

Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière basée sur une connaissance de la variabilité de la masse volumique dans l'arbre

Antoine Billard

▶ **To cite this version:**

Antoine Billard. Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière basée sur une connaissance de la variabilité de la masse volumique dans l'arbre. Ecologie, Environnement. AgroParisTech, 2021. Français. NNT : 2021AGPT0019 . tel-03740044

HAL Id: tel-03740044
https://pastel.hal.science/tel-03740044

Submitted on 28 Jul 2022

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.

AgroParisTech

NNT: 2021AGPT0019

THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et agrosystèmes

École doctorale n°607
Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelle (SIReNa)

par

Antoine BILLARD

Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière basée sur une connaissance de la variabilité de la masse volumique dans l'arbre

Directeur de thèse : **Francis COLIN**
Co-encadrante de thèse : **Fleur LONGUETAUD**

Thèse présentée et soutenue à Nancy, le 26/11/21

Composition du jury :

Christine GÉRARDIN, Professeure, Université de Lorraine	Présidente
Alexis ACHIM, Professeur, Université de Laval	Rapporteur & Examinateur
Tahiana RAMANANANTOANDRO, Maître de Conférences, ESSA	Rapportrice & Examinatrice
Céline MEREDIEU, Chargée de Recherche, INRAE Bordeaux	Examinatrice
Marie-Christine TROUY, Maître de Conférences, ENSTIB	Examinatrice
Rémy MARCHAL, Professeur, ENSAM	Examinateur
Francis COLIN, Directeur de Recherche, INRAE Nancy	Directeur de thèse
Fleur LONGUETAUD, Chargée de Recherche, INRAE Nancy	Co-Encadrante de thèse

UMR Silva
Centre INRAE Grand EST – Route d'Amance – 54280 Champenoux

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mon jury de thèse, Alexis Achim, Céline Mérédieu, Christine Gérardin, Marie-Christine Trouy, Rémy Marchal et Tahiana Ramananantoandro pour avoir accepté de prendre part à cette soutenance et pour avoir pris le temps de relire ce manuscrit.

Je souhaite remercier chaleureusement mes encadrants de thèse, Francis Colin et Fleur Longuetaud. Merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir accompagné, de m'avoir transmis une partie de vos connaissances, d'avoir corrigé mes travaux, d'avoir répondu à mes nombreuses sollicitations et d'avoir été présents dans les moments difficiles.

Merci également à Frédéric Mothe pour ton aide précieuse dans la réalisation de cette thèse grâce à tes conseils avisés, tes relectures et corrections, ton expertise, tes explications, ta gentillesse et ta sympathie.

Un grand merci aux membres de mon comité de suivi : Alba Departe, Christine Deleuze, Mathieu Jonnard et Jean-Daniel Bontemps pour votre expertise scientifique, votre regard critique et vos précieux conseils.

Merci à mes financeurs, l'ADEME et la Région Grand Est, d'avoir rendu possible la réalisation de ce projet de vie en sélectionnant mon sujet.

Je remercie Adrien Contini, Florian Vast, Frédéric Bordat, Loïc Dailly et Vincent Rousselet sans qui les phases terrains auraient été bien plus compliquées. Merci Adrien pour la gestion du séchage des billons de nœuds qui était une tâche fastidieuse et qui nous a évité bien des soucis. Merci à Adeline Motz et Daniel Rittié pour avoir donné de votre patiente et de votre expertise à compter le nombre de cernes et mesurer vos largeurs sur les très nombreuses rondelles ! Un immense merci à Charline Mola pour le temps passé à effectuer les nombreux scans de tous les échantillons de bois. Merci à Étienne Farré pour ton aide précieuse pour tous les problèmes que j'ai eu avec mon ordinateur et ma station d'accueil. Et bien sûr merci à vous tous pour votre sympathie !

Je remercie également Alexandre Durin, Anthony Masanthe, Denis Stauffer, Emilia Akroumé, Jean Ladier, Jean-Luc Martin, Lucie Arnoudet et Yves Erhart, travaillant toutes et tous à l'ONF, pour m'avoir transmis les données sur les forêts et répondu à mes interrogations sur les dispositifs et pour être venus nous aider à choisir les arbres.

Merci à Laurence Le Mahout et Manon Malik pour votre aide dans la réalisation des ordres de mission et demandes d'achats et bien sûr, un grand merci à Nathalie Bissieux pour ta grande sympathie, ton écoute et ta gestion irréprochable de mon dossier, me permettant de réaliser cette thèse sans soucis administratifs. Merci à Corinne Martin pour toute la communication liée à cette thèse et l'aide apportée à la réalisation de cette journée de soutenance.

Je remercie Adam, Annaëlle, Chloé, Gaini, Hakima, Léa, Léopold, Lou, Lucie, Maurane et Rafiatou d'être venus donner de votre temps et d'avoir considérablement contribué à la

production des résultats présentés par la suite en participant à l'acquisition des données.

Cette thèse ne se serait pas aussi bien passée sans la présence de mes deux co-bureaux et amis, Rémi et Rodolphe. Je garderai précieusement en mémoire le road trip à Belle-île qui ne nous a « pas fait de mal », les soirées jeux de sociétés, les longs débats sur à peu près tout, les moments de rire, de partage et de soutien. Merci à vous deux !

Merci également aux collègues des bâtiments B et B' : Frédéric Mothe, Jana Dlouhá, Maxime Lacarin, Philippe Jacquin, Jean-Michel Leban, Tojo Ravoajanahary pour les nombreuses pauses-cafés, les fous rires et les conseils.

Un grand merci également à Adrien, Amélie, Anna, Arnaud, Baptiste, Clara, Damien, Jonathan, Lucie, Lucile, Miguel, Rémi, Rodolphe, Sarah-Louise, Sandrine et Soline pour la "beer team", les week-ends chalets, les soirées films, les séances de jogging et les heures sur ACNH. Ces moments de décompression étaient essentiels à la réalisation de ce projet !

Merci aux choristes de la chorale universitaire de Nancy d'avoir égayé mes lundis soirs, notamment Thomas, Nadir, Louis, Nicolas, Jules, Théo, Déborah et Soline. Je remercie particulièrement Madeline et Pierre pour ces beaux moments partagés, votre passion pour le chant choral, votre bonne humeur et votre écoute.

Merci à Fleur, Holger, Abélie, Martin et Léonie de m'avoir partagé un bout de votre vie avec la visite la région Nancéienne, des Vosges, de la Vendée, du ski, des sessions jogging, des soirées bowling et tant d'autres.

Je remercie chaleureusement ma famille. Merci à mes parents pour votre amour, pour m'avoir toujours soutenu et pour m'avoir poussé à toujours aller plus loin. Merci Émilie, Jonathan, Benjamin et Marie-Laure pour m'avoir épaulé, pour m'avoir guidé et conseillé à travers les chemins périlleux de la vie et pour votre présence. Merci à Benjamin et Marie-Laure d'avoir donné de votre précieux temps pour la relecture de ce manuscrit. Enfin, merci à mon grand-père Lucien de m'avoir transmis sa passion pour les sciences, sa grande curiosité et son amour pour la nature.

Merci à Jérémy de m'avoir accompagné et surtout de m'avoir supporté durant ces quatre années, dans les bons comme dans les mauvais moments.

Je termine ces remerciements avec une pensée pour mon petit lapin Butternut qui m'a accompagné durant mes trois premières années de thèse et qui aura toujours une place dans mon cœur.

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée au centre INRAE - Grand Est - Nancy à Champenoux (54000, France), dans l'UMR SILVA au sein des équipes de recherche WOODSTOCK et PHARE. Le laboratoire SILVA est soutenu par une subvention de l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) dans le cadre du programme "Investissements d'Avenir" (ANR-11-LABX-0002-01, Laboratoire d'Excellence ARBRE).

L'allocation de bourse de thèse a été co-financée entre l'ADEME (Agence de la transition écologique) et la région Grand Est. Ce travail a également été financé par le projet ExtraFor_Est coordonné par Francis Colin.

Cette thèse contribue au projet « ExtraFor_Est » [1]. Ce projet a pour objectif de caractériser et de quantifier la ressource en extractibles disponibles dans les forêts des régions Grand Est et Bourgogne-Franche-Comté à travers l'étude des différents compartiments ligneux aériens de l'arbre. Un autre objectif du projet est d'évaluer la possibilité de mise en place d'une filière chimie. Ce projet s'intéresse a plusieurs essences dont le sapin pectiné, *Abies alba* Mill., l'épicéa commun, *Picea abies* (L.) H. Karst. et le Douglas, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.

Une partie de l'échantillonnage utilisé a été collectée dans le réseau expérimental de peuplements de Douglas géré par le *GIS Coop.* (`https://www6.inrae.fr/giscoop` (Seynave et al. 2018).

Enfin, les observations par tomographie à rayons X ont été réalisées par SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Analyse structurelle et fonctionnelle de l'arbre et du bois Installation, doi : 10.15454/1.5572400113627854E12) de l'UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF et 4370 EA LERMAB EEF centre de recherche INRA Nancy-Lorraine. L'installation SILVATECH est soutenue par l'Agence Nationale de la Recherche à travers le Laboratoire d'Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

Le Tableau 1 donne les abréviations utilisées dans cette thèse, notamment dans les figures et tableaux.

1. `https://www6.inrae.fr/extraforest`

Tableau 1 – Tableau des abréviations utilisées dans cette thèse.

Abréviation	Signification
ID	Infradensité ($kg \cdot m^{-3}$)
$ID130$	Infradensité à 1,30 mètre ($kg \cdot m^{-3}$)
H	Hauteur totale de l'arbre (m)
h	Hauteur de la mesure (m)
$hPBV$	Hauteur de la première branche vivante (m)
hBH	Hauteur de la base du houppier (m)
hr	Hauteur relative de la mesure (%)
$hrBH$	Hauteur relative de la base du houppier (%)
$D130$	Diamètre à 1,30 mètre (cm)
$C130$	Circonférence à 1,30 mètre (cm)
$LC130$	Largeur de cernes à 1,30 mètre (mm)

Liste des productions scientifiques réalisées durant la thèse

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Jonard, M., Colin, F., & Longuetaud, F., 2020. Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. *Annals of Forest Science*, 77 (103), 1-18.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Colin, F., Deleuze, C., & Longuetaud, F., 2021. Vertical variations in wood basic density for two softwood species. *European Journal of Forest Research*, 140, 1401–1416.

Bauer, R., Billard, A., Mothe, F., Longuetaud, F., Houballah, M., Bouvet, A., Cuny, H., Colin, A., & Colin, F., 2021. Modelling bark volume for six main tree species in France : Assessment of models and application at regional scale. *Annals of Forest Science*, 78 (104).

Pichancourt, J. -B., Bauer, R., Billard, A., Brennan, M., Caurla, S., Colin, A., Contini, A., Cosgun, S., Cuny, H., Dumarçay, S., Fortin, M., Gérardin, P., Hentges, D., Longuetaud, F., Richard, B., Wernsdorfer, H., & Colin, F.. A generic information framework for decision-making in a forest-based bio-molecular economy. *Annals of Forest Science*, 78 (97).

Communications orales

Billard, A., 2018. Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière tenant compte de la variabilité de la masse volumique du bois dans l'arbre. *Journée des Jeunes Scientifiques de Silva* , 18 juin, Nancy, France.

Billard, A., 2018. Présentation de la masse volumique des nœuds et des écorces. *3ème réunion publique du projet ExtraFor_Est*, 18 octobre, Nancy, France.

Billard, A., 2019. Les biomasses des différents compartiments. *4ème réunion publique du projet ExtraFor_Est*, 4 avril, Nancy, France.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Colin, F., & Longuetaud, F., 2019. Wood Density variations between tree components should be considered to correctly estimate tree biomass available for different uses. *21st International Nondestructive Testing and Evaluation of Wood Symposium NDTE*, 24, 25, 26 et 27 septembre, Fribourg-en-Brisgau, Allemagne.

Bauer, R., Billard, A., Longuetaud, F., Mothe, F., & Colin, F., 2019. Modelling the volume of bark from thickness measurement obtained by swedish gauge- Application to the quantification of extractives. *21st International Nondestructive Testing and*

Evaluation of Wood Symposium NDTE, 24, 25, 26 et 27 septembre, Fribourg-en-Brisgau, Allemagne.

Posters

Billard, A., Mothe, F., Colin, F., & Longuetaud, F., 2019. Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière tenant compte de la variabilité de la masse volumique du bois dans l'arbre. *Séminaire de l'Ecole Doctorale SIReNa « Science et ingénierie des ressources naturelles »*, 7 février, Université de Lorraine, Nancy, France.

Billard, A., Colin, F., Mothe, F., Bauer, R., & Longuetaud, F., 2019. Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière tenant compte de la variabilité de la masse volumique du bois dans l'arbre : cas du sapin pectiné. *8èmes journées du GDR 3544 Sciences du bois*, 18, 19 et 20 novembre, ENSTIB, Épinal, France.

Bauer, R., Billard, A., Longuetaud, F., Mothe, F., Bouvet, A., & Colin, F., 2019. Étude et modélisation des volumes des écorces. *8èmes journées du GDR 3544 Sciences du bois*, 18, 19 et 20 novembre, ENSTIB, Épinal, France.

Table des matières

1 Contexte et objectifs de la thèse **1**
1.1 Contexte . . . 1
1.1.1 La filière forêt française . . . 1
1.1.2 La filière bois française . . . 2
1.2 La biomasse des arbres . . . 3
1.3 Une propriété importante du bois : la masse volumique . . . 6
1.4 Objectifs de la thèse . . . 7

2 Revue de la littérature **9**
2.1 La masse volumique du bois . . . 9
2.1.1 Définitions des masses volumiques et densités du bois . . . 9
2.1.2 Mesure de la masse volumique . . . 10
2.1.3 Problèmes expérimentaux dans la mesure de la masse volumique du bois . . . 11
2.2 Le bois de tronc . . . 12
2.2.1 La masse volumique d'une cellule de bois . . . 13
2.2.2 La masse volumique à l'intérieur d'un cerne . . . 14
2.2.3 La masse volumique entre cernes : variations radiales de la moelle vers l'écorce. . . . 14
2.2.3.1 La moyenne radiale de la masse volumique : les bases de données . . . 15
2.2.3.2 Les variations radiales de la masse volumique . . . 16
2.2.4 Les variations verticales : de la base à l'apex . . . 16
2.2.4.1 La masse volumique moyenne du compartiment . . . 17
2.2.4.2 Les variations verticales de la masse volumique du tronc . 17
2.2.4.3 Les modèles . . . 17
2.2.5 Les facteurs pouvant expliquer les variations de masse volumique . 18
2.2.5.1 L'âge cambial . . . 18
2.2.5.2 La largeur de cerne . . . 19
2.2.5.3 Le bois juvénile . . . 19
2.2.5.4 Le bois de réaction . . . 21
2.2.5.5 Les minéraux . . . 21
2.2.5.6 Les extractibles . . . 22
2.2.5.7 Autres facteurs . . . 22
2.2.6 Le volume du tronc . . . 23
2.3 L'écorce . . . 24
2.3.1 Anatomie de l'écorce . . . 24

2.3.2 La masse volumique de l'écorce . . . 24
2.3.2.1 La masse volumique moyenne du compartiment . . . 25
2.3.2.2 Les variations dans l'arbre de la masse volumique de l'écorce 25
2.3.3 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masses volumiques 26
2.3.3.1 La lignine, la cellulose et l'hémicellulose . . . 26
2.3.3.2 Les extractibles . . . 26
2.3.3.3 Les minéraux . . . 27
2.3.3.4 Autres facteurs . . . 27
2.3.4 Le volume de l'écorce . . . 27
2.4 Les nœuds . . . 27
2.4.1 Définition du nœud . . . 27
2.4.2 Anatomie du nœud . . . 28
2.4.3 La masse volumique des nœuds . . . 28
2.4.3.1 La masse volumique moyenne du compartiment . . . 28
2.4.3.2 Les variations de la masse volumique des nœuds . . . 29
2.4.4 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masse volumique . 29
2.4.4.1 La largeur de cernes . . . 30
2.4.4.2 Le bois de réaction . . . 30
2.4.4.3 Les extractibles . . . 30
2.4.5 Le volume des nœuds . . . 31
2.5 Les branches . . . 32
2.5.1 Anatomie de la branche . . . 32
2.5.2 La masse volumique des branches . . . 32
2.5.2.1 La masse volumique moyenne du compartiment . . . 32
2.5.2.2 Les variations de la masse volumique des branches . . . 34
2.5.3 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masse volumique . 34
2.5.3.1 La largeur de cernes . . . 34
2.5.3.2 Le bois de réaction . . . 34
2.5.3.3 Les extractibles . . . 35
2.5.3.4 Les minéraux . . . 35
2.5.3.5 Autres facteurs . . . 35
2.5.4 Le volume des branches . . . 36
2.6 La biomasse des arbres ou des compartiments . . . 36
2.6.1 La comptabilité carbone . . . 36
2.6.2 La minéralomasse . . . 37
2.6.3 Les extractibles . . . 38
2.7 Trois essences majeures de l'Est de la France . . . 39
2.7.1 *Abies alba* (sapin pectiné) . . . 39
2.7.2 *Picea abies* (épicéa commun) . . . 39
2.7.3 *Pseudotsuga menziesii* (Douglas) . . . 40
2.8 Les hypothèses de cette thèse . . . 40

3 Matériels et méthodes **41**
3.1 Quatre jeux de données . . . 41
3.2 Des forêts et des arbres . . . 41
3.2.1 Jeu de données 1 . . . 41
3.2.2 Jeu de données 2 . . . 43
3.2.3 Jeu de données 3 . . . 45
3.2.4 Jeu de données 4 . . . 48
3.3 Les échantillons . . . 48
3.3.1 Jeu de données 1 . . . 48
3.3.2 Jeu de données 2 . . . 49

3.3.3 Jeu de données 3 . . . 50
3.3.4 Jeu de données 4 . . . 50
3.4 Le tomographe à rayons X . . . 50
3.5 Mesure de la masse volumique et du volume des compartiments . . . 52
3.5.1 Le bois et l'écorce du tronc : échantillons A . . . 52
3.5.1.1 La masse volumique du bois des échantillons A . . . 52
3.5.1.2 La masse volumique de l'écorce des échantillons A . . . 54
3.5.1.3 Le volume du tronc à partir des échantillons A . . . 55
3.5.2 Les nœuds : échantillons B . . . 55
3.5.2.1 La masse volumique des échantillons B . . . 55
3.5.2.2 Le volume des échantillons B . . . 56
3.5.2.3 Mise au point d'un protocole de mesure des volumes et masse volumique des nœuds . . . 56
3.5.3 Les branches : échantillons C et D . . . 60
3.5.3.1 La masse volumique des échantillons C et D . . . 60
3.5.3.2 Le volume des échantillons C et D . . . 61
3.5.4 La conversion des masses volumiques anhydres en infradensités . . . 61
3.5.4.1 Validité de l'infradensité de l'écorce des échantillons A . . . 63
3.6 Calcul de la biomasse des différents compartiments de l'arbre : le lien entre la masse volumique et le volume des compartiments . . . 64

4 L'infradensité moyenne des compartiments aériens de l'arbre et l'estimation de la biomasse 65
4.1 Intérêts de cette recherche . . . 65
4.2 Masse volumique et proportion de volume et biomasse des compartiments . . . 65
4.3 Relation entre l'infradensité d'un élément et le diamètre de l'élément . . . 67
4.4 Relation entre l'infradensité moyenne d'un compartiment et le diamètre de l'arbre . . . 68
4.5 Relation entre l'infradensité moyenne d'un compartiment et l'intensité d'éclaircie . . . 69
4.6 Estimation de la biomasse . . . 70
4.7 Discussion . . . 70

5 Variations de l'infradensité du tronc 73
5.1 Intérêts de cette recherche . . . 73
5.2 Relation entre l'infradensité et la densité anhydre pour le tronc . . . 74
5.3 Infradensité à hauteur de poitrine et infradensité moyenne du tronc . . . 74
5.4 Lien entre l'infradensité, la largeur de cernes et l'âge cambial . . . 75
5.5 Les variations de l'infradensité le long du tronc . . . 75
5.6 Discussion . . . 77

6 Variations de l'infradensité de l'écorce 81
6.1 Intérêts de cette recherche . . . 81
6.2 Les variations de l'infradensité de l'écorce en fonction de la largeur d'écorce et du diamètre de la rondelle . . . 81
6.3 Les variations de l'infradensité de l'écorce en fonction de l'orientation . . . 82
6.4 Les variations verticales de l'infradensité de l'écorce . . . 83
6.5 Discussion . . . 84

7 Variations de l'infradensité des nœuds et des branches 87
7.1 Intérêts de cette recherche . . . 87
7.2 Les nœuds . . . 87
7.2.1 Les variations de l'infradensité des nœuds en fonction de leur diamètre 87

7.2.2 Les variations verticales de l'infradensité des nœuds 88
7.3 Les branches 89
7.3.1 L'écorce des branches 89
7.3.2 Les variations de l'infradensité le long des branches 90
7.3.3 Les variations de l'infradensité des branches en fonction de leur diamètre 90
7.3.4 Les variations verticales de l'infradensité des branches 90
7.4 Discussion 92
7.4.1 Les nœuds 92
7.4.2 Les branches 94

8 Discussion générale **97**
8.1 Bilan des résultats 97
8.2 Méthodologie 98
8.2.1 Masse volumique apparente ou volume apparent de l'écorce 98
8.2.2 Volume des nœuds 99
8.2.3 Le protocole d'échantillonnage 99
8.2.3.1 Les essences de la thèse 99
8.2.3.2 Autres essences 100
8.3 Perspectives 101
8.3.1 Futures publications 101
8.3.2 Liens avec le projet XyloDensMap 101
8.3.3 Variations radiales de la masse volumique du bois de tronc 102
8.3.4 Lien entre masse volumique, concentration en extractibles, quantité de bois de compression et intensité d'éclaircie 102
8.4 Utilisation des résultats de la thèse 102

9 Conclusion **103**

Annexes **125**

A Les masses volumiques moyennes par compartiment **125**
A.1 Article 1 125

B Le tronc **145**
B.1 Article 2 145
B.2 Figures supplémentaires de l'article 2 : le cas de *P. abies* 187
B.3 Variation verticale de l'infradensité du tronc 190

C L'écorce **195**
C.1 Variation verticale de l'infradensité de l'écorce 195
C.2 Variation verticale de l'infradensité de l'écorce de *P. menziesii* séparé par âge 200

D Les nœuds et les branches **201**
D.1 Infradensité et largeur de cernes le long des branches 201
D.2 Variation verticale de l'infradensité des nœuds 202
D.3 Variation verticale de l'infradensité des nœuds et des branches 203
D.4 Infradensité des différents compartiments en fonction de l'infradensité des branches hors insertion 205

CHAPITRE 1

Contexte et objectifs de la thèse

1.1 Contexte

Cette thèse intitulée « Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière basée sur une connaissance de la variabilité de la masse volumique dans l'arbre » s'intéresse à la masse volumique de l'arbre pour différents compartiments : le bois de tronc, l'écorce du tronc, les nœuds du tronc et les branches, et ce pour trois essences : le sapin pectiné, *Abies alba* Mill., l'épicéa commun, *Picea abies* (L.) H. Karst. et le Douglas, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.

Cette étude s'inscrit dans une démarche d'amélioration des connaissances portant sur les variations de la masse volumique au sein de l'arbre, les facteurs conduisant à ces variations et l'impact de ces variations sur les calculs de biomasses.

Après une brève introduction présentant la filière forêt-bois en France, le contexte plus spécifique de la thèse sera développé. Les objectifs de cette thèse seront plus amplement développés par la suite.

1.1.1 La filière forêt française

La forêt est définie de la manière suivante par l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO) : « Terres occupant une superficie de plus de 0,5 hectares avec des arbres atteignant une hauteur supérieure à 5 mètres et un couvert forestier de plus de 10 pour cent, ou avec des arbres capables d'atteindre ces seuils in situ. Sont exclues les terres à vocation agricole ou urbaine prédominante. » FAO (2012).

En France métropolitaine, 16,9 millions d'hectares sont recouverts de forêt sur 54,9 millions d'hectares (FCBA, 2020 ; IGN, 2020). Ainsi, la forêt représente environ 31 % de la surface du territoire métropolitain. En terme de surface, la forêt française se situe en deuxième position, juste après l'agriculture qui occupe la moitié du territoire. L'importante surface forestière française positionne la France au quatrième rang européen (FCBA, 2020).

La surface forestière française est en augmentation depuis plus d'un siècle. En effet, la forêt ne représentait que 19 % de la surface du territoire en 1908 (IGN, 2020). La production biologique annuelle française, correspondant à l'accroissement de bois en un an pour un volume « bois fort tige », est de 84,6 millions de mètres cubes par an (FCBA, 2020).

Pourtant, la forêt n'est pas répartie de manière égale sur le territoire (Figure 1.1). Le nord et le nord ouest, avec un taux de boisement en deçà de 25 %, sont moins boisés que

l'est et le sud de la France, avec un taux de boisement majoritairement supérieur à 25 %.

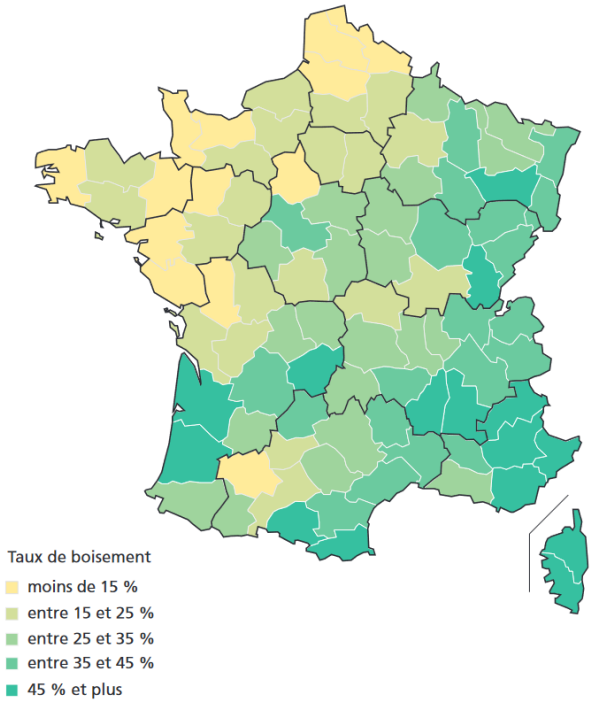


Figure 1.1 – « Taux de boisement des départements », d'après IGN (2020)

La forêt française est particulièrement morcelée. Deux tiers de la forêt appartiennent à des propriétaires privés contre un tiers appartenant au public. Cette différence de type de propriétaire varie sur un gradient est-ouest. L'ouest comprend majoritairement des forêts privées tandis que l'est comprend plutôt des forêts publiques.

De même, la répartition des essences n'est pas égale entre feuillus et résineux. La forêt française est constituée au trois quarts de feuillus (FCBA, 2020). Pour les feuillus, les essences prépondérantes sont les chênes rouvre, pédonculé, pubescent et vert (au total 28 % du volume total de bois vivant sur pied) et le hêtre (10 % du volume total de bois vivant sur pied), tandis que les pins sylvestre et maritime (au total 10 % du volume total de bois vivant sur pied), le sapin pectiné (8 % du volume total de bois vivant sur pied), l'épicéa commun (8 % du volume total de bois vivant sur pied) et le Douglas (5 % du volume total de bois vivant sur pied) sont les essences prépondérantes des résineux (Figure 1.2)(IGN, 2020).

La mortalité moyenne annuelle représente 0,3 % du volume total de bois vivant sur pied (IGN, 2020) et est en augmentation en raison des conditions climatiques (sécheresses, tempêtes, incendies) et des attaques de ravageurs (insectes xylophages, champignons) (Young et al., 2017 ; Jaime et al., 2019 ; IGN, 2020).

1.1.2 La filière bois française

Les débouchés de l'industrie bois se séparent en trois grandes catégories : le bois d'œuvre (construction et ameublement), le bois d'industrie (palette, emballage et bois de trituration) et le bois énergie.

Sur les 84,6 millions de mètres cubes de production biologique annuelle française, 38,9 millions de mètres cubes étaient prélevés en 2018, soit moins de la moitié de la production (FCBA, 2020).

Le bois d'œuvre représente la plus grosse partie du prélèvement avec 20 millions de mètres cubes, suivi par 10,3 millions de mètres cubes pour le bois d'industrie et 8,5 millions de mètres cubes pour le bois énergie (FCBA, 2020). Le bois d'œuvre est représenté au trois

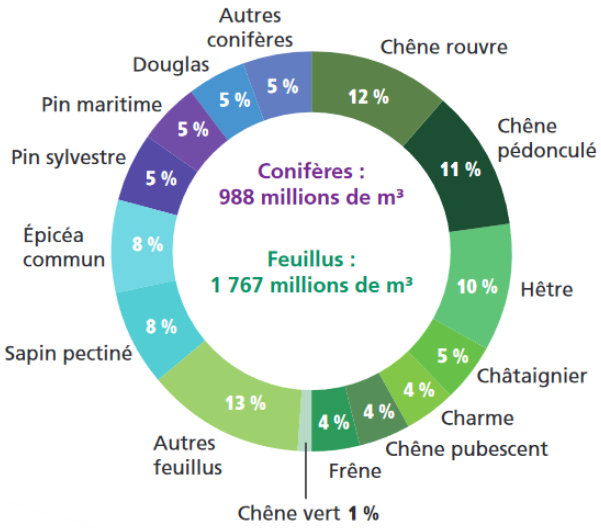


Figure 1.2 – « Répartition du volume de bois vivant sur pied par essence », d'après IGN (2020)

quarts par les résineux et un quart par les feuillus avec principalement le pin maritime, le sapin, l'épicéa et le douglas pour les résineux et le chêne pour les feuillus (FCBA, 2020). Le bois de trituration est majoritairement composé de bois de feuillus ainsi que de pin maritime (FCBA, 2020).

Les grumes sont écorcées soit en forêt, soit en scierie. L'écorce peut être laissée sur le terrain, ce qui évite l'appauvrissement du sol en éléments minéraux. En effet, les minéraux représentent plus de 20 % de la masse sèche de l'écorce des résineux et des feuillus (Harkin, 1971 ; Pasztory et al., 2016). La richesse en éléments minéraux permet d'utiliser l'écorce en paillage (Harkin, 1971 ; Brennan et al., 2020a). L'écorce peut aussi être brûlée dans les scieries pour chauffer les séchoirs à bois. D'un point de vue énergétique, 10 tonnes d'écorce anhydre correspondent à 7 tonnes de charbon (Harkin, 1971). Ses principaux défauts dans le cadre d'une utilisation énergétique sont son taux d'humidité et son taux de cendres. Elle peut être utilisée afin de concevoir des panneaux de fibres ou de particules (Harkin, 1971). Ces panneaux sont de bons isolants thermique (Kain et al., 2020) et isolants phonique (Tudor et al., 2020). Enfin, l'écorce est un compartiment riche en extractibles, ce qui en fait un bon gisement pour la chimie pharmaceutique et alimentaire (Neiva et al., 2018 ; Brennan et al., 2020a) ou la filtration de composés présents dans l'eau (Tofan et al., 2016).

En fonction de leur taille, les branches peuvent être laissées en forêt pour la régénération du sol ou peuvent être broyées pour faire de la plaquette forestière.

Les nœuds sont majoritairement considérés comme un défaut du bois et diminuent sa classe de qualité. En effet, ils diminuent les propriétés mécaniques des bois (Lula, 2016). Lorsque les nœuds sont adhérents, il peut arriver qu'un bois contenant des nœuds soit utilisé pour son côté esthétique. Les nœuds sont extraits et non utilisés en papeterie et dans certaines pièces de bois d'œuvre. Enfin, tout comme l'écorce, les nœuds sont riches en extractibles et pourraient avoir des utilisations en filière chimie du bois.

1.2 La biomasse des arbres

La biomasse des arbres est la masse sèche des arbres après déshydratation complète. C'est la somme de la biomasse aérienne et de la biomasse souterraine (racines). Dans cette thèse, la biomasse souterraine, difficilement valorisable, n'est pas considérée.

La biomasse aérienne est définie de la manière suivante par la FAO : « Toute biomasse vivante au-dessus du sol, y compris les tiges, les souches, les branches, l'écorce, les graines et le feuillage » (FAO, 2012). La biomasse aérienne considérée ici correspond à cette définition sans les graines et feuilles dont la masse sèche est supposée négligeable, aussi appelée biomasse aérienne ligneuse.

Les enjeux d'une estimation correcte de la biomasse s'articulent autour de deux principaux enjeux : l'estimation de la biomasse de l'arbre et de la forêt pour le stockage de carbone (1) et l'estimation de la biomasse des compartiments de l'arbre (tronc, écorce, nœuds, branches) afin d'avoir une meilleure description de la ressource pour optimiser son utilisation (2).

(1) Le changement climatique nous pousse à modifier nos façons de vivre afin de limiter notre impact sur l'environnement. En signant l'Accord de Paris en 2015, la France s'est engagée à limiter l'élévation de la température moyenne de la planète en dessous de 2°C par rapport aux niveaux préindustriels en limitant notamment son émission de six gaz à effet de serre (GES) d'origine anthropique. Le dioxyde de carbone (CO_2) est l'un des six gaz visés. La filière forêt-bois à un rôle important à jouer face à ce problème, puisque pour de multiples raisons, la forêt est un puits de carbone. En multipliant la biomasse par le taux de carbone de l'arbre, il est possible de connaître la quantité de carbone stocké dans l'arbre (voir section 2.6 pour plus de détails). Ainsi, connaître avec précision la quantité de biomasse à l'échelle de l'arbre et de la forêt est essentiel afin d'avoir une comptabilité carbone le plus juste possible (Brown, 2002 ; Teobaldelli et al., 2009).

(2) Au contraire, une connaissance de la biomasse à l'échelle des compartiments de l'arbre permettrait de mieux valoriser la ressource. En effet, les nœuds et l'écorce sont des compartiments riches en extractibles, qui sont des molécules à haute valeur ajoutée. L'émergence de la filière chimie des extractibles du bois ne peut se faire qu'en ayant une connaissance précise de la biomasse exploitable de ces compartiments. De même, l'utilisation du bois en bois-énergie peut nécessiter une connaissance plus fine de la biomasse, notamment celle des branches. Ainsi, connaître la biomasse des compartiments, c'est avoir une connaissance supplémentaire, par rapport au volume, sur la quantité de bois exploitable et disponible pour les différentes filières de l'industrie bois (bois d'œuvre, bois d'industrie, bois chimie, bois énergie).

Deux manières sont possibles pour estimer la biomasse :

- Les méthodes dites « directes » utilisent des relations allométriques entre la biomasse et des variables dendrométriques telles que la hauteur totale de l'arbre et le diamètre de l'arbre à hauteur de poitrine (Chave et al., 2014). Ces méthodes nécessitent en premier lieu la destruction d'un certain nombre d'arbres puisque celui-ci doit être coupé et pesé entièrement afin d'établir la relation. Ces méthodes sont encore utilisées pour des essences peu étudiées et surtout pour des essences tropicales.
- Les méthodes dites « indirectes » utilisent le produit du volume par la masse volumique. Comme pour les méthodes directe, une destruction de l'arbre, plus ou moins importante en fonction du compartiment étudié, est nécessaire afin d'obtenir la masse volumique. En France, les volumes sont généralement estimés par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) à l'aide de tarifs de cubage et les masses volumiques proviennent de bases de données.

Des bases regroupant de nombreuses relations allométriques permettant de calculer la biomasse pour de nombreuses espèces existent, comme celle de Jenkins et al. (2004) pour des essences nord américaines, celle de Zianis et al. (2005) pour des essences européennes, ou la plateforme « GlobAllomeTree » et son logiciel « Fantallomatrik » (Henry et al., 2013).

Le Tableau 1.1 résume les avantages et inconvénients des deux méthodes.

Dans cette thèse, la méthode indirecte a été choisie afin d'affiner les résultats de

Tableau 1.1 – Tableau présentant les avantages et inconvénients de chacune des deux méthodes de calcul de biomasse.

Méthode	Avantages	Inconvénients
Directe	- Peu d'étapes pour obtenir la biomasse des arbres - Adapté pour des contextes où peu de mesures doivent être effectuées	- Les mesures sont lourdes à effectuer et chronophage et ne peuvent être effectuées que sur un nombre limité d'arbres, problème de représentativité de la ressource (Somogyi et al., 2007) - La masse fraîche doit être convertie en masse anhydre, ce qui est une source d'erreur - Connaissance précise de la biomasse par compartiment difficile à obtenir, notamment pour les nœuds
Indirecte	- Permet d'avoir les informations de volume et de biomasse, utiles pour une estimer la ressource (Somogyi et al., 2007) - Équations de volume, développées par les inventaires forestiers, représentatives de la ressource et relativement fiables (Schroeder et al., 1997 ; Somogyi et al., 2007) - Bases de données conséquentes de masse volumique du bois disponibles (Zanne et al., 2009 ; Paradis et al., 2015) - Mesures un peu moins lourdes que la méthode directe puisque l'arbre entier n'a pas besoin d'être mesuré	- Manque de connaissance sur le volume de certains compartiments comme les nœuds - Avoir une connaissance précise de la masse volumique du compartiment mesuré

biomasse pour les différents compartiments ligneux aériens de l'arbre (bois de tronc, écorce du tronc, nœuds et branches) pour ses différents avantages énoncés dans le Tableau 1.1. Pour profiter de ces avantages, il est essentiel d'avoir une bonne estimation des volumes des différents compartiments de l'arbre (1) et une connaissance de la variation de la masse volumique au sein de l'arbre (2).

Pourtant, il y a actuellement un manque d'informations sur le volume. En effet, malgré une connaissance bien maîtrisée du volume du tronc grâce aux différents tarifs de cubage par essences, peu d'informations sont disponibles sur le volume d'écorce ou le volume de nœuds. La variation du volume des compartiments de l'arbre n'a pas été étudiée dans cette thèse. En revanche, une autre thèse s'intéresse à cette variation Bauer (2021).

De même, la masse volumique des différents compartiments de l'arbre et la variation intra-compartiments est peu, voir pas, étudiée. La masse volumique étant un point clé de cette thèse, cette partie est développée dans la section suivante (1.3).

Ainsi, ce manque de connaissances sur la variabilité de la masse volumique et du volume des compartiments empêche d'estimer correctement la biomasse disponible, qui se répercute sur l'estimation du stockage de carbone et l'estimation des différents flux possibles de bois à travers la filière bois.

1.3 Une propriété importante du bois : la masse volumique

Plusieurs facteurs permettent de déterminer la qualité d'un bois. Le critère visuel concerne les défauts du bois tels que le nombre et la taille des nœuds, la position de la moelle, le nombre de fentes, l'état sanitaire, *et cætera*. Les propriétés physiques du bois sont aussi un critère déterminant la qualité du bois puisqu'elles déterminent en partie l'utilisation possible du bois (construction, ameublement, trituration).

La masse volumique est une propriété physique permettant d'avoir accès à de nombreuses informations sur le bois matériau et les conditions de croissance des arbres.

Elle traduit la résistance mécanique d'une pièce de bois puisqu'elle est liée à d'autres mesures physiques telles que le module d'élasticité ou les contraintes de ruptures (Niklas et Spatz, 2010). Elle est une variable clé pour les calculs de structures donnés par l'Eurocode 5 (normes de construction bois).

Elle est un indicateur anatomique puisqu'elle participe à la reconnaissance du bois d'été, des zones de bois de réaction (Clair et Thibaut, 2014), des nœuds (Boutelje, 1966) et de l'écorce (Miles et Smith, 2009). La masse volumique est liée au nombre de pores dans le bois, et donc à la conduction et au stockage de l'eau pour les parties vivantes de l'arbre (Zanne et al., 2010). Elle est aussi un indicateur de l'historique de croissance de l'arbre et du climat passé (Rathgeber, 2017). Elle permet aussi de suivre la dégradation du bois lors de l'attaque de champignons, par exemple.

Pour plus de détails sur la masse volumique, voir la section 2.1.

Actuellement, la masse volumique est majoritairement mesurée pour le bois de tronc à une hauteur de 1,30 mètre sur des carottes de sondage. Ces moyennes de masse volumique moyenne sont généralement appliquées pour toute la partie aérienne de l'arbre, effaçant aussi bien les variations de la masse volumique le long du tronc que celles des autres compartiments de l'arbre comme l'écorce, les nœuds ou les branches. Comme le montrera la revue de la littérature dans le chapitre suivant, la variation de la masse volumique est très bien étudiée à 1,30 mètre, mais peu d'auteurs se sont penchés sur la variation de la masse volumique moyenne entre les différents compartiments, et moins encore sur la variation au sein de ces compartiments.

Le manque cruel d'informations sur la variation de la masse volumique entre les différents compartiments et dans les différents compartiments de l'arbre n'est pas négligeable pour les calculs de biomasse car, les variations de la masse volumique dans l'arbre, non prises en compte pour le moment dans les calculs de biomasses basés sur la méthode « indirecte », modifient considérablement les résultats (Grote, 2002 ; Nogueira et al., 2008 ; Wiemann et Williamson, 2013 ; Bastin et al., 2015 ; Le Bienfaiteur Takougoum et al., 2018). En effet, l'utilisation de bases de données ne recensant que la masse volumique à une hauteur dans le tronc à 1,30 mètre peut entraîner une erreur variant entre 7 et 40 % pour le calcul de biomasse aérienne (Bastin et al., 2015 ; Le Bienfaiteur Takougoum et al., 2018). Utiliser la masse volumique des arbres étudiés à 1,30 mètre, sans regarder la variation dans l'arbre, entraîne une surestimation de la biomasse aérienne d'un arbre de 10 % (Le Bienfaiteur Takougoum et al., 2018). De plus, notamment pour les résineux, la masse volumique des nœuds et des branches est significativement supérieures à celle du bois de tronc (Boutelje, 1966 ; Lehtonen, 1978 ; Dibdiakova et Vadla, 2012). Suivant le volume que les nœuds et branches représentent dans le volume total de l'arbre, leur présence a un impact sur les résultats de biomasses.

1.4 Objectifs de la thèse

Il est très important de connaître avec précision la valeur de la masse volumique lorsque la méthode indirecte de calcul de biomasse est utilisée. Cette thèse a pour objectif d'améliorer la connaissance de la variation de la masse volumique au sein de l'arbre affiner les calculs de biomasse des différents compartiments de l'arbre et de la biomasse aérienne ligneuse dans son ensemble pour améliorer la comptabilité carbone et la valorisation de la ressource bois en ayant une connaissance plus fine de la quantité de bois par compartiment. Les questions liées à cette thèse sont les suivantes :

- Comment varie la masse volumique entre les différents compartiments (bois de tronc, écorce du tronc, nœuds du tronc et branches) de l'arbre ? (Q1)
- Comment varie la masse volumique dans ces compartiments ? (Q2)
- Quels sont les facteurs ayant une influence sur cette variation ? (Q3)
- Quel est l'impact sur le calcul de biomasse de l'arbre et de ses différents compartiments ? (Q4)

L'étude des compartiments (le bois de tronc, l'écorce du tronc, les nœuds du tronc et les branches) va permettre d'améliorer les estimations de biomasse aérienne. Pour les nœuds et les branches, l'impact est probablement moindre pour la comptabilité carbone car le volume est assez faible. En revanche, pour ces deux compartiments ainsi que pour l'écorce, leur fort taux d'extractibles en font des compartiments de choix pour la filière chimie. Ainsi, quantifier cette matière disponible est tout aussi important.

Les objectifs pratiques de cette thèse sont de proposer une méthodologie permettant de mesurer la masse volumique des différents compartiments des arbres, de l'appliquer à un échantillonnage incluant les essences principales de l'Est de la France, d'analyser les résultats obtenus, de les confronter à la littérature, d'essayer de comprendre quels sont les processus biologiques qui ont conduit à ces résultats, puis de proposer des méthodes afin de corriger les estimations de biomasse actuelles quand cela est nécessaire.

Cette thèse est effectuée en parallèle de deux autres : la thèse de Rodolphe Bauer portant sur le volume des compartiments de l'arbre, problématique tout aussi importante énoncée précédemment, et la thèse de Clément Fritsch portant sur la quantité d'extractibles des compartiments de l'arbre, nécessaire afin de faire le lien entre la biomasse des arbres et l'émergence possible de la filière des extractibles du bois.

Ce manuscrit est composé de six chapitres.

Le premier chapitre a présenté le contexte dans lequel cette thèse a été réalisée ainsi que les objectifs attendus.

Le second chapitre détaillera la littérature existante sur la masse volumique des différents compartiments de l'arbre et la façon de la mesurer ainsi que sur diverses variables pouvant expliquer les variations de la masse volumique au sein de l'arbre telles que la concentration en extractibles, la largeur de cernes, le bois de compression *et cætera*.

Le troisième chapitre présentera les arbres constituant le matériel expérimental ainsi que leur lieu de prélèvement, les protocoles d'échantillonnages utilisés, ainsi que les méthodes mises en place pour répondre à la problématique de cette thèse.

Les quatre chapitres suivants montreront les différents résultats, publiés ou non, de cette thèse. Une première section concerne les moyennes de masses volumiques des différents compartiments de l'arbre et l'impact de ces variations sur les estimations de biomasse aérienne totale. Les trois chapitres suivants concernent la variation de la masse volumique du tronc, de l'écorce et des nœuds et branches, respectivement.

Le huitième chapitre discutera ce qui a été fait durant cette thèse et présentera les perspectives de futurs articles.

Enfin, le neuvième chapitre conclura cette thèse.

Ce dernier chapitre est suivi des différentes annexes auxquelles il est fait référence tout au long du rapport.

CHAPITRE 2

Revue de la littérature

La revue de la littérature portera principalement sur les résineux, mais le cas des feuillus sera parfois abordé comme point de comparaison.

2.1 La masse volumique du bois

2.1.1 Définitions des masses volumiques et densités du bois

D'après le Larousse, la masse volumique est le « quotient de la masse d'une substance par son volume (Unité SI : le kilogramme par mètre cube.) » [1] et la densité est « le rapport de la masse d'un liquide ou d'un solide à la masse d'eau occupant le même volume à la température de 4°C » [2].

La spécificité du bois est d'avoir une masse volumique dépendante de l'humidité du matériau.

La formule générale de la masse volumique du bois est :

$$\rho_X = \frac{m_X}{V_X}$$

où X est l'humidité du bois (en pourcentage), m_X est la masse de l'échantillon à l'humidité X et V_X le volume de l'échantillon à l'humidité X.

Il existe deux définitions de l'humidité du bois :

$$X = \frac{m_{eau}}{m_{anhydre}}$$

et

$$H = \frac{m_{eau}}{m_{bh}}$$

avec X et H l'humidité, $m_{anhydre}$ la masse de bois anhydre, m_{bh} la masse de bois humide et m_eau la masse d'eau contenue dans le bois (aussi égale a la différence $m_{bh} - m_{anhydre}$). La définition de l'humidité utilisée dépend du domaine de recherche considéré. Dans l'industrie du bois et dans ce travail, la première définition sera utilisée.

D'après la norme NF B 51-002, l'état « vert » est celui d'un bois dont l'humidité est supérieure au point de saturation des fibres (PSF), c'est à dire, l'humidité pour laquelle

1. https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/masse/49721
2. https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/densite/23620

les parois sont saturées en eau. Au-dessous du PSF, l'eau liée aux parois se retire lors du séchage du bois et entraîne des variations dimensionnelles. Le PSF varie entre 25 % et 32 % selon les essences (Stamm, 1929b ; Reeb, 1995) mais est généralement pris à 30 %. Lorsque X= 0 %, le bois est dit anhydre (Figure 2.1). Les masses volumiques portent le même nom que l'état d'humidité du bois, par exemple, pour l'état anhydre du bois, on parlera de masse volumique anhydre.

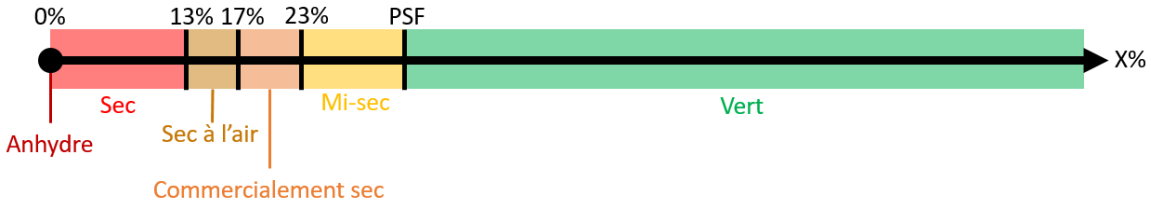


Figure 2.1 – Dénomination de l'état du bois en fonction de son humidité d'après la norme NF B 51-002.

La formule de la densité du bois est la suivante :

$$d_X = \rho_X * \frac{1}{\rho_{eau}}$$

avec ρ_X la masse volumique de l'échantillon à l'humidité X et ρ_{eau} la masse volumique de l'eau, environ égale à 1 000 kg·m^{-3} à 4 °C.

Une définition de masse volumique abondamment utilisée en foresterie est la masse volumique basale, aussi appelée infradensité (ID) :

$$ID = \frac{m_{anhydre}}{V_{vert}}$$

avec ID l'infradensité, $m_{anhydre}$ la masse anhydre de l'échantillon et V_{vert} le volume vert de l'échantillon.

La mesure du volume vert est précise puisqu'il est mesuré avant que se produisent des déformations et dégradations, telles que les fentes de séchage. De même, la mesure de la masse anhydre est fiable et facile gâce à l'utilisation de balances de précision. S'assurer que le bois est stabilisé à une autre humidité pour une mesure de masse est plus compliqué.

L'infradensité permet de passer facilement d'un volume vert à une masse anhydre. Or, les volumes fournis par les inventaires forestiers ou les tarifs de cubage sont des volumes verts. De même, la masse anhydre est fréquement utilisée puisque les taux de molécules sont calculés sur masse sèche ainsi que le pouvoir calorifique supérieur.

Ainsi, l'infradensité est la définition de masse volumique la plus couramment utilisée puisqu'elle combine facilité de mesure et intérêt pour les différents acteurs de la filière forêt-bois.

Dans cette revue de la littérature, les différentes définitions de la masses volumiques seront utilisées en fonction des articles étudiés.

2.1.2 Mesure de la masse volumique

Il existe plusieurs façons de mesurer la masse volumique d'un échantillon :

- par pesée pour la masse ;
- par voluménomètre à mercure, pied à coulisse ou par déplacement d'eau pour le volume ;
- par microdensitométrie (Jacquin et al., 2017) ;
- par tomographie à rayons X (Freyburger et al., 2009).

La norme NF B 51-005 a normalisé la mesure de la masse volumique pour les méthodes directes. Les éprouvettes doivent être des cubes de 20 millimètres de côtés. La première étape consiste à mesurer le volume saturé au pied à coulisse puis la masse anhydre après un étuvage à 103 °C, jusqu'à ce que la perte de masse soit nulle, et enfin la mesure du volume anhydre.

La méthode de déplacement d'eau utilise un dérivé de la formule de la poussée d'Archimède pour obtenir le volume vert de bois, immergé dans l'eau. La mesure se fait généralement avec un kit commercialisé avec les balances de précision. La formule suivante est utilisée :

$$V_{vert} = \frac{m_{echantillonair} - m_{echantilloneau}}{\rho_{eau}}$$

avec V_{vert} le volume vert de l'échantillon, $m_{echantillonair}$ la masse de l'échantillon saturé en eau pesé hors de l'eau, $m_{echantilloneau}$ la masse de l'échantillon dans l'eau et ρ_{eau} la masse volumique de l'eau.

La microdensitométrie et la tomographie sont deux méthodes utilisant les rayons X. Tandis que la microdensitométrie donne une image plane d'un échantillon de petite taille, la tomographie permet d'obtenir la masse volumique d'objets plus gros en un temps rapide. Sa principale faiblesse est le coût financier. Les images obtenues par ces méthodes sont caractérisées par des niveaux de gris, qui sont convertis en masse volumique par la suite (voir la section 3.4 pour plus de détails).

D'autres méthodes comme la photométrie (Morschauser (1954) dans Smith (1954)) ou la spectroscopie infra-rouge (Leblon et al., 2013) sont plus rarement utilisées pour mesurer la masse volumique du bois.

2.1.3 Problèmes expérimentaux dans la mesure de la masse volumique du bois

Smith (1954) a testé les avantages et inconvénients de plusieurs de ces méthodes :

Après l'utilisation d'un voluménomètre, les pores sont remplis de mercure qu'il est très difficile de retirer, compliquant la mesure du poids anhydre. De plus, les volumes sont surestimés avec de fortes variations entre résultats. De plus, l'utilisation du voluménomètre est aujourd'hui interdite en raison de la toxicité du mercure. La méthode de déplacement d'eau est la plus précise. Malheureusement, la présence de bulles sur l'échantillon peut empêcher de mesurer correctement le volume. De même, il faut s'assurer que l'échantillon n'absorbe pas d'eau durant la plongée. La photométrie est une méthode nécessitant une coupe microscopique de bois et un microscope avec un fort grossissement. Cette méthode n'est pas adaptée pour des études à grande échelle car longue et fastidieuse.

Pour mesurer l'infradensité, Smith (1954) teste également la méthode d'humidité maximale. Son avantage est de fournir une infradensité pour des petits échantillons de bois avec une grande précision sans en mesurer le volume. En considérant qu'à saturation complète le bois n'est composée que de matière ligneuse et d'eau, l'infradensité est calculée avec la formule suivante :

$$ID = \frac{1}{\frac{m_{max} - m_{anhydre}}{m_{anhydre}} + \frac{1}{\rho_{ml}}}$$

avec ID l'infradensité du bois, m_{max} la masse humide maximale, $m_{anhydre}$ la masse anhydre et ρ_{ml} la masse volumique de la matière ligneuse.

Les erreurs possibles avec cette méthode sont un mauvais choix de la valeur de la masse volumique de la matière ligneuse ou une mesure avant que le bois soit à son humidité maximale. Selon Smith (1954), l'erreur associée à cette mesure est de 0.0001 g/cm^3.

Enfin, Williamson et Wiemann (2010) ont relevé un certain nombre d'erreurs et imprécisions dans la littérature :

- la définition de masse volumique est imprécise ou incorrecte ;
- la méthodologie n'est pas indiquée ou non adaptée ;
- l'échantillon n'est pas représentatif de l'arbre ;
- la représentativité de l'échantillon au niveau inter-arbre est discutable.

Le premier problème remarqué dans la littérature est un problème de vocabulaire. Les termes « densité » et « masse volumique » sont souvent confondus. Il est à noter que le terme « masse volumique » se traduit en anglais par « density » et « densité » par « specific gravity ». De plus, de nombreux articles ne précisent pas la définition de masse volumique utilisée (humidité) et la partie « matériel et méthode » est souvent imprécise quant au protocole utilisé. Est-ce la masse volumique anhydre ? Est-ce l'infradensité ?

En s'intéressant aux méthodes utilisées, un problème récurrent concerne le séchage du bois. Comme précisé précédemment, la méthodologie préconise un séchage entre 100 et 105 °C pendant 24 à 72 heures dans un espace bien ventilé. Beaucoup d'études ne précisent pas comment le bois est séché. Les valeurs peuvent même être inutilisables, puisque aucun contexte n'est associé aux mesures. Dans le cadre d'études chimiques ou physiologiques du bois, les températures de séchage sont fixées à 70-80 °C. Au-delà de ces températures, certaines molécules fragiles sont dégradées. Malheureusement, ces données sont parfois sorties de leur contexte et utilisées telles quelles pour des domaines bien différents de la chimie ou la physiologie.

Pour les articles s'intéressant au bois de tronc, il est souvent omis de préciser si l'écorce est incluse ou non dans le calcul de la masse volumique. L'utilisation des carottes de bois dans la mesure de la masse volumique est très fréquente, mais les carottes de bois surestiment la proportion de bois au niveau de la moelle. L'utilisation de carotte n'est évidemment pas à proscrire, car elles permettent d'obtenir des données facilement en grande quantité. Mais, dans le cadre de la masse volumique, elles doivent être pondérées en surfaces afin de refléter le fait que le début de la carotte ne représente que le centre de l'arbre, et donc une petite surface, tandis que la fin de carotte représente le bois externe, ayant une surface bien plus grande. Les carottes de périphérie peuvent sous représenter la masse volumique, par l'omission d'une partie de l'arbre.

Plusieurs auteurs souhaitent prédire la masse volumique du tronc à partir de celle des branches (McKimmy et Ching, 1968 ; Hamilton et al., 1976), mais rien ne garantit qu'une carotte prélevée dans les branches représente correctement le tronc car la masse volumique peut être affectée par le bois juvénile pour les jeunes branches et par le bois de réaction dans les vieilles branches.

Enfin, au niveau inter-arbre, les données sont parfois sorties de leur contexte en étant appliquées sur des jeux de données très différents de ceux d'origine. Par exemple, les données calculées sur un nombre faible d'arbre dans une forêt spécifique vont être appliquées sur une région bien plus grande, voir un continent, sans préciser que le résultat est à prendre avec certaines précautions.

Dans cette étude, la masse volumique a été mesurée pour différents compartiments de l'arbre (tronc, écorce, nœuds et branches). La suite de ce chapitre présente l'état actuel des connaissances disponibles concernant la masse volumique de ces différents compartiments. L'écorce, les nœuds et branches sont des compartiments difficiles à mesurer de par leur forme biscornue, ainsi, peu d'auteurs se sont penchés sur ses compartiments, notamment l'écorce et les nœuds.

2.2 Le bois de tronc

Le tronc est le compartiment le plus important de la partie aérienne de l'arbre. Ce compartiment est largement étudié dans la littérature, et une revue exhaustive n'a pas pu être réalisée. Néanmoins, les points clés de cette littérature ont été synthétisés dans la suite de ce rapport.

2.2.1 La masse volumique d'une cellule de bois

Pour parler de masse volumique du bois, il faut déjà comprendre comment se structure le bois d'un point de vue anatomique.

La cellule végétale indifférenciée, à la différence de la cellule animale, est composée d'une paroi cellulaire, d'une vacuole et de plastes (tels que les chloroplastes). La différentiation en cellule de bois se déroule en plusieurs étapes (Trouy, 2015) :

- l'élongation de la cellule afin d'atteindre sa taille finale ;
- le dépôt de la paroi secondaire et la lignification de l'ensemble des parois, sauf au niveau des ponctuations ;
- la mort de la cellule.

Lorsque la cellule meurt, le cytoplasme disparaît. Il ne reste plus que la paroi lignifiée de la cellule et du vide en son centre. Le contenu de la paroi est la matière ligneuse, que l'on peut séparer en deux grandes catégories chimiques :

- les substances de poids moléculaire fort (polymères)
  - les polysaccharides (cellulose et l'hémicellulose) ;
  - les polyphénols (lignine) ;
- les substances de poids moléculaire faible
  - les extractibles ;
  - les minéraux.

La cellulose représente 40 à 50 % de la masse de la paroi, 20 à 30 % pour l'hémicellulose et 26 à 32 % pour la lignine des résineux ou 20 à 25 % pour la lignine des feuillus (Sjöström, 1993). La composition chimique dépendant fortement de l'essence étudiée, il est possible de trouver des compositions différentes telles que 40 à 50 % de la masse de la paroi pour la cellulose, 30 à 35 % pour l'hémicellulose et 15 à 35 % pour la lignine des résineux (Saranpää, 2003). Ces composés ont des masses volumiques élevées : 1 556,5 à 1 594 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour la cellulose (Stamm, 1929a ; Saranpää, 2003), 1 622 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour l'hémicellulose des résineux (Beall (1972) dans Saranpää (2003)) et 1 347 à 1 451 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour la lignine (Stamm (1929a), Stamm (1969) dans Saranpää (2003)).

Les minéraux représentent quant à eux 0,1 à 1 % de la masse anhydre.

En sommant les produits de la masse de chacun de ces composés et en divisant par le volume de la paroi, il est possible d'obtenir la masse volumique de la matière ligneuse. Celle-ci est variable entre essences, en raison des différentes compositions chimiques, et est comprise entre 1 517 et 1 529 pour les résineux et entre 1 497 et 1 517 pour les feuillus (pour les essences étudiées par Kellogg et Wangaard (1969)). La masse volumique de la matière ligneuse est appelée masse volumique absolue ou réelle.

La concentration en cellulose est fortement liée à la masse volumique absolue. Il a été observé que lorsque la concentration diminue, la masse volumique ligneuse diminue (Stamm, 1929a).

Cependant, malgré des différences entre essences, la variabilité de la masse volumique absolue n'est pas forte et la moyenne est généralement fixée à 1 500 ou 1 530 $kg{\cdot}m^{-3}$ (Stamm, 1929a ; Walker, 2006).

Mais le bois ne se résume pas à la matière ligneuse. Il faut aussi prendre en compte le vide des cellules puisque le bois est un matériau poreux. La masse volumique du bois est donc en réalité une masse volumique apparente qui dépend de sa porosité.

La masse volumique est reliée à la porosité par la formule suivante :

$$Porosite = \frac{V_{pores}}{V_{apparent}} = 1 - \frac{\rho_{anhydre}}{\rho_{absolue}}$$

avec V_{pores} le volume des pores, $V_{apparent}$ le volume de bois, $\rho_{anhydre}$ la masse volumique anhydre et $\rho_{absolue}$ la masse volumique absolue.

2.2.2 La masse volumique à l'intérieur d'un cerne

A l'échelle du cerne, la masse volumique varie en fonction de la position de la mesure. Dans un cerne de bois des régions tempérées, on distingue trois zones : le début du cerne (le côté le plus proche de la moelle) appelé bois initial ou bois de printemps, la fin du cerne appelé bois final ou bois d'été et l'entre deux appelé bois de transition.

Pour *Abies alba*, *Picea abies* et *Pinus silvestris*, le bois initial représente en moyenne 40 % de la largeur du cerne et le bois de transition représente 20 % de la largeur du cerne pour *Abies alba* et *Picea abies* et seulement 8% chez *Pinus silvestris* (Cuny et al., 2014).

Pour les résineux, comme pour les feuillus à zone initiale poreuse, la masse volumique augmente fortement entre le début et la fin du cerne (Zhang et al., 1993 ; Bergès et al., 2000). Les feuillus à pores diffus ont aussi une masse volumique qui augmente radialement mais de manière moins prononcée que les feuillus à zone initiale poreuse (Jodin, 1994 ; Bouriaud et al., 2004).

Par exemple, la masse volumique moyenne augmente de 375 kg·m^{-3} dans le bois initial à 800 kg·m^{-3} dans le bois final pour *Abies alba*, de 450 à 900 kg·m^{-3} pour *Picea abies* et de 450 à 930 kg·m^{-3} pour *Pinus silvestris* avec une légère décroissance en fin de cerne (15 % de la largeur du cerne) (Cuny et al., 2014). Pour *Pseudotsuga menziesii*, la masse volumique moyenne du bois initial semble constante contrairement au bois de transition et au bois final (de Kort et al., 1991). *Quercus petraea*, qui est un feuillus à zone initiale poreuse, a aussi une forte augmentation de la masse volumique entre le début et la fin du cerne (Bergès et al., 2000). Pour *Fagus sylvatica*, qui est un bois à pores diffus, la masse volumique anhydre moyenne augmente de 500 à 750 kg·m^{-3} (Teissier Du Cros et al., 1981).

Cette augmentation de masse volumique entre le bois initial et le bois final des résineux s'explique anatomiquement. Le bois initial présente en général des cellules aux parois fines avec un large lumen (environ 25 % de la taille du cerne), ce qui favorise la conduction de l'eau dans l'arbre alors que les cellules du bois final se caractérisent par un petit lumen et des parois épaisses permettant le soutien mécanique solide de l'arbre (Eder et al., 2009 ; Cuny et al., 2014 ; Rathgeber, 2017). Entre le début et la fin du cerne, la taille des parois augmente doucement jusqu'à 75 % de la largeur du cerne puis diminue de manière drastique. La masse volumique du bois initial est négativement corrélée avec sa largeur, puisque, lorsque sa largeur augmente, il est composé de plus de cellules à parois mince et large lumen. Au contraire, la masse volumique du bois final est positivement corrélée avec sa largeur, puisque, lorsque sa largeur augmente, il est composé de plus de cellules à parois larges et petit lumen (Björklund et al., 2017). Pour les feuillus, le nombre de vaisseaux ainsi que leur diamètre aura bien évidemment un impact sur la densité.

La différence de masse volumique entre le bois initial et le bois final est expliquée à 75 % par le changement de diamètre des cellules et à 25 % par l'épaississement des parois des cellules (Cuny et al., 2014). Le pourcentage de bois final dans un cerne peut expliquer 60 % de la variation de masse volumique (de Kort et al., 1991).

Pour *Abies alba*, *Picea abies* et *Pinus silvestris* confondus, la moyenne de la masse volumique de la matière ligneuse augmente de 1 140 kg·m^{-3} dans le bois initial à 1 360 kg·m^{-3} dans le bois final. Ainsi, l'épaisseur des parois n'est pas le seul facteur à considérer, il faut aussi tenir compte de la composition chimique de la paroi (Decoux et al., 2004).

2.2.3 La masse volumique entre cernes : variations radiales de la moelle vers l'écorce.

La Figure 2.2 montre un schéma de coupe transversale du tronc. L'écorce n'est pas représentée sur ce schéma et sera présentée dans la suite de ce chapitre.

Le cambium, représenté en gris, est un méristème secondaire produisant le xylème et le phloème (voir partie écorce pour plus de détails sur le phloème). La division du cambium

est multi-directionnelle car le xylème est formé vers l'intérieur de l'arbre, tandis que le phloème est formé vers l'extérieur de l'arbre.

Le xylème récemment formé est appelé « aubier » (représenté en jaune clair sur la Figure 2.2). C'est dans cette partie que s'effectue la conduction de la sève brute, constituée d'eau et de minéraux. La conduction s'effectue des racines jusqu'au feuilles.

Au fur et a mesure des années, les cernes d'aubier sont recouverts par des cernes nouvellement formés. La conduction diminue jusqu'à s'arrêter complètement et les cellules meurent. En même temps, la composition chimique des parois change. L'aubier se transforme en duramen ou bois de cœur (représenté en jaune foncé sur la Figure 2.2). La duraminisation a pour effet de protéger le bois en cas d'attaque de champignons ou d'insectes. L'âge de duraminisation d'un cerne dépend fortement de l'essence. Par exemple, un cerne de *Pinus radiata* se duraminise au bout de 15 ans, 33 ans pour un cerne de *Pinus banksiana*, 14 ans pour un cerne de *Quercus robur*, ou encore 30 à 50 ans pour un cerne de *Fraxinus excelsior* (Hillis, 2012).

Le duramen peut avoir une couleur différente de l'aubier suivant les essences, on parle de bois à « aubier différencié ».

Enfin, au centre de l'arbre se trouve la moelle (Longuetaud et Caraglio, 2009).

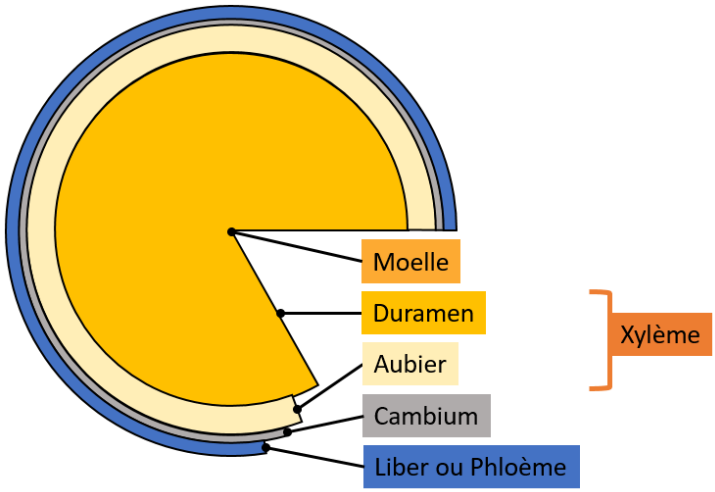


Figure 2.2 – Schéma partiel du tronc. L'écorce n'est pas représentée ici.

2.2.3.1 La moyenne radiale de la masse volumique : les bases de données

La masse volumique a largement été étudiée à l'échelle radiale de l'arbre, notamment à 1,30 mètre. Les résultats de ces études ont été regroupés en bases de données.

TROPIX (Paradis et al., 2015) est une base de données constituée par le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD) comprenant de nombreuses essences tempérées et tropicales couramment utilisées en industrie. Cette base de données donne une description générale du bois et de ses propriétés physiques et mécaniques, sa durabilité naturelle *et cætera*. Cette base de données comprend la masse volumique à une humidité de 12%.

Le projet CARBOFOR (Loustau, 2004)(2002-2004) portait sur la séquestration du carbone forestier en France. Pour ce projet, une revue de la littérature a été effectuée produisant une base de données contenant l'infradensité de nombreuses espèces françaises.

La Global Wood Density Database (GWDD) (Chave et al., 2005 ; Zanne et al., 2009) est une base de données internationale regroupant un très grand nombre de valeurs d'infradensités récupérées dans la littérature. Un correctif a été publié afin de corriger une

erreur de conversion dans la publication originale (Vieilledent et al., 2018) mais la nouvelle base de données n'est pas encore disponible.

Pour les essences tropicales, la base de données des masses volumiques des bois africains (Carsan et al., 2012) contient plus de 900 espèces d'arbres.

Tableau 2.1 – Tableau présentant l'infradensité de trois essences résineuses pour les trois bases de données citées ci-dessus. Les valeurs de TROPIX ont été converties en infradensité en utilisant l'équation usuelle donnée par Vieilledent et al. (2018).

Essence	CARBOFOR (kg/m^3)	GWDD (kg/m^3)	TROPIX (kg/m^3)
Abies alba	380	353	404
Picea abies	370	370	372
Pseudotsuga menziesii	430	453	448

Williamson et Wiemann (2010) se sont intéressés à une méthode alternative afin d'obtenir une masse volumique moyenne correcte de la rondelle. Leurs équations permettent de calculer le point précis sur la carotte où la densité sera égale à la densité moyenne de la rondelle. Cette méthode a l'avantage d'utiliser des carottes n'ayant pas besoin d'aller jusqu'au cœur. En revanche ces équations doivent être ajustées dans le cas d'une moelle excentrée. Cette méthode nécessite donc d'avoir une connaissance précise de la variation radiale de la densité.

Il est à noter que pour ces bases de données et articles, il n'est jamais clair si l'écorce est considérée dans la moyenne de masse volumique du tronc ou non.

2.2.3.2 Les variations radiales de la masse volumique

La variation radiale ayant déjà été fortement étudiée et n'étant pas au cœur de cette thèse, la présentation de la littérature sur ce sujet sera très succincte.

De la moelle vers l'écorce, une augmentation de la masse volumique a été observée chez *Pseudotsuga menziesii*, *Fagus sylvatica* et *Acer pseudoplatanus*, une diminution pour *Quercus robur/petraea* et *Quercus suber* et une diminution puis augmentation pour *Abies alba* (Teissier Du Cros et al., 1981 ; Knapic et al., 2008 ; Longuetaud et al., 2016, 2017).

Lachenbruch et al. (2011) ont proposé un schéma type de variation radiale pour les résineux, avec une diminution de la masse volumique sur les 5 à 20 premiers cernes puis une augmentation rapide. Les arbres du genre *Pinus* augmenteraient directement, sans passer par la diminution initiale.

D'une façon générale, lorsque la masse volumique près de la moelle est inférieure à 550 $kg{\cdot}m^{-3}$, la masse volumique tend à augmenter de la moelle à l'écorce alors qu'elle tend à diminuer lorsque la masse volumique près de la moelle est supérieure à 550 $kg{\cdot}m^{-3}$ (Woodcock et Shier, 2002).

Ces variations ont été modélisées, comme par exemple pour *Quercus petraea* chez Zhang et al. (1993), Bouriaud et al. (2004) pour *Fagus sylvatica* ou encore Molteberg et Høibø (2007) pour *Picea abies*.

2.2.4 Les variations verticales : de la base à l'apex

La littérature portant sur les variations verticales de masse volumique est bien moins abondante que celle sur les variations radiales. Pourtant, il est clair que la variation verticale a un réel impact sur la masse volumique moyenne du tronc (Nogueira et al., 2008 ; Wiemann et Williamson, 2014 ; Wassenberg et al., 2015 ; Longuetaud et al., 2016, 2017).

En effet, la moyenne de la masse volumique à 1,30 mètre ne représente pas correctement la variation verticale de la masse volumique (Wassenberg et al., 2015).

Ces variations ont donc un impact sur la quantité de biomasse (Rueda et Williamson, 1992 ; Wiemann et Williamson, 2014 ; Liepiņš et Liepiņš, 2017) mais aussi sur les propriétés du bois-énergie (Bilot et al., 2014 ; Sotelo Montes et al., 2017) et du papier (García-Gonzalo et al., 2016). Étudier cette variation permet de connaître la qualité et la quantité de bois disponible dans différentes parties de la grume, en fonction de sa localisation dans l'arbre (Tian et al., 1995 ; Kimberley et al., 2015), et de théoriquement optimiser l'utilisation de la ressource.

2.2.4.1 La masse volumique moyenne du compartiment

La variation verticale de la masse volumique ayant été peu étudiée, le nombre d'études portant sur une moyenne verticale est encore plus faible.

Le Bienfaiteur Takougoum et al. (2018) ont calculé des masses volumiques moyennes du tronc afin de faire des calculs de biomasses. Ces moyennes ont été comparées avec la moyenne à 1,30 mètre et avec les valeurs de la Global Wood Density Database (Zanne et al., 2009). Leurs résultats montrent que la moyenne verticale du tronc est 11 % plus faible que la moyenne à 1,30 mètre et 8 % plus faible que la moyenne donnée par la Global Wood Density Database.

Quilhó et Pereira (2001) estiment que la moyenne de masse volumique du tronc ne peut pas être déterminée correctement à partir de la moyenne à 1,30 mètre. De plus, ils concluent qu'il vaut mieux mesurer la masse volumique à une hauteur relative fixe (pourcentage de la hauteur totale) plutôt qu'à une hauteur absolue fixe, comme 1,30 mètre.

Enfin, pour Wassenberg et al. (2015), une mesure effectuée au tiers de la hauteur totale de l'arbre et deux tiers de la distance moelle-écorce donnerait une masse volumique moyenne optimale de l'arbre.

2.2.4.2 Les variations verticales de la masse volumique du tronc

Généralement, la masse volumique des troncs des résineux diminue du bas vers le haut de l'arbre (Gartner, 2002 ; Longuetaud et al., 2017). C'est notamment le cas pour *Abies alba* (González-Rodrigo et al., 2013) et *Pseudotsuga menziesii* (Kimberley et al., 2017). Une courbe en U est parfois observée, la masse volumique diminue puis augmente, comme pour *Picea abies* (Repola, 2006 ; Dibdiakova et Vadla, 2012 ; Molteberg et Høibø, 2007 ; Liepiņš et Liepiņš, 2017).

D'après Okkonen et al. (1972) (cité par Wiemann et Williamson (2014)) pour les résineux ayant une quantité de bois final importante, la masse volumique diminue avec la hauteur, et inversement pour les essences avec un faible pourcentage de bois final.

Pour les feuillus, certaines essences montrent une diminution de la masse volumique avec la hauteur(Le Bienfaiteur Takougoum et al., 2018), d'autres une courbe en U comme *Fagus sylvatica* (Teissier Du Cros et al., 1981) et d'autres une augmentation (Longuetaud et al., 2017).

2.2.4.3 Les modèles

Certains auteurs se sont intéressés à la modélisation de ces variations afin de mieux les prédire.

Le modèle développé par Liepiņš et Liepiņš (2017) pour *Picea abies* donne une masse volumique moyenne du tronc.

Il existe aussi des modèles étudiant la variation verticale de la masse volumique. Le Tableau 2.2 présente une partie des modèles concernant les résineux. La plupart sont des

modèles linéaires, souvent polynomiaux (Rueda et Williamson, 1992 ; Tian et al., 1995 ; Repola, 2006 ; Molteberg et Høibø, 2007 ; González-Rodrigo et al., 2013 ; Deng et al., 2014). Les variables utilisées dans ces modèles sont la hauteur totale (H), le diamètre à 1,30 m ($D130$) ou la circonférence à 1,30 mètre ($C130$) ou encore l'âge.

Enfin, il existe des modèles liant la masse volumique avec la position verticale et radiale, comme Rueda et Williamson (1992) ; Tian et al. (1995) en ajoutant, par exemple, le numéro de cerne dans les équations. Cette thèse s'intéressera uniquement aux modèles étudiant uniquement les variations verticales.

Tableau 2.2 – Équations de la littérature modélisant l'infradensité moyenne d'une rondelle en fonction de sa hauteur dans le tronc pour les résineux. $ID_{rondelle}$ est l'infradensité moyenne de la rondelle, $ID130$ est l'infradensité à 1,30 mètre, hr est la hauteur relative de la rondelle, age est l'age de l'arbre, $D130$ est le diamètre à 1,30 mètre de l'arbre, H est la hauteur totale de l'arbre, b_0,..., b_5 sont les paramètres fixes, u_0,...,u_3 sont les paramètres aléatoires.

	Article	Essence	Nombre d'arbres	Équation
Sans $ID130$	Repola (2006)	*Picea abies*	39	$ID_{rondelle} = b_0 + b_1 \cdot H + b_2 \cdot \frac{D130}{age} + b_3 \cdot hr + b_4 \cdot hr^2 + u_0 + u_1 \cdot hr + u_2 \cdot hr^2$
	González-Rodrigo et al. (2013)	*Abies alba*	5	$BD_{disc} = b_0 - b_1 \cdot H$
	Deng et al. (2014)	*Pinus massoniana*	108	$ID_{rondelle} = b_0 + b_1 \cdot age + b_2 \cdot D130 + b_3 \cdot hr + b_4 \cdot hr^2 + b_5 \cdot hr^3 + u_0 + u_1 \cdot hr + u_2 \cdot hr^2 + u_3 \cdot hr^3$
Avec $ID130$	Kimberley et al. (2015)	*Pinus radiata*	10000	$h_k = \frac{1.4}{H} - 0.4$ $L_k = \frac{ID130 - b_0 - b_1 \cdot h_k - b_2 \cdot h_k^2 - b_3 \cdot h_k^3}{1 + b_4 \cdot h_k}$ $ID_{rondelle} = (b_0 + L_k) + (b_1 + b_4 \cdot L_k) \cdot (hr - 0.4) + b_2 \cdot (hr - 0.4)^2 + b_3 \cdot (hr - 0.4)^3$
	Kimberley et al. (2017)	*Pseudotsuga menziesii*	172	$h_k = \frac{1.4}{H}$ $L_k = ID130 - (b_0 + b_1 \cdot h_k + b_2 \cdot h_k^2 + b_3 \cdot h_k^3)$ $ID_{rondelle} = L_k + b_0 + b_1 \cdot hr + b_2 \cdot hr^2 + b_3 \cdot hr^3$ $= ID30 + b_1 \cdot (hr - h_k) + b_2 \cdot (hr^2 - h_k^2) + b_3 \cdot (hr^3 - h_k^3)$

2.2.5 Les facteurs pouvant expliquer les variations de masse volumique

De nombreux facteurs peuvent expliquer les variations de masse volumique entre les arbres ou au sein de leur tronc. Il y a d'un côté des facteurs propres à l'arbre comme la largeur de cernes, la présence de bois juvénile, de bois de compression, la composition en minéraux et extractibles et des facteurs environnementaux comme la température, la disponibilité en eau ou encore l'altitude.

2.2.5.1 L'âge cambial

L'âge cambial est le numéro du cerne compté depuis la moelle. Ainsi, un cerne donné n'aura pas le même âge en fonction de la hauteur dans l'arbre.

Chez *Picea abies*, l'augmentation de l'âge cambial entraîne une augmentation de la masse volumique du bois final, mais aussi une augmentation de la quantité de bois initial résultant en un effet modéré sur la masse volumique moyenne du cerne (Franceschini et al., 2013). De plus, les cernes ayant un âge cambial élevé, donc loin de la moelle, sont caractérisés par une densité maximale forte (Franceschini et al., 2013).

Pour *Pseudotsuga menziesii*, Fabris (2000) a montré que les variations radiales de masses volumiques sont principalement liées à la variation de l'âge cambial. Filipescu et al. (2014) a décrit une augmentation radiale de la masse volumique en fonction de l'âge cambial pour la même essence.

Pour *Abies alba*, il n'y a pas de relation claire entre l'infradensité du cerne et l'âge cambial à 1,30 mètre (Hamada et al., 2018).

De même, chez *Pinus radiata*, la variation de la masse volumique cerne à cerne est majoritairement expliquée par l'âge cambial (Ivković et al., 2013). Chez *Pinus*, pour des

cernes de même âge, la largeur de cernes n'a pas d'influence sur la masse volumique, en revanche, pour des cernes de même largeur, les cernes les plus vieux sont les plus denses (Larson et al., 2001).

Il est cependant difficile de séparer les facteurs âge cambial et largeur de cernes. Comme montré par Jozsa et Middleton (1994), pour séparer les deux effets, il faut regarder la largeur de cernes pour des âges cambiaux comparables.

Comme le nombre de cernes diminue du bas vers le haut de l'arbre, il peut être attendu une diminution de la masse volumique avec la hauteur au moins pour *Pseudotsuga menziesii*.

2.2.5.2 La largeur de cerne

La largeur de cernes est un facteur ayant une influence forte sur la masse volumique du bois.

Lorsque la largeur de cerne augmente :

- la masse volumique du cerne des résineux tend à diminuer en même temps que la largeur de bois initial augmente (Jodin, 1994 ; Franceschini et al., 2013) ;
- la masse volumique des feuillus à zones initiales poreuses tend à augmenter en même temps que la largeur de bois final (Jodin, 1994) ;
- la masse volumique des feuillus à pores diffus ne semble pas impactée (Jodin, 1994).

Ces relations ont largement été observées et étudiées, notamment pour *Picea abies* (e.g., Bouriaud et al., 2015). Les études s'intéressant à *Abies alba* montrent que cette essence se comporte comme *Picea abies* (Hamada et al., 2018 ; Sopushynskyy et al., 2020). Au contraire, d'après Jozsa et Brix (1989) et Fabris (2000), la largeur de cernes a très peu d'impact pour *Pseudotsuga menziesii*. Pour *Pinus*, le pourcentage de bois final augmente de la moelle vers l'écorce, entraînant une augmentation de la masse volumique (Larson et al., 2001). Au contraire, la masse volumique diminue de la moelle vers l'écorce pour *Fagus sylvatica* (Teissier Du Cros et al., 1981), cela s'explique par le fait qu'en vieillissant, les arbres produisent des cernes plus fins, et d'après (de Kort et al., 1991), le bois final est significativement moins dense dans les cernes fins. Dutilleul et al. (1998) montrent que pour *Picea abies*, la relation entre la largeur de cernes et la masse volumique disparaît pour un taux de croissance supérieur à 2,2 centimètres par an en circonférence alors que la relation est toujours négative pour les arbres à croissances lente.

Les cernes sont plus larges dans le haut de l'arbre (Cortini et al., 2013). En suivant les résultats précédents, la masse volumique doit être plus forte dans le bas de l'arbre que dans le haut, notamment pour *Abies alba* et *Picea abies*.

Enfin, la largeur de cerne est liée à la densité de peuplement (Simpson et Denne, 1997). Chez les résineux, les arbres provenant de forêts avec une densité de peuplement faible auront une croissance rapide et, en général, des cernes larges et peu denses. Au contraire, les arbres provenant de forêts avec une densité de peuplement forte auront, en général, des cernes fins et denses (Simpson et Denne, 1997).

2.2.5.3 Le bois juvénile

Donner une définition permettant de distinguer avec exactitude le bois juvénile (formé au cœur de l'arbre, près de la moelle) du bois mature (formé sur l'extérieur de l'arbre) est compliqué (Zobel et Sprague, 1998). En anglais, le terme « juvenile wood » est contesté. En effet, plusieurs auteurs différencient le « juvenile wood » (bois juvénile) et le « core wood » (bois central) (Zobel et Sprague, 1998 ; Larson et al., 2001). La dénomination « bois juvénile » est préférée pour nommer le bois formé durant les premières années de l'arbre tandis que « bois central » exprime plutôt une position dans l'arbre.

Plusieurs variables peuvent être utilisées pour caractériser le bois juvénile telles que la longueur des trachéides, la masse volumique, la largeur de cernes ou encore l'angle des

microfibrilles, mais aucune de ces variables ne peut suffire à elle seule pour le caractériser. Par exemple, pour *Pinus banksiana*, le nombre de cernes appartenant au bois juvénile varie selon la définition utilisée : 13 lorsque l'on regarde la longueur des trachéides, 17 en regardant le taux de croissance, et neuf avec la masse volumique (Bodie (1988) dans Zobel et Sprague (1998)). De même pour *Pinus contorta*, le bois juvénile concerne les 18 premiers cernes lorsque l'on regarde la longueur des trachéides, les 15 premiers en regardant l'angle des microfibrilles, et les 31 premiers selon la masse volumique (Mansfield et al. (2009) dans Lachenbruch et al. (2011)). Larson et al. (2001) affirme que le bois juvénile est produit entre 1 et 3 ans puis du bois central, similaire au bois juvénile mais pas identique, est formé à toutes les hauteurs.

Quelle que soit la définition utilisée, la transition entre le bois juvénile et le bois mature est graduelle. Comparé au bois mature, Lachenbruch et al. (2011) définit le bois juvénile comme un bois ayant des cellules plus petites (longueur et diamètre) avec des parois cellulaires plus larges, l'angle des microfibrilles est plus important et la quantité de lignine est plus forte au contraire de la cellulose qui est moins présente. La présence de bois de réaction y est plus fréquente.

La masse volumique du bois juvénile est plus faible avec une différence de 10 à 20 % en moyenne avec le bois mature (Zobel et Van Buijtenen, 1989 ; Larson et al., 2001 ; Lachenbruch et al., 2011).

Lachenbruch et al. (2011) explique que le schéma usuel de variation de la masse volumique avec l'âge cambial comprend deux phases : une diminution pendant les 5-20 premiers cernes depuis la moelle suivie d'une augmentation rapide jusqu'à une valeur asymptotique. D'après eux, les *Pinus* ne montrent pas quant à eux la décroissance initiale. Larson et al. (2001) observent effectivement une augmentation de la masse volumique dans le bois juvénile. Seule la première phase de diminution de la masse volumique a été trouvée pour Saranpää (1994) et Mitchell et Denne (1997) pour *Picea abies* et *Picea sitchensis* et ce quelle que soit la hauteur totale de l'arbre.

Pour le bois juvénile, la variation de la masse volumique est associée avec une augmentation du diamètre des trachéides alors que la variation de masse volumique dans le bois mature est plus liée à l'épaisseur des parois (Mitchell et Denne, 1997). Á largeur de cerne fixe, le bois juvénile possède une masse volumique du bois initial plus faible et le bois mature une masse volumique du bois final plus forte (Jodin, 1994).

Saranpää (1994) montre que la masse volumique du bois juvénile augmente du bas de l'arbre vers le haut. Au contraire, d'après Mitchell et Denne (1997), la masse volumique diminue avec la hauteur, car les parois des cellules sont plus épaisses à 1,30 mètre. La longueur des trachéides décroît depuis le bas de l'arbre jusqu'au haut de l'arbre (Zobel et Sprague, 1998).

D'après Larson et al. (2001), une forte densité de peuplement initiale permet de « cacher » l'effet du bois juvénile en le confinant sur une toute petite surface au cœur de l'arbre, où son influence sur les propriétés structurelles est minimisée. De manière opposée, Fabris (2000) montre pour *Pseudotsuga menziesii* que pour des périodes de révolution suffisamment longues, les arbres avec une croissance rapide, donc des arbres poussant dans des peuplement à densité faible, auront une proportion de bois juvénile plus petite que ceux avec une croissance lente.

Enfin, pour un âge cambial égal, les larges cernes ont des trachéides ayant des parois plus fines et des diamètres de trachéide plus élevés. De ce fait, pour un site avec un taux de croissance fort, la masse volumique diminuera plus rapidement dans le bois juvénile que pour les sites ayant un taux de croissance faible Mitchell et Denne (1997).

2.2.5.4 Le bois de réaction

Le bois de réaction, appelé bois de compression pour les résineux et bois de tension pour les feuillus a un impact sur la masse volumique. Le bois de réaction peut être trouvé dans la tige ainsi que dans les nœuds et branches. La fonction du bois de réaction est soit de redresser la tige afin de faire face au vent, restaurer la croissance verticale dans le cas d'une pousse sur un sol penché (gravitropisme), soit d'incliner la tige pour faciliter l'accès à la lumière (héliotropisme) (Barnett et al., 2014).

De nombreuses études montrent que le bois de compression est plus dense que le bois normal pour *Picea abies*, *Pinus sylvestris* et *Pinus radiata* (Pillow et Luxford, 1937 ; Hakkila, 1971 ; Harris, 1977 ; Gryc et Horáček, 2007 ; Tarmian et al., 2012) . Une différence de 207 $kg \cdot m^{-3}$ a été trouvée entre bois de compression et bois normal (Tarmian et al., 2012). Cette différence s'explique par une différence de constitution : le bois de compression est caractérisé par de larges cernes avec une forte proportion de bois final (Lee et Eom, 1988 ; Jodin, 1994) avec des cellules aux parois larges (Li et al., 2014). Enfin, la composition chimique des parois est différente. Le bois de compression contient 30 à 40 % de lignine en plus et 20 à 25 % de cellulose en moins que le bois normal (Timell, 1982). Ainsi, le bois de compression est caractérisé par une bois comportant plus de matière et moins de vide et donc une masse volumique plus forte.

La différence de masse volumique entre le bois de tension et le bois normal est plus discutée : il est parfois indiqué que peu de différence existe entre les deux types de bois (Tarmian et al., 2012) et parfois que la masse volumique est plus élevée pour le bois de tension (Jourez et al., 2001 ; Washusen et al., 2001 ; Ruelle et al., 2011). Le bois de tension a une masse volumique 5 % plus élevée que celle du bois opposé (Jourez et al., 2001). La composition chimique du bois de tension est aussi différente puisqu'il contient 20 à 25 % de lignine en plus que le bois normal (Sjöström, 1993).

Le bois de tension est moins dense que le bois de compression avec des masses volumiques respectives de 680 $kg \cdot m^{-3}$ et 800 $kg \cdot m^{-3}$ (Wegelius, 1940).

Le bois de réaction peut être trouvé tout le long de la tige, même en petite quantité. La quantité de bois de réaction est généralement plus importante dans la partie basse de la tige (Pillow et Luxford, 1937 ; Westing, 1965 ; Donaldson et al., 2004) à l'exception des arbres inclinés sur toute leur hauteur et pour lesquels le bois de réaction sera réparti sur tout le long de la tige (Pillow et Luxford, 1937).

2.2.5.5 Les minéraux

Bien qu'en plus faible quantité que dans l'écorce, les minéraux sont présents dans le tronc (Rothpfeffer et Karltun, 2007 ; Wernsdörfer et al., 2014 ; Kiaei et al., 2015).

Il n'a pas été démontré directement que la masse volumique était liée à la teneur en minéraux. En revanche, certaines relations montrent que ces deux variables évoluent dans le même sens. Par exemple, Kiaei et al. (2015) ont trouvés pour *Parrotia persica* que la masse volumique diminue de la moelle à l'écorce, tout comme la quantité de minéraux.

Certains éléments sont plus présents dans l'aubier, comme le phosphore ou le potassium, et d'autres éléments sont plus présents dans le duramen, comme le magnésium ou le calcium (Meerts, 2002). De plus, le duramen des résineux est plus pauvre en minéraux que celui des feuillus. Ceci peut être lié au fait que les résineux poussent généralement dans des milieux plus pauvres (Meerts, 2002). Enfin, les concentrations des minéraux dans le duramen et dans l'aubier sont positivement corrélées : si l'aubier est pauvre en minéraux, le duramen sera encore plus pauvre (Meerts, 2002).

Sander et Ericsson (1998) montrent pour *Salix viminalis* que la quantité de minéraux augmente avec la hauteur, mais attribue ce fait à l'augmentation de la proportion d'écorce avec la hauteur, car dans l'étude, les deux compartiments n'ont pas été séparés.

Rothpfeffer et Karltun (2007) pour *Picea abies* et Wernsdörfer et al. (2014) pour *Fagus sylvatica* montrent que la concentration en minéraux dépend du diamètre de l'arbre. Il n'y a pas de sens de variation commun pour tous les minéraux. Certains sont présents en plus grande quantité lorsque le diamètre de l'arbre est plus fort comme le zinc, le calcium ou encore le cadmium, d'autres sont moins présents lorsque le diamètre augmente, comme le fer, le cuivre ou encore le chrome.

2.2.5.6 Les extractibles

De nombreuses études concernant les extractibles contenus dans le tronc sont disponibles.

Le duramen contient plus de lignine et moins de cellulose que l'aubier (Bertaud et Holmbom, 2004). De même, le duramen contient une quantité importante d'extractibles (Hillis, 1971 ; Taylor et al., 2003 ; Caron et al., 2013). Cette quantité est variable entre les essences. Par exemple, le taux d'extractibles est égal à 3,9 % chez *Picea abies* et égal à 21,6 % chez *Pinus sylvestris* (Kebbi-Benkeder et al., 2016).

Il semblerait que la variation radiale de la quantité d'extractibles soit liée à la croissance de l'arbre. Chez *Pseudotsuga menziesii*, lorsque la largeur de cerne d'aubier augmente, la quantité d'extractibles du cerne duraminisé la même année augmente (Taylor et al., 2003). De même, la quantité d'extractibles dans le duramen augmente avec la taille de l'arbre chez l'*Eucalyptus* (Wilkes, 1984).

De manière générale, il n'y a pas de schéma commun pour la variation verticale de la quantité d'extractibles. Pour *Picea sitchensis*, il ne semble pas y avoir d'impact de la hauteur sur la quantité d'extractibles (Caron et al., 2013). Au contraire, pour l'*Eucalyptus*, la quantité d'extractibles diminue avec la hauteur (Gominho et al., 2001).

2.2.5.7 Autres facteurs

Des facteurs environnementaux peuvent influencer la masse volumique du cerne, telle que la température, la réserve en eau du sol, l'altitude ou encore le type de sol.

En effet, la masse volumique du bois initial semble être dépendante des températures de l'année précédente, tandis que la masse volumique du bois final est liée à la température du printemps de l'année en cours (Björklund et al., 2017 ; Rathgeber, 2017). De plus, la taille des trachéides du bois initial, et donc sa masse volumique, est influencé par la température du printemps tandis que l'épaisseur des parois des cellules du bois final, et donc sa masse volumique, sont influencés par la température de l'été (Björklund et al., 2017). Les étés chaud augmentent la densité maximale du cerne (Franceschini et al., 2013).

De plus, une disponibilité suffisante en eau diminue la masse volumique du bois initial (trachéides larges) ainsi que la masse volumique moyenne du cerne, un manque d'eau provoque la création de trachéides avec un petit lumen et des parois larges dans le bois final, augmentant la masse volumique des cellules (Franceschini et al., 2013). Les profils de masses volumiques sont donc de bons indicateurs des conditions climatiques passées Jodin (1994).

L'altitude a aussi un impact sur la masse volumique de l'arbre. Pour *Fagus sylvatica* étudié entre 0 et 1000 m d'altitude, la masse volumique est minimale entre 0 et 200 mètres d'altitude et maximale entre 400 et 600 mètres (Topaloğlu et al., 2016). Chez *Pinus eldarica* pour lequel trois altitudes ont été étudiées, c'est à l'altitude intermédiaire (1400 mètres d'altitude) que les arbres ont le bois le plus dense (Kiaei et Samariha, 2011). Ceci pourrait être expliqué par les différences de précipitations et de températures entre les altitudes, entraînant une anatomie, et donc une masse volumique, différente (Kiaei et Samariha, 2011 ; Topaloğlu et al., 2016). En effet, d'après Gindl et al. (2001), les arbres poussant en altitude ont des parois moins épaisses, mais un taux de lignine plus important pour compenser la diminution des propriétés mécaniques chez *Picea abies*. De plus, un

lien a été trouvé entre la masse volumique et la longueur des trachéides en fonction de l'altitude, car les trachéides sont plus longues à l'altitude intermédiaire d'après Kiaei et Samariha (2011).

La composition du sol va aussi jouer un rôle puisque les sols pauvres sont associés à des masses volumiques plus fortes (Ramananantoandro et al., 2016).

Les essence pionnières ont généralement une augmentation radiale de la masse volumique. Ces arbres investissent tout d'abord dans la croissance en hauteur et créent du bois léger afin de pousser rapidement. Lorsque les arbres commencent à subir des contraintes tels que le vent, du bois plus dense est créée afin de résister mécaniquement à ces contraintes. Au contraire, les arbres ayant une diminution radiale de la masse volumique sont souvent associées à des essences dryades permettant d'avoir une survie accrue sous la canopé (Woodcock et Shier, 2002).

Enfin, la diversité génétique a une influence sur la valeur de masse volumique puisqu'une même espèce aura une masse volumique différente selon l'origines géographique (Nepveu, 1984).

2.2.6 Le volume du tronc

Pour mesurer la biomasse, en plus de la masse volumique, il est important de déterminer le volume que l'on souhaite mesurer : volume total de la tige, volume bois fort tige (en France : volume de la tige dont le diamètre est supérieur à 7 cm), *et cætera*.

Sur le terrain, le volume d'un arbre est mesuré en assimilant la tige, la grume ou un tronçon de la grume à une forme la représentant au mieux : cylindre, tronc de paraboloïde, tronc de cône ou tronc de néloïde. Il existe une équation donnant le volume pour chaque forme géométrique : Huber pour le cylindre, Smalian pour la parabole ou encore Newton-Simpson pour le néloïde (Cailliez, 1980).

Par exemple, la formule des troncs de cône est la suivante :

$$V_{grume} = \frac{\pi \cdot L \cdot ({d_{base}}^2 + d_{base} \cdot d_{sommet} + {d_{sommet}}^2)}{12} \tag{2.1}$$

avec V_{grume} le volume de la grume, L la longueur de la grume, d_{base} le diamètre à la base de la grume et d_{sommet} le diamètre au sommet de la grume.

Les nombreuses données de volume disponibles sur de nombreuses essences ont permis de mettre au point de nombreux modèles par essence. Ces données sont issues des nombreuses références existantes ou encore des inventaires forestiers (Deleuze et al., 2014). Les tarifs de cubage, régulièrement utilisés par les forestiers, sont des modèles de volume de tige utilisant généralement une ou deux entrées qui sont la circonférence ou le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur totale (Lanly, 1965 ; Palm, 1976). Ainsi, ces variables peuvent être mesurées pour un arbre sur pied ou abattu. Pour un arbre sur pied, le diamètre (ou la circonférence) sera mesuré(e), par exemple, avec un compas, un ruban ou encore un relascope de Bitterlich et la hauteur sera mesurée à la perche, ou au vertex ou au mètre ruban si l'arbre est abattu (Cailliez, 1980).

Un très grand nombre de tarifs ont été regroupés sur la plateforme « GlobAllomeTree » et son logiciel « Fantallomatrik » qui permet de calculer le volume du tronc pour de nombreuses essences. Cette plateforme regroupe plus de 5 000 relations allométriques, toute variables confondues (Henry et al., 2013).

De nouvelles techniques performantes et précises, telles que le LiDAR terrestre et aérien, peuvent être utilisées aujourd'hui pour obtenir le volume du tronc sans utiliser de tarif de cubage (Nilsson, 1996 ; Magnussen et al., 2018 ; Picos et al., 2020 ; Demol et al., 2021).

2.3 L'écorce

2.3.1 Anatomie de l'écorce

L'écorce est la partie la plus externe de l'arbre. Elle recouvre le tronc ainsi que les branches. Sa fonction est de protéger l'arbre face aux éléments extérieurs tels que les insectes (Boland et Woodward, 2021), les champignons, le feu (Bauer et al., 2010), les animaux, *et cætera*

L'écorce peut être séparée en deux compartiments : l'écorce interne et l'écorce externe (Figure 2.3). L'écorce interne correspond au liber, appelé aussi phloème, représenté en bleu. C'est à cet endroit que se fait la conduction de la sève élaborée, constituée majoritairement de sucre (Trouy, 2015). Le phloème est créé par le cambium, représenté en gris qui est le méristème secondaire déjà vu dans la partie tronc. L'écorce externe est constituée du phelloderme, représenté en marron clair, du phellogène, représenté en vert, et du suber, aussi appelé liège, représenté en marron foncé. Le phelloderme et le suber sont créés par le phellogène qui est un autre méristème secondaire (Trouy, 2015).

D'après Patel (1975), l'écorce interne est composée de cellules aux parois plus larges et aux lumens plus petits que les cellules composant le xylème. L'écorce est plus humide que le tronc puisqu'elle contient 20 à 25 % d'eau en plus que le tronc (Dibdiakova et Vadla, 2012).

Enfin, l'apparence de l'écorce varie entre essences, mais aussi au sein d'une essence. Par exemple, l'écorce de *Pseudotsuga menziesii* âgés est craquelée et épaisse en bas de l'arbre et plate et fine dans le haut de l'arbre (Cardoso et al., 2019). L'écorce de *Betula* est fine et plate tout le long de l'arbre.

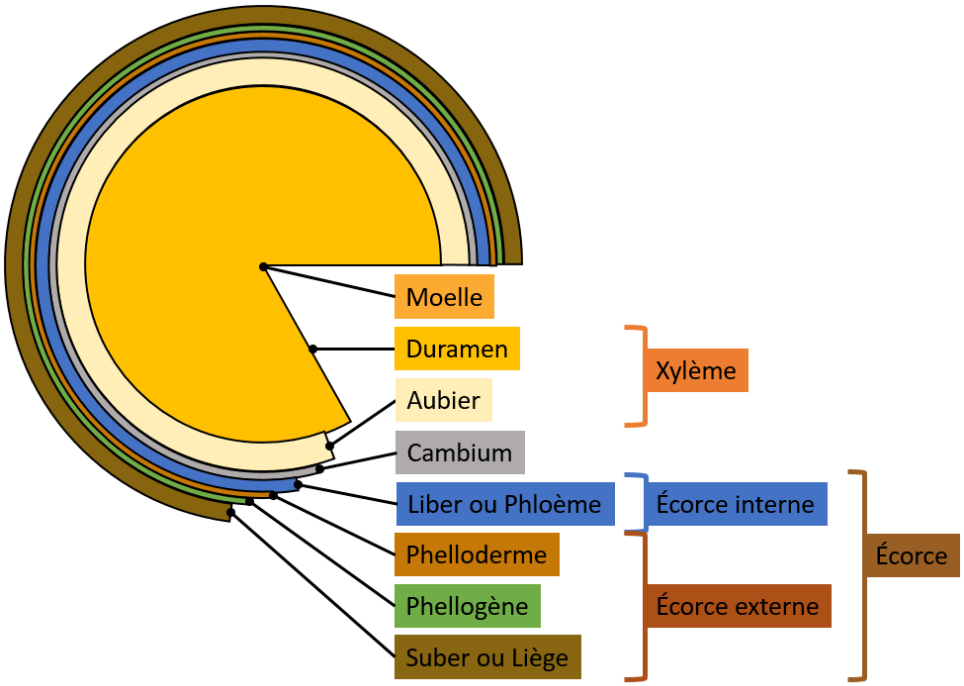


Figure 2.3 – Schéma d'une coupe transversale du bois de tronc et de l'écorce.

2.3.2 La masse volumique de l'écorce

La masse volumique de l'écorce semble avoir été très peu étudiée. Le Tableau 2.3 donne les informations disponibles sur les échantillons utilisés dans les articles portant sur la masse volumique des écorces.

Tableau 2.3 – Tableau récapitulatif des échantillons utilisés dans des articles concernant la masse volumique des écorces, lorsque les informations sont disponibles.

Article	Essence	Pays	Nombre d'arbres	Nombre d'échantillons	Type de masse volumique
Erickson (1972)	*Abies balsamea* *Picea glauca*	USA	7 7	75 pour l'essence 70 pour l'essence	Infradensité
Manwiller (1979)	22 essences feuillus	USA	220	Rondelles à intervalles réguliers	Infradensité
Meyer et al. (1981)	*Tsuga heterophylla*	Canada	30	9 par arbre	Infradensité
Bhat (1982)	*Betula pendula* *Betula pubescens*	Finlande	10 10	Rondelles à intervalles réguliers	Infradensité
Quilhó et Pereira (2001)	*Eucalyptus globulus*	Portugal	10	6 par arbre	Infradensité
Miles et Smith (2009)	156 essences	USA	-	-	Valeurs de différents articles
Dibdiakova et Vadla (2012)	*Picea abies* *Picea sitchensis* *Picea × lutzii*	Norvège	1 2 1	6 par arbre	Inconnue
Miranda et Pereira (2015)	*Eucalyptus globulus*	Portugal	25	Rondelles à intervalles réguliers	Infradensité
Eberhardt et al. (2017)	*Pinus elliottii* *Pinus taeda*	USA	30 30	Rondelles à intervalles réguliers	Infradensité

2.3.2.1 La masse volumique moyenne du compartiment

Pour certains, la masse volumique de l'écorce semble inférieure à celle du bois de tronc (Erickson, 1972 ; Wang et al., 1984 ; Quilhó et Pereira, 2001 ; Miles et Smith, 2009 ; Miranda et Pereira, 2015 ; Eberhardt et al., 2017) avec par exemple, 440 kg·m^{-3} pour l'écorce de *Pseudostuga menziesii* et 450 kg·m^{-3} pour le bois de tronc (Miles et Smith, 2009) ou encore 290 kg·m^{-3} pour l'écorce de *Picea glauca* et 336 kg·m^{-3} pour le bois de tronc (Erickson, 1972).

En revanche, d'après Erickson (1972), Miles et Smith (2009), Dibdiakova et Vadla (2012) et Eberhardt et al. (2017), l'écorce est plus dense que le bois de tronc pour de nombreuses essences comme pour le genre *Abies*, pour la plupart des *Picea* ou encore *Fagus sylvatica*. Par exemple, l'infradensité d'*Abies balsamea* serait de 317 kg·m^{-3} pour le tronc et de 366 kg·m^{-3} pour l'écorce (Erickson, 1972). Pour *Picea abies*, *Picea sitchensis* et *Picea × lutzii*, à la base de l'arbre, l'écorce est plus dense de 5 à 10 % que le tronc (Dibdiakova et Vadla, 2012).

Finalement, comme l'observe Manwiller (1979), il semble que la masse volumique de l'écorce soit parfois supérieure, parfois inférieure, à celle du tronc, en fonction de l'essence.

2.3.2.2 Les variations dans l'arbre de la masse volumique de l'écorce

Radialement, pour *Tsuga heterophylla*, la masse volumique diminue entre l'aubier et l'écorce interne de 463 à 382 kg·m^{-3} puis augmente jusqu'à 413 kg·m^{-3} pour l'écorce externe (Meyer et al., 1981). Selon Meyer et al. (1981), les raisons de ces différences sont liées à la croissance et l'humidité. En effet, la croissance du phelloderme compresse les cellules vers l'extérieur, augmentant ainsi la masse volumique. De plus, l'écorce externe est moins humide que l'écorce interne. Ainsi, lors de la croissance, l'écorce s'assèche, ce qui entraîne un effondrement du tissu et donc une augmentation de la masse volumique.

Concernant la variation verticale de la masse volumique de l'écorce, et comme pour la moyenne du compartiment, il ne semble pas y avoir un schéma commun entre toutes les essences.

La masse volumique de l'écorce augmente entre le bas et le haut de l'arbre pour *Betula* (Bhat, 1982). Elle augmente puis diminue avec un maximum à mi-hauteur pour *Pinus taeda* et *Pinus elliottii* (Eberhardt et al., 2017). Elle diminue le long du tronc pour *Abies balsamea*, *Picea abies*, *Picea glauca*, *Picea sitchensis* et *Picea × lutzii* (Erickson, 1972 ; Dibdiakova et Vadla, 2012), en passant par exemple de 290 kg·m^{-3} à 267 kg·m^{-3} entre le bas et le haut de l'arbre pour *Picea glauca* ou encore de 366 kg·m^{-3} à 326 kg·m^{-3} pour *Abies balsamea* (Erickson, 1972). Enfin, la masse volumique diminue puis reste constante

pour *Eucalyptus globulus* d'après Miranda et Pereira (2015) tandis qu'elle reste constante d'après Quilhó et Pereira (2001).

Finalement, comme l'observe Manwiller (1979), la masse volumique augmente, diminue ou reste constante avec la hauteur selon les essences.

Pour Meyer et al. (1981), les variations verticales de la masse volumique de l'écorce s'expliquent pour les mêmes raisons que les variations radiales entre l'écorce interne et l'écorce externe puisque la croissance n'est pas au même stade entre le bas et le haut de l'arbre. D'après Meyer et al. (1981), la masse volumique de l'écorce interne est constante avec la hauteur, ce qui implique que la variation verticale soit liée à la variation de masse volumique de l'écorce externe.

D'après Quilhó et Pereira (2001), il n'y a pas de liens entre la variation verticale de la masse volumique du tronc et celle de l'écorce pour *Eucalyptus globulus*. Ces deux variables évolueraient donc indépendamment.

Il n'existe que très peu de modèles prédisant la masse volumique de l'écorce. Il y a, par exemple, Eberhardt et al. (2017) pour *Pinus elliottii* et *Pinus taeda* ou encore Dahlen et al. (2021) pour *Tsuga heterophylla* et *Picea sitchensis*.

2.3.3 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masses volumiques

Les différences de masses volumiques entre l'écorce et le tronc s'expliquent par des différences de composition chimique et d'anatomie. Les variations de masse volumique de l'écorce inter et intra arbre répondent à des facteurs génétiques et environnementaux (Wang et al., 1984).

2.3.3.1 La lignine, la cellulose et l'hémicellulose

Par rapport au tronc, l'écorce de *Picea abies* contient une quantité égale de lignine, entre 27 et 28% de la composition totale, et moins de polysaccharides, entre 42 et 48 % contre 71% pour le tronc (Miranda et al., 2012 ; Neiva et al., 2018). Comme pour le tronc, la composition varie d'une essence à l'autre. Par exemple, pour *Pseudotsuga menziesii*, l'écorce est composée à 44,2 % de lignine, 16,5 % de cellulose et 7.6 % d'hémicellulose (Pan et al., 2013).

2.3.3.2 Les extractibles

L'écorce est composée d'une quantité importante d'extractibles. Leur présence permet de protéger l'arbre par leurs propriétés anti-oxydante ou anti-fongique, par exemple. En effet, les extractibles représentent entre 20,3 et 21,6 % de la composition de l'écorce contre 3,8 % pour le tronc de *Picea abies* (Miranda et al., 2012 ; Neiva et al., 2018). L'écorce contient notamment des polyphénols, comme les tannins. Ainsi l'écorce de *Picea abies* contient 4 à 10 fois plus de tannins que le tronc (Neiva et al., 2018). L'écorce de *Pseudotsuga menziesii* est composée à 22,5 % de tannins (Pan et al., 2013). L'écorce est aussi riche en phénols, en flavonoïdes et en terpènes (Norin et Winell, 1972 ; Neiva et al., 2018).

Verticalement, la concentration en extractibles est plus forte dans le haut de l'arbre pour *Abies alba*, *Picea abies* et *Pseudotsuga menziesii* (Brennan et al., 2020b). En revanche, pour *Abies alba*, la concentration des composés phénoliques diminue avec la hauteur (Brennan et al., 2020a).

Il semble que les différences d'intensité d'éclaircie n'impactent pas la concentration en extractibles (Brennan et al., 2020b). En revanche, la présence de branches modifie la variation verticale de la concentration (Brennan et al., 2020b).

2.3.3.3 Les minéraux

L'écorce est un compartiment riche en minéraux (Ranger et al., 1981 ; Harkin, 1971 ; Rothpfeffer et Karltun, 2007 ; Filbakk et al., 2011 ; Neiva et al., 2018). D'après Harkin (1971), les minéraux représentent plus de 20 % de la composition de l'écorce des résineux et des feuillus. Par exemple, les minéraux représentent 3,3 % de la composition de l'écorce de *Picea abies* selon Miranda et al. (2012) et 3,9 % selon Neiva et al. (2018).

Ainsi, l'écorce contient plus de minéraux que le tronc. Pour *Picea abies*, les minéraux représentent 0,4 % de la composition du tronc (Neiva et al., 2018). De même, la concentration en minéraux dans l'écorce de *Picea abies* est 2 à 15 fois supérieure à celle du tronc (Rothpfeffer et Karltun, 2007).

Enfin, plus le diamètre du tronc est grand, plus la concentration de minéraux dans l'écorce est forte (Saint-André et al., 2014). En revanche, il ne semble pas y avoir de relation entre la concentration de minéraux de l'écorce et son épaisseur (Rothpfeffer et Karltun, 2007).

2.3.3.4 Autres facteurs

La largeur et l'épaisseur des cellules de l'écorce peuvent expliquer la différence de masse volumique avec le tronc (Patel, 1975).

Il a été montré qu'une diminution de la masse volumique de l'écorce augmente la résistance de l'arbre face au feu, grâce aux poches d'air présentes en plus grand nombre dans l'écorce (Bauer et al., 2010). Ceci est observable pour des arbres de forêts subissant régulièrement des incendies.

2.3.4 Le volume de l'écorce

Le volume d'écorce est très variable entre les essences. On définit le taux d'écorce comme le rapport entre le volume d'écorce et le volume sur écorce (FCBA, 2020). *Abies alba*, *Picea abies* ont un taux d'écorce de 12 % et *Pseudotsuga menziesii* a un taux d'écorce de 13 % (FCBA, 2020). L'écorce représente entre 14 et 37 % du volume sur écorce pour *Tectona grandis* (Pérez Cordero et Kanninen, 2003), 12 à 13 % pour *Pinus radiata* (Murphy et Cown, 2015) et 17,4 % pour *Eucalyptus* (Miranda et Pereira, 2015).

L'épaisseur d'écorce diminue avec la hauteur (Bhat, 1982 ; Cardoso et Pereira, 2017 ; Dibdiakova et Vadla, 2012). Par exemple, pour *Pseudotsuga menziesii*, l'épaisseur d'écorce passe de 26,4 à 3,3 millimètres (Cardoso et Pereira, 2017). L'épaisseur d'écorce est positivement liée au diamètre de l'arbre (Bhat, 1982 ; Dibdiakova et Vadla, 2012).

De même, le volume d'écorce décroît avec la hauteur (Bouvet et Deleuze, 2013 ; Murphy et Cown, 2015).

Pour *Pseudotsuga menziesii*, la largeur d'écorce interne est constante avec la hauteur puis décroît dans le haut de l'arbre (Gartner, 2002).

2.4 Les nœuds

2.4.1 Définition du nœud

Au fur et à mesure de la croissance en hauteur d'un arbre, des branches vont être produites le long du tronc, formant ainsi le houppier. Lors de la croissance en largeur de la tige, ces branches vont être petit à petit englobées dans le tronc. La partie interne de la branche englobée dans le tronc est appelée nœud.

Un nœud issu d'une branche vivante est appelé « nœud vivant » ou « nœud sain ». Lorsque la branche meurt ou casse, une partie du nœud va être appelée « nœud mort »

ou « nœud noir ». Cette partie n'est plus adhérente à l'arbre. Une photographie de nœud est disponible sur la Figure 2.4.

Le nœud joue plusieurs rôles dans l'arbre. Il est notamment le soutien mécanique de la branche. Il permet aussi de faire le lien hydraulique entre le tronc et la branche, et donc les feuilles (Kebbi-Benkeder et al., 2016).

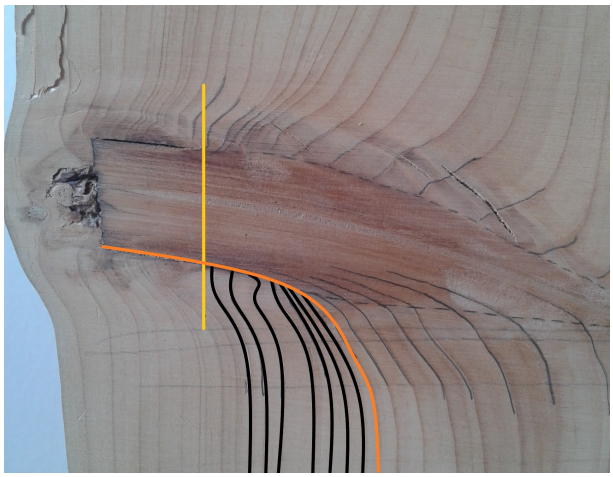


Figure 2.4 – Un nœud. Le trait vertical jaune sépare la partie adhérente, à droite du trait, de la zone non-adhérente du nœud, à gauche du trait. Le trait orange correspond à la limite du dernier cerne continuum tronc-nœud. Les traits noirs à gauche du cerne orange sont les premiers cernes de tronc n'étant plus liés au nœud.

2.4.2 Anatomie du nœud

Par rapport au bois de tronc, le nœud est caractérisé par des cellules aux parois plus épaisses et avec des lumens plus petits, des cernes plus fins et une importante quantité de bois de réaction (Kebbi-Benkeder et al., 2016).

Le nœud est une zone de contraintes fortes puisque l'orientation du fil n'est pas parallèle mais perpendiculaire, au fil du tronc. En industrie, la présence de nœuds dans le bois diminue la classe de qualité car ce sont des zones difficiles à usiner et mécaniquement plus fragiles (Lemieux et al., 2001 ; Jungnikl et al., 2009 ; Lula, 2016). Le retrait lors du séchage est plus important dans les nœuds (Boutelje, 1966), ce qui entraîne un fort risque de fentes et de séparation du nœud du reste du bois.

Il y a une continuité des cernes entre le tronc et le nœud (cernes à droite du cerne orange sur la Figure 2.4) jusqu'à ce que la branche meure. Une fois la branche morte, les cernes du tronc ne sont plus reliés au nœud (cernes noirs à gauche du cerne orange sur la Figure 2.4) (Shigo, 1985).

2.4.3 La masse volumique des nœuds

Très peu d'auteurs se sont penchés sur la mesure de la masse volumique des nœuds. Le Tableau 2.4 donne les informations disponibles sur les échantillons utilisés dans des articles portant sur la masse volumique des nœuds.

2.4.3.1 La masse volumique moyenne du compartiment

La littérature, ne portant que sur les résineux, s'accorde à dire que la masse volumique des nœuds est bien plus élevée que celle du bois de tronc (Wegelius, 1940 ; Boutelje, 1966 ; Hakkila, 1971 ; Lehtonen, 1978). Par exemple, la masse volumique des nœuds est trois fois

Tableau 2.4 – Tableau récapitulatif des échantillons utilisés dans différents articles concernant la masse volumique des nœuds, lorsque ceux-ci sont disponibles.

Article	Essence	Pays	Nombre d'arbres	Nombre d'échantillons	Type de masse volumique et mesure	Type d'échantillons
Boutelje (1966)	*Picea abies* *Pinus sylvestris*	Suède	70	1 000 échantillons de nœuds	Anhydre	Plusieurs rectangles le long du nœud, autour de la moelle
Lehtonen (1978)	*Picea abies*	Finlande	10	219 rondelles de branches et tronc	Infradensité poussée d'Archimède	Houppier coupé en disques de 5 cm d'épaisseur.
	Pinus sylvestris		10	209 rondelles de branches et tronc		Les nœuds sont extraits des rondelles

supérieure à celle du tronc pour *Picea abies* d'après (Wegelius, 1940) avec une différence entre les deux compartiments de 490 kg·m^{-3} pour *Picea abies* et 351 kg·m^{-3} pour *Pinus sylvestris* (Lehtonen, 1978).

La masse volumique anhydre de *Picea abies* est égale à 1000-1008 kg·m^{-3} (Boutelje, 1966) et l'infradensité à 883 kg·m^{-3} (Lehtonen, 1978). De même, pour *Pinus sylvestris*, la masse volumique anhydre est de 890-980 kg·m^{-3} (Boutelje, 1966) ou 722 kg·m^{-3} pour l'infradensité (Lehtonen, 1978). Pour *Pinus sylvestris* et *Picea abies* confondus, l'infradensité des nœuds mesurée varie entre 735 et 890 kg·m^{-3} (chiffres en Figure 20 de Hakkila (1971)).

Il est à noter que la présence de nœuds impacte le bois aux alentours des nœuds : la masse volumique du bois proche du nœud est plus forte que celle du bois loin des nœuds (Boutelje, 1966). La présence des nœuds a donc un impact sur la masse volumique du bois de tronc. Ainsi, la masse volumique moyenne de la tige avec nœuds est plus forte que la masse volumique de la tige sans nœud de 5.4 % pour *Picea abies* et 2.1 % pour *Pinus sylvestris* (Lehtonen, 1978).

Ces différences de masse volumique sont importantes pour la mécanique de l'arbre. En effet, les zones de fortes masses volumiques, comme les nœuds, permettent d'avoir une bonne résistance à la rupture face aux poids des branches (Jungnikl et al., 2009).

2.4.3.2 Les variations de la masse volumique des nœuds

La masse volumique augmente de la partie supérieure du nœud (au-dessus de la moelle du nœud) vers la partie inférieure du nœud (au-dessous de la moelle du nœud). Il est aussi remarqué que la quantité de résine suit une tendance inverse (Boutelje, 1966 ; Hakkila, 1971).

L'angle d'insertion de la branche et la position dans le nœud, entre duramen et aubier, ne semblent pas affecter la masse volumique (Boutelje, 1966).

De plus, la masse volumique des nœuds diminue avec la hauteur dans l'arbre pour *Pinus sylvestris*. Il en va de même pour *Picea abies* mais seulement dans le haut du houppier (Lehtonen, 1978).

La masse volumique semble négativement corrélée à la taille du nœud pour *Picea abies* et positivement corrélée pour *Pinus sylvestris* (Boutelje, 1966 ; Lehtonen, 1978).

Enfin, le nombre de nœuds influence la masse volumique des nœuds : dans un verticille de *Picea abies*, plus il y a de nœuds, moins les nœuds seront denses (Lehtonen, 1978). En revanche, aucune tendance n'a été observée pour *Pinus sylvestris* (Lehtonen, 1978).

2.4.4 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masse volumique

Lorsque l'on cherche la raison de cette forte masse volumique des nœuds de résineux, plusieurs raisons sont évoquées à travers les articles : la largeur de cernes, la présence de bois de compression et la composition chimique.

2.4.4.1 La largeur de cernes

La largeur de cernes est plus petite avec une plus grande proportion de bois final dans les nœuds que dans le bois de tronc (Wegelius, 1940). Or, comme il a déjà été évoqué, le bois final formé dans les cernes de résineux est plus dense que le bois initial (voir section 2.2.2). Ainsi, ces observations peuvent expliquer en partie la différence de masse volumique entre les nœuds et le bois de tronc.

2.4.4.2 Le bois de réaction

Les nœuds de résineux contiennent du bois de compression en dessous de la moelle, tandis que le bois opposé se trouve au dessus de la moelle (Li et al., 2014). Le bois de compression des nœuds a pour fonction d'orienter la croissance de la branche et donner un soutien mécanique à la branche face à des sollicitations liées au vent, à la neige ou à des phénomènes tels que la gravité.

La composition chimique de la paroi du bois de compression et l'anatomie du bois de compression contribuent à expliquer que le bois de compression est plus dense que le bois normal. Sa présence dans la partie inférieure des nœuds de résineux peut expliquer la différence de masse volumique entre la partie inférieure et la partie supérieure du nœud (Hakkila, 1971).

2.4.4.3 Les extractibles

Les nœuds sont connus pour être un compartiment de l'arbre riche en extractibles. Lorsqu'une branche casse, le nœud est une porte d'entrée vers le tronc puisqu'il n'y a pas d'écorce pour le protéger. L'arbre devient vulnérable face aux insectes et champignons. La quantité plus importante d'extractibles des nœuds participe à la protection de l'arbre.

Alors que les nœuds des résineux contiennent majoritairement des terpènes et des lignanes, les nœuds des feuillus contiennent plutôt des flavonoïdes et des sucres (Kebbi-Benkeder et al., 2016). Les taux d'extractibles (masse/masse bois sec) des nœuds varient entre 8,4 % et 39,4 % en fonction des essences, tandis que les taux d'extractibles du duramen de tronc varient entre 3,9 % et 21,6 % Kebbi-Benkeder et al. (2016).

Le taux de lignanes dans les nœuds de *Picea abies* est bien supérieur dans les nœuds que dans le tronc : entre 6 et 24 % de la masse de bois sec pour les nœuds et inférieur à 0,05 % dans la tige (Willför et al., 2003a, 2005). Ainsi, la quantité de lignanes dans le duramen des nœuds est 300 à 500 fois supérieure à la quantité de lignanes dans le duramen de tronc. Les nœuds du genre *Abies* contiennent jusqu'à 7 % de lignanes (Holmbom et al. (2003b) dans Holmbom et al. (2003a)). Les nœuds de *Pinus sylvestris* contiennent 1 et 7 % de stilbènes (masse/masse bois sec), 0,4 et 3 % de lignanes et 4,5 et 32 % d'extractibles lipophiles tels que l'acide résinique. Le bois de tronc quant à lui ne contient que 1 % de stilbènes et aucun lignane n'y a été détecté (Willför et al., 2003b). Dans les jeunes arbres n'ayant pas encore de duramen, la quantité de stilbènes peut être 200 fois supérieures dans les nœuds que dans le tronc.

La quantité de lignanes diminue radialement de la moelle du nœud vers l'extérieur du nœud (Willför et al., 2005). Les quantités de lignanes, stilbènes et acide résinique sont plus importantes dans le bois opposé (au-dessus du nœud) que dans le bois de compression (au-dessous du nœud) (Willför et al., 2003a,b). Ce résultat est l'inverse de celui trouvé pour la masse volumique.

De la moelle de la tige vers l'écorce, la quantité de lignane reste constante ou augmente pour *Picea abies* (Willför et al., 2003a, 2005) et diminue pour *Pinus sylvestris* (Willför et al., 2003b).

Verticalement, les concentrations en lignanes des nœuds augmentent de la base de l'arbre jusqu'à la base du houppier puis diminuent jusqu'au sommet de l'arbre pour *Abies*

alba, *Picea abies* et *Pseudotsuga menziesii* (Piispanen et al., 2008 ; Kebbi-Benkeder et al., 2017 ; Brennan et al., 2020c). La base du houppier est la zone où la biomasse des branches est la plus importante. Cette zone est donc soumise à plus de contraintes, expliquant la nécessité d'une plus grande richesse en extractibles (Piispanen et al., 2008). La diminution avec la hauteur au dessus de la base du houppier est expliquée par le jeune âge des nœuds dans le haut de l'arbre et leur forte quantité d'aubier (Kebbi-Benkeder et al., 2017). La concentration en acide résinique quant à elle, est plus forte dans le bas de l'arbre en raison de la duraminisation des nœuds (Piispanen et al., 2008). Il a été montré que la masse volumique des nœuds diminue avec la hauteur. Les résultats sont similaires à partir de la base du houppier.

Chez *Abies alba*, la concentration d'extractibles est plus forte pour les arbres ayant les plus longs houppiers ou ayant poussé dans des parcelles éclaircies (Kebbi-Benkeder et al., 2017). En Finlande, les nœuds de *Picea abies* des forêts du nord contiennent plus de lignanes que les *Picea abies* des forêts du sud, probablement en liaison avec la quantité de neige plus importante se déposant sur les branches (Piispanen et al., 2008), entraînant une quantité de bois de réaction plus importante et un risque de casse plus élevé. La quantité de lignanes varie fortement entre les nœuds d'un arbre, mais aussi entre arbres et les nœuds vivants contiennent plus de lignanes que les nœuds morts (Willför et al., 2003a).

2.4.5 Le volume des nœuds

D'après Jodin (1994), pour une essence donnée, la taille des nœuds et leur quantité dépendent de trois facteurs : le milieu, la sylviculture et la génétique.

- Le milieu influence la croissance en hauteur des arbres et le nombre de branches. À sylviculture et âge égaux, les milieux riches (facilité d'accès à l'eau, type d'humus, quantité de nutriments suffisante, ...) conduiront à des arbres plus grands qui auront des nœuds plus gros. Ceci a été confirmé par Moberg (1999) pour les nœuds de *Pinus sylvestris* qui estime que cette différence de taille est liée à une masse foliaire plus importante dans les milieux riches.
- La sylviculture influence quant à elle la croissance radiale des arbres. De même que pour la croissance en hauteur, plus la croissance sera rapide, plus les nœuds seront gros. Ainsi, les traitements dynamiques vont conduire à avoir des branches de tailles importantes. Au contraire, plus la densité de peuplement sera élevée, moins le houppier sera développé et plus les branches seront fines. Han et al. (2010) ont trouvé les mêmes résultats en étudiant l'influence de la densité du peuplement sur le développement des nœuds de *Larix*. Ils ajoutent que la hauteur du plus gros nœud est plus grande et que la durée de vie des branches augmente lorsque la densité du peuplement est plus faible (Tong et al., 2013). De même, les nœuds de *Picea glauca* des forêts à densité de peuplement initiale élevée ont des nœuds plus petits que ceux des arbres provenant de forêt à densité de peuplement initiale plus faible (Tong et al., 2013).

  Ces résultats ont été nuancés par Moberg (1999). D'après son étude sur *Pinus sylvestris*, la densité de peuplement a plus d'impact sur le diamètre des nœuds à la base du houppier que dans le haut de l'arbre. En effet, les arbres ayant poussé dans les parcelles dont la densité de peuplement est initialement faible, ont des plus gros nœuds à la base du houppier que ceux des arbres ayant poussé dans des parcelles avec une forte densité de peuplement initial. La taille des nœuds va diminuer avec la hauteur dans l'arbre jusqu'à atteindre le même diamètre que ceux des arbres provenant des densités de peuplement élevées.
- La génétique joue principalement sur l'angle d'insertion des branches et le nombre de nœuds/branches dans l'arbre.

Le nombre de nœuds augmente avec l'augmentation de diamètre de l'arbre : il y a en moyenne 24 nœuds en plus pour deux centimètres supplémentaires de diamètre. Les gros arbres ont donc plus de nœuds. De plus, le nombre de nœud diminue avec la hauteur d'environ un nœud tous les mètres (Tong et al., 2013).

Les plus gros nœuds se trouvent dans les arbres ayant les plus gros diamètres et les nœuds orientés vers le sud sont plus gros que les nœuds côté nord (Moberg, 1999). Le diamètre des nœuds augmente jusqu'à une hauteur de 60 % de la hauteur totale chez *Pinus pinaster* (Pinto et al., 2003). De même, la longueur des nœuds chez cette même essence est en moyenne de 5,7 cm dans le bas de la tige et de 12.4 cm à une hauteur égale à 55 % de la hauteur totale (Pinto et al., 2003). Ce dernier résultat est confirmé par Han et al. (2010) chez *Larix*. Ils observent que la longueur de nœud augmente aussi avec la hauteur dans l'arbre jusqu'à une hauteur d'environ 40 % de la hauteur totale de l'arbre puis diminue.

La proportion de volume des nœuds par rapport au volume de tige augmente du bas de l'arbre vers la cime en représentant 0,07 % du volume de tige dans le bas de l'arbre et jusqu'à 1.95 % dans le haut de l'arbe chez *Pinus pinaster* (Pinto et al., 2003). Le taux de nodosité (rapport entre le volume de nœud et le volume total de la tige) de *Pinus contorta* a été estimé à 1,0-1,7 % (Andersson (1987) dans Lula (2016)). Plus précisément, le volume de nœud chez *Picea glauca* diminue avec la hauteur en passant de 509 cm^3 dans le bas de l'arbre à 2.57 cm^3 dans la cime, mais la proportion de nœud par rapport au volume de bois augmente de 1.05 % à 1.17 % (Tong et al., 2013).

2.5 Les branches

Comme expliqué dans la section précédente, une branche peut se décomposer en deux parties : la partie interne à l'arbre, recouverte par le bois, appelée « nœud », et la partie externe à l'arbre. Le terme « branche » désignera dans tout ce manuscrit la partie externe de la branche.

2.5.1 Anatomie de la branche

Le bois de branche se distingue du bois de tronc par des trachéides plus courtes (Gartner, 1995). La texture (largeur de bois final divisée par largeur de cerne) des branches est égale à celle du bois de tronc (Kebbi-Benkeder et al., 2016). Les vaisseaux sont moins nombreux dans les branches (Gartner, 1995) et la porosité du bois des branches est égale à celle du bois de tronc (Kebbi-Benkeder et al., 2016).

2.5.2 La masse volumique des branches

Les résultats de la littérature sont encore une fois assez peu nombreux. Contrairement aux nœuds, les résultats sont contradictoires, qu'il s'agisse des comparaisons entre masse volumique des branches et du tronc ou de la variation de la masse volumique au sein des branches.

2.5.2.1 La masse volumique moyenne du compartiment

La masse volumique moyenne des branches est observée majoritairement comme supérieure à celle du bois de tronc. Par exemple, pour *Picea abies*, la masse volumique moyenne des branches est comprise entre 461 et 576 $kg \cdot m^{-3}$ alors que le bois de tronc a une moyenne de 430 $kg \cdot m^{-3}$ (Gryc et al., 2011 ; Dibdiakova et Vadla, 2012). Pour *Aningeria robusta* la masse volumique moyenne des branches est de 562 $kg \cdot m^{-3}$ tandis que celle du tronc est de 502 $kg \cdot m^{-3}$, de même, pour *Terminalia ivorensis* avec une masse volumique moyenne des

Tableau 2.5 – Tableau récapitulatif des échantillons des différents articles concernant la masse volumique des branches, lorsque les informations sont disponibles. La première partie du tableau concerne les articles montrant que la masse volumique des branches est supérieure à celle du tronc. La seconde partie du tableau concerne les articles n'ayant pas mis en évidence de différences entre les deux compartiments. La troisième partie du tableau concerne les articles montrant que la masse volumique des branches est inférieure à celle du tronc

Type de résultats	Article	Essence	Pays	Nombre d'arbres	Nombre d'échantillons	Type de masse volumique
Branches > Tronc	McKimmy et Ching (1968)	*Pseudotsuga menziesii*	USA	9	2 rondelles de tronc par arbre 8 rondelles de branches par arbre	Infradensité
	Hamilton et al. (1976)	*Quercus rubra*	USA	50	2 carottes de tronc et 3 branches par arbre	Infradensité
		Prunus serotina		50	avec 6 carottes par branches	
	Okai et al. (2003)	*Aningeria robusta* *Terminalia ivorensis*	Ghana	4 4	480 cubes par essence	Infradensité
	Gryc et al. (2011)	*Picea abies*	République tchèque	6	1 branche par arbre	Infradensité
	Dibdiakova et Vadla (2012)	*Picea abies* *Picea sitchensis* *Picea × lutzii*	Norvège	1 2 1	3 branches par arbre	Inconnue
Branches = Tronc	Bhat et al. (1990)	11 essences feuillues	Inde	55	Trois rondelles tronc et six rondelles branche	Infradensité
Branches < Tronc	Swenson et Enquist (2008)	27 essences tropicales	Porto Rico	33	Rondelle à l'insertion d'une branche par arbre	Séchage à 60 °C
	Sarmiento et al. (2011)	565 essences tropicales	Guyane française	1 909	Une petite branche par arbre	Infradensité
	Gupta et al. (2017)	21 essences feuillues	Inde	63	Rondelle à l'insertion dans chaque type de branche (primaire et secondaire)	Infradensité

branches de 459 kg·m^{-3} et une masse volumique moyenne du tronc de 433 kg·m^{-3} (Okai et al., 2003).

Il est aussi possible de trouver les résultats inverses où la masse volumique moyenne des branches est inférieure à la masse volumique du tronc (Swenson et Enquist, 2008 ; Sarmiento et al., 2011 ; Kebbi-Benkeder et al., 2016 ; Gupta et al., 2017). Pour divers feuillus tropicaux confondus, la masse volumique moyenne des troncs est de 625 kg·m^{-3} et 607 kg·m^{-3} pour les branches (Sarmiento et al., 2011). Plus précisément, la masse volumique du tronc est supérieure à celle des branches primaires, elles mêmes supérieures à la masse volumique des branches secondaires (Gupta et al., 2017).

Enfin, deux article montrent qu'il n'y a pas de tendance générale puisque certaines essences auront des branches plus denses que le tronc et inversement pour les autres essences (Manwiller, 1979 ; Bhat et al., 1990).

D'après MacFarlane (2020), lorsque le tronc d'un arbre présente une masse volumique élevée (ce qui est souvent le cas des feuillus), la masse volumique des branches sera moins élevée, ou la même, que celle du tronc. Au contraire, lorsque le tronc a une masse volumique faible (ce qui est souvent le cas des résineux), les branches seront plus denses.

La variabilité de la masse volumique est plus importante pour le tronc que pour les branches (Gryc et al., 2011).

La masse volumique de l'écorce des branches est inférieure à la masse volumique du bois de branche (Manwiller, 1979 ; Gryc et al., 2011). Par exemple, Gryc et al. (2011) observent une moyenne de 364 kg·m^{-3} pour l'écorce des branches et une moyenne de 576 kg·m^{-3} pour le bois des branches de *Picea abies*. Malgré une différence de 61 kg·m^{-3} entre la masse volumique moyenne des branches sans écorce (bois uniquement) et la masse volumique moyenne des branches avec écorce, la prise en compte ou non de l'écorce des branches dans le calcul de la masse volumique moyenne de la branche ne change pas statistiquement sa moyenne.

2.5.2.2 Les variations de la masse volumique des branches

La masse volumique diminue entre le nœud et la branche (Boutelje, 1966 ; Lehtonen, 1978). Puis, dans la branche, la masse volumique diminue entre l'insertion dans le tronc et l'extrémité apicale de la branche (Hakkila, 1971 ; Hamilton et al., 1976) et plus particulièrement sur le premier mètre (Gryc et al., 2011). Pour *Prunus serotina*, l'infradensité en extrémité apicale de branche est même inférieure à celle du bois de tronc (Hamilton et al., 1976).

Comme pour les nœuds, la masse volumique des branches de résineux est plus élevée au-dessous de la moelle de la branche en raison de la présence de bois de réaction au-dessous de la moelle (Hakkila, 1971).

Les insertions de branche présentent une masse volumique plus élevée que le bois de tronc. Par exemple, la différence de masse volumique entre le tronc et les insertions de branches est de 221 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *Pinus sylvestris* et de 407 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *Picea abies* (Lehtonen, 1978). Ainsi, la masse volumique des insertions de branche est de 600 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *Pinus sylvestris* et de 880 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *Picea abies* (Lehtonen, 1978).

Le bois des insertions de branche est plus dense du côté sud de l'arbre. La différence avec le côté nord s'élève entre 8 et 20 $kg{\cdot}m^{-3}$ en fonction de l'essence (Lehtonen, 1978). Plus il y a de branches dans le verticille, moins la masse volumique de l'insertion de branche sera élevée pour *Picea abies* (Lehtonen, 1978). Et enfin, pour *Pinus sylvestris*, la masse volumique des insertions de branches augmente avec le diamètre des branches alors qu'on observe l'inverse pour *Picea abies* (Lehtonen, 1978).

Comme pour les nœuds, les différences de masse volumique jouent un rôle dans la mécanique de l'arbre. Les zones de faible masse volumique, comme en extrémité apicale de branche, favorisent la flexibilité et la déformation de la branche face aux sollicitations extérieures. Au contraire, les zones de fortes masses volumiques, comme au niveau de l'insertion de la branche, favorisent une bonne résistance à la rupture (Jungnikl et al., 2009).

Verticalement, il a été reporté que la masse volumique diminue entre la base du houppier et le haut de l'arbre pour *Pinus sylvestris*, *Picea abies* et *Picea sitchensis* (Lehtonen, 1978 ; Dibdiakova et Vadla, 2012). La diminution est estimée à 8-9 % pour *Picea* (Dibdiakova et Vadla, 2012). Au contraire, pour *Quercus rubra* et *Prunus serotina*, la masse volumique des branches augmente lorsque la hauteur augmente (Hamilton et al., 1976).

2.5.3 Les facteurs pouvant expliquer les différences de masse volumique

La branche étant la continuité du nœud, les facteurs pouvant expliquer ces variations de masse volumique sont similaires à ceux des nœuds. La principale différence étant que le nœud est encastré dans le tronc. On retrouvera la largeur de cerne, la présence de bois de réaction, les extractibles, les minéraux et les facteurs environnementaux.

2.5.3.1 La largeur de cernes

La largeur de cernes est plus petite dans les branches que dans le tronc (Sarmiento et al., 2011). Or, une petite largeur de cernes entraîne souvent une forte masse volumique pour les résineux et une masse volumique plus faible pour les feuillus à zones initiales poreuses, ce qui correspond généralement aux résultats trouvés.

2.5.3.2 Le bois de réaction

Les branches de résineux contiennent du bois de compression (Hakkila, 1971 ; Gryc et al., 2011 ; Li et al., 2014) tandis que les feuillus contiennent du bois de tension (Sar-

miento et al., 2011). La présence de ce bois de réaction explique l'angle d'insertion des branches et le besoin mécanique de résister face aux intempéries telles que la neige et le vent (MacFarlane, 2020).

Or, comme il a déjà été montré, le bois de compression est plus dense que le bois normal (Hakkila, 1971 ; Tarmian et al., 2012) tandis que les résultats pour le bois de tension sont controversés (Jourez et al., 2001 ; Washusen et al., 2001 ; Ruelle et al., 2011 ; Tarmian et al., 2012).

2.5.3.3 Les extractibles

Tout comme les nœuds, les branches contiennent une quantité plus importante d'extractibles que le tronc.

La quantité de lignane diminue radialement à la branche, de la moelle de la branche à l'écorce (Willför et al., 2005).

Les insertions de branches ont une quantité d'extractibles supérieure à celle du tronc. La quantité de lignane, de stilbènes et d'acide résinique diminue rapidement le long de la branche depuis l'insertion dans le tronc. En effet, après 10-20 centimètres depuis l'insertion de la branche dans le tronc, la quantité de lignane et d'acide résinique est égale à la quantité dans le duramen de tronc, voir inférieure, pour *Picea abies* et *Pinus sylvestris* (Willför et al., 2003a,b).

2.5.3.4 Les minéraux

Les branches contiennent plus de minéraux que le tronc (Wegelius, 1940 ; Rothpfeffer et Karltun, 2007 ; Augusto et al., 2014) avec une quantité variant de 0,3 à 2,5 %, en fonction de la taille de la branche, contre 0,2 à 0,3 % pour le tronc (Schroeder (1878) dans Wegelius (1940)). L'influence de la présence des minéraux sur la masse volumique n'a pas été montrée mais il est intéressant de voir que ces variables évoluent dans le même sens.

2.5.3.5 Autres facteurs

Indépendamment des facteurs cités précédemment, l'environnement peut influer sur la masse volumique (Sarmiento et al., 2011 ; MacFarlane, 2020). En effet, il semblerait que les essences poussant sur des sols pauvres et secs ont des branches et des racines plus denses que dans les autres types de sols (Fortunel et al., 2014). Pour *Picea abies*, la masse volumique est plus faible pour les sites à fertilité élevée (Madsen et al., 1978). Enfin, la variabilité de la masse volumique des branches est expliquée à 33 % par l'essence et à 26 % par l'environnement (Patiño et al., 2009).

Les branches de résineux sont plus denses lorsque la latitude augmente. Ce résultat pourrait être lié à la présence fréquente de neige et à un risque d'embolies plus élevé causées par le froid (MacFarlane, 2020). Ces éléments impliquent que la branche ait une meilleure résistance mécanique pour y résister.

Une autre hypothèse justifiant la différence de masse volumique entre les branches et le tronc, parfois supérieure, parfois inférieure, serait liée à la conduction de l'eau. En effet, l'augmentation de la masse volumique se traduit par une augmentation de l'épaisseur des parois et une diminution de la taille du lumen et donc une diminution de la conduction (Markesteijn et al., 2011). Un compromis entre le transport de l'eau et la résistance mécanique doit être trouvé (Rathgeber, 2017 ; MacFarlane, 2020).

Le statut social des arbres semble avoir son importance. Les arbres dominants, étant plus soumis au vent et à la neige que les arbres dominés, ont développé des branches denses pour mieux résister sous ces conditions (MacFarlane, 2020). De plus, les cellules doivent être capables de résister à la pression de l'eau qui est plus importante (MacFarlane, 2020).

2.5.4 Le volume des branches

La mesure directe du volume du houppier consiste à mesurer la longueur et circonférence de chaque branche. Ce travail, long et fastidieux, a permis avec le temps de constituer des jeux de données importants et de créer différents modèles. Ces modèles permettent d'obtenir le volume de branche de manière plus simple. Par exemple des facteurs d'expansion ont été proposés pour estimer le volume total (tronc et branches) à partir du volume du tronc (Pretzsch, 2009 ; Longuetaud et al., 2013). De nombreux tarifs étant disponibles pour estimer le volume du tronc de la plupart des essences forestières (voir 2.2.6), il est ainsi possible par différence d'estimer le volume des branches à moindre coût.

Le nombre de nœuds est lié au nombre de branches. Ainsi, les résultats donnés en section 2.4.5 sont valables pour ce compartiment.

Verticalement, le nombre de branches diminue avec la hauteur (Maguire et al., 1994). De plus, d'après (Madsen et al., 1978), le nombre de branches de *Picea abies* par verticille n'est pas influencé par l'intensité d'éclaircie. Pourtant, d'après (Mäkinen et Hein, 2006), le nombre de branches par verticille diminue avec l'augmentation de la densité de peuplement. Pour d'autres essences, des résultats similaires sont obtenus puisque le nombre de nœuds et branches augmentent avec l'augmentation du diamètre à hauteur de poitrine (Maguire et al., 1994 ; Tong et al., 2013), or, l'intensité d'éclaircie joue sur le diamètre des arbres.

Verticalement, le diamètre des branches augmente de la base du houppier jusque 80 % de la longueur du houppier puis diminue pour *Picea abies* (Colin et Houllier, 1992 ; Hein et al., 2007). *Pseudotsuga menziesii* suit la même tendance (Maguire et al., 1994).

La densité de peuplement impacte le diamètre des branches puisque les branches de *Pseudotsuga menziesii* et *Picea abies* sont plus grosses pour des densités de peuplement faibles (Maguire et al., 1991 ; Mäkinen et Hein, 2006 ; Hein et al., 2007 ; Weiskittel et al., 2007). Ces résultats vont dans le même sens que les résultats trouvés pour les nœuds (Jodin, 1994 ; Han et al., 2010).

Weiskittel et al. (2009) précisent que les éclaircies augmentent le nombre et la taille des branches dans le bas du houppier.

Enfin, les peuplements ayant une forte densité de peuplement ont une base du houppier plus haute pour *Betula pendula* (Mäkinen, 2002). Ceci peut s'expliquer par la diminution de la durée de vie des branches basses en raison de la difficulté d'accès à la lumière (Mäkinen, 2002 ; Hein et al., 2007). Ces résultats confirment ceux montrés par (Han et al., 2010).

La revue de la littérature a montré que la variation de la masse volumique est importante entre les différents compartiments de l'arbre et au sein de ces compartiments. Or, il a été expliqué précédemment que la masse volumique peut être utilisé dans des calculs de biomasses. On se demande donc quelles sont les utilisations de la biomasses : comment est-elle utilisée ? A quoi sert-elle ?

2.6 La biomasse des arbres ou des compartiments

Comme expliqué précédemment, la biomasse peut être utilisée dans différentes situations. Voici quelques exemples :

2.6.1 La comptabilité carbone

Trois mots-clés peuvent résumer les avantages du bois pour diminuer nos émissions de GES :

- La séquestration du carbone ;
- Le stockage du carbone ;

- La substitution.

Tout au long de sa vie, l'arbre capte du CO_2, et donc du carbone, lors du processus de photosynthèse. Ce carbone est essentiel afin d'assurer sa croissance et sa protection. Ainsi, le carbone atmosphérique se retrouve séquestré dans la biosphère. En effet, le carbone représente environ 50 % de la masse du bois (Trouy et Triboulot, 2019). En multipliant la biomasse par le taux de carbone, on obtient la quantité de carbone séquestré dans le bois. En réalité, le taux de carbone varie entres types de forêt et entre espèces. En forêt tempérée, le taux de carbone varie entre 43,4 et 55,6 % (Thomas et Martin, 2012). De même, le taux de carbone varie entre résineux et feuillus avec un taux plus élevé pour les résineux que les feuillus : 51,1 contre 48,4 respectivement (Lamlom et Savidge (2003) cités par Fortin et Caurla (2017)). Ainsi, la forêt joue un rôle de séquestration du carbone atmosphérique important puisque la biomasse aérienne des arbres a stocké 915 millions de tonnes de carbone en 2012 en France métropolitaine et 261 millions de tonnes pour la biomasse souterraine des arbres (FCBA, 2020). D'après Roux et al. (2017), l'écosystème forestier (arbres, bois mort et sol) séquestre chaque année 87,9 millions de tonnes équivalents CO_2 par an, soit 14 à 18 % des émissions de gaz à effets de serre de la France (Deleuze, 2017).

Les essences à croissance rapide captent plus de carbone que les essences à croissance lente (Kaul et al., 2010). Les forêts gérées stockent plus de carbone que les forêts primaires (Martel, 2010). Augmenter les périodes de révolution augmente la captation du carbone jusqu'à un équilibre (Kaul et al., 2010), mais cela veut aussi dire que le bois sera disponible moins rapidement pour l'industrie. De même, diminuer le nombre d'éclaircies augmente la quantité de carbone séquestré dans la forêt mais diminue la quantité de bois mise sur le marché (Kaul et al., 2010) si une partie du bois issu des éclaircies était utilisé dans certains types d'industries. De plus, les arbres issus des forêts non éclaircies poussent moins rapidement. Ainsi, l'augmentation de la quantité de carbone séquestré grâce à la réduction du nombre d'éclaircies est à contrebalancer avec la diminution immédiate de la séquestration dans les produits bois.

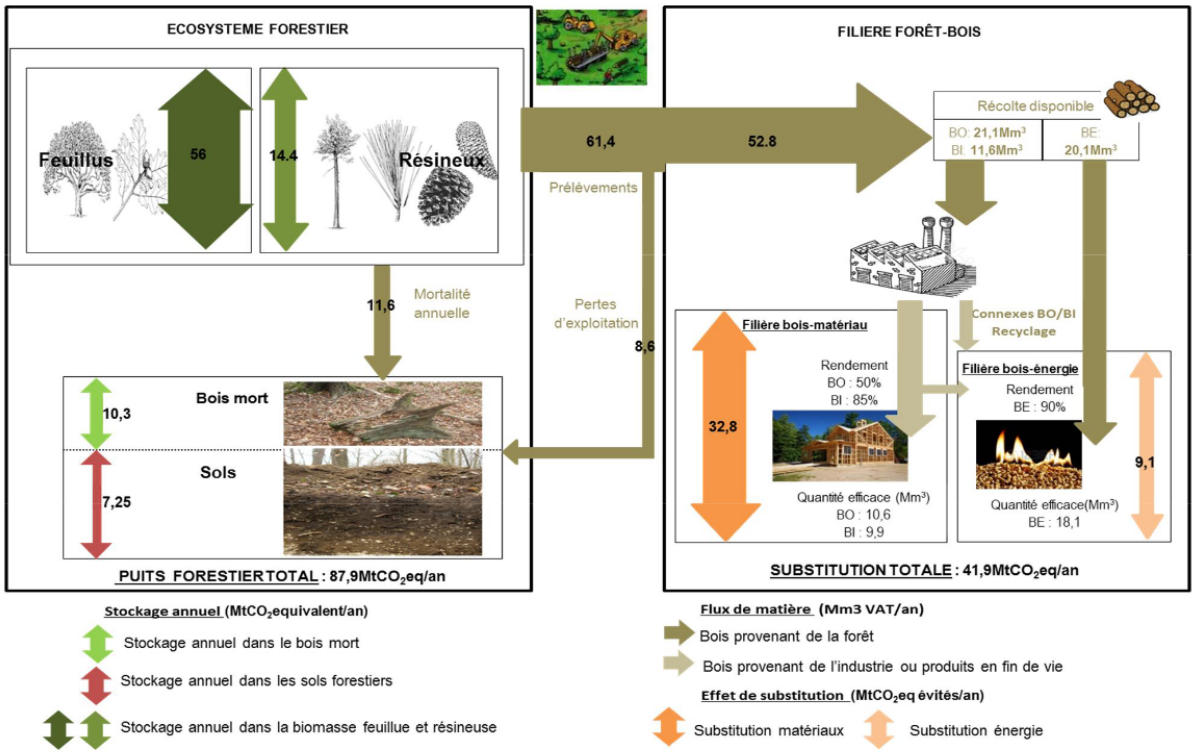
L'arbre permet donc un stockage de carbone longue durée. Le carbone reste dans stocké dans le bois grâce à l'utilisation de produits bois (charpente, meubles, *et cætera*). La durée de vie des produits bois va dépendre de leur utilisation. Les produits de charpente ont une durée de vie moyenne de 40 à 80 ans, les produits d'ameublement de 20 à 40 ans, le papier de 2 à 3 ans et enfin le bois de feu 1 à 2 ans (Fortin et Caurla, 2017). Ainsi, le stockage de carbone peut être plus ou moins long selon l'utilisation du bois. Mais quoiqu'il en soit, le bois fixe toujours du carbone contrairement au béton, par exemple, qui en relargue pendant toute sa durée de vie (Trouy et Triboulot, 2019).

La substitution est aussi un moyen de diminuer notre impact sur l'environnement. La substitution correspond aux GES évités en préférant utiliser du bois (pour l'énergie, pour la construction, *et cætera*) plutôt qu'un autre matériau. Bien sûr, le meilleur moyen de limiter notre impact est de limiter la consommation de produits. Mais lorsque la consommation est obligatoire, il est préférable de choisir le matériau le plus « propre » possible. La substitution permet d'éviter chaque année 41,9 millions de tonnes équivalents CO_2 (Roux et al., 2017), soit 5 à 9% des GES (Deleuze, 2017).

Ainsi, en améliorant notre connaissance de la variation de la masse volumique dans l'arbre, il devient possible d'affiner les estimations de biomasse et donc de comptabilité carbone.

2.6.2 La minéralomasse

Connaître la biomasse disponible permet aussi de connaître la quantité de minéraux présents dans les différents compartiments de l'arbre. Comme pour la comptabilité carbone, en multipliant la biomasse par la concentration d'un minéral, on peut obtenir la



* La variation de stock de carbone dans les produits bois a été estimée à 0 et -0,1 $MtCO_2eq/an$ pour BO et BI respectivement et n'apparaît donc pas dans les flux de CO_2 de la filière en 2013

Figure 2.5 – « Flux de matière et de CO_2 aux différents stades de la filière forêt-bois française en 2013 », Figure 1.1 tirée de Roux et al. (2017).

quantité de minéraux disponible dans le bois (Saint-André et al., 2014). Cette connaissance est nécessaire afin de connaître l'impact potentiel de l'exportation des branches et de l'écorce sur le sol (Ranger et al., 1981), d'autant plus que ces compartiments sont plus riches en minéraux que le tronc (Harkin, 1971 ; Ranger et al., 1981). Elle est aussi utile dans le domaine du bois-énergie puisque le pouvoir calorifique varie avec le taux de cendres en fonction du compartiment (Bilot et al., 2014).

De nombreux modèles de concentrations ont été développés pour plusieurs minéraux (potassium, magnésium, calcium, *et cætera*) pour différentes espèces en fonctions des compartiments de l'arbre (Saint-André et al., 2014).

2.6.3 Les extractibles

La quantité de bois disponible dans la ressource est une donnée importante pour la filière chimie du bois. En effet, les trois constituants principaux du bois que sont la cellulose, l'hémicellulose et la lignine et leurs dérivés sont utilisés dans de nombreux produits tels que, par exemple, le biocarburant (Cotana et al., 2014), le charbon actif ou encore le papier (Royer et al., 2010).

L'arbre est aussi constitué d'extractibles, molécules ayant un fort potentiel économique. Ces molécules servent à la protection de l'arbre face aux insectes et champignons. Une fois extraites, elles peuvent être utilisée dans le domaine médical comme antioxydant, antifongique ou antibactérien (Valette et al., 2017), dans le domaine alimentaire comme compléments alimentaires ou incorporées dans des produits divers tels que les peintures, les produits de préservations, les huiles essentielles, *et cætera* (Royer et al., 2010).

On trouve des extractibles dans tous les compartiments de l'arbre. Une valorisation « chimique » du bois ajouterait une plus-value à sa transformation à condition qu'elle ne remette pas trop en cause les autres valorisations possibles. Ceci ne risque pas d'arriver

si les volumes de bois alimentant cette filière chimie sont bien moins importants que les volumes alimentant les autres filières. Ceci sera d'autant plus valable que les parties de l'arbre les plus riches en extractibles seront bien identifiées. En effet, les extractibles sont présents en forte quantité dans les nœuds (Kebbi-Benkeder et al., 2016) et dans l'écorce (Harkin, 1971), souvent considérés comme des déchets. Pour envisager la valorisation industrielle de ces sous-produits, il est nécessaire de bien quantifier la biomasse disponible pour ces compartiments.

Ainsi, en effectuant le produit de la biomasse par un taux d'extractibles, il est possible de connaître la quantité de molécules disponibles dans un arbre, une parcelle, une forêt.

2.7 Trois essences majeures de l'Est de la France

Comme énoncé précédemment, le sapin pectiné, *Abies alba* Mill., l'épicéa commun, *Picea abies* (L.) H. Karst. et le Douglas, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. sont trois essences résineuses majeures de l'Est de la France qui ont été étudiées dans cette thèse. L'étude de ces trois essences a permit de mieux caractériser une part importante du volume de bois de l'Est de la France. De plus, ces essences ont des nœuds et écorces riches en extractibles, augmentant ainsi la valeur d'étude de ces essences (Willför et al., 2003b ; Pietarinen et al., 2006). Voici quelques informations sur ces essences (résumées dans le Tableau 2.6).

2.7.1 *Abies alba* (sapin pectiné)

A. alba est une essence indigène (Lanier et al., 1986). En France, son aire de répartition est le Massif central, les Pyrénées, les Alpes, les Vosges et le Jura. En France, le volume sur pied est de 213 millions de mètres cubes (IGN, 2020).

Cette essence est sciaphile. Sa croissance est lente les premières années puis rapide et soutenue par la suite. Son tronc est droit et cylindrique (Lanier et al., 1986).

A. alba est un bois à aubier non différencié. Il est classé comme faiblement durable face aux champignons (classe 4) et sensible aux insectes xylophages. Il est peu à moyennement imprégnable par les produits de préservation (classe 2-3). Ainsi, *A. alba* est conseillé pour une utilisation intérieure.

Ce bois n'a pas naturellement de canaux résinifères. Lorsque c'est le cas, on parle de canaux traumatiques. C'est un bois qui sèche rapidement et qui a un risque élevé de déformations.

2.7.2 *Picea abies* (épicéa commun)

P. abies est une essence indigène (Lanier et al., 1986). On trouve cette essence en France dans le Jura et les Vosges, dans les Alpes du nord, dans le Massif central et dans les plaines du Grand-Est. En France, le volume sur pied est de 207 millions de mètres cubes (IGN, 2020).

Cette essence est indiquée comme héliophile. Sa croissance est lente les premières années puis rapide et soutenue par la suite. Son tronc est droit et cylindrique et son houppier est pyramidal (Lanier et al., 1986).

P. abies est un bois à aubier non différencié. Il est classé comme faiblement durable face aux champignons (classe 4) et sensible aux insectes xylophages. Il est peu ou non imprégnable par les produits de préservation (classe 3-4). *P. abies* est lui aussi conseillé pour une utilisation intérieure.

Ce bois possède une quantité importante de canaux résinifères. Ce bois sèche rapidement et le risque de déformations est peu élevé.

2.7.3 *Pseudotsuga menziesii* (Douglas)

P. menziesii est une essence originaire d'Amérique introduite au milieu des années 1800 puis de manière plus intensive lors de la seconde moitié du XX^{ème} siècle grâce au Fond Forestier National (Lanier et al., 1986). En France, son aire de répartition est le Massif central, les Vosges, le Jura et la Bourgogne Franche-Comté (IGN, 2020). En France, le volume sur pied est de 130 millions de mètres cubes (IGN, 2020).

Cette essence est héliophile. Sa croissance est rapide et soutenue. Son tronc est droit et cylindrique et son houppier est pyramidal (Lanier et al., 1986).

P. menziesii est un bois à aubier différencié. Son duramen est de couleur rouge. Il est classé comme moyennement à faiblement durable face aux champignons (classe 3-4). Son duramen est durable face aux insectes xylophages, mais pas son aubier. Il est non imprégnable par les produits de préservation (classe 4). *P. menziesii* peut être utilisé en intérieur mais aussi à l'extérieur, dans le cadre d'une utilisation hors sol.

Ce bois possède naturellement des canaux résinifères. Il sèche rapidement et le risque de déformations est peu élevé.

Tableau 2.6 – Tableau récapitulatif de présentation des essences étudiées.

Essence	Type de bois	Aubier différencié	Tolérance à l'ombre*	Classe de durabilité**	Classe d' imprégnabilité**	Masse volumique**
Abies alba	Résineux	Non	Sciaphile (4,6/5)	4	2-3	490
Picea abies	Résineux	Non	Héliophile (4,5/5)	4	3-4	450
Pseudotsuga menziesii	Résineux	Oui	Héliophile (2,78/5)	3 - 4	4	540

* D'après Niinemets et Valladares (2006)
** D'après TROPIX (Paradis et al., 2015). La masse volumique est mesurée à une humidité de 12 %.

2.8 Les hypothèses de cette thèse

En conclusion de cette partie, les hypothèses pouvant être émises grâce à l'étude de la littérature sont les suivantes :

- La variation de la masse volumique entre les compartiments est forte (H1) ;
- La variation de la masse volumique dans les compartiments est significative (H2) ;
- La masse volumique décroît lorsque l'intensité d'éclaircie est plus forte (H3) ;
- Ces variations ont un impact fort sur le calcul de biomasse (H4)

Ces hypothèses serviront de base aux différentes analyses présentées dans la suite de ce manuscrit. Les hypothèses seront validées ou infirmées selon les résultats.

CHAPITRE 3

Matériels et méthodes

3.1 Quatre jeux de données

Une partie du matériel a été récoltée spécialement pour cette étude, tandis que le reste, prélevé avant le début de la thèse, a été utilisé en complément. Le matériel est réparti en quatre jeux de données :

- Le premier jeu de données contient des arbres prélevés juste avant le début de la thèse. Les analyses exploratoires de ce jeu ont servi à ajuster le protocole, calibrer les méthodes et donner une idée générale des résultats pouvant ressortir de l'étude (J1).
- Le deuxième jeu de données concerne les arbres choisis dans le cadre du projet « ExtraFor_Est ». Ils sont spécifiquement liés à cette thèse et constituent le corps principal des données exploitées pour la production des résultats (J2).
- Le troisième jeu de données est issu d'une convention de recherche ancienne entre l'ONF et l'INRAE (« Modelfor ») (J3). L'échantillonnage est donc antérieur à la thèse et le protocole de prélèvement et de mesure est assez différent de celui du projet « ExtraFor_Est ». Ces données ont été utilisés pour la modélisation afin d'agrandir le jeu de données J2.
- Le quatrième jeu de données contient des arbres prélevés durant la thèse pour un stage de Master 2 lié à la thèse (J4).

3.2 Des forêts et des arbres

Les forêts étudiées sont réparties à travers la France, plus particulièrement dans l'est et le centre. La Figure 3.1 montre l'emplacement de ces différentes forêts ainsi que leur lien avec les jeux de données. La suite présente de manière détaillée les jeux de données et forêts.

3.2.1 Jeu de données 1

Ce premier jeu de données est constitué de cinq arbres de différentes essences : deux *P. abies*, un *F. sylvatica* et deux *Populus tremula*. Les arbres ont été prélevés dans la forêt d'Amance en Meurthe-et-Moselle (54). L'emplacement de la forêt se retrouve sur la carte de la Figure 3.1. Trois arbres ont servi pour un stage de Master 1 avant le début de la

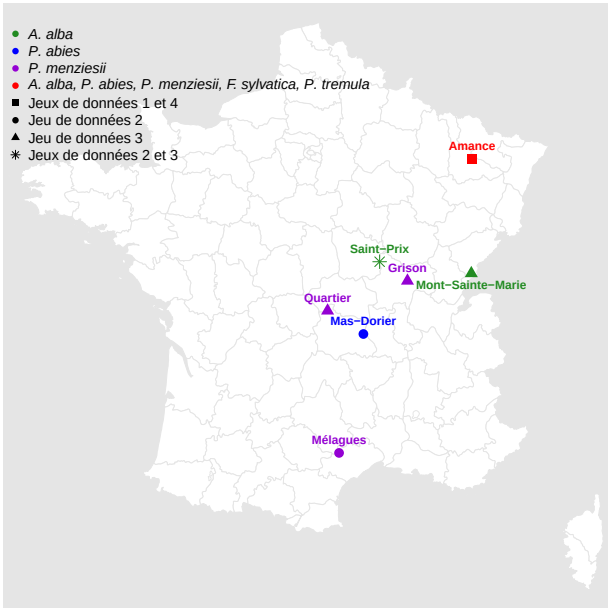


Figure 3.1 – Localisation en France métropolitaine des différentes forêts choisies. Les couleurs correspondent aux essences tandis que les symboles correspondent aux jeux de données. Les noms de forêts écrits en vert sont les lieux de sélection des *A. alba*, en bleu les *P. abies* et en violet les *P. menziesii*. Deux *A. alba*, quatre *P. abies*, deux *P. menziesii*, un *F. sylvatica* et deux *P. tremula* ont été prélevés dans la forêt d'Amance, indiqués en rouge. Les ronds symbolisent les arbres du jeu de données 2 (projet ExtraFor_Est) et les triangles les arbres du jeu de données 3 (ModelFor). La forêt d'Amance étant commune aux jeux 1 et 4, elle a été symbolisée par un carré. De même, la forêt de Saint-Prix étant commune aux jeux 2 et 3 a été symbolisée par une étoile.

thèse (Ndoumbé, 2017) et trois durant la thèse pour trois autres stage de Master 1 (Agro, 2018 ; Heim, 2018 ; Mescolini, 2018) et un stage de Master 2 (Ammour, 2018).

Plus d'informations sur les caractéristiques de la forêt se trouvent dans le Tableau 3.1.

Tableau 3.1 – Tableau présentant la forêt et les arbres du jeu de données 1.

Essence	Forêt	Altitude (m)	Localisation	Année de coupe	Identifiant	Âge
Picea abies	Amance	240	48,756 N, 6,330 E	2017	E0	38
				2018	E9	44
Fagus sylvatica				2017	H0	88
Populus tremula				2017	T0	31
				2018	X0	37

Les caractéristiques des arbres se trouvent dans le Tableau 3.2.

Tableau 3.2 – Caractéristiques des arbres du jeu de données 1. NA signifie « Non acquis ». $C130$ est la circonférence à 1,30 mètre, H est la hauteur totale de l'arbre, hBH est la hauteur de la base du houppier et $hPBV$ est la hauteur de la première branche verte.

Essence	Forêt	Arbre	$C130$ (cm)	H (m)	hBH (m)	$hPBV$ (m)
Picea abies	Amance	E0	59	17,62	11,10	NA
		E9	113	17,69	NA	NA
Fagus sylvatica		H0	79	22,40	4,30	NA
Populus tremula		T0	67	21,15	13,90	NA
		X0	119	23,35	11,28	10,46

3.2.2 Jeu de données 2

Ce jeu de données a été créé spécialement pour la thèse. Il est constitué des essences étudiées dans le cadre du projet « ExtraFor_Est » : *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*. Les forêts ont été sélectionnées avec l'aide de Christine Deleuze (ONF).

Les *A. alba* ont été coupés à Saint-Prix en Saône et Loire (71), les *P. abies* à Mas-Dorier dans le Puy-de-Dôme (63) et les *P. menziesii* à Mélagues dans l'Aveyron (12) (Figure 3.1).

L'échantillonnage des arbres a été réalisé dans des forêts expérimentales gérées par l'Office National des Forêts (ONF). Il s'agit de forêts pour lesquelles l'historique des différentes interventions sylvicoles et les inventaires sont disponibles depuis la plantation. De plus, plusieurs itinéraires sylvicoles sont expérimentés dans ces forêts résultant en densités de peuplement contrastées (nombre de tiges à l'hectare).

Afin de rechercher les différences de masses volumiques, de volumes et de taux d'extractibles suivant différentes intensités d'éclaircies, les résineux ont été choisis dans deux parcelles avec des intensités d'éclaircies très contrastées : une parcelle dite « témoin », dans laquelle il n'y a pas eu d'éclaircie (la seule mortalité est due à la mortalité naturelle des arbres), et une parcelle dite « éclaircie forte », dans laquelle des éclaircies ont été effectuées pour diminuer fortement la densité du peuplement.

Différentes informations caractérisant les forêts peuvent être trouvées dans le Tableau 3.3 et des photographies des parcelles se trouvent dans la Figure 3.2. La colonne « Identifiant » a été construite de la manière suivante : les deux premières lettres représentent l'essence avec « Aa » pour *A. alba*, « Pa » pour *P. abies* et « Pm » pour *P. menziesii*. Ces deux lettres sont suivies du numéro de forêt, d'un trait d'union et d'une lettre représentant l'intensité d'éclaircie avec « t » pour témoin et « f » pour « éclaircie forte ».

Tableau 3.3 – Informations géographiques et caractéristiques des peuplements du jeu de données 2. La densité du peuplement indiquée dans la dernière colonne correspond à la dernière mesure disponible au moment de l'abattage des arbres. NA signifie que les données ne sont pas encore disponibles.

Essence	Forêt	Altitude (m)	Localisation	Pente (%)	Date de coupe	Intensité d'éclaircie	Identifiant	Âge	Densité (tiges/ha)
Abies alba	Saint-Prix	750	46,993 N, 4,055 E	30-40	Février 2018	Témoin	Aa1-t	44-57	7986
						Forte	Aa1-f	43-48	649
Picea abies	Mas-Dorier	770	45,753 N, 3,654 E	10-25	Février 2018	Témoin	Pa1-t	53	1370
						Forte	Pa1-f		221
Pseudotsuga menziesii	Mélagues	800	43,713 N, 3,058 E	30-40	Mars 2018	Témoin	Pm1-t	48	835
						Forte	Pm1-f		141

Les *A. alba* ont été prélevés dans une forêt mixte mélangeant *A. alba*, *P. abies* et divers feuillus (*A. alba* représentant entre 82 et 91% de la population totale selon l'intensité

d'éclaircie). De plus, il s'agit d'une régénération naturelle et non pas d'un peuplement équienne *a contrario* de *P. abies* et *P. menziesii*. Ainsi, l'âge approximatif des arbres a été retrouvé grâce à un comptage de cernes sur une rondelle prélevée à la souche de chaque arbre.



Figure 3.2 – Photographies des différentes forêts de résineux du jeu de données 2. La colonne de gauche est constituée de photographies des parcelles « témoins » tandis que les parcelles à « éclaircies fortes » se trouvent dans la colonne de droite. La première ligne correspond à la forêt de Saint-Prix (*A. alba*), la deuxième ligne à Mas-Dorier (*P. abies*) et la troisième ligne à Mélagues (*P. menziesii*).

Huit arbres par essence ont été sélectionnés et coupés dont quatre dans une parcelle témoin et quatre dans une parcelle à « éclaircie forte ». Grâce aux inventaires, les diamètres des arbres d'une parcelle ont été séparés en quatre groupes sur la bases de quartiles, puis un arbre a été sélectionné et prélevé dans chacun des groupes afin de représenter au mieux la variabilité des diamètres au sein d'une parcelle.

La circonférence des arbres à hauteur de poitrine a été mesurée sur pied ($C130$), et une génératrice, symbolisant le nord, a été marquée. Des mesures au LiDAR ont été effectuées

pour les *P. menziesii*. Une fois les arbres abattus, la génératrice a été prolongée sur toute la longueur de l'arbre. Puis la hauteur totale de l'arbre H, la hauteur de la première branche verte $hPBV$ et la hauteur de la base du houppier hBH (*c-à-d.* le verticille le plus bas pour lequel au moins 3/4 des branches sont vivantes) ont été mesurées.

Les caractéristiques dendrométriques des arbres se trouvent dans le Tableau 3.4.

Tableau 3.4 – Caractéristiques des arbres du jeu de données 2. $C130$ est la circonférence à 1,30 mètre, H est la hauteur totale de l'arbre, hBH est la hauteur de la base du houppier et $hPBV$ est la hauteur de la première branche verte.

Essence	Forêt	Intensité d'éclaircie	Identifiant	Arbre	$C130$ (cm)	H (m)	hBH (m)	$hPBV$ (m)
Abies alba	Saint-Prix	Témoins	Aa1-t	S1	88	22,40	13,55	11,23
				S2	43,5	15,75	13,47	11,35
				S3	71	20,50	10,95	9,45
				S4	32,5	13,60	9,48	9,48
		Forte	Aa1-f	S5	61,6	16,99	7,80	7,20
				S6	129,5	21,40	7,95	4,90
				S7	92,7	20,10	7,60	5,10
				S8	122	21,20	8,90	7,03
Picea abies	Mas-Dorier	Témoins	Pa1-t	E1	128,5	30,65	19,58	15,40
				E2	109	30,55	20,08	17,80
				E3	70	22,03	18,64	14,68
				E4	87	26,72	18,24	15,30
		Forte	Pa1-f	E5	106	25,00	11,40	7,45
				E6	123,5	26,93	12,95	9,10
				E7	138,5	29,52	10,45	7,58
				E8	128,5	28,44	14,05	9,25
Pseudotsuga menziesii	Mélagues	Témoins	Pm1-t	D5	73	27,19	24,10	17,80
				D6	149	31,75	20,60	18,90
				D7	104,5	30,65	20,35	18,15
				D8	98,5	31,20	19,10	17,62
		Forte	Pm1-f	D1	179	30,72	13,90	11,10
				D2	146	34,13	14,00	10,45
				D3	165	26,55	10,50	8,15
				D4	206	33,60	12,15	8,90

3.2.3 Jeu de données 3

Ce troisième jeu de données provient du projet « ModelFor ». Plusieurs essences feuillues et résineuses ont été prélevées dans le cadre du projet mais seules les essences *A. alba* et *P. menziesii* ont été utilisées ici.

Les *A. alba* ont été coupés à Saint-Prix en Saône et Loire (71) et à Mont-Sainte-Marie dans le Doubs (25) et les *P. menziesii* en forêt de Grison en Saône et Loire (71) et en forêt de Quartier dans le Puy-de-Dôme (63) (Figure 3.1). Les deux sites de *P. menziesii* appartiennent au réseau du groupe Douglas du *GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers* (`https://www6.inrae.fr/giscoop`, Seynave et al. (2018)). Les informations caractérisant les forêts de ce jeu de données se trouvent dans le Tableau 3.5.

Les arbres ont été sélectionnés dans des parcelles avec trois intensités d'éclaircies différentes. Il s'agit des parcelles témoins, des parcelles avec « éclaircies fortes » et des parcelles avec éclaircies dites « intermédiaire » pour laquelle la densité finale du peuplement est plus importante que celle des parcelles dites à « éclaircie forte ».

La construction de la colonne « Identifiant » est la même que pour J2 avec comme supplément la possibilité d'avoir la lettre « i » derrière le trait d'union afin de désigner l'intensité d'éclaircie « intermédiaire ».

Tableau 3.5 – Informations géographiques et caractéristiques des peuplements du jeu de données 3. La densité du peuplement indiquée dans la dernière colonne correspond à la dernière mesure disponible au moment de l'abattage des arbres.

Essence	Forêt	Altitude (m)	Localisation	Année de coupe	Intensité d'éclaircie	Identifiant	Âge	Densité (tiges/ha)
Abies alba	Saint-Prix	750	46,993 N, 4,055 E	Avril 2014	Témoin	Aa2-t	36-43	4148
					Intermédiaire	Aa2-i	38-46	611
					Forte	Aa2-f	36-41	350
	Mont-Sainte-Marie	1000	46,790 N, 6,310 E	Avril 2014	Témoin	Aa3-t	51-72	1584
					Intermédiaire	Aa3-i	40-74	518
					Forte	Aa3-f	48-80	266
Pseudotsuga menziesii	Grison	210	46,662 N, 4,736 E	Mars 2015	Témoin	Pm2-t	43	948
					Intermédiaire	Pm2-i		349
					Forte	Pm2-f		167
	Quartier	630	46,149 N, 2,767 E	Mars 2015	Témoin	Pm3-t	20	2125
					Intermédiaire	Pm3-i		506
					Forte	Pm3-f		341

Les *A. alba* ont été prélevés pour une partie dans la même forêt que ceux du J2 (Saint-Prix). Ainsi, l'âge approximé de chaque arbre a aussi été déterminé grâce à un comptage de cernes. L'âge indiqué dans le Tableau 3.5 pour *A. alba* est une gamme d'âge des arbres sélectionnés dans la parcelle.

Le choix des arbres est lui aussi basé sur une séparation des arbres en classes de diamètre puis de la sélection d'un arbre dans chaque classe. Il y a pour chaque intensité d'éclaircie cinq classes de diamètre et non pas quatre comme pour le jeu J2.

Les mesures dendrométriques effectuées sont les mêmes que pour le jeu de données 2.

Les caractéristiques des arbres sélectionnés se retrouvent dans le Tableau 3.6.

Tableau 3.6 – Caractéristiques des arbres du jeu de données 3. $C130$ est la circonférence à 1,30 mètre, H est la hauteur totale de l'arbre, hBH est la hauteur de la base du houppier et $hPBV$ est la hauteur de la première branche verte.

Essence	Forêt	Intensité d'éclaircie	Identifiant	Arbre	$C130$ (cm)	H (m)	hBH (m)	$hPBV$ (m)
Abies alba	Saint-Prix	Témoins	Aa2-t	PT1	49	15,07	9,65	8,32
				PT2	31	11,30	7,70	7,16
				PT3	21	9,62	7,89	7,44
				PT4	21	9,54	6,83	6,01
				PT5	28	10,74	6,23	6,23
				PT6	46	12,98	8,38	7,25
		Intermédiaire	Aa2-i	PW1	79	17,75	9,18	9,14
				PW2	46	15,30	9,11	7,40
				PW3	64	16,15	8,98	8,54
				PW4	102	17,35	8,15	8,49
		Forte	Aa2-f	PS1	45	14,20	6,73	5,67
				PS2	73	14,13	2,62	1,08
				PS3	57	13,10	3,13	1,83
				PS4	102	19,08	6,81	3,78
	Mont-Sainte-Marie	Témoins	Aa3-t	MT1	38	9,10	4,55	3,64
				MT2	39	13,50	8,22	7,65
				MT3	21	6,70	3,17	2,84
				MT4	60	12,86	3,59	3,20
				MT5	55	14,32	6,40	3,48
				MT6	20	8,72	5,18	4,40
		Intermédiaire	Aa3-i	MM1	97	16,02	3,90	3,86
				MM2	65	16,95	7,88	4,90
				MM3	54	14,20	5,54	4,98
				MM4	42	10,82	5,37	3,85
				MM5	91	16,75	4,90	3,29
		Forte	Aa3-f	MF1	87,5	17,30	5,50	3,48
				MF2	70	15,67	5,77	4,76
				MF3	59,5	14,17	6,10	5,02
				MF4	52	13,70	8,39	8,34
Pseudotsuga menziesii	Grison	Témoins	Pm2-t	GT1	49	19,80	17,25	15,25
				GT2	69	22,05	17,85	17,60
				GT3	80	27,80	19,46	18,85
				GT4	96	26,00	20,59	16,53
				GT5	109	27,00	18,30	17,65
		Intermédiaire	Pm2-i	GI1	81	21,60	16,55	15,20
				GI2	93	22,94	15,00	11,04
				GI3	100	25,00	10,45	10,45
				GI4	114	25,70	13,20	13,00
				GI5	140	27,88	12,96	11,88
		Forte	Pm2-f	GD1	112	25,32	15,58	4,27
				GD2	132	28,23	18,20	16,56
				GD3	137	30,31	14,25	10,96
				GD4	146	29,30	12,89	12,74
				GD5	156	28,75	14,67	12,72
	Quartier	Témoins	Pm3-t	QT1	27	11,04	5,32	4,46
				QT2	37	12,26	5,34	4,46
				QT3	43	12,70	8,57	4,74
				QT4	47	13,75	7,18	6,23
				QT5	62	14,69	6,24	5,33
		Intermédiaire	Pm3-i	QI1	39	11,40	3,70	2,25
				QI2	49	14,30	4,10	3,32
				QI3	58	14,45	4,68	2,96
				QI4	65	15,60	4,32	2,60
				QI5	80	17,84	4,64	3,33
		Forte	Pm3-f	QD1	55	10,24	1,95	1,15
				QD2	69	13,94	3,94	1,65
				QD3	81	12,59	2,83	1,86
				QD4	87	13,95	2,71	0,97
				QD5	99	14,70	4,40	2,27

3.2.4 Jeu de données 4

Ce jeu de données est constitué de six arbres de différentes essences : deux *A. alba*, deux *P. abies* et deux *P. menziesii*. Les arbres ont été prélevés dans la forêt d'Amance en Meurthe-et-Moselle (54). L'emplacement de la forêt se retrouve sur la carte de la Figure 3.1. Ces arbres ont servi pour un stage de Master 2 (Saptaikhanova, 2020).

Plus d'informations sur les caractéristiques de la forêt se trouvent dans le Tableau 3.7.

Tableau 3.7 – Tableau présentant la forêt du jeu de données 4. NA signifie « Non acquis ».

Essence	Forêt	Altitude (m)	Localisation	Année de prélèvement	Identifiant	Âge
Abies alba	Amance	240	48,756 N, 6,330 E	2018	S9	NA
					S10	NA
Picea abies					E10	NA
					E11	NA
Pseudotsuga menziesii					D9	NA
					D11	NA

Les caractéristiques des arbres se trouvent dans le Tableau 3.8.

Tableau 3.8 – Caractéristiques des arbres du jeu de données 4. $C130$ est la circonférence à 1,30 mètre, H est la hauteur totale de l'arbre, hBH est la hauteur de la base du houppier et $hPBV$ est la hauteur de la première branche verte.

Essence	Forêt	Arbre	$C130$ (cm)	H (m)	hBH (m)	$hPBV$ (m)
Abies alba	Amance	S9	184	26,3	4,7	4,7
		S10	162	25,7	7,1	7,1
Picea abies		E10	121	23	6,9	6,9
		E11	176	25,4	9,6	7,7
Pseudotsuga menziesii		D9	231	29,7	14	13,1
		D10	221	30,5	16,1	11,9

3.3 Les échantillons

Quatre compartiments ont été étudiés : le bois de tronc hors nœuds, l'écorce du tronc, les nœuds du tronc et les branches. En fonction du jeu de données, un nombre différent d'échantillons a été prélevé pour chacun des compartiments. Ceci est expliqué avec plus de détails dans les sections suivantes. La Figure 3.3 montre l'emplacement de ces échantillons sur un arbre (à gauche) et sur une branche (à droite).

3.3.1 Jeu de données 1

Pour les arbres E0, H0 et T0, deux rondelles de tronc ont été prélevées par arbre, une dans le bas de l'arbre et une dans le haut (échantillons A). De plus, cinq petits billons de tronc contenant des nœuds ont été découpés (échantillons B) ainsi que dix branches réparties dans le houppier (échantillons C et D).

L'arbre X0 ayant servi de test pour l'échantillonnage du jeu de données 2, leur protocole de découpe est similaire. Il y a donc 15 rondelles de tronc (échantillons A), cinq petits

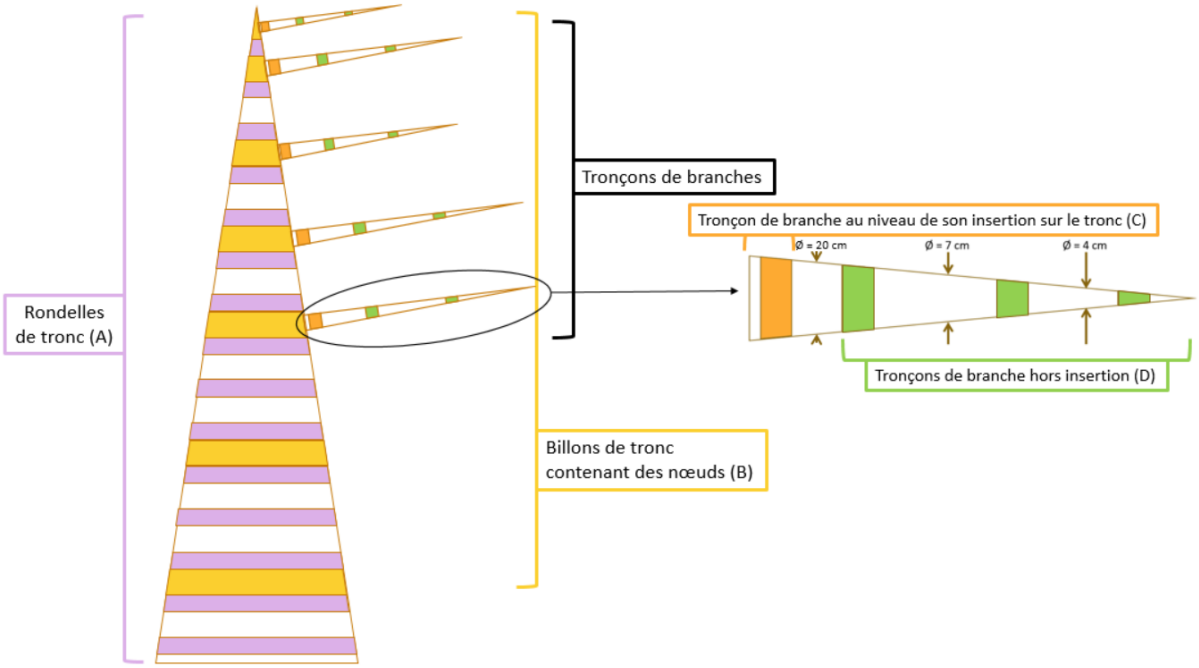


Figure 3.3 – À gauche : schéma de l'échantillonnage des différents compartiments d'un arbre. Les rondelles de tronc sont symbolisées en violet, les billons de tronc contenant des nœuds en jaune, les tronçons de branches au niveau de leur insertion sur le tronc, appelés insertions de branches par la suite, en orange et les tronçons de branches hors insertions, appelés branches hors insertions par la suite, en vert. À droite : zoom de l'échantillonnage d'une branche annotée des trois limites de classes de diamètre de la branche. Les lettres seront utilisées par la suite dans la notation des échantillons.

billons de tronc contenant des nœuds débouchant sur une branche vivante prélevés au-dessus de la base du houppier (échantillons B) ainsi que 11 branches réparties dans le houppier (échantillons C et D).

Pour E9, cinq billons de tronc contenant des nœuds (échantillons B) ont été prélevés.

3.3.2 Jeu de données 2

Pour chaque arbre :

- Échantillons A : 15 rondelles ont été découpées dans le tronc. La hauteur totale de chaque arbre a été divisée par 15 afin de déterminer la distance théorique entre toutes les rondelles, en incluant trois hauteurs fixes 30, 80 et 130 centimètres. Afin de pouvoir analyser le bois sans nœud, les nœuds ont été évités autant que possible.
- Échantillons B : sept courts billons de tronc contenant des nœuds (un verticille pour les résineux) ont été sélectionnés. Deux billons ont été prélevés au-dessous de la base du houppier en choisissant des nœuds recouverts et cinq au-dessus de la base du houppier contenant des nœuds débouchant sur des branches vivantes principalement.
- Échantillons C et D : des tronçons de branches ont été prélevés dans quatre classes de diamètre de découpe : >20 cm de diamètre, entre 7 et 20 cm, entre 4 et 7 cm puis entre 0 et 4 cm. La classe d'une branche a été déterminée en mesurant son diamètre au niveau de l'insertion sur le tronc. Au minimum 10 branches par arbre réparties le long du houppier ont été sélectionnées, dont cinq dans la plus grosse classe de diamètre de branche. La sélection des branches suivantes est résumée dans la Figure 3.4. Un tronçon de branche a été prélevé systématiquement à son insertion sur le tronc (échantillons C). Puis, la branche a été (virtuellement) divisée en sections en

appliquant les mêmes classes de diamètre. Selon la taille de la branche, entre un et 3 tronçons ont été prélevés au milieu de chaque section pour former les échantillons D.

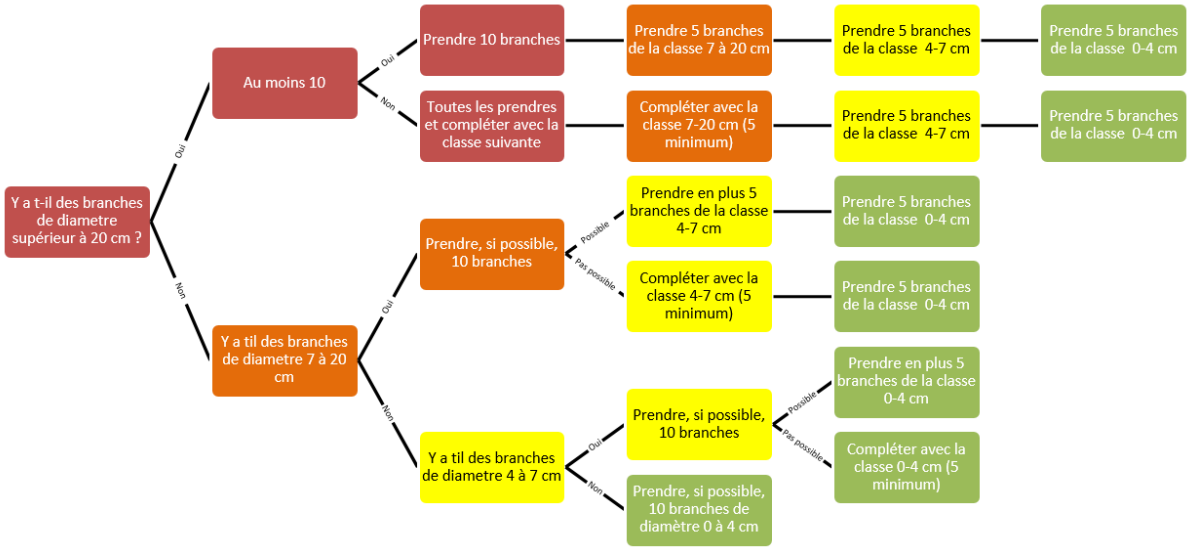


Figure 3.4 – Arbre de décision pour la sélection et le prélèvement des branches.

L'écorce est analysée sur les rondelles de tronc (échantillons A) uniquement.
Se référer à la Figure 3.3 pour plus de précisions.

3.3.3 Jeu de données 3

Comme pour J2, des rondelles ont été prélevées à 0.3, 0.8 et 1.3 m puis régulièrement le long du tronc. Le nombre de rondelles n'est pas fixe contrairement au J2. Une rondelle (échantillons A) a été prélevée tous les deux mètres environ. Ainsi, le nombre d'échantillons dépend davantage de la hauteur totale de l'arbre que de la distance entre les rondelles.

Pour 9 *P. menziesii* (un petit, un moyen, un gros de chacune des 3 modalités d'éclaircies du site du Quartier) et 6 *A. alba* (3 de J3 et 3 d'un stage de fin d'études (Salmon, 2012)), les arbres ont intégralement été ramenés au laboratoire pour y être passés au scanner à rayons X. Ces arbres ont été utilisés pour la détermination du pourcentage de volume de nœuds par rapport au volume total du tronc et non pas pour la mesure de masse volumique.

Il n'y a pas eu de prélèvement de branches (échantillons C et D).

3.3.4 Jeu de données 4

Pour ce jeu de données, deux branches par arbre ont été prélevées entièrement, soit un total de six branches. Quatre rondelles ont été prélevées dans chaque branche à 0 cm, puis à 25 cm, puis à 50 cm, puis à 100 cm et enfin à 250 cm (Figure 3.5). Pour chaque section, la première rondelle a été utilisée pour la largeur de cernes, la seconde pour le bois de compression et les deux dernières pour les extractibles.

3.4 Le tomographe à rayons X

La mesure de la masse volumique du bois grâce à des méthodes utilisant les rayons X est développée et utilisée depuis de nombreuses années (Polge, 1966).

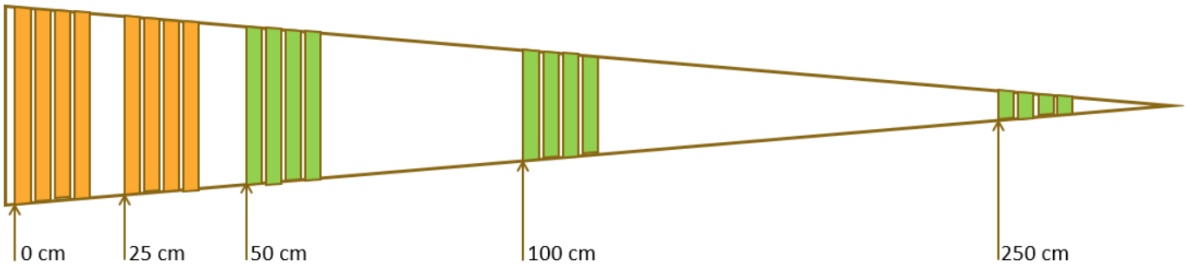


Figure 3.5 – Schéma de l'échantillonnage des branches de J4.

Dans cette étude, un tomographe de type scanner médical a été utilisé pour mesurer la masse volumique des différents compartiments. Les images scanner obtenues ont été calibrées pour le bois grâce à la méthode décrite dans Freyburger et al. (2009). Cette méthode a été intégrée dans le plug-in « CalDenQB » développé pour le logiciel de traitement d'images ImageJ (Schneider et al., 2012). Cette méthode permet de convertir plus finement les niveaux de gris des images en masse volumique du bois. Plus le pixel est blanc, plus la masse volumique est élevée. Au contraire, un pixel noir correspond à une masse volumique nulle correspondant à l'air entourant l'objet. Nous faisons l'hypothèse que cette calibration fonctionne aussi pour l'écorce.

Le scanner présentait les paramètres suivants : une tension de 80 kV, une intensité 50 mA, avec une image tous les 1,25 mm et une épaisseur de 1,25 mm. Le filtre utilisé était le filtre DETAIL.

Le scanner renvoie pour chaque échantillon une succession d'images prises à intervalles réguliers formant une pile d'images. Il est ainsi possible d'avoir une représentation volumique de la structure interne de l'échantillon.

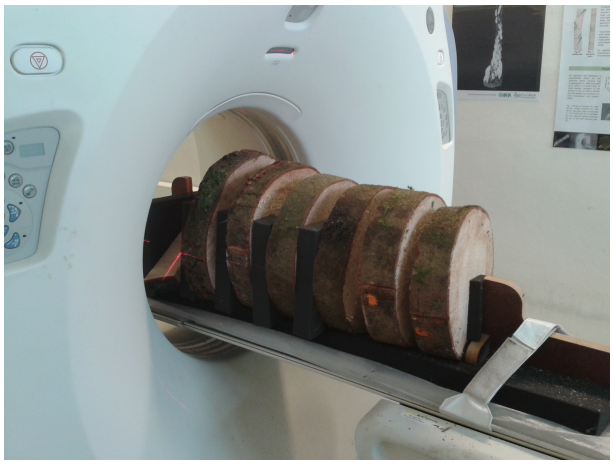


Figure 3.6 – Rondelles de tronc lors d'un passage au tomographe.

3.5 Mesure de la masse volumique et du volume des compartiments

3.5.1 Le bois et l'écorce du tronc : échantillons A

3.5.1.1 La masse volumique du bois des échantillons A

Afin de conserver un maximum d'humidité dans les rondelles de tronc (échantillons A), celles-ci ont été emballées sous cellophane immédiatement après la coupe (Figure 3.7). En effet, les rondelles de tronc ont été scannées deux fois : une fois à « l'état frais » (peu de temps après la coupe) et une fois à « l'état anhydre » (humidité nulle).



Figure 3.7 – Rondelles de tronc emballées sous cellophane.

Au laboratoire, un trait de scie a été effectué sur tout un rayon de la rondelle depuis l'écorce, au niveau de la génératrice tracée le long du tronc sur le terrain, jusqu'à la moelle. Cette opération a un double intérêt : cela permet de minimiser le risque de fente lors du séchage et cela crée un point de repère entre les deux images « état frais » et « état anhydre » d'une rondelle ainsi qu'entre les rondelles du même arbre.

Après avoir été scannées une première fois à « l'état frais » au tomographe, les rondelles de tronc ont été séchées pendant plusieurs jours dans une étuve à 103°C afin de les amener à « l'état anhydre ». Cet état est considéré atteint lorsque la perte de masse, due à la perte d'eau, devient nulle.

Juste avant l'étuvage des rondelles, un comptage de cernes ainsi qu'une mesure de la largeur de cernes ont été effectués sur 4 rayons orthogonaux de toutes les rondelles de tronc. Cette mesure de largeur de cernes a été fait manuellement.

Nous avons donc pour chaque rondelle deux piles d'images correspondant aux deux états d'humidité. Dans chacune de ces piles, une image est sélectionnée automatiquement au milieu de la rondelle. Il y a donc désormais une image par rondelle dans chaque état. L'écorce a été séparée informatiquement à ce moment là par un détourage manuel sous-écorce. Le détourage est une opération informatique consistant à fixer une limite spatiale afin de séparer deux éléments. Ici, il s'agit de séparer l'écorce du reste du bois de tronc. Grâce au logiciel ImageJ, une succession de points permet de délimiter la frontière entre les deux compartiments comme montré sur la Figure 3.8.

Une grille constituée de contours concentriques ayant pour centre la moelle de la rondelle a été calée sur chaque image. Le premier contour est constitué de la limite bois-écorce détourée manuellement, puis les contours suivants sont définis de façon à ce que l'espace entre deux contours (appelé pseudo-cerne) soit en moyenne de 1 cm si on considère

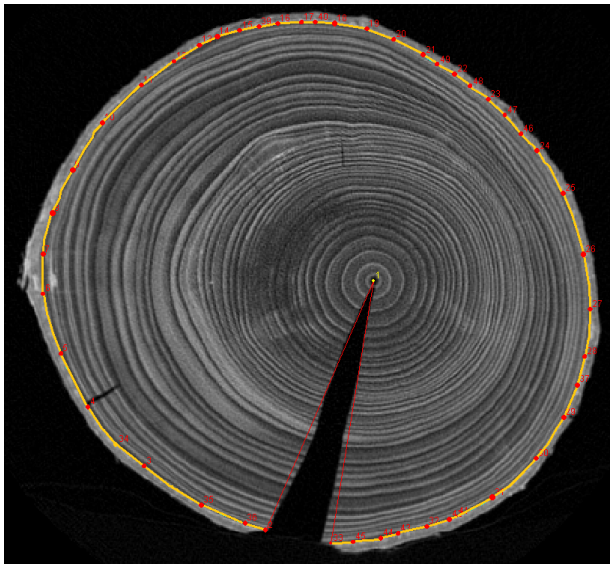


Figure 3.8 – Détourage de l'écorce de *P. abies*. Les points placés par l'opérateur sont en rouge et la limite du détourage est représentée en jaune. Ce qui est à l'intérieur du cercle est considéré comme du bois, ce qui est à l'extérieur est considéré comme de l'écorce.

toute la circonférence de la rondelle. Vers l'extérieur, un contour supplémentaire distant, généralement, de 2 cm du premier contour contient l'écorce qui sera isolée par seuillage sur les valeurs de sa densité par rapport à la densité de l'air environnant. Les lignes de la grille sont tangentes aux contours et les colonnes (en forme de triangle) suivent la direction radiale (Figure 3.9). Chaque petit élément de la grille est appelé un secteur.

La Figure 3.9 donne un exemple des images scanner d'une rondelle dans les deux états frais et anhydre avec la grille.

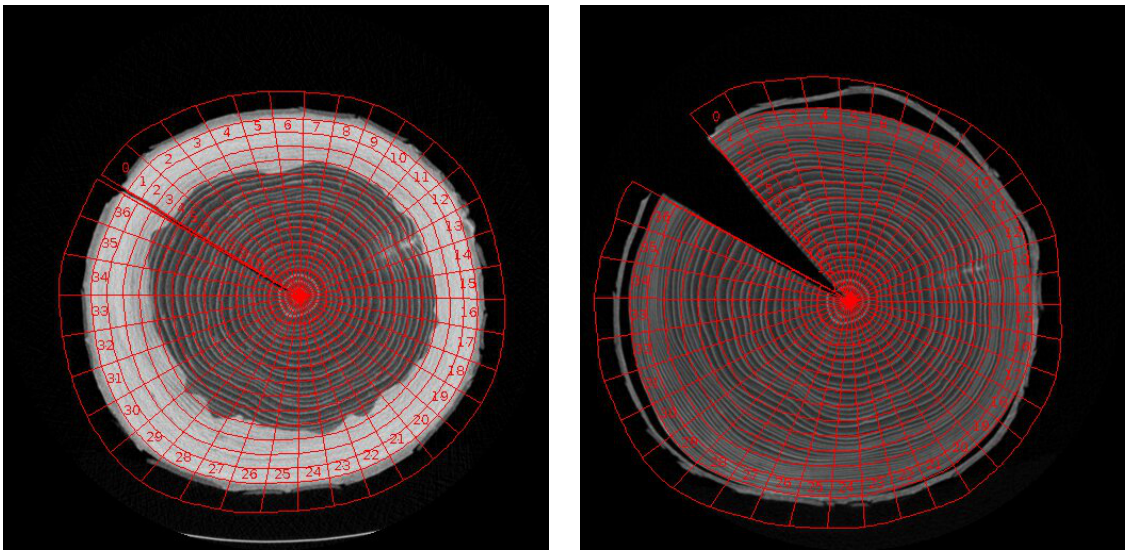


Figure 3.9 – Image scanner d'une rondelle de *P. abies* à l'état frais (à gauche) et à l'état anhydre (à droite).

À partir de cela les masses volumiques fraîches et anhydres ont été calculées en moyennant la masse volumique de chaque secteur. L'infradensité est aussi calculée en utilisant les deux images de la rondelle. Pour plus de détails sur la méthode utilisée, se référer à l'article de Longuetaud et al. (2016). Toute la puissance de cette méthode qui permet d'étudier les variations radiales et tangentielles de la densité sera exploitée après la thèse.

Pour les rondelles de tronc du jeu de données 2, une masse volumique « hors nœuds » a été calculée. Comme expliqué dans la partie 3.3.2, les rondelles de tronc ont été prélevées en évitant les nœuds. Malheureusement, un nœud invisible depuis l'extérieur peut être découvert dans la rondelle lors du passage au tomographe. Afin d'obtenir une masse volumique du bois sans nœud uniquement, les colonnes dont les secteurs contenaient des nœuds ont été retirées manuellement du calcul de masse volumique. Cette opération a été réalisée pour toutes les rondelles contenant des nœuds, sur les images « état frais » et les images « état anhydre ». Par exemple, sur la Figure 3.10 montrant une rondelle anhydre de *P. menziesii*, les secteurs des colonnes 27 et 28 correspondant à la zone jaune ont été retirés.

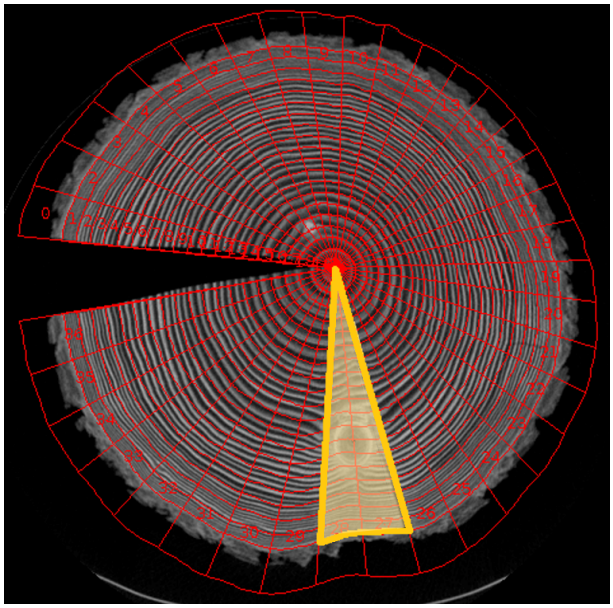


Figure 3.10 – Présence d'un nœud sur une image de rondelle anhydre de *P. menziesii*. La zone coloriée en jaune ne sera pas prise en compte dans le calcul de la masse volumique « hors nœuds ».

3.5.1.2 La masse volumique de l'écorce des échantillons A

Seule l'écorce appartenant aux échantillons A (rondelles de tronc) a été étudiée. Comme expliqué précédemment, il a fallu séparer informatiquement l'écorce du bois de tronc afin de l'étudier indépendamment.

La masse volumique de l'écorce n'est calculée que sur les rondelles à « l'état anhydre », puis la masse volumique anhydre a été convertie en infradensité (voir partie 3.5.4). En effet, le calcul de l'infradensité à partir des images à « l'état anhydre » et à « l'état frais » suppose une bonne correspondance entre les 2 images. Or, trois problèmes surviennent lors du détourage :

- Sur l'image d'une rondelle, la surface de l'écorce est bien plus faible que celle du bois. Il est possible de « perdre » de la matière en décalant la limite vers l'extérieur, réduisant la surface d'écorce. Au contraire, un décalage de la limite vers le centre de la rondelle augmente la surface de l'écorce et intègre du bois dans le calcul, ce qui le biaise. Un décalage de quelques pixels, négligeable pour la surface de bois, risque de représenter une proportion importante de la surface d'écorce.
- Des morceaux d'écorce se détachent parfois lors du séchage des rondelles. Les morceaux peuvent être perdus et ainsi augmenter l'imprécision de mesure entre l'état frais et l'état anhydre en créant un manque de matière. La zone d'écorce considé-

rée n'est plus la même avant et après séchage et cela entraînera des erreurs sur la mesure de sa masse volumique.
- Certaines rondelles n'ont malheureusement pas pu être scannée à l'état frais. Le calcul de l'infradensité de l'écorce du tronc à partir des images à « l'état anhydre » et à « l'état frais » n'a donc pas été possible.

3.5.1.3 Le volume du tronc à partir des échantillons A

Pour chaque arbre, un volume de tronc sur écorce et un volume de tronc sous écorce ont été calculés sur la base d'une somme de troncs de cônes. La mi-hauteur du cône est centrée sur la hauteur d'une rondelle. Ainsi, la hauteur h_{cone} d'un tronc de cône est égale à la somme des deux demi distances $h_1/2$ et $h_2/2$ avec la rondelle au dessus et au dessous de la rondelle considérée (cf Figure 3.11). Les surfaces inférieure et supérieure du tronc de cône sont interpolées à partir de la surface à mi-hauteur du tronc de cône (ligne bleue dans la Figure). Ces surfaces seront sur-écorce pour le volume de tronc sur écorce, et sous écorce pour le volume de tronc sous écorce. Ces volumes sont calculés à partir des images des rondelles de tronc scannées à l'état frais. Le calcul de ces volumes est basé sur la formule présentée dans la section 2.2.6.

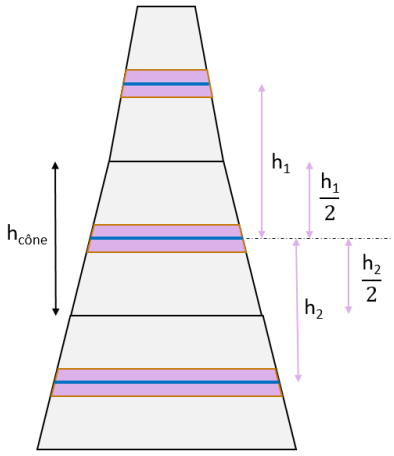


Figure 3.11 – Schéma explicatif du calcul de volume du tronc. Les rondelles sont représentées en rose et le reste du tronc en gris. h_{cone} est la hauteur du tronc de cône et h_1 et h_2 sont respectivement les distances avec les rondelles du dessus et du dessous. Les lignes bleues horizontales correspondent aux mi-hauteurs des rondelles.

Le volume de l'écorce a été obtenu simplement en effectuant la différence du volume de la tige sur écorce avec le volume sous écorce.

3.5.2 Les nœuds : échantillons B

3.5.2.1 La masse volumique des échantillons B

La masse volumique des nœuds est mesurée uniquement sur les billons de tronc contenant des nœuds anhydres (échantillons B) après les avoir séchés dans une étuve à 103°C jusqu'à perte de masse constante. Pour obtenir cette masse volumique, il a fallu mettre en place la méthodologie de détourage des nœuds. Cette méthodologie a été mise en place conjointement avec Rodolphe Bauer, travaillant sur les volumes des compartiments de l'arbre (Bauer et al., 2021).

Deux plug-ins développés au laboratoire pour ImageJ ont été utilisés pour le détourage : « CalDenQB » présenté précédemment et un second nommé « Gourmands » qui

a été développé pour plusieurs fonctionnalités telles que l'étude des gourmands ou des bourgeons (Colin et al., 2010).

Finalement, la méthode « point triple » a été adoptée. Pour la comparaison des méthodes, voir la partie 3.5.2.3.

Le détourage des nœuds est long et fastidieux. Il est ainsi plus simple de détourer les billons de tronc contenant des nœuds à l'état anhydre uniquement puis de convertir cette masse volumique anhydre en infradensité (voir partie 3.5.4 pour plus de détails).

3.5.2.2 Le volume des échantillons B

Le volume des nœuds a été obtenu par détourage avec la méthode décrite au 3.5.2.1. Cependant tous les nœuds n'ayant pas été mesurés pour le jeu de données 2, ces données ne permettent pas de calculer la proportion de nœuds par rapport au volume total de la tige sur écorce. Cette proportion a été déterminée à l'aide des billons de tronc contenant des nœuds du jeu de données 3. En effet, les tiges des arbres ont été scannées intégralement. Tous les nœuds de ces billons ont été détourés.

N'ayant pas d'échantillons similaires pour *P. abies*, nous avons émis l'hypothèse que la proportion de volume de nœud est la même que chez *A. alba*.

Ainsi, la proportion du volume de nœud dans le volume total de la tige sur écorce, notée k, a été estimée à 1% pour *A. alba* et *P. abies* et à 1.3% pour *P. menziesii*. Suivant les arbres, la proportion de nœud mesurée variait entre 0.5 à 1.4% pour *A. alba* et de 0.9 à 1.7 pour *P. menziesii*.

3.5.2.3 Mise au point d'un protocole de mesure des volumes et masse volumique des nœuds

Le jeu de données 1 a été utilisé pour effectuer la mise en place de cette méthode (sauf arbres E9 et X0 qui n'étaient pas encore prélevés à ce moment là). Les méthodes ont été réalisées par trois opérateurs différents.



Figure 3.12 – Billons de tronc contenant des nœuds.

Quatre méthodes de détourage des nœuds ont été mises en place et comparées.

- Méthode « classique »

Il s'agit de la méthode de détourage telle qu'elle était utilisée habituellement, dans laquelle l'opérateur reçoit le moins de contraintes. Aucune instruction n'est donnée pour définir un nœud. L'opérateur est libre de choisir où arrêter le nœud, aussi bien dans la longueur (limite nœud/branche) que dans la largeur (limite nœud/bois de tronc).

La première étape est de marquer la moelle du tronc à l'aide d'un point sur la première image de la rondelle et d'un autre à la fin du billon, sur la dernière image, afin d'indiquer sa position au logiciel. La moelle est de nouveau marquée lorsque le nœud apparaît. Puis toutes les 5 ou 10 images (6,25-12,50 mm), un point est placé de chaque côté du nœud au niveau de la moelle visible du nœud, pour suivre son évolution dans le billon (Figure 3.13). Les désavantages de cette méthode sont son imprécision et sa difficulté à donner des résultats reproductibles.

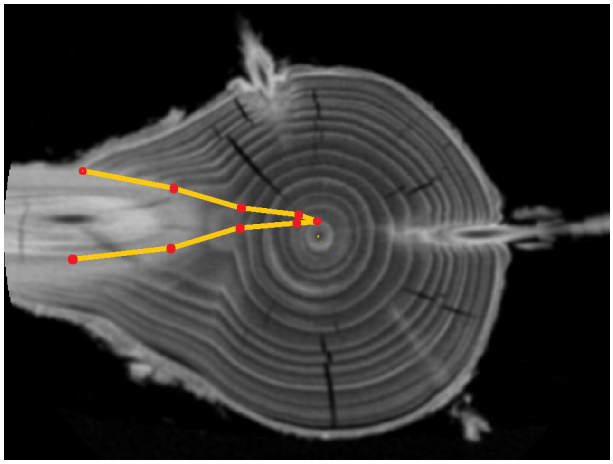


Figure 3.13 – Exemple de la méthode de détourage « classique » sur une rondelle de *P. abies*. Les points rouges représentent les points placés de chaque côté du nœud au fur et à mesure du détourage sur les différentes images de la pile. Les lignes jaunes représentent les limites du nœud.

- Méthode « Canny Edge »

« Canny edge » est un filtre utilisé pour détecter plus facilement des contours (Canny, 1986). Il permet de souligner par une ligne blanche les endroits où la variation de niveau de gris, et donc de masse volumique, est importante. Ainsi sur la Figure 3.14, chaque ligne blanche représente les zones de fortes variations de masse volumique. Cette méthode permet de mieux observer la forme des cernes autour du nœud et de définir plus facilement la limite nœud/bois de tronc (largeur du nœud).

- Méthode « point triple »

Le « point triple » est le point de jonction entre l'écorce, le bois de tronc et le bois du nœud (symbolisé par un point orange sur la Figure 3.15). Le détourage se fait de la même manière que dans la méthode « classique » mais cette fois, le détourage se termine lorsque la moelle du nœud arrive au niveau du point triple. L'avantage de cette méthode est de donner une définition de fin du nœud et donc de résoudre le problème de limite entre le nœud et la branche (longueur du nœud).

- Méthode « rayon »

La méthode « rayon » essaie aussi de fixer une limite de longueur de nœud. Un cercle représentant la rondelle avant toute déformation causée par des branches est tracé (cercle orange sur la Figure 3.16). Le cercle est reporté sur toutes les images. Ensuite, la méthode commence comme un détourage « classique ». Le détourage est arrêté lorsque la moelle du nœud passe par le cercle.

Une fois le détourage effectué, le plug-in « gourmands » permet de calculer le volume du nœud par modélisation de succession de troncs de cônes définis par les différents points

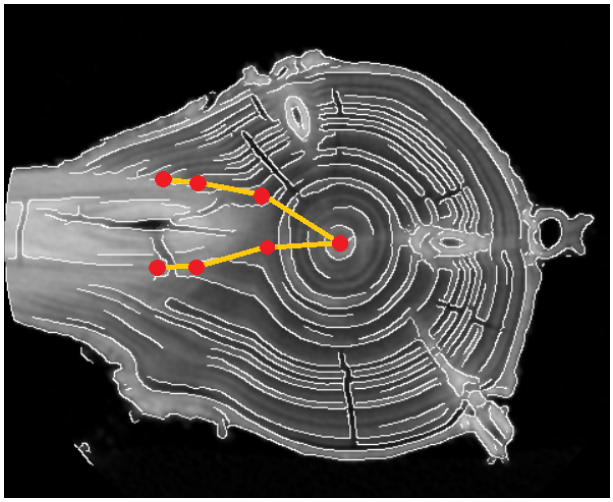


Figure 3.14 – Exemple de détourage avec la méthode « canny edge » sur la même rondelle de *P. abies*.

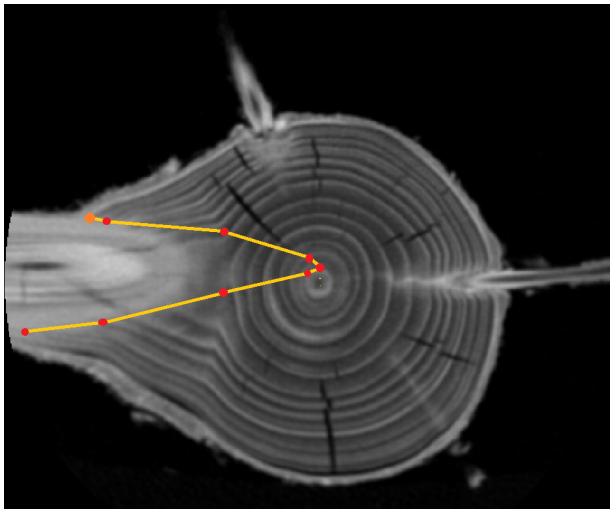


Figure 3.15 – Exemple de détourage avec la méthode « point triple » sur la même rondelle de *P. abies*. Le point triple est représenté par un point orange.

placés autour du nœud ainsi que la masse volumique moyenne du nœud. Cela permet aussi d'étudier la variation de la masse volumique à l'intérieur du nœud dans les directions radiales et tangentielles. Ceci a fait l'objet d'un travail de Master 1 (Agro, 2018).

Puis à l'aide du logiciel Bil3D, il est possible d'obtenir une représentation 3D du nœud défini par le précédent détourage (Figure 3.17).

Le Tableau 3.9 montre les écarts-types de volume pour les nœuds de l'arbre E0 du jeu J1 obtenus avec les différentes méthodes de détourage des nœuds. Ces méthodes ont aussi été appliquées sur les nœuds du hêtre H0 et du tremble T0 (non présenté ici). La méthode « rayon » n'est pas présentée ici, car elle s'est vite avérée non répétable et difficile à réaliser.

La Figure 3.18 montre les différences de détourage, pour une partie des nœuds d'*A. alba* de J2, entre deux opérateurs utilisant la méthode « point triple » sur le diamètre moyen, le volume et la masse volumique anhydre d'un nœud.

D'après le Tableau 3.9, la méthode « canny edge » est la meilleure méthode pour assurer une reproductibilité entre opérateurs. En deuxième position vient la méthode « point triple ». Pourtant, la méthode « point triple » a été adoptée. Un test de Student réalisé afin de comparer les moyennes de masses volumiques anhydres des nœuds entre les deux

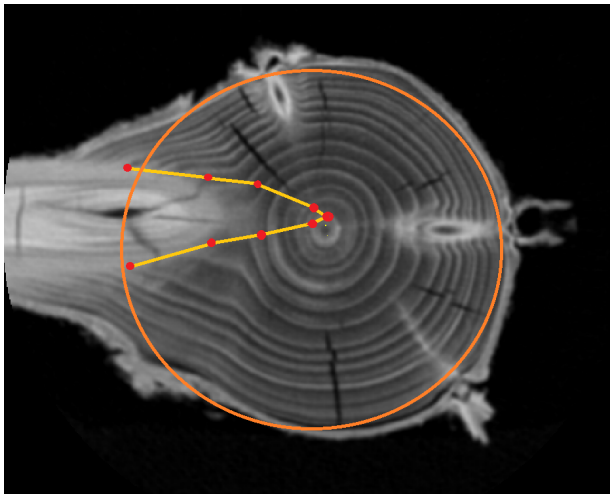


Figure 3.16 – Exemple de détourage avec la méthode « rayon » sur la même rondelle de *P. abies*. Le cercle orange représente l'enveloppe du tronc telle qu'elle serait en l'absence de nœud.

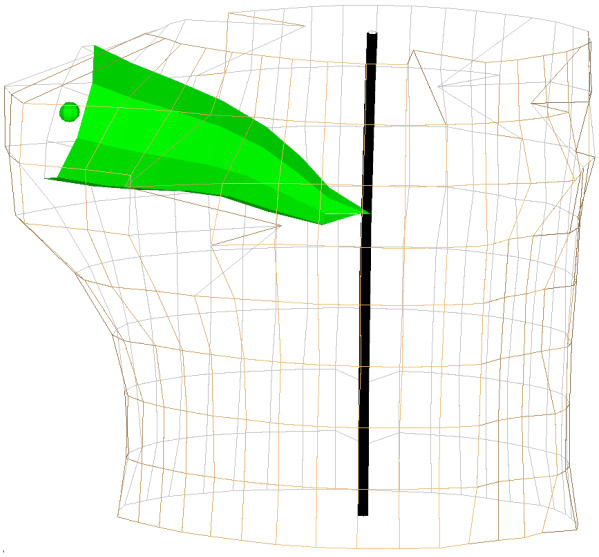


Figure 3.17 – Reconstruction 3D du nœud à l'aide de Bil3D. La ligne noire verticale représente la moelle du tronc. Le nœud est représenté en vert et le billon par la grille marron. La sphère verte matérialise le point central à l'extrémité du nœud.

Tableau 3.9 – Écarts-type du volume des nœuds (mm^2) obtenus avec les trois protocoles testés. Tiré de Bauer (2021).

Méthode	Ecart type (mm^2)						
	E0-2	E0-3	E0-4	E0-8	E0-9	E0-10	Moyenne
« Classique »	5 241	1 241	3 590	7 639	1 210	7 354	4 381
« Canny Edge »	1 442	226	1 115	2 499	912	3 465	1 438
« Point triple »	408	2 714	4 016	2 191	2 439	12 720	4 081

opérateurs pour la méthode « point triple » (Figure 3.18) confirme que les moyennes ne sont pas significativement différentes (p-value $> 0{,}05$). La méthode a été jugée suffisamment répétable (Figure 3.18) et, surtout, présente l'avantage d'inclure dans le nœud une partie de la zone d'insertion de la branche. Or, cette zone d'insertion contient une forte

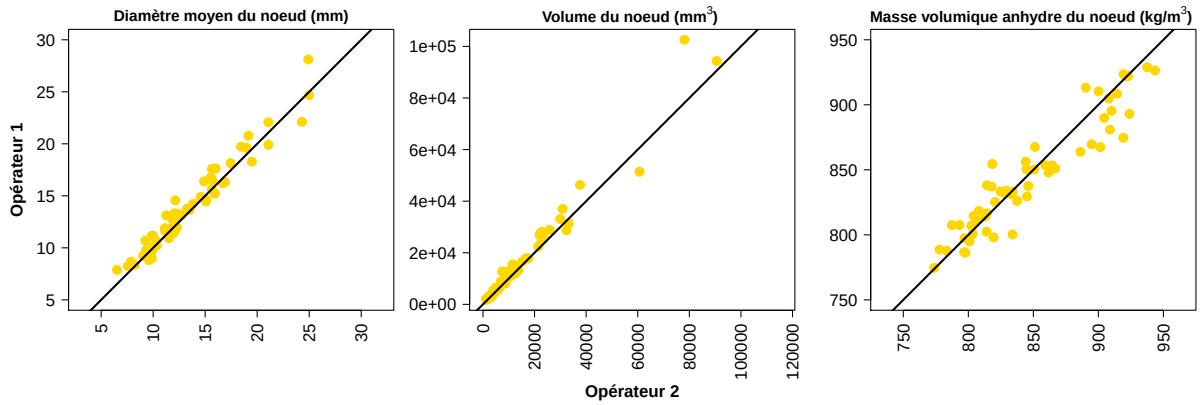


Figure 3.18 – Comparaison du détourage de nœuds entre deux opérateurs avec la méthode « point triple » sur le diamètre moyen, le volume et la masse volumique anhydre du nœud. La droite $y = x$ est représentée en noire pour chaque graphique.

concentration en extractibles (Willför et al., 2005).

De plus, la méthode « canny edge » ne donnait pas de résultats satisfaisant pour les deux feuillus et était difficile à appliquer. En effet, très peu de lignes blanches, soulignant les endroits où la variation de niveau de gris, et donc de masse volumique, est importante étaient présentes, indiquant que la variation de niveau de gris n'était pas détectable.

3.5.3 Les branches : échantillons C et D

3.5.3.1 La masse volumique des échantillons C et D

La masse volumique des tronçons de branches de J2 n'a été mesurée qu'à l'état anhydre. Les tronçons ont aussi été séchés dans une étuve à 103°C jusqu'à stabilisation de la masse. La Figure 3.19 montre un exemple de tronçons de branches.



Figure 3.19 – Échantillons de branches d'un arbre.

Les tronçons sont placés dans des boîtes afin de les scanner par paquets de 10 (Figure 3.20). Comme pour les rondelles de tronc, une image est sélectionnée dans la pile d'images reçue du scanner (voir Figure 3.20). Un détourage automatique est effectué grâce à un seuillage pour séparer chaque branche. La masse volumique de chaque branche (bois + écorce) est ainsi obtenue. Une masse volumique du bois de branche sans écorce a également été obtenue (voir partie 7.3.1) par érosion des images (suppression des pixels du contour).

Cependant, cette mesure est sans doute assez imprécise et dépendante de l'opérateur et il n'a pas été permis de calculer la masse volumique de l'écorce des branches.

La masse volumique des insertions de branches est traitée indépendamment des autres tronçons de branches. Ceci est expliqué dans les parties suivantes (voir parties 3.5.3.2 et 7.3.2).

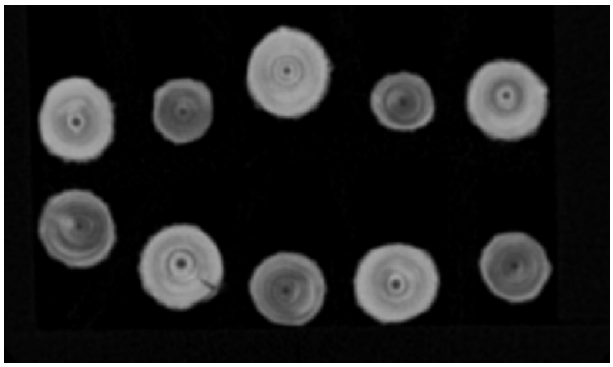


Figure 3.20 – Image scanner des échantillons de branches d'un arbre.

Les branches de J4 ont été entièrement scannées à l'état anhydre.

3.5.3.2 Le volume des échantillons C et D

L'utilisation de facteur d'expansion pour passer d'un volume de tige à un volume aérien total est courante (Pretzsch, 2009). Un facteur d'expansion a été utilisé ici pour calculer le volume ligneux aérien total sur écorce de l'arbre.

Tout d'abord est calculé le volume bois fort tige, correspondant au volume de tige sur écorce dont le diamètre est supérieur à 7 cm. Celui-ci est calculé de la même façon que le volume sur écorce de la section 3.5.1.3, c'est-à-dire en utilisant des troncs de cône.

En parallèle, le facteur d'expansion est calculé grâce aux modèles de Longuetaud et al. (2013) à partir de la hauteur totale de l'arbre et du diamètre à hauteur de poitrine.

Puis en multipliant le volume bois fort tige par le facteur d'expansion, le volume aérien total sur écorce de l'arbre est obtenu. En déduisant de ce dernier le volume de tige sur écorce, on obtient le volume des branches.

Les résultats préliminaires ayant montré que les insertions de branche étaient sensiblement plus denses que les autres tronçons puis que la densité reste plus ou moins constante dans la suite de la branche, le volume des branches a été divisé en deux parties, le volume des insertions de branches, et le reste. Faute d'informations au début de la thèse, la proportion de la zone d'insertion a été fixée à 5% du volume total de la branche. Attention, ici uniquement, lorsqu'il est dit que la zone d'insertion a été fixée à 5 %, il s'agit uniquement du volume total des tronçons d'insertions de branches, soient les six-sept premiers centimètres de chaque branche et non pas du compartiment "insertions de branches" présenté habituellement. Ainsi, le volume des branches hors insertions représente 95% du volume total des branches. Afin d'affiner ce résultat, une étude supplémentaire a été effectuée durant la thèse et sera présentée dans la section résultats (partie 7.3.2).

3.5.4 La conversion des masses volumiques anhydres en infradensités

Le Tableau 3.10 récapitule pour chaque jeu de données quels sont les compartiments qui ont été mesurés.

Tableau 3.10 – Tableau récapitulatif pour chaque jeu de données des compartiments dont la masse volumique a été mesurée. Le symbole √ signifie que le compartiment a été mesuré.

Jeu de données	Essences	Arbre	Tronc (A)	Écorce (A)	Nœuds (B)	Branches (C et D)
JD1	*Picea abies*, *Fagus sylvatica* et *Populus tremula*	E0, H0 et T0	√		√	√
		X0	√	√	√	√
		E9			√	
JD2	*Abies alba*,	24 arbres	√	√	√	√
JD3	*Picea abies* et	59 arbres	√	√		
JD4	*Pseudotsuga menziesii*	6 arbres				√

Comme expliqué précédemment, l'infradensité n'a été calculée directement que pour le bois des rondelles de tronc (échantillons A). Il a fallu convertir la masse volumique anhydre des autres échantillons (B, C, D et l'écorce des échantillons A) en infradensité.

Cette conversion ne concerne que le jeu de données 2, l'écorce des rondelles de tronc du jeu de données 3 et le jeu de données 4. Les nœuds du jeu de données 3 ont été utilisés pour la mesure de volume et non pas pour leur masse volumique.

La formule de conversion de masse volumique régulièrement utilisée est la suivante :

$$ID = D_h \cdot \frac{1 - R_{total} \cdot (1 - \frac{min(h,s)}{s})}{h + 1} \tag{3.1}$$

avec ID l'infradensité (sans unité), h l'humidité (sans unité), D_h la densité à l'humidité h (sans unité), s le point de saturation des fibres (sans unité) et R_{total} le retrait volumétrique total entre s et 0.

Dans notre cas, l'équation devient :

$$ID = D_0 \cdot (1 - R_{total}) \tag{3.2}$$

Ces formules découlent des définitions de l'infradensité et du retrait volumétrique du bois et sont donc mathématiquement justes. Cependant le retrait n'a pas été mesuré et n'est sûrement pas constant. Si le retrait dépend lui-même de la densité, comme c'est probable (Cavalheiro et al., 2016), l'infradensité n'est pas forcément proportionnelle à la masse volumique anhydre. C'est ce qui a été vérifié en analysant la relation entre les deux variables sur les échantillons A de J2 pour lesquelles l'infradensité et la masse volumique anhydre ont été toutes deux mesurées. Le modèle linéaire suivant s'est révélé adapté :

$$ID = \alpha + \beta \cdot D_0 \tag{3.3}$$

avec α l'ordonnée à l'origine, β la pente de la régression et D_0 la masse volumique anhydre.

Il s'agit d'un modèle statistique. Les paramètres ont été ajustés en utilisant les rondelles de tronc du jeu de données 2.

Le Tableau 3.11 donne les valeurs des deux paramètres à appliquer en fonction de l'essence étudiée.

En résumé, la masse volumique anhydre a été mesurée pour chaque échantillon. Chaque masse volumique a été convertie en infradensité grâce à la formule 3.3. Puis une moyenne des infradensités a été calculée pour chaque compartiment de chaque arbre. Il y a donc cinq valeurs d'infradensités par arbre. Enfin, une moyenne pour l'essence est calculée pour chaque compartiment (non pondérée par le volume du compartiment). Il y a finalement cinq infradensités par essence.

Tableau 3.11 – Tableau des valeurs des paramètres pour l'équation 3.3. Les symboles indiquent la significativité : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Essence	α (kg·m^{-3})	β (Sans unité)
Abies alba	38 **	0,790 ***
Picea abies	67 ***	0,710 ***
Pseudotsuga menziesii	- NS	0,879 ***

3.5.4.1 Validité de l'infradensité de l'écorce des échantillons A

Sur quelques échantillons d'écorce, une comparaison a été effectuée entre l'infradensité obtenue par le scanner, l'infradensité convertie depuis la masse volumique anhydre et l'infradensité calculée par la mesure de déplacement d'eau, appelée ici « infradensité Archimède », cette dernière étant la valeur de référence. En effet, le scanner étant calibré pour du bois, et non pas pour l'écorce, il est nécessaire de savoir si la valeur d'infradensité obtenue par le scanner est proche de l'infradensité Archimède, et de même pour la valeur de l'infradensité convertie. Pour cela des morceaux d'écorce de six rondelles de *A. alba* et quatre de *P. abies* ont été prélevées. Les rondelles proviennent d'arbres appartenant à J2. Ces écorces ont été plongées dans l'eau pour les réhumidifier afin d'obtenir l'infradensité Archimède (voir méthode expliquée en partie 2.1.2).

Tandis que le scanner semble majoritairement sous-estimer l'infradensité avec une erreur moyenne de -44,5 kg·m^{-3} (à gauche sur la Figure 3.21), la conversion semble la surestimer avec une erreur moyenne de 61,4 kg·m^{-3} (à droite sur la Figure 3.21).

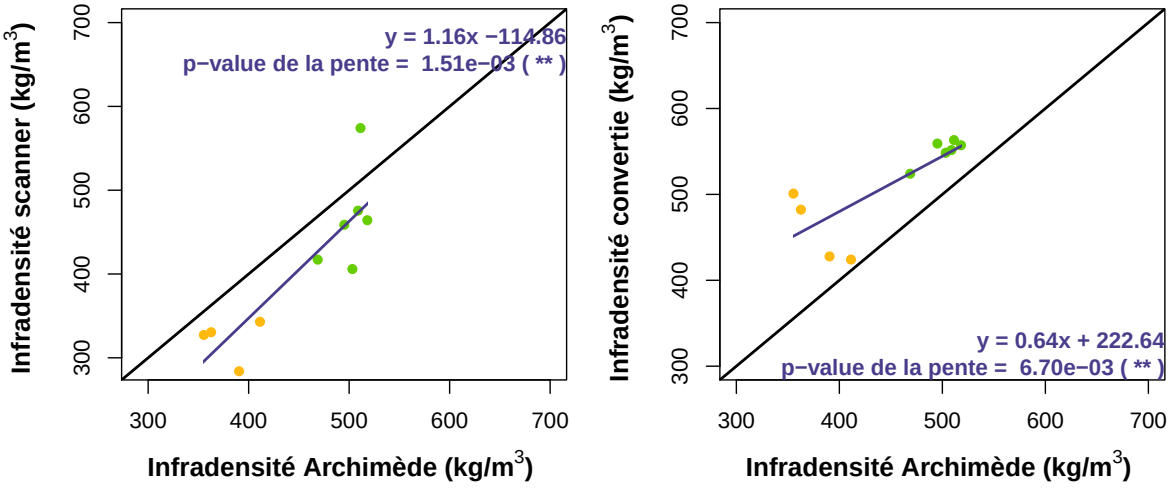


Figure 3.21 – Infradensité de l'écorce mesurée au scanner en fonction de l'infradensité calculée avec Archimède (à gauche) et infradensité de l'écorce convertie en fonction de l'infradensité calculée avec Archimède (à droite). La droite noire est la droite $y = x$. L'écorce de *A. alba* est représentée en vert et l'écorce de *P. abies* est représentée en jaune. Le segment bleu représente la régression linéaire entre les deux variables et les équations sont écrit sur chaque graphique ansi que la p-value de la pente. Les étoiles représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Les résultats montrent que la mesure au scanner semble plus appropriée. Cependant

ce résultat établi sur 10 échantillons seulement n'est pas très probant et proche de la mesure de référence. Il a été décidé d'estimer, malgré tout, l'infradensité de l'écorce par conversion de la masse volumique anhydre pour les raisons expliquées précédemment.

Bien sûr, afin de confirmer ce résultat, d'autres morceaux d'écorces restent à prélever, notamment pour *P. menziesii*.

3.6 Calcul de la biomasse des différents compartiments de l'arbre : le lien entre la masse volumique et le volume des compartiments

La biomasse de chaque compartiment a été calculée pour chaque arbre en multipliant le volume du compartiment par l'infradensité moyenne du compartiment.

Ainsi la biomasse d'un arbre, indice i, a été calculée en effectuant la somme de la biomasse de chaque compartiment, indice c (bois de tronc, écorce, nœuds, insertions de branches et branches hors insertions), de la manière suivante :

$$Biomasse_{1,i} = \sum_{c=1}^{5} ID_{i,c} \times V_{i,c}$$

Puis une seconde estimation de la biomasse a été calculée en utilisant l'infradensité à hauteur de poitrine plutôt que l'infradensité du compartiment :

$$Biomasse_{2,i} = \sum_{c=1}^{5} ID_{130,i} \times V_{i,c}$$

Enfin, une différence relative de biomasse a été calculée entre les deux précédentes biomasses afin de pouvoir mesurer l'impact de l'utilisation de l'infradensité à hauteur de poitrine :

$$\Delta Biomasse_i^{rel} = \frac{Biomasse_{2,i} - Biomasse_{1,i}}{Biomasse_{1,i}} \times 100$$

Tous les détails de ce calcul sont présentés dans l'article Billard et al. (2020).

CHAPITRE 4

L'infradensité moyenne des compartiments aériens de l'arbre et l'estimation de la biomasse

Cette partie fait référence à l'article « Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components » publié aux *Annals of Forest Sciences* (Billard et al., 2020). Les mesures utilisées proviennent des arbres du jeu de données 2. L'ensemble des données concernant les nœuds de *P. menziesii* sont disponibles depuis la publication de l'article. Les graphiques et tableaux suivants ont été mis à jour afin de prendre en compte ces données supplémentaires. Une copie de l'article se trouve en Annexe A.1.

4.1 Intérêts de cette recherche

Avant d'analyser la variation de l'infradensité au sein des compartiments, il est important de connaître la variation de l'infradensité entre les compartiments de l'arbre (tronc, écorce, nœuds et branches). Cette étude a pour objectif d'affirmer ou infirmer les résultats trouvés dans la littérature, ainsi qu'obtenir une vision d'ensemble de la variation de l'infradensité dans l'arbre. En effet, comme présenté dans l'état de l'art, il a été montré que l'infradensité varie entre les différents compartiments de l'arbre (Miles et Smith, 2009 ; Boutelje, 1966 ; McKimmy et Ching, 1968) mais peu d'études ont regardé la variation sur l'ensemble des compartiments aériens (Le Bienfaiteur Takougoum et al., 2018).

La finalité de ces mesures est d'utiliser l'infradensité moyenne propre à chaque compartiment afin de calculer la biomasse des arbres, de la comparer avec un calcul « classique » utilisant l'infradensité à hauteur de poitrine pour tous les compartiments et d'évaluer les différences entre ces deux méthodes puis de déterminer quels sont les compartiments a étudier plus finement en priorité.

4.2 Masse volumique et proportion de volume et biomasse des compartiments

Les résultats de cette étude ont montré que quelle que soit l'essence, les infradensités des compartiments écorce, insertions de branches, branches hors insertions et nœuds sont supérieures à celle du bois de tronc (Figure 4.1 et Tableau 4.1). En classant les compartiments selon une infradensité décroissante, on obtient l'ordre suivant : nœuds, insertions de branches, branches hors insertions, écorce et bois de tronc « hors nœuds ». Concernant les nœuds de *P. menziesii*, après actualisation avec les données supplémentaires, la moyenne est inférieure de 6 $kg{\cdot}m^{-3}$ par rapport à celle présentée dans l'article.

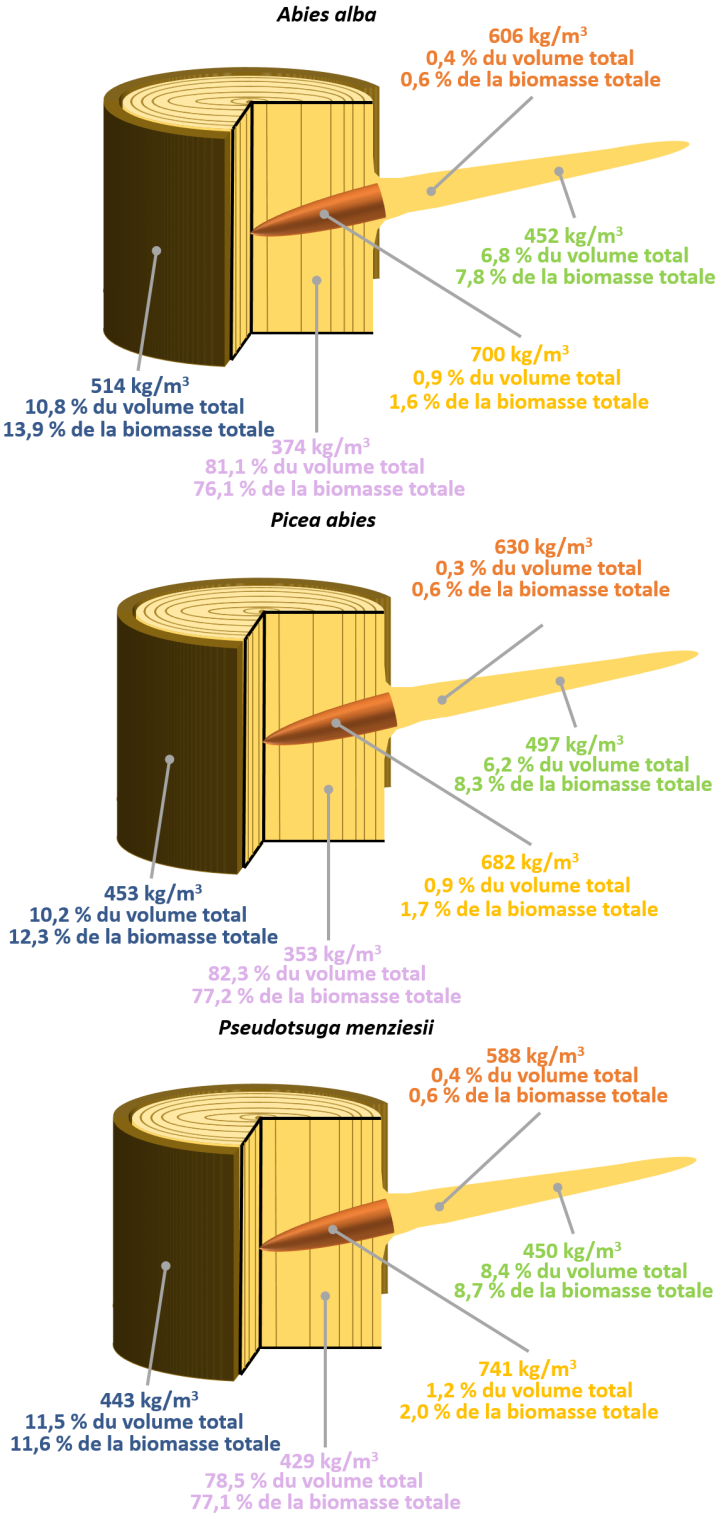


Figure 4.1 – Infradensité moyenne, volume et biomasse de chaque compartiment pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*. Le bois de tronc sans nœuds est représenté en violet, l'écorce en bleu, les nœuds en jaune, lesb insertions de branches en orange et les branches hors insertions en vert.

Tableau 4.1 – Tableau récapitulant l'infradensité de chaque compartiment pour chaque essence, ainsi que la proportion du volume du compartiment par rapport au volume total de l'arbre et la proportion de biomasse du compartiment par rapport à la biomasse totale de l'arbre « Troncs sans nœuds » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions.

Essence	Compartiment	Nombre d'échantillons	*ID* moyenne ($kg \cdot m^{-3}$)	Erreur standard	Volume (%)	Biomasse (%)
Abies alba	Troncs à 1,30 mètre	8	407	23	-	-
	Troncs sans nœuds	8	374	16	81,1	76,1
	Écorces	8	514	19	10,8	13,9
	Nœuds	8	700	18	0,9	1,6
	Insertions	8	606	41	0,4	0,6
	BSI	8	452	28	6,8	7,8
	Total aérien		398	-	100,0	100,0
Picea abies	Troncs à 1,30 mètre	8	356	18	-	-
	Troncs sans nœuds	8	353	15	82,3	77,2
	Écorces	8	453	48	10,2	12,3
	Nœuds	8	682	10	0,9	1,7
	Insertions	8	630	30	0,3	0,6
	BSI	8	497	27	6,2	8,3
	Total aérien		376	-	100,0	100,0
Pseudotsuga menziesii	Troncs à 1,30 mètre	8	453	47	-	-
	Troncs sans nœuds	8	429	37	78,5	77,1
	Écorces	8	443	38	11,5	11,6
	Nœuds	5	741	37	1,2	2
	Insertions	8	588	62	0,4	0,6
	BSI	8	450	19	8,4	8,7
	Total aérien		437	-	100,0	100,0

4.3 Relation entre l'infradensité d'un élément et le diamètre de l'élément

La relation infradensité-diamètre de l'élément a été étudiée. D'après la Figure 4.2 et le Tableau 4.2, l'infradensité augmente avec le diamètre de l'élément pour tous les compartiments de *A. alba*, de même pour les nœuds et branches de *P. abies* et les insertions de branches uniquement de *P. menziesii*. Au contraire, l'infradensité diminue pour le tronc de *P. abies* et l'écorce de *P. menziesii*. Les pentes sont non significatives pour les autres compartiments.

Tableau 4.2 – Coefficient de corrélation r (test de Pearson) entre l'infradensité de chaque échantillon de chaque compartiment de l'arbre en fonction de son diamètre pour chaque essence (pour l'écorce, il s'agit du diamètre de la rondelle de tronc, pour les nœuds, du diamètre à l'insertion) « Troncs » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions. Les étoiles indiquent la significativité de r : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Essence	Troncs	Écorces	Nœuds	Insertions	BSI
Abies alba	0.35 ***	0.68 ***	0.41 ***	0.72 ***	0.73 ***
Picea abies	-0.49 ***	-0.03 NS	0.21 ***	0.67 ***	0.59 ***
Pseudotsuga menziesii	0.07 NS	-0.33 ***	-0.03 NS	0.32 ***	0.03 NS

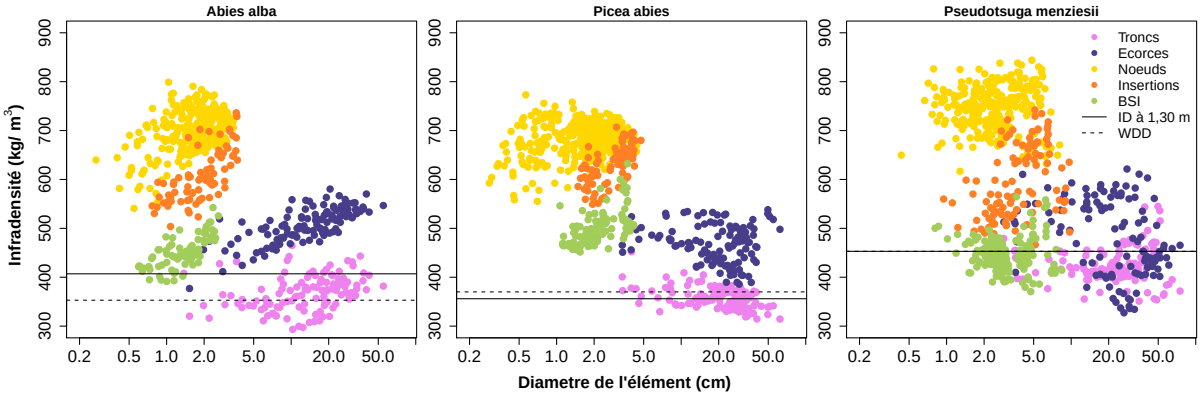


Figure 4.2 – Infradensité de chaque échantillon de chaque compartiment de l'arbre en fonction de son diamètre pour chaque essence (pour l'écorce, il s'agit du diamètre de la rondelle de tronc, pour les nœuds, du diamètre à l'insertion). Le bois de tronc sans nœuds (troncs) est représenté en violet, l'écorce en bleu, les nœuds en jaune, les insertions de branches (insertions) en orange et les branches hors insertions (BSI) en vert. La ligne continue horizontale représente l'infradensité moyenne de l'essence mesurée à 1,30 mètre pour les arbres de cette étude, tandis que la ligne discontinue représente la valeur, pour l'essence, donnée par la Global Wood Density Database.

4.4 Relation entre l'infradensité moyenne d'un compartiment et le diamètre de l'arbre

La Figure 4.3 représente l'infradensité moyenne de chaque arbre pour chacun des compartiments en fonction du diamètre des arbres à hauteur de poitrine. Un coefficient de corrélation a été calculé pour chaque relation grâce au test de Pearson (Tableau 4.3). Ces résultats montrent que l'infradensité des compartiments augmente avec le diamètre à 1,30 mètre seulement pour l'écorce, les insertions de branches et les branches hors insertions de *A. alba*.

Tableau 4.3 – Coefficient de corrélation r (test de Pearson) entre l'infradensité moyenne du compartiment et le diamètre de l'arbre à 1,30 mètre pour chaque arbre de chaque essence où « Troncs » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions. Les étoiles indiquent la significativité de r : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Essence	Troncs	Écorces	Nœuds	Insertions	BSI
Abies alba	0.21	0.90	0.45	0.86	0.87
	NS	**	NS	**	**
Picea abies	-0.48	0.18	-0.05	0.53	0.47
	NS	NS	NS	NS	NS
Pseudotsuga menziesii	-0.04	0.64	-0.32	0.55	-0.22
	NS	NS	NS	NS	NS

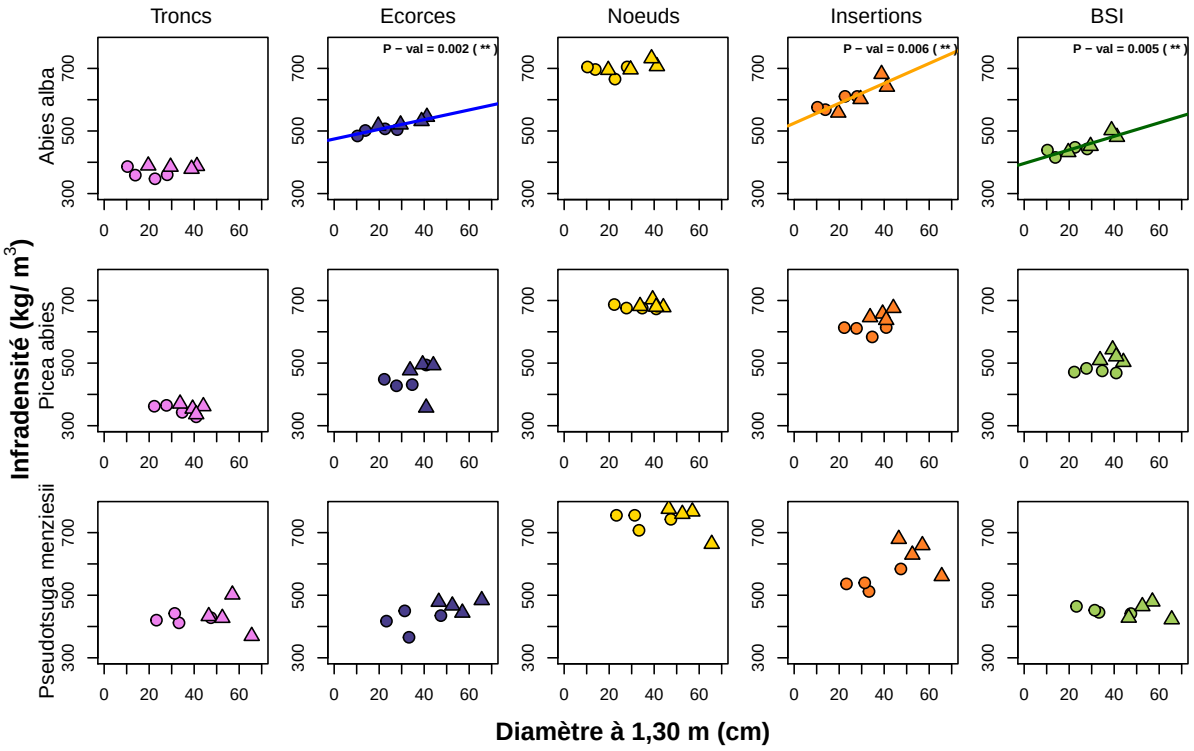


Figure 4.3 – Relation entre l'infradensité moyenne du compartiment et le diamètre de l'arbre à 1,30 mètre pour chaque arbre de chaque modalité : modalité « témoins » (cercles) et modalité « forte » (triangles). « Troncs » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions. La droite de régression et la p-value de la pente sont indiquées sur les graphiques lorsqu'elle est significative. Les étoiles indiquent la significativité de la p-value : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

4.5 Relation entre l'infradensité moyenne d'un compartiment et l'intensité d'éclaircie

Le jeu de données a permis d'étudier l'impact potentiel de l'intensité d'éclaircie sur l'infradensité de l'arbre. D'après le test de Student non apparié (Tableau 4.4), l'intensité d'éclaircie ne semble pas influencer l'infradensité des compartiments de l'arbre à l'exception de l'écorce de *A. alba*, les insertions de branches et branches hors insertions de *P. abies* et les insertions de branches de *P. menziesii*. Pour ces quatre compartiments, l'infradensité est plus élevée pour l'intensité d'éclaircie forte.

Tableau 4.4 – Test de Student pour les infradensités de chaque compartiment entre les deux modalités d'éclaircies : infradensité moyenne pour l'intensité d'éclaircie forte à gauche et infradensité moyenne des témoins à droite où « Troncs » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions. Les étoiles indiquent la significativité du t-test : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Essence	Troncs à 1,30 mètre	Troncs	Écorces	Nœuds	Insertions	BSI
Abies alba	410.99 ; 402.23 NS	385.43 ; 363.19 NS	528.52 ; 499.21 *	707.6 ; 692.87 NS	620.87 ; 591.21 NS	466.88 ; 436.16 NS
Picea abies	355.04 ; 356.77 NS	355.75 ; 349.59 NS	455.77 ; 450.22 NS	685.97 ; 677.97 NS	654.49 ; 605.4 **	519.45 ; 474.5 *
Pseudotsuga menziesii	467.54 ; 438.75 NS	432.9 ; 425.47 NS	468.36 ; 416.87 NS	741.55 ; 740.13 NS	632.34 ; 542.9 *	448.73 ; 450.74 NS

4.6 Estimation de la biomasse

Enfin, des calculs de biomasses ont été effectués en comparant la biomasse calculée avec l'infradensité moyenne à 1,30 mètre pour chaque arbre et celle calculée avec l'infradensité moyenne de chaque compartiment (Figure 4.4). Les résultats montrent que, généralement, la biomasse est sous-estimée pour les différents compartiments, à l'exception du bois de tronc de *A. alba* et *P. menziesii* pour lesquels la biomasse est sur-estimée. Enfin, pour le bois de tronc de *P. abies*, l'écorce et les branches hors insertions de *P. menziesii* ainsi que la biomasse totale de *A. alba*, la différence n'est pas significative.

Ces différences sont à prendre en considération puisque l'utilisation de l'infradensité à hauteur de poitrine entraîne une surestimation de 3,6 % de la biomasse totale aérienne pour *P. menziesii* et une sous-estimation de 5,3 % pour *P. abies*. À l'échelle de la ressource forestière, l'impact sera important.

À l'échelle du compartiment, ces différences peuvent aller jusqu'à 47,8 % pour les nœuds de *P. abies*.

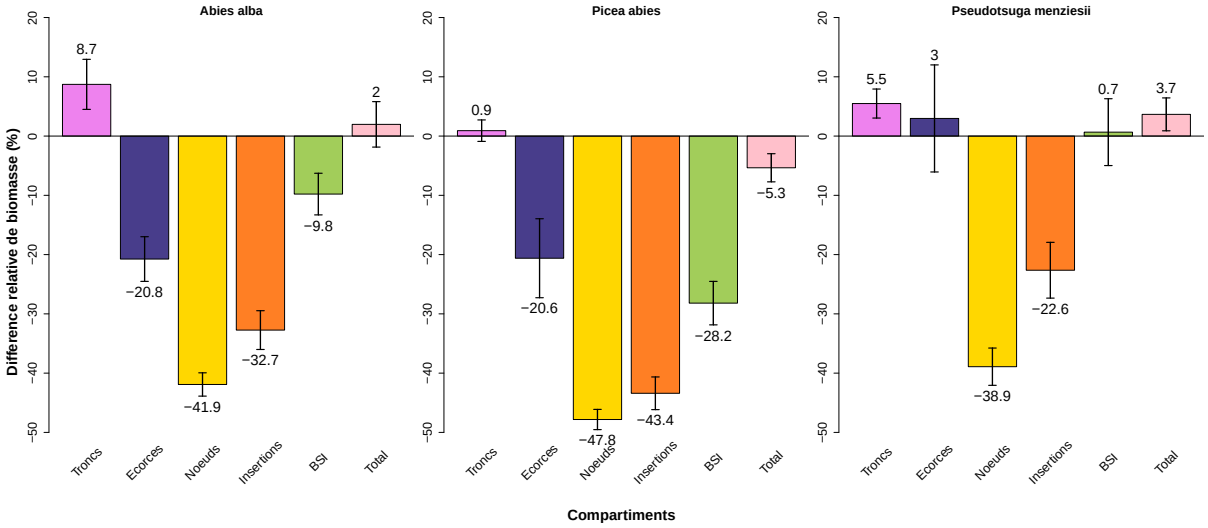


Figure 4.4 – Différence relative moyenne de biomasse entre la biomasse calculée avec l'infradensité à 1,30 mètre et la biomasse calculée avec les infradensités moyennes de chaque compartiment rapporté à cette dernière. « Troncs » signifie bois de troncs hors nœuds, « Insertions » signifie insertions de branches et « BSI » signifie branches hors insertions.

4.7 Discussion

Les résultats trouvés sont majoritairement cohérents avec ceux trouvés dans la littérature. En effet, comme précisé dans le chapitre 2 de cette thèse, les infradensités des différents compartiments sont généralement plus élevées que celle du tronc.

Les différences d'infradensités entre les compartiments devraient s'expliquer par les différences d'anatomie, notamment pour l'écorce, les quantités de minéraux, les taux d'extractibles, les largeurs de cernes et enfin le bois de réaction.

Mais l'infradensité ne varie pas qu'entre les compartiments, mais aussi au sein des compartiments. Les variations trouvées sont en accord avec la littérature, notamment pour la variation verticale, avec une diminution de la masse volumique du bois de tronc, des nœuds et des branches du bas vers le haut de l'arbre pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii* avec une exception pour le bois de tronc de *P. abies* qui augmente avec la hauteur (Lehtonen, 1978 ; Gartner, 2002 ; Dibdiakova et Vadla, 2012 ; Longuetaud et al., 2017).

Au contraire, les résultats sont en opposition avec la littérature pour la variation de la masse volumique des nœuds en fonction de leur diamètre moyen, c'est-à-dire qu'il a été trouvé ici une augmentation de la masse volumique avec l'augmentation du diamètre du nœud et le résultat opposé dans la littérature (Lehtonen, 1978). Comme précédemment, ces variations peuvent s'expliquer par les variations des facteurs tels que les taux d'extractibles, les largeurs de cernes ou encore le bois de réaction. Ces résultats valident les hypothèses H1 et H2.

Le jeu de donnée a aussi permis d'étudier les différences d'infradensités entre intensités d'éclaircies. Aucune différence n'a été trouvée, sauf pour *A. alba*. Pour ce dernier, ces différences peuvent s'expliquer potentiellement par la quantité de bois juvénile variant entre modalités et par une plus grande facilité d'accès aux ressources pour les arbres fortement éclaircis. Ces résultats invalident l'hypothèse H3.

Il a été montré dans cet article que la biomasse est largement sous-estimée en utilisant l'infradensité moyenne à 1,30 mètre. Il est tout de même important de noter que, malgré des différences de biomasses importantes pour les compartiments tels que les nœuds ou les insertions de branches, les conséquences sur la biomasse aérienne totale sont assez faibles car ces compartiments ne représentent qu'un faible volume de l'arbre. Cependant, même si ce sont surtout les « grands » compartiments tels que les troncs et les branches hors insertions qui vont impacter la comptabilité carbone ou la biomasse disponible, les « petits » compartiments tels que l'écorce ou les nœuds ne doivent pas être négligés, car ils représentent un potentiel économique très important pour la filière chimie du bois. Ces résultats valident l'hypothèse H4.

Ces résultats sont nouveaux et originaux. Il s'agit de la première étude qui s'intéresse aussi intensivement aux différents compartiments de l'arbre. Cette richesse a permis de comparer de façon fine les différences entre compartiments. En revanche, il faut bien être conscient du faible nombre d'arbres qui ont été prélevés. Ceci a un impact direct sur la significativité des tests statistiques effectués. La prochaine étape permettant de confirmer ces résultats serait de prélever un nombre d'arbres bien plus importants pour ces trois essences.

La relation de conversion de masse volumique anhydre vers l'infradensité peut être critiquée puisqu'elle a été calibrée sur des échantillons de tronc et est appliquée ici pour les différents compartiments de l'arbre. La question se pose notamment pour l'écorce dont l'anatomie est très différente.

De même, le volume d'écorce a été mesuré avec une grande précision à l'aide du tomographe. Une mesure effectuée sur le terrain, au ruban ou à la jauge à écorce serait certainement moins précise. De plus elle conduirait probablement à surestimer le volume d'écorce, notamment dans le cas le cas d'écorce fortement « crevassée » tels qu'on en trouve à la base du tronc des vieux Douglas, la différence de volume peut se faire ressentir. Il faudrait prendre en compte ces variations à travers un volume apparent ou une masse volumique apparente.

Une discussion plus détaillée de ces résultats est présentée dans l'article en Annexe A.1.

La masse volumique globale des compartiments a été étudiéE, une analyse plus pousséE de la variation de la masse volumique au sein de ces compartiments est nécessaire. Le prochain chapitre s'intéressera donc au bois de tronc.

CHAPITRE 5

Variations de l'infradensité du tronc

Cette partie fait référence à l'article « Vertical variations in wood basic density for two softwood species » publié à *European Journal of Forest Research* (Billard et al., 2021). Les mesures utilisées proviennent des arbres des jeux de données 2 et 3. Une copie de l'article est présentée en Annexe B.1. Les résultats de *P. abies* n'avaient pas été inclus dans l'article à la demande d'un relecteur, ils ont été ajoutés à ce rapport.

5.1 Intérêts de cette recherche

Après avoir analysé la variabilité de l'infradensité entre compartiments, il est temps de s'intéresser à la variation intra-compartiment. Le tronc est le premier compartiment à être étudié, car malgré une littérature plus abondante sur ce compartiment que sur les autres (écorce, nœuds et branches), la variation verticale a été peu étudiée, la plupart des études sont basées sur des mesures à hauteur de poitrine. De plus, le volume de ce compartiment représente, en moyenne, les 3/4 du volume total pour les trois essences résineuses étudiées comme montré dans le chapitre précédent, il semble donc logique de se pencher tout d'abord sur ce compartiment.

Connaître la variation de l'infradensité dans le tronc avec la hauteur est utile pour l'industrie du bois. En effet, si l'infradensité moyenne calculée précédemment est largement suffisante pour des questions de comptabilité carbone ou de biomasse elle ne suffit plus lorsque l'arbre est abattu et que l'on cherche à évaluer la qualité des différents billons qui en sont issus. Une connaissance plus fine des variations de l'infradensité permettra, par exemple, de prédire l'infradensité moyenne par billon et d'affiner la connaissance sur les propriétés mécaniques ou autres de ces billons.

Le projet « TreeTrace » [1] étudie la possibilité de mettre en place un suivi du bois, de l'arbre sur pied jusqu'à la planche. Avec ce type d'identification, il est alors possible de connaître l'origine d'une planche, c'est-à-dire de savoir de quel arbre elle a été prélevée. En combinant ces informations avec des informations d'infradensités, il est possible de connaître *in-fine* les propriétés du bois avec une grande précision.

Ainsi, au-delà d'identifier les facteurs qui peuvent influencer la variation de l'infradensité le long du tronc, l'étude de l'infradensité du tronc est aussi une question de qualité du bois.

1. `https://anr.fr/Projet-ANR-17-CE10-0016`

Tableau 5.1 – Tableau des valeurs des paramètres pour l'équation reliant l'infradensité des rondelles de tronc et la densité anhydre des rondelles de tronc pour chaque essence.

Essence	Nombre de rondelles	β	α (kg·m^{-3})	R^2
Abies alba	459	0,97	-43,63	0,87
Picea abies	120	0,71	68,51	0,88
Pseudotsuga menziesii	503	0,86	-1,5	0,86

Tableau 5.2 – Tableau de comparaison entre l'infradensité moyenne à hauteur de poitrine et l'infradensité moyenne du bois de tronc. Les symboles indiquent la significativité de la différence (utilisation d'un t-test apparié) : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Essence	Nombre d'arbres	ID moyenne à hauteur de poitrine (kg·m^{-3})	ID moyenne du bois de tronc (kg·m^{-3})	Différence entre l'ID à hauteur de poitrine et la moyenne de l'ID du bois de tronc (kg·m^{-3})	Significativité de la différence
Abies alba	37	378,80	358,24	20,56	***
Picea abies	8	355,90	354,80	1,10	NS
Pseudotsuga menziesii	36	445,74	423,03	21,45	***

5.2 Relation entre l'infradensité et la densité anhydre pour le tronc

Comme expliqué précédemment, afin d'étudier le tronc, les jeux de données 2 et 3 ont été mélangés. Le Tableau 5.1 présente les équations de régression entre l'infradensité et la densité anhydre moyennes de la forme $ID = \alpha + \beta \dot{D}_0$, avec ID l'infradensité et D_0 la densité anhydre, ainsi que les coefficients de détermination R^2 par essence. Les coefficients de détermination, tous supérieurs à 0,85, montrent que la corrélation entre les deux variables est forte, ce qui conforte le choix de la méthode de conversion. Les résultats sont légèrement différents de ceux présentés dans le chapitre précédent. Ceci s'explique par le fait que les résultats du chapitre précédent étaient basés uniquement sur J2.

5.3 Infradensité à hauteur de poitrine et infradensité moyenne du tronc

Tout d'abord, une comparaison a été effectuée entre l'infradensité à hauteur de poitrine et l'infradensité moyenne du bois de tronc (Figure 5.1) et un test de student apparié a été appliqué sur ces données (Tableau 5.2). Ce travail est la continuité de celui présenté dans l'article de Longuetaud et al. (2017) qui analysait cette relation sur le jeu de données 3 seulement.

Les résultats montrent que l'infradensité moyenne du bois de tronc est significativement différente de l'infradensité à hauteur de poitrine pour *A. alba* et *P. menziesii* avec une différence de l'ordre de 20 kg·m^{-3}. L'infradensité à hauteur de poitrine est généralement plus forte que celle du bois de tronc.

Les résultats sont les mêmes quel que soit le jeu de données utilisé (J2 exclusivement, J3 exclusivement ou J2+J3)

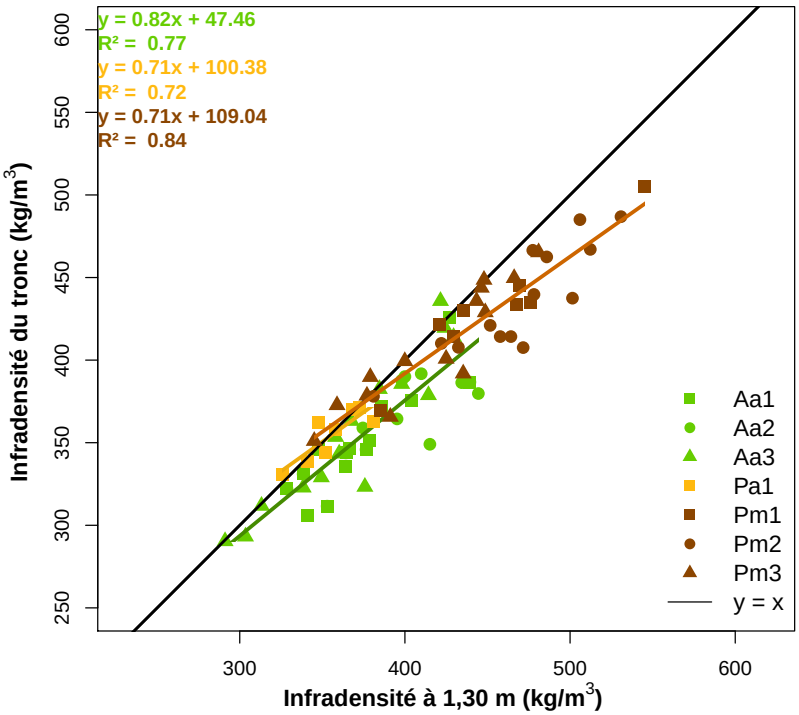


Figure 5.1 – Infradensité moyenne du tronc en fonction de l'infradensité à 1,30 mètre pour chaque essence et chaque forêt. La droite noire est la droite $y = x$. La droite verte est la régression linéaire d'*A. alba*, la jaune pour *P. abies* et la marron pour *P. menziesii*. Les équations des régressions et les coefficients de détermination sont notés en haut à gauche du graphique dans la même couleur que les points.

5.4 Lien entre l'infradensité, la largeur de cernes et l'âge cambial

Au vu des résultats de la Figure 5.2, il y a bien une diminution de l'infradensité lorsque la largeur de cerne augmente et une tendance à l'augmentation avec l'âge du cerne pour *Abies alba* et *Pseudotsuga menziesii* et une diminution pour *Picea abies*. Pourtant, le niveau des corrélations est très faible entre l'infradensité d'une rondelle et les deux variables étudiées que sont la largeur de cernes moyenne et l'âge moyen des rondelles de tronc. Les R^2 respectifs sont de 0,08 et 0,12 pour *P. abies*. Des résultats similaires ont été trouvés pour les deux autres essences.

5.5 Les variations de l'infradensité le long du tronc

Pour *P. menziesii* et *A. alba*, l'infradensité diminue généralement avec la hauteur, avec parfois une augmentation en haut de l'arbre pour *A. alba* tandis que pour *P. abies*, il a été remarqué que l'infradensité augmente avec la hauteur (Figure B.2 de l'Annexe B.2, page 188 et Annexe B.3, page 190).

Les résultats montrent que pour *A. alba*, la variation verticale est plus importante pour les arbres provenant des modalités témoins que des modalités à éclaircies fortes.

Pour *P. menziesii*, le contraire a été trouvé. La variation verticale est plus importante pour les modalités à éclaircies fortes que pour les témoins. Cette fois, l'infradensité est

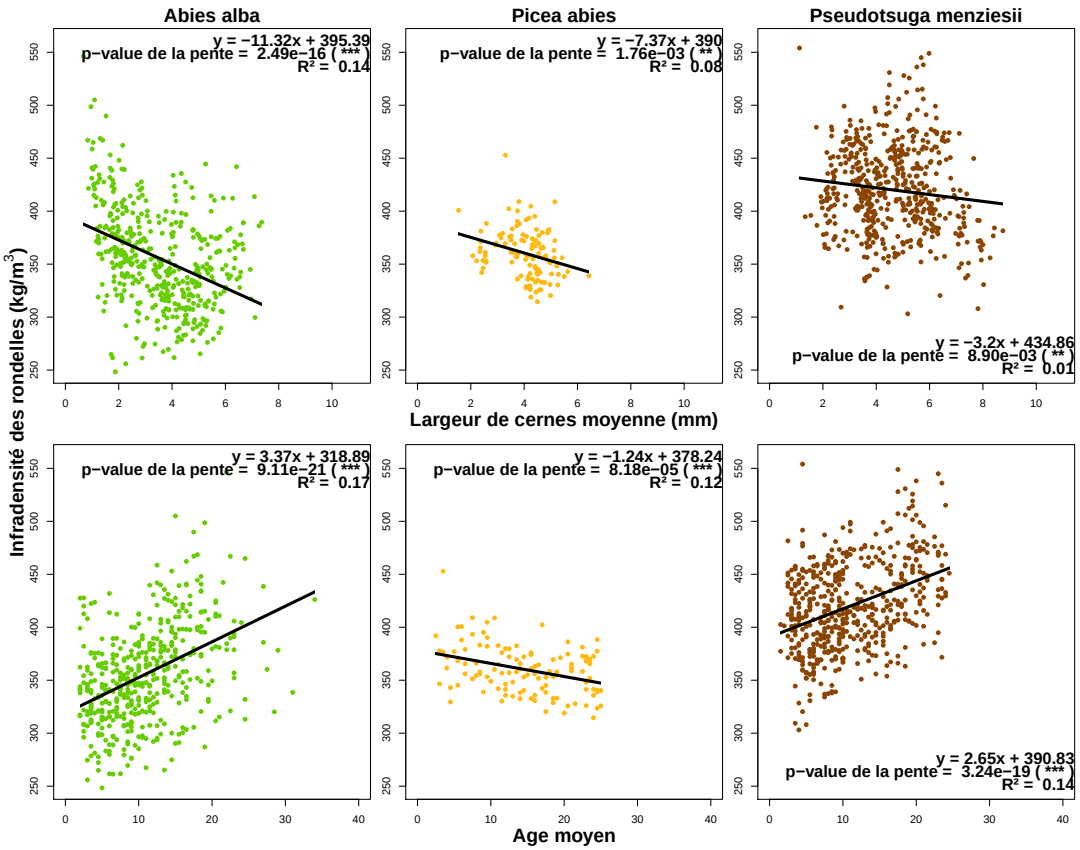


Figure 5.2 – Infradensité des rondelles de tronc en fonction de la largeur de cernes moyenne (à gauche) et de l'âge moyen (à droite) pour *Picea abies*. La droite noire est la régression linéaire. Les équations des régressions, les p-value des pentes et les coefficients de détermination sont notées à droite des graphiques.

plus élevée dans le bas des arbres des modalités à éclaircies fortes que ceux des témoins. En revanche, cette observation n'est pas applicable à la forêt de Quartier (Pm3) dont les arbres sont les plus jeunes (20 ans) et pour lesquels la variation verticale d'infradensité est assez faible.

Afin de modéliser cette variation et d'essayer de la comprendre, deux modèles de forme bi-exponentielle ont été développés. L'un utilise l'infradensité à hauteur de poitrine comme entrée tandis que l'autre ne l'utilise pas. L'intérêt du premier modèle est d'être plus précis pour le bas de l'arbre en forçant le modèle à passer par l'infradensité à hauteur de poitrine, ce qui suppose de la mesurer par exemple avec une carotte de sondage. Le second modèle est plus général et peut donc être utilisé plus facilement, car il ne contient que des variables dendrométriques. Les deux modèles ont été créés pour les deux essences *A. alba* et *P. menziesii* (soit quatre modèles au total). Ces quatre modèles ont été recalibrés pour *P. abies* car le peu d'arbres disponibles ne permettait pas de construire un modèle propre à cette essence.

Il en ressort que chaque essence a un comportement différent et qu'il n'y a pas de sens de variation unique pour les trois essences.

Les Figures 5.3, 5.4 et 5.5 montrent que les modèles arrivent à bien représenter la variabilité dans le bas de l'arbre, mais fonctionnent moins bien vers le haut de l'arbre. Pour plus dinformations, se réferer à l'article en Annexe B.1.

Les Tableaux 5.3 et 5.4 permettent de comparer les modèles développés ici et les modèles de la littérature.

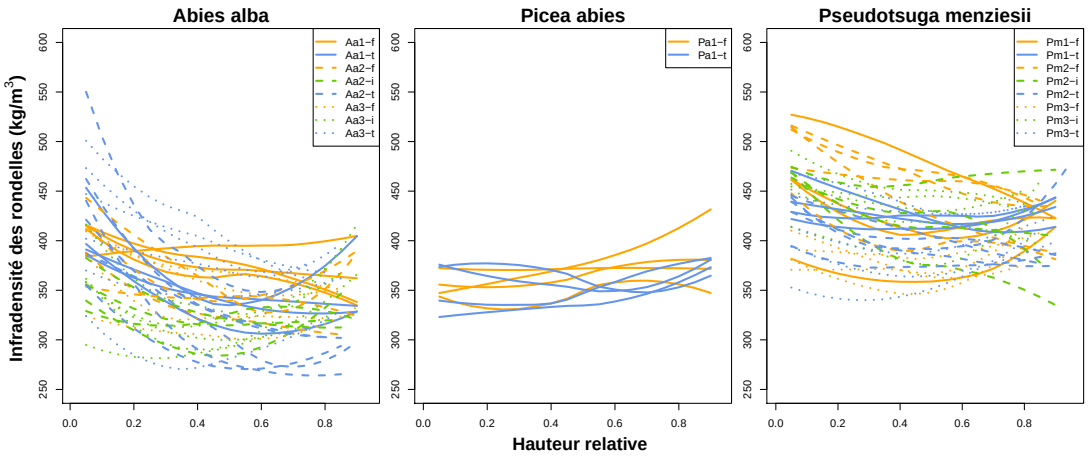


Figure 5.3 – Courbes de tendances de la variation de l'infradensité avec la hauteur dans l'arbre pour tous les arbres de *Picea abies*. Les couleurs représentent les types d'éclaircies : éclaircies fortes en orange et témoin en bleu.

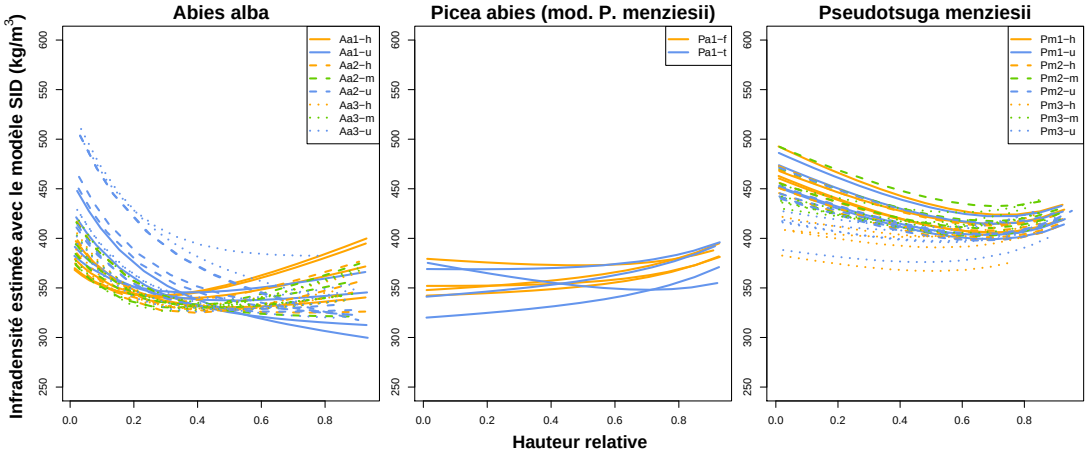


Figure 5.4 – Profil d'infradensités estimée avec les modèles SID pour chaque arbre (*A. alba* et *P. menziesii*). Les couleurs représentent les intensités d'éclaircies : orange pour les arbres des modalités fortes, vert pour les arbres des modalités intermédiaires et bleu pour les arbres des modalités témoins.

5.6 Discussion

La différence de masse volumique à hauteur de poitrine entre les arbres a déjà été largement étudiée dans la littérature. Ces différences s'expliquent par des différences anatomiques et environnementales telles que la tolérance à l'ombre, la quantité de bois juvénile, la présence de bois de réaction, l'âge cambial ou la largeur de cerne.

Le fait que l'infradensité moyenne du tronc ne soit pas égale à l'infradensité à hauteur de poitrine correspond à ce qui peut être vu dans la littérature. Cette différence a déjà été observée (Mitchell et Denne, 1997 ; Longuetaud et al., 2017). Il semblerait que cette différence s'explique en partie par les parois des trachéides qui seraient plus épaisses dans le bas de l'arbre que dans le haut de l'arbre (Mitchell et Denne, 1997).

Les variations verticales trouvées correspondent à ce qui est rapporté dans la littérature (González-Rodrigo et al., 2013 ; Kimberley et al., 2017), excepté pour *P. abies* pour lequel les différents articles ne s'accordent pas sur un schéma unique.

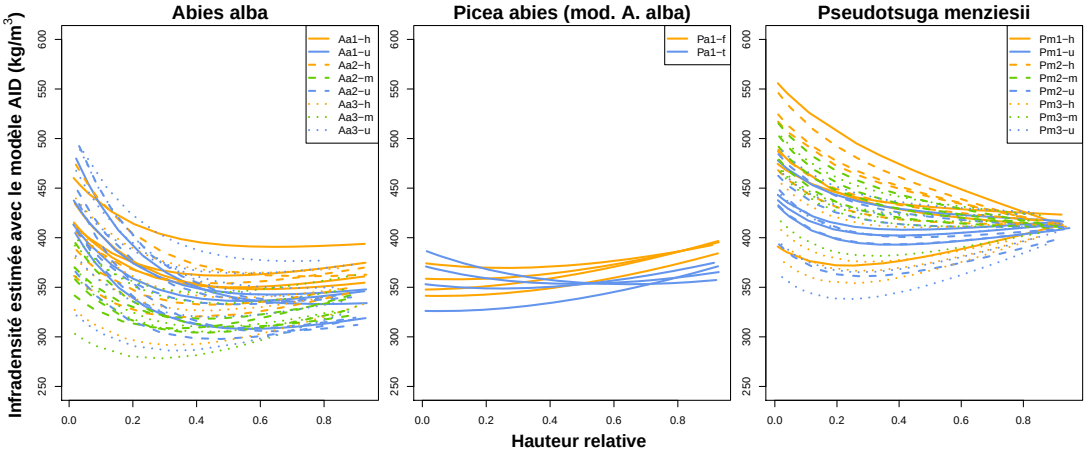


Figure 5.5 – Profil d'infradensités estimée avec les modèles AID pour chaque arbre (*A. alba* et *P. menziesii*). Les couleurs représentent les intensités d'éclaircies : orange pour les arbres des modalités fortes, vert pour les arbres des modalités intermédiaires et bleu pour les arbres des modalités témoins.

Tableau 5.3 – AIC, RMSE et RMSE relative pour les différents modèles ne comprenant pas l'infradensité à hauteur de poitrine.

Essence	Modèle	Nombre de paramètres	AIC	RMSE ($kg \cdot m^{-3}$)	RMSE relative (%)
Picea abies	SID *Abies alba*	7	1022,61	20,16	5,60
	SID *Pseudotsuga menziesii*	8	1006,44	16,98	4,72
	Repola (2006)	5	1023,81	22,62	6,29
	González-Rodrigo et al. (2013)	2	1080,88	21,32	5,93
	Deng et al. (2014)	-	-	-	-

Ces variations d'infradensité le long de la tige peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs : le bois juvénile, la vitesse de croissance, l'âge cambial, le bois de compression et l'intensité d'éclaircie.

Pour les résineux, le bois juvénile est généralement moins dense que le bois normal d'après Lachenbruch et al. (2011). De plus, la proportion de bois juvénile augmente avec la hauteur dans l'arbre de la base vers le sommet (Zobel et Van Buijtenen, 1989). Ainsi, en combinant ces informations, il semblerait que la masse volumique moyenne diminue avec la hauteur, ce qui est généralement le cas pour *A. alba* et *P. menziesii*. En revanche, ce n'est pas vrai pour *P. abies* (Figures B.2 et B.3 de l'Annexe B.2).

Concernant la vitesse de croissance, il a régulièrement été montré que la largeur de cernes est liée à la masse volumique (Bouriaud et al., 2015). Plus précisément dans le cadre des résineux, un large cerne est moins dense qu'un cerne fin. Cette relation a été nuancée par Jozsa et Brix (1989) et Fabris (2000) pour *P. menziesii*. Ces résultats ont bien été retrouvés dans cette étude au niveau d'une rondelle, même si cela ne suffit pas à expliquer les variations verticales.

Le bois de compression joue aussi son rôle. Le bois de compression est plus dense que

Tableau 5.4 – AIC, RMSE et RMSE relative pour les différents modèles comprenant l'infradensité à hauteur de poitrine.

Essence	Modèle	Nombre de paramètres	AIC	RMSE ($kg \cdot m^{-3}$)	RMSE relative (%)
Picea abies	AID *Abies alba*	6	1018,16	15,88	4,41
	AID *Pseudotsuga menziesii*	6	1038,57	17,29	4,80
	Kimberley et al. (2015)	5	1044,43	17,87	4,96
	Kimberley et al. (2017)	3	1080,55	21,12	5,87

le bois normal (Pillow et Luxford, 1937 ; Harris, 1977 ; Gryc et Horáček, 2007 ; Tarmian et al., 2012). Il peut être présent tout le long de la tige, mais semble être en plus grande proportion dans le bas de la tige (Pillow et Luxford, 1937 ; Westing, 1965 ; Donaldson et al., 2004). Ainsi, la forte infradensité dans le bas des tiges de *A. alba* et *P. menziesii* peut être partiellement expliquée par la présence de bois de compression.

Généralement, il est attendu que l'infradensité soit plus forte pour des arbres de parcelles témoins que de parcelles à éclaircies fortes, car la croissance des témoins est lente et les cernes fins. La relation entre l'infradensité et la largeur de cerne est notamment vraie pour l'épicéa (Mäkinen, 2002) et le Douglas (Filipescu et al., 2014). Pourtant, notre étude a montré le contraire pour certaines forêts. Cela avait déjà été observé dans le premier article pour certains compartiments (Tableau 4.4). Ce résultat a pourtant un défaut : il concerne la masse volumique à l'échelle du cerne. Or, il a été montré que pour *P. menziesii*, les arbres à croissance rapide ont une proportion de bois juvénile plus faible que les arbres à croissance lente (Fabris, 2000). Comme le bois juvénile est moins dense que le bois mature (Lachenbruch et al., 2011), cela veut dire que le centre de l'arbre est moins dense que le bois en périphérie de l'arbre. De plus, les cernes en périphérie de la rondelle représente une surface bien plus grande que les cernes du centre de la rondelle. Ainsi, les arbres issus de parcelles à éclaircies fortes, qui ont une proportion de bois juvénile plus faible, seraient en moyenne plus denses que les arbres des parcelles témoins.

L'effet de l'intensité d'éclaircie sur la variation verticale de l'infradensité semble dépendre de l'essence : l'infradensité décroît plus vite avec la hauteur pour les arbres des parcelles témoins que pour les arbres des parcelles à éclaircies fortes pour *A. alba* et décroît plus vite pour les arbres des parcelles à éclaircies fortes que les arbres des parcelles témoins pour *P. menziesii*.

De manière schématique, les résultats montrent que les arbres qui ont une infradensité faible à hauteur de poitrine ont une infradensité qui augmente avec la hauteur (du bas vers le haut) et inversement, les arbres qui ont une infradensité forte à hauteur de poitrine ont une infradensité qui diminue avec la hauteur. Ainsi, il semble que le sens de variation avec la hauteur de l'infradensité est liée à l'infradensité moyenne à hauteur de poitrine.

Enfin, les modèles créés ici ont l'avantage de n'utiliser que des variables dendrométriques facilement mesurables et donnent de meilleurs résultats (AIC, RMSE et RMSE relative) que les modèles plus traditionnels de la littérature utilisant la relation entre infradensité et la largeur de cernes et l'âge cambial. Il est à noter que pour le modèle AID, le fait que l'infradensité à hauteur de poitrine soit incluse dans l'équation améliore artificiellement l'estimation de la variabilité dans le bas de l'arbre.

Les résultats présentés ici valident l'hypothèse H2.

Le prochain chapitre s'intéresse au compartiment suivant : l'écorce.

CHAPITRE 6

Variations de l'infradensité de l'écorce

Cette partie présente des résultats non publiés. Ils feront l'objet d'une future publication.

6.1 Intérêts de cette recherche

Les données très détaillées sur la masse volumique de l'écorce et ses variation dans la tige sur plusieurs essences disponibles pour cette thèse sont exceptionnelles. En dehors de l'intérêt scientifique d'analyser les propriétés de l'écorce pour mieux comprendre son rôle dans le fonctionnement et la protection de l'arbre, l'objectif pratique de ce travail est de mieux valoriser la ressource. L'écorce est en effet un compartiment de l'arbre très riche en extractibles. Ainsi, son utilisation en chimie a un avenir certain. De plus, les grumes sont généralement écorcées, offrant ainsi une ressource prête à l'emploi. L'écorce, qui représente entre 12 et 13 % du volume du tronc sur écorce (FCBA, 2020) est majoritairement brûlée en scierie. Il serait alors intéressant d'en extraire une partie pour la valoriser dans la filière chimie. Analyser les variations dans l'arbre de la masse volumique de l'écorce, pourrait permettre d'optimiser l'approvisionnement de cette filière chimie sans pour autant nuire à la forêt.

Les questions de recherche associées à ce chapitre sont les suivantes : la variation de la masse volumique le long de l'écorce est-elle significative ? Quelles sont les parties les plus denses ? Ces variations sont elles similaires à celles des concentrations en extractibles ? Y a-t-il un impact de la taille de l'arbre ?

Pour cette partie, les jeux J1, J2 et J3 ont été utilisés.

Les moyennes d'infradensités de l'écorce du tronc sont de 514, 453 et 443 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67). Les moyennes d'infradensités du bois de tronc sont de 374, 353 et 429 $kg{\cdot}m^{-3}$ pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67).

6.2 Les variations de l'infradensité de l'écorce en fonction de la largeur d'écorce et du diamètre de la rondelle

La variation de l'infradensité de l'écorce du tronc a été étudiée pour les trois essences en fonction de la largeur à l'état frais. La Figure 6.1 montre que pour *A. alba* et *P.*

abies, l'infradensité augmente avec la largeur tandis qu'elle diminue pour *P. menziesii*. Des résultats similaires sont obtenus pour la variation de l'infradensité en fonction du diamètre de la rondelle de tronc mesuré à l'état frais sauf pour *P. abies* pour lequel la pente n'est pas significative (Figure 6.2).

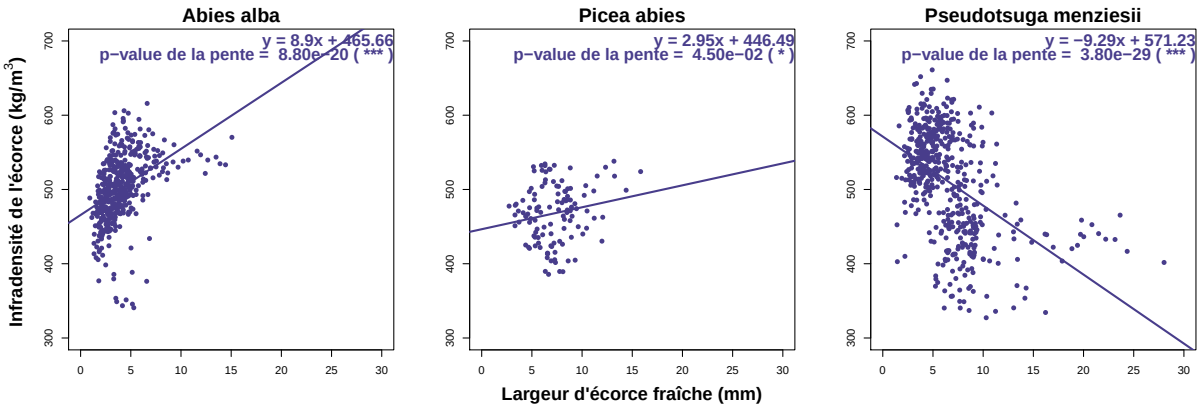


Figure 6.1 – Infradensité de l'écorce du tronc en fonction de la largeur d'écorce fraîche pour les trois essences. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

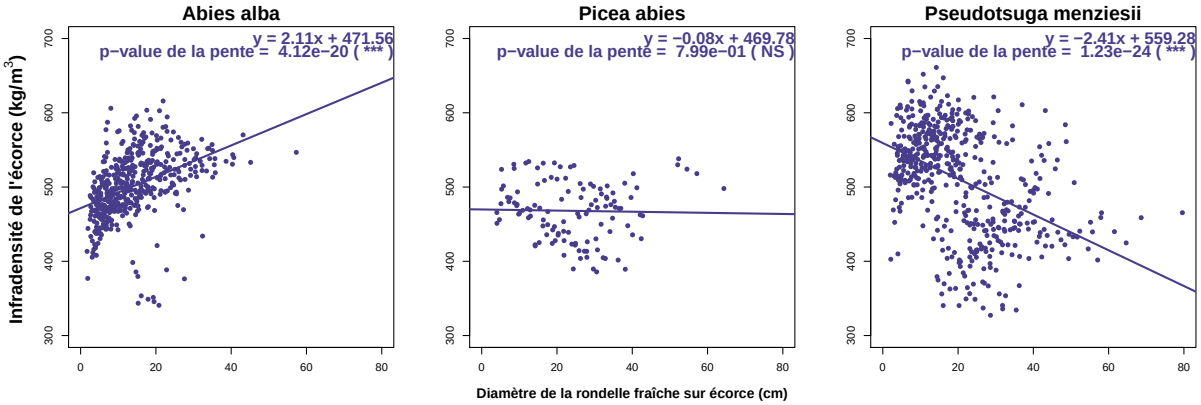


Figure 6.2 – Infradensité de l'écorce du tronc en fonction du diamètre de la rondelle mesuré à l'état frais pour les trois essences. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

6.3 Les variations de l'infradensité de l'écorce en fonction de l'orientation

Grâce au jeu J1, une étude a été faite sur la variation de l'infradensité de l'écorce pour trois essences : *F. sylvatica*, *P. abies* et *P. tremula* (Mescolini, 2018). L'infradensité de l'écorce a été mesurée sur trois azimuts différents pour chaque rondelle. Les résultats préliminaires montrent qu'il y a une variation de l'infradensité en fonction de l'azimut de la mesure sur une rondelle (Mescolini, 2018). Malheureusement, la significativité de

ces variations n'a pas été étudiée. Ainsi, il reste à étudier si ces résultats sont valides pour un nombre de rondelles plus important et si cette variation est liée à l'orientation géographique de la mesure.

6.4 Les variations verticales de l'infradensité de l'écorce

Enfin, la variation verticale de l'infradensité de l'écorce du tronc a été étudiée pour les trois essences. La Figure 6.3 montre que pour *A. alba*, l'infradensité diminue avec la hauteur tandis qu'elle diminue puis augmente pour *P. abies*. Il semblerait que pour *P. menziesii*, elle augmente puis diminue légèrement. La variation étudiée arbre par arbre confirme ces observations (Annexe C.1).

En regardant plus précisément cette variation en fonction de la distance relative à la base du houppier, pour *P. menziesii*, l'infradensité augmente jusqu'à la base du houppier puis diminue après la base du houppier (Figure 6.4).

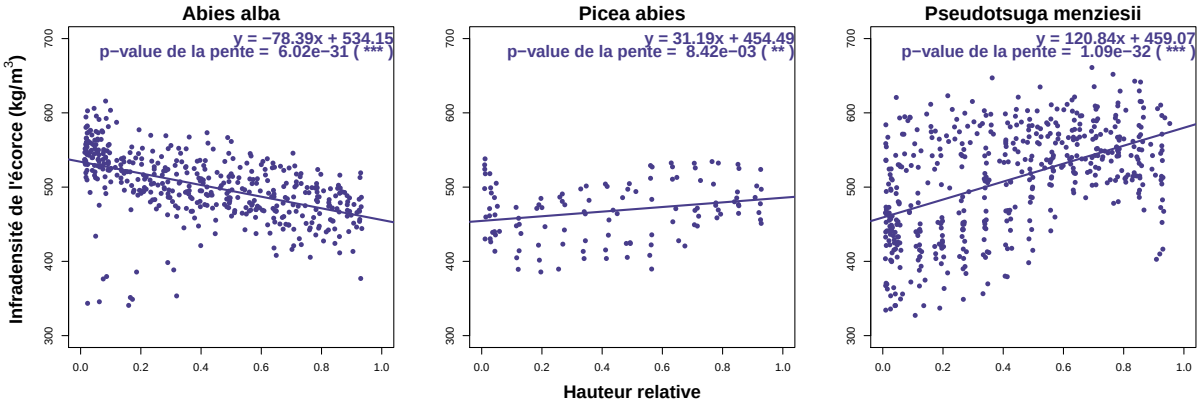


Figure 6.3 – Infradensité de l'écorce du tronc en fonction de la hauteur relative dans l'arbre pour les trois essences. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

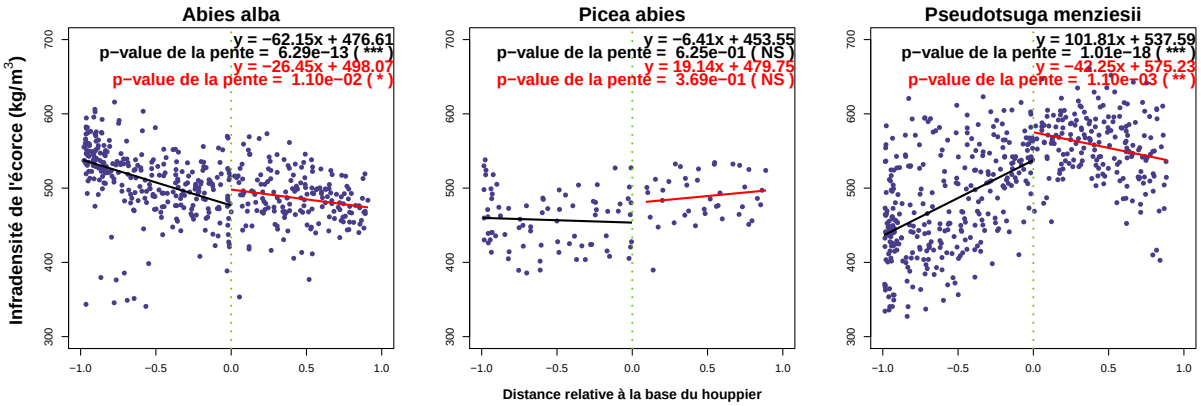


Figure 6.4 – Infradensité de l'écorce en fonction de la distance relative à la base du houppier pour les trois essences. La droite pointillée verte représente la base du houppier. La droite noire représente la régression entre les deux variables avant la base du houppier et la droite rouge représente la régression entre les deux variables après la base du houppier. Les équations des régressions sont écrites en haut de chaque graphique ainsi que les p-value des pentes. Les étoiles représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Ces résultats encourageants laissent présager qu'un modèle de variation de la masse volumique de l'écorce avec la hauteur pourrait être facilement ajusté. Un article sur ces trois essences est en prévision.

6.5 Discussion

De manière générale, comme montré dans le chapitre 4, il a été trouvé que l'infradensité de l'écorce des essences étudiées est supérieure à celle du bois de tronc sauf pour *P. menziesii*. Ce résultat est validé par la littérature (Erickson, 1972 ; Miles et Smith, 2009 ; Dibdiakova et Vadla, 2012). En revanche, il semble que *P. menziesii* possède une écorce moins dense que le bois de tronc d'après nos résultats et la littérature (Miles et Smith, 2009).

Cette différence d'infradensité entre l'écorce et le bois de tronc peut s'expliquer en partie par les différences anatomiques entre les deux compartiments (Patel, 1975), ou encore par la quantité très importante de minéraux (Ranger et al., 1981 ; Harkin, 1971 ; Rothpfeffer et Karltun, 2007 ; Filbakk et al., 2011 ; Neiva et al., 2018). Ceci n'a pas pu être vérifié sur les arbres de cette thèse.

Concernant la variation de l'infradensité de l'écorce avec l'azimut, l'étude de Mescolini (2018) ne comportait qu'un arbre par essence avec seulement deux rondelles par arbre. Il y a un réel besoin de pousser cette étude sur plus d'échantillons afin d'évaluer l'impact de l'orientation de la mesure sur l'infradensité de l'écorce. Il serait intéressant que des réplicats de ces échantillons soient analysés selon leur concentration en extractibles et en minéraux afin de potentiellement lier les trois variables. En plus de l'impact des extractibles et minéraux sur cette variation, un lien avec l'infradensité de l'écorce externe pourrait être exploré puisque celle-ci semble plus dense que l'écorce interne (Meyer et al., 1981). Si la largeur d'écorce externe n'est pas égale le long de la rondelle, l'infradensité en serait impactée.

Erickson (1972) et Dibdiakova et Vadla (2012) ont montré que pour *Abies* et *Picea*, l'infradensité diminue avec la hauteur. Ces variations ont été confirmées ici pour *A. alba* mais pas pour *P. abies* pour lequel l'infradensité augmente avec la hauteur. Ces deux études portaient sur le même genre, mais pas la même espèce que les essences étudiées dans cette thèse, ce qui peut éventuellement expliquer la différence pour *P. abies*. Aucun article traitant de la variation de la masse volumique de l'écorce de *P. menziesii* n'a été trouvé.

Il semble que l'infradensité de l'écorce d'*A. alba* et *P. abies* suit la même variation en fonction de la hauteur que celle du tronc, mais ce n'est pas le cas pour *P. menziesii* (Billard et al., 2021).

Les variations verticales peuvent être expliquées, en partie, par : l'anatomie de l'écorce, l'âge de l'arbre, l'âge de l'écorce et la concentration en extractibles (Tableau 6.1).

Tableau 6.1 – Tableau récapitulatif des sens de variations attendus entre l'infradensité moyenne de l'écorce et l'infradensité moyenne du bois de tronc (deuxième colonne) et la variation de l'infradensité entre le bas et le haut de l'arbre (troisième colonne) en fonction de différents facteurs.

Facteurs	Sens de variation de l'infradensité attendu	
	Comparé au tronc	Entre le bas et le haut de l'arbre
Anatomie de l'écorce (Quilhó et al., 2000)		-
Âge de l'arbre		-
Effet croissance (Meyer et al., 1981)		-
Extractibles (Brennan et al., 2020a)	+	+
Minéraux (Rothpfeffer et Karltun, 2007)	+	

D'après (Quilhó et al., 2000), l'anatomie des cellules de l'écorce varie avec la hauteur : l'épaisseur des parois diminue avec la hauteur. Ceci devrait entraîner une diminution de la masse volumique avec la hauteur.

Il est compliqué de voir une relation nette entre l'infradensité et la hauteur relative pour *P. menziesii*. Une séparation des points a été faite entre les arbres jeunes (20 ans)

et les arbres plus vieux (43 et 48 ans) (Annexe C.2). Ce graphique permet de voir que les arbres jeunes ont une infradensité plus forte dans le bas de l'arbre que les vieux arbres et que le sens de variation de l'infradensité semble dépendre de l'âge de l'arbre. De plus, pour les jeunes arbres, la variation de l'infradensité est similaire à celle de *P. abies*

D'après Meyer et al. (1981) la croissance du phelloderme compresse les cellules vers l'extérieur, augmentant ainsi l'infradensité. De nouveau, on s'attend à avoir une diminution de l'infradensité avec la hauteur puisque l'écorce est plus jeune dans le haut de l'arbre.

Une autre raison pouvant expliquer la variation de l'infradensité de l'écorce est la présence d'extractibles. Brennan et al. (2020b) ont étudié les mêmes arbres que cette thèse (J2). Leur étude a montré que la concentration en extractibles de l'écorce augmente avec la hauteur pour les trois essences. Cette variation est similaire à celle de l'infradensité de l'écorce de *P. abies*. De plus, pour *A. alba*, l'infradensité diminue avec la hauteur, or la concentration en polyphénols, qui est la famille chimique la plus présente dans l'écorce de cette espèce, diminue également avec la hauteur (Brennan et al., 2020a). Enfin, pour *P. menziesii*, les variations d'infradensité et de concentration en extractibles ne sont similaires qu'à partir de la base du houppier.

Ainsi, ces facteurs semblent expliquer en partie la variation de l'infradensité avec la hauteur pour *A. alba* mais pas pour *P. abies* et *P. menziesii* à l'exception de la concentration en extractibles et l'effet âge de l'arbre *P. menziesii*. Une variation de l'infradensité contraire à ce qui peut être attendu pour certains facteurs ne veut pas dire que ces facteurs n'ont pas d'influence sur la variation de l'infradensité, mais seulement que d'autres facteurs ont un impact plus fort que ceux-ci.

Il a déjà été montré que la présence de nœuds augmente localement la masse volumique du bois de tronc (Lehtonen, 1978). Il serait intéressant de savoir si l'écorce voisine de la zone d'insertion des branches ne serait pas elle aussi plus dense. Le cas échéant, une partie de la variation de l'infradensité de l'écorce pourrait s'expliquer par la présence de branches, notamment pour *P. menziesii* dont l'infradensité atteint son maximum à la base du houppier.

Enfin, la largeur d'écorce diminue avec la hauteur tout comme la masse volumique pour *A. alba*. Ainsi, les résultats de variations de la masse volumique de l'écorce en fonction de la largeur sont surtout causé par un effet hauteur. Il semblerait donc que la biomasse d'écorce diminue rapidement avec la hauteur pour cette essence. Pour *P. abies* et *P. menziesii*, il est moins évident de donner une relation puisque les variables évoluent de manière opposées. Pour cela, il faudrait multiplier l'infradensité par le volume vert de l'écorce. Cette dernière information pourra être est traitée à l'aide des résultats de la thèse de (Bauer, 2021).

Les résultats présentés ici valident l'hypothèse H2 : « La variation de la masse volumique dans les compartiments est significative ».

Pour conclure ce chapitre, voici quelques éléments de réponses aux questions scientifiques posées au début de ce chapitre. La variation de la masse volumique est signficative avec la hauteur et le diamètre. Il semble y avoir un réel intérêt à extraire les parties basses pour *A. alba* et les parties hautes pour *P. abies* et *P. menziesii* afin de les valoriser en chimie du bois.

Le prochain chapitre s'intéresse aux deux compartiment restants : les noeuds et les branches. Le but étant d'analyser la continuité de la variation de la masse volumique depuis le nœud jusqu'au bout de la branche.

CHAPITRE 7

Variations de l'infradensité des nœuds et des branches

7.1 Intérêts de cette recherche

Les deux derniers compartiments à étudier sont les nœuds et les branches. Comme expliqué en introduction de cette thèse, ces compartiments ont un avenir prometteur en chimie du bois. De plus, les branches peuvent avoir un impact fort sur la comptabilité du carbone en raison du volume important que représente le houppier. Ainsi, connaître avec plus de précision l'infradensité de ce compartiment semble important. Très peu de données sont disponibles sur ce sujet.

Mieux connaître la variation de la masse volumique dans ces compartiments, revient à mieux connaître la ressource et donc à mieux la gérer. Est-il intéressant de prendre la branche entière ou vaut-il mieux n'en prendre qu'une section ? Les nœuds sont-ils différents entre le haut et le bas de l'arbre ?

Voici les questions qui ont été le motivation à l'origine de cette recherche. Pour cette partie, seul le jeu de données J2 a été utilisé.

7.2 Les nœuds

Il a été montré dans l'article 1 que les moyennes d'infradensités des nœuds sont de 700, 682 et 741 $kg \cdot m^{-3}$ pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67). Les moyennes d'infradensités du bois de tronc sont de 374, 353 et 429 $kg \cdot m^{-3}$ pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67).

7.2.1 Les variations de l'infradensité des nœuds en fonction de leur diamètre

La Figure 7.1 présente la variation de l'infradensité des nœuds avec le diamètre final du nœud pour les trois essences. Il y a une augmentation de l'infradensité pour *A. alba* et *P. abies* avec le diamètre des nœuds. La variation chez *P. menziesii* n'est pas significative.

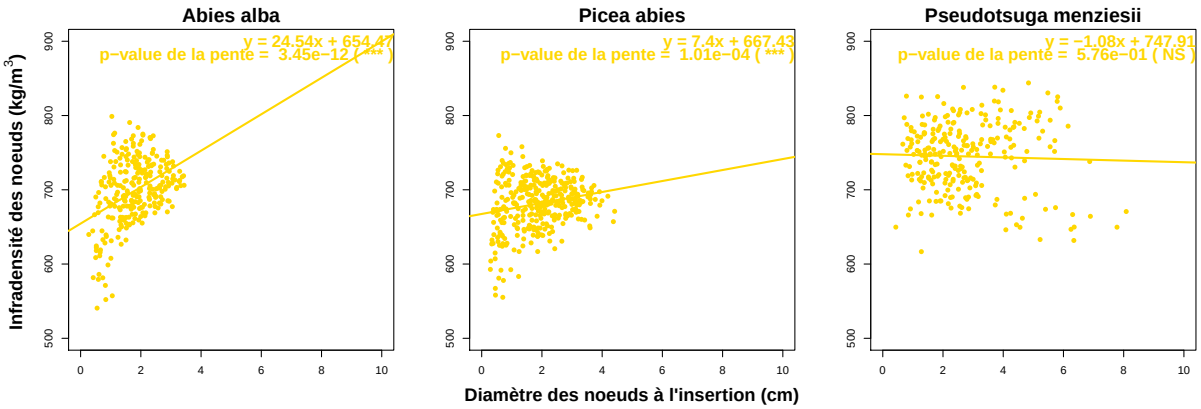


Figure 7.1 – Infradensité des nœuds en fonction du diamètre fin bout pour les trois essences. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

7.2.2 Les variations verticales de l'infradensité des nœuds

La Figure 7.2 présente la variation de l'infradensité des nœuds avec la hauteur relative dans l'arbre pour les trois essences. Quelle que soit l'essence, il y a une diminution de l'infradensité avec la hauteur dans l'arbre, malgré une décroissance moins marquée pour *P. menziesii*. Les nœuds sont bien plus denses que le bois de tronc, toute hauteur confondue. La Figure 7.3 présente cette même variation en fonction de la distance relative des nœuds à la base du houppier. La base du houppier marque une limite nette pour *P. abies* et *P. menziesii* entre la zone sous le houppier où l'infradensité des noeuds est globalement constante alors que l'infradensité diminue avec la hauteur au dessus de la base du houppier pour les trois essences. Seul *A. alba* présente une décroissance significative sous la base du houppier.

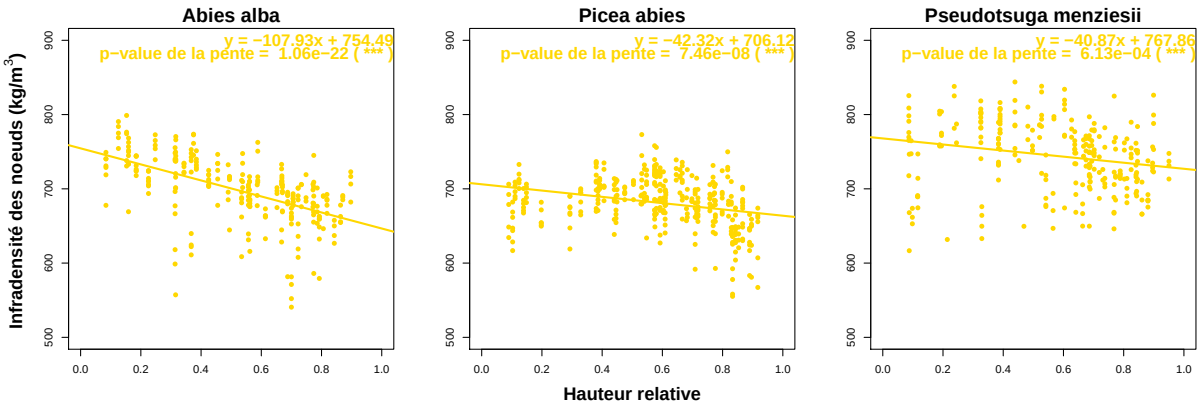


Figure 7.2 – Infradensité des nœuds en fonction de la hauteur relative de la branche dans l'arbre pour les trois essences. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

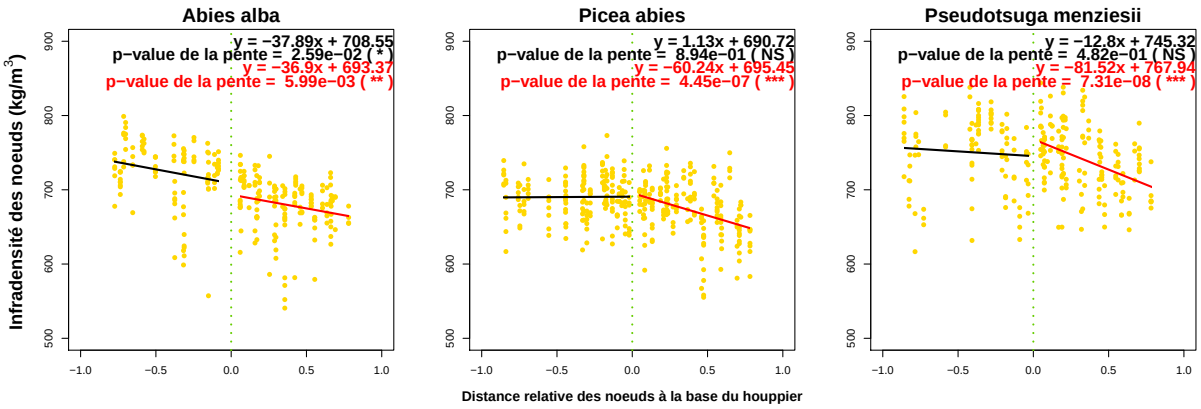


Figure 7.3 – Infradensité moyenne des nœuds en fonction de la distance relative à la base du houppier pour les trois essences. La droite pointillée verte représente la base du houppier. La droite noire représente la régression entre les deux variables avant la base du houppier et la droite rouge représente la régression entre les deux variables après la base du houppier. Les équations des régressions sont écrites en haut de chaque graphique ainsi que les p-value des pentes. Les étoiles représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

7.3 Les branches

Les moyennes d'infradensités des insertions de branches sont de 606, 630 et 588 kg·m^{-3} pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement, et 452, 497, 450 kg·m^{-3} pour les branches hors insertions d'*A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67). Les moyennes d'infradensités du bois de tronc sont de 374, 353 et 429 kg·m^{-3} pour *A. alba*, *P. abies* et *P. menziesii*, respectivement (Tableau 4.1, page 67).

7.3.1 L'écorce des branches

Pour l'article 1, l'infradensité des branches a été calculée en utilisant la branche dans son total (bois + écorce).

Pour affiner ces résultats, une comparaison entre l'infradensité sur écorce et l'infradensité sous écorce pour les insertions de branches (échantillons C) et les branches hors insertions (échantillons D) pour les trois essences a été effectuée (Figure 7.4) ainsi qu'un test de student apparié. Pour chaque essence, la moyenne des infradensités sous écorce et la moyenne des infradensités sur écorce des deux échantillons C et D sont significativement différentes. Ainsi, prendre en considération l'écorce des branches à un impact sur l'infradensité des branches.

D'après la Figure 7.4, il semble que la présence d'écorce diminue l'infradensité des insertions de branches, et augmente l'infradensité des branches hors insertions. L'infradensité de l'écorce des branches doit être comprise entre celle des branches hors insertions et celle des insertions de branches. Comme expliqué dans la partie 3.5.3.1, il ne serait pas raisonnable d'isoler l'écorce des branches sur les images scanner à cause de la faible résolution des images et de l'imprécision du détourage. Cette hypothèse ne peut donc pas être vérifiée. C'est aussi pour cette raison qu'il a été décidé d'utiliser l'infradensité sur écorce dans les calculs. C'est d'ailleurs plutôt cette valeur qui est intéressante s'il est considéré que sur le terrain, les branches ne sont pas écorcées.

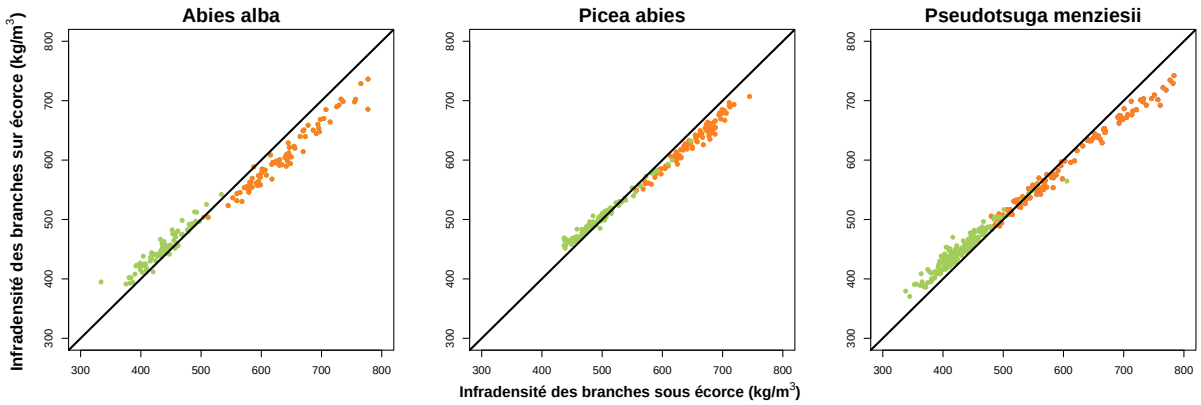


Figure 7.4 – Comparaison de l'infradensité sur écorce et l'infradensité sous écorce pour les insertions de branches (échantillons C) représentée en orange et les branches hors insertions (échantillons D) en vert pour les trois essences. La droite $y = x$ est représentée en noire.

7.3.2 Les variations de l'infradensité le long des branches

Dans l'article 1, il n'y avait aucune donnée permettant d'estimer quelle proportion représentait les insertions de branches par rapport au reste du houppier (voir partie 3.5.3.2). Il a été fixé que les insertions de branches représentaient 5 % du volume total du houppier. Cette proportion a été fixée en considérant que les tronçons sélectionnés font en moyenne cinq à six centimètres de long et représentent de l'ordre de 5 % du volume des branches sélectionnées. Or, il a été montré que l'infradensité diminuait fortement entre les insertions de branches et les branches hors insertions. La part de l'insertion dans le volume de la branche est donc une donnée importante pour évaluer correctement la biomasse du houppier.

Un stage de Master 2 (Saptaikhanova, 2020) a été réalisé afin d'étudier plus finement la variation de la masse volumique le long des branches pour tenter de déterminer la proportion de branche ayant une forte infradensité et de faire un lien avec différentes variables telles que la largeur de cernes, le bois de compression ou encore les extractibles.

Cette étude ainsi qu'une étude préliminaire des branches de J2 ont montré que l'infradensité diminue fortement sur les 50 premiers centimètres environ, avec au départ une infradensité proche de celle des nœuds, puis semble être constante sur le reste de la branche pour les trois essences (Figure 7.5, tirée de Saptaikhanova (2020) et Annexe D.3).

7.3.3 Les variations de l'infradensité des branches en fonction de leur diamètre

La Figure 7.6 présente la variation de l'infradensité des insertions de branches et des branches hors insertions en fonction de leur diamètre pour les trois essences. Quelle que soit l'essence, l'infradensité des insertions de branches augmente avec la hauteur dans l'arbre. La même chose est observée pour les branches hors insertions de *A. alba* et *P. abies* seulement. Pour un diamètre donné, l'infradensité des insertions de branches est là aussi supérieure à l'infradensité des branches hors insertions.

7.3.4 Les variations verticales de l'infradensité des branches

La Figure 7.7 présente la variation de l'infradensité des insertions de branches et des branches hors insertions avec la hauteur relative dans l'arbre pour les trois essences. Quelle que soit l'essence, il y a une diminution de l'infradensité pour les insertions de

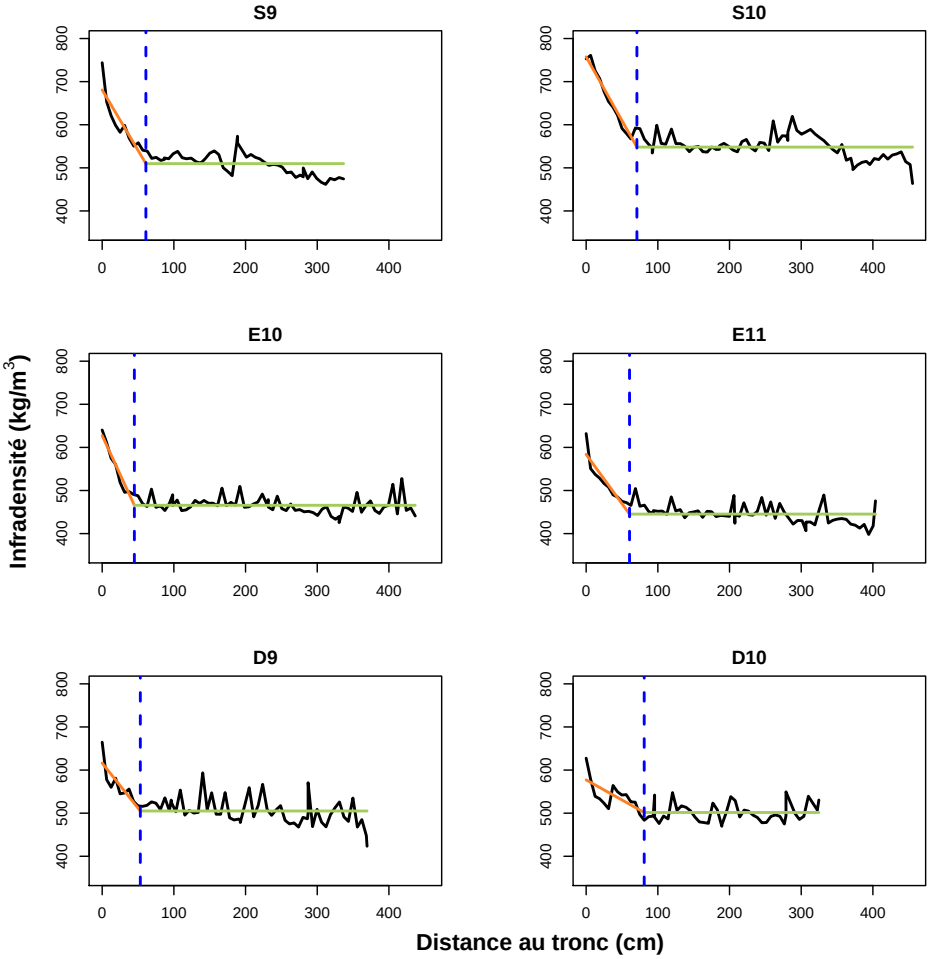


Figure 7.5 – Infradensité des branches en fonction de la distance au tronc avec deux branches d'*A. alba* en première ligne, puis deux branches de *P. abies* et enfin deux branches de *P. menziesii*. Les segments sont les représentations des régressions linéaire entre les deux variables pour les deux compartiments avec un point de jonction représenté par la ligne bleue pointillée verticale.

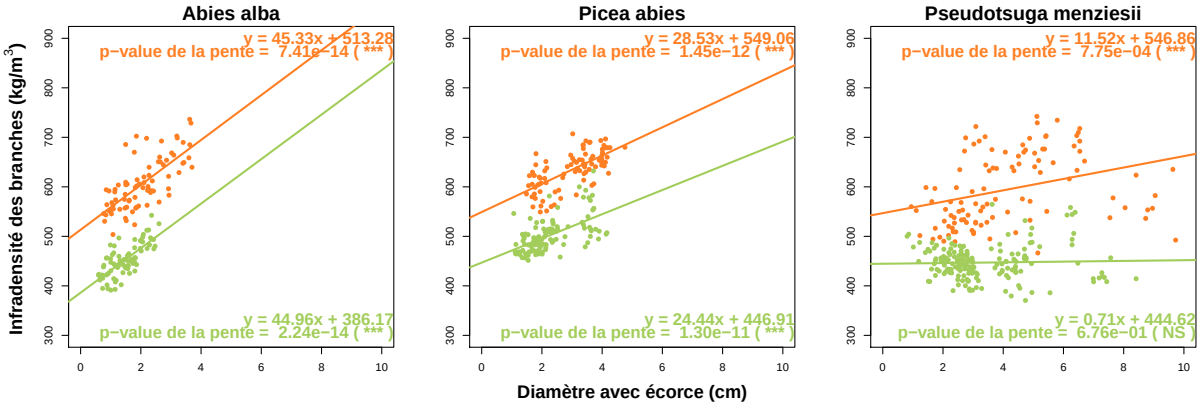


Figure 7.6 – Infradensité des insertions de branches et branches hors insertions en fonction du diamètre pour les trois essences. Les insertions de branches sont représentées en orange et les branches hors insertions en vert. Les droites sont les représentations des régressions linéaire entre les deux variables pour les deux compartiments. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

branches avec la hauteur dans l'arbre. La même chose est observée pour les branches hors insertions de *A. alba* et *P. abies* seulement. Il est intéressant de noter que les branches hors insertions de *P. menziesii* ont une infradensité moyenne proche de celle du tronc (Annexe D.3). Enfin, pour une hauteur donnée, l'infradensité des insertions de branches est toujours supérieure à l'infradensité des branches hors insertions.

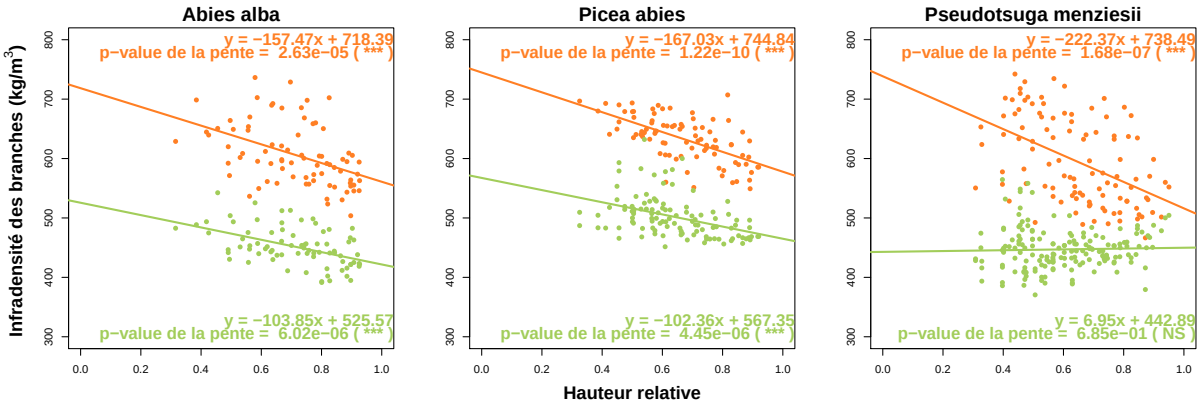


Figure 7.7 – Infradensité des branches en fonction de la hauteur relative de la branche dans l'arbre pour les trois essences. Les insertions de branches sont représentées en orange et les branches hors insertions en vert. Les droites sont les représentations des régressions linéaires entre les deux variables pour les deux compartiments. Les équations de droites ainsi que les significativités des pentes sont indiqués sur chaque graphique avec : NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

7.4 Discussion

7.4.1 Les nœuds

Dans la littérature, il est indiqué que lorsque le nombre de nœuds dans un verticille augmente, l'infradensité moyenne des nœuds diminue (Lehtonen, 1978). Ceci ne s'est pas vérifié exact ici, et le résultat opposé a même été trouvé pour *P. menziesii* (Figure D.2 de l'Annexe D.2).

En revanche, les résultats semblent en contradiction avec la littérature pour la relation entre l'infradensité et le diamètre des nœuds de *P. abies* puisque cette relation est ici positive, contrairement à Lehtonen (1978) qui a obtenu une relation négative pour *P.abies* mais positive pour *P. sylvestris*.

Une diminution de l'infradensité des nœuds avec la hauteur a été trouvée pour les trois essences. Cette diminution est en accord avec la littérature (Boutelje, 1966 ; Lehtonen, 1978). Pour *P. menziesii*, la variation entre nœuds d'une même hauteur est assez forte et la diminution avec la hauteur doit être confirmée avec un nombre d'arbres plus important.

La variation le long du nœud n'a pas été étudiée ici en considérant qu'une telle précision ne serait pas utile pour l'utilisation potentielle des nœuds. En effet, pour une utilisation en chimie du bois, le nœud entier sera prélevé. Cependant, les données collectées permettraient facilement de réaliser cette étude grâce aux images scanner prises à intervalle régulier le long du nœud. Une étude ultérieure pourrait ainsi faire le lien entre la variation de l'infradensité le long du nœud et la concentration en extractibles.

Ces variations d'infradensité dans les nœuds peuvent s'expliquer par la largeur de cernes (Wegelius, 1940), le bois de compression en quantité importante, notamment dans la partie inférieure des nœuds de résineux (Hakkila, 1971 ; Li et al., 2014) ou encore la

concentration en extractibles (Kebbi-Benkeder et al., 2016 ; Willför et al., 2005) (Tableau 7.1).

Tableau 7.1 – Tableau récapitulatif des sens de variations attendus entre l'infradensité moyenne des nœuds et l'infradensité moyenne du bois de tronc (deuxième colonne) et la variation de l'infradensité entre les nœuds du bas et ceux du haut de l'arbre (troisième colonne) en fonction de différents facteurs.

Facteurs	Sens de variation de l'infradensité attendu	
	Comparé au tronc	Entre le bas et le haut de l'arbre
Largeur de cerne (Wegelius, 1940)	+	
Bois de compression (Hakkila, 1971)	+	-
Extractibles (Kebbi-Benkeder et al., 2016 ; Brennan et al., 2020c)	+	-

Entre le bois de tronc et le bois des nœuds, une différence de largeur de cerne a pu être observé sur les images scanner mais n'a pas été quantifié. Les cernes étaient plus fins dans les nœuds que dans le bois de tronc, l'infradensité plus forte des nœuds n'est pas surprenante. Il pourrait être intéressant de mesurer la largeur de cerne moyenne en fonction de la hauteur du nœud. Les nœuds étant plus riches en bois de compression que le bois de tronc, il est attendu d'avoir des nœuds plus denses que le bois de tronc, ce qui est confirmé ici. La quantité de bois de compression n'a pas été quantifié dans cette thèse mais un stage de Master 1 portant sur les nœuds d'un épicéa a trouvé un retrait volumique du bois des nœuds de 10,21%, au lieu de 12,1 pour le bois de tronc d'après TROPIX (Heim, 2018). Ceci est à confirmer sur un échantillonnage plus important. Enfin, la concentration importante d'extractibles dans les nœuds peut justifier une infradensité plus forte pour les nœuds que pour le bois de tronc (Kebbi-Benkeder et al., 2016 ; Willför et al., 2005).

Verticalement, on peut s'attendre à avoir une diminution de la quantité de bois de compression dans les nœuds, et donc une infradensité des nœuds plus faible, en raison des branches plus petites dans le haut de l'arbre, subissant moins le poids de la neige ou la contrainte du vent. Cette hypothèse reste à vérifier. Pour les extractibles, il a été montré qu'à partir de la base du houppier, la concentration d'extractibles diminue avec la hauteur (Piispanen et al., 2008 ; Kebbi-Benkeder et al., 2017 ; Brennan et al., 2020a), tout comme l'infradensité des nœuds. Il est à noter que les arbres analysés par Brennan et al. (2020c) sont les arbres de J2. Il est donc intéressant d'observer que ces deux variables varient dans le même sens. En revanche, en dessous de la base du houppier, la concentration d'extractibles augmente de la base de l'arbre à la base du houppier. Cette variation n'est pas valable pour l'infradensité. De plus, les nœuds des arbres provenant de parcelles éclaircies ont une concentration d'extractibles plus importante que ceux des parcelles témoins (Kebbi-Benkeder et al., 2017), ce qui est en accord avec les résultats trouvés pour l'infradensité malgré une différence d'infradensité entre les deux intensité d'éclaircie non-significative (article 1). Malgré tout, l'hypothèse selon laquelle la concentration d'extractible est liée à la masse volumique semble être confirmée.

Ainsi le lien entre les facteurs énoncés précédemment et les variations de l'infradensité entre le bois de tronc et les nœuds ou entre les nœuds du bas de l'arbre et ceux du haut de l'arbre ont pu être confirmés (Tableau 7.1).

Enfin, la proportion de volume de nœuds par rapport au volume de la tige diminuant avec la hauteur (Tong et al., 2013) ainsi que l'infradensité, la biomasse de nœuds diminue avec la hauteur dans l'arbre.

Ces résultats valident l'hypothèse H2 : « La variation de la masse volumique dans les compartiments est significative ».

7.4.2 Les branches

D'après la littérature, l'infradensité de l'écorce des branches est inférieure à l'infradensité des branches ce qui rentre en contradiction avec l'hypothèse émise précédemment, partie 7.3.1 (Manwiller, 1979 ; Gryc et Horáček, 2007).

Comme pour les nœuds, la relation positive trouvée pour *P. abies* concernant l'infradensité en fonction du diamètre de la branche est contradictoire avec la relation négative reportée par Lehtonen (1978). Pour *P. sylvestris* celui-ci reportait une relation positive, comme c'est le cas ici pour *A. alba* et *P. menziesii*. Encore une fois, il ne semble donc pas y avoir de relation générale pour les résineux.

La diminution de l'infradensité des branches avec la hauteur trouvée ici est confirmée par la littérature pour *P. abies* (Lehtonen, 1978 ; Dibdiakova et Vadla, 2012).

Concernant la diminution de l'infradensité le long de la branche, les résultats sont concordants avec la littérature (Hakkila, 1971 ; Hamilton et al., 1976 ; Gryc et al., 2011). D'après (Gryc et al., 2011), la diminution est très importante sur le premier mètre.

Comme pour les nœuds, l'hypothèse qui est avancée est que la variation de l'infradensité le long des branches peut être expliquée en partie par la largeur de cernes, le bois de compression ou encore la quantité d'extractibles (Tableau 7.2).

Tableau 7.2 – Tableau récapitulatif des sens de variations attendus entre l'infradensité moyenne des branches et l'infradensité moyenne du bois de tronc (deuxième colonne), la variation de l'infradensité entre les branches du bas et celles du haut de l'arbre (troisième colonne) et la variation de l'infradensité le long de la branche (quatrième colonne) en fonction de différents facteurs.

Facteurs	Sens de variation de l'infradensité attendu		
	Comparé au tronc	Entre le bas et le haut de l'arbre	Le long de la branche
Largeur de cerne (Wegelius, 1940)	+	+	
Bois juvénile	-	-	-
Bois de compression (MacFarlane, 2020)	+	-	-
Extractibles (Willför et al., 2005 ; Vinchelin, 2021)	+	-	
Minéraux (Rothpfeffer et Karltun, 2007)	+		

Les largeurs de cernes sont plus petites dans les branches que dans le tronc (Sarmiento et al., 2011), ce qui explique en partie que l'infradensité soit plus forte dans les branches que dans le tronc. Puisque l'infradensité diminue le long de la branche, il est attendu que la largeur de cernes moyenne augmente le long de la branche. Pourtant, d'après la Figure D.1 de l'Annexe D.1, il semblerait que la largeur de cernes ne soit pas suffisante pour expliquer la diminution de densité le long de la branche. En effet, à l'exception des branches des arbres D9 et E11, l'infradensité tend plutôt à diminuer le long de la branche.

Il est supposé que la proportions de bois juvénile des branches augmente avec la hauteur dans l'arbre puisque les branches hautes sont plus jeunes que les branches basses. De même, la proportion de bois juvénile doit augmenter de long de la branche, de la base à l'apex, entraînant une diminution de l'infradensité le long de la branche.

La quantité de bois de compression dans la branche n'a pas pu être analysée pour le moment. Il est attendu que la quantité de bois de compression soit très forte au niveau de l'insertion de la branche dans le tronc et diminue le long de la branche. De plus, comme pour les nœuds, des hypothèses peuvent être émises sur la quantité de bois de compression entre les branches basses et les branches hautes. Il est supposé que la quantité de bois de compression diminue avec la hauteur, en raison du nombre de contraintes plus faibles dans le haut de l'arbre (branches moins lourdes, masse de neige plus faible dans le haut de l'arbre), entraînant une diminution de l'infradensité avec la hauteur.

La concentration d'extractibles quand à elle diminue rapidement le long de la branche sur les 10-20 premiers centimètres et atteint une concentration égale à celle du bois de tronc (Willför et al., 2003a,b). Les six branches de J4 ont permis de confirmer cette

littérature puisqu'il a été trouvé que la concentration d'extractibles évolue de la même façon que l'infradensité le long des branches (Vinchelin, 2021). Il peut donc être conclu que la forte concentration d'extractibles à un impact sur l'infradensité (Vinchelin, 2021).

Ainsi le lien entre les facteurs énoncés précédemment et les variations de l'infradensité entre le bois de tronc et les branches, entre les branches basses et les branches hautes et le long de la branche ont pu être confirmés sauf pour la proportion de bois juvénile des branches par rapport à celle du bois de tronc et le lien entre la largeur de cerne et l'infradensité le long de la branche (Tableau 7.1).

Encore une fois, une variation de l'infradensité contraire à ce qui peut être attendu pour certains facteurs ne veut pas dire que ces facteurs n'ont pas d'influence sur la variation de l'infradensité, mais seulement que d'autres facteurs ont un impact plus fort que ceux-ci.

Les résultats présentés ici valident l'hypothèse H2 : « La variation de la masse volumique dans les compartiments est significative ».

Enfin, l'étude de Saptaikhanova (2020) montre que la partie de la branche ayant une forte infradensité est sans doute plus longue que ce qui a été supposé au départ de cette thèse. Dans l'article 1, la proportion du volume affectée aux insertions de branches lors des calculs de biomasse était de 5 % du volume total de houppier. Or les mesures montrent que la zone à forte infradensité représente de l'ordre de 10 % de la longueur de la branche, et donc encore plus en volume. Cependant, il faut noter que l'infradensité, très forte sur les premiers centimètres de la branche, diminue très rapidement. Ainsi, on peut espérer que la sous-estimation du volume de l'insertion de branche soit compensée par la diminution rapide de l'infradensité. Il est important de ne pas lui donner un poids trop important dans les calculs de biomasses pour ne pas surestimer la biomasse des branches. De plus, la séparation des branches en deux sous-compartiments est une simplification de cette variation.

Si l'on admet que la longueur de la zone d'insertion est fixe de l'ordre de 50 cm, il aurait été possible d'évaluer la part cette zone dans le volume du houppier en utilisant les longueurs de branches mesurées dans J2 et en assimilant chaque branche à un cône. Or, les branches mesurées sélectionnées par classe de découpe ne sont pas forcément représentatives du houppier et les longueurs totales des branches n'ont pas forcément pu être mesurées (branches cassées lors de la chute de l'arbre) posant ainsi des difficultés dans l'évaluation de cette proportion.

Il serait pratique de déterminer la masse volumique du tronc à partir des branches comme ce qui peut être fait pour les essences tropicales. Le graphique de l'Annexe D.4 montre que quelque soit l'essence, la relation entre la masse volumique des branches et la masse volumique du bois de tronc n'est pas évidente. Bien sûr, il faudrait vérifier ces relations avec plus de données.

Pour conclure ce chapitre, voici quelques éléments de réponses aux questions scientifiques posées au début de ce chapitre. Il y a bien une différence de masse volumique entre le bas de l'arbre pour les nœuds et branches et le haut de l'arbre pour les nœuds et branches. Pour une utilisation de ces compartiments en chimie du bois, il semble intéressant de prendre le nœud, et l'insertion de la branche en raison de la combinaison forte densité et forte concentration en extractibles. Le reste de la branche peut servir pour la régénération du sol, par exemple.

CHAPITRE 8

Discussion générale

8.1 Bilan des résultats

Le premier chapitre de résultats (chapitre 4) a présenté les moyennes d'infradensité des différents compartiments aériens ligneux de l'arbre. Il a été montré que la variation de la masse volumique entre compartiments est forte, notamment pour les insertions de branches et les nœuds. De plus, la majorité des compartiments ont une infradensité moyenne supérieure à celle mesurée à 1,30 m. Par exemple, la différence moyenne d'infradensité entre les nœuds et la moyenne du bois à 1,30 m est de l'ordre de 300 $kg{\cdot}m^{-3}$. Un tableau récapitulatif des infradensités moyennes par compartiment pour les trois essences est disponible en page 67 (tableau 4.1). Ce tableau peut être utilisé lorsqu'une moyenne par compartiment est recherchée pour l'une de ces trois essences.

L'utilisation de ces résultats afin de comparer la biomasse calculée avec l'infradensité moyenne à 1,30 m et la biomasse calculée avec les infradensités des compartiments a montré que l'utilisation de l'infradensité moyenne à 1,30 m entraîne une sous ou surestimation plus ou moins importante de la biomasse en fonction du compartiment étudié. Par exemple, utiliser l'infradensité à 1,30 m plutôt que l'infradensité moyenne des nœuds entraîne une sous-estimation de l'ordre de 50 % de la biomasse des nœuds. L'utilisation des différentes infradensités des autres compartiments a moins d'impact sur la biomasse totale. Ceci est lié à un effet de compensation. En effet, la biomasse du bois de tronc est surestimée avec l'utilisation de la masse volumique à 1,30 m mais celle des compartiments est sous-estimée. Ainsi, la différence de biomasse totale aérienne est significative pour *P. abies* (sous-estimation de 5,3 %) et *P. menziesii* (surestimation de 3,6 %). Ceci s'explique pour *P. abies* par une sous-estimation importante de l'écorce, des nœuds et des branches et une surestimation du tronc assez faible. Au contraire, pour *P. menziesii*, la biomasse des nœuds et branches est sous-estimée tandis que la biomasse du bois de tronc est fortement surestimée. Le tronc représente en moyenne plus de 75 % de la biomasse aérienne ligneuse totale. Ainsi, les autres compartiments ne sont pas à négliger car ils représentent 1/4 de la biomasse totale de l'arbre. Ainsi, l'utilisation des infradensités moyennes par compartiments est fortement recommandée, notamment dans un cadre de calcul de biomasse des nœuds, des branches ou de l'écorce.

Le deuxième chapitre de résultats (chapitre 5) s'est intéressé plus spécifiquement au bois de tronc. Tout d'abord, il a été montré que l'infradensité moyenne du tronc est significativement différente de l'infradensité mesurée à 1,30 m pour *A. alba* et *P. menziesii*. De plus, la variation verticale de l'infradensité a été étudiée pour les trois essences. L'infradensité du bois de tronc diminue avec la hauteur, du bas vers le haut de l'arbre, pour

Abies alba et *Pseudotsuga menziesii* et augmente pour *Picea abies*. Ces variations ont été mises en évidence à l'aide de modèles descriptifs. Le développement de deux modèles descriptifs, un prenant en entrée l'infradensité à 1,30 m et un ne la prenant pas en entrée, a permis de montrer que la variation verticale de l'infradensité était forte et ne devait pas être négligée.

Le chapitre 6 a montré que pour l'écorce, la variation de l'infradensité au sein du compartiment est aussi importante. Il a été observé que l'infradensité diminue avec la hauteur pour *A. alba*, diminue puis augmente pour *P. abies* et augmente puis diminue légèrement pour *P. menziesii*.

Enfin, le chapitre 7 a montré que l'infradensité moyenne des nœuds et des branches décroît avec la hauteur dans l'arbre. De plus l'infradensité diminue fortement sur les 50 premiers centimètres de la branche puis reste constante jusqu'au bout de la branche.

Ces différents résultats montrent que la variation intra-compartiment existe et est assez forte. Ainsi, en fonction de l'utilisation des résultats souhaitée et du niveau de précision attendu (biomasse totale, biomasse du compartiment), l'utilisation d'une moyenne par compartiment ne semble pas suffire. En effet, les nœuds et les branches étant riches en extractibles (Willför et al., 2003a, 2005), pour une utilisation en chimie du bois, il vaudrait mieux prélever uniquement le début de la branche, proche de l'insertion sur le tronc. En revanche, pour une estimation de la biomasse totale, la variation de l'infradensité par compartiment n'est pas nécessaire, une moyenne par compartiment est suffisante.

8.2 Méthodologie

8.2.1 Masse volumique apparente ou volume apparent de l'écorce

L'épaisseur d'écorce est estimée en reprenant la circonférence après écorçage, ou par des mesures ponctuelles à la jauge à écorce. Dans les deux cas, une surface surestimée de l'écorce est obtenue. En effet, la rugosité de l'écorce est importante dans le calcul de la surface d'écorce. Le volume des tiges est souvent calculé à partir d'une circonférence sur écorce mesurée au mètre ruban. La figure 8.1 montre la différence entre la surface réelle d'écorce, et la surface surestimée mesurée au mètre ruban. La surface surestimée ne prend pas en compte la morphologie de l'écorce.

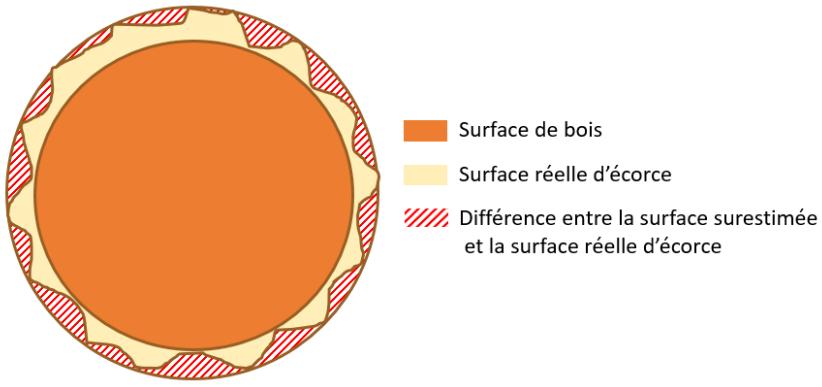


Figure 8.1 – Représentation de la surface réelle d'écorce, zone beige, et la surface surestimée d'écorce, somme des zones beige et hachurée rouge, pour une rondelle de bois.

Or, dans cette thèse, grâce à l'utilisation du tomographe à rayons X, la masse volumique de l'écorce a été calculée sur la surface réelle d'écorce.

La question qui se pose face à ce problème est : vaut-il mieux calculer une masse volumique surestimée qui sera donc plus faible que la masse volumique réelle, afin de

la multiplier au volume apparent, traditionnellement estimé par l'IGN, ou au contraire, estimer un volume réel à partir du volume apparent ?

Il a ici été considéré qu'il était préférable d'avoir la masse volumique réelle de l'écorce afin de s'adapter à toutes les situations. En effet, la masse volumique n'est pas uniquement utilisée pour la biomasse. Ainsi, lorsqu'elle n'est pas associée à un volume, il n'y a aucune raison d'avoir une masse volumique surestimée.

Dans le cadre d'un calcul de biomasse, avec les mesures usuelles de volumes apparent d'écorce, le volume devra être corrigée. Le facteur de correction, égal au rapport entre volumes d'écorce apparent et réel, serait dépendant de la rugosité de l'écorce et donc de l'essence étudiée, et même de la hauteur de mesure. Pour rappel, des essences comme *P. menziesii* ont une rugosité d'écorce différente entre le haut et le bas de l'arbre (Cardoso et Pereira, 2017).

8.2.2 Volume des nœuds

Comme expliqué dans le chapitre « Matériel et Méthode », la proportion de volume nœud dans le volume total de la tige sur écorce a été déterminée à l'aide de billons complets de J2 scannés intégralement pour *A. alba* et *P. menziesii*. Tous les nœuds de ces billons ont été détourés.

Malheureusement, ce jeu de données ne contenait pas de *P. abies*. Ainsi, la proportion de volume nœud dans le volume total de la tige sur écorce d'*A. alba* a été utilisée pour cette essence.

Pour avoir une estimation correcte de la biomasse de ce compartiment, il serait intéressant d'effectuer un protocole similaire en prélevant des billons complets de *P. abies* et de détourer l'intégralité des nœuds afin de déterminer cette proportion de volume de nœud.

Il serait également utile de vérifier si la proportion de nœuds peut être considérée constante dans une essence donnée ou si elle varie entre arbres ou avec la hauteur dans la tige.

8.2.3 Le protocole d'échantillonnage

Il est désormais temps de discuter d'un éventuel allègement du protocole d'échantillonnage pour de futures mesures. Cette question mérite d'être séparée entre les essences déjà étudiée dans cette thèse, et les essences qui n'ont pas encore été mesurée.

8.2.3.1 Les essences de la thèse

Pour les essences étudiées dans cette thèse, l'échantillonnage actuel a permis de mettre en lumière les différences de masses volumiques entre et dans les compartiments. Les prochains échantillonnages auraient surtout pour objectif de confirmer ces résultats.

Pour le bois de tronc, les modèles développés s'ajustent bien arbre par arbre, notamment pour le modèle utilisant l'infradensité à 1,30 m en entrée. Il est peut-être envisageable de prendre quelques rondelles en dessous de la base du houppier, particulièrement au niveau de l'empattement, une à la base du houppier et quelques-unes au-dessus. Afin de savoir la quantité de rondelles qu'il convient de prélever, un test pourrait être effectué d'ajustement des modèles avec de moins en moins de rondelles et en comparant les RMSE des modèles.

Pour l'écorce, en développant un modèle de variation verticale de l'infradensité, et en effectuant des ajustements de modèles similaires à la proposition pour le bois de tronc, il devrait être possible de donner le nombre de rondelles minimal pour bien décrire cette variation. Le problème de l'écorce provient principalement de l'incertitude de mesure

discutée au chapitre 3. La priorité est donc tout d'abord de travailler sur la validation de la mesure de l'infradensité.

Pour les nœuds, la masse volumique varie avec la hauteur. Il pourrait être envisagé de diminuer le nombre de nœuds prélevés car la mesure de la masse volumique des nœuds est compliquée et fastidieuse. Il est important de prévoir un temps conséquent à l'acquisition de données pour ce compartiment. Enfin, l'utilité de mesurer la masse volumique pour les nœuds morts est discutable puisque leur utilisation en industrie semble difficile et la variation de masse volumique entre les nœuds vivants et les nœuds morts ne semble pas assez forte pour être prise en compte. Enfin, comme il a déjà été mentionné, la variation de la proportion de nœuds dans la tige n'a pas été étudiée. Pourtant cette étude est importante afin de connaître quelle partie du tronc contient le plus de volume de nœud, afin de privilégier cette zone.

Pour les branches, il est nécessaire de prélever plus de rondelles près de l'insertion, puisque la diminution de la masse volumique est forte à cet endroit. De plus, le reste de la branche ne sera pas forcément valorisable en industrie. Ainsi, une connaissance précise de la variation de la masse volumique à l'apex de la branche ne semble pas utile, ni pour l'industrie, ni pour la comptabilité carbone.

Bien sûr, toutes ces propositions sont dépendantes de la précision attendue. Pour une connaissance très précise de la variation de la masse volumique, une augmentation du nombre d'échantillons est nécessaire, c'est-à-dire plus d'arbres avec différentes conditions de croissance. En revanche, pour améliorer les résultats de cette thèse, un allègement du protocole de mesure est envisageable. Ce protocole allégé pourrait permettre d'étudier, pour ces essences, des variables qui n'ont pas pu être étudiées ici telle que l'altitude, le type de sol, le climat ou encore l'âge des arbres, permettant ainsi de mieux comprendre les facteurs influençant les variations de la masse volumique.

8.2.3.2 Autres essences

Des essences feuillues ont été prélevée durant la thèse mais n'ont pas pu être étudiée par manque de temps. Il s'agissait de *Q. robur*/*Q. petraea* et de *F. sylvatica*. Tous les compartiments (bois de tronc, écorce, noeuds et branches) sont disponibles pour l'étude de la variation de la masse volumique. L'étude de ces essences serait un point de départ très intéressant pour une comparaison entre feuillus et résineux tempérés.

La variation de la masse volumique pourrait aussi être étudiée pour d'autres essences importantes de la région Grand Est comme le pin sylvestre, le mélèze ou encore le charme. De plus, les nœuds et écorces de ces essences sont riches en extractibles (Willför et al., 2003b ; Pietarinen et al., 2006).

Cette thèse a montré que la variation entre compartiments et intra-compartiments dépend de l'essence. Ainsi, il semble difficile de réduire le protocole de mesure, notamment pour le nombre de rondelles de tronc puisque la variation dans ce compartiment est différente pour chaque essence. Il faudrait alors dans un premier temps prélever un nombre faible d'arbres mais avec de nombreux échantillons, comme ce qui a été fait pour cette thèse, puis faire un échantillonnage plus intensif une fois les variations connues. Pour les branches et nœuds, les trois essences étudiées dans la thèse ont une masse volumique diminuant avec la hauteur. Ainsi, il serait possible de prélever moins de branches même si rien ne prouve que les branches de ces espèces réagiront de la même manière puisque ces variations n'ont été observées que pour trois essences résineuses. De même, ces compartiments pourraient être étudiés finement sur peu d'arbres puis moins finement sur une quantité d'arbres plus importante.

Le charme est un cas particulier de ces trois essences puisqu'il s'agit d'un feuillu. Il faudra vérifier si les nœuds et branches ont une différence aussi importante avec le tronc que les résineux. Il existe peu d'informations dans la littérature sur ces compartiments,

notamment les nœuds. Par prudence, et tant que les feuillus de cette thèse n'ont pas été étudiés, il vaut mieux prélever un nombre important d'échantillons dans ces deux compartiments.

8.3 Perspectives

8.3.1 Futures publications

Les résultats préliminaires des chapitres 6 et 7 n'ont pas encore été publiés.

Un article analysant la variation de la masse volumique de l'écorce des trois essences résineuses en fonction de la hauteur est en projet. Ce papier présentera un modèle de ces variations, de manière similaire à l'article portant sur la variation verticale de la masse volumique du bois de tronc. Toutes les données sont disponibles pour cela.

Par la suite, un autre papier concernant la variation depuis le nœud jusqu'au bout de l'apex des branches des résineux sera écrit. Ce papier décrira aussi la variation de la masse volumique de ces deux compartiments en fonction de la hauteur et du diamètre des nœuds et branches. De plus, il pourrait être envisagé d'analyser l'effet de l'orientation (NSEO) sur la masse volumique des branches et des nœuds.

Enfin, il est envisagé d'écrire un article sur la différence entre la masse volumique mesurée sur des carottes de sondage et la masse volumique estimée à partir de rondelles de tronc. Pour cela, une simulation de carottage à différentes hauteurs serait effectuée sur les données de J2 et J3 et les moyennes obtenues (pondérées ou non par la distance à la moelle pour tenir compte de la surreprésentation du bois proche de la moelle dans une carotte cylindrique) seront comparées avec la masse volumique des rondelles pour les trois essences résineuses.

8.3.2 Liens avec le projet XyloDensMap

Le troisième papier cité précédemment sur la différence entre la masse volumique mesurée sur des carottes de sondage et la masse volumique réelles de la tige ou de l'arbre permettrait de commencer à faire le lien avec le projet XyloDensMap. Ce projet s'intéresse à la variation entre arbres de la masse volumique pour toutes les essences françaises, mesurée sur des carottes de sondage prelevées à 1,30 m et récupérées lors des inventaires forestiers effectués par l'IGN (Leban et al., 2017).

En effet, les variations de masse volumique dans l'arbre analysées dans cette thèse ne sont pas représentatives de la ressource en raison du faible nombre d'arbres échantillonnés mais très précises au niveau de la variation dans l'arbre. Au contraire, le projet XyloDensMap dispose d'un jeu de données imposant de masses volumiques, mais restreint à une carotte prélevée à 1,30 mètre. En combinant les résultats du projet XylodensMap avec ceux de cette thèse, il serait possible d'étendre à un grand nombre d'arbres l'estimation de la biomasse tenant compte des variations de masse volumique entre compartiments. Pour cela, il faudrait par exemple faire le lien entre la moyenne pondérée de la carotte et les variations entre (ou dans) les compartiments. Les modèles de variations verticales d'infradensité développés dans le chapitre 5 permettent de répondre à cette problématique. En effet, l'un des deux modèles développés prend en entrée la masse volumique à 1,30 m. Ainsi, l'utilisation de ce modèle permettrait d'obtenir l'infradensité moyenne du tronc pour un nombre d'arbre plus important et permettrait de décrire la ressource plus finement.

8.3.3 Variations radiales de la masse volumique du bois de tronc

La variation verticale de la masse volumique du bois de tronc a été étudiée pour les trois essences résineuses. Il existe dans la littérature des modèles prenant compte en plus de la variation radiale afin d'avoir un schéma complet de la variation de la masse volumique dans le tronc. Les données des jeux J2 et J3 permettent de faire ceci, mais le temps a manqué afin de faire ce type de modélisation. De plus, les limites de cernes n'étant pas suffisamment visibles sur les images scanner, les variations radiales n'auraient pas pu être reliées aux différences interannuelles comme c'est le cas en général dans la littérature.

Cependant, un autre travail développé en parallèle au laboratoire a montré qu'il était possible de coupler les densités mesurées au scanner et les largeurs de cernes mesurées sur un banc optique pour estimer les masses volumiques de chaque cerne. Ainsi, en combinant ces résultats, il serait possible d'obtenir une carte complète de la masse volumique des cernes du bois de tronc.

8.3.4 Lien entre masse volumique, concentration en extractibles, quantité de bois de compression et intensité d'éclaircie

Comme expliqué précédemment dans la thèse, des rondelles ont été prélevées afin d'étudier la concentration en extractibles des différents compartiments de l'arbre pour les trois essences résineuses. Il serait intéressant de mettre en relation ces concentrations avec la masse volumique afin de confirmer le lien entre les variations de ces deux variables.

Pour les branches, le lien entre masse volumique et concentration en extractibles a déjà été discuté dans le chapitre 7. Des échantillons permettant de mesurer la quantité de bois de compression sont encore disponibles pour ces branches sur lesquelles la masse volumique a été mesurée en continu le long de la branche. Ces mesures permettraient de faire le lien entre masse volumique et quantité de bois de compression. Les résultats pourront être discutés dans l'article sur les nœuds et branches.

Les arbres de cette thèse ont été échantillonnés dans des parcelles testant des intensités d'éclaircies contrastées. Cet effet a été étudié pour le bois de tronc mais reste à analyser pour les autres compartiments.

8.4 Utilisation des résultats de la thèse

Les résultats de masses volumiques par compartiments ont déjà été intégrés aux outils de l'IGN. À l'échelle de la région Grand Est, Pichancourt et al. (2021) utilisent les infradensités de cette thèse pour *A. alba* afin de réfléchir les approvisionnements en bois pour les extractions de molécules. (Bauer, 2021) ont aussi utilisés les résultats des trois essences pour l'écorce spécifiquement afin d'obtenir une quantité d'extractible.

Comme expliqué dans les parties précédentes, on peut se demander s'il est possible de déterminer la masse volumique des différents compartiments à partir de la masse volumique des branches ou de la masse volumique mesurée à 1,30 m. Les résultats n'ont pas mis en évidence de corrélation entre ces variables. Ainsi, il ne semble pas possible de simplifier de mesurer une seule masse volumique et de déterminer les masses volumiques des autres compartiments. Ces résultats sont bien sûr a confirmer sur un nombre d'échantillons plus grand.

CHAPITRE 9

Conclusion

La masse volumique du bois de tronc, de l'écorce du tronc, des nœuds et des branches a été étudiée pour trois essences : *Abies alba*, *Picea abies* et *Pseudotsuga menziesii*. L'objectif de cette thèse était de mettre en lumière les différences de masse volumique entre ces compartiments, d'analyser les variations de masse volumique au sein de ces compartiments et de d'évaluer l'impact de la différence entre la masse volumique moyenne du bois de tronc mesurée à 1,30 mètre et la masse volumique moyenne des compartiments étudiés sur le calcul de biomasse aérienne ligneuse.

Il a été montré que la plupart des compartiments ont une masse volumique moyenne supérieure à la masse volumique moyenne du bois de tronc mesurée à 1,30 mètre. Ces différences de masses volumiques entre les compartiments sont importantes et méritent d'être prises en compte lors du calcul de biomasse. La différence de biomasse entre la biomasse calculée avec la masse volumique moyenne du bois de tronc mesurée à 1,30 mètre appliquée à tous les compartiments, et la biomasse calculée avec les masses volumiques de chaque compartiment peut entraîner, par exemple, une sous-estimation de 50 % de la biomasse des nœuds.

Pour le bois de tronc, la masse volumique diminue avec la hauteur, du bas vers le haut de l'arbre, pour *Abies alba* et *Pseudotsuga menziesii* et augmente pour *Picea abies*. Ces variations ont été mises en évidence à l'aide de modèles descriptifs.

Pour l'écorce, la masse volumique diminue avec la hauteur pour *A. alba*, diminue puis augmente pour *P. abies* et augmente puis diminue légèrement pour *P. menziesii*.

Pour les nœuds, la masse volumique moyenne décroît avec la hauteur dans l'arbre. Le nombre de nœuds par verticille ne semble pas influencer la masse volumique moyenne des nœuds. Enfin, pour les branches, il a été trouvé que la masse volumique diminue très fortement sur les 50 premiers centimètres de la branche puis reste constante jusqu'au bout de la branche. De plus, la masse volumique moyenne de la branche diminue du bas vers le haut de l'arbre.

Ainsi, ces résultats exploratoires ouvrant la porte sur de nombreux résultats très intéressant et novateurs, notamment pour l'écorce, les nœuds et les branches, cette thèse a permis de montrer que la variation de la masse volumique au sein de l'arbre est importante, et ne suit pas forcément un schéma type pour toutes les essences. La hauteur de mesure, le diamètre du compartiment mesuré, la largeur de cernes, la quantité de bois de réaction, la concentration en extractibles jouent un rôle important sur les différences de masses volumiques entre les compartiments de l'arbre. Enfin, cette thèse a confirmé l'intérêt de s'intéresser à la valorisation de l'écorce et des nœuds, riches en composés extractibles, représentant une masse non-négligeable de l'arbre.

En conclusion, quatre objectifs étaient énoncés au début de cette thèse. Malgré l'émergence de nouvelles questions et des limites décrites précédemment, les objectifs ont pu être rempli avec succès. De même, quatre hypothèses ont été émises et trois d'entre elles ont été validées.

Bibliographie

Agro, C., 2018. Estimation de la densité de nœuds d'épicéa, de hêtre et de tremble à partir d'images obtenues par tomographie à rayon X et comparaison de plusieurs méthodes de mesure informatiques. Master's thesis. M1 AETPF, Université de Lorraine.

Ammour, H., 2018. Mesure et analyse de la variabilité de la densité du bois des nœuds pour l'estimation des quantités d'extractibles dans les arbres des forêts de l'Est de la France. Master's thesis. M1 AETPF, Université de Lorraine.

Andersson, E., 1987. Pinus contorta-The properties of trees and wood. Sveriges Lantbruksuniversitet .

Augusto, L., Achat, D., Boulanger, V., Canteloup, D., Landmann, G., Legout, A., Meredieu, C., Plomion, C., Pousse, N., Ranger, J., Trichet, P., 2014. Intensification des itinéraires sylvicoles et des récoltes : implication pour la durabilité des systèmes. Innovations Agronomiques, INRAE 41, 13–30.

Barnett, J.R., Gril, J., Saranpää, P., 2014. The Biology of Reaction Wood Introduction, in : The Biology of Reaction Wood, pp. 1 – 11.

Bastin, J.F., Fayolle, A., Tarelkin, Y., Van den Bulcke, J., De Haulleville, T., Mortier, F., Beeckman, H., Van Acker, J., Serckx, A., Bogaert, J., De Cannière, C., 2015. Wood specific gravity variations and biomass of central african tree species : The simple choice of the outer wood. PloS one 10, 1–16. doi :https://10.1371/journal.pone.014214.

Bauer, G., Speck, T., Blömer, J., Bertling, J., Speck, O., 2010. Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. Journal of Materials Science 45, 5950–5959. doi :https://doi.org/10.1007/s10853-010-4680-4.

Bauer, R., 2021. La modélisation du volume des compartiments riches en composés chimiques extractibles dans six essences d'intérêt des régions Grand Est et Bourgogne Franche-Comté. Ph.D. thesis. Paris, AgroParisTech.

Bauer, R., Billard, A., Mothe, F., Longuetaud, F., Houballah, M., Bouvet, A., Cuny, H., Colin, A., Colin, F., 2021. Modelling of bark volume in the forest resource for six main forest tree species in two regions of north-eastern. Accepté par Annals of Forest Science .

Beall, F.C., 1972. Density of hemicelluloses and their relationship to wood substance density. Wood Fiber .

Bergès, L., Dupouey, J.L., Franc, A., 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of quercus petraea liebl. in northern france since the middle of the nineteenth century. Trees 14, 398–408. doi :https://doi.org/10.1007/s004680000055.

Bertaud, F., Holmbom, B., 2004. Chemical composition of earlywood and latewood in norway spruce heartwood, sapwood and transition zone wood. Wood Science and Technology 38, 245–256. doi :https://doi.org/10.1007/s00226-004-0241-9.

Bhat, K.M., 1982. Anatomy, basic density and shrinkage of birch bark. IAWA Journal 3, 207–213. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000841.

Bhat, K.M., Bhat, K.V., Dhamodaran, T.K., 1990. Wood specific gravity in stem and branches of eleven timbers from Kerala. Indian Forester 116, 541–546.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Colin, F., Deleuze, C., Longuetaud, F., 2021. Vertical variations in wood basic density for two softwood species. European Journal of Forest Research , 1–16doi :https://doi.org/10.1007/s10342-021-01402-y.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Jonard, M., Colin, F., Longuetaud, F., 2020. Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. Annals of Forest Science 77, 1–18. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-020-00999-1.

Bilot, N., Saint-André, L., Rogaume, Y., Deleuze, C., 2014. Qualification du bois énergie : peut-on aller jusqu'au pouvoir calorifique ? Rendez-vous Techniques ONF , 73–81.

Björklund, J., Seftigen, K., Schweingruber, F., Fonti, P., von Arx, G., Bryukhanova, M.V., Cuny, H.E., Carrer, M., Castagneri, D., Frank, D.C., 2017. Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in northern hemisphere conifers. New Phytologist 216, 728–740. doi :https://doi.org/10.1111/nph.14639.

Bodie, B.F., 1988. Wood properties of jack pine from a northwestern Ontario plantation. HB Sc. F. Ph.D. thesis. Thesis, School of Forestry, Lakehead University, Thunder Bay, Ontario, Canada.

Boland, J.M., Woodward, D.L., 2021. Thick bark can protect trees from a severe ambrosia beetle attack. PeerJ 9, e10755. doi :https://doi.org/10.7717/peerj.10755.

Bouriaud, O., Bréda, N., Le Moguedec, G., Nepveu, G., 2004. Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. Trees 18, 264–276. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-003-0303-x.

Bouriaud, O., Teodosiu, M., Kirdyanov, A., Wirth, C., 2015. Influence of wood density in tree-ring based annual productivity assessments and its errors in Norway spruce. Biogeosciences 12. doi :https://doi:10.5194/bg-12-6205-2015.

Boutelje, J.B., 1966. On anatomical structure moisture content density shrinkage and resin content of wood in and around knots in Swedish pine (Pinus Silvestris L) and in Swedish spruce (Picea Abies Karst). Svensk Papperstidning-Nordisk Cellulosa 69, 1–10.

Bouvet, A., Deleuze, C., 2013. Taux d'écorce pour les principales essences forestières françaises. Rendez-Vous Techniques ONF 39-40, 60–67.

Brennan, M., Fritsch, C., Cosgun, S., Dumarcay, S., Colin, F., Gérardin, P., 2020a. Quantitative and qualitative composition of bark polyphenols changes longitudinally with bark maturity in Abies alba Mill. Annals of Forest Science 77. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-019-0916-x.

Brennan, M., Fritsch, C., Cosgun, S., Dumarcay, S., Colin, F., Gérardin, P., 2020b. Yield and compositions of bark phenolic extractives from three commercially significant softwoods show intra- and inter-specific variation. Plant Physiology and Biochemistry 155, 346–356. doi :https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.033.

Brennan, M., Hentges, D., Cosgun, S., Dumarcay, S., Colin, F., Gérardin, C., Gérardin, P., 2020c. Intraspecific variability of quantity and chemical composition of ethanolic knotwood extracts along the stems of three industrially important softwood species : Abies alba, Picea abies and Pseudotsuga menziesii. Holzforschung 75. doi :https://doi.org/10.1515/hf-2020-0108.

Brown, S., 2002. Measuring carbon in forests : current status and future challenges. Environmental pollution 116, 363–372. doi :https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00212-3.

Cailliez, F., 1980. Estimation des volumes et accroissement des peuplements forestiers : avec référence particulière aux forêts tropicales, vol. 1 - estimation des volumes , 80.

Canny, J., 1986. A computational approach to edge detection. IEEE Transactions on pattern analysis and machine intelligence , 679–698doi :https://doi:10.1109/TPAMI.1986.4767851.

Cardoso, S., Pereira, H., 2017. Characterization of Douglas-fir grown in Portugal : heartwood, sapwood, bark, ring width and taper. European Journal of Forest Research 136, 597–607. doi :https://doi.org/10.1007/s10342-017-1058-z.

Cardoso, S., Quilhó, T., Pereira, H., 2019. Influence of cambial age on the bark structure of Douglas-fir. Wood Science and Technology 53, 191–210. doi :https://doi.org/10.1007/s00226-018-1055-5.

Caron, A., Altaner, C.M., Gardiner, B., Jarvis, M.C., 2013. Distribution of extractives in Sitka spruce (Picea sitchensis) grown in the northern UK. European Journal of Wood and Wood Products 71, 697–704. doi :https://doi.org/10.1007/s00107-013-0728-x.

Carsan, S., Orwa, C., Harwood, C., Kindt, R., Stroebel, A., Neufeldt, H., Jamnadass, R., 2012. African wood density database. World Agroforestry Centre, Nairobi .

Cavalheiro, R.S., Almeida, D.H., Almeida, T.H., Christoforo, A.L., Lahr, F.A.R., 2016. Density as estimator of shrinkage for some Brazilian wood species. International Journal of Materials Engineering 6, 107–112. doi :https://doi.org/10.5923/j.ijme.20160603.08.

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. Oecologia 145, 87–99. doi :https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x.

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., W., N.B., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. Global change biology 20, 3177–3190. doi :https://doi.org/10.1111/gcb.12629.

Clair, B., Thibaut, B., 2014. Physical and mechanical properties of reaction wood, in : The biology of reaction wood. Springer, pp. 171–200. doi :https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_6.

Colin, F., Houllier, F., 1992. Branchiness of Norway spruce in northeastern France : predicting the main crown characteristics from usual tree measurements, in : Annales des Sciences forestières, EDP Sciences. pp. 511–538. doi :https://doi.org/10.1051/forest:19920506.

Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with x-ray computer tomography : biological bases, preliminary results and perspectives. Trees 24, 953–967. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-010-0466-1.

Cortini, F., Groot, A., Filipescu, C.N., 2013. Models of the longitudinal distribution of ring area as a function of tree and stand attributes for four major Canadian conifers. Annals of Forest Science 70, 637–648. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-013-0305-9.

Cotana, F., Cavalaglio, G., Gelosia, M., Nicolini, A., Coccia, V., Petrozzi, A., 2014. Production of bioethanol in a second generation prototype from pine wood chips. Energy Procedia 45, 42–51. doi :https://doi.org/10.1016/j.egypro.2014.01.006.

Cuny, H.E., Rathgeber, C.B.K., Frank, D., Fonti, P., Fournier, M., 2014. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. New Phytologist 203, 1231–1241. doi :https://doi.org/10.1111/nph.12871.

Dahlen, J., Auty, D., Lowell, E.C., 2021. Modeling specific gravity and diameter inside bark of western hemlock and Sitka spruce growing in southeast Alaska. Canadian Journal of Forest Research Just-IN. doi :https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0345.

Decoux, V., Varcin, É., Leban, J.M., 2004. Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. consequences for the cell wall apparent density determination. Annals of Forest Science 61, 251–262. doi :https://doi.org/10.1051/forest:2004018.

Deleuze, C., 2017. Quel rôle joue la forêt dans la séquestration de carbone atmosphérique ? Et comment le réseau Renecofor éclaire ce rôle d'étténuation, in : 25 ans RENECOFOR. URL : https://www.youtube.com/watch?v=hJN6W2AUVZ8.

Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J.P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., Longuetaud, F., Mothe, F., Hervé, J.C., Vallet, P., 2014. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. Rendez-vous techniques ONF 44, 22–32.

Demol, M., Calders, K., Moorthy, S.M.K., Van den Bulcke, J., Verbeeck, H., Gielen, B., 2021. Consequences of vertical basic wood density variation on the estimation of aboveground biomass with terrestrial laser scanning. Trees 35, 671–684. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-020-02067-7.

Deng, X., Zhang, L., Lei, P., Xiang, W., Yan, W., 2014. Variations of wood basic density with tree age and social classes in the axial direction within Pinus massoniana stems in Southern China. Annals of Forest Science 71, 505–516. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-013-0356-y.

Dibdiakova, J., Vadla, K., 2012. Basic density and moisture content of coniferous branches and wood in Northern Norway, in : EPJ Web of Conferences, EDP Sciences. pp. 1–6. doi :https://doi.org/10.1051/epjconf/20123302005.

Donaldson, L.A., Grace, J., Downes, G.M., 2004. Within-tree variation in anatomical properties of compression wood in radiata pine. IAWA journal 25, 253–271. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000364.

Dutilleul, P., Herman, M., Avella-Shaw, T., 1998. Growth rate effects on correlations among ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (Picea abies). Canadian Journal of Forest Research 28, 56–68. doi :https://doi.org/10.1139/x97-189.

Eberhardt, T.L., Dahlen, J., Schimleck, L., 2017. Species comparison of the physical properties of loblolly and slash pine wood and bark. Canadian Journal of Forest Research 47, 1495–1505. doi :https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0091.

Eder, M., Jungnikl, K., Burgert, I., 2009. A close-up view of wood structure and properties across a growth ring of Norway spruce (Picea abies [l] Karst.). Trees 23, 79–84. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-008-0256-1.

Erickson, J.R., 1972. The moisture content and specific gravity of the bark and wood of northern pulpwood species. Technical Report. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, Research note.

Fabris, S., 2000. Influence of cambial ageing, initial spacing, stem taper and growth rate on the wood quality of three coastal conifers. Ph.D. thesis. University of British Columbia.

FAO, 2012. FRA 2015 Termes et définitions. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

FCBA, 2020. Memento 2020. Institut Technologique Forêt Cellulose Bois-construction Ameublement. Champs-sur-Marne, France. URL : https://www.fcba.fr/ressources/memento-2020/.

Filbakk, T., Jirjis, R., Nurmi, J., Høibø, O., 2011. The effect of bark content on quality parameters of Scots pine (Pinus sylvestris L.) pellets. Biomass and Bioenergy 35, 3342–3349. doi :https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.09.011.

Filipescu, C.N., Lowell, E.C., Koppenaal, R., Mitchell, A.K., 2014. Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. Canadian Journal of Forest Research 44, 220–229. doi :https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0275.

Fortin, M., Caurla, S., 2017. Comptabilité carbone en foresterie. Unité d'enseignement AgroParisTech, Ressource Filière Forêt.

Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2014. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. New Phytologist 202, 79–94. doi :https://doi.org/10.1111/nph.12632.

Franceschini, T., Longuetaud, F., Bontemps, J.D., Bouriaud, O., Caritey, B.D., Leban, J.M., 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce Picea abies (l.) Karst. Trees 27, 913–925. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-013-0844-6.

Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., Leban, J.M., 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. Annals of Forest Science 66, 804. doi :https://doi.org/10.1051/forest/2009071.

García-Gonzalo, E., Santos, A.J., Martínez-Torres, J., Pereira, H., Simões, R., García-Nieto, P.J., Anjos, O., 2016. Prediction of five softwood paper properties from its density using support vector machine regression techniques. BioResources 11, 1892–1904.

Gartner, B.L., 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences, in : Plant Stems. Elsevier, pp. 125–149. doi :https://doi.org/10.1016/B978-012276460-8/50008-4.

Gartner, B.L., 2002. Sapwood and inner bark quantities in relation to leaf area and wood density in Douglas-fir. IAWA journal 23, 267–285. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000303.

Gindl, W., Grabner, M., Wimmer, R., 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. Canadian Journal of Botany 79, 815–821. doi :https://doi.org/10.1139/b01-060.

Gominho, J., Figueira, J., Rodrigues, J.C., Pereira, H., 2001. Within-tree variation of heartwood, extractives and wood density in the eucalypt hybrid urograndis (Eucalyptus grandis× E. urophylla). Wood and fiber science 33, 3–8.

González-Rodrigo, B., Esteban, L.G., de Palacios, P., García-Fernández, F., Guindeo, A., 2013. Variation throughout the tree stem in the physical-mechanical properties of the wood of Abies alba Mill. from the Spanish Pyrenees. Madera y Bosques 19, 87–107.

Grote, R., 2002. Foliage and branch biomass estimation of coniferous and deciduous tree species. Silva Fennica 36, 779–788.

Gryc, V., Horáček, P., 2007. Variability in density of spruce (Picea abies [L.] Karst.) wood with the presence of reaction wood. Journal of Forest Science 53, 129–137.

Gryc, V., Horáček, P., Šlezingerová, J., Vavrčík, H., 2011. Basic density of spruce wood, wood with bark, and bark of branches in locations in the Czech Republic. Wood research 56, 23–32.

Gupta, D.K., Bhatt, R.K., Keerthika, A., Shukla, A.K., Noor Mohamed, M.B., Jangid, B.L., 2017. Wood specific gravity of trees in hot semi-arid zone of India : Diversity among species and relationship between stem and branches. Current Science 113, 1597–1600.

Hakkila, P., 1971. Coniferous branches as a raw material source. Communicationes Institute Forestalis Fenniae 75.

Hamada, J., Pétrissans, A., Ruelle, J., Mothe, F., Colin, F., Pétrissans, M., Gérardin, P., 2018. Thermal stability of Abies alba wood according to its radial position and forest management. European Journal of Wood and Wood Products 76, 1669–1676. doi :https://doi.org/10.1007/s00107-018-1353-5.

Hamilton, J.R., Cech, F.C., Shurtliffe, C.E., 1976. Estimating bole specific gravity from limbs of mature black cherry and northern red oak trees. Wood and Fiber Science 7, 281–286.

Han, F., Li, F., Liang, M., 2010. Influence of stand density on knot and stem form of larch. Journal of Northeast Forestry University 38, 4–8.

Harkin, J.M., 1971. Bark and its possible uses. volume 91. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory.

Harris, J.M., 1977. Shrinkage and density of radiata pine compression wood in relation to its anatomy and mode of formation. New Zealand Journal of Forestry Science 7, 91–106.

Heim, L., 2018. Estimation de la variation de la densité des nœuds de Picea abies par infradensité, microdensité et poussée d'Archimède. Master's thesis. M1 AETPF, Université de Lorraine.

Hein, S., Mäkinen, H., Yue, C., Kohnle, U., 2007. Modelling branch characteristics of Norway spruce from wide spacings in Germany. Forest Ecology and Management 242, 155–164. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.014.

Henry, M., Bombelli, A., Trotta, C., Alessandrini, A., Birigazzi, L., Sola, G., Vieilledent, G., Santenoise, P., Longuetaud, F., Valentini, R., Picard, N., Saint-André, L., 2013. Globallometree : international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. Iforest 6, 326. doi :https://doi.org/10.3832/ifor0901-006.

Hillis, W.E., 1971. Distribution, properties and formation of some wood extractives. Wood Science and Technology 5, 272–289.

Hillis, W.E., 2012. Heartwood and tree exudates. volume 4. Springer Science & Business Media.

Holmbom, B., Eckerman, C., Eklund, P., Hemming, J., Nisula, L., Reunanen, M., Sjöholm, R., Sundberg, A., Sundberg, K., Willför, S., 2003a. Knots in trees–A new rich source of lignans. Phytochemistry Reviews 2, 331–340. doi :https://doi.org/10.1023/B:PHYT.0000045493.95074.a8.

Holmbom, B., Hemming, J., Willför, S., Reunanen, M., Nisula, L., Eckerman, C., 2003b. Phenolic bioactive substances in wood and knots of different spruce and fir species, in : Proceedings of the 12th International Symposium on Wood and Pulping Chemistry, pp. 341–344.

IGN, 2020. Le memento inventaire forestier - édition 2020. Institut national de l'information géographique et forestière. Saint-Mandé, France. URL : https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?article583.

Ivković, M., Gapare, W., Wu, H., Espinoza, S., Rozenberg, P., 2013. Influence of cambial age and climate on ring width and wood density in Pinus radiata families. Annals of Forest Science 70, 525–534. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-013-0290-z.

Jacquin, P., Longuetaud, F., Leban, J.M., Mothe, F., 2017. X-ray microdensitometry of wood : a review of existing principles and devices. Dendrochronologia 42, 42–50. doi :https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.01.004.

Jaime, L., Batllori, E., Margalef-Marrase, J., Navarro, M.Á.P., Lloret, F., 2019. Scots pine (Pinus sylvestris L.) mortality is explained by the climatic suitability of both host tree and bark beetle populations. Forest Ecology and Management 448, 119–129. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.070.

Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S., Birdsey, R.A., 2004. Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species 319, 1–48.

Jodin, P., 1994. Le bois matériau d'ingénierie. Association pour la recherche sur le bois en Lorraine, Nancy.

Jourez, B., Riboux, A., Leclercq, A., 2001. Comparison of basic density and longitudinal shrinkage in tension wood and opposite wood in young stems of Populus euramericana cv. Ghoy when subjected to a gravitational stimulus. Canadian Journal of Forest Research 31, 1676–1683. doi :https://doi.org/10.1139/x01-096.

Jozsa, L., Brix, H., 1989. The effects of fertilization and thinning on wood quality of a 24-year-old Douglas-fir stand. Canadian Journal of Forest Research 19, 1137–1145.

Jozsa, L.A., Middleton, G.R., 1994. A discussion of wood quality attributes and their practical implications. Forintek Canada Special Publication No.SP-34. .

Jungnikl, K., Goebbels, J., Burgert, I., Fratzl, P., 2009. The role of material properties for the mechanical adaptation at branch junctions. Trees 23, 605–610. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-008-0305-9.

Kain, G., Tudor, E.M., Barbu, M.C., 2020. Bark thermal insulation panels : An explorative study on the effects of bark species. Polymers 12, 1–16. doi :https://doi.org/10.3390/polym12092140.

Kaul, M., Mohren, G.M.J., Dadhwal, V.K., 2010. Carbon storage and sequestration potential of selected tree species in India. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change 15, 489–510. doi :https://doi.org/10.1007/s11027-010-9230-5.

Kebbi-Benkeder, Z., Dumarçay, S., Touahri, N., Manso, R., Gérardin, P., Colin, F., 2016. Les noeuds : un bois méconnu et une source importante de composés extractibles. Revue Forestiére Française .

Kebbi-Benkeder, Z., Manso, R., Gérardin, P., Dumarçay, S., Chopard, B., Colin, F., 2017. Knot extractives : a model for analysing the eco-physiological factors that control the within and between-tree variability. Trees 31, 1619–1633. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-017-1573-z.

Kellogg, R.M., Wangaard, F.F., 1969. Variation in the cell-wall density of wood. Wood and Fiber Science 1, 180–204.

Kiaei, M., Kord, B., Chehalmardian, A., Moya, R., Farsi, M., 2015. Mineral content in relation to radial position, altitude, chemical properties and density of Persian ironwood. Maderas. Ciencia y tecnología 17, 657–672. doi :http://dx.doi.org/10.4067/S0718-221X2015005000058.

Kiaei, M., Samariha, A., 2011. Relationship between altitude index and wood properties of Pinus eldarica Medw. Gazi University Journal of Science 24, 911–918.

Kimberley, M.O., Cown, D.J., McKinley, R.B., Moore, J.R., Dowling, L.J., 2015. Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine. New Zealand Journal of Forestry Science 45, 1–13. doi :https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8.

Kimberley, M.O., McKinley, R.B., Cown, D.J., Moore, J.R., 2017. Modelling the variation in wood density of New Zealand-grown Douglas-fir. New Zealand Journal of Forestry Science 47, 15. doi :https://doi.org/10.1186/s40490-017-0096-0.

Knapic, S., Louzada, J.L., Leal, S., Pereira, H., 2008. Within-tree and between-tree variation of wood density components in cork oak trees in two sites in Portugal. Forestry : An International Journal of Forest Research 81, 465–473. doi :https://doi.org/10.1093/forestry/cpn012.

de Kort, I., Loeffen, V., Baas, P., 1991. Ring width, density and wood anatomy of Douglas fir with different crown vitality. IAWA journal 12, 453–465. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000550.

Lachenbruch, B., Moore, J.R., Evans, R., 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence, in : Size-and age-related changes in tree structure and function. Springer, pp. 121–164. doi :https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_5.

Lamlom, S.H., Savidge, R.A., 2003. A reassessment of carbon content in wood : variation within and between 41 North American species. Biomass and Bioenergy 25, 381–388. doi :https://doi.org/10.1016/S0961-9534(03)00033-3.

Lanier, L., des Eaux et des Forets, N.F., Badre, M., Delabraze, P., Dubourdieu, J., Flammarion, J., et al., 1986. Précis de sylviculture .

Lanly, J.P., 1965. Les tarifs de cubage : 1re partie. Bois et Forêts des Tropiques 100, 19–35.

Larson, P.R., Kretschmann, D.E., Clark, A.I., Isebrands, J.G., 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines : a synopsis. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, General Technical Report.

Le Bienfaiteur Takougoum, S., Takoudjou Momo, S., Bakonck Libalah, M., Rossi, V., Fonton, N., Mofack, G.I., Kamdem, N.G., Nguetsop, V.F., Sonké, B., Ploton, P., Barbier, N., et al., 2018. Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data. Forest Ecology and Management 424, 519–528. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.054.

Leban, J.M., Hervé, J.C., Bontemps, J.D., Wurpillot, S., Dauffy, V., Morneau, F., Touzet, T., Jacquin, P., Longuetaud, F., Mothe, F., Kerfriden, B., Billard, A., Savagner, L., Trouy, M.C., Douzain, N., 2017. Le projet XyloDensMap. doi :10.13140/RG.2.2.10112.74244.

Leblon, B., Adedipe, O., Hans, G., Haddadi, A., Tsuchikawa, S., Burger, J., Stirling, R., Pirouz, Z., Groves, K., Nader, J., LaRocque, A., 2013. A review of near-infrared spectroscopy for monitoring moisture content and density of solid wood. The Forestry Chronicle 89, 595–606. doi :https://doi.org/10.5558/tfc2013-111.

Lee, P.W., Eom, Y.G., 1988. Anatomical comparison between compression wood and opposite wood in a branch of Korean pine (Pinus koraiensis). IAWA journal 9, 275–284. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90001077.

Lehtonen, I., 1978. Knots in Scots pine (Pinus sylvestris L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) and their effect on the basic density of stemwood. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 95, 1–34.

Lemieux, H., Beaudoin, M., Zhang, S.Y., 2001. Characterization and modeling of knots in black spruce (Picea mariana) logs. Wood and Fiber Science 33, 465–475.

Li, X., Evans, R., Gapare, W., Yang, X., Wu, H.X., 2014. Characterizing compression wood formed in radiata pine branches. IAWA journal 35, 385–394. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-00000073.

Liepiņš, J., Liepiņš, K., 2017. Mean basic density and its axial variation in Scots pine, Norway spruce and birch stems. Research for Rural Development 1. doi :https://doi.org/10.22616/rrd.23.2017.003.

Longuetaud, F., Caraglio, Y., 2009. Pith : a marker of primary growth in Picea abies (L.) Karst. Trees 23, 325–334. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-008-0280-1.

Longuetaud, F., Mothe, F., Fournier, M., Dlouha, J., Santenoise, P., Deleuze, C., 2016. Within-stem maps of wood density and water content for characterization of species : a case study on three hardwood and two softwood species. Annals of Forest Science 73, 601–614. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-016-0555-4.

Longuetaud, F., Mothe, F., Fournier, M., Dlouha, J., Santenoise, P., Deleuze, C., 2017. Patterns of within-stem variations in wood specific gravity and water content for five temperate tree species. Annals of Forest Science 74, 64. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-017-0657-7.

Longuetaud, F., Santenoise, P., Mothe, F., Kiessé, T.S., Rivoire, M., Saint-André, L., Ognouabi, N., Deleuze, C., 2013. Modeling volume expansion factors for temperate tree species in France. Forest Ecology and Management 292, 111–121. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.023.

Loustau, D., 2004. Rapport final du projet CARBOFOR : Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts des différents scénarios climatiques et sylvicoles. Bordeaux. http://www.gip-ecofor.org/gicc/?p=592.

Lula, M., 2016. Knots properties of lodgepole sawn boards from unthinned stands planted in different initial spacings. Ph.D. thesis. Swedish University of Agricultural Sciences.

MacFarlane, D.W., 2020. Functional relationships between branch and stem wood density for temperate tree species in North America. Frontiers in Forests and Global Change 3, 63. doi :https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00063.

Madsen, T.L., Moltesen, P., Olesen, P.O., 1978. The influence of thinning degree on basic density, production of dry matter, branch thickness and number of branches of Norway spruce. Forstlige Forsoegsvaesen i Danmark .

Magnussen, S., Nord-Larsen, T., Riis-Nielsen, T., 2018. Lidar supported estimators of wood volume and aboveground biomass from the Danish national forest inventory (2012–2016). Remote Sensing of Environment 211, 146–153. doi :https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.04.015.

Maguire, D.A., Kershaw Jr., J.A., Hann, D.W., 1991. Predicting the effects of silvicultural regime on branch size and crown wood core in Douglas-fir. Forest Science 37, 1409–1428. doi :https://doi.org/10.1093/forestscience/37.5.1409.

Maguire, D.A., Moeur, M., Bennett, W.S., 1994. Models for describing basal diameter and vertical distribution of primary branches in young Douglas-fir. Forest Ecology and Management 63, 23–55. doi :https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90245-3.

Mäkinen, H., 2002. Effect of stand density on the branch development of silver birch (Betula pendula Roth) in central Finland. Trees 16, 346–353. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-002-0162-x.

Mäkinen, H., Hein, S., 2006. Effect of wide spacing on increment and branch properties of young Norway spruce. European Journal of Forest Research 125, 239–248.

Mansfield, S.D., Parish, R., Di Lucca, C.M., Goudie, J., Kang, K.Y., Ott, P., 2009. Revisiting the transition between juvenile and mature wood : a comparison of fibre length, microfibril angle and relative wood density in lodgepole pine. Holzforschung 63, 449–456. doi :https://doi.org/10.1515/HF.2009.069.

Manwiller, F.G., 1979. Wood and bark specific gravity of small-diameter, pine-site hardwood in the south. Wood Science 11, 234–240.

Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., Sack, L., 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species : coordination of species' drought and shade tolerance. New Phytologist 191, 480–495. doi :https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x.

Martel, S., 2010. Carbone et gestion forestière en forêt privée française : Comparaison d'itinéraires sylvicoles de gestion forestière améliorée et perspectives quant à leur valorisation via des projets carbone. Master's thesis. AgroParisTech.

McKimmy, M.D., Ching, K.K., 1968. Correlating specific gravities of branch and bole wood in young Douglas fir. Technical Report. Forest Research Laboratory, School of Forestry, Oregon State University.

Meerts, P., 2002. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood : a literature review. Annals of Forest Science 59, 713–722. doi :https://doi.org/10.1051/forest:2002059.

Mescolini, M., 2018. Mesures de la densité des écorces des arbres de la région Grand-Est. Master's thesis. M1 AETPF, Université de Lorraine.

Meyer, R.W., Kellogg, R.M., Warren, W.G., 1981. Relative density, equilibrium moisture content, and dimensional stability of western hemlock bark. Wood and Fiber Science 13, 86–96.

Miles, P.D., Smith, W.B., 2009. Specific gravity and other properties of wood and bark for 156 tree species found in North America. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory.

Miranda, I., Gominho, J., Mirra, I., Pereira, H., 2012. Chemical characterization of barks from Picea abies and Pinus sylvestris after fractioning into different particle sizes. Industrial Crops and Products 36, 395–400. doi :https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.10.035.

Miranda, I., Pereira, H., 2015. Variation of wood and bark density and production in coppiced Eucalyptus globulus trees in a second rotation. iForest 9, 270–275. doi :https://doi.org/10.3832/ifor1442-008.

Mitchell, M.D., Denne, M.P., 1997. Variation in density of Picea sitchensis in relation to within-tree trends in tracheid diameter and wall thickness. Forestry : An International Journal of Forest Research 70, 47–60. doi :https://doi.org/10.1093/forestry/70.1.47.

Moberg, L., 1999. Variation in knot size of Pinus sylvestris in two initial spacing trials. Silva Fennica 33, 131–144.

Molteberg, D., Høibø, O., 2007. Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research 37, 1373–1389. doi :https://doi.org/10.1139/X06-296.

Morschauser, C.R., 1954. The effect of rays on the differential shrinkage of red oak. Journal of Forest Products Research Society 4, 280–282.

Murphy, G., Cown, D., 2015. Within-tree, between-tree, and geospatial variation in estimated Pinus radiata bark volume and weight in New Zealand. New Zealand Journal of Forestry Science 45. doi :https://doi.org/10.1186/s40490-015-0048-5.

Ndoumbé, M., 2017. Validation par la méthode gravimétrique des cartographies de densité et d'humidité du bois sur rondelles scannées par tomographie à rayons X. Master's thesis. M1 FAGE, Université de Lorraine.

Neiva, D.M., Araújo, S., Gominho, J., Carneiro, A.d.C., Pereira, H., 2018. An integrated characterization of Picea abies industrial bark regarding chemical composition, thermal properties and polar extracts activity. PLoS One 13, e0208270. doi :https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208270.

Nepveu, G., 1984. Hereditary control of density and retractability of wood from 3 oak species (Quercus petraea, Quercus robur, and Quercus rubra). Silvae Genetica 33, 110–115.

Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. Ecological monographs 76, 521–547. doi :https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2.

Niklas, K.J., Spatz, H.C., 2010. Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. American Journal of Botany 97, 1587–1594. doi :https://doi.org/10.3732/ajb.1000150.

Nilsson, M., 1996. Estimation of tree heights and stand volume using an airborne lidar system. Remote sensing of environment 56, 1–7. doi :https://doi.org/10.1016/0034-4257(95)00224-3.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. Forest Ecology and Management 256, 990–996. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.001.

Norin, T., Winell, B., 1972. Extractives from the bark of common spruce, Picea abies L. karst. Acta Chemica Scandaniva 26, 2289–2296.

Okai, R., Frimpong-Mensah, K., Yeboah, D., 2003. Characterization of moisture content and specific gravity of branchwood and stemwood of Aningeria robusta and Terminalia ivorensis. Holz als Roh-und Werkstoff 61, 155–158. doi :https://doi.org/10.1007/s00107-002-0360-7.

Okkonen, E.A., Wahlgren, H.E., Maeglin, R.R., 1972. Relationships of specific gravity to tree height in commercially important species. Forest Products Journal 22.

Palm, R., 1976. Comparaison de méthodes de cubage d'arbres abattus. Revue forestière française .

Pan, S., Pu, Y., Foston, M., Ragauskas, A.J., 2013. Compositional characterization and pyrolysis of loblolly pine and Douglas-fir bark. BioEnergy Research 6, 24–34. doi :https://doi.org/10.1007/s12155-012-9223-1.

Paradis, S., Guibal, D., Gérard, J., Beauchêne, J., Brancheriau, L., Cabantous, B., Châlon, I., Daigremont, C., Détienne, P., Fouquet, D., Langbour, P., Lotte, S., Méjean, C., Parant, B., Thévenon, M.F., Thibaut, A., Vernay, M., 2015. Tropix 7.5. 1 : caractéristiques technologiques de 245 essences tropicales et tempérées. https://tropix.cirad.fr/.

Pasztory, Z., Mohácsiné, I.R., Gorbacheva, G., Börcsök, Z., 2016. The utilization of tree bark. BioResources 11, 7859–7888.

Patel, R.N., 1975. Bark anatomy of radiata pine, corsican pine, and Douglas fir grown in New Zealand. New Zealand Journal of Forestry Science 13, 149–167. doi :10.1080/0028825X.1975.10430317.

Patiño, S., Lloyd, J., Paiva, R., Baker, T.R., Quesada, C.A., Mercado, L.M., Schmerler, J., Schwarz, M., Santos, A.J.B., Aguilar, A., Czimczik, C.I., Gallo, J., Horna, V., Hoyos, E.J., Jimenez, E.M., Palomino, W., Peacock, J., Peña-Cruz, A., Sarmiento, C., Sota, A., Turriago, J.D., Villanueva, B., Vitzthum, P., Alvarez, E., Arroyo, L., Baraloto, C., Bonal, D., Chave, J., L., C.A.C., Herrera, R., Higuchi, N., Killeen, T., Leal, E., Luizão, F., Meir, P., Monteagudo, A., Neil, D., Núñez-Vargas, P., Peñuela, M.C., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Panfil, S.N., Rudas, A., Salomão, R., Silva, N., Silveira, M., Soares deAlmeida, S., Torres-Lezama, A., Vásquez-Martínez, R., Vieira, I., Malhi, Y., Phillips, O.L., 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. Biogeosciences 6, 545–568.

Pérez Cordero, L.D., Kanninen, M., 2003. Heartwood, sapwood and bark content, and wood dry density of young and mature teak (Tectona grandis) trees grown in Costa Rica. Silva Fennica 37, 45–54.

Pichancourt, J.B., Bauer, R., Billard, A., Brennan, M., Caurla, S., Colin, A., Contini, A., Cosgun, S., Cuny, H., Dumarçay, S., Fortin, M., Gérardin, P., Hentges, D., Longuetaud, F., Richard, B., Wernsdorfer, H., Colin, F., 2021. Knotwood and bark extracts : strong antioxidants from waste materials. Annals of Forest Science .

Picos, J., Bastos, G., Míguez, D., Alonso, L., Armesto, J., 2020. Individual tree detection in a eucalyptus plantation using unmanned aerial vehicle (uav)-lidar. Remote Sensing 12, 885. doi :https://doi.org/10.3390/rs12050885.

Pietarinen, S.P., Willför, S.M., Ahotupa, M.O., Hemming, J.E., Holmbom, B.R., 2006. Knotwood and bark extracts : strong antioxidants from waste materials. Journal of Wood Science 52, 436–444. doi :https://doi.org/10.1007/s10086-005-0780-1.

Piispanen, R., Willför, S., Saranpää, P., Holmbom, B., 2008. Variation of lignans in Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) knotwood : within-stem variation and the effect of fertilisation at two experimental sites in Finland. Trees 22, 317–328. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-007-0186-3.

Pillow, M.Y., Luxford, R.F., 1937. Structure, occurrence, and properties of compression wood. Technical Report.

Pinto, I., Pereira, H., Usenius, A., 2003. Analysis of log shape and internal knots in twenty maritime pine (Pinus pinaster Ait.) stems based on visual scanning and computer aided reconstruction. Annals of Forest Science 60, 137–144. doi :https://doi.org/10.1051/forest:2003006.

Polge, H., 1966. Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants : applications dans les domaines Technologique et Physiologique. Annales des Sciences forestières 23, I–206.

Pretzsch, H., 2009. Forest dynamics, growth, and yield, in : Forest dynamics, growth and yield. Springer, pp. 1–39.

Quilhó, T., Pereira, H., 2001. Within and between-tree variation of bark content and wood density of Eucalyptus globulus in commercial plantations. IAWA Journal 22, 255–265. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000283.

Quilhó, T., Pereira, H., Richter, H.G., 2000. Within–tree variation in phloem cell dimensions and proportions in Eucalyptus globulus. IAWA Journal 21, 31–40. doi :https://doi.org/10.1163/22941932-90000234.

Ramananantoandro, T., Ramanakoto, M.F., Rajoelison, G.L., Randriamboavonjy, J.C., Rafidimanantsoa, H.P., 2016. Influence of tree species, tree diameter and soil types on wood density and its radial variation in a mid-altitude rainforest in Madagascar. Annales des Sciences forestières 73, 1113–1124. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-016-0576-z.

Ranger, J., Ranger, D., Masar, L., Vairelles, D., 1981. Etude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de Pin laricio de Corse, dont l'un a été fertilisé à la plantation, in : Annales des Sciences forestières, EDP Sciences. pp. 127–158.

Rathgeber, C.B.K., 2017. Conifer tree-ring density interannual variability–anatomical, physiological and environmental determinants. New Phytologist 216, 621–625.

Reeb, J.E., 1995. Wood and moisture relationships .

Repola, J., 2006. Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density. Silva Fennica 40, 673–685.

Rothpfeffer, C., Karltun, E., 2007. Inorganic elements in tree compartments of Picea abies—concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches. Biomass and Bioenergy 31, 717–725. doi :https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2007.06.017.

Roux, A., Dhôte, J.F., Bastick, C., Colin, A., Bailly, A., Bastien, J.C., Berthelot, A., Bréda, N., Caurla, S., Carnus, J.M., Gardiner, B., Jactel, H., J.-M., L., Lobianco, A., Loustau, D., Meredieu, C., Marçais, B., Martel, S., Moisy, C., Pâques, L., Picart-Deshors, D., Rigolot, E., Saint-André, L., Schmitt, B., 2017. Quel rôle pour les forêts et la filière forêt-bois françaises dans l'atténuation du changement climatique ? une étude des freins et leviers forestiers à l'horizon 2050. Rapport d'étude pour le Ministère de l'agriculture et de l'alimentation .

Royer, M., Houde, R., Stevanovic, T., 2010. Volet 1 : Les extractibles forestiers québécois. Étude sur le potentiel de développement lié aux extractibles forestiers-État des connaissances et revue des marchés. Québec Wood Export Bureau .

Rueda, R., Williamson, G.B., 1992. Radial and vertical wood specific gravity in Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.(Bombacaceae). Biotropica 24, 512–518. doi :https://doi.org/10.2307/2389013.

Ruelle, J., Beauchêne, J., Yamamoto, H., Thibaut, B., 2011. Variations in physical and mechanical properties between tension and opposite wood from three tropical rainforest species. Wood Science and Technology 45, 339–357.

Saint-André, L., Genet, A., Legout, A., Ranger, J., Wernsdorfer, H., Jonard, M., Ponette, Q., Hounzandji, A.P.I., Deleuze, C., 2014. Modèles de biomasse et de minéralomasse. quelles avancées de la recherche ? pour quels usages à terme en gestion ? Rendez-vous Techniques ONF 44, 43–56.

Salmon, C., 2012. Etude de faisabilité pour la modélisation de la qualité du bois du sapin pectiné (Abies alba l.). Master's thesis. Ecole Supérieure d'Agriculture.

Sander, M.L., Ericsson, T., 1998. Vertical distributions of plant nutrients and heavy metals in Salix viminalis stems and their implications for sampling. Biomass and Bioenergy 14, 57–66. doi :https://doi.org/10.1016/S0961-9534(97)10004-6.

Saptaikhanova, G., 2020. Branches as a potential source of forest extractables. Master's thesis. M2 AETPF, Université de Lorraine.

Saranpää, P., 1994. Basic density, longitudinal shrinkage and tracheid length of juvenile wood of Picea abies (L.) Karst. Scandinavian Journal of Forest Research 9, 68–74. doi :https://doi.org/10.1080/02827589409382814.

Saranpää, P., 2003. Wood density and growth, in : Barnett, J.R., Jeronimidis, G. (Eds.), Wood quality and its biological basis. Blackwell Publishing Ltd. chapter 4, pp. 87–117.

Sarmiento, C., Patiño, S., Paine, C.E.T., Beauchêne, J., Thibaut, A., Baraloto, C., 2011. Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. American Journal of Botany 98, 140–149. doi :https://doi.org/10.3732/ajb.1000034.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH image to ImageJ : 25 years of image analysis. Nature Methods 9, 671–675. doi :https://doi.org/10.1038/nmeth.2089.

Schroeder, J., 1878. Forstchemische und pflanzenphysiologische Untersuchungen. J. Schönfeld.

Schroeder, P., Brown, S., Mo, J., Birdsey, R., Cieszewski, C., 1997. Biomass estimation for temperate broadleaf forests of the United States using inventory data. Forest science 43, 424–434. doi :https://doi.org/10.1093/forestscience/43.3.424.

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop : networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. Annals of Forest Science 75, 48. doi :https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z.

Shigo, A.L., 1985. How tree branches are attached to trunks. Canadian Journal of Botany 63, 1391–1401. doi :https://doi.org/10.1139/b85-193.

Simpson, H.L., Denne, M.P., 1997. Variation of ring width and specific gravity within trees from unthinned Sitka spruce spacing trial in Clocaenog, North Wales. Forestry : An International Journal of Forest Research 70, 31–45. doi :https://doi.org/10.1093/forestry/70.1.31.

Sjöström, E., 1993. Wood chemistry : fundamentals and applications. Academic Press, San Diego.

Smith, D.M., 1954. Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. Technical Report. Forest Research Laboratory, School of Forestry, Oregon State University.

Somogyi, Z., Cienciala, E., Mäkipää, R., Muukkonen, P., Lehtonen, A., Weiss, P., 2007. Indirect methods of large-scale forest biomass estimation. European Journal of Forest Research 126, 197–207. doi :https://doi.org/10.1007/s10342-006-0125-7.

Sopushynskyy, I., Maksymchuk, R., Kopolovets, Y., Ayan, S., 2020. Intraspecific structural signs of curly silver fir (Abies alba Mill.) growing in the Ukrainian Carpathians. Journal of Forest Science 66, 299–308. doi :https://doi.org/10.17221/79/2020-JFS.

Sotelo Montes, C., Weber, J.C., Abasse, T., Silva, D.A., Mayer, S., Sanquetta, C.R., Muñiz, G.I.B., Garcia, R.A., 2017. Variation in fuelwood properties and correlations of fuelwood properties with wood density and growth in five tree and shrub species in

Niger. Canadian Journal of Forest Research 47, 817–827. doi :https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0497.

Stamm, A.J., 1929a. Density of wood substance, adsorption by wood, and permeability of wood. The Journal of Physical Chemistry 33, 398–414.

Stamm, A.J., 1929b. The fiber-saturation point of wood as obtained from electrical conductivity measurements. Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition 1, 94–97.

Stamm, A.J., 1969. Correlation of structural variations of lignins with their specific gravities. Technical Association of the Pulp and Paper Industry , 1498–1502.

Swenson, N.G., Enquist, B.J., 2008. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. American Journal of Botany 95, 516–519. doi :https://doi.org/10.3732/ajb.95.4.516.

Tarmian, A., Remond, R., Dashti, H., Perré, P., 2012. Moisture diffusion coefficient of reaction woods : compression wood of Picea abies L. and tension wood of Fagus sylvatica L. Wood Science and Technology 46, 405–417. doi :https://doi.org/10.1007/s00226-011-0413-3.

Taylor, A.M., Gartner, B.L., Morrell, J.J., 2003. Co-incident variations in growth rate and heartwood extractive concentration in Douglas-fir. Forest Ecology and Management 186, 257–260. doi :https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00278-0.

Teissier Du Cros, E., Le Tacon, F., Nepveu, G., Pardé, J., Perrin, R., Timbal, J., 1981. Le hêtre. INRA.

Teobaldelli, M., Somogyi, Z., Migliavacca, M., Usoltsev, V.A., 2009. Generalized functions of biomass expansion factors for conifers and broadleaved by stand age, growing stock and site index. Forest Ecology and Management 257, 1004–1013. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.002.

Thomas, S.C., Martin, A.R., 2012. Carbon content of tree tissues : a synthesis. Forests 3, 332–352. doi :https://doi.org/10.3390/f3020332.

Tian, X., Cown, D.J., McConchie, D.L., 1995. Modelling of Pinus radiata wood properties. Part 2 : Basic density. New Zealand Journal of Forestry Science 25, 214–230.

Timell, T.E., 1982. Recent progress in the chemistry and topochemistry of compression wood. Wood Science and Technology 16, 83–122. doi :https://doi.org/10.1007/BF00351097.

Tofan, L., Paduraru, C., Amalinei, R.L.M., Bunia, I., Miron, A., 2016. Valorization of Romanian silver fir tree bark (Abies alba Mill.) wastes as low-cost sorbent of Cu (II) ions from polluted waters. Water Science and Technology 74, 2314–2324. doi :https://doi.org/10.2166/wst.2016.415.

Tong, Q.j., Duchesne, I., Belley, D., Beaudoin, M., Swift, E., 2013. Characterization of knots in plantation white spruce. Wood and Fiber Science 45, 84–97.

Topaloğlu, E., Ay, N., Altun, L., Serdar, B., 2016. Effect of altitude and aspect on various wood properties of Oriental beech (Fagus orientalis Lipsky) wood. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 40, 397–406. doi :https://doi.org/10.3906/tar-1508-95.

Trouy, M.C., 2015. Anatomie du bois : Formation, fonctions et identification. Éditions Quae.

Trouy, M.C., Triboulot, P., 2019. Matériau bois - Structure et caractéristiques. Techniques de l'Ingénieur .

Tudor, E.M., Dettendorfer, A., Kain, G., Barbu, M.C., Reh, R., Krišťák, L., 2020. Sound-absorption coefficient of bark-based insulation panels. Polymers 12, 1–11. doi :https://doi.org/10.3390/polym12051012.

Valette, N., Perrot, T., Sormani, R., Gelhaye, E., Morel-Rouhier, M., 2017. Antifungal activities of wood extractives. Fungal Biology Reviews 31, 113–123. doi :https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.01.002.

Vieilledent, G., Fischer, F.J., Chave, J., Guibal, D., Langbour, P., Gérard, J., 2018. New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. American Journal of Botany 105, 1653–1661. doi :https://doi.org/10.1002/ajb2.1175.

Vinchelin, P., 2021. Caractérisation de la composition chimique du bois des branches de différents résineux. Master's thesis. M1 AETPF, Université de Lorraine.

Walker, J.C.F., 2006. Primary wood processing : principles and practice. Springer.

Wang, S., Littell, R.C., Rockwood, D.L., 1984. Variation in density and moisture content of wood and bark among twenty Eucalyptus grandis progenies. Wood Science and Technology 18, 97–100. doi :https://doi.org/10.1007/BF00350468.

Washusen, R., Ades, P., Evans, R., Ilic, J., Vinden, P., 2001. Relationships between density, shrinkage, extractives content and microfibril angle in tension wood from three provenances of 10-year-old Eucalyptus globulus Labill. Holzforschung 55, 176–182. doi :https://doi.org/10.1515/HF.2001.029.

Wassenberg, M., Chiu, H.S., Guo, W., Spiecker, H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems : incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. Trees 29, 551–561. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-014-1134-7.

Wegelius, T., 1940. The presence and properties of knots in Finnish spruce : investigations concerning the origin and characteristics of branch and knot wood in Finnish spruce with particular consideration given to the raw material needs of the paper industry. volume 48. Acta Forestalia Fennica.

Weiskittel, A.R., Kenefic, L.S., Seymour, R.S., Phillips, L.M., 2009. Long-term effects of precommercial thinning on stem form, volume, and branch characteristics of red spruce and balsam fir crop trees in Maine, USA 43, 397–409.

Weiskittel, A.R., Maguire, D.A., Monserud, R.A., 2007. Response of branch growth and mortality to silvicultural treatments in coastal Douglas-fir plantations : Implications for predicting tree growth. Forest Ecology and Management 251, 182–194. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.007.

Wernsdörfer, H., Jonard, M., Genet, A., Legout, A., Nys, C., Saint-André, L., Ponette, Q., 2014. Modelling of nutrient concentrations in roundwood based on diameter and tissue proportion : Evidence for an additional site-age effect in the case of Fagus sylvatica. Forest Ecology and Management 330, 192–204. doi :https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.006.

Westing, A.H., 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. The Botanical Review 31, 381–480. doi :https://doi.org/10.1007/BF02859131.

Wiemann, M.C., Williamson, G.B., 2013. Biomass determination using wood specific gravity from increment cores. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, General Technical Report 225, 1–9.

Wiemann, M.C., Williamson, G.B., 2014. Wood specific gravity variation with height and its implications for biomass estimation. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, Research Paper 677, 1–12.

Wilkes, J., 1984. The influence of rate of growth on the density and heartwood extractives content of eucalypt species. Wood Science and Technology 18, 113–120. doi :https://doi.org/10.1007/BF00350470.

Willför, S., Hemming, J., Reunanen, M., Eckerman, C., Holmbom, B., 2003a. Lignans and lipophilic extractives in Norway spruce knots and stemwood. Holzforschung 57, 27–36. doi :https://doi.org/10.1515/HF.2003.005.

Willför, S., Hemming, J., Reunanen, M., Holmbom, B., 2003b. Phenolic and lipophilic extractives in Scots pine knots and stemwood. Holzforschung 57, 359–372. doi :https://doi.org/10.1515/HF.2003.054.

Willför, S.M., Sundberg, A.C., Rehn, P.W., Holmbom, B.R., Saranpää, P.T., 2005. Distribution of lignans in knots and adjacent stemwood of Picea abies. Holz als Roh-und Werkstoff 63, 353–357. doi :https://doi.org/10.1007/s00107-005-0024-5.

Williamson, G.B., Wiemann, M.C., 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. American Journal of Botany 97, 519–524. doi :https://doi.org/10.3732/ajb.0900243.

Woodcock, D.W., Shier, A.D., 2002. Wood specific gravity and its radial variations : the many ways to make a tree. Trees 16, 437–443. doi :https://doi.org/10.1007/s00468-002-0173-7.

Young, D.J.N., Stevens, J.T., Earles, J.M., Moore, J., Ellis, A., Jirka, A.L., Latimer, A.M., 2017. Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. Ecology letters 20, 78–86. doi :https://doi.org/10.1111/ele.12711.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Data from : Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.234.

Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J., Coomes, D.A., 2010. Angiosperm wood structure : global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. American Journal of Botany 97, 207–215. doi :https://doi.org/10.3732/ajb.0900178.

Zhang, S.Y., Owoundi, R.E., Nepveu, G., Mothe, F., Dhôte, J.F., 1993. Modelling wood density in European oak (Quercus petraea and Quercus robur) and simulating the silvicultural influence. Canadian Journal of Forest Research 23, 2587–2593. doi :https://doi.org/10.1139/x93-320.

Zianis, D., Muukkonen, P., Mäkipää, R., Mencuccini, M., 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. volume 4. FI.

Zobel, B.J., Sprague, J.R., 1998. Juvenile wood in forest trees. Springer.

Zobel, B.J., Van Buijtenen, J.P., 1989. Wood variation : Its causes and control. Springer Science & Business Media.

ANNEXE A

Les masses volumiques moyennes par compartiment

A.1 Article 1

Cette annexe contient l'article « Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components » publié aux *Annals of Forest Sciences* (Billard et al., 2020).

Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components

Antoine Billard[a,b,*], Rodolphe Bauer[a], Frédéric Mothe[a], Mathieu Jonard[c], Francis Colin[a], Fleur Longuetaud[a]

[a] *Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, 54000 Nancy, France*
[b] *Agence de la transition écologique, 20 Avenue du Grésillé, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France*
[c] *UCL-ELI, Earth and Life Institute, Environmental Sciences, Université Catholique de Louvain, Croix du Sud, 2 - box L7.05.09, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgium*

Abstract

Basic density is a major variable in the calculation of tree biomass. However, it is usually measured on stem wood only and at breast height.

The objectives of this study were to compare basic density of stem wood at 1.30m with other tree components and assess the impact of differences on biomass.

Three softwood species were studied: *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. X-ray computed tomography was used to measure density.

Large differences were observed between components. Basic density of components was little influenced by tree size and stand density. Overall, bark, knot and branch biomasses were highly underestimated by using basic density measured at 1.30m.

Using available wood density databases mainly based on breast height measurements would lead to important biases (up to more than 40%) on biomass estimates for some tree components. Further work is necessary to complete available databases.

Keywords: Wood specific gravity, Bark, Knots, Branches, Softwoods

1. Introduction

This work focuses on the estimation of tree aboveground woody biomass, by detailing the different tree components, on the basis of volume data that are widely available from national forest inventories. Such an approach based on volume and a conversion factor, here the density of the tree component, is referred as an indirect approach (Somogyi et al., 2007; Longuetaud et al., 2013). As opposed to direct approaches based on equations directly giving the biomass but that are less representative at large scale areas because they are generally based on local studies (Somogyi et al., 2007). This indirect volume × density approach has the advantage of using the available volume data from national forest inventories that are generally based on sound statistical sampling and to provide at the same time volume and biomass that are both of interest for several industrial uses. Vashum and Jayakumar (2012) provide a review of the existing methods for aboveground biomass estimation, distinguishing direct and indirect approaches. By comparing both approaches, Gómez-García et al. (2015) have shown that the volume × density approach led to less error than a direct method based on biomass equations.

Moreover, with the development of the LiDAR technology for forest inventories, it becomes necessary to provide species-specific density values for

*Corresponding author
Email addresses: antoine.billard@inrae.fr (Antoine Billard), rodolphe.bauer@inrae.fr (Rodolphe Bauer), frederic.mothe@inrae.fr (Frédéric Mothe), mathieu.jonard@uclouvain.be (Mathieu Jonard), francis.colin@inrae.fr (Francis Colin), fleur.longuetaud@inrae.fr (Fleur Longuetaud)

each component. It is important that the density values used are reliable and representative of the forest resource (Fearnside, 1997; Sagang et al., 2018).

In order to deal simultaneously with the issues of carbon accounting and resource management for the production of products and energy, it is necessary to know the volume and biomass of the different tree components. It is relatively classical to estimate the biomass per tree component based on biomass equations (e.g., Antonio et al., 2007) but not with a volume × density approach with in addition a density depending on the component.

More precisely, to convert the volume of standing trees into dry biomass, basic density (BD) has to be used. BD is the ratio of oven-dry weight to green volume.

Accurate and unbiased estimate of biomass is necessary. It is for example usual to estimate carbon sequestration in forests directly from total tree biomass (IPCC, 2006; Zhu et al., 2018). The removal of nutrients associated with harvesting is also usually calculated from biomass and average nutrient concentrations (Rothpfeffer and Karltun, 2007). In the context of sustainable development, the use of renewable resources has to be optimized. For instance, recent works confirmed that bark and knots contain an important quantity of extractives (Brennan et al., 2020). In particular, knots are a source of lignans (Holmbom et al., 2003), that can be used in cosmetics, medicine and food industries. In order to evaluate the opportunity to develop a wood chemistry industry based on industrial by-products recovery, it is necessary to estimate correctly the amount of biomass available for these novel uses.

However, the biomass of some tree components, especially knots, cannot be assessed correctly until now due to a lack of accurate volume and density data. This particular tree component is also not considered in the direct approaches based on biomass equations because it is not easily measurable. For a given species, the mean density of the different tree components is often poorly known. Indeed, most density measurements reported in the literature were done on knot-free stem wood, generally by sampling a single stem wood core at breast height. Moreover, the measurements were usually carried out on a quite limited number of trees per species and the methods used for density measurements are often questionable (Williamson and Wiemann, 2010).

Several recent studies have proved that it is important to consider the variations of wood density within tree to correctly estimate biomass (Repola, 2006; Nogueira et al., 2008; Wiemann and Williamson, 2013, 2014; Wassenberg et al., 2015; Bastin et al., 2015). Nevertheless, studies focusing on the density of tree components other than the stem wood at breast height are relatively rare.

BD values are provided for stem wood and bark of a lot of North American species by Miles and Smith (2009). Results were highly species-dependent, but, contrary to popular belief, it can be observed that bark was denser than stem wood for most softwood species.

Density of knots was studied by relatively few authors (Wegelius, 1940; Boutelje, 1966; Hakkila, 1971; Lehtonen, 1978; Gartner, 1995). Knots are generally denser than stem wood for softwood species.

The most studied component are the branches. Several authors found that density of branches was higher than density of stem wood for temperate softwood species (Fegel, 1941; Wegelius, 1940; McKimmy and Ching, 1968; Hakkila, 1971; Lehtonen, 1978; Gryc et al., 2011; Dibdiakova and Vadla, 2012).

In this study, BD of five tree components (stem wood, stem bark, knots, branch stumps and branches) was investigated for three softwood species: *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst. and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Trees were sampled in two contrasted thinning intensity plots. The main objectives were to provide BD values for each tree component for these three species and then to use theses values to estimate the biomass of each component and total aboveground biomass. This work with a volume × density approach with BD values measured for five tree components was never done before. A comparison with the use of a single BD value measured at breast height was done. One of the originalities of this work is to consider the knot and branch stump components with the underlying objective of estimating the resource in extractives. Another originality of this work is the accurate method of measurement based on the use of X-rays.

We will verify that, as in the literature, the BD of knots, branches and bark are higher than that of the stem wood.

In this context, two research hypotheses based on our analysis of the literature were investigated:

H1 - There is an impact of stand density on the BD of the components. Trees growing in low den-

sity stands grow faster and have components with lower BD.

H2 - Taking into account the variation of BD between tree components has an impact on the biomass estimates (tree component and total).

2. Materials and Methods

2.1. Study sites and sampling design

For each tree species, trees were sampled in a thinning trial managed by the national forest service (ONF): Saint-Prix in the East of France for *A. alba*, Mas-Dorier in the centre of France for *P. abies* and Mélagues in the South of France for *Ps. menziesii*. In these forests, contrasted thinning intensities were tested and trees were monitored from the plantation (for *Ps. menziesii* and *P. abies*) or natural regeneration (for *A. alba*). Site characteristics are presented in Table 1.

Eight trees were sampled for each species: Four trees in the control plot with no thinning (only natural mortality) and four trees in a heavily thinned plot. We looked at all the tree diameters in the plot. We have divided them evenly into four diameter classes. Then we chose one tree by diameter class directly on the field. Breast height (1.30 m) was marked on each standing tree before measuring the circumference that was converted to over-bark diameter at breast height (DBH).

The trees were cut in February 2018. After felling the trees, the total height and the height to the crown base (i.e. the lowest whorl with at least 3/4 of living branches) were measured. Since *A. alba* trees originated from a natural regeneration, stump discs were sampled to measure tree age.

Main tree characteristics are presented in Table 2.

2.2. Collection of samples

Samples were collected for each tree within each tree component (stem wood, bark, knots and branches) for density measurements. Three sets of samples were collected (Fig. 1):

- Samples (A): For measuring the density of stem wood and bark within the stem, 15 discs were sampled along the stem, avoiding knots. The three first discs were taken at fixed heights: 0.30, 0.80 and 1.30 m. The 12 remaining discs were regularly distributed along the stem.
- Samples (B): Seven short logs with whorl branches and related knots were sampled along the stem. Five logs were sampled above crown base to account for knots connected to living branches and two logs below crown base to account for knots connected to dead branches.
- Samples (C): Branches were selected into three size classes based on the diameter at their insertion (insertion diameter): 0-4 cm, 4-7 cm and more than 7 cm. Branches were sampled in each size class but more intensively in larger branch classes, considering that large branches are more likely to be collected for industrial applications. As far as possible, 10 branches per tree were selected for the highest available class and five branches for each other classes, by distributing selected branches as regularly as possible all along the crown. For each selected branch, one sample segment was taken at the insertion of the branch and one in each size class along the branch (Fig.1).

2.3. Wood density measurement

X-ray based methods have been developed for a long time to measure wood density (Polge, 1966). Among them, X-ray computed tomography (CT) is a non-destructive and fast method (althought expensive) able to provide accurate 3D maps of wood density (Longuetaud et al., 2016). CT scanning was applied to measure wood density, *i.e.*, the ratio mass/volume, at different moisture contents (Wei et al., 2011). The oven-dry density D_0 (*i.e.*, the oven-dry mass/oven-dry volume ratio) is obtained by drying the samples at 103°C until a constant weight is reached. The method developed by Longuetaud et al. (2016) makes it possible to compute also BD (*i.e.*, the ratio oven-dry mass/green volume) from CT scans at both green and oven-dried states. This is especially useful for carbon or biomass accounting since the product of BD by green volume (as it is usually measured by national forest inventories) gives the dry biomass.

In this study, all images were calibrated by using the method described in Freyburger et al. (2009) that was implemented in a specific plug-in called "CalDenQB" for the image analysis software ImageJ (Schneider et al., 2012). We assumed that this calibration works for bark.

Table 1: Site characteristics.

Tree species	Site	Location	Altitude (m)	Modality	Stand density (trees per hectare)		Basal area (m^2/ha)	Dominant height (m)
					Initial	Last measurement *		
Abies alba	Saint-Prix	46.993 N, 4.055 E	750	Unthinned	13794	7986	39.5	16.5
				Heavily thinned	13649	649	17.2	17.4
Picea abies	Mas-Dorier	45.753 N, 3.654 E	770	Unthinned	1690	1370	54.5	24
				Heavily thinned	2125	221	19.4	24
Pseudotsuga menziesii	Mélagues	43.713 N, 3.058 E	800	Unthinned	1300	835	66.4	-
				Heavily thinned	1300	141	29.7	-

*Last measurements were made in 2010, 2007 and 2010 for *A. alba*, *P. abies* and *Ps. menziesii*, respectivelly. For *P. abies* dominant height is estimated from diameter.

Table 2: Characteristics of sampled trees.

Tree species	Age range (years)		DBH range (cm)		Height range (m)	
Thinning modality	Unthinned	Heavily thinned	Unthinned	Heavily thinned	Unthinned	Heavily thinned
Abies alba	44 - 57	43 - 48	10.3 - 28	19.6 - 41.2	13.6 - 22.4	17 - 21.4
Picea abies	53	53	22.3 - 40.9	33.7 - 44	22 - 30.6	25 - 29.5
Pseudotsuga menziesii	48	48	23.3 - 47.4	46.5 - 65.6	27.2 - 31.8	26.5 - 34.1

The stem discs (A) were scanned twice (green and oven-dried states). The CT images were analysed by using the "sectorization" method described by Longuetaud et al. (2016) to compute both D_0 and BD for each disc. The disc sectors including knots, despite the care taken in the field to avoid knots in these samples (A), were removed virtually in order to compute density in clear of knots areas. The boundary between wood and bark was recorded manually for measuring density of each component separately. Bark was segmented by thresholding to select pixels beyond the wood/bark boundary with density greater than 200 kg $\cdot$ m^{-3}. A slight shift in the wood/bark boundary positioning would not greatly affect the measurement of area and density of wood and bark, but for computing accurately BD by this method, a good match between CT images in green and oven-dried states is required. This is specially problematic for bark whose surface area is much smaller than that of wood. For this reason, BD of bark was rather estimated statistically from D_0 (see Section 2.4).

The short logs containing knots (B) and branch discs (C) were scanned only in oven-dried state because it would have been too difficult to get a good match between green and oven-dried images on such large samples (samples (B)) with irregular shape (samples (B) and (C)). D_0 was measured directly on the calibrated CT images, and BD was estimated from D_0 (see Section 2.4).

The knots included in samples (B) were segmented manually using the "Gourmands" plug-in for ImageJ (Colin et al., 2010). The plug-in allows to put markers in the 3D space for delineating the stem pith and both sides of knots. The end of an outgoing knot (*i.e.*, the knot/branch boundary) was fixed as much as possible at the "triple point" where stem wood meets knot wood and bark (left side of Fig. 2). The plug-in computes knot volume as a sum of truncated cones (right side of Fig. 2) and provides corresponding knot wood density. If there are two visible triple points, like in Fig. 2, the plug-in selects the triple point with the shortest distance to the pith (the rightmost point in this example).

The branch samples (C) were placed in holding boxes to be scanned in batches of about 10 samples (Appendix A). An ImageJ macro was developed for processing semi-automatically the images. The mean D_0 of each sample (including bark) was recorded.

2.4. Relationship between basic density and oven-dry density

Conversion formulas are available for converting wood density measured at a given moisture content to BD (Williamson and Wiemann, 2010). The theoretical relationship linking BD to D_0 and wood shrinkage, by assuming linear shrinkage from fibre saturation point to oven-dry state, is:

$$BD = D_0 \cdot (1 - S) \quad (1)$$

where S is the total volumetric shrinkage (unitless).

In previous works performed in our laboratory, BD and D_0 were obtained on stem discs for several species, including *A. alba* and *Ps. menziesii* (Longuetaud et al., 2016), and linear regressions of the following form were fitted for verifying the theoretical relationship:

$$BD = \alpha + \beta \cdot D_0 \quad (2)$$

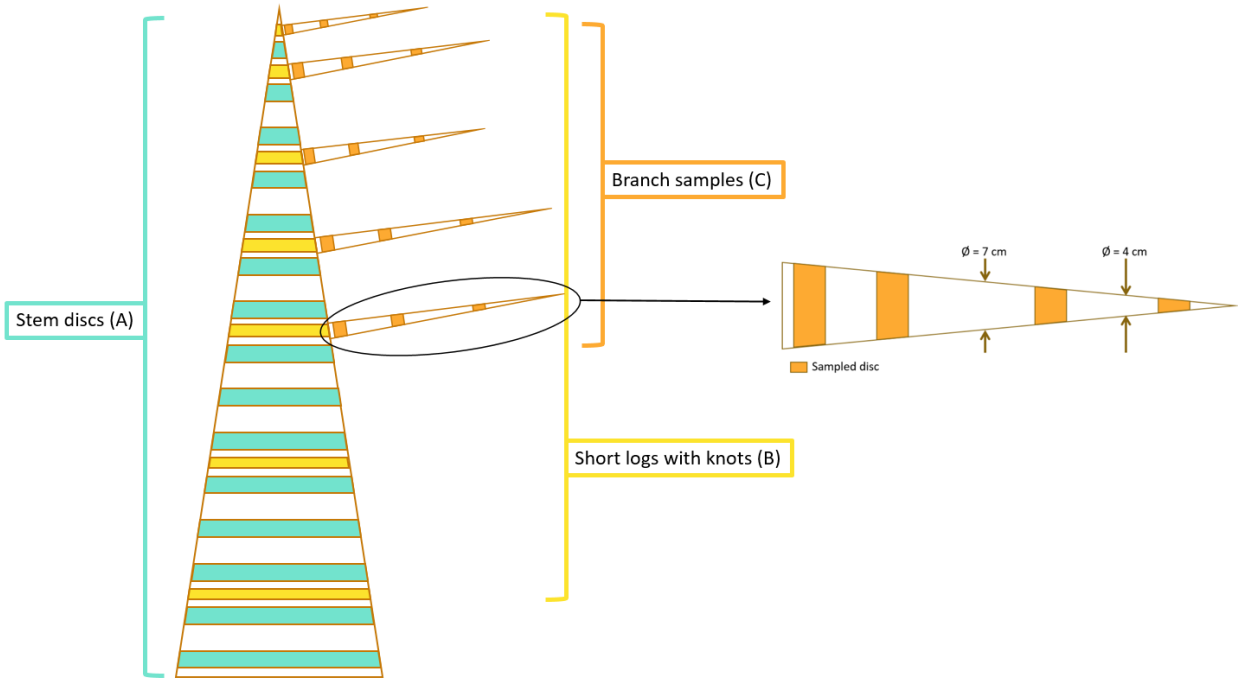


Figure 1: Description of disc sampling within the tree (on the left). The stem discs (15 stem discs per tree) are in green. The short-logs containing knots (seven per tree: two below the crown base and five above) are in yellow. The branch discs (at least 10 branches per tree) are in orange. On the right:
Sampling pattern along a branch belonging to the diameter class > 7 cm. The leftmost disc is taken near the branch insertion. The other samples are taken in the middle of each predefined diameter class: 0-4 cm, 4-7 cm and > 7 cm.

where α and β are the intercept and the slope of the regression, respectively.

Considering equations 1 and 2, β should estimate $1 - S$ and α should be null. Actually, in most cases α was found to be statistically not null, because the shrinkage S was itself varying with D_0.

Regressions were fitted with the X-ray measurements of BD and measured D_0 performed on the 15 stem discs for each eight trees per species. The obtained parameters are given in Table 3. The same relationship was applied to all components (*i.e.*, knots, branches and bark) of a given tree species.

2.5. Basic density of the components

For each tree, the BD of the stem wood component (knot-free) was computed as the mean BD of the 15 stem discs (wood part only) weighted by the volumes of wood of the stem short logs represented by each disc, i.e. a portion of the stem on either side of the disc calculated in such a way that each height fraction of the stem is associated with the disc closest to it.

In the same way, the BD of the bark of each tree was converted from the mean D_0 of the bark of the 15 stem discs weighted by the volumes of bark contained in the stem short logs represented by each disc.

BD of knots was estimated as the mean BD of all the measured knots of each tree. Due to technical constraints, the BD of the knot component of *Ps. menziesii* was obtained only for five of the eight sampled trees.

The branch samples were separated into two groups: the branch insertion samples (closest to the stem) and the remaining samples of the branches. For each tree, the BD of the "branch insertion" component was computed as the mean BD of the branch insertion samples. The average of the remaining branch samples (one to three samples per branch, depending on the branch size class) was computed to be the BD of the "branch without insertion" component. The reason for this distinction is a significantly much higher wood density at the branch insertion (first 50 cm from the stem) than in

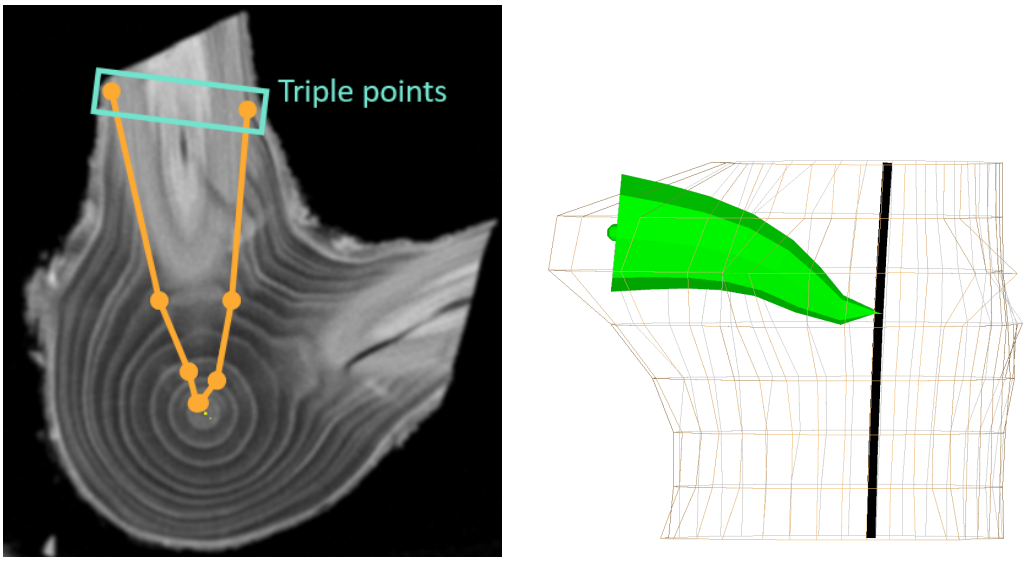


Figure 2: Manual segmentation of a knot in oven-dried state with ImageJ and "Gourmands" plug-in (on the left). The plug-in allows to put markers in the 3D space for delineating the stem pith and both sides of knots. The end of an outgoing knot (*i.e.*, the knot/branch boundary) was fixed as much as possible at the "triple point" where stem wood meets knot wood and bark . 3D representation of the knot (on the right).

Table 3: Parameters of the statistical relationships used to convert D_0 into BD. The stars indicate the significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	α (kg/m3)	β (unitless)
Abies alba	38 **	0.790 ***
Picea abies	67 ***	0.710 ***
Pseudotsuga menziesii	- NS	0.879 ***

the remaining part of the branch where the density is relatively constant as shown by Hakkila (1971) and in an unpublished work that we have done recently on our three species.

At this stage, a mean BD value was available for each component of each tree. For each species, the mean BD of each tree component was computed by averaging the corresponding values for the eight trees. Last, the BD of each individual tree was computed by averaging the BD of its components weighted by their volume as computed in Section 2.6. Then, the mean BD of the eight trees per species was computed and given in Appendix B as the lines "Aboveground total".

2.6. Volume of the components

For each tree, over-bark stem volume (V^{ob}_{stem}) was obtained by summing truncated cones defined by the distance between the stem discs (A) and their over-bark areas. Under-bark stem volume (V^{ub}_{stem}) was measured in the same way using the under-bark disc areas. The over-bark and under bark disc areas were measured on the CT images obtained from X-ray scans in green state.

The volume of stem bark was obtained by difference between over-bark and under-bark stem volumes.

The volume of knots was assessed by assuming a constant ratio $k = 1\%$ of knot volume to V^{ob}_{stem} for *Albies alba* and *P. abies* and $k = 1.3\%$ for *Ps. menziesii*. These ratios were measured on a sub-

sample of 11 trees of *Albies alba* and 9 trees of *Ps. menziesii* from Longuetaud et al. (2016) that were entirely X-ray scanned, and for which total knot volume was assessed manually on CT images. The knot ratio per tree varied from 0.5 to 1.4 % for *Albies alba* and from 0.9 to 1.7 for *Ps. menziesii*.

For assessing the volume of branches, the total aboveground volume was first estimated by using an expansion factor (Pretzsch, 2009). The volume expansion factors (VEF) proposed by Longuetaud et al. (2013) allow computing total aboveground over-bark volume (V^{ob}_{tot}) from the over-bark volume of the stem part with a diameter higher than 7 cm ($V^{ob}_{stem>7}$):

$$V^{ob}_{tot} = V^{ob}_{stem>7} \cdot VEF \tag{3}$$

$V^{ob}_{stem>7}$ was computed with the same method as V^{ob}_{stem}, based on truncated cones. VEF was computed for each tree from diameter at breast height and total tree height by using the species specific models of Longuetaud et al. (2013). The total volume of branches was obtained by difference between V^{ob}_{tot} and V^{ob}_{stem}, and then divided into "branch insertion" and "branch without insertion" by assuming that insertions accounted for $i = 5\%$ of the total volume of branches. The value of 5% was assessed by detailed X-ray scans of six entire branches, two for each species (unpublished work).

We finally obtained the volume of five tree components: volume of stem under bark without knots ($V_{stem\ w/o\ knots}$), volume of bark (V_{bark}), volume of knots (V_{knots}), over-bark volume of branch insertions ($V_{br\ ins}$) and over-bark volume of the remaining part of the branches ($V_{br\ w/o\ ins}$):

$$\begin{aligned} V_{stem\ w/o\ knots} &= V^{ub}_{stem} - V_{knots} \\ V_{bark} &= V^{ob}_{stem} - V^{ub}_{stem} \\ V_{knots} &= k \cdot V^{ob}_{stem} \\ V_{br\ ins} &= i \cdot (V^{ob}_{tot} - V^{ob}_{stem}) \\ V_{br\ w/o\ ins} &= (1-i) \cdot (V^{ob}_{tot} - V^{ob}_{stem}) \end{aligned} \tag{4}$$

where V^{ub}_{stem} is the under-bark volume of stem, V^{ob}_{stem} the over-bark volume of stem and V^{ob}_{tot} the total aboveground over-bark volume.

2.7. Biomass of the components

For each tree, the biomass of each component was computed as the product of the component BD and volume. A first estimate $Biomass_{1,tree,component}$ was obtained by using the actual value of the BD for the component and a second one by using the BD of the knot-free stem wood measured at breast height as it is often done ($Biomass_{2,tree,component}$). The relative difference between the two methods was computed as:

$$\Delta B^{rel}_{tree,component} = \frac{Biomass_{2,tree,component} - Biomass_{1,tree,component}}{Biomass_{1,tree,component}} \times 100 \tag{5}$$

For each species and component, a mean relative difference was computed based on the eight trees. A confidence interval of each mean relative difference was computed providing information on the significance. Note that the relative difference can be interpreted in the same way in terms of BD by simplifying by the volume of the component.

The same approach was applied for the whole tree. The sum of the five components (knot-free stem wood, stem bark, knots, branch insertions and branches without insertions) gave an estimate of the total aboveground biomass of each tree:

$$Biomass_{1,tree} = \sum_{component=1}^{5} BD_{tree,component} \times V_{tree,component} \tag{6}$$

This value was compared to the biomass that would be obtained by assuming a constant BD equal to the value measured at breast height and applied for the whole tree:

$$Biomass_{2,tree} = BD_{1.30m,tree} \times V^{ob}_{tot,tree}$$

$BD_{1.30m,tree}$ was the average BD of wood for the stem disc taken at breast height for the considered tree. In the same way as for each component, a relative biomass difference was computed for each tree as:

$$\Delta B^{rel}_{tree} = \frac{Biomass_{2,tree} - Biomass_{1,tree}}{Biomass_{1,tree}} \times 100$$

The mean value ΔB^{rel} and its confidence interval were computed for each species from these eight ΔB^{rel}_{tree} values.

The R software was used for the analysis (R Core Team, 2018).

3. Results

3.1. Mean basic density of the tree components

On average for all three species, the density values are in the following decreasing order: knots, branch insertions, branches without insertion, bark and knot-free stem wood (Fig. 3 and Appendix B to compare with the values reported in public

databases in Appendix C). Except for *Ps. menziesii*, the mean BD of knots, branch insertions, branches without insertion and bark were all larger than the breast height BD that was of 407, 356 and 453 kg $\cdot$ m^{-3} for *A. alba*, *P. abies* and *Ps. menziesii*, respectively.

3.2. Effect of tree species, stand density and tree component on basic density

For each tree component, the BD averaged by tree is represented as a function of DBH (Fig. 4). For each species and each component, a Pearson's correlation coefficient r was calculated and its significance was assessed (Pearson test with function *cor.test* of R statistical software).

The r coefficients obtained were not significant (Table 4), except for *A. alba* for which BD of bark and branches increased with DBH. BD of bark and branch insertions for *Ps. menziesii* (r = 0.64 and 0.55, respectively) and to a lesser extent BD of branch insertions for *P. abies* (r = 0.53) seemed to increase with DBH as well (Fig. 4) but it was not statistically significant probably due to the small sample size.

Student t-tests performed for comparing BD of trees from unthinned and heavily thinned plots (Table 5) did not show significant differences, except for the bark of *A. alba* and the branches of *P. abies* that were both denser in the heavily thinned plots.

Fig. 5 and Table 6 show BD variations for each tree component as a function of the sample diameters (*i.e.*, stem, knot or branch diameters). The BD of all components of *A. alba* tended to increase with their size. The correlation was particularly strong for bark, branch insertions and branches without insertion (r = 0.68, 0.72, 0.73, respectively). The same increase in BD with the sample diameter was observed for branches (insertions and without insertion) and to a lesser extent for knots of *P. abies*. A significant negative correlation (r = -0.49) was observed for the stem wood of *P. abies*. For *Ps. menziesii* a low but significant positive correlation was observed for branch insertions (r = 0.32) and low negative correlations for bark (r = -0.33) and knots (r = -0.24). This decrease of bark density with stem diameter seemed to reflect actually a stronger effect of height (r = 0.74 between BD of bark and height from the ground).

The variations of the component BD with height in the tree (Appendix D and Appendix E) are consistent with the previous observations, considering that the size of each element decreases with the height in the tree.

3.3. Biomass estimates

Fig. 6 shows the relative error on biomass estimates when using the BD measured at breast height instead of average component-specific BD. A value of 0% means that taking into account component-specific BD does not change the quantity of biomass compared to an estimation made on the basis of the density at breast height.

The biomass of bark (except for *Ps. menziesii*), knots and branches (except branch part without insertion for *Ps. menziesii*) was strongly underestimated when using BD measured at breast height: by about 40 to 50% for the knots whatever the species and 20% for the bark of *A. alba* and *P. abies*.

For the knot-free stem wood, on the contrary, the biomass was overestimated by 8.7% for *A. alba* and by 5.5% for *Ps. menziesii*.

The use of the average BD at breast height results in an overestimation by 3.6% for *Ps. menziesii* and an underestimation by 5.3% for *P. abies* of the total aboveground biomass (Fig. 6). Whereas the difference was not significant for *A. alba*.

In complement, a non parametric test giving the significance of the difference between the two biomass estimates for each component and each species was made (Wilcoxon-Mann-Whitney test). The test confirmed the results and signifiance of the differences of the Fig. 6 except for knots of *Ps. menziesii*. This can be explain by the fact that only five *Ps. menziesii* trees were sampled for knots while eight trees were sampled for the other species.

4. Discussion

4.1. Difference of BD between tree components

Our values of BD at breast height were slightly higher than values found in available databases for *A. alba*, lower for *P. abies* and similar for *Ps. menziesii*.

The mean knot-free stem BD was lower than the BD at breast height for all the species and the difference was significant for *A. alba* and *Ps. menziesii*. This is a commonly found result as in Cown (1967) for *Ps. menziesii* or Wassenberg et al. (2015) for various species. And it perfectly confirms the results obtained by Longuetaud et al. (2017) on other trees from the same species.

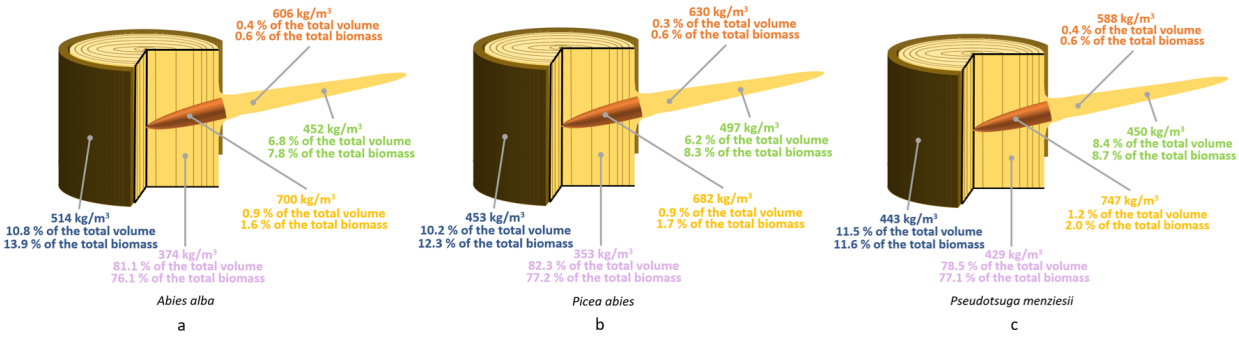


Figure 3: Mean measured basic density, volume fraction and biomass fraction of each tree component for *A. alba* (a), *P. abies* (b) and *Ps. menziesii* (c).

Table 4: Pearson's correlation coefficient r between BD and DBH for each tree component and each species where *stem w/o knots* means stem under bark without knots, *Br ins* means branch insertions and *Br w/o ins* means branches without insertions. The stars indicate the r significance : NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	Stem w/o knots	Bark	Knots	Br ins	Br w/o ins
Abies alba	0.21	0.90	0.45	0.86	0.87
	NS	**	NS	**	**
Picea abies	-0.48	0.18	-0.05	0.53	0.47
	NS	NS	NS	NS	NS
Pseudotsuga menziesii	-0.04	0.64	0.20	0.55	-0.22
	NS	NS	NS	NS	NS

Table 5: T-tests of BD between the two thinning modalities: average values for heavy thinning on the left and for no thinning on the right where *stem w/o knots* means stem under bark without knots, *Br ins* means branch insertions and *Br w/o ins* means branches without insertions. The stars indicate the t-test significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	Stem at breast height	Stem w/o knots	Bark	Knots	Br ins	Br w/o ins
Abies alba	410.99 ; 402.23	385.43 ; 363.19	528.52 ; 499.21	707.6 ; 692.87	620.87 ; 591.21	466.88 ; 436.16
	NS	NS	*	NS	NS	NS
Picea abies	355.04 ; 356.77	355.75 ; 349.59	455.77 ; 450.22	685.97 ; 677.97	654.49 ; 605.4	519.45 ; 474.5
	NS	NS	NS	NS	**	*
Pseudotsuga menziesii	467.54 ; 438.75	432.9 ; 425.47	468.36 ; 416.87	775.66 ; 740.13	632.34 ; 542.9	448.73 ; 450.74
	NS	NS	NS	-	*	NS

Bark, knot and branch components were all found denser than the knot-free stem wood, although it was less pronounced for Douglas fir. This confirms what we have seen in the literature.

Miles and Smith (2009) also found bark density higher than stem wood density for several North American *Abies* species[1] (360 kg $\cdot$ m^{-3} for stem wood and 490 kg $\cdot$ m^{-3} for bark in average) and *P. abies* (360 kg $\cdot$ m^{-3} for stem wood and 440 kg $\cdot$ m^{-3} for bark). For *Ps. menziesii* they found the opposite with stem slightly denser than bark (450 kg $\cdot$ m^{-3} *vs* 440 kg $\cdot$ m^{-3}). Overall our results are very close and in total agreement with Miles and Smith (2009) for the comparison between bark density and BD at breast height (more widely used than knot-free stem density). Our values for BD at breast height and bark density were respectively 407 and 514 kg $\cdot$ m^{-3} for *A. alba*, 356 and 453 kg $\cdot$ m^{-3} for *P. abies* and 453 and 443 kg $\cdot$ m^{-3} for *Ps. menziesii*. Dibdiakova and Vadla (2012) who

[1]Not including *A. alba*.

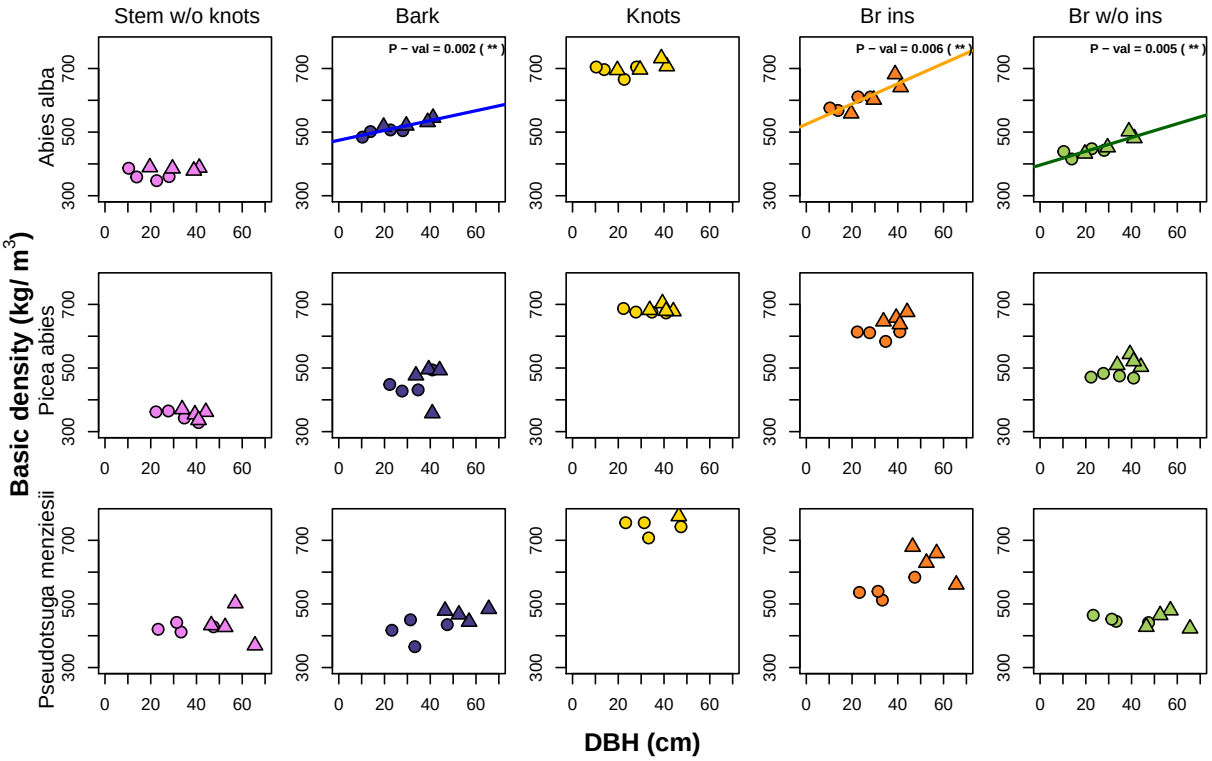


Figure 4: Relationship between the mean BD of tree components and the DBH of the tree for every tree species in unthinned (circles) and heavily thinned (triangles) plots. *Stem w/o knots* is the stem under bark without knots, *Br ins* are the branch insertions and *Br w/o ins* are the branches without their insertion. The regression line and the p-value of the slope are indicated in the plot when it was significant. The stars indicate the p-value significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

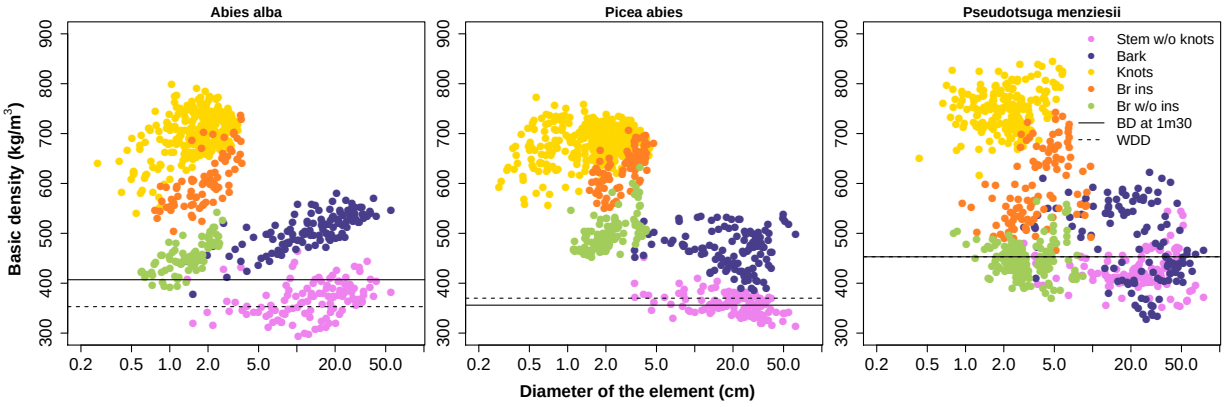


Figure 5: BD of tree components as a function of their corresponding diameter (*i.e.*, diameter of each sample) for each tree species (for bark component the stem diameter was used): knot-free stem wood (*stem w/o knots*; purple), bark (blue), knots (yellow), branch insertions (*Br ins*; orange), branches without insertion (*Br w/o ins*; green). The horizontal line is the mean BD measured at breast height while the dotted line represents the Global Wood Density Database value.

studied the density of *P. abies* bark, also found it denser than density of the stem wood regardless of the height in the tree. The same result was reported by Petráš et al. (2019) for *P. abies* and other species. Anatomical features could explain the high density of bark. For Douglas fir for instance, Patel

Table 6: Pearson's correlation coefficient r between component BD and diameter of all tree components for each tree species (stem diameter for bark) where *stem w/o knots* means stem under bark without knots, *Br ins* means branch insertions and *Br w/o ins* means branches without insertions. The stars indicate the r significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	Stem w/o knots	Bark	Knots	Br ins	Br w/o ins
Abies alba	0.35 ***	0.68 ***	0.41 ***	0.72 ***	0.73 ***
Picea abies	-0.49 ***	-0.03 NS	0.21 ***	0.67 ***	0.59 ***
Pseudotsuga menziesii	0.07 NS	-0.33 ***	0.26 ***	0.32 ***	0.03 NS

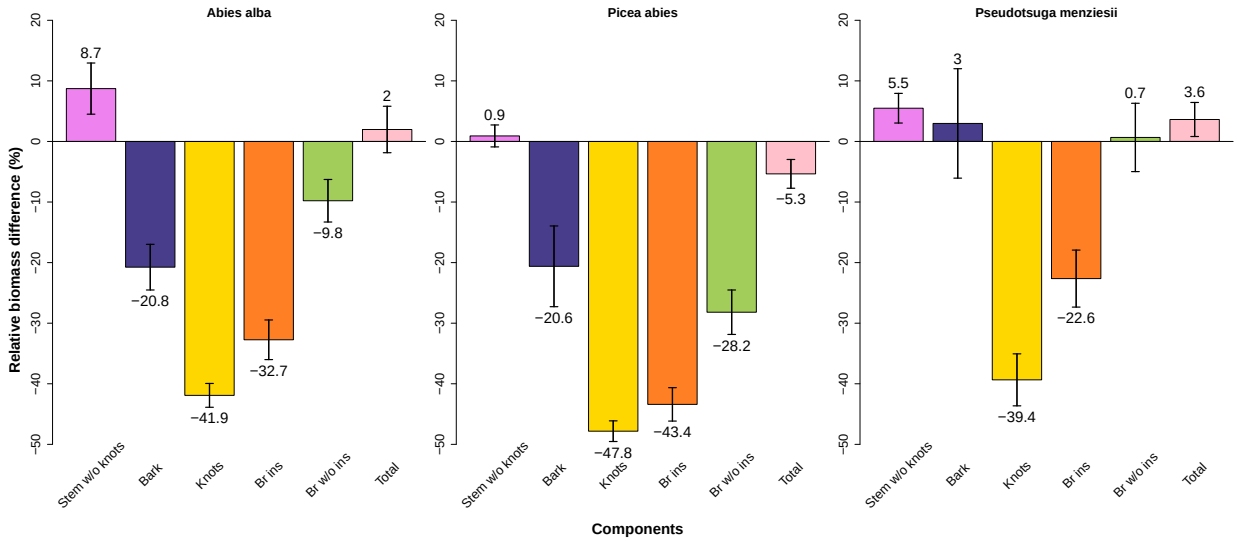


Figure 6: Mean relative biomass differences ΔB^{rel} between biomasses calculated with the breast height basic density value and with the actual basic density of the component relatively to the actual basic density of the component. *Stem w/o knots* is the stem under bark without knots, *Br ins* are the branch insertions and *Br w/o ins* are the branches without their insertion.

(1975) observed that phloem contained fibres with very thick walls and narrow lumen. The high density of bark could also be related to a higher concentration of inorganic elements. Indeed, Rothpfeffer and Karltun (2007) found on *P. abies* that the concentration of inorganic elements is more than 2 to 15 times higher in bark than in the stem wood. For *Pinus sylvestris*, when wood is burned, the quantity of ashes is five times more important for bark than for stem wood (Filbakk et al., 2011). Moreover, bark has a high concentration of tannins (Norin and Winell, 1972) that could increase the density by filling the pores.

For the density of knots, few studies are available due to the difficulty of carrying out the measurements. For *P. abies*, Hakkila (1971) found the highest density in the knots. Lehtonen (1978) obtained similar results with knots 351 kg $\cdot$ m^{-3} denser than stem wood for *Pinus sylvestris* and 490 kg $\cdot$ m^{-3} denser for *P. abies*. The mean BD of knots calculated from Gartner (1995) for *P. abies* is of 673 kg $\cdot$ m^{-3}, very close to 682 kg $\cdot$ m^{-3} in our study. In our study, the differences between knot density and BD measured at breast height were approximately 293 kg $\cdot$ m^{-3} for *A. alba*, 326 kg $\cdot$ m^{-3} for *P. abies* and 294 kg $\cdot$ m^{-3} for *Ps. menziesii*. Several hypotheses can be made concerning the higher density of knots: their high content in extractives (Kebbi-Benkeder et al., 2015, 2016), the presence of compression wood (Wegelius, 1940) and the narrow ring widths within the knots. Indeed, it is known that for most softwood species the stem wood density increases when the ring width decreases due to a higher latewood propor-

tion (e.g., Koga and Zhang (2004) for *Abies balsamea*, Franceschini et al. (2013) for *P. abies*, Cown (1967) for *Ps. menziesii*).

Branches were generally denser than stem wood for softwoods (e.g., McKimmy and Ching, 1968; Hakkila, 1971; Lehtonen, 1978; Gryc et al., 2011; Dibdiakova and Vadla, 2012). This is in accordance with our results. Hakkila (1971) found branches denser than stem wood for *Pinus sylvestris* and *P. abies*, and McKimmy and Ching (1968) obtained similar result for *Ps. menziesii*. This is also the case of Dibdiakova and Vadla (2012) and Gryc et al. (2011) on *P. abies*. Lehtonen (1978) found that the difference between branch density and stem wood density was of 221 kg $\cdot$ m^{-3} for *Pinus sylvestris* and 407 kg $\cdot$ m^{-3} for *P. abies*. Branches contain more extractives like resin than stem wood, especially near the insertion (Wegelius, 1940; Hakkila, 1971). However, McKimmy and Ching (1968) found no significant difference in specific gravity due to extractives. The high content of compression wood at the proximal part of softwood branches (Wegelius, 1940; Hakkila, 1971; Spicer and Gartner, 1998) could also contribute to increase their high density. Moreover, the high density of branches could be related to their slow radial growth associated to narrow annual rings (Franceschini et al., 2013) as for the knots of which they are the extension. Finally, there are more inorganic elements in branches than in stem wood and bark (Rothpfeffer and Karltun, 2007).

4.2. Effects of growth rate and tree size on basic density

Small differences in BD of the tree components were found between unthinned and heavily thinned plots. Hypothesis H1 is therefore somewhat supported but these results should be considered with caution since there were only four trees in each modality. Moreover, the difference was in favour of the heavily thinned stands regardless of tree component that is the opposite of what was expected.

The effect of tree DBH on BD was also rather small, except for bark and branches of *A. alba* whose BD tended to increase with DBH. This is in line with the previous observation since DBH were on average higher in heavily thinned stands.

All the trees from the same species having the same age (or the same age range for *A. alba*), the biggest trees had in average wider growth rings at breast height than the smaller ones. One could have therefore expected that the BD (of knot-free stem wood at least) would be higher for the slowest growing trees, due to the already mentioned relationship usually observed between wood density and ring width. Actually, looking at the average ring width and BD at breast height, the relationship was only observed for *P. abies* (Appendix F). It is important to note that the density-ring width relationship is generally obtained for the individual rings of a given tree measured at breast height and not for average values of density and ring width that are compared between trees. When they were young, out of competition, the trees from both modalities probably grew at the same speed. And when competition appeared, the trees of the heavily thinned modality started to grow faster. As a result, the proportion of juvenile wood is probably lower in these trees. And in general, the stem wood density is lower in juvenile wood than in mature wood for softwoods (Lachenbruch et al., 2011). This could maybe explain the lower BD in unthinned stands due to a higher proportion of juvenile wood of lower density.

The higher density observed for bark and branches of some species for the bigger trees or for trees from the heavily thinned stands could be due to a higher content of inorganic elements in these components since these trees had an easier access to resources.

4.3. Effects of component diameter and height in the tree on basic density

The observed variations of the knot-free BD with the stem diameter are coherent with the vertical variations reported by Longuetaud et al. (2017): a decrease with the height in the tree for *A. alba* and *Ps. menziesii*, contrary to *P. abies* for which BD increased with height.

As above, bark density of *Ps. menziesii* was found to decrease with stem diameter. This result could be related to the changes in bark structure from the stem base (flaky patches of cork) to the top levels (rather smooth and only slightly fissured) that were reported for this species (Cardoso et al., 2019). It was the opposite for *A. alba* with a strong increase of bark BD with the stem diameter that could be due to differences in strategy between species. Depending on the environment (cold, fire, biotic attacks), would it be better to invest in a thicker and less dense bark or on the contrary in a thinner and denser one?

Lehtonen (1978) pointed out for *P. abies* that the bigger the knot was, the less dense it was. Our results do not confirm this observation: The bigger

knots (all trees together) were denser for all species. For *A. alba*, the clear decreasing trend of BD with height in the tree could be explained by variations in the extractive content of knots. Indeed, Kebbi-Benkeder et al. (2017) observed that concentrations in hexane and acetone extracts decreased from the crown base toward the tree tip. They attributed the smaller extractive concentrations in the highest knots to their young age and their higher content of sapwood.

For branches of the three species, BD increased with the branch diameter and generally decreased with insertion height. These results are in agreement with those of Hakkila (1971) for spruce: branches near the bole were denser than branches far from the bole, and when branches were classified in diameter classes, the density was higher for the thickest branches. Lehtonen (1978) showed that wood density of branch stumps decreases with increasing branch diameter for *P. abies*. The author mentions that his result is in agreement with Boutelje (1966) but in contrast with Enčev (1962) (in Lehtonen (1978)) for the same species. These contradictory results could be attributed to geographical variations or genetical factors.

4.4. Total above ground biomass estimates

The biomass of bark, knots and branches was in most cases largely underestimated when using BD measured at breast height. This result is very interesting for these tree components that are particularly rich in extractives and that are specifically targeted for the development of a green chemistry industry. This means for example that the amount of extractives in the knots was also underestimated by 40 to 50%. On the other hand, the knots represented only 1.6 to 2% of the total biomass, which is very low and relatively negligible. Bark had a higher weight with 11.6 to 13.9% of the total biomass depending on the species. On the contrary, the biomass of the knot-free stem wood was significantly overestimated with BD measured at breast height for *A. alba* and *Ps. menziesii* since BD is higher at the lower part of the stem for these species. Comparable results were observed by Longuetaud et al. (2017) for *A. alba* (overestimation by 5%), by Cown (1967) and Longuetaud et al. (2017) for *Ps. menziesii* (overestimation by 5%) and by Repola (2006) for *P. abies* (overestimation by less than 1%). Finally, since the stem volume is bigger than the volume of all other tree components, the total aboveground biomass was significantly underestimated by 5.3% for *P. abies* and overestimated by 3.6% for *Ps. menziesii* when BD at breast height was used. There is a compensatory effect between the reference breast height density, which is generally too high in relation to BD of the whole stem, and BD of the other components (bark, knots and branches) which is largely underestimated but whose volumes are smaller. The impact of accounting BD of each component (Hypothesis H2) is clear for each component but thanks to this compensatory effect, the biases on the total aboveground biomass remains relatively small, even if it is statistically significant. For Sagang et al. (2018), using BD at the base of the tree rather than the weighted average density (stem wood, branches, leaves and reproductive parts) leads to overestimate the total aboveground biomass of tree by 10% based on fifteen tropical species. In practice, applying this volume $\times$ density approach for evaluating biomass of each component as well as total aboveground biomass would require models accounting for the BD variations of each component (at intra- and inter-tree levels) and models for better assessing the volume of each components (Corral-Rivas et al., 2017). We are now working on such models. Furthermore, the method has to be compared with direct approaches predicting biomass of some tree components through allometric equations (Gómez-García et al., 2015) and validated with biomass field measurements. But the advantages of volume $\times$ density approaches are numerous: volume data are widely available through forest inventories, both volume and biomass of tree components are provided, and with the development of the LiDAR technology for measuring the volume of tree components (e.g., Stovall et al., 2017) it is necessary to have the corresponding BD values.

4.5. Methodological aspects

In this exploratory study, trees were measured very intensively. This was never done before. The field operations followed by drying and density measurements were both complex and time consuming, justifying that only eight trees per species could be processed. For a Student t-test with four trees in each group, a significance level of 0.05, BD standard deviation of about 25 kg $\cdot$ m^{-3} for each group and mean difference between the two groups of about 50 kg $\cdot$ m^{-3}, the power of the test was about 0.7 (function *pwr.t.test* of R), which is acceptable. Nevertheless, our results have to be verified and

validated on more trees. This study should help reducing the sampling intensity within trees so that more trees can be sampled for the same costs.

The relations used to convert the oven-dry density into BD can be criticised. They were calibrated on stem wood values and used for the other components. In an unpublished work on *P. abies*, we adjusted the statistical equation both for stem wood and branch samples (for which BD was measured by water displacement method), all issued from one single tree. An important result of this work was that the relationships between oven-dry density and BD were similar for stem wood and branch components. By using the statistical relationships, we assumed that they were applicable to all components of each species. From our point of view, this approach is better than applying the mechanistic equations involving shrinkage because it is clear that the shrinkage value varies depending on component and component density. Further research will be necessary to better assess BD of components like bark whose properties are probably far from those of stem wood.

The volume of the branch insertion component used is an approximation. Some observations on six entire X-rayed branches (not published) confirmed that the wood density is much higher in the first 50 cm of branches in agreement with Hakkila (1971). This helped us to estimate the volume of this tree component and then the weight of 5% to apply in our biomass computations by also taking into account the fact that the discs sampled at the branch insertions represent rather the first 10 cm of branches. This point should be studied in more detail in a further study.

We measured the actual volume of the bark component thanks to the CT scanner by analysing images. But volume of bark is often determined from tape measures first over and then under bark, or in the field with a Swedish bark gauge. The problem is that for the part of tree stems (most of the time only the bottom part) with a rough and cracked bark (depending on the species and tree age), the tape measure overestimates the actual bark volume. For our biomass estimates we used the actual bark volumes of our trees: in average 11.5, 10.9 and 12.6% of the total over-bark stem volume, for *A. alba*, *P. abies* and *Ps. menziesii*, respectively, against 11% for *A. alba* and *P. abies*, and 14.5% for *Ps. menziesii* as obtained in the EMERGE project (Bouvet and Deleuze, 2013) and then published in the online FCBA Memento 2019. Logically, the difference is more important for *Ps. menziesii* than for species with a smooth bark.

The knot manual segmentation method has already been discussed in Billard et al. (2019)

5. Conclusion

Very large differences in BD were observed between the studied tree components (stem wood, bark, knots and branches). These differences should be taken into account to estimate correctly the biomass of each tree component but also the total aboveground biomass of tree in avoiding biases. In particular, the biomass of knots and bark was strongly underestimated when using a BD measured at breast height or provided by available databases. These two tree components are targeted to be used as sources of extractives in the development of an industry based on wood chemistry and the assessment of their availability in terms of biomass at the resource scale must be accurate.

A lighter sampling protocol has to be proposed in order to increase the number of trees and environmental contexts.

The next step will be to study the variation of basic density within each component and to develop predictive models or 1 - the vertical variation of density along the stem and the bark, 2 - the variation along the branch, including the knot. Correction factors starting from the BD measured or estimated at breast height should be developed with the objective to provide accurate biomass estimates for each component of each species at the resource level. In further work, the results of such volume $\times$ density method have to be compared with allometric approaches for assessing aboveground biomass and with biomass field measurements.

Acknowledgements:

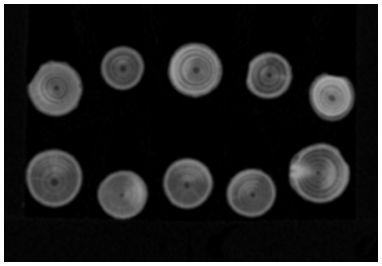
The authors would like to thank SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) from UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF and 4370 EA LERMAB EEF research center INRA Nancy-Lorraine for the realisation of X-ray tomograph observations. SILVATECH facility is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

We would like to thank Christine Deleuze (ONF) for her help in achieving this study, Vincent Rousselet, Frédéric Bordat, Loïc Dailly and Adrien Contini for the sampling in the forest and measurements at the laboratory, and Charline Mola for the CT scanner acquisitions. We are grateful to Adeline Motz and Daniel Rittié for the ring width measures. Also, we thank Chloé Agro, Lucie Heim and Leopold Bergé who worked during their Master theses on basic density and volume of knots, and Anaëlle Rajaonarivo, Léa Bissieux and Bernard Poirot for the manual segmentation of knots.

Funding:

SILVA laboratory is supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). Antoine Billard's PhD is funded by ADEME and Région Grand-Est. This work was also funded by the ExtraFor_Est project coordinated by Francis Colin.

Appendix A. CT image of branch samples



CT image of 10 branch samples (C) in oven-dried state. The holding box made of a very light material is not visible by X-rays.

Appendix B. Basic density, volume and biomass for each component and species

Tree species	Component	No. of samples	$MeanBD$ (kg.m^{-3})	Standard deviation	Volume (%)	Biomass (%)
	Stem at 1m30	8	407	23	-	-
	Stem w/o knots	8	374	16	81.1	76.1
Abies alba	Bark	8	514	19	10.8	13.9
	Knots	8	700	18	0.9	1.6
	Br ins	8	606	41	0.4	0.6
	Br w/o ins	8	452	28	6.8	7.8
	Aboveground total		398	-	100.0	100.0
	Stem at 1m30	8	356	18	-	-
	Stem w/o knots	8	353	15	82.3	77.2
Picea abies	Bark	8	453	48	10.2	12.3
	Knots	8	682	10	0.9	1.7
	Br ins	8	630	30	0.3	0.6
	Br w/o ins	8	497	27	6.2	8.3
	Aboveground total		376	-	100.0	100.0
	Stem at 1m30	8	453	47	-	-
	Stem w/o knots	8	429	37	78.5	77.1
Pseudotsuga menziesii	Bark	8	443	38	11.5	11.6
	Knots	5	734	25	1.2	2
	Br ins	8	588	62	0.4	0.6
	Br w/o ins	8	450	19	8.4	8.7
	Aboveground total		437	-	100.0	100.0

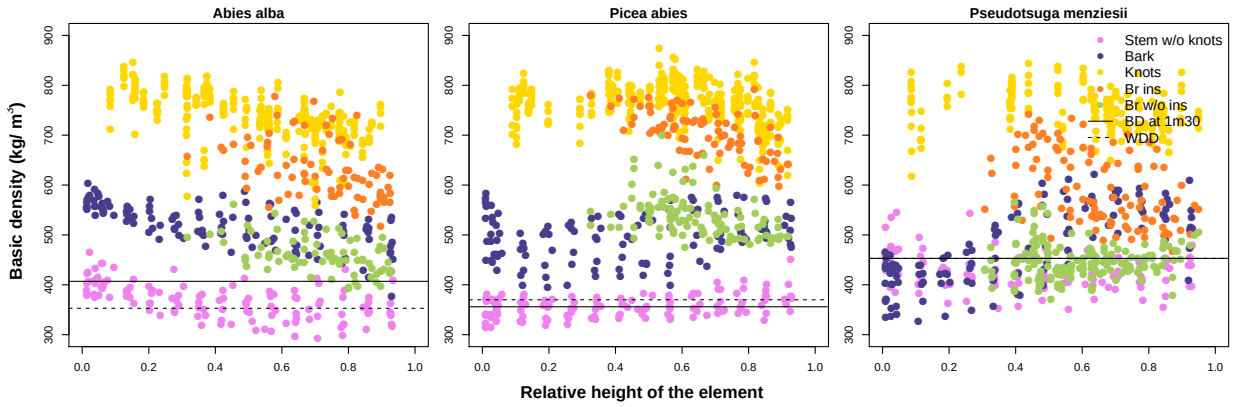
The table above shows, for each species and each compartment, the number of samples used to calculate the mean basic density of the component and the standard deviation of the basic density. The last two columns give the percentage of volume and biomass of the component in relation to the total volume/biomass of the tree. The average density of the tree is calculated from the averages of each component, weighted by their relative percentage of volume.

Appendix C. Basic density values reported in three public databases for three softwood species

Tree species	CARBOFOR (kg/m^3)	GWDD (kg/m^3)	TROPIX (kg/m^3)
Abies alba	380	353	404
Picea abies	370	370	372
Pseudotsuga menziesii	430	453	448

Basic density values for three softwood species as reported by three public databases: CARBOFOR (Loustau 2004) was a project about carbon sequestration in France that delivered a database for the main French species, TROPIX (Paradis et al. 2015) is a large database constituted by the Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD) including many tropical species and that is often used in industry, and the Global Wood Density Database (GWDD) (Zanne et al. 2009a) is an international database compiling a huge number of literature references. The values from TROPIX, that were given for a moisture content of 12%, were converted to basic density (using the usual conversion equation given by Vieilledent et al. (2018)). Note that the GWDD is being corrected due to an error in the conversion formula used in the original publication (Zanne et al. 2009b; Vieilledent et al. 2018) and the corrected database is not available yet.

Appendix D. Variation of the basic density with the height of the sample in the tree



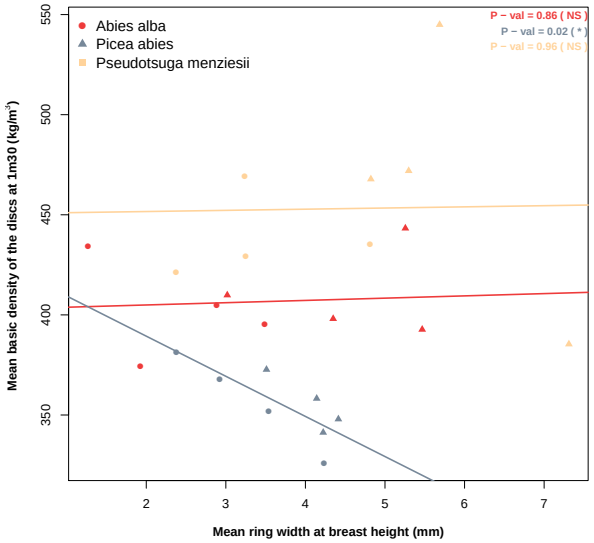
Basic density versus relative height of each sample for the three species: knot-free stem wood (purple), bark (blue), knots (yellow), branch insertions (orange), branches without insertion (green). The straight line is the mean basic density measured at breast height while the dotted line represents the Global Wood Density Database value.

Appendix E. Pearson's correlation coefficient r between basic density and height of the sample in the tree

Pearson's correlation coefficient r between BD and relative height of each sample for each tree component and each species. The stars indicate the r significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	Stem w/o knots	Bark	Knots	Br ins	Br w/o ins
Abies alba	-0.52 ***	-0.64 ***	-0.55 ***	-0.45 ***	-0.48 ***
Picea abies	0.36 ***	0.24 **	-0.28 ***	-0.62 ***	-0.42 ***
Pseudotsuga menziesii	-0.26 **	0.74 ***	-0.24 **	-0.48 ***	0.03 NS

Appendix F. Relationship between mean ring width and basic density at breast height for each species



Mean basic density at breast height as a function of mean ring width at breast height for each species (red = *Abies alba*, blue = *Picea abies*, beige = *Pseudotsuga menziesii*) from unthinned plots (circles) and heavily thinned plots (triangles). The p-values of the slope are indicated on the graph. The stars indicate the r significance: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

References

Antonio, N., Tomé, M., Tomé, J., Soares, P., Fontes, L., 2007. Effect of tree, stand, and site variables on the allometry of eucalyptus globulus tree biomass. Canadian Journal of Forest Research 37, 895–906.

Bastin, J.F., Fayolle, A., Tarelkin, Y., Van den Bulcke, J., De Haulleville, T., Mortier, F., Beeckman, H., Van Acker, J., Serckx, A., Bogaert, J., et al., 2015. Wood specific gravity variations and biomass of central African tree species: the simple choice of the outer wood. PloS one 10, e0142146.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Colin, F., Longuetaud, F., 2019. Wood density variations between tree components should be considered to correctly estimate tree biomass available for different uses, in: NDTE 21st International Nondestructive Testing and Evaluation of Wood Symposium, 24-27 September 2019, Freiburg im Breisgau, Germany.

Boutelje, J., 1966. On anatomical structure moisture content density shrinkage and resin content of wood in and around knots in Swedish pine (Pinus Silvestris L) and in Swedish spruce (Picea Abies Karst). Svensk Papperstidning-Nordisk Cellulosa 69, 1.

Bouvet, A., Deleuze, C., 2013. Taux d'écorce pour les principales essences forestières françaises. Rendez-Vous Techniques de l'ONF 39-40, 60–67.

Brennan, M., Fritsch, C., Cosgun, S., Dumarcay, S., Colin, F., Gérardin, P., 2020. Quantitative and qualitative composition of bark polyphenols changes longitudinally with bark maturity in abies alba mill. Annals of Forest Science 77, 1–14.

Cardoso, S., Quilhó, T., Pereira, H., 2019. Influence of cambial age on the bark structure of Douglas-fir. Wood science and technology 53, 191–210.

Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. Trees-Structure and Function 24, 953–967.

Corral-Rivas, J.J., Vega-Nieva, D.J., Rodríguez-Soalleiro, R., López-Sánchez, C.A., Wehenkel, C., Vargas-Larreta, B., Álvarez-González, J.G., Ruiz-González, A.D., 2017. Compatible system for predicting total and merchantable stem volume over and under bark, branch volume and whole-tree volume of pine species. Forests 8, 417.

Cown, D.J., 1967. Densitometric studies on the wood of young coastal Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco). Ph.D. thesis. Thesis for the degree of Doctor of Technology, University of British Columbia, Canada.

Dibdiakova, J., Vadla, K., 2012. Basic density and moisture content of coniferous branches and wood in northern norway, in: EPJ Web of Conferences, EDP Sciences. p. 02005.

Enčev, E., 1962. Obemno teglo: jakost na natisk na drvecinat na klonite na belija bor, smrtša i elata. zusammenfassung: Rohwichte und druckfestigkeit des astholzes der weisskiefer, fichte und tanne. Naučni Trudove 10, 177–191.

Fearnside, P.M., 1997. Wood density for estimating forest biomass in brazilian amazonia. Forest ecology and management 90, 59–87.

Fegel, A.C., 1941. Comparative anatomy and varying physical properties of trunk, branch, and root wood in certain northeastern trees. Cited by Gartner (1995).

Filbakk, T., Jirjis, R., Nurmi, J., Høibø, O., 2011. The effect of bark content on quality parameters of scots pine (pinus sylvestris l.) pellets. Biomass and Bioenergy 35, 3342–3349.

Franceschini, T., Longuetaud, F., Bontemps, J.D., Bouriaud, O., Caritey, B.D., Leban, J.M., 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of norway spruce picea abies (l.) karst. Trees 27, 913–925.

Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., Leban, J.M., 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. Annals of Forest Science 66, 804.

Gartner, B.L., 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences, in: Plant Stems. Elsevier, pp. 125–149.

Gómez-García, E., Biging, G., García-Villabrille, J.D., Crecente-Campo, F., Castedo-Dorado, F., Rojo-Alboreca, A., 2015. Cumulative continuous predictions for bole and aboveground woody biomass in eucalyptus globulus plantations in northwestern spain. biomass and bioenergy 77, 155–164.

Gryc, V., Horáček, P., Šlezingerová, J., Vavrčík, H., et al., 2011. Basic density of spruce wood, wood with bark and bark of branches in locations in the czech republic. Wood research 56, 14–23.

Hakkila, P., 1971. Coniferous branches as a raw material source. Communicationes Institute Forestalis Fenniae 75.

Holmbom, B., Eckerman, C., Eklund, P., Hemming, J., Nisula, L., Reunanen, M., Sjöholm, R., Sundberg, A., Sundberg, K., Willför, S., 2003. Knots in trees–a new rich source of lignans. Phytochemistry Reviews 2, 331–340.

IPCC, 2006. Guidelines for national greenhouse gas inventories. Technical report. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. The Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC/IGES, Kanagawa, Japan.

Kebbi-Benkeder, Z., Colin, F., Dumarçay, S., Gérardin, P., 2015. Quantification and characterization of knotwood extractives of 12 European softwood and hardwood species. Annals of Forest Science 72, 277–284.

Kebbi-Benkeder, Z., Dumarçay, S., Touahri, N., Manso, R., Gérardin, P., Colin, F., 2016. Les noeuds: un bois méconnu et une source importante de composés extractibles. Revue Forestière Française 68, 7–26.

Kebbi-Benkeder, Z., Manso, R., Gérardin, P., Dumarçay, S., Chopard, B., Colin, F., 2017. Knot extractives: a model for analysing the eco-physiological factors that control the within and between-tree variability. Trees 31, 1619–1633.

Koga, S., Zhang, S., 2004. Inter-tree and intra-tree variations in ring width and wood density components in balsam fir (abies balsamea). Wood Science and Technology 38, 149–162.

Lachenbruch, B., Moore, J.R., Evans, R., 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence, in: Size-and age-related changes in tree structure and function. Springer, pp. 121–164.

Lehtonen, I., 1978. Knots in scots pine (Pinus sylvestris L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) and their effect on the basic density of stemwood. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 95, 1–34.

Longuetaud, F., Mothe, F., Fournier, M., Dlouha, J., Santenoise, P., Deleuze, C., 2016. Within-stem maps of wood density and water content for characterization of species: a case study on three hardwood and two softwood species. Annals of Forest Science 73, 601–614.

Longuetaud, F., Mothe, F., Fournier, M., Dlouha, J., Santenoise, P., Deleuze, C., 2017. Patterns of within-stem variations in wood specific gravity and water content for five temperate tree species. Annals of Forest Science 74, 64.

Longuetaud, F., Santenoise, P., Mothe, F., Kiessé, T.S., Rivoire, M., Saint-André, L., Ognouabi, N., Deleuze, C., 2013. Modeling volume expansion factors for temperate tree species in France. Forest Ecology and Management 292, 111–121.

McKimmy, M.D., Ching, K.K., 1968. Correlating specific gravities of branch and bole wood in young Douglas fir. Forest Res. Lab. Report G-8, Oregon State Univ., Corvallis.

Miles, P.D., Smith, W.B., 2009. Specific gravity and other properties of wood and bark for 156 tree species found in North America. volume 38. US Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. Forest Ecology and Management 256, 990–996.

Norin, T., Winell, B., 1972. Extractives from the bark of common spruce, picea abies l. karst. Acta Chemica Scandaniva 26, 2289–2296.

Patel, R.N., 1975. Bark anatomy of radiata pine, corsican pine, and douglas fir grown in new zealand. New Zealand journal of botany 13, 149–167.

Petráš, R., Mecko, J., Krupova, D., Slamka, M., Pažitnỳ, A., 2019. Aboveground biomass basic density of softwoods tree species. Wood Research , 205–212.

Polge, H., 1966. Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants: applications dans les domaines technologique et physiologique. Annales des Sciences forestières 23, I–206.

Pretzsch, H., 2009. Forest dynamics, growth, and yield, in: Forest dynamics, growth and yield. Springer, pp. 1–39.

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: `https://www.R-project.org/`.

Repola, J., 2006. Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density. Silva Fennica 40, 673–685.

Rothpfeffer, C., Karltun, E., 2007. Inorganic elements in tree compartments of picea abies—concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches. Biomass and Bioenergy 31, 717–725.

Sagang, L.B.T., Takoudjou Momo, S., Bakonck Libalah, M., Rossi, V., Fonton, N., Mofack, G.I., Kamdem, N.G., Nguetsop, V.F., Sonké, B., Ploton, P., Barbier, N., et al., 2018. Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data. Forest ecology and management 424, 519–528.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature Methods 9, 671.

Somogyi, Z., Cienciala, E., Mäkipää, R., Muukkonen, P., Lehtonen, A., Weiss, P., 2007. Indirect methods of large-scale forest biomass estimation. European Journal of Forest Research 126, 197–207.

Spicer, R., Gartner, B.L., 1998. Hydraulic properties of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii) branches and branch halves with reference to compression wood. Tree Physiology 18, 777–784.

Stovall, A.E., Vorster, A.G., Anderson, R.S., Evangelista, P.H., Shugart, H.H., 2017. Non-destructive aboveground biomass estimation of coniferous trees using terrestrial lidar. Remote Sensing of Environment 200, 31–42.

Vashum, K.T., Jayakumar, S., 2012. Methods to estimate above-ground biomass and carbon stock in natural forests-a review. Journal of Ecosystem & Ecography 2, 1–7.

Wassenberg, M., Chiu, H.S., Guo, W., Spiecker, H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. Trees 29, 551–561.

Wegelius, T., 1940. The presence and properties of knots in Finnish spruce: investigations concerning the origin and characteristics of branch and knot wood in Finnish spruce with particular consideration given to the raw material needs of the paper industry.. volume 48. Acta Forestalia Fennica.

Wei, Q., Leblon, B., La Rocque, A., 2011. On the use of X-ray computed tomography for determining wood properties: a review. Canadian Journal of Forest Research 41, 2120–2140.

Wiemann, M.C., Williamson, G.B., 2013. Biomass determination using wood specific gravity from increment cores. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, General Technical Report, FPL-GTR-225 225, 1–9.

Wiemann, M.C., Williamson, G.B., 2014. Wood specific gravity variation with height and its implications for biomass estimation. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, Research Paper, 677, 1–12.

Williamson, G.B., Wiemann, M.C., 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. American Journal of Botany 97, 519–524.

Zhu, K., Zhang, J., Niu, S., Chu, C., Luo, Y., 2018. Limits to growth of forest biomass carbon sink under climate change. Nature communications 9, 2709.

ANNEXE B

Le tronc

B.1 Article 2

Ci-dessous se trouve l'article « Vertical variations in wood basic density for two softwood species » ainsi que les annexes associées.

Vertical variations in wood basic density for two softwood species

Antoine Billard[a,b,*], Rodolphe Bauer[a], Frédéric Mothe[a], Francis Colin[a], Christine Deleuze[c], Fleur Longuetaud[a]

[a] *Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, 54000 Nancy, France*
[b] *Agence de la transition écologique, 20 Avenue du Grésillé, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France*
[c] *RDI, ONF, 39100 Dole, France*

Abstract

Studies on wood basic density (BD) vertical variations become essential to predict more accurately the within-stem distributions of biomass and wood quality in the forest resource. The vertical variation of wood BD in the stem has been little studied until now, most BD studies being based on measurements taken at breast height.

The main objective of this work was to observe and to understand the patterns of vertical BD variation within stems in relation to classical dendrometric variables and to propose relevant equation forms for future modelling.

Two softwood species were studied: *Abies alba* and *Pseudotsuga menziesii*. Contrasted thinning intensities were studied including strongly thinned plots *versus* control plots without thinning.

BD was most of the time highest at the base of the tree for both species. Then, after a strong decrease from the base of the tree, an increase in BD was often observed towards the top of the tree especially for *Abies alba*.

The variation in BD with height was stronger for the unthinned plots than for the heavily thinned ones of *Abies alba*. The opposite was observed for *Pseudotsuga menziesii*. The modulation of growth rate and tree size through thinning intensities modifies the observed vertical variations in BD.

Two types of biexponential models were proposed to describe BD variations. The first model used the height in the stem and classical easily-measurable tree variables as inputs, the other one additionally used BD at breast height ($BD130$).

The relative RMSE of BD for *Abies alba* and *Pseudotsuga menziesii* were 9.9% and 8.1%, respectively, with the model without $BD130$ and 7.6% and 5.9%, respectively, with the model including $BD130$.

Keywords: Basic specific gravity, axial variations, thinning intensity, *silver fir*, *Douglas fir*

1. Introduction

The modalities of wood formation and the variability of wood properties are being gradually discovered. Wood performs several functions that enable the development of the tree itself and the structuring of forest ecosystems. It provides numerous ecological services such as carbon fixation and economic services through its various uses accompanying human activities (timber, industrial wood, wood for energy, wood for chemical purposes).

Among the characteristics of wood, density is a critical property that is linked on the one hand with the composition and anatomy of its constituent tissues and on the other hand with other wood properties such as strength, stiffness and pulp yield (Barnett and Jeronimidis, 2003). Density is basically a measure of the mass of material in a given volume (Zobel and Van Buijtenen, 1989). Basic density

*Corresponding author
Email addresses: antoine.billard@inrae.fr (Antoine Billard), rodolphe.bauer@inrae.fr (Rodolphe Bauer), frederic.mothe@inrae.fr (Frédéric Mothe), francis.colin@inrae.fr (Francis Colin), christine.deleuze@onf.fr (Christine Deleuze), fleur.longuetaud@inrae.fr (Fleur Longuetaud)

(BD) is defined by the ratio of the oven-dried mass of wood to the corresponding volume of green (or fresh) wood. The volume of green wood is a variable commonly measured and used by foresters and for forest inventories. Many models exist to predict the green aboveground woody volume of trees for most temperate tree species (Henry et al., 2013), whether it is the total aboveground volume or the stem volume, total or up to a given stem diameter. The oven-dried mass of a wood sample can be obtained after drying at 103°C in an oven (Williamson and Wiemann, 2010). The knowledge of the mean BD of tree (or stem) makes it possible to convert the green volume of tree (or stem) to dry mass of matter. Then, the product of dry mass by carbon fraction allows to account for stored carbon (Wiemann and Williamson, 2014; Bouriaud et al., 2015). Similar calculations can be used to estimate the quantities of various extractive compounds available in the resource.

Wood density is highly variable at all levels. It varies between species, between trees of a given species and within trees. Many studies have already focused on the evaluation of wood BD of most species. They led to the creation of global databases, such as the Global Wood Density Database (Zanne et al., 2009), which provides mean BD for many species around the world. However, such databases derived from literature data should be used with caution and it is advised to check which density was measured, how it was measured and which is the area of validity of each study (Taras and Wahlgren, 1963; Williamson and Wiemann, 2010). For instance, some studies provide air-dried density (i.e., the ratio of air-dried mass to air-dried volume) that needs to be converted to BD. Conversion errors are possible as shown by Vieilledent et al. (2018) who have started to correct the Global Wood Density Database.

Most studies have analysed mean wood density at breast height only. Others have taken the knowledge a step further by looking at the radial variations in BD on cores or discs, taken most often at breast height only (Wahlgren and Fassnacht, 1959; Woodcock and Shier, 2002; Deng et al., 2014).

A general result is that, for most softwoods, the ring density decreases when ring width increases. This is explained by the fact that the wider the rings, the greater the proportion of earlywood made up of thin-walled tracheids and wide lumens dedicated to hydraulic conduction. At the same time the width of the latewood, more dedicated to mechanical resistance, remains relatively constant. Generally speaking, for these softwood species, it is expected that the more heavy the thinning, the wider the growth rings and the lower the density of the wood.

This is generally true for species showing a gradual transition between earlywood and latewood like *Abies* or *Picea* spp.. This is less clear for *Pseudotsuga menziesii*, for example, which shows an abrupt transition between earlywood an latewood (Todaro and Macchioni, 2011). And finally the results about the relationship between ring width and wood density are often conflicting (Jozsa et al., 1994).

Juvenile wood is also often cited as a factor influencing wood density. Larson et al. (2001) gives the definition of juvenile wood as the wood formed in the first three years of a tree. Then, the formed wood near the pith will be corewood, regardless of the height in the tree. Corewood is often confused with juvenile wood. The properties of corewood are highly variable, especially the wood density. According to Lachenbruch et al. (2011), for softwoods in the Pacific Northwest of North America, BD generally decreases approximately for ring numbers 5 to 20, then increases (sometimes only increases in particular for hard pines). The transition from corewood to outerwood (or mature wood) is usually soft. Thecorewood has a lower BD than mature wood (10–20% of differences). In this article, the term "juvenile wood" will be used for both juvenile wood and corewood.

Vertical (or axial) variations in density have been much less studied than radial variations. There is, however, a real influence of vertical variations on the mean density of the whole stem that can differ significantly from the density at breast height (Nogueira et al., 2008; Wiemann and Williamson, 2014; Wassenberg et al., 2015; Longuetaud et al., 2016, 2017). Studying the vertical variations of wood density allows to refine biomass estimates as well as carbon accounting (Rueda and Williamson, 1992; Liepiņš and Liepiņš, 2017). This knowledge is also required to assess accurately the amount and quality of the wood resource depending on the location along the stem (Tian et al., 1995; Kimberley et al., 2015). And this detailed description should make it possible to optimize the use of the resource for different purposes. Indeed, numerous wood properties are correlated to wood density, like mechanical properties (Niklas and Spatz, 2010), dimensional stability (Hernández, 2007) or durability (Humar et al., 2008) that are of peculiar impor-

tance for the structural uses of wood, especially for softwoods. Fuelwood properties can also be related to wood density (Sotelo Montes et al., 2017) as well as paper properties (García-Gonzalo et al., 2016). Moreover, the stem volume represents about 80% of the total aboveground woody volume for softwoods and the precision on such a large volume cannot be neglected (Billard et al., 2020).

Density variations with height can be related to radial variations due to cambial age, ring width or juvenile wood, especially for species showing strong radial variations in density. For instance, the mean wood density at a given height can be related to the proportion of juvenile wood at that height, especially for species showing a strong difference in density between juvenile wood and mature wood (Zobel and Van Buijtenen, 1989).

For softwoods, the density seems to decrease from the bottom of the tree to the top (Gartner et al., 2002; Longuetaud et al., 2017). Sometimes, a U-shaped curve was observed, especially for *Picea abies* which is the most widely studied species (Repola, 2006; Molteberg and Høibø, 2007; Liepiņš and Liepiņš, 2017). The decrease in density between the bottom and the top of the stem was also observed for *Ps. menziesii* (Kimberley et al., 2017) and *Abies alba* (González-Rodrigo et al., 2013).

Some authors have proposed models for describing the vertical variations in density in the stem. Table 1 presents models which provides wood BD at different heights. Most models are linear models, often of polynomial form (among others, Rueda and Williamson, 1992; Tian et al., 1995; Repola, 2006; Molteberg and Høibø, 2007; González-Rodrigo et al., 2013; Deng et al., 2014). The main tree variables used in these models are tree total height (H) and diameter ($D130$) or circumference at breast height ($C130$). Sometimes the age of the tree was used.

Models using ring number or distance from the pith in addition to the height in the stem as input variable (e.g., Rueda and Williamson, 1992; Tian et al., 1995) are not presented here since this paper focuses on the mean BD of whole discs.

In this study, the vertical variations in BD of two softwood species were studied: *Abies alba* Mill. (*A. alba*) and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (*Ps. menziesii*). These species are of major importance in the North-East of France and have the interest of being very different from an ecological point of view with contrasting shading tolerances (Niinemets and Valladares, 2006) and contrasted anatomical characteristics with more or less marked transitions between earlywood and latewood (Saranpää, 2003; Todaro and Macchioni, 2011). To our knowledge, there are almost no studies that address vertical variations in density for these species, except the one from Kimberley et al. (2017) on *Ps. menziesii* and the one from González-Rodrigo et al. (2013) on *A. alba*.

The main objective of this work was therefore to describe these vertical variations of BD in the stems and to propose some explanations for the observed patterns. For this purpose, new forms of models more easily extensible to new data than the previous polynomial approaches, have been proposed and fitted. Considering that BD at breast height can be relatively easily assessed by analysing core samples or by using dedicated models (Kerfriden et al., 2021), we have compared models using and not using this data as input. Such models may serve as a basis for future predictive modelling on a larger data set. To guide this work, and based on the literature, we have formulated four more specific hypotheses to which we will come back with regard to our results in the discussion:

- **H1**: The proportion of juvenile wood in stem discs contributes to explain the BD variations with height in the stem;
- **H2**: Stem discs showing the larger ring widths, regardless of their height in the tree, have a lower BD (i.e., the ring density-ring width well-known relationship for softwoods may be generalised to the average level of the whole disc, from different trees or different heights in the stem);
- **H3**: On the basis of **H1** and **H2**, the growth rate and/or tree size modulated by thinning intensities modifies the vertical variation of BD in the stems;
- **H4**: BD measured at breast height overestimates significantly the mean BD of the whole stem and as a consequence breast height measurements are not representative of the whole stem.

2. Materials and Methods

All the abbreviations used in this paper are listed in Table 2.

Table 1: Equations of the literature to model the mean basic density of a disc at a given height in the stem. BD_{disc} is the whole-disc mean density, $BD130$ is the mean density at breast height, hr is the relative height of the disc, age is the age of the tree, $D130$ is the diameter at breast height of the tree, H is the total tree height, $b_0,\ldots,b_5$ are the fixed-effect parameters, u_0,...,u_3 are the random-effect parameters.

	Article	Species	Number of trees	Equation
Without $BD130$	Repola (2006)	*P. abies*	39	$BD_{disc} = b_0 + b_1 \cdot H + b_2 \cdot \frac{D130}{age} + b_3 \cdot hr$ $+b_4 \cdot hr^2 + u_0 + u_1 \cdot hr + u_2 \cdot hr^2$
	González-Rodrigo et al. (2013)	*Abies alba*	5	$BD_{disc} = b_0 - b_1 \cdot H$
	Deng et al. (2014)	*Pinus massoniana*	108	$BD_{disc} = b_0 + b_1 \cdot age + b_2 \cdot D130 + b_3 \cdot hr + b_4 \cdot hr^2$ $+b_5 \cdot hr^3 + u_0 + u_1 \cdot hr + u_2 \cdot hr^2 + u_3 \cdot hr^3$
With $BD130$	Kimberley et al. (2015)	*Pinus radiata*	10000	$h_k = \frac{1.4}{H} - 0.4$ $L_k = \frac{BD130 - b_0 - b_1 \cdot h_k - b_2 \cdot h_k^2 - b_3 \cdot h_k^3}{1 + b_4 \cdot h_k}$ $BD_{disc} = (b_0 + L_k) + (b_1 + b_4 \cdot L_k) \cdot (hr - 0.4)$ $+b_2 \cdot (hr - 0.4)^2 + b_3 \cdot (hr - 0.4)^3$
	Kimberley et al. (2017)	*Ps. menziesii*	172	$h_k = \frac{1.4}{H}$ $L_k = BD130 - (b_0 + b_1 \cdot h_k + b_2 \cdot h_k^2 + b_3 \cdot h_k^3)$ $BD_{disc} = L_k + b_0 + b_1 \cdot hr + b_2 \cdot hr^2 + b_3 \cdot hr^3$ $= BD130 + b_1 \cdot (hr - h_k) + b_2 \cdot (hr^2 - h_k^2)$ $+b_3 \cdot (hr^3 - h_k^3)$

Table 2: Table of abbreviations used in the article.

Abbreviation	Meaning
BD	Basic density (kg $\cdot$ m^{-3})
$BD130$	Basic density at breast height (kg $\cdot$ m^{-3})
H	Total height of the tree (m)
h	Height of the measure (m)
$hLLB$	Height of the lowest living branch (m)
hLC	Height to the base of the living crown (m)
hr	Relative height of the measure (%)
$hrLC$	Relative height of the living crown (%)
$D130$	Diameter at breast height (cm)
$C130$	Circumference at breast height (cm)
$RW130$	Mean ring width at breast height (mm)

2.1. Study sites and sampling design

The trees were sampled within the framework of two projects named "ExtraFor_Est" and "ModelFor". In both datasets, contrasted thinning intensities were tried out. For each species, trees from "ExtraFor_Est" were selected from two plots: a plot without thinning (only natural mortality) and another one with heavy thinning. For each species, trees from "ModelFor" were selected from three plots: without thinning, moderate thinning and heavy thinning. Table 3 provides information about the stands. More information is available in Table A.11 of Appendix A. The trees came from the Office National des Fôrets (ONF) experimental monitoring forest for which the history of the trees has been kept since the plantation. Moreover, *Ps. menziesii* from "ModelFor" came from the experimental network of Douglas stands managed by the *GIS Coop* (`https://www6.inrae.fr/giscoop`, Seynave et al. (2018))

Our forest identifiers have been constructed as follows: the first two letters correspond to the species "Aa" means *Abies alba* and "Pm" means *Pseudotsuga menziesii*, the number following these two letters 1, 2 or 3 represents the number of the forest (see Table 3 for more details). These two letters and this number are sometimes followed by an hyphen and a letter which represent the thinning modality. "-u" means unthinned modality, "-m" means moderate thinning and "-h" means heavy thinning.

The trees from "ExtraFor_Est" were cut in February 2018. The trees in each thinning modality were classified into four diameter classes (defined by the 25^{th}, 50^{th} and 75^{th} percentiles) and one tree was felled in each diameter class. The circumference at breast height (1.30 m) was measured. After felling the trees, the total height and the height to the base

Table 3: Site characteristics.

Tree species	Forest	ID	Location	Altitude (m)	Number of trees	Age of trees	Project
A. alba	Saint-Prix	Aa1	46.97 N, 4.07 E	750	8	43-57	ExtraFor_Est
	Saint-Prix	Aa2	46.97 N, 4.07 E	750	14	36-80	ModelFor
	Mont-Sainte-Marie	Aa3	46.79 N, 6.31 E	1000	15	36-41	ModelFor
Ps. menziesii	Mélagues	Pm1	43.71 N, 3.06 E	800	8	48	ExtraFor_Est
	Grison	Pm2	46.66 N, 4.74 E	210	15	43	ModelFor
	Quartier	Pm3	46.15 N, 2.77 E	630	15	20	ModelFor

of the living crown (the lowest whorl with at least 3/4 of living branches) were measured. A total of 15 discs were sampled along the stem, avoiding knots. The first three discs were taken systematically at heights 0.3 m, 0.8 m and 1.30 m. The 12 other discs were regularly distributed along the stem.

The same protocol was applied to the trees from "ModelFor" dataset except that the number of discs depended on the tree length. Above breast height, the discs were sampled every 2 m at the maximum. For *Ps. menziesii* of Grison and Quartier forests, five trees per thinning modality were chosen in order to represent the different diameters present in the plot (i.e., one tree in each of the five diameter classes based on the 20^{th}, 40^{th}, 60^{th} and 80^{th} percentiles), resulting in 15 trees per forest. For *A. alba*, 14 trees per forest were felled (and one more at Mont-Sainte-Marie). There were four trees sampled in heavy thinning and moderate thinning modalities (five in moderate thinning modality at Mont-Sainte-Marie) and six trees in the plot without thinning. The number of trees per thinning modality is given in table A.11 of Appendix A. The trees were also chosen within the different diameter classes based on the corresponding percentile values as this was described above. The *A. alba* trees were cut in February 2014 and the *Ps. menziesii* trees were cut in March 2015.

All the *Ps. menziesii* plots were issued from even aged plantations. The *A. alba* plots being issued from naturally generated forests, the age of the trees was estimated using an additional disc taken at the stump.

Table A.13 of Appendix A provides dendrometric variables about the trees.

2.2. Wood density measurement

The discs were X-ray scanned in a green state with a medical computed tomograph (CT) scanner. The discs were then dried in an oven at 103 °C to a constant weight. They were scanned again in the oven-dried state. More information about the wood density measurements by CT scanning is available in Freyburger et al. (2009).

Basic density (BD) of wood was computed for each disc from the two scans (in green and oven-dried states) as described in Longuetaud et al. (2016).

2.3. Calculation of variables

The relative height hr_{ij} of disc j from tree i is calculated as follows:

$$hr_{ij} = \frac{h_{ij}}{H_i}$$

with h_{ij} the height of disc j from tree i and H_i the total height of tree i.

The mean ring width at breast height $RW130_i$ from tree i is estimated as follows, considering the units of measurements given in table 2:

$$RW130_i = \frac{D130_i \cdot 10}{2 \cdot age_i}$$

with $D130_i$ the diameter at breast height of tree i and age_i its age (actual or estimated).

The mean BD of stem wood for tree i is calculated from the mean BD of each disc j from the tree i weighted by the volumes of wood of the stem short logs represented by each disc, i.e. a portion of the stem on either side of the disc calculated so that each part of the stem is associated with the closest disc.

2.4. Statistical modelling

The R software was used for statistical analyses (R Core Team, 2020). The main functions used were: the `lm`, `nls`, `anova`, `AIC` and `TukeyHSD` functions from the `stats` package and the `nlsList`, `nlme`, `gnls` and `ACF` functions from the `nlme` package.

In each case, for our vertical profiles of BD, mixed-effect models were fitted to obtain for each tree the best set of parameters and then to assess step by step the predictive power of thinning modality and tree variables on those model parameters.

When required, an autoregressive correlation structure of order 1 (`corAR1`) was used to take into account the correlation of within-group errors related to the multiple BD observations done along the stem of a given tree (Pinheiro and Bates, 2000).

Multiple linear regressions were also fitted at the disc level in order to predict BD from mean ring width and mean cambial age whatever the height in the tree. These regressions were fitted for comparison purpose with the previous models for vertical BD profiles, especially with the models that take as input only external variables that are easily measurable in the forest. As density models as a function of ring width and cambial age are usually developed at the annual ring level, we also tried to calculate mean ring width and mean cambial age by weighting by the area of each ring to be more representative of the disc.

For comparison with other models from the literature, RMSE, relative RMSE and AIC were used. The models from the literature have been fitted on our data set. The models were then compared on the basis of their fixed-effects only (b_0,..., b_5 in Table 1).

Since most of the vertical density profiles had a U-shape pattern, we chose a biexponential model as described by Crawley (2012) rather than a polynomial model. Most of the approaches found in the literature are based on polynomial models. We made the hypothesis that the biexponential model is more robust and that the parameters are easier to interpret because they are less correlated than in a polynomial model.

The general form of the model is given in Equation 1:

$$BD_j = f(hr_j) = a \cdot \exp(b \cdot hr_j) + c \cdot \exp(d \cdot hr_j) \quad (1)$$

with BD_j the basic density of disc j (in kg $\cdot$ m^{-3}) at the relative height h_j and a, b, c and d the model parameters.

At the ground level, the BD predicted by model (1) is:

$$f(0) = a + c = k \quad (2)$$

It is thus expected to have a relationship between k and the BD at breast height ($BD130$).

By replacing a by $k - c$ and factoring by c in Equation 1, we obtained:

$$BD_j = c \cdot (\exp(d \cdot hr_j) - \exp(b \cdot hr_j)) + k \cdot \exp(b \cdot hr_j) \quad (3)$$

For each species, two models derived from Equation 3 were tested: A first model not using $BD130$ as input variable (model called NBD) and a second one with $BD130$ as input variable (model called WBD). The reason for distinguishing both cases is that, as it will be shown, $BD130$ considerably helps to predict the BD profile, but is rarely measured in the field. The interest of WBD model is that it could take as input the output of a $BD130$ model that would be developed on a larger number of trees and that would take into account tree variables and ecological characteristics at the resource scale. This is one objective of the XyloDensMap project for instance (Jacquin et al., 2019).

Apart from $BD130$, the other candidate explanatory variables tested in our models were: the relative height of the disc (hr), the circumference at breast height ($C130$), the total tree height (H), the height to the base of the living crown (hLC), the relative height to the base of the living crown ($hrLC$), the ratio height/diameter ($\frac{H}{D130}$), the tree age (age) and the mean annual ring width at breast height ($RW130$).

Other vertical profile models in which a minimum of basic density was imposed at the height of the base of the living crown were tested. But these models were too constrained and less efficient.

Mixed models were fitted on all trees at once by testing random effects on each parameters for each species, resulting in a set of parameters k, b, c and d for each tree. By analysing the relations of k, b, c, d with the tree descriptors (avoiding to use in the same equations correlated variables), several relations were obtained for several parameters (see section 3.5). We therefore introduced these relations in the general models to verify, for each species, if random tree effect parameters were still necessary.

2.4.1. Model without basic density at breast height (NBD)

For this model, Equation 3 was used as is for calibration and search for explanatory variables.

2.4.2. Model including basic density at breast height (WBD)

By forcing the model to pass through $BD130$ at 1.30 it was possible to remove one parameter from the model. Indeed, for $hr_j = 1.30/H$ in Equation 3, it is possible to express c as:

$$c = \frac{BD130 - k \cdot \exp(b \cdot \frac{1.30}{H})}{\exp(d \cdot \frac{1.30}{H}) - \exp(b \cdot \frac{1.30}{H})} \quad (4)$$

Then, replacing c in Equation 3, we obtain:

$$BD_j = \frac{BD130 - k \cdot \exp(b \cdot \frac{1.30}{H})}{\exp(d \cdot \frac{1.30}{H}) - \exp(b \cdot \frac{1.30}{H})} \cdot (\exp(d \cdot hr_j) - \exp(b \cdot hr_j)) + k \cdot \exp(b \cdot hr_j) \quad (5)$$

where b, d and k are the model parameters

For comparison with the WBD models, the Kimberley models were tested by replacing in the equations the breast height 1.4 m by 1.3 m in our study.

3. Results

3.1. Relationship between thinning intensity and the measured variables

3.1.1. Dendrometric variables

By plotting boxplots of tree related variables for each plot (Appendix B), it can be verified that the measured dendrometric variables were well adapted to characterize the effect of thinning intensities.

3.1.2. Basic density

$BD130$ did not seem to highly depend on the thinning intensity, except maybe for the mature stands of *Ps. menziesii* (variation significant only for forest Pm2). While for *A. alba* $BD130$ seemed to be higher in the unthinned stand of forest Aa3 (even if the difference was not significant), for *Ps. menziesii* $BD130$ tended to be lower in the unthinned mature stands.

For the mean BD of the stem, the difference between thinning intensities was statistically significant for stands Aa1 and Pm2. For these two forests, it was clear that BD was higher in heavy thinning modalities. Even if the results were not significant, we observed the same tendencies for the other forests with less important differences and with the exception of Aa3 and Pm3.

3.2. Basic density at breast height versus mean basic density of the stem wood

Breast height is the reference height for many measurements (diameter, ring width, density...). In a first analysis, the mean BD of the whole stem was compared with the mean BD of the disc taken at breast height (Figure 1). A paired t-test was applied (Table 4). This part of the work is a continuation of the work done previously in Longuetaud et al. (2017).

Table 4 shows that the mean BD of the stem is significantly different from that at breast height for *A. alba* and *Ps. menziesii*. The BD at breast height is generally higher than the mean BD of the stem. Results were the same regardless of the data source.

3.3. Basic density of a disc versus ring width and cambial age

When considering the whole sample for each species, there was no clear relationship between BD and ring width at the disc level, with R^2 ranging from 0.01 to 0.14 depending on the species (Figure 2). Considering that each ring should contribute to the disc BD in proportion to its area we have also tried to relate BD of discs to the mean ring width weighted by ring areas: The results were not much better (Figure C.7 in Appendix C).

BD was slightly more correlated with the mean cambial age (*i.e.* half the number of rings in the disc), especially for *Ps. menziesii* with R^2 from 0.12 to 0.17 (Figure 2). The mean cambial age weighted by ring areas was not more correlated to the disc BD (Figure C.7 in Appendix C).

Multiple linear regressions were fitted with mean ring width, mean cambial age and interaction between the two variables as explanatory variables. For comparison purpose, AIC, RMSE and relative RMSE are given in Table 7.

3.4. Variation of basic density along the stem

The variation of BD with height (Appendix D) shows that for *A. alba*, the variation seemed to be strong for unthinned plots with a high BD at the bottom of the tree. Variation was lower for heavy thinning plots and the BD at the bottom of the tree was lower than that of trees from unthinned plots.

For *Ps. menziesii*, it was the opposite (Appendix E). The variation was higher for heavy thinning plots and lower for unthinned plots. This time, the BD at the bottom of the tree was higher for heavy thinning plots than for unthinned plots. This observation is not applicable to stand Pm3 in which the trees were the youngest (20 years) and the variations in BD were quite low.

For both species, BD decreased as the height in the stem increased.

Figures 3, 4 and 5 show that the models manage to express well the variability at the bottom of the trees.

Table 4: Mean basic density of the whole stem wood and mean basic density of the disc at breast height. The symbols indicate the significance of the difference based on a paired t-test: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Tree species	Number of trees	Mean BD at breast height ($kg \cdot m^{-3}$)	Mean BD of the stem wood ($kg \cdot m^{-3}$)	Difference between BD at breast height and mean BD of the stem wood ($kg \cdot m^{-3}$)	Signifiance of the difference
A. alba	37	378.80	358.24	20.56	***
Ps. menziessii	36	445.74	423.03	21.45	***

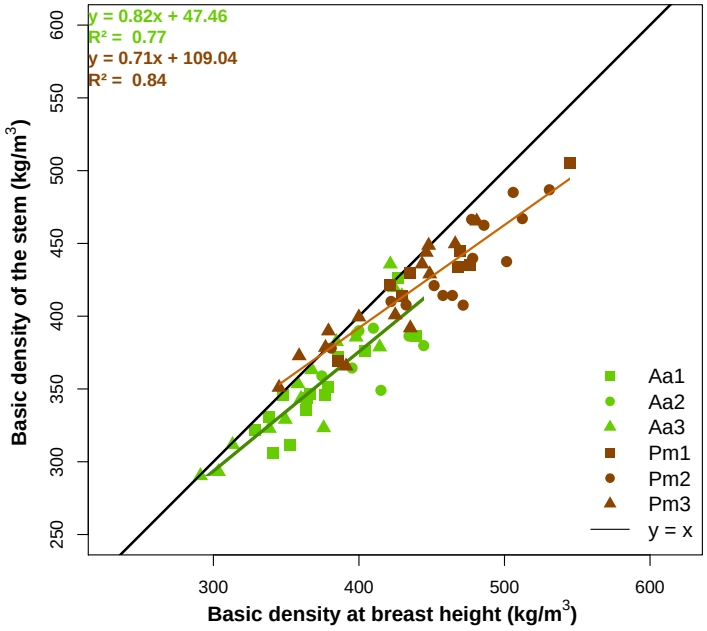


Figure 1: Mean basic density of the whole stem wood as a function of the mean basic density of the breast height disc for each species and each stand (refer to Table 3 for the meaning of the abbreviations in the legend). The black line is the y=x line. The green line is the linear regression for *A. alba* and the brown one the linear regression for *Ps. menziesii*. The regression equations and the coefficients of determination for each species are given in the same colors as the points.

3.5. Vertical profile models without basic density at breast height (NBD)

Table 7 gives the values of absolute and relative RMSE (by using the fixed-effects only) and AIC obtained with our model and models from literature that do not include $BD130$. All the models were calibrated on our data set for comparison purpose. For the Deng et al. (2014) model, we used a diagonal variance-covariance matrix for the random-effect parameters otherwise it was not possible to obtain the convergence of the model.

3.5.1. A. alba

For the model without $BD130$ as input variable, we obtained for *A. alba* the following modeling of the initial parameters as a function of tree variables:

$$\begin{cases} k_i = k_1 \cdot \frac{1}{C130_i} + k_2 + \alpha_i \\ b_i = b_1 \cdot \frac{H_i}{D130_i} + b_2 + \beta_i \\ c_i = c_1 \cdot H_i + c_2 + \gamma_i \end{cases} \quad (6)$$

Random-effect parameters α_i, β_i and γ_i were needed for k_2, b_2 and c_2, respectively, and were kept in the final model.

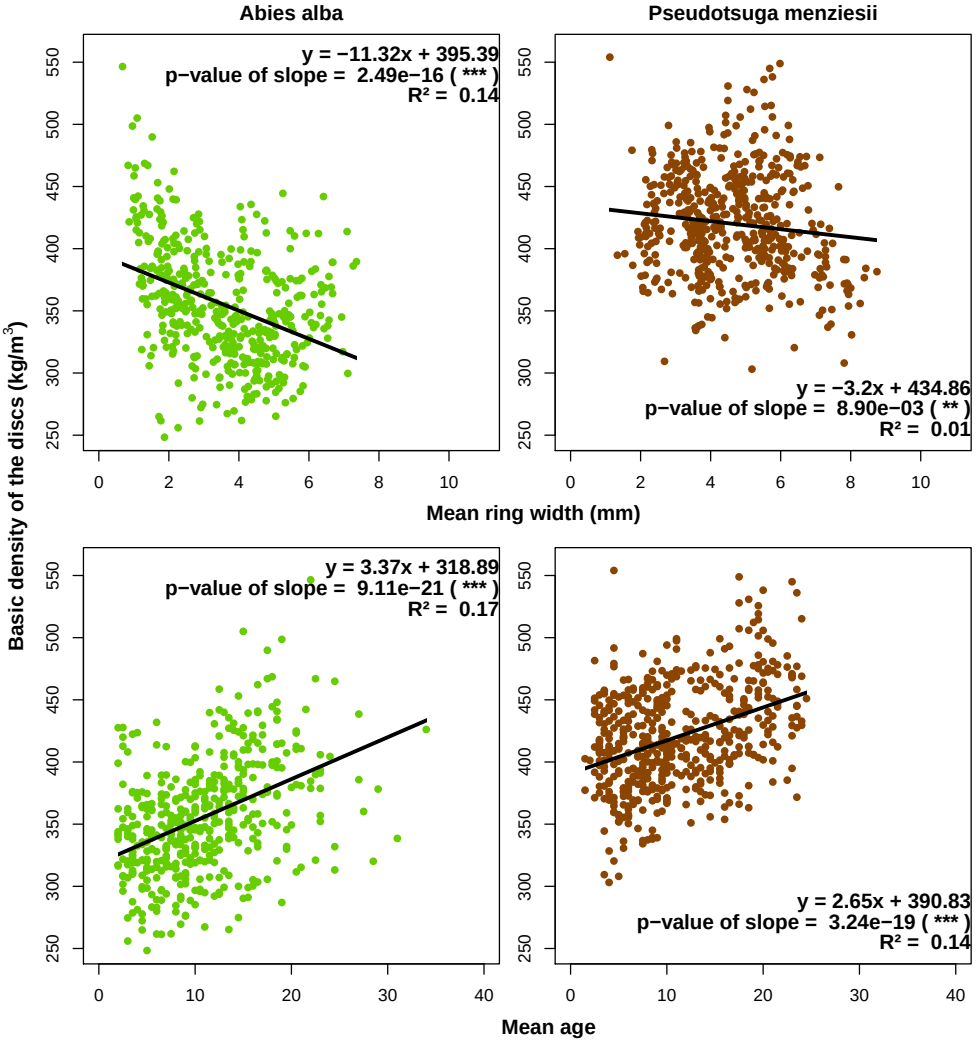


Figure 2: Mean basic density as a function of ring width and cambial age at the disc level. The black lines correspond to the regression lines. The regression equations and the significance of the slope parameters (p-values) are given on each plot: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Since no relation was obtained for parameter d, it was let as is in the general model. Table 5 gives the values of the fixed-effect parameters for the final mixed-effect model. The standard deviations of random-effect parameters α_i, β_i and γ_i were 3.29e+01, 2.22e-01 and 5.06e+01, respectively.

3.5.2. Ps. menziesii

We obtained for *Ps. menziesii* the following model of the initial parameters as a function of tree variables:

$$\begin{cases} k_i = k_1 \cdot \frac{1}{H_i} + k_2 \cdot RW130 + k_3 \cdot hrLC_i \\ +k_4 + \alpha_i \\ b_i = k \cdot (b_1 \cdot \frac{1}{H_i} + b_2 + \beta_i) \end{cases} \quad (7)$$

The analysis showed that random-effect parameters α_i and β_i were needed for k_4 and b_2 respectively in the final model. Since no relation were

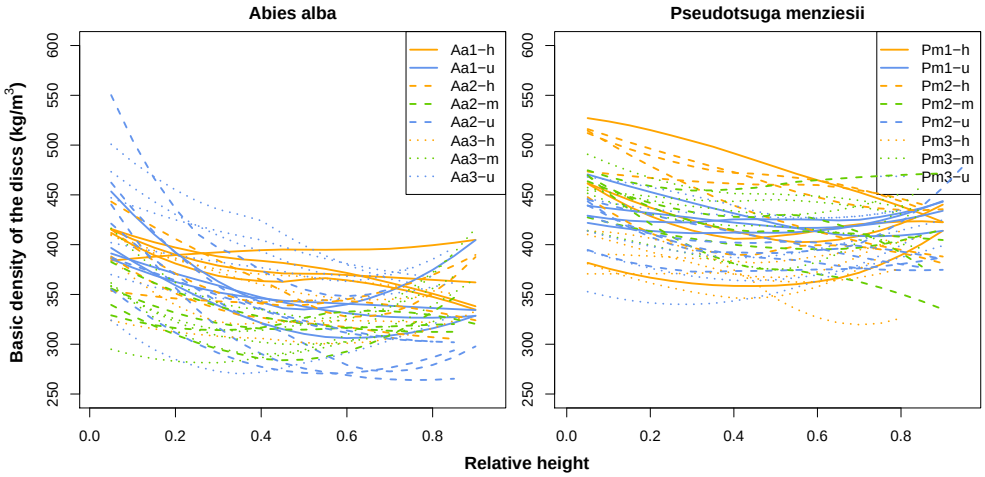


Figure 3: Smoothed curves of basic density variation with relative height for all the trees for each species. The colors represent the thinning intensities: Orange is for trees from the heavy thinning plots, green for trees from moderate thinning plots and blue for trees from plots without thinning. The line type identifies the stand.

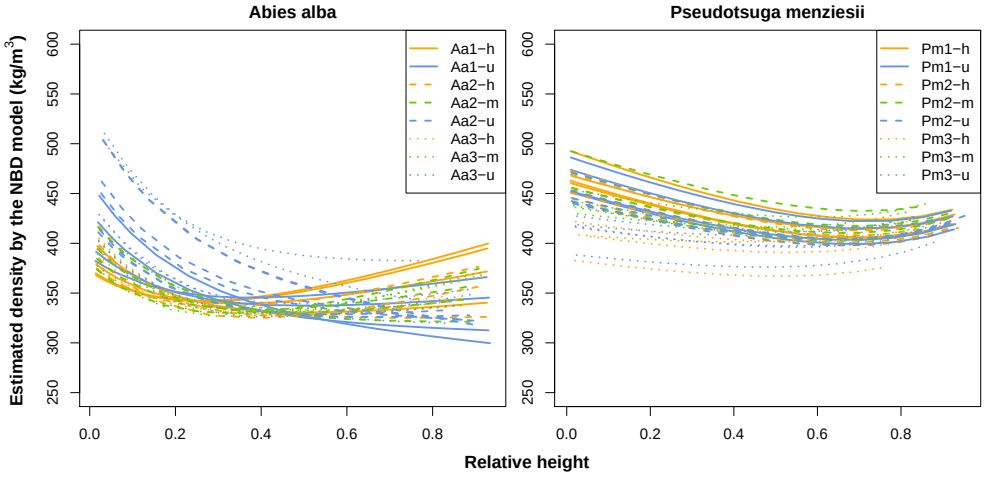


Figure 4: Profiles of basic density estimated by the NBD models for each tree (*A. alba* and *Ps. menziesii*). The colors represent thinning: Orange is for the trees from the heavy thinning plots, green is for the trees from the moderate thinning plots and blue is for the trees from without thinning plots. The line type identifies the stand.

obtained for parameters d and c, there were let as is in the general model. Table 6 gives the values of the fixed-effect parameters of the final mixed-effect model. The standard deviations of random-effect parameters α_i and β_i were 3.65e+01 and 1.93e-04, respectively.

The plots of BD predicted by the different models as a function of the relative height in the tree are presented in Appendix D and Appendix E.

3.6. Vertical profile models with basic density at breast height (WBD)

Table 10 gives the values of AIC, RMSE and relative RMSE (by using the fixed-effects only) ob-

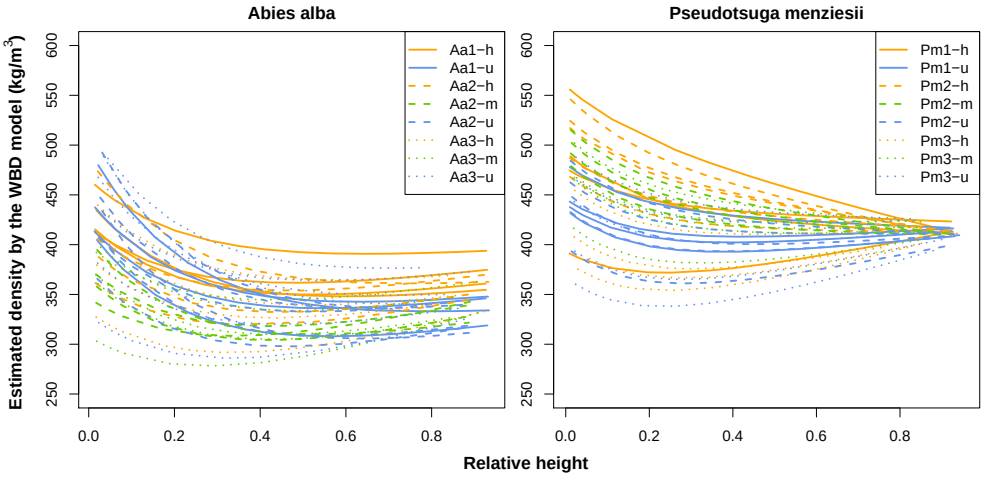


Figure 5: Profiles of basic density estimated by the WBD models for each tree (*A. alba* and *Ps. menziesii*). The colors represent thinning: Orange is for the trees from the heavy thinning plots, green is for the trees from the moderate thinning plots and blue is for the trees from without thinning plots. The line type identifies the stand.

Table 5: Fixed-effect parameters and their standard deviations (in brackets) for the NBD model not using basic density at breast height for *A. alba*.

Species	k_1	k_2	b_1	b_2	c_1	c_2	d
A. alba	3.890985e+03	3.421220e+02	-5.849102e-03	6.240366e-01	-5.648390e+00	1.966764e+02	-5.160087e+00
	(5.056307e+02)	(1.188139e+01)	(9.198257e-04)	(9.707743e-02)	(1.500177e+00)	(2.595777e+01)	(7.320403e-01)

tained with our model and Kimberley et al. (2015) model which was calibrated on our data set for comparison purpose.

3.6.1. A. alba

For the WBD model, we obtained for *A. alba* the following models of the initial parameters as a function of tree variables:

$$\begin{cases} k_i = (k_1 \cdot \frac{1}{C130_i} + k_2 + \alpha_i) \cdot BD130_i \\ d_i = d_1 \cdot \frac{1}{BD130_i} + d_2 + \beta_i \end{cases} \quad (8)$$

Random-effect parameters α_i and β_i were needed for k_2 and d_2 respectively and a diagonal variance-covariance matrix was used. An autoregressive correlation structure of order 1 was used. The single correlation parameter was 2.39e-01.

Since no relation was obtained for parameter b, it was let as is in the general model. Table 8 gives the values of the fixed-effect parameters for the final mixed-effect model. The standard deviations of random-effect parameters α_i and β_i were 2.57e-02 and 1.26e-01, respectively.

3.6.2. Ps. menziesii

We obtained for *Ps. menziesii* the following modeling of the initial parameters as a function of tree variables:

$$\begin{cases} k_i = (k_1 \cdot H_i + k_2) \cdot BD130_i \\ d_i = (d_1 + \alpha_i) \cdot BD130_i + d_2 \end{cases} \quad (9)$$

Since no relation was obtained for parameter b, it was let as is in the general model. Random-effect parameter α_i was needed for $d1$. An autoregressive correlation structure of order 1 was used. The single correlation parameter was 2.10e-01.

Table 9 gives the values of the fixed-effect parameters for the final mixed-effect model. The standard deviation of random-effect parameter α_i was 2.22e-04.

The graphs representing the BD predicted by the different models as a function of the relative height in the tree are given in Appendix D and Appendix E.

Table 6: Fixed-effect parameters and their standard deviations (in brackets) for the NBD model not using basic density at breast height for *Ps. menziesii*.

Species	k_1	k_2	k_3	k_4	b_1	b_2	c	d
Ps. menziesii	-1.842987e+03	-1.828230e+01	-1.494966e+02	6.978071e+02	5.841137e-03	-8.275563e-04	2.996460e+00	3.411697e+00
	(4.272549e+02)	(6.591333e+00)	(5.491386e+01)	(7.067386e+01)	(1.875783e-03)	(1.398871e-04)	(4.052021e+00)	(1.205966e+00)

Table 7: AIC, RMSE and relative RMSE for the NBD models and various models from the literature not using basic density at breast height.

Tree species	Model	Number of parameters	AIC	RMSE (kg · m^{-3})	Relative RMSE (%)
Abies alba	NBD	7	4230.29	35.29	9.92
	Multiple regression at disc level	4	4717.58	40.82	11.47
	Repola (2006)	5	4256.82	40.90	11.50
	González-Rodrigo et al. (2013)	2	4785.11	44.13	12.40
	Deng et al. (2014)	6	4305.45	46.76	13.14
Pseudotsuga menziesii	NBD	8	4571.37	34.19	8.11
	Multiple regression at disc level	4	5097.03	38.01	9.01
	Repola (2006)	5	4544.92	37.64	8.93
	González-Rodrigo et al. (2013)	2	5155.69	40.45	9.59
	Deng et al. (2014)	6	4568.35	37.98	9.01

3.7. Relevance of the models

In the models based on Equation 3, the parameter k represents the BD at the ground level. For *A. alba* this parameter was controlled by tree size since k increased when $C130$ decreased in the NBD model. For the WBD model, the same trend was observed. Thus, smaller trees would have higher BD at the bottom of the stem.

For *Ps. menziesii* the parameter k of the NBD model was found to be related to H, $RW130$ and $hrLC$. Considering the values of the corresponding parameters it appears that, here also k increased when ring width decreased. In addition, more the tree was small in height, lower dense it was at the ground level (e.g., a 20 m high tree is 18 kg.m^{-3} less dense than a tree of 25 m high tree). For the WBD model, a large part of the variation between trees was already taken into account through the variable $BD130$, which could explain that the effect of H on k was weaker than above and not in the same direction (e.g., $k = 1.05 \cdot BD130$ for a 20 m height tree versus $1.04 \cdot BD130$ for a 25 m height tree).

The parameters b and d controlled the slopes of the BD variation in the stem and were more difficult to interpret since both effects can add up or offset each other to a certain extent. For the models including $BD130$, b was negative for both species with a relatively constant value for all trees of a given species (no random effect). The decrease seemed strong for both species (Appendix D and Appendix E).

On the other hand, the parameter d was dependent on $BD130$. When $BD130$ increased, the value of d decreased and even became negative for *Ps. menziesii* (e.g., for *A. alba*, $d = 0.39$ for $BD130 = 300$ kg.m^{-3} and $d = 0.14$ for $BD130 = 400$ k.m^{-3}, and for *Ps. menziesii*, $d = 0.16$ for $BD130 = 400$ kg.m^{-3} and $d = -0.12$ for $BD130 = 500$ kg.m^{-3}).

4. Discussion

4.1. Two very different softwood species

Firstly, these species are ecologically very different with contrasted strategies. *A. alba* is a shade-tolerant and late-successional species with a shade-tolerance score of 4.60 (0.06)[1] (Niinemets and Valladares, 2006) and is known to have a very slow radial growth in the early years. At the opposite, *Ps. menziesii* is rather shade-intolerant with a score of 2.78 (0.18).

From an anatomical point of view these species are also different. *A. alba* shows a progressive transition between earlywood and latewood while *Ps. menziesii* shows an abrupt transition. Todaro and Macchioni (2011) suggest that there is a link between these anatomical characteristics and the presence of a negative correlation between ring wood

[1]Shade-tolerance score and standard deviation in brackets. Tolerance scores range from 0 (no tolerance) to 5 (maximal tolerance).

Table 8: Fixed-effect parameters and their standard deviations (in brackets) for the WBD model with basic density at breast height for *A. alba*.

Species	k_1	k_2	b	d_1	d_2
A. alba	4.2497463e+00	1.0127349e+00	-4.3583799e+00	2.962377782e+02	-6.015024e-01
	(6.484259e-01)	(1.178484e-02)	(5.784795e-01)	(1.025718e+02)	(2.801850e-01)

Table 9: Fixed-effect parameters and their standard deviations (in brackets) for the WBD model with basic density at breast height for *Ps. menziesii*.

Species	k_1	k_2	b	d_1	d_2
Ps. menziesii	-2.097975e-03	1.090797856e+00	-6.142812835e+00	-2.819938e-03	1.285744246e+00
	(5.025279e-04)	(1.708982e-02)	(1.332227e+00)	(4.137676e-04)	(1.928312e-01)

density and ring width. This negative correlation is often reported for *P. abies* but the results are sometimes controversial, especially for *Ps. menziesii* (Jozsa et al., 1994).

4.2. Factors that influence wood density and its vertical variation in the stem

The observed patterns of vertical variation in BD were the following. For *A. alba*, BD tended to decrease from the butt to the height of the living crown then sometimes to increase towards the top (U-shape). For *Ps. menziesii*, BD decreased from the butt to the top of the stem for most of the trees. A few trees followed the opposite trend. *Ps. menziesii* and *A. alba* were few studied for their vertical variation in density. On *Ps. menziesii*, Kimberley et al. (2017) found a sigmoidal pattern with an increase in density towards the bottom of the stem and a decrease towards the top which is in overall consistent with our observations, except maybe towards the top of the stem. On *A. alba*, González-Rodrigo et al. (2013) used a linear model to describe the decrease in wood density with height in the stems.

To try to explain these vertical variations we can return to the more widely studied radial variations. Indeed, radial variations in density can have an impact on vertical variations in the stem, as the proportions (of the wood disc area) of different types of wood (e.g., juvenile *versus* mature wood), or the proportion of narrow rings, for instance, can change with the height in the tree.

4.2.1. The juvenile wood

For Lachenbruch et al. (2011), the typical radial pattern for the wood density of most softwood species is to have a corewood with a lower density than the outerwood. Woodcock and Shier (2002) highlighted the relationship between such radial patterns and species strategies. In Longuetaud et al. (2017), less dense wood was observed in about the first five cm around the pith for *Ps. menziesii* followed by an increase in BD with a sigmoid pattern. While for *A. alba* a progressive decrease in BD from the centre of the stem was observed in this previous study. This was consistent with the successional status of these two species. As reported by Lachenbruch et al. (2011), the amount of corewood varies with the height in the stem. As a consequence, for species showing a strong difference in density between juvenile and mature wood, it is automatic that a variation of density with height is observed due to the variation with height of the proportion of juvenile wood which increases from the base to the top of the tree (Zobel and Van Buijtenen, 1989). From these considerations we could expect a higher BD, at least for *Ps. menziesii*, at the bottom of the stem than at the top, which was generally the case on our trees.

From the literature (Zobel and Van Buijtenen, 1989; Henin et al., 2018; Fabris, 2000), the effect of the proportion of juvenile wood on the wood density at a given height level is clear, as well as the effect on the variations in density with height. For a given tree, in our data, the proportion of juvenile wood increased from the bottom to the top of the stem and it contributes to explain at least partially the vertical variations in BD. Thus hypothesis **H1** seems to be verified.

4.2.2. The growth rate

The well-known negative correlation between ring density and ring width has been observed and extensively studied especially on *Picea* spp. (e.g., Bouriaud et al., 2015). The few studies related to this relationship on *A. alba* (Hamada et al., 2018;

Table 10: AIC, RMSE and relative RMSE for the WBD models and various models from the literature with basic density at breast height.

Tree species	Model	Number of parameters	AIC	RMSE ($kg \cdot m^{-3}$)	Relative RMSE (%)
A. alba	WBD	6	4250.76	27.09	7.62
	Kimberley et al. (2015)	5	4402.06	28.88	8.12
	Kimberley et al. (2017)	3	4532.56	33.44	9.40
Ps. menziesii	WBD	6	4529.57	24.83	5.89
	Kimberley et al. (2015)	5	4679.22	25.04	5.94
	Kimberley et al. (2017)	3	4938.27	32.52	7.71

Sopushynskyy et al., 2020) lead to believe that this species behaves in the same way that *P. abies*. On the contrary, according to Jozsa and Brix (1989) and Fabris (2000), the growth rate has little impact on the whole-ring density for *Ps. menziesii*.

These results were confirmed by our study which shows a decrease of the whole disc BD with the increase of the average ring width for *A. alba* and a weaker but significant relationship for *Ps. menziesii*. If we refer to the Pressler's law, the rings are wider at the top of the stem (Pressler, 1864; Cortini et al., 2013) and this should lead to have a higher BD at the bottom of the stem than at the top, at least for *A. alba*. It was generally the case for our trees.

With respect to the hypothesis **H2**, the regression of the disc BD as a function of the corresponding mean ring width was significant for both species although very weak for *Ps. menziesii* but this relationship was not sufficient to explain the observed BD variations in the stem. For *Ps. menziesii*, it was quite clear that a dynamic growth rate had not the expected negative effect on the wood density at the disc or stem levels.

4.2.3. The cambial age

For *Ps. menziesii*, Fabris (2000) has reported that radial variations in density are mainly due to variations in cambial age. Filipescu et al. (2014) on the same species have described a radial increase in density as a function of cambial age. These results were confirmed by our study which shows an increase in disc BD with increasing cambial age for *Ps. menziesii*. For *A. alba*, we observed the same behaviour while the results of Hamada et al. (2018), concerning only four trees, do not show a clear trend of ring density with cambial age at breast height. For both species the relationship between whole disc BD and cambial age was stronger than the aforementioned potential relationship between density and average ring width. Indeed, it is difficult to separate the two effects and, as pointed out by Jozsa et al. (1994), the true effect of growth rate on annual ring wood density should be studied for comparable cambial ages. Finally, as the number of rings decreases from the base to the top of the tree, we could expect a higher BD at the bottom of the stem than at the top, which was generally the case on our trees.

Despite the observed relationships of BD with ring width and age, the multiple linear regressions that were tested at the disc level to explain the vertical variations of BD from these variables only were clearly less efficient than our NBD models. It probably means that the vertical variations in BD were also due to other variables such as the proportion of juvenile wood (Section 4.2.1).

4.2.4. The compression wood

The reaction wood, called compression wood (CW) for softwood species, has an impact on density. It has already been shown that CW is denser than normal wood (Pillow and Luxford, 1937; Harris, 1977; Gryc and Horáček, 2007; Tarmian et al., 2012) because it is characterized by cells with large walls (Li et al., 2014) and wide rings with a high proportion of latewood (Lee and Eom, 1988). CW can be found all along the stem, even in small quantities, because the tree must be able to face the wind, to restore vertical growth (gravitropy), to incline stems (e.g., heliotropy) (Barnett et al., 2014). It is more generally located along limited portions of the stem except for a relatively straight and vertical tree becoming inclined for its entire length, for which CW can be found all along the stem (Pillow and Luxford, 1937).

The amount of CW is often more important in the lower part of the stem (Pillow and Luxford, 1937; Westing, 1965; Donaldson et al., 2004).

The greater presence of CW at the bottom of the stem may also explain the higher BD in this part, especially since some of our plots were located

on slopes.

4.2.5. The thinning intensity

The thinning intensity makes it possible to modulate the growth rate which we have already discussed above. However, we could not say whether the observed BD variations, especially regarding vertical patterns, were related to a difference in growth rate or tree size.

In overall, for *A. alba*, a steeper decreasing slope of BD from the base of the stem was observed in the unthinned plots. Conversely, for *Ps. menziesii*, steeper decreasing slope from the base of the stem was rather observed in thinned stands while trees from unthinned stands showed more constant patterns. It could be expected that the most cylindrical trees, i.e. those of the unthinned stands, show more variability between the bottom and the top of the stem because it is known that in case of unfavourable conditions for growth the annual increase is more strongly reduced at the bottom than at the top (Courbet, 1999). This would be consistent with what was observed for *A. alba*. Sometimes the difference observed between trees could also be explained by a steeper local slope in the field leading to the formation of CW.

An original and unexpected result was the observation of a higher BD of discs in average (i.e., at disc and stem levels) for the heavier thinning intensities in one mature stand of *Ps. menziesii* and one of *A. alba*, while there was no effect of the thinning intensity for the other stands. Intuitively, one would tend to think that trees from dense stands will have denser wood. In general, a higher BD is expected for slow-growing softwood trees with narrow ring widths, i.e., in the unthinned modalities, due to the well-known relationship between ring width, proportion of latewood and wood density (see also Section 4.2.2). Moreover, according to Pillow and Luxford (1937), young trees having their crown free from competition have smaller CW rate than young trees grown in dense stands, which should contribute to increase density in the unthinned modalities. Nevertheless, the opposite was observed.

As pointed out by Fabris (2000) for *Ps. menziesii*, for sufficiently long rotation periods, trees with high growth rate will have lower proportion of juvenile wood than slow-growing trees. In his work, the growth rate was mainly modulated by initial spacing while in our study the thinning intensity was the main studied factor. A lower proportion of juvenile wood in the thinned stands could explain at least partially the observed differences in BD.

In our case, the surface of the first inner rings was in average clearly lower in the trees from the unthinned stands (Figure F.13 in Appendix F) may be due to uncontrolled factors (genetic, juvenile wood definition). Despite this, it appeared that for most stands, except Aa1 and Pm1, the proportion of juvenile wood was finally higher in the trees from the unthinned modality (Figure F.12 in Appendix F), tending to confirm the above explanation of Fabris (2000).

If the BD radial variation is mainly due to cambial age and to the juvenile or mature nature of wood (hypothesis **H1**) there would be an interest in making the trees grow faster in order to decrease the proportion of juvenile wood. This is not inconsistent with the advice of Henin et al. (2018), for minimising the proportion of juvenile wood, to maintain high stand density in the initial phase of growth.

As a result, the average BD of the fast-growing trees from heavily thinned stands would be higher since juvenile wood or more generally corewood is known to be of lower density for most softwood (Lachenbruch et al., 2011). Moreover, the annual rings corresponding to the highest cambial ages and therefore the densest ones will represent a larger surface in fast-growing trees. On the other hand, Todaro and Macchioni (2011) found a higher BD in unthinned stands of young 31-year-old *Ps. menziesii* trees. For our 20-year-old trees of stand Pm3, the results were more or less similar with lower BD in the heavily thinned plot than in the unthinned one.

Finally, hypothesis **H3** seems verified. Indeed, the effects of thinning intensity on growth rate, tree size and therefore on the variations of juvenile wood proportions are reflected, but in a complex way, on the vertical variations in BD.

4.3. Representativeness of breast height measurements

In analogy to the radial patterns of density variation and their relationship with species strategies proposed in the literature (Plourde et al., 2015; Woodcock and Shier, 2002), we can propose a similar rule for vertical variations, that would rather be associated with the strategy of the tree according to its growing conditions. In Figure 3, 4 and 5, and in a very schematic way, it can be observed that trees with the lowest BD at 1.30 m tend to show

an increase with height while those with the highest BD at 1.30 m tend to show a decrease with height.

The results obtained in Longuetaud et al. (2017) were confirmed with the additional trees that were sampled in this extended study. The BD was significantly higher at 1.30 m than in average for the whole stem for *A. alba* and *Ps. menziesii*, which confirms hypothesis **H4**. Mitchell and Denne (1997) found the same results for *Picea sitchensis* and hypothesized that this difference can be explained by tracheids with wider walls at breast height. Wassenberg et al. (2015) have observed a higher density at the bottom of the stem for six species and raise the question of the best sampling strategy for density and biomass estimations. As explained in Section 4.2, several factors vary along the stem and could explain the higher BD observed at the base of the stem and thus the difference in BD between 1.30 m and the whole stem: the proportion of juvenile wood, the mean ring width, the number of rings and the amount of CW.

5. Conclusion

Vertical variations of wood density in the stem have been little studied so far. Moreover, few species have been treated in the literature. Only one study providing a model at the disc level was found for *Ps. menziesii* and another one for *A. alba*. This study was exploratory and based on a limited number of trees due to the destructive sampling and time consuming measurements. The results have to be confirmed by further studies carried out on a larger number of trees, probably with a simplified measurement protocol based on the results obtained in this type of study.

It has been shown that the variation in wood density along the stem did not follow the same pattern for *A. alba* and *Ps. menziesii*. While the density of *Ps. menziesii* was decreasing continuously from the bottom to the top of the stem, with for some trees an increase towards the top of the stem, that of *A. alba* presented generally a U-shape pattern with first a decrease followed by an increase in the upper part of the stem.

The thinning intensity had an impact on the slope of the decrease in BD at the bottom of the stem. BD decreased faster, as the height in the stem increased, in unthinned plots than in thinned ones for *A. alba* while it decreased faster for thinned plots than in unthinned ones for *Ps. menziesii*.

For these two species, the BD measured at breast height was not representative of the whole stem BD due to these vertical variations.

Two types of models, including or not including BD at breast height as an input, have been proposed for *A. alba* and *Ps. menziesii* in order to best represent the variation of BD with height as a function of tree growth related variables. A comparison with more traditional approaches, which are based on the well-known relationship for softwood species between annual ring density and both ring width and cambial age, have shown that our biexponential models using easily measurable external variables were relevant and gave better results to describe BD variations in the stem.

The continuation of this work will be to study the vertical variations in BD for the bark component and the variation in BD along the knot-branch continuum.

Acknowledgements:

A large part of the sampling used in this study was collected in the experimental network of Douglas stands managed by the *GIS Coop* (`https://www6.inrae.fr/giscoop` (Seynave et al. 2018). The authors would like to thank SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) from UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF and 4370 EA LERMAB EEF research center INRA Nancy-Lorraine for the realisation of X-ray tomograph observations. SILVATECH facility is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

We would like to thank Vincent Rousselet, Frédéric Bordat, Loïc Dailly and Adrien Contini for the sampling in the forest and measuremets at the laboratory and Charline Mola for the CT scanner acuisitions. We are grateful to Adeline Motz and Daniel Rittié for the rings measures.

Funding:

SILVA laboratory is supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). Antoine Billard's PhD is funded by ADEME and Région Grand-Est. This work was also funded by the ExtraFor_Est project coordinated by Francis Colin.

Appendix A. Additional information on sample forests and trees

Table A.11: Main site characteristics.

Tree species	Forest	ID	Thinning modality	Number of sampled trees	Initial stand density (tree.ha^{-1})	Last measurement		
						Stand density (tree.ha^{-1})	Basal area (m^2.ha^{-1})	Dominant height (m)
Abies alba	Saint-Prix	Aa1	Without	4	13794	7986	39.5	16.5
			Heavy	4	13649	649	17.2	17.4
	Saint-Prix	Aa2	Without	6	13794	4148	39.5	16.5
			Moderate	4	11857	611	24.0	18.3
			Heavy	4	13649	350	17.2	17.4
	Mont-Sainte-Marie	Aa3	Without	6	9400	1584	33.8	14.3*
			Moderate	5	6800	518	31.5	14.7*
			Heavy	4	5600	266	22.7	15.7*
Pseudotsuga menziesii	Mélagues	Pm1	Without	4	1300	835	66.4	$\approx$ 29
			Heavy	4	1300	141	29.7	$\approx$ 29
	Grison	Pm2	Without	5	1600	948	72.5	33.0
			Moderate	5**	1300	349	44.3	30.2
			Heavy	5	1300	167	36.1	30.8
	Quartier	Pm3	Without	5	2500	2125	31.9	$\approx$ 15
			Moderate	5	1100	506	15.0	$\approx$ 15
			Heavy	5**	350	341	17.2	$\approx$ 15

* Dominant height in 2008, 6 years before sampling.
** One tree from each of these modalities was not included in the analyses due to lack of information on BD at breast height.

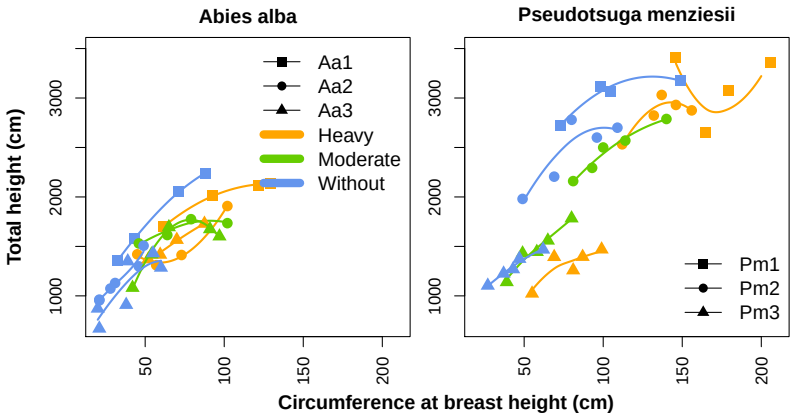


Figure A.6: Total height of the tree as a function of circumference at breast height of the tree and corresponding smoothed curve for each forest and each species. Orange is for the trees from "heavy thinned" forests, green for "moderate thinned" forests and blue for "unthinned" forests.

The *Abies alba* stands are mixed forests of *Abies alba*, *Picea abies* and various hardwood species with 40-50% (Aa1 and Aa2) or 80% (Aa3) of *Abies alba*.

Table A.12: *Abies alba* characteristics. $C130$ is the circumference at breast height, H is the total tree height, hLC is the height of the base of the living crown and $hLLB$ is the height of the lowest living branch.

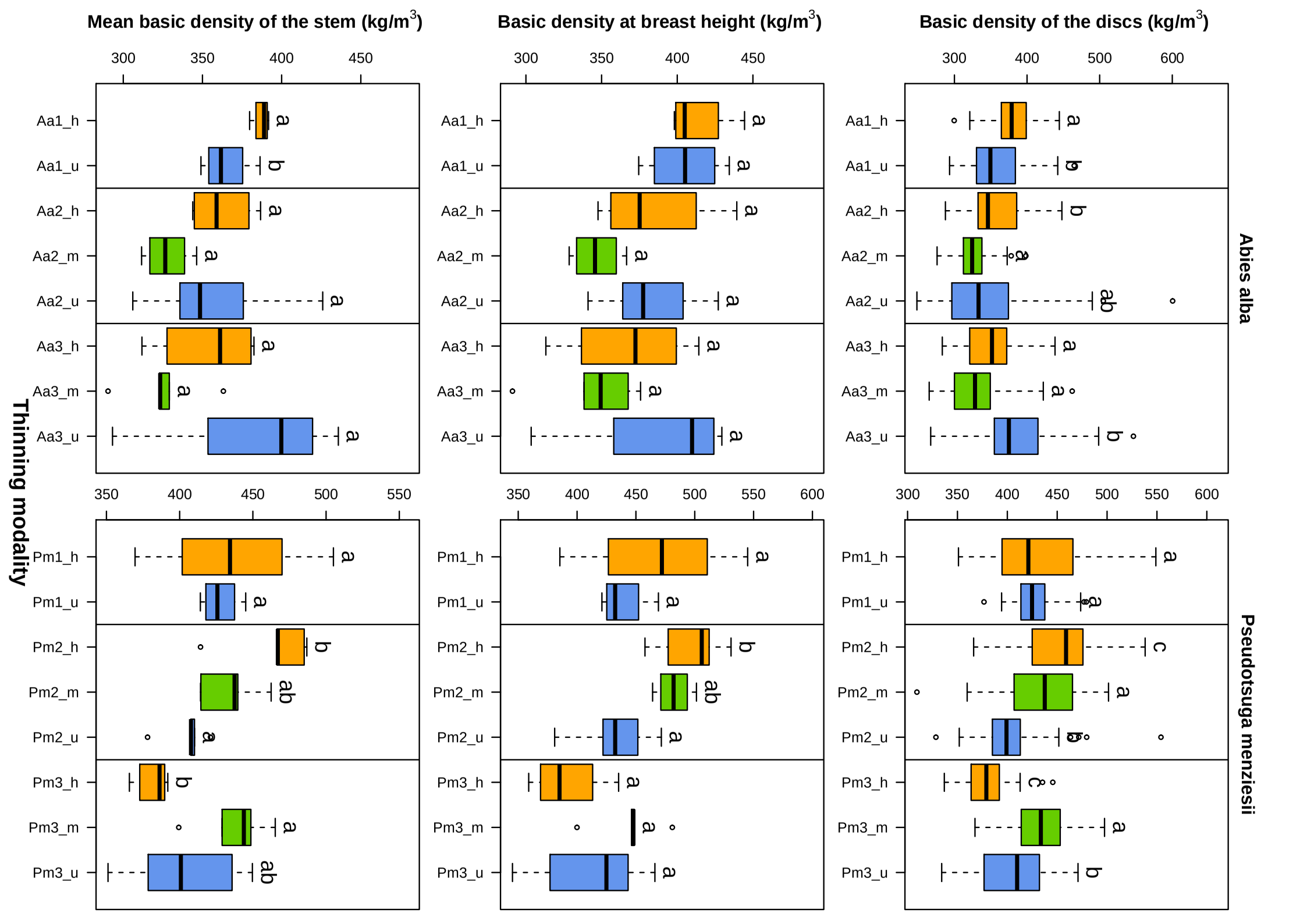
Tree species	Forest	ID	Thinning modality	Tree	Age	$C130$ (cm)	H (m)	hLC (m)	$hLLB$ (m)
Abies alba	Saint-Prix	Aa1	Without	S1	50	88	22.40	13.55	11.23
				S2	44	43.5	15.75	13.47	11.35
				S3	51	71	20.50	10.95	9.45
				S4	57	32.5	13.60	9.48	9.48
			Heavy	S5	48	61.6	16.99	7.80	7.20
				S6	43	129.5	21.40	7.95	4.90
				S7	43	92.7	20.10	7.60	5.10
				S8	44	122	21.20	8.90	7.03
	Saint-Prix	Aa2	Without	PT1	43	49	15.07	9.65	8.32
				PT2	41	31	11.30	7.70	7.16
				PT3	38	21	9.62	7.89	7.44
				PT4	39	21	9.54	6.83	6.01
				PT5	43	28	10.74	6.23	6.23
				PT6	36	46	12.98	8.38	7.25
			Moderate	PW1	41	79	17.75	9.18	9.14
				PW2	38	46	15.30	9.11	7.40
				PW3	44	64	16.15	8.98	8.54
				PW4	46	102	17.35	8.15	8.49
			Heavy	PS1	41	45	14.20	6.73	5.67
				PS2	36	73	14.13	2.62	1.08
				PS3	38	57	13.10	3.13	1.83
				PS4	40	102	19.08	6.81	3.78
	Mont-Sainte-Marie	Aa3	Without	MT1	51	38	9.10	4.55	3.64
				MT2	55	39	13.50	8.22	7.65
				MT3	60	21	6.70	3.17	2.84
				MT4	54	60	12.86	3.59	3.20
				MT5	72	55	14.32	6.40	3.48
				MT6	62	20	8.72	5.18	4.40
			Moderate	MM1	49	97	16.02	3.90	3.86
				MM2	74	65	16.95	7.88	4.90
				MM3	48	54	14.20	5.54	4.98
				MM4	40	42	10.82	5.37	3.85
				MM5	45	91	16.75	4.90	3.29
			Heavy	MF1	79	87.5	17.30	5.50	3.48
				MF2	80	70	15.67	5.77	4.76
				MF3	50	59.5	14.17	6.10	5.02
				MF4	48	52	13.70	8.39	8.34

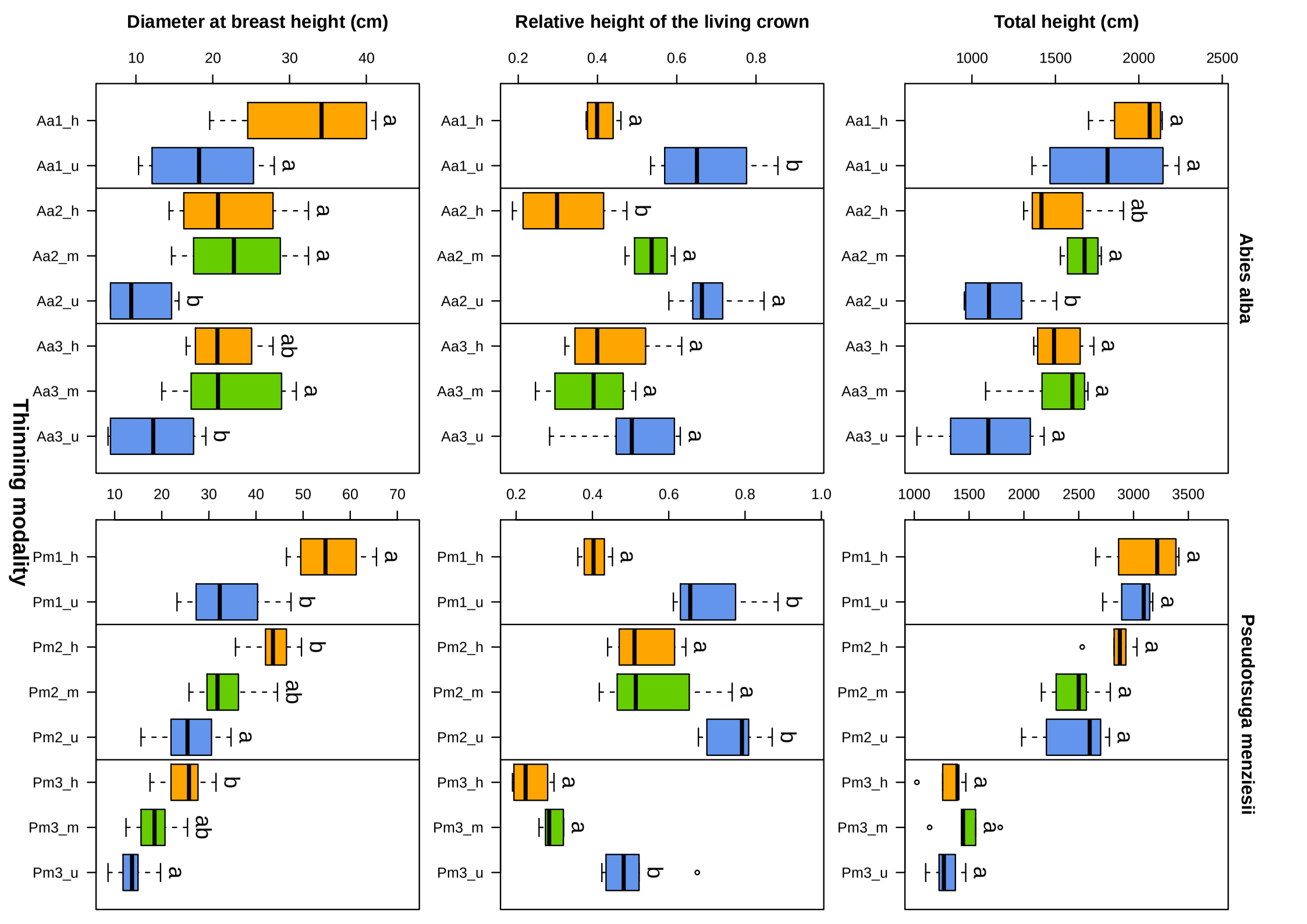
Table A.13: *Pseudotsuga menziesii* characteristics. $C130$ is the circumference at breast height, H is the total tree height, hLC is the height of the base of the living crown and $hLLB$ is the height of the lowest living branch.

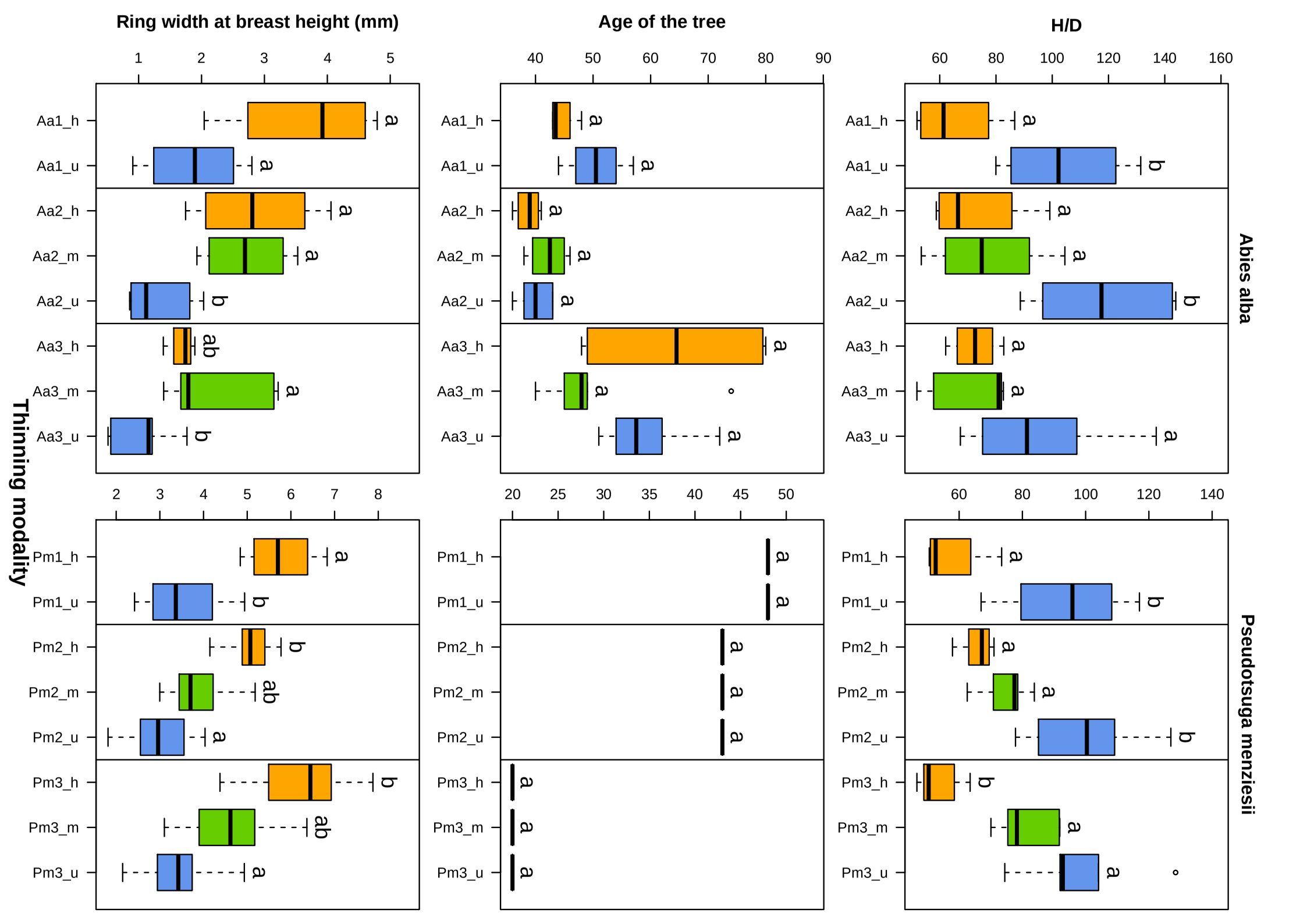
Tree species	Forest	ID	Thinning modality	Tree	Age	$C130$ (cm)	H (m)	hLC (m)	$hLLB$ (m)
Pseudotsuga menziesii	Mélagues	Pm1	Without	D5	48	73	27.19	24.10	17.80
				D6	48	149	31.75	20.60	18.90
				D7	48	104.5	30.65	20.35	18.15
				D8	48	98.5	31.20	19.10	17.62
			Heavy	D1	48	179	30.72	13.90	11.10
				D2	48	146	34.13	14.00	10.45
				D3	48	165	26.55	10.50	8.15
				D4	48	206	33.60	12.15	8.90
	Grison	Pm2	Without	GT1	43	49	19.80	17.25	15.25
				GT2	43	69	22.05	17.85	17.60
				GT3	43	80	27.80	19.46	18.85
				GT4	43	96	26.00	20.59	16.53
				GT5	43	109	27.00	18.30	17.65
			Moderate	GI1	43	81	21.60	16.55	15.20
				GI2	43	93	22.94	15.00	11.04
				GI3	43	100	25.00	10.45	10.45
				GI4	43	114	25.70	13.20	13.00
				GI5	43	140	27.88	12.96	11.88
			Heavy	GD1	43	112	25.32	15.58	4.27
				GD2	43	132	28.23	18.20	16.56
				GD3	43	137	30.31	14.25	10.96
				GD4	43	146	29.30	12.89	12.74
				GD5	43	156	28.75	14.67	12.72
	Quartier	Pm3	Without	QT1	20	27	11.04	5.32	4.46
				QT2	20	37	12.26	5.34	4.46
				QT3	20	43	12.70	8.57	4.74
				QT4	20	47	13.75	7.18	6.23
				QT5	20	62	14.69	6.24	5.33
			Moderate	QI1	20	39	11.40	3.70	2.25
				QI2	20	49	14.30	4.10	3.32
				QI3	20	58	14.45	4.68	2.96
				QI4	20	65	15.60	4.32	2.60
				QI5	20	80	17.84	4.64	3.33
			Heavy	QD1	20	55	10.24	1.95	1.15
				QD2	20	69	13.94	3.94	1.65
				QD3	20	81	12.59	2.83	1.86
				QD4	20	87	13.95	2.71	0.97
				QD5	20	99	14.70	4.40	2.27

Appendix B. Thinning modality effect on dendrometric variables

The following boxplots show the dendrometric variables as well as the BD variables according to the thinning modality. "u" means unthinned modality, "m" means moderate thinning and "h" means heavy thinning. The letters located above the boxplots allow to statistically compare the means of the dendrometric variables between the different thinning modalities. Anova and Tukey Honest Significant Difference methods were used for this purpose.


Mean basic density of the stem (kg/m3)
Basic density at breast height (kg/m3)
Basic density of the discs (kg/m3)
Thinning modality
Abies alba
Pseudotsuga menziesii
Aa1_h
Aa1_u
Aa2_h
Aa2_m
Aa2_u
Aa3_h
Aa3_m
Aa3_u
Pm1_h
Pm1_u
Pm2_h
Pm2_m
Pm2_u
Pm3_h
Pm3_m
Pm3_u


Diameter at breast height (cm)
Relative height of the living crown
Total height (cm)
Thinning modality
Abies alba
Pseudotsuga menziesii
Aa1_h
Aa1_u
Aa2_h
Aa2_m
Aa2_u
Aa3_h
Aa3_m
Aa3_u
Pm1_h
Pm1_u
Pm2_h
Pm2_m
Pm2_u
Pm3_h
Pm3_m
Pm3_u


Ring width at breast height (mm)
Age of the tree
H/D
Thinning modality
Abies alba
Pseudotsuga menziesii
Aa1_h
Aa1_u
Aa2_h
Aa2_m
Aa2_u
Aa3_h
Aa3_m
Aa3_u
Pm1_h
Pm1_u
Pm2_h
Pm2_m
Pm2_u
Pm3_h
Pm3_m
Pm3_u

Appendix C. Variation in basic density with weighted ring width, weighted cambial age and proportion of corewood

The following graphics show basic density according to weighted ring width, weighted cambial age and proportion of corewood. In Figure C.10 trend curves have been drawn for each thinning modality where the type of line represents the stand: Solid lines are for stand #1 (Saint-Prix or Mélagues), dotted dashed lines are for stand #2 (Saint-Prix or Grison) and dashed lines are for stand #3 (Mont-Sainte-Marie or Quartier). The colors represent the thinning modality: Blue points and dark blue lines are for unthinned modality, green points and dark green lines are for moderate thinning and orange points and dark orange lines are for heavy thinning.

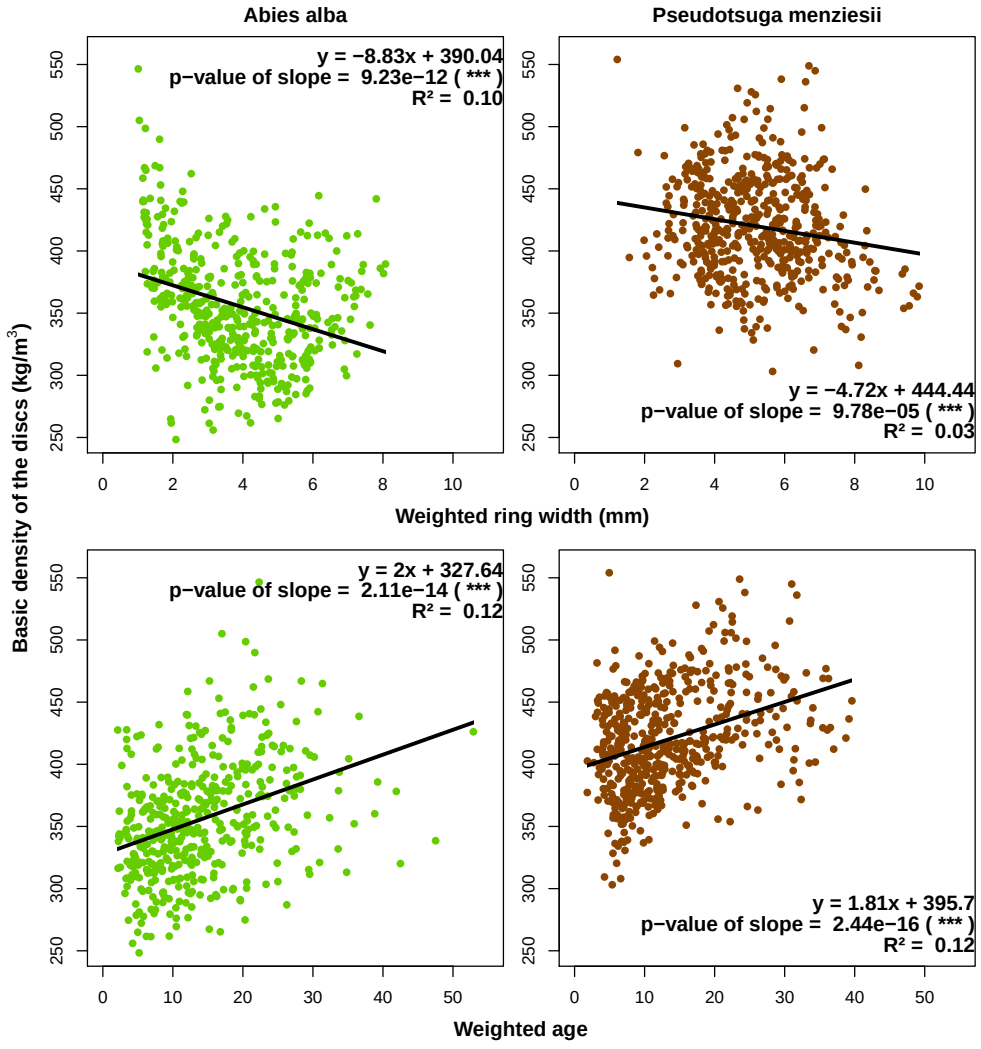


Figure C.7: Basic density of discs as a function of weighted ring width and weighted cambial age. The black lines correspond to the regression lines. The regression equations and the significance of the slope parameters (p-value) are given on each figure: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

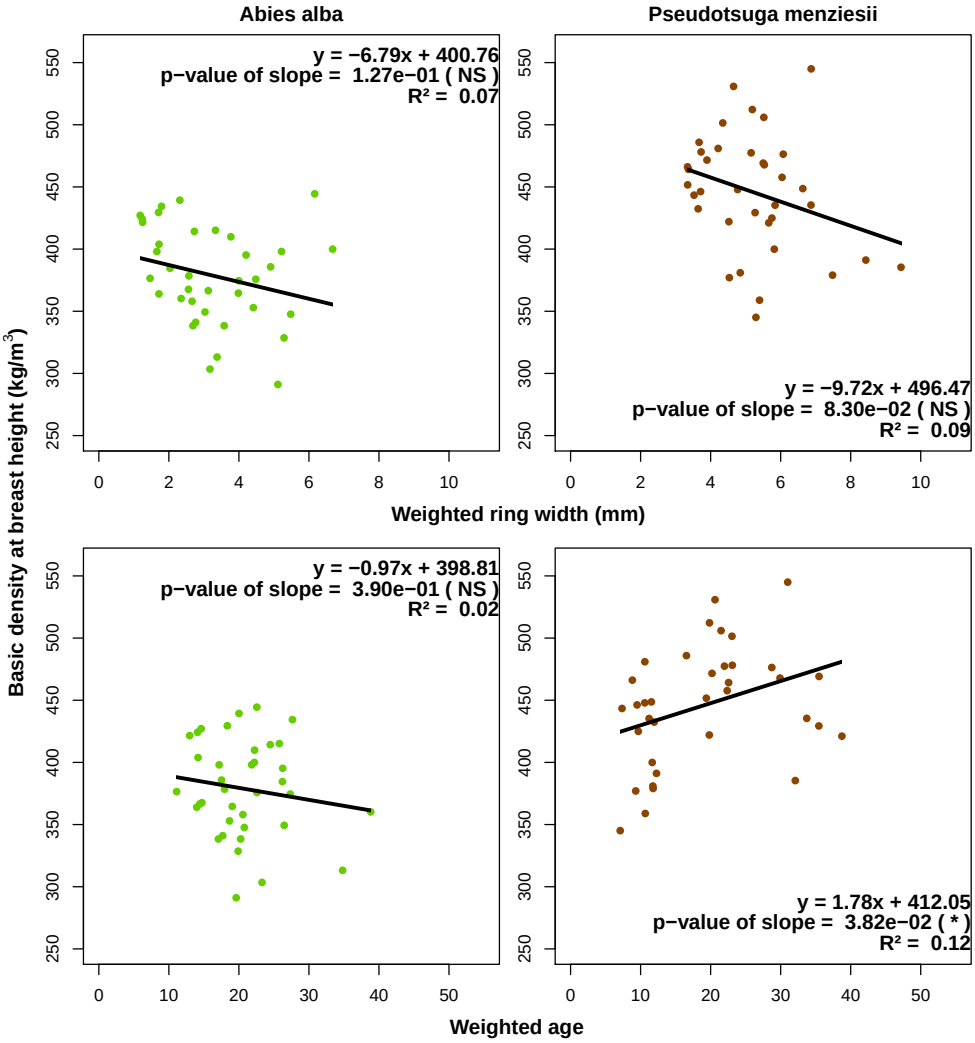


Figure C.8: Basic density at breast height as a function of weighted ring width and weighted cambial age. The black lines correspond to the regression lines. The regression equations and the significance of the slope parameters (p-value) are given on each figure: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

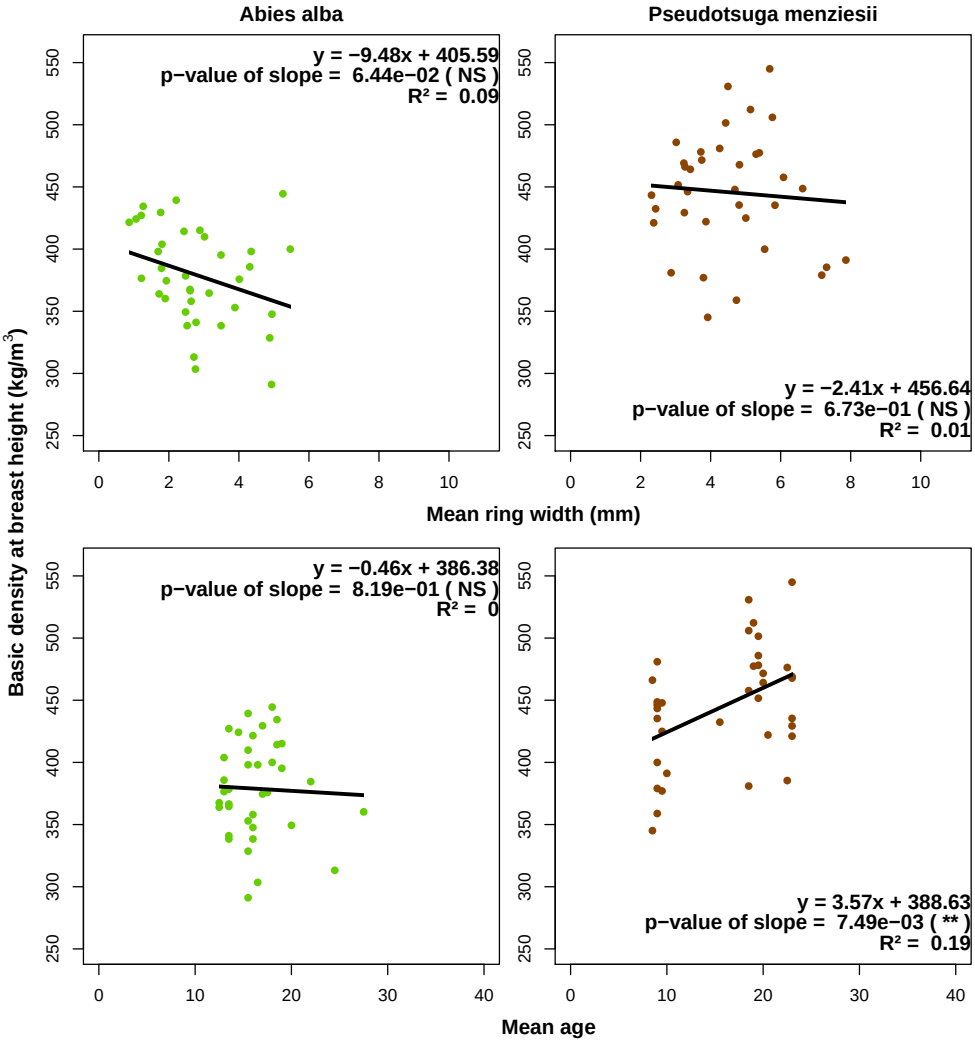


Figure C.9: Mean basic density at breast height as a function of ring width and cambial age at the disc level. The black lines correspond to the regression lines. The regression equations and the significance of the slope parameters (p-value) are given on each figure: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

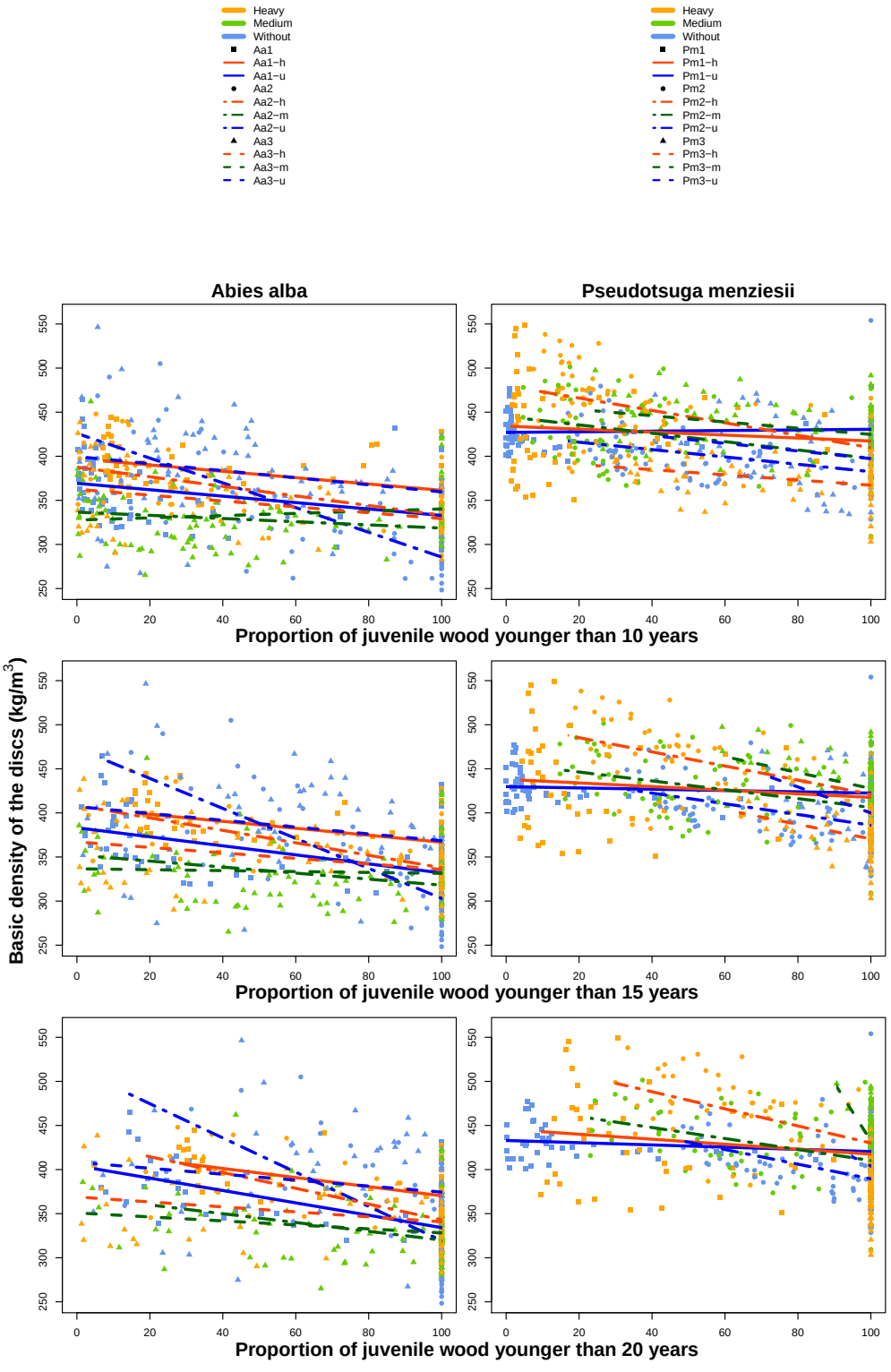
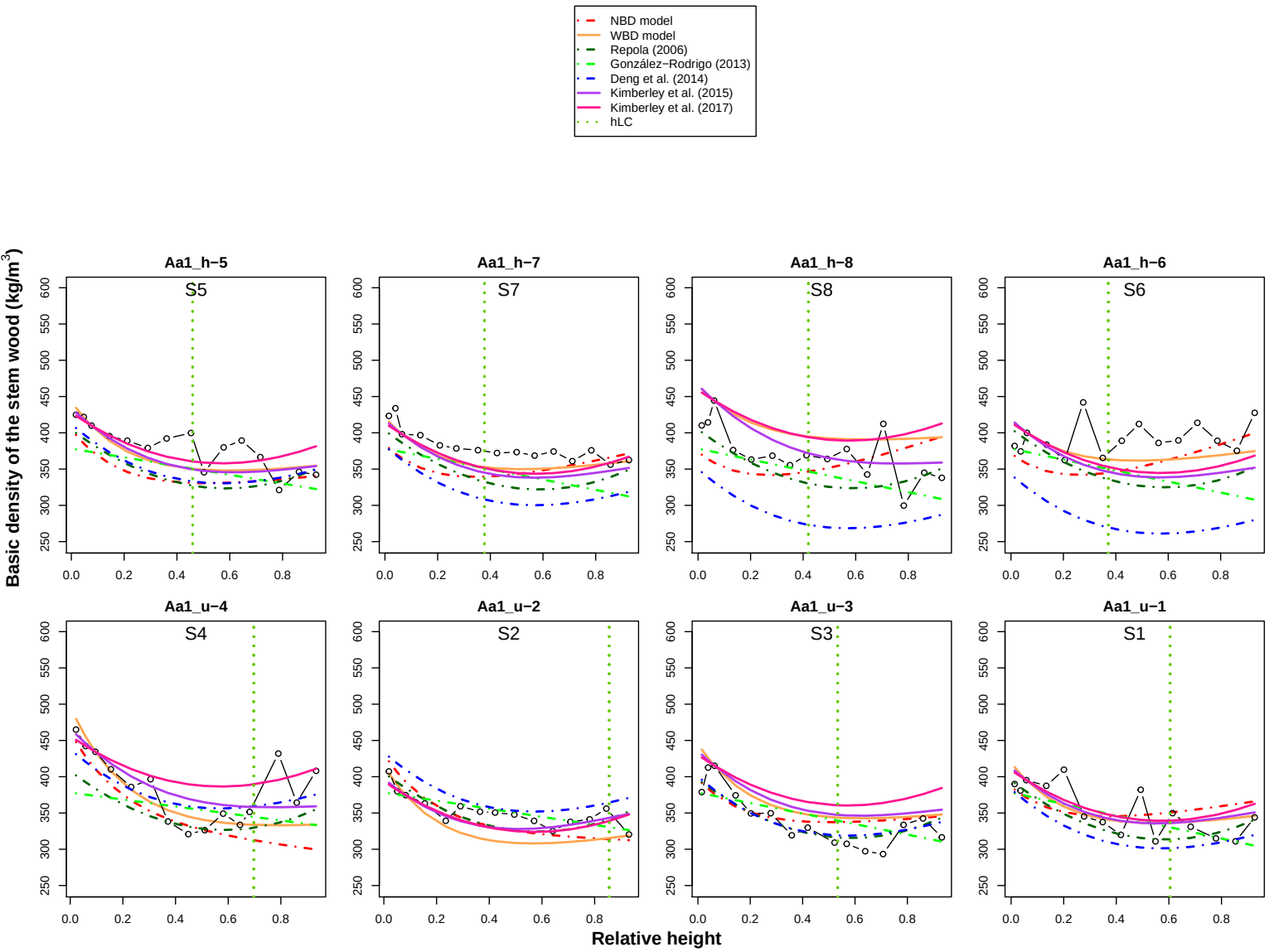
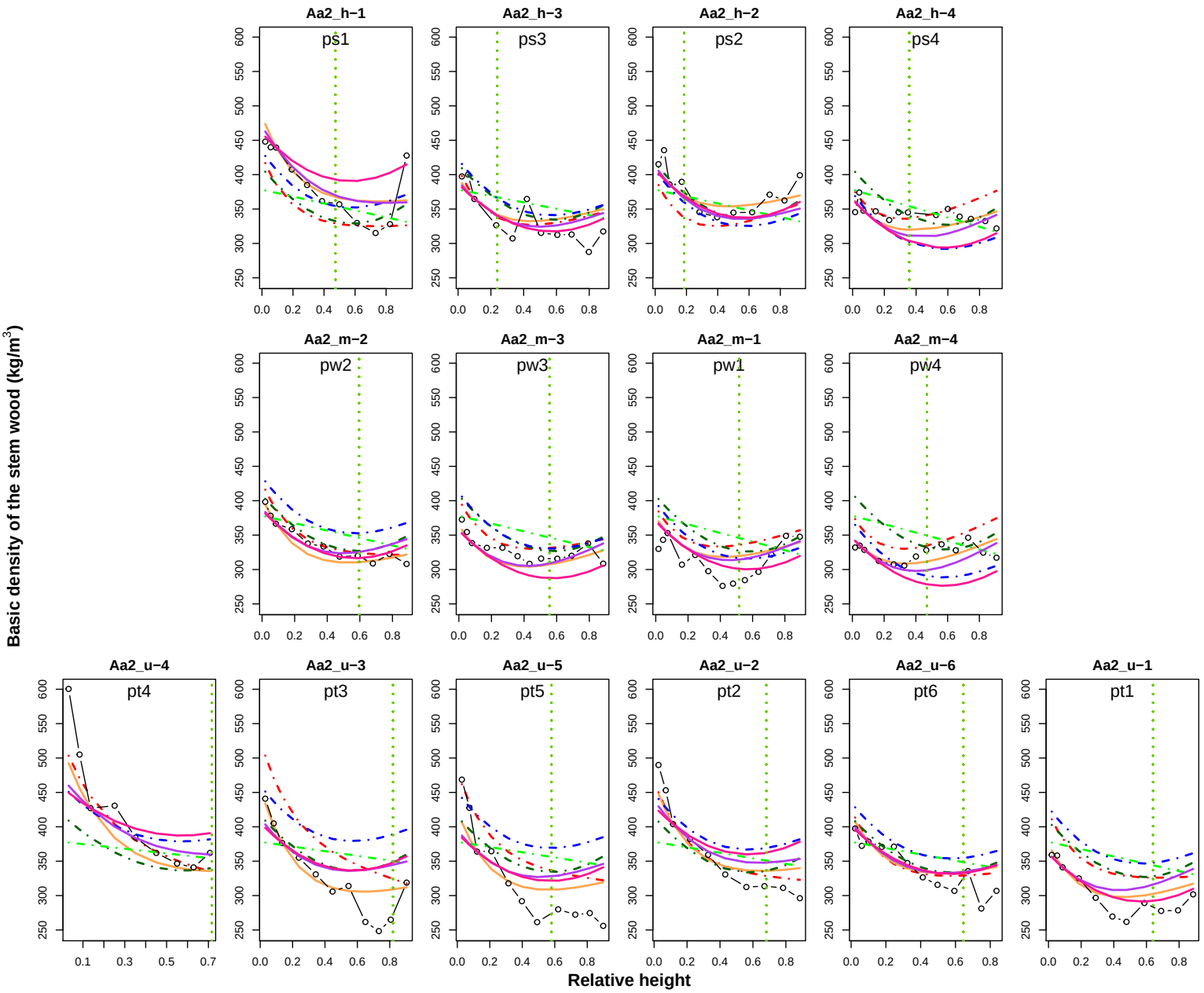


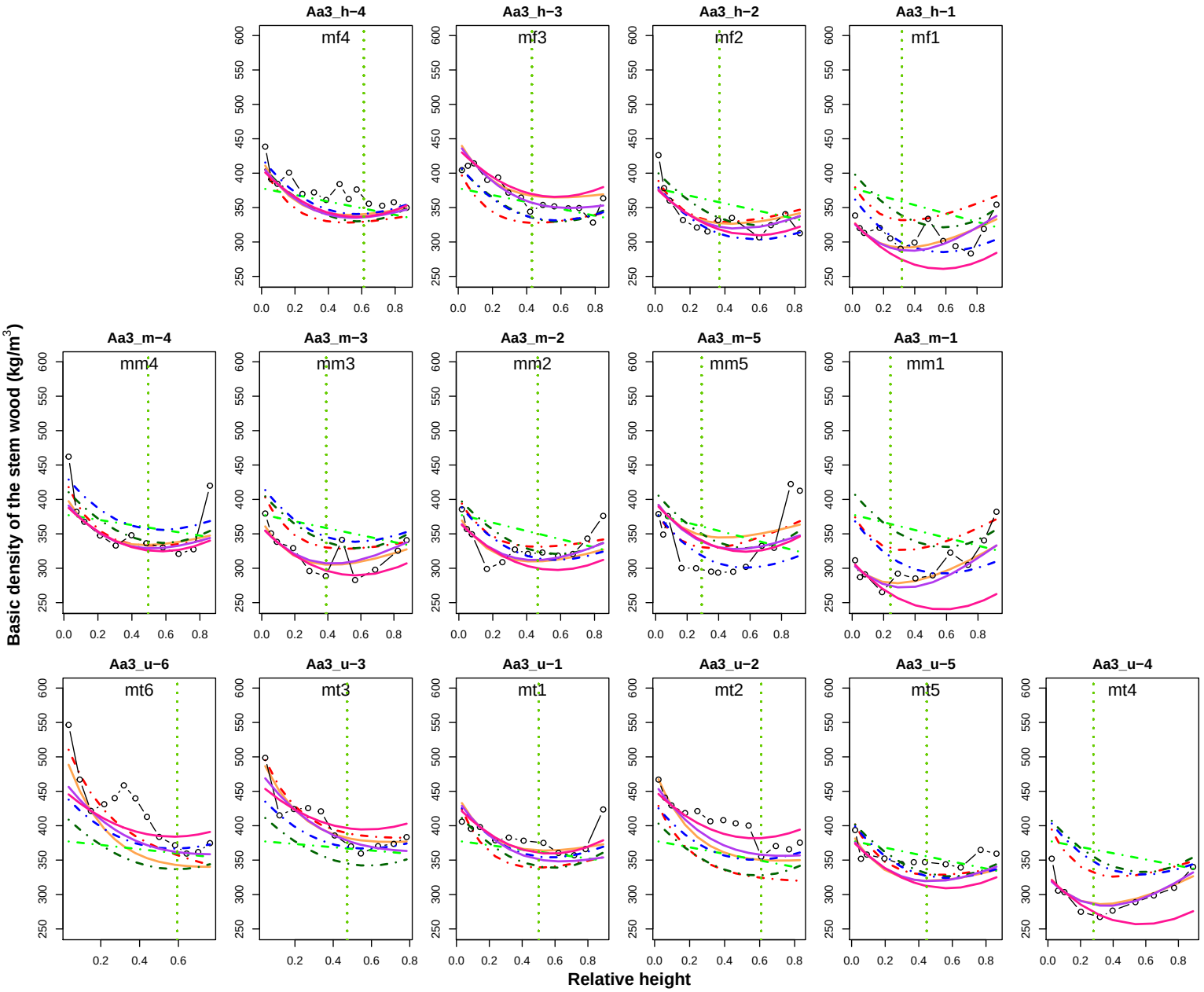
Figure C.10: Basic density of discs as a function of the proportion of corewood (10 years, 15 years and 20 years).

Appendix D. Model representations for *A. alba*

In the following figures the dash-dotted lines represent the models without using BD at breast height as an input: The red dash-dotted line represents our NBD model, the dark green dash-dotted line represents the model of Repola (2006), the light green dash-dotted line represents the model of González-Rodrigo (2013) and the blue dash-dotted line represents the model of Deng et al. (2014). The solid lines represent the models with using BD at breast height as an input: The orange line represents our WBD model, the purple line represents the model of Kimberley et al. (2015), the pink line represents the model of Kimberley et al. (2017). The vertical green dotted line represents the relative height of the living crown ($hrLC$). The ID of the tree is given below the graphic title. Only fixed-effect parameters were used to plot these models. The trees were classified according to their diameter at breast height (from the smallest to the largest). "u" means unthinned modality, "m" means moderate thinning and "h" means heavy thinning.

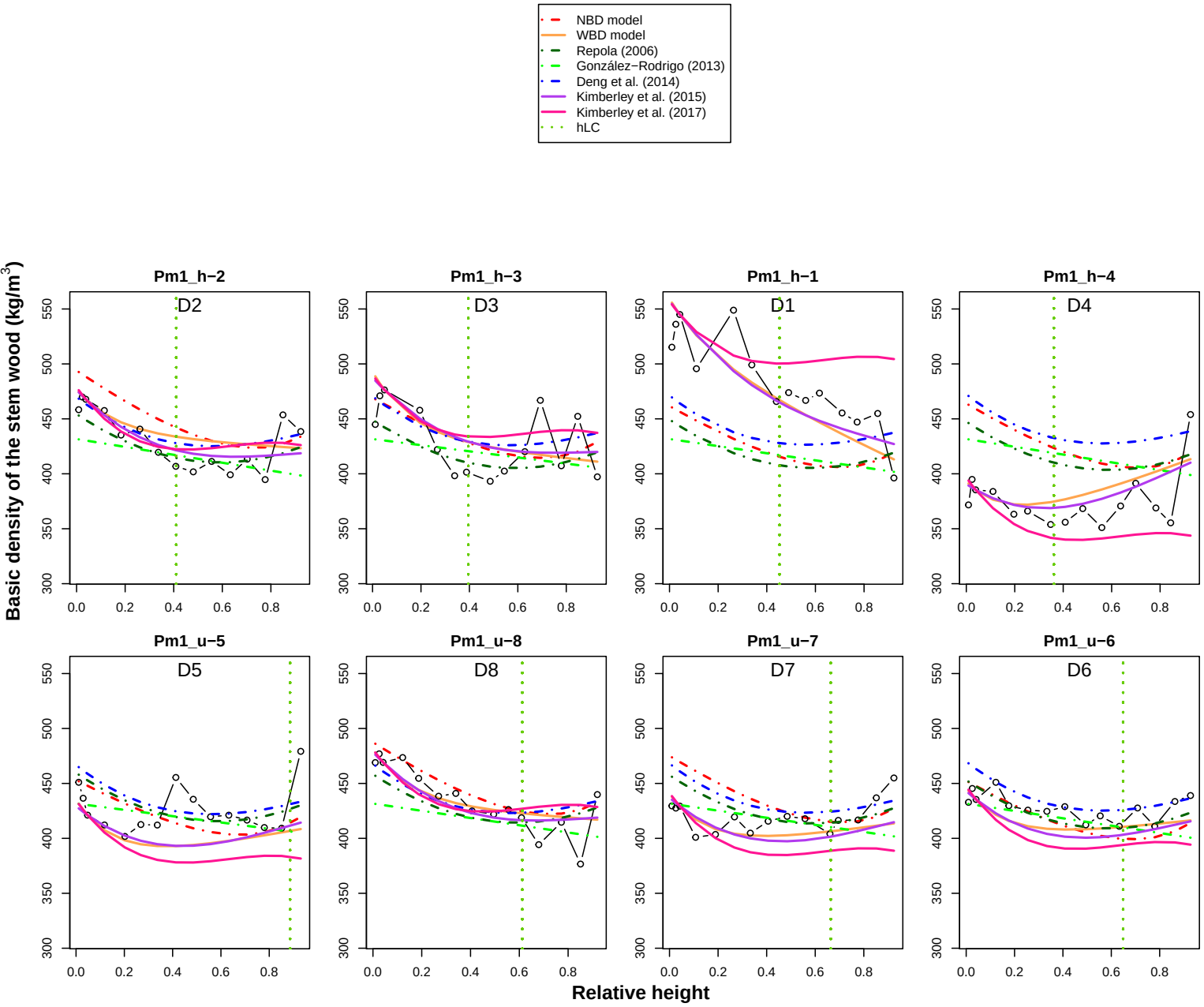

NBD model
WBD model
Repola (2006)
González−Rodrigo (2013)
Deng et al. (2014)
Kimberley et al. (2015)
Kimberley et al. (2017)
hLC
Aa1_h−5
S5
Aa1_h−7
S7
Aa1_h−8
S8
Aa1_h−6
S6
Aa1_u−4
S4
Aa1_u−2
S2
Aa1_u−3
S3
Aa1_u−1
S1
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height

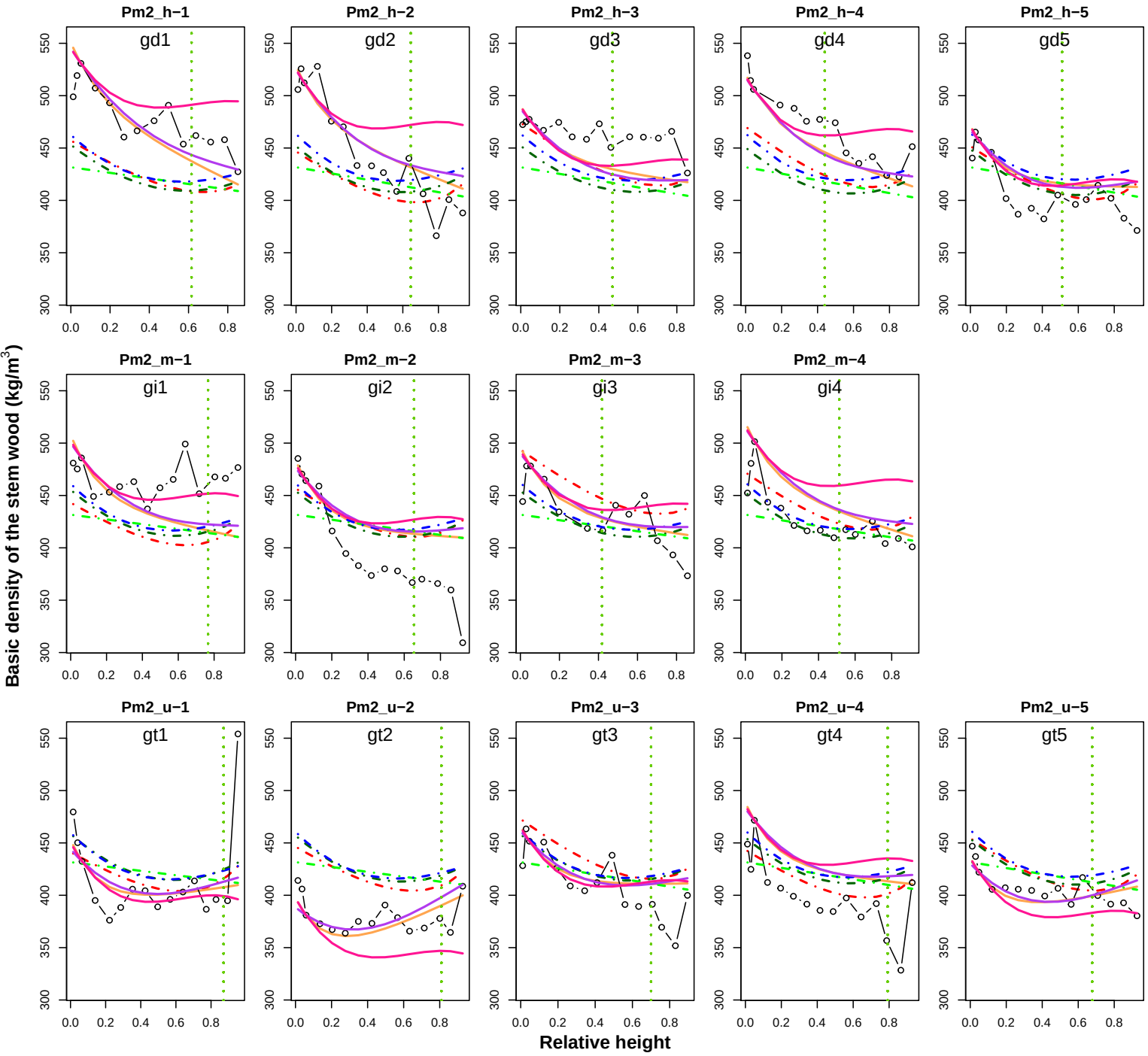

Aa2_h−1
ps1
Aa2_h−3
ps3
Aa2_h−2
ps2
Aa2_h−4
ps4
Aa2_m−2
pw2
Aa2_m−3
pw3
Aa2_m−1
pw1
Aa2_m−4
pw4
Aa2_u−4
pt4
Aa2_u−3
pt3
Aa2_u−5
pt5
Aa2_u−2
pt2
Aa2_u−6
pt6
Aa2_u−1
pt1
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height

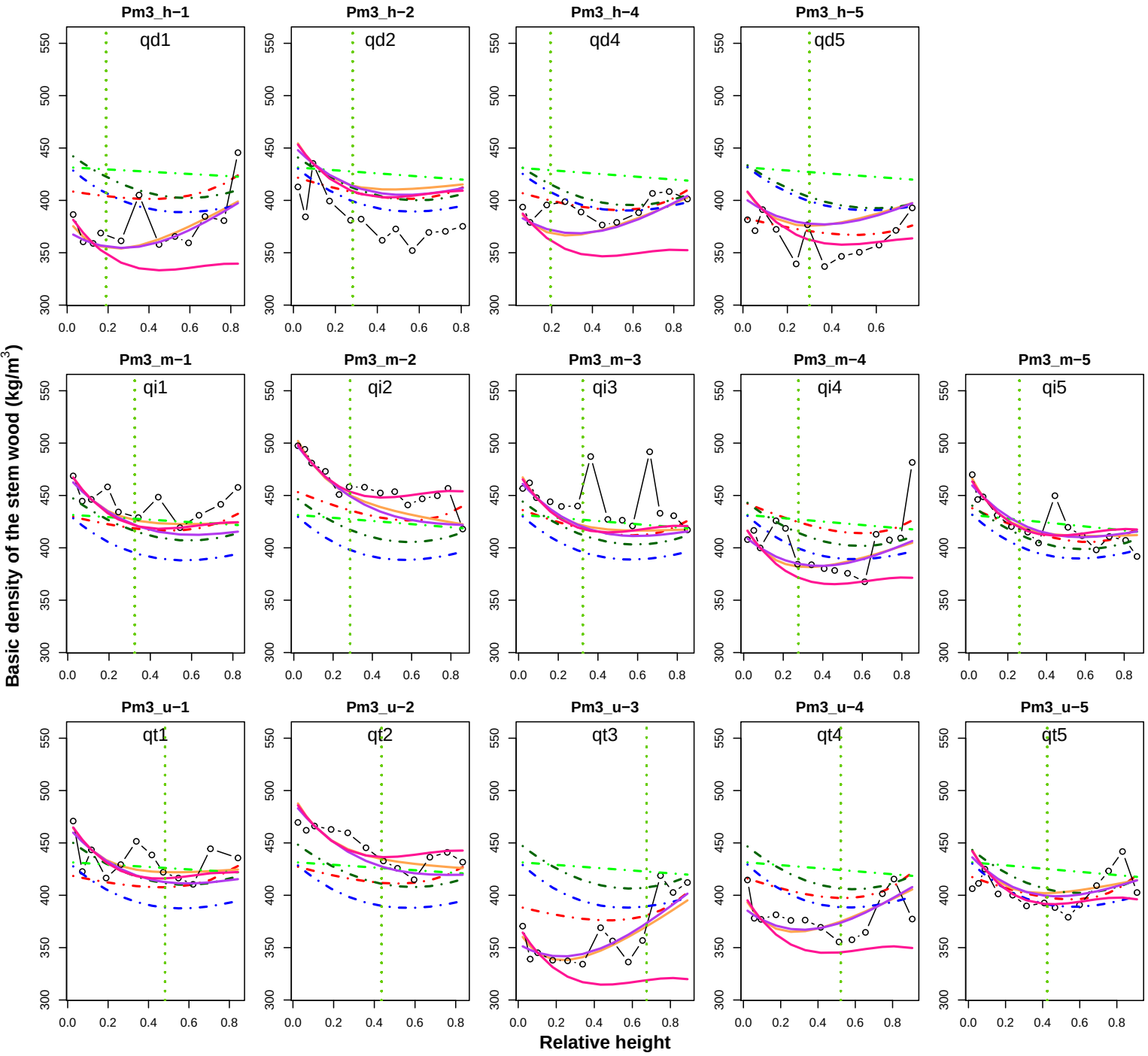

Aa3_h−4
mf4
Aa3_h−3
mf3
Aa3_h−2
mf2
Aa3_h−1
mf1
Aa3_m−4
mm4
Aa3_m−3
mm3
Aa3_m−2
mm2
Aa3_m−5
mm5
Aa3_m−1
mm1
Aa3_u−6
mt6
Aa3_u−3
mt3
Aa3_u−1
mt1
Aa3_u−2
mt2
Aa3_u−5
mt5
Aa3_u−4
mt4
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height

Appendix E. Model representations for *Ps. menziesii*

In the following figures the dash-dotted lines represent the models without using BD at breast height as an input: The red dash-dotted line represents our NBD model, the dark green dash-dotted line represents the model of Repola (2006), the light green dash-dotted line represents the model of González-Rodrigo (2013) and the blue dash-dotted line represents the model of Deng et al. (2014). The solid lines represent the models with using BD at breast height as an input: The orange line represents our WBD model, the purple line represents the model of Kimberley et al. (2015), the pink line represents the model of Kimberley et al. (2017). The vertical green dotted line represents the relative height of the living crown ($hrLC$). The ID of the tree is given below the graphic title. Only fixed-effect parameters were used to plot these models. The trees were classified according to their diameter at breast height (from the smallest to the largest). "u" means unthinned modality, "m" means moderate thinning and "h" means heavy thinning.


NBD model
WBD model
Repola (2006)
González−Rodrigo (2013)
Deng et al. (2014)
Kimberley et al. (2015)
Kimberley et al. (2017)
hLC
Pm1_h−2
D2
Pm1_h−3
D3
Pm1_h−1
D1
Pm1_h−4
D4
Pm1_u−5
D5
Pm1_u−8
D8
Pm1_u−7
D7
Pm1_u−6
D6
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height
300
350
400
450
500
550
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8


Pm2_h−1
Pm2_h−2
Pm2_h−3
Pm2_h−4
Pm2_h−5
gd1
gd2
gd3
gd4
gd5
Pm2_m−1
Pm2_m−2
Pm2_m−3
Pm2_m−4
gi1
gi2
gi3
gi4
Pm2_u−1
Pm2_u−2
Pm2_u−3
Pm2_u−4
Pm2_u−5
gt1
gt2
gt3
gt4
gt5
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height


Pm3_h−1
qd1
Pm3_h−2
qd2
Pm3_h−4
qd4
Pm3_h−5
qd5
Pm3_m−1
qi1
Pm3_m−2
qi2
Pm3_m−3
qi3
Pm3_m−4
qi4
Pm3_m−5
qi5
Pm3_u−1
qt1
Pm3_u−2
qt2
Pm3_u−3
qt3
Pm3_u−4
qt4
Pm3_u−5
qt5
Basic density of the stem wood (kg/m3)
Relative height

Appendix F. Variation in weighted ring width, weighted cambial age, proportion of corewood and surface of corewood with relative height

The figures F.11 to F.13 show weighted ring width, weighted cambial age, proportion of corewood and surface of corewood as a function of the relative height in the tree. Trend curves have been drawn for each thinning modality where the type of line represents the stand: Solid lines are for stand #1 (Saint-Prix, Mas-Dorier or Mélagues depending on the species), dotted dashed lines are for stand #2 (Saint-Prix or Grison) and dashed lines are for stand #3 (Mont-Sainte-Marie or Quartier). The colors represent the thinning modality: Blue points and dark blue lines are for unthinned modality, green points and dark green lines are for moderate thinning and orange points and dark orange lines are for heavy thinning.

The proportion of corewood and surface of corewood were calculated for three hypotheses: the corewood represents the 10 first rings, the 15 first rings or the 20 first rings. These three hypotheses were made in relation to Lachenbruch et al. (2011) assertions that the number of rings is more important in determining the amount of corewood than the diameter of the trees. Moreover, the transition between corewood and mature wood does not seem influenced by the thinning intensity or the height in the living crown (Gartner et al., 2002). The ring width and cambial age were weighted by the surface of the rings to compute consistent variables at the disc level.

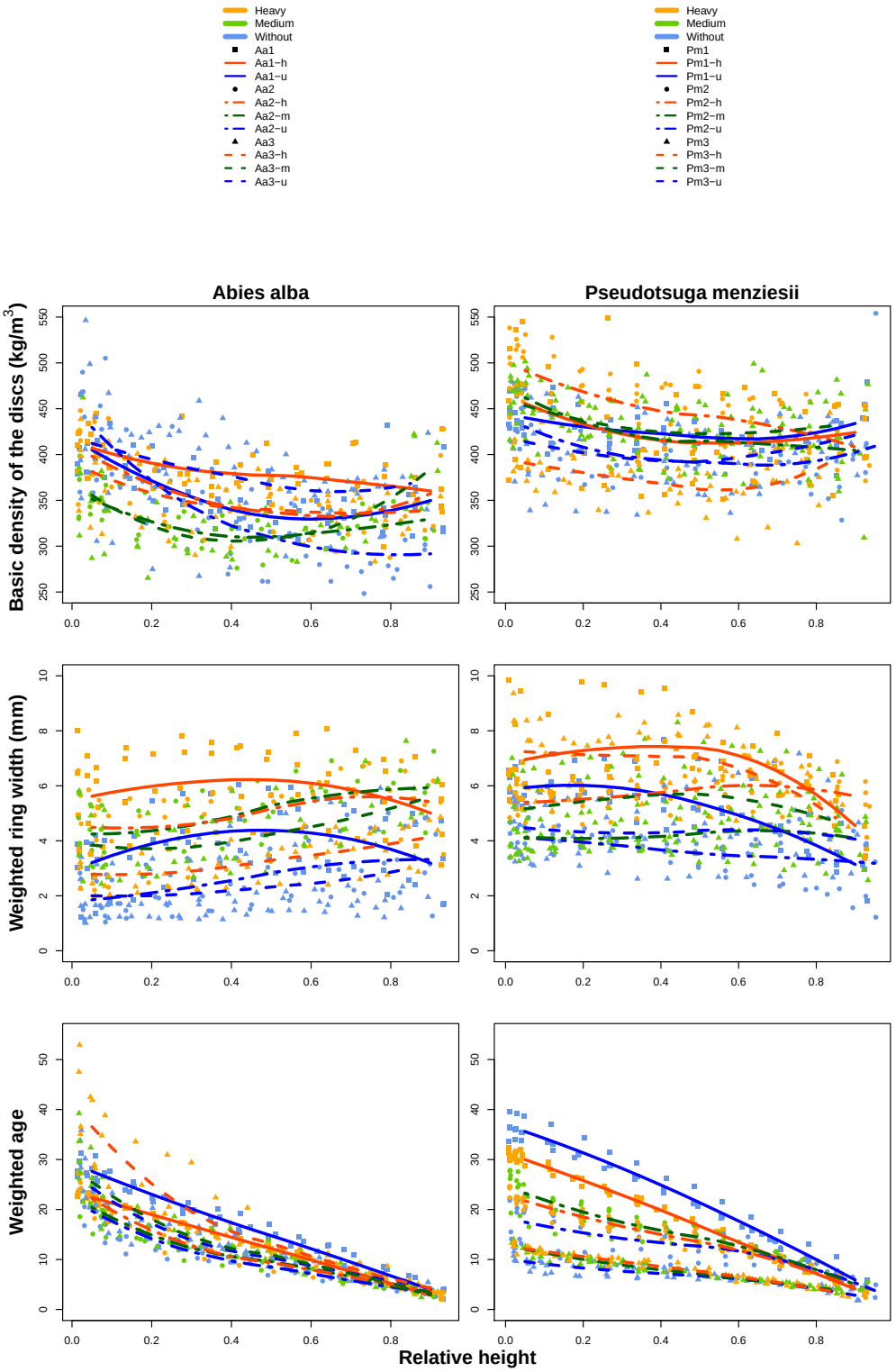


Figure F.11: Weighted ring width and weighted cambial age as a function of relative height.

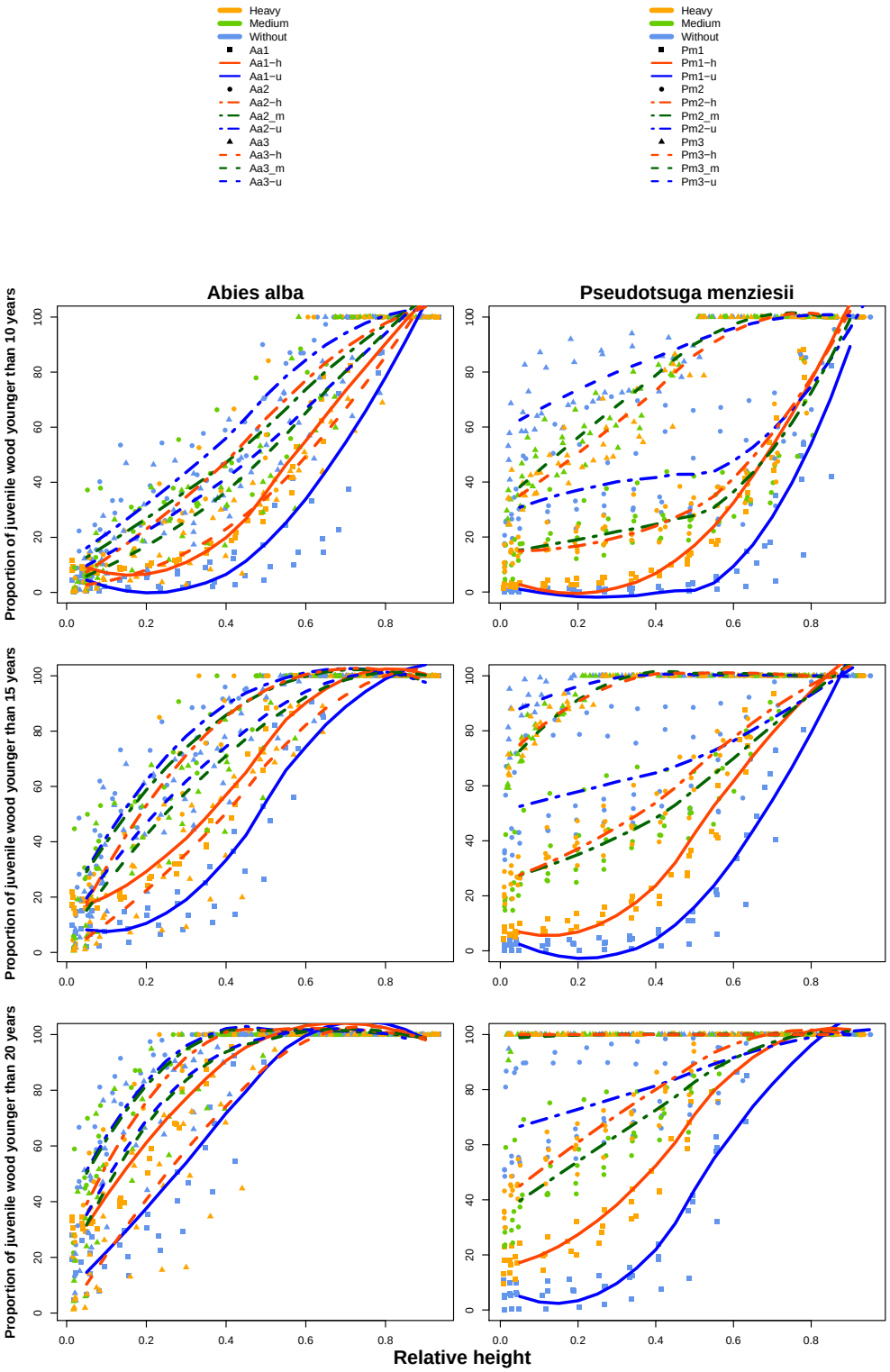


Figure F.12: Proportion of corewood (10 years, 15 years and 20 years) as a function of relative height.

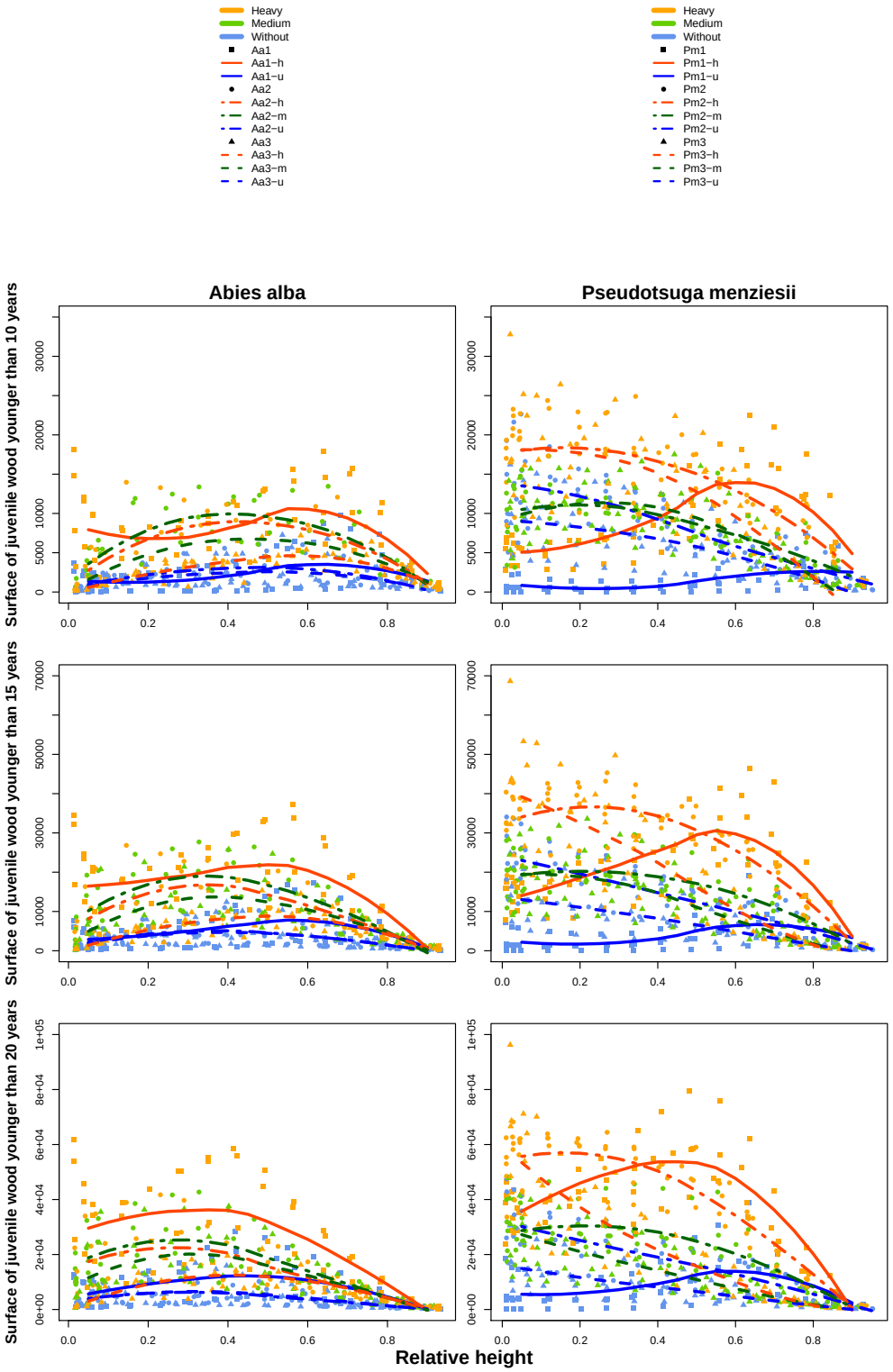


Figure F.13: Surface of corewood (10 years, 15 years and 20 years) as a function of relative height.

References

Barnett, J., Gril, J., Saranpää, P., 2014. The biology of reaction wood introduction.

Barnett, J.R., Jeronimidis, G., 2003. Wood quality and its biological basis. CRC Press.

Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Jonard, M., Colin, F., Longuetaud, F., 2020. Improved aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. Annals of Forest Science 77. doi:https://doi.org/10.1007/s13595-020-00999-1.

Bouriaud, O., Teodosiu, M., Kirdyanov, A., Wirth, C., 2015. Influence of wood density in tree-ring based annual productivity assessments and its errors in Norway spruce. Biogeosciences 12.

Cortini, F., Groot, A., Filipescu, C.N., 2013. Models of the longitudinal distribution of ring area as a function of tree and stand attributes for four major canadian conifers. Annals of forest science 70, 637–648.

Courbet, F., 1999. A three-segmented model for the vertical distribution of annual ring area: application to Cedrus atlantica Manetti. Forest ecology and management 119, 177–194.

Crawley, M.J., 2012. The R book. John Wiley & Sons.

Deng, X., Zhang, L., Lei, P., Xiang, W., Yan, W., 2014. Variations of wood basic density with tree age and social classes in the axial direction within Pinus massoniana stems in Southern China. Annals of Forest Science 71, 505–516. doi:https://doi.org/10.1007/s13595-013-0356-y.

Donaldson, L.A., Grace, J., Downes, G.M., 2004. Within-tree variation in anatomical properties of compression wood in radiata pine. IAWA journal 25, 253–271.

Fabris, S., 2000. Influence of cambial ageing, initial spacing, stem taper and growth rate on the wood quality of three coastal conifers. Ph.D. thesis. University of British Columbia.

Filipescu, C.N., Lowell, E.C., Koppenaal, R., Mitchell, A.K., 2014. Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. Canadian journal of forest research 44, 220–229.

Freyburger, Cand Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., Leban, J.M., 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. Annals of Forest Science 66, 804.

García-Gonzalo, E., Santos, A.J., Martínez-Torres, J., Pereira, H., Simões, R., García-Nieto, P.J., Anjos, O., 2016. Prediction of five softwood paper properties from its density using support vector machine regression techniques. BioResources 11, 1892–1904.

Gartner, B.L., North, E.M., Johnson, G.R., Singleton, R., 2002. Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir. Canadian Journal of Forest Research 32, 439–447. doi:https://doi.org/10.1139/X01-218.

González-Rodrigo, B., Esteban, L.G., de Palacios, P., García-Fernández, F., Guindeo, A., 2013. Variation throughout the tree stem in the physical-mechanical properties of the wood of abies alba mill. from the spanish pyrenees. Madera y Bosques 19, 87–107.

Gryc, V., Horáček, P., 2007. Variability in density of spruce (picea abies [l.] karst.) wood with the presence of reaction wood. Journal of forest science 53, 129–137.

Hamada, J., Pétrissans, A., Ruelle, J., Mothe, F., Colin, F., Pétrissans, M., Gérardin, P., 2018. Thermal stability of abies alba wood according to its radial position and forest management. European Journal of Wood and Wood Products 76, 1669–1676.

Harris, J.M., 1977. Shrinkage and density of radiata pine compression wood in relation to its anatomy and mode of formation. New Zealand Journal of Forestry Science 7, 91–106.

Henin, J.M., Pollet, C., Jourez, B., Hébert, J., 2018. Impact of tree growth rate on the mechanical properties of Douglas fir lumber in Belgium. Forests 9, 342.

Henry, M., Bombelli, A., Trotta, C., Alessandrini, A., Birigazzi, L., Sola, G., Vieilledent, G., Santenoise, P., Longuetaud, F., Valentini, R., Picard, N., Saint-André, L., 2013. GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. Iforest-biogeosciences and forestry 6, 326–330.

Hernández, R.E., 2007. Swelling properties of hardwoods as affected by their extraneous substances, wood density, and interlocked grain. Wood and Fiber Science 39, 146–158.

Humar, M., Fabčič, B., Zupančič, M., Pohleven, F., Oven, P., 2008. Influence of xylem growth ring width and wood density on durability of oak heartwood. International Biodeterioration & Biodegradation 62, 368–371. doi:https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2008.03.010.

Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., Kerfriden, B., Leban, J.M., 2019. CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. Computers and Electronics in Agriculture 156, 606–617.

Jozsa, L., Brix, H., 1989. The effects of fertilization and thinning on wood quality of a 24-year-old Douglas-fir stand. Canadian Journal of Forest Research 19, 1137–1145.

Jozsa, L., Middleton, G., et al., 1994. A discussion of wood quality attributes and their practical implications. Forintek Canada Special Publication No.SP-34. .

Kerfriden, B., Bontemps, J.D., Leban, J.M., 2021. Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density. Plant Ecology 222, 289–303.

Kimberley, M.O., Cown, D.J., McKinley, R.B., Moore, J.R., Dowling, L.J., 2015. Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine. New Zealand Journal of Forestry Science 45, 1–13. doi:https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8.

Kimberley, M.O., McKinley, R.B., Cown, D.J., Moore, J.R., 2017. Modelling the variation in wood density of New Zealand-grown Douglas-fir. New Zealand Journal of Forestry Science 47, 15.

Lachenbruch, B., Moore, J.R., Evans, R., 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence, in: Size-and age-related changes in tree structure and function. Springer, pp. 121–164.

Larson, P.R., Kretschmann, D.E., Clark, A.I., Isebrands, J., 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-129. Madison, WI: US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 42 p. 129.

Lee, P.W., Eom, Y.G., 1988. Anatomical comparison between compression wood and opposite wood in a branch of korean pine (pinus koraiensis). IAWA journal 9, 275–284.

Li, X., Evans, R., Gapare, W., Yang, X., Wu, H.X., 2014.

Characterizing compression wood formed in radiata pine branches. IAWA journal 35, 385–394.

Liepiņš, J., Liepiņš, K., 2017. Mean basic density and its axial variation in Scots pine, Norway spruce and birch stems. Research for Rural Development 1. doi:https://doi.org/10.22616/rrd.23.2017.003.

Longuetaud, F., Mothe, F., Fournier, M., Dlouha, J., Santenoise, P., Deleuze, C., 2016. Within-stem maps of wood density and water content for characterization of species: a case study on three hardwood and two softwood species. Annals of Forest Science 73, 601–614. doi:https://doi.org/10.1007/s13595-016-0555-4.

Longuetaud, F., Mothe, F., Santenoise, P., Diop, N., Dlouha, J., Fournier, M., Deleuze, C., 2017. Patterns of within-stem variations in wood specific gravity and water content for five temperate tree species. Annals of Forest Science 74. doi:https://doi.org/10.1007/s13595-017-0657-7.

Mitchell, M.D., Denne, M.P., 1997. Variation in density of Picea sitchensis in relation to within-tree trends in tracheid diameter and wall thickness. Forestry: An International Journal of Forest Research 70, 47–60.

Molteberg, D., Høibø, O., 2007. Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research 37, 1373–1389. doi:https://doi.org/10.1139/X06-296.

Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecological monographs 76, 521–547.

Niklas, K.J., Spatz, H.C., 2010. Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. American Journal of Botany 97, 1587–1594. doi:https://doi.org/10.3732/ajb.1000150.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. Forest Ecology and Management 256, 990–996. doi:https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.001.

Pillow, M.Y., Luxford, R.F., 1937. Structure, occurrence, and properties of compression wood. Technical Report.

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer. ISBN0-387-98957-0 , 1–537.

Plourde, B.T., Boukili, V.K., Chazdon, R.L., 2015. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intraspecific variation during secondary succession. Functional Ecology 29, 111–120.

Pressler, M., 1864. Das gesetz der stamanpildung. Amoldiscne Buchnanalung, Liepzig .

R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: https://www.R-project.org/.

Repola, J., 2006. Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density. Silva Fennica 40, 673–685. doi:https://doi.org/10.14214/sf.322.

Rueda, R., Williamson, G.B., 1992. Radial and vertical wood specific gravity in Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.(Bombacaceae). Biotropica 24, 512–518. doi:https://doi.org/10.2307/2389013.

Saranpää, P., 2003. Wood density and growth. in Barnett and Jeronimidis (2003) , 87–117.

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. Annals of Forest Science 75, 48. doi:https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z.

Sopushynskyy, I., Maksymchuk, R., Kopolovets, Y., Ayan, S., 2020. Intraspecific structural signs of curly silver fir (abies alba mill.) growing in the ukrainian carpathians. Journal of Forest Science 66, 299–308.

Sotelo Montes, C., Weber, J.C., Abasse, T., Silva, D.A., Mayer, S., Sanquetta, C.R., Muñiz, G.I., Garcia, R.A., 2017. Variation in fuelwood properties and correlations of fuelwood properties with wood density and growth in five tree and shrub species in niger. Canadian Journal of Forest Research 47, 817–827.

Taras, M.A., Wahlgren, H.E., 1963. A comparison of increment core sampling methods for estimating tree specific gravity. volume 7. US Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment.

Tarmian, A., Remond, R., Dashti, H., Perré, P., 2012. Moisture diffusion coefficient of reaction woods: compression wood of picea abies l. and tension wood of fagus sylvatica l. Wood science and technology 46, 405–417.

Tian, X., Cown, D.J., McConchie, D.L., 1995. Modelling of Pinus radiata wood properties. Part 2: Basic density. New Zealand Journal of Forestry Science 25, 214–230.

Todaro, L., Macchioni, N., 2011. Wood properties of young Douglas-fir in Southern Italy: results over a 12-year post-thinning period. European Journal of Forest Research 130, 251–261.

Vieilledent, G., Fischer, F.J., Chave, J., Guibal, D., Langbour, P., Gérard, J., 2018. New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. American Journal of Botany 105, 1653–1661.

Wahlgren, H.E., Fassnacht, D.L., 1959. Estimating tree specific gravity from a single increment core. USDA Forest Service, Forest ProductsLaboratory report No. 2146 , 24 p.

Wassenberg, M., Chiu, H.S., Guo, W., Spiecker, H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: Incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. Trees 29, 551–561. doi:https://doi.org/10.1007/s00468-014-1134-7.

Westing, A.H., 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. The Botanical Review 31, 381–480.

Wiemann, M.C., Williamson, G.B., 2014. Wood specific gravity variation with height and its implications for biomass estimation. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, Research Paper, FPL-RP-677, 2014; 12 p. 677, 1–12. doi:https://doi.org/10.2737/FPL-RP-677.

Williamson, G.B., Wiemann, M.C., 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. American Journal of Botany 97, 519–524. doi:https://doi.org/10.3732/ajb.0900243.

Woodcock, D.W., Shier, A.D., 2002. Wood specific gravity and its radial variations: The many ways to make a tree. Trees 16, 437–443. doi:https://doi.org/10.1007/s00468-002-0173-7.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Global wood density database doi:https://doi.org/10.5061/dryad.234.

Zobel, B.J., Van Buijtenen, J.P., 1989. Wood variation: Its causes and control. Springer Science & Business Media.

B.2 Figures supplémentaires de l'article 2 : le cas de *P. abies*

Cette partie reprend les figures annexes de l'article 2 dans le cas de *P. abies*.

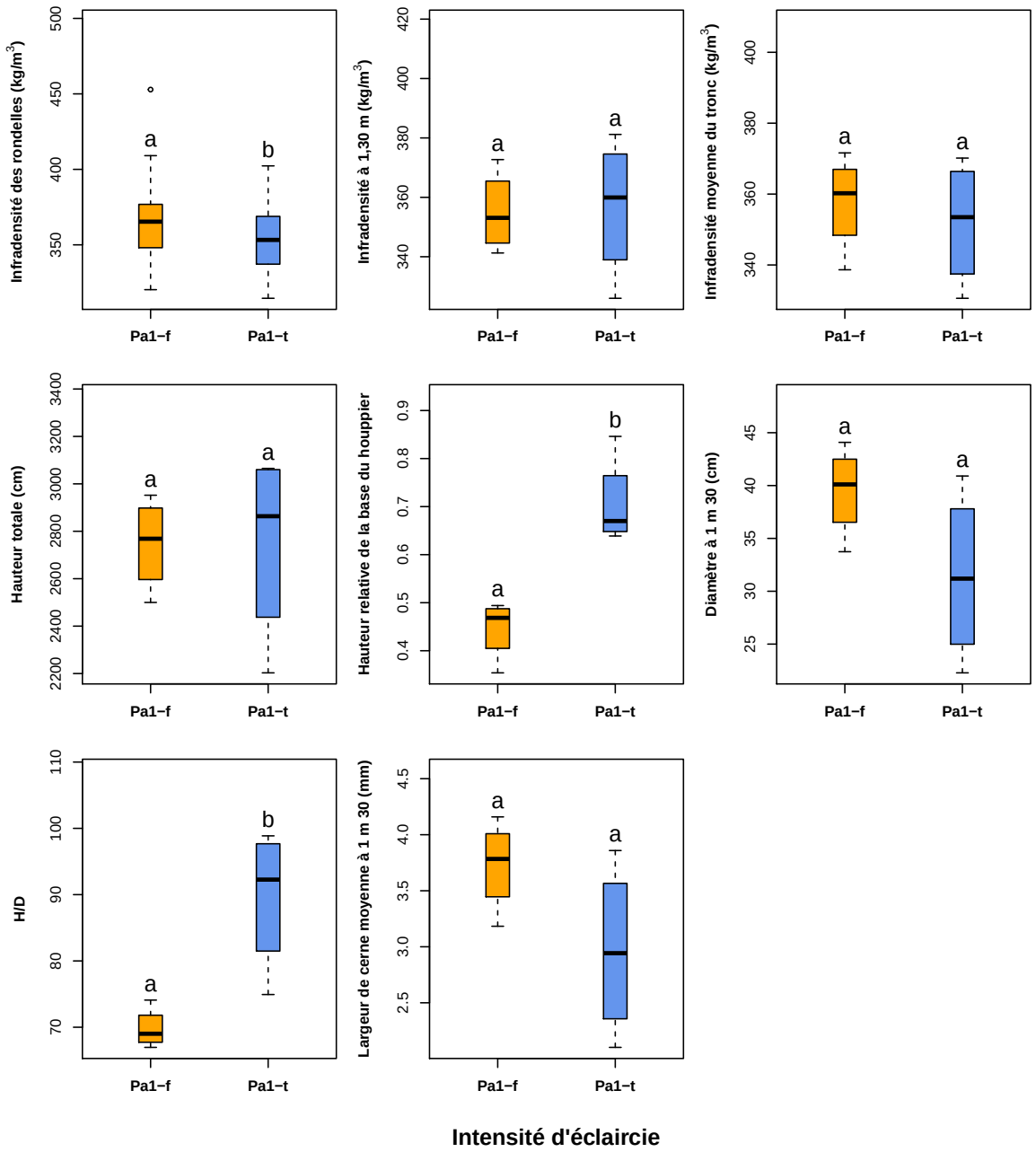


Figure B.1 – Boîtes à moustaches représentant les variables dendrométriques et les infradensités en fonction de l'intensité d'éclaircie avec "f" pour l'intensité d'éclaircie forte et "t" pour l'intensité d'éclaircie modalité témoin. Les lettres situées au dessus des boîtes permettent de comparer statistiquement les moyennes des variables dendrométriques entre les intensités d'éclaircies. Pour cela, des Anova et le test des étendues de Tukey ont été utilisées.

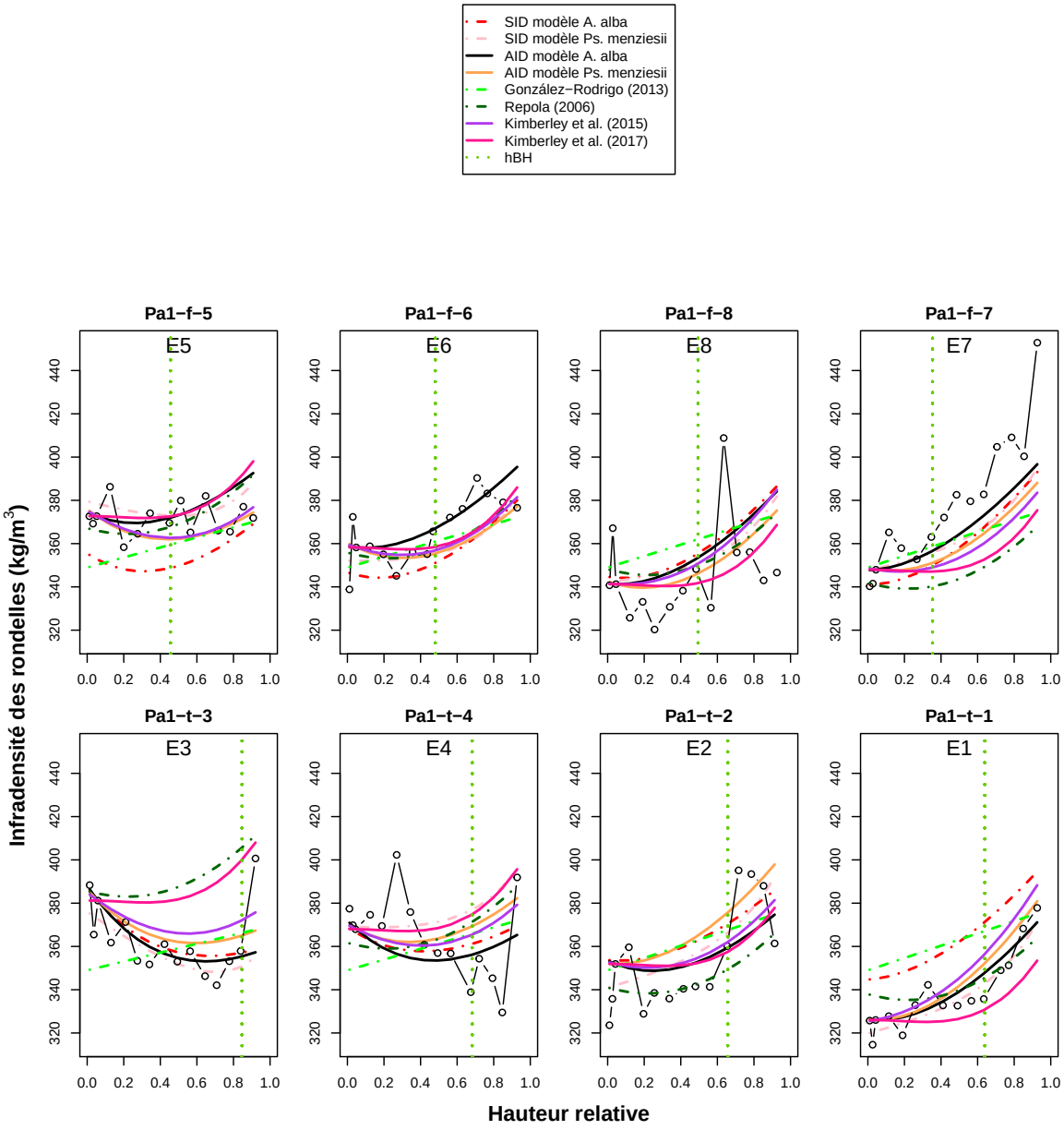


Figure B.2 – Représentation des modèles pour *P. abies*. Les lignes pointillées représentent les modèles n'utilisant pas l'infradensité à 1 m 30 comme entrée avec la ligne pointillée rouge pour le modèle SID d'*A. alba*, en rose le modèle SID de *P. menziesii*, en vert le modèle de (González-Rodrigo et al., 2013) et en noire le modèle de (Repola, 2006). Les lignes continues représentent les modèles utilisant l'infradensité à 1 m 30 comme entrée avec en noir le le modèle AID d'*A. alba*, en orange le modèle AID de *P. menziesii*, en violet le modèle de (Kimberley et al., 2015) et en rose foncé le modèle de (Kimberley et al., 2017). La ligne verte pointillée verticale représente la hauteur relative de la base du houppier (hBH). Seuls les effets fixes des modèles ont été utilisés. Pour les deux modalités, les arbres ont été classés selon le diamètre à 1 m 30 par ordre croissant. Le numéro de la forêt, la modalité et le numéro de l'arbre sont indiqué au dessus de chaque graphique avec "f" pour l'intensité d'éclaircie forte et "t" pour l'intensité d'éclaircie modalité témoin.

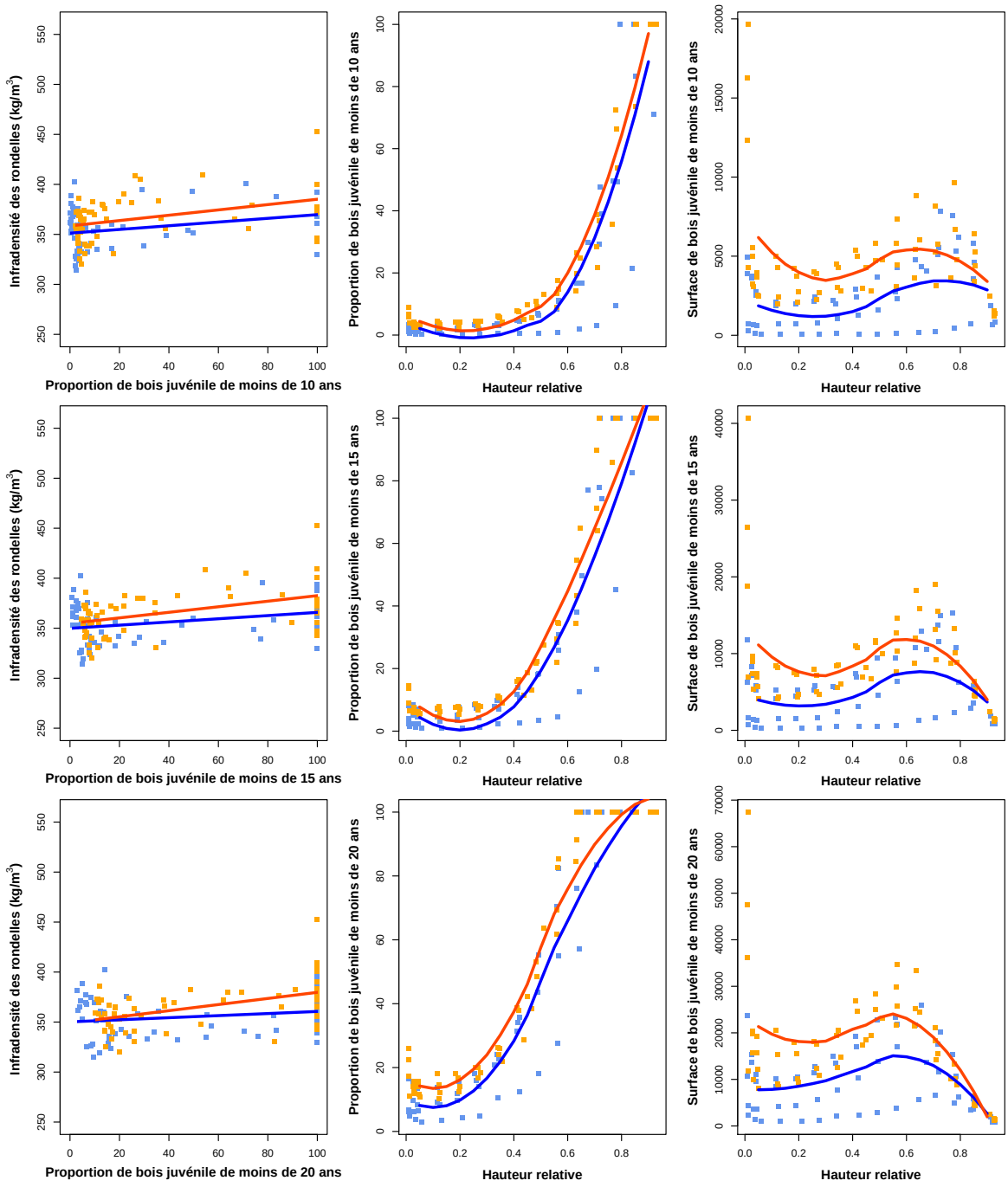
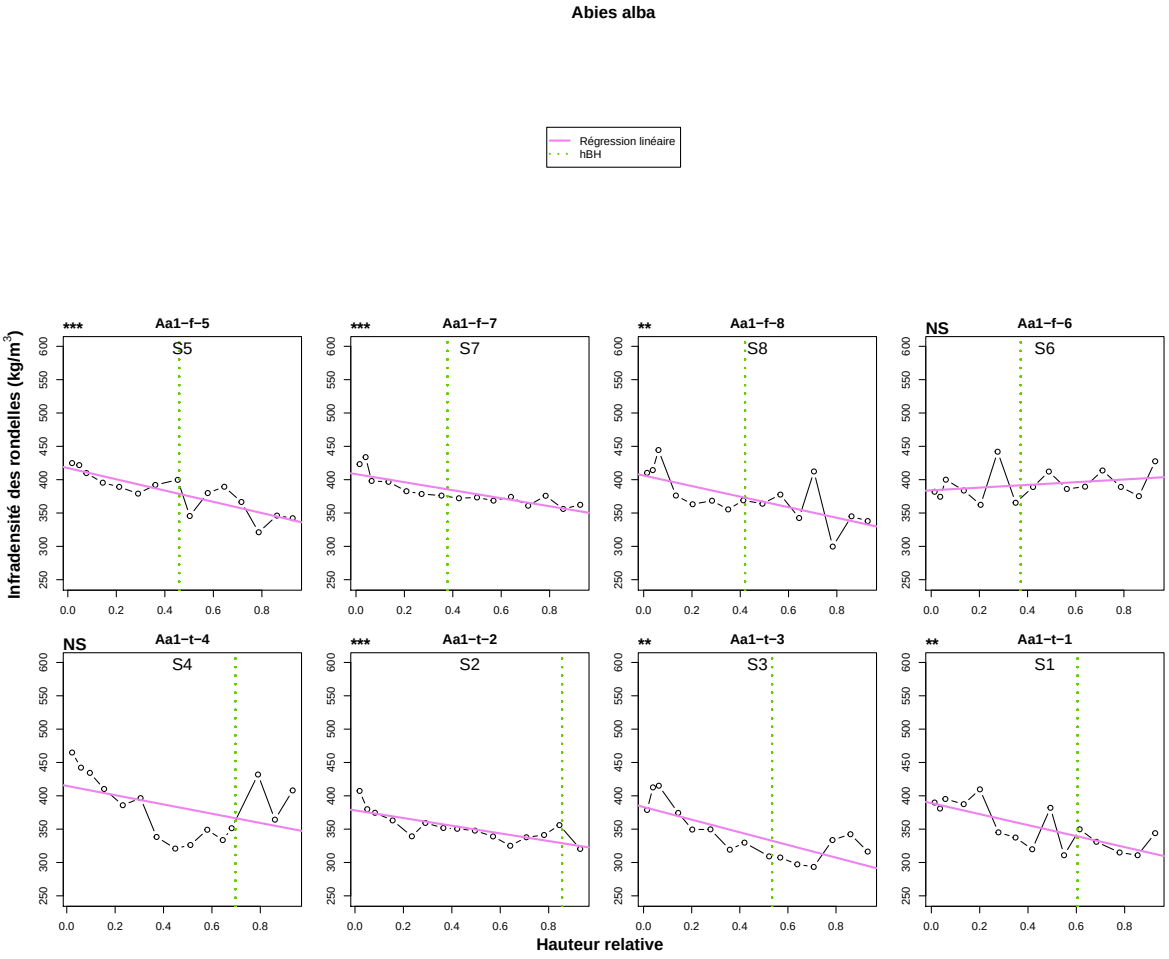
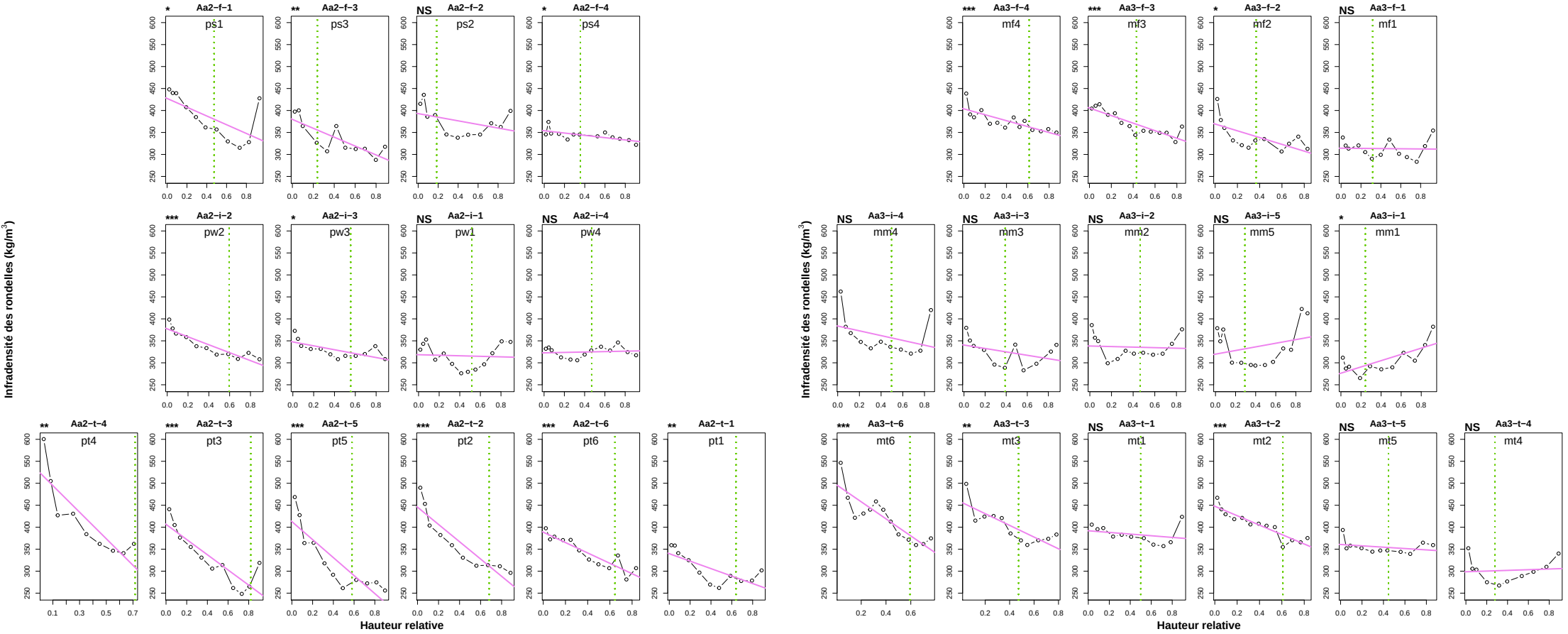


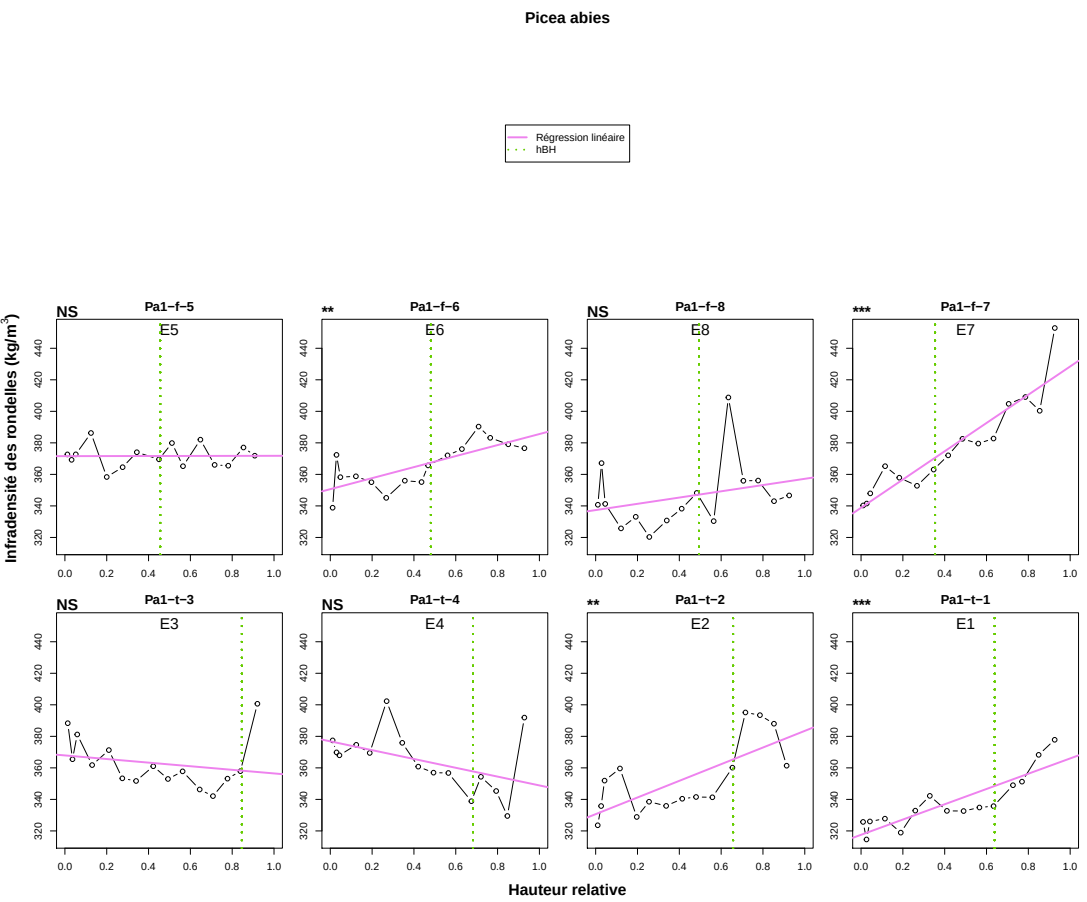
Figure B.3 – Infradensité des rondelles en fonction de la proportion de bois juvénile (gauche) et proportion (milieu) et surface (droite) de bois juvénile en fonction de la hauteur relative pour *P. abies*. Les points et courbes oranges correspondent à la modalité d'éclaircie forte, tandis que les points et courbes bleus correspondent à la modalité d'éclaircie témoin

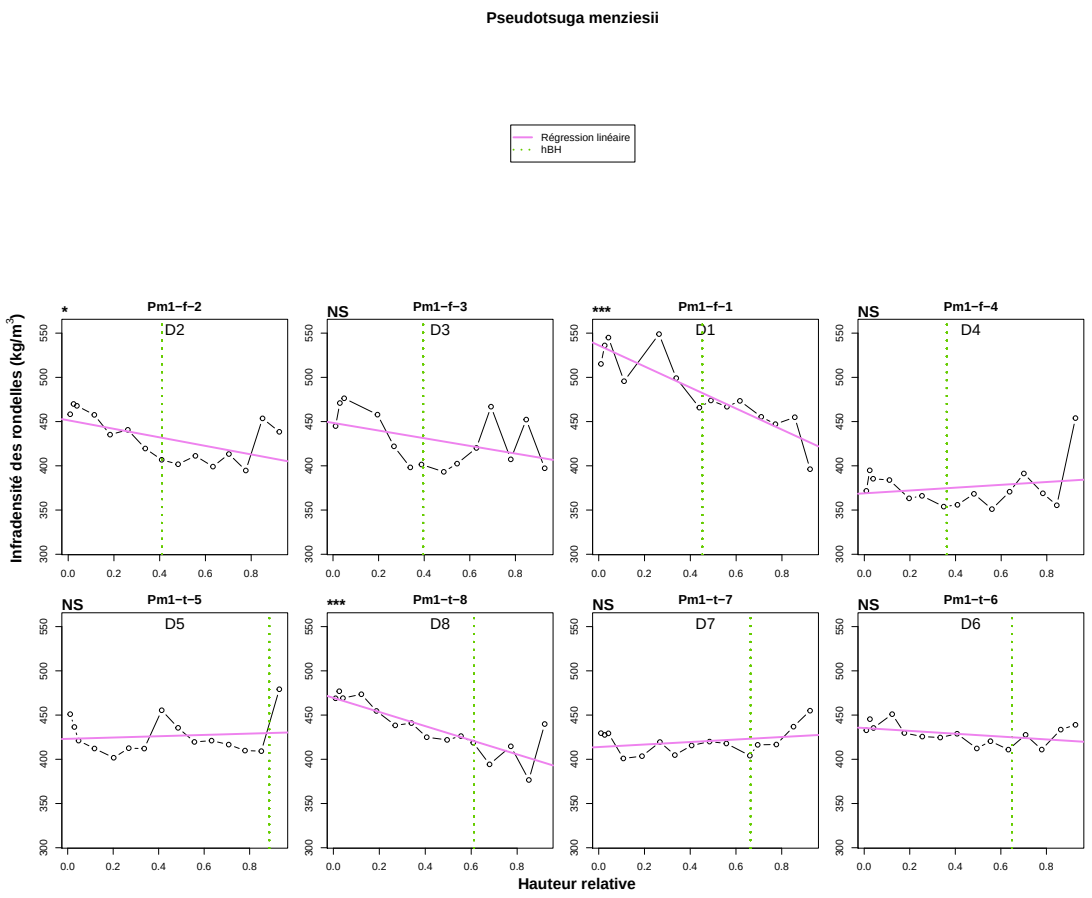
B.3 Variation verticale de l'infradensité du tronc

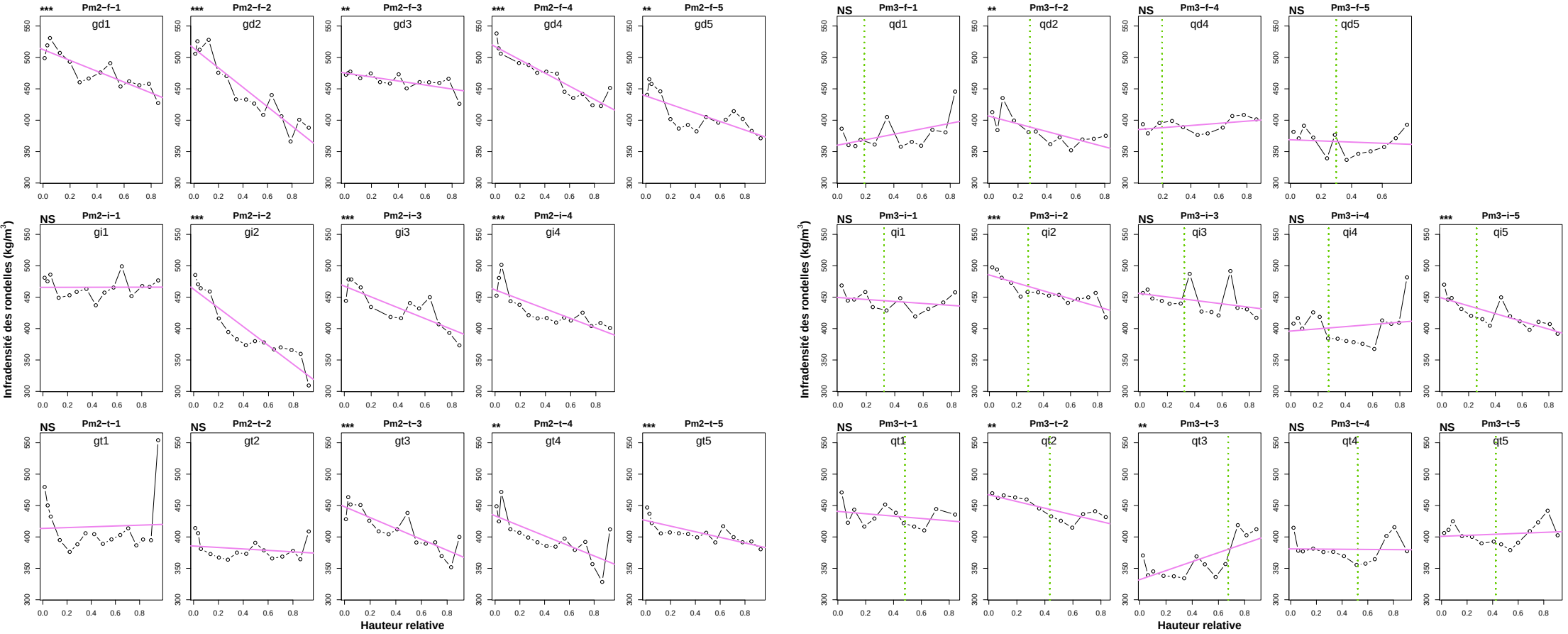
Les graphiques suivants présentent la variations verticale de l'infradensité du tronc en fonction de la hauteur relative pour chaque arbre de chaque essence. La ligne verte pointillée verticale représente la hauteur relative de la base du houppier (hBH) et la droite rose la régression linéaire. Les étoiles en haut à gauche des graphiques représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$. Pour chaque essence, les graphiques de la ligne supérieure représentent les arbres de l'intensité d'éclaircie forte, les graphiques de la ligne du milieu, lorsqu'elle est présente, représentent les arbres de l'intensité d'éclaircie intermédiaire et les graphiques de la ligne inférieure les arbres de l'intensité d'éclaircie témoin. Pour chaque intensité d'éclaircie, les graphiques ont été classés en fonction du diamètre à 1 m 30 de l'arbre, du plus petit au plus gros.




Infradensité des rondelles (kg/m3)
Hauteur relative
* Aa2−f−1 ps1
** Aa2−f−3 ps3
NS Aa2−f−2 ps2
* Aa2−f−4 ps4
*** Aa2−i−2 pw2
* Aa2−i−3 pw3
NS Aa2−i−1 pw1
NS Aa2−i−4 pw4
** Aa2−t−4 pt4
*** Aa2−t−3 pt3
*** Aa2−t−5 pt5
*** Aa2−t−2 pt2
*** Aa2−t−6 pt6
** Aa2−t−1 pt1
*** Aa3−f−4 mf4
*** Aa3−f−3 mf3
* Aa3−f−2 mf2
NS Aa3−f−1 mf1
NS Aa3−i−4 mm4
NS Aa3−i−3 mm3
NS Aa3−i−2 mm2
NS Aa3−i−5 mm5
* Aa3−i−1 mm1
*** Aa3−t−6 mt6
** Aa3−t−3 mt3
NS Aa3−t−1 mt1
*** Aa3−t−2 mt2
NS Aa3−t−5 mt5
NS Aa3−t−4 mt4


Picea abies
Régression linéaire
hBH
NS
Pa1−f−5
E5
**
Pa1−f−6
E6
NS
Pa1−f−8
E8
***
Pa1−f−7
E7
NS
Pa1−t−3
E3
NS
Pa1−t−4
E4
**
Pa1−t−2
E2
***
Pa1−t−1
E1
Infradensité des rondelles (kg/m3)
Hauteur relative


Pseudotsuga menziesii
Régression linéaire
hBH
*
Pm1−f−2
D2
NS
Pm1−f−3
D3
***
Pm1−f−1
D1
NS
Pm1−f−4
D4
NS
Pm1−t−5
D5
***
Pm1−t−8
D8
NS
Pm1−t−7
D7
NS
Pm1−t−6
D6
Infradensité des rondelles (kg/m3)
Hauteur relative

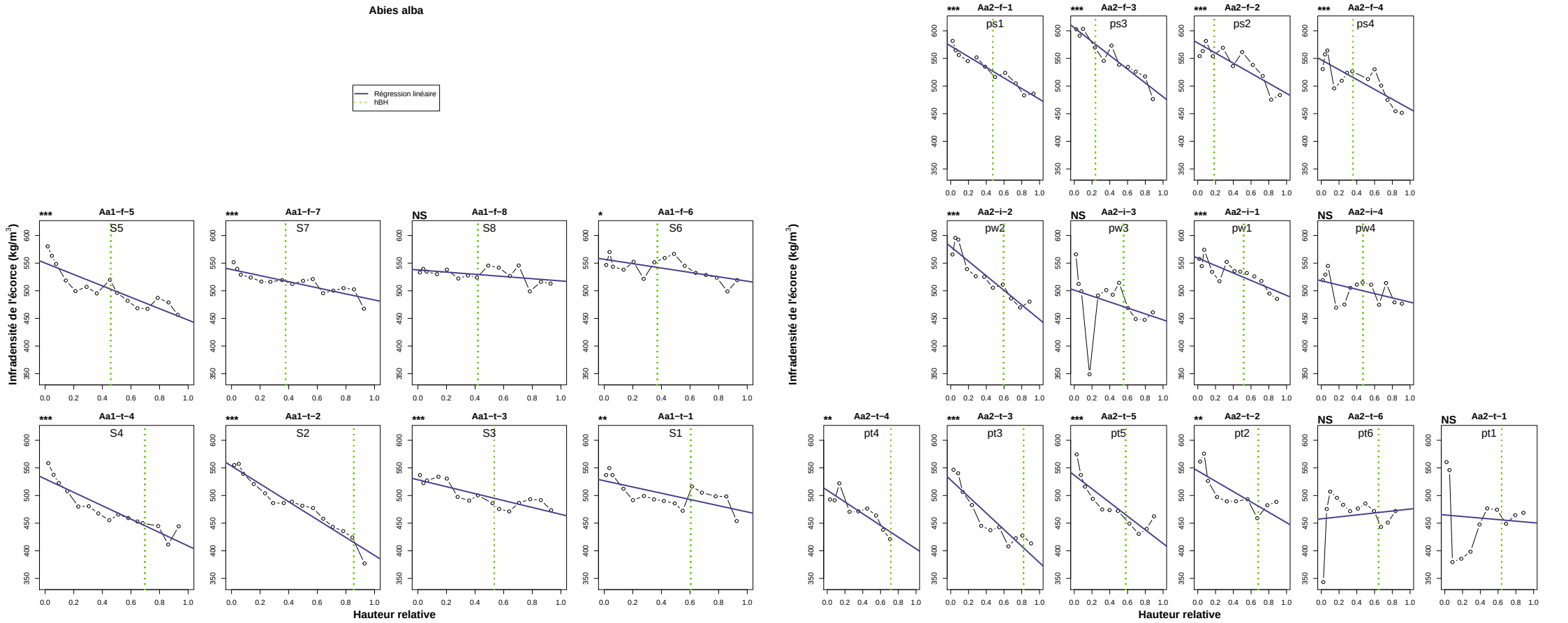

***
Pm2−f−1
gd1
***
Pm2−f−2
gd2
**
Pm2−f−3
gd3
***
Pm2−f−4
gd4
**
Pm2−f−5
gd5
NS
Pm2−i−1
gi1
***
Pm2−i−2
gi2
***
Pm2−i−3
gi3
***
Pm2−i−4
gi4
NS
Pm2−t−1
gt1
NS
Pm2−t−2
gt2
***
Pm2−t−3
gt3
**
Pm2−t−4
gt4
***
Pm2−t−5
gt5
NS
Pm3−f−1
qd1
**
Pm3−f−2
qd2
NS
Pm3−f−4
qd4
NS
Pm3−f−5
qd5
NS
Pm3−i−1
qi1
***
Pm3−i−2
qi2
NS
Pm3−i−3
qi3
NS
Pm3−i−4
qi4
***
Pm3−i−5
qi5
NS
Pm3−t−1
qt1
**
Pm3−t−2
qt2
**
Pm3−t−3
qt3
NS
Pm3−t−4
qt4
NS
Pm3−t−5
qt5
Infradensité des rondelles (kg/m3)
Hauteur relative

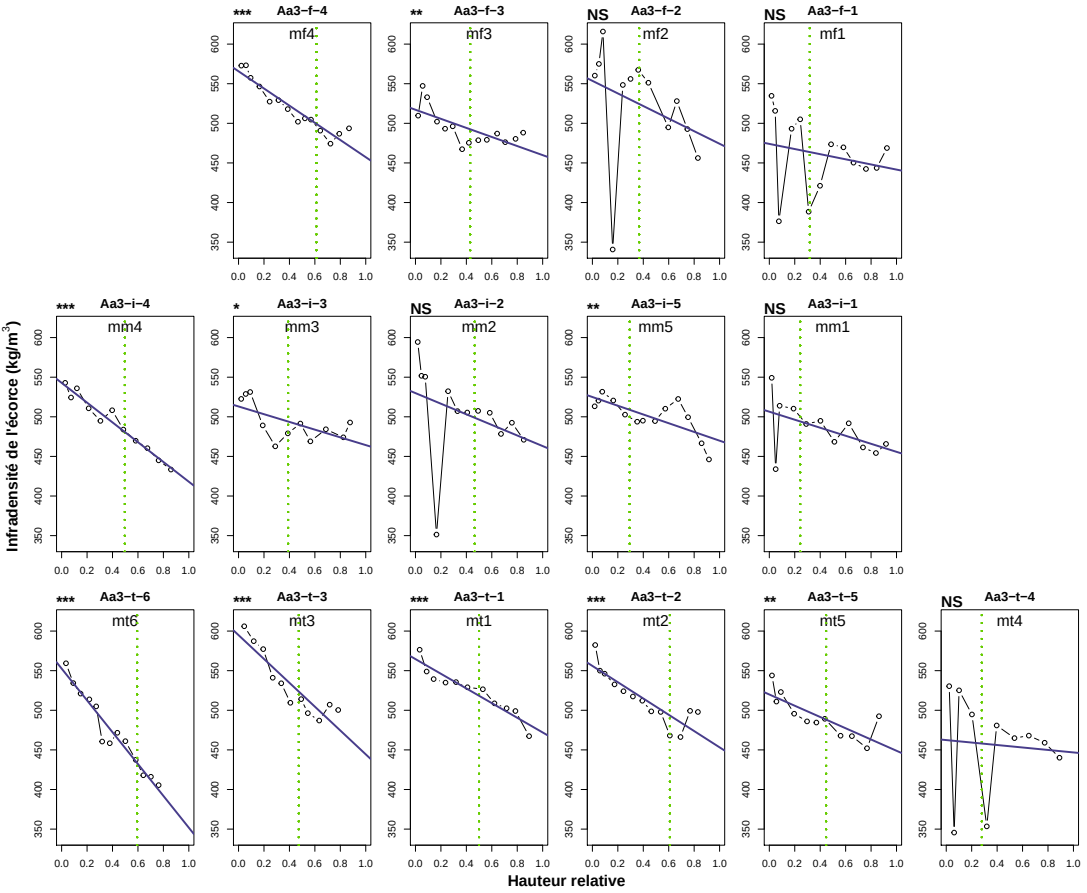
ANNEXE C

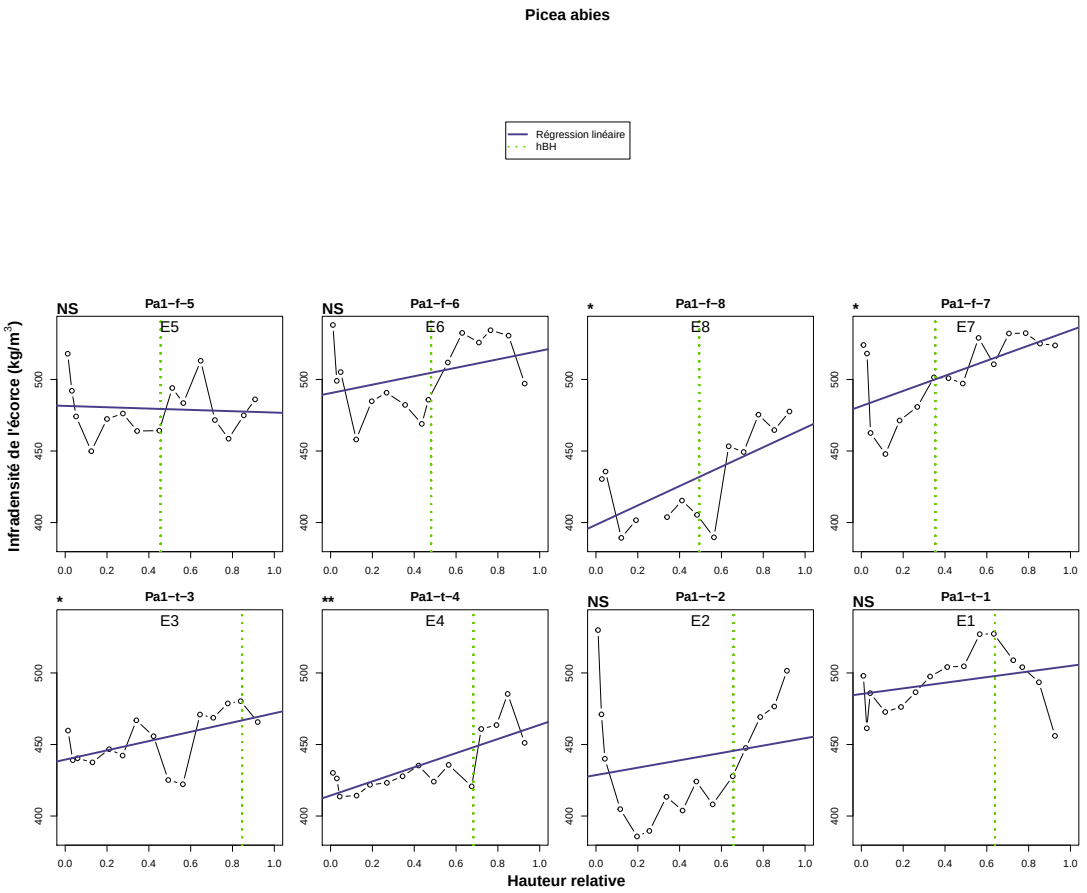
L'écorce

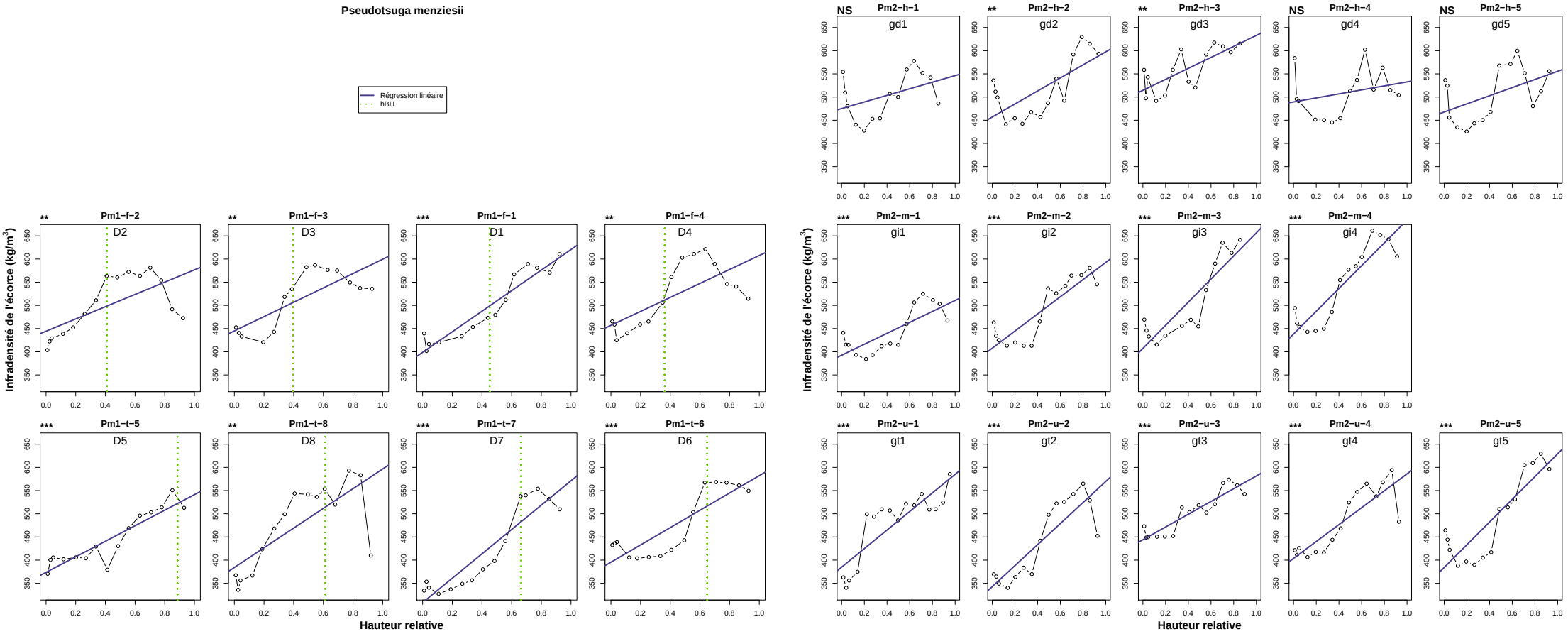
C.1 Variation verticale de l'infradensité de l'écorce

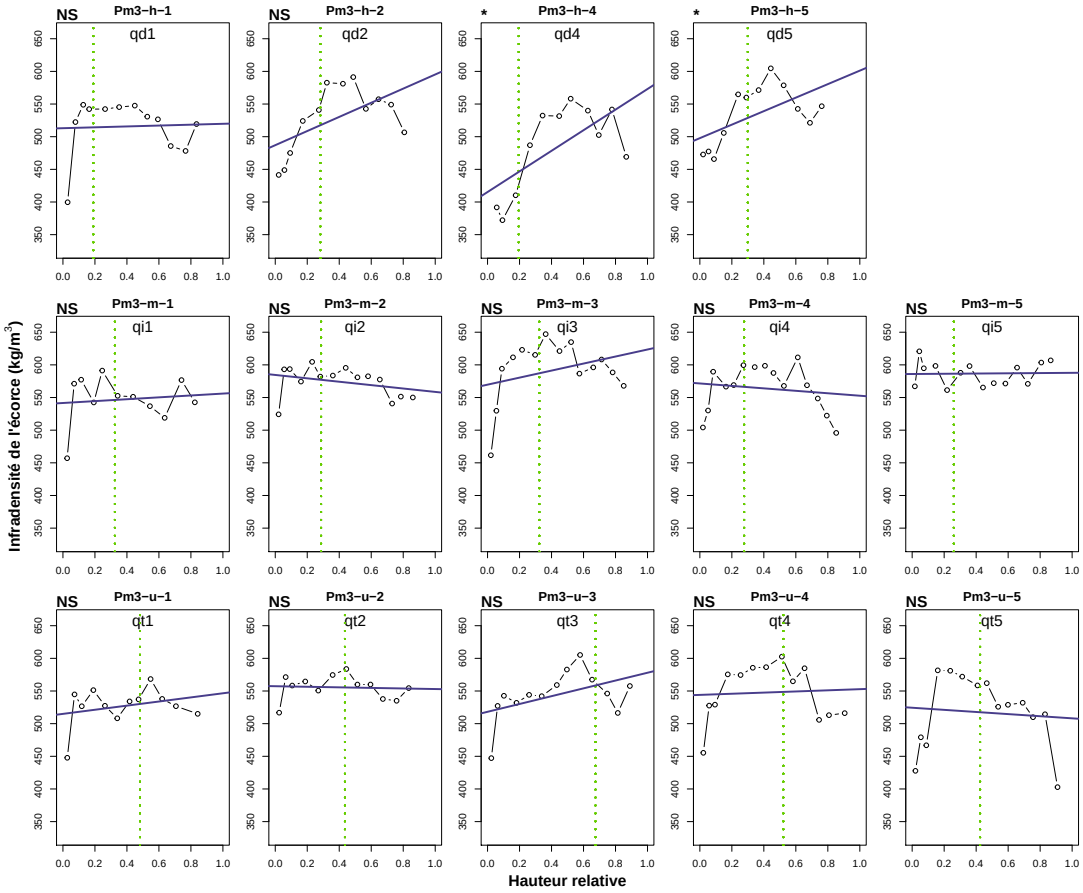
Les graphiques suivants présentent la variations verticale de l'infradensité de l'écorce en fonction de la hauteur relative pour chaque arbre de chaque essence. La ligne verte pointillée verticale représente la hauteur relative de la base du houppier (hBH) et la droite bleue la régression linéaire. Les étoiles en haut à gauche des graphiques représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$. Pour chaque essence, les graphiques de la ligne supérieure représentent les arbres de l'intensité d'éclaircie forte, les graphiques de la ligne du milieu, lorsqu'elle est présente, représentent les arbres de l'intensité d'éclaircie intermédiaire et les graphiques de la ligne inférieure les arbres de l'intensité d'éclaircie témoin. Pour chaque intensité d'éclaircie, les graphiques ont été classés en fonction du diamètre à 1 m 30 de l'arbre, du plus petit au plus gros.


Abies alba
Régression linéaire
hBH
Infradensité de l'écorce (kg/m3)
Hauteur relative
*** Aa1−f−5 S5
*** Aa1−f−7 S7
NS Aa1−f−8 S8
* Aa1−f−6 S6
*** Aa1−t−4 S4
*** Aa1−t−2 S2
*** Aa1−t−3 S3
** Aa1−t−1 S1
*** Aa2−f−1 ps1
*** Aa2−f−3 ps3
*** Aa2−f−2 ps2
*** Aa2−f−4 ps4
*** Aa2−i−2 pw2
NS Aa2−i−3 pw3
*** Aa2−i−1 pw1
NS Aa2−i−4 pw4
** Aa2−t−4 pt4
*** Aa2−t−3 pt3
*** Aa2−t−5 pt5
** Aa2−t−2 pt2
NS Aa2−t−6 pt6
NS Aa2−t−1 pt1


Aa3−f−4
mf4
Aa3−f−3
mf3
Aa3−f−2
mf2
Aa3−f−1
mf1
Aa3−i−4
mm4
Aa3−i−3
mm3
Aa3−i−2
mm2
Aa3−i−5
mm5
Aa3−i−1
mm1
Aa3−t−6
mt6
Aa3−t−3
mt3
Aa3−t−1
mt1
Aa3−t−2
mt2
Aa3−t−5
mt5
Aa3−t−4
mt4
Infradensité de l'écorce (kg/m3)
Hauteur relative


Picea abies
Régression linéaire
hBH
Pa1−f−5
E5
Pa1−f−6
E6
Pa1−f−8
E8
Pa1−f−7
E7
Pa1−t−3
E3
Pa1−t−4
E4
Pa1−t−2
E2
Pa1−t−1
E1
Infradensité de l'écorce (kg/m3)
Hauteur relative


Pseudotsuga menziesii
Régression linéaire
hBH
Infradensité de l'écorce (kg/m3)
Hauteur relative
** Pm1−f−2 D2
** Pm1−f−3 D3
*** Pm1−f−1 D1
** Pm1−f−4 D4
*** Pm1−t−5 D5
** Pm1−t−8 D8
*** Pm1−t−7 D7
*** Pm1−t−6 D6
NS Pm2−h−1 gd1
** Pm2−h−2 gd2
** Pm2−h−3 gd3
NS Pm2−h−4 gd4
NS Pm2−h−5 gd5
*** Pm2−m−1 gi1
*** Pm2−m−2 gi2
*** Pm2−m−3 gi3
*** Pm2−m−4 gi4
*** Pm2−u−1 gt1
*** Pm2−u−2 gt2
*** Pm2−u−3 gt3
*** Pm2−u−4 gt4
*** Pm2−u−5 gt5


NS
Pm3−h−1
qd1
NS
Pm3−h−2
qd2
*
Pm3−h−4
qd4
*
Pm3−h−5
qd5
NS
Pm3−m−1
qi1
NS
Pm3−m−2
qi2
NS
Pm3−m−3
qi3
NS
Pm3−m−4
qi4
NS
Pm3−m−5
qi5
NS
Pm3−u−1
qt1
NS
Pm3−u−2
qt2
NS
Pm3−u−3
qt3
NS
Pm3−u−4
qt4
NS
Pm3−u−5
qt5
Infradensité de l'écorce (kg/m3)
Hauteur relative

C.2 Variation verticale de l'infradensité de l'écorce de *P. menziesii* séparé par âge

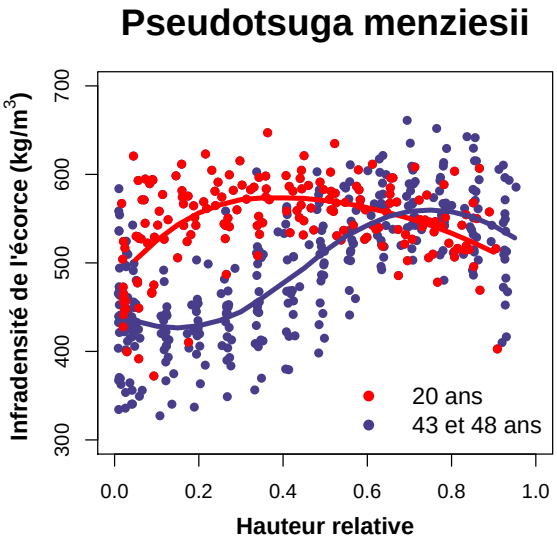


Figure C.1 – Infradensité de l'écorce en fonction de la hauteur relative pour *P. menziesii* avec les arbres de 20 ans en rouge et les arbres de 43 et 48 ans en bleu. Les lignes correspondent aux courbes de tendances.

ANNEXE D

Les nœuds et les branches

D.1 Infradensité et largeur de cernes le long des branches

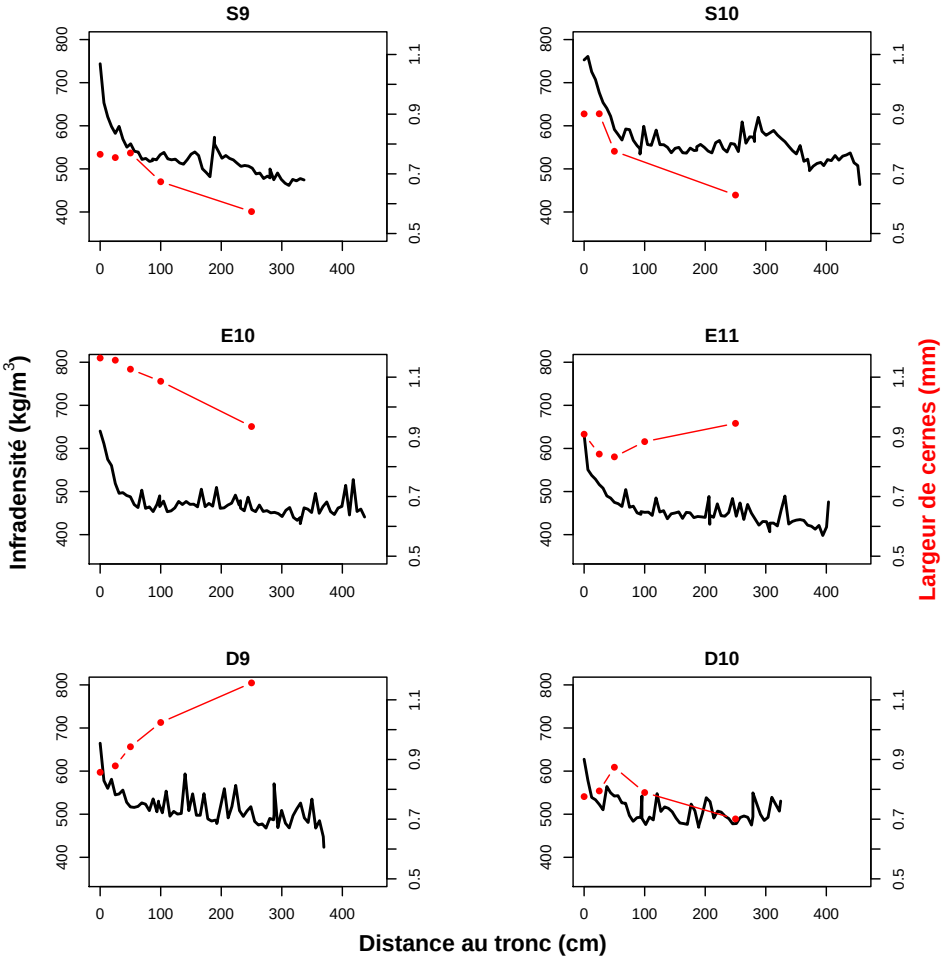


Figure D.1 – Infradensité le long de la branche en noir (axe de gauche) et largeur de cernes moyenne en rouge (axe de droite) en fonction de la distance au tronc pour les trois essences.

D.2 Variation verticale de l'infradensité des nœuds

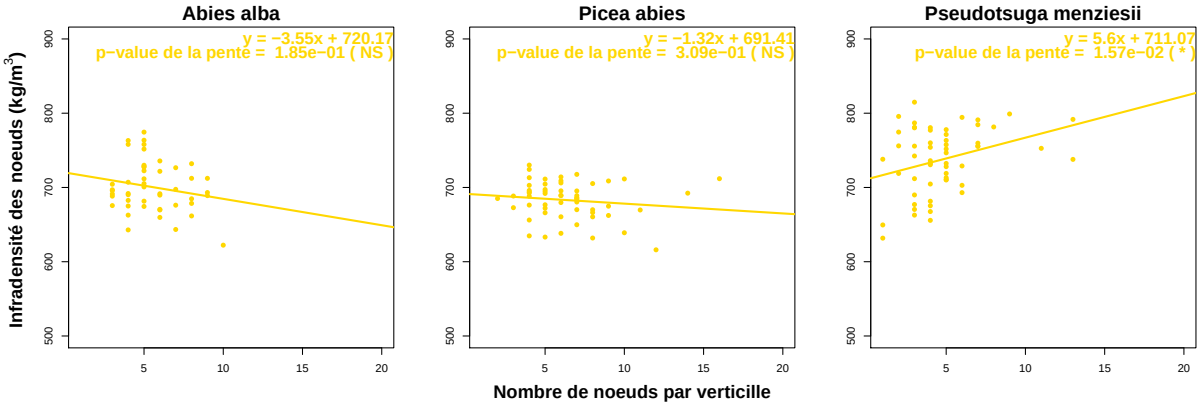
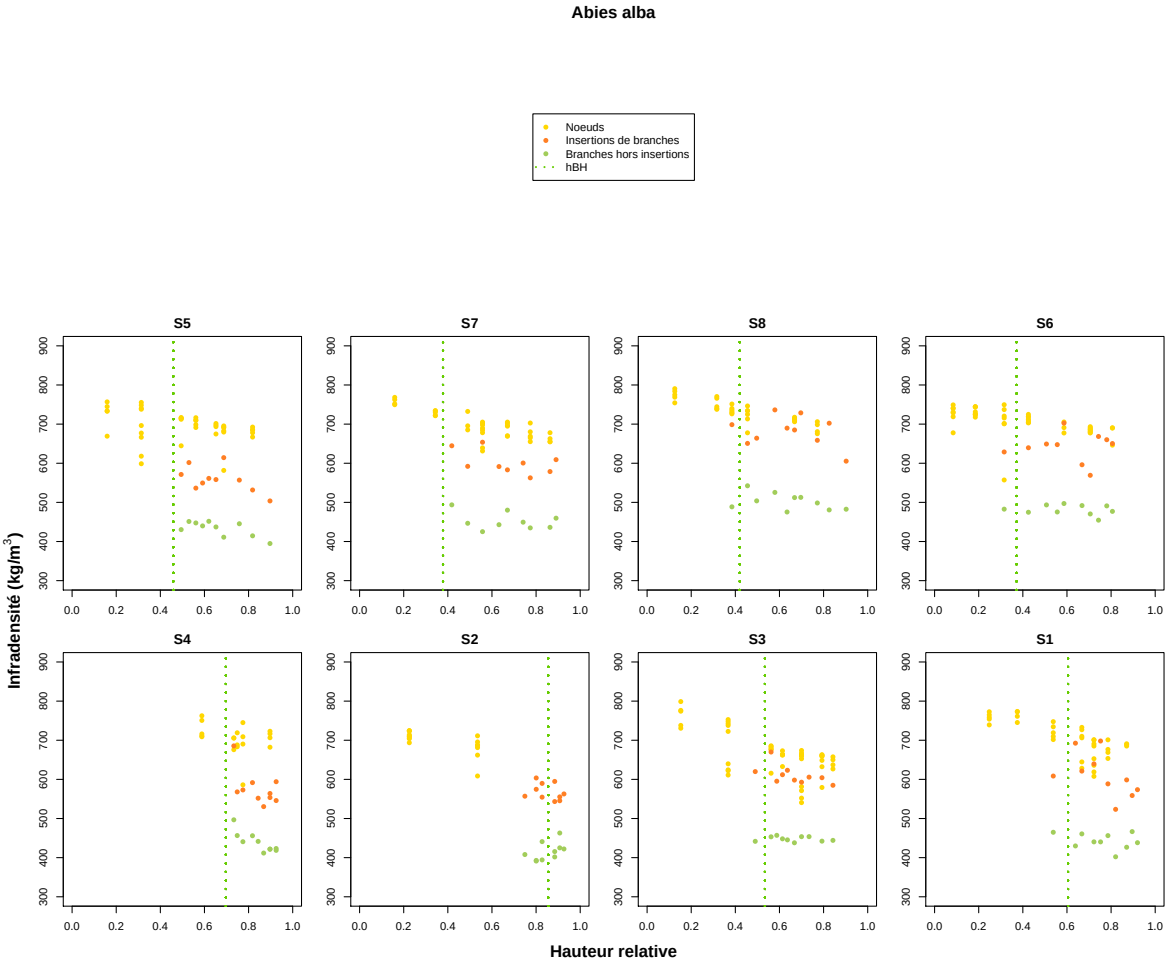
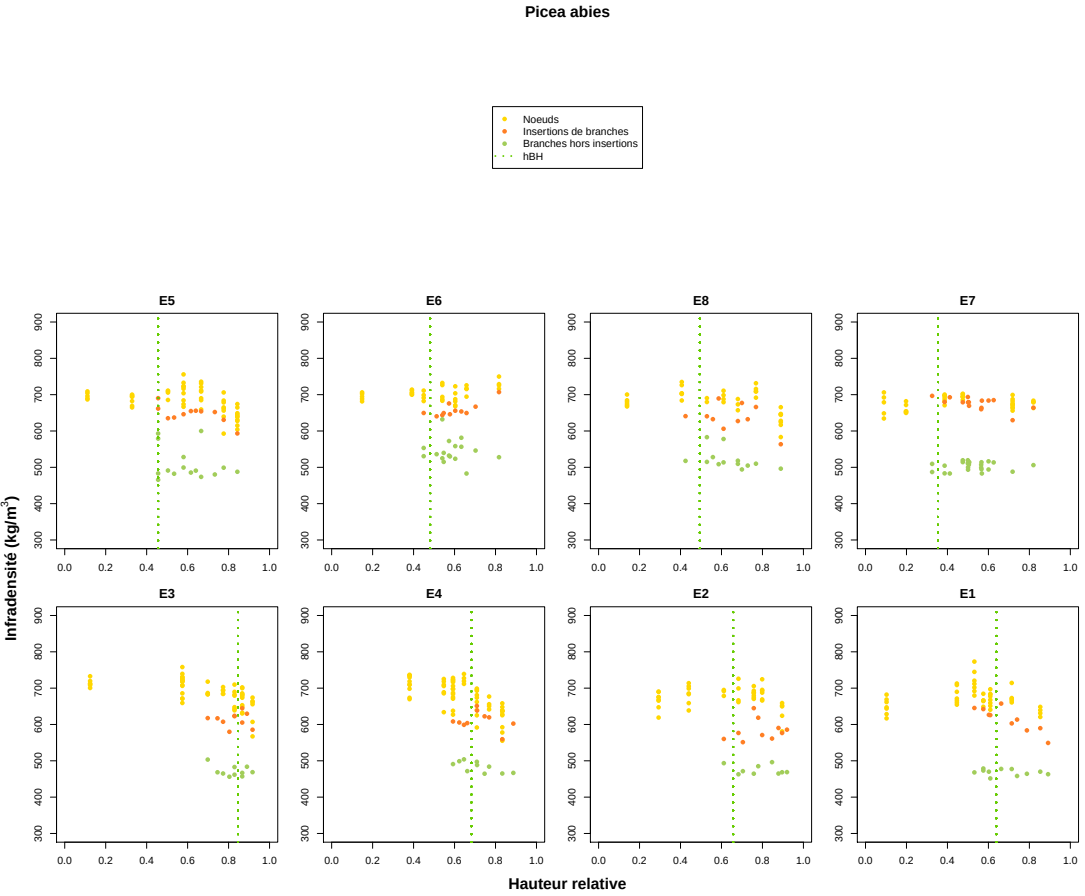


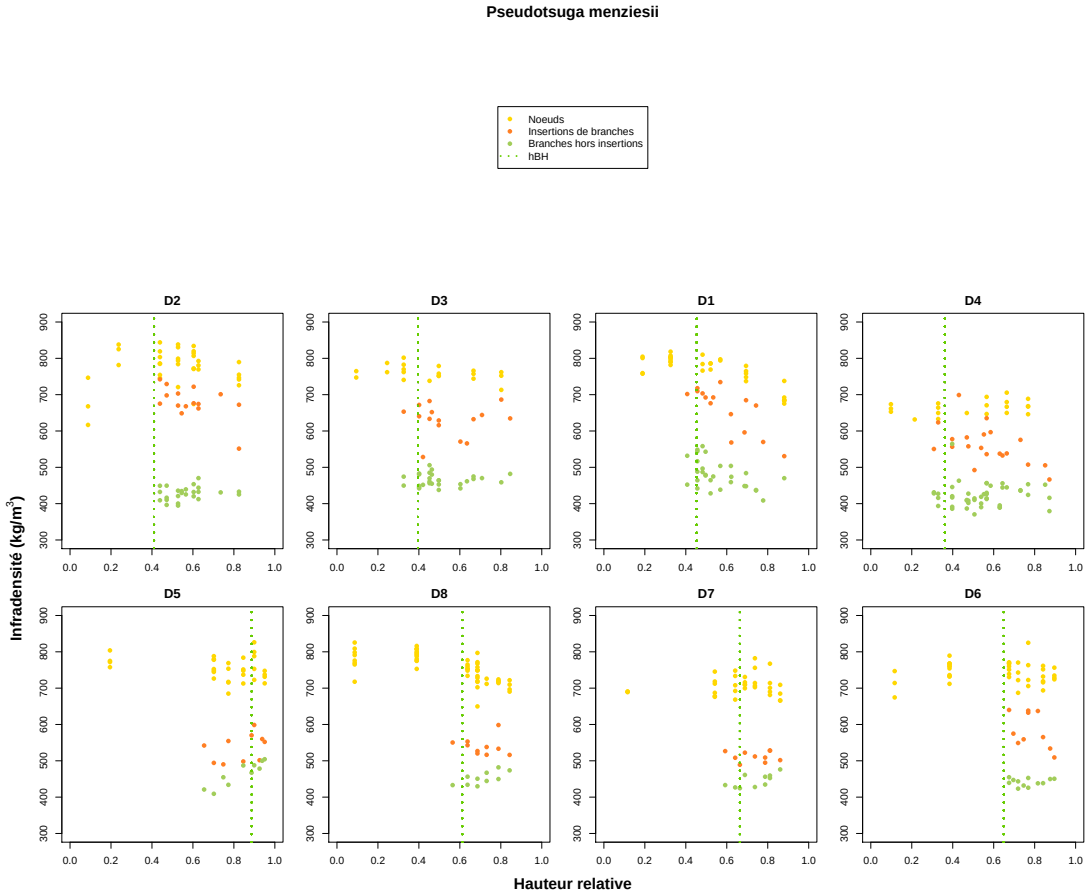
Figure D.2 – Infradensité moyenne des nœuds en fonction du nombre de nœuds par verticille pour les trois essences. La droite représente la régression entre les deux variables et son équation est écrite en haut de chaque graphique ainsi que la p-value de la pente. Les étoiles représentent la significativité de la pente avec NS : $p \geq 0.05$, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

D.3 Variation verticale de l'infradensité des nœuds et des branches

Les graphiques suivants présentent la variations verticale de l'infradensité des nœuds (jaune), des insertions de branches (orange) et des branches hors insertions (vert) en fonction de la hauteur relative pour chaque arbre de chaque essence. La ligne verte pointillée verticale représente la hauteur relative de la base du houppier (hBH). Pour chaque essence, les quatre graphiques de la ligne supérieure représentent les arbres de l'intensité d'éclaircie forte et les quatre de la ligne inférieure les arbres de l'intensité d'éclaircie témoin. Pour chaque intensité d'éclaircie, les graphiques ont été classés en fonction du diamètre à 1 m 30 de l'arbre, du plus petit au plus gros.

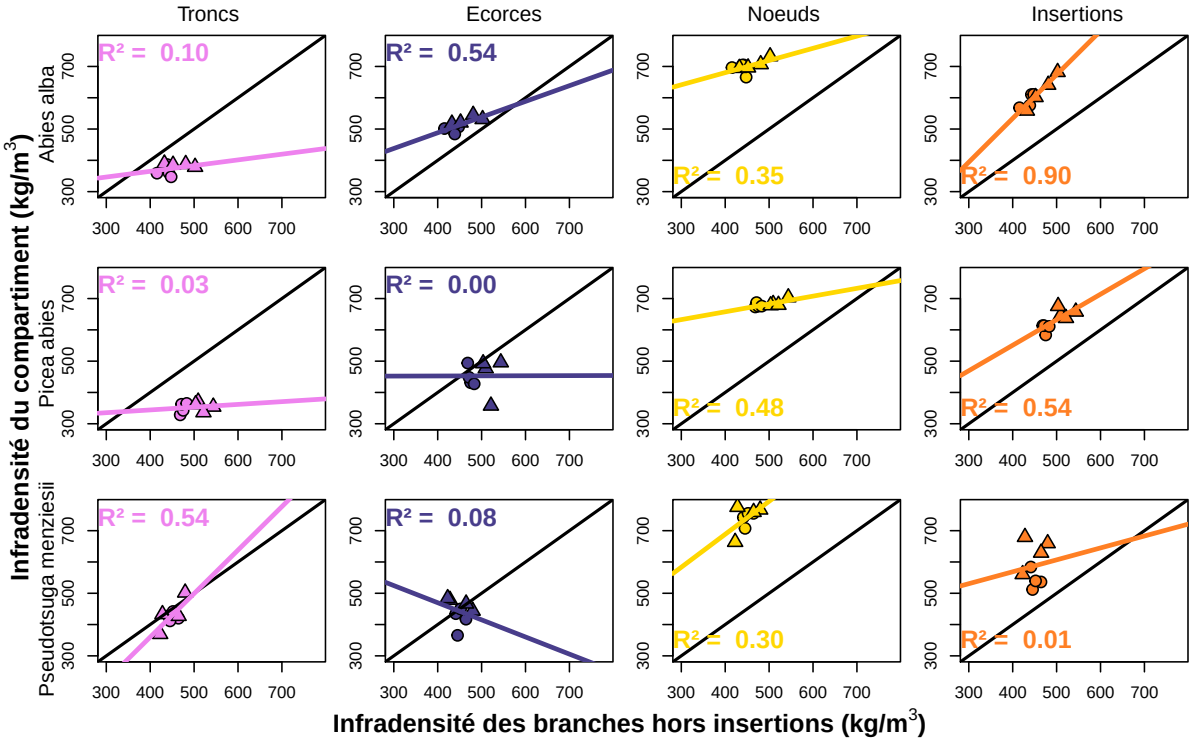



Picea abies
Noeuds
Insertions de branches
Branches hors insertions
hBH
E5
E6
E8
E7
E3
E4
E2
E1
Infradensité (kg/m3)
Hauteur relative


Pseudotsuga menziesii
Noeuds
Insertions de branches
Branches hors insertions
hBH
D2
D3
D1
D4
D5
D8
D7
D6
Infradensité (kg/m3)
Hauteur relative

D.4 Infradensité des différents compartiments en fonction de l'infradensité des branches hors insertion

Les graphiques suivants présentent l'infradensité des différents compartiments en fonction de l'infradensité des branches hors insertions pour chaque arbre de chaque essence avec le bois de tronc en rose, l'écorce en bleu, les nœuds en jaune et les insertions de branches en orange. La ligne noire représente la droite « y = x ». La droite de couleur représente la régression linéaire.



Title: For an optimised valorisation of forest biomass based on a knowledge of the density variability in the tree.

Keywords: Basic density; Biomass; Stem; Bark; Knots; Branches

Abstract:

Basic density is an important physical property of wood as it helps to explain the behaviour of the tree *in situ* and the wood in use. Currently, the databases containing mean wood basic density are mainly composed of mean stem wood calculated on core samples taken at 1.30 meters. Thus, variations in basic density within the stem, between components and within components are completely ignored. However, these variations can have an important impact on the calculation of wood aboveground biomass. Moreover, as bark and knots are components of the tree rich in extractives, it is important to know the available fraction of these components in order to test the feasibility of an extractives chemistry pathway. This thesis contributes to the ExtraFor_Est project, which aims to characterise and quantify the extractible resource of forests in the Grand Est and Bourgogne-Franche-Comté regions.

In this thesis, three softwood were studied: silver fir, *Abies alba* Mill., Norway spruce, *Picea abies* (L.) H. Karst., Douglas fir and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Trees were sampled in plots testing contrasting thinning intensities. Four components of the tree were analysed: stem wood, stem bark, knots and branches. An X-ray tomograph was used to obtain the basic density of the components.

In a first step, a comparison between the mean basic density of the stem wood measured at 1.30 m and the mean basic density of the studied components was carried out and the impact of the observed difference on the biomass calculation. It was found that the mean stem wood basic density measured at 1.30 m is significantly higher than the mean stem wood basic density for *Abies alba* and *Pseudotsuga menziesii*. Knots, branches and bark are mostly denser than stem wood measured at 1.30 m. These differences in basic density between components lead to an underestimation or overestimation of biomass depending on the component and the species studied, the difference being up to more than 40% for knots, for example. Trees taken from heavily thinned plots have denser wood than trees from no thinning plots.

In a second step, the variation of basic density with height in the tree was analysed for stem wood. The results show that the direction of variation depends on the species. Two forms of descriptive models were developed for *Abies alba* and *Pseudotsuga menziesii*, one taking as input the mean basic density measured at 1.30 m and the other not taking it into account. The relative RMSEs for *Abies alba* and *Pseudotsuga menziesii* are 9.9% and 8.1%, respectively, for the model without the mean basic density measured at 1.30 m and 7.6% and 5.9%, respectively, for the model with the mean basic density measured at 1.30 m.

Finally, the study of longitudinal and height-dependent variations in the basic density of stem bark, knots and branches was started. For bark, the basic density decreased with height for *Abies alba*, decreased and then increased for *Picea abies* and increased and then decreased slightly for *Pseudotsuga menziesii*. For branches, it was found that basic density decreases rapidly in the first 50 cm from their insertion on the stem and then remains stable until their apex.

In conclusion, this thesis has strongly contributed to the improvement of the knowledge of density variability within a tree and thus to a better description of the resource.

Titre : Pour une valorisation optimisée de la biomasse forestière basée sur une connaissance de la variabilité de la masse volumique dans l'arbre.

Mots-clés : Infradensité ; Biomasse ; Tronc ; Écorce ; Nœuds ; Branches

Résumé :

L'infradensité est une propriété physique importante du bois car elle permet d'expliquer le comportement de l'arbre *in situ* et du bois en usage. Actuellement, les bases de données regroupant des moyennes d'infradensité du bois sont majoritairement constituées de moyennes du bois de tronc calculées sur des carottes de sondage prélevées à 1,30 mètre. Ainsi, les variations d'infradensité au sein du tronc, entre les compartiments et dans les compartiments sont complètement ignorées. Pourtant, ces variations peuvent avoir un impact important sur le calcul de la biomasse aérienne ligneuse. De plus, l'écorce et les nœuds étant des compartiments de l'arbre riches en extractibles, il est important de connaître la fraction disponible de ces compartiments afin de tester la faisabilité d'une filière chimie des extractibles. Cette thèse contribue ainsi au projet ExtraFor_Est, visant à caractériser et quantifier la ressource en extractibles des forêts des régions Grand Est et Bourgogne-Franche-Comté.

Dans cette thèse, trois essences résineuses été étudiées : le sapin pectiné, *Abies alba* Mill., l'épicéa commun, *Picea abies* (L.) H. Karst., le Douglas, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Les arbres ont été échantillonnés dans des parcelles testant des intensités d'éclaircies contrastées. Quatre compartiments de l'arbre ont été analysés : le bois de tronc, l'écorce du tronc, les nœuds et les branches. Un tomographe à rayons X a été utilisé afin d'obtenir l'infradensité des compartiments.

Dans un premier temps, une comparaison entre l'infradensité moyenne du bois de tronc mesurée à 1,30 mètre et l'infradensité moyenne des compartiments étudiés a été réalisée ainsi que l'impact de la différence observée sur le calcul de biomasse. Il s'est avéré que l'infradensité moyenne du bois de tronc mesurée à 1,30 mètre est significativement supérieure à l'infradensité moyenne du bois de tronc pour *Abies alba* et *Pseudotsuga menziesii*. Les nœuds, les branches et l'écorce sont majoritairement plus denses que le bois de tronc mesurée à 1,30 mètre. Ces différences d'infradensité entre les compartiments entraînent une sous-estimation ou une surestimation de la biomasse en fonction du compartiment et de l'espèce étudiée, la différence pouvant aller jusqu'à plus de 40 % pour les nœuds, par exemple. Les arbres prélevés dans des parcelles à éclaircies fortes ont un bois plus dense que les arbres provenant de parcelles témoins.

Dans un second temps, la variation de l'infradensité avec la hauteur dans l'arbre a été analysée pour le bois de tronc. Les résultats montrent que le sens de variation dépend de l'espèce. Deux formes de modèles descriptifs, ont été développés pour *Abies alba* et *Pseudotsuga menziesii*, l'une prenant en entrée l'infradensité moyenne mesurée à 1,30 mètre et l'autre ne la prenant pas en compte. Les RMSE relatives pour *Abies alba* et *Pseudotsuga menziesii* sont de 9,9 % et 8,1 %, respectivement, pour le modèle sans l'infradensité moyenne mesurée à 1,30 mètre et 7,6 % et 5,9 %, respectivement, pour le modèle avec l'infradensité moyenne mesurée à 1,30 mètre.

Enfin, l'étude des variations longitudinales et selon la hauteur de l'infradensité de l'écorce du tronc, des nœuds et des branches a été démarrée. Pour l'écorce, l'infradensité diminue avec la hauteur pour *Abies alba*, diminue puis augmente pour *Picea abies* et augmente puis diminue légèrement pour *Pseudotsuga menziesii*. Pour les branches, il a été trouvé que l'infradensité diminue rapidement dans les 50 premiers cm à partir de leur insertion sur le tronc puis reste stable jusqu'à leur apex.

En conclusion, cette thèse a contribué fortement à l'amélioration des connaissances de la variabilité de la masse volumique au sein d'un arbre et donc à une meilleure description de la ressource.

AgroParisTech
16 rue Claude Bernard
F-75231 Paris Cedex 05