non loin des peuplements 31 et 34). Les 4 arbres qui constituent les échantillons 39 et 40 (Tableau 12) proviennent, quant à eux, du même dispositif expérimental que l'échantillon 35 (Tableau 4), mais ils ont été prélevés à des périodes différentes. Les arbres des échantillons 39 et 40 sont demi-frères des arbres utilisés dans le modèle arbre.

Les arbres et peuplements de ces échantillons ont été choisis selon des modalités propres aux problématiques abordées (Tableau 12). Les échantillons 37 et 38 ont été recueillis dans une optique de valider les prédictions du modèle arbre. Etant donné que l'arbre que nous cherchons à prédire est celui provenant d'une classe de fertilité élevée, nous avons choisi 2 peuplements de classe de fertilité I (Décourt 1972). Dans ces peuplements nous avons sélectionné les arbres les plus hauts. Avec l'échantillon 39, on a exploré les réactions de la croissance de la branche à des développements très contrastés de la tige. L'approche a été qualitative. On a choisi deux arbres dans des modalités de densité de plantation très différentes : 200 tiges/ha et 8000 tiges/ha (Tableau 13). Avec l'échantillon 40, on s'est préoccupé de quantifier la relation statistique entre la croissance annuelle de la branche et celle de la tige. Le but étant plus appliqué, on s'est replacé dans des conditions de densité du peuplement plus proche du milieu forestier (Tableau 13). Les arbres ont été choisis de même hauteur (Tableau 13) et sont considérés comme des réplicats.

Les mesures arbres et peuplement relevées (Tableau 13) sont celles définies dans le Tableau 6 et le Tableau 8. Les échantillons 37 et 38 présentent une différence avec tous les autres utilisés dans ce travail. Ils étaient également destinés à mettre au point un modèle de nombre de branches utilisant des techniques dérivées des méthodes architecturales suivant Ribeyrolles (1993). Pour cette raison on ne pouvait pas repérer les branches de haut en bas de la tige par la seule position de la cicatrice d'arrêt de croissance de l'UC, comme cela avait été fait dans tous les autres échantillons. Dans les verticilles mesurés, on a relevé la position de la cicatrice d'UC ainsi que la position propre de chaque branche le long de la tige. Les verticilles où les propriétés de branches ne sont pas relevées sont repérés le long de la tige par la seule position de la cicatrice d'arrêt de croissance.

Les mesures d'accroissement radial des branches ont été effectuées sur un appareillage Ecklund avec une précision de 0,1 mm. Elles sont présentées ci-dessous

Tableau 12

Résumé des échantillons pour l'étude de la croissance radiale des branches.

Nom, Code : Dénomination de l'échantillon et n° de code de peuplement défini dans le Tableau 4. Peuplement : Nombre de peuplements ; Arbre : Nombre d'arbres par peuplement ; Verticilles : Rythmicité de l'échantillonnage à l'intérieur du houppier : tous les 2 ou les 3 verticilles. Branche : nombre de branches échantillonnées dans chaque verticille. X : longitude. Y : Latitude. Alt : Altitude. HUC : Relevé de la croissance en hauteur passée de la tige ; Bourrelet : indique si une mesure de la croissance radiale des branches à la base, hors bourrelet ; Défilement : mesures de la croissance radiale des branches, chaque UC de la base (hors bourrelet) à l'apex de la branche ; Tige : indique si des analyses de tige ont été effectuées en même temps que les analyses de branches. « » : mesure non effectuée. « » mesure effectuée

Echar	ntillon		Fré	quence		Lo	calisation		Objectif		Variat	oles me	surées	
Nom	Code	Peuplements	Arbres	Verticilles	Branches	X (°)	Y (°)	Alt (m)		HUC	Bourrelet	Base	Défilement	Tige
Clinal1	39	1	2	1/3	1	6,3472	48,7436	250	Relation entre le défilement des branches et la condition générale de l'arbre	-	-	×	×	_
Clinal2	40	1	2	1/2	1	6,3472	48,7436	250		×	×	×	×	×
Etival	37, 38	2	2	1/2	3				Comparaison entre les prédictions du modèle arbre pour la relation entre la croissance radiale annuelle de la branche et celle de la tige	×	_	×	-	_

Tableau 13 Caractéristiques des arbres des échantillons utilisés à l'étude de la croissance radiale des branches. Peuplement, Arbre: code désignant respectivement le peuplement et l'arbre dans les analyses; SI, Age, NHA, Ht, D130, H1bv, H1vv, H1bm: voir définition au Tableau 6; **HD** : défilement corrigé de la tige (Tableau 8).

Peuplement	Arbre	SI	Age	NHA	Ht (m)	Diamètre (cm)	H1bv (m)	H1vv (m)	H1bm (m)
37	3701	49,1*	37		25,4	31,0 [†]	15,76	17,5	2,65
	3702	49,1*	37		27,8	33,7 [†]	15,84	14,89	1,41
38	3801	45,5*	46		30,4	44,3 [†]	16,75	19,4	0
	3802	45,5 [*]	46		30,9	46,2 [†]	16,82	19,05	0,35
39	3901	40,4**	26	200	12,6	29,1 [†]			
_	3902	40,4**	26	8000	9,1	5,8 [†]			
40	4001	40,4**	31	2000	19,4	18,9 [‡]	12,9		2,02
_	4002	40,4**	31	2000	19,4	19,1 [‡]	10,4	13,7	0

^{*:} valeur calculée d'après Lorieux (1990)
**: valeur lue dans la table de Décourt (1972)
†: Diamètre mesuré à la hauteur 1,30 m, sur écorce

^{‡ :} Diamètre mesuré à la hauteur 1,00 m, sous écorce

2.2.1. Croissance radiale de la branche à sa base

Dans les échantillons 37 et 38, nous voulions étudier comment les branches verticillaires se différenciaient en taille entre d'une part des grosses branches épaisses, qui portent l'essentiel du feuillage et influent sur la qualité du bois et d'autre part des branches fines à feuillage réduit et de peu d'influence sur la qualité du bois. La grande différence de taille entre les branches d'un verticille est aussi un sérieux problème de modélisation. Cette différenciation de taille est-elle due à une évolution erratique ou aux effets d'un phénomène continu ? A chaque verticille mesuré, on a étudié la croissance radiale de 3 branches choisies d'après leurs diamètres basaux : la plus épaisse, la plus fine, la moyenne. La moyenne est la branche dont le diamètre basal se rapprochait le plus de DMOY.

Au même endroit où on a fait la mesure externe du diamètre basal de la branche sur écorce, on a prélevé une rondelle pour analyse des accroissements radiaux. Cette rondelle était donc située hors du bourrelet. Les accroissements radiaux ont été mesurés le long de 4 rayons perpendiculaires entre eux en partant du grand rayon.

2.2.2. Défilement des branches

2.2.2.1.Faisabilité de modéliser le défilement des branches (échantillon 39)

Les deux arbres de cet échantillon, âgés de 26 ans, ont été choisis de manière à avoir connu des conditions de croissance très contrastées : faible densité (200 tiges/ha), forte densité (8000 tiges/ha).

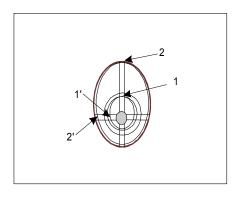
Les mesures des caractéristiques des branches verticillaires du Tableau 8 ont été effectuées tous les 3 verticilles de l'apex de la tige jusqu'à la hauteur de la première branche verte (H1BV) qui délimite inférieurement le houppier. A chaque verticille mesuré, on a prélevé la plus grosse branche intacte. Lorsque la branche définissant H1BV n'avait pas subi d'accident lors de sa croissance, elle a été incluse dans l'échantillon.

Figure 17

Cernes manquants dans les branches d'Epicéa commun. Illustration d'une section transversale où un cerne n'est pas observable sur l'un des rayons mesurés.

Ecorce de la branche; : Moelle de la branche; 1, 2: positions auxquelles certains cernes ne sont pas observables. 1', 2': Positions correspondantes aux position 1 et 2, auxquelles les cernes redeviennent observables.

- 1 : cas d'un cerne fin se confondant avec le cerne de l'année suivante,
- 2 : cas d'un cerne se confondant avec l'écorce



Pour l'analyse des branches on a procédé comme pour les analyses de tige. Les accroissements en longueurs de la branche ont été reconstitués par la localisation des cicatrices d'arrêt annuel de croissance de l'axe et vérification avec l'âge des rameaux latéraux (au cas où une branche aurait cessé de croître une années). Dans certains verticilles, il est arrivé que la seule branche vivante avant encore son apex fût fourchée. On a alors considéré que l'axe principal était formé par la suite des relais les plus épais. Au milieu de chaque UCB, on a coupé une rondelle. Les accroissements radiaux ont été mesurés le long de 2 rayons : le rayon vertical et le rayon horizontal, la référence ayant été marquée sur l'écorce de la branche avant prélèvement. Krause (1992) a montré comment, dans les branches d'Epicéas, des cernes pouvaient apparaître comme manquants. Les cernes de moins de 0,1 mm de large sont souvent constitués d'une à quelques rangées de cellules de bois de printemps et dépourvus de bois d'été (cas 1, Figure 17). Il peut alors apparaître fusionné avec le bois de printemps du cerne de l'année suivante. A la fin de leur vie, les branches produisent également des cernes très fins, peu visibles car apparaissant localisés contre l'écorce (cas 2, Figure 17). Nous avons donc procédé à une interdatation en comparant le nombres de cernes des deux rayons d'une même rondelle et les nombres de cernes de rondelles successives.

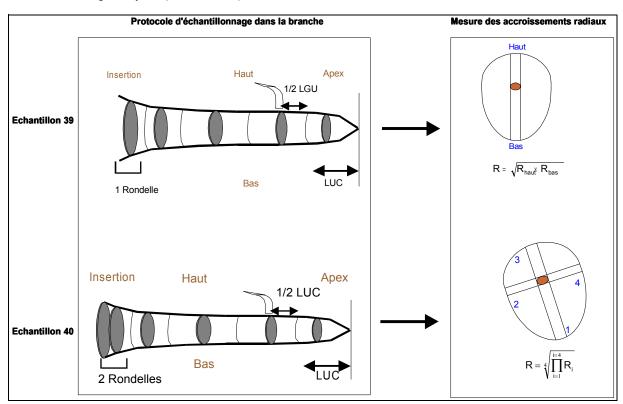
2.2.2.2.La croissance des branches est-elle corrélée à celle de la tige ? (Echantillon 40)

Cette fois les objectifs poursuivis étaient de se rapprocher des conditions de croissance d'un peuplement forestier et de quantifier la corrélation entre la croissance radiale des branches et la croissance en hauteur et diamètre de la tige. Les 2 arbres de l'échantillon 40 avaient initialement été sélectionnés pour fournir des mesures complémentaires en vue d'améliorer les modèle de croissance de la tige de Deleuze (1996). Ils ont été choisis de manière à avoir même hauteur totale et à avoir crû dans des densités de plantation identiques, de façon à pouvoir être considérés comme des réplicats. Dans l'échantillon 40, on a cherché à augmenter le nombre de branches mesurées par rapport à l'échantillon 39, en échantillonnant tous les 2 verticilles. C'est la plus grosse branche verte intacte du verticille qui a été prélevée.

Figure 18

Modélisation du défilement de la branche : résumé des mesures de largeurs de cerne de branche effectuées dans les échantillons 39 et 40. On a indiqué le nombre de rondelles prélevées à la base des branches dans chacun des deux protocoles. **Haut, Bas, Insertion, Apex** : orientation de la branche. © : position de découpe des rondelles. C : cicatrice de l'unité de croissance.

croissance. **LUC** : longueur d'unité de croissance. : disque d'analyse des accroissement radiaux et matérialisation des zones analysées dans le disque ; **R** : estimateur du rayon de la branche sous écorce. **R**_{Heut}, **R**_{Bas} : mesure de rayon effectuée à la face supérieure (resp. inférieure) de la branche. **R**_i : mesures de rayons effectuées le long du rayon i (i=1, 2, 3 ou 4).



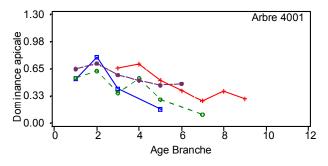
Pour l'analyse de la croissance radiale le long de l'axe, on a prélevé 1 rondelle au milieu de chaque UC de la branche, comme dans l'échantillon 39. Mais une rondelle supplémentaire a été prélevée à l'insertion de la branche sur la tige : dans le bourrelet. L'UC de la branche connectée à la tige est donc représentée par 2 rondelles (Figure 18). En effet, le modèle adopté pour modéliser le défilement des branches est très sensible à la forme de l'axe à sa base. D'autre part, avec la méthode choisie pour simuler Db et la nodosité, il était très important de connaître le défilement de l'axe dans le bourrelet à tout âge de la branche.

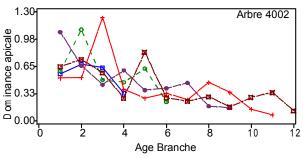
Les mesures d'accroissements radiaux ont été faites le long de deux diamètres de la branche : le grand diamètre et le diamètre perpendiculaire au grand diamètre (Figure 18). Les rayons sous écorces sont les moyennes géométriques des 4 rayons. Les largeurs de cernes sont obtenues par soustraction de 2 rayons produits des années consécutives.

Les arbres de cet échantillon ont aussi fait l'objet d'une analyse de tige. Une rondelle d'analyse a été prélevée au milieu de chaque UC de l'arbre. Les mesures d'accroissements radiaux ont été effectuées le long de 4 rayons perpendiculaire en partant du grand rayon à l'aide de WinDendro©, selon la méthode de Rittié & Gelhaye (2001).

Figure 19

Croissance en longueur des branches échantillonnées et variation de la dominance apicale.





Lors de la sélection des arbres, nous n'avions pas détecté que le 4001 avait fourché. Au cours du développement des deux arbres, la dominance apicale mesurée par le rapport $\delta L_{Branche}/\delta H_{Tige}$ est en moyenne proche des valeurs trouvées par Kellomäki & Kurttio (1991): 0,48 (Ecarttype = 0.18; 23 mesures) pour l'arbre 4001 et 0,46 (Ecart-type = 0,27; 42 mesures) pour l'arbre 4002. Mais avec l'âge de l'arbre, elle a varié de manière très différente entre les arbres 4001 et 4002 (Figure 19), ce qui peut nuire aux comparaisons entre les résultats pour ces deux arbres. D'autre part, pour les analyses de tiges, les deux brins de la fourche ont été analysés. Cependant, nous n'avons les caractéristiques de branches que sur un des deux brins : le plus épais. Nous avons considéré que c'était accroissements radiaux mesurés dans ce brin qui étaient susceptibles d'être corrélés à ceux des Ainsi branches. seules les mesures d'accroissements radiaux du brin où l'on avait prélevé les branches a été prises en compte dans

les calculs.

3.	Lorraine : Effets de l'âge et de la fertilité sur le nombre de branches et les relations entre croissances cumulées des branches et des tiges.
	branches et les relations entre croissances cumulées des
	branches et les relations entre croissances cumulées des branches et des tiges.
	branches et les relations entre croissances cumulées des branches et des tiges.
	branches et les relations entre croissances cumulées des branches et des tiges.

3.1. Introduction

3.1.1. Etendre le domaine de validité du modèle statistique : recalibrage du modèle FOREST ou changement de modèle ?

Le point de départ de notre travail est le modèle « FOREST » (Colin 1992). Cette partie est consacrée à l'étude de trois des relations qui le composent : nombre de branches verticillaires, diamètre basal et angle d'insertion. La quatrième, la base du houppier, fera l'objet d'un traitement spécifique au Chapitre 4. Une nouvelle relation statistique sera ajoutée : la position et le nombre des branches mortes dans le houppier vert. En introduction, nous présenterons les relations statistiques composant le modèle FOREST, en nous concentrant sur les hypothèses qui sous-tendent le travail de modélisation, car ce sont elles qui contiennent les connaissances sur le fonctionnement physiologique de l'arbre. Ensuite, nous testerons le comportement du modèle FOREST pour des arbres issus de la même aire géographique que ceux à partir desquels il a été construit, mais représentant des classes d'âge et de fertilité non explorées par l'échantillon original. L'objectif est de montrer pourquoi on peut conserver l'hypothèse de base du modèle (les caractéristiques des branches d'intérêt pour la qualité du bois peuvent se calculer à partir de la hauteur et du diamètre de la tige, voir §1.5 de l'Introduction générale). Enfin, une nouvelle formulation sera proposée, représentant une adaptation des principes généraux du modèle FOREST aux arbres de notre échantillon.

Ce nouveau modèle, comme son prédécesseur, est de nature totalement statistique et rend compte de l'information contenue dans son échantillon de calibrage. A ce stade, on n'est donc nullement assuré que le modèle soit plus stable en dehors son domaine d'ajustement que ne l'était le modèle FOREST et que le travail effectué a été rentable. L'idéal eût été de tester le modèle sur les arbres qui avaient servi à étalonner le modèle FOREST. Ceci ne nous a pas été possible. Par contre, nous avons pu reproduire l'expérience de Daquitaine (1995). Les modèles calibrés pour un échantillon vosgien (peuplements 31 à 35 du Tableau 4, p32) ont été utilisés pour évaluer les caractères des branches de ses arbres qui provenaient de la région Midi-Pyrénées (peuplements 59 à 70, Tableau 4).

3.1.2. Rappels sur le modèle FOREST et ses composantes : hypothèses sous-jacentes et prédictions

•Description générale

Les entrées du modèle FOREST sont la hauteur et le diamètre de la tige, observés au moment de la récolte (Ht_{Fin} et D130_{Fin}). De plus, le modèle doit connaître toute la croissance en hauteur passée, afin de calculer la position des branches le long du tronc. Les sorties du modèle sont : H1vv, H1bm, Nb, Al, Db. H1bv, a un statut mixte. Ce peut-être une valeur mesurée fournie au modèle. Si la hauteur de la première branche verte n'est pas fournie, elle peut être calculée et est alors une sortie.

Les modèles pour Nb, Al et Db sont présentés dans le Tableau 14, ainsi que la méthode empirique employée pour calculer les azimuts des branches (le mot azimut désigne ici la disposition des branches autour du verticille). Comme on l'a mentionné dans le Chapitre 1, ces modèles admettent actuellement deux calibrages. Les paramètres présentés au Tableau 14 sont ceux de Colin (1992) pour ses arbres vosgiens (« calibrage Vosges »). Daquitaine (1995) dériva de ces modèles une forme adaptée à son échantillon d'arbre Midi-Pyrénéens. Les hypothèses du modèle FOREST peuvent être résumées ainsi :

- Le diamètre basal d'une branche dépend de sa distance relative à l'apex (variation intra-arbre) et de la croissance de la tige (variation inter-arbre).
- •L'angle d'insertion dépend de l'âge de la branche. Plus la branche est âgée, plus l'angle est ouvert. Ceci est un effet de l'accroissement de la biomasse (de bois et de feuilles) de la branche (Colin & Houllier 1991). L'angle d'insertion est aussi contrôle par l'accroissement radial de l'axe de la branche et de la tige : quand la tige croît, elle exerce une pression mécanique sur la partie supérieure de l'axe de la branche tendant à pousser la branche vers le bas (Colin 1992).
- •Le nombre de branches mis en place dans un verticille dépend de la longueur de l'unité de croissance (LUC) et de l'âge du méristème apical de la tige. La corrélation avec LUC est due au fait que l'unité de croissance est un empilement d'entre-nœuds (Colin 1992).

Le modèle traite la variabilité des caractéristiques des branches (Db et Al) à l'intérieur de l'arbre et entre arbres, mais ne traite pas la variabilité des propriétés des branches à l'intérieur d'un verticille. Toutes les branches d'un même verticille ont les mêmes valeurs prédites de Db et Al. Les modèles de Db et Al sont en fait des modèles de DMOY et ANGMOY (voir un exemple dans la Figure 22). Pour obtenir une représentation de cette variabilité intra-verticille, Colin (1992) a donc recalibré DMOY0 pour DMIN, DMAX : le plus grand et le plus petit diamètre dans le verticille (*idem* pour ANGMOY0).

Les branches situées au-dessous de la valeurs simulée de H1bv sont mortes. Dans le houppier, le modèle ne fournit pas d'information quant au statut de chaque branche individuelle.

A l'intérieur de l'UC, on suppose que le verticille commence à une distance de la cicatrice de 10% de LUC et occupe entre 15 et 20% de LUC. Les branches d'un verticille sont supposées être régulièrement réparties autour de la tige. Elles sont donc équidistantes les unes des autres d'un angle de 360°/Nb (Équation 6).

Les paragraphes qui suivent précisent quelques détails propres à chaque modèle.

Tableau 14

Résumé des modèles mis au point par Colin (1992). Les paramètres donnés sont ceux de Colin (1992) pour les arbres des Vosges.

Ht : hauteur de la tige. D130 : diamètre de la tige sur écorce, mesuré à la hauteur 1,30 m. H1bv : hauteur de la 1ère branche verte (Tableau 9). CR1 : coefficient de couronne, jusqu'à la 1ère branche verte (Tableau 10). HUC : hauteur de l'unité de croissance (Tableau 8). NUC : numéro de l'unité de croissance depuis l'apex ; varie de 1 à l'apex de la tige à « âge de l'arbre » au pied. LUC : Longueur de l'unité de croissance. i = 1...âge : numéro du verticille dans l'arbre, où i = 1 est l'apex de l'année. j :arbre.

Modèles FOREST <i>(FOREST model)</i>	Formulation	Paramètres Parameter Estimates
Équation 3	$\int DMOY_{ij} = \lambda + \alpha \cdot rX_{ij} + \beta \cdot rX_{ij}^{2} \qquad rX_{ij} < \zeta_{ij}$	$b_1 = 5,678$
Diamètre moyen verticillaire (DMOY0)	$\begin{split} &\left\{ DMOY_{ij}^{9} = \lambda + \alpha \cdot \zeta + \beta \cdot \zeta^{2} + \gamma \cdot \left(rx_{ij} - \zeta \right)^{2} rx_{ij} \geq \zeta_{j} \\ &\zeta_{j} = b_{1} + b_{2} \cdot CR1_{j} + b_{3} \cdot Ht_{j} \\ &\alpha_{j} = b_{4} \cdot CR1_{j} + b_{5} \cdot \frac{100 \cdot Ht_{j}}{D130_{j}} + b_{6} \cdot H1bv_{j} \\ &\gamma_{j} = b_{7} + b_{8} \cdot CR1_{j} + b_{9} \cdot D130_{j} \\ &\beta_{j} = -\frac{\alpha_{j}}{2 \cdot \zeta_{j}} \\ ℞(\%Ht) = 100 \cdot \frac{Ht - HUC}{HT} \end{split}$	$\begin{aligned} \mathbf{b}_2 &= 5,493 \cdot 10^{-1} \\ \mathbf{b}_3 &= -3,812 \cdot 10^{-1} \\ \mathbf{b}_4 &= 1,367 \cdot 10^{-3} \\ \mathbf{b}_5 &= -8,500 \cdot 10^{-4} \\ \mathbf{b}_6 &= 1,348 \cdot 10^{-2} \\ \mathbf{b}_7 &= 7,6544 \cdot 10^{-4} \\ \mathbf{b}_8 &= -1,041 \cdot 10^{-5} \\ \mathbf{b}_9 &= -1,893 \cdot 10^{-5} \\ \lambda &= 5,474 \cdot 10^{-1} \end{aligned}$
Équation 4	$ANGMOY_{ii} = \theta_1 + \theta_2 \cdot \left(1 - e^{-\theta_3 NUC_{ij}}\right)^{\frac{1}{3}}$	$\theta_1 = 24,390$
Angle moyen verticillaire (ANGMOY0)	ANGINIOT $_{ij} = \theta_1 + \theta_2 \cdot (1 - \theta_1)^{-1}$	$\theta_2 = 79,300$ $\theta_3 = 3,184 \cdot 10^{-2}$
Équation 5	$Nb_{ii} = LUC_{ii}^{\alpha} \cdot \exp(\beta \cdot NUC_{ii} + \gamma) \cdot \varepsilon_{ii}, \varepsilon \approx LN(0, \sigma)$	$\alpha = 4,945 \cdot 10^{-1}$
Nombre de branches verticillaires (NB0)	y - v y - v y	$\beta = -2,505 \cdot 10^{-1}$ $\gamma = 0$
Équation 6	AZ=360/Nb	_
Azimuts des branches		

•Le modèle de diamètre basal

Parmi les paramètres de l'Équation 3, seul ζ est interprétable. C'est le point de jonction des deux segments du modèle, qui se trouve à la position de la tige à laquelle est atteinte la plus grande valeur de DMOY. L'unité de ζ est donc un pourcentage de la longueur de la tige compté depuis l'apex (% Ht).

Dans l'Équation 3, la seule expression de la position de la branche le long de la tige est sa distance relative depuis l'apex. Ce qui signifie qu'une fois qu'on a exprimé dans le modèle le gradient intra-arbre, il n'y a pas d'effets supplémentaires dus à la distance entre la branche et l'apex de l'arbre. D'où la conclusion de Colin (1992), selon laquelle il n'y a pas d'effets de taille dans la branchaison de l'Epicéa commun. Toutes les branches d'un verticille ont la même position depuis l'apex. Au point de vue statistique, la conséquence est qu'il n'est pas nécessaire de fournir au modèle la courbe de croissance en hauteur de l'arbre. La seule hauteur qu'il utilise est HT_{Fin}, la hauteur du peuplement au moment de l'observation, qui est supposée être une valeur mesurée. Dans la chaîne de simulation « du plant à la planche », le modèle de diamètre basal des branches est indépendant du modèle de croissance de la tige.

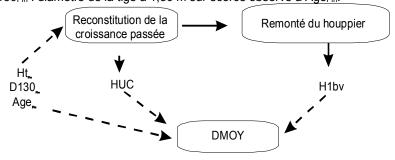
Cette configuration serait intéressante pour réduire les phénomènes de propagation d'erreur dans la chaîne statistique. Malheureusement, pour estimer DMOY avec l'Équation 3 du Tableau 14, il faut connaître la hauteur de la première branche verte. Cette configuration n'est optimale ni du point de vue biologique, ni du point de vue statistique. D'un point de vue biologique, lorsqu'on compare des arbres issus de conditions de croissance identiques, on constate effectivement une corrélation entre la position de la base du houppier et le diamètre des branche : lorsque le houppier remonte lentement, les branches peuvent croître plus longtemps et sont susceptibles d'atteindre des diamètres basaux importants (Colin 1992, Kershaw & Maguire 1990). Cependant, cela risque de ne pas valoir si on compare des arbres issus de conditions de croissance différentes ayant connu une récession du houppier très rapide ou très lente. On peut imaginer une situation théorique dans laquelle l'augmentation de durée de vie des branches n'entraîne pas d'accroissement de leur diamètre. Par exemple, dans les peuplements montagnards ou boréaux, la croissance en hauteur des arbres est très lente. Comme le peuplement vieillit, il s'éclaircit par mortalité naturelle ou par l'action des forestiers. Comme il n'est pas très haut, la lumière peut encore atteindre les niveaux les plus profonds de la canopée, de sorte que les branches basses peuvent survivre pendant longtemps. Mais comme elles sont âgées, un grand nombre sont en croissance ralentie et ne pourront profiter de cette situation pour accroître leur diamètre de manière importante. On peut donc craindre que l'introduction de cette corrélation entre position de base du houppier et diamètre basal des branches ne rende difficile l'utilisation du modèle pour des arbres provenant de conditions de croissance différentes de celles représentées dans son échantillon de calibrage.

Du point de vue statistique, utiliser H1bv comme entrée dans le modèle pose deux problèmes. Le premier est que cette donnée n'est pas systématiquement mesurée par les auteurs d'inventaires forestiers. L'estimation de DMOY doit donc être obtenue à partir de la chaîne de simulation de la Figure 20, dans laquelle H1bv est obtenue à partir d'un modèle. C'est à ce niveau qu'il risque d'apparaître des phénomènes de propagations d'erreurs dans la chaîne de modèles. Ceux-ci sont particulièrement inquiétants, dans la mesure où il est difficile de produire des de H1bv avec les mesures d'arbres et de peuplement disposons (Loubère & Colin 1999). Pour le recalibrage du modèle de DMOY nous avons donc choisi de remplacer H1bv par son expression en fonction de Ht et D130.

Figure 20

Chaîne de prédiction du diamètre moyen verticillaire dans modèle FOREST.

: relation statistique composant le modèle FOREST ; — : données d'entrées ; — : données de sortie ; Age_{Fin} : âge de la récolte du peuplement ou date à laquelle l'inventaire est réalisé ; Ht_{Fin} : Hauteur de la tige à Age_{Fin} ; D130_{Fin} : diamètre de la tige à 1,30 m sur écorce observé à Age_{Fin}.



•

•Le modèle d'angle d'insertion (Équation 4, Tableau 14)

Pour ce qui est de la variabilité intra-arbre, ce modèle formule, pour l'angle d'insertion une hypothèse très forte : il ne dépend que de NUC, c'est à dire de l'âge du verticille. Les coefficients du modèle étant fixes, il n'y a pas de variabilité inter-arbre dans la relation entre Al et NUC. Mais il semblerait que cette absence de variabilité inter-arbre soit un artefact dû aux données initiales qui ont servi à l'élaboration du modèle. Colin (1992), l'ayant recalibré pour des arbres plus jeunes que l'échantillon initial, représentant un matériel génétique différent et provenant de stations nettement plus hydromorphes montre que l'on obtient des coefficients θ_1 , θ_2 , θ_3 différents. L'utilisation du modèle initial sur ces arbres produit des biais importants en toute position le long de la couronne. C'est pourquoi, nous avons testé pour ce modèle l'hypothèse qu'il pourrait y avoir une relation entre les paramètre de l'Équation 4 et les grandeurs descriptives des arbres et des peuplements.

•Le modèle de nombre de branches verticillaires (Équation 5, Tableau 14)

Ce modèle est instable. Colin (1992) retient comme générale sa forme complète (Équation 5, Tableau 14), mais le paramètre γ , associé à NUC est souvent nul. Pour le nombre de branches dans le verticille, Colin *et al.* (1991) présentent un autre paramétrage obtenu pour des arbres vosgiens issus d'une éclaircie : $\alpha = 1,39 \cdot 10^{-1}$ $\beta = 8,0 \cdot 10^{-3}$ $\gamma = 1,32$. La variation des estimations des paramètres est donc très importante, d'autant que la valeur pour α n'est significative qu'au seuil de 10%. Le paramètre γ exprime sans doute un effet du vieillissement du méristème apical de la tige (sauf qu'on compte son âge à rebours) sur la ramification. Les arbres examinés par Colin *et al.* (1991) étaient essentiellement des dominés et des codominants. Il semble que, dans leur cas l'âge du méristème ait un effet significatif et presque plus important que la longueur de l'UC, alors qu'il ne serait que marginal dans les dominants, ce qui est cohérent avec les observations sur l'âge morphologique des branches examinés par Ribeyrolles (1993).

La philosophie derrière ce modèle est que l'unité de croissance est constitué d'un empilement d'entre-nœuds, d'où la forte relation, en général, entre Nb et LUC. Colin et al. (1991) montrent qu'effectivement, l'Équation 5 très bien à NTOT, nombre total de branches verticillaires + interverticillaires + proleptiques. Cependant, dans le cadre d'une approche statique de la branchaison, deux importantes sources d'erreurs peuvent exister et limiter le domaine de validité d'un calibrage de ce modèle : (i) tous les bourgeons latéraux produits par une UC n'ont peut-être pas débourré et (ii) des branches qui sont mortes tôt sont englobées et n'apparaissent pas dans nos mesures. D'autre part, on n'étudie pas toute l'unité de croissance, seulement le verticille. On peut se demander si les verticilles d'un arbre ayant crû en faible fertilité en produisant des accroissements en hauteur faibles, seront homothétiques à ceux décrits par Rybeirolles (1993) d'après des observations faites sur des arbres ayant crû en haute fertilité : la petite UC possède-t-elle la même zonation que la grande ou la réduction de taille a-t-elle entraîné des modifications plus importantes de la morphologie ? (par exemple la disparition d'une zone comme celle des branches interverticillaires observée dans des cas extrêmes). Colin (1992) estime d'après des considérations empiriques que le verticille occupe une proportion fixe de la longueur de l'UC, ce qui sous-entend un certain degré d'homothétie entre les grandes est les petites UC. Dans ces conditions l'hypothèse qui sous-tend le modèle serait correcte et expliquerait la corrélation étroite entre le nombre de branche verticillaires et la longueur de l'UC. C'est une question importante car pour obtenir l'estimation du nombre de branche verticillaire que nous recherchons, il faut intégrer la relation entre nombre de branche et longueur de l'UC à deux niveaux supplémentaires : au niveau de l'arbre, ce qui est censé générer l'Équation 5, laquelle est intégrée au niveau du peuplement. Une erreur d'approximation dans la relation entre le nombre de branches et la longueur de l'UC augmente de manière importante la variance résiduelle aux deux autres niveaux d'intégration. Dans l'optique d'essayer de déterminer le domaine de validité des modèles, nous avons vérifié la corrélation entre la longueur d'UC et le nombre de branches verticillaire sur nos arbres.

Comme dans le cas de l'angle d'insertion, les coefficients de ce modèle ne varient pas en fonction de l'arbre ou du peuplement, de sorte qu'on pourrait supposer que la relation entre le nombre de branche et LUC est la même quelles que soit les conditions de croissance de l'arbre. En fait, l'importante variabilité des coefficients lorsqu'on calibre le modèle sur des échantillons différents (Daquitaine 1995, Colin 1992, Colin *et al.* 1991) suggère plutôt que l'échantillon initial d'après lequel l'Équation 5 a été construite ne permettait pas d'étudier les effets de l'arbre et du peuplement.

-

• Position des branches autour du verticille (Équation 6, Tableau 14)

L'Epicéa commun a une phyllotaxie en 9 parastiques. Mais celle-ci n'est pas exprimée dans le modèle car on ne connaît pas la position des branches le long de l'UC. Ce qu'on a étudié est en fait la projection des insertions sur un plan transversal radial fictif passant par la cicatrice d'UC. Dans cette projection, les branches sont disposées régulièrement autour du verticille.

3.2. Méthodes de modélisation

On présente ici les méthodes statistiques à la base du système de simulation, employées pour la plupart des caractères étudiés. Selon le caractère étudié, il a fallu procéder à quelques adaptations de cette méthode générale. Ces adaptations de la méthode seront exposées dans les chapitre consacrés à chacun des caractères.

3.2.1. Diamètre de branche et angle d'insertion

3.2.1.1.Modélisation d'une variable dépendante

Dans un objectif d'évaluation de la qualité du bois d'un lot tel qu'il est reçu en scierie, en utilisant les méthodes de simulation informatique, il est important de pouvoir simuler la variabilité des propriétés d'intérêt du bois. Nous n'avons donc pas seulement cherché à modéliser la moyenne de la variable dépendante, mais aussi sa variance. Pour prendre l'exemple du diamètre des branches, tandis que le modèle FOREST était un modèle de type :

$$\mathsf{DMOY}_{\mathsf{jk}} = \mathsf{f}(\mathsf{Rx}_{\mathsf{jk}}, \mathsf{Ht}_{\mathsf{k}}, \mathsf{D}130_{\mathsf{k}}, \mathsf{Age}_{\mathsf{k}}) + \varepsilon_{\mathsf{jk}}$$
.
 DMOY : diamètre moyen verticillaire, j :verticille, k : arbre

Nous cherchons, nous, un modèle de type

$$Db_{ijk} = f(Rx_{jk}, Ht_k, D130_k, Age_k) + \varepsilon_{ijk}$$

Db: diamètre basal de branche, i : branche dans le verticille, j : verticille dans l'arbre, k : arbre

Notre choix de méthode de modélisation tient aussi compte du fait que les observations des variables dépendantes ne sont pas des réalisations indépendantes d'un processus, mais sont hiérarchisées. Les niveaux de variabilité étudiés ont été : branche dans arbre, arbre dans peuplement, peuplement dans région. La région est ici la région administrative. A chaque niveau les unités d'observation sont corrélées entre elles. Les branches sont reliées entre elles par un effet arbre, les arbres par un effet peuplement et les peuplements par la région dans laquelle ils ont poussé.

Le problème posé par la modélisation est donc double :

- •relier entre elles les variations d'une variable dépendante, lorsqu'elles présentent la même structure à l'intérieur des différentes unités d'observations
- •rendre compte de la structuration de la variance

Dans ce qui suit, les modèles ont tous été établis selon la même technique statistique, en trois étapes :

- (1) Par des techniques de régression, on essaye de décrire le plus adéquatement possible les variations intraarbre du caractère étudié
- (2) La technique de prédiction des paramètres est utilisée pour décrire les variations inter-arbre
- (3) La variance résiduelle du modèle inter-arbre est décomposée par une analyse de covariance.

L'unité d'observation

Pour le diamètre des branches, l'angle d'insertion et le nombre de branches, on a choisi l'arbre comme unité d'observation. Certains auteurs comme Maguire *et al.* (1994) ont préféré partir du verticille. Mais comme nous n'avons mesuré que des variables indépendantes de niveau arbre ou peuplement, il aurait été difficile de relier les modèles entre eux. Pour modéliser les hauteur de bases du houppier (H1bv, H1vv, H1bm), l'unité d'observation est le peuplement.

Etape 1 : Modélisation de la variable dépendante à l'intérieur de l'unité d'observation

Pour le diamètre des branches et l'angle d'insertion, on a utilisé les techniques de régression linéaire pas à pas et régression non linéaire. Dans les régressions pas à pas, le seuil pour déclarer un paramètre significativement non nul a été fixé à 5%. Pour les modèles non linéaires, on a pratiqué des tests de modèles emboîtés : on fait la différence entre l'écart-type résiduel du modèle contenant le paramètre testé (modèles contenant n paramètres) et celui du modèle ne contenant pas le paramètre testé (modèle à n-1 paramètres). Cette différence suit une distribution F(1,n). Les modèles linéaires ont été ajustés par Proc Reg (©SAS version 7). Les modèles non linéaires ont été ajustés par un algorithme de Gauss-Marquardt (Proc NLIN©SAS version 7). Les paramètres sont déclarés non significatifs si l'écart-type asymptotique de l'estimation dépasse 10% de la valeur de l'estimation du paramètre.

La variance du nombre de branches verticillaires est une variable qui ne peut prendre que des valeurs entières. Sa distribution suit une loi binomiale. Ici nous avons approximé cette distribution par une loi de Poisson. L'ajustement a été fait selon la méthode de maximum de vraisemblance (Proc Lifereg©SAS version 7). La déviance est le critère de qualité d'ajustement.

En ce qui concerne la position et le nombre des branches mortes, la technique d'ajustement est détaillée au § 3.3.1.2.1 (p 76). Cette fois, la variable est une proportion qui ne peut varier qu'entre 0 et 1. Le modèle est un modèle linéaire généralisé. La fonction de lien est le logit (Proc Genmod©SAS version 7). Le critère de qualité de l'ajustement est également la déviance :

$$D(\overline{\mu}; y) = 2 \cdot [\lambda(y; y) - \lambda(\overline{\mu}; y)]$$

 $D(\overline{\mu};y)$: déviance suivant une loi du χ^2 à n-p degrés de libertés. n : nombre d'observations. p : nombre de paramètres. $\lambda(y;y)$: valeurs de la fonction de vraisemblance pour le modèle plein possédant 1 paramètre par observation. $\lambda(\overline{\mu};y)$: valeur de la fonction de vraisemblance pour le modèle. $\overline{\mu}$: moyenne de la variable dépendante estimée par le modèle. y : variable dépendante.

Pour un caractère, quelle que soit la méthode employée pour trouver le modèle de la variation intra-arbre, on est souvent arrivé à plusieurs relations statistiques aux performances voisines. Le choix du modèle final a été fait sur les critères de qualité d'ajustement (minimisation de l'écart-type des résidus ou de la déviance) et de minimisation du biais. A ce stade, l'information contenue dans l'échantillon est décrite par un ensemble de modèles dont les valeurs des paramètres sont propres à chaque arbre :

$$Db_{jk} = f(Rx_{jk} + \theta_k) + \varepsilon_{ijk}$$

i : branche, j : verticille, k : arbre, θ_k : valeur des paramètres pour l'arbre k, ϵ_{ijk} : terme d'erreur résiduel pour la branche i dans l'arbre j du peuplement k

Etape 2 : modélisation de la variable dépendante entre les unités d'observation

Les modèles obtenus de l'étape 1 sont des modèles de la variation intra-arbre de la variable dépendante. On a utilisé la technique de prédiction des paramètres, déjà utilisé par Colin (1992) pour exprimer les corrélations entre les θ_k et les variables indépendantes décrivant les niveaux d'observation supérieurs : peuplement, entre peuplements (= régional). Cette technique permet en même temps de réduire la corrélation entre les paramètres des modèles en exprimant la part de celle-ci qui est due au fait que les unités d'observations sont reliées entre elles. Dans l'exemple de Db, on va exprimer que les θ_k , ou k est l'arbre, sont corrélés aux variables indépendantes décrivant les arbres et les peuplements (Ht_k, D130_k, Age_l, SI_l, NHA_l, ...), où l est le peuplement. La technique est itérative :

- •Choisir un paramètre θ_{n_1} , $n_1 = 1...p$, p: nombre de paramètres dans le modèle
- •Exprimer sa corrélation avec les grandeurs descriptives des arbres et des peuplements :

$$\theta_{n,k} = g_{n,k} (Ht_k, D130_k, Age_l, SI_l, NHA_l) + \varepsilon_{n,k}$$

 $\epsilon_{n,k}$: erreur résiduelle du modèle $g_{n,k}$

- •Remplacer θ_{n_i} par g_{n_i} dans de modèle f. Si θ_{n_i} n'est corrélé à aucune grandeur descriptive des arbres ou des peuplements, il est remplacé par sa moyenne.
- •Réajuster f de façon à corriger les estimations des autres paramètres $\theta_{1...n_1-1}, \theta_{n_1+1...n_n}$
- •Choisir un autre paramètre θ_{n_2}
- Recommencer la démarche jusqu'à ce que tous les paramètres θ_k soient exprimés en fonction des grandeurs descriptives des arbres et des peuplements

Les modèles g_n ont été établis par régression linéaire pas à pas, avec un seuil de 5% pour considérer qu'un paramètre est significatif. On obtient, à la fin de cette étape, un modèle :

$$Db_{ijk} = f(Rx_{jk}, Ht_k, D130_k, Age_k, \alpha_{1...p_2}) + \epsilon_{ijk}$$

i: branche, j: verticille, k: arbre, p_2 : nombre de paramètres, α : valeur des paramètres pour une région, ϵ_{ijk} : terme d'erreur résiduel pour la branche i dans l'arbre j du peuplement k

Modélisation de la variance

La dernière étape du travail d'analyse consiste à modéliser le terme de variance résiduelle. On a pratiqué une analyse de covariance à effets mixtes. Le modèle f trouvé à l'étape précédente devient la partie fixe du modèle d'analyse. Cette technique a déjà été employée avec succès pour plusieurs caractères descriptifs du houppier ou du bois de divers essences : angle du fil du Chêne sessile (Guilley *et al.* 1999, Loubère 1996), diamètre des branches (*Pinus nigra* ssp. *Laricio* par Méredieu *et al.* 1998). C'est une technique de décomposition de la variance, qui permet également de tenir compte de l'emboîtement des niveaux d'observation. Comme elle est basée sur la technique du maximum de vraisemblance, les estimations des paramètres sont moins sensibles à l'autocorrélation des observations de la variable indépendante.

Toujours dans l'exemple du diamètre basal des branches : dans un arbre il y a fréquemment des verticilles dont les branches sont en moyenne plus grosses que dans les verticille voisins, même une fois compté la variation intra-arbre de Db et les covariables décrivant la tige et le peuplement. On n'a pas de renseignement sur le mécanisme produisant ces variations. Le phénomène nous apparaît donc comme aléatoire. On introduit un effet aléatoire « verticille » auquel on va attribuer une part de la variance résiduelle du modèle f qu'on avait ajusté par les moindres carrés². En plus de l'effet verticille, nous avons testé les effets « arbre » et « peuplement ».

Pour l'instant, on ne peut pas ajuster de modèle mixte non linéaire. Lorsque le modèle f est non linéaire, il doit être linéarisé. On emploie pour cela un développement limité de f selon une formule de Taylor. Il existe plusieurs solutions pour effectuer ce développement (Littell *et al.* 1997). Comme Méredieu *et al.* (1998), nous avons choisi celle qui consiste à développer f autour de 0 pour les effets aléatoires et autour des estimations des pentes trouvées lors de l'ajustement de la partie fixe. Au cours de ce développement, la variable dépendante subit

² Une conséquence est qu'il faut éviter de comparer les termes de variance résiduelle du modèle mixte et de celui ajusté par la méthodes des moindres carrés. En effet, les termes aléatoires du modèle mixte sont une décomposition de la variance résiduelle du modèle ajusté par les moindres carrés. La variance résiduelle du modèle mixte est donc inférieure à celle du modèle des moindres carrés.

une transformation. Un modèle linéarisé n'est pas ajusté sur la variable dépendante originale, mais sur une

$$\begin{split} \text{Db}_{ijk} = & & \text{f}(\text{HUC}_{jk}, \text{Ht}_k, \text{D130}_k, \text{Age}_k, \theta_{10}, \theta_{20}, \dots, \theta_{n0}) \\ & & & + \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_1} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \left(\theta_1 + \eta_{k1} + \theta_{10}\right) \\ & & & + \dots + \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_n} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \left(\theta_n + \eta_{kn} + \theta_{n0}\right) + \epsilon_{ijk} \end{split}$$

$$\eta_{kn} \approx N(0, \sigma_{kn}^2)$$

variable transformée, selon la méthode ci-dessous :

i : branche, j : verticille, k : arbre, n : nombre de paramètres, $\theta_1 \dots \theta_n$: paramètres d'effets fixes, $\theta_{10} \dots \theta_{n0}$: valeurs connues des paramètres d'effets fixes, η : paramètre aléatoire distribué normalement, centré autour de 0 et de variance σ_n^2

Les $\,$ étant des valeurs connues, un réarrangement permet d'obtenir le modèle linéaire :

$$\begin{split} Db_{ijk} - f(Ht_k, D130_k, Age_k, \dots, \theta_{10}, \theta_{20}, \dots \theta_{n0}) + \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_1} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \theta_{10} + \dots + \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_n} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \theta_{n0} = \\ \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_1} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \left(\theta_1 + \eta_{k1}\right) + \dots + \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_n} \right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \left(\theta_n + \eta_{kn}\right) \end{split}$$

On écrit alors : $V_{jkn} = \left| \frac{\partial f}{\partial \theta_n} \right|_{(\theta_{1n}, \dots, \theta_{nn})}$ et on transforme la variable dépendante en :

$$Db_{ijk}^{'} = Db_{ijk} - f(Ht_k, D130_k, Age_k, \dots, \theta_{10}, \theta_{20}, \dots \theta_{n0}) + \left|\frac{\partial f}{\partial \theta_1}\right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \theta_{10} + \dots + \left|\frac{\partial f}{\partial \theta_n}\right|_{(\theta_{10}, \dots, \theta_{n0})} \cdot \theta_{n0}$$

Ce qui permet d'écrire le modèle mixte linéaire:

$$Db_{ijk}^{-1} = v_{jk1} \cdot (\theta_1 + \eta_1) + ... + v_{jkn} \cdot (\theta_n + \eta_n) + \epsilon_{ijk}$$

$$\eta_n = N(0, \sigma_n^2)$$

Les modèles mixtes ont été ajustés par la méthode du maximum de vraisemblance restreint, implémentée par un algorithme de Newton-Raphson (Proc mixed©SAS version 7). On a d'abord testé les différences de pentes entre les peuplements par des tests de vraisemblance. Une fois la partie covariable du modèle ajustée, on a procédé à la décomposition de la variance. Les effets aléatoires ont été déclarés significatifs au seuil de 5%. Il n'existe pas de méthode permettant de construire les modèles mixtes, similaire à la régression pas à pas. Notre démarche a consisté à tester tous les modèles qu'on peut construire avec 1, 2, 3 effets aléatoires. Les modèles emboîtés ont été comparés entre eux par des tests de vraisemblance

3.2.1.2.Modélisation de variables dépendantes à distributions conjointes

La morphologie du houppier résulte de corrélations internes à l'arbre, qui peuvent être d'origine génétique, mécanique, physiologique. Ce qui signifie que les distributions des différents caractères ne sont pas indépendantes. Les techniques statistiques actuellement disponibles ne permettent d'exprimer ces liaisons de manière satisfaisante dans notre contexte de niveaux de variabilité emboîtés. Par exemple, Méredieu *et al.* (1996) ont exploré les possibilités offertes par la méthode de la « *Seemingly Unrelated Regression* » (SUR). Cette méthode permet de tirer les valeurs des paramètres des équations composant le système dans des distribution conjointes. Malheureusement, cette méthode ne permet que l'ajustement de modèle linéaires et le seul paramètre

aléatoire possible est le terme d'erreur des modèles des moindres carrés. Il n'est donc pas possible de décomposer la variance résiduelle en fonction des différents niveaux d'observations comme avec un modèle à effets mixtes. Une autre solution étudiée par Le Moguédec (1999) est celle de l'ajustement multivarié de modèles à effets mixtes. Dans ce cas les hypothèses sur l'ajustement sont très lourdes.

La technique que nous avons utilisée consiste à modéliser la corrélation entre les termes aléatoires de deux modèles à effets mixtes (Méredieu *et al.* 1998). On en donne un exemple dans l'Équation 7, qui représente un système reliant entre eux les modèles de diamètre basal de branches (Db) et d'angle d'insertion (Al). On verra au Chapitre 4 un système similaire reliant entre elles les hauteurs de base du houppier H1bv et H1vv. Les modèles de Db (Équation 7.1) et Al (Équation 7.2) sont d'abord ajustés séparément. Ce sont des modèles à effets mixtes composés d'une partie déterministe (fonctions \mathbf{f}_{Db} et \mathbf{f}_{Al}) reliant le caractère de branches aux descripteurs de la tige et du peuplements. Pour l'exemple on a limité les variables indépendantes à la hauteur de la tige (\mathbf{Ht}_k), à son diamètre à 1,30 m ($\mathbf{D}130_k$) et à l'âge du peuplement (\mathbf{Age}_1). L'Équation 7.1 et l'Équation 7.2 ont toutes deux des pentes (les paramètres d'effets fixes θ_{Db} et θ_{Angle}) qui ne varient pas en fonction de l'arbre du peuplement ou de la régions. Par contre, les deux modèles contiennent un terme aléatoire variant en fonction de l'arbre (effets arbre $\eta 1_k$ et $\eta 2_k$) et un terme d'erreur résiduelle ($\epsilon 1_{ijkl}$ et $\epsilon 2_{ijkl}$). Les valeurs des termes aléatoires estimées lors de l'ajustement séparé des modèles de Db et AI sont reliés entre elles dans l'Équation 7.3 et l'Équation 7.4. Les valeurs α_1 et α_2 sont estimées par une régression linéaire. Pour effectuer une simulation le terme $\eta 2_k$ est tiré dans une distribution $\mathbf{N}(0,\sigma_k^2)$ et on calcule $\eta 1_k$ à partir de lui (resp. pour $\epsilon 1_{ijkl}$ et $\epsilon 2_{ijkl}$).

Équation 7

$$\begin{cases} \text{Db}_{ijkl} = f_{\text{Db}} \big(\text{Ht}_k, \text{Age}_l, \text{D130}_k, \theta_{\text{Db}} \big) + \eta \mathbf{1}_k + \epsilon \mathbf{1}_{ijkl} & 7.1 \\ \text{AI}_{ijkl} = f_{\text{Al}} \big(\text{Ht}_k, \text{Age}_l, \text{D130}_k, \theta_{\text{Angle}} \big) + \eta \mathbf{2}_k + \epsilon_{ijkl} & 7.2 \\ \eta \mathbf{1}_k = \alpha_1 \cdot \eta \mathbf{2}_k & 7.3 \\ \epsilon \mathbf{1}_{ijkl} = \alpha_2 \cdot \epsilon \mathbf{2}_{ijkl} & 7.4 \end{cases}$$

i : arbre, j : verticille, k : arbre, I : peuplement

Cette méthode a pour avantage de permettre de relier entre eux les termes aléatoires de modèles à effets mixtes. Cependant, elle entraîne deux conditions sur la modélisation, dont il faut tenir compte lors de l'étape de sélection des modèles :

- •les niveaux de variabilité représentés doivent être les mêmes dans les deux modèles : par exemple un effet aléatoire « arbre » et un effet « peuplement » dans chaque modèle
- les paramètres aléatoires doivent avoir des fonctions équivalentes dans le modèle :par exemple les effets aléatoires portent sur l'intercept de chaque modèle ou sont additifs dans les deux modèles. Il est préférable d'éviter de corréler entre eux des termes de variance additifs et multiplicatifs.

3.2.1.3. Transformations des variables dépendantes

Les tests du modèle FOREST sur l'échantillon France Nord ont montré que la variance de Db était très hétérogène (Loubère & Colin 1999). Nous avons appliqué une transformation log. Ce n'est pas une solution idéale. D'un côté, la structure de la variance n'est pas simple. La variance du diamètre des branches est minimale aux deux extrémités de la tige (apex et pied). Elle est maximale dans la zone des plus grosses branches. D'un autre côté, les houppiers contiennent de nombreuses branches de petit diamètre. En log, celles-ci donnent des valeurs très négatives. La transformation log seule ne peut homogénéiser la variance.

On peut donc seulement diminuer l'effet de la présence de branches de petit diamètre dans les mêmes verticilles que des branches fortes. Suivant Jolicoeur (1995), nous avons utilisé la transformation Ln(Db+0,75). Ln est le logarithme naturel. La valeur 0,75 a été choisie arbitrairement. Dans les graphiques des modèles recalibrés, les valeurs prédites du diamètre des branches sont donc corrigées pour le biais log. Suivant Sprugel (1983), on a appliqué la transformation inverse :

$$\mathsf{Db}_{\mathsf{corrige}} = exp(\mathsf{Db}_{\mathsf{Log}}) \cdot exp\!\left(\frac{\mathsf{SCE}^2}{2}\right)$$

 $\mathsf{Db}_{\mathsf{corrigé}}: \mathsf{Valeur}$ prédite en cm corrigée pour le biais log, $\mathsf{Db}_{\mathsf{Log}}: \mathsf{valeur}$ prédite unités log, SCE : Somme des carrés des erreurs du modèle

3.2.2. Nombre de branches

Deux modèles ont été construits selon deux techniques différentes. Le premier a été obtenu à partir des données des arbres de l'échantillon France Nord (peuplements 31 à 35) et est un recalibrage du modèle FOREST (Équation 5 dans le Tableau 14 p54). C'est celui que nous présentons dans le § 3.3.1.1.3 (p 72). Le second est un modèle dérivé de la méthode architecturale, construit à partir des données des peuplements 37, 38. Ce sont les seuls pour lesquels on avait mesuré la hauteur individuelle d'insertion sur la tige de chaque branche du verticille. Il sera présenté dans le § 3.3.2.3 (p 126).

Pour le recalibrage du modèle FOREST, on a suivi la méthodologie générale exposée ci-dessus. Nous avons tenu compte du fait que le Nombre de branches est une variable à distribution discrète. Pour trouver le modèle arbre nous avons utilisé les modèles linéaires généralisés. La fonction lien est la fonction LN (logarithme naturel). La variance est modélisée par une loi binomiale.

Afin de comparer les performances des deux méthodes de modélisations du nombre de branches verticillaires, on a procédé à une validation croisée des modèles : le modèle statistique mis au point sur les arbres de l'échantillon France nord a été utilisé pour estimer les nombres de branches dans les arbres des peuplements 37 et 38. Le modèle dérivé de la méthode architecturale à, lui, été utilisé pour estimer le nombre de branches des arbres de l'échantillon France Nord.

3.2.3. Localisation des branches autour du verticille

On rappelle qu'ici, nous n'avons pas modélisé la phyllotaxie de l'Epicéa commun, ce qui aurait nécessité de mesurer la localisation verticale de chaque branche le long du verticille. Il s'agit de la projection des insertions des branches sur un plan transversal radial fictif passant par la cicatrice de l'UC. Deux branches qui se suivent dans cette projection ne se suivent probablement pas dans l'ordre phyllotaxique.

La variable étudiée est l'angle entre une branche et celle qui la suit. En effet, lorsqu'on simule un verticille, on commence par placer une branche qui définit l'origine du compte des angles. La question que l'on se pose alors est : à quelle distance placer la suivante ? Pour chaque verticille, on a calculé le vecteur moyen (noté $\overline{\mathbf{e}}$) et la

variance angulaire (notée
$$\vec{s}$$
). Le vecteur moyen est (Batschelet 1981) :
$$(\frac{\vec{x}}{\vec{y}}) = \begin{pmatrix} \frac{1}{Nb} \sum_{i=1}^{Nb} \cos(\alpha_{ij}) \\ \frac{1}{Nb} \sum_{i=1}^{Nb} \sin(\alpha_{ij}) \end{pmatrix},$$

i :branche ; j : UC ; Nb : nombre de branches dans l'UC ; $\alpha_{i,j}$: angle entre 2 branches successives. La norme de ce vecteur (notée $\left|\overline{\mathbf{e}}\right|$) indique si la distribution des angles est aléatoire (r = 0) ou régulière (r = 1). Ce n'est pas une mesure absolue, elle dépend du nombre de branches dans le verticille (Nb).

Usuellement, on compare les variances angulaires par le test de Mardia-Watson-Wheeler, qui permet de tester à la fois la différence d'angle moyen entre les distributions et la différence de variance. Le problème est que la différence entre les angles moyens et entre les variance dépend du nombre de branche. On serait donc obligé de comparer des unités de mesures (verticilles, arbres, peuplement) ayant des vecteurs moyens et des nombres de branches identiques, ce qui est très difficile à trouver. On a donc complété les résultats du test de Mardia-Watson-Wheeler par ceux d'un test de Walraff (1979), proposé par Batschelet (1981) pour comparer les dispersions de 2 ou n échantillons. Les effets testés étaient : UC dans arbre, arbre, peuplement.

3.2.4. Méthodes utilisées pour l'analyse du modèle FOREST

Les relations statistiques composant le modèle FOREST (Tableau 14) ont également été obtenue par la technique de prédiction des paramètres. Par exemple, pour le diamètre des branches (Équation 3), le modèle se compose d'une fonction décrivant la variation intra-arbre dont les paramètres $\left(\alpha_k, \gamma_k, \zeta_k\right)$ ont une valeur pour chaque arbre k et de fonctions f expliquant les variations de ces paramètres en fonction des paramètres descriptifs des arbres et des peuplements. On s'est donc posé les deux questions suivantes : la fonction décrivant la variation intra-arbre est-elle toujours adaptée ? Les fonctions f sont-elles toujours valides ?

Équation 8

$$\begin{cases} \mathsf{DMOY}_{jk} = \lambda + \alpha_k \cdot \mathsf{rx}_{jk} + \beta_k \cdot \mathsf{rx}_{jk}^2 & \mathsf{rx}_{jk} < \zeta_k \\ \mathsf{DMOY}_{jk} = \lambda + \alpha_k \cdot \zeta_k + \beta_k \cdot {\zeta_k}^2 + \gamma_k \cdot \left(\mathsf{rx}_{jk} - \zeta_k \right)^2 & \mathsf{rx}_{jk} \geq \zeta_{jk} \\ \alpha = f_\alpha \big(\mathsf{Ht}_k, \mathsf{Age}, \mathsf{D}130_k \big) \\ \zeta_k = f_\zeta \big(\mathsf{Ht}_k, \mathsf{Age}, \mathsf{D}130_k \big) \\ \gamma_k = f_\gamma \big(\mathsf{Ht}_k, \mathsf{Age}, \mathsf{D}130_k \big) \end{cases}$$

$$\beta_k = -\frac{\alpha_k}{2 \cdot \zeta_j}$$

On a d'abord testé le modèle général en simulant les arbres de l'échantillon STUD, à l'aide du modèle FOREST. Le modèle employé est celui présenté dans le Tableau 14. Une différence entre les résultats de nos tests et ceux qu'on obtiendrait en faisant tourner l'ensemble de la chaîne de simulation (logiciel WinEPIFN, Leban *et al.* 1998) est qu'ici les dimensions finales des arbres sont des valeurs observées et non des valeurs prédites par le simulateur de croissance. On a ensuite analysé le comportement des fonctions f_{α} , f_{γ} , f_{ζ} . On a comparé les valeurs de α , γ , ζ obtenues en ajustant le modèle arbre pour chaque arbre ($\alpha_{ajusté}$, $\gamma_{ajusté}$, $\gamma_{ajusté}$) à celles calculées par les fonctions f_{α} , f_{γ} , f_{ζ} ($\alpha_{calculé}$, $\gamma_{calculé}$).

3.3. Résultats

3.3.1. Le modèle FOREST

3.3.1.1. Etude et recalibrage des relations statistiques

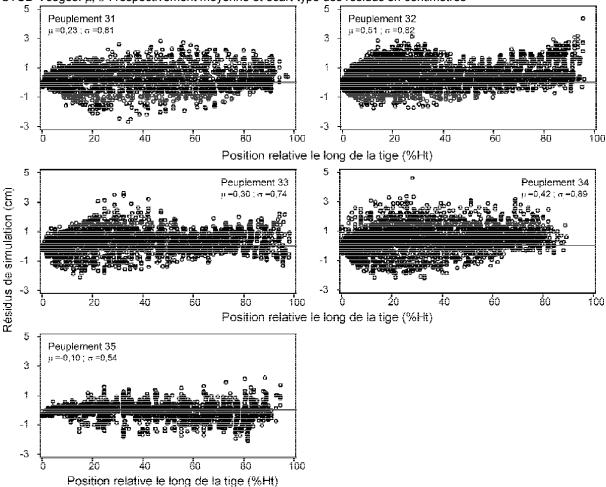
3.3.1.1.1.Diamètre des branches verticillaires

La Figure 21 montre ce qui se passe si on met le modèle FOREST en situation : estimer Db dans un lot de bois quelconque afin d'estimer sa nodosité. Le rôle du lot de bois est joué ici par les 108 arbres de l'échantillon France Nord. On rappelle que le modèle FOREST ne peut pas simuler la variabilité de Db à l'intérieur d'un verticille. Toutes les branches d'un même verticille ont la même valeur de Dbestimé : Dbestimé = DMOY. Cependant, comme nous l'avons exposé, ce n'est pas seulement la moyenne des propriétés des branches qui aura un effet sur les produits du bois mais aussi leur variance. Afin de montrer également le problème concret que pose la variabilité des propriétés des branches, on a calculé les résidus de simulation r = Dbobservé - Dbestimé. Dans tous les peuplements, la moyenne des résidus est significativement non nulle (test t, p > 0,0001). Dans les vieux arbres(peuplements 31 à 34, Figure 21), la variance résiduelle est très hétérogène : faible dans le haut de la tige et augmentant lorsqu'on descend vers le pied. La variabilité des Db mesurés dans les peuplements 31 à 34 est très grande par rapport aux jeunes arbres représentés par le peuplement 35, résultant en des valeurs de l'écarttype résiduelle très importantes. La valeur des résidus les plus forts est de l'ordre de grandeur de Db, ce qui ne permet pas d'utiliser ces estimations dans un contexte d'évaluation de la qualité des bois. Dans les peuplements âgés, on constate un biais dans le bas des arbres (de rx = 50% Ht à rx = 100% Ht) où Db est systématiquement sous-évalué (Figure 21). Par contre, le modèle est peu biaisé dans le haut des vieux arbres (de l'apex de l'arbre = 0 %Ht jusqu'à 50 %Ht). Le modèle se comporte très différemment dans les jeunes arbres du

peuplement 35. Le biais, quoique significatif, est beaucoup moins important et au pied de l'arbre, Db est surévalué.

Figure 21

Estimation du diamètre des branches verticillaire des arbres de l'échantillon STUD à l'aide du modèle FOREST (Équation 3 dans le Tableau 14 p54). Graphe des résidus de simulation pour l'ensemble de l'échantillon STUD-Vosges. μ , σ : respectivement moyenne et écart-type des résidus en centimètres

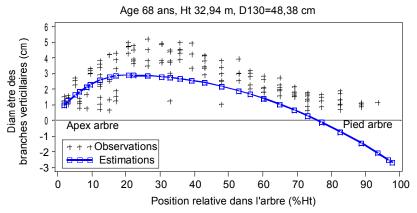


La Figure 22 illustre Le comportement le plus problématique des modèles FOREST. L'arbre représenté a été choisi dans le peuplement le plus fertile parmi les vosgiens (SI = 38,3 m). Les estimations du diamètre des branches dans le bas de l'arbre ne peuvent pas être employées par les simulateurs de qualité du bois auxquels elles sont normalement destinées. Le mauvais comportement du modèle au pied de l'arbre est également responsable du fait que les diamètres des branches du bas du houppier ainsi que le diamètre des plus grosses branches de l'arbre sont systématiquement sous-estimés, ce qui a pour effet de fausser le classement des billons, établi d'après DMAX.

Figure 22

Estimation du diamètre des branches verticillaire des arbres de l'échantillon STUD à l'aide du modèle FOREST.

Un arbre provenant du peuplement vosgien le plus fertile de l'échantillon. Chaque point observé représente 1 branche. La courbe des valeurs estimées est celle de DMOY. Elle a été obtenue en utilisant l'Équation 3 (Tableau 14 p54) avec les mesures de Ht, D130 Age, comme entrées.

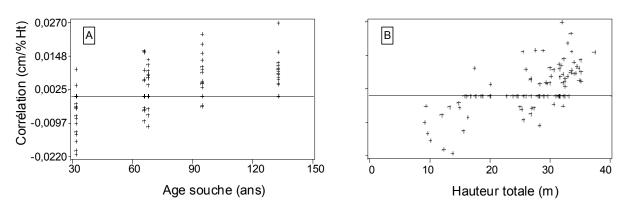


On a estimé la tendance des résidus en fonction de la position le long de la tige par un coefficient de régression entre les résidus et la hauteur relative des branches dans l'arbre (variable rx). coefficient a été sélectionné au seuil de 10% (Figure 23). Il n'y a que 5 arbres pour lesquels on ne trouve aucun biais. Pour tous les autres il y a une tendance très forte des résidus de simulation en fonction de la position relative des branches le long de la tige. Mais cette tendance n'est pas identique entre les jeunes arbres du peuplement 35. Chez les jeunes arbres, le coefficient de corrélation est

négatif (Figure 23a) : la moyenne des résidus décroît quand on descend le long de la tige. Chez les vieux arbres, le coefficient de corrélation est en général positif. Dans les cas extrêmes, l'erreur commise en simulant Db augmente de 3 mm lorsque l'on descend dans l'arbre de 1% de la hauteur de la tige (Figure 23a). Le coefficient est fortement corrélé à l'âge des peuplements et à la hauteur de l'arbre (Figure 23). Ainsi, contrairement à l'hypothèse initiale du modèle, il pourrait y avoir un effet de la taille de la tige sur la branchaison.

Figure 23

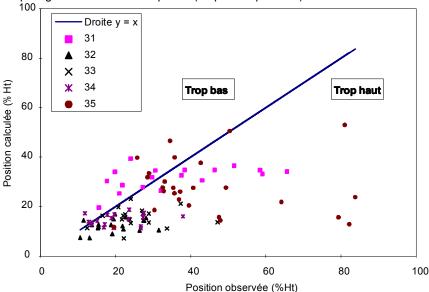
Application du modèle FOREST de diamètre des branches aux arbres de l'échantillon STUD. Analyse des tendances dans les résidus. En ordonnées : les valeurs du coefficient de corrélation entre les résidus pour un arbre et la position le long de la tige.



On constate que ζ est sous-estimé (Figure 24), ce qui signifie que le modèle prédit que la plus grosse branche est plus haute que ce que l'on a observé. On peut montrer que pour une valeur donnée de ζ , on peut calculer des valeurs seuils de α et γ , qui si elles sont dépassées amènent le modèle à produire des valeurs négatives en bas de la tige, en simulation. Par exemple, une valeur de α plus grande que 0,7 avec ζ valant 40% Ht nous met dans la situation de produire des diamètres négatifs. Une telle situation ne peut se rencontrer dans les ajustements arbre par arbre du modèle (cf. ci-dessous) mais on la crée dans le cas des vieux arbres en positionnant mal ζ , c'est à dire en plaçant les plus grosses branches trop haut dans l'arbre.

Figure 24

Estimation de la position du verticille contenant les plus grosses branches de l'arbre. Comparaison des valeurs observées (en x) et calculées par l'Équation 3 (en y) du paramètre ζ . « Trop bas » : arbres pour lesquels l'Équation 3 localise les plus grosses branches trop bas. (resp. « Trop haut »)



Pour tester l'effet de la seule augmentation de Ht et D130, nous avons utilisé les données de l'arbre 3132 peuplement 31 (Age: 66 ans, SI: 33 m). Le modèle est basé sur le fait qu'une augmentation des dimensions de la tige n'apporte pas d'effets supplémentaires dans la relation avec le diamètre des branches. A partir de observé 3132, l'arbre nous avons généré deux arbres théoriques multipliant la hauteur et le D130 de cet arbre par une constante. L'âge étant maintenu constant, cette constante a été choisie de manière à

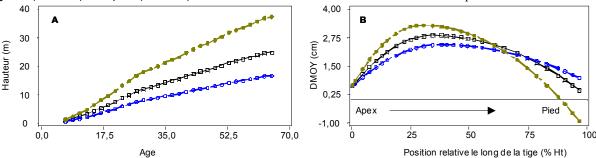
rester dans les limites de Ht et D130 rencontrés dans les échantillons France Nord et Sud. Le petit arbre a été obtenu en divisant les dimensions de l'arbre observé par 1,5. Il correspond à ceux de l'échantillon France Sud (Tableau 15). Le grand arbre a été obtenu en multipliant les dimensions de l'arbre observé par 1,5 (Tableau 15), ce qui donne un arbre de classe de fertilité I pour le Nord-Est de la France (Décourt 1972). Les valeurs rx et CR1 sont communes aux trois arbres. On peut donc déduire une courbe de croissance en hauteur pour les deux arbres théoriques qui est homothétique à la courbe observée (Figure 25a). On peut aussi recalculer la nouvelle valeur de H1bv pour les arbres théoriques (Tableau 15). Tandis que les estimations de DMOY fournies par le modèle FOREST restent réalistes pour le petit arbre (Figure 25b), on constate qu'en cas d'augmentation de taille de la tige, le modèle reproduit le comportement observé à la Figure 22.

Tableau 15

Dimensions de l'arbre observé et des arbres théoriques obtenus en multipliant les dimensions de l'arbre observé par 1,5 (« Grand arbre ») ou en les divisant par 1,5 (« Petit arbre »). Le défilement de la tige (H/D) et le coefficient de couronne sont identiques pour l'arbre observé et les deux arbres théoriques.

Descripteur	Arbre observé	Grand arbre	Petit arbre
H/D		75,1	
CR1		70,3	
Hauteur	24,9	37,4	16,6
D130	33,2	49,8	22,2
H1bv	7,4	4,9	11,1

Figure 25



On a essayé d'analyser Db à l'aide de l'Équation 3 (Tableau 14, p54). Comme indiqué dans le chapitre « Méthodes de modélisation » (§3.2), on a transformé Db en Ln(Db+0,75). On a obtenu l'Équation 9. Les paramètres sont dans le Tableau 16 et la Figure 27 montre quelques exemples d'ajustements. Les arbres ont été choisis dans les peuplements de fertilité extrême de l'échantillon France Nord.

Équation 9

$$\begin{cases} Ln(Db_{ijk} + 0.75) = \alpha_k \cdot rx_{jk} + \beta_k \cdot rx_{jk}^2 + \epsilon & rx_{jk} < \zeta_k \\ Ln(Db_{ijk} + 0.75) = \alpha_k \cdot \zeta_k + \beta_k \cdot \zeta_k^2 + \gamma_k \cdot \left(rx_{jk} - \zeta_k\right)^2 + \epsilon & rx_{jk} \ge \zeta_k \\ \alpha_k = b_1 \cdot Hlbv_k + b_2 \cdot Ht_k \\ \zeta_k = b_5 \cdot Hlvv_k^{b_3} \cdot HD_k^{b_4} \\ \gamma_k = b_6 \cdot D130_k + b_7 \cdot Hlbv_k \end{cases}$$

où i: branche, j: verticille, k: arbre

La hauteur où l'on trouve les plus grosses branches (paramètre ζ de l'Équation 9) est toujours mal estimée. Lorsqu'on avait utilisé l'Équation 3 pour estimer Db de l'échantillon France Nord, on avait conclu au fait que les relations entre ζ et les grandeurs descriptives des arbres et des peuplements n'avaient été que partiellement comprises du fait que le modèle avait été mis au point sur des arbres jeunes. Même recalibré, il s'adapte toujours mal au cas des arbres dont les plus grosses branches se trouveraient très bas (houppiers longs, comme les arbres du peuplement 31) ou très haut (houppiers courts, comme les arbres du peuplement 33). Ceci montre que le modèle arbre par arbre est trop peu flexible, à cause de la condition de continuité entre les deux segments. L'intervalle de confiance des estimations est calibré pour la zone des plus grosses branches. C'est aussi la zone où les différences DMAX-DMIN sont les plus importantes. Au pied de l'arbre, la variabilité de Db à l'intérieur du verticille est beaucoup plus faible. En conséquence l'intervalle de confiance est trop large pour le pied de l'arbre.

Tableau 16Estimations des paramètres de l'Équation 9.

Paramètre	Estimation	Ecart-type asymptotique
b1	$2,04 \cdot 10^{-3}$	$2,20\cdot10^{-4}$
b2	$5,02 \cdot 10^{-3}$	$1,91 \cdot 10^4$
b3	$-2,56\cdot10^{-2}$	$9,76 \cdot 10^4$
b4	$-6,94\cdot10^{-3}$	$2,71 \cdot 10^{-4}$
b5	3,64	$3,86 \cdot 10^{-2}$
b6	$-2,66\cdot10^{-4}$	$5,14\cdot 10^{-6}$
b7	$1,68 \cdot 10^{-6}$	$1,07 \cdot 10^{-7}$

Figure 26Résidus de l'ajustement de l'Équation 9, retransformés depuis le Log et corrigés pour le biais Log.

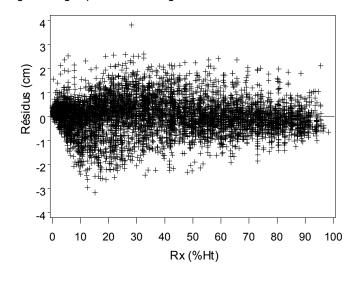
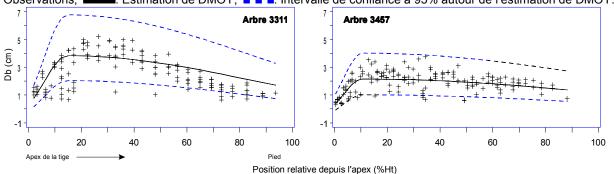


Figure 27Echantillon de calibrage. Pour 2 arbres, estimation de Db par l'Équation 9 (paramètres dans le Tableau 16). + + + : Observations; _____: Estimation de DMOY; __ _ _ : Intervalle de confiance à 95% autour de l'estimation de DMOY.

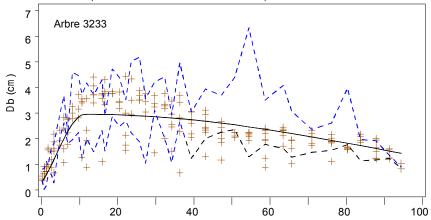


La structure des résidus reste complexe. La variance résiduelle n'est pas homogène le long de la tige et reste importante. Le coefficient de variation du modèle est 25,35%. A certaines hauteurs dans le houppier, les estimations sont systématiquement biaisées (Figure 26). La largeur excessive de l'intervalle de confiance autour des estimations rend difficile l'utilisation de ce modèle en simulation. Il est possible d'obtenir des valeurs de

Db simulé très fortes en bas de l'arbre. Par exemple ; dans la Figure 28, la plus grosse branche de l'arbre est placée trop bas par rapport à ce qu'on observe dans tout l'échantillon France Nord.

Figure 28

Arbre de l'échantillon de validation. Exemple d'estimation de Db avec l'Équation 9 (paramètres dans le Tableau 16). + + + : valeurs observées ; ____ : Estimations de DMOY ; _ _ _ : Estimations de DMAX et DMIN



3.3.1.1.2. Angle d'insertion des branches verticillaires

L'application du modèle FOREST d'angle d'insertion (Tableau 14, p54 : Équation 4) aux arbres de l'échantillon France Nord engendre des biais très importants (Tableau 17). Ces biais existent pour tous les peuplements, ce qui exclue un simple effet peuplement. Pour chaque branche, les résidus les plus grands obtenus sont de l'ordre de la valeur d'un angle d'insertion (Figure 29). Ceci est dû en partie au faible nombre de prédicteurs dans le modèle, qui ne repose en fait que sur l'âge de la branche. Lors de l'ajustement du modèle, il n'était pas apparu suffisamment de variabilité entre les arbres pour justifier une modélisation par la technique de prédiction des paramètres comme pour le diamètre des branches (Colin 1992). Au contraire, dans notre échantillon, l'effet arbre est important.

Tableau 17 Application du modèle d'angle d'insertion FOREST aux 31 (modalité « mature, peu fertile », un exemple arbres de l'échantillon STUD. Moyenne et écart-type des résidus.

Peuplement	Moyenne (°)	Ecart-type	Т	p> T
31	-3,60	9,97	-15,60	0,0001
32	-7,82	15,05	-25,40	0,0001
33	-9,52	13,21	-32,40	0,0001
34	-7,32	13,97	-25,90	0,0001
35	-5,74	10,91	-23,40	0,0001

Seules les données des arbres du peuplement dans la Figure 30) et une partie de celles du 35 présentent une tendance intra-arbre conforme à celle supposée par le modèle FOREST : les branches sont insérées à angle aigu en haut de l'arbre puis l'angle s'ouvre en descendant dans le houppier. Pour les 3 autres peuplements vosgiens (modalité « âgé » : 32 et 34 ; modalité « mature, fertile » : 33), les angles d'insertion les plus ouverts se trouvent en haut du houppier (cas de 28 des 45 arbres de l'échantillon de calibrage). Les Epicéas communs ont tendance à « faire la table » : plus l'arbre vieillit, plus les branches sont

produites avec un angle d'insertion ouvert. Cependant, ce n'est pas le problème ici. Au contraire, le modèle décrit assez bien la tendance moyenne de l'angle d'insertion en haut du houppier. C'est dans le bas de l'arbre (Figure 29) que sont générés les biais enregistrés dans le Tableau 17. Comme dans le cas du diamètre basal des branches, la tendance des résidus en fonction de la position le long de la tige est plus forte chez les arbres âgés que chez les jeunes (Figure 30).

Figure 29 Application du modèle FOREST aux arbres de l'échantillon Application du modèle FOREST aux arbres de l'échantillon STUD. Résidus du modèle d'angle d'insertion.

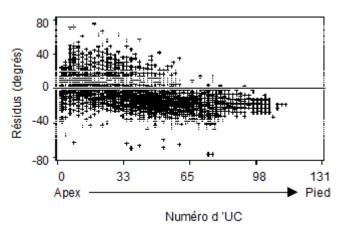


Figure 30

Les deux arbres montrés représentent les deux classes d'âge de la modalité « peu fertile ». NUC=0 : apex de l'arbre

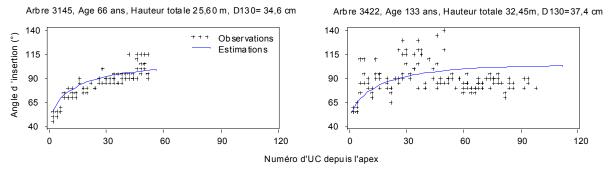
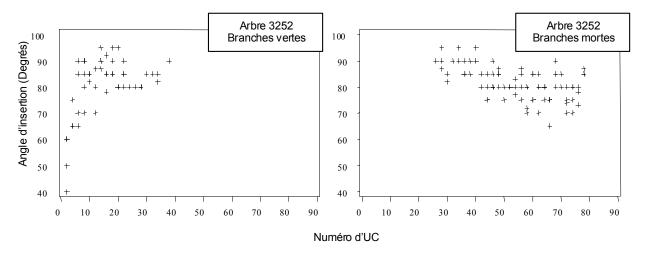


Figure 31 Variation de l'angle d'insertion des branches d'un arbre d'un des peuplements âgés. Branches vertes et mortes représentées séparément.



Le modèle FOREST est basé, en partie, sur l'idée que plus une branche vieillit, plus elle s'alourdit, et plus son angle d'insertion s'ouvre. Ce gradient intra-arbre est représenté par NUC, qui indique à la fois l'âge de la branche et sa position dans le houppier (Colin 1992.). Chez un arbre âgé comme celui du peuplement 34, que nous avons choisi pour la Figure 30, on observe une tendance inverse : plus la branche est située bas dans le houppier, plus son angle d'insertion est aigu. Pour un arbre âgé choisi au hasard, nous avons séparé les branches en fonction de leur statut (Figure 31). Les branches vertes suivent bien la tendance intra-arbre décrite dans le modèle FOREST, mais pas les mortes. Ce sont elles qui sont à l'origine de la tendance des résidus en fonction de la position dans l'arbre. Quel que soit l'âge de l'arbre, jeune ou vieux, on fait une approximation en utilisant NUC pour estimer l'âge d'une branche morte. Les branches mortes retiennent les caractéristiques morphologiques de l'âge qu'elles avaient au moment de leur mort (Figure 32). Nous ne pouvons pas estimer cet âge avec nos données, mais on peut dire qu'il n'a aucun rapport avec NUC. Par exemple Dietrich (1973) montre que chez *Abies balsamea* la croissance des branches du haut de l'arbre dure nettement plus longtemps que celles des branches du bas. L'espérance de vie des branches s'accroîtrait donc avec l'âge de l'arbre et sa hauteur (Gava 1973). Les branches mortes du pied de nos arbres pourraient simplement être plus jeunes que les branches vertes, ce qui expliquerait que leur angle d'insertion serait plus aigu.

Figure 32

Interprétation des tendances intra-arbres de l'angle d'insertion constatées dans les arbres âgés de l'échantillon France Nord. Deux branches ont été représentées : branche verte du haut de l'arbre (NUC 40), branche morte du pied (NUC 117). La branche du pied est morte lorsqu'elle était âgée de 30 ans. A droite, l'évolution de l'angle d'insertion que montrerait chacune des deux branches si elle a suivi le modèle de Colin (1992).

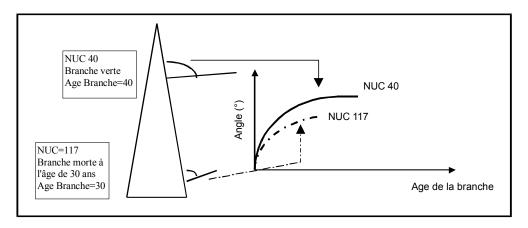
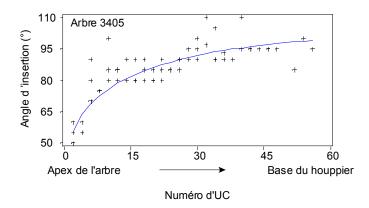


Figure 33

Application du modèle FOREST à un arbre du peuplement âgé de fertilité faible (Age : 133 ans, hauteur dominante à 100 ans : 31,1 m). Hauteur arbre = 31,6 m, D130 = 39,3 cm.

+ + + : valeurs observées ; — : Estimations de ANGMOY



Les branches vertes sont ainsi beaucoup plus susceptibles que les mortes de suivre une variation intra-arbre conforme à celle décrite dans le modèle FOREST. Effectivement, les résultats obtenus lorsqu'on applique le modèle FOREST aux seules branches vertes des Nord arbres France sont plus satisfaisants (Figure 35). Les prédictions pour les arbres âgés sont non significativement biaisées au seuil de 5% (Tableau 18). Pour les autres arbres, la moyenne des résidus est plus faible que dans le Tableau 17. Par contre, l'écart-type des résidus n'est pas très différent, du fait que le modèle ne simule pas la variabilité inter-arbre. L'arbre de la Figure 33 a été choisi dans le peuplement le plus âgé (peuplement 34), comme celui dans la Figure 30. On alors comparer les profil d'évolution intra-arbre l'angle de

•

d'insertion : branches mortes + vertes (Figure 30) ou branches vertes seules (Figure 33).

Etant donné la différence importante entre la variation intra-arbre de l'angle d'insertion que nous trouvons dans nos arbres et celle supposée par le modèle FOREST, nous avons choisi de ne pas recalibrer le modèle pour l'ensemble des branches (mortes + vivantes), mais seulement pour les branches vertes. Les résultats concernant les branches vertes sont présentés aux § 3.3.2.2.1 (p 102) et §3.3.2.2.3 (p123).

Tableau 18

Application du modèle d'angle d'insertion FOREST aux arbres STUD-Vosges. Simulations des seules branches vertes. Moyenne des résidus par peuplement.

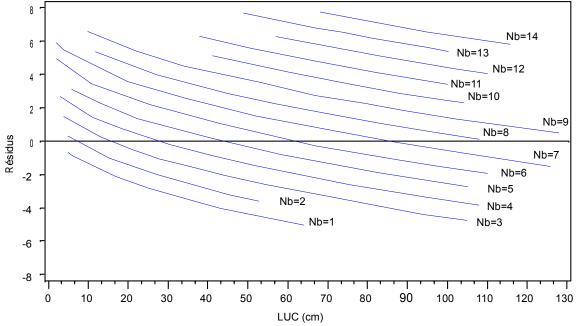
Arbre	Moyenne (°)	Ecart-type (°)	Т	Prob> T
31	-1,70	10,02	-5,65	0,0001
32	0,87	14,94	1,93	0,0543
33	-2,32	12,25	-6,10	0,0001
34	-0,11	14,22	-0,25	0,8004
35	-0,87	9,85	-2,85	0,0045

3.3.1.1.3. Nombre de branches

Appliqué aux arbres de l'échantillon France Nord (peuplements 31 à 35), le modèle FOREST (Équation 5 dans le Tableau 14, p54) surévalue fortement le nombre de branches dans les UC qui en comptent peu. On observe une corrélation négative très significative entre les résidus et la longueur d'UC (Figure 34). On remarque aussi, que la variance résiduelle des arbres du peuplement 35 est nettement supérieure à celle des peuplements vosgiens, ce qui est dû au fait que certains arbres de ce peuplement, ayant poussé en conditions de faible densité, ont des nombres de branches verticillaires très importants et sans équivalents dans les arbres vosgiens (le maximum est de 18 branches dans un verticille d'un arbre planté à 200 tiges / ha). Sur l'ensemble de l'échantillon, il n'y a pas de biais significatif en fonction de la variable UC (on rappelle que dans l'Équation 5, $\gamma = 0$). Mais en réalité, cela dépend de Nb_{observé}. Pour les verticilles comprenant de 2 à 6 branches, il y a des erreurs positives très importantes en haut des arbres et des erreurs négatives en bas.

Figure 34

Application du modèle FOREST de nombre de branches verticillaires (Équation 5 dans le Tableau 14, p54) aux arbres de l'échantillon France Nord. Résidus en fonction de la longueur d'UC (LUC) et du nombre de branches verticillaires. Les courbes relient les points représentant les résidus de simulation pour des verticilles ayant même nombre de branche observé. Pour chaque courbe on a indique le nombre de branche observé dans les verticille.



Pour recalibrer le modèle, nous n'avons introduit qu'un changement : dans l'Équation 5 (Tableau 14, p54), on a remplacé NUC par l'âge qu'avait l'arbre au moment de l'étalement du verticille (Variable Ageuc). Dans le modèle FOREST, le gradient intra-arbre est décrit par NUC, qui est compté depuis l'apex, en référence à la convention adoptée pour Db et Al. Cependant, Db et Al sont des données de nature différente, car elles sont cumulatives. Pour Nb, il est possible que les effets annuels jouent un rôle plus important. Avec la convention NUC, lorsqu'on compare des peuplements, on compare des verticilles qui n'ont pas été produits la même année, ni à des âges identiques des arbres. D'où une confusion possible entre les effets « années » et « âge de l'arbre ». En exprimant dans le modèle l'âge que l'arbre avait lors de l'étalement du verticille, on analysera mieux les effets des conditions de croissance et les effets annuels.

Pour l'ajustement, nous avons éliminé les UC 26 et 27 des arbres du peuplement 35, qui ont été produites à l'époque où les arbres étaient en crise de transplantation. Elles sont hors norme, car on peut avoir Nb = 7 branches avec LUC = 0,03 m.

Après avoir ajusté le modèle aux données de chaque arbre et avoir appliqué la technique de prédiction des paramètres, on a obtenu l'Équation 10 ou i est le verticille, j l'arbre, k le peuplement et $(a_{11},...,a_{34})$ les paramètres que l'on cherche à estimer. Les valeurs des paramètres sont dans le Tableau 17. Les statistiques d'ajustement des sous-modèles a_1 , a_2 et a_3 sont exposées dans le Tableau 19. On remarque une forte corrélation entre les paramètre a_{1jk} , a_{3jk} et l'altitude des peuplements (Équation 10) On a

$$\begin{cases} \text{In}(\text{Nb}_{ijk}) = a_{1jk} \cdot \text{Age}_{\text{UC}_k} + a_{2jk} \cdot \text{In}(\text{LUC}_{ijk}) + a_{3jk} \\ a_{1jk} = a_{11} \cdot \text{Alt}_k + a_{12} \\ a_{2jk} = a_{21} \cdot \text{Ht}_{jk} + a_{22} \\ a_{3jk} = a_{31} \cdot \text{Age}_k + a_{32} \cdot \text{Alt}_k + a_{33} \cdot \text{HD}_{jk} + a_{34} \end{cases}$$

simulé l'effet de l'altitude pour différentes valeur de ALT dans les limites de notre échantillon : 200 m, 400 m, ..., 800 m. Pour chaque peuplement, on a utilisé comme entrées du modèle les valeurs de Ht et D130 de l'arbre dont la hauteur est la plus proche de la hauteur moyenne du peuplement. Les résultats obtenus étaient semblables entre les peuplements. Un exemple est donné en Figure 36 pour le peuplement 33 (Altitude 625 m). Les entrées du modèles sont les données de l'arbre 3312 (Age= 68 ans, Ht= 29 m, D130= 27,4 cm). Le modèle prévoit que, pour des LUC identiques, les arbres ont de moins en moins de branches à mesure que l'on passe du Plateau Lorrain à la montagne vosgienne.

Lorsqu'on essaye d'estimer le nombre de branches verticillaires des arbres de l'échantillon de validation avec l'Équation 10, il apparaît une tendance à surestimer le nombre de branches (Figure 35). Cependant, la moyenne des résidus par peuplement reste faible, variant de -0.2 à +0.5 branches. L'écart-type des résidus est stable pour les peuplements vosgiens (1,7 ou 1,8 selon les peuplements). Le modèle montre un écart-type plus important pour les arbres du peuplement 35 (3,0 branches). Une analyse des résidus des arbres de ce peuplement ne montre pas de tendance en fonction de la densité ou de la descendance des arbres.

Nous avons également appliqué le modèle aux arbres des peuplements 37 et 38 qui constituent l'autre échantillon que nous utiliserons pour modéliser le nombre de branches verticillaires. Ces peuplements sont d'une classe de fertilité supérieure à celles représentées dans France Nord. L'Équation 10 se révèle peu adaptée à ces arbres. Par exemple, pour l'arbre 3701 les statistiques de résidus sont (moyenne ± écart-type) : -3,41 branches (± 2,4). Ce modèle ne semble pas être utilisable en dehors de son domaine de calibrage.

Tableau 20Ajustement de l'Équation 10 : Estimations des paramètres

Paramètre	Estimation	Ecart-type	χ²	Pr>χ²
a ₁₁	1,25·10 ⁻⁵	2,13·10 ⁻⁶	34,45	0,0001
a ₁₂	-9,16·10 ⁻³	1,72·10 ⁻³	28,28	0,0001
a ₂₁	-2,12·10 ⁻³	7,46·10-4	8,10	0,0044
a ₂₂	2,46·10 ⁻¹	2,51·10 ⁻²	95,84	0,0001
a ₃₁	-1,36·10 ⁻³	5,01·10-4	7,39	0,0066
a ₃₂	-1,10·10 ⁻³	9,50·10-5	134,31	0,0001
a ₃₃	-3,11·10 ⁻³	5,72·10 ⁻⁴	29,60	0,0001
a ₃₄	3,20	7,99·10 ⁻²	1604,68	0,0001
SCALE	2,75·10 ⁻¹	5,00·10 ⁻⁴		

Figure 35Application de l'Équation 10 aux arbres de l'échantillon de validation France Nord : distribution des résidus.

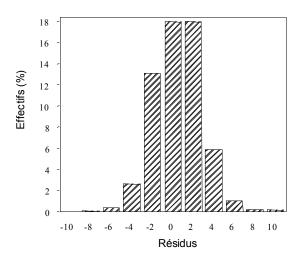


Tableau 19

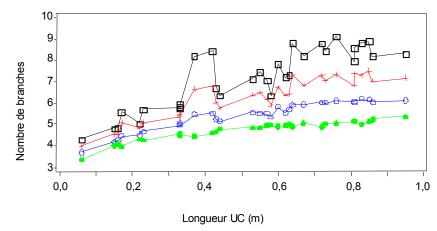
Statistiques d'ajustement et carrés moyens (CM) de chacun des sous-modèles reliant les paramètres de l'Équation 10 aux grandeurs descriptives des arbres et des peuplements.

Paramètre arbre	CM modèle	CM résidus	F	p>F
a ₁	1,57	1,33 · 10 ⁻¹	11,84	0,0001
\mathbf{a}_2	$7,20 \cdot 10^{-4}$	$4,00 \cdot 10^{-5}$	17,43	0,0001
a ₃	$7,09 \cdot 10^{-1}$	$1,10\cdot 10^{-2}$	64,36	0,0001

Figure 36

Simulation du comportement de l'Équation 10 lorsqu'on fait varier l'altitude du peuplement. Les données d'entrée du modèle sont les caractéristiques de l'arbre 3312 (Age= 68 ans, Ht= 29 m, D130= 27,4 cm). Valeurs d'altitude testées :

: 200 m; ---: 400 m; ---: 800 m; ---: 800 m



3.3.1.2.Comment la mortalité des branches influe sur la qualité des estimateurs des caractères des branches : exemple avec le diamètre basal

Autant pour le modèle d'angle d'insertion que pour celui du diamètre basal des branches, une des raisons identifiées de la mauvaise extrapolabilité des relations statistiques composant le modèle FOREST est que les propriétés des branches mortes (diamètre basal et angle d'insertion), soit ne suivent pas une distribution homogène à celles des branches vivantes, soit suivent des tendances intra-arbres non conformes aux hypothèses du modèle. Ce problème n'était pas apparu dans l'échantillon initial de Colin (1992). Nous nous somme donc posés la question de caractériser la population des branches mortes : où se localisent-elles dans le houppier ? Quel est leur nombre ? Peuvent-elles influencer significativement les distributions de propriétés des branches à l'échelle de l'arbre. Cette étude a fait l'objet d'une publication soumise, présentée ci-après.

3.3.1.2.1.Modélisation de la distribution des branches mortes dans le houppier vert

Lorraine : Effets de l'âge et de la fertilité

A function for estimating the dying off of branches in the living

crown of *Picea abies* (L.) Karst.

Article accepté Ann. For. Sci. avec corrections

Michel Loubère

Michel Loubère: UMR LERFOB. Equipe Croissance, Production. INRA Nancy. 54280

Seichamps, France.

Tel: (+33) 3 83 39 40 41

E-mail: loubere@nancy.inra.fr

Summary

In order to evaluate the influence of dead branches on the variability of the branch properties of interest for wood quality, we sampled 72 Norway Spruce trees from four monospecific regular plantations, in high and poor fertility sites and in two age classes: trees having reached the age of commercial exploitation and trees much older. Each second whorl, the status of nodal branches was recorded as living if the branch had at least one green needle and dead otherwise. The living crown was defined by the height to the first living branch. We modelled the proportion of dead branches in the whorls of the living crown as a function of branch distance to canopy top. Three layers were individualized in the canopy: the upper crown, in which a mortality crisis affected young branches, a middle crown in which branch mortality was rare and random and a transition zone, in which declining branches gradually died. This layered structure suggested that branch mortality is driven by stand dynamics rather than by individual interactions and highly dependent on light extinction. The model could be improved by testing the correlation between the number of dead branches in the whorls and light extinction.

Keywords: Norway spruce / branchiness / wood quality / branch mortality / modeling

Résumé

Afin d'évaluer l'influence des branches mortes sur la variabilité intra-verticillaire des propriétés des branches qui concernent la qualité des bois, nous avons échantillonné 72 arbres dans 4 plantations monospécifiques régulières choisies dans des sites de haute et basse fertilité et dans deux classes d'âge : des arbres ayant atteint l'âge d'exploitation et des arbres l'ayant dépassé. Tous les deux verticilles, on a noté le statut des branches verticillaires comme vivantes si elles portaient au moins une aiguille verte et mortes sinon. Le houppier vert est délimité inférieurement par la hauteur de la première branche verte. On a modélisé la proportion de branches mortes dans un verticille du houppier vert par une fonction de la distance entre le verticille et le sommet de la canopée. Dans celle-ci trois strates ont été identifiée : la canopée supérieure dans laquelle les plus petites branches meurent, la canopée moyenne dans laquelle la mortalité des branches est peu fréquente et aléatoire, la zone de transition dans laquelle les branches en déclin meurent graduellement. Cette structuration semble indiquer que la mortalité des branches est un phénomène gouverné par la dynamique du peuplement plutôt que par les interactions entre individus et suggère une grande importance de la lumière. Le modèle pourrait être amélioré en testant la corrélation entre le nombre de branches mortes dans le verticille et l'extinction de la lumière.

Mots-clefs: épicéa / branchaison / qualité du bois / mortalité des branches / modélisation

Introduction

Wood quality optimisation requires a description of its complex relationships to silvicultural management and environmental parameters. Taking the example of knottiness on which our work focuses, some models consist in statistical expressions of knot properties as functions of silvicultural and environmental variables [1][5][15]. Some others considering that knots are products of the branches lifecycle prefer to model branchiness [2][7][13]. We chose the latter solution, in which the knot properties are derived from those of the branches. Branch properties have the advantage of being directly observable and no stem dissection is required for evaluating the wood quality of logs in sawmills or of standing trees. Knot diameter is deduced from branch diameter. The branch axis trajectory inside the stem, from stem pith to bark, is computed from branch diameter and insertion angle. Studies have been carried out on Coniferous species to model branch basal diameter and insertion angle as functions of silvicutural and environmental variables [2][11][13].

The first models produced for Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) did not describe diameters of individual branches within whorls. In simulated trees, the branches of a whorl had same predicted value of basal diameter and insertion angle [2]. This reduced the accuracy of the knots descriptions computed from the predicted values of branch characteristics. As for our part, we try to apply the method defined used for example by Méredieu *et al.* [12] to model the variability of branch properties within whorls (branch diameter and insertion angle).

Our first studies let us suspect that, in the living crown, the within-whorl variance of branch properties (basal diameter and insertion angle) is influenced by dead branches, causing important losses of accuracy when we predict them with our models [10]. As earlier works did not make any difference between dead and living branches [2][11], we improved the models for branch mortality within the whorls of the living crown. We collected a sample of trees from fertile and infertile sites, in stands having reached the age of commercial exploitation (66 to 68 years) and from older stands (> 90 years). We evaluated the importance of the dead branches population of the living crown and determined whether their location along the crown could be predicted. In the discussion, we will try to determine, if accounting for the presence of dead branches in the living crown can improve the accuracy of branchiness statistical estimators such as branch basal diameter and insertion angle.

Material and Methods

Measurements

Sample trees were collected in Vosges mountains, in Northeastern France (7°02' E, 48°24' N, Table I). The stands were chosen according to site fertility and tree age (Table II) and were pure and even-aged. As is generally the case for French commercial stands, no archive described past silvicultural treatments. As we were not in Norway Spruce natural expansion area, we considered that the stands originated from plantation. Stands dominant height (height of the 100 trees/ha having the largest basal area) was measured and standardized into site indices (SI = dominant height at age 100 years, Table II) according to Lorieux [9]. Fertile sites were in Northeastern France site class 2, infertile sites in site class 3 [3]. After felling, tree ages were counted on the stumps. Two age classes were considered: « mature stands » (between 65 and 70 years) and « old » stands (> 90 years). Four stands were sampled. Each of them represented a modality of fertility and age. In the center of each stand a circular plot of area 1 are was delimited and basal area was measured for all trees. Dominant trees were defined as the 100 trees/ha which featured the largest basal area. 18 trees belonging to this class were designated at random for branch

measurements. Stem diameter at breast height and stem height were recorded. From them, we computed a stem taper corrected for the height at which stem diameter was recorded as : HD = (Ht - 1.30)/DBH. The height of all visible bud scale scars was recorded from current year shoot down to the butt swell.

Table ISample description. Averages, minimum and maximum values of the 18 trees sampled in each stand.

Age: stand age obtained from ring counts at the stumps of felled trees; Dominant height (HØ): height of the 100 thickest stems/ha; Stand density (NHA): Number of stems / hectare; Site Index (SI): dominant height at base age 100 years, computed after Lorieux [8]; Tree height (Ht): height of the sampled trees; stem diameter (DBH): sampled trees diameter measured over bark at height 1.30 m; Height from stem base to the first living branch (HFLB): insertion of the first branch with at least one green needle.

Stand	Age	HØ (m)	SI (m)	NHA (stems/ ha)		Ht (m)			DBH (cm)		ŀ	HFLB (m))
				,,	Average	min	max	Average	min	max	Average	min	max
31	66	27.1	33.0	510	25.9	22.9	28.9	35.6	24.8	45.9	9.0	5.3	13.8
32	95	35.4	36.1	520	33.3	30.0	37.4	37.0	33.1	47.1	21.6	18.2	24.1
33	68	32.0	38.3	800	30.4	26.8	34.2	35.2	23.9	49.3	18.4	14.7	22.0
34	133	33.6	31.1	520	31.4	28.1	34.0	38.3	30.0	47.2	19.6	17.4	22.3

Norway Spruce is able to produce two growth units in a year: the preformed growth unit, identified by the presence of apical bud scale scars at its base, and the lammas shoot, which showed no such scars at its base. We focused on the preformed growth unit, avoiding branches from the lammas shoot. Starting from the current-year shoot (identified as GU1), branches were measured every second whorl. Internodal branches were not measured. A branch was considered living if at least one green needle was attached on it. The living crown was defined by the height of the first living branch (HFLB, Table II). We also recorded the height to the first living whorl (HFLW, Table II): the first whorl with at least three-quarter of its branches living.

Modeling

Three variables expressing branch location were tried. Growth Unit Number (GUN, Table II) and branch relative position from apex [2] yielded biased models with important stand effects (Results not shown). We finally retained the idea of expressing branch positions as a relative position from the stand top: Depth into the canopy (DINC, Table II). It assumes that branch mortality is caused by light competition. We took dominant height (HØ, Table II), a height overtopped by only a few trees, as an estimate of the height at which branches are exposed to full sunlight. DINC increased from 0 for branches inserted at height HØ to 100% at ground level. Upper branches of dominant trees taller than HØ have negative DINC values.

The dependent variable (p, Table II) was the proportion of dead branches in a whorl. This proportion follows a binomial distribution. A logistic model, using the logit link $g(p) = Ln(\frac{p}{1-p})$,

was fitted for each tree individually, yielding as many sets of parameters $(\alpha_{1jk},...,\alpha_{njk})$ as trees, n being the number of parameters in the model, j the tree and k the stand. The parameter prediction technique was then used to connect those parameter sets to each other: each parameter α_{njk} was regressed on the stand and tree descriptors listed in Table II and replaced in the logistic model by its regression equation. In the end, this resulted into a general model of the form $logit(p) = f(Ht_{jk}, DBH_{jk}, Age_k, SI_k, NHA_k, \alpha^t)$, where $\alpha^t = (\alpha_1,...,\alpha_n)^t$. Then all trees data were pooled together and the function f was fitted as a generalized linear model.

Table II

Table of symbols

Symbol	Unit	Definition
Age	years	Stand age: counted on the stumps after felling.
NHA	stems/ha	Stand density: Number of stems/ha at the time of sampling.
HØ	meters	Dominant height: Height of the 100 thickest stems/ha
SI	meters	Site index : Dominant height at age 100 years.
DBH	centimeters	Stem diameter at height 1.30 m, quadratic mean of two perpendicular measurements over bark
Ht	meters	Stem height, measured after felling.
HD	cm/m	Stem taper: $HD = (Ht - 1.30)/DBH$
HFLB	meters	Height to the first living branch measured from the ground
HFLW	meters	Height to the first living whorl: height, measured from the ground, of the first whorl containing at least ¾ of living branches
GUN	No units	Growth unit Number. Increases downward: 0 is the stem current year terminal bud, 1 is stem current year shoot.
GUH	meters	Growth Unit Height: Height of the growth unit upper bud scale scar from stem base
DINC	% of stand dominant height	Depth into the canopy : $DINC_{ijk} = 100 \cdot \frac{\left(H\varnothing_k - GUH_{ijk}\right)}{H\varnothing_k}$, i : whorl, j : tree, k : stand, $H\varnothing_k$: dominant height
NBBR _{ijk}	no unit	of the k-ieth stand at the time of measurement. DINC<0 : branch inserted above the dominant height level. DINC=0 : branch inserted at the dominant height level. DINC=100% : ground level Number of branches in the i-eth whorl of tree j from stand k
\mathbf{p}_{ijk}	no unit	Proportion of dead branches in the whorl i of tree j from stand k : $p_{ijk} = NBD_{ijk} / (NBD_{ijk} + NBL_{ijk})$
		NBD : measured number of dead branches in the whorl. NBL : number of living branches

Logistic models selection and fitting were performed by a Log likelihood algorithm, with the scale parameter fixed at value 1 (Proc GENMOD© SAS, release 6.12). The fitting quality was measured by the deviance, defined as twice the difference between the full model log likelihood (1 parameter per observation) and the tested model Log likelihood. In our case, Log likelihood was:

$$/ = \sum_{k} \sum_{j} \left[FD_{ijk} \cdot Ln(\overline{p}_{ijk}) + FG_{ijk} \cdot Ln(1 - \overline{p}_{ijk}) \right]$$

$$, FD_{ijk} \quad \text{and} \quad FG_{ijk} \quad \text{being}$$

respectively the observed proportions of dead and living branches in the i-eth whorl of the j-ieth tree from the k-ieth stand, \hat{p}_{ijk} expected probability of a dead branch in the whorl. The full

model Log likelihood is obtained by replacing \hat{p}_{ijk} by the observed proportion FD_{ijk} . Hence, the closer the tested model to the full model, the smaller the deviance. Pearson's residuals were examined. These are raw residuals divided by the standard deviation of the estimates :

$$r_{ijk} = \left(FD_{ijk} - \overline{p}_{ijk} \right) \sqrt{NBBR_{ijk} / \left[\overline{p}_{ijk} \cdot (1 - \overline{p}_{ijk}) \right]}$$
, $NBBR_{ijk}$ being the number of branches

in the whorl (dead + living branches). The models relating the tree parameters to tree and stand descriptors were selected by linear stepwise regression (5% significance threshold, Proc REG© SAS release 6.12). Function f was fitted with the Glimmix procedure (© SAS, release 6.12, Littell $et\ al.$ [8]). Random parameters significance was tested by nested log-likelihood ratio tests. In each of the 4 samples, 9 trees chosen at random were used for fitting the model. The other 9 remaining trees were used for model validation. For simulating the trees of the validation subsample, a problem was that, by its definition, the Logit model can not predict a 0 probability of finding dead branches in a whorl, nor that of having only dead branches. This was coped with by applying a significance threshold on the predicted probability. a 10% threshold meant that if the model predicted less than 10% dead branches in a whorl, all the branches of the whorl were considered living. If it predicted more than 90% dead branches, all the branches of the whorl were declared dead. We compared thresholds 1, 5 and 10%. The choice was made by examinations of the residuals of the calibration sample. A threshold value of 10% was judged as the best solution.

Results

The average proportion of the branches inserted above HFLB was (average for each stand, \pm standard deviation): 26 % (\pm 10 %) in stand 31, 28 % (\pm 11 %) in stand 32, 15 % (\pm 8 %) in stand 33 % (\pm 12 %) in stand 34. In one tree of stand 34, dead branches outnumbered the living ones. For each tree, we simply fitted the linear relationships:

$$Logit(p_{ijk}) = \alpha_{1jk} \cdot DINC_{jk} + \alpha_{2jk}$$
 (1)

where i is the i-eth whorl in the j-ieth tree of k-ieth stand, p_{ijk} the proportion of dead branches in that whorl.

Linear regressions of α_{1jk} and α_{2jk} on tree and stand properties are featured in Figure 1. Fitting statistics were respectively: $R^2 = 0.8527$ for α_{1jk} and $R^2 = 0.8668$ for α_{2jk} . α_{1jk} and α_{2jk} in (1) were replaced by the regression equations featured in Figure 1. The resulting model was fitted as a generalized linear mixed model (Equations 2.1 to 2.4):

$$\begin{cases} \text{Logit}(\mathsf{p}_{ijk}) = \mathsf{f}\big(\mathsf{SI},\mathsf{HD},\mathsf{HT}\big) + \eta_{jk} + \varepsilon_{ijk} & (2.1) \\ \mathsf{f}\big(\mathsf{SI},\mathsf{HD},\mathsf{HT}\big) = \alpha_{1jk} \cdot \mathsf{DINC}_{ijk} + \alpha_{2jk} & (2.2) \\ \alpha_{1jk} = \alpha_1 \cdot \mathsf{HD}_{jk} + \alpha_2 \cdot \mathsf{SI}_k + \alpha_3 & (2.3) \\ \alpha_{2jk} = \alpha_4 \cdot \mathsf{Ht}_{jk} + \alpha_5 \cdot \mathsf{SI}_k + \alpha_6 & (2.4) \end{cases}$$

where $\alpha_{j,m}, \alpha_{i}$ are the parameters to be estimated, i: whorl, j: tree, k: stand, $\eta_{jk} \approx N(0, \sigma_{jk}^2)$ is the tree random effect parameter, σ_{jk}^2 is the tree effect variance, $\varepsilon_{ijk} \approx N(0, \sigma_{eijk}^2)$ is the error term and σ_{eijk}^2 the

Figure 1

residual variance.

Relationship between the parameters of Equation 1 ($^{\parallel}_{1jk}$, $^{\downarrow}_{1jk}$, j : tree, k : stand) and stem taper and stain not narameters.

1a: slope of Equation (1)(parameter 1jk)

1b : intercept of Equation (1)(parameter (1 2 jk)

+ + + parameters $^{\emptyset}_{1jk}$ and $^{\emptyset}_{2jk}$ obtained by fitting Equation (1) to the data of each tree (1 point for each tree); $_{\square}_{\square}$: parameters $^{\emptyset}_{1jk}$ and $^{\emptyset}_{2jk}$ computed with the regression equations indicated above the plots.

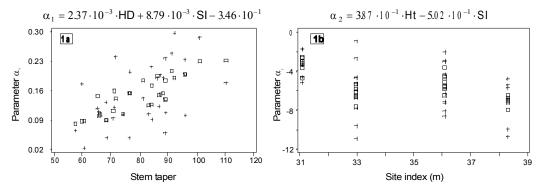
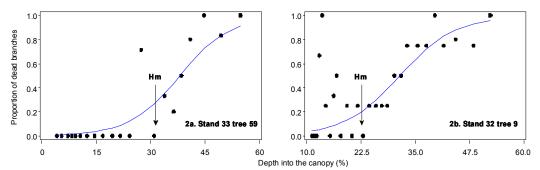


Figure 2

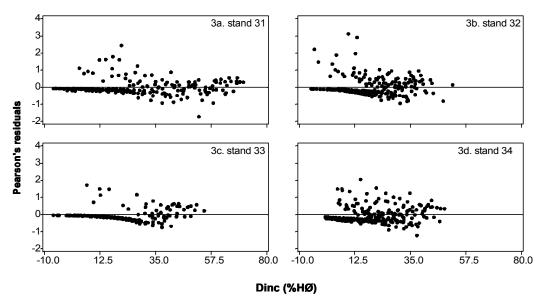
Fitting of Equation(2). Two different crown structures found in the calibration sample 2a: a young tree from fertile stand 33; 2b: an old tree from fertile stand 32.

• • • : observed values ; —— : predicted values computed with Equation (2); Hm: height at which systematic branch mortality begins (see text)



Parameter estimates are displayed in Table III. Stand effect was not significant (p < 0.4255). Only tree effect was included in the model. Deviance and -2 REML Log likelihood of the model without tree effect were respectively 1195.76 and 3569.72. Deviance and -2 REML Log likelihood of the model with tree effect were respectively 1011.23 and 3498.98. Likelihood ratio test is significant (p<0.01).

Figure 3Fitting of Equation (2). Pearson's residuals for each stand.



In young trees in stands 31 and 33 (Figure 2a), few dead branches were found in the upper crown. Branch death occurred, mainly in the lower crown, very close to HFLB. Figure 2a features an extreme case typical of stand 33, in which the whorls located between tree top and the 6th whorl above HFLB contained no dead branch. On such trees, the fitting of the tree model was difficult, which appears clearly in the Pearson's residuals for those stands in the form of a trend with GUN (Figure 3a and 3c). In addition, as only every second whorl was measured, data for fitting the ascending part of the Logit model consisted in only a few points. Hereafter, the whorls immediately above HFLB, in which all the branches died progressively, will be referred to as the transition zone between the living and dead crowns. The height at which systematic branch mortality began will be noted Hm, in the following (Figure 2). In old trees of stands 32 and 34, branch mortality was frequent all through the living crown (Figure 2b). The crown upper whorls could contain high proportions of dead branches. The transition zone was longer and began higher up in the tree. The Pearson's residuals trend with GUN was then not significant for old trees (Figures 3b and 3d). In four extreme trees found in stand 34, dead branches were found in all whorls, so that even Equation (1) performed worse than the simple estimated average p, (where j is the tree and k the stand). Thus in stands 31 and 33, only two trees of the calibration sample had dead branches above the first living whorl, whereas they were 7 out of 9 in both old stands (stands 32 and 34).

In all stands, high residual values recorded for whorls located under HØ indicated the existence of a first mortality crisis, occurring when branches are overtopped and can not access full light anymore

Residuals of the model application to the trees of the validation sample were examined and revealed the same trends as seen for the calibration sample. Consequences on the predicted number of dead branches in a whorl are illustrated in Figure 4 by two contrasted examples. Confidence bands were computed as $\overline{\mu}_{ijk} \pm 1 \cdot \sigma_{jk} \pm 1 \cdot \sigma_{\epsilon_{ijk}}$ with $\overline{\mu}_{ijk}$, the average proportion of dead branches in the i-ieth whorl of j-ieth tree from k-ieth stand computed by Equations 2.2 to 2.4, σ_{jk} the standard deviation of error. In Figure 4a is a tree from the young fertile stand with few dead branches in the upper and middle

crown and a small transition zone. In Figure 4b is a tree from an old infertile stand with an important number of dead branches in all living whorls.

Figure 4

Two trees of the validation subsample, chosen to represent contrasting growth conditions and age, only the whorls above HFLB were plotted. 4a: a tree from young stand 33 on a fertile site. 4b: a tree from old stand 34 on a poor site.
: observed values;

: values computed with Equation (2)

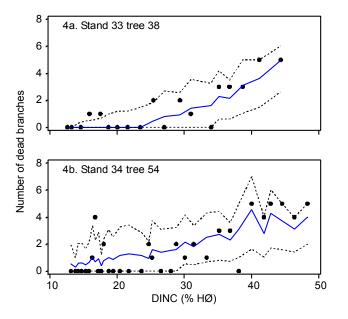
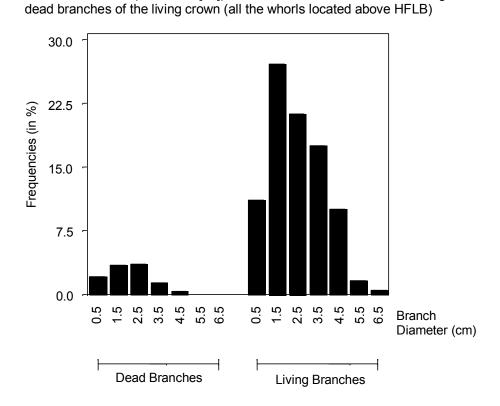


Figure 5 Trees of stand 33 (data from [10]). Basal diameter distributions of living and



Discussion

Tree crown description

As inputs into our wood quality prediction system, we have chosen inventory data [2][7][12][13][14]. In French forest inventories, stands are described by their age, site index and stand density, measured at the time of commercial exploitation. The trees are described by their stem height and diameter [6]. From such data, nothing can be said on the environment of a tree. Branchiness models must be distance-independent. In this context, modeling branch mortality, a topic usually investigated by ecophysiological methods, was not casual. However, in single-species even-aged regular stands, we found a stand-level dynamic, which made it possible to obtain an estimation of mortality phenomena by combining the standard tree and stands measurements as in Equation (2) or in Deleuze [4]. The stand-level dynamic resulted in a well structured canopy, in which three layers may be individualized:

- upper canopy layer: Figure 3 shows that there was a significant mortality crisis in the upper crown of our trees, at a height located above DINC = 20%. The same observation was reported from the upper crown of *Pinus nigra* ssp. *Laricio* [12]. According to Reynolds (2000, pers. comm.), this could be due to the microclimate in the canopy upper layers. In this zone, branches not protected from full sunlight may die out of a too high evapotranspiration. It can also be the height of the first contacts between competing trees crowns [4].
- a middle canopy layer in which branch mortality began and most probably was attributed to factors like competition between neighbors, self-shading and accidents
- a transition zone between the living and dead crown, in which branch mortality was fast and seemed to follow a predictable pattern. This zone located under the height DINC = 30%.

Improving Individual tree crown description using Hm: relationship with HFLB and HFLW

In wood quality prediction systems like Leban[7], crown base is described by the two parameters HFLB and HFLW. Does Hm carry any new information? More precisely, what is the relationship between Hm and HFLW?

Relationship between Hm and HFLW is not simple. Hm was found to be located on average 6 whorls above HFLW. Standard deviation: was 6 whorls. Thus in some trees Hm was located under HFLW, which is quite contradictory. A problem for determining HFLW comes from its definition: a valid candidate whorl must contain at least 4 visible branches. Self-pruning or inclusion of dead branches in the bark can have for consequences, that whorls in the transition zone contain less than 4 visible branches. Also, in old trees like those from stand 34, the slowing height growth can result in whorls containing less than 4 branches. Therefore, even though it is quite rare, it can happen that no valid candidate whorl exist in the transition zone. In such cases, the whorl selected for HFLW is above the transition zone, in middle canopy, where branch mortality can be the result of other circumstances than branch decline, like shadowing by a competing neighbour. When building a model for HFLW, such cases can confuse the identification of the factors influencing it.

Some authors expressed some difficulty in identifying the variables statistically correlating to HFLW [2]. As exposed here above, this can be a consequence of the inclusion in samples of HFLW data that do not refer to crown recession. It can be wondered whether Hm could be taken as a substitute for HFLW. Among the proposed methods for identifying functional crown base, HFLW has been privileged for the simplicity of its determination in the field. In this view, a disadvantage with Hm is that it can not be measured directly in the field. As for HFLW, the inclusion of dead branches in the stem bark can also influence Hm estimate, which was obtained

from non destructive assessments. But on the other hand, as Hm is determined relatively to whole crown structure, the risk of measurement error should be minimised, compared to HFLW. The identification of independent variables statistically correlating to Hm should thus be made easier.

Use of the model in a wood quality prediction system

Crown recession

The statistical properties of wood quality prediction systems are difficult to appreciate, due to the large number of parameters involved in those models. It is thus important to decrease the number of models needed to describe a tree crown. For example, in Colin[2], crown recession is described by two models: one for HFLW, the other for HFLB. The consistency of the two models predictions is not ensured. For us, HFLW is the position in the crown at which 75% of the whorl branches are dead and HFLB is the first position, measured from tree top, at which 100% of the whorl branches are dead. In the future, Equation 2 should estimate those two positions, making it possible to replace the two models in the wood quality prediction system by a single one, thus decreasing the number of parameters to be evaluated to calibrate the whole system and ensuring a consistency for HFLW and HFLB estimates.

Consequences of the presence of dead branches in the living crown for branchiness models

In the context of our work, which aims at estimating branchiness (Branch basal diameter or insertion angle), we are concerned by the existence of an important dead branch subpopulation in the living crown, because this can raise serious estimation problems. In time, while the living branches of a whorl follow the morphological evolution of maturing branches, the dead ones retain the morphological characters of the age at which they died. After a few years, dead and living branches make two populations with significantly different character distributions (we could equivalently say that within a whorl, dead and living branches are not of the same age). The trees of this study, having also been measured for branch basal diameter (data in [10]), we will illustrate this point with the example of branch basal diameter and show how branch mortality can become a major error source. As we have seen, there is a mortality crisis in the upper crown. It is possible that many dead branches, located in the middle crown at the time of sampling, had in fact died during this crisis, when they were young, thin and featuring acute insertion angles. For their part, the branches that had survived this mortality crisis have grown thick and featured flat insertion angles, when we measured them. Consequently, in middle crown, branches basal diameters distribution stretched towards both extremities. Significant differences were found in the basal diameters distributions of these two branch categories. The case is illustrated in Figure 5 with the basal diameter distributions of dead and living branches in the living crown of the trees of stand 33. Differences between the two diameter distributions were significant (t = 1.96 with 636 ddf, p>0.05). The consequence of this important branch mortality on branch basal diameter predictions are represented in Figure 6, in which predicted diameters were computed with the following model [10]:

$$\begin{cases} Ln(Db_{hij}+0.75) = \alpha_j \cdot rx_{ij} + \beta_j \cdot rx_{ij}^2 + \epsilon & rx_{ij} < \zeta_j \\ Ln(Db_{hij}+0.75) = \alpha_j \cdot \zeta_j + \beta_j \cdot \zeta_j^2 + \gamma_j \cdot \left(rx_{ij} - \zeta_j\right)^2 + \epsilon & rx_{ij} \ge \zeta_j \\ rx_{ij} = 100 \cdot \left(Ht_j - GUH_{ij}\right) / Ht_j \\ \alpha_j = b_1 \cdot HFLW_j + b_2 \cdot HT_j \\ \zeta_j = b_5 \cdot HFLW_j^{b_3} \cdot HD_j^{b_4} \\ \gamma_i = b_6 \cdot DBH_i + b_7 \cdot HFLB_i \end{cases}$$

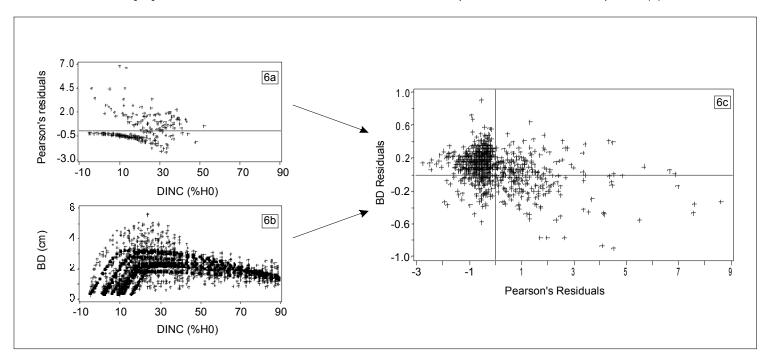
Db: branch basal diameter; Ht, DBH, HD and HFLB defined in Table II; HFLW: height to the first whorl with at least three-quarter of its branches green; h: branch in the whorl; i:whorl in the tree; j: tree; $b_1,...,b_7$: parameters to be estimated (values in [10]).

Figure 6

Influence of branches mortality on the branch properties estimations used for evaluating wood quality: branch basal diameter in stand 32 [10].

6a : residuals of Equation (2) vs. depth into the canopy (DINC, in % of dominant height HØ)
6b : Variation of whorl branches basal diameter (B D in cm) along the living crown of trees of stand 32 : Observed (+ + +) and Predicted values of branch basal diameter (• • •)versus depth into the canopy.

6c : Loubère & Colin [10] branch basal diameter model residuals for stand 32 plotted vs. residuals of Equation (2)



Whorls containing high proportions of dead branches (Figure 6a) also contained high proportions of thick living branches (Figure 6b). Consequently, in those whorls the variance of branch basal diameter was the highest in the tree. The model could not fit the thickest branches because of the high statistical weight of thin branches [10]. Predicted whorl average branch diameter was then underestimated. Thus, there existed a correlation between the branch diameter model residuals and the residuals of Equation 2 (Figure 6c): in many cases, the branch diameter estimate was biased upward in the whorls containing more dead branches than predicted by Equation 2.

In other words branch mortality is susceptible of influencing the behavior of branch properties models in a complex way. In a wood quality prediction system like Leban [7], predicted branch diameters are used as inputs into the wood quality models. A situation like the one depicted in Figure 6 may then lead to high biases in the predicted distributions of wood properties, as for example knot diameter. Therefore, when we model branches properties, it seems important to account in some way for the existence of these dead branches. The first stage for this was to be able to predict the number of dead branches of the living crown and their location, which we tried to achieve here.

How can the model be used

Our problem is the following. Starting from a data set describing the tree and the stand we want to simulate the variability of branch characteristics within a whorl of the living crown. Input data are: Tree age, stem height, stem diameter at breast height, stand fertility index (dominant height). We have chosen a simulation procedure which consists in three steps:

- 1/ simulate the number of branches in the whorl
- 2/ affect each branch a diameter value
- 3/ determine which of the whorl branches is living and which one is dead

Equation 2 is used in step 3. It predicts the number of branches in the whorl that should be declared dead. For the moment, we consider that the thinnest branches die first. Therefore, the branch diameter list generated in step 2 is ordered from the thickest to the thinnest branch. The predicted number of branches is declared dead starting from the thinnest ones.

Measurements needed for generalizing the model

Equation 2 is a first and simple description of crown structure. It should be improved, regarding the following topics: (i) giving Hm a value, (ii) HFLB and HFLW prediction and (iii) predicting the mortality crisis in trees upper crown. The precise form of an improved model remains to be determined. The Logit curve was too smooth (Figure 3c). A segmented model may have proved preferable. We could not test such a model here because our sampling procedure resulted in a too small number of points in the transition zone.

Thus in samplings aimed at improving the model, sampling rhythm should be increased. Instead of measuring each second whorl as we did here, each whorl should be measured in the living crown.

In this work, some data let us suspect an evolution of crown structure with age. In the younger trees (stand 33), crown structure could be well identified, while in the older trees, dead branches were found all along the crown so that in some of them no structure could be discerned any more. In those trees, Hm could not be computed. This situation seems logical for declining trees. With only two age classes, characterising that evolution was not possible. Future samplings, should then complete the present sample with young stands.

But these differing crown structure may also simply express the difference between declining and vigorously growing trees. Therefore, complementary samplings should also address a broader range of fertility classes and tree status (dominant, codominant, recessing).

Conclusion

We showed how the dead branches of the living crown are susceptible of influencing the work of modellists. Describing this branch population should help to reduce branch properties models residual variance. Normally, branch mortality depends on phenomena (branch local environment, competition between trees) that can not be accessed through the information contained in forest inventory files, which contain only standard tree and stand measurements. However, if it is verified that in even-aged regular monospecific stands, branch mortality can be described in terms of stand level variables, the model presented here could turn valuable and be improved. The structuration of the crowns showed in this work and the form of the model both suggest a primary role for light. Having no light measurement for our sample, we could not control this point. It should then be interesting to compare a light extinction function with our model. We should test the correlation between the light quantity available and the transition zone length or the height at which systematic mortality begins. This would permit to describe more precisely the crown structure in our simulated trees, to account for dead branches when predicting branch properties distributions and to determine which portion of the lower crown can be pruned without damage for the tree.

References

- [1] Björklund L., The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems. Scand. J. For. Res., 12 (1997), 403-412
- [2] Colin F., Analyse et modélisation de la branchaison de l'épicéa commun en vue de prédire la qualité de la ressource. PhD Thesis. ENGREF Nancy, 1992, 278pp
- [3] Décourt N., Tableau de production pour les forêts françaises. ENGREF-Nancy, 1971, 49pp
- [4] Deleuze C., Pour une dendrométrie fonctionnelle: Essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. PhD Report. University Claude Bernard Lyon I, 1996, 306pp
- [5] Høibø O.A., Vestøl G.I., Sundby H.J., Moltenberg D.E., Modelling knottiness and knot characteristics of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.): the influence of diameter and height growth on knot characteristics, in: Nepveu G. (Ed.), Proceedings of the second workshop « Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares », INRA, Nancy, France, pp45-49
- [6] Inventaire Forestier National, Buts et méthodes de l'Inventaire Forestier National, Ministère de l'Agriculture, 1985.
- [7] Leban J.M., Estimation des propriétés des sciages d'une ressource forestière : application à l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.). Revue Forestière Française, 57 (1995), 131-140
- [8] Littell R.C., Milliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D., SAS System for mixed models, SAS Institute Inc, Cary, NC, USA, 1996.
- [9] Lorieux M., Essai de modélisation de la croissance de l'Epicéa commun du Nord-Est de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National. Report. University Claude Bernard Lyon I, CNRS-URA 243 (1990), 39pp
- [10] Loubère M., Colin F., Simulation of the branchiness on the basis of standard tree measurements. EC-FAIR STUD CT96-015 Contract Report (1999), 43-66

- [11] Mäkinen H., Growth, suppression, death and self-pruning of branches of Scots Pine in southern and central Finland., Can. J. For. Res. 29 (1999), 585-594
- [12] Méredieu C., Colin F., Hervé J-C., Modelling branchiness of Corsican pine with mixed-effect models (*Pinus nigra* Arnold. ssp. *laricio* (Poiret) Maire)., Ann. Sci. For. 55 (1998), 359-374
- [13] Saint-André L., 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. PhD Report, ENGREF Nancy (1998), 215pp
- [14] Salas-González R., Houllier F., Lemoine B., Pignard G., Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait. in southwestern France., Ann. For. Sci. (2001), 785-802
- [15] Vestøl G.I., Colin F., Loubère M., Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies.*, Scand. J. For. Res. 14 (1999), 470-480

3.3.1.2.2. Autres modèles possibles : possibilité d'un effet âge sur la mortalité des branches

Comme nous l'avons signalé ci-dessus (§ 3.3.1.2.1), en utilisant Rx et NUC à la place de DINC on peut construire d'autres modèles assez proches de l'Equation 2 du § 3.3.1.2.1, en terme de propriétés d'ajustement, comme par exemple l'Équation 11 (Équation 11 : Déviance = 969,67 ; Equation 2 du § 3.3.1.2.1: Déviance = 906,64). Notre décision de standardiser la position des branches par rapport au sommet de la canopée a été motivée par les problèmes rencontrés, avec les autres modèles pour décrire la variabilité inter-arbre. Lorsqu'on analyse les données avec l'Équation 11, on trouve un effet peuplement significatif qui n'existe plus dans l'Equation 2 du § 3.3.1.2.1. Cet effet peuplement semble séparer les arbres en deux groupes : arbres matures (peuplements 31 et 33), arbres âgés (peuplement 32 et 34). C'est donc un effet âge non expliqué par le paramètre α_4 de l'Équation 11, qui traduit le fait que la zone de transition est beaucoup plus longue dans les arbres matures que dans les arbres âgés. Quoique ceci soit cohérent avec ce que l'on observe quand on compare les cas extrêmes, cet effet supplémentaire de l'âge n'existe pas avec le modèle choisi. Pour illustrer ceci, nous avons ajusté les deux modèles du Tableau 21. L'Équation 12 est le modèle retenu, auquel on a ajouté un effet âge. Les résultats de l'ajustement sont résumés dans le Tableau 22. Ne pouvant nous assurer de la stabilité de cet effet âge, nous avons retenu l'Équation 12 avec un paramètre α_6 identique pour tous les peuplements.

Équation 11

$$\begin{cases} Logit(p) = a_{jk} \cdot RX_{ijk} + b_{jk} \\ a_{jk} = \alpha_1 \cdot D130_{jk} + \alpha_2 \cdot SI_{jk} \\ b_{jk} = \alpha_3 \cdot Age_k + \alpha_4 \end{cases}$$

Tableau 21

Test de l'effet de l'âge sur la mortalité des branches. Modèles et statistiques d'ajustement. I : verticille, j : arbre, k : peuplement, p : proportion des branches du verticille qui sont mortes au moment de l'observation. $\alpha_{1...n}$: paramètres à estimer.

Modèle	Formulation	Déviance	Déviance/ddl
Équation 12	$\begin{cases} \text{Logit}(\textbf{p}_{ijk}) = \alpha_{1jk} \cdot \text{DINC}_{ijk} + \alpha_{2jk} \\ \alpha_{1jk} = \alpha_1 \cdot \text{HD}_{jk} + \alpha_2 \cdot \text{SI}_k + \alpha_3 \\ \alpha_{2jk} = \alpha_4 \cdot \text{Ht}_{jk} + \alpha_5 \cdot \text{SI}_k + \alpha_{6jk} \end{cases}$	885,49	1,27
Équation 13	$\begin{cases} \alpha_{2jk} = \alpha_4 \cdot Ht_{jk} + \alpha_5 \cdot SI_k + \alpha_{6jk} \\ \text{Logit}(p) = \alpha_{1jk} \cdot RX_{ijk} + \alpha_{2jk} \\ \alpha_{1jk} = \alpha_1 \cdot D130_{jk} + \alpha_2 \cdot SI_{jk} \\ \alpha_{2jk} = \alpha_3 \cdot Age_k + \alpha_{4jk} \end{cases}$	912,25	1,54

Figure 38

Estimation de la position de la première branche verte à l'aide du modèle de position et nombre des branches mortes (Equation 2, § 3.3.1.2.1). Comparaison des coefficients de couronne observés (CR1_{observé}) et prédits (CR1_{Prédit}).

de couronne observés (CR1_{observé}) et prédits (CR1_{Prédit}).

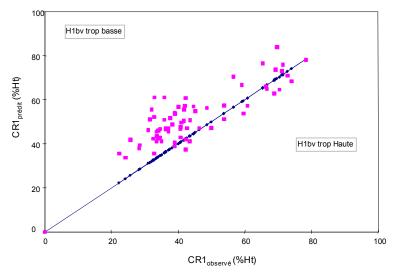


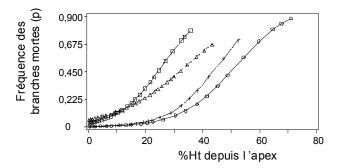
Tableau 22

Test de l'effet de l'âge du peuplement avec les modèles exposés dans le Tableau 21

Paramètres	Estimation	Ecart-type	χ²	Pr>χ				
Équation 12								
α_1	9,00·10-4	2,00.10-4	31,88	0,0001				
α_2	8,20·10 ⁻³	2,00.10-3	16,01	0,0001				
α3	-2,20·10 ⁻¹	6,68·10 ⁻²	10,83	0,0010				
α4	1,05·10 ⁻¹	3,31·10 ⁻²	10,11	0,0015				
α5	-2,95·10 ⁻⁴	6,15·10 ⁻²	22,99	0,0001				
α_{6} (arbres matures)	1,39	2,28	0,37	0,5413				
α_6 (Vieux arbres)	2,40	2,33	1,06	0,3032				
	Équ	ation 13						
α1	-2,53·10 ⁻¹	2,60·10-2	95,1499	0,0001				
α_2	6,40·10 ⁻³	4,00.10-4	318,6649	0,0001				
α_3	1,62·10 ⁻²	3,80·10 ⁻³	17,9079	0,0001				
α ₄ (arbres matures)	-6,60	3,65·10 ⁻¹	326,3619	0,0001				
α ₄ (Vieux arbres)	-4,93	4,66·10 ⁻¹	111,8695	0,0001				

Figure 37

Illustration de l'effet peuplement sur la mortalité des branches dans le houppier vert par les valeurs prédites calculées par l'Équation 12 (Tableau 21) pour le plus grand arbre de chaque peuplement représenté dans l'échantillon STUD Vosges (peuplements 31 à 34, les numéros renvoient aux codes d'identification des arbres dans l'Annexe 10.1, p264). Θ Θ : 3101, Θ Θ : 3246, Θ : 3301, Θ Θ : 3435



3.3.1.2.3.Développements possibles de l'étude de la distribution des branches mortes

Possibilité de prédire la base du houppier

Il serait intéressant de savoir si l'Equation 2 du § 3.3.1.2.1 pourrait être utilisée pour estimer la hauteur de base du houppier. Si c'était le cas, on pourrait alors remplacer les deux modèles de base de houppier du système FOREST (modèles de H1bv et H1vv) par un unique modèle de mortalité des branches, qui nous permettrait en plus d'affiner la description du houppier vert. En réduisant le nombre de modèles dans le système on espère aussi réduire les phénomènes de propagation d'erreurs et accroître la précision des simulations. Nous avons donc contrôlé l'adéquation entre les valeurs de H1bv obtenues en utilisant l'Equation 2 et les valeurs observées de H1bv. A partir des probabilités prédites par le modèle, on a calculé le nombre de branches mortes (Nbmijk) dans chaque verticille i de chaque arbre j appartenant aux peuplements k= 31...34. Le premier verticille, compté depuis le sol, pour lequel le modèle prédit au moins 1 branche vivante définit H1bv simulée. Afin de filtrer les effets de taille de l'arbre sur les résidus on a comparé les coefficients de couronne, celui déduit du modèle étant noté CR1_{prédit}.

On constate que le modèle prédit des couronnes nettement plus longues que les valeurs observées (Figure 38). Sous sa forme actuelle, il ne pourrait donc pas être employé pour prédire la base du houppier. Ce problème provient de la difficulté que nous avons rencontré à modéliser la mortalité des branches dans le bas du houppier. Les erreurs trouvées nous semblent plutôt provenir du modèle employé. Il serait intéressant de constituer un échantillon dans lequel, on suréchantillonnerait les verticilles du bas du houppier. On pourrait alors remplacer la fonction Logit par un modèle bisegmenté plus en accord avec la réalité. Nous conservons cette idée comme un développement possible de cette étude. Dans les arbres simulés que nous produirons dans la suite, on n'appliquera le modèle de position et nombre des branches mortes seulement aux verticilles localisés au-dessus de la hauteur H1by prédite.

L'influence des branches mortes sur les distributions de Db et AI est-elle négligeable chez les jeunes arbres ?

L'échantillon STUD Vosges représente un petit nombre de classes d'âges. Il n'est pas sûr qu'à tous les stades de développement d'un Epicéa, on trouve de différences significatives entre les distributions des propriétés des branches mortes (diamètre basal, angle d'insertion) et celles des vivantes. Par exemple, Colin (1992) n'en signale aucune chez les jeunes arbres. A l'autre extrémité de l'échelle des âges, si on examine le peuplement 34, dont les houppiers comportent beaucoup de branches mortes, il y a également peu de différences. Par contre, on en trouve dans les arbres que nous avons étudiés. La comparaison de nos résultats avec ceux de Colin (1992) nous amène à formuler une hypothèse sur l'évolution de la variance de Db et AI (branches mortes + vivantes) au cours de la vie de l'arbre. Lorsqu'on ajuste un terme de variance commun (mortes + vivantes), on commet un abus, car dans un verticille on traite de la même manière des branches qui ont des âges différents. Les branches vivantes ont l'âge du verticille et les caractères morphologiques qui lui correspond. Les mortes ont l'âge qu'elles avaient au moment de leur mort et les caractères morphologiques qui lui correspondent. Ainsi l'influence des branches mortes sur les distributions de Db et AI (mortes + vivantes) dépendra de deux paramètres : la différence d'âge entre les branches mortes et les vivantes à l'intérieur du verticille) et la proportion de branches mortes dans le houppier vert. Plus la différence entre l'âge des branches mortes et des vivantes est grande, plus les distributions de propriétés des branches seront significativement différentes. On a vu dans nos données que les branches traversaient une crise de mortalité lorsqu'elles étaient jeunes et localisées dans le haut du houppier, puis que la mortalité nous apparaissait comme aléatoire entre le haut du houppier et la zone de transition. Autrement dit, si une branche survit à la crise de mortalité juvénile, son espérance de vie est longue. Donc, la différence d'âge entre les branches mortes et les vivantes dans le houppier vert devrait dépendre de l'espérance de vie des branches, laquelle tend à augmenter avec l'âge de l'arbre. Ainsi dans un jeune arbre, non seulement, il est possible que les branches mortes soient mortes à un âge peu différent de celui qu'ont les vivantes au moment de l'observation. Comme les branches mortes sont également une faible proportion de la population de branches de l'arbre, les distributions des caractères des branches diffèrent peu entre les deux populations. On peut estimer une variance de Db (ou AI) Branches (mortes + vivantes). Dans les vieux arbres, la mortalité des branches est très importante dans toutes les parties du houppier. La distribution des propriétés des branches (mortes + vivantes) est influencée prioritairement par les branches mortes. Il y a une homogénéisation des distributions de Db et AI pour les deux populations du fait du grand nombre de branches mortes. On peut à nouveau ajuster une variance unique (branches mortes + vivantes). Par contre, chez des arbres matures, on observe que les branches mortes jeunes sont fines avec un angle d'insertion aigu, tandis que les branches vivantes du même verticille, jouissant d'une espérance de vie assez longue ont atteint un diamètre important. Quand les branches peuvent rester en croissance longtemps, la différence d'âge entre branches vivantes et mortes

se trouve maximisée. De plus, dans le houppier, la proportion de branches mortes est significativement plus grande que chez les jeunes arbres, de sorte que la différence de distribution des propriétés de chacune des catégories de branches devient nettement sensible.

Ainsi, l'approximation de Colin (1992) selon laquelle le diamètre basal des branches mortes et vivantes peut être appréhendé par un modèle unique est partiellement fondée, au moins pour les jeunes arbres. Le problème est que c'est précisément à l'âge qui intéresse le plus les forestiers qu'il risque d'apparaître des différences entre ces deux populations.

Possibilité de rendre indirectement compte de l'action de la lumière dans les modèles destinés à l'estimation de la qualité des bois ?

Dans le modèle de position et nombre des branches mortes (Equation 2 du § 3.3.1.2.1), en standardisant la position de l'insertion des branches en fonction de la distance séparant la branche du sommet de la canopée, on a introduit dans le modèle l'idée que la mortalité des branches dépendait de l'extinction de la lumière dans la canopée. Comme nous l'avons expliqué dans l'introduction générale, il est préférable que les modèles orientés vers la gestion et la qualité du bois soient en partie statistiques, mais aussi que certains mécanismes clefs pour la stabilité du modèle soient formulés explicitement. La mortalité des branches est à la fois un paramètre clef pour contrôler la qualité des bois et l'un des plus difficiles à appréhender par les méthodes statistiques, surtout indépendantes des distances, ce qui justifierait qu'on essaye un peu plus d'expliciter les mécanismes qui contrôlent le phénomène. De l'autre côté, reproduire un profil d'extinction de lumière dans la canopée de nos peuplements est très difficile, puisqu'on ne connaît pas la position de nos arbres, ni leurs voisins. C'est un problème de spatialisation des données. Nous inspirant de Goreaud (2000) et Courbaud (1997), nous avons développé l'idée suivante pour remédier à cette situation problématique, courante avec les données d'inventaires :

- à partir de données de peuplements expérimentaux dans lesquels la position des arbres a été cartographiée (peuplements du dispositif expérimental INRA de la Heez d'Hargnies, Ardennes, décrits dans Colin 1992), on peut simuler des répartitions possibles des arbres dans une plantation et en déduire une répartition moyenne;
- en utilisant les relations de tailles entre tige et branches, on peut calculer les paramètres de la morphologie du houppier ;
- à l'aide d'un modèle d'extinction de la lumière tel que celui développé par Courbaud (1997), on calcule une courbe d'extinction de la lumière. La quantité de lumière prédite à chaque niveau de la canopée et pour chaque arbre est utilisée comme estimateur du nombre de branches mortes et de la base du houppier.

En résumé, on construit une chaîne de modèles à l'intérieur de la chaîne de modélisation de la qualité du bois. Cette expérimentation n'étant pas achevée à l'heure actuelle, nous n'en présenterons pas les résultats ici.

3.3.1.3. Expertise du modèle FOREST

L'échantillon STUD-Vosges représente des classes d'âge qui étaient très minoritaires dans l'échantillon d'après lequel le modèle FOREST a été établi (18 % des arbres de l'échantillon, Colin & Houllier 1991). Comme pour Daquitaine (1995), nous avons employé le modèle FOREST en dehors de son domaine de calibrage, mais sans changer de région géographique. On a mis en évidence qu'un recalibrage du modèle était nécessaire. La précision des estimateurs décroît quand on s'éloigne des distributions de (Ht, Age, D130, SI) qui caractérisaient l'échantillon de calibrage, dans la région initiale du modèle ou dans une autre.

Les travaux de recalibrage ont montré que les difficultés rencontrées avec le modèle FOREST semblent davantage liées aux phénomènes intervenant dans le développement du houppier qu'aux techniques de modélisation. Examiner les propriétés du modèles FOREST lorsqu'il est appliqué à nos arbres nous a donné un aperçu des modifications qui interviennent dans la morphologie du houppier de l'Epicéa lors de la maturation de l'arbre.

Un premier problème semble être que des phénomènes latents chez les jeunes arbres s'expriment fortement chez les arbres âgés. Par exemple, l'une des hypothèses du modèle FOREST était qu'une fois les dimensions de la

tige prises en compte, il n'y avait plus d'effet de taille sur la branchaison de l'Epicéa commun. Les résidus de l'Équation 3 appliquée aux arbres de l'échantillon France Nord montrent une nette tendance en fonction de la position dans l'arbre. L'effet de taille pourrait être négligeable chez les jeunes arbres devient plus sensible lorsqu'ils vieillissent. Un autre problème est que la variance des caractéristiques que nous observons semble également plus forte dans les arbres âgés. Ceci engendre des difficultés au moment du recalibrage. Par exemple, pour Db la variance est forte et suit une distribution complexe (faible aux deux extrémités de la tige, maximale au niveau des verticilles contenant les branches les plus épaisses), ce qui est dû au fait que dans un verticille du houppier vert, on trouve : des branches mortes de faible diamètre, des branches vertes de tailles très variables. On peut même dire que parmi les branches vertes, il existe des « branches majeures » épaisses et « mineures » fines. Dans le cas de l'angle d'insertion, on constate qu'un modèle moyen comme celui de Colin (1992) n'est plus suffisant, là c'est la variabilité inter-arbre qui est devenue forte.

L'examen des données d'angle d'insertion et de la distribution des branches mortes à l'intérieur du houppier vert a montré que dans les arbres âgés, les branches mortes et les branches vertes ne peuvent plus être considérées comme une population homogène. Les distributions de l'angle d'insertion diffèrent significativement entre ces deux catégories de branches. De même, un terme de variance de Db calibré pour les branches vertes ne peut être utilisé pour simuler Db des branches mortes. Les branches mortes ont retenu les caractéristiques morphologiques d'étapes passées du développement du houppier, dans lesquelles les corrélations entre croissances des branches et de la tige peuvent avoir été différentes de celles qu'on observe aujourd'hui. En conséquence, le recalibrage du modèle FOREST, qui ne prend pas en compte le statut des branches ne nous a pas fourni de modèle satisfaisant (Tableau 23).

On peut donc envisager d'apporter deux améliorations à la méthode de modélisation :

- <u>Le protocole d'échantillonnage</u>: le gradient d'âge des arbres semble être à considérer en priorité. Même si les arbres âgés ne forment qu'une partie négligeable de la ressource sur pied, il est extrêmement important de représenter toutes les classes d'âges dans les échantillons servant à calibrer les modèles. C'est un point à considérer pour les échantillons futurs
- <u>La méthode de modélisation</u>: ce qu'on peut faire immédiatement, c'est de traiter séparément les branches mortes et les vertes. Nous avons tenté ce genre de système (résultats non exposés) qui s'est montré difficile à mettre en œuvre car:
 - ⇒Il faut un grand nombre de modèles pour prédire Db ou Al
 - ⇒ Les variations de Db et Al des branches mortes dépendent pour une grande part de l'environnement local de la branche, qui contrôle l'arrêt de la croissance et est mal décrit par les descripteurs d'arbres et de peuplements qui servent d'entrées dans nos modèles. Les variations de Db et Al des branches mortes nous apparaissent donc aléatoires. Il est alors difficile de se faire une idée du domaine de validité du modèle.
 - ⇒Plus les arbres sont vieux et moins les mesures de Db et Al des branches mortes sont fiables. Pour le pied de l'arbre on mesure ce qu'il reste de branches largement englobées. Ceci pose un problème de fiabilité des modèles.

Ce sont les branches mortes qui posent problème. Par contre, on est bien renseigné sur les branches vertes. On a en effet constaté que les principales hypothèses de Colin (1992) étaient toujours valides pour décrire leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Notre démarche a donc consisté à modéliser le houppier vert, selon une méthode reprenant pour l'essentiel Colin (1992). Les caractéristiques des branches mortes, qui intéressent la qualité du bois, sont déduites de celles des branches vertes.

Tableau 23Synthèse des modèles obtenus par recalibrage du système FOREST (défini dans le Tableau 14, p . 54).

Caractéristique	Modèle recalibré	Performances	Remarque
Diamètre basal		Mauvais positionnement des plus grosses branches	Les Branches vertes et branches mortes ne
	$\begin{cases} \alpha_i = b_1 \cdot H1bv_i + b_2 \cdot HT_i \end{cases}$	 Variance trop complexe 	peuvent plus être considérées comme une
	$\zeta_{j} = b_{5} \cdot \text{H1vV}_{j}^{b_{3}} \cdot \text{HD}^{b_{4}}$ $\gamma_{j} = b_{6} \cdot \text{D130}_{j} + b_{7} \cdot \text{H1bV}_{j}$	 Susceptible de générer des valeurs trop importantes de Db au pied de l'arbre 	population unique
Angle d'insertion	Modèle non recalibré		
Nombre de	$ln(Nb) = a_1 \cdot AgeUC + a_2 \cdot ln(LUC) + a_3$	•Biaisé si appliqué à des arbres issus	
branches	$\mathbf{a}_1 = \mathbf{a}_{11} \cdot Alt + \mathbf{a}_{12}$	de peuplements de classes de fertilité supérieure à celles	
	$\mathbf{a}_2 = \mathbf{a}_{21} \cdot Ht + \mathbf{a}_{22}$	représentées dans l'échantillon de	
	$a_3 = a_{31} \cdot Age + a_{32} \cdot Alt + a_{33} \cdot HD + a_{34}$	calibrage.	

3.3.2. Proposition pour un nouveau modèle : Estimation des caractéristiques des branches mortes d'un arbre à partir de la connaissance de celles de ses branches vertes

3.3.2.1.Résumé de la méthode de modélisation et de l'algorithme de simulation

La méthode que nous avons adoptée pour simuler nos arbres repose sur une description du houppier vert, la portion de la couronne délimitée inférieurement par la hauteur de la première branche verte (H1bv). La tentative de recalibrer le modèle FOREST, exposées dans le paragraphe précédent (§3.3.1.1) nous a montré que les hypothèses de ce modèle étaient toujours valides pour les branches vertes : on peut toujours considérer que leurs caractéristiques morphologiques sont corrélées aux mesures standards d'arbres (hauteur et diamètre de la tige) et de peuplements (âge de la plantation, indice de fertilité, densité). Pour simuler cette portion de la couronne, on a repris la fonction développée au §3.3.1.2, permettant de calculer le nombre de branches mortes et on a mis en place trois nouveaux modèles : le diamètre basal des branches vertes (§ 3.3.2.2.1), leur angle d'insertion (§ 3.3.2.2.2), leur nombre (§ 3.3.2.3).

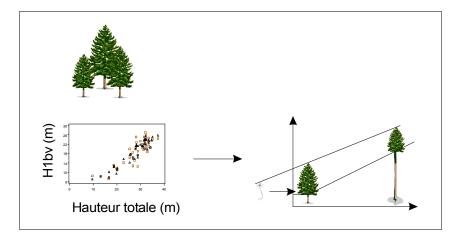
Pour le diamètre basal des branches vertes et leur angle d'insertion, la technique d'ajustement est la même que pour le recalibrage des modèles FOREST: on a utilisé la technique de prédiction des paramètres pour exprimer la variabilité inter-arbre et inter-peuplement. La variance résiduelle a été décomposée en utilisant le modèle de régression comme partie covariable d'un modèle mixte. Suivant Méredieu *et al.* (1998a), nous avons enfin étudié la corrélation entre les résidus du modèle de diamètre basal et ceux du modèle d'angle d'insertion (§3.3.2.2.3.) : quand une branche vieillit, elle s'épaissit et l'accumulation de biomasse entraîne l'ouverture de l'angle d'insertion. Lorsqu'on ajuste un modèle de Dbv, une branche apparaissant avec un fort résidu positif est une branche de diamètre significativement supérieur à la moyenne. Elle aura aussi tendance à avoir un angle d'insertion plus fermé que la moyenne et à apparaître avec un résidu fortement négatif dans l'ajustement du modèle d'insertion.

En ce qui concerne le modèle du nombre de branches verticillaires, il n'était pas possible d'utiliser le modèle FOREST. En effet, pour décrire le houppier final, tel que nous l'avons observé sur le terrain, nous allons simuler une série de houppiers verts, correspondant à différentes étapes de la croissance de l'arbre. On va donc passer d'un modèle statique à un modèle itératif. Dans ce contexte l'application du modèle FOREST de nombre de branches verticillaires est assez difficile. De plus, nous avons montré que ce modèle était peu valide en dehors du domaine pour lequel il a été calibré. Nous avons donc choisi de simuler la ramification. Pour ce faire, on a employé un modèle obtenu par des techniques dérivées de la méthode architecturale.

Le mécanisme permettant de déduire les caractères des branches mortes de ceux des branches vivantes fait appel à l'idée que les corrélations trouvées à l'intérieur d'un Epicéa commun adulte, résultant de la croissance cumulée jusqu'à la période de l'observation, ont été mises en place par un mécanisme fonctionnant durant le développement de l'arbre. Ainsi lorsqu'on observe les houppiers d'arbres choisis à divers âges, on peut en déduire un modèle utilisable pour simuler un arbre à plusieurs stades de son développement. Colin (1992) avait déjà émis une conclusion en ce sens et avait utilisé le modèle de base de houppier établi sur un échantillon d'arbres d'âges variés pour simuler la récession du houppier d'un arbre et en déduire la zonation du bois (Figure 39).

Figure 39

Principe d'utilisation du modèle de hauteur de première branche verte de Colin (1992) pour simuler la remontée du houppier d'un arbre.



Le principe de la Figure 39 a été retenu et appliqué aux modèles de diamètre et d'angle d'insertion. La construction du nouveau modèle s'est faite en deux étapes : (i) modélisation du houppier vert, (ii) mise au point d'une méthode permettant de reconstituer les branches mortes du pied de l'arbre à partir du houppier vert.

3.3.2.2.Branches vertes : Couple Diamètre basal - Angle d'insertion

3.3.2.2.1.Diamètre des branches vertes

Relationships between stem size and branch basal diameter variability in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) from two regions of France.

Article publié dans Ann. For. Sci. 61 (2004) 1-11

Michel Loubère*, Laurent Saint-André*, Jean-Christophe Hervé*, Geir Isaak. Vestøl**

* Resource, Forest and Wood Research Laboratory, ENGREF-INRA, Nancy

Corresponding author: Michel Loubère UMR LERFOB Growth and Yield Research Team INRA Nancy F-54280 Champenoux, France Tel: (+33) 3 83 39 40 41 Fax (+33) 3 83 39 40 34

E-mail: loubere@nancy.inra.fr

Summary

Statistical relationships between branch basal diameter of living whorls, stem size (height and diameter at breast height) and stand parameters (stand age, site class) were analyzed in Norway Spruce. The first experimental sample used to calibrate a model consisted of 98 trees from young to old stands growing in Lorraine (Eastern part of France). Every second whorl branch basal diameter was measured and a regression model was established for the living branches. Basal diameter variance components were estimated by a non-linear mixed model analysis. Results confirmed the close statistical relationships between branch basal diameter, tree size and stand parameters, whereas covariance analysis revealed significant random fluctuations among whorls and trees. Every third whorl branch basal diameter of 36 Norway spruce trees growing naturally in Midi-Pyrénées was used for the second analysis. Applying the model to these trees showed a good stability of the statistical relationship between the two regions.

Keywords: Branch diameter, Norway Spruce, Wood Quality, Lorraine, Midi-Pyrénées

Résumé

Loubère *et al.* 2002. Relation entre la taille des tiges et le diamètre basal des branches pour l'Epicéa commun (*Picea abies* (L.) Karsten) de deux régions de France.

On a étudié la relation statistique entre le diamètre des branches verticillaires vivantes, la taille de la tige (hauteur et diamètre) et les mesures de peuplement (âge du peuplement, indice de fertilité), chez l'Épicéa commun. Pour établir le modèle, 98 arbres ont été échantillonnés en Lorraine. Le diamètre des branches verticillaires a été mesuré tous les deux verticilles. Un modèle de régression a été mis au point. Les composantes de la variance du diamètre basal ont ensuite été estimées, par un modèle mixte non linéaire. On a confirmé pour les branches vertes la forte relation statistique entre le diamètre basal, la taille de la tige et les mesures de peuplement. Cependant, l'analyse de covariance a montré qu'il existait une variation aléatoire entre les verticilles et entre les arbres. Un échantillon de 36 arbres de Midi-Pyrénées, représentatif de la ressource dans cette région a été mesuré tous les trois verticilles. L'application du modèle aux données de Midi-Pyrénées a montré que la relation statistique pouvait être stable d'une région à l'autre.

Mots-Clefs: Diamètre des branches, Epicéa commun, Qualité du Bois, Lorraine, Midi-Pyrénées

Introduction

Wood quality optimization consists in finding, for each tree, the best end-use given its wood's properties [7]. At any moment in time a standing resource is the result of tree growth processes driven by genetics, environmental

factors and silviculturists. In conifers, with special reference to Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst., [5]) or Corsican Pine (*Pinus nigra* ssp. *Laricio*, [26]), crown development was observed to be determined by height growth, giving rise to a tight correlation between knot diameter and easily assessable traits like stem size (stem height and diameter) or stand parameters (age, fertility, density). In France, such stem and stand measurement data are collected by the National Forest Inventory. By coupling a statistical model to these data, we could obtain an estimation of the knot distribution and dimension for a given forest resource. For conifers, several methods are being tried to achieve this coupling [2][30][31].

Colin [5], sampling in the Vosges in North-eastern France, expressed the branch diameter as a function of branch insertion height, stem size and stand parameters. Daquitaine [8] reported the same equation from South-western France, except that the parameter varied (Figure 1). Two contradictory conclusions can be drawn from these studies: (i) In spite of the contrasted growth conditions between the two areas, the statistical correlation between branch diameter, stem size and stand parameters seemed qualitatively similar enough to design a common model; (ii) No explanation could be found for the parameter variations, so that a model calibrated for one region can not be used in another one: on the scale of an interregional observation, a significant portion of branch diameter variance would no longer be explained by stem size and stand parameters. This raises a problem if it is intended to turn our experimental wood quality estimation programmes into routinely used tools: for each new region it will be necessary to do a new modelling study. There is a risk that calibration work (expensive and time-consuming) would become prohibitive.

However, before considering any new calibration work, it should be determined whether the problem of interregional parameter variations could have arisen as an artifact of the modelling technique used in the first studies. For example, previous sampling in North-eastern France was done with young trees from average fertility stands. It is not sure that these data permitted observation of the full relationships between branch diameter, stem size and stand parameters. It is also possible that some important predictor has been omitted from the models. Loubère & Colin [24] showed that there were significant differences between the statistical distributions of dead and living branch diameters, especially in old trees. Pooling these two branch populations as in [5] or [8] generated bias, severe difficulties in estimating the residual variance components, and probably concealed some important aspects of the statistical relationships.

This information indicated to us that some improvements could still be made to the previous work. In the following, we have reiterated the experiment reported in Daquitaine [8], with a new modelling approach. Data were collected from the Lorraine region in North-eastern France (same geographic area as Colin [5]). However, we extended the range of stem dimensions and age classes by sampling very old trees. Living and dead branch diameters were treated separately. This paper is devoted to the living branch model. We reused the sample collected by Daquitaine [8] to test the model's performance outside its calibration range.

Table ISample characteristics. See text for measurements definitions. Refer to Figure 2 for stands location.

Stand	Forest District	Sampled trees	d Site Index (metres)	Stand Density (stems/ha)	Stand Age (years)		Ht (metres)		DBH (centimetres)		
						Average	Minimum	Maximum	Average	Minimum	Maximum
31	Vosges cristallines	18	33.0	520	66	25.9	22.9	28.9	35.6	24.8	45.9
32	Vosges gréseuses	18	36.1	510	95	25.9	30.0	37.4	37.0	27.1	47.1
33	Vosges gréseuses	18	38.3	800	68	33.3	26.8	34.2	35.2	23.9	49.3
34	Vosges cristallines	18	31.1	520	133	30.4	28.1	34.0	38.3	30.1	47.2
35	Plateau Lorrain	26	40.4	200 to 10020	32	15.5	9.1	20.2	16.8	6.3	33.6
59	Bordure d'Aubrac	3	33.7	430	58	25.8	23.7	27.5	36.8	26.7	47.10
60	Bordure d'Aubrac	3	39.1	1750	33	12.7	9.7	16.1	18.5	13.4	25.50
61	Ségala	3	42.1	890	34	17.7	12.0	21.6	22.4	11.5	32.20
62	Basse Châtaigneraie auvergnate	3	51.8	1490	30	17.0	13.8	19.4	18.4	11.5	26.10
63	Lévézou	3	44.5	1420	20	8.8	7.4	10.4	13.4	9.9	17.20
64	Monts de Lacaune	3	39.9	560	57	26.4	25.3	28.3	42.0	33.1	56.00
65	Monts de Lacaune	3	36.6	450	60	26.9	22.0	30.2	38.6	27.1	50.00
66	Monts de Lacaune	3	34.5	1080	37	15.4	12.0	18.0	23.6	12.7	31.50
67	Causses	3	41.2	430	48	24.5	21.2	27.1	32.8	20.7	42.70
68	Avant- Causses	3	46.1	350	52	30.9	28.7	34.9	42.8	31.8	55.40
69	Avant- Causses	5	38.3	2560	25	10.9	9.0	13.4	14.9	9.2	20.40
70	Grands Causses	3	29.0	1000	26	8.1	6.6	9.9	13.9	8.0	20.70

Material and methods

Measurements protocol

Our sampling was designed so as to maximise the range of stem heights, ages and diameters to ensure, as far as possible, stability of the model. Two samples were collected: the first one for the model calibration and the second one for the model evaluation (data provided by Daquitaine [8]).

In the calibration set, we addressed three age classes: young, mature and old stands. As far as possible we explored high and low fertility sites within each age class. In the evaluation set of data, we tried to be representative of the standing resource of the geographical area considered.

The two sampled Geographical areas are displayed in Figure 2. Altitude (Alt, in meters) was obtained from The National Geographic Institute maps. They were chosen for their contrasted growth conditions. A close examination of the climatic data computed over the last 10 years (with the equations provided by [1]) revealed that Midi-Pyrénées samples represented a wider range of climatic growth conditions than Lorraine: yearly temperature ranged from 7.4°C to 12.45°C (8.5 to 9.4°C in Lorraine) and the number of months with an average temperature above 7°C varied from 4 to 7 (7 in all Lorraine locations).

Figure 2 gives the identifications by which the stands will be referred to in this study. The samples are listed in Table I. The indicated forest districts correspond to different site fertilities and are defined by the National Forest Inventory [17][18][19][20]. Taking Lorraine as an example, forest districts range from the highest to the lowest site fertility as follows: "Lorraine Plateau" > "Vosges gréseuses" > "Vosges cristallines" (Table I).

Site index was defined as the dominant height (SI: average height of the 100 largest trees per hectare, in meters) at age 100 years. It was computed using the equation by Lorieux [23] for Lorraine stands and Daquitaine's equation [8] for Midi-Pyrénées. The number of stems in the stand was recorded (Stand density: NHA, in stems/ha). Except for the Lorraine Plateau (Table I), where the plantation date was known, stand age (noted Age, in years) was obtained from ring counts on the stumps after tree felling. The stands were assumed to originate from plantation and trees to be even-aged. Stand age was then fixed at the largest value found on stumps. Stem height (Ht, in meters) was measured after felling. Diameter at height 1.30 m (DBH, in centimeters) was measured over bark to the nearest centimetre. From Ht and DBH, we computed a global stem taper (HD, centimetres/centimetres).

Past positions of the terminal shoot along the tree stem were located using the bud scale scars, from the apex down to the butt swell until they could not be identified anymore. Corresponding Growth Units were numbered, starting from 1 at the apex (Growth Unit Number: GU). In each annual growth unit, we only paid attention to whorl branches: lammas shoots and between-whorl branches were discarded. Branch insertion heights were approximated by the position of the corresponding terminal bud scale scars, so that all branches in a whorl were located at the same distance from the ground (GUH, in metres). GUH' (in metres) will refer to the whorl height from the apex. Whorl branch measurements were performed from the tree apex, down to the tree bottom every second whorl for Lorraine trees and every third for Midi-Pyrénées. Branches were considered alive when featuring at least one green needle. Branch basal diameter (noted Dbg for living branches, in centimetres) was the geometric average of the vertical and horizontal diameters measured outside the branch swell. WBD is the

whorl green branches average diameter : $WDB = 1/n \cdot \sum_{i=1}^{n} Dbg_{i}$, where n is the number of green branches in the

whorl.

Stands and trees selection

Lorraine trees

Old and middle-aged trees were sampled from two Vosges localities, in two fertile and two unfertile stands (Table I). As far as possible, stand density was kept constant. In each stand, 18 trees were felled, chosen at random from a 100 m² circular area delimited around the plot centre. We focused on the branch properties, but these trees were also studied for their wood properties: stem transversal section shape [29], knot area ratio [9].

Young trees were sampled from a lowland location 15 km northeast of Nancy. At the time of the study, and for some practical reasons, we had to sample in an experimental design described in [11], [12], [13], [14] (pure and even-aged stand, controlled mating, continuous variation of stand density). Dreyfus [13] showed that this experimental design generated a very high variability of stem dimensions (Table I). At each stage of the model construction, the homogeneity of this sample with the oldest trees was checked by examination of the residuals.

As no heterogeneity could be detected, those trees were maintained in the Lorraine sample. A study of young trees knots characteristics (knot diameter, sound knot length, dead knot length) paralleled our study of branch basal diameter and was published in [31].

Midi-Pyrénées

This sample had been collected by Daquitaine [8], who gave a complete description of the sampling protocol. The idea was to investigate the widest possible range of growth situations, so as to be representative of the Norway Spruce resource in that region. Hence the sampling intensity was reversed, compared to the Lorraine sample. It was lower within trees (1 whorl measured every third whorl, instead of every second in Lorraine) and within stands (3 trees in each stand), whereas the number of stands visited was important (12 stands, 8 forest districts, Table I).

Statistical methods

When the dead and living whorl branches of a tree are pooled together, branch diameter variance is basically heterogeneous, which has major consequences for the modelling work [24]. An example of the phenomenon is shown in Figure 3 for an old tree crown.

In Figure 3, dead and living branches were plotted together. The evolution of the within-whorl variance along the crown follows a complex pattern. The zone of the bole in which diameters reached a maximum was also the zone where within-whorl variance was the greatest. From that zone, within-whorl variance decreased towards the tree apex and towards the butt log. This variance pattern was not statistically simple and constitutes a heavy limitation on the model's robustness. It is caused by four factors:

- in living whorls, the differences between the thickest branch and thinnest one increases as and when the tree grows.
- With tree ageing, living whorls also contained dead thin branches contributing to the inflation of the within-whorl branch diameter variance.
- In dead whorls, an unknown number of branches have been naturally or artificially pruned. The older the tree, the longer the time elapsed between branch death and the moment of study, and so the number of branches that have been pruned is greater. Computing a realistic estimate of dead branch diameter variance therefore seemed unrealistic for old trees.
- It has been shown for Norway Spruce that branch lifespan increases with tree age [16]. It was therefore possible that the branches located in the living whorls at the time of the study were actually older than the branches located in the dead whorls. As in a whorl, branch diameter variance increased with whorl age (Figure 3), and the branch diameter variance in the living crown was larger than in the dead crown.

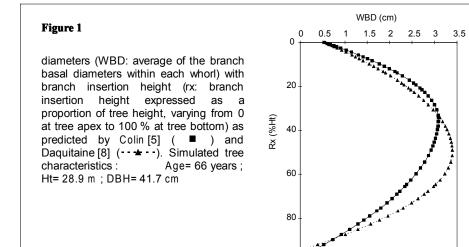
For living branches, trends are much more identifiable. When moving down the tree, we found that both whorl average diameter and within-whorl variability increased (Figure 3). Such a variance pattern required only a log transformation. The models were designed by Ln(Dbg), where Ln is the natural logarithm.

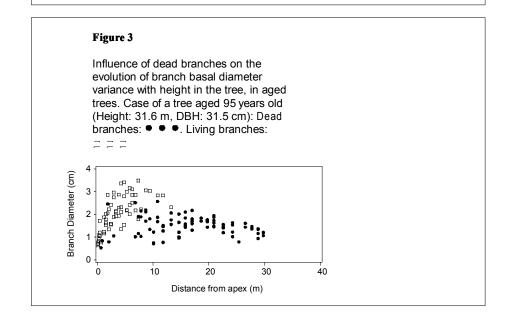
Lorraine trees were split into a calibration and a validation subsample by randomly allocating nine trees by stands to the calibration subsample. We used a parameter prediction technique. The fitting procedure was iterative:

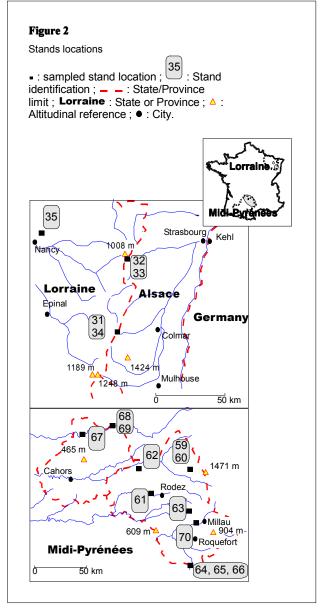
- (i) finding the best equation for modelling the relationships between branch diameter and branch height within the tree (the tree model),
- (ii) fitting the model tree by tree, so as to obtain an estimate of the parameters for each tree (tree parameters),
- (iii) analysing the relationships between one of the tree parameters, stem size and stand descriptors. We used linear stepwise regression (PROC REG©SAS Institute, 5 % significance level),
- (iv) replacing the studied parameter by the regression equation found in (iii) and restarting the process from (ii) until all tree parameters had been replaced by their expression as functions of stem and stand descriptors.

The model obtained at the end of the process was a non-linear least-square model and was referred to as the global model. It was fitted by means of a non-linear least-squares procedure, using a Marquardt convergence algorithm (Proc NLIN © SAS Institute). Parameter significance was assessed by comparing the parameters' asymptotic standard error to their estimate. A parameter was deleted when its asymptotic standard error exceeded 10 % of the estimated value. An F test based on the RMSE (root mean square error) was also computed to verify that the deletion of the parameter has no major influence on model performance.

A covariance analysis using a mixed models technique was therefore undertaken to estimate the components of the residual variance of the non-linear least-square global model, *i.e.* the additional sources of variations, once all of the covariates had been taken into account. The global model, built at the previous step, became the covariate part of the covariance model. As it was a non-linear model, we had to linearise it. This was achieved by a Taylor series expansion around 0 for the random effects, since those are supposed to have a 0-centred normal distribution [22][26]. For the fixed effects, the model was linearised around the parameter values found in the non-linear least-square step.







Results

Building of the living branches diameters model

Selection of the tree model

Living branch diameters followed very similar trends from one tree to another. A simple exponential model performed the best:

$$Ln(Dbg) = p - a \cdot e^{-b \cdot GUH''} + \varepsilon \quad (1)$$

where Dbg is the living branch diameter (cm), GUH' is branch insertion counted from the stem apex and p, a, b are the parameters to be estimated.

Figure 4 shows the fitting results for five randomly chosen trees (one tree per stand). In most cases, Ln(Dbg) increased asymptotically from the tree apex down to the crown base. In a few cases this increase was linear. The asymptotic pattern was more common in tall and long-crowned trees, while the linear pattern was observed in suppressed short-crowned trees.

Equation 1 can be interpreted as a potential Ln(Dbg) value p, reduced by a term depending on the branch distance from the tree apex. Exp (p) is then the upper limit of WBD distribution. Within the context of wood quality improvement, this parameter is of major importance and corresponded to the maximum achievable whorl average diameter (symbolised as MAWD). Its average, found for the Lorraine sample, was (\pm standard deviation) 3.5 cm (\pm 1.0 cm). From Equation (1), Dbg at branch age 0 (top of the tree) is p-a, and b is a form parameter. Together with a, b controls the rate at which the model converges towards its asymptote. The exponential term in the log model was necessary to take into account the inflection point found at the top of the trees.

General model: « Lorraine » model

The asymptote p was correlated tightly with tree height and stem taper (Figure 5a, Equation 2.3). For a, several models were available. The exponential form displayed in Figure 5b and Equation 2.4 featured the smallest residual variance and appeared to be a good way to prevent computing of negative values of a. But, in Figure 5, it can also be seen that this exponential form was due to a few thin stems from stand 35. For thicker stems, the relationship was linear. This exponential form should then be confirmed in the future. Parameter b did not vary from one tree to another (Equation 2.5). It was therefore fixed to a constant for the whole sample.

The final branch diameter equation obtained is displayed in Equation (2.2). Residual standard deviation of Equation (2.2) was 0.32 log units (= 1.38 cm). Residual distribution was left-skewed, showing that not all of the heteroscedasticity had been removed by the log transformation. Application to the validation subsample yielded a similar residual standard deviation of 0.31 log units. But it also revealed that the model slightly underestimated branch diameters from stands 31 and 32, while slightly overestimating those from stand 34 (Table III). In the case of stand 35 (young trees), the possibility of residual trends with progeny and stand density was investigated and none was found (respectively p> 0.1140 for the density effect and p> 0.5487 for the progeny effect).

Branches from a tree can not be considered as independent observation units. We tested the « whorl », « tree » and « stand » effects. Whorl and tree effects were only relevant, yielding the non-linear mixed model displayed in Equation 2.1. This equation was fitted to the whole data set. Parameter estimates and test statistics are displayed in Table IV. Figure 6 gives an example of the predictions, obtained for one tree of stand 34. A comparison between Figures 4 and 6 revealed the improvement made by adding the random parameters (here the whorl and tree effects, noted respectively $\eta_{w(t)}$ and η_t in Equation 2.1).

 $\begin{cases} Ln(Dbg_{ijk}) = f(GUH') + \eta_{w(t)} + \eta_t + \eta_{ijk} & (2.1) \\ f(GUH') = p_k - a_k \cdot exp\left(-b_k \cdot GUH'_{jk}\right) & (2.2) \\ p_k = \alpha_1 \cdot Ht_k - \alpha_2 \cdot HD_k + \alpha_3 & (2.3) \\ a_k = \alpha_4 \cdot e^{\alpha_3 \cdot DBH_k} & (2.4) \\ b_k = \alpha_6 & (2.5) \\ Dbg_{ijk} \text{: basal diameter (cm) of the i-eth branch from the j-ieth whorl of the k-ieth tree} \\ GUH'_{jk} & : \text{distance between tree k apex and the whorl j of this tree (in m)} \\ a_k, b_k, p_k & : \text{parameters of the tree model (see Equation 1)} \\ \alpha_1 \dots \alpha_6 & : \text{fixed effects parameters to be estimated} \\ \eta_{w(t)}, \eta_t, \eta_{ijk} & : \text{random effects parameters to be estimated defined as follow :} \\ \eta_{w(t)} = N\left(0, \sigma_{w(t)_{jk}}^2\right) & : \text{random parameter associated with the j-ieth whorl from the k-ieth tree} \\ \eta_t = N\left(0, \sigma_{t_k}^2\right) & : \text{random parameter for the k-ieth tree} \end{cases}$

 $\eta_{ijk}=Nig(0,\sigma_{\epsilon}^2ig)$: random parameter for the i-ieth branch of j-ieth whorl in the k-ieth tree.

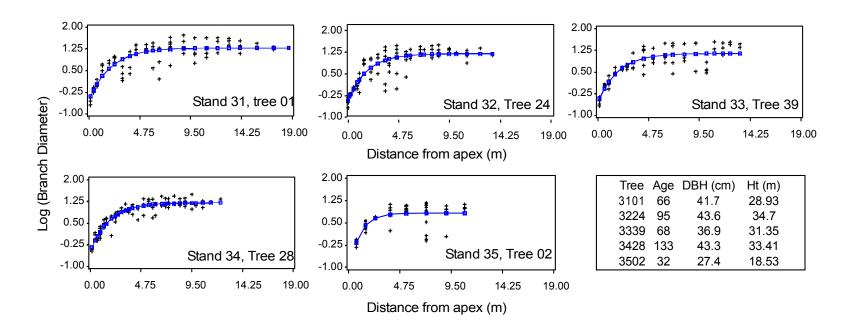
Assessment of the model stability outside of its calibration range

Equation (2.1) was applied to the evaluation sample. With a model containing random terms, it is not possible to compute residuals for each individual branch. We therefore checked the accuracy of the whorl average branch diameter estimates (WDB obtained from (2.2) and represented as a solid line in Figure 7) and of the predicted variance around this average (broken lines in Figure 7). Lower and upper limits of the diameter distribution were calculated as follows (example of the upper limit Db_{max}): $Db_{Max} = WDb + 1\sigma_{w(t)} + 1\sigma_t + 1\sigma_{\epsilon}$, WDB: whorl green branch average diameter computed using the fixed effects part of Equation 2; $\sigma_{w(t)}$: standard deviation of the whorl effect; σ_t : standard deviation of the tree effect; σ_{ϵ} : standard deviation of the residuals. Computation was similar for the lower limit ($Db_{Max} = WDb - 1\sigma_{w(t)} - 1\sigma_t - 1\sigma_{\epsilon}$). Values in Figure 7 were transformed back from log. The young tree represents an age class outside the calibration range. The old tree (52 years old), on the other hand, was closer to the age classes represented in the calibration sample. For both trees, WBD predictions were quite accurate. But the accuracy of the diameter variability prediction decreased for the young trees. This indicated that the model's trends with age should be controlled.

The statistical relationship between branch basal diameter and stem dimensions is included in the statistical functions that relate the tree parameters \mathbf{a}_k , \mathbf{b}_k and \mathbf{p}_k to the stem and stand parameters (Equations 2.3, 2.4 and 2.5). The accuracy of these functions was also assessed with the evaluation sample. We fitted Equation 1 to each tree k and got (\mathbf{a}_k , \mathbf{b}_k , \mathbf{p}_k) triplets (x values in Figure 8). These were compared to the ($\hat{\mathbf{a}}_k$, $\hat{\mathbf{b}}_k$, $\hat{\mathbf{p}}_k$) triplets computed with Equations 2.3, 2.4 and 2.5 (y values in Figure 8). \mathbf{a}_k , \mathbf{b}_k and \mathbf{p}_k seemed quite accurately predicted even if a few trees, featuring chaotic variations of their branch diameters, departed from the general trends. \mathbf{b}_k 's obtained from the fitting of Equation 1 featured a mean (\pm standard deviation) of 0.812 (\pm 1.02), which is not significantly different from the Lorraine value.

Figure 4

Examples of Equation 1 fittings. Results are illustrated by one tree randomly chosen in each stand of the calibration sample. Branch diameter values are log transformed. Natural logs were used. — — Observed branch diameters; — Model predictions.



Discussion

The model

In their study, Colin & Houllier [6] pooled data from dead and living branches. Their conclusion was that distance from the stem apex, stem height and DBH were the main predictors of branch basal diameter. Other possible variation sources such as provenance effects or competition stress could be neglected. Our results strongly support these hypotheses. In Equation (2.1), no independent variable was found to be significant, apart from stem height and diameter. Stand parameters like site index and stand density did not enter the model. But, as the stand parameters control the tree height and radial growth, the model is still able to reproduce the effects of their variation. To show this, we computed the maximum achievable branch diameter of trees in various density modalities (MAWD = Exp(p), p: intercept parameter of Equation 1, predicted by 2.3). Stem height and DBH were extracted from Décourt [10]. They were chosen to represent the average tree of the highest and the lowest fertility classes in the two regions investigated here: Lorraine (solid lines labelled "Northeastern France" in Figure 9) and Midi-Pyrénées (broken lines labelled "Massif Central" in Figure 9). A minimum value of MAWD was achieved around 2000 stems/ha. For lower stand densities, a sharp increase in MAWD was obtained. In high stand densities a small unexpected increase was also found. This trend may prove to be a slight discrepancy in the model caused by a small increase in MAWD estimated values in stand 35 (calibration sample, young trees), from 2000 stems/ha to 4000 stems/ha. At a given stand density, the variation with site index was small in Northeastern France, which corresponded to the situation in our data (for all the Lorraine trees, MAWD standard deviation was only 1 cm). For Massif Central trees, the variations with site index were larger and the highest fertility class featured the thickest branches.

In Colin [6], most of branch diameter variance was explained by a non-linear least-square model including stem and crown dimensions. Here the situation was different. Even once stem dimensions have been included in the model, significant random fluctuations were observed. They were expressed by the random terms in Equation 2.1: "tree effect" (parameter η_t), "whorl effect" (parameter $\eta_{w(t)}$). In our context, where data were not independent observations, the presence of a "tree effect" was realistic. Our data did not allow us to offer any hypothesis about the nature of this tree effect. It may be of genetic origin, or could also have been caused by the tree's physiological status: competitive stresses can change the assimilate partitioning between the crown and the stem [21].

More questions were raised by the existence of a whorl effect showing the existence of significant whorl-to-whorl variation of branch diameter: in the most extreme cases, all the branches of a whorl could be smaller or thicker than in the whorls under or above it. These whorl-to-whorl fluctuations were observed in both calibration and evaluation samples. An illustration of this is displayed in Figure 10, which features data of an old tree (stand 34, age 133 years, SI= 31.1 m).

Two ideas (microclimate and year effects) may be emphasised and could have triggered this whorl effect in the model:

- influence from the whorl's local environment: competing neighbour branches or gaps modify the quantity of available light in a given whorl and may therefore significantly enhance or reduce branch growth in this whorl. But as indicated in Figure 10, whorl branch tips pointed towards sometimes very different azimuths. Microclimate may certainly have enhanced or reduced the growth of some of the branches (GU22 in Figure 10. For this growth unit, The difference between the whorl thickest and thinnest branch was important. We indicated the location of the whorl thickest branch by an asterisk).
- year effect: environmental or ecophysiological conditions may have influenced branch morphogenesis or spraying, so that potential growth of all the branches in the whorl was definitively reduced or enhanced, compared to the branches produced the year before or after (GU 14, 28 or 30 in figure 10 where branch growth seems to have been seriously reduced or enhanced for all the branches). Ribeyrolles [28] showed that the stresses endured by a tree could affect the branches as soon as during their morphogenesis. Examining branch morphological characters, like the occurrence of plagiotropy, he established that branches from trees enduring severe competitive stresses seemed « physiologically older », even in their first year, than those from dominant trees.

The random "branch effect" (η_{ijk} in Equation 2) suggests that a given branch would be thicker or thinner than the predicted average for its whorl, because its growth would have been enhanced or reduced. This looks like the positive feedback in branch growth demonstrated by means of mechanical models [15]. For example, a positive feedback within a whorl would mean that the difference in annual year radial increments between the thickest and thinnest branch would increase all through the branch life. Such segregation of the whorl branches into

several diameter classes was observed quite systematically in old trees. This suggests the possibility of a competition between the branches within a whorl (one-sided competition bringing a separation of the studied character into a multimodal distribution [4]), but this point has to be verified by studying the branch radial increment rather than the cumulated diameter.

Figure 5 Equation 1 parameters expressed as functions of stem height and diameter. _ _ _ : Value of parameters a and p found by fitting Equation 1 to each tree; = = =: values computed with the function, relating a and p to stem height and diameter, displayed in the plot. 2.40 **5b** 5a Param eter p values Parameter a values 1.2 1.98 0.7 1.55 0.2 1.13 $p = 0.013 \cdot HD + 0.021 \cdot Ht + 1.625$ $a=2.88\cdot DBH^{0.46}$ R²=0.55 -0.3 0.70 50.0 72.5 95.0 117.5 140.0 10 20 30 40 50

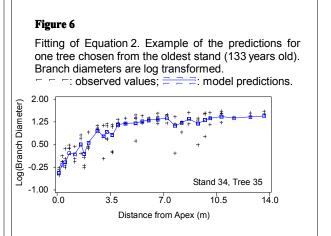


Table III

Stem taper

Lorraine model parameters estimates and test statistics (model definition in Equation 2.1). α_1,\ldots,α_6 : fixed effects parameters. $\eta_{\text{ w (t)}}$: whorl random effect parameter in. η_t : tree random effect parameter.

DBH (cm)

Fixed effects parameters						
Parameter	Estimation	Standard- Deviation	t	p> t		
α_1	$2.49 \cdot 10^{-2}$	$0.26 \cdot 10^{-2}$	9.77	0.0001		
α_2	$-7.55 \cdot 10^{-3}$	$1.00 \cdot 10^{-3}$	-7.53	0.0001		
α_3	1.03	0.11	9.09	0.0001		
α_4	-1.18	0.09	-12.81	0.0001		
α ₅	1.13	0.20	5.56	0.0001		
α_6	$-4.81 \cdot 10^{-1}$	$0.19 \cdot 10^{-1}$	-25.12	0.0001		

Random Effects Parameters Parameter Estimation Standard-Ζ p>|Z| **Deviation** 9.97 0.0001 $2.67 \cdot 10^{-2}$ $0.27 \cdot 10^{-2}$ $\eta_{w(t)}$ 0.0050 2.80 $4.16 \cdot 10^{-3}$ $1.84 \cdot 10^{-3}$ Residual 30.98 0.0001 $7.38 \cdot 10^{-2}$ $0.24 \cdot 10^{-2}$

Does there exist a maximum value of branch diameter?

In Vosges old mountains trees, the absolute lack of a decreasing trend in the branch diameter profile (as shown in Figure 4) suggested that there would exist a maximal value of branch diameter: the figure MAWD=e^p derived from Equation (1) and computed with (2.3), would be the largest value of WBD produced by the tree in its life. As most of the Vosges trees featured asymptotic increase of branches basal diameter along their crown, it seemed that they were old enough to have reached the point where they could not produce any thicker branches. Similar asymptotic within-crown diameter trends were found in other conifer species like *Pinus sylvestris* [25] and *Pinus nigra* ssp. *laricio* [26]. Here above, we formulated an interpretation of Norway Spruce crown development explaining how a branch could grow thicker than another. We can now complete this interpretation, by evaluating where the thickest branches should be inserted in the tree crown, according to our results. In the following, the terms "young", "middle-aged" and "old" refer to the height growth curve (exponential growth, reduced height growth, asymptote of the height growth curve):

- in young trees, the thickest branches are found in the lowest part of the crown because, all of the tree branches are actively growing. The diameter profile features no asymptote. Variability inside the whorls is small at all heights in the crown.
- in middle-aged trees, whorls containing the thickest branches are found in the upper crown (upper half, or upper third) where within-whorl diameter variability is maximised. Under these big branches are thick branches that have achieved their maximal diameter and are now turning into declining branches. This zone constitutes in most cases the asymptote of the diameter profile (Figure 4). In the evaluation sample, linear within-tree diameter profiles were also found in the short-crowned trees. We suppose that in short-crowned trees, which are often suppressed trees, branches may decline before achieving their maximal diameter.
- in old trees, the evolution of branches along the crown is asymptotic most of the time. The linear pattern disappears for two reasons: (i) the maximum achievable branch diameter has been reached and the trees are not able to produce any thicker branches, (ii) Most of the trees remaining in the stand are dominant or codominant. Short-crowned trees have been eliminated and competitive interactions are assumed to have stabilised.

A verification is needed for old trees. Old Norway Spruces may reiterate. Reiteration is likely to confuse the described patterns of branch growth. As we had no information, concerning this point, we were not able to verify the impact of this phenomenon.

Difference between regions

As noted in the Introduction, we tried to reproduce the experiments carried out by Colin [6] and Daquitaine [8]: to fit the model to Lorraine trees and to try to predict branch diameter of the Midi-Pyrénées sample. In our case we changed the range of stem height, DBH and stand age explored and the modelling strategy. We observed that when dead and living branches were pooled, the Lorraine model had to be recalibrated [8]. In contrast, a good predictive accuracy was reached by the model addressing only living branch diameters. We did not need to produce a distinct version of our model for the Midi-Pyrénées sample. This suggests that the difference between those regions should be sought in dead branches and in mortality processes. It should also be noticed that only the variables relating to stem size (Ht, DBH and HD) were selected in Equation (2.1). When dead and living branches were pooled, models also include site index [24], a stand variable, and crown base [5][24], a variable clearly referring to branch mortality. A symmetrical configuration was found for knot diameter in Swedish Scots Pines [2]: knot diameter correlated with tree variables for knots inside the living crown and with site index (a stand variable) for the knots below the living crown. These results should be put in perspective with ecophysiological work on branch death that shows its dependence on light transmission through the canopy [3], and hence on stand structure. Thus, branch growth would be related to stem growth, whereas branch death processes would be influenced by stand variables: to predict green branch diameter it is only necessary to know stem size, while prediction of dead branch diameter requires the inclusion of information about the stand structure.

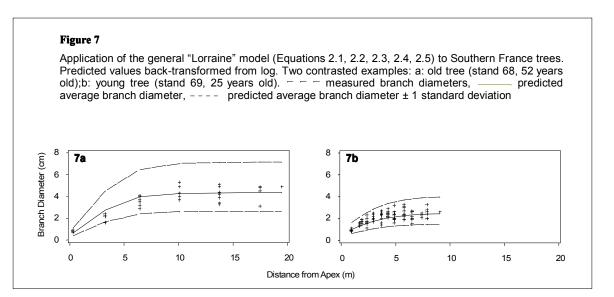
On the other hand, some limit of our approach must be drawn. Niinemets & Lukjanova [27] showed how site index could modify the correlation between branch length growth and leader growth. For branch elongation, high-fertility grown trees can react to changes in irradiance, while trees limited by the nitrogen supply could not. Thus, the statistical relationships between branch and stem leader elongation completely differed between high and low fertility stands. This suggest either that Norway Spruce behaves differently than Scots Pine or that we have missed some fertility or stand effects. Northeastern France Site fertilities rate from site class I, the highest,

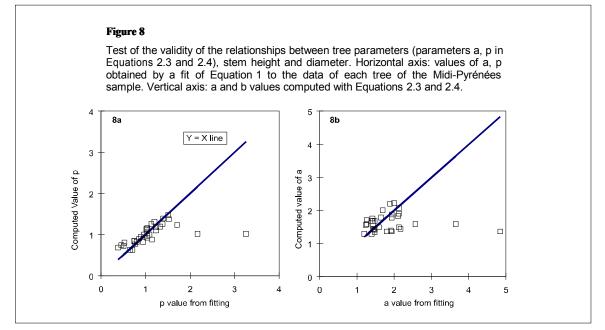
to site class 5, the lowest [10]. Orienting our modelling approach towards tall and old trees, led us to privilege average and high fertility classes (site classes 3 to 1) and to discard lower fertility classes. The fertility gradient in the calibration sample may be badly represented, so that fertility effects as in [27] did not appear significant in our model.

Which sampling strategy for building robust models?

As pointed out in the Introduction, earlier work on Norway Spruce branch diameter produced models with poor extrapolation abilities. We have tried to find the reasons for this behaviour, by questioning two aspects of the modelling work: the statistical method and the sampling method. We have discussed the statistical problem above. But our results also suggest some comments concerning the sampling strategy. In building their model, Colin & Houllier [6] used a sample balanced for young trees. Here, we noticed, that the asymptotic variation of green branch diameter, from which MAWD could be computed, existed mainly in the old and/or tall Vosges trees. It was rarer in the young ones of stand 35. This shows the need to explore the whole stem size gradient if we want to build more stable relationships between branchiness parameters, stem and stand descriptors. In this regard, our calibration sample balanced for old and tall trees should raise a symmetrical problem, compared to Colin & Houllier [6].

If we want to enlarge the age and fertility variability in our samples, we must consider the problem of the sampling effort. The Lorraine model (Equation 2) was made out of data from only 9 trees in each stand. In spite of this small number of trees, it proved good extrapolation abilities. This suggests that representing the age and fertility gradients should be the major concern of future samplings. The ideal number of trees to be sampled in a stand remains to be determined. But, it seems that, provided age and fertility gradients are well accounted for in the sample, it would not be necessary to apply an important sampling effort inside the stands, making it feasible to consider a large number of stands.





Conclusion

Midi-Pyrénées had been chosen because it featured growth conditions and silvilcultural practices contrasting with Lorraine. The stability of the « green branch basal diameter-stem size » relationships found in this study let us with good hopes for building empirical models robust at a multi-regional scale, but also with two types of questions. Firstly, the stability of the « green branch basal diameter-stem size relationship » should be confirmed by observing phenomena at a finer scale than tree and stand scale. Secondly, for the moment our simulated tree was only given a green crown, whereas our objective was describing the full branchiness in order to meet wood quality simulators requirements. If we want to reconstruct the part of the crown under the first living branch, it is needed to better characterize the patterns of crown recession and branch mortality. Our next works, will then be oriented towards the description of mortality effects, *i.e.* branch population structure: where do dead branches lie in the tree and the stand? Can we find some predictor, susceptible of being used with the kind of data we handle, that could refine the prediction of this structure?

Acknowledgments

A great number of people were involved in that work:

<u>Clinal working area</u> : Frédéric Bernier, Francis Colin, Michael Drexhage, Michel Loubère, Geir I. Vestøl, Léon Wehrlen.

<u>Vosges working area</u> (thanks to all of those who helped the authors in the Vosges, thus depriving themselves of seeing a single sun ray for more than one month!): Thierry Constant, Renaud Daquitaine, Christine Deleuze, Marc Doidy, Pierre Gelhaye, Florence Grandemange, Edith Guilley, Christian Herbé, Jean-Christophe Hervé, Claude Houssement, Gilles Le Moguédec, Michel Loubère, André (Dédé) Perrin, Jean Perrin, Pierre (Pierrot) Michel, Nathalie Morel, Gérard Nepveu, Laurent Saint-André, Geir I. Vestøl

<u>Aveyron working area</u>: René Canta, Renaud Daquitaine, Daniel Rittié, and with great diligence from the people from ONF Aveyron

Vosges and Clinal samples were entirely financed by a grant from UE (contract EC-FAIR STUD CT 96-015)

Figure 9

Simulation of the effects of varying stand density and site class on maximum achievable branch diameter (MAWD = Exp(p), p computed with Equation 2.3)

Tree heights and DBH described the average tree of Décourt [11] for the lowest and highest fertility classes of Northeastern and Southwestern France.

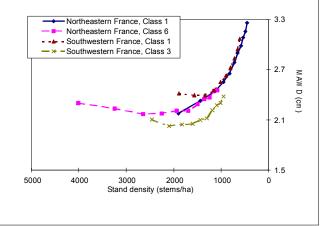
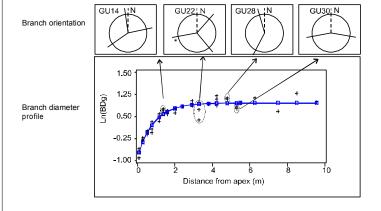


Figure 10



References

- [1] Benichou P., Le Breton O., Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques., La Météorologie 19 (1987) 1-14
- [2] Björklund L., The interior knot structure of Pinus Sylvestris stems., Scand.J.For.Res. 12 (1997) 403-412.
- [3] Bosc A., EMILION, a tree functional-structural model: presentation and first application to the analysis of branch carbon balance, Ann. For. Sci. 57 (2000) 555-569.
- [4] Cannell M.G.R, Grace J., Competition for light: detection, measurement and quantification, Can. J. For. Res. 23 (1993) 1969-1979.
- [5] Colin F. Analyse et modélisation de la branchaison de l'Epicéa commun en vue de prédire la qualité de la ressource, PhD Report, ENGREF-INRA, 1992.
- [6] Colin F., Houllier F., Branchiness of Norway Spruce in Norteastern France: modeling vertical trends in maximum nodal branch size, Annals of Forestry Science 48 (1991) 679-693.
- [7] Cown D.J., Corewood (juvenile wood) in *Pinus radiata*, N.Z.J.For.S., 22 (1992) 87-95.
- [8] Daquitaine R., Contribution à la validation des modèles disponibles pour l'évaluation de la qualité du bois d'une ressource forestière existante. Application à l'Epicéa commun (*Picea abies* (L.)Karst.). DEA Modélisation et analyse des Systèmes biologiques, INRA Nancy, Wood Quality Research Team, 1995.
- [9] Daquitaine R., Saint-André L., Lanvin J.D., Leban J.M., Project Report "Improved Spruce Timber Utilisation". Task A4: Conversion, simulation and Optimization. Final Report of subtask A4.1. Simulation of Board quality distribution and validation. EC-FAIR CT96-015., 1999.
- [10] Décourt N., Tables de production provisoires pour l'Epicéa commun dans le Nord-Est de la France. Ann. Sci. For. 29 (1972) 49-65.
- [11] Deleuze C., Pour une dendrométrie fonctionnelle: Essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse., PhD Report, Université Claude Bernard Lyon I, Lyon, France, 1996.
- [12] Deleuze C., Blaudez D., Hervé J.-C., Ajustement d'un modèle hauteur-circonférence pour l'Epicéa commun. Effet de la densité., Ann. Sci. For. 53 (1996) 93-111.
- [13] Dreyfus P., Compétition et croissance dans de jeunes peuplements résineux. Aspects biologiques, écologiques et sylvicoles. PhD report, Aix-Marseille University, Aix-en-Provence, France, 1988.
- [14] Dreyfus P., Interaction génotype, densité et compétition dans un dispositif clinal d'Epicéas communs. Ann. Sci. For. 47 (1990) 1-16.
- [15] Ford R., Ford E.D., Structure and basic equations of a simulator for branch growth in the *Pinaceae*, J. Theor. Biol. 146 (1990) 1-13.
- [16] Gava M., Durata existentei ramurilor principale la molid si mersul cresterii lor în grossime (Norway Spruce whorl branches lifespan and the process of radial growth), Revista padurilor 88 (1973) 531-533.
- [17] Inventaire Forestier National, Département du Lot, Résultats du 2ème inventaire, Volume I, Ministère de l'Agriculture, 1980.
- [18] Inventaire Forestier National, Département de Meurthe-et-Moselle, Résultat du 2^{ème} Inventaire, Ministère de l'Agriculture, 1980.
- [19] Inventaire Forestier National, Département de l'Aveyron, Résultat du 2ème Inventaire, Volume I, Ministère de l'Agriculture, 1980

- [20] Inventaire Forestier National, Département des Vosges, Résultats du 3^{ème} inventaire, Ministère de l'Agriculture, 1992.
- [21] Kellomäki S., A model for the relationships between branch number and biomass in Pinus sylvestris crowns. Effect of crown shape and stand density on branch and stem biomass., Scand. J. For. Res. 1 (1986) 455-472.
- [22] Littell R.C., Milliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D., SAS System for mixed models, SAS Institute Inc, Cary, NC, USA, 1996.
- [23] Lorieux M., Essai de modélisation de la croissance de l'Epicéa commun du Nord-Est de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National. DEA Report, Université Claude Bernard Lyon I, CNRS URA 243, Lyon, France, 1990.
- [24] Loubère M., Colin F. Simulation of the branchiness on the basis of standard tree measurements, Report, Contract EC-FAIR CT96-015, subtask A2.1, INRA Nancy, 1999, 43-66.
- [25] Mäkinen H., Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. Scand. J. For. Res. 11 (1996) 129-136.
- [26] Méredieu C., Colin F., Hervé J.C., Modelling branchines of Corsican pine with mixed-effects models (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* (Poiret) Maire). Ann. Sci. For. 55 (1998) 359-374.
- [27] Niinemets Ü. Lukjanova A., Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in Pinus sylvestris., Ann. For. Sci. *In press*
- [28] Ribeyrolles L., Effets de la densité de plantation sur la croissance, la ramification et l'architecture d'une provenance d'Epicéa commun (*Picea abies* (L.) Karsten)., DEA Report, INRA, Wood Quality Research Team, Nancy, France, 1993.
- [29] Saint-André L., 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. PhD ENGREF Nancy INRA Nancy, Wood Quality Research Team, Nancy, France, 1998, 215 pp.
- [30] Salas-Gonzáles R., Houllier F., Lemoine B., Pignard G., Forecasting wood resources on the basis of National Forest Inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait in southwestern France., Ann. For. Sci. 58 (2001) 785-802.
- [31] Vestøl G.I., Colin F., Loubère M., Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter in *Picea abies*. Scand. J. For. Res. 14 (1999) 470-480.

3.3.2.2.2. Angle d'insertion des branches vertes

L'étape de sélection des modèles a permis d'obtenir plusieurs modèles (Tableau 24). Il n'est pas apparu de liaison significative entre les paramètres arbre (les α du Tableau 24) et les grandeurs descriptives des arbres et des peuplements. On a par contre retrouvé les mêmes effets aléatoires que pour le diamètre basal : verticille dans arbre (paramètre η_{ν}), arbre (paramètre η_a). L'Équation 14 peut être considérée comme optimale (minimisation de l'écart-type des résidus et du biais). Cependant, elle ne permet pas de mettre en place le système de modèle, car les effets aléatoires n'y joue pas le même rôle que pour Db. Dans le modèle de Db, les effets aléatoires sont additifs, tandis que dans l'Équation 14, ils sont multiplicatifs. Construire un système de modèles avec l'Équation 14 est possible théoriquement, mais difficile dans la pratique.

Remarquant que les variations de l'angle d'insertion des branches vertes dans l'arbre sont de même nature que celles du diamètre basal, nous avons ajusté l'Equation 2 du §3.3.2.2.1 aux données d'angle d'insertion, obtenant ainsi un modèle performant (Équation 15, Tableau 24). Ce modèle offre également deux autres avantages : (i) il est possible de construire un système Al-Db ; (ii) le fait d'avoir transformé Al en Log permet de maîtriser l'hétérogénéité de la variance de ce caractère. Dans l'Équation 15, NUC est remplacé par la distance entre la branche et l'apex. L'utilisation de NUC pour décrire la variation intra-arbre de l'angle d'insertion se justifiait par le fait que Al dépend grandement de l'âge de la branche. Cependant, comme cela fut également mentionné par Colin (1992), Al dépend aussi de la dominance apicale. On suppose que la dominance apicale s'exerce par le biais d'hormones (auxines). L'expression de la distance à l'apex n'est donc pas dénuée de fondements biologiques. De plus, le fait que Al varie de manière asymptotique est assez logique. Les branches vertes qui se trouvent dans la partie asymptotique du modèle de Db sont des branches qui croissent faiblement. Leur biomasse augmente peu et donc leur angle d'insertion également.

L'Équation 15 n'est donc pas entièrement satisfaisante, car elle n'exprime pas l'âge de la branche. Mais elle est consistante biologiquement et permet de construire le système Al-Db. C'est ce modèle que nous avons conservé dans la suite de notre travail.

Tableau 24Résumé des modèles développés pour décrire les variations d'angle d'insertion.

Légende	Modèle	Définitions
Équation 14	$AI = \alpha_1 + (\alpha_2 + \eta_v + \eta_a) \cdot (I - e^{\alpha_3 \text{NUC}}) + \eta_{\epsilon}$	$\eta_{\rm v} \approx N(0,\sigma_{\rm v}^2)$: effet
•		verticille dans arbre
		$\eta_{a} pprox N\!\!\left(0,\sigma_{a}^{2} ight)$: effet arbre
		$\eta_{\varepsilon} pprox N\!\!\left(0,\sigma_{\varepsilon}^{2}\right)$: terme
		d'erreur (effet branche)
Équation 15	$AI = \exp \! \left[\alpha_1 + \alpha_2 \cdot e^{\alpha_3 \cdot (Ht-HUC)} + \alpha_4 \cdot Ht + \alpha_5 + \eta_v + \eta_a + \eta_e \right]$	$\eta_{v} pprox N\!\!\left(0, \sigma_{v}^2\right)$: effet
_		verticille dans arbre
		$\eta_{\sf a} pprox {\sf N}\!\!\left(0,\sigma_{\sf a}^2\right)$: effet arbre
		$\eta_{\varepsilon} pprox N\!\!\left(0,\sigma_{\varepsilon}^2\right)$: terme
		d'erreur (effet branche)

3.3.2.2.3. Ajustement conjoint des modèles d'angle d'insertion et diamètre basal

Le Tableau 25 expose les modèles étudiés et le Tableau 26 Les corrélations trouvées entre les effets aléatoires du modèle d'angle d'insertion et ceux du modèle de diamètre basal. On note que la corrélation entre les effets arbre est très faible. Un arbre qui produit des branches significativement plus grosses que ses voisins, n'a pas systématiquement tendance à produire des angles d'insertion plus aigus. Pour l'effet verticille, la corrélation est

nettement meilleure. Il existe donc des verticilles avec des branches à la fois plus épaisses et insérées avec des angles plus aigus que dans les verticilles voisins. La bonne corrélation entre les termes d'erreur résiduelle exprime la tendance bien connue au niveau de la branche : une fois tous les effets pris en compte, si une branche est significativement plus épaisse, elle est insérée avec un angle plus aigu.

Tableau 25

Rappel des modèles et des effets aléatoires, dont les corrélations ont été étudiées. Al $_{ijk}$, Dbv_{ijk} : Diamètre et angle d'insertion de la branche verte i du verticille j de l'arbre k. $\eta_{v(a)} = N\!\!\left(0,\sigma^2_{v(a)_{jk}}\right)$: effet du verticille dans l'arbre sur l'intercept. $\eta_a = N\!\!\left(0,\sigma^2_{a_k}\right)$: effet de l'arbre sur l'intercept.

Diamètre des branches vertes	$Ln(Db_{v_{ijk}}) = a_1 \cdot exp(a_2 \cdot DBH_k + a_3 \cdot HUC_{jk}^-) + a_4 \cdot Ht_k + a_5 \cdot HD_k + a_6 + \eta_{v(a)} + \eta_a$
Angle d'insertion des branches vertes	$\mathbf{AI}_{ijk} = \exp\left[\alpha_1 + \alpha_2 \cdot \mathbf{e}^{\alpha_3 \cdot (Ht-HUC)} + \alpha_4 \cdot Ht + \alpha_5 + \eta_{v(a)} + \eta_a + \eta_\epsilon\right]$

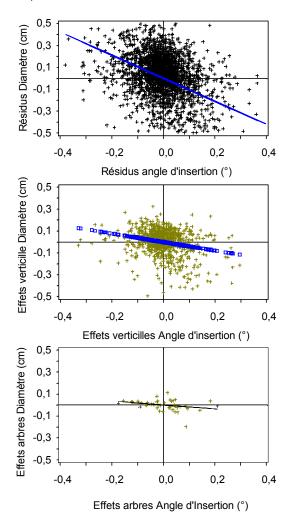
Tableau 26Estimation des corrélations entre résidus du modèle d'angle d'insertion et de Diamètre des branches.

Corrélation	Paramètre	Estimation	Ecart-type	p> T
Verticille :	α	$-3,90\cdot10^{-1}$	$5,34 \cdot 10^{-2}$	0,0001
$\eta_{v(a),\text{Db}} = \alpha \cdot \eta_{v(a),\text{Angle}}$,	
Arbre:	β	$-1,80\cdot10^{-1}$	$8,54 \cdot 10^{-2}$	0,0406
$\eta_{a,db} = \beta \cdot \eta_{a,angle}$,	,	
Branche:	γ	-1,05	$4.56 \cdot 10^{-2}$	0,0001
$\epsilon_{ijk,db} = \gamma \cdot \epsilon_{ijk,angle}$,	

Figure 40

Corrélation entre les résidus des modèles de Db et Al (vo

Corrélation entre les résidus des modèles de Db et Al (voir Tableau 25)



3.3.2.3. Branches vertes : Nombre de branches verticillaires

Dans la méthode architecturale, on étudie l'ensemble des ramifications d'un arbre. On s'intéresse donc à tous les ordres. A l'intérieur d'une unité de croissance, on mesurera toutes les productions axillaires. Cette méthode est très performante pour décrire quelques arbres, beaucoup moins dans le cadre des inventaires forestiers qui concernent un grand nombre d'individus. Pour notre travail, nous n'avons donc retenu qu'un petit nombre d'aspects de la méthode architecturale. On va s'intéresser à une seule zone de l'unité de croissance : le verticille. Le nombre de branches qu'il contient sera modélisé par une technique issue de la méthode architecturale : les modèles stochastiques. Pour calculer le nombre de branches, il va donc nous falloir produire deux modèles : un modèle de la longueur du verticille et un modèle du nombre de branches. Nous présenterons d'abord un modèle de nombre de branches, dans lequel la longueur du verticille est fixée à une proportion de la longueur de l'UC calculée d'après nos données. Cette valeur découlant de considérations empiriques, nous avons procédé à une vérification pour nos arbres³ qui est présenté dans la seconde partie. Enfin, le modèle stochastique a été comparé avec le modèle statistique du §3.2.2.

³ Lors de cette vérification, on a utilisé le plus grand arbre, le plus petit et l'arbre de hauteur moyenne de chacun des 4 peuplements de l'échantillon STUD-Vosges (peuplements 31, 32, 33, 34). En ce qui concerne le peuplement 34, l'arbre le plus grand est normalement l'arbre 3404 (Hauteur totale = 34 m). Cependant, comme nous avions perdu la partie terminale de la tige lors de l'abattage, nous ne possédons pas l'intégralité de la courbe de croissance de cet arbre. Pour les simulations, il a donc été remplacé par l'arbre 3450 (Hauteur totale = 33,9 m), qui est le second plus grand arbre de l'échantillon 34.

Stochastic branching models in the context of forest inventory : a preliminary study on Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)

Article à soumettre

Michel Loubère, Michael Drexhage, Laurent Saint-André, François Houllier

Summary

In wood quality simulators, the lack of precise information about whorl structure can cause predictions instability when the models have to process data describing trees grown in conditions outside the calibration range. In order to improve simulated tree topological description, we investigated the feasibility of deriving models from the architectural method, that would be compatible with wood quality simulators. For this exploratory study, we sampled 4 Norway Spruce trees from 2 pure even-aged stands, located in the Vosges mountains and representing 2 ages modalities in the highest fertility class. The number of whorl branches was recorded every second-whorl from the tree top down to crown base. In each measured whorl distances between two successive branch insertions were measured over bark. Whorl branch number was modelled as a 2-state first-order Markov chain, in which we expressed the transition probabilities as functions of stem height, stem diameter, stand age and site index. The model consistency was checked on an independent sample collected in the same region, representing high mature and aged trees from fertile or unfertile stands. It was possible to relate virtual internode length to stem dimensions, which was a prerequisite for the model to be compatible with wood quality simulation tools. When the model was applied to an external sample, residual variance was high, which seemed to be caused by the reduced size of the calibration data set rather than by the modelling technique. As for other branchiness parameters of Norway Spruce our model featured a low extrapolability from lower age classes to higher ones. In order to improve this model, it is recommended to sample a wide range of age classes.

Keywords: Whorl branches/ Forest inventory/ Structure/ Stochastic models/ Norway Spruce

Introduction

The approach developed in France for predicting wood quality and optimising the quality of wood products considers that the wood production chain begins with the tree seedling and finishes into sawn boards (« From seedlings to boards », Leban 1995). Silviculture and transformation processes are integrated, translating the fact that products properties result from the tree growth. Saint-André (1998) isolated ≈100 stages in this integrated wood production chain. The efficiency of the wood quality optimisation process is maximised when it is begun in the earliest stages of the chain : wood quality optimisation begins with silvicultural practices optimisation.

In order to help silviculturists and sawmills to affect their trees or lumber to their best usage, decision-making tools had to be developed (software EPIFN, Leban 1995). They permit a non-destructive assessment of wood quality, knowing only the standing tree characteristics. In the case of Norway Spruce, statistical modelling was privileged for developing these tools. Statistical modelling can be considered as a light technique. Only a minimum number of characters have to be measured on the trees, so that large samples representing whole regions can be handled. Models input parameters can be as simple as a list of stem heights and diameter, which makes possible to use forest inventory files as inputs (Colin 1992, Salas-González *et al.* 2001). They consist in a model chain that parallels the main stages of the wood production chain. The information contained in inventory files is used by a tree model to rebuild the trees. The simulated trees characteristics serve as input into wood quality modules. The accuracy of the tree model is then a critical point: (i) the refinement of tree reconstitution directly governs the refinement of the wood quality estimation; (ii) the errors in the tree simulation are transmitted to the wood quality evaluation modules.

At present time, the tree reconstruction module is made of statistical models that express the correlation observed between organs size (Colin 1992). A traditional drawback with this method is the loss in estimates accuracy observed when a statistical model is confronted to growth situations differing from those observed at the time of its building. For instance the accuracy of the estimates derived from Colin (1992) Norway Spruce branchiness Northeastern model, built out ofFrance data set, decreased when site fertility increased (Loubère & Colin 1999). A recalibration work was required for using the model in south-western France (Daquitaine 1995). The final aim of the research for decision-making tools is to provide professionals with a routine help. Tools built in laboratories are to be transplanted to the sawmill. Wood lots received in sawmills come from various origins and this extrapolability problem is a serious obstacle. On the other hand, recalibrating a model has a cost and too frequent recalibration can make it prohibitive.

This methodological limit arises from the lack of biological significance of statistical models parameters. Several works were then carried out in order to better express the tree biology. To cope with this problem, modellers orient towards « hybrid models », that combine statistical methods with architectural or ecophysiological modelling (Deleuze 1996, Houllier & de Reffye 1996, Mäkelä *et al.* 1997, Mäkelä *et al.* 2000).

Here we shall continue the idea of Ribeyrolles (1993) of using architectural models to improve the description of the tree ramification. Our aim is to predict the number of whorl branches in the tree, which is a parameter of high importance for wood quality. We hope that a model derived from the architectural technique will yield an improvement in terms of stability, compared to statistical techniques like Colin (1992) or Méredieu (1997). In this paper, we did not look for a general model, but rather tested the feasibility of developing such a model. Feasibility was evaluated under two criteria: the model compatibility with our modelling technique, the lack of aberrant behaviours. Because forest inventories concern large numbers of trees, compatibility is conditioned by the number and quality of input parameters. The number must be low. The morphological characters that have to be measured on the tree must be easily accessed. Practically, this means that within-tree trends of branchiness characters, a scale not observed by foresters because of the high measurement efforts required, are expressed as functions of stands and tree variables like stem height, diameter, annual area or height increments, stand fertility or age (for example Colin 1992, Méredieu & Colin 1996, Méredieu et al. 1996, Mäkinen 1996, Mäkinen 1999). The first question raised in this paper is then to determine whether the variables contained in architectural models, which address a scale smaller than that perceived by foresters, can be treated similarly and be expressed as functions of tree and stand parameters. Secondly, we checked the stability of this experimental model.

Material and methods

Samples

Model building

Our work aiming at simulating high fertility trees in particular, we sampled 2 stands, rated as site class 1, from the Meurthe River Valley (« Etival » sample : stands 37 and 38 in Table 1, from Etival-Clairefontaine, Vosges, $48^{\circ}21'53''$ N, $6^{\circ}51'32''$ E, Altitude = 290 m). Those stands, grown for paper industries, were planted at 10 year interval and shared both sides of a same plot, along the riverbank. Climate and silviculture can then be considered homogeneous. Site indices (SI : top height at age 100 years, Table 1) were computed after Lorieux (1990) and site class read from Décourt (1972). In spite of the immediate vicinity of these stands, the difference observed in dominant heights (Table 1) suggested a difference in soil conditions. We chose the highest trees from the stands central area. In Table 1, we also indicated the corrected stem taper HD = (Ht – 1.30)/DBH, usually a good predictor of Norway Spruce branchiness (Daquitaine 1995). The living crown was delimited downward by the first living branch (HFLB, Table 1): the first branch met from the ground with a green lateral. The dead crown was defined by the first dead branch (HFDB, Table 1): the first non pruned dead branch met from the ground (no diameter constraint on it). After felling, annual height growth was determined by locating apical bud scale scars on the stem.

Table 1 Tree and stands characteristics

Site Index: site index computed after Lorieux (1980). For the external samples, we indicated the sampling modality: Y/U: young-unfertile; Y/F: young fertile; O/U: old unfertilte; O/F: Old fertile. **Ht**: total height, measured after felling; **DBH**: Diameter at breast height; **HD**: corrected stem taper (see Text); **HFLB**: height to the first living branch (= first whorl branch with a green lateral met from the ground); **HFDB**: height to the first dead branch (no size constraint on the branch)

Stand	Altitude (m)	Stand density (stems/ha)	Age (at stump level)	Site Index (m)	Tree Id	Total height (m)	DBH (cm)	HD	HFLB (m)	HFDB (m)
31	750	510	66	33.0	3101	28.9	41.7	66.3	7.9	2.6
				(Y/U)	3111	26.0	38.1	64.8	7.5	0.1
					3131	22.9	24.8	87.2	9.0	1.4
32	605	520	95	36.1	3227	30.0	32.1	89.1	20.2	1.8
				(O/F)	3247	33.5	44.9	71.7	21.5	0.6
					3249	37.4	47.1	76.5	21.8	1.0
33	625	800	68	38.3	3301	34.2	49.3	66.7	19.0	1.3
				(Y/F)	3302	26.8	26.1	97.7	19.2	0.5
					3350	30.6	40.4	72.4	17.8	0.4
34	860	520	133	31.1	3454	29.3	33.0	84.8	17.4	3.4
					3450	34.0	45.1	72.3	18.6	5.5
					3455	28.1	30.0	89.3	17.7	1.5
37	290		37	49.1	3701	25.4	31.0	77.8	15.8	2.7
					3702	27.8	33.7	78.7	15.8	1.4
38	290		46	45.5	3801	30.4	44.3	65.7	16.8	0.0
					3802	30.9	46.2	63.9	16.8	0.4

The purpose of architectural models is to simulate the behavior of all the tree apical meristems and the display of all their axilary productions. Of course, measuring all the tree meristems would be a too important sampling effort in regards of what is possible in the context of forest inventory. The model approach was then constrained by restricting our observation to the ramification processes by the stem apical meristem and to the preformed growth unit whorl. Lammas shoots were discarded. In the field, we referred to Ribeyrolles (1993) interpretation of Norway spruce growth unit zonation (Figure 1) for determining whorls position. The Growth unit is divided into three zones (Figure 1): pseudo-whorl (noted 1), inter-whorl (noted 2) and basal pseudo-whorl of late developing branches (noted 3). Each of these zones is itself divided into an unbranched zone (noted 1a, 2a, 3a, Figure 1) and a branched zone (noted 1b, 2b, 3b, Figure 1). Then, we considered as a whorl branch any branch inserted under the zone 1a and above 2a.

Figure 1Norway Spruce growth unit structure after Ribeyrolles (1993).

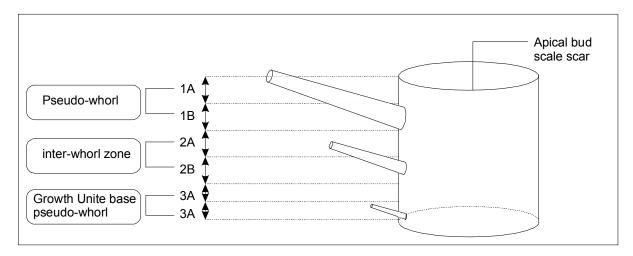
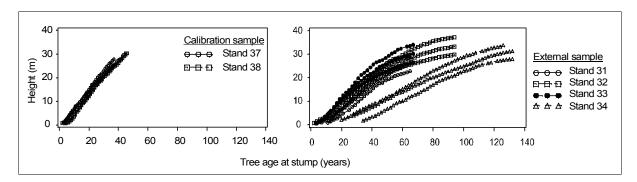


Figure 2
Sample trees measured height growth.



On the felled trees, branch measurements were performed every second growth unit from the stem apex down to the last visible non-pruned dead branch at the stem base. Branch insertion on the stem was referenced by two values: angular distance (trigonometric direction) between the branch and a reference line traced on the stem upper side, distance to the growth unit apical bud scale scar. When the measured growth unit was followed by a Lammas shoot, the whorl uppermost branch replaced the apical bud scale scar as a reference. For locating branch insertion, external markers were used. In Norway Spruce, when the axillary bud scales fall down after debudding they let a scar, that persists under the branch swell as a characteristic ridge (Deleuze 1996). It is the position of this scar that was recorded. Only whorls above HFLB were modelled, so as to avoid the problems created by natural or artificial pruning and dead branch encasement.

Model evaluation

The model evaluation was carried out in two steps: (i) the model validation consisted in a simulating Etival trees branch number under HFLB, which is the parameter of interest for wood quality; (ii) we tested the model consistency on an independent sample of trees from the same region, not included in the modelling work.

For the external sample, we extracted data from an earlier sampling representing four modalities of age and site index (stands 31-34 in Table 1): aged-fertile, aged-unfertile, young-fertile, young-unfertile. Fertile stands were in Décourt (1972) fertility class 2 and unfertile ones in class 3. Young stands were <70 years old at stump and the old ones >90 years old. From each 4 data sets, we chose 3 trees according to their height: the tallest, the smallest and the one closest to stand average. Their height growth is featured in Figure 2.

Stochastic model

Ramification

The stochastic model is a chain of three submodels. The first one is used to simulate whorl length. The second one computes the position of branch clusters. The last model estimates the number of branches in each cluster.

Definitions

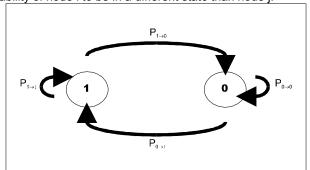
Within whorls, the apical meristem produces nodes that either develop laterals (state 1) or stay unbranched (state 0). In practice, real nodes were often not visible. Branches were too close to each other and their thickening had concealed the basal ridge. When this happened, branches were grouped into a cluster. What is called a node in the following is the distance between two branch clusters. The model adopted is then a two-state first-order Markov chain (Figure 3). Markov chains are defined in reference to a stem reading direction. The rank of each node in the whorl is defined by an index, chosen so as to be biologically meaningful. Here the index starts from 0 and follows the direction defined by height growth.

Figure 3

2-state first order Markov chain definition

0: unbranched node; 1: branched node;

 P_{ij} : transition probabilities ; i,j two successive node indices : i=j: probability of node i to stay in the same state as previous node j. i \neq j: Probability of node i to be in a different state than node j.



$$P = \begin{pmatrix} p_{0 \to 0} & p_{0 \to 1} \\ p_{1 \to 0} & p_{1 \to 1} \end{pmatrix}, \ \sum_{j=0}^{j=1} p_{ij} = 1$$

 $p_{ij} = P(S_n = j/S_{n-1} = i)$ govern the model behavior when we move from index n-1 to n (Figure 3): i = j: node n is in the same state as n-1; $i \neq j$ translates a change of state from n-1 to n (transition from branch to unbranched or the reverse). Altogether, these probabilities form the matrix of transition probabilities:

probabilities

Transition

We investigated the trends of the transition probabilities $P_{1\to 0}$ and $P_{0\to 1}$ with tree growth and stand characteristics (Table 2). Most of the independent variables referred to tree height growth, the most influential

predictor of branchiness in Norway Spruce (Colin 1992). The possibility of time lag effects was tested by incorporating the annual height increments produced 2 to 5 years before and average height growth computed over the 2 to 5 previous years. The variables in Table 2 are colinear, which could have raised difficulties for assessing parameters significance in regression analysis. For avoiding that problem, parameters to be included in the regressions were first selected by a correlation analysis. The probabilities were modelled by a generalized linear model, using the logit link function, fitted by a REML algorithm (Proc Genmod, ©SAS release 6.11). Parameters significance was assessed by means of χ^2 tests of the change in REML when the tested parameter was deleted from the model.

Discretization process

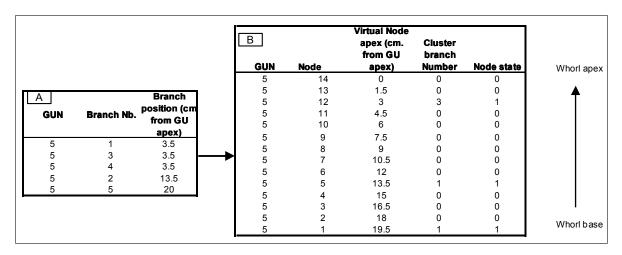
On old trees stem, real nodes cannot be localized anymore, without dissection. To translate branch insertion measurements into a sequence of events, an arbitrary elementary length unit is defined: the virtual internode (Mazotti *et al.*, 1995). We computed inter-branch distance as the difference between two successive insertions. Following Ribeyrolles (1993), the virtual internode length (Variable VN, Table 2) was the median of inter-branch distance distributions. Some other authors favored the minimum distance between ramifications (Jourdan *et al.* 1995). Due to the presence of branch clusters this value was 0 in our case. The discretization consisted in apportioning the whorl length into segments of length VN_j, coded by a 1 if branches were inserted on them, 0 otherwise (Figure 4).

Figure 4

Result of the discretization: Example of growth unit 5 from tree 3702

Table A: Input data as obtained from measurements; **Table B**: corresponding table resulting from the discretization process; **arrow** on the right side: ordering of the virtual nodes sequence relative to whorl orientation.

GUN: growth unit number (1 = current year shoot); **Branch Nb**: branch rank in the azimuthal ordering (1 = closest to reference line, increases in the trigonometric direction); **Branch position**: distance between branch insertion and GU top; **Virtual Node apex**: Distance between virtual node top and GU top; **Cluster branch number**: number of branches in the virtual node; **Node state**: indicates whether the node is branched (state 1) or unbranched (state 0).



Clusters Size and Whorl length

Linear stepwise regression was used to detect possible correlation's between the number of branches in a cluster (variable NBC, Table 2) and trees and stands parameters. As no significant relationship could be found, NBC was finally modelled as a lognormal distribution.

For whorl length, in order to ensure estimates in agreement with growth units lengths, we modelled the proportion of the growth unit length occupied by the whorl (variable RWL, definition in Table 2), transformed into logit. Ordinary least-squares detected a significant correlation between RWL, stem taper and site index. However, this model, when tested on dead crown whorls performed less than the sample average. If a significant relationship existed between RWL, stem taper and site index, our sample was too small for modelling it accurately. Then in the model presented here RWL estimate was the sample average:

$$RWL = \frac{1}{n_{..}} \cdot \sum_{k=1}^{4} \sum_{i=1}^{n_k} RWL_{ik} \text{ , where } i \text{ is the whorl and } k \text{ the tree.}$$

Running the model

For the tests, the branching models was implemented in a simulator (DINC 2.2, written in Java 1.3), that uses standard tree measurements to calculate the growth of the crown from the tree first years (the tree must be 1.30 m high at minimum) up to observation time. Branchiness (branch diameter, length and insertion angle) and knottiness parameters (number of knots, knots shape, knots length) are derived from the description of the crown growth.

Table 2Variables and symbols

Symbol	Definition	Units
Age	Stand age at stump	years
DBH_{y}	stem diameter at height 1.30, the year of observation m	centimeters
GUL_{v} ,	Tree annual height increment, the year of observation and the year	metres
GUL_{y-1}	before	
HFLB	Height to the first living branch (measured from the ground)	metres
HT_{y} , $HT_{y_{-1}}$	Tree height, the year of observation and the year before	metres
dH_{y-n}	Annual height increments averaged over 2 to n years before the year y of observation :	metres/year
	$dH_{y-n} = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^{n} HT_{y-i}$	
j	Internode index in the whorl (starts from 0 at whorl base, increases towards apex)	no unit
NBBR	Number of branches in a whorl	no unit
NBC	Number of branches in a cluster	no unit
VN	Virtual internode length	centimeters
WL	Whorl length (see text for definition)	centimeters
RWL	Relative whorl length: $RWL = WL/GUL$	no unit

Results

Whorl length

For the whole sample, RWL average was (\pm standard deviation): 0.248 (\pm 0.106, 72 whorls). The ratio of whorl length to shoot length was the same in our trees as for Colin (1992). Figure 5 shows how high the variability was around the average ratio.

Branching model

The distribution of distances between successive ramifications is displayed in Figure 6. The sample median was 1.5 cm. Tree medians were respectively: 1.75 for 3701, 1 for 3702, 1.5 for 3801, 1.75 for 3802. Apart from tree 3702, which featured more compact whorls, the other three trees were very homogeneous. If there was a tree-to-tree variation, our small sample did not allow for modelling it. Therefore the sample median value was used as virtual internode length. For the discretization step: VN = 1.5 cm.

For computing state probabilities, all tree data were gathered together. Neither state 0, nor state 1 probabilities featured any significant trend with node index (Figure 7). Convergence or divergence was difficult to establish, due to the presence of an unusually long and sparse-branched whorl in tree 3702.

Variable	Correlation Coefficient	p, r>0
GUN	0.17	NS
HT_y (m)	-0.30	NS
HT_{y-1}	-0.29	NS
GUL_y	-0.08	NS
GUL_{y-1}	0.21	NS
dH_{y-2}	0.32	NS
dH_{y-3}	0.44	0.0231
dH_{y-4}	0.56	0.0029
dH_{y-5}	0.59	0.0015
dH/Age	0.44	0.0260
AGE	-0.35	0.0770

Results for the correlation analysis of $P_{1\to0}$ are featured in (Table 3). No significant trend with tree height was found, showing that $P_{1\to0}$ featured no size effect. Examination of the correlation with height growth descriptors suggested the existence of a lag effect. No significant correlation was found with current or previous year shoot

lengths. But $P_{1\to 0}$ seemed to be influenced by past years average height increments. The correlation significance was high for averages computed over the 3 to 5 last years. The correlation with dH/Age is significant too, but the sign is different. It cannot be said whether the correlation of $P_{1\to 0}$ with $dH_{y-3}\cdots dH_{y-5}$ and that with dH/Age are the expression of a same phenomenon or whether they would translate two different phenomena: time lag effects and general tree condition. Stand age appeared as another possible predictor. Thus, for $P_{1\to 0}$, we tested the possible models involving dH_{y-5} , dH/Age and stand age. The only significant model was Equation 1 (parameters in Table 4, graphs of the fittings in Figure 8a).

Correlation analysis revealed no significant trend of $P_{0\rightarrow1}$ with any of the predictor variable. Then, we tried the model made for $P_{1\rightarrow0}$ (Equation 1). It showed a loose trend with dH/Age (Table 4, Figure 8b). For $P_{0\rightarrow1}$, the correlation and the regression analyses yielded contradictory results, which may be caused by important tree effects.

Clusters size

Observed numbers of branches in a cluster varied from 1 to 4. More than 90% of the examined clusters featured 1 or 2 branches (Figure 9). There was no significant trend with tree or stand descriptors. No significant difference was found between trees (only tree 3702, featured a higher number of branches in its clusters: p<0.0657), nor between stands (p>0.3078). The model consisted in the observed means and standard deviation of the lognormal distribution (in log units): $0.243 (\pm 0.387)$.

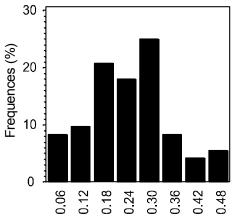
Test of the model

Figure 10 features two of the trees. All of the whorls were plotted. The bar, dividing the graphs, represents HFLB. On the left side, under label "Calibration", are the living crown whorls, which we used for establishing the model. On the right side, under label "Validation", are the dead crown whorls, on which the model was validated. The model reproduced well the within-tree trend and variation range (Table 5). Only for tree 3801, residuals average did not differ from 0. The problem seemed to arise from the whorls located at the tree bottom *i.e.* produced when the tree was young. A plot of data for tree 3802 (Figure 10) shows that trees early growth was characterized by the production of growth units of increasing length, with increasing numbers of whorl branches. As a consequence NBBR, reached a maximum in the whorls produced in that period and decreased thereafter. But there seemed to exist a tree-to-tree variability. In other trees like 3702 or 3801, that juvenile maximum for NBBR was not found. As for its part, the model reproduced that increase for all the four trees indistinctly, which indicated that tree-to-tree variation was not represented correctly.

Equation 1

$$\begin{cases} P_{1\to 0} = \frac{e^{\alpha_1 \cdot dH_{y-5} + \alpha_2}}{1 + e^{\alpha_1 \cdot dH_{y-5} + \alpha_2}} \\ P_{0\to 1} = \frac{e^{\alpha_3 \cdot \frac{Ht}{Age}}}{1 + e^{\alpha_3 \cdot \frac{Ht}{Age}}} \end{cases}$$

Figure 5
Observed values of RWL : ratio of whorl length to GU length. All trees pooled together.

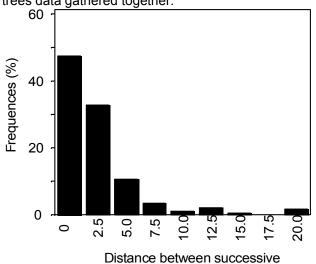


Whorl length in proportion of GU length (%)

Figure 6

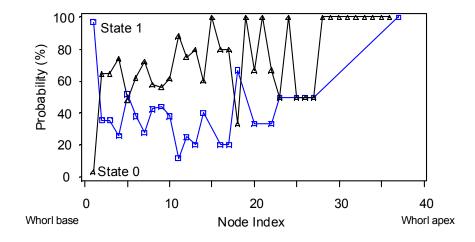
Distribution of distances between successive ramifications.

All trees data gathered together.



ramifications (cm)

Figure 7Evolution of the state probabilities along the whorl.
State 0 : unbranched state ; State 1 : branched state



External sample

For all the trees, bias and residual variance remained in acceptable limits (Table 6). Figure 11 displays 2 randomly chosen examples of simulation results for one mature and one aged tree, showing that within-tree trends were accurately reproduced. The model also generated adequate NBBR magnitude orders (sample maximum NBBR: 12 observed: vs. 13 predicted). Again a critical point for the model was in the tree early years when growth units and whorls were long. This could be observed only in stands 31, 32, 33. Trees from stand 34 being old, data from that period were missing. In 6 of the trees from stands 31, 32 and 33, observed NBBR picked before the age of 20 (Figure 11). In the three remaining ones, the within-tree trend was not as clear. As for the Etival sample, the model reproduced that peak for all the 12 trees indistinctly. One of the reasons for this problem was that tree effects might not have been well apprehended. The other may be that whorl length, on which the whole model relies, is an age dependent character. Another bias existed at tree top, caused by low $P_{0\rightarrow 1}$ values. When the system began producing unbranched nodes, it tended to stay in that state, at a time when whorl size decreased because of slowing height growth. As a consequence, the system generated too low branch numbers for the trees upper whorls and featured low extrapolability to the aged trees of stand 34 (Table 6).

Figure 8

Correlation between transition probabilities and height growth descriptors. (For $P_{1\rightarrow0}$, 5 whorls not represented).

Vertical axes in Logit scale.

 $P_{1 o 0}$: probability of a node to be unbranched, if the previous one is branched; $P_{0 o 1}$: Probability of a node to be branched if the previous one is unbranched; dH_{y-5} : Tree Average height growth the 5 years preceding observation time; Ht/Age: Tree average height growth from plantation time to observation time (Age measured at stump)

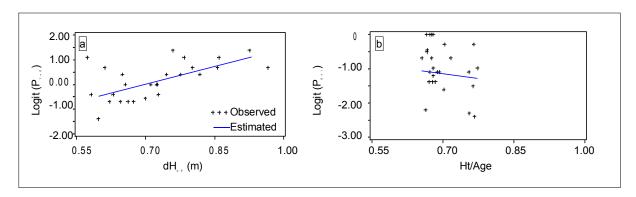
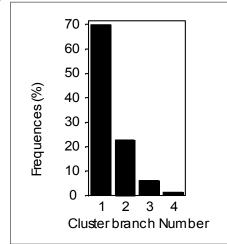


Table 4Parameters estimates of the transition probabilities models.

Parameter	Estimate	Standard	χ^2	$Pr > \chi^2$			
		Error	~				
Model for $P_{1\rightarrow0}$ (Equation 1)							
$\alpha_{\scriptscriptstyle 2}$	-3.33	1.36	6.01	0.0142			
$\alpha_{_1}$	4.78	1.86	6.58	0.0103			
Model for $P_{0\rightarrow 1}$ (Equation 1)							
α_3	-1.66	0.22	57.34	0.0001			

Figure 9

Observed distribution of the number of branches in a cluster. All trees data pooled together.



Discussion

We presented here an attempt at adapting the architectural modelling technique to the context of forest inventory and wood quality evaluation. Although the calibration sample was small, the model had a good extrapolation ability. The errors committed when we predicted the external sample whorl branch numbers remained reasonable For example, we have recalibrated Colin (1992) whorl branch number model on half of the trees of the stands 31-34 presented here above (Loubère & Colin 1999). When the recalibrated model was used to predict whorl branch numbers of the other half of the trees residuals varied from -6 to +10 branches (standard deviation = ± 2 branches).

In field work, adding branch insertion to our standard sampling protocol was not too time consuming. And according to what we have seen, it is unsure that replacing the statistical models now used in our simulators by a model like the one developed here would lead to an important increase in the calibration efforts. It must also be taken into account that two advantages could be derived from a model like ours:

increase of the simulation accuracy:

In the trees simulated by Colin (1992), all the branches of a whorl were affected the same insertion height along the trunk (the position of the apical bud scale scar), while, here they can be located individually. This would make it possible, in the future, to express the effects of architectural gradients like acrotony on branch characters of importance for wood quality like branch diameter.

decomposition of the action of the various factors affecting branch number.

In Colin (1992) and Loubère & Colin (1999) whorl branch number was a function of GU length, stand age, site index and stem taper. The stochastic model included only stem taper (variable HD, an expression a the tree competitive status, Pardé 1984), but the range of stand ages and site indices explored in this work was small. In comparison with the statistical models, the mechanism on which stem taper would play was precised. It seemed that it directly affected the ramification process, not the length of the whorl (i.e. GU zonation). The stochastic approach also permitted us to add an information, by revealing the existence of Lag effects. These remain to be confirmed, though for the moment, they seem quite realistic, since: (i) Norway Spruce branch morphogenesis and displaying take place in two successive years and (ii) at the beginning of annual growth the tree has to use its assimilate reserves (as Birk & Matson 1986 showed for *Pinus taeda* L.). Transition probabilities models (Equation 1) disagree on the number of years involved: the tree past growth or only the last 5 years. This point should be precised in the future.

Nevertheless, as it is now, the model presented here is not precise enough at tree level. In the calibration sample, the contrasts between stands and trees were reduced. Tree, age and site effects could not be handled appropriately. Virtual internode length and $P_{0\rightarrow 1}$ were constant in our model, whereas we detected some important tree-to-tree fluctuations that could not be explained.

Figure 10

Application of the branch number model

: Height of the first living branch; **Calibration**: crown living whorls that were used to build the model; **validation**: Crown dead whorls, on which the model is extrapolated; **pape**: Estimated branch numbers.; +Observed branch numbers

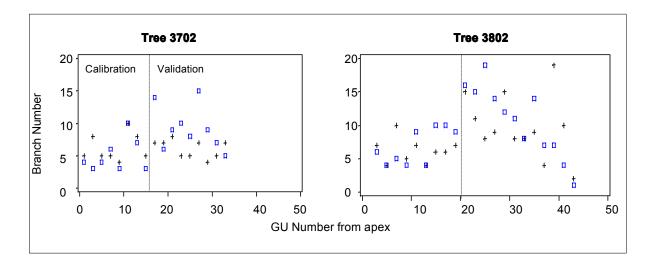


Figure 11

Application of the model to two trees of the external sample.

GU Number : 1= tree apex ; n= tree base

□□□: observed data; : Model estimations

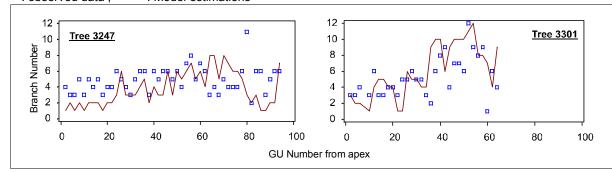


Table 5
Application of the branch number model.

Simulation of all the whorls of the calibration sample. Residuals statistics.

Tree	Mean	Standard Deviation	p>F
3701	0	3	NS
3702	-1	4	NS
3801	-4	4	0,0005
3802	-1	5	NS

Table 6

Application of the branch number model to the trees of the external sample. Residual statistics

Height classes: **L**, **M**, **S**: respectively highest, average and smallest tree of the sample; **N**: Number of whorls.

Tree	Height	N	Mean	Standard	p>F
	class			deviation	
3101	L	28	0	2	NS
3111	M	30	0	2	NS
3131	S	27	0	2	NS
3227	S	42	0	2	NS
3247	M	46	1	2	0.0028
3249	L	42	0	3	NS
3301	L	31	-1	3	0.0858
3302	S	33	1	2	0.0371
3350	M	32	0	3	NS
3450	L	57	1	1	0.0001
3454	M	62	2	2	0.0001
3455	S	48	2	2	0.0001

We consider our estimation of virtual internode length as provisory. Determining virtual internode length from high fertility trees most certainly yielded an upward biased estimate. Our only available estimation of virtual internode length is the three times smaller value of Ribeyrolles (1993), which is not very indicative since his computation was based on data representing all the axis orders of the tree, whereas we examined only one of them. Variations of virtual internode length seemed to exist between the trees. But the small size of our sample did not permit to reveal them. By its definition as the median of the inter-branch distances, our virtual internode length is influenced by inter-branch distances. Baxter and Cannell (1978), studying real inter-branch distances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. concluded that they were influenced by the same factors that affect primary growth. The relationship between real and virtual node length is not direct, but we suspect that our estimate of virtual internode length should be improved by taking these factors into account. As for virtual internode length, all of the other model figures (transition probabilities, whorl length) seemed to be influenced by tree effects that should be revealed.

Age effect was the other important effect observed. The model was calibrated for whorls produced by the trees when they were in the exponential phase of their height growth. Our estimates of the transition probabilities seemed poorly adapted to the whorls produced by the same trees in their early growth. At the other end of the age range, the model showed a behaviour often met in Norway Spruce: models established on young trees extrapolate poorly to higher age classes (Loubère & Colin 1999).

Conclusion

Architectural models have the potential to adapt to any use now assumed by tree models. Their complexity is their main drawback. For precise purposes like ecophysiological modelling or wood quality assessment, they should be coupled with other modelling techniques like statistical modelling. In this work, we investigated the feasibility of such a project. Two questions were raised: (i) was it possible in terms of sampling efforts? (ii) would the system obtained remain compatible with wood quality evaluation tools? Both these questions yielded a positive answer. We also showed the advantage of such a coupling. Available simulation tools can give access to within tree trends. Using the architectural formalism made it possible to access a new observation scale: the growth unit.

The model produced here was based on a small exploratory sample. It seems possible to improve it, so as to obtain a better representation of the site, age and tree effects. The age effects appeared as one of the most serious limit. Thus we recommend to sample along the age gradient. New questions were also raised by this model like the existence of lag effects and of a connection with the growth unit structure and the stand and tree parameters.

Acknowledgements

We thank Clairefontaine® Industries who gave us the trees used as calibration sample, free of charge. Measurements made with the collaboration of Bruno Garnier (INRA Nancy, Growth and Yield Research team). STUD sample was collected thanks to EU grant EC-FAIR CT 096-095.

The first author would also like to express his best feelings to the *Valgus hemipterus* Scarabeid beetle who, in her desperate attempt for escaping the camera, fortunately made him discover the stand where the calibration trees were taken from.

References

Baxter S.M., Cannell M.G.R. 1978: Branch development on leaders of Picea sitchensis. Can. J. For. Res. 8: 121-128

Birk E.M., Matson P.A.A. 1986: Site fertility affects carbon reserves in Loblolly Pine. Tree Physiology, 2, 17-27.

Colin F. 1992 : Analyse et modellisation de la branchaison de l'épicéa commun en vue de prédire la qualité de la ressource. PhD Report. ENGREF Nancy. 278 pp

Décourt N. 1972 : Tables de production provisoires pour l'Epicéa commun dans le nord-est de la France. Annals of Forestry Science, 29, 35-48

Deleuze C. 1996 : Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. PhD Thesis Claude Bernard Lyon I University, 305 pp

Houllier F., de Reffye Ph. 1996: Linking tree architecture, stem growth and timber quality: a review of some modelling approaches. Second Workshop « Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares », Berg-en-Dal, Kruger National Park, South Africa, August 26-31, 1996. Nepveu G. Ed, 294-303.

Jourdan C., Rey H., Guédon Y. 1995: Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. Plant and Soil, 177, 63-72

Leban J.M. 1995 : Estimation des propriétés des sciages d'une ressource forestière : application à l'Epicéa commun (Picea abies Karst.). Revue Forestière Française, 57, 131-140

Lorieux M. 1990 : Essai de modélisation de la croissance de l'Epicéa commun du Nord-Est de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National. DEA Report, Université Claude Bernard Lyon I, CNRS URA 243. 39 pp

Loubère M., Colin F. 1999: Simulation of the branchiness on the basis of standard tree measurements. EC-FAIR CT 96-015 Final Report, 43-66.

Mäkelä A., Vanninen P., Ikonen V.-P. 1997: An application of process-based modelling to the development of branchiness in Scots Pine. Silva Fennica, 31, 369-379

Mäkelä A., Landsberg J., Ek A.R., Burk T.E., Ter-Mikaelian M., Ågren G.I., Chadwick D.O., Puttonen P. 2000: Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. Tree Physiology, 20, 289-298

Pardé J. 1984: Production et sylviculture de l'Epicéa commun en plantations. Revue Forestière Française, 36,

Ribeyrolles L. 1993 : Effets de la densité de plantation sur la croissance, la ramification et l'architecture d'une provenance d'Epicéa commun (Picea abies L. Karsten). DEA Report, Nancy I University, 41 pp

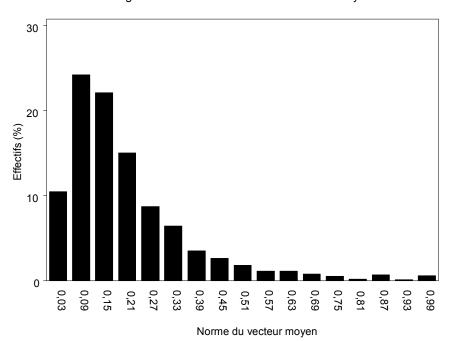
Saint-André L. 1998 : Modélisation tridimensionnelle des profils de largeur de cerne dans un billon d'Epicéa commun (*Picea abies* L. Karst.) compte tenu de la mesure de son enveloppe externe et des caractéristiques dendrométriques usuelles de l'arbre d'origine. PhD Thesis, INRA Nancy, ENGREF Nancy, 215 pp

Salas-González R., Houllier F., Lemoine B., Pignard G. 2001: Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait. in southwestern France. Annals of Forestry Science, 58, 785-802

3.3.2.4. Position des branches autour du verticille

On a calculé | e| pour tous les verticilles. La distribution de sa norme (Figure 41) montre que, pour plus de la moitié des verticilles, on a une distribution régulière des branches autour du verticille (mode de la distribution = 0,24). Un test de Raleigh au niveau des verticilles ne permet d'en détecter que 4 pour lesquels les distribution des branches n'est pas aléatoire au seuil de 10% (2 dans l'arbre 3359, 1 dans 3380 et 1 dans 3221). Au niveau arbre, seuls les arbres 3339 et 3355 montrent une distribution non aléatoire des branches autour du verticille. On ne trouve pas de différence entre les arbres.

Figure 41Echantillon de calibrage : distribution de la norme du vecteur moyen.



Par contre au niveau du peuplement, on constate une très forte différence entre les branches mortes et les vivantes. Tandis que les branches vivantes n'ont aucune orientation préférentielle, la distribution des branches mortes autour du verticille n'est absolument pas aléatoire (Tableau 27).

Tableau 27

Distribution des branches autour du verticille. Test de Raleigh de l'hypothèse d'une distribution régulière pour les branches vivantes et les branches mortes de chaque peuplement. Nb mortes, Nb Vivantes : nombre de

branches vivantes et mortes dans chaque peuplement.	e _{mortes}	, e _{vivantes}	: Norme des	vecteurs	moyens o	de la
distribution des branches vivantes et mortes respectiven	nent. Z	: variable de	e test.			

Peuplement	NB mortes	ē _{mortes} □	Z _{mortes}	Test	Nb vivantes	e _{vivantes}	Z _{Vivantes}	Test
31	703	0,1099	8,50	p>0,001	1631	0,0212	0,73	NS
32	1723	0,0670	7,74	p>0,001	1724	0,0152	0,40	NS
33	1370	0,0645	5,70	p>0,01	1371	0,0332	1,51	NS
34	1886	0,0321	1,95	NS	1842	0,0069	0,09	NS

Les branches mortes ont été produites à l'époque où nos arbres étaient jeunes. Cependant, les auteurs ayant travaillé sur des arbres plus jeunes ne notent pas une telle asymétrie (Colin 1992). Les arbres du peuplements 35, ne montrent pas non plus de dissymétrie significative de la distribution de leurs branches. L'asymétrie de la distribution des branches mortes ne semble pas devoir être attribuée au jeune âge des arbres. Les raisons sont

plutôt que des branches mortes ont été élaguées et que d'autres ont été englobées par la croissance radiale de la tige. La croissance radiale de la tige est fortement asymétrique (voir pour nos arbres vosgiens l'étude de Saint-André 1998). L'élagage naturel est causé par l'action de facteurs édaphiques et biotiques. Mais les facteurs biotiques sont eux-mêmes sous la dépendance des facteurs édaphiques. Par exemple, la distribution des Coléoptères xylophages dans le bois mort dépend du degré d'humidité et de la température du bois. La différence trouvée au Tableau 27 entre les branches vivantes et les mortes exprime le fait que l'action de ces facteurs n'est pas symétrique.

Pour simuler la branchaison, on peut donc conserver l'hypothèse d'une distribution aléatoire des branches. Par contre, pour simuler l'élagage et l'englobement, il serait pertinent de trouver un système représentant l'asymétrie que ces phénomènes introduisent dans la distribution des branches mortes.

3.4. Relation branche-tige : Synthèse

Dans cette partie, deux modèles du houppier de l'Epicéa commun ont été étudiés : le modèle FOREST, le modèle houppier vert. Ce dernier étant nouveau, nous commencerons par résumer les relations statistiques qui le composent, puis les conclusions auxquelles cette partie nous a amené par rapport à la modélisation de la branchaison de l'Epicéa.

3.4.1. Synthèse des relations statistiques du modèle de houppier vert

A la suite de cette première phase de modélisation, pour chaque UC d'un arbre, nous sommes capables de dire : combien elle contient de branches verticillaires, où elles sont insérées de haut en bas de l'UC et autour de la tige, lesquelles sont vivantes, quel est leur diamètre basal et leur angle d'insertion. On a donc nettement progressé dans la finesse de description du verticille par rapport au modèle FOREST : chaque branche a ses propres valeurs de propriétés et est localisée. Le Tableau 28 récapitule l'ensemble des modèles, mis au point et qui seront utilisés pour produire des simulations du houppier vert dans la suite de ce travail. Seul l'azimut des branche n'y figure pas puisqu'on a conservé l'hypothèse d'une répartition régulière des branches autour du verticille. On rappelle également que les termes aléatoires des modèles d'angle d'insertion et de diamètre basal des branches sont corrélés entre eux.

Tableau 28

Les relations statistiques composant le modèle du houppier vert.

Dans tous les modèles i : 1...Nb est la branche, j le verticille et k l'arbre. Les valeurs α représentent les paramètres à ajuster. Les variables indépendantes sont définies dans le Tableau 6 (p. 35) et le Tableau 8 (p. 39). Les autres notations sont définies dans la colonne Commentaires.

Caractère de branchaison	Symbole	Modèle	Commentaires
Angle d'insertion des branches verticillaires vertes	Al	$\begin{split} \text{AI}_{\text{jjk}} &= \text{exp} \Big[\alpha_1 + \alpha_2 \cdot \textbf{e}^{\alpha_3 \cdot (\text{Ht-HUC})} + \alpha_4 \cdot \text{Ht} + \alpha_5 + \eta_{\text{v(a)}} + \eta_{\text{a}} + \eta_{\epsilon} \Big] \\ \eta_{\text{v(a)}} &\approx \text{N}(0, \sigma_{\text{v(a)}}^2) \eta_{\text{a}} \approx \text{N}(0, \sigma_{\text{a}}^2) \eta_{\epsilon} \approx \text{N}(0, \sigma_{\epsilon}^2) \end{split}$	$\sigma^2_{v(a)}, \sigma^2_a, \sigma^2_\epsilon$: respectivement variance des effets aléatoires « verticille dans arbre », « arbre » et terme d'erreur résiduelle
Diamètre basal des branches verticillaires vertes	Dbv	$\begin{cases} Ln(Db_{v_{ijk}}) = \alpha_1 \cdot exp \big[\alpha_2 \cdot D130_k + \alpha_3 \cdot \big(Ht_k - HUC_{jk} \big) \big] + \alpha_4 \cdot Ht_k + \alpha_5 \cdot HD_k + \alpha_6 + \gamma_{v(a)} + \gamma_a + \gamma_\epsilon \\ \gamma_{v(a)} = \alpha_6 \cdot \eta_{v(a)} \\ \gamma_a = \alpha_7 \cdot \eta_a \\ \gamma_\epsilon = \alpha_8 \cdot \eta_\epsilon \end{cases}$	$\begin{array}{lll} \eta_{v(a)}, & \eta_a, & \eta_\epsilon \text{ : termes aléatoires} \\ \text{du modèle de Al. } \gamma_{v(a)}, & \gamma_a, & \gamma_\epsilon \text{ :} \\ \text{termes aléatoires du modèle de Db.} \end{array}$
Nombre de branches verticillaires (vertes + mortes)	Nb	$\begin{cases} P_{l\rightarrow 0} = \frac{e^{\alpha_1 dH_{y_s} + \alpha_2}}{1 + e^{\alpha_1 dH_{y_s} + \alpha_2}} \\ P_{0\rightarrow l} = \frac{e^{\alpha_3 \frac{Ht}{Age}}}{1 + e^{\alpha_3 \frac{Ht}{Age}}} \end{cases}$	$P_{1\rightarrow0}$: probabilité qu'un entre-nœud virtuel ramifié soit suivi d'un entre-nœud non ramifié. $P_{0\rightarrow1}$: probabilité qu'un entre-nœud virtuel non ramifié soit suivi d'un entre-nœud ramifié. dH_{v-5} : accroissement en hauteur
		$\begin{split} \text{NBCLUST} &= e^{\text{N}(\hat{\mu}, \hat{\sigma}^2)} \\ \text{LV} &= 0.248 \cdot \text{LUC} + \eta_e \\ \eta_e &\approx \text{N} \Big(0, \sigma_e^2 \Big) \\ \sigma_e^2 &= 1{,}13 \cdot 10^{-2} \\ \text{VN=1.5 cm} \end{split}$	moyen de l'arbre durant les 5 années qui ont précédé la mise en place du verticille. NBCLUST : nombre de branches dans un cluster. LV : longueur du verticille (en centimètres). VN : longueur de l'entre-nœud virtuel (en centimètres).
Proportion des branches d'un verticille qui sont mortes	Nbm	$\begin{cases} Nbm_{ijk} = p_{ijk} \cdot Nb_{ijk} \\ Logit(p_{ijk}) = \alpha_{1jk} \cdot DINC_{ijk} + \alpha_{2jk} \\ \alpha_{1jk} = \alpha_1 \cdot HD_{jk} + \alpha_2 \cdot SI_k + \alpha_3 \\ \alpha_{2jk} = \alpha_4 \cdot Ht_{jk} + \alpha_5 \cdot SI_k + \alpha_6 \end{cases}$	$DINC = \frac{H\varnothing - Ht_{k}}{H\varnothing}$

3.4.2. Choix du modèle final pour la simulation du houppier

Avec le modèle FOREST recalibré, comme avec celui du houppier vert, on a trouvé qu'on pouvait difficilement extrapoler vers des âges plus grands que ceux représentés dans l'échantillon de calibrage. Lorsque l'arbre vieillit, deux phénomènes s'amplifient : la différenciation des propriétés entre le groupe des branches vertes et celui des branches mortes, la différenciation des tailles des branches vertes entre elles. Le modèle FOREST, qui ne distingue pas les branches vertes des mortes est ainsi le plus affecté. Lorsqu'on l'extrapole, les prédictions sont instables. Il est également difficile à recalibrer.

Pour le modèle du houppier vert, on retrouve ce phénomène pour le nombre de branches, seules relations établies sur des arbres jeunes. Pour le diamètre des branches et l'angle d'insertion, avoir utilisé des arbres âgés a permis d'obtenir des modèles relativement stables. Cependant, on voit avec les arbres de l'échantillon Midi-Pyrénées qu'ils pourraient se montrer imprécis pour des arbres de moins de 30 ans.

Généralisation des relations de taille entre branches et tige

Le modèle de houppier vert est une adaptation du modèle FOREST aux branches vertes des vieux arbres. Pour le diamètre des branches et leur angle d'insertion, nos modèles ont été construits avec les mêmes méthodes et les même variables indépendantes que leurs équivalents du modèle FOREST. L'hypothèse de Colin (1992) selon laquelle les caractéristiques du houppier d'intérêt pour la qualité des bois peuvent être calculées à partir de la connaissance de Ht, D130, Age est une constatation faite à partir de relations statistiques établies pour des arbres représentant un domaine de variabilité déterminé des prédicteurs. Ne connaissant pas le fondement biologique de ces relations, on ne pouvait pas a priori généraliser cette hypothèse pour des arbres aussi vieux que les nôtres. On ne pouvait pas dire si, dans un arbre de 133 ans, les dimensions des branches verticillaires pouvaient se déduire de celles de la tige. Le travail effectué sur les arbres vosgiens montre que cette hypothèse est acceptable pour eux également. Seul l'indice de fertilité (HØ) nous semble devoir être ajouté au triplet de prédicteurs. Toutefois, les modèles de branches vertes ont montré l'existence de variations aléatoires de niveau verticille et arbre. Avec nos données nous n'avons pas pu attribuer de signification à ces paramètres. L'effet verticille pourrait être un effet annuel, peut-être d'origine climatique. Quant à l'effet arbre, les essais que nous avons faits sur les arbres du peuplement 35 ne nous ont pas permis de l'identifier à un facteur génétique. Comme dans Colin (1992), l'effet provenance, quand il est significatif est marginal. Toutefois, les arbres du peuplement 35 sont jeunes et représentent une population issue de croisements contrôlés, ce qui n'est pas le cas de nos arbres forestiers.

Construire des modèles avec un plus grand domaine de validité

En utilisant les mêmes échantillons indépendants (ceux de la région Midi-Pyrénées) que les auteurs du modèle FOREST, on a trouvé que les modèles des branches vertes étaient plus stables. Les écarts constatés dans les prédictions par les auteurs précédents, ne semblent pas dus à modélisation (hypothèse de départ, variables indépendantes choisies, méthode de construction des modèles). Si l'on souhaite étendre le domaine de validité des modèles de branchaison de l'Epicéa, deux points semblent devoir être considérés. Le premier concerne l'échantillonnage : il devrait viser à être représentatif du gradient d'âge des plantations plutôt que de la composition de la ressource. Dans Colin (1992), cette seconde stratégie, logique dans le but de caractériser la distribution des propriétés des branches d'une ressource, a abouti à la sous-représentation des arbres âgés, rares dans les Vosges (1,5 % de la surface des plantations d'Epicéa selon Pardé 1984). Il doit d'ailleurs être possible d'équilibrer l'effort d'échantillonnage dans les peuplements et celui entre les peuplements. Il faut un nombre minimum d'arbres par peuplements pour ajuster les termes aléatoires, mais il n'est pas nécessaire qu'il soit grand, s'il l'on souhaite plutôt une estimation des tendances moyennes..

Un second point concerne la modélisation : il semble nécessaire de développer un traitement spécifique pour les branches mortes. Lorsqu'on ne considère que les branches vertes, il est possible d'appliquer aux arbres de Midi-Pyrénées un modèle calibré sur des arbres vosgiens. Les erreurs commises restent raisonnables. Daquitaine (1995) a montré que cela n'était pas possible avec un modèle qui ne distingue pas les branches vertes des mortes. Ceci semble indiquer que les différences significatives observées entre les distributions

statistiques de diamètre des branches verticillaires d'arbres de différentes régions ne sont pas dues à la croissance des branches mais à la mortalité des branches.

Par rapport à l'orientation de notre travail vers la qualité du bois, le modèle du houppier vert n'est pas suffisant, puisque c'est le bas de la tige qui est exploité. Le chapitre suivant est donc consacré à l'étude des branches mortes et aux informations que l'on peut en tirer pour compléter le modèle du houppier vert.

· <u></u>	
4.	Essai de comparaison directe d'un caractère de branchaison observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
4.	
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun
	observé dans plusieurs régions de l'aire de l'Epicéa commun

4.1. Introduction.

4.1.1. Importance de l'estimation de la hauteur de base du houppier dans la chaîne de modèles « du plant à la planche »

Pour l'Epicéa commun, comme pour d'autres espèces de conifères, la hauteur de base du houppier permet d'estimer la quantité de bois juvénile et sa localisation dans la tige, grandeurs qui déterminent à leur tour l'usage auquel les grumes peuvent être affectées ainsi que le rendement de la transformation (Cown 1995). Cette mesure non destructive de la branchaison tient ainsi une place centrale dans la chaîne de simulation. Aussi, un certain nombre de travaux de modélisation se sont intéressés à en produire des estimations, dans les régions où l'Epicéa commun représente un enjeu économique (Colin 1992, Daquitaine 1995, Deleuze 1996, Petersson 1998). Il est intéressant de constater que ces travaux, qui diffèrent entre eux par la gamme de conditions de croissance prises en compte et par les méthodes de modélisation, montrent que l'on peut relier statistiquement la hauteur de base du houppier à des grandeurs descriptives de l'arbre (Hauteur de la tige ou défilement) ou du peuplement (Age, densité, indice de fertilité).

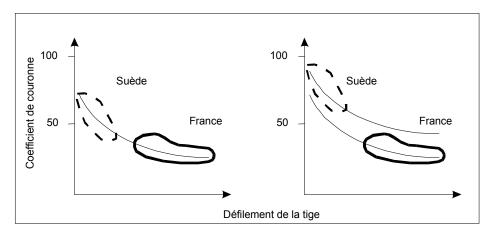
Pour ces modèles, comme pour ceux concernant la description de la branche, qui ont été étudiés dans le Chapitre 3, on observe que la qualité des estimations obtenues décroît fortement lorsque les données d'entrée concernent des conditions de croissance très éloignées de celles représentées dans l'échantillon de calibrage.

La question se pose donc également de savoir si ces imprécisions sur les estimations proviennent d'un problème de choix dans la stratégie de mesure des données de calibrage, dans celle de modélisation ou du choix des variables indépendantes. Dans le cas particulier de la base du houppier, deux hypothèses semblent pouvoir être avancées pour essayer de relier entre elles les observations effectuées dans différentes aires géographiques (Daquitaine 1999). La Figure 42, présente l'exemple de la relation statistique entre une quelconque des hauteurs de base du houppier définies dans la littérature (par exemple la première branche verte ou le premier verticille vert) et le défilement de la tige. Cette relation statistique a été observée dans deux aires géographiques a et b représentant des conditions de croissance très contrastées, comme par exemple : plaine et montagne ou nord et sud de l'aire de répartition européenne. Dans la première hypothèse (Figure 42a), les observations collectées dans les régions a et b ont permis à chaque fois de modéliser une partie de la relation statistique entre la hauteur de base du houppier et le défilement de la tige. Les modèles régionaux apparaissent disjoints, parce qu'aucun des deux jeux de données de calibrage ne permet d'étudier l'ensemble de la relation. Dans la Figure 42b, les relations trouvées au niveau régional diffèrent entre elles parce que la relation entre base du houppier et défilement de la tige n'est pas la même partout, ce qui peut être le cas si la hauteur du base du houppier est corrélée à d'autres paramètres non encore identifiés, comme ceux qui décrivent la sylviculture et les conditions de croissance.

Figure 42

Représentation schématique de l'évolution du coefficient de couronne en fonction du défilement de la tige. Relations possibles entre les observations réalisées en différentes aires géographiques.

Coefficient de couronne $CR = 100 \cdot (Ht - Hb)/Ht$, où Ht est la hauteur totale de la tige, Hb une mesure quelconque de la hauteur de base du houppier. France, Suède : aires d'observation.



4.1.2. Etat actuel des modèles de bases du houppier : le modèle FOREST, hypothèses du modèle et prédictions

Les modèles de base du houppier composant le modèle FOREST (Colin 1992) sont exposés dans le Tableau 29, avec leurs paramètres pour les Vosges. Le calcul de la hauteur de la première branche verte et du premier verticille vert est indirect et se fait par l'intermédiaire du coefficient de couronne : proportion de la longueur de la tige occupée par le houppier. L'idée est que le moteur de la récession du houppier est la croissance en hauteur du peuplement. Un autre prédicteur important est l'âge du peuplement. La relation entre la position de la première branche verte (resp. premier verticille vert) et l'âge n'est pas linéaire. Mais sa forme exacte n'ayant pu être ajustée, l'exposant de l'âge dans les modèles a été fixé arbitrairement (Tableau 29). Le défilement de la tige (HD) exprime soit le statut de l'arbre, soit un effet de la densité du peuplement. On a également supposé que les modèles pour H1bv et H1vv étaient identiques. Enfin, il n'apparaît pas de variabilité entre les peuplements.

Tableau 29

Résumé du modèle FOREST de base du houppier. Les paramètres donnés sont ceux de l'ajustement Vosges (Colin 1992).

H1vv (m) : Hauteur du premier verticille vert ; H1bv (m) : Hauteur de la première branche verte ; Age : âge de l'arbre à la souche ; HD : défilement de la tige ; HT (m) : Hauteur de la tige

Modèles FOREST	Formulation	Paramètres
Équation 16	$HIvv = Ht \cdot (1 - \delta - exp(-\alpha \cdot age^{1.5}) - \beta \cdot HD - \gamma \cdot HT^{2})$	$\alpha = 2,241 \cdot 10^{-4}$
H1VV0		$\beta = -5,410 \cdot 10^{-3}$
111 V V O		$\gamma = -2.379 \cdot 10^{-4}$
		$\delta=1{,}327\cdot10^{-1}$
Équation 17	$Hibv = Ht \cdot \left(1 - \delta - \exp(-\alpha \cdot age^{1,5}) - \beta \cdot HD - \gamma \cdot HT^2\right)$	$\alpha = 9.380 \cdot 10^{-5}$
H1BV0		$\beta = 5,629 \cdot 10^{-3}$
піву		$\gamma = -2,206 \cdot 10^{-4}$
		$\delta = 2,846 \cdot 10^{-1}$

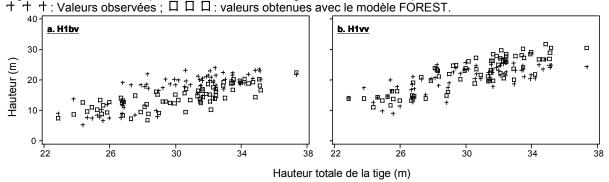
4.1.3. Point de vue adopté pour la mise en place de nouveaux modèles

Nous souhaitons traduire dans la modélisation, la dichotomie des deux problématiques de la croissance des branches et de leur mort. Ce ne sont pas les mêmes facteurs qui régulent la croissance de la branche et la cessation de son activité. Une conclusion du Chapitre 3 a été que le quadruplet (Ht, D130, Age, SI) qui semble fournir un bon indicateur des caractéristiques des branches vertes, comme le diamètre basal, semblait moins pertinent pour les branches mortes. Effectivement, les premiers essais de modélisation effectués sur les arbres STUD-Vosges à l'aide de ces seules données (Loubère & Colin 1999) n'ont pas été concluants : variance résiduelle très hétérogène, impossibilité d'inclure dans le même modèle les peuplements 31 et 33 (effet peuplement non pris en compte ? Effet de la variation de densité ou de fertilité entre ces deux peuplements ?). Dans notre modèle, nous essayons de prendre en compte les différences entre branches vertes et mortes en modélisant et simulant séparément ces deux populations de branches. On a d'abord créé un houppier vert (Chapitre 3). On va essayer d'en déduire les caractéristiques des branches mortes. La mortalité des branches étant contrôlée par la récession du houppier, il est important pour nous de pouvoir prédire la position de la base du houppier.

Pour les caractères de la branche et le nombre de branches, on s'est posé la guestion de savoir : (i) si tous les prédicteurs pertinents avaient été pris en compte ; (ii) si l'on avait bien observé toute la forme de la relation entre la variable prédite et les variables indépendantes. Les mêmes questions se posent aussi pour les modèles de base du houppier. Si les variables fournies par les inventaires forestiers sont de moins bon prédicteurs de la mortalité des branches que de leur croissance, la question de la stabilité des modèles est encore plus importante que pour les caractéristiques de branches. La Figure 43 qui représente l'application de l'Équation 16 et de l'Équation 17 aux arbres STUD-Vosges montre que le modèle FOREST n'est pas extrapolable. Les résidus sont importants (de 3 à 6 m pour H1BV et jusqu'à 4 m pour H1VV). Il y a des biais en fonction de l'âge des peuplements (houppiers prédits trop courts pour les arbres jeunes et trop longs pour les vieux) et de la valeur observée de la base du houppier ($H_{IVV_{obs}} = 1,102 \cdot H_{IVV_{FOREST}}$ et $H_{IbV_{obs}} = 1,114 \cdot H_{IbV_{FOREST}}$, $H_{IVV_{obs}}$, $H_{IbV_{obs}}$: hauteurs mesurées et $H_{IVV_{FOREST}}$, $H_{IbV_{FOREST}}$: hauteurs prédites par le modèle FOREST). Pour pouvoir prendre en compte un éventuel effet peuplement non modélisé, pour exprimer l'effet de la densité ou pour détecter des variables indépendantes qui auraient été omises, il nous fallait examiner un plus grand nombre de peuplements que les seuls lorrains. La démarche adoptée a donc été de maximiser la variabilité des dimensions des tiges en élargissant la gamme d'âge et de fertilité et en comparant des régions géographiques représentant des situations très contrastées. A côté de cela, les hauteurs de base du houppier étant parmi les variables les plus fréquemment mesurées par les forestiers, en plus des dimensions de la tige, c'était aussi la seule problématique où l'on pouvait faire des comparaisons interrégionales intéressantes.

Figure 43

Application du modèle FOREST (Tableau 29) aux arbres STUD-Vosges (peuplements 31, 32, 33, 34). Figure 43a : Hauteur de la première branche verte ; Figure 43b : hauteur du premier verticille vert



Nous avons également essayé de déterminer si des variables non usuellement enregistrées dans les inventaires forestiers pouvaient améliorer les modèles. Ces variables supplémentaires pouvaient être recherchées dans trois catégories de facteurs : génétiques, sylvicoles, édaphiques. Dans l'immédiat deux de ces facteurs sont difficiles à envisager : la génétique et la sylviculture. Lorsque l'on fait l'inventaire de peuplements commerciaux, l'origine génétique des arbres est le plus souvent inconnue. D'autre part, pour l'Epicéa commun, les études de Colin (1992) et Dreyfus (1992) sur l'effet provenance suggèrent qu'on peut appliquer à cette essence la conclusion de Cannell (1974) sur l'Epicéa de Sitka : « regarding branch development, many provenances are no more than physiological ecotypes, distinguished only by their different height growths in given environments ». Prendre en compte la sylviculture dans les modèles est problématique du fait de la grande variabilité des scénarios sylvicoles. Ne pouvant traiter de chaque catégorie de facteur, il nous a donc fallu choisir. Ici, nous avons cherché à améliorer la description des conditions de croissance des arbres.

Comme pour le diamètre et l'angle d'insertion des branches, nous avons testé le modèle FOREST sur les arbres STUD afin de détecter des indications sur les relations statistiques qui doivent être modifiées et les prédicteurs que ce modèle aurait pu oublier. Nous avons ensuite étudié séparément la base du houppier vert (H1bv, H1vv), qui représente la problématique de la récession du houppier et H1bm, qui représente celle de l'élagage.

A la fin de ce chapitre, le modèle d'arbre sera complet. La dernière partie présentera donc l'algorithme de simulation. Pour simuler la récession du houppier, nous avons repris la méthode implémentée dans EPIFN (Leban 1992) et décrite dans Colin (1992). Si CR1 s'écrit comme une fonction de la hauteur de la tige (Ht), de son diamètre à 1,30 m (D130), de l'âge à la souche (Age) et de l'indice de fertilité du peuplement (SI) : CRI = f(Ht,D130,Age,SI), dont les paramètres sont estimés à partir d'un échantillon transversal représentant plusieurs modalités de ces variables indépendantes, on considérera que les différents âges de l'arbre simulé sont des réalisations du quadruplet de variables indépendantes. On produira les simulations des arbres de l'échantillon STUD-Vosges, considéré comme échantillon de calibrage et Midi-Pyrénées, comme échantillon externe indépendant.

4.2. Modèle de base du houppier vert

4.2.1. Echantillons et variables indépendantes

Les caractéristiques des échantillons utilisés dans cette partie sont rappelées dans le Tableau 30, ci-dessous. Pour une description détaillée on pourra se reporter au Tableau 4. Pour le calibrage du modèle, on s'est servi des échantillons Belgique (abréviation : B), France Nord (abréviation : NF) et Suède (abréviation : S). L'échantillon France Sud (abréviation : SF), qui a été collecté dans le cadre d'une étude séparée et selon une stratégie d'échantillonnage différente de celle utilisée pour les autres échantillons a été utilisé comme un échantillon externe, pour étudier le comportement du modèle en condition d'emploi de routine, c'est à dire quand les données d'entrées représentent des gammes de conditions de croissances différentes de celles rencontrées lors du calibrage.

Tableau 30Echantillons pris en compte pour l'étude de la base du houppier et leur utilisation dans la procédure de modélisation.

Sous- échantillon	Echantillon		administratives peuplements peuple		Codes Nombre peuplement d'arbres	Latitude (°N)		Longitude (°)		Altitude (m)		
	Aire géographique	Symbole	-				min	max	min	max	min	max
Calibrage	France Nord	NF	1	4	31 à 34	72	48°01'32"	48°25'38"	6°40'14"	7°02'28"	605	750
	Belgique	В	2	4	5 à 8	24	48°46'	50°01'22"	4°47'24''	6°25'16"	263	249
	Suède	S	7	12	11 à 28	106	56°56'05''	64°05'	12°47'45''	15°56'05''	95	310
Echantillon externe	France Sud	SF	2	12	59 à 70	38	43°43'43''	44°54'26''	1°23'27''	2°55'48''	236	1259

^{(1):} Nombre de départements (France), de Provinces (Belgique, Suède); (2): Code du peuplement dans le tableau 4 (p36)

Les variables indépendantes mesurées sont résumées au § 2.1.2. La correspondance entre les points de mesure des variables climatiques et les coordonnées des sites où les arbres ont été prélevés est donnée dans le Tableau 7. Dans la Figure 44 et la Figure 45, on a représenté, pour chaque aire géographique, les variations annuelles des grandeurs climatiques mesurées : moyenne mensuelle des précipitations et des températures. Le climat étant décrit par un grand nombre de variables (12 pour les précipitations et 12 pour les températures), on a essayé de synthétiser les mesures. D'un côté, on a calculé des indices climatiques classiques ou des indices climatiques donnés par la littérature :

- Amplitude annuelle (thermique et de précipitations) : $AmpP = P_{max} P_{min}$, où P_{max} , P_{min} sont respectivement les moyennes mensuelles les plus hautes et les plus élevées
- Longueur de la saison de végétation : Nombre de mois avec une température moyenne > 7°C (standard pour la Suède, Pardé 1964)
- Index CVP (« Climat Végétation et Productivité » : Pardé 1964, Eriksson 1976, Le Goff & Ottorini 1979)

L'index CVP n'ayant pas été sélectionné comme un prédicteur pertinent, nous ne nous étendrons pas.

D'un autre côté, d'autres combinaisons des variables climatiques ont été recherchées, par la méthode de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) qui permet de calculer des variables synthétiques non corrélées entre elles.

Figure 44

Variations annuelles des moyennes mensuelles de température dans chaque aire géographique et chaque peuplement.

Les numéros en légende correspondent aux identificateurs des peuplements dans le Tableau 30. La température seuil pour le calcul de la longueur de la saison de végétation a été indiquée par un trait plein horizontal.

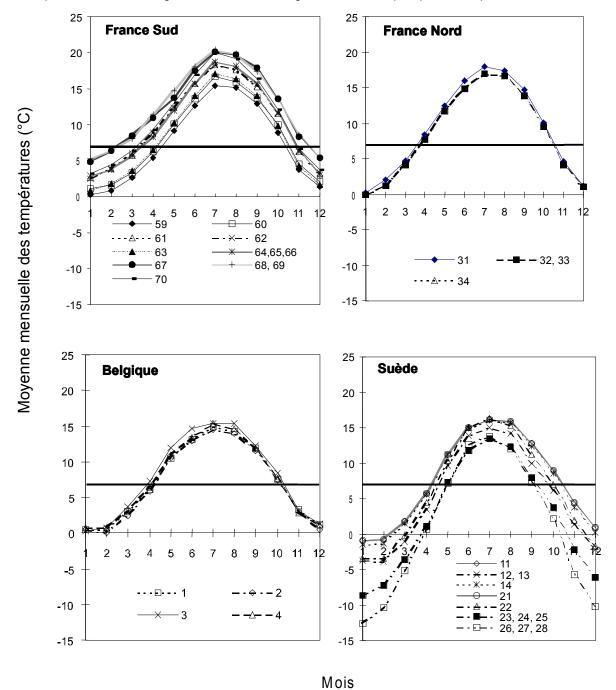
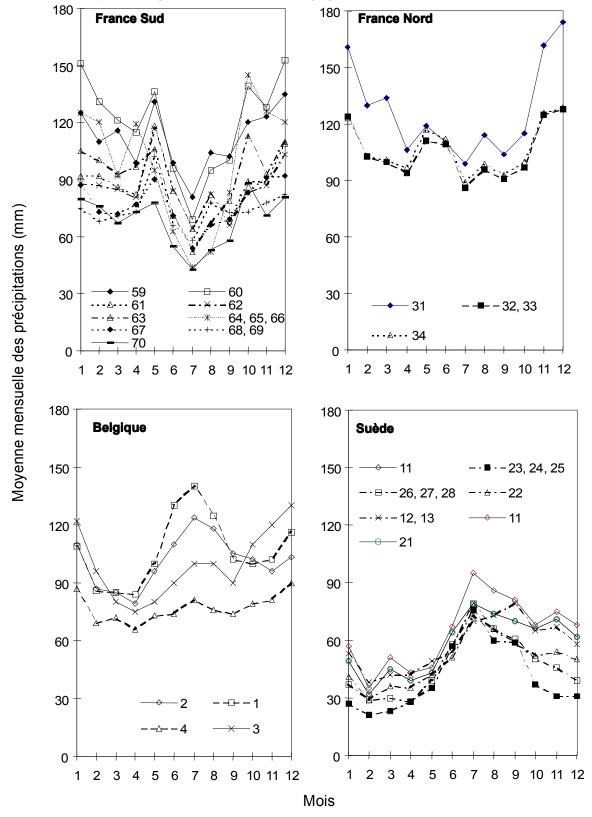


Figure 45Evolution annuelle de la moyenne mensuelle des précipitations pour chaque aire géographique et chaque peuplement. Les numéros en légende correspondent aux identificateurs des peuplements dans le Tableau 30.



4.2.2. Formulation de l'hypothèse

Nous illustrerons le point de vue adopté à partir de l'exemple de la première branche verte. On a considéré ici que la première branche verte était une branche qui avait survécu alors que toutes les autres branches du verticille étaient mortes. Les travaux menés sur la mortalité des branches (Kershaw & Maguire 1995, Mäkinen 1999, Bosc 2000), nous permettent de formuler quelques hypothèses sur les raisons pour lesquelles cette branche a survécu. Chez les Conifères, la phase de sénescence de la branche commence avec la production d'un cerne de rupture, qui est le premier cerne produit par la branche à ne pas être connecté à un cerne de la tige. A partir de là, la branche peut survivre un certain temps, mais n'exporte plus d'assimilats vers la tige (Colin 1992). Dans l'axe de la branche, les accroissements radiaux annuels sont très fins, car constitués de seulement quelques rangées de cellules. Cette phase du cycle de vie d'une branche a été dénommée « Croissance imperceptible » par Kershaw & Maguire (1995), en raison de la difficulté à mesurer l'accroissement radial annuel de l'axe de la branche et de la nécessité de recourir à des techniques microscopiques. Chez le Douglas, la phase de croissance imperceptible occupe 34 % de la durée totale du cycle de la branche (avec un maximum de 95 % correspondant à une durée de 72 ans). Deux hypothèses principales ont été formulées pour expliquer la phase de croissance imperceptible et la mort de la branche, reposant respectivement sur le bilan de carbone (« maintenance costs hypothesis », Bosc 2000) et le bilan hydrique (« water shortage hypothesis », Cannell & Grace 1993). Dans l'hypothèse « bilan de carbone », la mort de la branche intervient quand celle-ci ne produit plus assez de photo-assimilats pour assurer ses coûts de maintenance. Une fois que le cerne de rupture a été produit, l'arbre auquel la branche appartient, ainsi que ses voisins, continue de croître en hauteur et les feuillages de s'accumuler au-dessus de la branche. La production de photo-assimilats décroît en même temps que la quantité de lumière qui atteint la branche. Celle-ci meure quand l'équilibre entre respiration et photosynthèse n'est plus assuré. Dans le cas de Pinus maritimus, Bosc (2000) a montré qu'une branche peut rester vivante très longtemps si elle peut intercepter de la lumière directe. La quantité de lumière qui atteint une branche dépend de la distance entre celle-ci et le sommet de la canopée ainsi que du nombre d'arbres occupant les strates au-dessus d'elle (suivant Courbeaud 1997, la transmission de la lumière au travers d'un houppier d'Epicéa commun pouvant être considérée comme nulle, le nombre de houppiers entre la branche et le sommet de la canopée devrait être un prédicteur plus simple de la quantité de lumière qui atteint la branche, mais tout aussi pertinent que la biomasse foliaire).

Pour la clarté de l'exposé, nous appellerons Pd la probabilité d'intercepter un rayon de lumière directe. Pd devrait être corrélée à deux autres mesures importantes : la croissance en hauteur annuelle du peuplement et la densité du peuplement. Quand Pd augmente (peuplements de densité faible ou de croissance en hauteur lente), la branche peut rester vivante après la production du cerne de rupture et la durée de la période de croissance imperceptible augmente. Quand Pd diminue (peuplements de forte densité ou à croissance en hauteur rapide), la branche tend à mourir après la production du cerne de rupture et la durée de la période de croissance imperceptible diminue. Elle peut même devenir nulle.

Les conditions édaphiques des plaines d'Europe Continentale sont favorables à d'importantes valeurs de l'accroissement en hauteur annuelle : valeurs importantes de l'indice de fertilité, saison de végétation longue, une seule période de sécheresse dans l'année, en été. Par conséquent, la quantité de feuillages augmente rapidement au-dessus d'une branche donnée et la quantité de lumière qui atteint celle-ci tend à décroître rapidement (Madgwick & Tamm 1987). La valeur de Pd n'a pas été calculée pour les branches du houppier inférieur de l'Epicéa commun, mais elle devrait être faible. Cette situation devrait être peu favorable à de longues périodes de croissance imperceptible. Des études préliminaires dans une plantation de plaine lorraine classée en classe de fertilité I de Décourt (1972), voisine du peuplement 35 (Tableau 4) ont effectivement montré qu'aucun cerne n'était manquant (Leban comm. pers.).

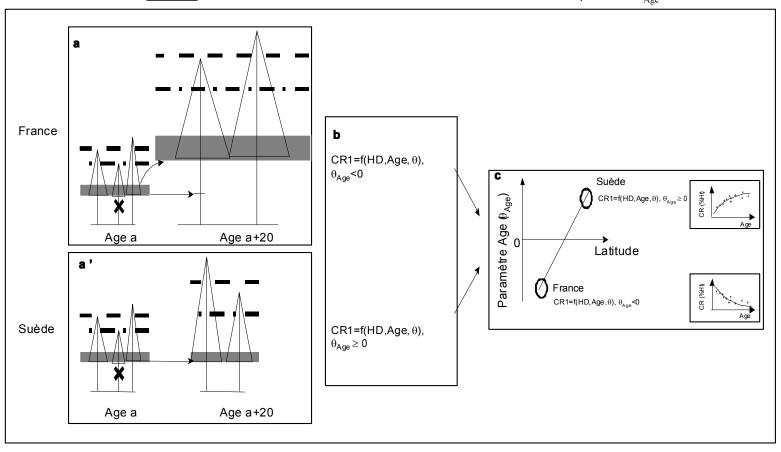
Dans les montagnes d'Europe Continentale et en Scandinavie, l'indice de fertilité est moins élevé et la saison de végétation raccourcie. A la différence des plaines d'Europe Continentale, les arbres sont exposés annuellement à deux périodes de sécheresse : la sécheresse estivale et la sécheresse hivernale, lorsque l'eau est gelée dans le sol. L'accroissement en hauteur annuelle est beaucoup plus faible, de sorte que la distance entre une branche et le sommet de la canopée augmente moins rapidement avec le temps. Une même hauteur dominante est ainsi atteinte en un plus grand nombre d'années. Or durant ce temps, la densité du peuplement tend à décroître du fait de l'éclaircissement naturel ou artificiel. Ribeyrolles (1993) a montré que le vieillissement physiologique des branches d'Épicéa commun variait en fonction de la densité du peuplement, étant moins rapide dans les peuplements clairs que dans les peuplements denses. Pour une branche du houppier inférieur, on peut alors s'attendre à ce que Pd décroisse moins rapidement que dans le cas d'un peuplement de plaine d'Europe Continentale. Effectivement, Kuuluvainen & Sprugel (1986) montrent, en étudiant des peuplements des Alpes Suisses le long d'un gradient altitudinal, que le nombre de verticilles verts augmente avec l'altitude : en altitude

les branches du houppier inférieur sont plus vieilles. Dans leur Figure 3, on observe que chez les arbres d'âge > 60 ans, issus d'une altitude > 700 m, la récession du houppier est plus lente que la croissance en hauteur. Autrement dit, le coefficient de couronne augmente avec l'âge de l'arbre. Il se peut aussi que le port columnaire des Épicéas de montagne, une adaptation développée par l'espèce pour supporter le poids de la neige, qui a pour effet de réduire l'auto-ombrage (ombrage des branches du houppier par les autres branches du houppier) contribue également à ralentir la décroissance de Pd. Si Pd est plus élevé dans un peuplement de montagne que dans un peuplement de plaine, cela devrait se traduire par une augmentation de la durée de la période de croissance imperceptible. Par définition, la croissance imperceptible est difficile à mesurer, puisque cela nécessite de recourir à des techniques microscopiques. Courbeaud (1997) mentionne qu'elle existe dans les branches d'Épicéas communs des Alpes françaises, mais n'a pas pu faire de mesures. Par contre, dans les Alpes allemandes, Krause (1992) a pu, quant à elle, produire des observations de cernes de branches du houppier inférieur composés d'une unique rangée de cellules. Du fait de ce manque de mesure, nous réserverons le Chapitre 5 à une étude sur cette importante question.

A partir de ces considérations, nous pouvons formuler notre hypothèse nulle : à un âge donné, un arbre qui a crû dans une plaine française devrait posséder un houppier et une zone de transition (distance le long de la tige entre le 1er verticille vert et la 1ère banche verte) proportionnellement plus courte qu'un arbre du même âge provenant d'Europe du Nord ou des régions de montagne d'Europe Continentale. Chez l'arbre de plaine d'Europe Continentale, la récession du houppier se produit à la même vitesse que la croissance en hauteur de la tige ou même plus rapidement du fait de la compétition (ce qui se traduit par la corrélation négative entre la hauteur de la 1ère branche verte et le défilement de la tige, mise en évidence par Colin (1992) et schématisée dans la Figure 42, ci-dessous). Chez les arbres de montagne ou ceux d'Europe du Nord, on peut s'attendre à ce que la récession du houppier soit plus lente que la croissance en hauteur de la tige. Elle pourrait même être stoppée dans les peuplements à faibles valeurs de l'indice de fertilité et faible densité où la lumière directe atteint le sol.

Figure 46Comment la corrélation entre le coefficient de couronne et l'âge peut être affectée par les conditions de croissance.

Cadres a et a': hauteur dans la canopée au-dessous de laquelle l'intensité lumineuse ne permet plus aux branches de conserver un bilan de carbone positif. •••••: Hauteur dominante = hauteur dans la canopée au-dessus de laquelle l'intensité lumineuse très forte inhibe la photosynthèse. ••••••: limite inférieure de la zone de la canopée où la photosynthèse est maximale. Cadre b: signe du coefficient de corrélation entre l'âge de l'arbre et le coefficient de couronne en fonction des types de croissance en hauteur décrits dans le cadre a. CR: coefficient de couronne. HD: défilement de la tige. Age: Age du peuplement. θ_{Age} : valeur de la corrélation entre l'âge du peuplement et le coefficient de couronne. Cadre c: Comment les conditions de croissance résultent en une relation statistique entre θ_{Age} en fonction et la latitude



4.2.3. Construction du modèle

Nous avons procédé en deux étapes. Comme dans Colin (1992), la première a consisté à calculer la part de la variance du coefficient de couronne expliquée par les variables indépendantes décrivant la croissance cumulée de la tige et du peuplement (Tableau 10). Selon l'hypothèse de départ explicitée ci-dessus, le plus petit commun dénominateur entre les arbres des différentes régions explorées devrait être constitué par les variables mesurant la croissance cumulée de la tige, l'indice de fertilité et la densité du peuplement. Toutefois, la densité du peuplement a dû être abandonnée, ce qui nécessite quelques explications.

La densité du peuplement, expression la plus élémentaire de l'intensité de la compétition entre les arbres, est corrélée aussi bien au défilement de la tige qu'à la récession du houppier (Saint-André 1998, Colin 1992). Dans un modèle les variables HD et NHA peuvent ainsi parfois être redondantes. Suivant Saint-André (1998) et Mäkinen (1999), nous avons privilégié HD comme expression de l'intensité de la compétition subie par l'arbre. En effet, la mesure de la densité du peuplement, dont nous disposons, est une valeur ponctuelle dans le temps, qui n'apporte pas d'informations sur l'histoire sylvicole du peuplement. Il y a de nombreux scénarios sylvicoles qui permettent de réaliser une densité de peuplement donnée à un moment donné (voir par exemple Kuuluvainen & Sprugel 1986). Il aurait donc été nécessaire de disposer de la donnée de la densité de plantation des peuplements, laquelle est rarement disponible pour les peuplements commerciaux français. Par ailleurs, estce qu'une même densité de plantation équivaut à la même intensité de compétition en plaine et en montagne, en Europe Continentale et en Scandinavie (Ottorini 1978) ?

Par contre à ce stade, nous avons inclus l'âge du peuplement, pour rendre compte de l'observation de Gava (1973) selon laquelle la durée de vie des branches augmente avec l'âge de l'arbre. Ainsi à l'issu de cette première phase, on a obtenu une relation de la forme : $CR1 = f(HD, Age, \theta)$ où θ est le vecteur de paramètres à estimer.

Comme expliqué pour la formulation de l'hypothèse de départ du modèle, différentes croissances en hauteur peuvent être à l'origine de différents types de récession du houppier. On peut alors s'attendre à ce que les valeurs des paramètres θ diffèrent d'une région à l'autre. Par exemple, quand la récession du houppier se produit à la même vitesse que la croissance en hauteur ou plus vite, on peut s'attendre à une valeur positive du paramètre exprimant la corrélation entre la hauteur de base du houppier et l'âge du peuplement. Au contraire, si la récession du houppier est moins rapide que la croissance en hauteur, voire stoppée, ce même paramètre pourra devenir nul ou négatif. L'objet de la seconde étape de modélisation est d'expliciter les variables indépendantes qui peuvent être suspectées d'être à l'origine des variations des valeurs de θ . Le modèle final est alors de la forme :

Équation 18

$$\begin{cases} CR1 = f(HD, Age, \theta) \\ \theta_{HD} = f_1(T, P, CVP, SI) \\ \theta_{Age} = f_2(T, P, CVP, SI) \end{cases}$$

4.2.4. Méthodes statistiques

4.2.4.1.Les variables dépendantes

Les variables indépendantes dont nous cherchons à décomposer la variance sont la hauteur de la première branche verte (H1BV, § 2.1.3.2 et Figure 13) et la hauteur du premier verticille vert (H1VV, § 2.1.3.2). Lorsqu'on produit un modèle de H1BV ou H1VV, on a souvent comme problème qu'il faut tronquer la distribution simulée de manière à ce que H1BV soit au moins dans l'intervalle [0, Ht], où Ht est la hauteur de l'arbre. Pour éviter ce problème, nous avons suivi Colin (1992) et avons produit des modèles des coefficients de couronne : CR1 pour H1BV et CR2 pour H1VV. Le coefficient de couronne étant défini comme suit :

CR=100·(Ht-Hb)/Ht, où CR est l'un des deux coefficients CR1 ou CR2, Ht est la hauteur de la tige en mètres, Hb l'une des deux bases de houppiers en mètres.

Mais ce choix engendre un autre inconvénient. En effet, dans les peuplements matures, que nous avons échantillonnés, la plupart des arbres dominés ont été éliminés par éclaircie naturelle ou artificielle. Dans notre échantillon, il y a donc peu d'arbres à houppiers courts. Par ailleurs, même si la récession du houppier peut être lente, les houppiers longs pour lesquels CR1 est voisin de 100 % se trouvent surtout chez les arbres de bordure. Or les arbres échantillonnés ont toujours été choisis au milieu du peuplement. Ainsi, la variance des coefficients de couronne est basiquement hétérogène : elle décroît à mesure que l'on se rapproche des valeurs extrêmes du domaine des variables dépendantes et elle est forte autour des valeurs moyennes. Également, la nécessité d'appliquer des restrictions artificielles aux distributions simulées ne disparaît pas totalement en modélisant le coefficient de couronne. Un moyen de prendre en compte cette hétérogénéité propre aux variables de type

quotient est d'appliquer une transformation Logit : $logit(CR) = Ln\left(\frac{CR}{100 - CR}\right)$, où CR est l'un des

coefficients de couronne CR1 ou CR2, exprimé en % de la hauteur de la tige. La transformation Logit transforme un intervalle $\begin{bmatrix} -1 \\ 1 \end{bmatrix}$ en $\begin{bmatrix} -\infty \\ +\infty \end{bmatrix}$ et un coefficient de couronne de 50 % Ht correspond à une valeur de 0.

4.2.4.2. Sélection du modèle et des variables indépendantes

Nous avons procédé à une analyse de covariance en ajustant l'Équation 18 par la méthode des moindres carrés ordinaires. Les paramètres ont été sélectionnés par une régression pas à pas au seuil de 5 % (Proc Reg[©]SAS Release 6.12). En ce qui concerne les variables indépendantes décrivant le climat, toutes les combinaisons ne pouvaient pas être testées. Comme expliqué au § 4.2.1, nous avons testé les combinaisons linéaires dégagées par l'analyse en composantes principales.

Une fois une équation de la forme de l'Équation 18 sélectionnée, nous avons procédé à une décomposition de la variance résiduelle. L'Équation 18 a été utilisée comme partie covariable d'un modèle à effets mixtes, ajusté par la technique du maximum de vraisemblance (Proc mixed[©]SAS Release 6.12). Nous avons testé les effets "Échantillon" (variable prenant l'une des trois modalités: France, Belgique, Suède) et "Peuplement". Suivant la technique proposée par Littell *et al.* (1996), nous avons testé tous les modèles incluant les effets "Échantillon" et "Peuplement" comme effets fixes ou aléatoires. Le critère de sélection pour le modèle final a été le maximum de vraisemblance (c'est à dire la variable –2REML Log Vraisemblance). L'hypothèse d'une variance inégale entre les échantillons a été testée en ajustant un modèle à variance hétérogène (Littell *et al.* 1996). L'amélioration apportée par un tel modèle a été jugée d'après le critère d'information d'Akaike (AIC) et le critère Bayésien de Schwartz (SBC). Ces valeurs sont négatives et le meilleur modèle est celui pour lequel elles sont le plus proche de 0. Pour tous les modèles testés on a examiné les graphes de résidus en fonction des variables indépendantes.

Nous avons également pris en considération le fait que les distributions statistiques des variables modélisées CR1 et CR2 ne peuvent pas être indépendantes. En effet, si pour un arbre la valeur de CR1 est significativement plus faible que la moyenne (résidu positif), cela traduit une remonté du houppier plus rapide qu'attendue étant donné les valeurs des variables indépendantes. On peut alors suspecter que CR2 sera également plus petit que le moyenne et que le résidu pour CR2 sera également positif. Autrement dit, il doit exister une corrélation statistique entre les résidus du modèle de CR1 et ceux du modèle de CR2. Une fois un modèle final satisfaisant établi nous avons cherché à modéliser cette relation, suivant la méthode exposée par Méredieu *et al.* (1996). Toutefois, il faut noter que cette stratégie impose une contrainte sur les étapes de la modélisation décrites cidessus. En effet, il faut que les termes aléatoires occupent la même position dans le modèle de CR1 et dans celui de CR2. Par exemple, si un effet aléatoire est trouvé dans l'intercept du modèle de CR1 il doit être corrélé avec un effet aléatoire dans l'intercept du modèle de CR2, sans quoi la démarche n'a guère de signification.

L'application de ces méthodes de modélisation à l'Équation 18 permet d'obtenir un modèle de la forme :

Équation 19

Logit(CR1) =
$$\mu + \alpha_1 \cdot \text{Ln}(Age) + \alpha_2 \cdot \text{Ln}(HD) + \eta_R + \eta_s + \epsilon$$

 $\alpha_1 = f_1(T_{1...12}, CVP, P_{1...12}, SI)$
 $\alpha_2 = f_2(T_{1...12}, CVP, P_{1...12}, SI)$

où $\mathsf{T}_{1\dots 12}$, $\mathsf{P}_{1\dots 12}$ sont respectivement les moyennes mensuelles de températures et précipitations, SI l'indice de fertilité, μ la moyenne de l'échantillon, η_R le paramètre aléatoire associé à l'effet "échantillon" (France, Belgique, Suède), η_S le paramètre aléatoire associé à l'effet peuplement, ε le paramètre aléatoire associé à la variance résiduelle (effet aléatoire arbre).

Pour plus de facilité de lecture, les modèles seront présentés en Logit. H1BV (resp. H1VV) peut s'en déduire comme suit : $Logit(CR1) = f(X;\theta) + \epsilon \Leftrightarrow H1bv = \frac{Ht}{1+e^{f(X;\theta)}}$, où f est un modèle de la forme de l'Équation 19, ϵ le terme de variance résiduelle, X le vecteur des variables indépendantes et θ le vecteur de paramètres, Ht la hauteur de la tige.

4.2.5. Résultats

4.2.5.1.Construction du modèle

Les deux premiers axes calculés par l'analyse en composantes principales des variables climatiques totalisent 97,24 % de la variance. Le premier axe seul représente 92,72 % et oppose les localités par rapport aux moyennes mensuelles des précipitations hivernales, qui sont très fortes pour l'Europe Continentale et au contraire très faibles en Scandinavie où elles sont essentiellement sous forme neigeuse (Figure 45). Par contre, les moyennes de températures apportent peu d'informations. Les variables de température n'ont donc plus été testées durant la mise en place du modèle. Les variables ayant les poids les plus importants sur le premier axe sont les moyennes mensuelles de précipitations pour la période Décembre-Février (variables P_1, P_2, P_{12} , Figure 47). Les poids de ces variables étant proches, nous avons calculé la variable indépendante "Précipitations hivernales" : $P_{vv} = \left(P_1 + P_2 + P_{12}\right)/3$.

Figure 47Sélection des variables climatiques : vecteurs propres sur le premier axe de l'analyse en composantes principales.

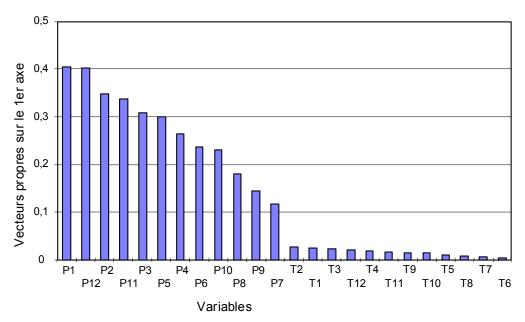
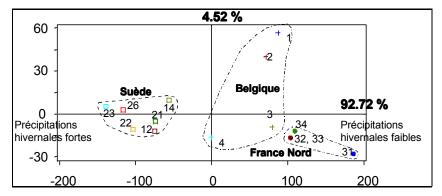


Figure 48Analyse en composantes principales des variables climatiques.
Projection des sites sur le plan défini par l'axe 1 (abscisses) et l'axe 2 (ordonnées). Les peuplements sont identifiés par leur code dans le Tableau 4



Par la méthode de régression pas à pas, on a obtenu, pour CR1, l'Équation 20 (R^2 = 0,6971, moyenne des résidus \pm écart-type = 0 \pm 0,3995), qui montre une corrélation significative entre le coefficient de couronne les variables Pw, V, SI. Les propriétés de la distribution des résidus ont été observées pour tous les arbres et au niveau de chaque échantillon. Dans le cas de CR2, tous les modèles sélectionnés par la régression pas à pas ont produit une sous-estimation pour les arbres belges. En désespoir de cause on a alors aussi ajusté l'Équation 20 aux données de CR2 et retenu cette solution (Équation 21), les propriétés de la distribution des résidus étant satisfaisantes pour l'ensemble des arbres et pour chaque échantillon.

$$\begin{split} & \text{ \ensuremath{\acute{E}quation 20}} & \begin{cases} Logit(CR1_{ij}) = \alpha_{jl} \cdot Ln(Age_j) + \alpha_{j2} \cdot Ln(HD_{ij}) + \alpha_{j3} + \epsilon_{lij} & 20.1 \\ \alpha_{j1} = a_1 \cdot SI_j + a_2 \cdot V_j + a_3 & 20.2 \\ \alpha_{j2} = a_4 \cdot SI_j + a_5 \cdot Pw_j & 20.3 \\ \alpha_{j3} = a_6 \cdot V_j + a_7 & 20.4 \end{cases} \\ & \text{ \ensuremath{\acute{E}quation 21}} & \begin{cases} Logit(CR2_{ij}) = \alpha_{jl} \cdot Ln(Age_j) + \alpha_{j2} \cdot Ln(HD_{ij}) + \alpha_{j3} + \epsilon_{2ij} & 21.1 \\ \alpha_{j1} = a_8 \cdot SI_j + a_9 \cdot V_j + a_{10} & 21.2 \\ \alpha_{j2} = a_{11} \cdot SI_j + a_{12} & 21.3 \\ \alpha_{j3} = a_{13} \cdot V_j & 21.4 \end{cases} \\ & \text{ \ensuremath{\acute{E}quation 22}} & \epsilon_{2ij} = a_{14} \cdot \epsilon_{lij}, \quad \epsilon_{lij} \approx N(0, \sigma_{\epsilon l}^2) \end{cases}$$

 $a_1...a_{14}$: paramètres à ajuster; i: arbre; j: peuplement; ε_{1ij} : terme d'erreur aléatoire autour de CR1, de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\epsilon 1}$; ε_{2ij} : terme d'erreur aléatoire autour de CR2 de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\epsilon 2}$

L'effet aléatoire « échantillon » a été testé, mais n'a été trouvé significatif, ni dans le modèle de CR1 (Équation 20), ni dans celui de CR2 (Équation 21). Quant à lui, l'effet « peuplement » a été trouvé redondant avec Pw. Autrement dit, soit la corrélation entre le coefficient de couronne et la pluviosité hivernale suffit à rendre compte de l'effet peuplement soit alors les résidus sont trop faibles pour qu'un effet peuplement puisse être détecté.

Dans la Figure 49, l'examen des résidus montre qu'il pourrait exister une hétérogénéité de la variance entre les différents échantillons : la variance résiduelle de l'échantillon suédois semble visiblement plus grande que celles des échantillons d'Europe Continentale, qui, de leur côté, apparaissent assez homogènes entre eux. Nous avons donc testé l'hypothèse d'une variance hétérogène en ajustant un modèle avec un terme de variance pour l'échantillon scandinave et un terme de variance commun aux échantillons d'Europe Continental, noté CE. Mais d'après ce que l'on peut juger d'après les critères AIC et SBC, le modèle à variance hétérogène (pour CR1, Équation 20, SBC = -122,8) n'apporte qu'une très faible amélioration par rapport aux modèles faisant l'hypothèse d'une variance homogène (SBC = -124,4). De plus, les estimations produites par les modèles à variance hétérogène pour l'échantillon externe sont très imprécises. Nous avons donc considéré que nos données ne permettaient pas d'ajuster correctement un modèle à variance hétérogène, mais que la question de l'hétérogénéité de la variance restait posée. Si l'on admet l'existence de cette hétérogénéité de la variance, deux facteurs principaux pourraient expliquer cette situation :

- L'aire couverte par les échantillons d'Europe Continentale est trop restreinte pour que leur terme de variance soit estimé avec précision, ce qui expliquerait qu'il soit inapproprié pour les arbres de l'échantillon France Sud
- La proportion de la variance expliquée par la partie covariable du modèle est trop importante pour que l'on puisse modéliser la variance résiduelle.

Figure 49
Équation 20, Équation 21 : résidus de l'ajustement.
Graphes pour CR1 (Rangée du haut) et CR2 (Rangée du bas). Pour chaque distribution de résidus, on a indiqué la moyenne, l'écart-type et le test t de l'hypothèse d'une moyenne nulle.

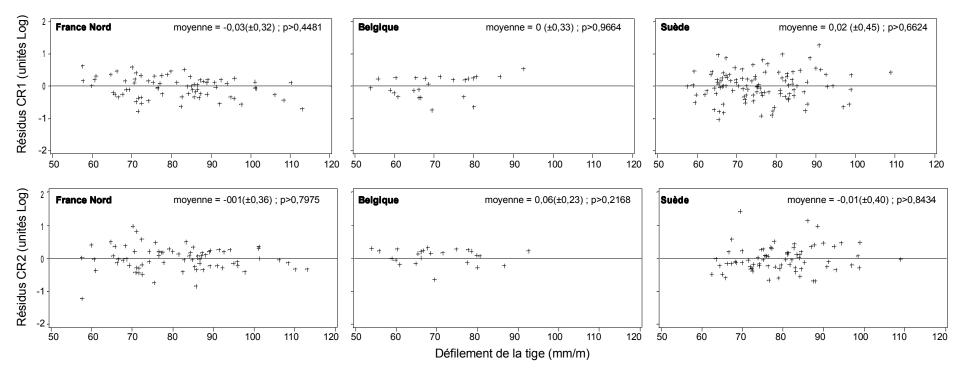


Tableau 31

Décomposition de la variance de CR1, en utilisant l'Équation 20 comme partie covariable d'un modèle mixte à variance hétérogène.

CE : Echantillon Belgique et France Nord ; SV : Echantillon Suède

Région	Estimation	Ecart-type	Z	p>Z
CE	0,1072	0,0158	6,77	0,0001
SV	0,2072	0,0291	7,13	0,0001

Nous avons ainsi préféré le modèle de régression incluant les précipitations hivernales. Cependant, pour information, les estimations de la variance résiduelle pour les échantillons Europe Continentale et Suède sont produites dans le Tableau 31.

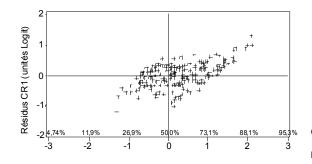
Comme le montre le graphe d'ajustement (Figure 52), le modèle final est assez performant pour tous les échantillons. Cependant, l'examen des tendances résiduelles montre que les estimations peuvent être biaisées pour les valeurs extrêmes des coefficients de couronne : petits houppiers des arbres surcimés (CR1 < 35 % Ht) et longs houppiers avec CR1 > 75 % Ht.

Pour le modèle final nous avons donc conservé l'Équation 20 et l'Équation 21. On a exprimé la corrélation entre leurs termes de variance résiduelle respectifs ε_{1ij} et ε_{2ij} , comme montré dans l'Équation 22.

Figure 50

Ajustement du système: Équation 20 pour CR1 et Équation 21 pour CR2. Graphes des résidus en fonction de la variable dépendante.

Pour l'axe des abscisses on a indiqué en bas la valeur du coefficient de couronne en Logit, en haut la valeur du coefficient de couronne en % de la hauteur totale de la tige.



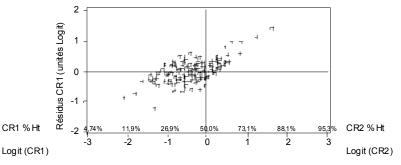


Figure 51
Corrélation entre les résidus de CR1, obtenus par l'ajustement de l'Équation 20 et ceux de CR2 obtenus par l'ajustement de l'Équation 21. Ajustement de l'Équation 22

Wesidus CR1 (unités Logit)

Tableau 32Paramètres du modèle final. Se reporter à l'Équation 20 et à l'Équation 21 pour la définition des paramètres.

Paramètre	Estimation	Ecart-type	Т	p> T
a_1	3,26·10 ⁻²	5,68·10 ⁻³	5,732	0,0001
$a_{\scriptscriptstyle 2}$	-9,65·10 ⁻¹	1,32·10 ⁻¹	-7,323	0,0001
a_3	4,68	7,81·10 ⁻¹	5,989	0,0001
$a_{\scriptscriptstyle 4}$	-3,75·10 ⁻²	5,47·10 ⁻³	-6,862	0,0001
a_{5}	$1.68 \cdot 10^{-3}$	$4.41 \cdot 10^{-4}$	3,802	0,0002
$a_{\scriptscriptstyle 6}$	3,66	6,46·10 ⁻¹	5,667	0,0001
\mathbf{a}_{7}	-16,84	3,82	-4,409	0,0001
$a_{_8}$	-1,43·10 ⁻²	2,01·10 ⁻³	-7,1320	0,0001
$a_{\scriptscriptstyle{9}}$	9,94·10 ⁻¹	1,80·10-2	5,515	0,0001
a_{10}	-8,93·10 ⁻²	2,33·10-2	-3,841	0,0002
a ₁₁	-5,81·10 ⁻¹	2,70·10-1	-2,156	0,0326
\mathbf{a}_{12}	6,40·10 ⁻²	7,84·10 ⁻³	8,159	0,0001
a ₁₃	4,37·10 ⁻¹	6,63·10-2	6,593	0,0001

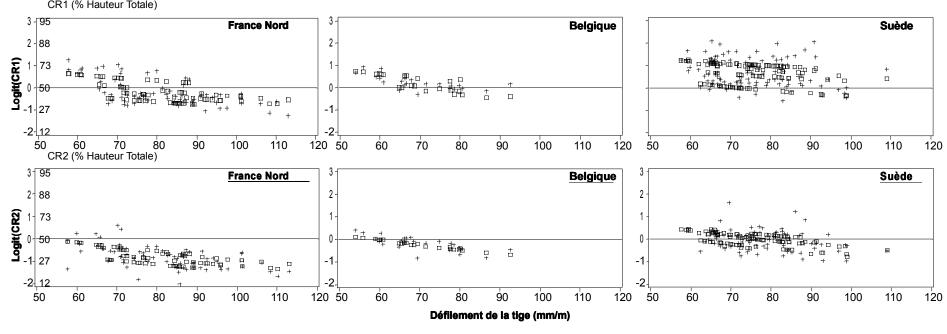
Figure 52

Graphe de l'ajustement du modèle général (Équation 20, Équation 21,Équation 22).

Axe des ordonnées: à l'extérieur valeur du coefficient de couronne transformé en Logit, à l'intérieur valeur du coefficient de couronne.

+ + +: Valeurs observées.

CR1 (% Hauteur Totale)



4.2.5.2.Qualité des estimateurs calculés pour des arbres issus de conditions de croissance différant de celles représentées dans l'échantillon de calibrage

Lorsque le système formé par l'Équation 20, l'Équation 21 et l'Équation 22 est appliqué aux arbres de l'échantillon France Sud (Figure 53), on ne détecte pas de tendance significative dans les résidus de CR1 (écart-type résiduel, après transformation Logit inverse = 16,74 % Ht). Il y a, par contre, un biais significatif pour CR2 (Tableau 33), correspondant à une erreur moyenne (\pm écart-type) de : 8,52 %Ht (\pm 17,4 %Ht). C'est pour le peuplement 70 (Tableau 4; AGE = 26 ans; HØ = 29 m; NHA = 1000 tiges / ha), que les estimateurs sont les plus imprécis.

Figure 53Application du modèle final (Équation 20, Équation 21 et Équation 22) aux arbres de l'échantillon France Sud Valeurs prédites après transformation Logit inverse.

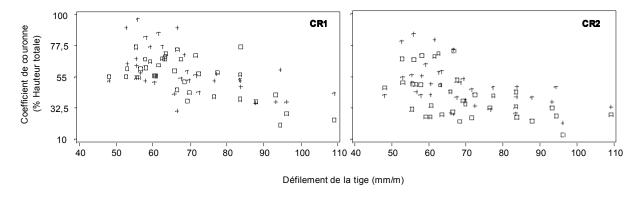
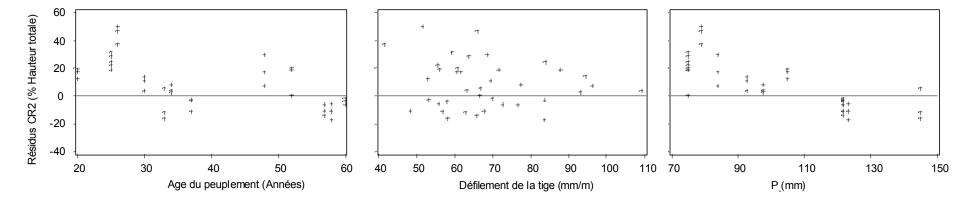


Tableau 33Application du système (Équation 20, Équation 21 et Équation 22) aux arbres de l'échantillon France Sud. Statistiques des résidus, après transformation inverse depuis le Logit.

Variable	Moyenne (m)	Ecart-type (m)	Т	Prob> T
CR1	0,29	0,89	1,9234	0,0628
CR2	0,31	0,62	2,9694	0,0054

La Figure 54montre les variations des résidus de CR2 en fonction des variables indépendantes du modèle. Les résidus de CR1 varient de la même manière. Pour une meilleure lisibilité, nous avons effectué la transformation Logit inverse. Il ne semble pas y avoir de tendance identifiable en fonction du défilement de la tige. Par contre, il doit exister une corrélation avec l'âge des peuplements. Toutefois la tendance entre les résidus et l'âge n'est pas simple. Soit on a affaire à un phénomène d'autocorrélation des résidus, soit il y a une corrélation avec une autre variable, que nous n'avons pas explicitée dans le modèle. La Figure 54 montre enfin une corrélation entre les résidus et Pw. Le modèle tend à sous-estimer les longueurs de houppier dans les sites où l'hiver est le plus sec. C'est par exemple le cas pour le peuplement 70, le site le plus méridional, où Pw < 90 mm.

Figure 54Application du système aux arbres de l'échantillon France Sud. Résidus de CR2, après transformation Logit inverse.



4.3. Discussion

4.3.1. Détermination et amélioration du domaine de validité des modèles

Dans différentes régions d'Europe, on a produit des modèles de bases de houppiers assez voisins, faisant apparaître, au niveau régional, une corrélation statistiquement significative entre d'un côté la hauteur de la première branche verte ou du premier verticille vert et de l'autre des données décrivant la tige (sa hauteur et son diamètre à 1,30 m) ainsi que le peuplement (indice de fertilité, âge, densité). Dans ce travail, on se posait la question de déterminer si ces modèles explicitaient une même relation statistique vue depuis différentes régions, ou s'il existait plusieurs relations statistiques (Figure 42). Des constances de niveau régional, comme la dépendance de la remonté du houppier à la croissance en hauteur dans les Vosges (Colin 1992) se retrouvent-elles lorsqu'on compare plusieurs régions. Les modèles régionaux pourraient-ils servir de base à la construction d'un modèle du niveau de l'aire de répartition de l'Epicéa commun ou d'une partie de celle-ci ? Dans le cas contraire, on voudrait déterminer leur portée et les facteurs qui les limitent.

Nous avons comparé deux aires géographiques très différentes à l'intérieur de l'aire de répartition de l'Epicéa commun : l'Europe Continentale et la Scandinavie. nous avons pu vérifier qu'au niveau interrégional, on retrouvait aussi une forte corrélation entre la hauteur de base du houppier et les dimensions de la tige. D'une part, en choisissant de modéliser le coefficient de couronne plutôt que la hauteur de la première branche verte ou du premier verticille vert, on s'est d'emblée placé dans l'optique d'une récession du houppier dépendant essentiellement de la croissance en hauteur. D'autre part, on observe toujours une corrélation significative entre le coefficient de couronne et le défilement de la tige (variable HD dans l'Équation 20 et l'Équation 21) , une variable dont on considère qu'elle synthétise l'intensité de la compétition subie par l'arbre jusqu'au moment de la mesure et qui apparaît également dans les modèles régionaux de Colin (1992) pour l'Epicéa commun, Méredieu (1999) pour *Pinus laricio* et Mäkinen & Colin (1999) pour *Pinus sylvestris*. Ainsi, à un niveau d'observation interrégional, on retrouve bien un modèle de la forme : (H1bv, H1vv)=f(Ht, D130, Age, SI, α).

Toutefois, tous les paramètres α varient en fonction des grandeurs relatives aux conditions édaphiques de croissance. Celui dont les variations sont les plus importantes nous semble être α_{j1} , dans l'Équation 20 et l'Équation 21, qui représente la corrélation entre l'âge du peuplement et le coefficient de couronne, laquelle explique une part importante de la variance du coefficient de couronne. Le changement de signe de α_{j1} , quand on passe d'une aire géographique à une autre (négatif en France, positif en Suède) montre qu'une part importante de la variation de la hauteur de base du houppier entre deux aires géographiques distinctes ne peut être expliquée par les seules variables issues des données d'inventaires forestiers. En conséquence, les modèles qui n'incluent que les données d'inventaire forestier, comme Colin (1992) ont surtout une portée régionale et pourront être difficilement utilisés pour des échantillons issus de conditions de croissance très différentes de celles représentées dans leur échantillon de calibrage

4.3.2. Consistance du modèle

Pour déterminer précisément le domaine de validité d'un modèle de base de houppier et éventuellement l'accroître, il faudrait identifier les facteurs édaphiques ou sylvicoles qui nous permettraient d'expliquer les variations de $(\alpha_{j1}, \alpha_{j2}, \alpha_{j3})$, les paramètres de l'Équation 20.1 et de l'Équation 21.1, qui sont la traduction dans le modèle du gradient altitudinal (Kuuluvainen & Sprugel 1986) et latitudinal des caractéristiques morphologiques de l'Epicéa commun. Dans ce travail, notre choix s'est reporté sur les variables climatiques. Tout en considérant que d'autres descripteurs des conditions de croissance devraient être testés avant d'arrêter un choix définitif sur les variables à inclure dans un modèle de base du houppier, on peut examiner la question de la consistance du modèle obtenu ici.

On peut noter qu'en suivant Bosc (2000), on était parti en privilégiant l'hypothèse reliant la mort de la branche à la quantité de lumière qui l'atteint. Or c'est un terme relatif au statut hydrique qui est sélectionné, ce qui irait plus dans le sens de l'hypothèse hydrique de mortalité des branches (Cannell & Grace 1993). D'une part, les variables climatiques très globales que nous avons considérées ne sont pas les plus adaptées pour décrire l'accès de la branche à la lumière. Le modèle produit n'exclue donc pas l'hypothèse lumineuse. C'est peut-être ce qui

explique la corrélation significative des paramètres avec la variable V (longueur de la saison de végétation), qui repose sur une définition thermique, dans les équations de α_{j1} et α_{j3} (Équation 20 et Équation 21). D'autre part, Bergh *et al* (1995) ayant montré qu'il existait une corrélation significative en Suède, entre l'accroissement en hauteur annuel et la durée de la période hivernale durant laquelle l'eau est gelée, le terme Pw, qui mesure la quantité de précipitations non neigeuses reçues en hiver est très cohérent. Il est possible que sous un climat où il y a deux stress hydriques par ans, comme en Suède, les variables hydriques aient une plus grande importance dans la mortalité des branches qu'en Europe Continentale, où les arbres ne subissent que le stress hydrique estival.

La Figure 55 montre comment le modèle reproduit le changement de sens de la corrélation entre l'âge du peuplement et le coefficient de couronne CR1. Pour simuler les arbres suédois, les données de croissance en hauteur et en diamètre ont été extraites de la table de production d'Eriksson (1976), pour un indice de fertilité et une valeur de densité de peuplement équivalents à l'échantillon 12. Pour simuler les arbres français, nous avons fourni au modèle les données d'accroissement en hauteur observées des arbres français et une courbe de croissance radiale de la tige produite par le modèle de Daquitaine *et al.* (1999). Une valeur positive du coefficient de corrélation entre l'âge du peuplement et CR1 signifie que la remonté de la première branche verte est moins rapide que la croissance en hauteur. Ce changement de signe du coefficient de corrélation entre l'âge du peuplement et le coefficient de couronne semble être une manifestation du gradient altitudinal (voir notre remarque en introduction à propos de Kuuluvainen & Sprugel 1986) et latitudinal des caractéristiques morphologiques de l'Epicéa commun.

Figure 55

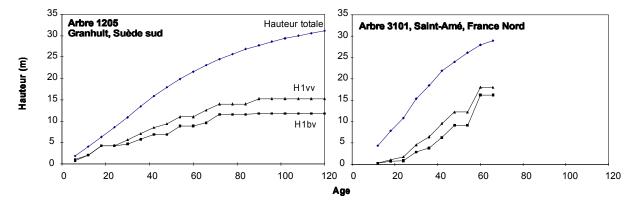
Simulation de la récession du houppier d'un arbre suédois et d'un arbre français.

Les données d'entrée du modèle correspondent au plus grand arbre du peuplement.

France Nord: Arbre 3101 (Ht = 28,93 m; D130 = 41,67 cm; Age = 66 ans; SI = 40,19 m;

Pw = 155 mm V = 7 mois)

Suède : Arbre 1205 (Ht = 31,20 m ; D130 = 40,50 cm ; Age = 120 ans; SI = 28 m ; Pw = 49,67 mm ; V = 5 mois)



4.3.3. Autres prédicteurs possibles

Les variables (Age, HD, SI, V, Pw) incluses dans l'Équation 20 et l'Équation 21 expliquent la plus grande part de la variance du coefficient de couronne. Bien qu'une hétérogénéité soit décelable dans la variance résiduelle entre les arbres d'Europe Continentale et ceux de Scandinavie, elle n'est numériquement pas assez importante pour être calculée. On peut se demander si cette hétérogénéité ne pourrait pas devenir significativement plus importante si on augmentait le nombre de localités échantillonnées le long du gradient latitudinal ou altitudinal. Dans ce cas, la question de son origine, sylvicole ou plus vraisemblablement génétique devrait être posée.

Les modèles trouvés ne sont pas aussi précis dans le cas de CR2, que dans celui de CR1. Dans le cas de CR2, on a un biais systématique pour les échantillons belges. Ce biais n'a jamais été observé avec les estimateurs de CR1. De ce fait, les modèles expliquent une moindre part de la variance de CR2 que de CR1. Comme dans notre travail, il n'est pas possible de prendre en compte les scénarios sylvicoles, les échantillons belges représentaient un cas intéressant. Provenant d'un dispositif de test d'éclaircie, ils représentaient des cas de sylvicultures limites avec des modalités d'éclaircies exagérément fortes ou exagérément faibles. On peut donc être plutôt surpris par l'absence de biais dans les estimateurs de CR1. Les effets de la sylviculture sont moins bien explicités par les variables indépendantes pour CR2 que pour CR1. Pour CR2, on serait obligé d'inclure

plus d'informations sur le scénario sylvicole. D'un autre côté, la difficulté à estimer CR2 peut aussi provenir de la définition de cette variable. CR2 est moins identifiable à un phénomène biologique, contrairement à CR1. Ce devrait être l'indicateur du passage du houppier vert (houppier fonctionnel selon Deleuze 1996) à la zone intermédiaire, dans laquelle un grand nombre de branches ne contribuent plus à la croissance de l'arbre ou sont en déclin. Dans l'étude sur la distribution des branches mortes le long du houppier vert de l'apex à la première branche verte (§ 3.3.1.2.1), nous avons montré que la mortalité des branches commençait à être importante, à partir d'un verticille, qui n'était pas le premier verticille vert, mais un verticille situé légèrement au-dessus ou audessous. Il semble alors plus difficile d'identifier les composantes de la variance de CR2, que de CR1. Aussi, bien qu'ayant essayé une technique de modélisation différente de celle de Colin (1992), nous retrouvons cette solution pas pleinement satisfaisante pour CR2 d'un système de modèles dans lequel la même forme est utilisée pour CR1 (Équation 20) et CR2 (Équation 21).

4.4. Conclusion

Cette étude a montré que les modèles de base de houppiers construits à base de données d'inventaire forestier avaient surtout un domaine de validité régional. Toutefois, cela ne veut pas nécessairement dire que les modèles de base de houppier utilisés dans la chaîne de simulation « du plant à la planche » devront être systématiquement recalibrés à chaque fois qu'on voudra obtenir des estimateurs pour une région géographique différente (Vosges, Alpes, Jura, Midi-Pyrénées...). L'idée de base selon laquelle la croissance en hauteur est le principal prédicteur de la hauteur de base du houppier reste valable au niveau d'observation interrégional. Mais comme la variabilité des scénarios sylvicoles et des conditions de croissance augmente, il devient nécessaire d'expliciter certaines des variables ayant trait à ces deux aspects. Une amélioration de la description de l'environnement, à l'aide de descripteurs très simples, permet déjà d'obtenir un modèle avec une erreur raisonnable. Une solution intéressante pourrait être trouvée si on pouvait intégrer une information sur la probabilité qu'a une branche du houppier inférieur d'intercepter un rayon de lumière.

Produire des modèles de niveau interrégional reste donc une voie de recherche intéressante qui devrait encore être explorée, notamment pour d'autres variables descriptives de la branchaison. Faute de mesures, il n'est pour l'instant pas possible de comparer des diamètres de branches entre diverses régions géographiques.

4.4.1. L'élagage : Modèle de Hauteur de la première branche morte

4.4.1.1.Méthodes de modélisation

Nous avons calculer le coefficient de couronne CR3, correspondant à H1bm, comme expliqué au § 4.2.4.1.

La hauteur de la première branche morte est la hauteur du premier chicot rencontré au pied de l'arbre depuis le sol. En d'autres termes, lorsqu'il n'y a pas d'élagage artificiel, c'est une branche morte qui a résisté aux facteurs de l'élagage naturel : bris par les chutes de matériaux divers, vent, actions des Coléoptères saproxylophages. Mais l'Epicéa commun étant connu pour s'élaguer très mal naturellement, les sylviculteurs procèdent souvent à des élagages artificiels dans les peuplements commerciaux. Cette fois encore, faute d'informations sur l'histoire sylvicole des peuplements, cette information n'est pas disponible pour nos échantillons.

En résumé, il n'est pas sûr a priori que les données d'inventaires forestiers contiennent les variables utiles pour modéliser la hauteur de la première branche morte. C'est pourquoi, dans un premier temps, nous sommes orientés vers les techniques non paramétriques, comme les estimateurs à noyaux (Uusitalo & Kivinen 1998). N'ayant pas obtenu de modèle utilisable, nous sommes revenus à la technique de prédiction des paramètres utilisée pour les autres descripteurs de la branchaison.

Cette partie concerne les échantillons français et suédois, mais pas l'échantillon belge, pour lequel la mesure de H1bm n'était pas disponible. Comme pour H1bv et H1vv, le calibrage du modèle a été fait sur les échantillons France Nord et Suède. Un test du modèle a été fait sur l'échantillon France Sud.

4.4.1.2. Comparaison entre les arbres français et suédois

Dans le Tableau 34, on a présenté le modèle dont l'écart-type des résidus est le plus faible (Équation 23) : $R^2 = 0.42$; $RMSE = 9.91 \cdot 10^{-1}$. L'ajustement d'un modèle mixte (Équation 24) montre que les effets échantillon et peuplement ne sont pas significatifs (Tableau 36). Le modèle retenu est donc l'Équation 23). La Figure 56 montre son ajustement ainsi que les distributions de résidus pour les arbres français et suédois, qui apparaissent très hétérogènes. On a appliqué l'Équation 23 aux arbres de l'échantillon France Sud. La variabilité de H1bm dans l'échantillon est correctement reproduite (Figure 57a). Pour l'ensemble des arbres France Sud, la moyenne des résidus est (\pm écart-type) : 0,35 % Ht (\pm 2,52 % Ht, p > 0,4246). Cependant, la précision par arbre n'est pas très importante. Ceci semble dû à un fort biais en fonction de Tmax (Figure 57b). Les valeurs de Tmax dans l'échantillon France Sud représentent la partie supérieure de la distribution de Tmax dans l'échantillon de calibrage. On peut supposer que dans cette zone la variabilité de H1bm en fonction de Tmax est mal décrite.

Tableau 34

Comparaison de H1bm entre les arbres français et suédois. Les modèles utilisés pour décomposer la variance. i : index de l'arbre. j : index du peuplement. Age_j : âge du peuplement. $T\max_j$: Température moyenne du mois le plus chaud de la localité (°C). $a_1...a_3$: paramètres à estimer. $\eta_j \approx N(0,\sigma_j^2)$: paramètre de l'effet aléatoire "peuplement" à estimer. $\epsilon_{ii} \approx N(0,\sigma_\epsilon^2)$: terme résiduel.

Modèle	Formulation
Équation 23	$Logit(CR3_{ij}) = a_1 \cdot Ln(Age_j) + a_2 \cdot Ln(Tmax_j) + a_3 + \epsilon_{ij}$
Équation 24	$Logit(CR3_{ij}) = a_1 \cdot Ln(Age_j) + a_2 \cdot Ln(Tmax_j) + a_3 + \eta_j + \epsilon_{ij}$

Tableau 36Décomposition de la variance de H1bm à l'aide de l'Équation 24. Tests des effets aléatoires.

Paramètre	Estimation	Ecart-type	Z
Peuplement	3,92·10-4	1,82·10 ⁻⁴	2,15
Echantillon	2,49·10 ⁻⁵	3,07·10-4	0,08
Résidus	6,48·10 ⁻⁴	7,39·10 ⁻⁵	8,77

Tableau 35Paramètres de l'Équation 23 (Tableau 34).

Paramètre	Estimation	Ecart-type	F	Prob>F
a ₁	-2,27	0,28	66,05	0,0001
a_2	-8,89	0,88	102,26	0,0001
a ₃	38,29	3,20	143,39	0,0001

Figure 56

Ajustement du modèle de CR3 (Équation 23). Distribution des résidus pour les échantillons français et suédois.

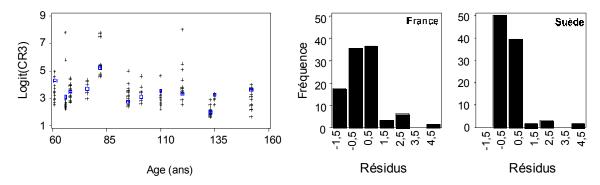
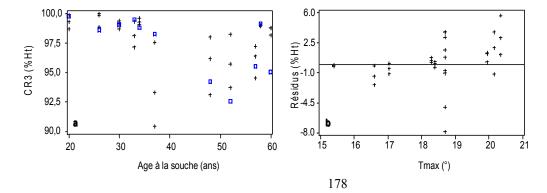


Figure 57

Application de l'Équation 23 aux arbres de l'échantillon France Sud. + + + : valeurs observées. \square \square : valeurs prédites par l'Équation 23, avec les paramètres du Tableau 34.



Contrairement à ce qu'on a vu pour la base du houppier vert, l'hétérogénéité des résidus montre qu'il n'est pas possible d'inclure les échantillons français et suédois dans un modèle commun. Pour la suite de notre travail, nous sommes donc orientés vers la construction d'un modèle pour les seuls arbres français.

4.4.1.3. Modèle pour les arbres français

On a cherché à estimer une moyenne de H1bm par peuplement. On est parti de l'existence d'une corrélation significative avec la hauteur de l'arbre. Mais dans notre échantillon, la hauteur la plus faible est de 17,10 m et nos données ne nous permettent pas de déterminer la tendance de H1bm pour des hauteurs inférieures. Nous avons construit le modèle suivant :

Équation 25

$$\begin{cases} \text{Logit(CR3)} = b & \text{ht < s} \quad [1] \\ \text{Logit(CR3)} = a_k \cdot \left(Ht_{ijk} - s \right)^2 + b & \text{ht } \ge s \quad [2] \end{cases}$$

s : seuil dont la valeur est arbitrairement fixée à 17. i : arbre. j : peuplement. k : échantillon

Seule l'Équation 25.2 est ajustée. L'ordonnée à l'origine fournit le paramètre b. Ainsi pour les hauteurs de moins de 17 m, CR3 sera considéré comme constant et H1bm augmentera proportionnellement à la hauteur de la tige. La valeur obtenue par ajustement de l'Équation 25 (Tableau 37) correspond à CR3 = 96,2 % Ht. En dessous de 17 m de hauteur, la récession du houppier est linéaire. Le paramètre a varie entre les arbres français et suédois (Tableau 37). La variabilité résiduelle est très importante (R²= 0,1099). Pour les arbres français, il existe une corrélation significative entre les résidus de l'Équation 25 et ceux du modèle de H1bv (Équation 20, p168). Cette corrélation n'existe pas pour les arbres suédois. On note cette corrélation : $\varepsilon bm_{ijk} = c \cdot \varepsilon bv_{ijk}$. Les valeurs du paramètre c sont dans le Tableau 37. La Figure 59 montre l'application de l'Équation 25 aux arbres de l'échantillon France Sud. On constate que la tendance générée en simulation est correcte et qu'en dessous de 17 m de hauteur, la remonté de la première branche morte n'est effectivement pas sensible. On note un groupe d'arbre à la fois de faible hauteur et avec une 1ère branche morte située très haut. Ce sont tous les arbres du peuplement 69. Il est probable qu'ils avaient subi un élagage artificiel.

Figure 58

Ajustement du modèle décrit dans l'Équation 25. a. Graphe de l'ajustement du modèle : échantillon de calibrage, arbres français et suédois réunis. b. Echantillon de calibrage : résidus pour les arbres français. c : échantillon de calibrage, résidus de l'ajustement pour les arbres suédois.

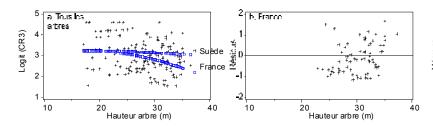


Figure 60

Corrélations entre les résidus de H1bm et ceux de H1bv, pour les arbres français et suédois : +++ : Valeurs des résidus trouvées après ajustement de l'Équation 25 et du modèle de H1bv. —— : modèle de la corrélation entre résidus.

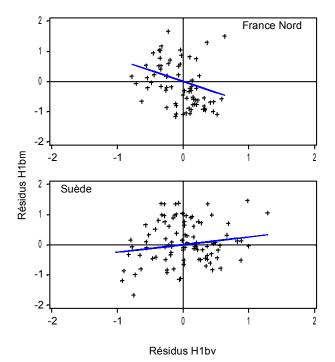


Figure 59

Application de l'Équation 25 aux arbres de l'échantillon France Sud

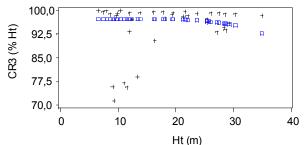


Tableau 37Estimation des paramètres de l'Équation 25.

30

Hauteur arbre (m)

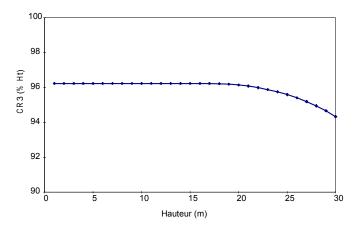
² o Suède

20

Paramètre	Pays	Estimation	Ecart-type	Т	p>T
		Modèle (É	quation 25)		
b	France + Suède	3,24	9,85·10-2	32,88	0,0001
а	France	-2,53·10 ⁻³	6,03·10-4	-4,20	0,0001
	Suède	-5,41·10 ⁻⁴	7,05·10 ⁻⁴	-0,77	0,4441
	Co	rrélation avec le	es résidus de H1	lbv	
С	France	-7,35·10 ⁻¹	2,61·10 ⁻¹	-2,820	0,0062
	Suède	2,6·10 ⁻¹	1,55·10 ⁻¹	1,66	0,1002

Figure 61

Courbe théorique de la remonté de la première branche morte en fonction de la hauteur de l'arbre. Valeurs calculées avec l'Équation 25 et les paramètres pour les arbres français du Tableau 37. CR3 : coefficient de couronne jusqu'à la première branche morte. Hauteur totale : hauteur de l'arbre (m)



La Figure 61 montre le type de remonté de la première branche morte que génère le modèle lorsqu'on fait varier la hauteur de l'arbre de 1 m à 30 m. Etant donné que l'Équation 25 est un modèle moyen (pas de variation des coefficients entre les arbres et les peuplements), la remonté de la première branche morte est assez faible et inférieure à la réalité.

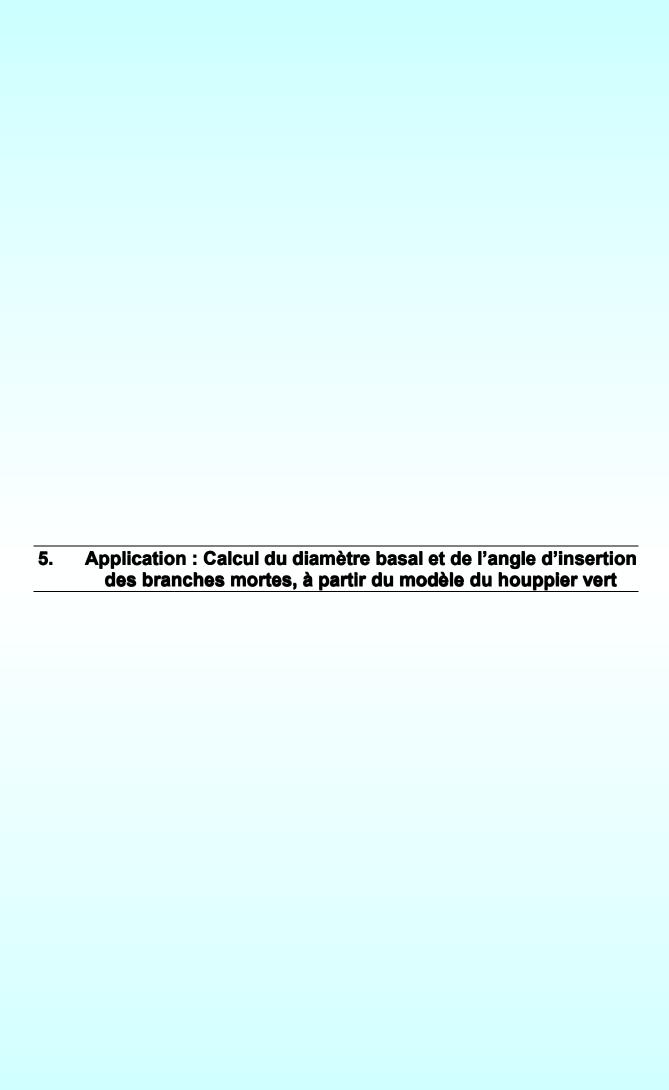
4.4.2. Modèles de base du houppier : Synthèse

Le Tableau 38 synthétise les modèles que nous avons sélectionné pour reproduire la récession du houppier.

Tableau 38

 $\begin{array}{l} \text{Modèles s\'electionn\'es pour reproduire la r\'ecession du houppier.} \\ \alpha_{i...l7} : \text{param\`etres \`a estimer. } i : \text{indice de l'arbre. } j : \text{indice du peuplement. } k : \text{indice de l'\'echantillon.} \\ \epsilon_{lij}, \epsilon_{2ij} : \\ \end{array}$ termes aléatoires distribués selon respectivement $\ Nig(0, \quad \sigma_{\epsilon l}^2ig) \ \text{et} \ \ Nig(0, \quad \sigma_{\epsilon 2}^2ig)$

Caractère modélisé	Symbole	Modèle	Renvoi à la définition du modèle
Coefficient de couronne jusqu'à la 1ère branche verte	CR1	$\begin{cases} Logit(CRl_{ij}) = \alpha_{j1} \cdot Ln(Age_j) + \alpha_{j2} \cdot Ln(HD_{ij}) + \alpha_{j3} + \epsilon_{lij} \\ \alpha_{j1} = a_1 \cdot Sl_j + a_2 \cdot V_j + a_3 \\ \alpha_{j2} = a_4 \cdot Sl_j + a_5 \cdot P_{Wj} \\ \alpha_{j3} = a_6 \cdot V_j + a_7 \end{cases}$	Équation 20, p168
Coefficient de couronne jusqu'au 1 ^{er} verticille vert	CR2	$\begin{cases} Logit(CR2_{ij}) = \alpha_{j1} \cdot Ln(Age_j) + \alpha_{j2} \cdot Ln(HD_{ij}) + \alpha_{j3} + \epsilon_{2ij} \\ \alpha_{j1} = a_8 \cdot SI_j + a_9 \cdot V_j + a_{10} \\ \alpha_{j2} = a_{11} \cdot SI_j + a_{12} \\ \alpha_{j3} = a_{13} \cdot V_j \end{cases}$	Équation 21, p168
Corrélation entre les résidus de CR1 et CR2		$\varepsilon_{2ij} = a_{14} \cdot \varepsilon_{1ij}$	Équation 22, p168
Coefficient de couronne jusqu'à la 1 ^{ère} branche morte	CR3	$\begin{cases} Logit(CR3) = a_{16} & \text{ht } < a_{15} \\ Logit(CR3) = a_{17k} \cdot \left(Ht_{ijk} - a_{15}\right)^2 + a_{16} & \text{ht } \ge a_{15} \end{cases}$	Équation 25, p179



A l'issu du Chapitre 3, nous sommes en mesure de simuler les branches vivantes de l'arbre et les branches au moment de leur mort. Il reste la question des branches mortes, celles qui intéressent les transformateurs du bois. Dans ce chapitre, nous allons présenter la méthode qui permet de générer les branches mortes à partir des modèles construits pour les branches vertes.

A la fin de ce chapitre, nous évaluerons la qualité des estimations obtenues en les comparant avec les mesures effectuées sur l'échantillon France Nord.

Le mécanisme adopté pour simuler le houppier a pour conséquence, qu'il est possible d'obtenir deux nouvelles sorties, qui n'existaient pas dans les précédents modèles comme Colin (1992) : la croissance radiale annuelle des branches et la description de la nodosité. Ces sorties sont d'un grand intérêt car elles permettent d'espérer plusieurs améliorations. En effet, dans l'actuelle chaîne de simulation « du plant à la planche », les sorties du modèle de branchaison (modèle FOREST, détaillé dans le § 3.3.1) servent d'entrées au modèle de nodosité. L'interfaçage de ces deux éléments de la chaîne de simulation nécessite de gérer les phénomènes de propagation de l'erreur. Dans le modèle que nous proposons, le nœud est la partie de la branche englobée par la croissance radiale de la tige. Il est donc directement généré par la chaîne de simulation de la branchaison. Il n'est pas nécessaire de faire appel à une chaîne de simulation de la nodosité.

Le modèle sera également testé contre un échantillon de validation, formés d'arbres prélevés dans des sites différents de ceux de l'échantillon France Nord. Pour rester au plus près de notre problématique, les arbres ont été choisis dans un lot de bois destiné à la commercialisation. L'inconvénient est qu'il ne fut pas possible de procéder à des mesures destructives, comme l'aurait exigé une validation des données de nodosité. La précision des prédictions du simulateur ne pourra donc être établie que pour les caractéristiques de branchaison : diamètre basal, angle d'insertion, statut des branches. Nous nous limiterons à présenter la méthode de simulation des nœuds et quelques sorties. Il fut par contre possible prélever des branches pour analyse de leur croissance radiale, ce qui nous permettra de contrôler la validité de cette sortie.

5.1. Implémentation du modèle

L'idée est que les connaissances acquises sur des échantillons composés d'arbres d'âge différents (échantillons transversaux) pourraient être utilisées pour décrire la croissance du houppier d'un individu en fonction de la croissance de sa tige (c'est à dire dans le sens longitudinal).

Les modèles sélectionnés à l'issu des phases d'analyse (Chapitres 3 et 4) ont été implémentés sous forme d'un logiciel :

- Système diamètre basal de branche-Angle d'insertion (Tableau 28)
- Nombre de branches verticillaires (Tableau 28, p 149)
- Nombre de branches mortes dans le houppier vert (Tableau 28)
- Hauteurs de base du houppier (Tableau 38)

En outre, on a implémenté le modèle de Deleuze (1996) pour calculer la longueur des branches verticillaires.

On a choisi un système employant le formalisme des langages orientés objets (Java ©Sun Microsystems, version 2), bien adaptés à la description d'un système contenant plusieurs niveau d'observation (Figure 62). Le modèle objet développé est moins détaillé qu'un modèle architectural. Pour l'instant, nos houppiers simulés ne sont censés être formés que d'unités de croissance préformées, dans lesquelles on ne connaît que le verticille. Pour le moment on n'a donc pas prévu d'objet Unité de croissance. Les branches sont stockées dans un tableau à 2 dimensions B[NUC,n], où NUC est le numéro d'UC compté depuis l'apex de la tige et variant entre [1...Age] et n le numéro identifiant chaque branche du verticille. Les données d'entrée sont contenues dans deux fichiers :

- Fichier « croissance » (Figure 63a) : ce fichier contient la courbe de croissance en hauteur des arbres à simuler
- Fichier « arbre/peuplement » (Figure 63b): ce fichier contient les données de peuplements (variables indépendantes sélectionnées lors de l'établissement des modèles) et les dimensions finales de la tige (Tableau 39). Du fait que le diamètre de la tige est D130, il n'est pas possible de simuler d'arbres d'une hauteur inférieure à 1,30 m. Le processus de simulation commence donc lorsque les arbres du peuplement ont atteint cette hauteur.

Il y a plusieurs arbres de l'échantillon France Nord dont l'apex de la tige a été brisé lors de l'abattage et perdu. De par sa structure le simulateur ne peut pas simuler des arbres dont la courbe de croissance en hauteur n'est pas connue. Les arbres suivants n'ont donc pas été inclus dans les simulations présentées ci-dessous : 3209, 3221, 3224, 3252, 3341

Tableau 39Les variables arbre et peuplement utilisées en entrée du modèle.

Variable	Nom de la variable	Définition							
	Variables décrivant l'arbre								
D130 Ht	Diamètre final de la tige Hauteur finale de la tige	Diamètre à 1,30 l'année de l'échantillonnage Hauteur de la tige l'année de l'échantillonnage							
	Variables décrivant le peuplement								
Age	Age final du peuplement	Age du peuplement l'année de l'échantillonnage. Tous les arbres d'un peuplement sont supposés avoir le même âge							
HØ	Indice de fertilité	hauteur dominante à l'âge de 100 ans							
Altitude	Altitude de la localité	· ·							
Pw	Pluviométrie hivernale	Moyenne des précipitations non neigeuses des mois de Décembre, Janvier, Février							
V	Longueur de la saison de végétation	Nombre de mois avec une température moyenne supérieure à 7°C							

Une branche est décrite par deux objets. La partie apparente en dehors de la tige est décrite par l'objet « Branch ». L'objet « Knot » contient, lui, la description de la partie de l'axe de la branche incluse dans la tige. Durant sa « vie », une branche traverse 3 phases, qui vont être détaillées ci-dessous : (i) branche vivante en croissance ; (ii) branche morte encore attachée à l'arbre ; (iii) branche morte et élaguée. En plus de coder les propriétés de la partie de l'axe de la branche, l'objet Knot permet aussi de calculer le nœud. Ce calcul fait intervenir la modélisation de la croissance de la tige, qui n'a pas été traitée dans notre travail. Nous avons donc implémenté les modèles suivants :

- profil de tige (Daquitaine *et al.* 1999)
- forme de la section transversale de la tige (Saint-André 1998)
- défilement de la branche (branches mortes) ou diamètre de branche (branches vivantes)

Figure 62

Implémentation du modèle

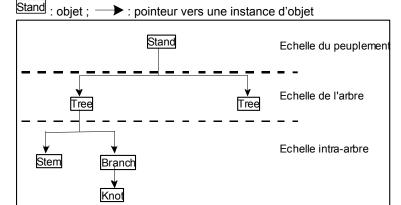
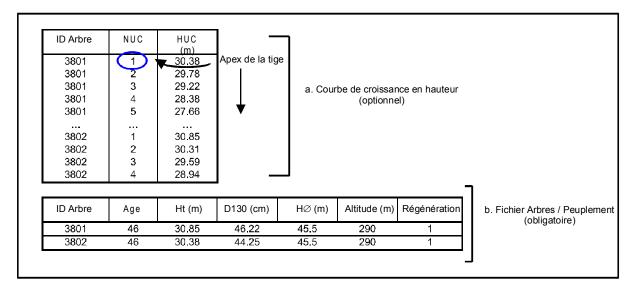


Figure 63

Données d'entrée du simulateur.

- a. Codage de la courbe de croissance en hauteur des arbres. **ID arbre** : identificateur de l'arbre qui sert de clef pour retrouver les informations sur chaque arbre dans le fichier Arbre / Peuplement ; **NUC** : numéro d'UC compté depuis l'apex de la tige qui définit l'UC1 ; **HUC** : hauteur d'UC comptée depuis le sol
- b. Fichier Arbre/peuplement : **Age** : âge du peuplement depuis la plantation ou âge à la souche ; **Ht** : hauteur finale de la tige (mesurée) ; **D130** : Diamètre final de la tige à 1,30 m (mesuré) ; **HØ** : indice de fertilité (hauteur dominante à l'âge de 100 ans, estimée). **Régénération** : 1 pour plantation et 0 pour régénération naturelle



5.2. Le processus de simulation

5.2.1. Le premier stade

Du fait que le diamètre de la tige est mesuré par D130, il n'est pas possible de simuler d'arbres d'une hauteur inférieure à 1,30 m. Le processus de simulation commence donc lorsque l'arbre a atteint cette hauteur. Le modèle calcule un houppier, dans lequel toutes les branches sont vertes et donc CR1 = CR2 = CR3=100 % Ht. Le trajet de la moelle de la branche entre l'écorce de la tige et la moelle de la tige est approximé par un segment de droite.

Pour l'instant cette situation n'est pas trop problématique, mais elle pourrait le devenir si on devait simuler des arbres à croissance lente, comme ceux issus de peuplements boréaux ou de haute montagne.

5.2.2. La croissance du houppier

5.2.2.1.Ajout d'un nouveau verticille

Chaque année de croissance un nouveau verticille est ajouté. Le nombre de branches est calculé par le modèle mis au point au § 3.3.2.3 et résumé dans le Tableau 28. Les branches mises en place sont toutes vivantes. La moelle de la branche est reliée à celle de la tige par un segment.

Le système de modèles (Db, Al) défini dans le Tableau 25 utilise les trois termes aléatoires : $\eta_{v(a),Angle}$ (effet verticille dans arbre sur l'angle d'insertion des branches vertes), $\eta_{a,Angle}$ (effet arbre sur l'angle d'insertion des branches vertes), $\epsilon_{ijk,Db}$ (terme d'erreur du modèle d'angle d'insertion des branches vertes). Nous avons choisi de déduire les termes aléatoires du modèle de diamètre basal des branches vertes (Db) de ceux du modèle d'angle d'insertion des branches vertes (AI) : un tirage aléatoire permet de donner une valeur aux termes aléatoires associés à Al. Les corrélations entre résidus (Tableau 25) permettent ensuite de calculer les termes aléatoires de Db. L'intervalle de confiance autour des prédictions de Db ne peut donc pas se calculer simplement. Nous avons résolu ce problème en itérant les simulations de Db pour des arbres de différentes tailles de tige. Ce travail a montré que bien que cela arrive rarement, il est quand même possible d'obtenir des valeurs aberrantes de Db, telles que des branches d'un diamètre basal de plus de 9 cm, dimension non reportée dans la littérature pour l'Epicéa commun. Le diamètre basal le plus grand observé dans les échantillons français (France Nord et France Sud) étant Db = 6,8 cm (N= 11970 branches). Il a donc été nécessaire de brider le système (Db, AI) : les termes aléatoires sont retirés tant que Db≥ 9 cm.

Lorsque nous avons étudié la variance du diamètre basal des branches des arbres de l'échantillon France Nord, il est apparu d'importantes différences dans un même verticille entre la valeur du diamètre basal de la plus grosse branche et le diamètre basal de la plus fine. Le diamètre basal est le résultat d'une croissance cumulée. Nous avons donc également suivi Ford & Ford (1977), en considérant qu'il y avait un «feedback positif» dans la croissance radiale des branches du verticille: au cours du temps l'écart tend à s'accroître entre les plus grosses branches du verticille et les plus petites. Cela revient à dire, comme Nozeran *et al.* (1971), qu'il pourrait exister une compétition unilatérale pour l'eau et les nutriments entre les branches d'un même verticille.

Lors de l'étalement du verticille, les termes aléatoires du modèle de diamètre basal établissent une hiérarchie des branches de la plus grosse à la plus fine. Selon l'hypothèse du «feedback positif», cette hiérarchie reste inchangée jusqu'à la "mort" des branches. Pour le moment, les aléas susceptibles de perturber la croissance des branches (compétition et frottis par les branches des houppiers voisins, casse de l'axe principal sous le poids de la neige ou d'oiseaux trop bien nourris) et donc la hiérarchie des branches dans le verticille ne sont pas pris en compte. Nous avons traduit ceci de la manière suivante: les termes aléatoires tirés lors de l'étalement d'une branche du verticille sont partagés avec tous les stades suivants de cette branche. Les mesures pratiquées sur l'échantillon de validation nous permettront d'évaluer ce modèle.

5.2.2.2.Cas des branches situées au-dessus de la hauteur de la première branche verte

Dans ces verticilles, les branches peuvent être mortes ou vivantes. Pour les branches mortes, le diamètre basal et l'angle d'insertion ne varient plus. Pour les branches vertes, ils sont remis à jour par application des modèles correspondants.

On calcule alors pour chaque verticille la proportion des branches qui doivent être déclarées mortes (modèle de position et nombre des branches mortes dans le houppier vert, § 3.3.1.2.1). Si m_{t-1} est le nombre de branches déclarées mortes au tour précédent et mt le nouveau nombre de branches mortes déduit du modèle du Tableau 28, les cas suivants peuvent se produire :

- \bullet $m_t \le m_{t-1}$: on ne fait rien
- $m_t > m_{t-1}$: $(m_{t-}m_{t-1})$ nouvelles branches sont déclarées mortes en commençant par celles ayant les plus petits diamètres basaux.

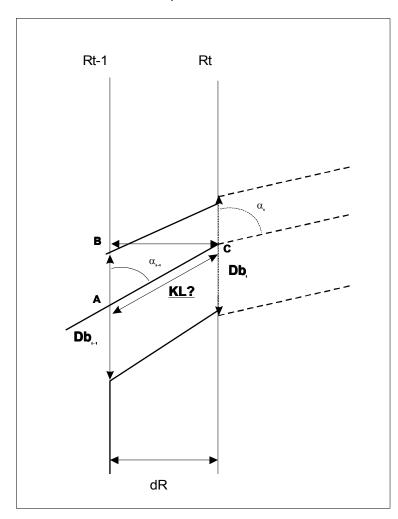
Chaque année le nœud associé est allongé de la longueur de la branche incluse dans la tige par la croissance de celle-ci. L'objet nœud contient donc les données de l'objet Knot du stade précédent, auquel s'ajoutent celles concernant la nouvelle longueur de nœud. La longueur de branche incluse dans le tronc dépend de la croissance radiale de la tige, aspect non traité dans ce travail. Afin de faire varier la longueur des nœuds dans le verticille, nous avons utilisé le modèle de forme de tige de Saint-André (1998).

La Figure 64 représente le problème géométrique du calcul de la longueur de nœud englobée en une année par la croissance radiale de la tige. On considère pour l'instant que le nœud est de section transversale circulaire et que la moelle est au centre de la section transversale. Dans le simulateur, l'angle d'insertion est simulé au pas de temps annuel, de sorte que la moelle de la branche suit une trajectoire selon laquelle, l'angle d'insertion s'ouvre de plus en plus lentement au fur et à mesure que la branche vieillit. Etant donné que l'on calcule les dimensions de l'année en cours (temps t) à partir de celles de l'année précédente, il suffit de trouver la longueur de branche qui a été englobée (notée dKL). Cette longueur dépend de l'angle d'insertion de l'année t-1 (noté α_{t-1}) et de l'accroissement radial de la tige à l'insertion de la branche (Équation 26).

.

Figure 64

Méthode de calcul de la longueur de la branche incluse dans la tige entre deux années de croissance. T : pas de simulation auquel on veut calculer la longueur de branche englobée par la croissance radiale de la tige ; t-1 : pas précédent ; KL : longueur de branche englobée par la croissance radiale de la tige et que l'on cherche à calculer ; $\alpha_{\rm t}$, $\alpha_{\rm t-1}$: angle d'insertion de la branches aux pas t-1 et t. Db, Db, Db, 1 : diamètre basal de la branche aux pas t et t-1 ; Rt, Rt-1 : rayon de la tige à l'insertion de la branche calculé aux pas t et t-1. A, C : point d'intersection entre la moelle de la branche et la surface de la tige aux pas respectifs t-1 et t. B : point d'intersection entre la face supérieure de la branche et la surface de la tige



Équation 26

$$\mathsf{dKL}_t = \frac{\mathsf{dR}_{t-1,t}}{\mathsf{cos}(\frac{\pi}{2} - \alpha_{t-1})} = \frac{\mathsf{dR}_{t-1,t}}{\mathsf{sin}(\alpha_{t-1})}$$

où t est l'année simulée, t-1'année précédente, dKL_t est la longueur de nœud qui a été englobée par la croissance radiale de la tige entre t-1 et t; dR_{t -1,t</sub> l'accroissement radial de la tige à la hauteur d'insertion de la branche entre t-1 et t; α_{t -1</sub> est l'angle d'insertion de la branche au temps t-1

A ce stade de notre travail, nous nous intéressons plus à simuler le houppier que la nodosité. Nous négligerons donc pour le moment plusieurs aspects de la vie de la branche susceptibles d'influencer la nodosité : (i) les mesures de diamètre basal utilisées pour la mise au point des modèles ayant été pratiquées hors bourrelet, nous serons amenés à sous-estime le diamètre de la branche à son insertion sur la tige ; (ii) le défilement de l'axe de la branche ; la forme de la section transversale de l'axe de la branche, sera considérée comme circulaire; (iv) la position de la moelle, qui sera considérée comme étant au centre de l'axe.

5.2.2.3.Cas des verticilles situés entre la hauteur de la première branche verte et celle de la première branche morte

Dans les sorties des simulations, nous avons distingué la longueur de nœud vert, de nœud sain et de nœud adhérent. Lorsqu'une branche était vivante au temps t-1 et qu'elle est déclarée morte au temps t, il nous faut déterminer si dKLt doit être ajouté à la longueur de nœud sain ou à la longueur de nœud adhérent. En d'autres termes, est-ce que la branche est morte avant ou après que la tige a effectué sa croissance radiale annuelle ? Les études que nous avons réalisées sur la croissance radiale des branches, nous ont permis d'observer qu'avant de mourir, toutes les branches avaient produit du bois de printemps. Ceci suggère que la mort des branches intervient en été et en Automne (et irait dans le sens de l'hypothèse hydrique sur la mortalité des branches). Par conséquent la longueur de nœud englobée sous le premier stade branche morte est ajoutée à la longueur de nœud sain.

Au fur et à mesure que la tige croît, elle englobe une plus grande longueur de la branche. L'objet Knot est allongé en conséquence. Comme nous ne tenons pas compte du défilement de l'axe de la branche son diamètre ne varie pas.

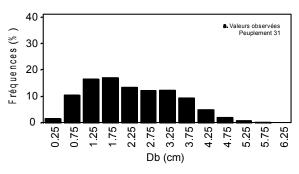
5.2.2.4. Cas de la branche est morte et élaguée

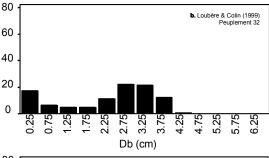
Les branches sont élaguées lorsque H1BM ≥ Hauteur d'insertion de la branche. Les branches mortes et élaguées n'apparaissent plus dans le fichier et n'évoluent plus.

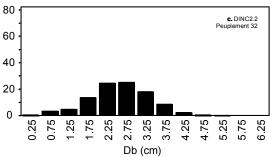
5.3. Echantillon de validation

Les arbres utilisés pour la validation du modèle proviennent des peuplements 37 et 38. Le protocole de mesure est décrit au § 2.2. On trouvera une description des peuplements dans le Tableau 12 et des arbres dans le Tableau 13.

Figure 65Distribution du diamètre basal des branches. Comparaison de la distribution observée avec les distributions simulées par les modèles FOREST, Loubère & Colin (1999) et DINC2.2







5.4. Estimation des caractéristiques de branches mortes de l'échantillon France Nord (peuplements 31 à 35)

Par rapport au modèle FOREST, nous avions deux objectifs initiaux : (i) reproduire la branchaison d'arbres plus âgés et provenant de peuplements plus fertiles et (ii) modéliser la variance des caractères de branchaison. Le peuplement 32 (95 ans, classe de fertilité II de la table de Décourt 1972) nous semble un bon exemple des arbres que nous cherchions à modéliser. La Figure 65a montre la distribution observée du diamètre basal des branches pour le peuplement 32 que nous cherchons à reproduire. Dans la Figure 65b, on a représenté les prédictions obtenues avec le modèle FOREST. Celui-ci étant un modèle du diamètre moyen verticillaire, il ne peut évidemment pas reproduire la distribution observée. La Figure 65c et la Figure 65d présentent les deux modèles de diamètre basal qui ont été produits. Loubère & Colin (1999) permet de reproduire une plus grande variabilité, mais il est instable. Les distributions produites par DINC2.2 couvrent une grande partie de la variabilité des diamètres de branches et elles sont relativement stables d'un peuplement à l'autre. Le modèle reproduit également la différence que nous avions constatée entre la distribution des diamètres basaux des branches mortes et vivantes dans un arbre (Figure 66).

La simulation de la distribution des diamètres de branches par DINC2.2 est cependant encore très imparfaite. Le principal problème provient de la difficulté à prédire la remonté de la première branche morte. Ceci a plusieurs conséquences sur les sorties du modèle :

- surestimation du diamètre basal des branches mortes (Figure 66 dans laquelle la distribution simulée est décalée d'une classe de diamètre de branche par rapport à la distribution observée) qui est due à une mauvaise estimation de Db dans le bas de la tige (Figure 67)
- Il y a une moins grande proportion de petites branches mortes dans la distribution simulée que dans la distribution observée de sorte que la distribution simulée par peuplement se rapproche d'une distribution normale (Figure 66).

L'estimation de DMAX, le diamètre maximum verticillaire, est donc affectée. Nous avons calculé les résidus de DMAX (resp. DMIN) : $r_{jkl} = DMAX_{jkl} - DMAXP_{jkl}$, où DMAX est la valeur observée, DMAXP la valeur calculée par DINC2.2, j le verticille, k l'arbre et l le peuplement. La moyenne des résidus de DMAX par arbre n'est significativement non nulle que pour 18 arbres sur les 72 de l'échantillon France Nord, variant de -0,45 à + 0,45 cm. Il y a cependant une corrélation négative significative au seuil de 0,001 entre la valeur des résidus et la distance depuis l'apex de la tige. Dans le bas des arbres DMAX est surestimé. Dans les 4 peuplements de l'échantillon France Nord, les résidus décroissent de -0,054 à -0,061 cm / m le long de la tige. On retrouve le même biais pour DMIN (Figure 68).

Figure 66Comparaison entre les valeurs observées et simulées du diamètre des branches vertes et mortes du peuplement 32.

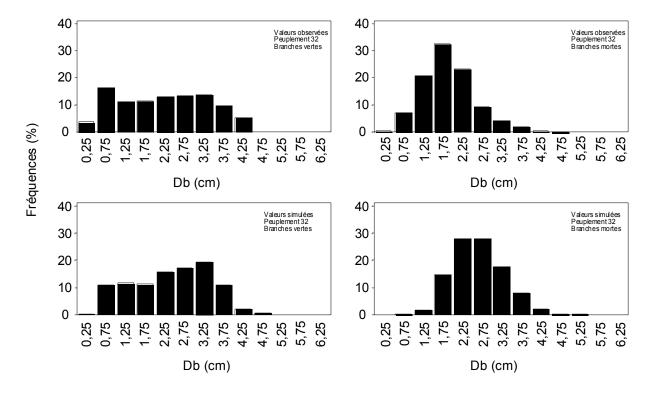


Figure 67Reconstitution du profil de diamètre basal des branches.

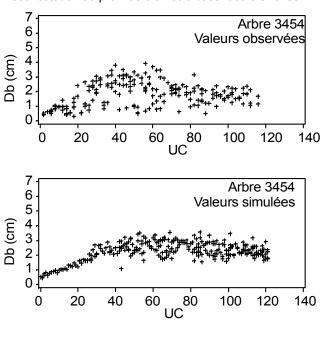
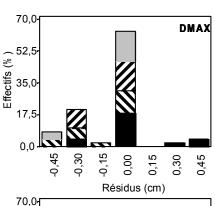
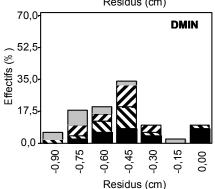


Figure 68

Comparaison des valeurs observées et simulées du diamètre maximum verticillaire (DMAX) et du Diamètre Minimum verticillaire (DMIN). Distribution de la moyenne des résidus par arbres, pour chaque peuplement : 31



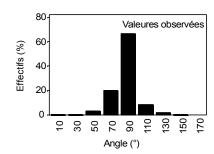


Pour l'angle d'insertion des branches, le modèle produit des valeurs légèrement plus faibles (angles d'insertion plus aigus) que dans les distributions observées (Figure 69).

Les propriétés du modèle de nombre de branches sont conformes à ce qui a déjà été observé.

Figure 69

Peuplement 32 : comparaison des distributions d'angle d'insertion observée et simulée



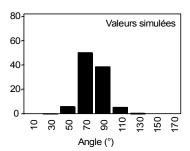
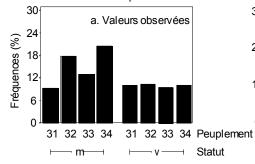
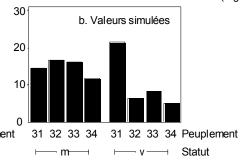


Figure 70

Statut des branches. Comparaison entre les nombres de branches mortes et vivantes observés (à gauche) et simulés (à droite)





5.5. Validation des hypothèses concernant la relation branche-tige au pas de temps annuel

Dans cette partie, où nous nous préoccuperons plus particulièrement de l'aspect de la croissance du houppier, nous aurons à distinguer les dimensions finales de l'arbre et des branches des dimensions dans les étapes intermédiaires du processus de simulation. Pour les mesures, le terme final sera appliqué au diamètre basal des branches, à la hauteur de la tige et à son diamètre (D130) mesurés lors de l'abattage des arbres. Pour les

Tableau 40

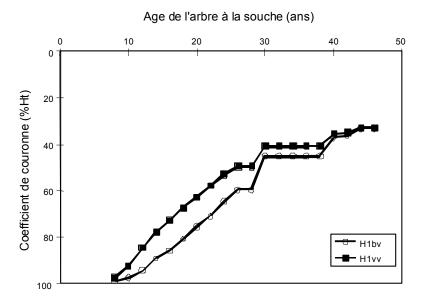
Comparaison entre la valeur de D130 final mesurée et celle obtenue par le modèle de Daquitaine *et al.* (1999)

Arbre	D130 observé	D130 simulé
	(cm)	(cm)
3701	31,0	24,1
3702	33,7	26,3
3801	44,2	38,8
3802	46,2	37,3

simulations, le terme final s'appliquera aux estimateurs obtenus lorsque l'arbre simulé a atteint l'âge auquel nous avons abattu les arbres de l'échantillon.

Malheureusement, le modèle de diamètre à 1,30 m de la tige (Daquitaine *et al.* 1999), qui a été étalonnée pour les arbres de l'échantillon France Nord issus de peuplement appartenant aux classes de fertilité 2 et 3 de Décourt (1972) semble mal adapté à la simulation des arbres des peuplements 37 et 38, issus d'une classe de fertilité 1 de Décourt (1972). Les erreurs sur le diamètre final de la tige sont très importantes (Tableau 34). Le défilement des tiges est trop fort. Etant donné l'importance de la variable HD dans nos modèles, des erreurs sont à craindre dans la prédiction de la branchaison. A partir de l'équation de Dbv (Tableau 28), nous avons calculé le diamètre moyen final des branches vertes (DMOYv) pour chaque arbre, lorsqu'on fournit au modèle le D130 mesuré (DMOYv(D130_{obs})) ou la valeur du Tableau 34 calculée par le modèle d'accroissement radial de la tige (DMOYv(D130_{sim})). La différence DMOYv(D130_{obs}) - DMOYv(D130_{sim}), vaut pour chaque arbre (moyenne ± écart-type) : 0,28 ± 0,14 (arbre 3701), 0,33 ± 0,16 (arbre 3702), 0,22 ± 0,12 (arbre 3801), 0,22 ± 0,13 (arbre 3802). Il y a donc une tendance à sous-estimer le diamètre basal final des branches vertes. Le même test pratiqué avec le modèle de la hauteur de la première branche verte que les houppiers finaux sont plus longs d'au moins 1 m quand on introduit le D130 simulé dans l'Équation 20 (définie p168). Un exemple de remontée du houppier simulée est présenté à la Figure 71.

Figure 71Simulation de la remontée du houppier vert en fonction de l'âge de l'arbre. Exemple de l'arbre 3801



L'erreur d'estimation sur D130 a pour conséquence une sous-estimation générale du diamètre basal final des branches, dans la portion du houppier qui contient les plus grosses branches (Figure 72). Par contre dans le bas de l'arbre, la variabilité des diamètres basaux finaux des branches mortes est trop importante, car le houppier remonte trop lentement et les branches restent vivantes trop longtemps (Figure 72). Pour le diamètre moyen verticillaire final (DMOY) et le diamètre maximum verticillaire final (DMAX), nous avons calculé les résidus à l'issu de la simulation $r_{jk} = DMOY(s)_{jk}-DMOY(obs)_{jk}$ (resp. DMAX) où DMOY(s) est le diamètre moyen verticillaire final simulé, DMOY(obs)_{jk} est le diamètre moyen verticillaire final observé, j est le numéro de verticille et k l'arbre. La compensation entre les résidus positifs en haut de l'arbre et les résidus négatifs en bas a pour effet que la moyenne des résidus n'est pas significativement différente de 0 (Tableau 41). Mais cela traduit aussi le fait que les erreurs sur la simulation de DMAX et DMOY ne sont pas trop importantes. Aussi, pour examiner les estimateurs de croissance de la branche, nous intéresserons plus particulièrement à la plus grosse branche du verticille, c'est à dire à décrire la croissance passée de la branche qui était la plus grosse quand nous avons abattu l'arbre.

Figure 72

Comparaison entre le diamètre basal final observé et le diamètre basal final simulé des branches verticillaires. Variabilité intra-arbre du diamètre maximal verticillaire (DMAX) et du diamètre moyen verticillaire (DMOY). Les données d'entrée de la simulation sont celles de l'arbre 3802. L'apex de la tige correspond à l'UC 1

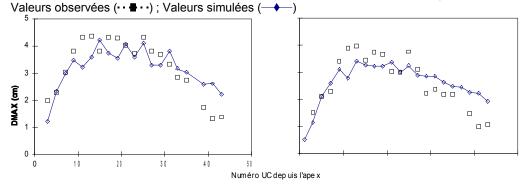
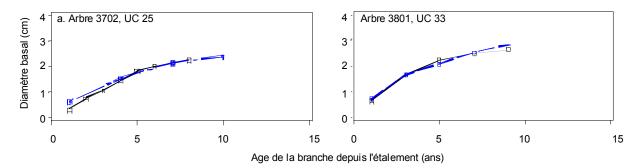


Tableau 41Simulation du diamètre moyen verticillaire (DMOY) et du diamètre maximum verticillaire (DMAX) : statistiques de la distribution des résidus. Seuil de significativité fixé à 5%.

Valeur	Arbre	3701	3702	3801	3802
DMAX	Moyenne (cm)	0,39	0,13	0,18	0,06
	Ecart-type (cm)	0,31	0,36	0,66	0,63
	t	6,67	2,17	1,24	0,42
	p>t	0,0001	0,0377	NS	NS
DMOY	Moyenne (cm)	0,28	0,47	0,12	-0,07
	Ecart-type (cm)	0,37	0,48	0,68	0,53
	t	3,24	4,01	0,78	-0,57
	p>t	0,0048	0,0010	NS	NS

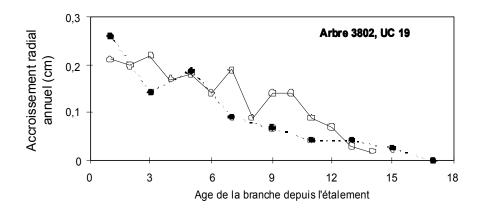
Ce problème de la simulation de la croissance de la tige rend très difficile l'évaluation numérique de la qualité des estimateurs de la croissance de la branche. L'erreur sur D130 engendrant une remonté du houppier trop long, les branches du bas de l'arbre sont trop grosses, car elles sont restées vivantes trop longtemps (par exemple la Figure 73a) .Dans des verticilles où l'erreur sur l'estimation du diamètre basal final n'est pas trop importante, nous avons sélectionné la plus grosse branche au stade final et l'avons comparé avec la plus grosse du verticille mesuré, afin de déterminer si la valeur du diamètre basal final qui est une croissance cumulée avait été acquise par une croissance simulée identique à la croissance observée (Figure 73).

Figure 73Résultats de la simulation de la croissance des branches.
Croissance cumulée de la plus grosse branche du verticille.
Valeurs observées (부부부); Valeurs simulées (부부부)



Les branches mesurées ont connu leur plus forte croissance radiale l'année de leur étalement. Par la suite, la croissance radiale ralentit à mesure que la branche est plus vieille (c'est à dire aussi que la quantité de lumière qui l'atteint se trouve réduite par la biomasse foliaire qui s'accumule au-dessus d'elle). Les estimations obtenues par le modèle sont conformes à ce schéma (Figure 74), quoiqu'étant lissées, ce qui peut se comprendre. Le modèle représentant l'effet de la croissance de la tige sur la croissance radiale de la branche, il ne peut pas reproduire les phénomènes locaux affectant la croissance des branches, comme l'ombrage par un houppier voisin ou le frottis.

Figure 74Résultats de la simulation de la croissance des branches.
Croissance radiale annuelle de la plus grosse branche du verticille
Valeurs observées (); Valeurs simulées ()

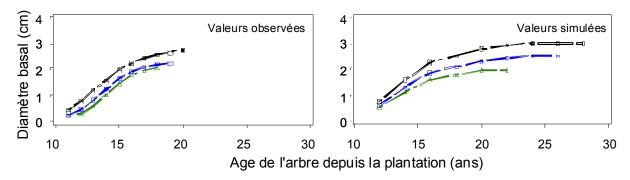


Les mesures confirment globalement l'hypothèse du feedback positif de Ford & Ford (1977). Une branche peut en rattraper une autre mais on n'observe pas de cas d'inversion de la hiérarchie dans le verticille où la deuxième plus grosse branche deviendrait la troisième par exemple. De ce fait les simulations produites par le modèle sont relativement conformes aux mesures (Figure 75).

Figure 75

Croissance en diamètre de la plus grosse branche du verticille ((), de la branche moyenne () et de la branche la plus fine ().

Graphe de gauche: données observées (verticille 35 de l'arbre 3802). Graphe de droite: le même verticille simulé



5.6. La nodosité

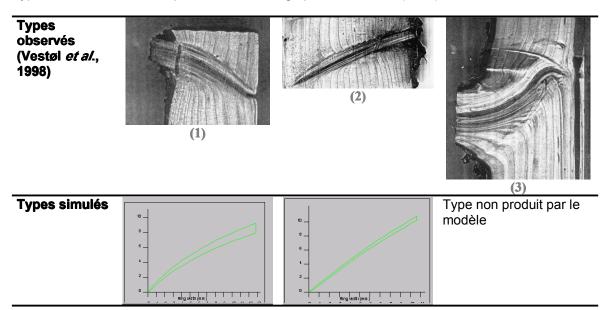
Faute de données, il n'est pas possible de valider les estimateurs de la nodosité (diamètres de nœud sain, adhérent ou longueurs de nœud sain et adhérent). On peut seulement se demander si les nœuds produits par le simulateur restent dans les limites de ce qui peut être observé. Dans le Tableau 42, on a représenté les types de nœuds qui ont été observé lors d'une dissection de tige pratiquée par Vestøl et al. (1998). Le type 1 correspond au type « tronc de cône-cylindre » de Samson *et al.* (1996), qui est le type actuellement simulé par la chaîne «du plant à la planche» (Leban 1995, Leban *et al.* 1992). Le type 2 correspond à une branche fine dont le trajet à

l'intérieur de la tige est un segment de droite. Le type 3 correspond à une branche à port plagiotrope. En correspondance, on a représenté les deux types de nœuds produits par le simulateur à partir des données des arbres des peuplements 37 et 38.

Tableau 42

Les types de nœuds simulés.

Comparaison entre les nœuds obtenus à partir des simulations des peuplements 37 et 38 avec les types de nœuds observés par dissection de tige par Vestøl *et al.* (1998) .



Ce que l'on peut dire, en l'état actuel de nos travaux, est que les nœuds générés correspondent bien à des types de nœuds qui peuvent être observés. D'autre part, la simulation de la croissance de la branche permet une plus grande flexibilité dans ce modèle que dans ceux spécialement dédié s à la nodosité où une forme géométrique spécifique doit être développée pour chaque type de nœud comme dans Samson *et al.* (1996).

6.	Relation entre la croissance annuelle de la tige et la
	croissance radiale annuelle de la branche. Vers un modèle
	intégré du développement de la tige et des branches?

6.1. Introduction

Dans l'état actuel du modèle, une branche peut être déclarée morte de deux manières : (i) par le modèle de mortalité des branches dans le houppier vert (§ 3.3.1.2.1) ; (ii) parce qu'elle est en dessous de H1bv. Une fois la branche morte, son diamètre (Dbv) et son angle d'insertion (Al) ne varient plus. C'est une façon un peu simpliste de voir les choses, car elle néglige le problème de l'englobement de l'axe de la branche morte par la croissance radiale de la tige. Nous allons exposer en quoi il nous semble important de modéliser l'axe de la branche pour améliorer ces estimateurs.

D'autre part, à ce point de notre travail, le simulateur DINC n'est pas un outil qui pourrait être utilisé en routine. Il représente plutôt un projet de développement. Certains des ses modules ont été calibrés sur des échantillons de trop petite taille. Leur extrapolation à d'autres parties de la ressource forestière sur pied est un peu hasardeuse. Pour déterminer s'il est justifié d'investir un temps de travail à l'amélioration de ce simulateur, il nous semble important de nous interroger sur certaines des conclusions auxquelles nous sommes arrivées à l'issu des chapitres précédents. La principale d'entre elles est ce que nous avons appelé « l'apparente stabilité des relations branche-tige durant le développement de l'arbre ». Cette conclusion n'est pour l'instant étayée par aucune observation, alors qu'elle est extrêmement importante pour définir le domaine de validité de la méthode.

6.2. Relation entre la croissance radiale des branches et la croissance de la tige : Intérêt pour la simulation de la qualité du bois

6.2.1. Importance de la forme de l'axe principal de la branche pour le calcul du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches mortes

Entre le moment où une banche meurt et celui où nous venons faire les mesures, la tige de l'arbre a englobé une partie de l'axe de la branche durant sa croissance (Figure 76). Appelons y l'année de la mort de la branche et n le nombre d'années écoulées entre y et le moment où nous effectuons la mesure de diamètre. La branche est insérée à une hauteur h depuis le sol. O est le point de l'axe de la branche où celle-ci entre dans la tige, l'année y. Db(0) est son diamètre basal, au moment de sa mort, mesuré au point O⁴. L'angle d'insertion vaut Al(y). Db(0) et Al(y) sont donnés par les modèles du Tableau 25, à partir des données arbres et peuplements : Age(y), Ht(y), D130(y), HØ(y). Le diamètre de la tige à l'endroit où la branche est insérée est d(h,y). Entre y et y + n, une longueur L de l'axe de la branche a été englobée, où L s'écrit : L = [d(h,y+n)-d(h,y)] / [2·sin[Al(y)]]. Pour plus de précision, il faudrait également prendre en compte le fait que l'axe d'une branche d'Epicéa est courbe (le bourgeon terminal est dirigé vers le haut). Pour le moment, nous ferons l'approximation que l'axe de la branche est localement droit. Le point où l'axe de la branche entre dans la tige est maintenant I. Le point O est maintenant sous l'écorce de la tige. Lorsque nous faisons la mesure externe du diamètre de la branche, nous mesurons Db(l) et non Db(0). Comme l'axe d'une branche n'est pas cylindrique, mais conique, il résulte deux conséquences :

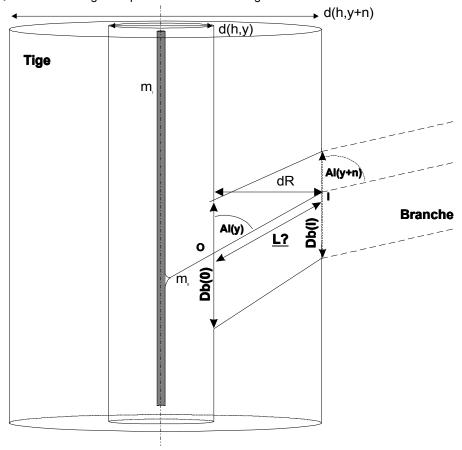
•Le plus grand diamètre d'un nœud d'une branche morte se situe au point O et se trouve sous l'écorce de la tige (Vestøl *et al.* 1999) ; sa valeur est Db(0).

•Le diamètre de branche mesuré l'année y + n est plus petit que son diamètre basal l'année y : Db(I) < Db(0)

⁴ En pratique le diamètre basal de la branche est mesuré en dehors du bourrelet, qui est un empattement de l'axe de la branche à son insertion sur la tige. Mais pour simplifier l'exposé, la Figure 76 ne tient pas compte du bourrelet et nous faisons l'approximation d'un axe de branche de forme conique

Figure 76

Modélisation de l'englobement de l'axe d'une branche morte par le croissance radiale de la tige y: année de la mort de la branche; n: nombre d'années entre la mort de la branche et la mesure de diamètre basal de la branche. Al(y): Angle d'insertion de la branche sur l'axe de la tige l'année de sa mort. Al(y + n): angle d'insertion de la branche sur l'axe de la tige l'année de la mesure. d(h,y): diamètre de la tige à la hauteur d'insertion de la branche l'année de sa mort. d(h,y+n): diamètre de la tige à la hauteur d'insertion de la branche l'année de la mesure; d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mesure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mesure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre basal de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la branche l'année de la branche l'année de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la mosure. d(h,y): diamètre de la branche l'année de la branche l



Dans les méthode précédemment développées pour calculer les paramètres de nodosité à partir de mesures externes, comme Colin (1992), c'est Db(l) qui est utilisé pour calculer la diamètre du nœud ou son volume. D'après ce que l'on vient de dire il y a alors une sous-estimation, qui est faible pour chaque nœud pris individuellement, mais qui se cumule lorsqu'on essaye de faire des statistiques pour toute la tige.

Pour l'instant, dans nos simulations, une branche morte n'évolue plus et conserve son diamètre basal, qui a pour valeur Db(0). Pour le calcul de la nodosité, cela constituerait une correction du biais introduit par les mesures externes. Mais, nous nous sommes créés deux problèmes : (i) les données de validation sont des mesures externes, donc des Db(1), on ne peut pas valider les simulations de Db(0), seulement celles de Db(1); (ii) le nœud des branches mortes se termine en cylindre, ce qui n'est pas exact.

L'objectif de ce chapitre sera de calculer Db(l) connaissant Db(0). Une première technique consiste à écrire le rapport L(0) / Db(0). L(0) est la longueur de la branche l'année de sa mort, calculée par un modèle d'élongation du type de Deleuze (1996). Etant donné que L(0) et Db(0) peuvent être calculés par des modèles stables pour une large gamme de conditions de croissance de la ressource et de sylvicultures, c'est ce rapport que nous utiliserons pour valider notre modèle.

Toutefois, ce ne peut être qu'une solution provisoire, car c'est un estimateur très approximatif du défilement de l'axe de la branche, qui ne tient notamment pas compte du fait qu'au point Q, la branche a développé un bourrelet. Nous montrerons dans ce chapitre que le bourrelet peut atteindre une taille considérable par rapport au diamètre de la branche. Ainsi, un second modèle a été développé, dans le but de prendre ce bourrelet en considération. Il sera exposé car il nous a permis d'explorer des voies importantes pour l'amélioration de la simulation du houppier dans l'avenir, en montrant qu'il était possible : (i) de tenir compte plus précisément de la forme de l'axe de la branche (du bourrelet en particulier) et (ii) d'ouvrir le modèle sur des problématiques écophysiologiques d'importance pour notre sujet. L'idée est de calculer Db(I) à partir de Db(0), en calculant la défilement de l'axe de la branche entre les points O et I. Pour ce faire, nous avons adapté à l'axe de la branche un modèle de profil de tige (Deleuze & Houllier 2002). Ce modèle a été choisi pour sa bonne capacité à reproduire le phénomène de l'empattement au pied des tiges d'Epicéa commun. Le collet et l'insertion de la branche sur la tige sont des zones de connexion vasculaire et mécanique. Physiologiquement, il est possible que le phénomène du bourrelet à la base de la banche soit comparable l'empattement à la base de la tige. Ici, on s'intéressera seulement à l'aspect géométrique du problème. On a supposé que le bourrelet avait sur le profil de l'axe de la branche un effet comparable à l'empattement sur le profil de tige et donc que le profil de l'axe de la branche pouvait être décrit par une courbe de la même famille que celle utilisée pour le profil de tige. En outre, le modèle de Deleuze & Houllier (2002) contient des paramètres qui peuvent être identifiés à des variables biologiques, ce qui ouvre de bonne perspectives pour améliorer la précision des descriptions.

La mesure de l'accroissement radial des branches représente un gros effort d'échantillonnage. Pour peu d'arbres, on obtient un grand nombre de données à traiter. Dans cette phase préliminaire de l'étude, il n'est pas possible de traiter un grand nombre d'arbres ou de peuplements. On ne pourra donc pas produire un modèle de défilement de la branche utilisable pour la variété de conditions de croissance rencontrées dans la ressource forestière. Nous devrons également laisser de côté des aspects importants comme la différenciation des statuts des branches à l'intérieur du verticille. A la fin de ce chapitre on essaiera seulement de répondre à la question de savoir si cette modélisation est possible.

Nous avons étudié deux jeux de données provenant d'un même peuplement (donc l'indice de fertilité et conditions édaphiques sont des données fixes), grâce auxquels nous espérons mettre en évidence les particularités de la croissance des branches. La première expérience est orientée vers l'étude des conséquences de scénarios sylvicoles contrastés. Dans le second cas, la sylviculture est la même, on a surtout cherché à évaluer la possibilité d'un effet arbre.

6.2.2. Modélisation de la forme de l'axe principal de la banche

6.2.2.1.Modélisation de la forme de l'axe principal de la branche en fonction des relations branches-tige

6.2.2.1.1.Identification de la distribution des accroissements radiaux dans l'axe de la branche. Influence de la sylviculture

Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) whorl branches development : Influence of the tree growth on branch growth

Article à soumettre

Michel Loubère, Michael Drexhage

UMR Ressource Forêt Bois. Equipe Croissance Production. INRA Nancy. F-54280 Champenoux. France.

Phone: (+33)3 83 39 40 40 Fax: (+33)3 83 39 40 34

e-mail:

Michel Loubère : loubere@nancy.inra.fr Michael Drexhage : drexhage@nancy.inra.fr

Summary

In fall 1991, two dominant 23 year-old trees were sampled in a density experiment planted with half-siblings, chosen in high and low densities. Starting from the stem apex, the thickest branch was cut out, each 3rd whorl down to crown base. Branches axis was analyzed. Branch taper was modelled. We adapted an equation, previously established for the stems of those trees, solution of an ecophysiological model describing assimilates movements through the axis as a diffusion process. Three types of ring shapes were distinguished: (I) little assimilate accumulation in the branch axis and important accumulation at the base, (II) even assimilates accumulation along the branch axis and (III) assimilates retention in the axis, a pattern characterized by a basal constriction of the ring. In declining branches, assimilates did not reach the basal end anymore and from year to year stayed closer to the branch tip. Group (I) rings were found in the low density tree upper crown, Group (II) rings in all of the high density tree branches and in the low density tree upper crown. The examination of the model fittings, revealed possible discrepancies with the underlying ecophysiological frame when the tree is subjected to high competitive stresses.

Résumé

A l'Automne 1991, deux arbres dominants âgés de 23 ans ont été échantillonnés dans un test de densité, planté de demi-frères. De l'apex de la tige, jusqu'à la base du houppier, tous les trois verticilles, on a prélevé la branche la plus épaisse du verticille et analysé l'axe. Nous avons modélisé le défilement des branches, en adaptant une équation précédemment établie pour la tige de ces mêmes arbres et qui est la solution d'un modèle écophysiologique décrivant le mouvement des assimilats dans l'axe comme un processus de diffusion. Trois types de cernes ont été distingués : (I) accumulation d'assimilats faible dans l'axe de la branche et importante à la base ; (II) répartition équitable des assimilats le long de l'axe de la branche ; (III) rétention des assimilats à la base de la branche, type de répartition des assimilats caractérisé par une constriction du cerne à la base de la branche. Dans les branches déclinantes, les assimilats n'atteignent plus la base et d'année en année s'accumulent plus près de l'apex de la branche. Les cernes du type (I) ont été trouvés dans les branches de la partie haute de la couronne de l'arbre qui avait poussé en faible densité. Les cernes du type (II) se trouvent dans toutes les branches de l'arbre qui a crû en forte densité et dans les branches basses de l'arbre de forte densité. Les résultats

obtenus suggèrent que le cadre écophysiologique théorique pourrait mal s'adapter aux cas des branches lorsque l'arbre subit un stress compétitif important.

Introduction

Knot shapes (Samson *et al.* 1996) in a lumber are highly variable. This variability bears significant consequences on sawing processes, products appearance or technical properties. Samson *et al.* (1996) classified knot shapes into four main types. According to the precision degree considered pertinent by modellists, models for simulating knot shape also vary from simplistic abstractions based on geometric forms to more complex systems resulting from a fine analysis of the knot structure (Samson *et al.*, 1996). Reproducing branch growth could be a valuable alternative, permitting not only a fine control of the simulated shape, but also of important phenomena like crown recession and hence stem wood zonation (knot-free zone, dead knot zone, sound knot zone). A better understanding of branch mortality should also help us to design more precise models for crown base location. A lot of methods have been attempted for locating crown base (for example: Dyer & Burkhart 1987, Ritchie & Hann 1987, Colin 1992, Deleuze 1996, Uusitalo & Kivinen 1998, Mäkinen & Colin 1999). All of them faced limits in terms of estimates accuracy, since branch mortality does not depend only on stem growth.

Reproducing branch growth requires an elongation and a radial growth model. At present, most of the research on branch growth having been carried in relation to ecophysiological considerations, it focused either on primary growth or on biomass accumulation as in Kellomäki (1986) or in Deleuze (1996). Branches secondary growth has been poorly documented. Measurements difficulties highlighted by Courbaud (1997) in forest trees grown in rigorous conditions can be held partly responsible for this situation. Some succinct report can be found in Gava (1973). Krause (1992) first established the good correlation between characteristic years obtained by analyzing Norway Spruce branches radial increments and those obtained by traditional stem analysis. This important result suggested that there could exist a good correlation between branches and stem growth. Later on, Mäkinen (1999), studying Finnish *Pinus sylvestris* modeled branch area increments as a function of stem area increments and stem taper.

From this, we wondered whether correlating branch and stem growth would be feasible for Norway Spruce too. Considering that stem dimensions are traditional inputs into forest resource evaluation tools (Salas-González *et al.* 2001), a branch radial growth model based on these data would bring a considerable refinement of the tree and knot simulations. In addition, studying branch internal structure may give some new insights into the processes that resulted in the well known statistical relationship between branch cumulated growth and stem height and diameter in conifers (Norway Spruce: Colin, 1992; *Pinus nigra* ssp. *laricio*: Méredieu *et al.* 1998: *Pinus sylvestris*: Mäkinen & Colin 1999).

If this work shows that branch growth is likely to be modeled, it will yield a submodel within a tree model. For choosing the modeling strategy, we tried to maintain a balance between the necessity of mimizing the number of input parameters into the tree model and that of preserving the possibility of improving the tree model by expliciting the plant growth mechanisms pertinent to us. To some extent, including simplified ecophysiological submodels into basically statistical tree models could help to decrease the needs for recalibration. In this view, Deleuze (1996) model seemed to us a good compromise. This model was designed for Norway Spruce stems. It is able to reproduce some of the mechanisms behind stem growth, using limited inputs (stem height growth curve). Although growth mechanisms are abstracted, its parameters are likely to be identified with measurable ecophysiological variables. By giving us an approximation of the mechanisms in the axis, it opens the possibility of a finer connection of the simulated tree to its environment. The original model described the tree as a structure made of three compartments: foliage, stem and roots. An assimilate diffusion is simulated through the stem compartment from the crown were they are produced down to the basal end where they are « lost » to the root compartment. Radial growth results from that flux. Extending that model to the branch was tempting, since those three compartments could be identified in it. In this paper will present a small size sample designed for investigating the possibility of modeling Norway Spruce whorl branches growth. For the moment we do not look for a generalisable model.

Figure 1

: assimilate movement in the branch axis; : Phloem transversal section; **x (m)**: section distance from the branch apex; a : Proportion of the assimilates crossing the phloem section diverted for satisfying the branch needs; **Wf, Pf**: respectively biomass and C concentration of the foliar compartment; **Pr**: C concentration at stem insertion; **L (m)**: branch length : branch apical bud. : compartment delimited by the model

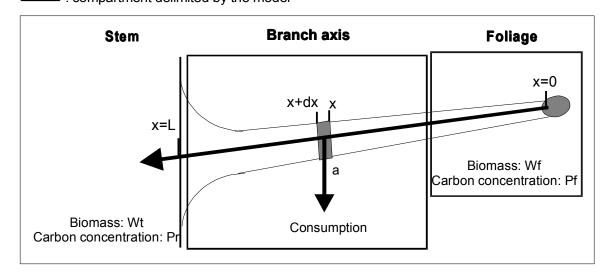


Table 1Abbreviations and symbols.

Symbol	Definition
LD	Low density grown tree
HD	High density grown tree
GU	Stem growth unit number (starting from 1= current year shoot to n=tree age down the tree). In the current year shoot branches are in the form of buds (branch age=0). Downward, branche age= GU-1
BGU	Branch growth unit (starting from 1= current year shoot to n= branch age at insertion on the stem)
LD521	Identification of the branch sampled in GU 521 of the LD tree (resp. HD tree).
HD518	
C	Branch area increment (mm²)
X	Distance from branch apex (m)
<u>L</u>	Branch length (m)

Material and methods

Material

Two trees were chosen in an experimental design, maintained by the INRA Nancy Growth and Yield Research team. The stand was located northeast from Nancy, on the Lorraine Plateau (44°44' N, 6°20' E, Altitude: 250 m a.s.l). In that region climate is mild and wet (Average monthly rainfall = $62.3 \text{ mm} \pm 6.76$, evenly distributed, with maximum in December. Mean air temperature = 9.4°C with minimum in January = 1.1° C and maximum in July = 17.79° C). This experiment, aiming at testing stand density and progeny effects on Norway Spruce growth and branchiness was described in Dreyfus (1990), Deleuze (1996), Vestøl et al. (1999). It was established in 1972. The planting stock was composed of 2 + 2 year old half-siblings. In the rectangular central zone, a planting density gradient was created by increasing planting density linearly along the longer dimension. A progeny mixing rate gradient was created along the smaller dimension by increasing the percentage of seedlings of one of the progenies. Around this central zone were the four buffer zones: 2 buffer zones each representing one extreme of the planting density (200 stems/ha and 10000 stems/ha) and containing a mix of both progenies from 0 to 100%.; 2 buffer zones, each containing one progeny planted at varying densities. The sampled trees were dominant trees, felled in the pure plantation zone containing the more vigorous progeny after Dreyfus (1990). They and their immediate neighbors were all half-siblings. The low density tree (« LD tree » in the following) was cut down in planting densities < 200 stems/ha, while the high density tree (« HD tree ») was chosen from planting densities > 8000 stems/ha.

Past height increments were located on the felled stems from the top down to the butt log. Each 3rd whorl, the thickest branch was cut out for measurements (Table 2). Only whorl branches were addressed by this study. Interwhorl branches and lammas shoots were not measured. When choosing the sampled branches, we tried to avoid injuries and forks. When it happened that no branch seemed healthy enough in the whorl, a supplementary one was looked for in the whorl under it. The crown was delimited downward by the first living branch (first branch met from the ground having at least one green lateral). This branch was included in the sample. Dead branches were not measured. In the laboratory, past branches primary growth was reconstituted by locating bud scale scars, as it had been done for the stem. Each growth unit along the branch axis, a disk was sawed out from the middle. Radial increments were measured on the disk, using a travelling stage microscope (accuracy: 1 / 100 mm). Measurements were made along the two radii of the branch vertical axis. The increments values analysed here are the geometric average of these two measurements.

Model description

The model is based on the carbon balance at the scale of a small axis transversal section (Figure 1, the thickness of the section is arbitrarily small). This section is crossed by an assimilate flux coming from the foliage compartment where these are produced. While assimilates cross the section, a share of the flux (symbolised as a) is diverted for the satisfaction of the branch supporting needs. Assimilates in excess move towards the branch basal end, where they are « lost » to the stem compartment. The flux driving force is the assimilate concentration gradient between foliage and basal compartments (difference Pf-Pr, Figure 1). The model also involves an abstract constant termed « resistance to the transfer ». As assimilate consumption results in a radial growth, the equation describing the variation of the assimilate concentration in the small section is coupled to a growth equation, which yields the system presented in Equation 1.

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\partial^2 P}{r \cdot \partial x^2} - a! \cdot x \cdot P \\ \partial R = a \cdot P \end{cases}$$
 (1.1)

$$\frac{\partial \mathbf{R}}{\partial t} = \frac{\mathbf{a} \cdot \mathbf{P}}{\rho} \tag{1.2}$$

P : Assimilate concentration in the section (KgC/KgDW)

t : simulation time step (any time unit)

x: distance along the branch (m)

r : resistance from the axis to the flux transfer (no units).

a: Proportion of the assimilates crossing the section diverted for the branch self-consumption (no units).

R: branch radius (mm)

 ρ : wood density (Kg/m³).

In this work, we shall not look forward to solving the whole system (Equation 1). Our measurements were not appropriate for that. We interest only in its first equation (1.1). Some of the solutions for it are axis taper models. Conditions at the limit are the axis end compartments carbon concentrations (Pf and Pr in Figure 1). Hypotheses on their variations in different growth conditions result into several axis taper equations (see Deleuze, 1996 for details). The ShX model (Equation 2) corresponded to the case in which assimilate concentrations at both axis ends would be held constant when the stem sink force increases.

(2)
$$C(x) = x \frac{Pr \cdot sinh(c \cdot x) + x \cdot Pf \cdot sinh[c \cdot (L - x)]}{sinh(c \cdot L)}$$

C(x): branch area increment (mm²) at a distance x (in m) from the apex.

L: branch length (m).

Pr. Pf. c: parameters to be estimated:

Pr, **Pf**: parameters related to carbon concentrations respectively at branch insertion on the stem and branch foliated end (Figure 1). Units are respectively Pf: no units; Pr: mm.

c (m⁻¹): Model Form parameter. This parameter has a more abstract meaning. It issues from a rearrangement and is the product of the consumption coefficient (coefficient a in Figure 1) by the resistance to the transfer (see below).

In Equation 2, three parameters had to be estimated. Thus, rings used for fitting the model were chosen so as to have at least 5 measurements, which excluded « disappearing rings » and rings produced by the branches at the beginning of their life (Table 2). Following Deleuze (1996), parameter c was fixed. The model was fitted by the global-local method. Two c averages were tested: c averaged for the whole tree or for each branch. The standard deviation of residuals was used for selecting the best fitting method.

Results

Preliminary remarks on perturbations of branches secondary growth

Two cases of reduced branch growth were observed in the sample. The first one seemed to relate to injuries. Branch past elongation's measurements and radial increments analysis showed that elongation and radial growth ceased in Branch HD11, after it had been broken in 1987, as in cases documented by Larson (1994).

In old branches, cross-dating showed that some annual area increments were missing from the branch base. Two situations were identified. In the example of branch LD21 (Figure 2) case 1 is for rings year area increments at branch tip, which did not reach branch base. It seems that as branch aged, the rings tended to retire gradually into branch apical sections. In Figure 2, case 2 is illustrated by year 1988 area increment: a discontinuous ring. Discontinuity is hard to prove. In general, the ring is produced but not visible (Larson, 1994). The possible causes for this phenomenon can be the fusion of two successive area increments: (i) fusion of the successive earlywoods (in that case, there is no latewood production), (ii) fusion of the successive latewoods, (iii) fusion of complete rings. On an other branch sample, microscopic observation showed that case 1 could occur (unpublished data). In this sample, the macroscopic observations did not permit to identify the cause of discontinuity.

Table 2

List of the growth units from which the thickest branch was sampled for area increments measurements. LD: tree sampled from the low density modality; HD tree sampled from the high density modality; Height: total height of stem, measured after felling; DBH: stem diamter over bark at height 1.30 $\,$ m; GU: number of the growth from which the thickest branch was cut out for area increments measurements (starting from 1= current year shoot in which branches were undebudded to n= tree age at tree base); Area increments: number of cross-section measured for yearly area increments; Number of rings: here the ring is the wood layer produced in a year by a branch main axis and of which the area was measured at each branch growth unit

Tree	Height (m)	DBH (cm)	GU sampled	Area increments	Number of rings
LD	12.6	29.1	5, 8, 11, 14, 18, 21	218	46
HD	9.1	5.8	5, 6, 8, 11, 14, 18	43	12

Figure 2Branch LD21 : example of perturbated radial gowth in an old branch.

X: Discontinuity: the concerned ring was found at all other positions except that indicated.
Radial growth years:

● ● ● 1987 □ □ □ □ 1988 □ □ □ □ 1989

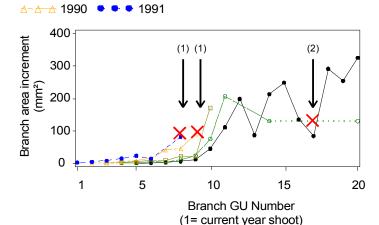


Table 3

HD tree, fitting of Equation 3. Parameters for each branch ring. Parameter c estimated GU: number of the stem growth unit to which the branch belonged; Year: year in which the branch ring was produced; c, Pr: parameters of Equation 3

GU	Year	Branch	c fitted	Standard	PR	Standard	RMSE (mm²)
		Age		Error c		Error Pr	
6	1990	5	0.84	0.52	133.98	7.48	7.49
6	1991	6	1.33	0.09	400.83	7.82	7.84
8	1989	6	1.69	0.28	145.96	9.24	9.25
8	1990	7	1.94	0.27	237.50	15.62	15.68
8	1991	8	1.00	0.16	367.67	18.79	19.17
11	1985	9	1.12	0.17	141.58	5.87	5.89
11	1986	10	0.99	0.14	179.76	8.04	8.13
11	1987	11	1.05	0.05	472.92	7.76	7.85
14	1981	4	1.50	0.44	95.81	10.44	10.49
14	1982	5	0.92	0.57	135.07	22.04	22.31
14	1983	6	0.72	0.30	140.45	13.05	13.33
14	1985	8	1.08	0.04	452.42	5.20	5.29

In old branches, we also noted that before ring production perturbations began, the rings featured a constriction towards their basal end: year area increments were maximum at a distance close to stem insertion and the decreased towards branch base. One such ring, produced in LD tree lower crown, is displayed in Figure 3.

Modelling ring shape

A single model could not handle all of the variability found in the sample. Some of the rings were conical-shaped: area increments at the branch base were several orders of magnitude higher than at the branch apex. On the contrary, in some other rings, area increments were more evenly distributed along the branch. Area increments at the branch apex were more important. Senescent rings were a last category, in which area increments in the apical part was more important than at the base, where it could even be 0. In conical-shaped rings, variance around Pf was high. These rings matched the null Pf situation described in Deleuze (1996). Fitting ShX with Pf = 0 yielded Equation 3.

(3)
$$C(x) = \frac{Pr \cdot sinh(c \cdot x)}{sinh(c \cdot L)}$$

Equation 3 also differed from ShX by an x^2 factor. The sample was then divided into two lots of rings, according the importance of area increments at branch apex, compared to branch base. For a better understanding, the model fitting is detailed for each tree in the following.

In that tree, the branches ring production clearly oscillated between both models. The situation depended on the branch location in the crown: upper crown (GU8 and GU11) or lower crown (GU14 and GU18). Upper growth units, featured rings with a significant wood accumulation at the branch apex (Figure 3). Consequently, in GU8 and GU11, the ShX model outperformed Equation 3. Conical-shaped rings were found in the lower branches (GU14 and GU18). But in those branches assimilates accumulation pattern changed a few years before the tree felling (Figure 3). Early rings featured the conical-shape found in upper branches with important assimilates accumulation in the basal swell, whereas the last years, accumulation was higher more distally in the branch, outside the basal swell. Examples from GU14 provide an illustration of that kind of transition (Figure 3), with the corresponding models and fitting statistics.

The high density tree (« HD tree »)

Under the criterion of residual variance minimization, Equation 3 outperformed ShX for all of the studied rings. Parameter c could feature high variance (Table 3). It was fixed to its average for each branch (Figure 4). Other possible solutions were investigated. As we needed a minimum number of points for fitting the models, the studied rings represented only the most recently produced ones and a short sequence in the branch life. Possible trends of c with branch age may then have been concealed. Comparisons of the c values from one branch to the other were difficult to interpret. For example, t tests of the differences from one height in the tree to the other showed that GU8 and GU14 differed at 5 % significance. This told us few about possible c trends, since these positions in the bole represented respectively the highest and lowest c values. On the other hand, a loose relation existed between parameter c and tree age (p>0.0001, RMSE= 0.325 m⁻¹). Then, other possible solutions could have been: (i) fitting of the model, with all of the branches sharing their c parameter (in that case the value would have been 1.18 m⁻¹ ± 0.36), (ii) Establishing a relation between c and tree age. The latter possibility was discarded, considering that with so few values the relation of c with tree age should be confirmed. As for its part the former solution yielded increased variance for GU8. Those two solution yielding unsatisfactory results, we finally fitted the model with one c value for each branch (Figure 4).

Figure 3

L: branch length(m).

Low density tree : branch area increments C(x), at two positions in the crown. Corresponding fits and residual standard deviations. +: observed values; +: predicted values; +: Distance from the branch tip(m)

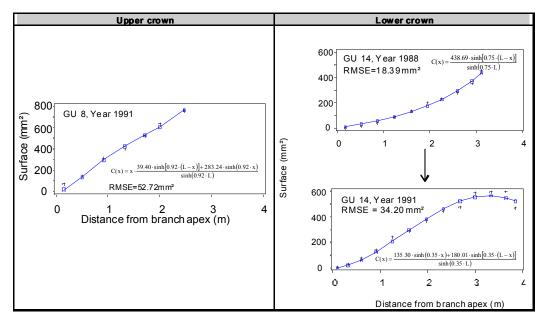


Figure 4

Average c values, computed from Table 4 and used for fitting Equation3. One average for each branch.

1.6

1.4

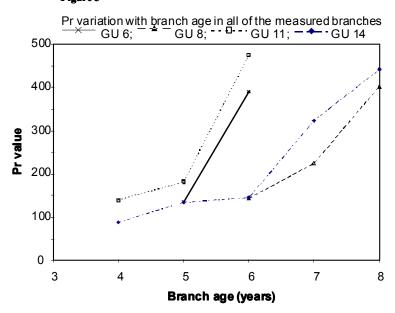
1.2

1.2

1.4

Growth Unit Number from tree apex

Figure 5



Once c fixed the model was fitted and Pr variations examined (Figure 5). Important Pr values at the beginning of the sequence translated the fact that the branches were highly conical when they were young. The branch conicity tended to increase with branch age at all heights in the tree as seen with Pr increase. All of the rings were not produced at contemporaneous periods, which makes the interpretation difficult. However, we noted that a threshold seemed to exist and that the magnitude of this change was approximately the same in all of the branches.

Discussion

The purpose of this study was to test the possibility of an extension to branches of Deleuze (1996) stem growth model. To answer that question, two points should be made clear: (i) is the taper equation adapted for branches? (ii) the parameters obtained are they solutions of the theoretical model? In case the latter point yields a negative answer, it would imply that ShX model should simply be considered as a good taper equation. Actually, reporting the branch parameters into the complete system would require measurements of biomass variations. Hence, point (ii) can not be examined in this work. We must restrict to a qualitative assessment of the model consistency.

In the theoretical diffusion model, conical rings should be found in axis with important assimilate losses at their base. Applied to the branches, the model predicts that conical-shaped rings should be found in branches exporting to the stem at high rates. In our sample, conical-shaped rings were mostly found in the HD tree, for which they were the most common assimilate accumulation pattern. It is known that harvest index increases in trees under high competition pressure or grown in high density stands (Kellomäki, 1986 for *Pinus sylvestris*). From this point of view the model is consistent and agrees with observed facts. On the other hand, a problem is that the diffusion model considers that assimilates mobility is caused by the concentration differences between axes ends: Pf-Pr. We found that Pf = 0. In branches, the number of available points is critically less than in stems. This may then confuse the fitting. However, area increments at the branches apices were actually very small in comparison with the values measured at the branch base. With Pf = 0, the diffusion gradient should reverse and exportation should not be maintained. Here we detect a discrepancy between our observations and the theoretical underlying ecophysiological frame. This discrepancy might be explained by the sink force exerted by the stem on branches.

Another question concerns the consumption function. Equation 3 differed from ShX model by an x^2 factor. The ShX model came from the underlying diffusion model: given an assimilate concentration P in a phloem section at a distance x from the branch apex, the share diverted by the branch for its own needs is a'x, so that the theoretical area increment is CO(x) = a'x P. For the HD tree, we found a much smaller value: $C(x) = CO(x) / x^2$. Actually, the ShX model was one of the several reparameterizations proposed by Deleuze (1996), for the solutions of Equation 1. Among the different solutions similar differences could be found. This indicates that further studies should carefully examine the form of the consumption function for branches.

Having only a few points for each branch radial area increment, we could not qualify clearly the c parameter variation pattern. Future samples should aim at increasing the number of sampled branches. According to Reynolds (1999, Pers. Comm.), the consequences of microclimatic variations within a crown is that maximum branch growth is observed under tree top, not at tree top. Top branches, exposed to open light, are repressed by an important evapotranspiration. Branches located immediately under them benefit simultaneously from a sufficient light quantity and from a protection against evapotranspiration provided by the leaves cover above them. The c variation pattern found in the HD tree and featured in Figure 4 suggests that c would match that trend: branches consumption would be maximised in the whorls under tree top. It seems then that the causes of c variations should be looked for in the canopy microclimate descriptors.

From this study, it appears that the ShX model may be extended to branches accumulating assimilates in their axis: (i) senescent branches not exporting anymore, (ii) upper crown branches. Departing from the model and the theoretical frame should be awaited when the stem sink force becomes important. These results must be considered with respect to the limits imposed by the sample:

- extreme growth situations
- young trees in their active growth phase
- perturbations in branch growth: branches LD21 (too perturbed to discern any model) and LD18 were formed by the tree at the ages 5 and 8, *i.e.* 1 and 3 years after the stand plantation. It is most probable that they have suffered from the transplantation shock

Though the data examined were useful to gain a first insight into branch growth, we consider that it is not possible to infer the behaviour of older forest trees from them. Producing a more complex model, that would explicit the stem sink effects and the changes in the branch consumption function likely to occur in a stressed tree is tempting, but may be done at the expense of model applicability. More data should be examined, in order to determine, in which conditions the stem sink strength becomes too important for the assimilate movement to be modelled by a diffusion process and the extent to which the model consumption function should be accommodated for branches.

The pertinence of a model modification should also be evaluated for senescent branches. Our observations showed that in branches located at crown base or close to it, the radial area increment pattern differed from the other identified patterns, by the presence of a constriction before stem connection (Figure 2). In senescent branches the vascular connection to the stem is interrupted by a disruption ring (Maguire & Hann 1987, Colin 1992, Deleuze 1996, Vestøl et al. 1999). Was this constriction a phenomenon appearing before the production of the disruption ring, a manifestation of the branch inability to transfer assimilates in excess to the stem? This would introduce a new configuration not accounted for in the theoretical model. Only two kinds of assimilate concentrations variations were considered for stems (Deleuze 1996): (i) concentrations at both extremities is maintained constant whichever the demand; (ii) concentrations at both axis ends vary with the demand. Senescent branches are a third case in which concentrations at the basal end would vary only in function of the branch production and consumption, no demand being exerted on that pool anymore. For stems, the analogous would the disruption of the connection with the roots. As this would lead to the tree death, this case had not to be accounted for in theoretical frame. Branches differ from the stem in that they survive a while after having lost their basal connection. As our other observations, phenomena in senescent branches should also be verified, since it is known that branch mortality processes in a tree grown in so low densities markedly differ from those observed in forest conditions.

Conclusion

In this study, two contrasted tree growths were observed: a stressed tree and a tree grown at a very low density. Branch carbon accumulation patterns presented some similarities with the phenomena reported for stems. As a consequence the diffusion model may partly hold for the branches. The cases in which it did not seem to hold involved stressed trees branches and senescent branches, not exporting to the stem anymore. In the former case, the stem sink having become too powerful, the approximation of the physiological mechanisms contained in the diffusion model may not be valid anymore. In the latter case, the variations of assimilate concentrations in the axis may correspond to a configuration not handled by the original model. We also suspect in both cases that the linear form of the consumption function in the original model may not be the most adequate..

The growth conditions studied were extreme in comparison with forest trees. Thus it should be determined if the configurations observed here are particular to those growth conditions or if they are also found in forest trees. If they are, some changes in the model will be required to adapt it to branches. At last, it seems clearly that the tree condition has some impact on branch growth. In the couple stem-branch, this preliminary study focused only on the branch side. But our aim is to investigate the correlation between stem and branch development. Our next work will then address trees from the same stand but sampled from density values closer to forest standards and for which stem and branch analysis were carried on simultaneously.

Acknowledgements

Ring measurements for this study were performed by D.Rittié (ENGREF, Forest Systems Dynamic Research Team).

We would like to express our gratefulness to Pr Jean-François Dhôte (ENGREF Nancy) who reviewed the manuscript and to François Houllier for his suggestions.

References

Courbaud B. 1997. Modélisation de l'éclairement et de la croissance de l'Epicéa (*Picea abies* (L.)Karst.) en forêt irrégulière de montagne. PhD Report, Lyon I University, 244pp

Deleuze C. 1996. Pour une dendrométrie fonctionnelle : Essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. PhD Report. Université Claude Bernard Lyon I, ENGREF Nancy. 305pp

Dyer M.E., Burkhart H.E. 1987. Compatible crown ratio and crown height models. Can. J. For. Res. 17: 572-574

Dreyfus P. 1990. Interaction génotype, densité et compétition dans un dispositif clinal d'Epicéas sommuns. Annales des Sciences Forestières 47: 1-16

Gava M. 1973. Durata existentei ramurilor principale la molid si mersul cresterii lor în grossime (Norway Spruce whorl branches life duration and the processes of radial growth, in Roumanian). Revista padurilor 88: 531-533

Kellomäki S. 1986. A model of the relationship between branch number and biomass in *Pinus sylvestris* crowns and the effect of crown shape and stand density on branch and stem biomass. Scandinavian Journal of Forest Research 1: 455-472

Krause C. 1992. Ganzbaumanalyse von Eiche, Kiefer, und Fichte mit dendroökologischen Methoden. Unter besondere Berücksichtigung von Klima- Wachstums-Beziehungen und Weiserjahren. PhD Report, Universität Hamburg, 163pp

Mäkinen H. 1999. Effects of stand density on radial growth of branches of Scots Pine in Southern and Central Finland. Can. J. For. Res. 29: 1216-1224

Mäkinen H., Colin F. 1999. Predicting the number, death and self-pruning of branches in Scots Pine. Can. J. For. Res. 29: 1225-1236

Méredieu C., Colin F., Hervé J-C. 1998. Modelling branchiness of Corsican pine with mixed-effect models (*Pinus nigra* Arnold. ssp. *Laricio* (Poiret) Maire). Annals of Forestry Science 55: 359-374

Ritchie M.W., Hann D.W. 1987. Equations for predicting height to crown base for fourteen tree species in Southwest Oregon. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Research Paper 50: 1-14

Samson M., Bindzi I., Kamoso L.M. 1996. Représentation mathématique des nœuds dans le tronc des arbres. Canadian Journal of Forest Research 26: 159-165

Uusitalo J., Kivinen V.P. 1998. Constructing bivariate dbh/dead branch height distribution of Pines for use in sawing. Scandinavian Journal of Forest Research 13: 509-514

Salas-González R., Houllier F., Lemoine B., Pignard G. 2001. Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to Pinus pinaster Ait. in southwestern France. Annals of Forestry Science 58: 785-802

Vestøl G.I., Colin F., Loubère M. 1999. Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter in *Picea abies*. Scandinavian Journal of Forest Research 14: 470-480

6.2.2.1.2.Corrélation entre la croissance radiale de la tige et celle des branches verticillaires

6.2.2.1.2.1.Relations branches-tige vues du côté de la tige

L'échantillon, dont nous allons analyser les branches, est formé de deux arbres de 31 ans depuis la plantation, désignés 126 et 757, échantillonnés dans le peuplement 35 (Tableau 4), également utilisé par Deleuze (1996) pour mettre au point le modèle ShX. Dans le but d'analyser simultanément la croissance radiale de la branche et celle de la tige, nous avons procédé à une analyse de tige et à une analyse de branche. Les aspects de l'analyse de la branche et de sa corrélation avec la croissance de la tige feront l'objet du paragraphe suivant. Ici nous présenterons les résultats de l'analyse de tige et leur interprétation. Etant donné que ce travail tourne autour du modèle de Deleuze (1996), il nous a en effet semblé important de situer ces arbres par rapport à leurs demi-frères qui ont servi à la construction du modèle. D'autre part, le paragraphe précédent nous ayant donné un premier aperçu de schémas de répartition des assimilats dans une branche, la question se pose de savoir si les particularités observées peuvent éventuellement se retrouver dans la tige.

L'analyse de tige a été conduite à partir d'un disque prélevé au milieu de chaque unité de croissance de la tige, depuis l'apex de la tige jusqu'au sol. Ce n'est malheureusement qu'après l'abattage, qu'il est apparu que l'arbre 126 avait fourché, la fourche comportant deux brins. Nous avons considéré comme tige, le plus gros des deux, d'où nous avons prélevé les branches. Dans cette partie, seuls les cernes de ce brin sont examinés. Sur chaque rondelle, les accroissements radiaux ont été mesurés de la moelle à l'écorce le long de 4 rayons perpendiculaires, avec un appareil Ecklund (précision de 1 / 10ème de mm). L'accroissement radial annuel a été calculé comme pour les branches, comme la moyenne géométrique des 4 mesures. Le modèle ShX est rappelé dans l'Équation 27, tel qu'il a été établi pour la tige (Deleuze 1996) :

Équation 27

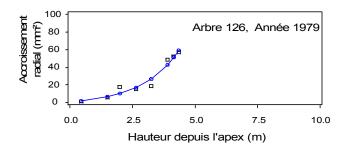
$$C(x) = x \cdot \frac{\Pr \cdot \sinh(c \cdot x) + x \cdot \Pr \cdot \sinh[c \cdot (H - x)]}{\sinh(c \cdot H)}$$

où **Pr**, **Pf** et **c** sont les paramètres que l'on cherche à estimer, **x** la hauteur depuis le sol, **C** l'accroissement radial de la tige à la hauteur **x**, **H** la hauteur de la tige

Lors de l'ajustement initial de ce modèle par Deleuze (1996), le paramètre c de l'Équation 27 avait été fixé à la valeur 0,3. Dans cet échantillon, une tendance claire étant apparue pour le paramètre c (Figure 78), celui-ci n'a pas été fixé et a été réajusté pour chaque cerne.

Comme pour les branches exposées au § 6.2.2.1.1 ci-dessus, les premiers ajustements du modèle ont montré que pour certains cernes produits durant les premières périodes de la croissance de la tige, le paramètre Pf n'était pas significativement différent de 0. Nous avons ainsi été conduits distinguer 2 périodes dans la vie des arbres : phase juvénile et phase adulte. La différence entre ces deux périodes est plus marquée pour l'arbre 126 que pour l'arbre 757. Pf est la surface du cerne à l'apex de la tige. La Figure 77 montre un cerne pour lequel ce paramètre vaut effectivement 0. Dans l'arbre 126, tous les cernes produits avant 1984 sont de ce type. En ce qui concerne l'arbre 757, de tels cernes n'apparaissent que jusqu'en 1980. Avant 1980, Pf n'est pas toujours nul (cernes 1977 et 1981, Figure 78). Néanmoins, pour comparer les deux arbres, nous considérerons que la phase adulte commence à partir de 1984.

Figure 77Cerne juvénile de l'arbre 126.



Afin de comparer nos arbres avec ceux de Deleuze (1996), on a calculé les valeurs moyennes du paramètre c pour chaque arbre, pour les cernes produits entre 1984 et 1999. Dans le Tableau 43, on constate que le paramètre c a une valeur moyenne plus élevée pour l'arbre 126 que pour le 757 (p < 0,05). Dans le Tableau 43, la valeur pour l'arbre 757 est très proche de celle trouvée par Deleuze (1996), tandis que celle pour l'arbre 126 (celui des deux qui a subi une rupture de cime) est nettement supérieure. La valeur de ce paramètre décroît avec l'âge de l'arbre dans les deux cas :

Arbre 126 :
$$c = -8,56 \cdot 10^{-3} \cdot Age + 6,08 \cdot 10^{-1}$$
 ;
Arbre 757 : $c = -8,56 \cdot 10^{-3} \cdot Age + 5,43 \cdot 10^{-1}$

Tableau 43

Statistiques du paramètre c pour chacun des deux arbres. Phase adulte : cernes produits entre 1984 et 1999.

Paramètre c	Arbre 126	Arbre 757
Moyenne	0,41	0,34
Ecart-type	0,06	0,04

Par contre, il y a plus d'homogénéité entre les tiges des arbres 126 et 757 (Figure 78) du point de vue des paramètres Pr (pool de carbone échangeable avec les racines) et Pf (pool de carbone à la base du houppier, échangeable entre le houppier et la tige). Pf et Pr ont un maximum à 19 ans, puis décroissent avec l'âge, dans les deux arbres.

Figure 78

Evolution des paramètres du modèle ShX, ajusté sur les cernes de la tige produits après 1984. ◆ : Arbre 126. ■ : Arbre 757.

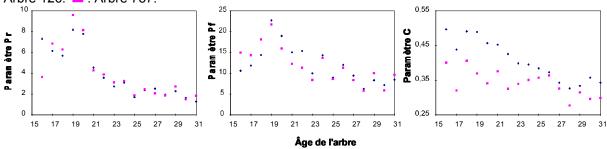


Figure 79

Arbre 757 : cernes produits par la tige à divers âges et ajustements correspondants du modèle ShX (Équation 27). Paramètres : cf.

□ □ □ : observations ; □ □ □ : Valeurs prédites par l'Équation 27.

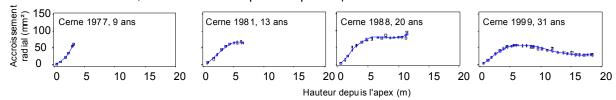


Tableau 44Paramètres des ajustements exposés à la Figure 79.

Paramètres	Estimation	Ecart-type	
	Cerne 1977		
PR	24,54	1,66	
PF	7,51	2,82	
С	0,46	0,13	
	Cerne	1981	
PR	7,72	0,95	
PF	10,73	1,90	
С	0,29	0,06	
	Cerne 1988		
PR	8,16	0,51	
PF	15,99	1,29	
С	0,34	0,01	
	Cerne 1999		
PR	1,83	0,15	
PF	9,64	0,46	
С	0,30	0,01	

Les deux arbres sont assez homogènes du point de vue des paramètres Pf et Pr. C'est pour le paramètre c qu'on note des différences entre eux et par rapport à l'échantillon de Deleuze (1996). Les valeurs moyennes, que nous avons calculées (Tableau 43) sont proches de la valeur de 0,3 de Deleuze (1996). Par contre, le modèle n'a pas été ajusté avec un c moyen. Toutefois, Deleuze (1996) avait considéré qu'elle ne disposait pas de suffisamment de points pour ajuster les variations de ce paramètre. Il est possible qu'en étudiant des arbres plus âgés, la tendance ait été plus facile à mettre en évidence. Il existe une différence significative entre les deux arbres pour ce paramètre. Le paramètre c étant relié à la consommation de la tige, on peut se demander si la rupture d'apex de l'arbre 126 ne peut pas être la cause de cette différence.

Il est intéressant de constater que l'un des types de variation de l'accroissement radial annuel identifié pour les branches se retrouve dans la tige. C'est le type que nous avons appelé « cerne conique » au § 6.2.2.1.1, caractérisé par Pf = 0, identifié principalement dans l'arbre issu d'une forte densité de plantation et soumis à un stress de compétition (« *HD tree* »). Dans les arbres 126 et 757, ce type de cerne a été produit dans la phase de croissance de la tige que nous avons appelée « juvénile », c'est à dire la phase d'établissement de l'arbre.

6.2.2.1.2.2.Relations branche-tige : corrélation au pas de temps annuel entre la branche et la tige

<u>Distribution of cross-sectional wood area increments along the main axis of Norway Spruce (Picea abies) whorl branches and its relationships with tree age, stem height and diameter</u>

Article à soumettre

Michel Loubère, Michael Drexhage

Michel Loubère: UMR LERFOB, Growth and Yield Research Team, INRA Nancy

e-mail: loubere@nancy.inra.fr Phone: (33)3 83 39 40 41

Michael Drexhage: UMR LERFOB, Growth and Yield Research Team, INRA Nancy

e-mail: drexhage@nancy.inra.fr Phone: (33)3 83 39 40 42

Summary

The distribution of cross-sectional area increments in the main axis of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) whorl branches was observed and its relation with stem variables investigated. Two 31-year-old half-sib trees chosen for their identical heights were felled from an experimental stand. Every second whorl, starting from the tree top down to crown base, the thickest branch was cut out for measurements. Radial increments were measured on one disk taken from every branch growth unit from the branch insertion on the stem to its apex. A stem analysis was carried out. Cross-sectional area increments distributions in the branch axes could be classified into four main categories: (i) important wood accumulation in the branch axis; (ii) low wood accumulation in the branch axis, high accumulation at branch insertion on the stem; (iii) cross-sectional area increment maximal before the point of insertion on the stem and dropping towards branch base; (iv) senescent branch in which assimilates do not reach the base. A statistical model was fitted and a significant relationship was found between branch cross-sectional area increments, distance between the branch and stem apex, stem average radial increments measured at 1 m above the ground. The parameters of this relationship varied from one tree to the other.

Keywords: Norway Spruce, cross-sectional area increment, whorl branches, branch-stem relationships

Résumé

On a observé la distribution des accroissements radiaux dans l'axe principal des branches verticillaires d'Epicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.) et essayé d'établir une relation statistique entre les paramètres de cette distribution et les variables décrivant la tige. Dans un dispositif expérimental, on a choisi 2 arbres, demi-frères, âgés de 31 ans. Tous les deux verticilles, depuis l'apex de la tige jusqu'à la base du houppier, on a prélevé la branche verticillaire ayant le plus grand diamètre à la base. Les accroissements radiaux ont été mesurés sur des disques prélevés au milieu de chaque accroissement en longueur annuel de la branche, de l'apex de la branche à son insertion sur la tige. Une analyse de tige a parallèlement été effectuée. Quatre types de distributions des accroissements radiaux dans l'axe de la branche ont été observés : (i) accroissements radiaux importants dans l'axe de la branche ; (ii) accroissements radiaux faibles dans tout l'axe, importants à l'insertion de la branche sur la tige ; (iii) accroissements radiaux maximaux avant l'insertion sur la tige et décroissant vers la base de la branche ; (iv) branches sénescentes où les assimilats n'atteignent plus la base. Un modèle statistique a été ajusté aux données d'accroissements radiaux des branches. Une relation statistique significative a été trouvée entre les paramètres de ce modèle, la distance de la branche à l'apex de la tige, l'accroissement radial moyen de la tige mesuré à 1 m depuis le sol. Cette relation est différente entre les deux arbres.

Mots-Clefs: Epicéa commun, accroissement radial, branches verticillaire, relation branche-tige

Introduction

Branch basal diameter is a key parameter for evaluating knottiness. In complex models that relate wood properties, like density or knottiness, to growth conditions, it is an output of branchiness submodels and is input into wood quality submodels (Houllier et al. 1995). Controlling the stability and accuracy of this estimate is important for limiting error propagation in the model chain. The definition of branch basal diameter, used in previous wood quality studies, that relied on non-destructive assessment (Loubère et al. 2003, Daquitaine 2003, Loubère & Colin 1999, Vestøl et al. 1999, Houllier et al. 1995, Leban 1995, Houllier et al. 1993, Leban et al 1992, Colin 1992) is the following: it is measured over bark, outside branch swell, perpendicularly to the branch axis, in two orthogonal directions. These measurements are easy to obtain for a living branch, but are more problematic for dead branches. The latter do not evolve anymore and retain the morphological characteristics of the age, they had reached before dying. At this time, their basal diameter correlated to stem height and diameter at breast height as demonstrated by Loubère et al. (2003) for Norway Spruce living branches. But several years later, when we want to measure the tree dead branches an unknown portion of the branch axis has been embedded in the stem. The basal diameter measured on the visible portion of the branch axis correlates only weakly to stem height and diameter. Thus, while statistical models of the distribution of living branches diameters proved quite stable (Loubère et al. 2003), those addressing dead branches suffer from prediction errors that are difficult to handle and are unstable (Loubère & Colin 1999). The difficulty of modelling dead branches diameter is a serious limit to wood quality simulators.

For a tree aged n years from plantation, observed at time y and a given branch in this tree that died at time y_d ($y_d < y$), we try to evaluate Db_y : the diameter of the visible portion of this branch axis according to our protocol. For this, we would like to start from Db_{y_d} (diameter of the branch the last year of its life), which can be obtained from the stable relationship identified by Loubère *et al.* (2003) between living branch diameter, stem height (Ht_{y_d}) and stem diameter at breast height (DBH_{y_d}). Db_y can be obtained from Db_{y_d} by computing branch axis taper and stem area increment between times y_d and y. In this work, we will present a solution for computing branch axis taper.

Branches are conical axes that develop a basal swell. Under a geometrical point of view, this situation resembles that of stems, which develop a butt log. In order to finely describe branches axis, we chose a model initially design to handle the consequences of the butt log for stem taper (Deleuze & Houllier 2002). The final branch taper model is meant to have a practical use in the field of wood quality assessment. As said above, many such models use a tree description relying on non-destructive measurements. To stay in compatibility with those systems we will try to introduce an additional constraint on the modeling work: the branch taper model should use stem height and diameter as inputs (Houllier et al. 1995, Colin 1992). But it is not obvious that there exists a statistical correlation between cross-sectional area distribution in branch axis and stem height and diameter. Few works addressed that topics, most of them rather focused on cross-sectional area increments measured at branch base. Though they effectively showed the existence of a significant statistical correlation with stem height and radial increments (Mäkinen 1999 for Pinus sylvestris L.) or that stem radial increments produced in characteristic years could be found in branches (Krause 1992 for Picea abies (L.) Karst.), this does not permit to suspect that cross-sectional area increments distribution in the branch axis correlates to stem height or radial increments. A model of cross-sectional area increments distribution in the branch axis was produced by Gavrikov (1996), but was a branch-level model that did not explore the statistical relationships between the distribution parameters and stem or site variables.

The sampling of trees for the improvement of a stem growth process-based model gave us an opportunity to test this project on a limited sample, with the aim of: (i) determining the distribution of wood area increments along the branch main axis and (ii) determining whether a model compatible with our simulation system can fit this distribution.

Material and methods

Material

For this study, we used two 31 year old Norway Spruces, identified here after as tree 126 and 757. They were grown on an experimental plot located near Nancy, France (44°44′ N, 6°20′ E, Altitude = 250 m a.s.l). Average monthly rainfall (± standard deviation) is 62.3 mm ± 6.76, evenly distributed over the year. Mean air temperature is 9.4°C with a minimum in January of 1.1°C and a maximum in July of 17.8°C (Data source: MétéoFrance, averages for period 1989-1999). A detailed description of this experimental design is given in Deleuze & Houllier (2002), Vestøl *et al.* (1999), Deleuze *et al.* (1996) and Dreyfus (1990). This density and progeny trial was planted in 1972 with 2 + 2 half-siblings from two progenies, in varying mixture. Density and progeny effects, not being the subject of this work, were filtered. Our experimental trees and their neighbouring competitors all belonged to the same progeny and local stand density was the same around each sample tree (2000 stems/ha). Tree 126 had forked at a height of 12.5 m above the ground (= GU12). Branch and stem measurements were carried on the fork thicker branch.

The following tree and crown descriptors were recorded and their value is displayed in Table 1: Stem Total height (noted Ht(1999), in meters, measured after felling to the nearest centimeter), height to the first living branch (HFLB in meters from the ground) and height to the first dead branch appearing on the stem (HFDB in meters from the ground, no diameter constraint on the branch). Stem growth units (GU) were defined by the position of apical bud scales scars. Annual height increment (dHt) were computed from those data. For each tree, 32 discs were sawed out of the middle part of each GU for stem analysis. Stem area increments (dR) were measured with a travelling stage microscope in four perpendicular directions. For each year y and each height h (in meters from the ground), we computed the stem average radial increment LCm(h,y) and stem underbark

diameter D(h,y). Stem average radial increment was $LCm(h,y) = \frac{1}{Age(h,y)} \sum_{ca=1}^{Age(h,y)} dR(h,ca)$, where ca is the

cambial age, Age(h,y) is the age of the cross-section, the year y at height h. Stem underbark diameter was $D(h,y) = 2 \cdot \sum_{ca=1}^{Age(h,y)} dR(h,ca)$, with the same notations as for LCm(h,y). The data file consisted in 499 values of

LCm(h,y) and D(h,y). We took D(1,y) as stem basal diameter, which will be referred to as D100(y) in the following. D100(1999), the stem basal diameter value at tree felling, is displayed in Table 1. Knowing past height and radial increments, we could compute a stem taper value at each age y of the stem as $HD100(y) = \frac{[Ht(y)-100]}{D100(y)}$ (25 values for tree 126, 26 for tree 757).

The branch sampling concerned 13 branches for the two trees. Every second growth unit starting from the tree top, one branch was cut out. In order to minimize measurements problems, we chose the thickest one. Since we were also interested in the branch swell, the sawcut was made as close as possible to the stem. Branch axis analysis followed a protocol similar to the one applied for stem analysis. We measured branch length increments along the main axis by locating apical bud scale scars. As it happened in this sample, branches can stop elongating at a time in their life (Wilson 1989). To establish precisely when the length increment was produced, it was necessary to compare with the ring widths analysis. Branch cross-sectional area increments were measured from transversal cuts in the middle of every growth unit of the branch main axis from the terminal shoot down to the branch insertion on the stem (Figure 1).

Branch data are displayed in Table 2. The selected trees having grown similarly in height, branch insertions for the two samples from each GU were near. Under the label « Last Length Increment » is reported the last year in which the branch main axis had produced a shoot: 4 branches either had lost their main axis leader shoot by accident or had stopped elongating. Under the label « Last radial increment » is reported the last year in which a cross-sectional area increment was observed in the disk sawn from the branch base. The comparison with elongation data shows that: in 2 branches, secondary growth at base was still observed after the loss the terminal shoot (126U10 and 126U12, Table 2); in 1 branch, secondary growth at base and elongation ceased the same year (757U8); in 2 branches, elongation continued after the end of secondary growth at base (757U12 and 757U14).

In the following, the dependent variable will be branches cross-sectional yearly area increment, C(x), where x is the distance from branch tip in meters. It was computed from ring widths measured with a travelling stage microscope (accuracy: 0.1 mm) along four perpendicular radii starting from the longest radius (Figure 1). For growth year y, branch underbark radius $R_y(x)$ (in millimetres, Figure 1) was the geometric average of the four

measurements and the transversal section area (in mm²) was $S_{\gamma}(x) = 4\pi \cdot \left[R_{\gamma}(x)\right]^2$. $C_{\gamma}(x)$ were calculated as differences between successive S values: $C_{\gamma}(x) = S_{\gamma}(x) - S_{\gamma-1}(x)$. Sometimes branch radial growth was so reduced, that the year y growth ring had produced no latewood and consisted in a single earlywood cell layer, at some places around the measurement disk (Krause 1992). Year y + 1 earlywood cells were produced upon the observed ring cells, so that the two rings appeared as confounded and the year y ring as discontinuous (case illustrated in Larson 1994). Annual increments were then cross-dated between the four radii measured from a cross-section and between cross-sections. At the point where a ring was discontinuous, it was affected a 0 width value in our data (meaning « width < measurement accuracy »). This measurement was not involved in the computation of $R_{\gamma}(x)$. Figure 2 shows the kind of data obtained for one branch sampled from GU10 of tree 126. The complete data set consisted in 391 cross-sectional branch area measurements.

Table 2 Sampled branches characteristics.

GU: stem growth unit on which the branch was inserted. **Insertion height**: height of the stem growth measured from the ground at the level of GU apical bud scale scar. **Last Length increment**: year in which the branch main axis current leader shoot was produced. **Last radial increment**: year in which the last cross-sectionnal area increment was produced in the measurement disk cut at branch insertion on the stem. **Length**: branch length. **Basal diameter**: branch axis under-bark diameter measured at insertion on the stem

Tree	GU	Insertion height (m)	Last Length Increment	Last radial increment	Length (m)	Basal Diameter (cm)
126	2	18.3	1999	1999	1.0	0.42
126	4	17.7	1999	1999	1.6	0.91
126	6	16.4	1999	1999	1.6	1.27
126	8	15.4	1999	1999	1.6	1.20
126	10	14.4	1996	1998	1.8	1.50
126	12	12.9	1997	1998	2.1	1.40
757	2	18.7	1999	1999	1.3	0.35
757	4	17.4	1999	1999	1.7	1.20
757	6	15.8	1999	1999	1.7	1.93
757	8	14.6	1998	1998	2.1	2.07
757	10	13.7	1999	1999	2.4	1.66
757	12	12.2	1999	1998	2.6	1.85
757	14	10.7	1998	1991	2.9	1.77

The taper equation

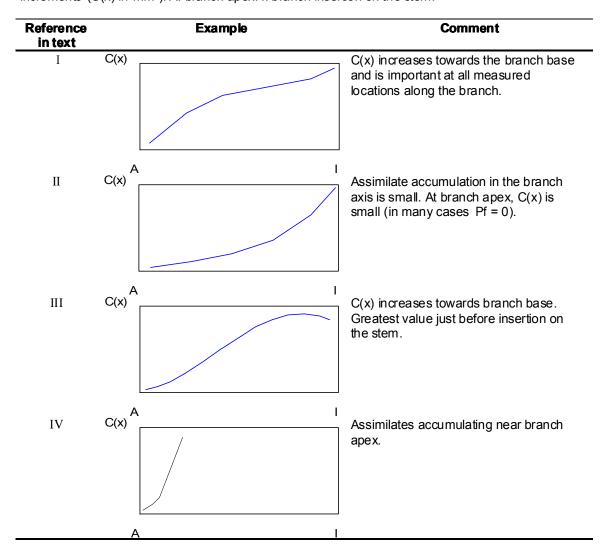
The original version of Equation [1] (« ShX model ») was exposed in Deleuze & Houllier (2002) and the theoretical process-based model from which it derived in Deleuze & Houllier (1997):

$$\textbf{[1]} \qquad C_{ijk}(x,y) = x_{ijk}(y) \cdot \frac{\text{Pr}_{jk}(y) \cdot \text{sinh} \Big[x_{ijk}(y) \Big] + x_{ijk}(y) \cdot \text{Pf}_{jk}(y) \cdot \text{sinh} \Big[c_{jk}(y) \cdot \Big(L_{jk}(y) - x_{ijk}(y) \Big) \Big]}{\text{sinh} \Big[c_{jk}(y) \cdot L_{jk}(y) \Big]}$$

Table 3

Illustrated summary of the branch ring shapes observed.

Horizontal axis: distance from branch tip (x in cm). Vertical axis: Cross-sectionnal area increments $(C(x) \text{ in } mm^2)$. A: branch apex. I: branch insertion on the stem.



where i is the branch growth unit index, j the branch, k the tree from which branch j was sampled, y the year in which cross-sectional area increment $C_{ijk}(x,y)$ (in mm²) was produced, $X_{ijk}(y)$ (in meters) is the distance between the i-ieth growth unit of the j-ieth branch sampled from tree k and branch tip in year y, $L_{jk}(y)$ (in meters) is the axis length of branch j from tree k in year y. $Pr_{jk}(y)$, $Pr_{jk}(y)$, $C_{jk}(y)$ are the parameters to be estimated for each year y of branch j in tree k. In Deleuze &Houllier (1997), $Pr_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ are used to compute the carbon concentrations respectively at basal and foliated ends of the axis ($Pr_{jk}(y)$: no unit; $Pr_{jk}(y)$: mm). In our context, they represent the quantity of wood matter accumulating at branch j ends in year y, measured by the cross-sectional area of the section. Our estimates can not be directly compared to those in Deleuze & Houllier (2002), since the original « ShX » model was fitted to stem area increments in cm². Parameter $C_{jk}(y)$ (in m²¹) is a form parameter that can not be identified to any biological constant. With three unknown parameters, Equation 1 was fitted only to rings aged > 5 years. Thus, branches from GU2 and GU4 were not included in the fitting. This first step resulted in 36 fittings of the model, one for each branch ring, obtained by means of a non linear least-squares Marquardt algorithm (Proc NLIN ©SAS, Release 6.12). Deleuze & Houllier (2002) emphasized on the high correlation between $Pr_{jk}(y)$, $Pr_{jk}(y)$ and $C_{jk}(y)$ estimates: a high variance around the $Pr_{jk}(y)$ estimate. As we had few

measurements per ring, this problem was important. We used the parameter prediction technique to decrease the parameters correlation. The 36 ($Pf_{jk}(y)$, $Pr_{jk}(y)$, $Pr_{jk}(y)$, $C_{jk}(y)$) triplets corresponded to 36 values of the stem variables ($Ht_k(y)$, $DBH_k(y)$, $HD100_k(y)$, $RW_k(y)$, $LCM_k(y)$), where k and y are the same as for branches . For each parameter in turn, we investigated the possibility of expressing it as a function of the stem variables, by means of stepwise linear regressions, significance being assessed at a 0.05 threshold value (Proc REG ©SAS Institute Inc., Release 6.12). If such a function was found, the parameter was replaced by it in [1]. Otherwise, parameter sample average and global fittings were tried. Several ways of computing the sample average were tested: average for a branch, for the whole tree, for the year. For example, for parameter $C_{ik}(y)$, we computed:

 $\mathbf{c}_{jk}(\bullet) = \frac{1}{l} \cdot \sum_{y=1}^{l} \mathbf{c}_{jk}(\mathbf{l}) \text{ : average over all the years for a branch, with l: number of years between branch elongation and branch death (dead branches) or time of observations (living branches)}$

$$c_{\bullet k}(\bullet) = \frac{1}{n_k} \cdot \frac{1}{l} \cdot \sum_{j=1}^{n_k} \sum_{y=1}^{l} c_{jk}(y) : \text{ average for each tree, with } n_k \text{ the number of branches in tree } k$$

$$c_{\bullet \bullet}(y) = \frac{1}{n_{\scriptscriptstyle T}} \cdot \frac{1}{n_{\scriptscriptstyle k}} \cdot \sum_{k=1}^{n_{\scriptscriptstyle T}} \sum_{i=1}^{n_{\scriptscriptstyle k}} c_{jk}(y) \text{ : the year average, with } n_{\scriptscriptstyle T} \text{ being the number of trees}$$

We considered as the most appropriate the fitting that minimized the residuals standard deviation. The final model took the form:

$$\begin{cases} C_{ijk}(x,y) = x_{ijk}(y) \cdot \frac{\text{Pr}_{jk}(y) \cdot \text{sinh} \Big[x_{ijk}(y) \Big] + x_{ijk}(y) \cdot \text{Pf}_{jk}(y) \cdot \text{sinh} \Big[c_{jk}(y) \cdot \Big(L_{jk}(y) - x_{ijk}(y) \Big) \Big]}{\text{sinh} \Big[c_{jk}(y) \cdot L_{jk}(y) \Big]} \\ \text{Pr}_{jk}(y) = f_{\text{Pr}} \Big[X_k(y), \alpha \Big] \\ \text{Pf}_{jk}(y) = f_{\text{C}} \Big[X_k(y), \alpha \Big] \\ c_{jk}(y) = f_{\text{C}} \Big[X_k(y), \alpha \Big] \end{cases}$$

with i, j, k defined as above, α : parameters to be estimated and $X_k(y) = \left[Ht_k(y),D100_k(y),HD100_k(y),RW_k(y),LCm_k(y)\right]^t$.

Results

Within-branch distribution of cross-sectional wood area increment

We summarized in Table 3, the four $C_{ijk}(x,y)$ distributions most generally observed. In each graph, the branch tip is on the left side (point A) and the branch insertion on the stem is on the right side (point I). Three discontinuous rings were also found in the most recent ones and thin branch rings sometimes appeared much perturbed. These patterns, likely to be due to growth accidents, are not displayed. Type I distributions were found in all branches. In this sample, the Type II in which $C_{ijk}(x,y)$ is very small at branch apex and increases regularly to reach its maximum at the branch basal end, occurred only once (i.e. 1 year in 1 branch). According to Deleuze & Houllier (2002), this ring type should be observed in axes losing important assimilates quantities through their base. Type III distributions were found in branches near the crown base. In both trees, rings of dying branches recessed towards branch apex and were missing from the base (type IV): assimilates seemed not to diffuse through the axis and accumulated at branch tip. The older the branch, the closer assimilates stayed to branch apex. The production of a type III ring was most of the time followed by that of a type IV. Type III and IV rings seem to relate to branch senescence.

Model fitting

Examples of the $(Pr_{jk}(y), Pf_{jk}(y), C_{jk}(y))$ estimates obtained from the fitting of the model to each individual distribution are displayed in Table 4 and corresponding fitting curves in Figure 3. These plots, selected from different branches were arranged so as to illustrate the evolution with branch age of the $C_{ijk}(x,y)$ distribution in the branch axis. In upper crown branches, $C_{ijk}(x,y)$ distribution is generally of type I and cross-sectional area increments were important at the branch apical end and in all the branch axis (Figure 3a). Plot 3b illustrates the

case of a lower crown branch with a type III $C_{ijk}(x,y)$ distribution in which $max[C_{ijk}(x,y)]$ was reached just before the insertion on the stem, as if the ring was constricted at branch base before entering the stem. In old branches, after the occurrence of this basal constriction, ring production gradually ceased as in plot 3c, where we featured a type IV $C_{ijk}(x,y)$ distribution, in which no cross-sectional area increment was produced at branch base (in the plot, the number of measured points is smaller than the branch age). The type II $C_{ijk}(x,y)$ in which, $Pf_{jk}(y) = 0$ (minimum $C_{ijk}(x,y)$ at branch apical end and maximum $C_{ijk}(x,y)$ at branch base) was observed only once and was not reported in Figure 3.

Figure 2

Example of the data collected for a branch.

x: distance from branch apex (in centimeters). **S**_Y: branch transversal section area (in mm²). **C** (**x**): branch cross-sectional yearly area increment (in mm²)

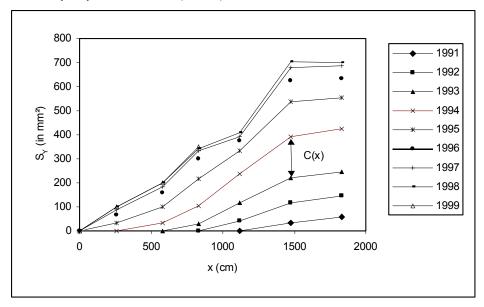
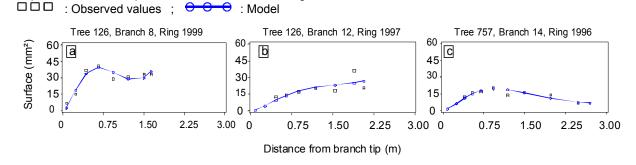


Figure 3Example of rings and of their fitting with Equation 1.
Report to Table 3 for parameters estimates and fitting statistics.



Relationship between ring models parameters and stem variable

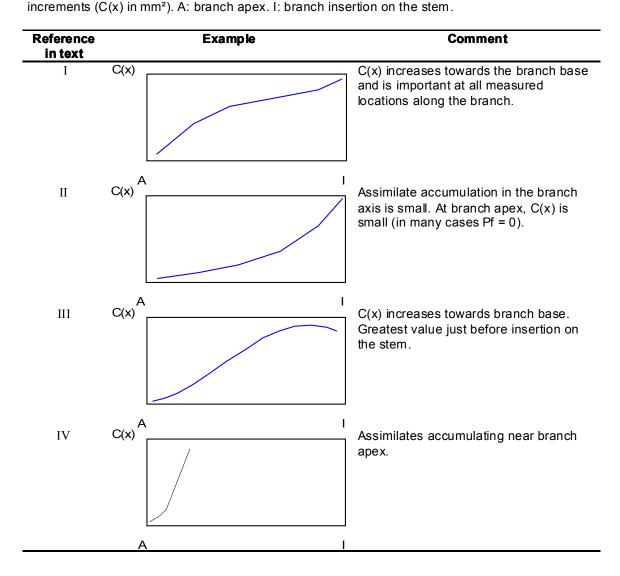
A problem was the high variance of $Pf_{jk}(y)$ estimates caused by its high correlation with parameter $c_{jk}(y)$ (Table 4). From the model fits on each individual distribution, we computed the $c_{jk}(y)$ averages (see Material and Methods section): $c_{jk}(\bullet)$, $c_{\bullet k}(\bullet)$ and $c_{\bullet \bullet}(y)$. Only the models with $c_{jk}(\bullet)$ performed well, as in

Deleuze & Houllier (2002) for stems. $c_{jk}(\bullet)$ values are displayed in Figure 4. At each sampled height, tree to tree comparisons showed that, $c_{jk}(\bullet)$ did not differ much.

Table 3

Illustrated summary of the branch ring shapes observed.

Horizontal axis: distance from branch tip (x in cm). Vertical axis: Cross-sectionnal area



Parameters $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ from the models with $c_{jk}(\bullet)$ were analyzed by means of the parameter prediction technique. Both of them correlated well with distance from the stem apex. In addition, $Pr_{jk}(y)$ correlated well with $LCm_k(y)$, the radial increments measured at 1 m above the ground (Equations 3 and 4 in Table 5 for $Pr_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ respectively). Parameter estimates are in Table 6 and plots of observed vs. predicted values in Figures 5 and 6.

Parameter prediction technique efficiency

The data collected represented sequences of branches development. Such data are usually highly auto-correlated. In both trees and for both $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$, the correlation between the parameter value for a year y and that for the year y-1 was high: r=0.7049 for $Pf_{jk}(y)$ (p< 0.0001) and 0.5881 for $Pr_{jk}(y)$ (p< 0.0013). However as

seen from Equations 3 and 4 (Table 5), this should be attributed to $Pr_{jk}(y)$ and $Pf_{jk}(y)$ relationship with stem variables. Effectively, when the tree size effect is removed, as it is in the residuals from $Pr_{jk}(y)$ and $Pf_{jk}(y)$ models, auto-correlation was lower. The small number of rings available in this sample made it necessary to pool both trees residuals. Autocorrelation was still significant for Equation 4 residuals (r = 0.4534, p < 0.0176, Figure 7) but not for Equation 3 residuals (r = -0.0359, p < 0.8589, Figure 7).

Table 4Example of some of the fittings used for computing averaged c values
Pr, Pf, c parameters defined as in Equation 1. The table also contains correlation coe

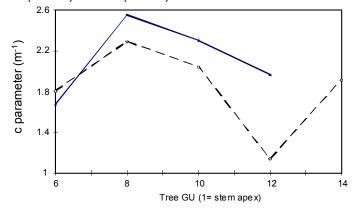
Pr, Pf, c parameters defined as in Equation 1. The table also contains correlation coefficients oc c with Pf. Refer to Figure 3 for plots of predicted vs. observed values. T126U8Y99: observation 1999 for the branch sampled from Growth Unit 8 of tree 126 stem.

Growth ring	F	Y .	F	Pr	(С	Model sta	tistics
	Estimate	Standard	Estimate	Standard	Estimate	Standard	Correlation	RMSE
		deviation		deviation		deviation	Pf-c	(mm²)
T126U8Y99	695.89	124.7	21.87	2.57	3.12	0.23	0.92	4.7
T126U12Y97	83.83	60.56	12.86	3.05	1.56	0.63	0.95	7.03
T757U14Y96	483.21	175.17	23.86	2.92	3.19	0.41	0.88	2.64

Figure 4

Parameter c of Equation 1: trend along the crown in each experimental tree.

Estimates of the ring-by-ring fit of Equation 1 have been averaged over all rings of each branch of trees 126 () and 757 (--O--)



Discussion

Between-branch and between tree variation of branches cross-sectional area increments

Transversal studies on Norway Spruce crop trees like Colin (1992), Johansson (1998), Vestøl *et al.* (1999), Loubère & Colin (1999), Loubère *et al.* (2003), or on Corsican Pine (*Pinus laricio* Arn. subsp. *laricio* (Poir.) Maire. Var. *Corsicana* (Loud.) Hyl.) like Méredieu *et al.* (1998) have demonstrated that whichever the tree age, branch basal diameter could be modelled as a function of stem height, diameter at breast height and of the distance between the branch and stem current-year leader shoot. From this, a statistical relationship of the form $C_{ijk}(x,y) = f[dHt_k(y),dR_k(1,y)]$ between branch cross-sectional area yearly increment $C_{ijk}(x,y)$, stem height $dHt_k(y)$ and basal area increment (here $dR_k(1,y)$: stem area increment measured at 1.0 m above the ground) could have been anticipated. A similar one was observed for Scots Pine by Mäkinen (1999). $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ models (Equations 3 and 4 in Table 4) confirmed, at year time scale, the importance of the distance to stem leader shoot as a predictor of branch growth. But, $dHt_k(y)$ was selected in neither $Pf_{jk}(y)$ nor $Pr_{jk}(y)$ model and stem average basal area increment $LCm_k(y)$ correlated better than basal area increment $dR_k(1,y)$ or

stem area increment measured at branch insertion $LC_k(h,y)$. In addition, if we consider that $HD100_k(y)$ and $LCm_k(1,y)$ in Equation 3 (Table 5) are both functions of $D100_k(y)$ and rewrite Equation [3] (Table 5) as:

$$\begin{split} & \text{Pr}_{jk}(y) = f_{\text{Pr}}\big[\text{Ht}_k(y), \text{Age}_k(y), \text{D100}_k(y)\big] + g_{\text{Pr}}\big[\text{Ht}_k(y), \text{HGU}_k(y)\big] + d \text{ [5]}, \\ & \text{with} \quad f_{\text{Pr}} = \frac{a \cdot \text{D100}_k^2(y) + 2 \cdot b \cdot \text{Age}_k(y) \cdot \big[\text{Ht}_k(y) - 1\big]}{2 \cdot \text{D100}_k(y) \cdot \text{Age}_k(y)} \quad \text{and} \quad g_{\text{Pr}} = c \cdot \big[\text{Ht}_k(y) - \text{HGU}_k(y)\big], \text{ and the same notations as in Equations 3 (Table 5),} \end{split}$$

it appears that the $C_{ijk}(x,y)$ model reduces to a statistical relationship of the form $C_{ijk}(x,y) = f[Ht_k(y), Age_k(y), D100_k(y)]$. In our trees, it thus seems that the correlation observed between Dby and stem dimensions Ht(y) and DBH(y) by Loubère *et al.* (2003) or Colin (1992) may be caused by the fact, that each year, the cross-sectional area increment distribution in branches axis correlates to stem dimensions.

Both $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ decreased when depth into the crown increased (Table 5). The $Pf_{jk}(y)$ decrease means that the wood layer produced in a year tended to accumulate closer to branch tip in branches from the upper crown than in branches from the lower crown. Plots of function f_{Pr} in Figure 8 show that this trend is influenced by a significant tree effect (parameter $\alpha 5_k$ in Tables 4 and 5), which is not the case for $Pr_{jk}(y)$ (parameter $\alpha 3$ in Tables 4 and 5°).

Expressing $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ as functions of stem variables was a first step. But as our sample was small, these relationships remain to be improved. Based on our results, several ideas can be suggested:

- <u>Site fertility</u>: Ht (stem total height) was included in both $Pf_{jk}(y)$ and $Pr_{jk}(y)$ models. Norway Spruce height growth depending on site fertility, this suggests the possibility of site effects if samples representing a wide range of growth conditions are studied.
- Existence and duration of Lag-effects: the existence of such effects is assumed by the $Pr_{jk}(y)$ model (Equation 3, Table 4). If these can be demonstrated, then the variable $LCm_k(y)$ does not seem the most accurate to express them. In Northeastern France, stands are harvested between 70 and 95 years. It seems unlikely that the tree early growth could influence branch growth in the mature tree. The duration of lag effects, if they exist, should be better evaluated.
- Tree effects: On average, tree 126 featured lower $Pr_{jk}(y)$ and $Pf_{jk}(y)$ than tree 757. In the context of our model, an interpretation could be that the branches of tree 126 produced smaller amounts of assimilates than those of tree 757 and were not as good exporters to the stem. This difference may been owed to the growth accident that caused tree 126 to fork and the resulting changes in the tree condition and competitive status associated with the recovery effort.

Figure5

Trend of the Pr parameter (Equation 1) with distance from stem apex in each tree.

• • Pr estimates obtained by fitting Equation 1 to ring data. \square \square Pr values estimated by Equation 3 with the parameters in Table 6.

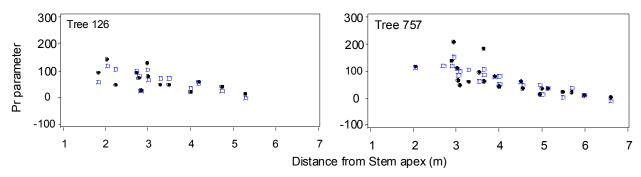


Table 5

Pr and Pf models.

 $\alpha 1...\alpha 6$: parameters to be estimated. y: year of observation j: subscript for branch k subscript for tree parameters with a "k" subscript were fitted to each tree. Parameters with no subscript were shared by both trees (see Table 4) LCm(y) is the averaged annual stem area increment measured at 1 meter above the ground, under bark (symbolised

with no subscript were shared by both trees (see Table 4) LCm(y) is the averaged annual stem area increment measured at 1 meter above the ground, under bark (symbolised as dR(1)), the year of observation:
$$LCm(1,y) = \frac{1}{Age_y} \cdot \sum_{i=1}^{Age(y)} dR(1)_i$$
Ht(y): tree height the year y. HD100(y) is the stem taper, that was corrected for the fact that stem area

increments were measured at 1 meter above the ground: HD100(y) = (Ht(y) - 100)/D100(y). HGU_j : Height of the growth unit, onto which branch j was inserted (meters from the ground)

Modeled parameter	Model	R²	RMSE	Coefficient of variation
Pr	Equation 3: $ Pr_{jk}(y) = \alpha 1_k \cdot LCm(1, y) + \alpha 2 \cdot HD100(y) + \alpha_3 \cdot \left[Ht(y) - HGU_j\right] + \alpha 4_k $	65.18	31.12	46.66
Pf	Equation 4: $Pf_{jk}(y) = \alpha 5_k \cdot [Ht(y) - HGU_y] + \alpha 6_k$	57.0	214.2	36.6

 $\label{eq:correlation} \begin{minipage}{0.5\textwidth} \textbf{Table 6} \\ \begin{minipage}{0.5\textwidth} \textbf{Correlation between } Pf_{jk}(y), \ Pr_{jk}(y), \ stem height and radial growth: regression parameters estimates. \\ \begin{minipage}{0.5\textwidth} Pf_{jk}(y) \ and \ Pr_{jk}(y) \ and \ Pr_{jk}(y) \ estimates were obtained by fitting \\ \begin{minipage}{0.5\textwidth} Equation 1 to each branch providing it with the c values in Figure 4 \\ \end{minipage}$

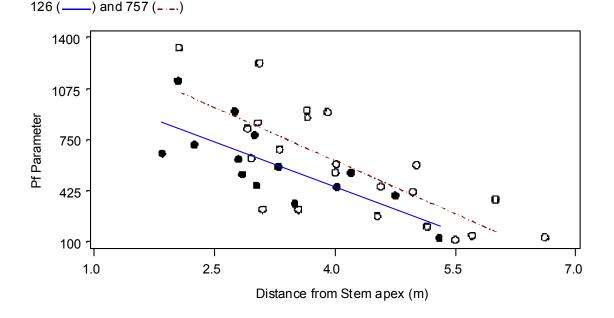
Parameter	Tree (k)	Estimate	Standard deviation	р>Т
		Pr parameter		
αl_{k}	126	417.04	108.77	0.0006
K	757	377.37	116.28	0.0029
$\alpha 2$	Common	17.08	5.26	0.0029
α3	Common	-33.22	5.08	0.0001
$\alpha 4_k$	126	-3748.49	1061.43	0.0014
	757	-3477.19	1125.09	0.0043
		Pf parameter		
$\alpha 5_k$	126	-191.01	59.09	0.0028
K	757	-224.45	39.76	0.0001
$\alpha 6_k$	126	1214.59	200.95	0.0001
	757	1512.76	171.21	0.0001

As in Deleuze & Houllier (2002), parameter $c_{jk}(y)$ contrasted with $Pf_{jk}(y)$ and $Pf_{jk}(y)$ in that it was not possible to model its variations. It appeared branch-specific. Variations of $c_{jk}(y)$ during branch development and from one branch to the other remain to be characterized. Either the independent tree and stand variables available here were not relevant or the number of sampled trees and branches should be more important. Several modeling possibilities seem to exist. For example, branches produced the same year featured very close $c_{jk}(y)$ values, suggesting that at given stand density and fertility $c_{jk}(y)$ may feature annual variations. This parameter may also be constant for the whole development of the branch, which should be confirmed. As a great number of measurements in a ring is needed to fit $c_{jk}(y)$, older trees and branches and a greater number of sampled branches should be taken into account.

Figure 6

For each tree, trend of Pf parameter (Equation 1) with distance from the stem apex.

Dot symbols: Pf values found by fitting Equation 1 to each branch ring of tree 126(***) and 757 (OOO). Line symbols: Pf values with Equation 4 and the parameters in Table 6 for tree



Within-branch distribution of cross-sectional wood area increment

Earlier results on the distribution of $C_{ijk}(x,y)$ in Norway Spruce branch axis were published by Gavrikov (1996), who had defoliated 4 to 8 year-old branches, leaving only the current year leader shoot. He found that $C_{ijk}(x,y)$ was important in the foliated portion of the branch axis and abruptly decreased between the last green lateral and branch base. These results differ markedly with our observations. In most cases, $C_{ijk}(x,y)$ increased with x (distance between branch apex and measurement disc), reaching its maximum at branch base or at a point near branch base. This shows the importance of laterals for the production of the branch axis cross-sectional area increment. Gavrikov (1996) observations correspond to the type IV distribution in Table 4, which was found in senescent branches and may highlight a possible mechanism for explaining branch senescence.

Conclusion

This preliminary work showed that branch cross-sectional increment correlated to the tree stem descriptors: the distance between branch insertion and stem apex, stem height, stem diameter and age. A model using such input data is compatible with our simulation system. It seems then possible in our context to model the evolution of branch axis shape during branch life. This conclusion is nuanced by the existence of tree-level and branch-level effects that could not be explained with that small sample. We also suspect the possibility of stand effects. In other word, it was a first step towards the building of a generalisable model, in which we gained encouraging results. But additional work is needed, since all topics were not meant to be addressed at this stage. In future works, older trees should be observed to establish if their exists a relationship between senescent branches and the stem. Several branches should be sampled in each whorl to address the topics of branch size differentiation. The number of sampled trees and stands should be increased to study properly the tree effects.

Acknowledgments

We would like to thank: Christine Deleuze (AFOCEL Charrey-Sur-Saône), who originally chose the experimental trees, monitored their growth for years and supported us for this work, Didier Beer (INRA Bordeaux) and Daniel Rittié (ENGREF Nancy, Forest Dynamics Research Team, UMR LEFOB) who performed an important part of the field measurements, Pr Jean-François Dhôte (ENGREF Nancy, Forest Dynamics Research Team, UMR LEFOB) for his review of the manuscript and wishful advice, and for their support François Houllier (CIRAD Montpellier, AMAP Laboratory), Harri Mäkinen (Finnish Forest Institute), Laurent Saint-André (CIRAD Montpellier, AMAP Laboratory), Noël Le Goff (INRA Nancy), Jean-Marc Ottorini (INRA Nancy), Henri Frochot (INRA Nancy), Jim Goudie (British Columbia Forest Service), Phil Reynolds (NRC Ottawa).

References

Colin F. 1992. Analyse et modélisation de la branchaison de l'Epicéa Commun en vue de prédire la qualité de la ressource. Wood Science PhD Report, INRA Nancy-ENGREF Nancy, 278 pp

Deleuze C., Houllier F. 2002. A flexible radial increment taper equation derived from a process-based carbon partitioning model. Ann. For. Sci., 59, 141-154

Deleuze C., Houllier F. 1997. A transport model for tree ring width. Silv.Fen., 31, 239-250

Deleuze C., Houllier F. 1995. Prediction of stem profile of *Picea abies* using a process-based tree growth model. Tree Physiology, 15, 113-120

Deleuze C., Blaudez D., Hervé J.C. 1996. Ajustement d'un modèle hauteur-circonférence pour l'Epicéa Commun. Effet de la densité. Annals of Forestry Science, 53: 93-111

Dreyfus P. 1990. Interaction génotype, densité et compétition dans un dispositif clinal d'Epicéas communs. Annals of Forestry Science, 47: 1-16

Gavrikov V. 1996. Distribution of wood increment along branches of 9-years-old Norway Spruces (*Picea abies* L. Karst.), Cent. Blatt. für das Ges. Forst., 113(1), 1-11

Houllier F., Colin F., Leban J.M. 1993. Modélisation de la croissance et de la qualité du bois de l'Epicéa commun (Picea abies Karst.). Implications pour l'observation et l'expérimentation. Applications à la sylviculture et aux inventaires. In Les modèles de croissance forestière, Gérard Nepveu Ed, INRA Nancy. 69-82

Houllier F., Leban J.M., Colin F. 1995: Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. Forest Ecology and Management, 74, 91-102.

Johansson K. 1998. Effects of initial spacing on the stem and branch properties and graded quality of *Picea abies* (L.) Karst. Scand.J.For.Res. 7

Krause C. 1992. Ganzbaumanalyse von Eiche, Kiefer, und Fichte mit dendroökologischen Methoden. Unter besondere Berücksichtigung von Klima- Wachstums-Beziehungen und Weiserjahren. Dissertation, Hamburg University, 163pp

Larson P.R. 1994. The vascular cambium. Development and structure. Springer Verlag Ed., Berlin, Germany, 725pp

Leban J.M. 1995. Estimation des propriétés des sciages d'une ressource forestière : application à l'Epicéa [In French]. Revue Forestière Française, 57 : 131-140

Leban J.M., Houllier F., Goy B., Colin F. 1992. La qualité du bois d'Epicéa en liaison avec les conditions de croissance [In French]. Forêt-Entreprise, 80 : 11-27

Loubère M., Colin F. 1999. Simulation of the branchiness on the basis of standard tree measurements. EC-FAIR CT 96-015 Report, INRA Nancy, 43-66

Loubère M., Saint-André L., Hervé J.C., Vestøl G.I. 2003. Relationships between stem size and branch basal diameter variability in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) from two regions of France. Ann. For. Sci. (*in press*)

Mäkinen H. 1999. Effects of stand density on radial growth of branches of Scots Pine in Southern and Central Finland. Canadian Journal of Forest Research, 29: 1216-1224

Méredieu C., Colin F., Hervé J-C. 1998: Modelling branchiness of Corsican pine with mixed-effect models (*Pinus nigra* Arnold. ssp. *Laricio* (Poiret) Maire). Annals of Forestry Science, 55, 359-374

Saint-André L. 1994. Modellisation de la croissance et de la qualité du bois de l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.). DEA Report, INRA Nancy,

Saint-André L. 1998. Excentricité et forme des sections transversales de bois. Définitions, méthodologie, exemples sur l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.). Annals of Forestry Science, 55: 899-909

Saint-André L., Leban J.-M., Houllier F., Daquitaine R. 1999. Comparaison de deux modèles de profil de tige et validation sur un échantillon indépendant. Application à l'Epicéa commun dans le nord-Est de la France. Annales des Sciences Naturelles Belges, 56: 121-132

Vestøl G.I., Colin F., Loubère M. 1999. Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter in *Picea abies*. Scandinavian Journal of Forest Research, 14: 470-480

Wilson B.F. 1989. Tree branches as populations of twigs. Canadian Journal of Botany, 67: 434-442

Figure 7Pr and Pf time correlation.

Residuals are the differences $r_{Pr} = Pr_l - Pr_{predicted}$, where Pr_l is the value found by fitting Equation 1 to branch data and $Pr_{predicted}$ the value computed with Equation 3 (resp. Pf computed with Equation 4). Vertical axis: Pf and Pr residuals any year n. Horizontal axis: Pf and Pr residuals the year before.

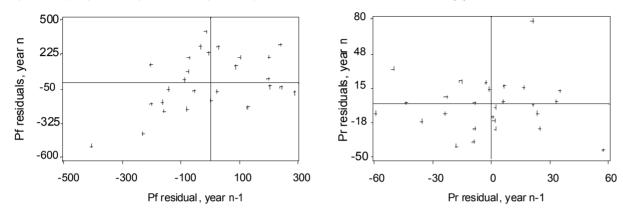
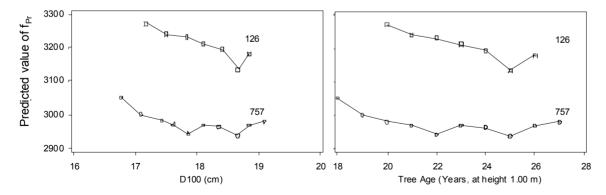
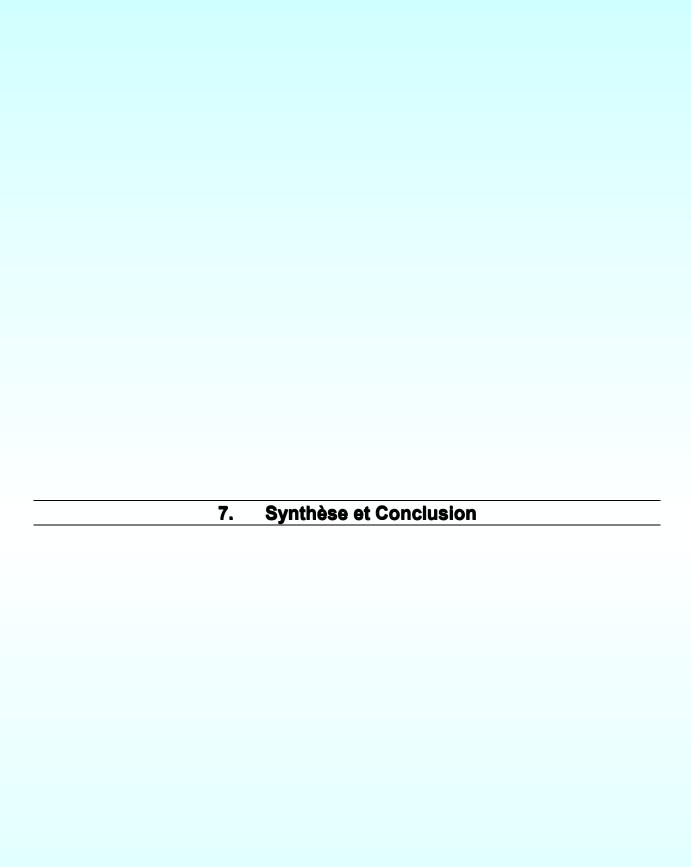


Figure 8

Variations of predicted Pr with stem age and diameter for each tree.

Function f_{Pr} is defined in Equation 5. Predicted values of Pr were computed with the parameters estimates featured in Table 6. Numbers in the plots identify the tree. y: annual growth cycle. D100(y) in centimetres: stem underbark diameter, measured at 1 meter above the ground. Age(y) in years: stem age, measured at 1 meter above the ground. D100(y) and Age(y) values were those of trees 126 and 757.





7.1. Reformulation de la problématique de la modélisation du houppier de l'Epicéa commun

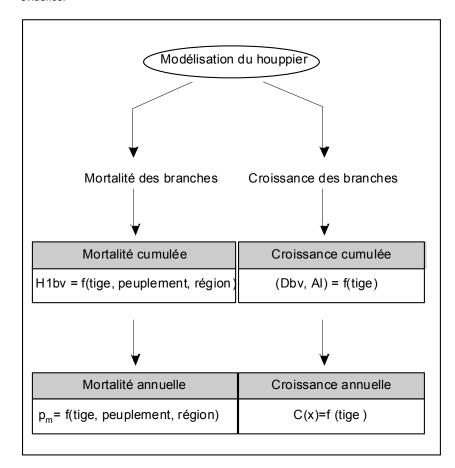
Nous sommes partis du modèle de Colin (1992), qui est un modèle arbre indépendant des distances, dont les variables d'entrées sont tirées des mesures pratiquées dans les inventaires forestiers et dont les aspects principaux peuvent être résumés ainsi : (i) la branchaison de l'Epicéa commun est fortement dépendante de la croissance en hauteur ; (ii) la branchaison de l'Epicéa commun peut être estimée à partir de la donnée du triplet (Ht, Age, D130) ; (iii) une fois ce triplet pris en compte, il n'y a pas d'effet additionnel de la taille de l'arbre et les effets provenance sont marginaux.

Dans l'ensemble, Les points principaux du modèle de Colin (1992) ont été maintenus. Cependant, nous arrivons à un modèle qui repose sur un plus grand nombre de paramètres, parmi lesquels : des paramètres décrivant le peuplement comme l'indice de fertilité, des paramètres climatiques décrivant la région comme la longueur de la saison de végétation et les précipitations hivernales.

Le houppier avait été vu comme un tout par Colin (1992). Lorsqu'on veut étendre la modélisation à d'autres gammes de conditions de croissance, cela n'est plus possible. La problématique des relations statistiques entre les descripteurs de la branchaison et ceux de la tige et du peuplement doit être reformulée. Dans ce travail, nous avons pu faire apparaître plusieurs composantes. Deux phénomènes nous semblent devoir être abordés séparément : la croissance des branches et leur mortalité (Figure 80).

Figure 80

Reformulation de la problématique de la modélisation de la branchaison de l'Epicéa commun. Les nouvelles thématiques mises en évidence.



Dans le Tableau 45, nous avons résumé les modèles établis et les variables indépendantes sélectionnées. Après avoir exploré les différents niveaux de la relation branche-tige pour les branches vivantes (relation entre la croissance cumulée de la branche et la croissance annuelle de la branche et la croissance annuelle de la tige, Figure 80), il apparaît que les variables sélectionnées sont de niveau « arbre ». Il faut bien sûr tenir compte du fait que l'étude de l'accroissement radial des branches n'a porté que sur un seul peuplement, ce qui ne permet pas d'analyser l'effet d'une variation des conditions de croissance. Lorsqu'il y a des effets aléatoires, ils sont également de niveau « arbre » ou « infra-arbre » (Effet verticille, Tableau 45). Nous n'avons pas trouvé d'effet aléatoire « peuplement ». Comme Colin (1992), nous pouvons conclure que les caractéristiques des branches du houppier vert peuvent être calculées à partir du triplet (Ht, Age, D130). Toutefois, notre modèle final est un peu plus compliqué :

- On retrouve l'importance de la hauteur de la tige pour l'estimation des caractéristiques des branches, mais nous avons aussi mis en évidence le rôle du défilement de la tige, qui peut-être vu comme une variable synthétisant l'intensité de la compétition subie par l'arbre (Saint-André 1999)
- Des effets de taille de la tige sont apparus, même lorsque Ht est déjà incluse dans le modèle : dans le modèle de diamètre basal des branches de Colin (1992), la position des branches était standardisée par rapport à la hauteur de la tige (variable Rx = 100·(Ht-HUC) / Ht). Dans notre travail, HUC s'est avérée une variable plus pertinente. Il n'est donc plus possible de considérer que le grand arbre est une copie homothétique du petit arbre
- Le modèle fait apparaître des effets à long terme reliés à la croissance passée des arbres (variables Lcm(1,y) et dHt_{y-5},Tableau 45).

Tableau 45

Résumé des modèles établis et des variables indépendantes sélectionnées.

Age: âge du peuplement. **D100**: diamètre de la tige à 1,00 m depuis le sol. **D130**: diamètre de la tige à 1,30 m depuis le sol. **dHty-5**: moyenne des 5 derniers accroissements annuels en hauteur de la tige. **HØ**: indice de fertilité. **HT**: hauteur totale de la tige. **HUC**: hauteur d'UC. **Lcm(1,y)**: Largeur de cerne moyenne de la tige à 1,00 m depuis le sol calculée l'année y. **LUC**: longueur d'UC. **Pw**: Moyenne des précipitations des mois de Décembre, Janvier, Février. **V**: nombre de mois dans l'année avec une température moyenne mensuelle supérieure à 7°C.

Modèle	Prédicteurs	Effets aléatoires
Br.	anches vertes	
Diamètre basal des branches vertes Angle d'insertion Accroissement radial annuel des branches Nombre de branches	Ht, D130, HUC Ht, D130, HUC Lcm(1,y), D100, Ht, Age, HUC Ht, Age, dHt _{y-5} , LUC	Arbre, Verticille Arbre, Verticille Arbre
Morta		
Distribution des branches mortes hauteur de base du houppier vert Hauteur de base de la 1ère branche morte	HUC, D130, HT, HØ Age, D130, HT, HØ, V, Pw HT	Peuplement

L'étude de la mortalité des branches n'a pu être abordée qu'indirectement au travers de l'analyse de la hauteur de base du houppier vert et de celle de la distribution des branches mortes dans le houppier vert. Comme on le voit dans le Tableau 45, c'est dans ces domaines qu'il a fallu améliorer la description du peuplement en incluant l'indice de fertilité et la description des conditions de croissance en incluant des variables climatiques.

Mais nous ne pouvons pas arriver à une conclusion définitive. Ainsi la sélection de Pw dans le modèle semble introduire une contradiction. Les observations que nous avons réalisées sur les branches, qui montrent une récession des cernes vers l'apex des branches sénescentes nous orientent vers l'hypothèse d'une mortalité due à un déficit dans la production des assimilats. Mais on a aussi vu qu'avant de mourir, les branches produisaient un accroissement radial formé uniquement de cellules de bois de printemps, ce qui situerait la cessation d'activité en période estivale et

irait plutôt dans le sens de l'hypothèse hydrique. Pour l'instant nous pouvons seulement émettre les remarques suivantes :

- La méthode de sélection des variables est à revoir. Les variables ont été sélectionnées par rapport à leur capacité à discriminer les sites entre eux. L'ensemble de prédicteurs de départ était très restreint. Nous n'avons pas pu obtenir d'indications sur des paramètres importants, comme le nombre de jours de gel, la date des gelées ou les précipitations neigeuses. Nous avons toutefois conservé Pw qui traduit une différence de conditions de croissance sensible pour l'arbre. En Scandinavie, comme sans doute dans les montagnes d'Europe Continentale, l'indisponibilité de l'eau, gelée dans le sol en hiver peut être à l'origine d'un stress hydrique plus important que dans le climat tempéré des plaines d'Europe Continentale
- le gradient hydrique mis en évidence dans l'analyse ne se trouve pas à la même échelle d'observation que les conclusions que nous pouvons tirer de l'analyse de la croissance radiale des branches. Il est possible que l'hypothèse de déterminisme de la mortalité des branches tirée des modèles à bilan de carbone soit valable au niveau arbre ou peuplement alors que l'hypothèse hydrique transcrirait un fonctionnement de niveau supérieur (région géographique).
- Au niveau arbre, il est possible que l'hypothèse du bilan de carbone intervienne dans la sénescence de la branche et que l'hypothèse hydrique n'intervienne qu'au dernier stade

Au niveau régional, notre mauvaise compréhension de la mortalité des branches est source de biais numériques dans les estimateurs, comme on l'a vu au § 5.5. Mais c'est surtout lorsqu'on s'intéresse à l'extrapolabilité des modèles que cette problématique devient réellement importante. Daquitaine (1994) n'avait pas pu appliquer le modèle des arbres vosgiens aux arbres midi-pyrénéens. L'étude des branches vertes de ce même échantillon midi-pyrénéens, nous a montré que la plus grande partie des différences trouvées avec les arbres vosgiens provenait des branches mortes. La relation statistique entre les branches vertes et la tige ne semble pas différer significativement. Les erreurs qu'on commet en appliquant un modèle calibré pour les branches vertes des arbres vosgiens provenaient essentiellement de la différence d'âge entre les peuplements midi-pyrénéens et ceux de l'échantillon France Nord.

C'est dans la problématique de la mortalité des branches que les variables indépendantes sont encore mal identifiées, qu'on risque de devoir inclure dans les modèles des données qui ne peuvent se déduire des seuls inventaires forestiers et dont la manipulation peut s'avérer délicate. Au stade où nous sommes arrivés, on peut déjà en donner un exemple. Nous avons du faire une approximation importante, en utilisant des valeurs de V et P_W calculées sur la période 1986-1996 pour simuler la branchaison d'arbres plantés entre 1863 et 1930. L'indice de fertilité n'est sans doute pas non plus constant sur cette période. Baldwin *et al.* (2001) montrent par des simulations utilisant le modèle combiné PTAEDA2-MAESTRO qu'une augmentation moyenne du taux de CO₂ atmosphérique de 1,6 ppm / ans entraîne une augmentation de HØ de 8,5 cm / ans chez *Pinus taeda*, du fait de l'accroissement de l'activité photosynthétique. Si *Pinus taeda*, vivait aussi longtemps que *Picea abies*, on constaterait une augmentation de la hauteur dominante de plus de 10 m. Pour *Pinus taeda*, les estimations de volume réalisées sans tenir compte de l'augmentation de l'indice de fertilité sont systématiquement biaisées vers le bas. En ce qui nous concerne, une erreur de ce genre serait à l'origine d'un phénomène de propagation d'erreur dans tout le modèle puisque d'un côté HØ contrôle la croissance de la tige et que, d'un autre côté, ce paramètre contrôle aussi la remonté du houppier et la mortalité des branches dans le houppier vert. L'indice de fertilité est aussi en relation avec les propriétés du sol, qui varient avec la croissance du peuplement.

Il est également possible que la question de la mortalité des branches nous amène à revoir certains aspects des méthodes de modélisation. Si l'influence du facteur hydrique sur la remonté du houppier se confirmait, serait-il souhaitable, du point de vue de la facilité de mise en œuvre de la méthode, de développer cet aspect dans le modèle ? Le problème est que la description du flux hydrique dans une plante fait appel à des modèles qui nécessitent une description particulière des organes que les modèles, statistiques ou écophysiologiques, orientés vers la modélisation de la croissance radiale, ne peuvent fournir. C'est pourquoi les auteurs ayant tenté d'introduire l'aspect hydrique dans leurs modèles sont peu nombreux. Par exemple, de Reffye *et al.* (1997) doivent construire une fonction théorique pour relier le flux hydrique à la production d'assimilats. Mais, en retour, ils montrent comment l'intégration du flux hydrique dans AMAPPara influence les prédictions de croissance d'un *Abies* (exemple de développement suivant le modèle de Massart) ou d'un *Picea* (exemple de développement suivant le modèle de Rauh). Notamment, cela permet à leur modèle théorique d'épouser la forme sigmoïde des courbes de croissance en hauteur.

7.2. Aspects nouveaux dans la compréhension de la branchaison

7.2.1. La relation branche verte – tige

7.2.1.1. Relations statistiques sur la croissance cumulée

7.2.1.1.1.Hétérogénéité des branches vertes : de haut en bas du houppier

Les branches vertes ne sont pas complètement une population homogène. On peut distinguer le cas que nous appellerons « branche en croissance », branche contributrice à la croissance de l'arbre, qui entretient d'importantes relations physiologiques avec la tige. Pour cette dernière, on trouve une corrélation forte entre sa croissance cumulée (diamètre de l'axe principal, angle d'insertion) et celle de la tige (hauteur de la tige, Diamètre à 1,30 m). On a distingué un second cas qu'on pourrait appeler « branche déclinante », qui est celui des branches du houppier inférieur qui survivent dans des verticilles où la plupart des autres branches sont déjà mortes. C'est la partie du houppier à laquelle nous avons fait référence comme « zone de transition ». Les corrélations entre croissance cumulée des branches déclinantes et croissance cumulée de la tige sont plus faibles. Les modèles statistiques font souvent apparaître des effets peuplements. Ceci semble indiquer que l'évolution de la branche déclinante dépendrait davantage des paramètres qui décrivent le peuplement que de la croissance de l'arbre.

En arrière plan de ces considérations qui découlent de l'observation des caractéristiques statistiques des populations de branches à l'intérieur du houppier, on a le cycle de vie de la branche (Figure 2 du Chapitre 1), basé sur ses échanges trophiques avec la tige. L'étude de l'accroissement radial annuel des branches nous a permis de caractériser les branches déclinantes et les branches en croissance, mais ce qui nous manque c'est de pouvoir trouver dans le houppier la hauteur limite entre la partie composée essentiellement de branches « en croissance » et la zone de transition. En d'autres termes, on retrouve la problématique de la base du houppier fonctionnel de Deleuze (1996). Le modèle de la distribution des branches mortes dans le houppier vert (§ 3.3.1.2.1) nous a fournit une première estimation cette hauteur. Il ne nous a pas été possible de trouver une corrélation entre cet estimateur et les variables explicatives de notre échantillon. Pour une part, ceci provient du fait que le modèle logistique n'était pas la forme la plus adaptée. D'autre part, les variables explicatives de notre échantillon n'étaient peut-être pas les mieux choisies pour la résolution de ce problème. On pense évidemment qu'une corrélation pourrait davantage être mise en évidence avec les paramètres de diffusion de la lumière dans le peuplement.

7.2.1.1.2.Hétérogénéité des branches vertes à l'intérieur du verticille

L'hypothèse du «feedback positif» de Ford & Ford (1977) a été très utile pour reproduire la grande variabilité des diamètres basaux des branches dans les verticilles des arbres âgés ou issus de peuplement fertile. Elle soulève plusieurs questions :

- La cause de la hiérarchisation :
 - ⇒Compétition asymétrique pour l'eau et les nutriments
 - ⇒Effet des compétiteurs : en futaie régulière l'environnement d'un arbre est relativement stable. Chaque branche fait face aux mêmes compétiteurs pendant de nombreuses années
- La période où cette hiérarchisation se met en place
 - ⇒Pour le moment, notre méthode de simulation met en place cette hiérarchie au moment de l'étalement du verticille. Ceci correspond à l'hypothèse implicite qu'à ce moment les

branches qui bénéficient d'un meilleur environnement local prennent sur les autres un avantage qu'elles accroîtront dans le reste de leur croissance.

⇒ Certains auteurs suspectent que de tels phénomènes peuvent prendre place dès le stade du bourgeon (Hejnowicz & Obarska 1995)

On notera qu'en faisant le choix d'adopter le modèle de la branche autonome et non le modèle centraliste de répartition des assimilats, nous nous sommes placés dans la situation d'exclure l'hypothèse d'une compétition pour les photosynthétats, puisque chaque branche est censée en produire la quantité nécessaire pour assurer sa propre croissance.

7.2.1.2. Relations statistiques sur la croissance annuelle

L'étude de l'accroissement radial annuel des branches verticillaires et la validation du modèle nous permet de confirmer les résultats acquis par l'étude de la croissance cumulée. La relation statistique entre le diamètre basal des branches vertes et les dimensions annuelles de la tige semble effectivement découler d'une relation au pas de temps annuel. Les premiers essais de modélisation nous ont permis de présenter trois cas de développement du houppier : arbre en croissance libre, arbre ayant subi un stress de compétition, arbres dans les conditions de croissance d'un peuplement commercial. Pour l'instant on ne peut pas relier par un modèle unique ces types de développement du houppier.

Outre le faible nombre d'arbres et de peuplement, il y a la question des conditions de croissance qu'ils représentaient. Par rapport à la problématique de ce travail qui était tournée vers les arbres issus de peuplements fertiles et par rapport au problème de la faisabilité des mesures d'accroissement radial des branches, nous n'avons observé ici que des peuplements issus de la classe de fertilité I de Décourt (1972) pour le Nord-Est de la France. De ce fait nous ne sommes pas en mesure de donner une estimation de l'importance de la croissance imperceptible des branches chez l'Epicéa commun, une donnée importante comprendre le phénomène de la remonté du houppier. Il est donc très important de compléter ces observations en échantillonnant dans des conditions de croissance plus proches de la moyenne, c'est à dire dans des classes de fertilité moins élevées et plus haut en altitude.

D'autre part, les résultats des premiers essais de modélisation sont un peu surprenants. D'après nos hypothèses de départ, on attendait une corrélation entre l'accroissement radial annuel de la branche et l'accroissement annuel de la tige, en hauteur ou en diamètre. On a plutôt trouvé une corrélation entre l'accroissement radial annuel des branches et la croissance cumulée de la tige. Egalement, l'accroissement radial annuel de la branche semble plus corrélé avec les grandeurs d'accroissement de la tige à sa base qu'à la hauteur d'insertion de la branche. Il semble ainsi possible que l'état physiologique de la tige (arbre stressé ou non) ait plus d'impact sur la croissance des branches que son accroissement annuel ou que des variables locales, comme l'accroissement radial à la hauteur d'insertion de la branche.

Le modèle ShX de Deleuze (1996) reste un bon candidat pour poursuivre cette recherche. Mais il doit être adapté au niveau de l'équation de défilement de l'axe, mais aussi au niveau de son cadre théorique, afin de rendre compte du mouvement des assimilats dans une branche âgée dont les connections avec la tige sont interrompues par le cerne de rupture et pour laquelle la tige n'est plus un puits à sa base.

7.2.2. Stabilité des relations branche-tige

La question se pose de savoir si cette coordination entre la croissance des branches et celle de la tige est une propriété de l'espèce ou si c'est un effet de la sylviculture, c'est à dire ici de la futaie régulière. Groualle & Minot (1989), qui comparaient la croissance de la tige et du houppier d'Epicéas communs issus de futaies résineuses et de futaies jardinées dans le Jura, constatent que la réactivité des Epicéas communs de futaie régulière à un changement dans la concurrence est moindre que celle des Epicéas de futaie jardinée. La futaie régulière représente un environnement compétitivement stable. L'Epicéa âgé n'y court pas le risque de se faire surcimer par un jeune Hêtre en pleine vigueur. Hormis les accidents, les changements de statut se font vers le bas, jamais vers le haut : l'arbre dominant reste dominant et, dans le temps, accroît son avance compétitive sur les

dominés. Ceci peut-il induire la stabilité de la relation branches-tige que nous avons constatée ? Nous reviendrons plus en détail sur ce point ci-dessous, au chapitre des limites du modèle, en examinant la question du statut des compétiteurs des arbres de nos échantillons.

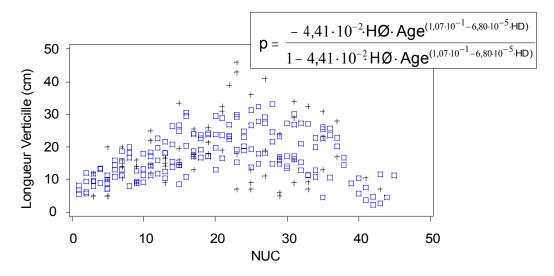
7.2.3. Séparation des facteurs intervenant dans la ramification

Parmi les modèles que nous avons développés, c'est celui du nombre de branches qui semble devoir présenter les plus sérieuses limitations à l'avenir, du fait de la taille faible de l'échantillon d'après lequel il a été construit. Il faudrait améliorer la description des relations entre les paramètres du modèle, le défilement de la tige et l'indice de fertilité.

Par ailleurs, comme Colin (1992) ou Saint-André (1998), nous avons estimé que le verticille (= zone 2A de Ribeyrolles 1993) occupait une proportion fixe de l'unité de croissance. La proportion de 25% calculée d'après nos données confirme leur conclusion. Ainsi, il n'y aurait pas de différence morphologique entre l'unité de croissance d'un arbre à croissance en hauteur rapide et celle d'un arbre à croissance en hauteur lente. Toute deux seraient composées des mêmes zones. L'unité de croissance de l'arbre en croissance lente ne serait qu'une copie homothétique de celle de l'arbre en croissance rapide. Toutefois, dans notre échantillon, on observe une variation très significative de cette proportion, qui semble en relation avec la croissance des arbres (Figure 81). Le modèle ajusté n'a pas pu être employé dans le modèle du nombre de branches, car il a tendance a produire des verticilles trop longs dans le jeune âge de l'arbre (le pied de la tige). Ce manque de précision nous semble attribuable à la faible taille de l'échantillon de calibrage.

Figure 81

Variation de la longueur du verticille en fonction de l'âge de l'arbre, dans les échantillons 37 et 38 (Vosges, France) p = LV/LUC: Longueur du verticille (LV) en proportion de la longueur d'UC (LUC). Courbe d'ajustement du modèle indiqué au-dessus du graphique. † † : valeurs observées. \square \square : valeurs prédites. Tous les paramètres sont significatifs au seuil de 0,0001. L'écart-type résiduel est RMSE= 0,5757 (unités Logit).



En dehors du fait que la longueur du verticille est un paramètre intéressant la qualité du bois, la question de sa variation nous intéresse pour deux raisons. La première est que cela indiquerait l'existence de différences morphologiques importantes entre l'UC d'un arbre dont la tige produit d'importantes valeurs de l'incrément en hauteur annuel et celle d'un arbre dont la tige ne produit que de faibles valeurs de l'incrément en hauteur annuel. Bien que les peuplements 37 et 38 provinssent tous deux de la même classe de fertilité, on pense aux différences qu'il pourrait exister entre l'UC d'un arbre ayant crû sur un site de haute fertilité et celle d'un arbre ayant crû sur un site pauvre (Figure 82). Ces deux UC ne sont plus simplement homothétiques, comme dans le modèle de Colin (1992).

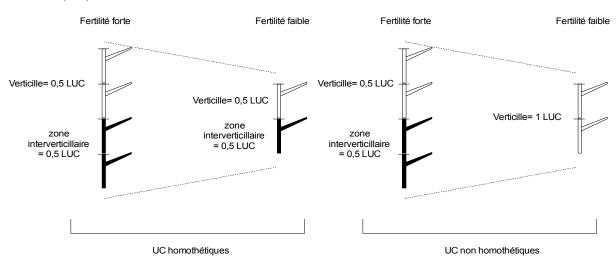
En second lieu, la comparaison du modèle de longueur du verticille et du modèle stochastique de nombre de branches permet de proposer une interprétation de l'action respective des différents descripteurs de la croissance de l'arbre ou des conditions de croissance, que ne permettaient pas les modèles statistiques (FOREST de Colin 1992 ou modèle recalibré d'après FOREST au § 3.3.1.1.3). Alors que le processus de ramification décrit par le modèle stochastique ne semble dépendre que de Ht (grandeur décrivant la croissance de l'arbre), la longueur du verticille semble influencée par les grandeurs décrivant les conditions de croissance de l'arbre comme HØ. Cette interprétation fournit une hypothèse à tester, mais comme il n'y a que 2 classes de fertilité dans notre échantillon, on ne peut pas conclure. Par exemple, Niinemets & Lukjanova (2003) montrent que le taux de ramification de *Pinus sylvestris* peut être fortement influencé par la fertilité du site. Dans les sites de haute fertilité, il dépend de la lumière. Dans les sites plus pauvres, la croissance de l'arbre étant limitée par la disponibilité en azote, le taux de ramification devient indépendant de la lumière. Les arbres que nous avons étudiés proviennent d'un site de classe de fertilité 1 selon Décourt (1972). Dans ces conditions de croissance et suivant les conclusions de Niinemets & Lukjanova (2003), le taux de ramification peut nous apparaître indépendant de la fertilité. Pour trancher, il faudrait augmenter le nombre de classes de fertilité dans les échantillons de calibrage.

Figure 82

Evolution de la morphologie de l'UC de tige de l'Epicéa commun en fonction des conditions de croissance (ici la fertilité).

Pour chaque hypothèse, on a au départ, une UC fictive dans laquelle le verticille occupe 50% de la longueur de l'UC (LUC) et les branches verticillaires les 50% restants.

- a : hypothèse des UC homothétiques. L'UC de l'arbre ayant crû en faible fertilité est moins longue que celle de l'arbre de forte fertilité. Il y a par conséquent moins de branches, mais la structure est la même
- b : hypothèses des UC non homothétiques. L'UC de l'arbre issu de faible fertilité est d'une structure différente car l'arbre n'a pas produit de branches verticillaires.



7.3. Limites du modèle

7.3.1. Provenance des échantillons

C'est la plus importante des limites du modèle. Seule la modélisation des hauteurs de base du houppier a permis d'explorer une vaste gamme de conditions de croissance. Il aurait été souhaitable que des mesures des caractères des branches eussent été disponibles pour les échantillons belges et surtout suédois. Faute d'avoir pu disposer de telles mesures, les modèles de diamètre de branche, d'angle d'insertion et de nombre de branches restent essentiellement « vosgiens ».

Ainsi, certaines situations susceptibles d'influencer la distribution du diamètre basal des branches ou de leur angle d'insertion ne sont pas prises en compte. On a vu au chapitre validation, l'enjeu que représentait pour notre modèle la maîtrise de la longueur du cycle de la branche. Quand les branches vivent plus longtemps qu'espéré, même si leur croissance radiale est faible, le modèle produit des estimations biaisées du diamètre basal et de l'angle d'insertion en bas de l'arbre, la zone la plus stratégique pour la qualité du bois. Or l'étude de la hauteur de la première branche verte a montré que la remonté du houppier était très lente chez les arbres suédois, voire nulle. Des observations similaires sont reportées pour les Alpes (Kuuluvainen & Sprugel 1986). Doit-on en déduire que les branches des arbres alpins ou boréaux vivent plus longtemps que celles d'arbres à croissance plus rapide issus de climats plus cléments. Ces branches sont-elles en croissance imperceptible comme le laisse supposer les résultats obtenus par Kershaw & Maguire (1995) sur le Douglas ?

D'après l'étude de la base du houppier des arbres suédois, on a mis en évidence la nécessité de considérer des variables liées au climat. Comme nous l'avons expliqué en commentant le Tableau 45, ci-dessus, l'étude comparative des échantillons vosgiens et midi-pyrénéens pour le diamètre basal des branches vertes laisse espérer que ce ne sera pas nécessaire pour cette caractéristique. On conçoit cependant aisément que la variabilité des conditions de croissance entre les Vosges et la Région Midi-Pyrénées soit bien moindre qu'avec la Scandinavie. Ce qui nous préoccupe n'est pas tant le problème de construire un modèle à l'échelle de l'aire de répartition de l'Epicéa commun, que celui des arbres de haute montagne qu'on peut rencontrer par exemple dans les Alpes, que nous n'avons absolument pas abordés et qui se rapprochent des Scandinaves par plusieurs aspects de leur croissance (indice de fertilité faible, lenteur de la remonté du houppier, climat dans lequel l'eau est également indisponible en hiver, enneigement important).

Enfin, deux phénomènes, reliés à l'angle d'insertion n'ont pas été pris en compte : la table et le port columnaire. La table est un phénomène lié au vieillissement de l'arbre. Les vieux Epicéas tendent à produire des branches avec des angles d'insertion de plus en plus ouverts. Il n'y avait pas dans nos échantillons, d'arbres formant la table. Même dans les arbres les plus âgés, l'angle d'insertion des branches vivantes variait conformément aux observations recueillies dans les arbres jeunes par Colin (1992). Le port columnaire est également un problème qu'il faudra considérer, si l'on tient à utiliser les modèles dans les régions à fort enneigement, comme les Alpes.

7.3.2. Statut des arbres des échantillons utilisés pour l'ajustement du diamètre basal des branches et de l'angle d'insertion

Ci-dessus, nous avons évoqué les limites possibles du modèle par rapport au type de sylviculture pratiqué. Mais même au sein de la sylviculture régulière, il semble possible de trouver des cas pour lesquels le modèle nécessiterait d'être contrôlé.

Les premiers modèles de branchaison de l'Epicéa commun avaient été établis par Colin (1992) à partir d'échantillons représentatifs de la ressource vosgienne. Dans ceux-ci, les peuplements de 60 ans et plus étaient peu nombreux. Les classes de fertilité moyenne étaient sur-représentées. Ainsi l'objectif initial de l'échantillon France Nord qui a servi de point de départ de ce travail avait été d'étendre le domaine de variabilité des conditions de croissance observées vers les plus hautes classes de fertilité et les peuplements les plus âgés. Ce faisant, n'avons nous pas été conduits à observer un autre cas particulier de la croissance de l'Epicéa commun ?

Pour rendre les choses plus claires, nous avons schématisé le problème dans la Figure 83 Nous sommes dans un peuplement qui ressemble au peuplement 32 de l'échantillon France Nord. C'est à dire qu'il a été échantillonné lorsqu'il était âgé de 95 ans. Dans ce peuplement, nous observons la croissance de 3 arbres que nous avons nommés A, B et C durant les 30 années qui précédèrent l'échantillonnage, en s'intéressant plus particulièrement au cas de A.

Lorsque le peuplement est âgé de 65 ans, A et C sont deux arbres dominants et B est un arbre surcimé. Dans le houppier de A, nous avons figuré deux branches B1 et B2, qui participent à la croissance. Leur accroissement radial annuel est conforme à ce que nous avons mis en évidence dans le chapitre 6.2.2.1.1, pour un arbre non stressé : il y a une importante accumulation d'assimilats dans l'axe des branches.

Lorsque le peuplement atteint l'âge de 80 ans, l'arbre surcimé B disparaît par éclaircie naturelle ou artificielle. A partir de là A et C vont se retrouver en compétition directe. Mais, pour l'instant ce sont toujours deux arbres dominants. La branche B1 de A continue à produire des accroissements radiaux annuels correspondants aux branches d'un arbre non stressé. B2 qui est arrivée en fin de cycle produit des accroissements radiaux annuels typiques d'une branche du houppier inférieur qui ne contribue plus à la croissance de la tige.

Quand, 15 ans plus tard, nous sommes arrivés pour notre échantillonnage, l'issu de la compétition entre A et C était fixée. C'était C le vainqueur. A est passé du statut de dominant à celui de dominé. Il subit un stress. Les branches mises en place dans les 15 dernières années, comme B3, produisent des accroissements radiaux annuels typiques des arbres soumis à un stress de compétition comme nous l'avons vu au § 6.2.2.1.1. B2 est toujours productive, mais son fonctionnement a changé. Quant à B3, elle est morte.

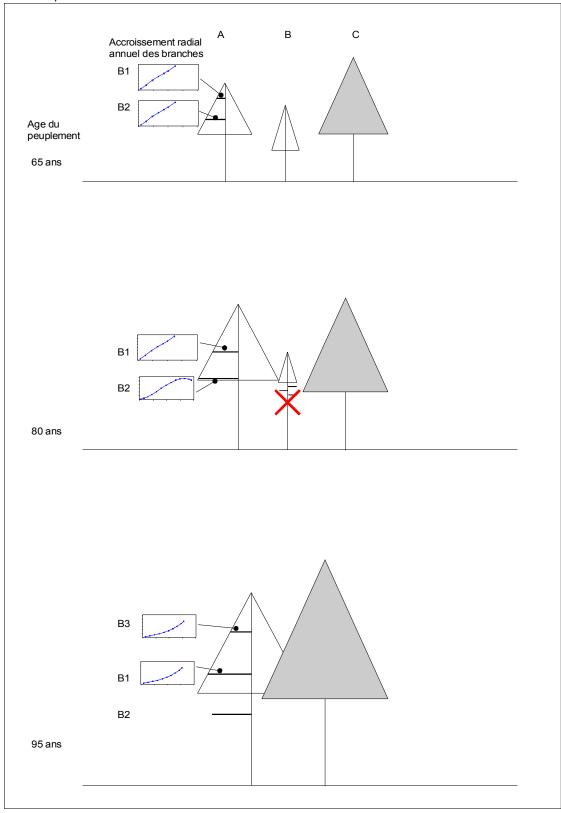
La branche B2 n'a connu que la période où l'arbre A était dominant. Dans notre travail nous sommes partis de la modélisation du houppier vert. Dans le cas de A, nous aurions tenté de reconstituer la croissance de B2 à partir de relations statistiques entre les branches et la tige établies d'après l'observation de branches comme B3 et B1.

L'ennui, c'est que lorsque le peuplement avait 95 ans, nous avons choisi d'échantillonner les dominants, c'est à dire des arbres comme C. Le fait que nous ayons trouvé C dominant à 95 ans témoigne précisément du fait que sa stratégie de croissance était payante en terme de compétition. Dans ces conditions est-il étonnant qu'il l'ait répétée durant toute son existence. Autrement dit, cette relative stabilité de la relation branche-tige, que nous avons observée, ne serait-elle pas en fait une caractéristique des arbres dominants ?

On ne peut pas dire si la modélisation que nous avons développée ici aurait été applicable à l'arbre A. Tout d'abord, nos connaissances sur l'accroissement radial annuel des branches sont encore assez rudimentaires. Le scénario que nous proposons pour l'évolution de l'accroissement radial des branches de A en fonction de l'évolution de son statut dans le peuplement reste à démontrer.

Nous avons cependant rencontré un cas d'accident de croissance dans le peuplement 35, où l'un des arbres, que nous avions sélectionnés pour l'étude de la relation entre l'accroissement annuel de la tige et l'accroissement radial annuel des branches verticillaires, avait subi une rupture de l'apex de la tige principale et une perte de dominance apicale (§ 6.2.2.1.2.2). C'est un accident de croissance banal. Il aurait été intéressant de pouvoir comparer l'accroissement radial des branches produites avant la rupture d'apex avec l'accroissement radial des branches qui ont été produites après. Mais nous sommes arrivés trop longtemps après l'accident. Toutefois, la comparaison avec son demi-frère, qui a poussé dans les mêmes conditions, mais sans connaître d'accident de croissance, a montré une différence significative dans les relations statistiques entre l'accroissement radial des branches et l'accroissement annuel de la tige. On peut donc suspecter que la relation branche-tige dans l'arbre accidenté n'était pas la même après la rupture d'apex. Dans cet arbre, il n'est pas sûr que l'application de notre modèle eût permis d'obtenir d'aussi bons résultats qu'avec les arbres des peuplements 37 et 38.

Figure 83Influence possible du statut des arbres de l'échantillon France Nord sur la modélisation



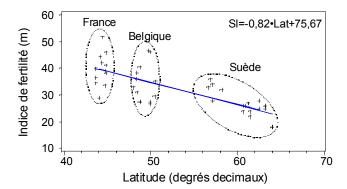
7.3.3. Corrélations entre les variables indépendantes

Il est usuel que les variables indépendantes des modèles que nous produisons soient corrélées entre elles, ce qui génère des difficultés de sélection des paramètres et d'interprétation. Dans notre cas, maximiser la variabilité des conditions de croissance nous a amenés à nous intéresser à plusieurs aires géographiques très différentes. Certaines des variables indépendantes, qui sont peu corrélées au niveau régional, le sont fortement à un niveau interrégional. C'est ce qui s'est passé pour le modèle de base du houppier vert. L'échantillon complet couvre une aire géographique importante. Or, à l'échelle européenne, il existe un gradient SO-NE de potentialités de l'Epicéa commun (Collignon *et al.* 2002) : les arbres des régions sud et ouest ont une croissance plus vigoureuse que ceux des régions Nord et Est.

Il n'est donc pas étonnant de trouver une corrélation négative significative entre l'indice de fertilité des peuplements et la latitude dans l'échantillon France-Belgique-Suède (Figure 84, écart-type = 5,42 m). De même, l'âge moyen des arbres augmente aussi du sud vers le nord. Cet effet est renforcé dans notre échantillon par le fait qu'il n'existe pas de très vieux peuplements dans le Massif Central et que l'on n'a pas échantillonné de jeunes arbres en Suède.

Une telle corrélation entre les variables indépendante a été à l'origine de difficultés de modélisation. Bien que l'examen des résidus des modèles de base du houppier vert ait montré l'existence de biais en fonction des régions, il n'a pas été possible de mettre en évidence un effet région significatif, une fois intégrés les variables indépendantes HØ (indice de fertilité) et Age (âge du peuplement à la souche) dans le modèle.

Figure 84Echantillon France + Belgique + Suède. Décroissance de l'indice de fertilité en fonction de la latitude. : délimite le nuage de points de chacun des échantillons France, Belgique ou Suède



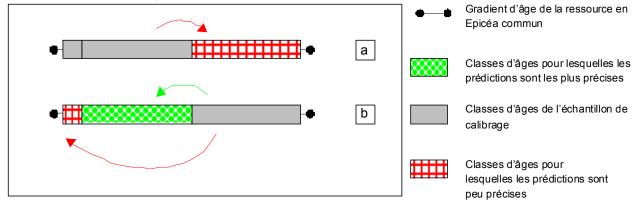
7.4. Question de l'extrapolabilité des modèles de branchaison de l'Epicéa commun

Comme on l'a signalé dans Loubère *et al.* (2004), le gradient d'âge des peuplements est l'un des plus importants à prendre en compte. Les modèles construits d'après des observations réalisées sur de jeunes arbres ne peuvent pas être utilisés pour prédire les caractéristiques de branchaison de vieux arbres (Figure 85, cas a). Les modèles produits d'après les données de jeunes arbres (Figure 85, cas b). Ainsi dans l'optique de la construction d'un modèle de la ressource en cette essence sur un territoire comme la France, qui présente une grande variabilité de conditions de croissance, il semble préférable que les arbres âgés soient fortement représentés dans les échantillons. Cependant, les modèles que nous avons produits à partir d'échantillons âgés rencontrent une limite dans le jeune âge des arbres. Ils peuvent difficilement prédire les caractéristiques de branchaison de l'arbre dans ses premières années. Des étapes importantes du développement juvénile des peuplements, comme la compétition racinaire, la fermeture du couvert et l'établissement de la hiérarchie, peuvent être à l'origine d'une certaine variabilité du fonctionnement du houppier. Il

est par exemple possible qu'avant la fermeture du couvert, les jeunes arbres se développent selon le modèle de l'arbre en croissance libre, qui est complètement différent de celui de l'arbre en peuplement régulier monospécifique. La conclusion de l'étude du diamètre des branches vertes semble pouvoir se généraliser aux autres caractères du houppier : pour le moment les échantillons destinés à la modélisation du houppier ont été constitués de manière à représenter la composition de la ressource sur pied actuelle, dans laquelle les arbres âgés sont très minoritaires. il semble en fait très important de représenter le gradient d'âge le plus complètement possible dans les échantillons servant au calibrage du modèle, quitte à suréchantillonner les classes d'âge extrêmes.

Figure 85

Possibilités d'extrapolation des modèles de houppiers de l'Epicéa commun en fonction du gradient d'âge représenté dans l'échantillon de calibrage.



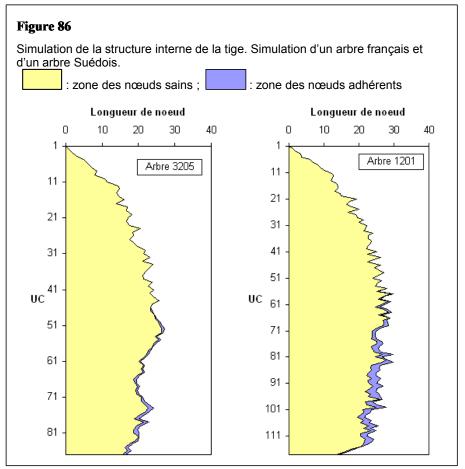
7.5. Perspectives

7.5.1. La nodosité

Un intérêt de la méthode de simulation que nous avons développée est qu'elle pourrait apporter une simplification de la modélisation de la nodosité. En effet, les modèles de houppier existants comme EPIFN (Leban *et al.* 1998) doivent se voir adjoindre des modules spécialisés comme SIMQUA, KAR ou Samson *et al.*, (1996) qui réclament un effort de développement supplémentaire. Ici, les données de nodosité se déduisent directement :

- De la simulation des caractéristiques des branches : diamètre basal, angle d'insertion
- De la simulation de la croissance de la tige

Les sorties concernant la nodosité ont été préparées dans le simulateur. Dans la Figure 87, on donne un exemple du genre de structure interne de la tige qui a été obtenu.



On pourrait ainsi penser qu'en économisant un enchaînement entre deux modèles, on va limiter le problème de la propagation des erreurs. En effet, pour le moment, la reconstruction du nœud découlant de calculs géométriques, il n'y a pas de terme aléatoire ou de paramètre à ajuster dans cette étape. Le phénomène de propagation d'erreur que l'on rencontre dans les chaînes de modèles comme EPIFN ne devrait donc pas intervenir ici. Par contre, le processus d'itération semble logiquement pouvoir conduire à des accumulations d'erreur et à des dérives dans les estimations. Par exemple, pour le diamètre basal des branches, les coefficients du modèle représentent peut-être un état moyen des corrélations au cours de la vie de l'arbre, mais il y a probablement des variations autour de cette moyenne entre les différentes périodes. Un travail d'évaluation serait donc quand même nécessaire, utilisant des données de dissection de tiges comme celles de Vestøl *et al.* (1999). A un autre endroit du modèle se trouve une configuration similaire : la base du houppier.

Faute actuellement de disposer de données sur la structure interne de la tige (croissance radiale, longueur de nœuds sains et adhérents), il n'est pas possible de valider ces simulations. On ne peut qu'émettre une remarque qualitative. Chez le Pin sylvestre, Björklund (1997) montre comment on peut distinguer 4 zones de nodosité dans une tige, en considérant les phases de la vie de l'arbre où les branches ont été mises en place (Figure 87). Durant la phase d'installation, la tige en croissance rapide produit des nœuds de diamètre de plus en plus importants, que l'on retrouve au pied de l'arbre mature (zone 1). Lorsque l'arbre est en croissance, la remonté du houppier est rapide, ce qui stabilise les variations de diamètre des branches. On rencontre alors dans la tige une zone dans laquelle le diamètre des nœuds varie peu (zone 2). Chez les arbres âgés, la récession du houppier se ralentit, l'espérance de vie des branches est importante. Ainsi, à la base du houppier, les nœuds sont d'un diamètre très variable et important en moyenne (zone 3). Dans le houppier vert, les nœuds décroissent régulièrement de diamètre vers l'apex (zone 4). La courbe de somme des diamètres de nœuds par verticille en fonction de la hauteur dans l'arbre comporte donc 4 points d'inflexion.

Figure 87

Profil de la somme des diamètres des nœuds par verticille en fonction de la hauteur dans le Pin sylvestre. Interprétation des différentes parties du profil en fonction des phases de développement de l'arbre d'après Björklund (1997). Phases de développement : 1 : phase d'installation. 2 : phase durant laquelle la récession de la première branche verte est régulière. 3 : arbres âgés : ralentissement de la récession de la base du houppier. 4 : décroissance des diamètres de nœuds dans le houppier vert.

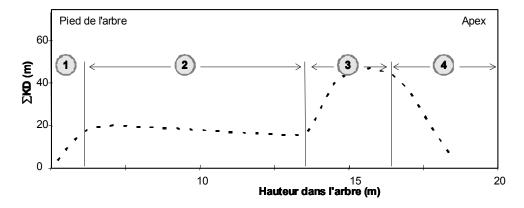
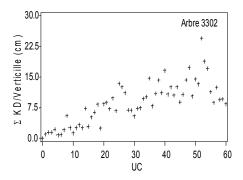


Figure 88

Simulation du diamètre des nœuds : distribution de la somme des diamètres simulés par verticille le long de la tige.



A partir des simulations de branches, nous avons recalculé la somme des diamètres de nœuds par verticille. La Figure 88 montre le résultat pour un arbre du peuplement 33. Il n'est pas nécessaire de montrer plus de simulations car les distributions produites pour les autres arbres sont similaires. Comme le simulateur ne calcule pas les propriétés des branches en dessous de la hauteur 1, 30 m depuis le sol, il manque une grande partie de la phase d'installation de l'arbre. Néanmoins, la somme des diamètres des nœuds par verticille croît dans le bas de l'arbre. Par contre, on ne retrouve pas la zone de forte variabilité à la base du houppier vert, ni les autres points d'inflexions de la courbe de Björklund (1997). Mais cette zone est censée se trouver chez les vieux arbres à remontée du houppier

ralentie. On a montré dans l'étude de la remonté de la base du houppier que ce ralentissement, observé chez les arbres Suédois, n'existait pas sur nos arbres Français, même âgés.

7.5.2. Estimation de la hauteur de base du houppier

Actuellement, le modèle de distribution des branches mortes dans le houppier vert développé au § 3.3.1.2.1 et récapitulé dans le Tableau 28 n'est pas utilisé pour prédire la base du houppier. La hauteur de la 1ère branche verte est calculée selon l'équation du Tableau 38 et on décide que toute branche se trouvant en dessous de cette hauteur est morte, ce qui revient à contraindre le modèle de distribution des branches mortes dans le houppier vert. Cependant, ce dernier reste intéressant comme modèle potentiel de base du houppier. Il permettrait de réduire le nombre de modèles dans la chaîne de simulation en estimant à la fois la hauteur de la première branche verte et du premier verticille vert. Le premier point d'inflexion de la courbe logistique, marque le début de la transition entre le houppier vert proprement dit (où seules quelques branches sont mortes du fait de la compétition des branches voisines du même arbre ou des arbres voisins) et la zone des branches mortes. On aurait là un estimateur de la base du houppier fonctionnel. Ce point pourrait être vérifié en étudiant l'accroissement radial annuel des branches verticillaires au-

dessus et au-dessous. Il faudrait également vérifier le rapport entre le modèle et l'extinction de la lumière dans la canopée.

7.5.3. Vers un modèle intégré du développement de l'Epicéa commun

Jusqu'à maintenant, la modélisation de la tige et celle du houppier de l'Epicéa commun ont fait l'objet de démarches séparées (Deleuze 1996, Saint-André 1999, Colin 1992). C'est ce que nous avons fait également, puisque notre modèle a été conçu pour recevoir en entrée les données d'un simulateur de croissance de tige quelconque. On a vu dans la partie validation, en étudiant les arbres des peuplements 37 et 38 quels problèmes cela pouvait engendrer.

Les résultats obtenus dans la partie consacrée à l'accroissement radial annuel des branches laissent espérer qu'on pourra un jour construire un simulateur capable pour un individu d'estimer simultanément les caractéristiques de la tige et celles du houppier (peut-être même un jour des racines). On discerne deux perspectives principales.

7.5.3.1.Modèle à base écophysiologique

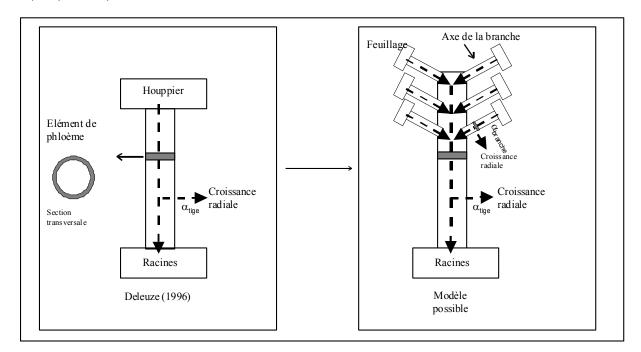
Le modèle de Deleuze (1996) est basé sur un houppier, vu comme un compartiment (Figure 89). C'est à dire que les branches n'y sont pas individualisées. Si, de notre côté nous arrivions à produire un modèle de la croissance radiale de la branche compatible avec le cadre théorique du modèle de diffusion, la question suivante pourrait alors se poser :

$$Pf_{\text{\tiny Tige}} = \sum Pr_{\text{\tiny Branche}}$$
?

Figure 89

Intégration du modèle de Deleuze (1996) de croissance en hauteur et radiale de la tige avec un modèle de croissance des branches

: Compartiment et axe ; \blacksquare : diffusion des assimilats ; $\alpha_{\mathsf{Tige}}, \alpha_{\mathsf{branche}}$ part de la diffusion des assimilats captée par l'axe pour sa croissance radiale



La réponse à cette question échappe au cadre de ce travail. Il ne suffit d'ajuster le modèle ShX à chaque branche, ce qui est déjà une importante entreprise. Il faut que les valeurs de Pf, Pr et c trouvées pour les branches soient solution du système de diffusion. Or on a vu qu'il y aura probablement des problèmes avec les branches du houppier inférieur. Par ailleurs une fois cette étape franchie, on a le problème des effets d'échelle (Bertram 1989), qui rendent très difficile de partir de la modélisation de la branche pour arriver à celle du houppier.

7.5.3.2. Modèle d'élongation de l'axe de la branche

Pour séduisante que soit la solution précédente au point de vue théorique, elle ne semble pas immédiatement et simplement réalisable. Il semble beaucoup plus intéressant de poursuivre sur la voie que nous avons entreprise ici : produire un modèle de l'axe principal de la branche verticillaire dont les entrées sont des variables décrivant la tige. En prenant en compte le défilement de l'axe de la branche, on affinerait l'estimation de la nodosité. Mais le principal avantage serait de réduire considérablement le nombre de modèles nécessaires pour simuler le houppier et la nodosité à partir des dimensions de la tige. Dans l'état actuel de notre travail, 7 modèles sont nécessaires, résumés dans le Tableau 45, qui ne comprend pas le modèle de longueur de branche, puisque nous avons utilisé celui de Deleuze (1996). On peut espérer converger vers un système basé sur 5 modèles :

- Un modèle de l'axe de la branche qui permet de calculer en même temps le diamètre basal et la longueur
- Un modèle d'angle d'insertion
- Un modèle de distribution des branches mortes dans le houppier vert qui permet de calculer les hauteurs de la 1ère branche verte et du 1er verticille vert
- Un modèle de nombre de branche ou de ramification
- Un modèle de remonté de la 1ère branche morte

7.6. Conclusion

Les progrès réalisés dans le domaine de la simulation de la croissance des arbres ont été nombreux, de sorte que l'on peut espérer mettre au point une plate-forme simulation des principales essences de la forêt française. Mais le contexte de l'interface entre la simulation de la croissance des arbres et l'estimation de la qualité des bois crée un cadre méthodologiquement contraignant, si bien qu'on a pu craindre que les connaissances acquises dans la simulation de la croissance des arbres ne puissent être transférées du côté des professionnels transformateurs. Les premiers travaux de modélisation de la branchaison de l'Epicéa commun avaient permis de lever en partie cette crainte et avaient laissé espérer en la construction d'un modèle utilisable par les professionnels, au moins au niveau régional. Mais pour arriver à le construire, il était obligatoire d'appréhender l'hétérogénéité de la branchaison, une des causes majeures de l'hétérogénéité du matériau bois. La croissance de la branche est le phénomène de base pour comprendre la nodosité, mais devoir explicité tout ou partie de cette écophysiologie très complexe, qui se déroule à une échelle très inférieure à celle perçue par les sylviculteurs ou les transformateurs risquait de nous éloigner de notre objectif.

Les limites imposées par notre échantillon ne nous ont pas permis de construire un tel modèle. Mais celui que nous avons présenté nous a permis de franchir plusieurs étapes. On a pu montrer, pour les arbres de peuplements monospécifiques et équiennes qu'il était en partie réalisable de produire un modèle utilisable sur une grande échelle géographique sans recalibrage. Pour nous la mortalité des branches constituera le principal enjeu à venir et peut-être aussi le principal obstacle à cette démarche, vu le peu de connaissances dont on dispose dans ce domaine. Les accidents de croissance sont également susceptibles de fausser les estimations du modèle si on l'applique à grande échelle dans la mesure où des phénomènes comme les ruptures d'apex de la tige sont fréquents chez l'Epicéa commun et affectent chaque année une certaine proportion des arbres dans un peuplement.

Malgré les contraintes méthodologiques issues de la situation d'interface entre les problématiques de croissance et de qualité des bois, on a pu aller beaucoup plus loin dans l'analyse de la croissance de la branche que ce que nous attendions. Il semble donc également réaliste de vouloir expliciter une partie de la biologie des branches sans renoncer aux principes de base de la méthode, c'est à dire sans avoir recommencer la modélisation en partant du

niveau de la branche avec tous les problèmes d'échelles que cela poserait. Améliorer la prédiction de la qualité du bois en intégrant des connaissances issues d'autres disciplines de la recherche forestière, comme l'écophysiologie et l'architecture des végétaux est un objectif envisageable. Nous avons tenté d'en poser les bases. Une zone d'inquiétude subsiste cependant. On a montré que la modélisation séparée de la branchaison et de la croissance de la tige engendrait une approche unilatérale des relations entre ces deux compartiments de l'arbre, puisque l'on ne pouvait tenir compte que de l'action de la tige sur les branches. Il faudra peut-être envisager de prendre en compte l'autre terme de l'interaction entre la tige et le houppier, c'est à dire l'effet du houppier sur la tige.

Enfin, nos arbres virtuels restent assez éloignés de leurs congénères en bois. Ils ne produisent pas de pousses d'août et n'ont pas de branches interverticillaires. Néanmoins, le concept de chaîne de modèles « du plant à la planche » reste d'actualité. On peut même espérer dans l'avenir qu'il permette d'estimer des paramètres de la ressource forestière sur pied intéressant d'autres domaines au-delà de la qualité du bois.



Baldwin, V.C. Jr., Burkhart, H.E., Dougherty, P.M., and Teskey R.O. 1993: Using a growth and yield model (PTAEDA2) as a driver for a biological process model (MAESTRO). USDA For. Serv. Res. Pap. SO-276. 9p.

Baldwin V.C. Jr., **Peterson K.D.**, **Burkhart H.E.**, **Amateis R.L.**, **Dougherty P.M. 1997**: Equations for estimating loblolly pine branch and foliage weight and surface area distributions. Can. J. For. Res. 27:918-927

Baldwin, V. Clark, Jr.; Burkhart, Harold E.; Westfall, James A.; Peterson, Kelly D. 2001: Linking growth and yield and process models to estimate impact of environmental changes on growth of loblolly pine. Forest Science: 47(1), 77-82

Barczi J.F., de Reffye P., Caraglio Y. 1997: Essai sur l'identification et la mise en œuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. Le logiciel AMAPSIM. *In* Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D. eds, INRA, Paris, 205-254

Bassow S., Ford E.D. 1990: A process model of carbon translocation in trees: an exploration of the branch autonomy theory. Silv. Car., 15, 77-87

Batschelet E. 1981: Circular Statistics in Biology. Academic Press, London, 371 pp

Bemse U. 1995: Bockkäfer: Illustrierter Schlüssel zu den Cerambyciden und Vesperiden Europas. Margraf Verlag, 512 pp

Benichou P., Le Breton O. 1987 : Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie, 19, 1-14

Bertram J.E.A. 1989: Size-dependent differential scaling in branches: the mechanical design of trees revisited. Trees, 3, 241-253.

Björklund L 1997: The interior knot structure of *Pinus Sv/vestris* stems. Scand. J. For. Res., 12, 403-412

Bosc A. 2000: EMILION, a tree functional-structural model: presentation and first application to the analysis of branch carbon balance, Ann. For. Sci., 57, 555-569.

Breckling B. 1996: An individual based model for the study of pattern and process in plant ecology: an application of object oriented programming. Ecosys 4:241-254

Cannell, M.G.R. 1974: Production of branches and foliage by young trees of *Pinus contorta* and *Picea sitchensis*: provenance differences and their simulation. J. Appl. Ecol., 11, 1091-1115.

Castéra P., Fournier M. 1998 : Aspects mécaniques de la croissance d'un rameau. Actes du 4ème Colloque Sciences et Industries du Bois, 11-13 Septembre, Nancy, France. ARBOLOR

Castéra P., Morlier V. 1991: Growth patterns and bending mechanics of branches. Trees, 5

Colin F. 1992: Analyse et modélisation de la branchaison de l'Epicéa Commun en vue de prédire la qualité de la ressource. PhD Report, INRA Nancy, ENGREF Nancy, 278 pp

Colin F., Houllier F. 1991: Branchiness of Norway Spruce in Norteastern France: modeling vertical trends in maximum nodal branch size, Annals of Forestry Science, 48, 679-693

Colin F., Monchaux P., Houllier F., Leban J.M. 1991: Croissance, branchaison et qualité de l'Epicéa commun. Premiers résultats obtenus sur des arbres exploités lors d'une troisième éclaircie. Annales de recherches sylvicoles AFOCEL, 251-296

Collignon A.-M., Van de Sype H., Favre J.-M. 2002: Geographical variation in random amplified DNA and quantitative traits in Norway spruce. Can. J. For. Res., 32, 266-282

Courbaud B. 1997 : Modélisation de l'éclairement et de la croissance de l'Epicéa (Picea abies L. Karst.) en forêt irrégulière de montagne. Thèse, Université Claude Bernard Lyon I, 244pp

Courdier, F.;Lemoine, B. 1995: Architecture du pin maritime. Distribution des cernes dans le tronc. Relation des branches avec le tronc. *In* Bouchon, J. (ed.). Architecture des arbres fruitiers et forestiers. Colloques de l'INRA, INRA Editions;Paris (FRA), 74;323-332

Cown D.J. 1992: Corewood (juvenile wood) in Pinus radiata. N.Z.J.For.S., 22, 87-95.

Daquitaine R. 1995: Contribution à la validation des modèles disponibles pour l'évaluation de la qualité du bois d'une ressource forestière existante. Application à l'Epicéa commun (Picea abies (L.)Karst.). DEA Modélisation et analyse des Systèmes biologiques, INRA Nancy, Equipe de recherche sur la Qualité des Bois.

Daquitaine R., Saint-André L., Leban J.M. 1999: Improve stem taper and ring width modelling based on standard tree measurements. Rapport Contrat Européen EC-FAIR STUD CT96-015, 3-23

Debazac E.F. 1964: Manuel des Conifères. ENGREF, Nancy, 170 pp

Decourt N. 1972 : Tables de production provisoires pour l'Epicéa commun dans le nord-est de la France. Ann. Sci. For., 29, 49-65

Deleuze C. 1996 : Pour une dendrométrie fonctionnelle: Essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Thèse, Université Claude Bernard Lyon I, 301 pp

Deleuze C. 1995: Intégration des concepts éco-physiologiques dans les modèles de croissance et de qualité des bois. Revue Forestière Française, 57, 149-155

Deleuze C., Houllier F. 2002: A flexible radial increment taper equation derived from a process-based carbon partitioning model., Ann. For. Sci., 59, 141-154

Deleuze C., Houllier F. 1995: Prediction of stem profile of Picea abies using a process-based tree growth model., Tree Physiology, 15, 113-120

de Reffye P., Houllier F., Blaise F., Fourcaud T. 1997: Essai sur la relation entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. *In* Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D. eds, INRA, Paris, 205-254

Doruska P.F., Burkhart H.E. 1994: Modeling the diameter and locational distribution of branches within the crowns of loblolly pine trees in unthinned plantations. Can. J. For. Res., 24, 2362-2376.

Doussot F. 1996: Dynamique de croissance des branches et formation du nœud chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Rapport DEA,

Dreyfus P. 1990 : Interaction génotype, densité et compétition dans un dispositif clinal d'Epicéas communs. Annals of Forestry Science, 47 : 1-16

Dreyfus P. 1988 :, Compétition et croissance dans de jeunes peuplements résineux. Aspects biologiques, écologiques et sylvicoles. Thèse, Université d'Aix-Marseille, Aix-en-Provence.

Duchanois G., Leban J.M., Triboulot P. 1998 : Stress concentration in the vicinity of a knot under simple loading. Actes du 4ème Colloque Sciences et Industries du Bois, 11-13 Septembre, Nancy, France. ARBOLOR

Edelin C. 1977: Images de l'architecture des Conifères. Thèse, Université Montpellier II, 255pp

Eriksson H. 1976: Yield of Norway spruce in Sweden. Research notes Nr. 41. Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden. 291 pp.

Ford R., Ford E.D. 1990: Structure and basic equations of a simulator for branch growth in the Pinaceae. J. Theor. Biol. 146, 1-13

Früh. T. 1997: Simulation of water flow in the branched tree architecture. Silva Fennica, 31(3), 275–284.

Fujimori T. 1975: Study on the technical system of pruning. Bull. For. For. Prod. Res. Inst., n°273

Gava M. 1973: Durata existentei ramurilor principale la molid si mersul cresterii lor în grossime [La durée de vie des branches d'Epicéa commun et le processus de la croissance radiale], Revista padurilor, 88, 531-533.

Goreaud F. 2000: Apport de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Thèse, ENGRE Nancy, Tome 1, 361pp

Groualle C., Minot P. 1989 : Croissance du Sapin et de l'Epicéa dans les futaies jardinées du Haut-Jura. Rapport ENITEF. ENGREF Nancy, 63pp+36pp Annexes

Guilley E., Loubère M., Nepveu G. 1999: Identification en forêt de chênes sessiles (Quercus petraea) présentant un angle du fil du bois intrinsèquement faible. Can. J. For. Res., 29(12), 1958-1965.

Jarvis, P. G. 1993: Prospects for bottom-up models. In J. R. Ehleringer and C. B. Field (eds.), Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe, Academic Press Inc., San Diego, pp. 115-126.

Hallé F., Oldeman R.A.A, Tomlinson P.B. 1978: Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag Ed, Berlin 441 pp

Hejnowicz A., Obarska E. 1995: Structure and development of vegetative buds from the lower crown of Picea abies. Ann.Sci.For., 52, 433-447

Houllier F. 1994: Etude de la croissance et de la qualité du bois d'Epicéa. Application à l'évaluation de la ressource. Rapport final. ENGREF Nancy, Equipe Dynamique des Systèmes Forestiers, 44 pp

Houllier F., de Reffye Ph. 1996: Linking tree architecture, stem growth and timber quality: a review of some modelling approaches. Proc. IUFRO 1996, 294-303

Houllier F., Leban J.M. 1991 : Modèle théorique de croissance des arbres en peuplement equienne et monospécifique. INRA Nancy, Equipe de Recherche sur la Qualité des Bois, Publication n°364, 13 pp

Houllier F., Leban J.M., Colin F. 1995: Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. Forest Ecology and Management, 74, 91-102.

IFN 1992 : Inventaire Forestier Départemental : Vosges. 3^{ème} inventaire-1992. Inventaire Forestier National, 145 pp

Kellomäki S. 1981: Effect of the within-stand light conditions on the share of stem branch and needle growth in a twenty-year-old Scots Pine stand. Silv.Fen., 15, 130-139

Kellomäki S., Kurttio O. 1991: A model of the structural development of a Scots Pine crown based on modular growth. For.Ecol.Man., 43, 103-123

Kershaw J.A., Maguire D.A. 1995: Crown structure in Western hemlock, Douglas fir and Grand fir in western Washington: trends in branch level mass and leaf area., Can.J.For.Res., 25, 1897-1912

Kershaw J.A., Maguire D.A. 1990: Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. Can. J. For. Res. 20, 1690-1695

Krause C. 1992: Ganzbaumanalyse von Eiche, Buche, Kiefer und Fichte mit dendroökologischen Methoden unter besondere Berücksichtigung von Klima- Wachstums- Beziehungen und Weiserjahren. Dissertation, Hamburg Univertsity, 163 pp

Kurth W. 2000: Towards universality of growth grammars: Models of Bell, Pagès and Takenaka revisited. Ann. For. Sci., 57, 543-554

Kurth W., Sloboda B. 1997: Growth grammars simulating trees - an extension of L-systems incorporating local variables and sensitivity. Silva Fennica, 31, 285-295

Larson P.R. 1994: The vascular cambium. Development and structure. Springer Verlag Ed., Berlin, Germany, 725 pp

Leban J.M. 1995 : Estimation des propriétés des sciages d'une ressource forestière : application à l'Epicéa commun (Picea abies Karst.). R.F.F., 57, 131-140

Leban J.M., Houllier F., Saint-André L. 1998: Linking tree growth and timber properties: dynamic and static approaches. Case study of the Norway Spruce in France. Forest Ecology and Management.

Leban J.M., Daquitaine R., Houllier F., Saint-André L. 1997: Linking models for tree growth and wood quality in Norway spruce. Part I: Validation of predictions for sawn boards properties, ring width, wood density and knottiness. *In* Proceedings of the Second Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Softwares » organized by IUFRO Working Party S5.01-04 « Biological Improvement of Wood Properties » and by Division of Water, Environment and Forestry Technology, CSIR, Pretoria, South Africa, August 26-31, 220-228

Leban J.M., Houllier F., Goy B., Colin F. 1992 : La qualité du bois d'Epicéa en liaison avec les conditions de croissance. Forêt-entreprise, 80, 11-27

Le Moguédec G. 1999: Modelling the grading of commercial size boards from a tree population by taking into account the structuration of the variability-covariability of basic wood properties relevant for grading rules. Progress at the Wood Quality Research Team of the INRA Institute since the Second Workshop of the IUFRO WP S5.01-04 (1996, South Africa). *In* Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software » organized by IUFRO Working Party S5.01-04 « Biological Improvement of Wood Properties » and by Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois, Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux, France, September 5-12, 472-477

Littell R.C., Miliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D. 1996: SAS system for mixed models. Sas Institute Inc., Cary, NC. 633pp

Lorieux M. 1990: Essai de modélisation de la croissance de l'Epicéa commun du Nord-Est de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National. DEA Report, Université Claude Bernard Lyon I, CNRS URA 243. 39pp

Loubère M., Colin F. 1999: Simulation of the branchiness on the basis of standard tree measurements. EC-FAIR CT 96-015 Report, INRA Nancy, 43-66

Mac Donald E., Hubert J. 2002: A review of the effects of silviculture on timber quality of Sitka Spruce. Forestry, 75, 107-138

Maguire D.A., Hann D.W. 1987: A stem dissection technique for dating branch mortality and reconstructing past crown recession. For.Sci., 33, 858-871

Maguire D.A., Moeur M., Bennett W.S. 1994: Models for describing basal diameter and vertical distribution of primary branches in young Douglas fir., For.Ecol.Man., 63, 23-55

Mäkelä A., Vanninen P., Ikonen V.-P. 1997: An application of process-based modelling to the development of branchiness in Scots Pine. Silva Fennica, 31, 369-379

Mäkelä A., Landsberg J., Ek A.R., Burk T.E., Ter-Mikaelian M., Ågren G.I., Chadwick D.O., Puttonen P. 2000: Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. Tree Physiology, 20, 289-298

Mäkinen H. 1999: Effects of stand density on radial growth of branches of Scots Pine in Southern and Central Finland. Canadian Journal of Forest Research, 29, 1216-1224.

Mäkinen H., Colin F. 1999: Predicting the number, death and self-pruning of branches in Scots Pine. Canadian Journal of Forest Research. 29, 1225-1236

Méredieu C., Colin F. 1996 : Vertical profile of knot-size and shape. Modelling based on stem-branch relationships. Recent statistical developments carried out on *Pinus nigra* Arn ssp *laricio* var. *corsicana* Loud. European workshop on application of statistics. 1-14

Méredieu C., Colin F., Hervé J.C. 1996: Three statistical methods to be used in modelling stem-branches relationships of Coniferous species. Second workshop of IUFRO working party S5.01-04. 1-14

Méredieu C., Colin F., Hervé J-C. 1998: Modelling branchiness of Corsican pine with mixed-effect models (*Pinus nigra* Arnold. ssp. *Laricio* (Poiret) Maire). Ann.Sci.For. 55, 359-374

Niinemets Ü. Lukjanova A. 2003: Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in Pinus sylvestris., Ann. For. Sci, 60, 195-208.

Nozeran R., Bancilhon L., Neville P. 1971: Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. Advances in morphogenesis, 9, 1-66

Mohren G.M.J., Burkhart H.E. 1994: Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models., For.Ecol.Man., 69, 1-5

Oja J. 1997: A comparison between three different methods of measuring knot parameters in Picea abies., Scand.J.For.Res., 12, 311-315

Ottorini J.M. 1991: Growth and development of individual Douglas-fir in stands for application to simulation in silviculture., Ann.Sci.For., 48, 651-666

Pardé J. 1984: Production et sylviculture de l'Epicéa commun en plantations. Revue Forestière Française, 36,

Perttunen J., Sievänen R., Nikinmaa E., Salminen H., Saarenmaa H., Väkevä J. 1996: LIGNUM: a tree model based on simple structural units. Annals of Botany, 77:87-98

Petersson H. 1998: Prediction of the branch variables related to timber quality in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* in Sweden., Scand.J.For.Res., 13, 21-30

Picard O. 1996: Les normes des bois ronds et sciages. Quels enjeux pour les sylviculteurs?, Forêt-entreprise, 111, 27-30

Ribeyrolles L. 1993 : Effets de la densité de plantation sur la croissance, la ramification et l'architecture d'une provenance d'épicéa commun. Rapport DEA Biologie Forestière. Université Nancy I, 40 pp

Rittié D., Gelhaye P. 2001 : Utilisation du logiciel WinDendro : Détermination d'un seuil de séparation pour la mesure des largeurs de bois initial et final sur l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst). Cahier des Techniques de l'I.N.R.A., n° 46, 12-16.

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, ENGREF Nancy, 215pp

Saint-André L. 1994 : Modellisation de la croissance et de la qualité du bois de l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.). DEA Sciences du Bois. INRA Nancy, 27 pp.

Saint-André L., Daquitaine R., Leban J.M. 1999a: Modelling the pith location and the ring shape in the stem using the external tree profile. Case study on Norway spruce. *In* Proceedings of the Third Workshop « Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software » organized by IUFRO Working Party S5.01-04 « Biological Improvement of Wood Properties » and by Equipe de Recherches sur la Qualité des Bois, Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux, France, September 5-12, 123-130

Saint-André L., Leban J.-M., Houllier F., Daquitaine R. 1999b: Comparaison de deux modèles de profil de tige et validation sur un échantillon indépendant. Application à l'Epicéa commun dans le nord-Est de la France., Ann.Sci.Nat.Bel., 56, 121-132

Salas-González R., Houllier F., Lemoine B., Pignard G. 2001: Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait. in southwestern France., Ann. For. Sci., 58, 785-802

Samson M., Bindzi I., Kamoso L.M. 1996 : Représentation mathématique des nœuds dans le tronc des arbres. Canadian Journal of Forest Research, 26, 159-165

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. 1964: A quantitative analysis of plant form- the pipe model theory. I Basic analysis. Japanese Journal of Ecology 14(3): 97-105

Sievänen R., Burk T.E., Ek A.R. 1988: Construction of a stand growth model utilizing photosynthesis and respiration relationships in individual trees., Can.J.For.Res., 18, 1027-1035

Sievänen R., Nikinmaa E., Perttunen J. 1997: Evaluation of importance of sapwood senescence on tree growth using the model LIGNUM. Silv.Fen., 31, 329-339

Spathelf P. 2003: Reconstruction of crown length of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) and Silver fir (Abies alba Mill.)- technique establishment of sample method and application in forest growth analysis. Ann. For. Sci. 60, 833-842

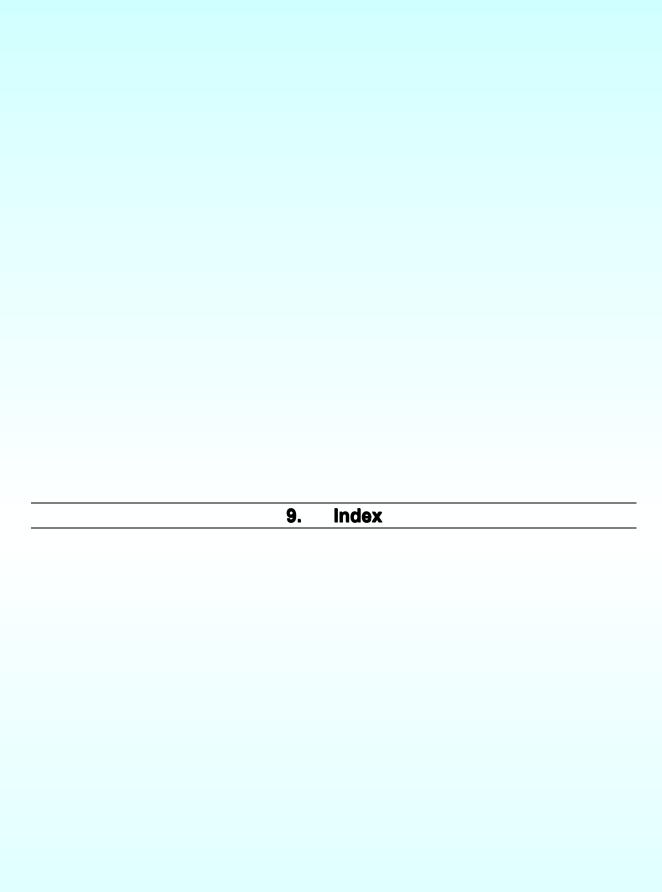
Sprugel D.G. 1983: Correcting for bias in log transformed allometric equations., Ecology, 64, 209-210

Uusitalo J., Kivinen V.P. 1998: Constructing bivariate dbh/dead branch height distribution of Pines for use in sawing production planning. Scand.J.For.Res., 13, 509-514

Vestøl G.I., Colin F., Loubère M. 1999: Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies*., Scand. J. For. Res. 14, 470-480

Wang Y., Bodig J. 1991: Knot interactions in wood poles. Wo.Sci.Tech., 25, 47-56

Wilson B.F. 1989: Tree branches as populations of twigs. Canadian Journal of Botany, 67, 434-442



9.1. Index des auteurs cités

B

Baldwin_8,16,17,20,22,235
Barczi_19
Barthélémy_17
Batschelet_63
Bemse_8
Benichou_36
Bergh_175
Bertram_249
Björklund_16,40,41,246,247
Bodig_7
Bollman_14
Bosc_15,17,161,174
Breckling_17
Burkhart_11,19

\overline{C}

Cannell_23,25,156,161,174
Colin_98,99,153
Colin_8,9,10,11,16,18,19,22,23,24,25,26,29,30,34,40,41,
54,55,56,57,60,62,72,77,97,98,101,102,124,147,150,1
54,155,156,162,164,174,176,184,190,200,233,234,238,
239,241,248
Colin_70
Collignon_9,34,244
Courbaud_15,16,19,98
Courbeaud_161,162
Courdier_12
Cown_153
Cown_6,7,10,16
CSF_15

D

Daquitaine_30,32,153
Daquitaine_9,16,19,25,29,37,54,57,98,150,175,185,194,2
35
de Reffye_12,16,17,20,21,23,235
Debazac_9
Décourt_23,34,47,49,161,190,194,237,239
Décourt_67
Deleuze_153
Deleuze_9,12,13,17,20,26,29,51,176,184,200,201,213,21
4,215,236,237,248,249
Dietrich_72
Doruska_11
Doussot_15
Dreyfus_34,156
Duchanois_7
Duchaufour_33

E

Edelin_9,10

Eriksson 23,36,158,175

F

Ford_12,187,236 Früh_17 Fujimori 7,14

G

Gava_14,72,164 Gelhaye_52 Goreaud_98 Grace_161,174 Groualle_238 Guilley 9,60

H

Hallé_9,17 Hann_7 Hejnowicz_14,237 Houllier_16,17,19,20,22,23,29,54,98,201 Hubert_6,7,8,14,23

I

IFN 15

J

Jarvis_17,18,24 Jolicoeur 62

K

Kellomäki_9,13,14,52 Kershaw_14,15,56,161,240 Kivinen_8,177 Krause_11,12,15,50,162 Kurth_9,13,17,20 Kurttio_9,52 Kuuluvainen_161,164,174,175,240

L

Larson_15 Le Breton_36 Le Goff_158 Le Moguédec_62 Leban_6,17,19,22,156,196,245 Lemoine_12 Littell_60,165 Lorieux_36,37,49 Loubère_25,34,56,60,62,155,190,244 Lukjanova_239

M

Madgwick_161
Maguire_7,12,14,15,56,58,161,240
Mäkelä_16,17,18,19,20,21
Mäkinen_8,11,12,14,15,161,164,174
Mc Donald_6,7,8,14,23
Méredieu_11,16,18,25,60,61,62,101,165,174
Minot_238
Mohren_19

N

Niinemets_239 Nozeran_12,187

0

Obarska_14,237 Oja_7 Ottorini_17,158,164

P

Pardé_15,150,158 Perttunen_17 Petersson_153 Petersson_16 Picard_6,7,16

R

Rémy_8

Ribeyrolles_9,10,11,14,29,47,57,161,238 Rittié_52 Rondeux_29,41

S

Saint-André_10,14,16,19,29,33,38,148,164,185,188,234,238, 248 Salas-González_12,16,23 Salas-González_19

Salas-González_19 Samson_196,197,245 Shinozaki_12 Sievänen_12,15 Sloboda_9,13,17,20 Spånberg_25 Spathelf_7 Sprugel_62,161,164,174,175,240

T

 $Tamm_161$

U

Uusitalo_8,177

 $\boldsymbol{\mathcal{V}}$

Vestøl_199 Vestøl_7,16,246

W

Walraff_63 Wang_7 Wilson_11

Index	

9.2. Index des espèces citées

4	

Abies balsamea,72



Cryptomeria japonica,14



Larix decidua,8

P

Phyllanthus amara,12
Picea abies,7
Picea rubens,11
Picea sitchensis,6, 8, 9, 143
Pinus maritimus,161
Pinus nigra ssp. laricio,11, 25, 60, 174, 203
Pinus pinaster,17
Pinus sylvestris,11, 15, 17, 174, 203, 210, 239, 246
Pinus sylvestris,13
Pinus taeda,8, 11, 17, 141, 235
Pseudotsuga menziesii,14, 17



Quercus petraea,9



10.1. Caractéristiques individuelles des arbres

N° terrain	Age	Agamey	C130	D130	Ec130	H1BM	H1BV	H1VV	———
		Agemax							
3101	65 60	66	130,9	41,67	6	2,58	7,88	17,50	28,93
3105	60	66	121,8	38,77	11	1,42	11,65	12,80	26,80
3111	62	66	119,8	38,13	5	0,08	7,52	11,45	26,00
3116	63	66	112,9	35,94	9	2,02	9,04	18,50	26,75
3120	65	66	116	36,92	9	2,28	11,02	17,08	26,88
3121	64	66	89	28,33	9	2,22	11,97	17,79	25,85
3123	63	66	131,4	41,83	15	2,04	7,74	20,05	25,42
3125	65	66	125,8	40,04	6	0,00	5,30	12,70	24,38
3127	64	66	144,3	45,93	6	1,75	10,00	12,63	28,84
3128	64	66	85,8	27,31	8	1,63	13,83	17,37	23,81
3131	61	66	77,8	24,76	17	1,44	8,99	14,15	22,90
3132	62	66	104,4	33,23	9	1,84	7,40	9,80	24,94
3134	64	66	130,8	41,63	10	2,42	7,64	16,85	26,70
3140	64	66	135,9	43,26	9	2,51	8,50	15,13	27,56
3145	63	66	108,8	34,63	11	1,74	6,65	9,00	25,60
3147	65	66	91,8	29,22	10	2,45	7,69	14,30	24,65
3149	65	66	97	30,88	11	2,37	8,43	14,57	25,25
3150	66	66	86,3	27,47	9	2,08	10,33	16,28	25,51
3205	93	95	137	43,61	8	2,44	22,55	25,52	32,91
3209	90	95	99	31,51	8	1,35	18,24	25,08	31,55
3210	95	95	88	28,01	6	2,29	20,88	27,02	32,18
3211	92	95	101	32,15	10	0,96	23,06	24,93	32,12
3220	90	95	106	33,74	8	2,80	20,18	23,10	33,02
3221	91	95	143	45,52	9	0,84	23,60	24,88	35,10
3224	88	95	137	43,61	8	1,92	20,53	23,55	34,70
3227	90	95	101	32,15	8	1,75	20,20	23,42	29,95
3230	93	95	85	27,06	5	1,16	23,22	24,75	30,62
3232	88	95	107	34,06	8	2,50	19,15	25,31	32,28
3233	92	95	134	42,65	10	1,91	21,93	25,05	34,46
3241	91	95	112	35,65	8	0,91	21,51	25,80	32,46
3242	95	95	104	33,10	9	1,40	23,21	26,78	34,85
3246	92	95	126	40,11	7	0,24	23,00	24,15	35,13
3247	95	95	141	44,88	0	0,56	21,50	24,71	33,47
3249	90	95	148	47,11	9	1,04	21,80	24,36	37,36
3250	90	95	115	36,61	5	1,09	20,36	24,90	35,18
3252	91	95	106	33,74	10	1,61	24,09	25,83	32,40

N° terrain	Age	Agemax	C130	D130	Ec130	H1BM	H1BV	H1VV	Ht
3301	68	68	155	49,34	11	1,27	18,98	20,62	34,22
3302	68	68	82	26,10	8	0,50	19,17	21,14	26,80
3311	65	68	152	48,38	13	0,83	16,94	18,75	32,94
3312	68	68	86	27,37	6	1,20	16,42	19,02	28,99
3313	68	68	104	33,10	6	0,55	18,10	19,96	31,52
3316	68	68	75	23,87	9	1,26	22,00	22,85	28,30
3338	68	68	84	26,74	8	0,55	17,30	18,24	28,35
3339	66	68	116	36,92	10	1,96	15,69	19,68	31,35
3341	67	68	117	37,24	8	0,36	19,85	21,60	32,10
3350	66	68	127	40,43	10	0,37	17,83	20,38	30,57
3352	66	68	109	34,70	8	0,62	20,06	20,90	31,48
3355	66	68	104	33,10	8	1,62	18,69	22,13	29,69
3359	67	68	108	34,38	8	1,89	18,34	20,40	30,92
3364	66	68	135	42,97	9	0,60	14,68	17,85	31,66
3366	67	68	137	43,61	10	1,90	19,70	21,96	32,31
3377	68	68	132	42,02	11	1,34	21,32	22,45	31,38
3379	68	68	88	28,01	10	0,67	18,42	20,47	27,90
3380	68	68	77	24,51	7	0,86	18,37	20,26	27,32
3404	130	133	135,5	43,13	12	3,82	19,18	21,69	33,97
3405	132	133	123,6	39,34	0	4,15	19,75	22,48	31,64
3412	128	133	107,2	34,12	8	4,85	20,60	23,57	31,66
3422	130	133	117,5	37,40	11	5,38	17,44	21,58	32,45
3428	130	133	135,9	43,26	9	3,52	20,02	23,20	33,41
3432	124	133	119,5	38,04	11	3,70	18,33	25,72	30,00
3435	129	133	148,2	47,17	11	3,85	19,40	21,15	33,55
3436	122	133	114,2	36,35	9	5,08	21,16	24,09	31,87
3437	124	133	118,9	37,85	9	3,33	22,30	23,60	33,49
3445	132	133	134,4	42,78	10	4,46	19,68	22,01	30,65
3450	131	133	141,7	45,10	7	5,53	18,64	20,48	33,93
3452	129	133	142,5	45,36	11	4,18	21,50	23,20	32,00
3453	129	133	104,7	33,33	8	4,15	19,93	23,55	30,18
3454	133	133	103,6	32,98	10	3,40	17,37	22,70	29,25
3455	124	133	94,4	30,05	9	1,48	17,70	20,76	28,12
3456	130	133	103,4	32,91	8	4,27	20,30	23,87	29,40
3457	126	133	98,7	31,42	9	2,14	18,49	25,08	28,24

10.2. Récapitulatif des abréviations et symboles utilisés

Notations utilisées dans les équations et les corps de texte, hors manuscrits d'articles en anglais ou emprunts à d'autres auteurs.

Symbole	Définition	Unité
Age	Age du peuplement	ans
Age _{UC}	Age de l'arbre au moment de l'étalement du verticille	ans
Al	Angle d'insertion	o
ALT	Altitude du peuplement	mètres
ANGMOY	Angle d'insertion moyen des branches du verticille	o
AZ	Azimut des branches verticillaires	o
CR1	Coefficient de couronne : porportion de la tige occupée par le houppier, mesurée depuis l'apex jusqu'à la première branche verte	%
CR2	Coefficient de couronne : porportion de la tige occupée par le houppier, mesurée depuis l'apex jusqu'au premier verticille vert	%
CR3	Coefficient de couronne : porportion de la tige occupée par le houppier, mesurée depuis l'apex jusqu'à la première branche morte	%
CUC	Circonférence d'unité de croissance de la tige mesurée sur écorce	centimètres
D130	Diamètre de la tige mesuré à 1,30 m depuis le sol	centimètres
Db	Diamètre basal de branche verticillaire	centimètres
Dbv	Diamètre basal de la branche verticillaire verte	centimètres
DINC	Position verticale de la branche le long de la tige, standardisée par rapport à la hauteur dominante du peuplement	%
dKL	Longueur d'axe de la branche englobée par une année de croissance radiale de la tige à la hauteur de l'insertion de la branche	centimètres
DMAX	Diamètre maximal des branches du verticille	centimètres
DMIN	Diamètre minimal des branches du verticille	centimètres
DMOY	Diamètre moyen des branches du verticille	centimètres
DMOYv	Diamètre basal moyen des branches vertes du verticille	centimètres
dR	Accroissement radial annuel de la tige à la hauteur d'insertion de la branche	centimètres
НØ	Hauteur dominante	mètres
H1bm	Hauteur de première branche morte	mètres
H1bv	Hauteur de première branche verte	mètres
H1vv	Hauteur de premier verticille vert	mètres
HD	Défilement de tige corrigé pour la hauteur de mesure du diamètre	-
Ht	Hauteur de la tige	mètres
LUC	Longueur d'UC de la tige	centimètres

Symbole	Définition	Unité
LUCB	Longueur d'UC de la branche	centimètres
LV	Longueur du verticille	centimètres
Nb	Nombre de branches verticillaires	-
NBCLUST	Nombre de branches verticillaires dans un cluster	-
Nbm	Nombre de branches mortes dans le verticille	-
NHA	Densité du peuplement	tiges/ha
NTOT	Nombre de branches du verticille	-
Р	Moyenne mensuelle des précipitations	millimètres
R	Rayon de la tige à la hauteur d'insertion de la branche	centimètres
RWL	Proportion de la longueur d'UC occupée par le verticille	-
rx	Position verticale relative de la branche le long de la tige comptée depuis l'apex	%
S	Hauteur maximale des arbres du peuplement	mètres
SI	Indice de fertilité	mètres
T	Moyenne mensuelle des températures	°C
Tmax	La plus élevées des moyennes mensuelles de températures	°C
UC	Numéro d'UC de tige compté à partir de l'apex de la tige (apex=1)	-
UCB	Numéro d'UC d'une branche compté depuis l'apex de la branche (apex=1)	-
V	Longueur de la saison de végétation	mois
VN	Entre-nœud virtuel	centimètres

10.3. Modèles régionaux de base du houppier

 $\label{eq:controller} \text{Avec i: arbre, j: peuplement, } \quad \epsilon_{ij} \text{: terme d'erreur résiduelle distribué selon } \quad N(0, \sigma_\epsilon^2) \quad \text{et les autres notations comme définies à l'Annexe 10.2.}$

Région	Modèle	R²	RMSE
Belgique	CR1	0,5183	0,2279
	$Logit(CR1_{ij}) = -1.65 \cdot Ln(HD_{ij}) + 7.2 + \varepsilon_{ij}$		
	CR2	0,1780	0,6163
	$Logit(CR2_{ij}) = -1.71 \cdot Ln(HD_{ij}) + 7.2$		
France N.	CR1	0,8059	0,2672
	$Logit(CR1_{ij}) = -1.07 \cdot Ln(HD_{ij}) - 5.06 \cdot Ln(SI_{j}) - 1.78 \cdot Ln(Age_{j}) + 30.34 + \varepsilon_{ij}$		
	CR2		0,3690
	$Logit(CR2_{ij}) = -1.56 \cdot Ln(HD_{ij}) - 0.71 \cdot Ln(Age_{j}) + 9.20$		
Suède	CR1		0,4360
	$Logit(CR1_{ij}) = -0.77 \cdot Ln(HD_{ij}) + 0.90 \cdot Ln(Alt_{j}) + 0.73 \cdot Ln(Age_{j}) - 0.66 \cdot Ln(NHA_{j}) + \epsilon_{ij}$		
	CR2		0,4000
	$Logit(CR2_{ij}) = -1,00 \cdot Ln(HD_{ij}) + 0,43 \cdot Ln(Alt_j) + 0,44 \cdot Ln(Age_j)$		

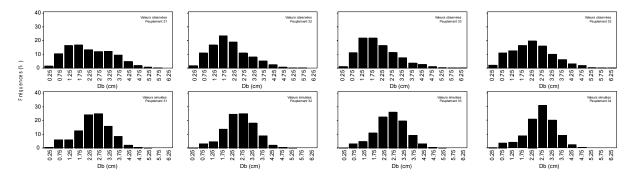
10.4. Aspects techniques du logiciel DINC

Symboles des Paramètres

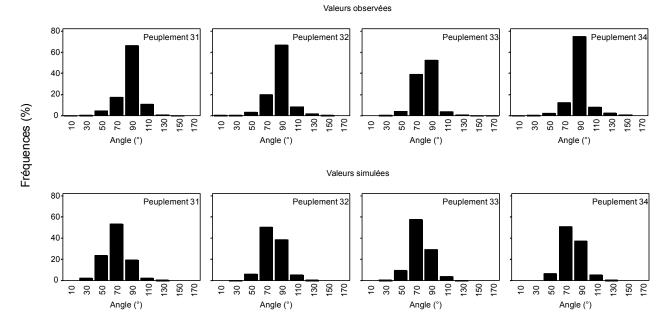
Paramètre	Type	Objet	Modèle	Auteur
A0	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
A1	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
A2	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
В	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
С	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
LongBrErr	double	branch	Longueur de branche	
LongBrHDD	double	branch	Longueur de branche	
LongBrInter	double	branch	Longueur de branche	
LongBrLDB	double	branch	Longueur de branche	
LongBrVertStat	double	branch	Longueur de branche	
MEP1	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP2	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP3	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP4	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP5	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP6	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP7	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEP8	double	stem	Méplat	Saint-André (1999)
MEPERR	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
MetamerLength	double	tree	Nombre de branches	
R0	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
R1	double	stem	Largeurs de cerne	Daquitaine (1999)
TaperA	double	Knot	Défilement de branche	
TaperB	double	Knot	Défilement de branche	

11. Résultats de simulation pour les arbres STUD

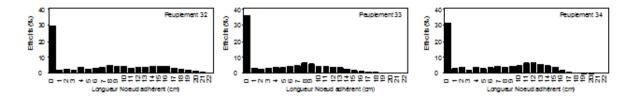
Echantillon France Nord : Distribution du diamètre des branches (mortes + vivantes) dans les peuplements. Comparaison des distributions observées et simulées.



Echantillon France Nord : Distribution de l'angle d'insertion (branches mortes + vivantes) dans les peuplements. Comparaison des distributions observées et simulées.



Echantillon France Nord : simulation de la longueur de nœud adhérent



Summary

We modelled Norway Spruce branchiness, in order to estimate the wood quality of standing trees grown in monospecific even-aged stands from inventory data. We studied the whorl branches of the preformed growth unit. Their number, basal diameter and insertion angle were estimated. For delimiting crown base, we modelled heights to the first green branch, first green whorl and first dead branch. We started from a model previously established from young trees data representing the average fertility classes found in Vosges mountains. In this model, the averages of branch basal diameter and insertion angle for a whorl were computed from stem height and diameter at breast height. We aimed at: (i) modelling branch basal diameter and insertion angle variance in the whorl; (ii) verifying that the model could be applied to stands grown under conditions not accounted for in the original calibration sample (high site indices, old stands); (iii) determining the geographical area within which the model can be used without requiring any new calibration work.

The branch basal diameter and insertion angle studies samples were collected in National Forest Districts Vosges (72 trees) and "Plateau Lorrain" (26 trees). The stands were selected according to their age (from plantation, if this information was available, measured on stumps otherwise) and site index (HØ), defined as the estimated dominant height at stand age 100 years. North-eastern France site classes I and II defined the high fertility modality, while site class III constituted the low fertility modality. Age modalities were: young (35 years), mature (66 and 68 years), old (95 and 133 years). After felling, stem data were collected: Total height (Ht), diameter at breast height (D130), year annual height increments. In every second growth unit starting from the current year leader shoot, whorl branches were measured for basal diameter and insertion angle. Branches were declared dead when no green lateral could be found. Crown base was defined by the first green whorl (first whorl from the ground in which at least 3/4 of the branches were living), first green branch, first dead branch (no diameter constraint). Climate was defined by monthly temperature and rainfall averages computed over the 1986 - 1996 period. For establishing the crown base model, the sample was completed by 24 Belgian trees (4 stands, age = 48 to 82 years, HØ = 29 to 46 m) and 106 Swedish trees from 12 sampling sites distributed along a Northward gradient starting from the Southern coast (age = 61 to 152 years, Hذ = 18 to 36 m). A study of the branch axis year annual area increment was carried out on 4 trees collected in a site class I stand of the "Plateau Lorrain" National Forest District. In those trees a stem analysis paralleled the measurement of branch axis year annual area increments in each branch year length increment from the branch tip to its extremity inserted on the stem. The crown model validation sample consisted in 38 trees collected in Midi-Pyrénées administrative region (12 stands, age = 20 to 60 years, Hذ = 29 to 52 m). The branch growth model validation sample was collected in Vosges National Forest District (2 stands aged 36 and 47 years, HØ = 46 and 49 m).

In old trees whorls, the high variance of branch basal diameter and insertion angle led us to model separately dead and living branches. For living branches, it was shown that a same model based on Ht, D130 and stand age could estimate branches basal diameter and insertion angle in remote geographical areas. Estimates discrepancies previously observed between geographical areas could be attributed to dead branches and to the branch decay process. This was confirmed by the crown base model, in which accounting for climate was a necessity for describing all the observed variability patterns.

Dead branches basal diameter and insertion angle were derived from the living branches model, by simulating branch radial growth. The study of branches year annual area increment effectively demonstrated a good correlation with stem height and radial growth, that can be seen as the support of the statistical correlation observed between branch basal diameter and stem dimensions (Ht, D130). However branch year area increment correlated poorly to the contemporaneous stem height and radial increment, but rather to the stem height and radial increments averaged over the preceding years.

This study showed that decreasing the need for models calibration was conditioned to a better accounting of branch growth and understanding of its decay process. Solutions are proposed to explicit branch growth in future wood quality oriented tree simulation models.

Keywords: Norway spruce, monospecific even-aged stands, France, Belgium, Sweden, total height, diameter at breast height, fertility, stand age, whorl, branch, diameter, insertion angle, crown base, knottiness

Résumé

On a cherché à modéliser la branchaison de l'Epicéa commun, issu de plantations monospécifiques équiennes, dans le but d'estimer la qualité du bois de la ressource forestière sur pied d'après les données recueillies par les gestionnaires dans le cadre des inventaires forestiers. On s'est intéressé aux branches verticillaires de l'unité de croissance préformée. On a essayé d'estimer leur nombre, leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Au niveau du houppier on a cherché un modèle de la hauteur de la première branche verte, du premier verticille vert et de la première branche morte. On est parti d'un modèle précédemment établi pour des arbres jeunes et issus de peuplements de fertilité moyenne dans les Vosges, d'après lequel le diamètre basal moyen des branches verticillaires, l'angle d'insertion moyen et les hauteurs de base du houppier pouvaient se déduire de la donnée de la hauteur totale de la tige de son diamètre à 1,30 m et de son âge. Nos objectifs étaient : (i) essayer de modéliser la variabilité du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches à l'intérieur du verticille ; (ii) vérifier que le modèle peut être appliqué à des arbres choisis pour représenter des conditions de croissance non représentées dans l'échantillon initial (valeurs élevées de l'indice de fertilité, peuplements âgés) ; (iii) déterminer dans quelles limites géographique le modèle pouvait être employé sans nécessiter de calibrage.

Pour l'étude du diamètre basal et de l'angle d'insertion des branches verticillaires, on a constitué un échantillon de calibrage issu des régions forestières nationales Vosges (72 arbres) et Plateau Lorrain (26 arbres). Les peuplements ont été choisis d'après leur âge (à la plantation ou à la souche) et leur indice de fertilité (HØ), qui est la hauteur dominante estimée à l'âge de 100 ans. On a défini les modalités : fertilité élevée (classes I et II) et fertilité faible (classe III), arbres jeunes (35 ans), mâtures (66 et 68 ans) et âgés (95 et 133 ans). Après abattage, on a relevé les dimensions de la tige (Ht : hauteur totale et D130 : diamètre à 1,30 m) et les accroissements en hauteur annuels. Toutes les deux unités de croissance annuelle on a mesuré les branches verticillaires pour leur diamètre basal et leur angle d'insertion. Les branches ont été notées mortes si aucun rameau latéral vert n'était détecté. Les hauteurs de base de houppier repérées ont été le premier verticille vert (hauteur du premier verticille rencontré depuis le sol avec au moins ¾ de ses branches vertes), la première branche verte, la première branche morte (hauteur du premier chicot depuis le sol). Le climat est décrit par les moyennes mensuelles de températures et précipitations non neigeuses pour la période 1986-1996. Pour la modélisation des hauteurs de base de houppiers, cet échantillon a été complété par 24 arbres belges issus de 4 peuplements (âge = 48 à 82 ans, HØ = 29 à 46 m) et 106 arbres suédois de 12 peuplements distribués du sud au nord (âge 61 à 152 ans, HØ = 18 à 36 m). Une étude fine de l'accroissement radial annuel des branches a été conduite sur 4 arbres d'un peuplement de classe de fertilité I de la région forestière nationale du Plateau Lorrain, sur lesquels on a pratiqué une analyse de tige, parallèlement à laquelle l'accroissement radial annuel a été mesuré le long de l'axe de branches verticillaires de l'extrémité insérée sur la tige jusqu'à l'apex. Pour la validation du modèle, on a utilisé un échantillon de 38 arbres de la région Midi-Pyrénées (12 peuplements, Ages = 20 à 60 ans, HØ = 29 à 52 m). Pour la croissance fine des branches, l'échantillon de validation provenait de deux peuplements des Vosges (Age = 37 et 46 ans, $H\emptyset$ = 46 et 49 m).

L'importante variance du diamètre basal des branches et de l'angle d'insertion dans le verticille des arbres âgés nous a conduit à modéliser séparément les branches vertes et les mortes. L'étude du diamètre basal des branches vertes a montré que celles-ci pouvaient être simulées dans plusieurs régions géographiques distinctes en utilisant un seul modèle dont les variables indépendantes sont Ht, D130 et âge. Les différences constatées entre régions dans la branchaison sont attribuables aux branches mortes. Cette conclusion est confirmée par la modélisation de la hauteur de base du houppier pour laquelle il est possible de produire un modèle pour l'ensemble de l'échantillon à condition de prendre en compte les variables climatiques.

Les caractéristiques des branches mortes ont été dérivées de celles des branches vertes en simulant leur croissance. L'étude de l'accroissement radial annuel des branches a démontré que leur croissance était effectivement très corrélée à la croissance de la tige, ce qui est à l'origine de la corrélation statistique observée à un âge donné entre le diamètre basal de la branche et la dimension de la tige (Ht, D130). L'accroissement radial des branches n'est toutefois pas corrélé avec l'accroissement de la tige contemporain, mais avec la croissance moyenne de la tige durant les années précédentes.

Cette étude montre que la possibilité de réduire le besoin en recalibrage des modèles d'inventaire de la ressource sur pied est conditionnée à une meilleure compréhension du phénomène de la mortalité des branches et à l'explicitation de leur croissance. Des solutions sont proposées afin de mieux expliciter le fonctionnement de la branche dans les modèles de simulations destinés à la qualité du bois.

Mots-Clefs: Epicéa commun, futaie, France, Belgique, Suède, Hauteur totale, diamètre à 1,30 m, fertilité, âge, verticille, branche, nombre de branches, diamètre, angle d'insertion, base du houppier, nodosité