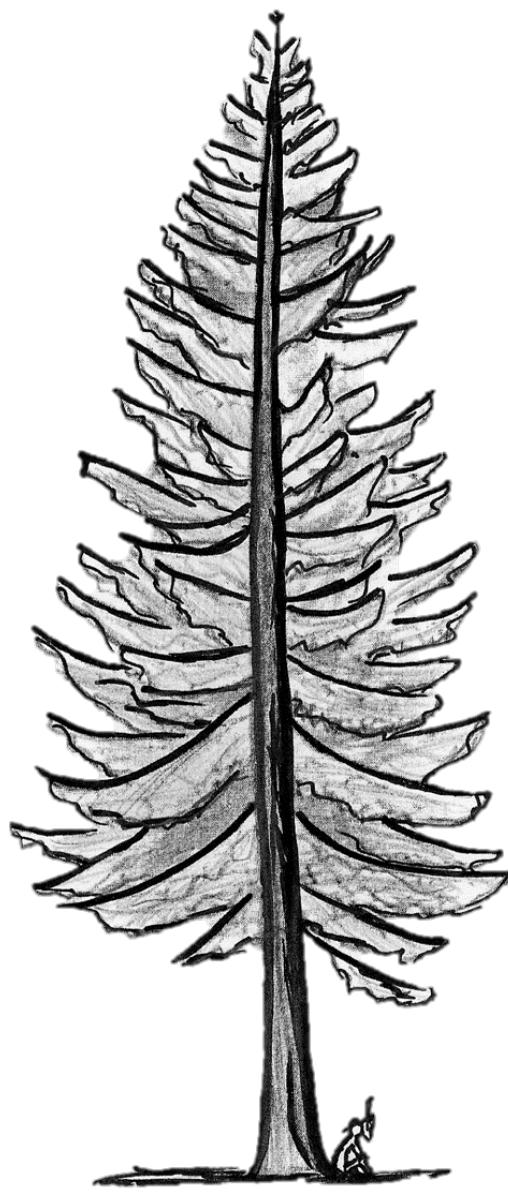


Cadre de modélisation
bayésienne du couplage
croissance-brancharison du sapin
de Douglas en vue de prédire la
ressource en extractibles

Guillaume Salzet



2019 - 2020

Ce document est réalisé de façon dynamique et reproductible grâce à :

- L^AT_EX, dans sa distribution Miktex (<http://miktex.org/>) et la classe memoir (<http://www.ctan.org/pkg/memoir>).
- R (<http://www.r-project.org/>) et RStudio (<http://www.rstudio.com/>)
- Tensorflow (<https://www.tensorflow.org/>)
- Greta (<https://greta-stats.org/>)
- bookdown (<http://bookdown.org/>)

L'ensemble du code R et des données sont disponibles sur demande.



UMR Écologie des forêts de Guyane
<http://www.ecofog.gf>

Les opinions émises par les auteurs sont personnelles et n'engagent ni l'UMR EcoFoG ni ses tutelles.

Dessin en couverture : Guillaume Salzet

MÉMOIRE de fin d'étude

Dans le cadre du :

Master Sciences, Technologies, Santé

Mention : **Biodiversité, Ecologie, et Evolution**

Parcours : **Biodiversité végétale et gestion des Ecosystèmes Tropicaux**

Présenté par : **SALZET Guillaume**

Stage effectué du (jj/mm/aa) : **11/02/2019**. Au **28/08/2019 & 01/01/2020** au **02/02/2020**

À :

Unité mixte de recherche 1434 SILVA, Centre INRAE Grand-Est, Site de Nancy
Rue d'Amance 54280 Champenoux

Sur le thème :

**Cadre de modélisation bayésienne du couplage croissance-branchaison
du sapin de Douglas en vue de prédire la ressource en extractibles**

Rapport confidentiel : Date d'expiration de confidentialité : **10 /11/2021**

Pour l'obtention du :

DIPLÔME D'INGÉNIEUR AGROPARISTECH
Sciences et ingénierie forestière

Enseignant/e-tuteur responsable de stage : TRAISSAC Stéphane

Maître de stage : COLIN Francis

Présenté le (jj/mm/aa) : 10 /11/2020

Table des matières

Table des matières	v
Remerciements	ix
1 Introduction	1
2 Revue de littérature	5
2.1 Processus de croissance primaire et secondaire	7
2.2 Modélisation de la croissance d'un organe ou d'un compartiment :	10
2.3 Croissance primaire et ramification	13
Modélisation de dynamique temporelle de l'allongement de la tige :	13
Unité architecturale de <i>Pseudotsuga menziesii</i> :	14
Modèle architectural : Massart de Rauh	14
Modèle de ramification et géométrie du houppier :	17
Module de ramification de la pousse annuelle :	17
Module de la géométrie des branches :	17
2.4 Croissance secondaire : accroissement radial	20
Relations entre les accroissements de la tige et des branches selon la hauteur :	21
Acquisition des propriétés chimiques des bois en lien avec la croissance radiale :	22
2.5 Acquisition des propriétés géométriques et chimiques des nœuds : structures issues de la croissance primaire et secondaire	23
2.6 Assemblage de modèles pour la distribution spatiale de la branchaison-nodosité :	25
Modélisation hiérarchique bayésienne :	29
Avantage méthodologique de l'approche bayésienne :	29
Algorithme d'inférence :	30
2.7 Conclusion de la revue de littérature :	30
3 Matériels et méthodes	33
3.1 Données d'inventaire :	33
3.2 Développement de la méthode de détournage automatique :	34
Imagerie par tomographie à rayon X :	34

Détection manuelle et mesure des nœuds :	34
Algorithme de segmentation automatique de nœud :	34
Validation statistique :	35
3.3 Développement de l'assemblage des modèles croissance-branchaison :	36
Module de croissance en hauteur-pousse annuelle :	36
Module statique de branchaison de la pousse annuelle de la tige :	36
Intensité de branchaison verticillaire : modèle gamma-poisson :	36
Proportion de branches interverticillaires : modèle binomial négatif	37
Modèle lié d'intensité de branchaison :	37
Positionnement relatif des branches sur la pousse annuelle : modèle bêta	38
Module statique et dynamique de la mortalité des branches :	38
Modèle statique de mortalité : modèle logistique	38
Modèle dynamique de mortalité : modèle de Cox	39
Vérification de l'hypothèse de proportionnalité :	40
Module statique de la géométrie des branches :	40
Modèle statique de l'angle d'insertion des branches :	40
Modèle de conversion de l'angle d'insertion en angle apparent des branches :	41
Modèle d'estimation de la longueur de la branche et de son diamètre à l'insertion :	42
Estimation des allométries de contrôle des processus intégrés de la branchaison :	42
3.4 Outils statistiques pour l'inférence bayésienne :	42
3.5 Comparaison de liaison séquentielle ou hiérarchique :	43
3.6 Évaluation de l'efficacité prédictive des modèles de mortalité	43
4 Résultats et discussion	45
4.1 Développement d'une méthode automatique de détourage :	45
4.2 Unité architecturale de <i>Pseudotsuga menziesii</i>	47
4.3 Modèles des processus de branchaison et leur assemblage	48
Résultats méthodologiques :	48
Modèle de croissance en hauteur et de longueur de pousse annuelle :	48
Modèle d'intensité de branchaison verticillaire :	49
Modèle d'intensité de branchaison interverticillaire :	51
Modèle lié d'intensité de branchaison verticillaire et interverticillaires :	53

Modèle de positionnement des branches sur la pousse annuelle :	54
Module statique et dynamique de la mortalité des branches :	57
Module statique de la géométrie des branches :	61
Module de statique de liaison longueur-diamètre à l'insertion :	62
4.4 Matrice de propriétés de la branchaison et de la géométrie des branches :	63
5 Implémentation du couplage croissance-branchaison	67
5.1 Architecture simulateur SimCoP :	67
5.2 De la longueur de branche à l'intensité de branchaison :	69
5.3 Localisation et orientation des branches sur les plan vertical et transversal :	70
5.4 Orientation et longueur des branches dans le houppier :	70
5.5 Allocation des ressources et contraintes de branchaison :	71
5.6 Processus de mortalité :	72
5.7 Avancement de l'implémentation du modèle Sur Matlab et CAPSIS :	72
6 Conclusion	75
Bibliographie	77
Annexes	83
Annexe I : concepts et notions d'architecture	85
Annexe II : Les modèles architecturaux.	93
Annexe III : Description algorithme HMC	93
Annexe IV : Description des jeux de données	95
Annexe V : Spécification des priors et distribution des posteriors des différents paramètres des modèles	97
Annexe VI : Unité architecturale de Pseudotsuga menziesii	101
Annexe VII :Graphes orientés acycliques	107
Graphe orienté acyclique VII-1 : modèle de croissance .	108
Graphe orienté acyclique VII-2 : Intensité de branchaison verticillaire	109

Graphe orienté acyclique VII-3 : Proportion de branches interverticillaires	109
Graphe orienté acyclique VII-4 : Modèle lié d'intensité de branchaison	110
Graphe orienté acyclique VII-5 : Positionnement relatif des branches sur la pousse annuelle	111
Graphe orienté acyclique VII-6 : Modèle logistique de mortalité	112
Graphe orienté acyclique VII-7 : Modèle dynamique de mortalité	113
Graphe orienté acyclique VII-8 : Modèle statique de l'angle d'insertion des branches	114

Remerciements

Je remercie mon directeur de stage Monsieur Francis Colin, directeur de recherche à l'INRA, de m'avoir accueilli dans son équipe et de m'avoir encadré durant ce travail. Sa disponibilité, son expérience et son soutien m'ont été d'une aide inestimable.

Mes remerciements s'adressent également à mon collègue et surtout ami Adrien Contini pour m'avoir assisté dans ce travail. Son soutien, ses compétences et sa gentillesse ont été essentiel pour la réalisation de ce mémoire.

Enfin, merci à toute l'équipe PHARE du laboratoire SILVA, pour son accueil, sa disponibilité et la bonne humeur qu'elle a.

CHAPITRE 1

Introduction

Le bois est une ressource renouvelable utilisée dans la construction, un réservoir de carbone à moyen terme et qui contient une faible énergie intrinsèque^{1,2}. Pourtant cette ressource a une très forte hétérogénéité liée à la diversité des contextes où a lieu sa production. Ces contextes proviennent d'une combinaison de facteurs individuels intrinsèques (espèce, variabilité génétique), extrinsèques (conditions pédoclimatiques, historiques des attaques de pathogènes et des blessures) et de facteurs de peuplement liés à la sylviculture choisie par le gestionnaire (itinéraire sylvicole selon les contraintes financières).³ La connaissance de cette hétérogénéité est essentielle si l'on souhaite mobiliser la ressource forestière efficacement sans compromettre sa durabilité ni les autres services écosystémiques à fournir aujourd'hui et dans le futur.

La mobilisation de la production forestière passe généralement par la mise en place d'aménagements et de gestion qui peuvent être très variables en termes d'intensité des interventions humaines. Le type de service écosystémique qu'il est envisagé de fournir, ainsi que le capital financier et humain disponible, conditionne le choix de l'aménagement et de la gestion. Ainsi 46,3 % de la production mondiale de bois ronds est assuré par les plantations forestières qui n'occupent que 6,95 % de la surface forestière totale en 2015.⁴ Ces zones forestières artificielles à forte productivité visent à assurer principalement comme services écosystémiques la production de produits bois. Cette production doit répondre à certaines qualités. Ainsi des produits de haute qualité sont destinés aux industries de la construction et aux innovations architecturales.⁵ Or la forte variabilité souvent présente au sein des peuplements rend incertain le contrôle de la qualité des produits récoltés et désavantage le bois vis-à-vis d'autres matériaux fossiles et à fort impact carbone comme l'acier ou le béton.⁶

Les choix techniques et les arbitrages économiques des gestionnaires forestiers visent à limiter cette variabilité et donc à conformer au mieux la production à la demande. Pour bien comprendre

¹quantité d'énergie consommée lors du cycle de vie d'un matériau ou d'un produit

²T. A. Drewett (2015). « The growth and quality of UK grown Douglas-fir ». Doctor of Philosophy. Edinburgh : Edinburgh Napier University. 224 p.

³H. Pretzsch (2009). « Forest Dynamics, Growth, and Yield ». In : *Forest Dynamics, Growth and Yield : From Measurement to Model*. Sous la dir. de H. Pretzsch. 2019-02-26. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, p. 1-39. DOI : [10.1007/978-3-540-88307-4_1](https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4_1).

⁴T. Payn et al. (7 sept. 2015). « Changes in planted forests and future global implications ». In : *Forest Ecology and Management*. Changes in Global Forest Resources from 1990 to 2015 352. 2019-07-27, p. 57-67. DOI : [10.1016/j.foreco.2015.06.021](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.021).

⁵G. Roblot et al. (jan. 2008). « Evaluation of the visual stress grading standard on French Spruce (*Picea excelsa*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sawn timber ». In : *Annals of Forest Science* 65.8. 2019-07-16, p. 812-812. DOI : [10.1051/forest:2008071](https://doi.org/10.1051/forest:2008071).

⁶Drewett (2015). Cf. note 2.

et contrôler cette variabilité, il apparaît nécessaire de modéliser les peuplements forestiers de manière dynamique, en termes à la fois d'interventions techniques et d'élaboration du bois et de ses propriétés. Cela permet alors de tester la pertinence à long terme des choix possibles pour les gestionnaires.⁷

Les recommandations proposées récemment aux gestionnaires viennent de modèles issus : soit des données d'inventaires nationaux (e.g. Inventaire Forestier National en France) à faible résolution,⁸ soit de modèles de croissance simulant les trajectoires moyennes des arbres dans les peuplements. Ces modèles sont peu nombreux, car onéreux à calibrer.⁹ Les premiers modèles rendent compte assez fidèlement de tendances régionales, mais négligent les problèmes de qualités. Parmi les seconds se trouvent des modèles reproduisant assez fidèlement la croissance. Néanmoins les tentatives pour prédire la qualité technologique des bois à l'âge de récolte sont rares et peu concluantes.

Le cas du douglas en France : l'essence à croissance rapide, *Pseudotsuga menziesii* – Sapin de Douglas, a été plantée intensivement en Europe et notamment en France qui est devenue le second producteur mondial.¹⁰ Le douglas constitue une ressource de plus en plus transformée pour produire du bois d'œuvre. Afin de répondre à une demande croissante en bois de qualité technologique adaptée (dimensions normées, faibles nodosité, peu d'aubier),¹¹ les sylviculteurs et les chercheurs étudient les itinéraires sylvicoles contrôlant ces propriétés.¹²

Projet ExtraFor_Est : Dans le cadre du projet ExtraFor_Est, qui étudie la ressource en composés chimiques extractibles des forêts de l'est de la France, se pose la question de savoir comment la sylviculture et la variabilité stationnelle influencent la qualité chimique des peuplements résineux. De premiers éléments obtenus sur sapin pectiné¹³ laissent à penser que le développement de l'arbre sous contrôle sylvicole influence fortement les taux d'extractibles des noeuds et des écorces et donc la qualité chimique. Il ressort qu'un modèle dynamique conjoint de la croissance des arbres et du développement de leur écorce et de leur branchaison serait à même d'expliquer comment évoluent au cours du temps non seulement les taux, mais également les quantités d'extractibles. Il se trouve que pour une espèce résineuse voisine, le douglas (*Pseudotsuga menziesii*) nous disposons à la fois d'un modèle de croissance dépendant du voisinage et de données de branchaison provenant de différents instituts français (ONF, INRA, FCBA) et étrangers (Belgique, Allemagne, USA-Oregon). Par ailleurs le projet ExtraFor_Est et un projet récent ONF-INRA ont permis de collecter de nombreuses données de nodosité à partir de mesures en tomographie à rayons X^{14 15}. Enfin les analyses chimiques menées sur douglas dans le projet ExtraFor_Est commencent à donner leurs premiers résultats.

⁷F. Goreaud et al. (1^{er} sept. 2005). « La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. » In : *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement* (Volume 6 Numéro 2). 2019-02-15. doi : [10.4000/vertigo.4260](https://doi.org/10.4000/vertigo.4260).

⁸S. Barreiro et al. (déc. 2016). « Overview of methods and tools for evaluating future woody biomass availability in European countries ». In : *Annals of Forest Science* 73.4. 2019-07-13, p. 823-837. doi : [10.1007/s13595-016-0564-3](https://doi.org/10.1007/s13595-016-0564-3).

⁹G. Trincado et H. E. Burkhart (mar. 2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 39.3. 2019-02-15, p. 566-579. doi : [10.1139/X08-189](https://doi.org/10.1139/X08-189).

¹⁰D. P. Lavender et al. (2014). *Douglas-fir : the genus pseudotsuga*.

¹¹Roblot et al. (2008). « Evaluation of the visual stress grading standard on French Spruce (*Picea excelsa*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sawn timber », cf. note 5, p. 1.

¹²Drewett (2015). « The growth and quality of UK grown Douglas-fir », cf. note 2, p. 1.

¹³Z. Kebbi-benkeder et al. (2017). « Knot extractives : a model for analysing the eco-physiological factors that control the within and between-tree variability ». In : *Trees - Structure and Function* 31.5. 2019-02-15, p. 1619-1633. doi : [10.1007/s00468-017-1573-z](https://doi.org/10.1007/s00468-017-1573-z).

¹⁴J.-R. Roussel et al. (juin 2014). « Automatic knot segmentation in CT images of wet softwood logs using a tangential approach ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 104. 2019-02-15, p. 46-56. doi : [10.1016/j.compag.2014.03.004](https://doi.org/10.1016/j.compag.2014.03.004).

¹⁵A. Krähenbühl et al. (déc. 2014). « Knot segmentation in 3D CT images of wet wood ». In : *Pattern Recognition* 47.12. 2019-02-15, p. 3852-3869. doi : [10.1016/j.patcog.2014.05.015](https://doi.org/10.1016/j.patcog.2014.05.015).

 **Objectif :**

le but général de cette étude est de préciser un cadre conceptuel permettant de fournir une modélisation des principales caractéristiques nécessaires pour relier la croissance, les propriétés du bois et la qualité chimique du douglas. En termes de propriétés du bois, les efforts sont concentrés sur la brancharaison et la nodosité qui déterminent in fine les quantités de composés chimiques extractibles de la famille des lignanes.

 **Méthode :**

une revue de littérature a été réalisée pour sélectionner la structure hiérarchique qui part de la tige et abouti à la nodosité. Une méthode automatique par apprentissage supervisé d'acquisition des données manquantes sur la nodosité a été développée. Enfin plusieurs modules d'un modèle bayésien ont pu être ajustés et montrer l'intérêt d'une modélisation hiérarchique bayésienne. Enfin la transposition des relations obtenues a été réalisée partiellement dans le language Matlab puis sur la plateforme CAPSIS.

Ce rapport est structuré en une revue de littérature qui vise à présenter de manière synthétique les avantages et limites actuelles de la modélisation forestière, appliquée notamment au sapin de Douglas. Une partie matérielle et méthode vise à justifier le choix d'une approche d'inférence bayésienne. Une troisième partie résultats et discussions présente un certain nombre d'ajustements en se focalisant sur les apports, les confirmations et contradictions obtenues. Une quatrième partie porte sur la méthode d'implémentation des modèles et leur liaison effective. Enfin la conclusion offre une synthèse des travaux effectués avec les perspectives envisagées.

CHAPITRE 2

Revue de littérature

Qualité des bois : Dans le domaine de la sylviculture, la qualité des arbres sur pied, des grumes bord de route et des sciages dépend essentiellement du nombre, de la localisation et de la taille des branches.¹ Le prolongement des branches dans la grume constitue les nœuds. Les nœuds sont considérés comme des défauts internes, car ce sont des zones de rupture préférentielles d'un point de vue mécanique, liées à la direction des fibres du bois perpendiculaire à celle du tronc.² Ces défauts peuvent ne pas autoriser certains usages en structure.³

En somme, cette variabilité de la qualité est dommageable à plusieurs niveaux : la réduction de la qualité impacte la production forestière en réduisant le rendement obtenu et de là en interdisant son utilisation pour la fabrication de certains produits manufacturés. Pourtant, malgré l'importance économique de la nodosité dans les première et seconde transformations de la filière forêt-bois, peu d'études ont apporté des résultats majeurs quant à la croissance des branches ou la formation de la nodosité en fonction des pratiques sylvicoles.⁴

Peuplement forestier, un système hiérarchique : Les peuplements forestiers peuvent être perçus comme des systèmes hiérarchiques composés d'individus, eux-mêmes décrits par des variables comme la hauteur, le diamètre, le volume de houppier.⁵ Au sein même des individus, on distingue les pousses annuelles de la tige et des branches associées, mises en place lors d'une même saison de végétation.⁶ Enfin chaque branche dispose de caractéristiques propres comme ses dimensions géométriques ou encore son état de vigueur. Le suivi dynamique de ces variables à chaque niveau (peuplement, individu, pousse annuelle, branche) est essentiel pour la construction de modèles hiérarchiques dynamiques, mais est très coûteux^{7 8}. Ainsi seulement certains scénarios de conduite de peuplements ont été étudiés et modélisés.⁹

Ce sont les modèles de croissance-production qui ont été les plus étudiés¹⁰ ; ils permettent une estimation fiable des volumes obtenus dans les plantations à l'âge de récolte. Ces modèles in-

¹AFNOR (jan. 2018). *NF EN 1309-3 - Round and sawn timber — Methods of measurements — Part 3 : Features and biological degradations.* AFNOR.

²C. Buksnowitz et al. (août 2010). « Knots in trees : strain distribution in a naturally optimised structure ». In : *Wood Science and Technology* 44.3. 2019-02-15, p. 389-398. DOI : [10.1007/s00226-010-0352-4](https://doi.org/10.1007/s00226-010-0352-4).

³AFNOR (mai 2008). *NF EN 1927-3 - Qualitative classification of softwood round timber — Part 3 : Larches and Douglas fir.* AFNOR.

⁴Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note ⁹, p. 2.

⁵K. J. Mitchell (1^{er} déc. 1975). « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir ». In : *Forest Science* 21 (suppl_1). 2019-04-14, a0001-z0001. DOI : [10.1093/forestscience/25.s1.a0001](https://doi.org/10.1093/forestscience/25.s1.a0001).

⁶D. Barthélémy et Y. Caraglio (1^{er} mar. 2007). « Plant Architecture : A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny ». In : *Annals of Botany* 99.3. 2019-02-25, p. 375-407. DOI : [10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260).

⁷S. M. Dunham et al. (1^{er} jan. 2007). « Bayesian analysis of Douglas-fir hydraulic architecture at multiple scales ». In : *Trees* 21.1. 2019-04-15, p. 65-78. DOI : [10.1007/s00468-006-0097-8](https://doi.org/10.1007/s00468-006-0097-8).

⁸A. Weiskittel et al. (7 août 2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest ». In :

⁹J. Perin et al. (9 juin 2016). « Nouvelles normes sylvicoles pour les peuplements purs équiniens d'épicéa et de douglas ». In : 2019-03-18.

¹⁰Modèle croissance-production : (B. H. Paul [nov. 1947]. *Knots in second-growth Douglas-fir*. T. 17. Report (Forest Products Laboratory (U.S.)) 1690. Madison, Wis. : U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory) (1974);(Mitchell [1975]. « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir », cf. note 5, p. 5) (1975);(E. D. Ford [1985]. « Branching, crown structure and the control of timber production ». In : *Attributes of trees as crop plants*. Sous la dir. de M. G. R. Cannell et J. E. Jackson. Abbotts Ripton : Institute of Terrestrial Ecology, p. 228-252) (1985);(T. Seifert [7 juil. 2003]. « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] ». Thèse de doct.) (2003); (A. Weiskittel et al. [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5) (2007);(Pretzsch [2009]. « Forest Dynamics, Growth, and Yield », cf. note 3, p. 1) (2009);(A. R. Weiskittel, éd. [2011]. *Forest growth and yield modeling*. Hoboken, NJ : Wiley. 415 p.) (2011);(H. E. Burkhart et M. Tomé [2012]. *Modeling forest trees and stands*. Dordrecht; New York : Springer. 457 p.) (2012); (P. W. West [2014]. *Growing plantation forests*. 2. edition. Cham : Springer. 329 p.) (2014);(J. A. Kershaw et al. [2017]. *Forest mensuration*. Fifth edition. Chichester, UK; Hoboken, NJ : Wiley/Blackwell. 613 p.) (2017)

¹¹Goreaud et al. (2005). « La modélisation », cf. note 7, p. 2.

¹²E. V. Bakuzis (1^{er} jan. 1969). « Chapter VII - Forestry Viewed in an Ecosystem Perspective ». In : *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management*. Sous la dir. de G. M. Van Dyne. Academic Press, p. 189-258. DOI : [10.1016/B978-0-12-713450-5.50015-4](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-713450-5.50015-4).

¹³R. A. Leary (16 mai 1997). « Testing models of unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties ». In : *Ecological Modelling*. Design, Performance and Evaluation of Models for Forest Stand Dynamics 98.1. 2019-02-26, p. 35-46. DOI : [10.1016/S0304-3800\(96\)01935-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(96)01935-7).

¹⁴Barthélémy et Caraglio (2007). « Plant Architecture », cf. note 6, p. 5.

corporent les effets de la sylviculture sur la croissance à l'échelle de l'arbre et du peuplement. Ils se fondent sur des systèmes d'équations allométriques imbriquées, quantifiant la croissance des arbres.¹¹ Il apparaît que les différentes lois empiriques observées pour les différents aspects de la croissance proviennent de processus d'organogenèse et de développement fondamentaux très liés. Une représentation graphique de ces interrelations pour les peuplements a été proposée par Bakuzis¹² et simplifiée par Leary.¹³ L'intérêt de ces représentations simplifiées est de rendre compte des covariances et des zones impossibles au sein de l'espace multidimensionnel des paramètres de croissance du peuplement. Il existe alors des échelles d'étude plus adaptées pour rendre compte des mécanismes.¹⁴ Plus précisément, la croissance en hauteur chez Pseudotsuga menziesii est monopodiale donc réalisée uniquement à partir du méristème apical. La localisation quasi-maintenue définitive de la branchaison apparaît lors de la formation de la pousse annuelle de la tige. La pousse annuelle de la tige est donc l'unité adaptée pour lier croissance en hauteur et branchaison.¹⁵

Donc, l'un des enjeux pour l'assemblage de modèles basés sur des processus écophysiologiques est le choix de ces unités de liaison.

D'un autre côté, les modélisations de la qualité des produits ligneux n'ont jusqu'alors réussi que rarement à fournir des approximations réalistes¹⁶. Les connaissances sur la branchaison-nodosité sont principalement des observations empiriques et quantifiées par l'intermédiaire de coûteux relevés effectués avec différents degrés de précision. Le principal frein à la modélisation de la branchaison-nodosité est la rareté de données spatialisées et précises selon la hauteur d'insertion, et particulièrement pour la reconstruction de ces descripteurs dans le temps.

Les modèles statiques existants donnent le comportement moyen des caractéristiques externes des branches selon leur hauteur d'insertion et le diamètre de la tige pour un âge donné¹⁷. Parmi les descripteurs d'intérêts, on peut citer la distribution des diamètres des branches, l'angle d'insertion et la longueur des branches. En se fondant sur ces informations, il est théoriquement possible de prédire le nœud (forme, volume) lié à la branche considérée. Dans les faits, une bonne estimation n'est pas encore obtenue à cause de la faible robustesse des rares modèles géométriques liant la branche à son nœud^{18 19}. Enfin, les modèles statiques de branchaison permettent de simuler une branchaison vraisemblable à chaque itération, mais de manière ex nihilo, c'est-à-dire où chaque itération est indépendante des précédentes. Ils ne peuvent alors aucunement estimer des changements de dynamique pour une branchaison donnée. L'intégration de ces modèles non spatialisés et statiques dans des simulateurs de croissance donne des résultats "inconsistants"

, car ils ne peuvent pas fournir des dynamiques réalistes au cours du temps.²⁰

Des modèles croissance-qualité précurseurs : dans la littérature, il apparaît seulement dans les cas de *Pinus taeda* ou de *Picea abies* une première liaison fiable entre des modèles de croissance et de branchaison permettant une première estimation de la qualité des bois notamment en fonction de la nodosité^{21 22}. La méthodologie utilisée est assez semblable dans les deux cas, car elle vise à utiliser l'assemblage d'un module de croissance avec un module de branchaison-nodosité et utiliser en retour un simulateur de croissance pour prédire l'influence de la sylviculture sur la qualité.

Selon un cheminement méthodologique analogue à ces modèles liés, nous allons présenter les différents aspects de la mise en place de la branchaison puis de la croissance radiale. Nous mettrons en avant les liaisons déjà étudiées et leur pertinence dans une modélisation hiérarchique de la qualité

2.1 Processus de croissance primaire et secondaire

La croissance chez les végétaux peut s'envisager de différentes manières en fonction du type d'organe ou du niveau d'organisation considéré. On distingue la croissance de l'axe feuillé ou de la tige dite croissance primaire, de la croissance en épaisseur de la tige dite croissance secondaire. Ces deux mécanismes concourent à la formation et au dimensionnement des différents organes de la plante et à leur augmentation de volume selon des modèles géométriques prédictibles.

On distingue différents degrés de détails pour étudier la modélisation intégrée des arbres :

Modèle dendrométrique : un modèle dendrométrique de branchaison (*empirical-statistical*²³) consiste à établir un ensemble de relations statistiques liant les caractéristiques de l'arbre à celles de son houppier et de ses branches. Ce type de relation peut être statique, valable pour un instant donné, ou dynamique, donne la variation entre deux instants. Ce type de modèle intègre indirectement les effets de la sylviculture et du milieu en utilisant les caractéristiques de l'arbre qui, elles, résultent des conditions de croissance. L'inférence de ces relations permet, sans entrer dans les processus architecturaux de mise en place du houppier, de caractériser finement les branches dans le but de faire une estimation de la qualité des bois. Le principal risque de ce type de méthode est dans la prise en compte de la variabilité et son origine (génétique, intra-individuel, inter-individu).

Analyse et modèle architectural : les analyses et les modèles architecturaux sont des approches qui consistent en une

¹⁵liaison croissance-architecture : (A. Mäkelä et al. [5 oct. 2010]. « Simulating wood quality in forest management models ». In : *Forest Systems* 19.0. 2019-02-15, p. 48-68. DOI : 10 . 5424 / fs / 201019S - 9314) (2010);(A. R. Weiskittel et al. [30 avr. 2010]. « Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA ». In : *Forest Ecology and Management* 259.10, p. 1912-1921. DOI : 10 . 1016 / j . foreco . 2010 . 01 . 052) (2010);(J. Millet [2012]. *L'architecture des arbres des régions tempérées : son histoire, ses concepts, ses usages*. Québec : Éditions MultiMondes) (2012);(A. F. L. Nemec et al. [1^{er} juin 2012]. « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 42.6, p. 1072-1090. DOI : 10 . 1139 / x2012 - 060) (2012);(C. Negrón et al. [nov. 2013]. « Systematic Analysis of Branching Patterns of Three Almond Cultivars with Different Tree Architectures ». In : *Journal of the American Society for Horticultural Science* 138.6. 2019-02-18, p. 407-415. DOI : 10 . 21273 / JASHS . 138 . 6 . 407) (2013);(J. Peyhardi et al. [juin 2013]. « Integrative models for analyzing jointly shoot growth and branching patterns ». In : *Integrative models for analyzing jointly shoot growth and branching patterns. Functional-Structural-Plant-Models (FSPM)*. 2019-03-18. Saariselkä, Finland) (2013)

¹⁶(Mitchell [1975]. « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir », cf. note 5, p. 5) (1975);(F. Colin et F. Houllier [1991]. « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France : modelling vertical trends in maximum nodal branch size ». In : *Annales des Sciences Forestières* 48.6, p. 679-693. DOI : 10.1051 / forest : 19910606) (1991);(F. Colin [1^{er} jan. 1992]. « Analyse et modélisation de la branchaison de l'épicéa commun en vue de prédire la qualité de la ressource ». 2019-02-18. thesis. Nancy, ENGREF) (1992);(F. Houllier et al. [juin 1995]. « Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce ». In : *Forest Ecology and Management* 74.1. 2019-02-15, p. 91-102. DOI : 10.1016 / 0378 - 1127(94) 03510 - 4) (1995);(C. Meredieu [1^{er} jan. 1998]. « Croissance et branchaison du pin laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp laricio (Poirier) Maire) : élaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois ». 2019-07-30. thesis. Lyon 1) (1998);(A. R. Weiskittel [19 jan. 2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest ». Thèse de doct. Oregon State University. 330 p.) (2007);(Trincado et Burkhardt [2009]. « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2) (2009);(L. Krajnc et al. [mar. 2019]. « The influence of crown and stem characteristics on timber quality in softwoods ». In : *Forest Ecology and Management* 435. 2019-03-18, p. 8-17. DOI : 10.1016 / j.foreco.2018.12.043) (2019)

¹⁷(A. Achim et al. [1^{er} jan. 2006]. « Predicting the branching properties of Sitka spruce grown in Great Britain ». In : *New Zealand Journal of Forestry Science* 36, p. 246-264) (2006);(A. Weiskittel et al. [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5) (2007);(A. R. Weiskittel et al. [2010]. « Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA », cf. note 15, p. 7) (2010);(Nemec et al. [2012]. « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7) (2012);(L. Dong et al. [1^{er} août 2016]. « Nonlinear mixed-effects branch diameter and length models for natural Dahurian larch (*Larix gmelini*) forest in northeast China ». In : *Trees* 30.4, p. 1191-1206. DOI : 10.1007 / s00468 - 016 - 1356 - y) (2016)

¹⁸E. Duchateau et al. (mar. 2013). « Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 43.3, p. 266-277. DOI : 10.1139 / cjfr-2012-0365.

description morphologique globale du système ramifié sur la décomposition hiérarchique des processus de formation des différents axes (tige, branches, rameaux) et leur évolution au cours de l'ontogenèse. À partir de descriptions qualitatives (unité architecturale), une méthode quantitative d'analyse permet d'inférer les paramètres du fonctionnement des méristèmes. Les plantes mesurées s'expriment localement par des distributions statistiques qui sont décrites à l'aide de modèles markoviens. Ces chaînes de Markov définissent la marche aléatoire entre les différentes réalisations obtenues lors du développement (formation d'entre-nœud, de branches...).

Une reconstruction globale du houppier n'est généralement pas envisageable puisqu'elle nécessite des mesures précises des marqueurs morphologiques de la séquence de croissance. Cependant la méthode d'analyse architecturale permet d'obtenir une bonne connaissance du développement de l'objet d'étude. Les observations réalisées à différents stades ontogénétiques permettent de comprendre la mise en place des axes structurant l'arbre et ainsi d'obtenir les connaissances sur le fonctionnement architectural de l'essence étudiée. Ces connaissances sont primordiales pour estimer la validité des hypothèses biologiques de certains modèles dendrométriques. Par ailleurs, ce travail assure une sélection pertinente des variables à mesurer et de l'échantillonnage à effectuer pour rendre compte de la variabilité de la branchaison à l'échelle d'un peuplement.

Plus précisément dans l'analyse et modélisation de la qualité, la phase juvénile est une période de la croissance pendant laquelle l'accroissement en hauteur est le plus fort et où les défauts s'expriment le plus fréquemment. Le houppier n'est pas sujet à une forte concurrence des arbres voisins. De plus, c'est à cette période que se forme la partie de la tige qui sera la plus rémunératrice (cernes internes, branches basses). Ainsi, la méthode d'analyse architecturale a déjà été utilisée pour la liaison de la qualité du bois et de la croissance.²⁴

Finalement, une approche pragmatique de l'assemblage de modèle est :

- d'utiliser des allométries plus intégrées dans le cas d'une absence d'informations sur un des processus botaniques de formation de la branchaison.
- à l'inverse, quand une relation allométrique est disponible en même temps qu'un processus architectural décrit, la relation allométrique sert de vérification pour les propriétés émergentes du processus architectural.

Approche hybride pour la conception d'un modèle croissance qualité : la connexion d'un modèle de croissance à un modèle de qualité du bois implique la prise en compte de

la morphologie de la tige et de certaines caractéristiques de la branchaison.

D'une part la morphologie de la tige, décrite notamment par le défilement, est issue de l'empilement des cernes dû à la croissance secondaire. La géométrie de cet empilement est établie par les largeurs de cernes. Le modèle de croissance doit donc fournir cette information. D'autre part, le modèle de branchaison-nodosité est un module essentiel pour deux raisons :

- Les branches portent les feuilles, qui sont le siège de la photosynthèse pour l'arbre, et jouent un rôle majeur dans la croissance de la tige. Il a pu être montré que le développement de la tige est étroitement lié au développement des branches.²⁵ Certains modèles de croissances s'appuient sur les caractéristiques du houppier pour simuler la croissance de la tige^{26 27}.
- Après l'élagage naturel des branches, ces dernières subsistent dans le bois à travers les noeuds. Ainsi la connaissance de la branchaison permet de prédire la nodosité qui constitue un des principaux critères de la qualité du bois.

Deleuze²⁸ (1996) pour l'épicéa (*Picea abies*), puis Trincado et Burkhart²⁹ (2009) pour le pin taeda (*Pinus taeda*), ont proposé des approches hybrides modélisation des processus architecturaux à différentes échelles. Elles permettent respectivement de lier la croissance en hauteur à la branchaison, d'une part, et de lier la branchaison à la nodosité, d'autres part.



Liaison croissance-branchaison :

Dans le cas de la liaison croissance en hauteur-branchaison (figure 2.1a), on distingue : le cheminement dans la partie supérieure du diagramme qui correspond aux mécanismes de formation d'une nouvelle pousse annuelle et de sa ramification ; du cheminement dans la partie inférieure qui correspond à l'évolution annuelle de chaque branche pour ses caractéristiques géométriques. Cette approche hiérarchique (tige/pousse annuelle/branches/unité de croissance) dynamique (rends compte de l'évolution annuelle) assemble des modèles qui concourent à modéliser la position de l'apex de chaque branche et donc la géométrie du houppier.



Liaison branchaison-nodosité :

Dans le cas de la liaison branchaison-nodosité (figure 2.1b), trois niveaux emboîtés sont décrits, la pousse annuelle, la branche et le noeud. Il existe des relations hiérarchiques

¹⁹N. L. Osborne et al. (1^{er} sept. 2016). « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 127, p. 50-55. doi : 10.1016/j.compag.2016.06.003.

²⁰Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2.

²¹Colin (1992). Cf. note 16.

²²Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2.

²³A. R. Weiskittel et al. (2010). « Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA », cf. note 15, p. 7.

²⁴Meredieu (1998). Cf. note 16.

²⁵R. Lehnebach et al. (18 avr. 2018). « The pipe model theory half a century on : a review ». In : *Annals of Botany* 121.5. 2019-04-15, p. 773-795. doi : 10.1093/aob/mcx194.

²⁶Mitchell (1975). « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir », cf. note 5, p. 5.

²⁷J. M. Ottorini (1991). « Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture ». In : *Annales des Sciences Forestières* 48.6. 2019-04-15, p. 651-666. doi : 10.1051/forest:19910604.

²⁸C. Deleuze (1^{er} jan. 1996). « Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écop physiologiques dans les modèles de production ligneuse ». 2019-08-06. thesis. Lyon 1.

²⁹Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2.

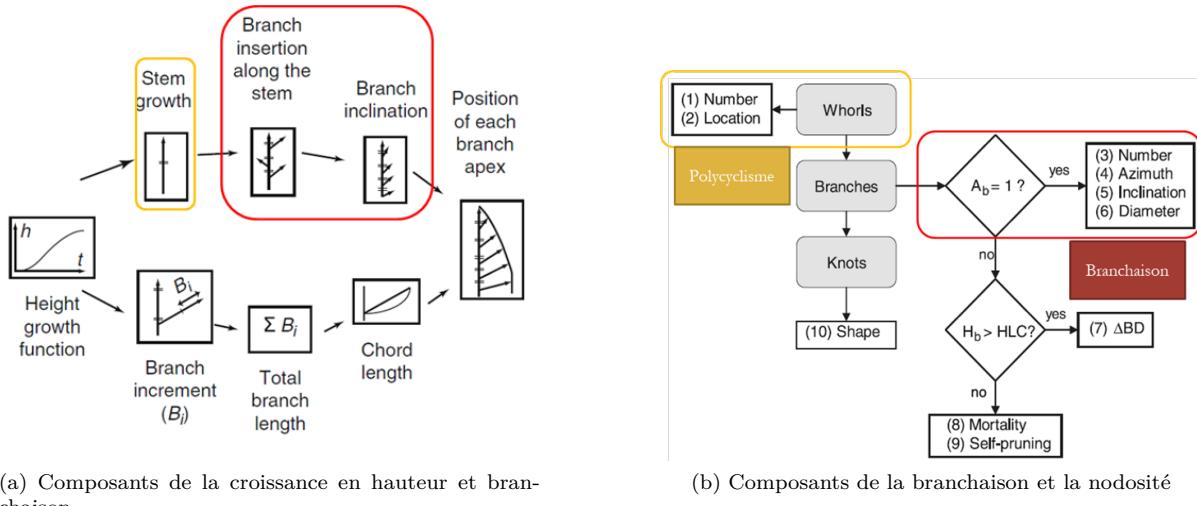


FIG. 2.1 : Diagramme des interrelations entre les composants de la croissance en hauteur et branchaison et entre la branchaison et la nodosité. En jaune : les modèles impactés par le polycyclisme ; en rouge : les correspondances pour les modèles de branchaison ; A_b : âge de la branche, H_b hauteur de la branche depuis le sol, HLC : hauteur de la base du houppier vert, Δ_{BD} accroissement annuel en diamètre de la branche. Adapté de [Deleuze (1996), Trincado et Burkhart (2009)].

entre ces trois niveaux : la pousse annuelle par ses caractéristiques de longueur et de position se ramifie en un ensemble branche-nœud. La branche est la partie extérieure à la tige qui évolue en fonction de la géométrie du houppier soumis à la concurrence. Le nœud est la partie interne à la tige de la branche qui correspond à l'accumulation année après année des volumes de branches à l'insertion pris dans la tige par l'accroissement radial. Le nœud persistera après la mort et la disparition de la branche associée.

On note dans cette partie qu'un assemblage de modèles pourrait fournir une modélisation de la qualité pour la branchaison-nodosité. Cette approche consiste un assemblage de modèles de processus architecturaux rassemblant l'allongement de la tige, sa ramifications, l'évolution des branches dans le houppier et le développement de la nodosité en lien avec la croissance radiale.

Dans la suite de ce chapitre nous allons nous conformer à ce cadre et noter les caractéristiques des différents processus architecturaux pour la modélisation de la branchaison du sapin de Douglas.

2.2 Modélisation de la croissance d'un organe ou d'un compartiment :

La croissance a fait l'objet d'une attention particulière dans le domaine de la modélisation des arbres. Les fonctions de croissance

décrivent le changement de taille d'un individu ou d'une population au cours du temps. La sélection d'une fonction de croissance adaptée au comportement visible dans les données est un point crucial de la modélisation de croissance. Il existe une vaste littérature sur les fonctions de croissance en sylviculture. Régulièrement sont produites des synthèses³⁰. On peut schématiquement distinguer trois grands types de modèles de croissance³¹ :

- les modèles de type sigmoïde simple utilisés pour des ajustements de séries chronologiques qui s'inscrivent dans le cadre unifié précédemment discuté ;
- les modèles linéaires polynomiaux utilisant caractéristiques de l'objet ou de son environnement ;
- les modèles de type « potentiel × réducteur », si on considère que la croissance résulte de deux forces opposées, un potentiel de croissance associé au fonctionnement optimal de l'organe, mais réduit par un facteur lié aux limitations externes (environnement, concurrence) et internes (perte d'efficacité).

Note : Le potentiel est sous forme polynomiale ou sigmoïdale ; il dépend de la dimension de chaque individu et est ajusté soit sur les accroissements maximaux observés sur l'individu, soit sur un individu en croissance libre (sans réducteur). Le réducteur est une fonction plus ou moins complexe de proxys de la concurrence ou de la détérioration du fonctionnement de l'individu.

On peut supposer une fonction commune pour chaque arbre ou organe avec l'hypothèse d'une expression des mêmes mécanismes à des niveaux variables. Les valeurs des paramètres sont alors composées d'une partie fixe (valeur commune à l'ensemble des individus) et d'une partie aléatoire (liée à la variabilité individuelle).³² La forme du modèle constitue la fonction de croissance. La prise en compte des parties fixes et aléatoires dans les paramètres classe le modèle dans ceux à effets mixtes (*mixed models*).

Dans la majorité des cas d'utilisation de fonctions sigmoïdales, les résultats de l'ajustement fait sur les données donneront des interpolations semblables. Pourtant, les extrapolations faites sur ces modèles peuvent fortement diverger d'une forme de modèle à une autre. Ainsi la compréhension fine des propriétés mathématiques notamment aux limites aide les modélisateurs dans leurs choix.

Les propriétés communément recherchées dans la modélisation de la croissance sont :

- La fonction est considérée comme nulle au voisinage de $t = 0$ ou $t = t_0$ Selon que l'on considère ou non une latence dans le suivi de la variable (hauteur lors la germination ou lors de la plantation) ;

³⁰Synthèses des fonctions de croissances utilisées en sylviculture : (Pretzsch [2009]. « Forest Dynamics, Growth, and Yield », cf. note 3, p. 1) (2009);(A. R. Weiskittel [2011]. *Forest growth and yield modeling*, cf. note 10, p. 6) (2011);(Burkhart et Tomé [2012]. *Modeling forest trees and stands*, cf. note 10, p. 6) (2012);(West [2014]. *Growing plantation forests*, cf. note 10, p. 6) (2014);(Kershaw et al. [2017]. *Forest mensuration*, cf. note 10, p. 6) (2017)

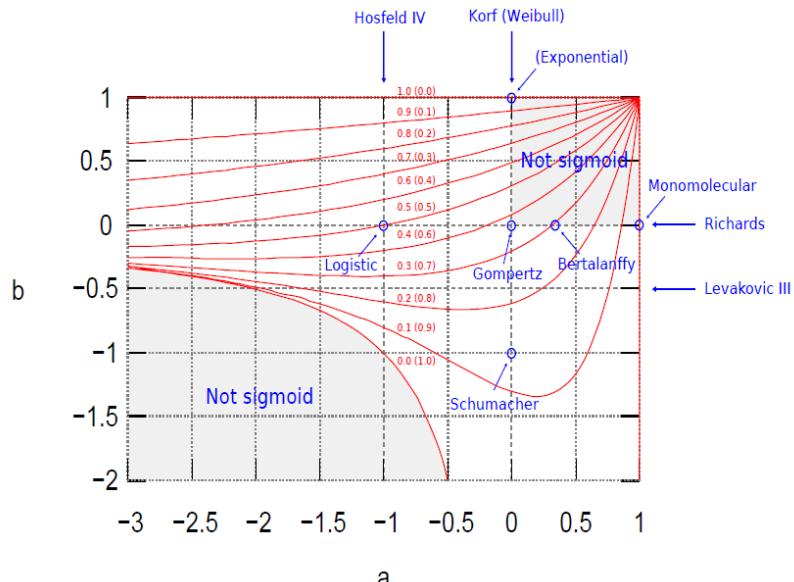
³¹S. Gourlet-Fleury (1997). « Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane Française) ». 2019-08-05. thesis. Lyon : Université Claude Bernard Lyon 1.

³²R. Schneider et al. (oct. 2008). « Calibrating jack pine allometric relationships with simultaneous regressions ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 38.10. 2019-02-15, p. 2566-2578. DOI : 10.1139/X08-090.

- la fonction doit atteindre un maximum ou tendre vers une limite haute après un temps long (relatif au temps de maturité de l'arbre) ;
- la forme de la fonction est de type sigmoïdale (les taux de croissance augmentant jusqu'au point d'inflexion puis diminuant ensuite). Dans ces modèles on distingue la croissance et le rendement. La croissance correspond à l'accroissement de la variable par unité de temps (pour la hauteur l'unité est le $m.an^{-1}$) ; le rendement est le niveau atteint par la variable à un temps donné (pour la fertilité l'unité est la hauteur à 50 ans). Il apparaît comme utile d'avoir un cadre général pour la définition des fonctions de croissance. García³³ (2005) a étudié une généralisation possible dans la définition des fonctions de croissance et a montré l'existence d'un modèle à deux paramètres qui inclut les fonctions sigmoïdales vues dans la littérature (figure 2.2).

³³O. García (1^{er} jan. 2005). *Unifying sigmoid univariate growth equations*. T. 1. 63 p.

FIG. 2.2 : Espace des paramètres pour la fonction de croissance sigmoïdale unifiée. Les zones de définition de G et \tilde{G} sont respectivement $b \leq 0$ et $b \geq 0$. En rouge : hauteur normalisée du point d'inflexion (entre parenthèses, la localisation dans le cas de \tilde{G}). Tiré de (García 2005).



³⁴G. E. P. Box et D. R. Cox (1964). « An Analysis of Transformations ». In : *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 26.2, p. 211-252.

À partir de la transformation de Box-Cox,³⁴ notée $B(x, c)$, et de son inverse, $B^{-1}(x, c)$, il obtient la formulation générale $G(t; a, b)$ avec y la croissance normalisée et t le temps :

$$\forall y \in [0, 1], \forall t \in \mathbb{R}_+, (a, b) \in \mathbb{R}^2, G(t; a, b) = y = B^{-1}(B^{-1}(t, b), a)$$

$$G(t; a, b) = \begin{cases} \left[1 - a(1 - bt)^{1/b}\right]^{1/a} & \text{si } a, b \neq 0 \\ \exp\left(-(1 - bt)^{1/b}\right) & \text{si } a = 0, b \neq 0 \\ (1 - ae^{-t})^{1/a} & \text{si } a \neq 0, b = 0 \\ \exp(-e^{-t}) & \text{si } a, b = 0 \end{cases} \quad (2.1)$$

De plus la fonction $\bar{G}(t; a, b)$) est introduite telle que $\bar{G}(t; a, b) = 1 - y = B^{-1}(B^{-1}(-t, b), a)$. Ainsi, une fonction sigmoïdale normalisée sans décalage peut être modélisée par une composée de fonctions B^{-1} . Les fonctions G et \bar{G} sont des fonctions sigmoïdales qui vérifient une asymptote supérieure positive et l'existence d'un point d'inflexion dans leur domaine de définition.

Nous retenons de cette démonstration l'existence d'une fonction de croissance sigmoïdale unifiée (équation 2.1) qui est un cadre pertinent pour les modélisations, car il permet une estimation de la forme de la sigmoïde. Ce cadre est nécessaire pour la modélisation de la croissance des différents compartiments de l'arbre, notamment de la hauteur et du volume de la tige, car ils présentent généralement une croissance de forme sigmoïdale pour les séries chronologiques et les fonctions de croissance libre.

2.3 Croissance primaire et ramification

Le développement d'une plante est le résultat de deux processus, la croissance et la ramification, dont chacun correspond à une activité méristématique particulière (Caraglio et Barthélémy 1997). Nous résumons brièvement quelques notions sur les modalités d'expression de ces deux processus dans *Annexe I : concepts et notions d'architecture* (6). Les caractéristiques architecturales structurant la modélisation de la qualité sont présentes principalement sur l'axe A1, la tige, et les axes A2, les branches. Ces axes peuvent être décrits par leur géométrie à un temps donné et leur dynamique propre. On suppose que les relations entre les caractéristiques des branches et celles de la tige peuvent s'expliquer par une organisation hiérarchique fondée sur une unité architecture présente au cours de l'ontogenèse³⁵.

Modélisation de dynamique temporelle de l'allongement de la tige :

Sauf en cas d'accident sanitaire ou climatique, la croissance en hauteur des arbres dépend, effet espèce mis à part, des potentiels stationnels (sol, climat...) et des effets de la compétition.

Dans un modèle à l'échelle de l'arbre, la croissance peut être vue comme le produit d'un « potentiel » et d'un « réducteur » reflétant la concurrence dans le voisinage de l'arbre. Ce dernier facteur peut lui aussi être décomposé en une compétition globale, due principalement à la densité du peuplement, et une concurrence locale due au voisinage de l'arbre.³⁶

À l'échelle du peuplement, la hauteur maximale pouvant être atteinte en un temps T et pour une espèce donnée, dite hauteur dominante à t'ans, est principalement fonction de la fertilité et du climat (Burkhart et Tomé 2012). La distribution des hauteurs

³⁵Travaux architecture des arbres : (S.-A. Sabatier et D. Barthélémy [1995]. « Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) ». In :) (1995); (J. Bouchon et al., éd. [1997]. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science update. Paris : INRA) (1997); (Y. Caraglio et D. Barthélémy [1997]. « Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires ». In : 2019-07-14) (1997); (C. Mere-dieu et al. [7 juin 2004]. « The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models ». In : *The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models*. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models. Montpellier, France, p. 243-247) (2004); (Barthélémy et Caraglio [2007]. « Plant Architecture », cf. note 6, p. 5) (2007); (P. De Roffe et al., éd. [2016]. *Architecture et croissance des plantes : modélisation et applications*. 2019-07-31. Quae, doi : 10.19182 / quae / 00001) (2016).

³⁶J. M. Ottorini (1978). « Aspects de la notion de densité et croissance des arbres en peuplement ». In : *Annales des Sciences Forestières* 35.4. 2019-08-05, p. 299-320. doi : 10.1051/forest/19780404.

dans un peuplement est liée à la station où est implanté ce peuplement, définissant une fonction de croissance libre, et par la sylviculture qui y est appliquée, qui modifie la concurrence et donc la fonction de réduction de la croissance. Cette fonction de croissance libre définie par des paramètres de fertilité à l'échelle du peuplement et indépendante de la sylviculture est fondamentale pour la modélisation des peuplements, car elle peut être acquise sur le terrain sans tenir compte de l'historique sylvicole. La croissance en hauteur s'inscrit donc dans le cadre conceptuel précédemment décrit.

Unité architecturale de *Pseudotsuga menziesii* :

³⁷Millet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.

³⁸S. Hein et al. (août 2009). *Models on branch characteristics of wide-spaced Douglas-fir*. USDA. 23-33.

³⁹L. C. Kuiper (1994). *Architectural analysis of Douglas-fir forests*. Wageningen. 188 p.

⁴⁰Ibid.

Pour *Pseudotsuga menziesii*, Millet donne une synthèse de son unité architecturale.³⁷ Pourtant, il nous a semblé que certaines spécificités de la branchaison du sapin de Douglas ne sont pas documentées (formation de pseudoverticilles lors de la ramifications de l'axe A1 en A2,³⁸ emboîtement de modèle architectural de type Massart de Rauh³⁹ ...) - voir 6.

Modèle architectural : Massart de Rauh

Kuiper⁴⁰ (1994) a étudié le modèle architectural du sapin de Douglas et a noté deux modèles emboîtés (voir encadré) au sein des arbres matures. La partie près de l'apex présente une forme proche de la forme juvénile et qui correspond au modèle de Rauh (UA1). S'ensuit une maturation dans le modèle architectural qui est répliqué jusqu'en bas du houppier, le modèle de Massart (UA2). Dans la partie la plus basale de la tige, on peut retrouver la période de formation du houppier qui correspond à une séquence de type Rauh (UA1). En effet, la mortalité précoce des branches avec une remontée rapide du houppier dû à la compétition a fixé leur caractéristique dans cette unité architecturale.

Séquence de développement architectural :

La reconnaissance des plans d'organisation au sein des arbres permet de repérer plusieurs niveaux d'organisation lors de l'ontogenèse. On parle de modèle emboité lorsque le modèle architecture globale peut être subdivisé en des emboîtements de modules de ramification analogues à des modèles architecturaux différents.

Dans le cas de la séquence de développement chez l'éryable à sucre, Millet et al.^a (1999) a montré que l'on peut subdiviser le modèle architectural global en des unités architecturales de trois niveaux 2.3 : une unité suivant le modèle d'Holttum (UA1) visible à l'état plantule ; une unité suivant le modèle de Rauh (UA2) à l'état juvénile entre les fourches récurrentes et une unité suivant le modèle de Koriba (UA3)

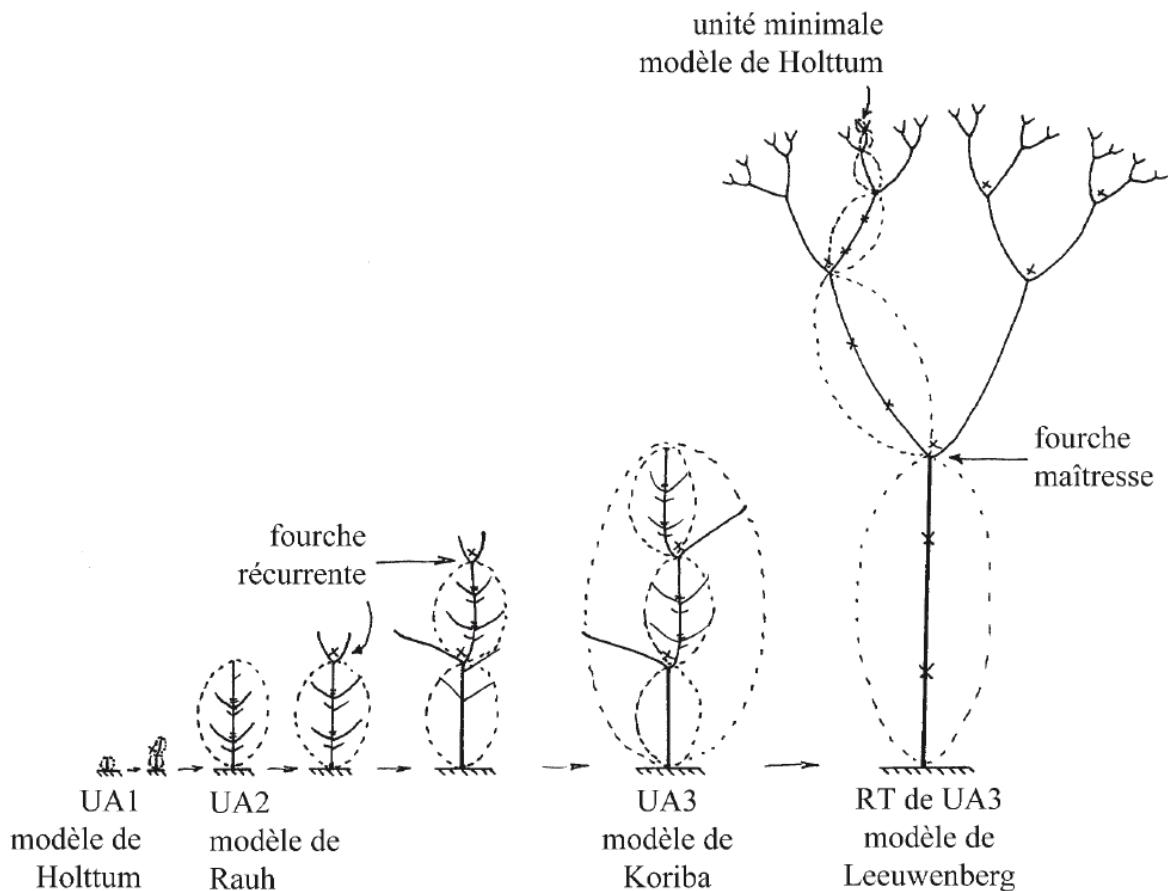


FIG. 2.3 : Séquence de développement chez l'éryable à sucre. UAn : unité architecturale de niveau n, × : mort de l'apex, = : limite d'unité de croissance, RT : réitération totale ; les bulles en pointillés délimitent les unités architecturales à différents niveaux d'organisation. D'après (Millet 2012).

rassemblant fourches et les UA2. Enfin l'architecture globale suit le modèle de Leewenberg du fait de la réitération totale des unités UA3 selon des fourches maîtresses. Cet exemple permet d'illustrer l'emboîtement des modules de ramification, unités architecturales élémentaires, pour mettre en place des architectures complexes.

^aJ. Millet et al. (jan. 1999). « Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest ». In : *Écoscience 6.2*. 2019-07-25, p. 187-203. doi : [10.1080/11956860.1999.11682520](https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682520).

Cette structuration du houppier (dit *habitus*⁴¹ dans la représentation d'un cas réel 2.4b) se poursuit une grande partie de la vie de l'arbre (visible pour des individus de plus 400 ans selon Kuiper⁴²) et traduit la longévité de la dominance apicale.

La mise en place de l'architecture d'un arbre implique des interactions spatialisées et hiérarchiques entre les différents axes. Ces relations dans le cas du sapin de Douglas sont principalement liées au processus du contrôle apical⁴³. Des gradients phytohormonaux au sein de la tige et des stimulations environnementales

⁴¹L'*habitus* est la forme caractéristique, le port (érigé, dressé, élancé, conique, arrondi ou dôme ou étalé, pleureur avec branches retombantes) ou encore l'allure des rameaux, selon lesquels pousse une espèce donnée de plante (morphologie végétale).

⁴²Kuiper (1994). Cf. note 39.

⁴³Relation d'inhibition entre un organe en position apical sur des bourgeons et ramifications inférieures.

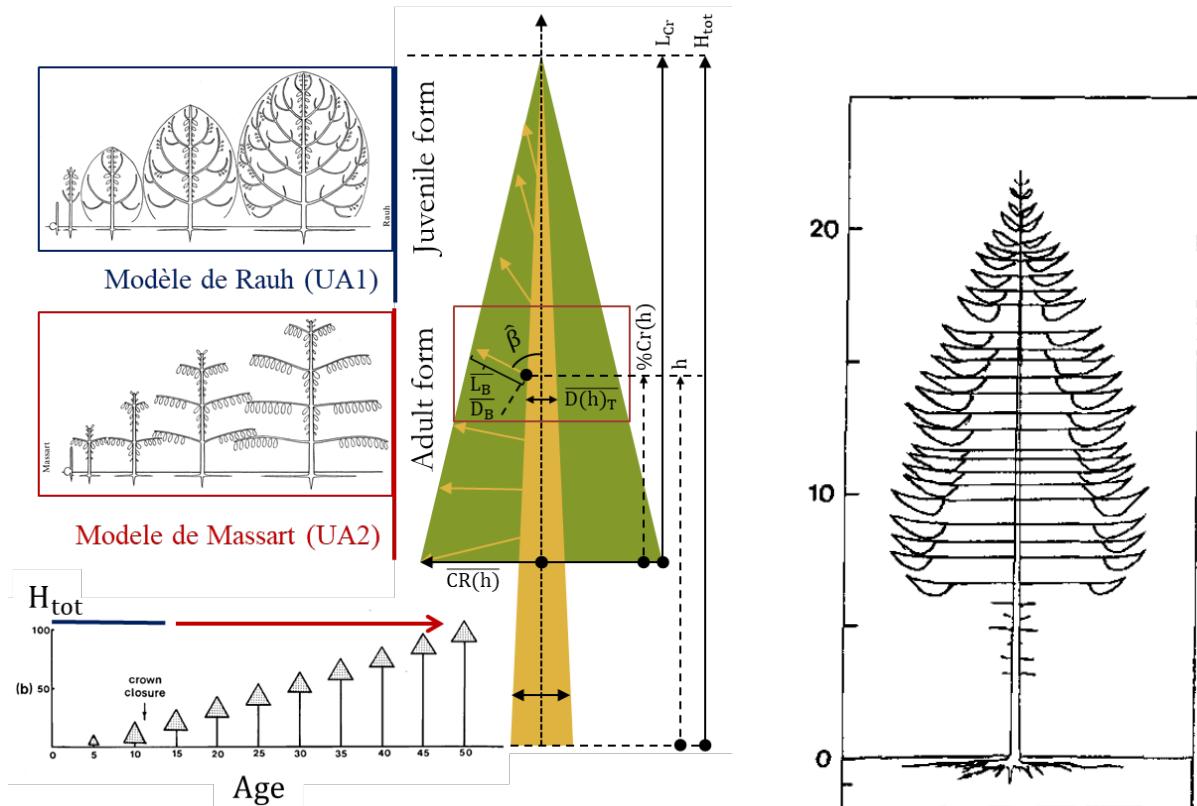


FIG. 2.4 : Emboîtement des modèles architecturaux et caractéristiques de la tige et des branches structurantes du houppier. En bas à gauche : évolution temporelle de la séquence architecturale du houppier. Adapté de (Mitchell 1975). Au centre : CR : rayon du houppier (crown radius), L_{Cr} : Longueur du houppier(crown lenght), H_{tot} : hauteur totale de la tige, pour une branche de hauteur h : $D(h)$: extension horizontale locale du houppier, $\%CR = (H_{tot} - h)/L_{Cr}$: distance relative dans le houppier, D_{Br} : diamètre de la branche à l'insertion, L_{Br} : longueur de la corde de la branche, β angle apparent de la branche (entre la tige et la corde de la branche). Tiré de (Kuiper 1994).

régulent le développement des branches. L'hypothèse classique est que la production d'auxine dans le bourgeon terminal notamment assure la différenciation forte des axes et ainsi le port conique de la branchaison. Cependant, la validité des hypothèses semble être liée à l'espèce comme le note Dun et al.⁴⁴

De cette analyse globale de l'architecture, on peut noter les points suivants :

- le processus de ramification peut être scindé en deux unités architecturales, UA1 correspondant au modèle de Rauh (tronc orthotrope unique à ramification rythmique, branches monopodiales orthotropes) et UA2 correspondant au modèle de Massart (tronc orthotrope unique à ramification rythmique, branches monopodiales plagiotropes) ;
- l'acquisition de la plagiotropie des branches est progressive

⁴⁴E. A. Dun et al. (nov. 2006). « Apical Dominance and Shoot Branching. Divergent Opinions or Divergent Mechanisms? ». In : *Plant Physiology* 142.3. 2019-07-22, p. 812-819. DOI : [10.1104/pp.106.086868](https://doi.org/10.1104/pp.106.086868).

- au sein du houppier ;
- un retour à l'orthotropie est visible pour les branches basses en lien avec une mortalité ayant lieu avant un passage à l'unité UA2⁴⁵ ;
- le contrôle apical à l'origine du maintien de l'unité architectural est maintenu durant une longue période.

⁴⁵Note : L'orthotropie et la plagiotropie correspondent à des distributions d'angle apparent des branches (β : angle vertical entre le tronc et la corde de la branche) de moyenne respectivement de 75° et de 90°.

Modèle de ramification et géométrie du houppier :

Module de ramification de la pousse annuelle :

Le processus de ramification de la tige détermine la position des branches de manière définitive. Lors de la croissance en hauteur, le méristème apical met en place une à quelques (2 à 3) unité(s) de croissance (UC) au cours d'une saison de végétation.

Chaque UC est formée d'un pseudo-vorticille de branches en position subapicale et de branches intervertillaires isolées en position médiane 2.5. Ce type de ramification avec une acrotonie prononcée implique que ces deux catégories de branches ont des dynamiques, des niveaux de différenciation et des survies distinctes. On définit la pousse annuelle comme l'ensemble des UC accumulées lors d'une saison de végétation. Le polycyclisme constitue la principale modalité influençant la ramification avec l'accumulation de courtes UC intercalaires entre des UC de longue taille sur l'axe A1. L'intensité de la ramification sur la tige semble être une fonction multifactorielle^{46,47,48} mais est principalement corrélée positivement à la longueur de l'UC⁴⁹ et au polycylisme.⁵⁰ Meredieu⁵¹ (1998) met en avant que le nombre de bourgeons axillaires est lié au diamètre de la pousse sous le bourgeon apical. En effet, si l'on reprend la notion de phyllotaxie, toutes les feuilles sont disposées selon une hélice foliaire. Ainsi le nombre d'hélices foliaires permettrait de définir un nombre théorique de bourgeons axillaires et donc la taille de la pousse, c'est-à-dire le diamètre subapical.

On note que la caractéristique architecturale assurant la liaison entre la longueur de la tige et la ramification de cette dernière est la séquence des tailles des UC la composant comme indiqué dans la figure 2.4. Or la séquence des longueurs moyennes des pousses annuelles peut être obtenue soit par simulation,⁵² soit par dérivation de la fonction de croissance en hauteur (dans le cas d'un modèle multiplicatif pour la prise en compte de l'erreur).

Module de la géométrie des branches :

À partir de là, nous disposons de PA avec un nombre de branches soit identifiées selon une catégorie,⁵³ soit spatialisées et donc classées selon leur position relative dans le(s) UC(s).⁵⁴

Chaque branche dispose de caractéristiques géométriques propres (diamètre, longueur, angle insertion, orientation) qui

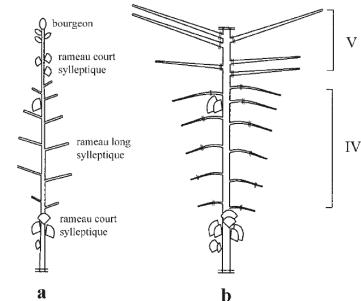


FIG. 2.5 : Structure de l'unité de croissance ramifiée d'un an (a) et de deux ans (b) chez le cèdre de l'Atlas (et aussi valable pour le sapin de Douglas) V : branches disposées en pseudo-vorticilles, IV : rameaux intervertillaires longs, cone à base circulaire : rameaux intervertillaires courts (inexistants chez le douglas), = limite d'unité de croissance. Tiré de (Sabatier et Barthélémy 1995)

⁴⁶Achim et al. (2006). « Predicting the branching properties of Sitka spruce grown in Great Britain », cf. note 17, p. 8.

⁴⁷Nemec et al. (2012). « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7.

⁴⁸D. F. Sattler et al. (1^{er} août 2014). « Branch models for white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) in naturally regenerated stands ». In : *Forest Ecology and Management* 325, p. 74-89. DOI : 10.1016/j.foreco.2014.03.051.

⁴⁹Colin et Houllier (1991). « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France », cf. note 16, p. 8.

⁵⁰Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2.

⁵¹Meredieu (1998). « Croissance et branchaison du pin laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp laricio (Poiret) Maire) », cf. note 16, p. 8.

⁵²Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2.

⁵³Ibid.

⁵⁴Nemec et al. (2012). « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7.

⁵⁵A. Weiskittel et al. (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5.

⁵⁶(R. L. Roeh et D. A. Maguire [août 1997]. « Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 96.1. 2019-02-21, p. 77-100. doi : [10.1016/S0378-1127\(97\)00033-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00033-9)) (1997);(A. Weiskittel et al. [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5) (2007);(Osborne et al. [2016]. « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography », cf. note 19, p. 9) (2015)

⁵⁷AFNOR (2018). *NF EN 1309-3 - Round and sawn timber — Methods of measurements — Part 3 : Features and biological degradations*, cf. note 1, p. 5.

⁵⁸H. Ishii et al. (juin 2000). « Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 131.1. 2019-04-08, p. 81-91. doi : [10.1016/S0378-1127\(99\)00202-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00202-9).

⁵⁹H. Ishii et N. McDowell (1^{er} oct. 2002). « Age-related development of crown structure in coastal Douglas-fir trees ». In : *Forest Ecology and Management* 169.3. 2019-04-22, p. 257-270. doi : [10.1016/S0378-1127\(01\)00751-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00751-4).

sont générées de manière statique ou dynamique. L'angle d'insertion est une caractéristique essentielle pour la modélisation des houppiers, mais aussi pour la qualité du bois. Pour un diamètre donné, une variation de l'angle peut modifier l'excentricité du nœud à l'insertion de la branche et allonger le grand rayon de ce dernier. Ainsi l'angle peut accentuer ou non l'importance du défaut en termes de qualité. Les modifications faibles de cet angle le long de la tige s'expliquent par le maintien d'un équilibre entre le coût de la structure de soutien dû au propre poids de la branche et son efficience photosynthétique.⁵⁵ Les branches « verticillaires » ont des angles d'insertion (angle entre la tige et le début de l'insertion de la branche) qui partent de 75° dans UA1 et tendent vers 90° pour UA2 comme le notent plusieurs auteurs⁵⁶. Les branches « interverticillaires » présentent un angle d'environ 90 dès leur formation.

Le diamètre à l'insertion est la caractéristique fondamentale pour le modèle de branchaison-nodosité. Sur le plan de la qualité, les branches n'ayant pas disparu extérieurement sont arasées lors de la coupe de la tige et la mesure du diamètre à l'insertion est le critère de classification des bois pour leur usage (norme AFNOR⁵⁷). H. Ishii et al.⁵⁸ (2000) mettent en avant que l'existence d'une relation allométrique liant le diamètre et la longueur d'une branche. En l'absence de dommage une branche vérifierait la relation $L_{Br} = aD_{Br}^b$. L'interprétation mécanique de cette relation est une analogie entre une branche et une poutre cantilever effilée. Cependant cette hypothèse n'est valable que dans le jeune âge, car après l'apparition de dommage la branche vérifie $L_{Br} = L_{lim} \times (1 - \exp(kD_{Br}^c))$ où L_{lim} est la longueur asymptotique dans le peuplement.

Enfin la dynamique des branches est valable sur le leur domaine d'existence. Les facteurs de mortalité des branches sont multiples, mais peuvent être classés selon deux processus. Le premier est l'autoéclaircie à l'échelle du verticille et a été mis en évidence par H. Ishii et McDowell⁵⁹ (2002). On observe une décroissance exponentielle de la densité de branche à mesure que le volume moyen des branches croît de manière logistique. Cette évolution est semblable à celle observée dans les peuplements monospécifiques équiens où l'autoéclaircie provoque la mortalité des individus les moins vigoureux. Dans le cas des branches, les jeunes branches dans la partie supérieure du houppier croissent exponentiellement sans mortalité. À partir d'un seuil de volume moyen de branche atteint, la croissance des branches les plus vigoureuses se fait au détriment des autres et la mortalité apparaît. Cette mortalité entraîne la décroissance de la densité de branche dans le bas du houppier.

Le second processus est la compétition entre un individu et son voisinage pour l'accès à la lumière. La prise en compte de cette compétition peut être faite :

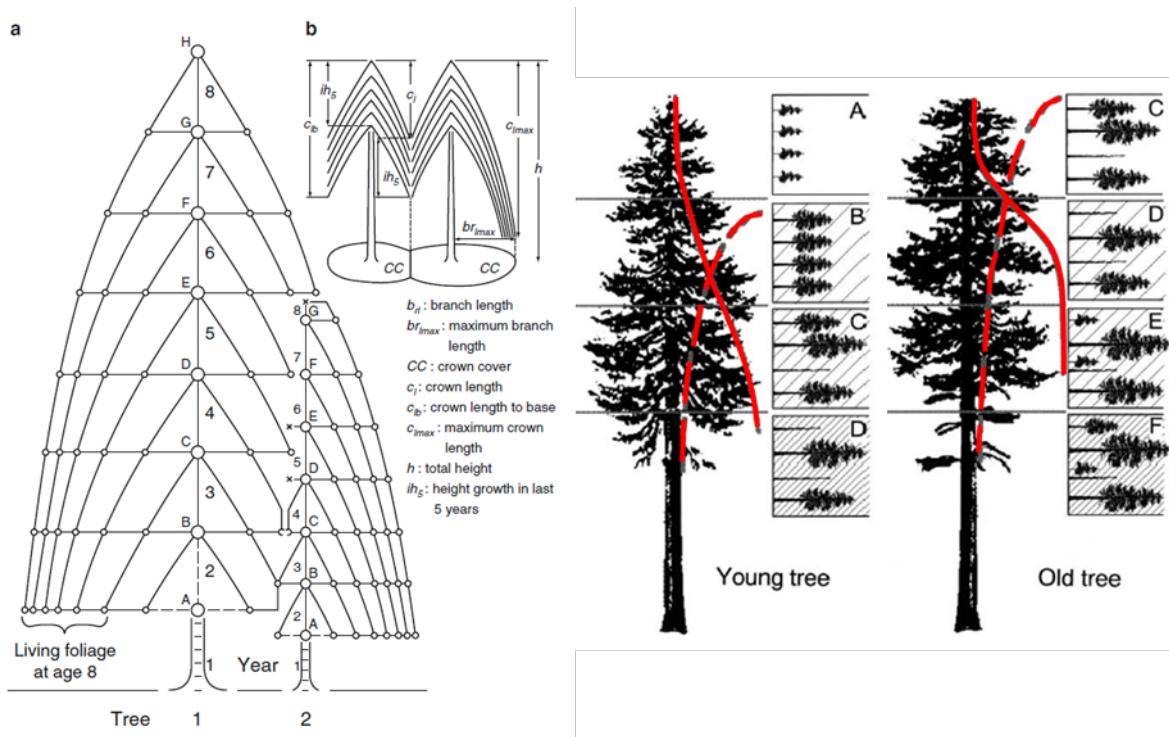


FIG. 2.6 : Processus de mortalité des branches : compétition spatiale inter-individus (à gauche) et intra-individu (à droite). (a) : évolution temporelle de la compétition d'un arbre dominant et d'un arbre surcimé ; (b) variables caractérisant la géométrie du houppier pour la description de la compétition inter-individu ; ligne continue rouge : volume moyen des branches, ligne en tirets rouge : densité de branches ; lettre A-F : stades d'évolution d'un peuplement régulier (A-B : jeunes arbres en croissance libre sans mortalité, C-D : la mortalité apparaît chez les arbres les moins vigoureux perdant leur accès à la lumière, F : la formation de trouées dans le couvert produit d'une régénération sous les individus en place). Adaptée de (Mitchell 1975, Ishii et McDowell 2002).

- de manière explicite dans les modèles de croissance avec prise en compte des distances entre les arbres [chaque arbre est décrit individuellement avec notamment un modèle de géométrie du houppier],
- de manière indirecte dans les modèles de croissance indépendants des distances à l'aide d'indice de compétition distribuant la mortalité entre les différentes classes de diamètre.

Ainsi la géométrie des branches est liée à la géométrie du houppier et à la compétition intra-individuelle.

Module de la géométrie du houppier : La connaissance complète de la géométrie des branches n'est pas nécessaire pour modéliser le houppier. Silver⁶⁰ (1962) a montré que le feuillage vivant se concentre à 95 % sur les 5 dernières pousses annuelles des branches du douglas. Cela est cohérent avec l'observation que les axes d'ordre 3 et 4 aient une durée de vie assez courte en lien avec leur accès restreint à la ressource lumineuse lorsque leur position se retrouve éloignée de l'apex de l'arbre (mortalité forte

⁶⁰G. T. Silver (1^{er} déc. 1962). « The distribution of douglas-fir foliage by age ». In : *The Forestry Chronicle* 38.4. 2019-04-30, p. 433-438. doi : 10.5558/tfc38433-4.

⁶¹Ottorini (1991). « Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture », cf. note 27, p. 9.

⁶²C. Cluzeau et al. (1er déc. 1994). « Development of primary branches and crown profile of *Fraxinus excelsior* ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 24.12. 2019-04-17, p. 2315-2323. doi : 10.1139/x94-299.

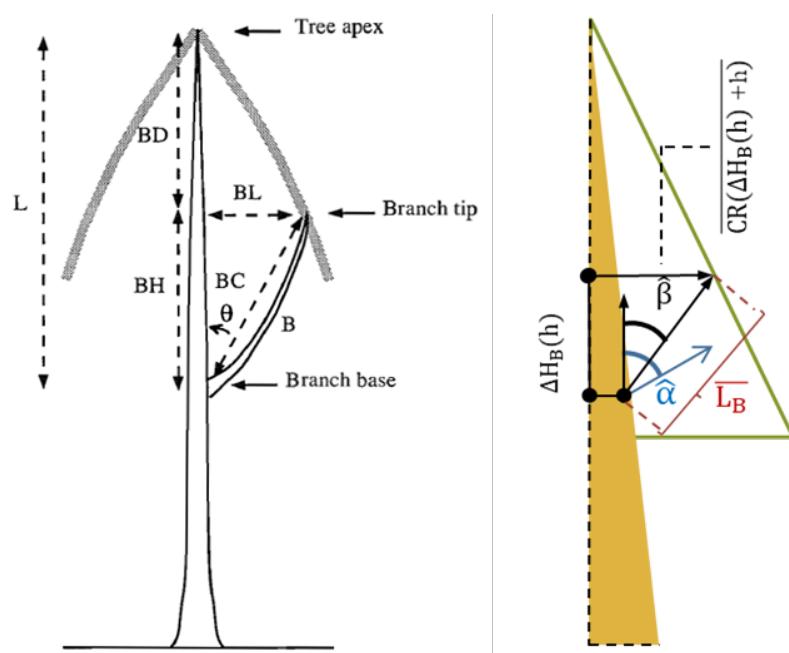
⁶³Ibid.

⁶⁴A. R. Weiskittel (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest », cf. note 16, p. 8.

FIG. 2.7 : Caractéristiques de la ramifications de l'axe A1 produisant les axes A2 BD : distance depuis l'apex de la projection sur la tige de l'extrémité de la branche; BL = $(CR(\Delta H_b(h) + h))$: extension horizontale de la branche; L distance de l'insertion de la branche depuis l'apex; BH = $\Delta H_b(h)$: extension verticale de la branche; BC = (L_b) : corde de la branche; θ = β : angle apparent de la branche, α : l'angle d'insertion de la branche. Adapté de (Cluzeau, Goff, et Ottorini 1994).

à l'ombre). Cette observation justifie de privilégier l'étude du houppier photosynthétique actif selon la position de ces pousses annuelles^{61,62}.

Le modèle de Cluzeau et al.⁶³ (1994) développé sur Frêne se révèle être une approximation pertinente de la géométrie du houppier en modélisant les branches par leur corde. L'orientation des branches est un facteur globalement peu étudié, mais est supposé être une propriété des conditions géographique du peuplement (localisation, altitude, angle moyen des rayons lumineux incidents).⁶⁴ Le volume de houppier photosynthétique actif est l'enveloppe des 5 derniers UC formées par les branches.



2.4 Croissance secondaire : accroissement radial

Dans les arbres, le bois remplit plusieurs fonctions essentielles. Le bois lui permet de croître en hauteur tout en étant capable de supporter son propre poids et de résister aux perturbations mécaniques extérieures telles que le vent. Le bois assure aussi la conduction de l'eau des racines vers les autres organes, parfois sur de très longues distances.⁶⁵ Pourtant, un arbre n'est pas une structure mécanique et hydraulique figée. Il se développe continuellement par création de nouveaux axes, élongation et épaissement des axes existants.

L'augmentation de l'épaisseur des différents axes notamment de la tige est appelée croissance secondaire. La croissance secondaire résulte de l'activité du méristème latéral.⁶⁶ Le méristème latéral, plus souvent appelé cambium, est une couche continue

⁶⁵J. S. Sperry et al. (2008). « Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture : scaling from tissues to trees ». In : *Plant, Cell & Environment* 31.5. 2019-08-06, p. 632-645. doi : 10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x.

⁶⁶Barthélémy et Caraglio (2007). « Plant Architecture », cf. note 6, p. 5.

de quelques cellules d'épaisseur intercalée entre le xylème et le phloème.⁶⁷ Les cellules qui quittent le cambium et se différencient donnent naissance à du xylème sur la face interne du cambium et à du phloème sur sa face externe. Pour cette raison, le cambium est qualifié de bifacial et de vasculaire (car il forme des tissus vasculaires). La conduction de la sève élaborée dans le phloème est réalisée par des cellules vivantes. Ces cellules meurent et sont détruites à mesure que s'en créent de nouvelles. Dans le xylème, en revanche, la conduction repose sur des cellules mortes dont seule a subsisté une paroi extérieure spéciale, très rigide, imperméable et pérenne. Le xylème s'accumule donc, formant ce qu'on appelle du bois, ce qui assure l'épaississement des axes.

La dynamique de l'accroissement radial est un enjeu primordial pour le sylviculteur, car elle conditionne sa productivité sur la partie commerciale de la tige. Or il apparaît que la répartition de l'accroissement le long de la tige est lié à la branchaison. Par ailleurs, les caractéristiques du bois nouvellement formé ne sont pas constantes dans le temps. Un second mécanisme biochimique intervient plus tardivement qui est à l'origine de la diversité chimique disponible dans les extractibles, la duraminisation. Nous allons présenter succinctement ces deux processus essentiels pour la modélisation de la ressource en bois en extractibles.

Relations entre les accroissements de la tige et des branches selon la hauteur :

La modélisation du profil de tige est une composante essentielle pour les décisions du gestionnaire forestier.⁶⁸ Généralement, les modèles obtenus sont des relations allométriques liant le diamètre ou la surface de la section de la tige et une hauteur donnée. Les objectifs sont la simplicité et la fiabilité des relations obtenues.

Plus fondamentalement, plusieurs théories visent à expliquer les processus en jeu dans la répartition de l'accroissement et son intégration formant la forme des arbres. Metzger en 1893⁶⁹ suppose que la géométrie des arbres et principalement de la tige est une stratégie d'optimisation de la résistance mécanique. Dans sa forme initiale, seule la résistance au vent est prise en compte, par la suite le flambement et la torsion sont prises en compte. En réaction la croissance radiale devient localement plus forte, ce qui se traduit par une forme particulière de la tige.⁷⁰ La seconde théorie, énoncée par Pressler en 1864, suppose que l'accroissement radial à une hauteur donnée est proportionnel à la quantité de biomasse foliaire au-dessus de cette hauteur. Plus récemment cette théorie a été redéveloppée par Shinozaki et al.⁷¹ (1964) et où il est supposé que l'existence d'une loi universelle de répartition de la biomasse entre le compartiment foliaire et la tige. Malgré une remise en question de la validité de cette théorie (Lehnebach

⁶⁷F. Hartmann (18 juin 2015). « Modélisation biophysique de l'activité cambiale et de la formation du bois ». Thèse de doct.

⁶⁸Burkhart et Tomé (2012). *Modeling forest trees and stands*, cf. note 10, p. 6.

⁶⁹H. R. Gray (1954). *The form and taper of forest-tree stems*. Institute Paper 32. Imperial Forestry Institute Oxford University. 74 p.

⁷⁰A. Jürgenson et G. Alejandro (18 août 2003). « Linking structural and process-oriented models of plant growth ». In : 2019-08-07.

⁷¹K. Shinozaki et al. (1964). « A Quantitative Analysis of Plant Form-the Pipe Model Theory : I.basic Analyses ». In : *Japanese journal of ecology* 14.3, p. 97-105. doi : [10.18960/seitai.14.3_97](https://doi.org/10.18960/seitai.14.3_97).

⁷²A. Kampe et E. Magel (2013). « New Insights into Heartwood and Heartwood Formation ». In : *Cellular Aspects of Wood Formation*. Sous la dir. de J. Fromm. T. 20. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, p. 71-95. DOI : [10.1007/978-3-642-36491-4_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_3). (Visité le 25/09/2017).

⁷³K. Ioannidis et al. (avr. 2017). « Identification of black pine (*Pinus nigra* Arn.) heartwood as a rich source of bioactive stilbenes by qNMR : Identification of black pine heartwood as a rich stilbene source by qNMR ». In : *Journal of the Science of Food and Agriculture* 97.6, p. 1708-1716. DOI : [10.1002/jsfa.8090](https://doi.org/10.1002/jsfa.8090). (Visité le 06/09/2017).

⁷⁴K. G van Geffen et al. (1^{er} déc. 2010). « The trait contribution to wood decomposition rates of 15 Neotropical tree species ». In : *Ecology* 91, p. 3686-97. DOI : [10.2307/29779551](https://doi.org/10.2307/29779551).

⁷⁵Ibid.

⁷⁶N. Amusant et al. (oct. 2014). « Diversity of decay resistance strategies of durable tropical woods species : *Bocoa prouacensis* Aublet, *Vouacapoua americana* Aublet, *Inga alba* (Sw.) Wild ». In : *International Biodeterioration & Biodegradation* 94, p. 103-108. DOI : [10.1016/j.ibiod.2014.06.012](https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.06.012). (Visité le 30/08/2017).

⁷⁷S. Mounguengui et al. (8 sept. 2015). « Total phenolic and lignin contents, phytochemical screening, antioxidant and fungal inhibition properties of the heartwood extractives of ten Congo Basin tree species ». In : *Annals of Forest Science* 73.2, p. 287-296. DOI : [10.1007/s13595-015-0514-5](https://doi.org/10.1007/s13595-015-0514-5). (Visité le 03/11/2016).

⁷⁸J. Bossu et al. (23 mar. 2016). « New Insights on Wood Dimensional Stability Influenced by Secondary Metabolites : The Case of a Fast-Growing Tropical Species *Bagassa guiana* Aubl. ». In : *PLOS ONE* 11.3. Sous la dir. de W. Batchelor, e0150777. DOI : [10.1371/journal.pone.0150777](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150777). (Visité le 30/08/2017).

⁷⁹R. Lehnebach et al. (2017). « Heartwood/sapwood profile and the tradeoff between trunk and crown increment in a natural forest : the case study of a tropical tree (*Dicorynia guianensis* Ams., Fabaceae) ». In : *Trees* 31.1, p. 199-214. DOI : [10.1007/s00468-016-1473-7](https://doi.org/10.1007/s00468-016-1473-7).

⁸⁰D. Stien (10 nov. 2011). « Extraits de bois durables amazoniens, leur procédé d'obtention, et leur utilisation comme agent biocide ». Brev. WO2011138570A1.

⁸¹M. Falkowski et al. (31 mar. 2016). « Propriétés insecticides d'un extrait de *sextonia rubra*, et de ses constituants ». Brev. WO2016046489 A1. C. N. de la Recherche Scientifique.

⁸²Kebbi-benkeder et al. (2017). « Knot extractives », cf. note ¹³, p. 2.

et al. 2018), elle constitue une base analytique de choix pour l'étude des relations entre la branchaison et la dynamique d'accroissement de la tige. On peut citer Garcia (2015) qui a proposé une approche basée sur une fonction de liaison qui généralise la loi de Pressler en relaxant l'hypothèse de proportionnalité.

Acquisition des propriétés chimiques des bois en lien avec la croissance radiale :

En tant que matière première, le bois est utilisé comme énergie renouvelable et contribue à la production de nombreux produits. Cependant, la chimie du bois a récemment démontré l'existence d'une variété de molécules d'intérêts économiques, produites à l'issue de la duraminisation, c'est-à-dire lors de la transformation de l'aubier en bois de cœur^{72,73}. À l'échelle des écosystèmes forestiers, les arbres entretiennent des interactions biotiques et abiotiques avec leur environnement durant leur vie et leur décomposition, ce qui contribue fortement à la structuration écologique de leur environnement.⁷⁴ L'écologie chimique des arbres vivants est encore mal connue, mais se traduit par une large déclinaison de stratégies et de traits de vie. Morts, ils constituent un apport de carbone aux communautés d'organismes lignivores et décomposeurs. Enfin, le bois constitue un réservoir de carbone à court et moyen terme, un service écosystémique qui rend déterminant le rôle des forêts dans le cycle du carbone.

Les différents services assurés par le bois sont principalement déterminés par une propriété émergente du bois : sa « durabilité naturelle » vis-à-vis des agents biologiques de dégradation. En effet, cette propriété résulte de l'anatomie des tissus, mais aussi de leur composition chimique (principalement de celle des extractibles). Une meilleure compréhension de la diversité chimique sous-jacente à cette durabilité permettrait une meilleure valorisation des bois avec des molécules à haute valeur ajoutée. De même, une meilleure connaissance de la cinétique de dégradation des bois en fonction de leur durabilité permettrait d'estimer le temps de résidence du carbone dans le compartiment « forêt » et de développer une meilleure compréhension des arbres-environnement.

À la différence de certaines propriétés du bois connues comme la densité, la durabilité naturelle reste un sujet méconnu aux résultats contradictoires⁷⁵ du fait de la pluralité des déterminismes la régissant^{76,77,78,79}. La durabilité naturelle est donc à l'origine d'innovations technologiques importantes^{80,81}.

Les premiers résultats obtenus sur sapin pectiné⁸² laissent à penser que la duraminisation de l'arbre serait sous contrôle sylvicole, particulièrement en ce qui concerne les nœuds. Dans ce contexte, nous avons postulé qu'un comportement analogue serait probable chez une espèce voisine, le sapin de Douglas.

2.5 Acquisition des propriétés géométriques et chimiques des nœuds : structures issues de la croissance primaire et secondaire

La nodosité est l'ensemble des nœuds de tout ou partie d'un tronc. Le nœud correspond à la jonction entre une branche et l'axe qui la porte. Il est constitué par l'emboîtement des cernes d'accroissement radial du tronc et des cernes d'accroissement de la branche. Vers le haut et le bas de la branche se trouvent dessinées dans un plan longitudinal-radial (passant par la moelle du tronc et la moelle de la branche) de larges courbes correspondant aux limites de ces cernes qui se rejoignent avec une forte diminution de leur largeur entre le tronc et la branche. Cette diminution est d'autant plus forte que la branche est passée dans une phase de croissance ralentie : Lorsque la branche meurt, la jonction des cernes cesse et les cernes du tronc viennent englober la branche, perpendiculairement à l'axe de celle-ci. Vers la moelle de l'axe porteur, la branche dessine un tronc de cône, pointé sur la position du bourgeon latéral qui lui a donné naissance. Vers l'écorce du tronc, la branche présente un bourrelet d'insertion. Sans entrer dans des considérations de méthode de mesure des noeuds, se posent des questions sur la délimitation des nœuds vers le haut et le bas (où s'arrête le nœud et où commence le bois du tronc ?) et vers l'écorce (le bourrelet fait-il partie du nœud ou de la branche ?). Ces considérations apparemment de détail sont à rapprocher des zones de forte densité (pour les résineux) et/ou de fortes concentrations en composés chimiques extractibles et également à rapprocher de ce que les industries du bois, qui mettent de côté les noeuds, arrivent à isoler par leurs techniques de tri.

La principale difficulté liée à l'étude des nœuds réside dans l'obtention des données internes. On distingue les méthodes dites « destructives », consistant à découper manuellement précisément le noeud. Harless et al.⁸³ (1991) ont découpé leurs billons en rondelles sur lesquelles ils ont détourné les défauts afin de simuler des sciages tenant compte de la position de ces derniers. Lemieux et al.⁸⁴ (1997) ont utilisé des déroulages pour caractériser les nœuds dans des billons d'épicéa commun. La répartition des nœuds et de l'aubier/duramen ont été analysés dans des billons de pin maritime (*Pinus pinaster*) à partir de l'analyse de la surface de planches.⁸⁵ Après mesure des nœuds, obtient alors un ensemble de paramètres (angles, statut...) qui les décrivent^{86 87}. Ces méthodes sont coûteuses et présentent le principal inconvénient est le nombre limité de noeuds que l'on peut décrire par verticille, de nombreux nœuds étant très proches l'un de l'autre.

Il existe d'autres méthodes qualifiées de non destructives. Elles sont de plus en plus utilisées, car elles sont beaucoup plus

⁸³T. Harless et al. (1991). « Methodology for locating defects within hardwood logs and determining their impact on lumber-value yield ». In : *Forest Products Journal* 41(4) :25-30. 00064. (Visité le 11/09/2019).

⁸⁴H. Lemieux et al. (fév. 1997b). « Shape and distribution of knots in a sample of *picea abies* logs ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.1. 00000, p. 50-56. DOI : [10.1080/02827589709355383](https://doi.org/10.1080/02827589709355383). (Visité le 11/09/2019).

⁸⁵I. Pinto et al. (2003). « Analysis of log shape and internal knots in twenty Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems based on visual scanning and computer aided reconstruction ». In : *Annals of Forest Science* 60.2. 2019-02-15, p. 137-144. DOI : [10.1051/forest:2003006](https://doi.org/10.1051/forest:2003006).

⁸⁶L. Björklund (nov. 1997). « The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.4. 2019-02-15, p. 403-412. DOI : [10.1080/02827589709355429](https://doi.org/10.1080/02827589709355429).

⁸⁷G. Trincado et H. E. Burkhart (3 nov. 2008). « A Model of Knot Shape and Volume in Loblolly Pine Trees ». In : *Wood and Fiber Science* 40.4. 2019-02-15, p. 634-646.

⁸⁸L. Moberg (juin 2001). « Models of internal knot properties for *Picea abies* ». In : *Forest Ecology and Management* 147.2. 00046, p. 123-138. DOI : [10.1016/S0378-1127\(00\)00471-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00471-0). (Visité le 11/09/2019).

⁸⁹M. Samson (1^{er} sept. 1993). « Modelling of knots in logs ». In : *Wood Science and Technology* 27.6, p. 429-437. DOI : [10.1007/BF00193865](https://doi.org/10.1007/BF00193865).

⁹⁰C. Hu et al. (sept. 2011). « Automatic detection of sound knots and loose knots on sugi using gray level co-occurrence matrix parameters ». In : *Annals of Forest Science* 68.6. 2019-02-15, p. 1077-1083. DOI : [10.1007/s13595-011-0123-x](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0123-x).

⁹¹Duchateau et al. (2013). « Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes », cf. note 18, p. 8.

⁹²F. Colin et al. (oct. 2010). « Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography : biological bases, preliminary results and perspectives ». In : *Trees* 24.5. 2019-02-22, p. 953-967. DOI : [10.1007/s00468-010-0466-1](https://doi.org/10.1007/s00468-010-0466-1).

⁹³E. Johansson et al. (août 2013). « Automated knot detection for high speed computed tomography on *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. using ellipse fitting in concentric surfaces ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 96. 2019-05-05, p. 238-245. DOI : [10.1016/j.compag.2013.06.003](https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.003).

⁹⁴Krähenbühl et al. (2014). « Knot segmentation in 3D CT images of wet wood », cf. note 15, p. 2.

⁹⁵B. L. Longo et al. (2 avr. 2019). « Validation of a CT knot detection algorithm on fresh Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) logs ». In : *Annals of Forest Science* 76.2. 2019-04-18, p. 28. DOI : [10.1007/s13595-019-0812-4](https://doi.org/10.1007/s13595-019-0812-4).

⁹⁶D. Richards et al. (1980). *Lumber values from computerized simulation of hardwood log sawing*. FPL-RP-356. 00031. Madison, WI : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. DOI : [10.2737/FPL-RP-356](https://doi.org/10.2737/FPL-RP-356). (Visité le 11/09/2019).

⁹⁷J.-M. Leban et G. Duchanois (1^{er} jan. 1990). « SIMQUA : un logiciel de simulation de la qualité du bois ». In : *Annals of Forest Science - ANN FOR SCI* 47. 00021, p. 483-493. DOI : [10.1051/forest:19900506](https://doi.org/10.1051/forest:19900506).

⁹⁸Samson (1993). Cf. note 89.

⁹⁹J. Pietilä (1989). « Shape of Scots pine knots close to the stem pith ». In : *Silva Fennica* 23.4. 00011. DOI : [10.14214/sf.a15549](https://doi.org/10.14214/sf.a15549). (Visité le 11/09/2019).

¹⁰⁰Samson (1993). Cf. note 89.

efficaces, offrent un gain de précision et de temps important et permettent d'observer pratiquement tous les nœuds même proches.⁸⁸ À l'aide de balayeurs optiques qui numérisent la surface de la bille, des scientifiques ont élaboré des modèles reliant la forme externe des billons à leurs caractéristiques internes, de manière à prédire la qualité interne à partir de mesures de la surface externe. Cependant, les modèles actuels ne reflètent pas suffisamment bien la réalité des défauts internes et le processus d'analyse peut être long^{89 90}.

Il existe également d'autres procédés qui en plus de l'information sur la forme externe des billons peuvent accéder directement à leur structure interne.⁹¹ Les principaux sont les tomographies à rayons X ou gamma et l'imagerie par résonance magnétique (IRM). Les améliorations constantes des outils informatiques et des scanners permettent d'affiner de plus en plus cette technique. La tomographie à rayons X est l'une des plus utilisées. Il s'agit d'une méthode permettant d'obtenir des images de coupes d'un objet de façon non destructive. Les images sont reconstruites à partir de l'atténuation de faisceaux de rayons X lancés selon différentes orientations dans un plan de coupe passant au travers du volume étudié. À partir de l'information acquise lors des différentes projections, il est possible de calculer les coefficients d'atténuation de chaque voxel (« *volumetric pixel* ») traversé afin de reconstruire une image de la section. Un des inconvénients de cette méthode, basée sur le repérage des différences de densité du matériau, est que celles-ci doivent être suffisantes. C'est le cas pour les nœuds de résineux, mais beaucoup moins pour certains feuillus. Cette différence de densité est par ailleurs très liée à l'humidité des matériaux.

Une chose est l'acquisition d'images de l'intérieur des troncs, une autre est l'interprétation des images. Cette interprétation peut-être entièrement manuelle⁹² au moyen de plugins spéciaux (*Gourmands* sous ImageJ) ou par des méthodes automatiques en cours de développement^{93,94 95}. C'est au niveau de l'interprétation des images que se pose la question des limites des nœuds au-dessus, en-dessous et vers l'écorce. La modélisation des nœuds (forme, volume, biomasse...) : depuis leur origine sur la moelle du tronc, leur diamètre augmente progressivement avec la distance radiale. Initialement le nœud était représenté comme un cône à axe droit perpendiculaire à la moelle.⁹⁶ Un angle d'inclinaison a été ajouté qui était celui de la branche^{97 98}. L'axe du nœud est en fait rarement rectiligne, mais plutôt courbe^{99,100 101}. Ceci s'explique par le fait que la branche fait au début de sa formation un angle aigu (50°) par rapport à la verticale puis cet angle augmente progressivement avec l'augmentation du volume et de la masse de la branche au cours de sa croissance^{102 103}. Un modèle encore utilisé actuellement est représenté par une juxtaposition continue de 3 zones à savoir un tronc de cône elliptique à axe

défini par une courbe cubique paramétrique de type Hermite, un tronc de cône elliptique à axe droit et une moitié d'ellipsoïde de révolution symbolisant la fermeture d'un nœud mort (Samson et al. 1996). Les équations du modèle ont été modifiées et simplifiées par les travaux de Lemieux et al.^{104 105} Ce modèle permet de s'ajuster aux formes les plus courantes de nœuds présentées dans la littérature. Duchateau et al.¹⁰⁶ ont adopté une approche de modélisation non linéaire basée sur une fonction de Weibull afin de décrire la géométrie de chaque nœud. Des équations distinctes ont été utilisées afin de décrire à la fois l'évolution de la courbure et du diamètre du nœud de la moelle à l'écorce. Cette combinaison de deux équations a permis une représentation exacte de la forme nœud en utilisant seulement cinq paramètres.

Ainsi les modèles utilisés pour décrire la morphologie des nœuds sont généralement basés sur des fonctions polynomiales dont les paramètres sont difficilement interprétables. Ils sont par conséquent difficiles à intégrer dans les simulateurs de croissance en raison de la difficulté à relier les paramètres de la forme des nœuds et les caractéristiques externes des branches et des arbres. À noter qu'à la forme des nœuds, il faut ajouter la répartition de ces nœuds le long du tronc. Relier les caractéristiques des branches, observables à l'extérieur du tronc, est une autre question à laquelle peu de travaux se sont intéressés. Citons le travail remarquable de Duchateau et al.¹⁰⁷ (2013) qui sont parvenus à relier les paramètres du modèle de forme de chacun des nœuds aux caractéristiques externes de la branche et de l'arbre (p. ex. le diamètre de la branche, l'angle d'inclinaison, la position dans la tige, la hauteur et le diamètre de la tige).

Osborne et al.¹⁰⁸ (2016) ont quant à eux adopté une approche de modélisation en extrapolant le développement dans le temps d'un nœud de branche à partir d'une chronoséquence de mesures du diamètre et de l'angle des branches. La courbure de la moelle des nœuds a ensuite été dérivée de cette chronoséquence de l'angle des branches et modélisée en tant que polynôme inverse du premier degré, selon la taille de l'arbre et la position dans le tronc de l'arbre. Comme attendu, la courbure de la moelle des nœuds suit une trajectoire linéaire près du sommet de l'arbre et cette trajectoire devient plus courbée à mesure que l'âge et la profondeur dans le houppier augmentent.

2.6 Assemblage de modèles pour la distribution spatiale de la branchaison-nodosité :

Mäkelä et al.¹⁰⁹ (2010) ont fourni une synthèse des approches disponibles pour la modélisation des relations entre sylviculture et qualité. Il ressort de cette analyse que la complexité de la

¹⁰¹A. L. Shigo (1986). « A new tree biology : facts, photos, and philosophies on trees and their problems and proper care. » In : *A new tree biology : facts, photos, and philosophies on trees and their problems and proper care*. 00305. (Visité le 11/09/2019).

¹⁰²B. Wilson et R. Archer (nov. 2003). « Reaction Wood : Induction and Mechanical Action ». In : *Annual Review of Plant Physiology* 28. 00199, p. 23-43. doi : 10.1146/annurev.pp.28.060177.000323.

¹⁰³S. Du et F. Yamamoto (2007). « An overview of the biology of reaction wood formation ». In : *Journal of Integrative Plant Biology* 49.2. 00121, p. 131-143. doi : 10.1111/j.1672-9072.2007.00333.x.

¹⁰⁴H. Lemieux et al. (1997a). « Shape and distribution of knots in a sample of Picea abies logs ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.1, p. 50-56.

¹⁰⁵H. Lemieux et al. (1^{er} juil. 2001). « Characterization and modeling of knots in black spruce (*Picea mariana*) logs ». In : *Wood and Fiber Science* 33. 00036, p. 465-475.

¹⁰⁶Duchateau et al. (2013). « Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes », cf. note 18, p. 8.

¹⁰⁷Ibid.

¹⁰⁸Osborne et al. (2016). « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography », cf. note 19, p. 9.

¹⁰⁹Mäkelä et al. (2010). « Simulating wood quality in forest management models », cf. note 15, p. 7.

modélisation de la qualité provient de sa définition : la qualité physico-chimique du bois provient de la géométrie dynamique du complexe tige-branchaison et la structure intrinsèquement hiérarchique des processus architecturaux précédemment présentés.

Diversité des méthodes de liaison croissance-branchaison :

Les premières approches dendrométriques se sont attachées à caractériser les distributions des critères de la qualité. Cependant, la forte variabilité de la réponse des arbres à la sylviculture implique la construction de modèles plus flexibles qui reproduisent fidèlement les arbres^a. À partir de là, les approches d'assemblage de modèles peuvent diverger selon l'objectif et la précision attendue :

- l'approche statistique de données empiriques est classiquement utilisée. L'objectif est de prédire la qualité du bois à un ou plusieurs niveaux à l'aide de lois ajustées sur des données empiriques correspondantes. Ces systèmes complexes d'équations peuvent alors être associés à des simulateurs de peuplement sylvicoles et tester des itinéraires sylvicoles. Dans le cas de données décrivant finement les propriétés du bois il est possible de générer des arbres numériques pouvant être utilisé dans des simulateurs de sciages et obtenir un simulateur complet de sylviculture-qualité.
- l'approche structurelle croissance-qualité est un approche qui retrace à différentes échelles les dynamiques de la croissance (houppier, tige, pousse annuelle, branche, nœud) et l'évolution de leur qualité. La logique de cette approche est : si nous pouvons suivre le développement du houppier alors nous pouvons déduire les propriétés des structures influençant la qualité, notamment l'accroissement radiale de la tige, la mortalité et la croissance des branches. Cette approche a été largement été utilisée pour étudier les différents compartiments influençant la qualité (Houppier^b, tige^c, pousse annuelle^d, branche^e et nœud^f).
- l'approche physiologique est une approche qui étude les processus réalisés à l'échelle cellulaire ou d'un organe et leur variation selon l'environnement. Les processus considérés sont d'une part une production de biomasse par la photosynthèse puis d'autre part, son allocation entre les différents compartiments de l'arbre^g.

- l'approche structure-fonction vise à décrire les processus architecturaux à différentes échelles et leur évolution dans un espace tridimensionnel en se basant sur les facteurs environnementaux locaux. Cette approche a permis la simulation réaliste de l'architecture d'arbres et leur réaction à des modifications de leur environnement ^h.

^aMäkelä et al. (2010). « Simulating wood quality in forest management models », cf. note 15, p. 7.

^b(Roeh et Maguire [1997]. « Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir », cf. note 56, p. 18) (1997);(B. L. Gartner et al. [1^{er} mar. 2002]. « Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 32.3. 2019-04-08, p. 439-447. doi : 10.1139/x01-218) (2002);(H. Ishii et McDowell [2002]. « Age-related development of crown structure in coastal Douglas-fir trees », cf. note 59, p. 18) (2002);(Seifert [2003]. « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] », cf. note 10, p. 6) (2003);(H. Mäkinen et S. Hein [juil. 2006]. « Effect of wide spacing on increment and branch properties of young Norway spruce ». In : *European Journal of Forest Research* 125.3. 2019-02-15, p. 239-248. doi : 10.1007/s10342-006-0115-9) (2006);(A. R. Weiskittel [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest », cf. note 16, p. 8) (2007);(Hein et al. [2009]. *Models on branch characteristics of wide-spaced Douglas-fir*, cf. note 38, p. 14) (2009);(H. R. Ishii et al. [15 jan. 2017]. « Crown dynamics and wood production of Douglas-fir trees in an old-growth forest ». In : *Forest Ecology and Management* 384. 2019-03-08, p. 157-168. doi : 10.1016/j.foreco.2016.10.047) (2017);(Krajnc et al. [2019]. « The influence of crown and stem characteristics on timber quality in softwoods », cf. note 16, p. 8) (2019)

^c(O. García [déc. 1995]. « Modelling tree branch and stem development using Pressler's model (aka the pipe model theory) ». Unpublished reports. Unpublished reports. ENGREF) (1995);(Meredieu [1998]. « Croissance et branchaison du pin laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp laricio (Poirier) Maire) », cf. note 16, p. 8) (1998);(K. J. Niklas et B. J. Enquist [mai 2002]. « Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation ». In : *American Journal of Botany* 89.5, p. 812-819. doi : 10.3732/ajb.89.5.812) (2002);(Seifert [2003]. « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] », cf. note 10, p. 6) (2003);(K. J. Niklas et H.-C. Spatz [juin 2006]. « Allometric theory and the mechanical stability of large trees : proof and conjecture ». In : *American Journal of Botany* 93.6, p. 824-828. doi : 10.3732/ajb.93.6.824) (2006);(K. J. Niklas et E. D. Cobb [mai 2008]. « Evidence for "diminishing returns" from the scaling of stem diameter and specific leaf area ». In : *American Journal of Botany* 95.5, p. 549-557. doi : 10.3732/ajb.0800034) (2008);(Hein et al. [2009]. *Models on branch characteristics of wide-spaced Douglas-fir*, cf. note 38, p. 14) (2009);(Burkhart et Tomé [2012]. *Modeling forest trees and stands*, cf. note 10, p. 6) (2012);(O. Garcia [30 mar. 2015]. « Dynamic Modelling of Tree Form ». In : *Mathematical and Computational Forestry & Natural-Resource Sciences (MCFNS)* 7.1. 2019-05-13, 9-15(7));(N. L. Osborne [2015]. « Simulating wood properties in the context of a growth and yield model for planted Douglas-fir ». 2019-02-18. Thèse de doct.) (2015)

^d(A. F. L. Nemec et al. [oct. 2010]. « A Gamma-Poisson model for vertical location and frequency of buds on lodgepole pine (*Pinus contorta*) leaders ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 40.10. 2019-02-18, p. 2049-2058. doi : 10.1139/X10-140) (2010);(E. Beaulieu et al. [1^{er} nov. 2011]. « Modeling jack pine branch characteristics in Eastern Canada ». In : *Forest Ecology and Management* 262.9, p. 1748-1757. doi : 10.1016/j.foreco.2011.06.054) (2011);(F. Courbet et al. [mar. 2012]. « Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) : a model accounting for acrotony ». In : *Annals of Forest Science* 69.2. 2019-02-15, p. 125-138. doi : 10.1007/s13595-011-0156-1);(Nemec et al. [2012]. « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7) (2012)

^e(H. Ishii et al. [2000]. « Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir », cf. note 58, p. 18) (2000);(H. Ishii et al. [sept. 2002]. « The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees II. Basal reiteration from older branch axes ». In : *Canadian Journal of Botany* 80.9. 2019-04-08, p. 916-926. doi : 10.1139/b02-080);(H. Ishii et McDowell [2002]. « Age-related development of crown structure in coastal Douglas-fir trees », cf. note 59, p. 18) (2002);(Seifert [2003]. « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] », cf. note 10, p. 6) (2003)

tive to silvicultural treatment] », cf. note 10, p. 6) (2003) ;(Achim et al. [2006]. « Predicting the branching properties of Sitka spruce grown in Great Britain », cf. note 17, p. 8) (2006) ;(A. Weiskittel et al. [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5) ;(A. R. Weiskittel [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest », cf. note 16, p. 8) (2007) ;(Hein et al. [2009]. *Models on branch characteristics of wide-spaced Douglas-fir*, cf. note 38, p. 14) (2009) ;(V. Kint et al. [15 nov. 2010]. « Modelling self-pruning and branch attributes for young Quercus robur L. and Fagus sylvatica L. trees ». In : *Forest Ecology and Management* 260.11, p. 2023-2034. doi : 10.1016/j.foreco.2010.09.008) ;(Nemec et al. [2010]. « A Gamma-Poisson model for vertical location and frequency of buds on lodgepole pine (*Pinus contorta*) leaders », cf. note d, p. 27) ;(A. R. Weiskittel et al. [2010]. « Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA », cf. note 15, p. 7) (2010) ;(Beaulieu et al. [2011]. « Modeling jack pine branch characteristics in Eastern Canada », cf. note d, p. 27) (2011) ;(Nemec et al. [2012]. « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7) ;(M. Newton et al. [15 fév. 2012]. « Branch diameter and longevity linked to plantation spacing and rectangularity in young Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 266, p. 75-82. doi : 10.1016/j.foreco.2011.11.009) (2012) ;(E. Lowell et al. [22 juil. 2014]. « Effects of Silviculture and Genetics on Branch/Knot Attributes of Coastal Pacific Northwest Douglas-Fir and Implications for Wood Quality—A Synthesis ». In : *Forests* 5.7. 2019-02-15, p. 1717-1736. doi : 10.3390/f5071717) ;(Sattler et al. [2014]. « Branch models for white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) in naturally regenerated stands », cf. note 48, p. 17) (2014) ;(J. C. Grace et al. [déc. 2015]. « The influence of initial and post-thinning stand density on Douglas-fir branch diameter at two sites in New Zealand ». In : *New Zealand Journal of Forestry Science* 45.1. 2019-02-15. doi : 10.1186/s40490-015-0045-8) (2015) ;(Dong et al. [2016]. « Nonlinear mixed-effects branch diameter and length models for natural Dahurian larch (*Larix gmelini*) forest in northeast China », cf. note 17, p. 8) (2016) ;(H. R. Ishii et al. [2017]. « Crown dynamics and wood production of Douglas-fir trees in an old-growth forest », cf. note b, p. 27) (2017)

^f(Björklund [1997]. « The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems », cf. note 86, p. 23) (1997) ;(Trincado et Burkhart [2008]. « A Model of Knot Shape and Volume in Loblolly Pine Trees », cf. note 87, p. 23) (2008) ;(Trincado et Burkhart [2009]. « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note 9, p. 2) (2009) ;(Duchateau et al. [2013]. « Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes », cf. note 18, p. 8) (2013) ;(Lowell et al. [2014]. Cf. note e) (2014) ;(Osborne et al. [2016]. « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography », cf. note 19, p. 9) ;(N. L. Osborne et D. A. Maguire [fév. 2016]. « Modeling knot geometry from branch angles in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 46.2. 2019-02-18, p. 215-224. doi : 10.1139/cjfr-2015-0145) (2016)

^g(Deleuze [1996]. « Pour une dendrométrie fonctionnelle », cf. note 28, p. 9) (1996) ;(1996) ;(A. Mäkelä et al. [mar. 2000]. « Process-based models for forest ecosystem management : current state of the art and challenges for practical implementation ». In : *Tree Physiology* 20.5, p. 289-298) (2000) ;(A. Weiskittel et al. [2007]. « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5) (2007) ;(Kint et al. [2010]. Cf. note e) (2010) ;(A. Dambréville et al. [1^{er} jan. 2015]. « Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages ». In : *Annals of Botany* 115.1, p. 93-105. doi : 10.1093/aob/mcu227) ;(Garcia [2015]. « Dynamic Modelling of Tree Form », cf. note c, p. 27) (2015) ;(Osborne et al. [2016]. « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography », cf. note 19, p. 9) (2016)

^h(Sabatier et Barthélémy [1995]. « Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (*Pinaceae*) », cf. note 35, p. 13) (1995) ;(Bouchon et al. [1997]. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Cf. note 35, p. 13) (1997) ;(P. Heuret [4 jan. 2002]. « Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramifications et de floraison ». 2019-02-18. Thèse de doct. Université Henri Poincaré - Nancy I) (2002) ;(P. Heuret et al. [1^{er} mar. 2003a]. « Analysing Branching Pattern in Plantations of Young Red Oak Trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae) ». In : *Annals of Botany* 91.4, p. 479-492. doi : 10.1093/aob/mcg046) ;(P. Heuret et al. [2003b]. « Approche architecturale pour l'étude des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise ». In : *Revue Forestière Française* [sp], p. 158. doi : 10.4267/2042/5769) (2003) ;(Meredieu et al. [2004]. « The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models », cf. note 35, p. 13) (2004) ;(P.-H. Cournede et al. [10 août 2007]. « Computing Competition for Light in the GREENLAB Model of Plant Growth : A Contribution to the Study of the Effects of Density on Resource Acquisition and Architectural Development ». In : *Annals of Botany* 101.8. 2019-02-15, p. 1207-1219. doi : 10.1093/aob/mcm272) ;(Barthélémy et Caraglio [2007]. « Plant Architecture », cf. note 6, p. 5) (2007) ;(Courbet et al. [2012]. « Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) », cf. note d,

| p. 27) (2012) ;(Millet [2012]. *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7) (2012) ;(De Reffye et al. [2016]. *Architecture et croissance des plantes*, cf. note 35, p. 13) (2016)

Cette diversité d'approches et une littérature riche sur la modélisation de la qualité n'ont que rarement permis de lier la sylviculture et la qualité comme présentée par Mitchell¹¹⁰ (1975) puis par Mario di lucca et al.¹¹¹ (2009), c'est-à-dire à l'aide d'un simulateur de peuplement permettant de suivre l'évolution de la qualité et d'adapter l'itinéraire en conséquence.

La principale limite observée dans la liaison des modèles est la prise en compte et la **propagation des incertitudes** et de la **structure de covariance des paramètres**. En effet, la liaison entre deux modèles repose implicitement sur la formule des probabilités composées. Or l'ensemble des informations sur la covariance des paramètres et la structure des contraintes ne sont jusque-là pas exploitées dans l'inférence.

Dans le cas d'un modèle hiérarchique complexe comme la liaison entre la croissance et la qualité, l'indépendance des modèles, et des études, ne cause-t-elle pas une perte d'informations ?

Cette information sur les lois conditionnelles et les contraintes liées aux allométries globales ne pourraient-elles pas limiter l'inconsistance des résultats lors de modélisation ?

Modélisation hiérarchique bayésienne :

L'assemblage de modèles peut être traduit comme cela est réalisé dans le cadre d'une modélisation hiérarchique bayésienne. Dans ce cadre l'inférence est basée sur le théorème de Bayes :

$$\underbrace{\mathbb{P}(\theta|y)}_{\text{posterior}} = \frac{\underbrace{\widehat{\mathbb{P}(y|\theta)}}_{\text{vraisemblance}} \times \underbrace{\widetilde{\mathbb{P}(\theta)}}_{\text{prior}}}{\underbrace{\mathbb{P}(y)}_{\text{vraisemblance marginale}}}$$

Les paramètres θ ne sont pas considérés comme des valeurs fixes dont on cherche à estimer la « vraie » valeur, mais comme des variables aléatoires $\mathbb{P}(\theta)$. On estime le posterior, c'est-à-dire la distribution des valeurs prises par le paramètre $\mathbb{P}(\theta|y)$, en mettant à jour une information a priori, ou *prior*, avec des données observées. Les liens des paramètres entre eux sont explicitement pris en compte.

Avantage méthodologique de l'approche bayésienne :

Ce cadre méthodologique présente plusieurs avantages pour l'inférence des modèles développés dans les études en écologie¹¹² et plus spécifiquement pour cette étude :

¹¹⁰Mitchell (1975). « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir », cf. note 5, p. 5.

¹¹¹C. Mario di lucca et al. (18 oct. 2009). « TASS III : A new generation growth and yield prediction model for complex stands in British Columbia ». In : XIII World Forestry Congress. Buenos Aires - Argentina.

¹¹²C. Piponiot-Laroche (7 déc. 2018). « Quel futur pour les forêts en Amazonie ? Du bilan Carbone de l'exploitation forestière à la recherche de compromis entre services écosystémiques (bois d'œuvre, biodiversité et carbone) ». Thèse de doct. (Visité le 10/08/2019).

D'abord la définition du prior permet la prise en compte d'informations qui ne sont pas strictement contenues dans les données (dires d'expert). Cela permet, par exemple, d'intégrer des contraintes physiques sur des paramètres en restreignant l'intervalle des valeurs prises par le *prior*; ou encore d'expliciter une connaissance issue de l'expertise et indépendante des données.

De plus, les paramètres des modèles sont souvent des entités complexes qui dépendent d'autres phénomènes, ce qui peut être explicité dans la structure hiérarchique. L'estimation dans un cadre bayésien permet de prendre en compte simplement la structure de covariance entre les paramètres du modèle, sans avoir à faire des hypothèses sur les lois sous-jacentes.

Enfin, la propagation des incertitudes se fait facilement entre les différents niveaux d'un modèle : il suffit d'échantillonner les posteriors et de calculer les résultats obtenus. En répétant l'opération un nombre suffisant de fois (suffisant pour stabiliser la variance des résultats) on obtient l'incertitude sur les résultats finaux du modèle.

Algorithme d'inférence :

L'inférence peut être réalisée à l'aide différents algorithmes qui visent à parcourir l'espace des paramètres afin de maximiser la crédibilité du posterior. Les algorithmes de chaînes de Markov par Monte-Carlo génèrent des chaînes de valeurs de paramètres grâce à des processus sans mémoire (chaîne de Markov) et des règles de transition d'un pas de la chaîne à l'autre. Lorsque la chaîne se stabilise (on dit qu'elle converge), les valeurs ainsi échantillonées doivent être représentatives du posterior des paramètres.¹¹³ Pour plus de détail sur l'algorithme Monte-Carlo hamiltonien, voir l'annexe III 6.

¹¹³Piponiot-Laroche (2018). « Quel futur pour les forêts en Amazonie? », cf. note 112, p. 29.

2.7 Conclusion de la revue de littérature :

Dans cette revue de la littérature, nous avons pu voir de manière détaillée les processus architecturaux structurant les propriétés des bois définissant la qualité. Fondamentalement, les relations entre les différents compartiments de l'arbre sont hiérarchisées entre différents niveaux architecturaux emboîtés qui évoluent ensemble lors la croissance primaire et secondaire.

La distinction des axes et la mise en place de l'unité architecturale sont un point crucial de la modélisation de la qualité du bois au travers de ses noeuds. La compréhension fine du processus botanique de ramification permet de sélectionner des objets d'études pertinents.

Malheureusement, toute la nomenclature que nous avons présentée, bien que proche des phénomènes biologiques, n'est pas couramment utilisée. Les études statistiques effectuées pour ob-

tenir des relations allométriques se fondent plutôt sur des unités de mesure classiques (étude de la branchaison sur l'ensemble de la tige et non à l'échelle de la PA ou de l'UC, exclusion des branches interverticillaires). De plus la question du polycyclisme est généralement mise de côté, car trop coûteuse en mesure de comptage de cernes et difficilement modélisable.

Par conséquent, afin de combler ces lacunes, nous nous focaliserons sur l'étude de la branchaison à l'échelle des descripteurs de la tige et surtout sur ceux de la PA et UC et des branches au sein de ces unités. La nodosité, objet de notre étude, disposant de fortes teneurs en extractibles, constitue le critère essentiel de la qualité, et par conséquent, de la valeur économique du bois.

Les principaux obstacles à sa modélisation sont :

- la complexité des processus concourant à la formation de la nodosité ;
- la difficulté d'acquisition de données sur la branchaison et a fortiori sur la nodosité en elle-même ;
- la difficulté pour construire un assemblage de modèles tenant compte des multiples relations visibles à l'échelle de l'arbre et de la propagation des incertitudes.

Objectifs de l'étude menée :

Nous avons mentionné plus haut l'objectif général du projet. Cet objectif général ne peut être atteint sans tester l'intérêt de l'approche bayésienne sur une partie des modèles de la Figure 2 I (2.1). Dans le cadre de ce travail de M2 notre objectif particulier a été donc d'obtenir différents modules du modèle de croissance-branchaison dans le cadre d'une liaison de modèles par inférence bayésienne.

Approche réalisée : à l'aide d'une base de données homogénéisées issue de 5 études indépendantes aux États-Unis, en Allemagne, en Belgique et en France, nous proposons une approche hybride de type structurelle croissance-branchaison-nodosité. Ces données sont complétées par des images de scanner à rayon X analysées manuellement et par un algorithme automatique de quantification de la nodosité développé lors de cette étude. Un modèle hiérarchique hybride basé sur une décomposition des processus architecturaux a été utilisé pour analyser la croissance en hauteur, la formation de la branchaison et son évolution.

En conséquence trois niveaux ont été considérés comme des unités de la modélisation : l'arbre et son houppier, la pousse annuelle et la branche. En vue d'une simulation à l'aide d'un simulateur de croissance de peuplement basé sur la loi de Pressler

(modèle SimCoP¹¹⁴), la démarche de modélisation est fondée sur la dynamique du houppier avec en entrée l'accroissement annuel en hauteur et la géométrie du houppier selon le voisinage. Chaque nouvelle saison de végétation, une pousse annuelle se forme sur laquelle est positionné un nombre de branches. Pour les branches déjà formées dans les saisons précédentes, les processus d'inclinaison, d'allongement, de croissance en diamètre, de mortalité sont estimés par des modèles stochastiques. L'évolution de la mortalité sur un pas de deux ans est aussi estimée.

La liaison des modèles a été réalisée dans un cadre hiérarchique bayésien pour améliorer la prédiction avec une propagation des incertitudes facilitée (rééchantillonnage dans le posterior), et une prise en compte indirecte de la structure de covariance des paramètres.

Enfin un dernier travail de recherches de relations statistiques à l'échelle de l'arbre a été effectué afin de fournir pour l'assemblage complet des différents modèles, des contraintes pour l'inférence des modèles de branchaisons (vérification des propriétés émergentes).

CHAPITRE 3

Matériels et méthodes

3.1 Données d'inventaire :

Notre étude utilise des données provenant de quatre projets indépendants :

- Projet Forest-Germany (partie du projet « *EEC Forest project : Silvicultural control and non-destructive assessment of plantation grown spruces and Douglas-fir* » - Allemagne) ;
- Projet SPW (impact du dynamisme de la croissance sur les caractéristiques de la ressource en Douglas – Belgique) ;
- Projet ModelFor (Modélisation Forestière couplant croissance — qualité — cycle biogéochimique – France) ;
- Projet US-Oregon (données fournies par Aaron Weiskittel) ;
- Projet SimCoP (Simulateur et sylviculture du Douglas - France) ;
- Projet FCBA (Projet européen FastForest : « Évaluation des itinéraires forestiers en termes de qualité pour le Douglas »).

L'homogénéisation des données a été réalisée selon 8 échelles (voir annexe IV 6) et sur les variables d'intérêts (indiquées dans la description des modèles ci-dessous) en reprenant les matériels et méthodes initiaux et suppression des données aberrantes.

Les données de nodosité proviennent du traitement des données des images de tomographie à rayon X de billons de bois.

3.2 Développement de la méthode de détourage automatique :

Imagerie par tomographie à rayon X :

Les images à analyser proviennent d'un scanner tomographique à rayon X (*Bright-Speed Excel*, *GE Healthcare*). Des piles d'images de 512×512 pixels ont été obtenues. L'épaisseur et l'intervalle entre deux images a été de 1,25 mm. La largeur du pixel est comprise entre 0,4 et 0,8 mm/pixel selon le diamètre du billon.

Détection manuelle et mesure des nœuds :

¹Colin et al. (2010). « Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography », cf. note 92, p. 24.

²C. A. Schneider et al. (juil. 2012). « NIH Image to ImageJ : 25 years of image analysis ». In : *Nature Methods* 9.7, p. 671-675.

Algorithme de segmentation automatique de nœud :

La segmentation de la pile d'images a été réalisée à l'aide du plug-in TWS qui utilise des algorithmes de machine learning pour classifier pixel à pixel des images Rouge-Vert-Bleu (RGB) ou en niveaux de gris en différentes classes définies par l'utilisateur³. Les classes (ici différents compartiments comme le bois, les nœuds, l'écorce et les branches) sont définies par des jeux de pixels (images 2D) ou de voxels (images 3D) qui partagent des caractéristiques visuelles communes (ex : la couleur). Avant la segmentation de l'image, l'utilisateur doit entraîner le classificateur sur des jeux de pixels / voxels d'entraînement (*Set of Training pixels / voxels – STP*) sur les différentes régions d'intérêt qui constituent les classes. Au moins un STP est nécessaire pour la définition de deux classes. Nous recommandons une sélection experte « à main levée » afin de couvrir la diversité des caractéristiques de la classe détournée. Cette sélection vise seulement les zones où l'attribution des pixels à une classe est certaine. Les zones de transition sont à ignorer dans le processus d'entraînement. Nous recommandons au moins 10 images à détourer pour définir les classes.

Après que l'utilisateur ait constitué les STPs pour les différentes classes, il doit choisir les variables d'entraînement (c'est-à-dire, les filtres appliqués à l'image pour aider la segmentation) et l'algorithme parmi ceux disponibles dans le plugin. Dans notre cas, deux types de filtres ont été sélectionnés, des filtres de textures et des filtres de structures. Les filtres de texture sont des filtres qui mesurent autour d'un pixel / voxel une métrique liée

³I. Arganda-Carreras et al. (1^{er} août 2017). « Trainable Weka Segmentation : a machine learning tool for microscopy pixel classification ». In : *Bioinformatics* 33.15. Sous la dir. de R. Murphy. 2019-08-07, p. 2424-2426. DOI : [10.1093/bioinformatics/btx180](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx180).

à l'intensité de la couleur dans la zone (cercle de rayon sigma). Les filtres de texture que nous avons choisis sont la moyenne et la variance dans un rayon de 8 voxels. Les filtres de structure sont des filtres qui mesurent les variations locales d'intensité dans un cercle de rayon sigma. Les métriques de structure que nous avons choisies sont la dérivée première et la différence de gaussien (qui est une approximation du Laplacien de gaussien) utilisé pour la détection de ruptures d 'intensité assez bruitée.

La segmentation de l'image est effectuée par l'algorithme FastRandomForest, une implémentation parallélisée de la technique de classification RandomForest.⁴ La technique RandomForest est une technique de classification de machine learning basée sur un ensemble d'arbres de décision qui classe les données (les pixels / voxels de l'image) définies par l'utilisateur à l'aide des variables d'entraînement dans les classes des différents STPs. Les arbres de décisions sont construits selon trois étapes : 1) un ensemble d'apprentissages est formé d'une part d'une sélection aléatoire de STPs (boostrapping) et d'une sélection aléatoire de variables d'apprentissage ; 2) l'entraînement de chaque arbre est fait sur un ensemble d'apprentissage ; 3) la prédiction de la classe est faite par l'attribution majoritaire d'une classe par les arbres préalablement entraînés (200 arbres dans notre étude). La mesure de la fiabilité de l'estimation est faite à l'aide de la mesure du pourcentage de fausses attributions sur les STPs et une appréciation visuelle des zones classées en les superposant avec les images d'origines.

Un même classificateur peut être appliqué sur différentes piles d'images tant que les conditions d'humidité et donc de densité apparente au scanner sont du même ordre. Il apparaît que la définition de noeud à l'aide de la densité n'est pas assez précise pour éliminer tout bruit dans la classification. La mesure de volume de la nodosité à différents niveaux de certitude de classification par l'algorithme est menée selon la méthode suivante : 1) application d'un filtre gaussien ($\sigma=0.5$ voxel) pour lisser les variations de probabilité d'attribution à la classe noeud ; 2) seuillage à niveau θ de probabilité d'attribution à la classe noeud ($P(V(x,y,z) = No) > \theta$) ; 3) Estimation du volume noeud des structures connectées par le plug-in 3D object counter⁵ ; 4) filtrage des structures isolées dû au bruit dans la classification ($V < 3500mm^3$). Les volumes obtenus sont sommés à l'échelle du billon puis de l'arbre.

⁴L. Breiman (1^{er} oct. 2001). « Random Forests ». In : *Machine Learning* 45.1. 2019-08-07, p. 5-32. DOI : [10.1023/A:1010933404324](https://doi.org/10.1023/A:1010933404324).

⁵S. Bolte et F. P. Cordelières (2006). « A guided tour into subcellular colocalization analysis in light microscopy ». In : *Journal of Microscopy* 224.3, p. 213-232. DOI : [10.1111/j.1365-2818.2006.01706.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.2006.01706.x).

Validation statistique :

Les billons analysés manuellement et automatiquement ont été comparés sur la base des volumes cumulés par billons. Le choix du niveau θ minimisant la variance permet d'avoir une estimation fiable du biais systématique entre les deux techniques et la variabilité imputable à une instabilité du détourage expert ou

à une fausse attribution faite par l'algorithme.

3.3 Développement de l'assemblage des modèles croissance-branchaison :

Module de croissance en hauteur-pousse annuelle :

Comme vu dans la partie correspondante, la croissance en hauteur peut être modélisée à l'aide d'une fonction sigmoïdale. La fonction de croissance bêta⁶ vérifie des propriétés en lien avec des observations empiriques : en tant que fonction sigmoïdale jusque T_e (âge de maturité) puis décroît ; la hauteur maximale est facilement accessible par le paramètre de vigueur V_i . On suppose que les erreurs sont proportionnelles à la croissance ce qui permet ensuite de propager cette erreur dans l'estimation de la longueur des pousses annuelles par la dérivée de la fonction.

Le modèle utilisé est le suivant :

$$\begin{aligned} \ln(H_{(i,j)}) &\sim \text{Log}\mathcal{N}(\ln(\text{BetaG}(t, V_i, T_m, T_e)), \epsilon_{i,j}^2) \\ \text{BetaG}(t, V_i, T_m, T_e) &= V_i \left(1 + \frac{T_e - t}{T_e - T_m}\right) \left(\frac{t}{T_e}\right)^{\frac{T_e}{T_e - T_m}} \\ \frac{\partial \text{beta}}{\partial t} &= V_i (2T_e - T_m) \frac{\left(\frac{t}{T_e}\right)^{\frac{T_e}{T_e - T_m}}}{t - (T_e - T_m)^2} \quad (3.1) \end{aligned}$$

Avec, $H_{(i,j)}$, la hauteur de la rondelle j de l'individu i , t l'âge de l'arbre i depuis la graine, V_i la vigueur de l'individu i correspondant à la hauteur maximale estimée, T_e l'âge où la hauteur atteint son maximum et T_m l'âge d'inflexion de la croissance.

Module statique de branchaison de la pousse annuelle de la tige :

Intensité de branchaison verticillaire : modèle gamma-poisson :

Chez le sapin de Douglas, les branches apparaissent soit en pseudo-verticilles, soit de manière isolée et sont qualifiées respectivement de verticillaires ou d'interverticillaires. Le nombre de branches verticillaires formées par saison de végétation est fortement liée à la longueur de la pousse annuelle. Cependant on observe que cette intensité de branchaison, qui peut être perçue comme un processus de poisson, est très dispersé. Comme l'ont proposé Nemec et al.⁷ (2010) un mélange de type gamma-poisson permet de modéliser un phénomène à intensité inhomogène. La construction du modèle a été de définir la moyenne de la loi gamma comme fonction de la longueur de la pousse annuelle, ensuite

⁷Nemec et al. (2010). « A Gamma-Poisson model for vertical location and frequency of buds on lodgepole pine (*Pinus contorta*) leaders », cf. note ⁶, p. 27.

le paramètre d'intensité a été supposé indépendant de la longueur de la pousse.

On obtient le modèle suivant :

$$N_{Br,W,i} \sim \mathcal{P}(\ln(\lambda_i)),$$

$$\lambda_i \sim \Gamma(\text{forme} : \beta, \text{ intensité} : \frac{\beta}{\ln(L_{BrW,i}) \times \alpha}) \quad (3.2)$$

Avec λ_i l'intensité de branchaison verticillaire de la pousse annuelle i , $\frac{\beta}{\ln(L_{BrW,i}) \times \alpha}$ le paramètre d'intensité et $L_{W,i}$ longueur de la pousse annuelle i (en cm).

Proportion de branches interverticillaires : modèle binomial négatif

Le nombre de branches interverticillaires formées par saison de végétation est lié, à l'échelle de la pousse annuelle, au nombre de branches verticillaires.⁸ On suppose que sur une pousse annuelle, la proportion de branches verticillaires est constante lors de la formation à l'apex. Par le phénomène d'autoéclaircie intra-individuelle, cette proportion croît avec la distance dans le houppier à partir de l'apex du fait de la mortalité des branches interverticillaires. Un modèle basé sur une loi binomiale négative modélise le tirage de N_{BrIW} branches interverticillaires obtenues N_{BrIW} avant l'obtention de N_{BrW} branche verticillaire sachant \mathbb{P}_W la probabilité d'obtention d'une branche verticillaire.

⁸Nemec et al. (2012). « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia », cf. note 15, p. 7.

$$N_{Br,IW,i} \sim negBin(N_{Br,W,i}, \mathbb{P}_{W,i}),$$

$$\mathbb{P}_{W,i} = \frac{1}{1 + e^{\beta_0} \times (\%DINC)^{\beta_1}} \quad (3.3)$$

avec $\%DINC$ la distance relative dans le houppier depuis l'apex définie telle que :

$$\%DINC(h_i) = \frac{H_{Tot,i} - h_i}{H_{Tot,i} - H_{1^{er}Br_{vert,i}}}$$

Modèle lié d'intensité de branchaison :

Les modèles précédents proposent une liaison séquentielle du nombre $N_{Br,W}$ de branches verticillaires selon une intensité λ_i qui est fonction de la longueur de la pousse annuelle puis du nombre $N_{Br,W}$ de branches interverticillaires résiduelles selon la position dans le houppier depuis l'apex. Or on peut supposer que la formation du nombre de branches interverticillaires n'est non pas liée à la réalisation d'un nombre de branches verticillaires,

mais au nombre moyen attendu pour une longueur de pousse annuelle donnée. Ainsi la liaison n'est plus séquentielle avec la réalisation du nombre de branches verticillaires, mais simultanée en estimant l'intensité de branchaison verticillaire et interverticillaire par l'intermédiaire du nombre de branche verticillaire espéré $\mathbb{E}(N_{Br,W}) = e^{\lambda_i}$.

$$\begin{aligned} N_{Br,W,i} &\sim \mathcal{P}(\lambda_i), \lambda_i \sim \Gamma\left(\frac{(L_{BrW,i})^\alpha}{\beta}, \beta\right) \\ N_{Br,IW,i} &\sim negBin(N_{Br,W,i}, \mathbb{P}_{W,i}), \\ \mathbb{P}_{W,i} &= \frac{1}{1 + e^{\beta_0} \times (\%DINC)^{\beta_1}} \quad (3.4) \end{aligned}$$

Avec λ_i l'intensité de branchaison verticillaire de la pousse annuelle i , β le paramètre de forme et $L_{W,i}$ la longueur de la pousse annuelle i (en cm), avec $\%DINC$ la distance relative dans le houppier depuis l'apex.

Positionnement relatif des branches sur la pousse annuelle : modèle bêta

La localisation des branches verticillaires est directement liée aux propriétés des unités de croissances composant la pousse annuelle. Or, le nombre d'UC et leur longueur résulte du phénomène de polycyclisme. Par conséquent, nous proposons, comme première approche, de tester un modèle de positionnement relatif des branches selon leur type sans tenir compte du polycyclisme.

$$\begin{aligned} (\%LONG_{PA,i}) &\sim Beta(\alpha_i, \beta_i) \\ \alpha_i &= \mathbb{I}_W(i) \times \alpha_W + \mathbb{I}_{IW}(i) \times \alpha_{IW} \quad (3.5) \end{aligned}$$

Avec $\mathbb{I}_X(i)$ la fonction indicatrice du type X de branche pour la branche i .

Module statique et dynamique de la mortalité des branches :

Modèle statique de mortalité : modèle logistique

L'état de mortalité d'une branche sur la tige est principalement lié à la compétition inter-individuelle qui peut être estimée par une hauteur de base de houppier au sens de hauteur de fermeture complète du couvert du houppier.⁹ Cette mesure est généralement prise indirectement par la mesure du verticille le plus bas ayant $\frac{3}{4}$ de ses branches vivantes. On suppose que la hauteur où la mortalité des branches verticillaires apparaît est bien la hauteur de contact des houppiers et d'absorption minimale (longueur de branche fixe par l'abrasion avec les voisins et mortalité

⁹A. Weiskittel et al. (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5.

des axes A3 et A4, car leur durée de vie est limitée). De plus la compétition entre branches à l'intérieur d'un verticille est prise en compte par le ratio du diamètre sur le diamètre maximal d des branches du verticille ainsi que par l'inverse du diamètre de la branche. On pose que les branches les plus fines ($Diam_{i,j} \approx 1\text{cm}$) ont plus de chance de mourir si elles ne sont pas trop désavantagées vis-à-vis des branches concurrentes. Cet effet est accentué si la vigueur des branches au sein du PA est très déséquilibrée ($\%Diam_{PA,i,j} \ll 1$). Par ailleurs, on distingue les branches verticillaires qui présentent une vigueur plus forte dès leur formation, des branches interverticillaires. Enfin on tient compte du statut social de l'arbre par l'intermédiaire de la longueur du houppier LC_i .

$$\begin{aligned}
 M_{Br,i,j} &\sim \mathcal{B}ern(\mathbb{P}(Br_{i,j} = M)), \mathbb{P}(Br_{i,j} = M) = \frac{1}{1 + \exp(F(X_i, \beta_i))} \\
 F(X_i, \beta_i) &= \mathbb{I}_IW(i) \times \beta_{IW} + \ln(LC_{i,j})\beta_{LC,i,j} + \\
 &\ln(\%Diam_{PA,i,j})(\beta_{\%Diam,i,j} + \mathbb{I}_{IW}(i) \times \beta_{\%Diam,IW}) + \\
 &\ln\left(\frac{1}{Diam_{PA,i,j}}\right)(\beta_{Diam,i,j} + \mathbb{I}_{IW}(i) \times \beta_{Diam,IW}) + \\
 &\ln(\%DINC_{75,i,j})(\beta_{\%DINC_{75,i,j}}) + \mathbb{I}_{IW}(i) \times \beta_{\%DINC_{75,IW}} \quad (3.6)
 \end{aligned}$$

Avec $\mathbb{I}_X(i)$ la fonction indicatrice du type X de branche pour la branche j de l'individu i , LC_i la longueur du houppier de l'individu i (en m), $Diam_{i,j}$ le diamètre à l'insertion de la branche j de l'individu i (en cm), $\%DINC_{75,i,j}$ la position relative dans le houppier de la branche i de l'individu j (en %) définie telle que :

$$\%DINC_{75}(h_i) = \frac{H_{Tot,i} - h_i}{H_{Tot,i} - H_{\frac{3}{4}Br_{vert},i}}$$

Modèle dynamique de mortalité : modèle de Cox

La dynamique de mortalité au sein d'un arbre peut être comparée à un suivi de cohorte ayant des facteurs de risques variables dans le temps et proportionnels à des facteurs de prédisposition. A. Weiskittel et al.¹⁰ (2007) ont pu montrer que dans le cadre d'un modèle statique de type régression logistique, le diamètre initial D_0 et la localisation ans le houppier $\%DINC_{i,t}$ étaient des prédicteurs efficaces de la mortalité. Nous avons choisi de reformuler la question de la mortalité pour connaître le risque instantané de mortalité d'une branche selon des facteurs changeant dans le temps (la position dans le houppier par le $\%DINC_{i,t}$ et l'accroissement radial relatif $\Delta D_{i,t}$ comme indice de vigueur). De plus nous avons considéré que les caractéristiques initiales informent sur le niveau de risque déjà présent. La spécification du modèle de Cox a été réalisée de manière analogue à¹¹ (2019). Le

¹⁰Ibid.

¹¹M. Fortin et al. (avr. 2019). « The effect of stumpage prices on large-area forest growth forecasts based on socio-ecological models ». In : *Forestry*. DOI : 10.1093/forestry/cpz016.

pas de temps entre les deux mesures est de 2 ans.

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(Br_{i,T_2} = M | Br_{i,T_1} = V) &\sim \text{Bern}(\mathbb{P}_i) \\ \mathbb{P}_i &= 1 - \exp \left(X_i \times \beta \times \sum_{t=0}^T h_0(t, \gamma_{i,t}) \right) \\ h_0(t, \gamma_{i,t}) &= \exp(\%DINC_{i,t} \times \alpha \%DINC + \Delta D_{i,t} \times \alpha \Delta D + \mathbb{I}_IW(i) \times \beta IW) \\ X_i \times \beta &= \ln(HBr_i) \times \beta_{HBr,i} + D_{0,i} \times \beta_{D_{0,i}} \quad (3.7) \end{aligned}$$

Avec \mathbb{P}_i la probabilité de mort de la branche i à 2 ans, $\%DINC_{i,t}$ la position relative de la branche i dans le houppier au temps t (en $\%.an^{-1}$), $\Delta D_{i,t}$ l'accroissement diamétrique relatif de la branche i au temps t (en $\%.an^{-1}$), $D_{0,i}$ initial de la branche $\{i\}$ (en cm), HBr_i la hauteur depuis le sol de la branche i (en m).

Vérification de l'hypothèse de proportionnalité :

Module statique de la géométrie des branches :

L'évolution de l'angle d'insertion est une caractéristique architecturale importante dans la géométrie du houppier. En utilisant un modèle d'angle d'insertion converti en angle de la corde et associé à un modèle de géométrie du houppier comme ceux fournis par le simulateur SimCoP, on peut contraindre une branche modélisée localisée sur l'arbre à être comprise dans le houppier. Finalement on peut obtenir pour chaque branche sa longueur et, à l'aide d'une allométrie entre la longueur et le diamètre, obtenir ce dernier.

Modèle statique de l'angle d'insertion des branches :

On modélise la répartition des angles sur la base des données architecturales obtenues dans la revue de littérature. L'angle d'insertion maximal est fonction de la longueur du houppier, car l'évolution de l'angle se fait progressivement de haut en bas du houppier. Un houppier trop court, car appartenant soit à un arbre jeune ou soit à un arbre dominé, ne peut pas exprimer la séquence architecturale du passage de l'unité Rauh à celle de Massart. La partie (1) de l'équation modélise cette croissance sigmoïdale vers l'angle maximal possible pour une longueur de houppier suffisante. La partie (2) de l'équation modélise la contribution de la position de la branche dans le houppier (par sa position relative dans le houppier) (2.2) et (2.2) de son poids (par son diamètre à l'insertion) sous la forme d'une fonction de Gompertz à deux dimensions.¹² Par cette forme fonctionnelle, on peut tenir compte de la période de formation du houppier comme discuté dans la revue de littérature. Enfin la forme du modèle est log-normale

¹²Burkhart et Tomé (2012). *Modeling forest trees and stands*, cf. note 10, p. 6.

car on suppose que les erreurs sont proportionnelles à la valeur estimée.

$$\begin{aligned} \ln(\hat{\alpha}_{i,j}) &\sim \log\mathcal{N}(\ln(\mu_{1,i,j} + \beta_0), \epsilon_{i,j}^2) \\ \mu_{1,i,j} &= \underbrace{\left[\beta_1 \times \left(1 - \exp \left(\frac{LC_j - \beta_{LC}}{\beta_{LC,slope}} \right) \right) - \beta_0 \right]}_{(1)} \times \\ &\quad \exp \underbrace{\left(-\frac{1}{2} \times \overbrace{\left(\frac{\ln(\frac{\%DINC_{i,j}}{\beta \%DINC}}{\mathbb{K} \%DINC} \right)^2}^{(2.1)} - \frac{1}{2} \times \overbrace{\left(\frac{\ln(\frac{Diam_{i,j}}{\beta Diam}}{\mathbb{K} Diam} \right)^2}^{(2.2)} \right)}_{(2)} \right) \quad (3.8)} \end{aligned}$$

Avec β_0 l'angle initial à l'apex, μ_1 l'écart accumulé au cours du développement de la branche et de l'arbre, LC_i la longueur du houppier de l'individu j (en m), $\%DINC_i$ la position relative de la branche i .

Modèle de conversion de l'angle d'insertion en angle apparent des branches :

La conversion de l'angle d'insertion en angle de la corde se fonde sur la comparaison entre une branche et une poutre cantilever effilée à poids variable. Au cours de son développement, on suppose que l'angle d'insertion de la branche rend compte de ses propriétés géométriques. Ainsi, le décalage observé entre l'angle à l'insertion et l'angle de la corde vient du poids propre de la branche. On suppose par ailleurs un comportement différent entre les branches verticillaires et interverticillaires, les branches mortes et vivantes et une variabilité entre les arbres traduisant une différence de provenance.

$$\begin{aligned} \hat{\beta}_{i,j} - \hat{\alpha}_{i,j} &\sim \mathcal{N}(\beta_0 + \mathbb{I}_M(i, j) \times \beta_M + \alpha_{i,j} \times \beta_\alpha + \mathbb{I}_W(i, j) \times \beta_W + \eta_i, \epsilon_{i,j}^2), \\ \eta_i &\sim \mathcal{N}(0, \omega^2) \quad (3.9) \end{aligned}$$

Avec $\hat{\beta}_{i,j} - \hat{\alpha}_{i,j}$ l'écart entre l'angle de la corde et l'angle à l'insertion de la branche j de l'arbre i , $\mathbb{I}_M(i, j)$ la fonction indicatrice de l'état de moralité de la branche, $\mathbb{I}_W(i, j)$ la fonction indicatrice si la branche est verticillaire ou non, η_i la variabilité inter-individuelle.

Note : Ce modèle linéaire à effet mixte a été estimé à l'aide du package *lme4*.¹³

¹³D. Bates et al. (oct. 2015). « Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 ». en. In : *Journal of Statistical Software* 67.1, p. 1-48. DOI : 10.18637/jss.v067.i01.

Modèle d'estimation de la longueur de la branche et de son diamètre à l'insertion :

La relation qui lie la longueur au diamètre à l'insertion de la branche correspond au modèle (en l'absence de dommage) :

$$\ln(L_{Br,i}) \sim \mathcal{N}(\ln(a) + \sum_{Sp=Do,Ep,Sa} (\mathcal{I}_{Sp}(i) \times \alpha_{Sp}) + \ln(D_{Br,i}) \times b, \epsilon_i^2) \quad (3.10)$$

Avec $L_{Br,i}$ la longueur de la branche de longueur i (en m), $D_{Br,i}$ le diamètre à l'insertion de la branche (en mm), $\mathcal{I}_{Sp}(i)$ la fonction indicatrice de l'espèce Sp (soit Douglas, Epicéa ou Sapin), α_{Sp} l'ordonnée à l'origine liée l'espèce Sp ($\alpha_{Do} = 0$) et ϵ_i l'erreur standard de l'observation i .

Estimation des allométries de contrôle des processus intégrés de la branchaison :

Dans la littérature, un grand nombre de relations liant les caractéristiques de la branchaison et les caractéristiques de la tige sont disponibles. Ainsi des lois dendrométriques fiables peuvent être estimées entre différents niveaux et servir de contraintes pour la modélisation hiérarchique. Dans notre étude, nous avons étudié les relations entre les différentes caractéristiques de la tige et du houppier. Cette recherche a été réalisée en s'appuyant sur une matrice de corrélation afin d'obtenir une matrice de fonctions linéaires pour les propriétés de la branchaison comme celle développée à l'échelle du peuplement par Bakuzis¹⁴ (1969) et Leary¹⁵ (1997).

¹⁴Bakuzis (1969). « Chapter VII - Forestry Viewed in an Ecosystem Perspective », cf. note 12, p. 6.

¹⁵Leary (1997). « Testing models of unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties », cf. note 13, p. 6.

3.4 Outils statistiques pour l'inférence bayésienne :

Les paramètres des modèles présentés au-dessus ont été estimés (sauf spécification contraire comme pour le modèle de conversion de l'angle d'insertion en angle apparent des branches) par une inférence bayésienne et inférés avec un algorithme de Monte-Carlo hamiltonien. Cette approche a été réalisée dans l'environnement de programmation R grâce au logiciel Greta basé sur l'utilisation du Tensorflow.¹⁶ L'intérêt technique du Tensorflow est son fonctionnement utilisant les techniques de machine learning. Ainsi il permet une parallélisation plus simple des calculs et un avantage en temps de calcul sur les opérations de multiplication matricielles. Cet avantage lui permet aussi une utilisation intensive des chaînes de Markov ce qui réduit le nombre d'itérations nécessaires après convergence pour échantillonner le posterior. Les caractéristiques sur les priors sont disponible dans

¹⁶N. Golding (2018). *greta : Simple and Scalable Statistical Modelling in R*. Version R package version 0.3.0.

l'annexe V (6). La vérification de la convergence a été réalisée à l'aide du package CODA¹⁷ sur la base du \hat{R} et du N_{eff} .¹⁸

Note : La construction des intervalles de crédibilité est issue du ré-échantillonnage des paramètres ou des valeurs intermédiaires.

3.5 Comparaison de liaison séquentielle ou hiérarchique :

La comparaison des ajustements entre les modèles liés séquentiellement et hiérarchiquement se fonde sur la mesure de la qualité de l'ajustement par le *RMSE* (*root-mean-square-error*).

3.6 Évaluation de l'efficacité prédictive des modèles de mortalité

La mesure de l'efficacité prédictive des modèles de mortalité a été réalisée à l'aide de l'aire sous la courbe sensibilité/specificité (*AUC*) grâce au package *pROC*.¹⁹ L'intervalle d'incertitude à 95% de la mesure a été obtenu par *bootstrapping*.

¹⁷M. Plummer et al. (mar. 2006). « CODA : convergence diagnosis and output analysis for MCMC ». In : *R News* 6. 00000, p. 7-11.

¹⁸A. Gelman et al. (nov. 2014). « Understanding predictive information criteria for Bayesian models ». en. In : *Statistics and Computing* 24.6. 00000, p. 997-1016. doi : [10.1007/s11222-013-9416-2](https://doi.org/10.1007/s11222-013-9416-2). (Visité le 07/08/2019).

¹⁹X. Robin et al. (déc. 2011). « pROC : an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves ». en. In : *BMC Bioinformatics* 12.1. doi : [10.1186/1471-2105-12-77](https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77). (Visité le 10/08/2019).

CHAPITRE 4

Résultats et discussion

4.1 Développement d'une méthode automatique de détourage :

La segmentation automatique de la nodosité dans les arbres scannés dans le cadre du projet ModelFor a été un succès. En effet l'algorithme a fourni des résultats analogues à ceux obtenus par la méthode manuelle qualitativement (Figure 4.1) puis quantitativement (Tableau 4.1) après la prise en compte du biais.

Phase d'apprentissage supervisée : la phase d'entraînement a permis de fournir un classificateur dont l'erreur de classification au seuil de 50% de conformité est inférieure à 10 % (9.87%) ce qui prouve que la définition du nœud peut être formulée dans le cadre d'une régression *RandomForest*.

Phase de post-traitement : un post-traitement à la segmentation a été effectué en ajoutant une contrainte de connectivité des ensembles (utilisée dans le plug-in 3D object counter avec la phase de connexion des voxels de valeur non nulle). Un seuillage selon un volume minimum a été optimisé. Le seuil de filtrage de 3500 mm^3 a été obtenu en mesurant le volume moyen des particules ayant une contribution au volume total inférieur à 0.1%. Le seuil de conformité de 55% a été sélectionné par vérification graphique de la continuité interne de la nodosité et en accord avec la minimisation de la variance du biais entre le détourage manuel et celui effectué par le classificateur TWS.

Comparaison de la méthode automatique et de la méthode manuelle : Le Tableau 4.1 présente les résultats des détourages selon les deux méthodes pour l'arbre QD1 de 43 ans (25.32 m de hauteur, 35.6 cm de diamètre à 1.30 m du sol). L'estimation du biais entre les volumes obtenus initialement est donnée par $V_{TWS,i} = Biais \times V_{M,i} + \epsilon$. L'ajustement de cette relation donne pour le seuil de conformité de 55% une estimation du $Biais = 2.742 \pm 0.037$ et un $R^2 = 0.998$. La divergence observée est négativement corrélée à la contribution du volume au volume total. Ainsi, les zones disposant d'un volume de nœud important

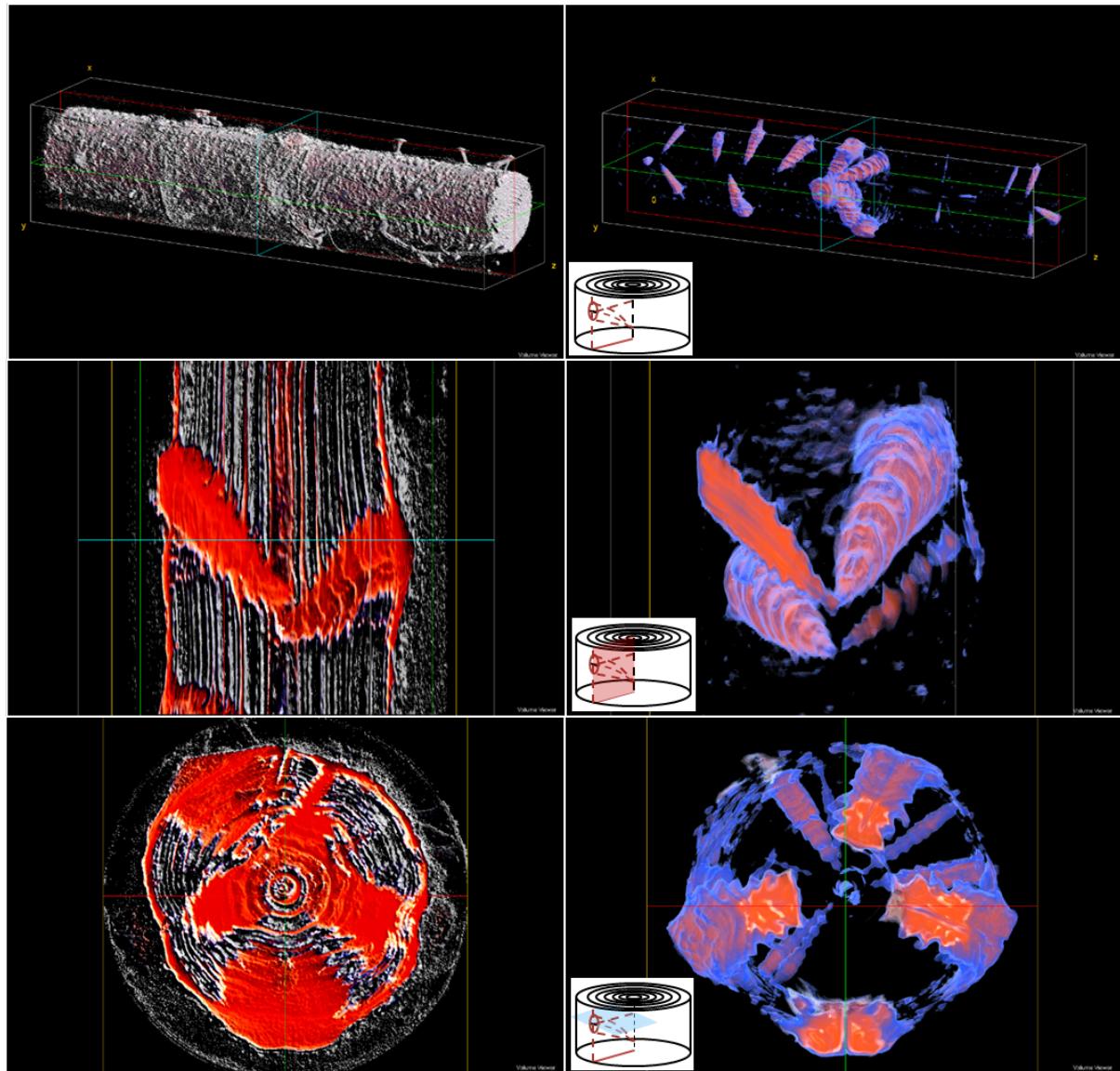


FIG. 4.1 : Segmentation automatique d'un billon de douglas comportant deux unités de croissances. ($L \times D = 90\text{cm} \times 28\text{cm}$) avant filtrage des particules de volume inférieures à 3500 mm^3 . Colonne de gauche : superposition de la zone détectée comme nodosité au seuil de 55% de conformité au STP sur l'image du billon scanné ; Colonne de droite : zone détectée comme nodosité au seuil de 55% de conformité au STP (gradient de couleur linéaire de 55% [en bleu] à 100% [en rouge] de conformité au STP) ; ligne du haut : vue globale du billon segmenté ou non ; ligne centrale : plan de coupe radiale du nœud n°9, ligne du bas : coupe transversale des nœuds verticillaires (dont le nœud n°9 dans le quadrant supérieur droit).

TAB. 4.1 : Résultats des détournages manuels et du classificateur Trainable Weka Segmentation (TWS) testé sur un arbre entier et entraîné sur le billon témoin EFE-D1. Les résultats sont présentés pour le seuil de conformité 55% et après filtrage des particules de volume inférieur à 3500mm^3 . * : billons inclus dans la mesure du biais et de la variance de l'analyse.

Billon scanné	Volume manuel (en mm^3)	Volume TWS - Th55% débiaisé (en mm^3)	Contribution à Vtot (%)	Différence relative à V_{tot} (%)
QD1B0 *	66548.12	49782.47	3.9%	-25.2%
QD1B1 *	144808.23	134922.05	8.4%	-6.8%
QD1B2 *	233479.15	228763.96	13.6%	-2.0%
QD1B3 *	10461.23	6170.45	0.6%	-41.0%
QD1B4 *	320438.17	299864.98	18.6%	-6.4%
QD1B5 *	210826.65	203825.88	12.3%	-3.3%
QD1B6 *	411889.16	375360.90	23.9%	-8.9%
QD1B7 *	102419.21	126399.44	6.0%	23.4%
QD1B8 *	99653.56	109331.99	5.8%	9.7%
QD1B9 *	73640.94	78375.92	4.3%	6.4%
QD1B10	27700.49	31369.51	1.6%	13.2%
QD1B11	13760.84	1884.75	0.8%	-86.3%
QD1B12	4185.32	7829.66	0.2%	87.1%
Total général	1719811.07	1653881.96	-	3.8%

(dimension importante et nombre) ont été très bien reconnues par l'algorithme. Les zones avec des noeuds de faibles dimensions et peu abondants n'ont pas pu être reconnues efficacement. L'estimation de la nodosité peut donc être réalisée de manière rapide (temps de détourage fonction des capacités de calcul), peu coûteuse (automatisation du processus limitant le coût par opérateur à la construction d'un échantillon de contrôle minimal), reproduicible (biais opérateur réduit par la réutilisation du classificateur) et fiable (estimation du volume total sans une erreur significative) sur un échantillon important d'arbres.

4.2 Unité architecturale de *Pseudotsuga menziesii*

La majeure partie des observations rapportées par Millet¹ (2012) ont été confirmées sur le terrain et reprise sans modifications. Malgré tout, quelques modifications mineures (en italique dans les annexes VI (6) et VII (7)) sur la ramification de l'axe A1 ont été apportées sur la structure de la pousse annuelle et sur la notion de polycyclisme. Cette analyse de l'unité architecturale permet de confirmer qualitativement la décomposition des processus architecturaux à la base de la modélisation et conformément à la revue de littérature.

¹Millet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.

4.3 Modèles des processus de branchaison et leur assemblage

Résultats méthodologiques :

Dans cette étude nous avons développé un nouveau cadre méthodologique pour lier les modèles basés sur les processus architecturaux intermédiaires entre la croissance en hauteur et différentes caractéristiques de la branchaison (angle, état de mortalité, type de branche, localisation). Afin de sélectionner la forme de modèle adaptée, nous avons ajusté chaque modèle indépendamment puis simultanément dans une inférence bayésienne si cela était justifié par le processus architectural sous-jacent (ex : Figure 4 V). À cette occasion, la liaison hiérarchique s'est révélée plus précise que la liaison séquentielle avec une variation de *RMSE* de 0.4 (voir p.38). De plus, nous avons pu montrer que la séquence des longueurs de pousses annuelles peut être obtenue à partir d'un modèle de croissance en hauteur par dérivation.

Modèle de croissance en hauteur et de longueur de pousse annuelle :

Les séries dendrochronologiques de la croissance en hauteur ont été estimées selon une fonction de croissance bêta (voir équation 3.1). La structure de la fonction bêta permet l'estimation de l'âge d'inflexion de la croissance T_m . La distribution de T_m a pour moyenne 13.8 ans. La Figure 4.2-A montre que l'ajustement effectué en estimant un effet individu rend compte de la variabilité des trajectoires extrêmes (pas d'*outliers*). Le modèle log-normal permet la propagation de l'incertitude lors de la dérivation de la relation en tant que facteur multiplicatif. La longueur des pousses annuelles est alors disponible comme dans la Figure 4.2-B, où l'estimation de la longueur des pousses annuelle concorde avec la dérivée de la régression. Néanmoins, on peut noter une période comprise entre 3 et 15 ans où la longueur des PA n'entre pas dans l'enveloppe de crédibilité. On peut noter que cette période correspond à celle d'expression du polycyclisme selon Millet² (2012).

²Millet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.



Résultat n°1 :

Le premier maillon est disponible pour la liaison entre le simulateur de croissance SimCop fournissant le profil hauteur des arbres au cours du temps et des modèles dépendant de la longueur de la pousse annuelle. Ce maillon est généralisable à l'ensemble des fonctions sigmoïdales par dérivation dans le cadre unifié des fonctions sigmoïdales.

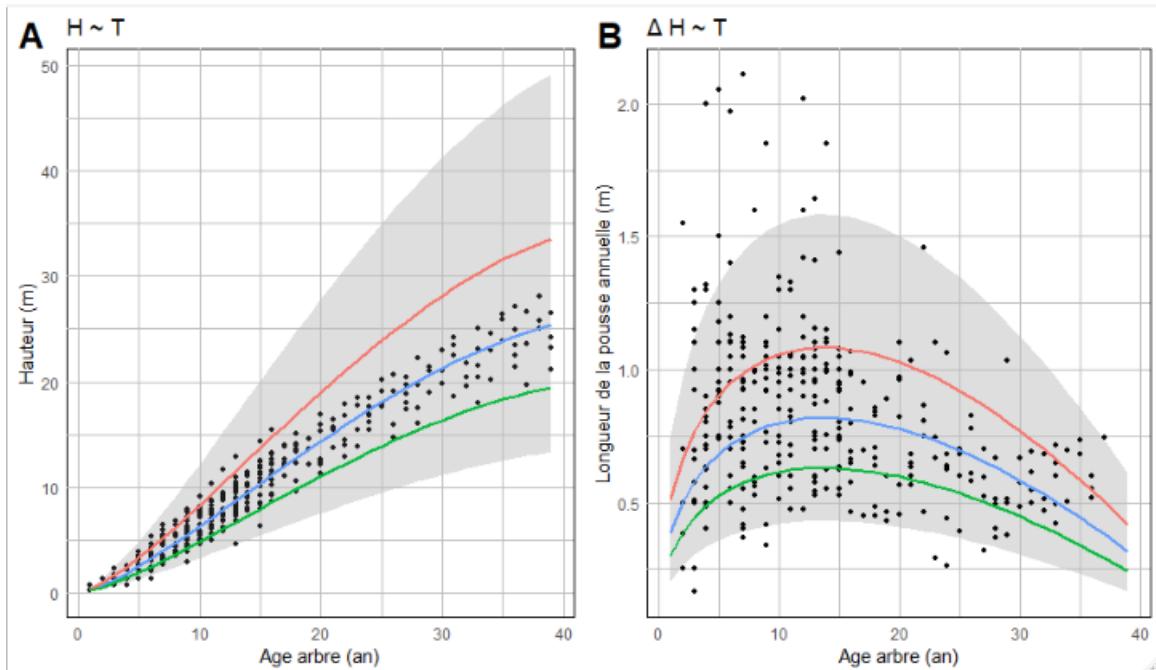


FIG. 4.2 : Ajustement du modèle de croissance en hauteur (A) et de l'estimation des longueurs de pousses annuelles (B) pour les profils de tiges des arbres du projet ModelFor. Sur le panneau (A), en noir : la hauteur atteinte à un âge donné depuis la graine pour les différents arbres, les courbes des ajustements moyens pour les arbres ayant respectivement pour hauteur maximale à T_e (47.6 ± 1.3 ans), en rouge : 35.4 ± 1.8 m (le plus vigoureux), en bleu : 26.7 ± 1.8 m (vigueur moyenne), en vert : 20.6 ± 0.4 m (le moins vigoureux), en gris, l'intervalle de crédibilité à 95% pour l'ensemble des arbres. Sur le panneau (B), en noir : la longueur des pousses annuelles à un âge donné depuis la graine, les courbes des ajustements moyens pour les arbres ayant respectivement pour hauteur maximale à T_e (47.6 ± 1.3 ans), en rouge : 35.4 ± 1.8 m (le plus vigoureux), en bleu : 26.7 ± 1.8 m (vigueur moyenne), en vert : 20.6 ± 0.4 m (le moins vigoureux), en gris, l'intervalle de crédibilité à 95% pour l'ensemble des arbres.

Modèle d'intensité de branchaison verticillaire :

Comme nous l'avons vu précédemment, la formation de pseudo-verticille s'effectue pour chaque UC composant la PA. Colin et Houllier³ (1991) avaient montré que le nombre de branches verticillaires pouvait être modélisé par un modèle de Poisson en fonction de la longueur de la pousse annuelle chez l'épicéa. Comme le montrent les données dans la Figure 4.3, l'intensité de branchaison dans le cadre d'un modèle de Poisson (voir équation 3.2) est bien fonction de la longueur de la PA. La forme non linéaire du paramètre de forme de la loi gamma permet une modélisation représentative de l'intensité de branchaison. L'enveloppe de crédibilité à 95% recouvre quasiment l'ensemble des réalisations pour la branchaison et permet une quantification efficace de la variabilité du processus de branchaison. On constate que l'incorporation de variables explicatives par l'intermédiaire du paramètre de forme de la loi gamma donne une composante explicative au modèle et assure la liaison avec une description de la croissance en hauteur.

³Colin et Houllier (1991). « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France », cf. note 16, p. 8.

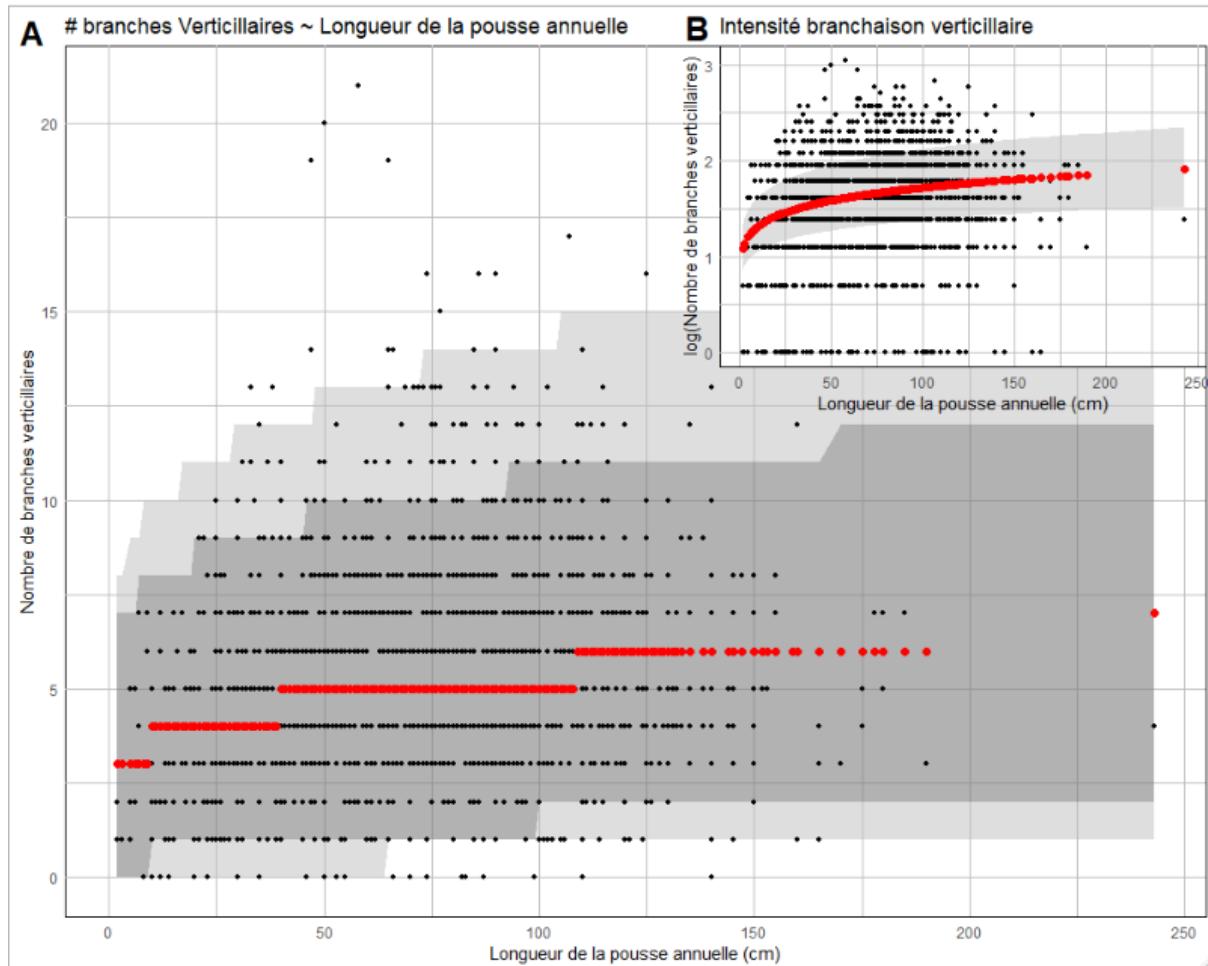


FIG. 4.3 : Branchaison verticillaire prédicta par un modèle de mélange gamma-poisson en fonction de la longueur de la pousse annuelle. En noir : le nombre de branches verticillaires observées à une longueur de PA donné, en rouge : le nombre médian de branches verticillées pour une intensité de branchaison médiane à une longueur de PA donné, en gris foncé : l'intervalle de crédibilité à 95% pour une intensité de branchaison médiane, en gris clair : l'intervalle de crédibilité à 95% de la branchaison.

Résultat n°2 :

La branchaison verticillaire peut être modélisée comme un processus de Poisson inhomogène qui dépend de la longueur de la pousse annuelle. On obtient alors une quantification de la variabilité du processus. Indirectement le polycyclisme est pris en compte par la longueur de la pousse annuelle.

Limite : On suppose dans cette analyse que l'élagage naturel est négligeable pour les branches verticillaires comprises dans les arbres collectés. Cette hypothèse semble raisonnable pour deux raisons. Comme vu dans l'unité architecturale, l'élagage naturel est un phénomène rare pour les branches verticillaires du sapin de Douglas. De plus, on n'observe aucune diminution significative du nombre de branches verticillaires selon la position de la tige,

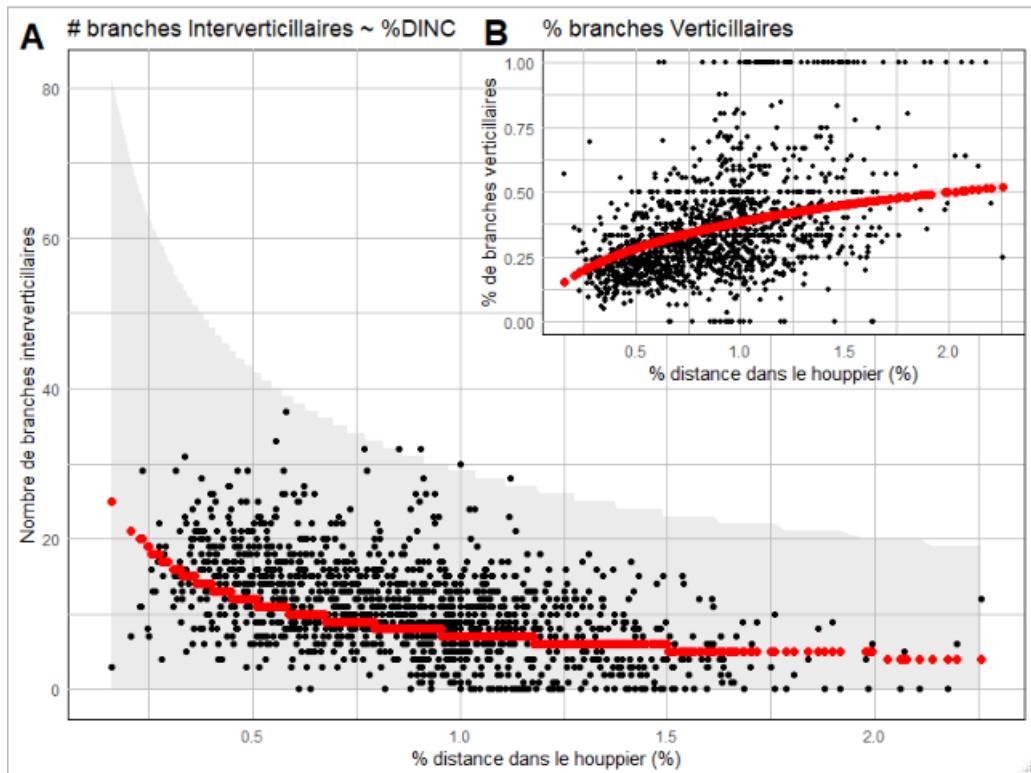


FIG. 4.4 : Branchaison interverticillaire prédicta par un modèle binomial négatif en fonction de la distance relative dans le houppier (%DINC). Dans A, en noir : le nombre de branches interverticillaire par pousse annuelle à une position donnée dans le houppier, en rouge : le nombre médian de branches interverticillaires, en gris : enveloppe de crédibilité à 95%. Dans B, en noir : le pourcentage observé de branche verticillaire dans un PA à une position dans le houppier donnée, en rouge : la probabilité de branche verticillaire dans un PA à une position dans le houppier donnée, en gris, l'enveloppe de crédibilité à 95%.

seul l'état de mortalité se modifie.

Modèle d'intensité de branchaison interverticillaire :

La branchaison interverticillaire apparaît dans le développement des PA selon le nombre d'UCs les composant. Une analyse descriptive de la branchaison interverticillaire (Figure 4.4) montre une modification de la répartition des types de branches selon la position de l'UC dans le houppier. On constate un appauvrissement relatif en branches interverticillaires alors que le nombre de branches verticillaires reste stable indépendamment de leur position dans le houppier (défini par la longueur de la pousse annuelle). D'un point de vue des processus architecturaux, la modification de la répartition du type de branche entre verticillaire et interverticillaire provient de la mortalité et l'élagage naturel de ces dernières.⁴

L'ajustement du modèle binomial négatif (voir équation 3.3) montre que l'évolution de la fréquence du type de branche par PA peut être traduite par l'apparition successive de branches au sein d'une PA jusqu'à atteindre un nombre défini de branches verticil-

⁴A. Weiskittel et al. (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5.

laires. La fréquence d'apparition des branches interverticillaires diminue avec la distance depuis l'apex.

Cette approche donne en moyenne un résultat satisfaisant avec la courbe du nombre moyen de branches interverticillaires qui rend compte de leur disparition au cours de la croissance en hauteur du houppier. Pourtant l'étude de l'enveloppe montre un nombre branches interverticillaires crédible au maximum de 80 branches pour une PA ce qui n'est pas en adéquation avec les observations faites. Cette observation indique que, soit la relation prédisant la probabilité d'obtention d'une branche verticillaire est sous-estimée (ce qui surestime le nombre de branches interverticillaires pour atteindre les nombres de branches verticillaires observées), soit la variabilité du nombre de branches verticillaires observées est trop importante ce qui, en supposant une probabilité de branchaison verticillaire adaptée, augmente de manière excessive la variabilité du nombre de branches interverticillaires.

La question est donc d'effectuer la liaison avec la branchaison interverticillaire sur la base de l'observation d'une branchaison verticillaire ou d'utiliser une branchaison théorique (moyenne) pour ne pas trop augmenter pas la variabilité du modèle.

Résultat n°3 :

La branchaison interverticillaire peut être modélisée de manière approximative par un modèle binomial négatif selon la branchaison verticillaire en place et la position relative dans le houppier. La tendance à la disparition des branches interverticillaires avec la croissance du houppier (et donc la diminution de la ressource lumineuse disponible), confirme les observations faites dans la revue de littérature. Cependant, la variabilité du nombre de branches interverticillaires ne correspond pas aux observations ; elle présente une forte surestimation.

Nous avons alors acquis un ensemble de modèles pouvant être liés et constitué le module de génération de la branchaison. Deux utilisations peuvent être envisagées : une utilisation statique pour générer une branchaison à l'aide d'un profil de tige traduit en une séquence de PA ; une utilisation dynamique dans le cadre d'une simulation pour générer la PA à chaque itération dans le modèle de croissance. Cette dernière ne semble pas être envisageable sans une liaison efficace des modèles de branchaison pour quantifier au mieux la variabilité de la branchaison interverticillaire au niveau de l'apex (zone avec le plus de variabilité).

Ainsi nous avons testé si une liaison basée sur une hypothèse de relation hiérarchique basée sur la moyenne théorique du nombre de branches verticillaires serait à même de réduire cette variabilité.

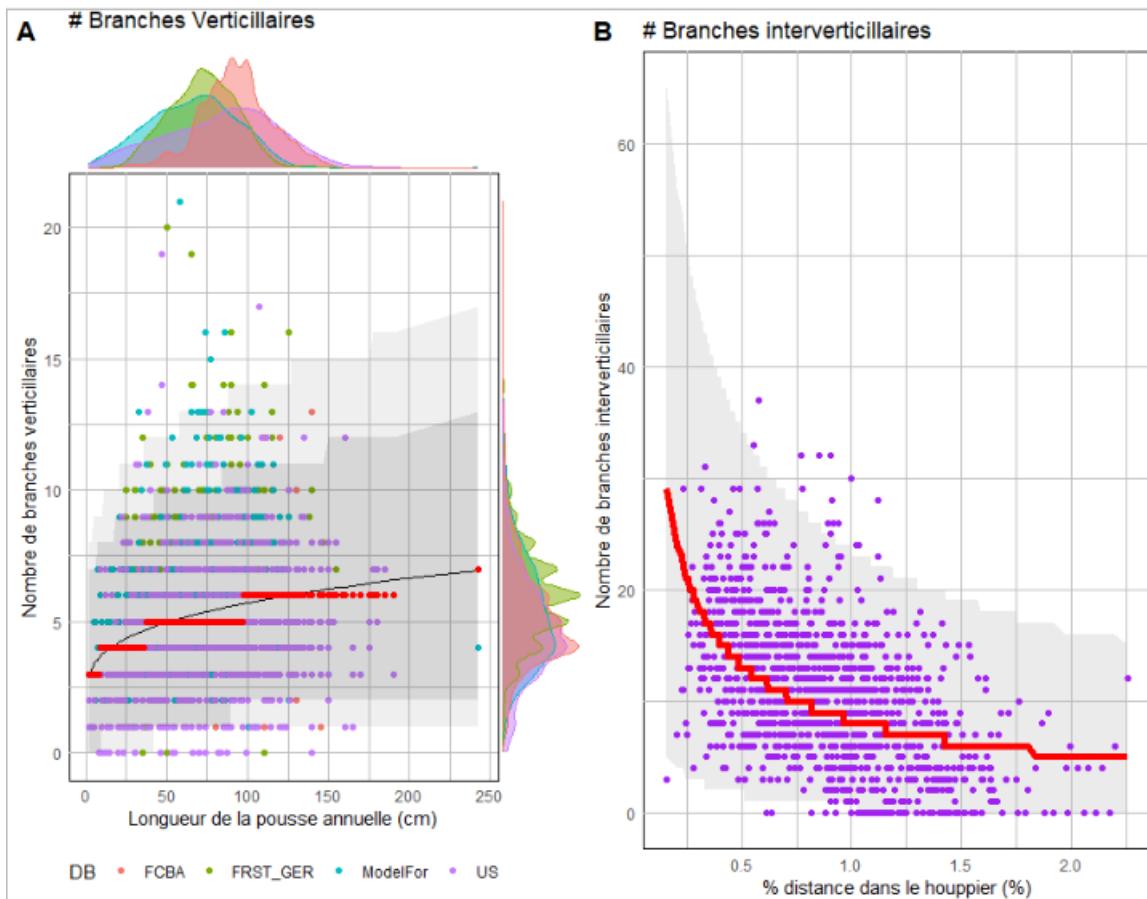


FIG. 4.5 : Branchaison verticillaire et interverticillaire dans le modèle hiérarchique lié. Dans A, les points colorés pales : le nombre de branches verticillaires observées à une longueur de PA donné selon leur base de données d'origine, en rouge : le nombre médian de branches verticillées pour une intensité de branchaison médiane à une longueur de PA donné, ligne noire : la moyenne de branche verticillaire, en gris foncé : l'intervalle de crédibilité à 95% pour une intensité de branchaison médiane, en gris clair : l'intervalle de crédibilité à 95% de la branchaison. Les distributions marginales sont visibles sur les bords de la figure (couleur selon la base de données d'origine). Dans B, les points violettes : le nombre de branches interverticillaires observées à une longueur de PA donnée, en rouge : le nombre médian de branches verticillées pour une intensité de branchaison médiane à une longueur de PA donné et pour une intensité de branchaison verticillaire moyenne, en gris clair : l'intervalle de crédibilité à 95% de la branchaison.

Modèle lié d'intensité de branchaison verticillaire et interverticillaires :

Comme dans les modèles précédents, les structures des modélisations pour les deux types de branchaison restent identiques sauf qu'une hypothèse de liaison est posée (voir équation 3.4). On suppose que le nombre moyen définit le nombre de branches interverticillaires. Cette liaison entre les deux modèles rend possible la propagation de l'incertitude de l'intensité de branchaison verticillaire dans l'intensité de branchaison interverticillaire. Les résultats de l'inférence (Figure 4.5) montrent des résultats légèrement différents pour les paramètres qui fournissent une branchaison moyenne similaire aux observations vues dans l'unité archi-

tecturale et permettent de réduire l'intervalle de crédibilité à des ordres de grandeur réalisables (non nul à l'apex pour les branches interverticillaires). La liaison a été possible avec l'utilisation d'une base de données commune aux deux analyses (US-Oregon) qui présente une fiabilité importante pour le nombre de branches interverticillaires (diamètre de précomptage de 1 mm de diamètre).

Résultat n°4 :

Résultat n°4 : la branchaison verticillaire-interverticillaire peut être modélisée de manière hiérarchique par un modèle Gamma-Poisson-binomiale négative selon les caractéristiques de la séquence de PA et de leur position relative dans le houppier. L'intervalle de crédibilité a pu être réduit notamment au niveau de l'apex. Cela autorise une utilisation de ce modèle dans une simulation dynamique.

La qualité de l'ajustement entre les deux modèles a été réalisée sur une propriété bien documentée qui est le nombre total de branches par PA et selon la position dans le houppier Colin et Houllier^{5,6,7,8}. On constate par l'utilisation du *RMSE* que le modèle hiérarchique présente un meilleur ajustement qu'un ajustement séquentiel ($RMSE_{N_{tot}}^{Sq} = 6.072 | RMSE_{N_{tot}}^{Hir} = 5.673$).

Limite : au sujet de la modélisation de la branchaison totale (Figure 4.6), on constate une limite valable dans les modèles développés : les PA de longueur courte sont surestimés systématiquement ; cette surestimation est probablement liée à la forme linéaire généralisée de la probabilité de branchaison verticillaire.

On peut supposer une première phase où la mortalité des branches interverticillaires est nulle (stagnation de la probabilité de branchaison verticillaire) puis le développement des branches verticillaires provoque la mortalité et donc la modification de la probabilité de branchaison verticillaire.

Modèle de positionnement des branches sur la pousse annuelle :

La localisation des branches sur la PA est nécessaire dans la modélisation de la géométrie du houppier. Comme vu précédemment, la structure du modèle suppose que le simulateur de croissance peut fournir une enveloppe du houppier dans laquelle évoluent les branches. Pour que la liaison entre la géométrie du houppier et la branchaison soit possible, on se fonde sur le modèle de Cluzeau (cf Module de la géométrie du houppier ??) où les branches sont décrites par la longueur et l'inclinaison de leur corde. Cette longueur peut être obtenue par le positionnement de la branche sur la tige et l'angle de la corde. La position de rencontre entre la trajectoire de la corde et le houppier est la position supposée de l'apex de la branche. L'évolution de la position

⁵Colin et Houllier (1991). « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France », cf. note 16, p. 8.

⁶Seifert (2003). « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] », cf. note 10, p. 6.

⁷J.-B. Durand et al. (29 mar. 2005). « Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models : the hidden Markov tree models ». In : *New Phytologist* 166.3. 2019-02-18, p. 813-825. doi : [10.1111/j.1469-8137.2005.01405.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01405.x).

⁸C. Kirk et J.-P. Berrill (juil. 2016). « Second-Log Branching in Multiaged Redwood and Douglas-Fir : Influence of Stand, Site, and Silviculture ». In : *Forests* 7.7, p. 147. doi : [10.3390/f7070147](https://doi.org/10.3390/f7070147).

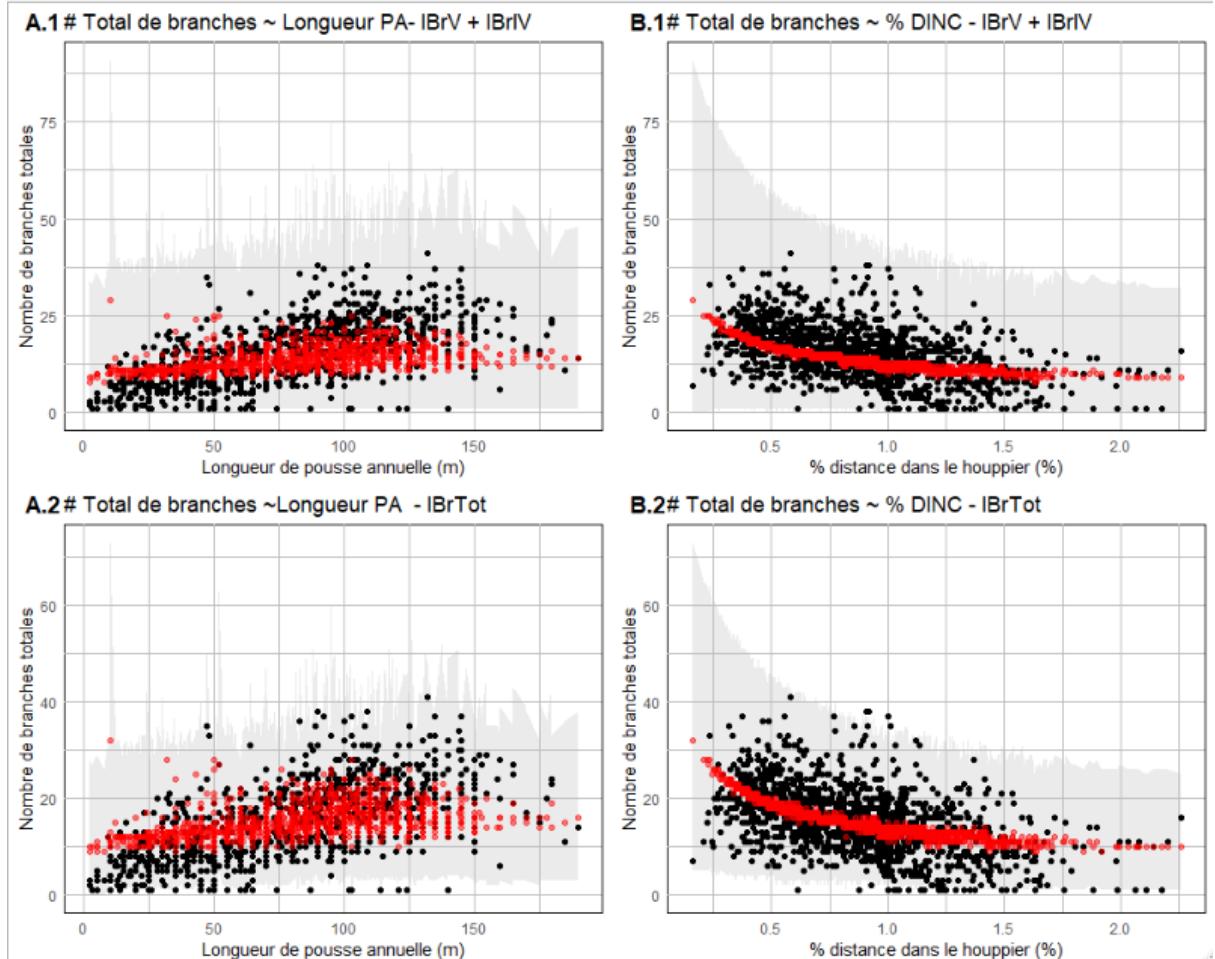


FIG. 4.6 : Conformité aux propriétés de contrôle des modèles de branchaison totale pour l'assemblage séquentiel (ligne supérieure) et hiérarchique (ligne inférieure). Dans la colonne de gauche : influence de la longueur de la PA dans la branchaison totale, en noir : le nombre total de branches observées à une longueur de PA donnée, en rouge : nombre total médian de branches à une longueur de PA donnée, en gris : l'enveloppe de crédibilité à 95%. Dans la colonne de gauche : influence de la position dans houppier du PA dans la branchaison totale, en noir : le nombre total de branches observées à une position relative dans le houppier de PA donnée, en rouge : nombre total médian de branches à une position relative dans le houppier de PA donnée, en gris : l'enveloppe de crédibilité à 95%.

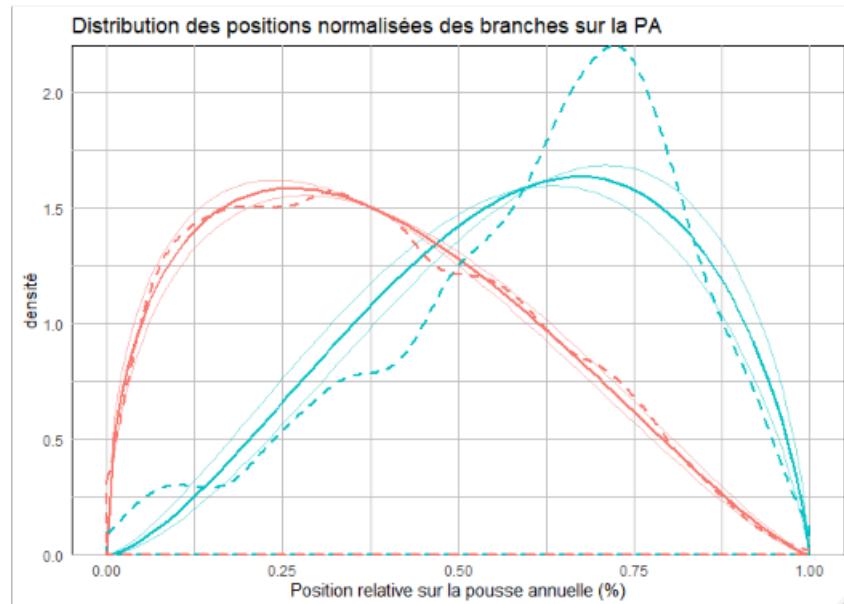


FIG. 4.7 : Répartition normalisée des branches verticillaires (en bleu) et interverticillaires (en rouge) sur une pousse annuelle. En tirets, la densité empirique, en trait plein large : la distribution moyenne estimée, en trait plein fin, les distributions limites dans l'intervalle de crédibilité à 95%.

de l'apex dans le temps donne la somme des PA de la branche. Cette longueur peut enfin être utilisée pour estimer le diamètre à l'insertion de la branche et son accroissement annuel. Ainsi le positionnement du type de branche sur la PA est fondamental pour assurer la cohérence du modèle.

Après l'inférence, on obtient les distributions des positions relatives sur la PA des branches selon leur type (Figure 4.7 et équation 3.5). On peut constater un ajustement très précis pour les branches interverticillaires. Pour la répartition des branches verticillaires, on constate que l'ajustement rend compte de la tendance de la formation de pseudo verticille en position subapical avec une distribution présentant un mode à 68,8% de la longueur de la PA. De plus les quantiles de la distribution modélisée et la distribution empirique correspondent à 0.03 près. Pourtant on constate la présence de 3 pics dans la distribution située à environ à 70%, 52% et 34% de la PA. Or selon les observations reportées par Millet⁹ (2012) et nos observations sur le terrain, nous pouvons supposer que ces pics sont issus du phénomène de polycyclisme. Le pic à 70 % correspond à localisation du milieu du pseudo-verticille dans le cas d'une seule UC par PA. Le pic de 52% serait la localisation du premier pseudo-verticille mis en place par la première UC dans une PA composée de 2 UCs. Enfin le pic à 25% serait un artefact d'une mauvaise attribution entre les différents PA (une UC courte serait, par exemple attribué au PA situé au-dessus).

⁹Millet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.

Résultat n°5 :

La modélisation de la localisation relative est une méthode efficace pour les branches interverticillaires qui présente une distribution principalement en situation mésotone sur l'UC. Pour les branches verticillaires, la constitution de pseudo-vorticelle en position subapicale des UCs rend la modélisation sensible au polycyclisme et aux artefacts de mauvaise attribution d'UCs courtes à une PA.

Avantages : Le cadre de la modélisation de ce type de phénomène à l'aide de lois bêta est adapté, car il permet la construction de modèle de mélange à un nombre de composantes finies. Dans le cas présent, il possible de formuler un mélange de 3 lois bêtas pour modéliser les pics observés. Les pondérations du mélange de ces différents pics seraient alors utilisables pour l'étude quantitative du polycyclisme (modification des poids selon la longueur de la PA).

Module statique et dynamique de la mortalité des branches :

La mortalité des branches est un phénomène essentiel de la trajectoire du houppier et de la définition de la qualité du bois. Quand la branche meurt, ses caractéristiques géométriques se figent jusqu'à l'élagage naturel qui est un phénomène d'une durée relativement longue. Au niveau de la nodosité, la formation du noeud se poursuit selon l'accroissement radial qui continue, mais la partie du noeud formée n'est plus adhérente. Ce changement affecte fortement la qualité du bois en la dégradant. Lors du sciage de cette partie, le noeud peut se désolidariser du bois et entamer la résistance mécanique.

Comme pour la modélisation de la branchaison de manière statique, la mortalité des branches est fortement influencée par la géométrie du houppier et la localisation des branches au sein de celui-ci. Les branches verticillaires seront vivantes par définition au sein du houppier. La question qui se pose est : comment peut-on modéliser la répartition de la mortalité dans l'ensemble de l'arbre à partir d'une mesure issue de la géométrie du houppier comme la hauteur de canopée qui est approximée dans notre étude par la hauteur de la base du houppier ?

En accord avec les travaux de A. Weiskittel et al.¹⁰ (2007) et Hein et A. R. Weiskittel¹¹ (2010), nous avons effectué une régression logistique en tenant compte des caractéristiques des branches et de leur localisation dans le houppier (voir 3.6).

Les résultats de la régression logistique (Figure 4.8) montrent que la modélisation est efficace $AUC_{logistique} : 94.5\%$, $IC_{95\%} : [94.2\% - 94.7\%]$. On observe que l'évolution de la mortalité est

¹⁰A. Weiskittel et al. (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note 8, p. 5.

¹¹S. Hein et A. R. Weiskittel (juil. 2010). « Cutpoint analysis for models with binary outcomes : a case study on branch mortality ». In : *European Journal of Forest Research* 129.4. 2019-02-15, p. 585-590. DOI : [10.1007/s10342-010-0358-3](https://doi.org/10.1007/s10342-010-0358-3).

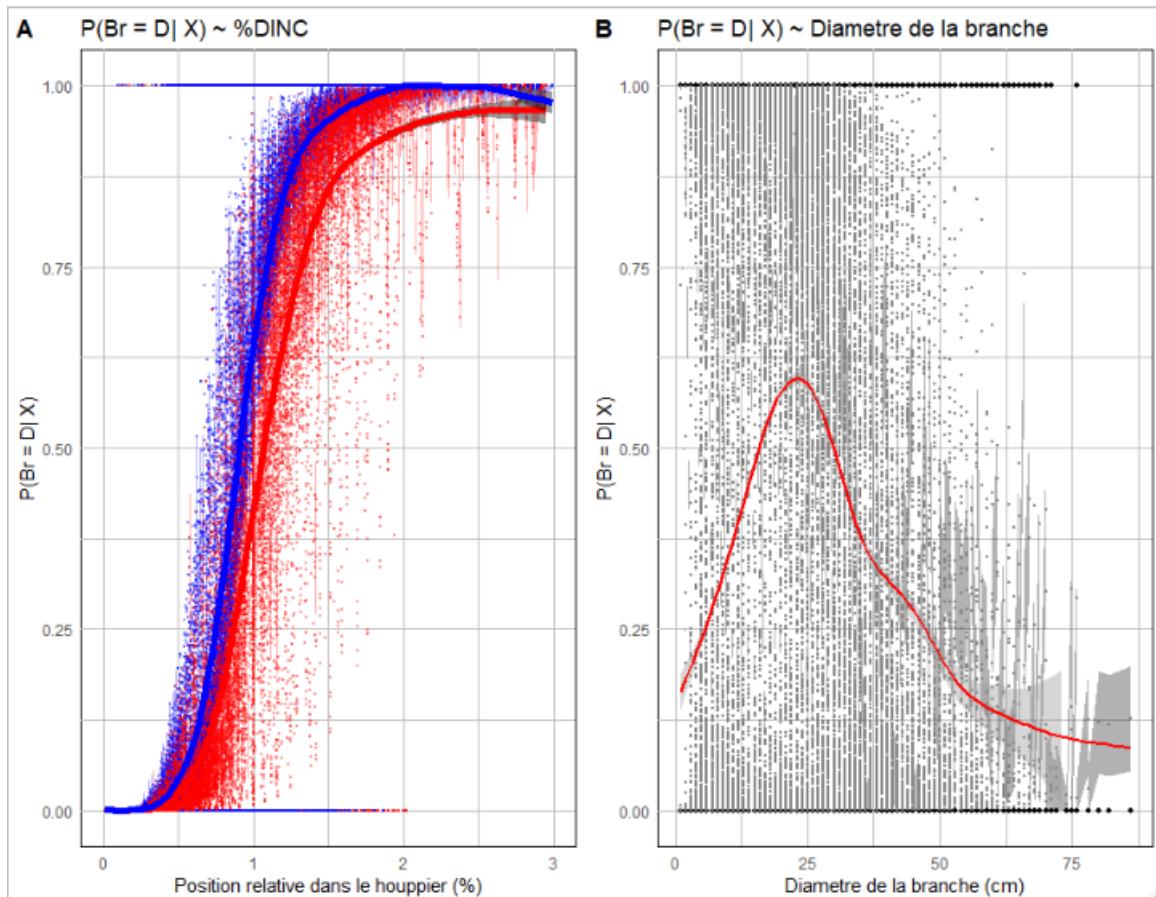


FIG. 4.8 : Résultat de la régression logistique sur l'état de mortalité des branches selon la position relative et la branche dans le houppier (A) et selon le diamètre de la branche (B). En (A), les points en 0 et en 1 : les observations, les points rouges foncés ; probabilité médiane de mort de la branche pour une base de houppier définie avec 75% de branches verticillaires vivantes, les points bleus : probabilité médiane de mort de la branche pour une base de houppier définie avec 1^{er} branche verticillaire vivante, les enveloppes autour des points : enveloppe de crédibilité à 95%. En (B), en noir, les observations, points gris, les probabilités médiennes estimées, enveloppe grise, clair : enveloppe de crédibilité à 95%. Les courbes sont des régressions locales pour donner la tendance sur le plan étudié. Leur enveloppe d'incertitude est en noir transparent.

modifiée selon la définition du houppier vert (hauteur de houppier défini par 75% des branches verticillaires vivantes plus fiable). De plus la prise en compte du statut concurrentiel de l'arbre (par l'intermédiaire de la longueur de son houppier) influence positivement la mortalité des branches. L'influence du diamètre de la branche est plus complexe à intégrer car il peut intervenir selon deux effets. Soit il augmente la mortalité comme le montre le panneau B de la figure ci-dessus, soit il la diminue à partir d'un seuil. Ces deux effets ont pu être séparés en comparant le diamètre de la branche au diamètre maximal observé dans la PA. Cette mesure indique le statut concurrentiel de la branche au sein de la PA. Ainsi, l'inverse du diamètre contribue à augmenter la mortalité alors que le diamètre rapporté au diamètre maximum au sein de la PA contribue à réduire la probabilité de mortalité.

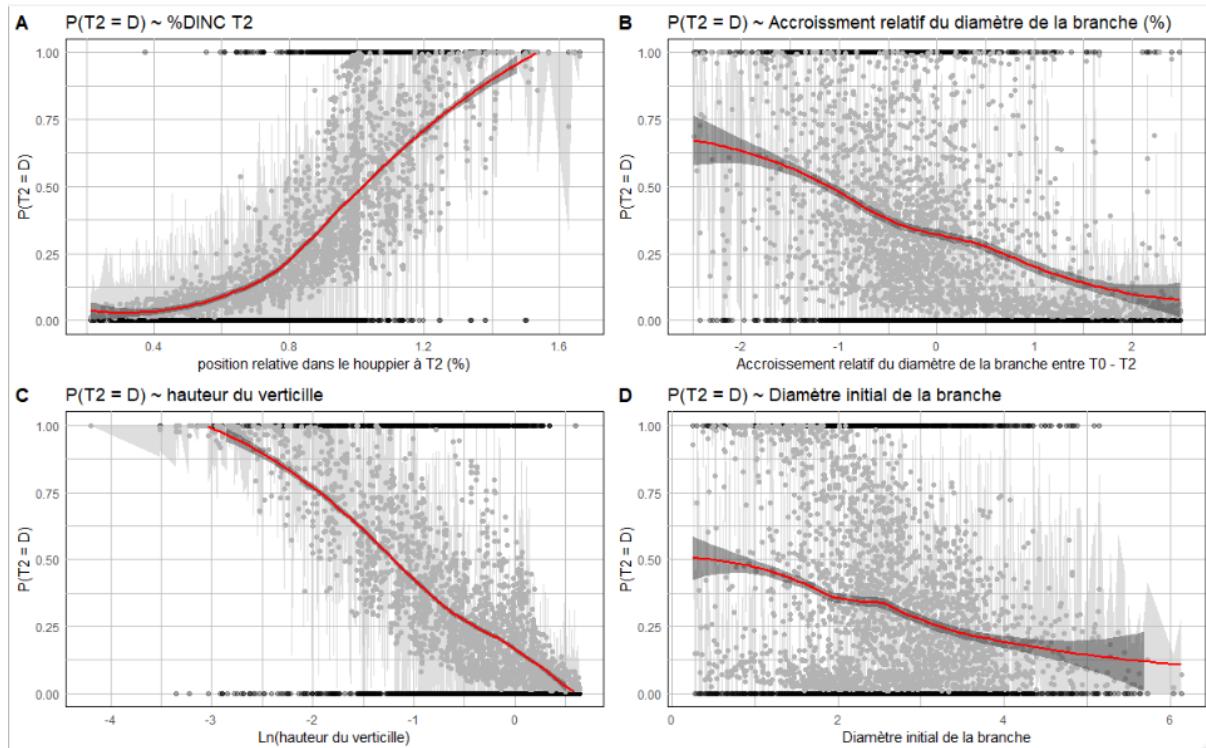


FIG. 4.9 : Résultats de la régression de Cox pour les variables de la partie variable dans le temps (A : position relative de la branche dans le houppier [%DINC], B : accroissement annuel relatif du diamètre) et les variables de la partie proportionnelle du risque (C : ln[hauteur de la branche], D ; diamètre initial). Points gris : estimation médiane de la probabilité de mortalité instantanée au bout de 2 ans selon la variable étudiée, enveloppe grise : intervalle de crédibilité à 95

Enfin le type de branche influence la mortalité indépendamment des autres paramètres. Les branches interverticillaires montrent un niveau initial de mortalité plus fort que celui des branches verticillaires.

Résultat n°6 :

La régression logistique montre que la fermeture du houppier concourt à valider l'observation d'une mortalité plus forte des branches interverticillaires. Ces branches présentent initialement une probabilité de mortalité plus forte. Elles présentent aussi des effets multiplicateurs qui augmentent leur sensibilité aux variations désavantageuse pour la concurrence à la lumière. La simulation de la mortalité pour un branchaison donnée est possible de manière efficace.

Après avoir obtenu de manière statique l'état de mortalité pour une branchaison donnée, la question de l'évolution de la branchaison vivante implique une modélisation de mortalité dynamique.

Le problème a été perçu comme le suivi d'une cohorte de branches ayant des niveaux de risque de mortalité initiale différents auxquels s'ajoute l'évolution annuelle de variables modifiant le risque de manière dynamique. Dans le domaine médical, l'approche classique est la régression de Cox (Figure 4.9). Nous avons opté pour ce type de modélisation en vérifiant *a posteriori* la validité de l'hypothèse de proportionnalité des risques initiaux aux variables choisies (voir 3.7). Nous avons testé les hypothèses selon : la partie proportionnelle du risque est définie par la hauteur de la branche et le diamètre initial qui sont fixe dans le temps ; la partie variable est une somme de lois exponentielles « sans mémoire » qui ont pour facteur d'échelle une fonction linéaire de la distance à l'apex, le type de branche et l'accroissement radial observé.

On observe que la proportionnalité des risques est respectée avec une courbe de régression locale des prédictions quasiment linéaire pour les variables de la partie proportionnelle (Figure 4.9 C & D). On a donc une forme de modèle valide pour analyser les paramètres du modèle. La qualité de l'ajustement est assez bonne $AUC_{Cox} = 88.8\%, IC_{95\%} : (87.6\%-90.1\%)$.

La régression de Cox a permis d'estimer les facteurs de risque de mortalité, notamment le diamètre initial. Ce résultat confirme l'hypothèse d'une mortalité proportionnelle au diamètre à l'insertion. De plus, la prise en compte de la dynamique d'accroissement du diamètre comme facteur de mortalité permet de confirmer l'hypothèse d'une compétition intra-individuelle à l'échelle du pseudo-verticille où l'inégalité de vigueur conduit à la mortalité des branches les moins vigoureuses.

La prise en compte de la hauteur et de la position relative de la branche dans le houppier permet de rendre compte de la compétition inter-individuelle au sein du peuplement. Dans le cas présent, la hauteur du verticille est donnée pour uniquement des arbres d'environ 7 ans ce qui explique l'ordre de grandeur. On peut penser que cette relation linéaire avec le logarithme de la hauteur peut évoluer selon la hauteur dominante du peuplement ou l'indice de fertilité. Une normalisation de la hauteur semble être une possibilité pertinente pour la généralisation de cette relation de proportionnalité du risque. Enfin la position relative de la branche influence l'évolution de sa mortalité qui augmente drastiquement après la remontée de la base du houppier.



Résultat n°7 :

La régression de Cox a pu fournir une modélisation dynamique et valide de la mortalité des branches. On constate que la prise en compte de proxy de la compétition inter-individuelle et intra-verticillaire constitue méthode efficace pour la modélisation dynamique de la mortalité.

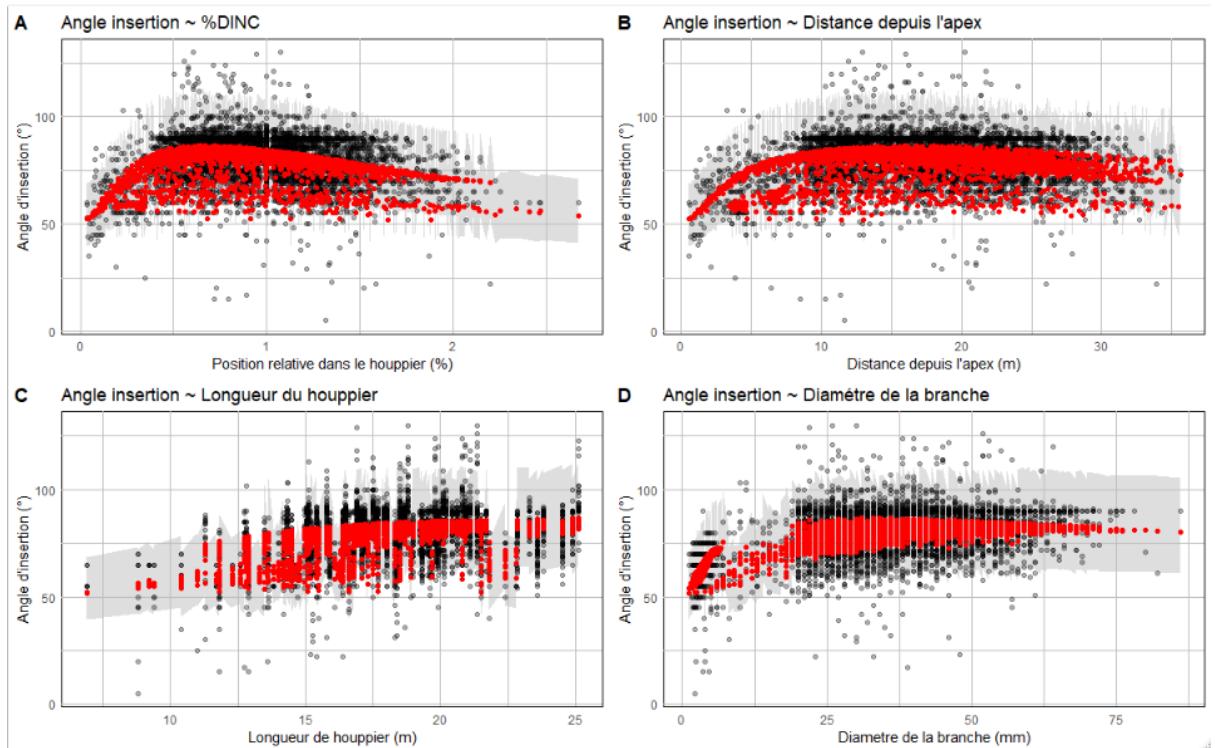


FIG. 4.10 : Résultats de la modélisation non linéaire de l'angle d'insertion selon la position relative de la branche dans le houppier (A), la longueur du houppier (C) et le diamètre à l'insertion de la branche (D). En noir : observation, en rouge : estimation médiane de l'angle d'insertion, en gris : l'intervalle de crédibilité à 95% Le panneau B : Vérification de la qualité de la modélisation selon la distance depuis l'apex.

Module statique de la géométrie des branches :

Dans le cadre de notre modélisation de la branchaison, nous avons choisi de fonder notre modèle de longueur de branche et par conséquent le diamètre à l'insertion sur une modélisation géométrique du houppier avec la contrainte de vérifier des positions d'apex des branches à la limite du houppier vert modélisé par le simulateur de croissance SimCoP. La reconstitution de l'angle de la corde nécessaire pour les modules de croissance en longueur des branches scindés en deux modèles devra être lié plus tard : un modèle d'évolution de l'angle d'insertion puis un modèle de conversion de cet angle en angle de la corde de la branche.

Le modèle d'angle d'insertion provient de l'analyse architecturale vue précédemment. Il est composé de deux parties (voir équation 3.8). La première correspond à l'estimation de l'angle maximal selon la longueur du houppier. La seconde associe l'évolution de l'angle selon la position dans le houppier et le diamètre de la branche à l'aide d'une fonction de Gompertz. L'intérêt de cette formulation est de faire apparaître dans les paramètres, l'abscisse du maximum de la fonction avec le paramètre α_X et d'estimer l'aplatissement de la fonction à l'aide du paramètre K_X qui se comporte comme la kurtosis d'une loi de probabilité.

TAB. 4.2 : Résultats du modèle conversion de l'angle α en angle β

Modèle	Paramètre	Moyenne	Ecart type	p-value
AngleCor	β_0	47.655	5.506	< 0.0001
	β_d	47.655	5.506	< 0.0001
	β_W	-11.251	2.765	0.002
	β_α	-1.038	0.079	< 0.0001
	ω	25.307	13.141	0.027

Après ajustement, on obtient une estimation représentative de la tendance observée dans les données et de leur variabilité (Figure 4.10).

Résultat n°8 :

La modélisation de l'angle d'insertion peut être effectuée de manière efficace par une approche non linéaire basée sur le déroulement complet ou non (selon la longueur du houppier) de la séquence architecturale. La prise en compte du diamètre à l'insertion permet d'ajouter un proxy de la mécanique de la branche qui influence l'angle d'insertion.

Nous disposons maintenant d'une modélisation de l'angle d'insertion qui peut être converti en angle apparent de la corde de la branche (voir Tableau 4.2 et équation 3.9). Une analyse préliminaire a montré que le décalage entre les angles d'insertion et de la corde sont modifié par le statut concurrentiel (mesurée avec le pourcentage de la longueur de tige incluse dans le houppier β_α), le type de branche β_W et l'état de mortalité β_d .

Résultat n°9 :

Un modèle de conversion linéaire à effet mixte efficace a été obtenu. Il repose sur les différentes caractéristiques de la branchaison. On peut noter l'importante différence entre l'état vivant et mort de la branche, qui implique un relâchement de certaines tensions dans le bois (voir 4.2).

Module de statique de liaison longueur-diamètre à l'insertion :

Le modèle de liaison longueur-diamètre à l'insertion est une adaptation du modèle présenté par H. Ishii et al.¹² (2000). La modification majeure est une hypothèse d'homogénéité du paramètre b au sein des espèces *Pseudotsuga menziesii*, *Abies alba* et *Picea abies* sur la base des observations.

Le modèle théorique se révèle plus adapté aux données collectées sur des branches d'arbres non endommagé. Ce modèle

¹²H. Ishii et al. (2000). « Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir », cf. note 58, p. 18.

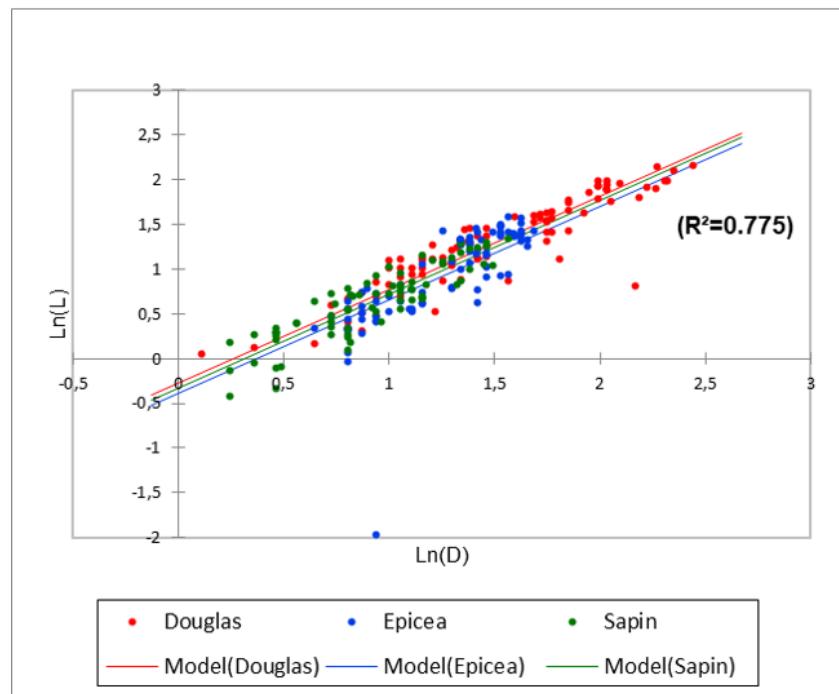


FIG. 4.11 : Résultats de la modélisation linéaire de la longueur de la branche selon le diamètre à l'insertion Les points : données d'origine, les lignes : le modèle ,e n rouge : données et modèle ajusté du Douglas, en bleu : données et modèle ajusté de l'Epicéa et en vert : données et modèle ajusté du Sapin.

théorique a comme propriété de prédire un pseudo-élancement et donc donner le diamètre pour toutes longueurs depuis l'apex de la branche considérée.

Résultat n°9 :

La modélisation de la relation longueur-diamètre des branches peut être effectuée de manière efficace par une approche linéaire selon une analogie entre une branche et une poutre cantilever effilée. La conversion d'une longueur en un diamètre permet dans le cadre de la modélisation de fournir le premier maillon pour un modèle branchaison-nodosité dynamique.

4.4 Matrice de propriétés de la branchaison et de la géométrie des branches :

En vue de pouvoir obtenir des allométries de contrôle pour le modèle, nous avons cherché des relations linéaires simples entre différents niveaux hiérarchiques de l'arbre comme pour la matrice de propriété à l'échelle du peuplement dite de Bakuzis¹³ (1969). Comme nous pouvons le voir dans la matrice de corrélation entre

¹³Bakuzis (1969). « Chapter VII - Forestry Viewed in an Ecosystem Perspective », cf. note 12, p. 6.

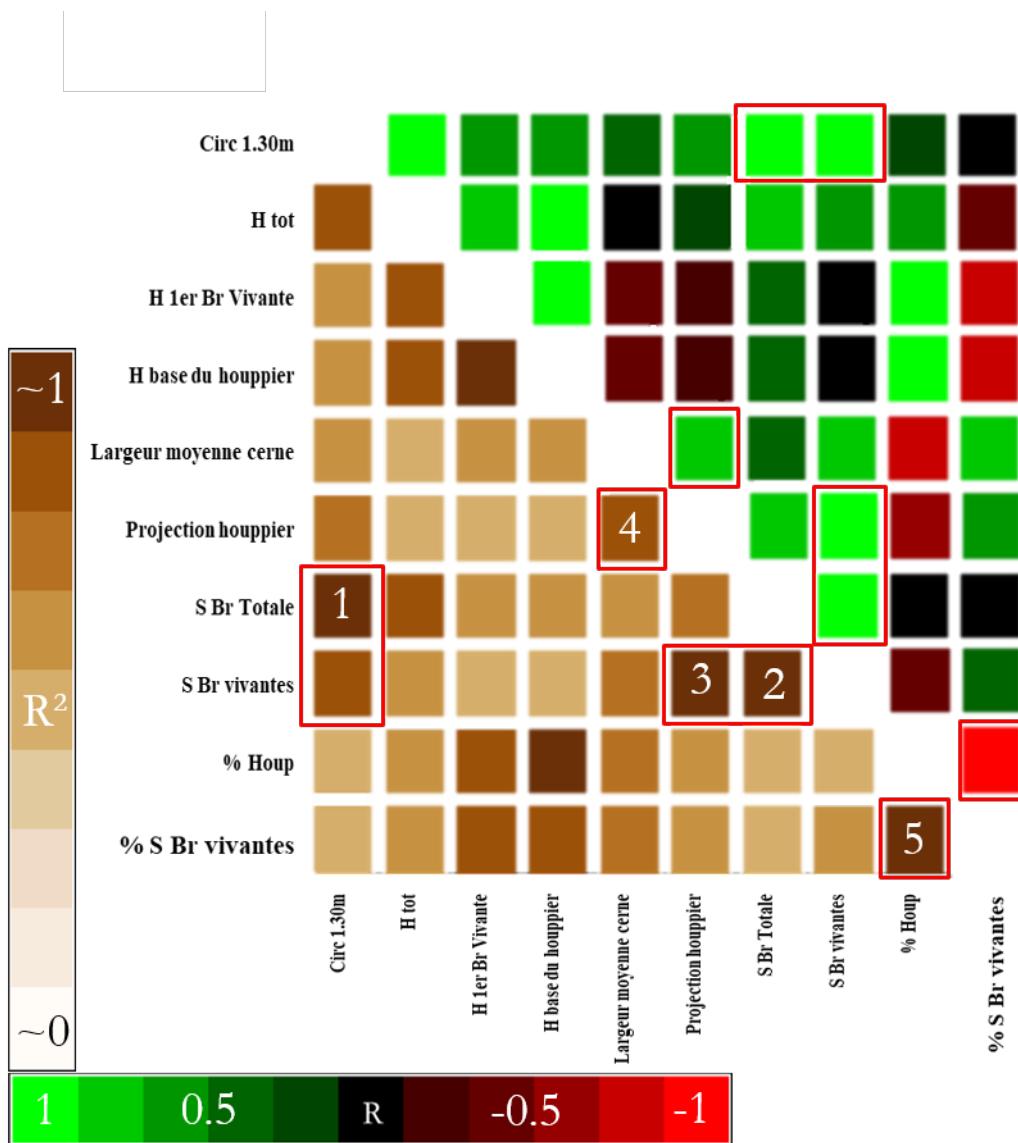


FIG. 4.12 : Matrice de corrélation des propriétés géométriques de la branchaison à l'échelle de l'arbre Coefficients de corrélation de Pearson R (partie supérieure) et les coefficient de détermination R^2 (partie inférieure) entre les variables descriptives de l'arbre et les propriétés géométriques de la branchaison. Les relations encadrées : 1. surface basale de branche cumulée ~ circonférence (*Pipe model*) ; 2. surface basale de branche vivante cumulée ~ Surface basale de branche cumulée ; 3. projection du houppier au sol ~ surface basale de branche cumulée (proxy du volume de houppier photosynthétiquement actif) ; 4. largeur moyenne cerne ~ projection du houppier au sol (loi de Pressler) ; 5. % surface basale de branche vivante ~ % houppier (proxy de la compétition).

4.4. Matrice de propriétés de la branchaison et de la géométrie des branches : 65

les caractéristiques de la tige et de la branchaison (Figure 4.12) il existe des corrélations significatives (en marron foncé). En vue d'une modélisation de contrôle nous pouvons voir un assemblage de modèles linéaires simples qui lie les caractéristiques de la tige à la branchaison et à la croissance.

En partant de la hauteur totale, on observe une corrélation positive avec la circonférence à 1.30m. Cette relation s'inscrit dans les observations qui ont été faites dans le cadre du *pipe model*.¹⁴ On observe par ailleurs une corrélation forte entre la mesure de la circonférence et la somme cumulée de surface basale de branche. Cette observation peut être inscrite dans le cadre spécifique de la loi de Pressler.

Ensuite nous pouvons observer la corrélation entre surfaces basale cumulée de toutes les branches et avec celles vivantes. De même, on peut voir que la surface cumulée de branche vivante est corrélée à la surface de la projection du houppier au sol comme l'avait déjà noté Ottorini¹⁵ (1991). Enfin, cette surface projetée est de plus corrélée à la largeur moyenne de cerne, c'est-à-dire à l'accroissement radial comme attendu selon la loi de Pressler.

Cet ensemble de relations peut être repris sous forme d'une matrice de fonctions comme cela déjà été proposé dans la littérature.¹⁶ Nous proposons d'utiliser ces relations comme propriété à vérifier par le modèle complet ou comme contrainte pour l'ajustement des modèles liés.

¹⁴Lehnebach et al. (2018). « The pipe model theory half a century on », cf. note 25, p. 9.

¹⁵Ottorini (1991). « Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture », cf. note 27, p. 9.

¹⁶Leary (1997). « Testing models of unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties », cf. note 13, p. 6.

CHAPITRE 5

Implémentation du couplage croissance-branchaison

L'ensemble des relations obtenues précédemment constituent une architecture pour une implémentation sous forme d'un modèle de branchaison pouvant être lié à un modèle de croissance.

Le modèle de branchaison développé nécessite comme informations en entrée la structure géométrique des houppiers de chaque arbres (ou une approximation par une allométrie) et le profil de tige

Le modèle SimCoP¹ fournit l'ensemble de ces informations pour approvisionner le modèle de branchaison avec comme variable d'entrée l'itinéraire et les paramètres stationnels. L'effet de la sylviculture est modélisé sur la géométrie des houppier et la croissance du tronc. A ce titre, les effets de sylviculture (hors élagage) sont supposés être pris en compte par la modification de la géométrie des houppiers (*i.e.* la compétition au sein du peuplement).

L'implémentation du modèle de branchaison a été réalisée en deux phases :

- la réalisation de l'architecture du code sous Matlab pour la liaison des modèles ;
- la réécriture du code en Java sous la forme d'un module SimCoP_Qual dans la plateforme CAPSIS² pour une distribution facilitée du projet.

5.1 Architecture simulateur SimCoP :

Classiquement, la mise en place d'aménagement forestier pour une plantation de Douglas repose l'adaptation d'un itinéraire sylvicole standard aux conditions stationnelles et à la sylviculture antérieure.³ Ces deux derniers points modifient la courbe de croissance en hauteur et par extension la compétition entre les arbres. L'enjeu de l'aménagement forestier est de répondre au objectifs

¹Ottorini (1991). « Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture », cf. note 27, p. 9.

²S. Dufour-Kowalski et al. (mar. 2012). « Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling ». en. In : *Annals of Forest Science* 69.2, p. 221-233. DOI : [10.1007/s13595-011-0140-9](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0140-9).

³A. Angelier (2007). *Douglasaines françaises*. fre. Guide des sylvicultures. OCLC : 254253485. Paris : Office national des forêts.

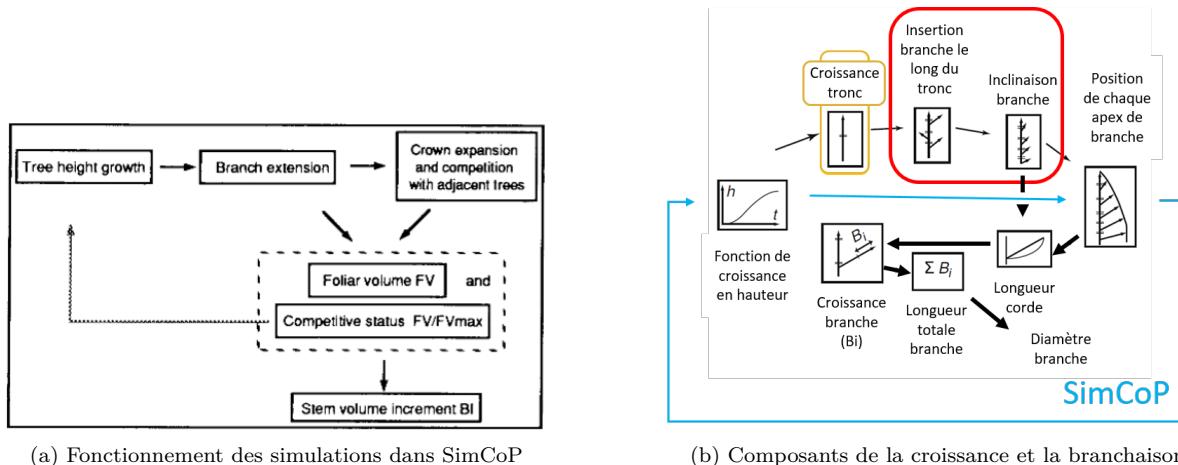


FIG. 5.1 : Diagramme des interrelations entre les composants de la croissance en hauteur dans SimCoP et entre hauteur et la branchaison dans le modèle réalisé. Adapté de [Ottorini (1991), Trincado et Burkhart (2009)].

du propriétaires, généralement d'optimisation économique, pour adapter la structure du peuplement aux services (écosystémiques) et produits souhaités.⁴

Dans une optique de rentabilité économique, la qualité des produits obtenus au cours de l'aménagement sont des variables majeurs et constituent, comme cela a été montré dans l'introduction 1, un enjeux majeur dans la foresterie.

Un modèle couplé croissance-branchaison est un premier maillon vers l'estimation de l'effet de la sylviculture sur la qualité indépendamment de la variabilité ontogénique et stationnelle.

Le modèle SimCoP, a été sélectionné pour la haute résolution de la description géométrique des houppiers (une maille de 20 cm au sol) et les travaux sur la transcription algorithmique des itinéraires sylvicoles pratiqués en France notamment par l'Office National des Forêts (ONF).⁵ Il offre comme paramètres d'itinéraires sylvicoles lors de la plantation :

- l'espacement horizontal et vertical des plants ;
- la fertilité sous la forme de la hauteur dominante à 50 ans ;
- la distribution des vigueurs de croissance tiré aléatoirement pour les arbres (aléa génétique) ;
- la fréquence et l'intensité des éclaircies.

L'interface de simulation permet pour tout âge de simulé un arbre disjonctif d'itinéraires pour comparer “toute chose égal par ailleurs” l'effet de la sylviculture.

Le fonctionnement de SimCoP peut être résumé par une itération au pas de temps annuel des étapes suivantes :

⁴P. Bettinger et al. (2017). *Forest management and planning*. Second edition. 00367 OCLC : ocn959593101. London, United Kingdom : Academic Press, an imprint of Elsevier.

⁵P. Vallet (jan. 2005). « Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle ». These de doctorat. Paris, EN-GREF.

1. Le modèle fait croître les arbres de manière itérative en hauteur (Figure 5.1a, *Tree height growth*).
2. Cette nouvelle unité de croissance est intégrée dans l'enveloppe foliaire ce qui modifie la distance à l'apex de l'ensemble du maillage du houppier qui sont mis à jour selon cette variable (extension des branches et donc mise à jour du volume foliaire - Figure 5.1a, *Branch extension*).
3. Cette modification est ajustée spatialement pour tenir compte de la compétition entre les arbres (le volume de houppier simulé est étendu pour tous les arbres et la croissance est inhibée lors du contact - Figure 5.1a, *Competition with adjacent trees*).
4. Enfin la modification du volume foliaire corrigée de la compétition est traduit en un accroissement du diamètre le long de la tige (Figure 5.1a, *Stem volume increment BI*).

La liaison a été possible par l'intermédiaire de la carte tridimensionnel des houppiers, le profil de tige pour chaque unité de croissance et l'accroissement diamétrique annuel.

Dans la figure 5.1b, on observe que le couplage des modèles de croissance et de branchaison est fondé sur la croissance de la tige simulée par SimCoP. La croissance est à l'origine de la mise à jour de l'enveloppe de houppier des arbres (Figure 5.2) notamment de leur étendu spatiale. La compétition pour la lumière est induite par l'arrêt de la croissance lors du contact des houppiers et provoque l'autoéclaircie du peuplement.⁶ L'évolution asymétrique des houppier, qui est une particularité du modèle SimCoP, permet une simulation relativement réaliste des statuts sociaux d'un peuplement (dominant/ co-dominant/ dominé). Les actions sylvicoles modifient la compétition entre les arbres pour la lumière en éliminant selon un ensemble de règles des individus afin d'en favoriser d'autres.

De manière algorithmique, le modèle de branchaison reprend les modèles inférés dans la partie résultats.

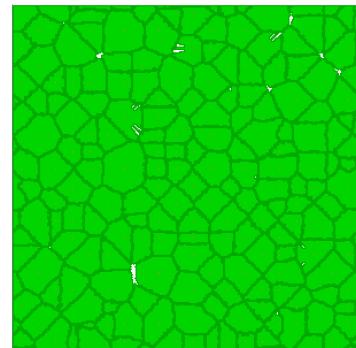


FIG. 5.2 : Carte projection 2D au sol des houppiers dans SimCoP

⁶F. Ningre et al. (jan. 2016). « Trajectoires d'autoéclaircie du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en France ». In : *Revue Forestière Française* 68, p. 323. DOI : [10.4267/2042/62130](https://doi.org/10.4267/2042/62130).

5.2 De la longueur de branche à l'intensité de branchaison :

La première étape est, à partir d'une longueur de pousse annuelle, le tirage de nombre verticillaires suivant une loi de poisson et d'intensité λ_i . Cette intensité est tiré d'une loi gamma de paramètres de forme $\beta = 123.28$ et d'intensité $\frac{(L_{BrW,i})^{-0.121}}{123.28}$. On obtient une intensité moyenne de branchaison de la forme $(L_{BrW,i})^{-0.121}$ et en qualifiant sa variabilité pour la propagation d'incertitude.

Ensuite, le nombre de branche interverticillaire est tiré selon une loi négative binomiale où $N = (L_{BrW,i})^{-0.121}$ et $p =$

$$\frac{1}{1 + e^{0.465} \times (\%DINC)^{-0.669}}.$$

5.3 Localisation et orientation des branches sur les plan vertical et transversal :

Sur la base des informations issues de l'unité architecturale de *Pseudotsuga menziesii* (voir Annexe VI, p 6), le phénomène de polycyclisme a été intégré en tirant dans une loi uniforme discrète comprise entre [5; 7] le nombre maximal de branche par verticille. La répartition faite en commençant par le verticille supérieur et toutes les branches excéder la limite forme un second verticille. La localisation du premier verticille correspond à une zone de 85 à 100% de la longueur de l'UC. et la localisation éventuelle du second verticille est comprise entre 45% et 55% de la longueur de l'UC. Les branches intervertillaires sont répartie selon une loi beta tronquée les zones verticillaires et de paramètre $\alpha = 1.753$ et $\beta = 2.541$.

⁷L'opérateur mod n correspond au modulo de n.

La phyllotaxie des branches du Douglas étant quasiment spiralée d'ordre 5, le choix sur l'orientation des branches a été de définir une branche de référence *Ref* d'azimut aléatoire (tirage uniforme sur [0; 360]) et par la suite répartir les branches de manière régulière pour leur orientation $Ref + j \times \frac{N_{BrW,i}}{360} + \epsilon \text{ mod } 360$ avec j l'indice de la branche, $N_{BrW,i}$ le nombre de branche dans le verticille et ϵ un tirage aléatoire compris entre $[Ref + (j-1) \times \frac{N_{BrW,i}}{360} \text{ mod } 360; Ref + (j+1) \times \frac{N_{BrW,i}}{360} \text{ mod } 360]$ ⁷. L'orientation des branches intervertillaires est supposée aléatoire donc tirée entre 0 et 360 pour chacune.

5.4 Orientation et longueur des branches dans le houppier :

La définition du houppier vert correspond à l'enveloppe maximale constituée par l'agrégation les 5 dernières enveloppes foliaires exposées au soleil (voir Figure 5.3). En effet, la durée de vie des aiguilles étant estimée à 5 ans⁸ la base du houppier est définie pour un azimut donné à la hauteur minimale de l'enveloppe foliaire en $T - 5$. Cette méthode a été utilisée au préalable dans la littérature pour estimer la hauteur de la base du houppier et sa longueur.⁹

De cette opération, pour chaque branche une distance dans le houppier est calculé et est traduit en %DINC selon son azimuth. Une mise à jour de l'angle d'insertion sur la base des données de diamètre de l'année précédente et du %DINC (voir 3.8). Cet angle d'insertion est ensuite transformé en angle apparent (voir équation 3.9).

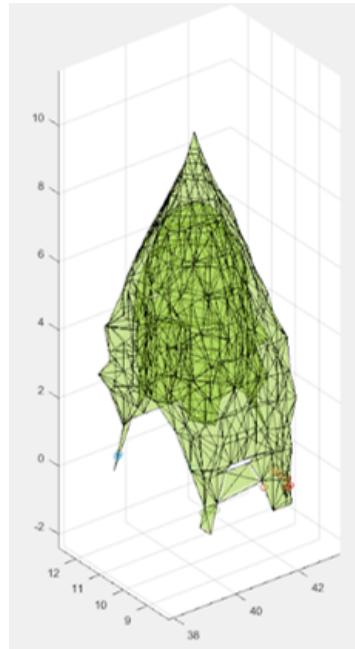


FIG. 5.3 : Enveloppe de houppier aggrégée sur 5 ans dans le modèle Matlab

⁸Silver (1962). « The distribution of douglas-fir foliage by age », cf. note 60, p. 19.

⁹Vallet (2005). « Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle », cf. note 5, p. 68.

La longueur de la branche est calculée à partir d'une longueur théorique qui correspond à la projection selon l'azimut et l'angle apparent depuis la base de branche vers l'enveloppe de houppier. L'intersection avec l'enveloppe du houppier donne la position d'élongation maximale de la branche (position de l'apex si la branche croît de manière maximale). Cette longueur théorique est convertie en un diamètre théorique selon l'équation 3.10.

5.5 Allocation des ressources et contraintes de branchaison :

Au sein de l'unité de croissance, deux ressources sont alloués entre les branches pour calculer leur croissance effective selon des relations de contrôle obtenues par la matrice de propriétés de branchaison (présenté dans la Figure 4.12) :

- **Contrainte lumineuse** : la disponibilité en lumière qui utilise la projection du houppier au bas de l'UC considéré en lien avec la surface basale de branche cumulée au dessus ;
- **Contrainte géométrique** : la disponibilité en ressource hydrique par un accès limité au xylème simulé par surface basale de branche cumulée au dessus et la circonférence du tronc au bas de l'UC.

La vérification de ces contraintes dans l'allocation s'effectue de manière suivante pour chaque UC de l'apex vers le bas de l'arbre :

1. un niveau de demande en accroissement diamétrique est estimé selon les longueurs théorique des branches dans l'UC.
2. la disponibilité en accroissement diamétrique est estimé selon la projection de l'enveloppe de houppier à la base de l'UC (contrainte lumineuse) et selon la circonférence de la tige à la base de l'UC (contrainte géométrique) et la valeur minimale entre ces deux mesure est retenue ;
3. chaque branche i obtient un accroissement diamétrique effectif en tirant dans un ordre de statut social (les branches verticillaires en commençant par les plus importante puis les interverticillaires de la plus importante vers la plus petite) une valeur d'accroissement absolu dans l'intervalle $[0; \Delta Diam_{restant}]$. Si l'accroissement théorique est inférieur à la valeur tirée, l'accroissement théorique est réalisé, sinon la valeur tirée est l'accroissement réalisé qui est inférieur à demande d'accroissement diamétrique de la branche.
4. les diamètres des branches à l'insertion sont mises à jour ainsi selon l'accroissement réalisé et la longueur de la branche est calculée à partir du diamètre réalisé.



FIG. 5.4 : Diagramme des étapes d'un mécanisme de partitionnement de ressources entre des niches utilisés comme analogie dans le modèle la première étape est de définir l'ensemble de ressource à partager, la seconde est le mécanisme de répartition de la ressource entre les unités du système (ici les branches dans l'UC) et la dernière étape est la validation par la comparaison des réalisations du modèle avec les données réelles

¹⁰E. Marcon (avr. 2020). « Mesures de la Biodiversité ». Master. Publisher : AgroParisTech. Kourou, France.

¹¹Dufour-Kowalski et al. (2012). « Capsis », cf. note 2, p. 67.

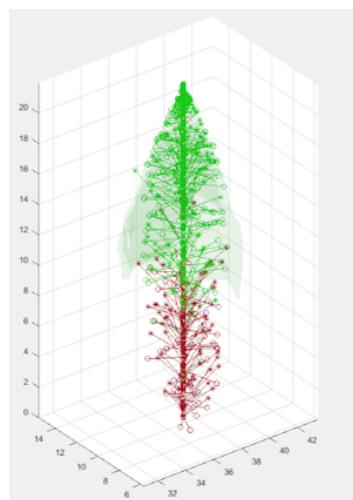


FIG. 5.5 : Visuel dans Matlab de la branchaison d'un arbre de 25 ans. En vert : les branches vivantes, en rouge : les branches mortes, en vert : l'enveloppe de houppier actif).

L'intérêt de cette méthode réside dans la validation simultanée des contraintes observées dans la matrice de propriété de branchaison pour chaque UC tout en générant une compétition entre les branches qui est structuré selon le statut social des branches.

Cette hétérogénéité d'accès à la ressource reproduit le processus de partitionnement de ressources observé en écologie dit “le mécanisme de pré-emption par les dominants” de répartition des niches écologiques avec des hyperdominants et un grand nombre d'espèces rares.¹⁰

5.6 Processus de mortalité :

La mortalité est un processus résultant de deux facteurs de compétition. La compétition intra-arbre provient de la limitation en ressource d'accroissement diamétrique qui provoque l'arrêt de la croissance de certaines branches au profit d'autres. La compétition inter-arbre se traduit par le contact des houppiers ce qui bloque l'extension horizontale des branches et provoque l'arrêt de la croissance.

Ces facteurs sont pris en compte dans l'équation de mortalité dynamique (équation 3.7) via respectivement l'influence de l'accroissement diamétrique et la position relative dans le houppier.

Le résultat du modèle est une probabilité de mortalité qui est utilisé pour chaque branche comme seuil d'un tirage binaire (Mort/vivant) de probabilité ($p/1 - p$).

5.7 Avancement de l'implémentation du modèle Sur Matlab et CAPSIS :

L'ensemble des processus décrit précédemment ont été transcrit d'abord sous le langage Matlab puis dans la plateforme CAPSIS¹¹ pour fournir un simulateur intégré de la croissance-branchaison.

L'architecture du modèle a permis de simuler des arbres visuellement réalistes sous Matlab comme dans la Figure 5.5 et de manière préliminaire dans la plateforme CAPSIS comme dans la Figure 5.6.

L'avantage du projet développé dans le domaine de la sylviculture est de fournir une plateforme de simulation adaptable aux données de terrain (sous la forme de données de calibration en ajout des distribution *a priori*) et pouvant être mis à jour tout au long de l'aménagement (par les données du réseau de placette permanentes). Les itinéraires sylvicoles actuels sont basés sur des modèles fondés sur les trajectoires des peuplements très documentés dans littérature (voir la partie revue de littérature ??). Pourtant la qualité, objet majeur dans l'objectif de production,

n'est que très mal modélisé souvent à cause de la faible corrélation entre la corrélation les variables du peuplement et la qualité (dû à la surjectivité des trajectoires individuels de branchaison des arbres amenant au même valeur pour les variables du peuplement). Le travail développé s'inscrit à l'interface de plusieurs disciplines (sylviculture, architecture végétale, statistiques, ...) pour proposer simulateur couplant croissance et branchaison. L'obtention de l'information sur la qualité et la propagation de l'incertitude offre une quantification du risque réparti en une variabilité ontogénique, environnementale et sylvicole. Il permet alors d'interroger les pratiques actuelles en mesurant la sensibilité de la branchaison aux les itinéraires types utilisés par l'ONF.

Il reste la phase d'ajustement du simulateur qui constitue un enjeu technique important. En effet, une méthode de modélisation inverse est prévu pour effectuer une inférence bayésienne des paramètres minimisant l'erreur de variables agrèges décrivant la branchaison des différents arbres du peuplement (*cf.* la matrice de propriétés de la branchaison obtenue précédemment). Les paramètres obtenus dans les modules inférés précédemment sont des distributions *a priori* qui sont utilisables dans l'inférence du simulateur complet. Plus précisément, la matrice de variance-covariance des paramètres est aussi une distribution *a priori* utilisable. la méthode envisagée est la *synthetic likelihood* déjà utilisé par Hartig et al.¹² en 2014 pour un simulateur forestier tropical FORMIND.



Résultat n°10 :

La prédiction de la branchaison au sein d'un peuplement est un maillon essentiel dans le couplage croissance-qualité. Par l'absence de modèle fiable de prédiction de la qualité selon des trajectoires de peuplement seul montre l'existence d'un difficulté méthodologique actuellement non résolue.

La surjectivité des trajectoire de qualité pour des trajectoires de peuplement données en est l'origine. La réalisation d'un cadre de simulation de la croissance de l'arbre au sein du peuplement vers la modélisation de la branchaison permet de réviser les itinéraires actuellement utilisés. La mesure de la sensibilité de la branchaison des arbres aux pratiques sylvicoles peut être estimée par simulation et confrontée aux données empiriques.

L'intégration de la qualité dans la définition des itinéraires est rendu possible plus facilement par l'étude de la branchaison des arbres en peuplement que par l'étude des propriétés agrégées des peuplements seules.



FIG. 5.6 : Visuel dans CAPSIS du module SimCoP Qual d'un arbre de 7 ans. En vert : les branches verticillaires, en orange les branches interverticillaires.

¹²F. Hartig et al. (fév. 2014). « Technical Note : Approximate Bayesian parameterization of a process-based tropical forest model ». In : *Biogeosciences* 11.4. 00001 arXiv : 1401.8205, p. 1261-1272. DOI : 10.5194/bg-11-1261-2014.

CHAPITRE 6

Conclusion

Le cadre méthodologique développé dans cette étude permet d'obtenir des informations détaillées de manière statique ou dynamique sur les caractéristiques de la branchaison.

Ces informations servent dans le développement d'un modèle complet et réaliste de croissance-nodosité qui pourra évaluer l'effet de la sylviculture sur la croissance des branches, des nœuds et la persistance des défauts internes du bois. Pour ce faire, la décomposition des processus architecturaux doit être poursuivie jusqu'à la nodosité. A partir d'une description d'un peuplement à l'échelle des arbres individuels (profil de tige, géométrie de l'enveloppe du houppier vert), il est actuellement possible de faire la liaison de la croissance à la branchaison (Figure 6.1)

Maintenant il reste à fournir la liaison entre la géométrie de la branche et la géométrie du nœud (Figure 6.2). On peut envisager une reconstruction du volume du nœud par l'intermédiaire de dynamique de la branchaison et de l'accroissement radial. En effet le nœud est la partie de la branche incluse dans la tige par l'accroissement radial.

Dans cette perspective, le développement de la méthode de détournage automatique de la nodosité apporte une innovation dans l'acquisition de données par l'imagerie à rayon X. Elle permet le montage de projets de grande envergure dans l'échantillonnage en réduisant le coût opérateur et en limitant les sources d'erreurs.

Nous avons pu constater que la liaison de modèle dans un cadre hiérarchique bayésien se révèle être un outil puissant pour l'étude de systèmes complexes comme la croissance-branchaison.

De plus cette approche sera couplée en amont à différents types de modèles de croissance à l'échelle individuelle, en aval avec un simulateur de sciage et plus généralement avec des modèles de processus industriels pour la filière forêt-bois.

L'une des limites évidentes de ce type de modélisation est la représentativité des données pour les caractéristiques de peuplement comme diversité génétique, l'indice de fertilité et les condi-

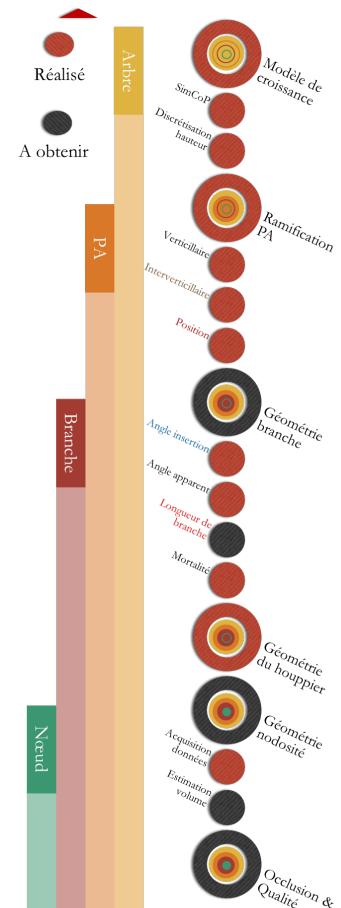
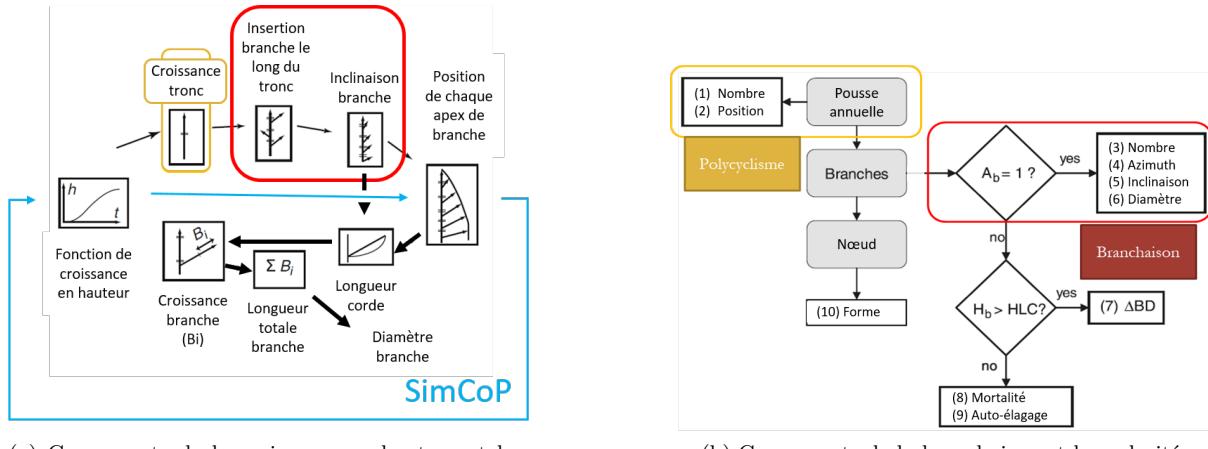


FIG. 6.1 : Décomposition en processus architecturaux : Modèle hiérarchique croissance - qualité



(a) Composants de la croissance en hauteur et branchaison

(b) Composants de la branchaison et la nodosité

FIG. 6.2 : **Diagramme des interrelations entre les composants de la croissance en hauteur et branchaison et entre la branchaison et la nodosité dans le modèle réalisé.** En jaune : les modèles impactés par le polycyclisme ; en rouge : les correspondances pour les modèles de branchaison ; A_b : âge de la branche, H_b : hauteur de la branche depuis le sol, HLC : hauteur de la base du houppier vert, Δ_{BD} : accroissement annuel en diamètre de la branche. Adapté de [Deleuze (1996), Trincado et Burkhart (2009)].

tions environnementales de croissance. La géométrie du houppier du sapin de Douglas est non seulement influencée par les conditions de plantation qui définissent la compétition inter-individuel mais également par l’itinéraire sylvicole comprenant des éclaircies. L’hypothèse fondatrice de l’assemblage de modèle visé est que l’ensemble des effets de la sylviculture se traduisent principalement dans la modification de la dynamique de croissance de la tige et le voisinage. Malgré un nombre d’études restreint dans la relation entre la branchaison et la croissance radiale, plusieurs études étayent cette idée^{1,2,3,4,5,6}.⁷

Des travaux et des données supplémentaires seront nécessaires pour constituer les maillons manquant à un modèle liant la croissance à la qualité et pour valider les modèles existants.

¹J. St. Clair (juin 1994). « Genetic variation in tree structure and its relation to size in Douglas-fir. II. Crown form, branch characters, and foliage characters ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 24.6. 2019-04-08, p. 1236-1247. DOI : [10.1139/x94-162](https://doi.org/10.1139/x94-162).

²Garcia (1995). « Toward consistent branch and stem dynamic models ». cf. note ^c, p. 27.

³A. Weiskittel et al. (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest », cf. note ⁸, p. 5.

⁴A. R. Weiskittel (2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest », cf. note ¹⁶, p. 8.

⁵Trincado et Burkhart (2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees », cf. note ⁹, p. 2.

⁶Drewett (2015). « The growth and quality of UK grown Douglas-fir », cf. note ², p. 1.

⁷Garcia (2015). « Dynamic Modelling of Tree Form », cf. note ^c, p. 27.

Bibliographie

- ACHIM, A., B. GARDINER, J.-M. LEBAN et R. DAQUITAINE (1^{er} jan. 2006). « Predicting the branching properties of Sitka spruce grown in Great Britain ». In : *New Zealand Journal of Forestry Science* 36, p. 246-264 (cf. p. 8, 17, 27).
- AFNOR (mai 2008). *NF EN 1927-3 - Qualitative classification of softwood round timber — Part 3 : Larches and Douglas fir*. AFNOR (cf. p. 5).
- (jan. 2018). *NF EN 1309-3 - Round and sawn timber — Methods of measurements — Part 3 : Features and biological degradations*. AFNOR (cf. p. 5, 18).
- AMUSANT, N., M. NIGG, B. THIBAUT et J. BEAUCHENE (oct. 2014). « Diversity of decay resistance strategies of durable tropical woods species : Bocoa prouacencis Aublet, Vouacapoua americana Aublet, Inga alba (Sw.) Wild ». In : *International Biodeterioration & Biodegradation* 94, p. 103-108. DOI : [10.1016/j.ibiod.2014.06.012](https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.06.012). (Visité le 30/08/2017) (cf. p. 22).
- ANGELIER, A. (2007). *Douglasaines françaises*. fre. Guide des sylvicultures. OCLC : 254253485. Paris : Office national des forêts (cf. p. 67).
- ARGANDA-CARRERAS, I., V. KAYNIG, C. RUEDEN, K. W. ELICEIRI, J. SCHINDLIN, A. CARDONA et H. SEBASTIAN SEUNG (1^{er} août 2017). « Trainable Weka Segmentation : a machine learning tool for microscopy pixel classification ». In : *Bioinformatics* 33.15. Sous la dir. de R. MURPHY. 2019-08-07, p. 2424-2426. DOI : [10.1093/bioinformatics/btx180](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx180) (cf. p. 34).
- BAKUZIS, E. V. (1^{er} jan. 1969). « Chapter VII - Forestry Viewed in an Ecosystem Perspective ». In : *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management*. Sous la dir. de G. M. VAN DYNE. Academic Press, p. 189-258. DOI : [10.1016/B978-0-12-713450-5.50015-4](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-713450-5.50015-4) (cf. p. 6, 42, 63).
- BARREIRO, S., M.-J. SCHELHAAS, G. KÄNDLER, C. ANTÓN-FERNÁNDEZ, A. COLIN, J.-D. BONTEMPS, I. ALBERDI, S. CONDÉS, M. DUMITRU, A. FEREZLIEV, C. FISCHER, P. GASPARINI, T. GSCHWANTNER, G. KINDERMANN, B. KJARTANSSON, P. KOVÁCSEVICS, M. KUCERA, A. LUNDSTRÖM, G. MARIN, G. MOZGERIS, T. NORD-LARSEN, T. PACKALEN, J. REDMOND, S. SACCHELLI, A. SIMS, A. SNORRASON, N. STOYANOV, E. THÜRIG et P.-E. WIKBERG (déc. 2016). « Overview of methods and tools for evaluating future woody biomass availability in European countries ». In : *Annals of Forest Science* 73.4. 2019-07-13, p. 823-837. DOI : [10.1007/s13595-016-0564-3](https://doi.org/10.1007/s13595-016-0564-3) (cf. p. 2).
- BARTHÉLÉMY, D. et Y. CARAGLIO (1^{er} mar. 2007). « Plant Architecture : A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny ». In : *Annals of Botany* 99.3. 2019-02-25, p. 375-407. DOI : [10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260) (cf. p. 5, 6, 13, 20, 29, 90).
- BATES, D., M. MÄCHLER, B. BOLKER et S. WALKER (oct. 2015). « Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 ». en. In : *Journal of Statistical Software* 67.1, p. 1-48. DOI : [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01) (cf. p. 41).
- BEAULIEU, E., R. SCHNEIDER, F. BERNINGER, C.-H. UNG et D. EDWIN SWIFT (1^{er} nov. 2011). « Modeling jack pine branch characteristics in Eastern Canada ». In : *Forest Ecology and Management* 262.9, p. 1748-1757. DOI : [10.1016/j.foreco.2011.06.054](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.054) (cf. p. 27, 28).
- BETTINGER, P., K. BOSTON, J. P. SIRY et D. L. GREBNER (2017). *Forest management and planning*. Second edition. 00367 OCLC : ocn959593101. London, United Kingdom : Academic Press, an imprint of Elsevier (cf. p. 68).
- BJÖRKLUND, L. (nov. 1997). « The interior knot structure of Pinus sylvestris stems ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.4. 2019-02-15, p. 403-412. DOI : [10.1080/02827589709355429](https://doi.org/10.1080/02827589709355429) (cf. p. 23, 28).
- BOLTE, S. et F. P. CORDELIÈRES (2006). « A guided tour into subcellular colocalization analysis in light microscopy ». In : *Journal of Microscopy* 224.3, p. 213-232. DOI : [10.1111/j.1365-2818.2006.01706.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.2006.01706.x) (cf. p. 35).
- BOSSU, J., J. BEAUCHÈNE, Y. ESTEVEZ, C. DUPLAIS et B. CLAIR (23 mar. 2016). « New Insights on Wood Dimensional Stability Influenced by Secondary Metabolites : The Case of a Fast-Growing Tropical Species Bagassa guianensis Aubl. ». In : *PLOS ONE* 11.3. Sous la dir. de W. BATCHELOR, e0150777. DOI : [10.1371/journal.pone.0150777](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150777). (Visité le 30/08/2017) (cf. p. 22).
- BOUCHON, J., P. DE REFFYE et D. BARTHÉLÉMY, éd. (1997). *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science update. Paris : INRA (cf. p. 13, 28).
- BOX, G. E. P. et D. R. COX (1964). « An Analysis of Transformations ». In : *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 26.2, p. 211-252 (cf. p. 12).
- BREIMAN, L. (1^{er} oct. 2001). « Random Forests ». In : *Machine Learning* 45.1. 2019-08-07, p. 5-32. DOI : [10.1023/A:1010933404324](https://doi.org/10.1023/A:1010933404324) (cf. p. 35).
- BUKSNOWITZ, C., C. HACKSPIEL, K. HOFSTETTER, U. MÜLLER, W. GINDL, A. TEISCHINGER et J. KONNERTH (août 2010). « Knots in trees : strain distribution in a naturally optimised structure ». In : *Wood Science and Technology* 44.3. 2019-02-15, p. 389-398. DOI : [10.1007/s00226-010-0352-4](https://doi.org/10.1007/s00226-010-0352-4) (cf. p. 5).
- BURKHART, H. E. et M. TOMÉ (2012). *Modeling forest trees and stands*. Dordrecht ; New York : Springer. 457 p. (cf. p. 6, 11, 21, 27, 40).
- CARAGLIO, Y. et D. BARTHÉLÉMY (1997). « Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires ». In : 2019-07-14 (cf. p. 13, 85, 89, 91).
- CLUZEAU, C., N. L. GOFF et J.-M. OTTORINI (1^{er} déc. 1994). « Development of primary branches and crown profile of *Fraxinus excelsior* ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 24.12. 2019-04-17, p. 2315-2323. DOI : [10.1139/x94-299](https://doi.org/10.1139/x94-299) (cf. p. 20).
- COLIN, F. (1^{er} jan. 1992). « Analyse et modélisation de la branchaison de l'épicéa commun en vue de prédire la

- qualité de la ressource ». 2019-02-18. thesis. Nancy, EN-GREF (cf. p. 8, 9).
- COLIN, F. et F. HOULLIER (1991). « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France : modelling vertical trends in maximum nodal branch size ». In : *Annales des Sciences Forestières* 48.6, p. 679-693. DOI : [10.1051/forest:19910606](https://doi.org/10.1051/forest:19910606) (cf. p. 8, 17, 49, 54).
- COLIN, F., F. MOTHE, C. FREYBURGER, J.-B. MORISSET, J.-M. LEBAN et F. FONTAINE (oct. 2010). « Tracking ramal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography : biological bases, preliminary results and perspectives ». In : *Trees* 24.5. 2019-02-22, p. 953-967. DOI : [10.1007/s00468-010-0466-1](https://doi.org/10.1007/s00468-010-0466-1) (cf. p. 24, 34).
- COURBET, F., J.-C. HERVÉ, E. K. KLEIN et F. COLIN (mar. 2012). « Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) : a model accounting for acrotony ». In : *Annals of Forest Science* 69.2. 2019-02-15, p. 125-138. DOI : [10.1007/s13595-011-0156-1](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0156-1) (cf. p. 27, 29).
- COURNEDE, P.-H., A. MATHIEU, F. HOULLIER, D. BARTHÉLÉMY et P. de REFFYE (10 août 2007). « Computing Competition for Light in the GREEN-LAB Model of Plant Growth : A Contribution to the Study of the Effects of Density on Resource Acquisition and Architectural Development ». In : *Annals of Botany* 101.8. 2019-02-15, p. 1207-1219. DOI : [10.1093/aob/mcm272](https://doi.org/10.1093/aob/mcm272) (cf. p. 28).
- DAMBREVILLE, A., P.-É. LAURI, F. NORMAND et Y. GUÉDON (1^{er} jan. 2015). « Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages ». In : *Annals of Botany* 115.1, p. 93-105. DOI : [10.1093/aob/mcu227](https://doi.org/10.1093/aob/mcu227) (cf. p. 28).
- DE REFFYE, P., M. JAEGER, D. BARTHÉLÉMY et F. HOULLIER, éd. (2016). *Architecture et croissance des plantes : modélisation et applications*. 2019-07-31. Quae. DOI : [10.19182/quae/00001](https://doi.org/10.19182/quae/00001) (cf. p. 13, 29).
- DELEUZE, C. (1^{er} jan. 1996). « Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse ». 2019-08-06. thesis. Lyon 1 (cf. p. 9, 28).
- DONG, L., Z. LIU et P. BETTINGER (1^{er} août 2016). « Nonlinear mixed-effects branch diameter and length models for natural Dahurian larch (*Larix gmelini*) forest in northeast China ». In : *Trees* 30.4, p. 1191-1206. DOI : [10.1007/s00468-016-1356-y](https://doi.org/10.1007/s00468-016-1356-y) (cf. p. 8, 28).
- DOUADY, S. et Y. COUDER (30 mar. 1992). « Phyllotaxis as a physical self-organized growth process ». In : *Physical Review Letters* 68.13. 2019-07-13, p. 2098-2101. DOI : [10.1103/PhysRevLett.68.2098](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.68.2098) (cf. p. 87).
- DREWETT, T. A. (2015). « The growth and quality of UK grown Douglas-fir ». Doctor of Philosophy. Edinburgh : Edinburgh Napier University. 224 p. (cf. p. 1, 2, 76).
- DU, S. et F. YAMAMOTO (2007). « An overview of the biology of reaction wood formation ». In : *Journal of Integrative Plant Biology* 49.2. 00121, p. 131-143. DOI : [10.1111/j.1672-9072.2007.00333.x](https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00333.x) (cf. p. 25).
- DUCHATEAU, E., F. LONGUETAUD, F. MOTHE, C. UNG, D. AUTY et A. ACHIM (mar. 2013). « Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 43.3, p. 266-277. DOI : [10.1139/cjfr-2012-0365](https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0365) (cf. p. 8, 24, 25, 28).
- DUFOUR-KOWALSKI, S., B. COURBAUD, P. DREYFUS, C. MEREDIEU et F. de COLIGNY (mar. 2012). « Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling ». en. In : *Annals of Forest Science* 69.2, p. 221-233. DOI : [10.1007/s13595-011-0140-9](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0140-9) (cf. p. 67, 72).
- DUN, E. A., B. J. FERGUSON et C. A. BEVERIDGE (nov. 2006). « Apical Dominance and Shoot Branching. Divergent Opinions or Divergent Mechanisms ? ». In : *Plant Physiology* 142.3. 2019-07-22, p. 812-819. DOI : [10.1104/pp.106.086868](https://doi.org/10.1104/pp.106.086868) (cf. p. 16).
- DUNHAM, S. M., B. LACHENBRUCH et L. M. GANIO (1^{er} jan. 2007). « Bayesian analysis of Douglas-fir hydraulic architecture at multiple scales ». In : *Trees* 21.1. 2019-04-15, p. 65-78. DOI : [10.1007/s00468-006-0097-8](https://doi.org/10.1007/s00468-006-0097-8) (cf. p. 5).
- DURAND, J.-B., Y. GUÉDON, Y. CARAGLIO et E. COSTES (29 mar. 2005). « Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models : the hidden Markov tree models ». In : *New Phytologist* 166.3. 2019-02-18, p. 813-825. DOI : [10.1111/j.1469-8137.2005.01405.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01405.x) (cf. p. 54).
- EDELIN, C. (jan. 1981). « Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères ». In : *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 128.3. 2019-07-15, p. 177-188. DOI : [10.1080/01811797.1981.10824502](https://doi.org/10.1080/01811797.1981.10824502) (cf. p. 91).
- FALKOWSKI, M., A. D. SOUSA RODRIGUEZ, V. ÉPARVIER, I. DUSFOUR, E. HOUËL et D. STIEN (31 mar. 2016). « Propriétés insecticides d'un extrait de sextonia rubra, et de ses constituants ». Brev. WO2016046489 A1. C. N. de la RECHERCHE SCIENTIFIQUE (cf. p. 22).
- FORD, E. D. (1985). « Branching, crown structure and the control of timber production ». In : *Attributes of trees as crop plants*. Sous la dir. de M. G. R. CANNELL et J. E. JACKSON. Abbotts Ripton : Institute of Terrestrial Ecology, p. 228-252 (cf. p. 6).
- FORTIN, M., J.-B. PICHANCOURT, L. MELO, A. COLIN et S. CAURLA (avr. 2019). « The effect of stumpage prices on large-area forest growth forecasts based on socio-ecological models ». In : *Forestry*. DOI : [10.1093/forestry/cpz016](https://doi.org/10.1093/forestry/cpz016) (cf. p. 39).
- G VAN GEFFEN, K., L. POORTER, U. SASS-KLAASSEN, R. LOGTESTIJN et J. CORNELISSEN (1^{er} déc. 2010). « The trait contribution to wood decomposition rates of 15 Neotropical tree species ». In : *Ecology* 91, p. 3686-97. DOI : [10.2307/29779551](https://doi.org/10.2307/29779551) (cf. p. 22).
- GARCIA, O. (30 mar. 2015). « Dynamic Modelling of Tree Form ». In : *Mathematical and Computational Forestry & Natural-Resource Sciences (MCFNS)* 7.1. 2019-05-13, 9-15(7) (cf. p. 27, 28, 76).
- GARCÍA, O. (déc. 1995). « Modelling tree branch and stem development using Pressler's model (aka the pipe model theory) ». Unpublished reports. Unpublished reports. ENGREF (cf. p. 27, 76).
- (1^{er} jan. 2005). *Unifying sigmoid univariate growth equations*. T. 1. 63 p. (cf. p. 12).
- GARTNER, B. L., E. M. NORTH, G. R. JOHNSON et R. SINGLETON (1^{er} mar. 2002). « Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 32.3. 2019-04-08, p. 439-447. DOI : [10.1139/x01-218](https://doi.org/10.1139/x01-218) (cf. p. 27).
- GELMAN, A., J. HWANG et A. VEHTARI (nov. 2014). « Understanding predictive information criteria for Bayesian models ». en. In : *Statistics and Computing* 24.6. 00000, p. 997-1016. DOI : [10.1007/s11222-013-9416-2](https://doi.org/10.1007/s11222-013-9416-2). (Visité le 07/08/2019) (cf. p. 43).
- GOLDING, N. (2018). *greta : Simple and Scalable Statistical Modelling in R*. Version R package version 0.3.0 (cf. p. 42).
- GOREAUD, F., F. d. COLIGNY, B. COURBAUD, J. F. DHÔTE, P. DREYFUS et T. PÉROT (1^{er} sept. 2005). « La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt ». In : *VertigO - la revue électronique en sciences*

- de l'environnement* (Volume 6 Numéro 2). 2019-02-15. DOI : [10.4000/vertigo.4260](https://doi.org/10.4000/vertigo.4260) (cf. p. 2, 6).
- GOURLET-FLEURY, S. (1997). « Modélisation individuelle spatiale explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane Française) ». 2019-08-05. thesis. Lyon : Université Claude Bernard Lyon 1 (cf. p. 11).
- GRACE, J. C., R. K. BROWNLIE et S. G. KENNEDY (déc. 2015). « The influence of initial and post-thinning stand density on Douglas-fir branch diameter at two sites in New Zealand ». In : *New Zealand Journal of Forestry Science* 45.1. 2019-02-15. DOI : [10.1186/s40490-015-0045-8](https://doi.org/10.1186/s40490-015-0045-8) (cf. p. 28).
- GRAY, H. R. (1954). *The form and taper of forest-tree stems*. Institute Paper 32. Imperial Forestry Institute Oxford University. 74 p. (cf. p. 21).
- HALLE, F., R. A. A. OLDEMAN et P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis*. 2012^e éd. 2019-04-15. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag. 456 p. (cf. p. 90, 91).
- HARLESS, T., F. G. WAGNER, P. STEELE, F. TAYLOR, V. YADAMA et C. W. McMILLIN (1991). « Methodology for locating defects within hardwood logs and determining their impact on lumber-value yield ». In : *Forest Products Journal* 41(4) :25-30. 00064. (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 23).
- HARTIG, F., C. DISLICH, T. WIEGAND et A. HUTH (fév. 2014). « Technical Note : Approximate Bayesian parameterization of a process-based tropical forest model ». In : *Bio-geosciences* 11.4. 00001 arXiv : 1401.8205, p. 1261-1272. DOI : [10.5194/bg-11-1261-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-1261-2014) (cf. p. 73).
- HARTMANN, F. (18 juin 2015). « Modélisation biophysique de l'activité cambiale et de la formation du bois ». Thèse de doct. (cf. p. 21).
- HEIN, S., A. R. WEISKITTEL et U. KOHNLE (août 2009). *Models on branch characteristics of wide-spaced Douglas-fir*. USDA. 23-33 (cf. p. 14, 27, 28).
- HEIN, S. et A. R. WEISKITTEL (juil. 2010). « Cutpoint analysis for models with binary outcomes : a case study on branch mortality ». In : *European Journal of Forest Research* 129.4. 2019-02-15, p. 585-590. DOI : [10.1007/s10342-010-0358-3](https://doi.org/10.1007/s10342-010-0358-3) (cf. p. 57).
- HEURET, P., Y. GUÉDON, N. GUÉDARD et D. BARTHÉLÉMY (1^{er} mar. 2003a). « Analysing Branching Pattern in Plantations of Young Red Oak Trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae) ». In : *Annals of Botany* 91.4, p. 479-492. DOI : [10.1093/aob/mcg046](https://doi.org/10.1093/aob/mcg046) (cf. p. 28).
- HEURET, P. (4 jan. 2002). « Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramifications et de floraison ». 2019-02-18. Thèse de doct. Université Henri Poincaré - Nancy I (cf. p. 28).
- HEURET, P., E. NICOLINI, C. EDELIN et J.-C. ROGGY (2003b). « Approche architecturale pour l'étude des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise ». In : *Revue Forestière Française* (sp), p. 158. DOI : [10.4267/2042/5769](https://doi.org/10.4267/2042/5769) (cf. p. 28).
- HOULLIER, F., J.-M. LEBAN et F. COLIN (juin 1995). « Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce ». In : *Forest Ecology and Management* 74.1. 2019-02-15, p. 91-102. DOI : [10.1016/0378-1127\(94\)03510-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)03510-4) (cf. p. 8).
- HU, C., X. MIN, H. YUN, T. WANG et S. ZHANG (sept. 2011). « Automatic detection of sound knots and loose knots on sugi using gray level co-occurrence matrix parameters ». In : *Annals of Forest Science* 68.6. 2019-02-15, p. 1077-1083. DOI : [10.1007/s13595-011-0123-x](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0123-x) (cf. p. 24).
- IOANNIDIS, K., E. MELLIOU, P. ALIZOTI et P. MAGIATIS (avr. 2017). « Identification of black pine (*Pinus nigra* Arn.) heartwood as a rich source of bioactive stilbenes by qNMR : Identification of black pine heartwood as a rich stilbene source by qNMR ». In : *Journal of the Science of Food and Agriculture* 97.6, p. 1708-1716. DOI : [10.1002/jsfa.8090](https://doi.org/10.1002/jsfa.8090). (Visité le 06/09/2017) (cf. p. 22).
- ISHII, H. R., S. C. SILLETT et A. L. CARROLL (15 jan. 2017). « Crown dynamics and wood production of Douglas-fir trees in an old-growth forest ». In : *Forest Ecology and Management* 384. 2019-03-08, p. 157-168. DOI : [10.1016/j.foreco.2016.10.047](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.047) (cf. p. 27, 28).
- ISHII, H., J. P. CLEMENT et D. C. SHAW (juin 2000). « Branch growth and crown form in old coastal Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 131.1. 2019-04-08, p. 81-91. DOI : [10.1016/S0378-1127\(99\)00202-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00202-9) (cf. p. 18, 27, 62).
- ISHII, H., E. D. FORD et C. E. DINNIE (sept. 2002). « The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees II. Basal reiteration from older branch axes ». In : *Canadian Journal of Botany* 80.9. 2019-04-08, p. 916-926. DOI : [10.1139/b02-080](https://doi.org/10.1139/b02-080) (cf. p. 27).
- ISHII, H. et N. McDOWELL (1^{er} oct. 2002). « Age-related development of crown structure in coastal Douglas-fir trees ». In : *Forest Ecology and Management* 169.3. 2019-04-22, p. 257-270. DOI : [10.1016/S0378-1127\(01\)00751-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00751-4) (cf. p. 18, 27).
- JOHANSSON, E., D. JOHANSSON, J. SKOG et M. FREDRIKSSON (août 2013). « Automated knot detection for high speed computed tomography on *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. using ellipse fitting in concentric surfaces ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 96. 2019-05-05, p. 238-245. DOI : [10.1016/j.compag.2013.06.003](https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.003) (cf. p. 24).
- JÜRGENSEN, A. et G. ALEJANDRO (18 août 2003). « Linking structural and process-oriented models of plant growth ». In : 2019-08-07 (cf. p. 21).
- KAMPE, A. et E. MAGEL (2013). « New Insights into Heartwood and Heartwood Formation ». In : *Cellular Aspects of Wood Formation*. Sous la dir. de J. FROMM. T. 20. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, p. 71-95. DOI : [10.1007/978-3-642-36491-4_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_3). (Visité le 25/09/2017) (cf. p. 22).
- KEBBI-BENKEDER, Z., R. MANZO, P. GÉRARDIN, S. DUMARÇAY, B. CHOPARD et F. COLIN (2017). « Knot extractives : a model for analysing the eco-physiological factors that control the within and between-tree variability ». In : *Trees - Structure and Function* 31.5. 2019-02-15, p. 1619-1633. DOI : [10.1007/s00468-017-1573-z](https://doi.org/10.1007/s00468-017-1573-z) (cf. p. 2, 22).
- KERSHAW, J. A., M. J. DUCEY, T. W. BEERS et B. HUSCH (2017). *Forest mensuration*. Fifth edition. Chichester, UK ; Hoboken, NJ : Wiley/Blackwell. 613 p. (cf. p. 6, 11).
- KINT, V., S. HEIN, M. CAMPOLI et B. MUYS (15 nov. 2010). « Modelling self-pruning and branch attributes for young *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. trees ». In : *Forest Ecology and Management* 260.11, p. 2023-2034. DOI : [10.1016/j.foreco.2010.09.008](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.008) (cf. p. 28).
- KIRK, C. et J.-P. BERRILL (juil. 2016). « Second-Log Branching in Multiaged Redwood and Douglas-Fir : Influence of Stand, Site, and Silviculture ». In : *Forests* 7.7, p. 147. DOI : [10.3390/f7070147](https://doi.org/10.3390/f7070147) (cf. p. 54).
- KRÄHENBÜHL, A., B. KERAUTRET, I. DEBLED-RENNESSON, F. MOTHE et F. LONGUETAUD (déc. 2014). « Knot segmentation in 3D CT images of wet wood ». In : *Pat-*

- tern Recognition* 47.12. 2019-02-15, p. 3852-3869. DOI : [10.1016/j.patcog.2014.05.015](https://doi.org/10.1016/j.patcog.2014.05.015) (cf. p. 2, 24).
- KRAJNC, L., N. FARRELLY et A. M. HARTE (mar. 2019). « The influence of crown and stem characteristics on timber quality in softwoods ». In : *Forest Ecology and Management* 435. 2019-03-18, p. 8-17. DOI : [10.1016/j.foreco.2018.12.043](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.043) (cf. p. 8, 27).
- KUIPER, L. C. (1994). *Architectural analysis of Douglas-fir forests*. Wageningen. 188 p. (cf. p. 14, 15).
- LAVENDER, D. P., R. K. HERMANN, OREGON STATE UNIVERSITY et FOREST RESEARCH LABORATORY (2014). *Douglas-fir : the genus pseudotsuga* (cf. p. 2).
- LEARY, R. A. (16 mai 1997). « Testing models of unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties ». In : *Ecological Modelling*. Design, Performance and Evaluation of Models for Forest Stand Dynamics 98.1. 2019-02-26, p. 35-46. DOI : [10.1016/S0304-3800\(96\)01935-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(96)01935-7) (cf. p. 6, 42, 65).
- LEBAN, J.-M. et G. DUCHANOIS (1^{er} jan. 1990). « SIMQUA : un logiciel de simulation de la qualité du bois ». In : *Annals of Forest Science - ANN FOR SCI* 47. 00021, p. 483-493. DOI : [10.1051/forest:19900506](https://doi.org/10.1051/forest:19900506) (cf. p. 24).
- LEHNEBACH, R., R. BEYER, V. LETORT et P. HEURET (18 avr. 2018). « The pipe model theory half a century on : a review ». In : *Annals of Botany* 121.5. 2019-04-15, p. 773-795. DOI : [10.1093/aob/mcx194](https://doi.org/10.1093/aob/mcx194) (cf. p. 9, 65).
- LEHNEBACH, R., H. MOREL, J. BOSSU, G. LE MOGUÉDEC, N. AMUSANT, J. BEAUCHÈNE et E. NICOLINI (2017). « Heartwood/sapwood profile and the tradeoff between trunk and crown increment in a natural forest : the case study of a tropical tree (*Dicorynia guianensis* Amsh., Fabaceae) ». In : *Trees* 31.1, p. 199-214. DOI : [10.1007/s00468-016-1473-7](https://doi.org/10.1007/s00468-016-1473-7) (cf. p. 22).
- LEMIEUX, H., M. BEAUDOIN et S. ZHANG (1^{er} juil. 2001). « Characterization and modeling of knots in black spruce (*Picea mariana*) logs ». In : *Wood and Fiber Science* 33. 00036, p. 465-475 (cf. p. 25).
- LEMIEUX, H., M. SAMSON et A. USENIUS (1997a). « Shape and distribution of knots in a sample of *Picea abies* logs ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.1, p. 50-56 (cf. p. 25).
- (fév. 1997b). « Shape and distribution of knots in a sample of *picea abies* logs ». In : *Scandinavian Journal of Forest Research* 12.1. 00000, p. 50-56. DOI : [10.1080/02827589709355383](https://doi.org/10.1080/02827589709355383). (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 23).
- LEVITOV, L. S. (14 jan. 1991). « Phyllotaxis of flux lattices in layered superconductors ». In : *Physical Review Letters* 66.2. 2019-07-13, p. 224-227. DOI : [10.1103/PhysRevLett.66.224](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.66.224) (cf. p. 87).
- LONGO, B. L., F. BRÜCHERT, G. BECKER et U. H. SAUTER (2 avr. 2019). « Validation of a CT knot detection algorithm on fresh Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) logs ». In : *Annals of Forest Science* 76.2. 2019-04-18, p. 28. DOI : [10.1007/s13595-019-0812-4](https://doi.org/10.1007/s13595-019-0812-4) (cf. p. 24).
- LOWELL, E., D. MAGUIRE, D. BRIGGS, E. TURNBLOM, K. JAYAWICKRAMA et J. BRYCE (22 juil. 2014). « Effects of Silviculture and Genetics on Branch/Knot Attributes of Coastal Pacific Northwest Douglas-Fir and Implications for Wood Quality—A Synthesis ». In : *Forests* 5.7. 2019-02-15, p. 1717-1736. DOI : [10.3390/f5071717](https://doi.org/10.3390/f5071717) (cf. p. 28).
- MÄKELÄ, A., J. GRACE, G. DECKMYN, A. KANTOLA et V. KINT (5 oct. 2010). « Simulating wood quality in forest management models ». In : *Forest Systems* 19.0. 2019-02-15, p. 48-68. DOI : [10.5424/fs/201019S-9314](https://doi.org/10.5424/fs/201019S-9314) (cf. p. 7, 25, 27).
- MÄKELÄ, A., J. LANDSBERG, A. R. EK, T. E. BURK, M. TER-MIKHAELIAN, G. I. AGREN, C. D. OLIVER et P. PUTTONEN (mar. 2000). « Process-based models for forest ecosystem management : current state of the art and challenges for practical implementation ». In : *Tree Physiology* 20.5, p. 289-298 (cf. p. 28).
- MÄKINEN, H. et S. HEIN (juil. 2006). « Effect of wide spacing on increment and branch properties of young Norway spruce ». In : *European Journal of Forest Research* 125.3. 2019-02-15, p. 239-248. DOI : [10.1007/s10342-006-0115-9](https://doi.org/10.1007/s10342-006-0115-9) (cf. p. 27).
- MARCON, E. (avr. 2020). « Mesures de la Biodiversité ». Master. Publisher : AgroParisTech. Kourou, France (cf. p. 72).
- MARIO DI LUCCA, C., J. W. GOUDIE et S. STEARNS-SMITH (18 oct. 2009). « TASS III : A new generation growth and yield prediction model for complex stands in British Columbia ». In : XIII World Forestry Congress. Buenos Aires - Argentina (cf. p. 29).
- MEREDIEU, C. (1^{er} jan. 1998). « Croissance et branchaison du pin laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp laricio (Poiret) Maire) : élaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois ». 2019-07-30. thesis. Lyon 1 (cf. p. 8, 9, 17, 27).
- MEREDIEU, C., Y. CARAGLIO, L. SAINT-ANDRÉ, F. DE COLIGNY et J.-F. BARCZI (7 juin 2004). « The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models ». In : *The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models*. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models. Montpellier, France, p. 243-247 (cf. p. 13, 28).
- MILLET, J. (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées : son histoire, ses concepts, ses usages*. Québec : Éditions MultiMondes (cf. p. 7, 14, 29, 47, 48, 56, 88, 91).
- MILLET, J., A. BOUCHARD et C. ÉDELIN (jan. 1999). « Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest ». In : *Écoscience* 6.2. 2019-07-25, p. 187-203. DOI : [10.1080/11956860.1999.11682520](https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682520) (cf. p. 14, 15).
- MITCHELL, K. J. (1^{er} déc. 1975). « Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir ». In : *Forest Science* 21 (suppl_1). 2019-04-14, a0001-z0001. DOI : [10.1093/forestscience/25.s1.a0001](https://doi.org/10.1093/forestscience/25.s1.a0001) (cf. p. 5, 6, 8, 9, 29).
- MOBERG, L. (juin 2001). « Models of internal knot properties for *Picea abies* ». In : *Forest Ecology and Management* 147.2. 00046, p. 123-138. DOI : [10.1016/S0378-1127\(00\)00471-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00471-0). (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 24).
- MOUNGUEGUI, S., J.-B. S. TCHINDA, M. K. NDIKONTAR, S. DUMARÇAY, C. ATTÉKÉ, D. PERRIN, E. GELHAYE et P. GÉRARDIN (8 sept. 2015). « Total phenolic and lignin contents, phytochemical screening, antioxidant and fungal inhibition properties of the heartwood extractives of ten Congo Basin tree species ». In : *Annals of Forest Science* 73.2, p. 287-296. DOI : [10.1007/s13595-015-0514-5](https://doi.org/10.1007/s13595-015-0514-5). (Visité le 03/11/2016) (cf. p. 22).
- NEGRÓN, C., L. CONTADOR, B. D. LAMPINEN, S. G. METCALF, T. M. DEJONG, Y. GUÉDON et E. COSTES (nov. 2013). « Systematic Analysis of Branching Patterns of Three Almond Cultivars with Different Tree Architectures ». In : *Journal of the American Society for Horticultural Science* 138.6. 2019-02-18, p. 407-415. DOI : [10.21273/JASHS.138.6.407](https://doi.org/10.21273/JASHS.138.6.407) (cf. p. 7).
- NEMEC, A. F. L., J. W. GOUDIE et R. PARISH (oct. 2010). « A Gamma-Poisson model for vertical location and frequency of buds on lodgepole pine (*Pinus contorta*) leaders ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 40.10. 2019-02-18, p. 2049-2058. DOI : [10.1139/X10-140](https://doi.org/10.1139/X10-140) (cf. p. 27, 28, 36).

- NEMEC, A. F. L., R. PARISH et J. W. GOUDIE (1^{er} juin 2012). « Modelling number, vertical distribution, and size of live branches on coniferous tree species in British Columbia ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 42.6, p. 1072-1090. DOI : [10.1139/x2012-060](https://doi.org/10.1139/x2012-060) (cf. p. 7, 8, 17, 18, 27, 28, 37).
- NEWTON, M., B. LACHENBRUCH, J. M. ROBBINS et E. C. COLE (15 fév. 2012). « Branch diameter and longevity linked to plantation spacing and rectangularity in young Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 266, p. 75-82. DOI : [10.1016/j.foreco.2011.11.009](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.009) (cf. p. 28).
- NIKLAS, K. J. et E. D. COBB (mai 2008). « Evidence for "diminishing returns" from the scaling of stem diameter and specific leaf area ». In : *American Journal of Botany* 95.5, p. 549-557. DOI : [10.3732/ajb.0800034](https://doi.org/10.3732/ajb.0800034) (cf. p. 27).
- NIKLAS, K. J. et B. J. ENQUIST (mai 2002). « Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation ». In : *American Journal of Botany* 89.5, p. 812-819. DOI : [10.3732/ajb.89.5.812](https://doi.org/10.3732/ajb.89.5.812) (cf. p. 27).
- NIKLAS, K. J. et H.-C. SPATZ (juin 2006). « Allometric theory and the mechanical stability of large trees : proof and conjecture ». In : *American Journal of Botany* 93.6, p. 824-828. DOI : [10.3732/ajb.93.6.824](https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.824) (cf. p. 27).
- NINGRE, F., J.-M. OTTORINI et N. LE GOFF (jan. 2016). « Trajectoires d'autoéclaircie du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en France ». In : *Revue Forestière Française* 68, p. 323. DOI : [10.4267/2042/62130](https://doi.org/10.4267/2042/62130) (cf. p. 69).
- OSBORNE, N. L. (2015). « Simulating wood properties in the context of a growth and yield model for planted Douglas-fir ». 2019-02-18. Thèse de doct. (cf. p. 27).
- OSBORNE, N. L., Ø. A. HØIBØ et D. A. MAGUIRE (1^{er} sept. 2016). « Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 127, p. 50-55. DOI : [10.1016/j.compag.2016.06.003](https://doi.org/10.1016/j.compag.2016.06.003) (cf. p. 9, 18, 25, 28).
- OSBORNE, N. L. et D. A. MAGUIRE (fév. 2016). « Modeling knot geometry from branch angles in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 46.2. 2019-02-18, p. 215-224. DOI : [10.1139/cjfr-2015-0145](https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0145) (cf. p. 28).
- OTTORINI, J. M. (1978). « Aspects de la notion de densité et croissance des arbres en peuplement ». In : *Annales des Sciences Forestières* 35.4. 2019-08-05, p. 299-320. DOI : [10.1051/forest/19780404](https://doi.org/10.1051/forest/19780404) (cf. p. 13).
- (1991). « Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture ». In : *Annales des Sciences Forestières* 48.6. 2019-04-15, p. 651-666. DOI : [10.1051/forest:19910604](https://doi.org/10.1051/forest:19910604) (cf. p. 9, 20, 32, 65, 67).
- PAUL, B. H. (nov. 1947). *Knots in second-growth Douglas-fir*. T. 17. Report (Forest Products Laboratory (U.S.)) 1690. Madison, Wis. : U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory (cf. p. 6).
- PAYN, T., J.-M. CARNUS, P. FREER-SMITH, M. KIMBERLEY, W. KOLLERT, S. LIU, C. ORAZIO, L. RODRIGUEZ, L. N. SILVA et M. J. WINGFIELD (7 sept. 2015). « Changes in planted forests and future global implications ». In : *Forest Ecology and Management*. Changes in Global Forest Resources from 1990 to 2015 352. 2019-07-27, p. 57-67. DOI : [10.1016/j.foreco.2015.06.021](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.021) (cf. p. 1).
- PERIN, J., J. HEBERT, P. LEJEUNE et H. CLAESSENS (9 juin 2016). « Nouvelles normes sylvicoles pour les peuplements purs équiennes d'épicéa et de douglas ». In : 2019-03-18 (cf. p. 5).
- PEYHARDI, J., E. COSTES, Y. CARAGLIO, P.-É. LAURI, C. TROTTIER et Y. GUÉDON (juin 2013). « Integrative models for analyzing jointly shoot growth and branching patterns ». In : *Integrative models for analyzing jointly shoot growth and branching patterns*. Functional-Structural-Plant-Models (FSPM). 2019-03-18. Saariselkä, Finland (cf. p. 7).
- PIETILÄ, J. (1989). « Shape of Scots pine knots close to the stem pith ». In : *Silva Fennica* 23.4. 00011. DOI : [10.14214/sf.a15549](https://doi.org/10.14214/sf.a15549). (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 24).
- PINTO, I., H. PEREIRA et A. USENIUS (2003). « Analysis of log shape and internal knots in twenty Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems based on visual scanning and computer aided reconstruction ». In : *Annals of Forest Science* 60.2. 2019-02-15, p. 137-144. DOI : [10.1051/forest:2003006](https://doi.org/10.1051/forest:2003006) (cf. p. 23).
- PIPONIOT-LAROCHE, C. (7 déc. 2018). « Quel futur pour les forêts en Amazonie ? Du bilan Carbone de l'exploitation forestière à la recherche de compromis entre services écosystémiques (bois d'œuvre, biodiversité et carbone) ». Thèse de doct. (Visité le 10/08/2019) (cf. p. 29, 30, 93).
- PLUMMER, M., N. BEST, K. COWLES et K. VINES (mar. 2006). « CODA : convergence diagnosis and output analysis for MCMC ». In : *R News* 6. 00000, p. 7-11 (cf. p. 43).
- PRETZSCH, H. (2009). « Forest Dynamics, Growth, and Yield ». In : *Forest Dynamics, Growth and Yield : From Measurement to Model*. Sous la dir. de H. PRETZSCH. 2019-02-26. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, p. 1-39. DOI : [10.1007/978-3-540-88307-4_1](https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4_1) (cf. p. 1, 6, 11).
- RICHARDS, D., W. ADKINS, H. HALLOCK et E. BULGRIN (1980). *Lumber values from computerized simulation of hardwood log sawing*. FPL-RP-356. 00031. Madison, WI : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. DOI : [10.2737/FPL-RP-356](https://doi.org/10.2737/FPL-RP-356). (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 24).
- ROBIN, X., N. TURCK, A. HAINARD, N. TIBERTI, F. LISACEK, J.-C. SANCHEZ et M. MÜLLER (déc. 2011). « pROC : an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves ». en. In : *BMC Bioinformatics* 12.1. DOI : [10.1186/1471-2105-12-77](https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77). (Visité le 10/08/2019) (cf. p. 43).
- ROBLOT, G., D. COUDEGNAT, L. BLERON et R. COLLET (jan. 2008). « Evaluation of the visual stress grading standard on French Spruce (*Picea excelsa*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sawn timber ». In : *Annals of Forest Science* 65.8. 2019-07-16, p. 812-812. DOI : [10.1051/forest:2008071](https://doi.org/10.1051/forest:2008071) (cf. p. 1, 2).
- ROEH, R. L. et D. A. MAGUIRE (août 1997). « Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir ». In : *Forest Ecology and Management* 96.1. 2019-02-21, p. 77-100. DOI : [10.1016/S0378-1127\(97\)00033-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00033-9) (cf. p. 18, 27).
- ROUSSEL, J.-R., F. MOTHE, A. KRÄHENBÜHL, B. KERAUTRET, I. DEBLED-RENNESSON et F. LONGUETAUD (juin 2014). « Automatic knot segmentation in CT images of wet softwood logs using a tangential approach ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 104. 2019-02-15, p. 46-56. DOI : [10.1016/j.compag.2014.03.004](https://doi.org/10.1016/j.compag.2014.03.004) (cf. p. 2).
- SABATIER, S.-A. et D. BARTHÉLÉMY (1995). « Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) ». In : (cf. p. 13, 28).
- SAMSON, M. (1^{er} sept. 1993). « Modelling of knots in logs ». In : *Wood Science and Technology* 27.6, p. 429-437. DOI : [10.1007/BF00193865](https://doi.org/10.1007/BF00193865) (cf. p. 24).
- SATTLER, D. F., P. G. COMEAU et A. ACHIM (1^{er} août 2014). « Branch models for white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) in naturally regenerated stands ». In : *Forest Ecology and Management* 325, p. 74-89. DOI : [10.1016/j.foreco.2014.03.051](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.051) (cf. p. 17, 28).

- SCHNEIDER, C. A., W. S. RASBAND et K. W. ELICEIRI (juil. 2012). « NIH Image to ImageJ : 25 years of image analysis ». In : *Nature Methods* 9.7, p. 671-675 (cf. p. 34).
- SCHNEIDER, R., F. BERNINGER, C.-H. UNG, P. Y. BERNIER, D. E. SWIFT et S. ZHANG (oct. 2008). « Calibrating jack pine allometric relationships with simultaneous regressions ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 38.10. 2019-02-15, p. 2566-2578. DOI : [10.1139/X08-090](https://doi.org/10.1139/X08-090) (cf. p. 11).
- SEIFERT, T. (7 juil. 2003). « Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle [Integration of wood quality, grading and bucking in forest growth models sensitive to silvicultural treatment] ». Thèse de doct. (cf. p. 6, 27, 54).
- SHIGO, A. L. (1986). « A new tree biology : facts, photos, and philosophies on trees and their problems and proper care. » In : *A new tree biology : facts, photos, and philosophies on trees and their problems and proper care*. 00305. (Visité le 11/09/2019) (cf. p. 25).
- SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI et T. KIRA (1964). « A Quantitative Analysis of Plant Form-the Pipe Model Theory : I.basic Analyses ». In : *Japanese journal of ecology* 14.3, p. 97-105. DOI : [10.18960/seitai.14.3_97](https://doi.org/10.18960/seitai.14.3_97) (cf. p. 21).
- SILVER, G. T. (1^{er} déc. 1962). « The distribution of douglas-fir foliage by age ». In : *The Forestry Chronicle* 38.4. 2019-04-30, p. 433-438. DOI : [10.5558/tfc38433-4](https://doi.org/10.5558/tfc38433-4) (cf. p. 19, 70).
- SPERRY, J. S., F. C. MEINZER et K. A. MCCULLOH (2008). « Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture : scaling from tissues to trees ». In : *Plant, Cell & Environment* 31.5. 2019-08-06, p. 632-645. DOI : [10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x) (cf. p. 20).
- ST. CLAIR, J. (juin 1994). « Genetic variation in tree structure and its relation to size in Douglas-fir. II. Crown form, branch characters, and foliage characters ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 24.6. 2019-04-08, p. 1236-1247. DOI : [10.1139/x94-162](https://doi.org/10.1139/x94-162) (cf. p. 76).
- STIEN, D. (10 nov. 2011). « Extraits de bois durables amazoniens, leur procédé d'obtention, et leur utilisation comme agent biocide ». Brev. WO2011138570A1 (cf. p. 22).
- TRINCADO, G. et H. E. BURKHART (3 nov. 2008). « A Model of Knot Shape and Volume in Loblolly Pine Trees ». In : *Wood and Fiber Science* 40.4. 2019-02-15, p. 634-646 (cf. p. 23, 28).
- (mar. 2009). « A framework for modeling the dynamics of first-order branches and spatial distribution of knots in loblolly pine trees ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 39.3. 2019-02-15, p. 566-579. DOI : [10.1139/X08-189](https://doi.org/10.1139/X08-189) (cf. p. 2, 5, 8, 9, 17, 28, 76).
- VALLET, P. (jan. 2005). « Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle ». These de doctorat. Paris, ENGREF (cf. p. 68, 70).
- WEISKITTEL, A., D. MAGUIRE et R. A. MONSERUD (7 août 2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir in the Pacific Northwest ». In : (cf. p. 5, 6, 8, 18, 28, 38, 39, 51, 57, 76).
- WEISKITTEL, A. R. (19 jan. 2007). « Development of a hybrid modeling framework for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest ». Thèse de doct. Oregon State University. 330 p. (cf. p. 8, 20, 27, 28, 76).
- éd. (2011). *Forest growth and yield modeling*. Hoboken, NJ : Wiley. 415 p. (cf. p. 6, 11).
- WEISKITTEL, A. R., R. S. SEYMOUR, P. V. HOFMEYER et J. A. KERSHAW (30 avr. 2010). « Modelling primary branch frequency and size for five conifer species in Maine, USA ». In : *Forest Ecology and Management* 259.10, p. 1912-1921. DOI : [10.1016/j.foreco.2010.01.052](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.052) (cf. p. 7-9, 28).
- WEST, P. W. (2014). *Growing plantation forests*. 2. edition. Cham : Springer. 329 p. (cf. p. 6, 11).
- WILSON, B. et R. ARCHER (nov. 2003). « Reaction Wood : Induction and Mechanical Action ». In : *Annual Review of Plant Physiology* 28. 00199, p. 23-43. DOI : [10.1146/annurev.pp.28.060177.000323](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000323) (cf. p. 25).
- YIN, X. (fév. 2003). « A Flexible Sigmoid Function of Determinate Growth ». In : *Annals of Botany* 91.3, p. 361-371. DOI : [10.1093/aob/mcg029](https://doi.org/10.1093/aob/mcg029). (Visité le 11/08/2019) (cf. p. 36).

Annexes

Annexe I : concepts et notions d'architecture

Les méristèmes primaires, localisés aux extrémités des axes (tiges et racines), se définissent comme un ensemble de cellules embryonnaires à forte activité mitotique qui génèrent de nouveaux organes. Le développement d'une plante est le résultat de deux processus, la croissance et la ramification, dont chacun correspond à une activité méristématique particulière.⁸ Nous résumons ici brièvement quelques rappels sur les modalités d'expression de ces deux processus.

⁸Caraglio et Barthélémy (1997).
« Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires », cf. note 35, p. 13.

Allongement :

L'allongement d'une tige est la manifestation observable de la croissance primaire. Il est dû en premier à l'organogenèse puis surtout à l'allongement cellulaire qui a lieu en arrière du dôme apical. L'organogenèse se déroule au niveau du méristème terminal (1.a). À partir de ce méristème se développent à la base de nouvelles portions de tige et, sur les flancs les ébauches foliaires (1.b). À l'aisselle de chaque ébauche foliaire se trouve un méristème latéral dit aussi axillaire. L'unité de base de l'axe est le métamère qui correspond à l'ensemble constitué d'un nœud associé à une ou plusieurs feuilles, sa ou ses productions axillaires et son entre-nœud sous-jacent (1.a en gris).

La disposition des feuilles le long de l'axe correspond à la phyllotaxie. Lorsqu'une seule feuille est portée à chaque nœud, la phyllotaxie est dite alterne. Dans le cas où les feuilles successives sont positionnées dans plusieurs directions autour de la tige selon une spire virtuelle unique, la phyllotaxie est qualifiée d'alterne spiralée. Lorsque plusieurs feuilles sont insérées à un même nœud, la phyllotaxie est dite verticillée.

FIG. 1 : Les méristèmes constituant les axes feuillés. *a* : vue générale d'une unité de croissance (trait plein), en gris : métamère, *b* : coupe longitudinale du bourgeon terminal, *c* : coupe transversale de la tige. Tiré de (Millet 2012).

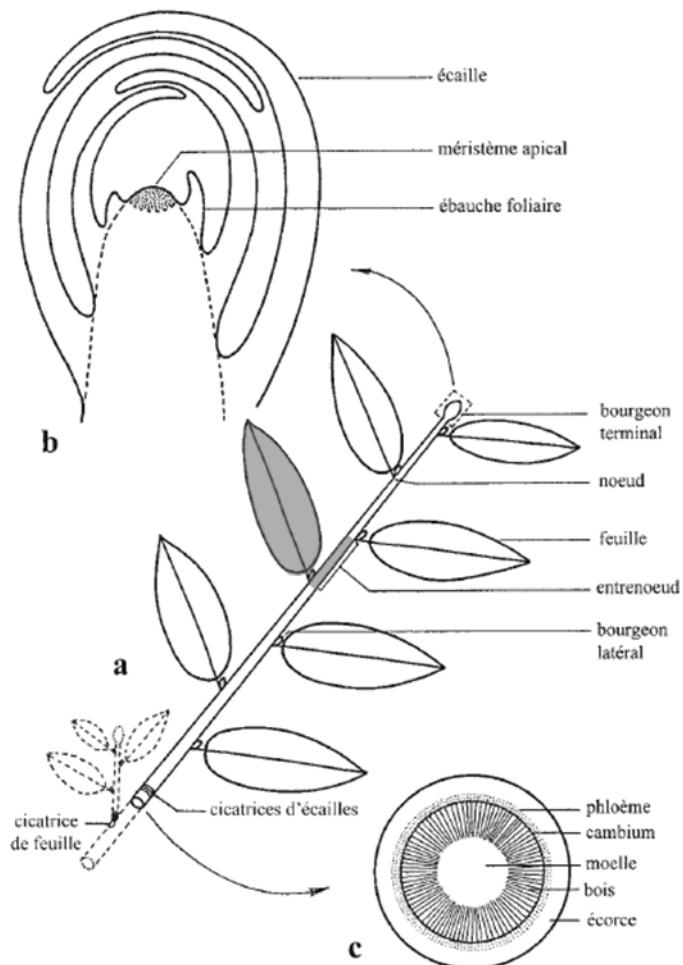
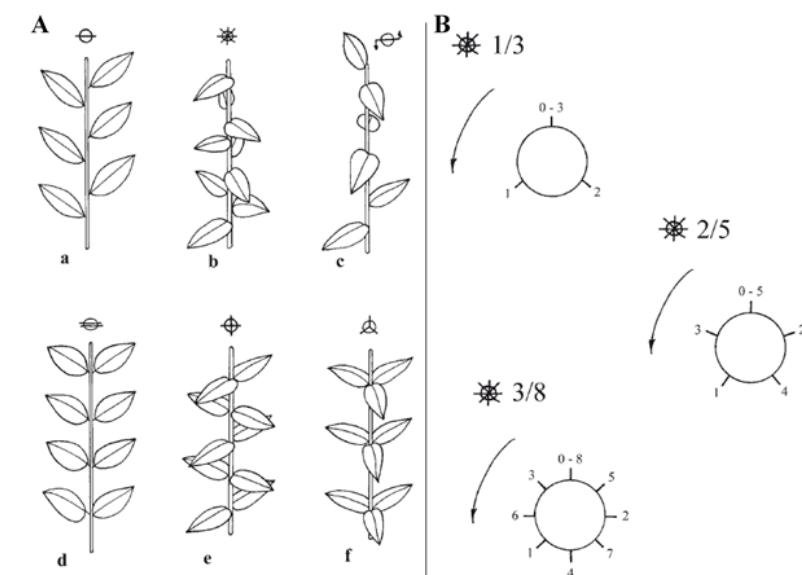


FIG. 2 : Phyllotaxies (A) et calcul de l'indice phyllotaxique pour le cas spiralée (B). A. a : alterne distique, b : spiralée alterne, c : spiro-distique, d : opposée distique, e : opposée décussée, f : verticillée. B. Les feuilles sont numérotées de 0 à 3, 5 ou 8 et leur point d'insertion est observé selon une coupe transversale. L'indice est de la forme n/n' qui définit la spirale reliant n' feuilles en n tours de la tige. Exemple : l'indice 1/3 indique une spirale reliant 3 feuilles en 1 tour de tige. Tiré de (Millet 2012).





Cas de *Pseudotsuga menziesii*

Dans le cas de *Pseudotsuga menziesii*, toutes les écailles et aiguilles sont disposées selon des hélices foliaires ou sur des parastiques. Une parastique est une ligne fictive, généralement de forme spiralée qui lie des écailles ou des aiguilles suivant une même fonction génératrice (2.A). Cette fonction est définie par le nombre n de parastiques s'enroulant dans le sens dextre et n' le nombre de parastiques parallèles s'enroulant dans le sens senestre. Les valeurs n et n' sont généralement deux termes successifs de la série dite de Fibonacci. En effet le nouveau primordium apparaît là où la concentration en auxine est minimale. Or la production de cette hormone a lieu à la base de tous les primordia déjà en place. Ainsi, le modèle de minimisation d'énergie pour un système de particules se repoussant reproduit de manière très fidèle les séquences de parastiques observées^{a b}.

Remarque : La désignation de verticille de feuille (ou de branches) au sein d'une espèce à phyllotaxie alterne constitue un abus de langage. Cependant cette appellation est utilisée pour désigner pour les branches appartenant à l'étage de branche sous apical dit aussi pseudo-verticille (*cf infra*).

^aL. S. Levitov (14 jan. 1991). « Phyllotaxis of flux lattices in layered superconductors ». In : *Physical Review Letters* 66.2. 2019-07-13, p. 224-227. DOI : 10.1103/PhysRevLett.66.224.

^bS. Douady et Y. Couder (30 mar. 1992). « Phyllotaxis as a physical self-organized growth process ». In : *Physical Review Letters* 68.13. 2019-07-13, p. 2098-2101. DOI : 10.1103/PhysRevLett.68.2098.

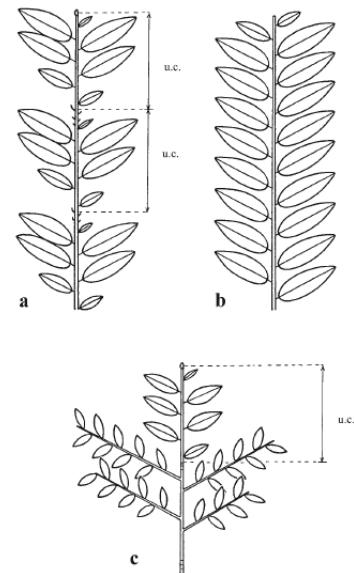


FIG. 3 : Mode de croissance. a . croissance rythmique avec plusieurs unités de croissances (UC) mises en place en une saison de végétation dit aussi polycyclique, b croissance continue, c croissance rythmique avec une u.c. mise en une saison de végétation. Tiré de (Millet 2012).

La croissance primaire peut aussi être décrite selon sa temporalité. Le méristème apical peut ou non avoir une durée de vie limité. Dans le cas des espèces dites à croissance définie, le méristème se transforme en structure ne pouvant permettre un fonctionnement végétatif ultérieur (inflorescence, épines,...) ou meurt. À l'opposé, si le méristème garde la potentialité de fonctionner indéfiniment, on parle de croissance indéfinie. On peut noter que pour les espèces monopodiales (à croissance indéfinie du méristème apical), hormis destruction extérieure du méristème (casse ou abrutissement), le lot de cellules indifférenciées subit un vieillissement ontogénétique qui participe à infléchir la courbe de croissance en hauteur en plus des contraintes hydrauliques.

Lors de l'allongement de la tige, si aucune phase de repos n'est observée on dit que la croissance est continue. Dans le cas contraire, l'alternance des phases de repos et d'allongement constitue une croissance rythmique. La structure résultant d'un allongement interrompu de la tige est nommée unité de croissance (**UC**). De même, la portion de tige mise en place lors d'une saison de végétation et pouvant rassembler plusieurs unités de croissance, constitue uneousse annuelle (**PA**).



Généralement pour *Pseudotsuga menziesii*, la pousse annuelle est formée en une seule vague de croissance ce qui correspond à une unité de croissance. On dit alors que la croissance est monocyclique. Néanmoins, certaines conditions favorables au développement de l'arbre (luminosité, approvisionnement en eau important) peuvent être à l'origine de plus d'une unité de croissance comme cela a été reporté.^a On parle alors de **polycyclisme**; les cas les plus fréquents correspondent à deux unités de croissances. L'arrêt de la croissance intra-annuel se traduit de la même manière que l'arrêt de croissance inter-annuel, c'est-à-dire par la présence de cicatrices d'écaillles. Cependant sur la tige, un ralentissement de la croissance en hauteur peut parfois remplacer cet arrêt de croissance. Il ne laisse alors pas de traces d'écaille entre les deux UC. La seconde UC peut avoir une taille comprise entre 1 cm et le 1/3 de la première UC. Elle comporte toujours un pseudo-verticille sous apical, mais composé de moins de branches. L'âge de l'expression de ce polycyclisme début à partir des jeunes plants de 3 ans et peut continuer de s'exprimer durablement dans la vie de l'arbre selon les conditions.

Remarque : On pose comme hypothèse que ce polycyclisme est détectable sur les comptages de cerne, car la mise en place de la seconde UC n'ajoute pas de cerne à la première.

^aMillet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.

Ramification :

En zone tempérée, tous les arbres sont ramifiés. La ramification correspond à la production d'un axe feuillé dit porté par un autre axe dit porteur. Les branches proviennent du développement des méristèmes axillaires. On distingue comme pour la croissance du méristème apical, la ramification monopodiale de la ramification sympodiale. Chaque méristème axial peut ou non être à l'origine d'une branche. La disposition des branches répond alors au fonctionnement privilégié de méristèmes axillaires séparés le long de l'axe porteur par des méristèmes peu ou non actifs.

La ramification continue correspond à un fonctionnement équivalent de la totalité des méristèmes axillaires. Lorsque la disposition des branches la plus importante est aléatoire sur l'axe porteur, on parle de ramification diffuse. Enfin la ramification rythmique laisse disponible un certain nombre de bourgeon axillaires qui ne se sont pas développés en axes. On

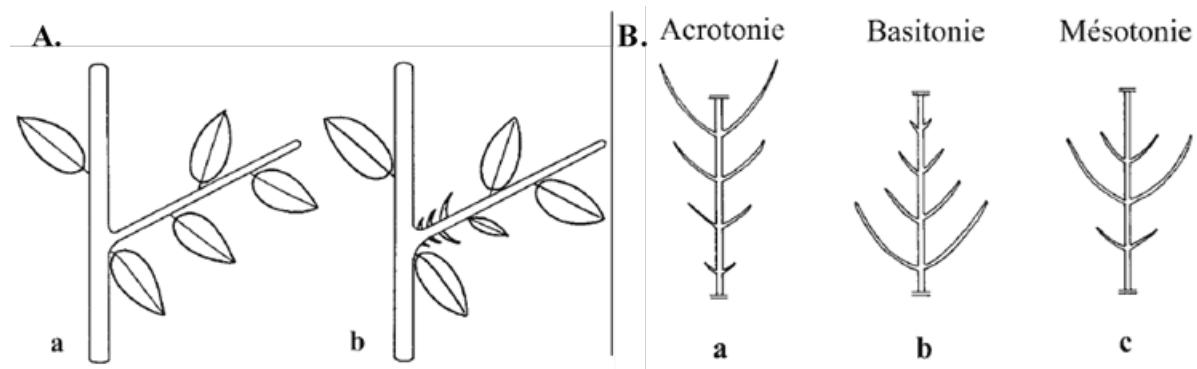


FIG. 4 : **Mode de ramification selon la temporalité (A.) en prédominance relative (B.).** A. Ramification immédiate(a.) ou différée (b.); B. Prédominance des branches A2, tendance longitudinale sur une U.C : a. acrotonie, les branches insérées dans la partie subapicale sont plus longues; b. basitonie, les branches insérées dans la partie basale sont les plus longues; c. mésotonie, les branches insérées dans la partie médiane sont les plus longues. Tiré de (Millet 2012).

observe alors que les rameaux sont regroupés en étages distincts. Leur capacité à produire une branche est en lien avec leur position sur l'unité de croissance. Le caractère rythmique de la ramification n'influence pas seulement le taux de croissance des branches, mais aussi leur durée de vie. Les axes les plus courts et les plus fins présentent une probabilité plus forte de mourir.

La ramification continue correspond à un fonctionnement équivalent de la totalité des méristèmes axillaires. Lorsque la disposition des branches les plus importante est aléatoire sur l'axe porteur, on parle de ramification diffuse. Enfin la ramification rythmique laisse disponible un certain nombre de bourgeon axillaires qui ne se sont pas développés en axes. On observe alors que les rameaux sont regroupés en étages distincts. Leur capacité à produire une branche est en lien avec leur position sur l'unité de croissance. Le caractère rythmique de la ramification n'influence pas seulement le taux de croissance des branches, mais aussi leur durée de vie. Les axes les plus courts et les plus fins présentent une probabilité plus forte de mourir.

La mise en place de cette ramification peut soit intervenir durant la même période de végétation et est dite sylleptique, soit être différée et est dite proleptique. La différence principale entre ces deux types est le passage par le stade bourgeon uniquement dans le second cas.

Les branches peuvent se développer préférentiellement en position apicale, médiane, ou basale sur l'axe porteur. On parle alors respectivement d'acrotonie, mésotonie et de basitonie. La différence de vigueur entre les branches s'observe généralement a posteriori par des différences relatives de dimension pour des branches mis en place au sein de la même UC. Cependant cette association est implicite et comme le critique Caraglio et Barthélémy⁹ (1997), il convient de distinguer les aspects de gradient de

⁹Caraglio et Barthélémy (1997). « Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires », cf. note 35, p. 13.

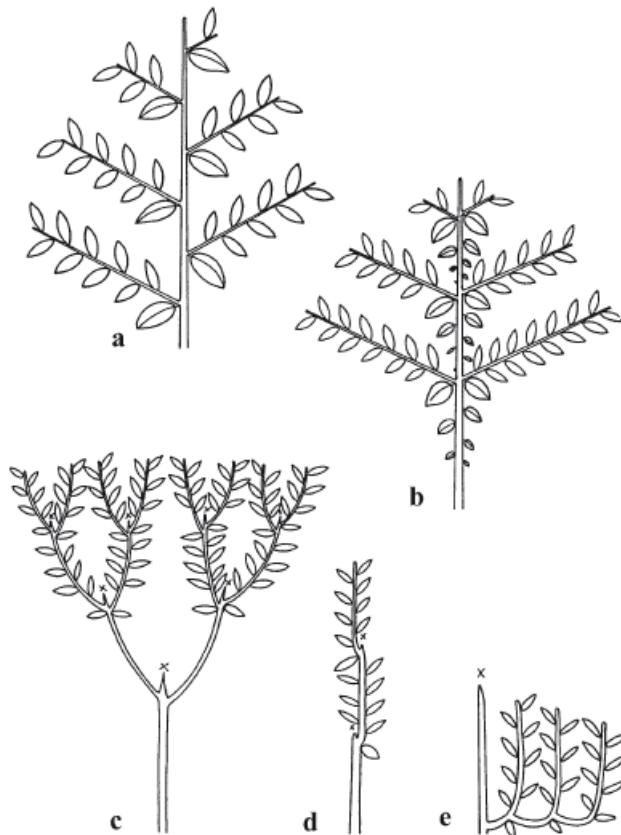


FIG. 5 : Mode de ramification monopodial ou sympodial. Ramification monopodiale continue (a.) ou rythmique (b.); ramification sympodiale basale (c.) ou apicale polychasiale (d.)/monochasiale (e.). × : mort de l'apex. Tiré de (Millet 2012).

vigueur des aspects de localisation.

Finalement la différenciation morphologique des axes s'effectue par un syndrome de caractères : l'orientation de l'axe et sa symétrie. L'axe orthotrope pousse de façon dressée, à la verticale, et présente une symétrie radiale. L'axe plagiotrope pousse à l'horizontale et présente une symétrie bilatérale. La spécialisation des axes peut être plus ou moins franche. Pour exemple, *Abies balsamea*, dit le sapin baumier présente une tige orthotrope qui explore l'espace selon l'axe Z. Les branches assurent leur meilleure exposition aux rayons du soleil dans un évitement de recouvrement entre elles. Ces axes plagiotropes s'apparentent à des feuilles d'un point vue fonctionnel.

Architecture végétale :

L'architecture des plantes se fonde sur l'agencement relatif de chaque partie le composant. L'expression de processus endogènes de croissance et les contraintes du milieu conduisent à un équilibre.¹⁰ L'étude de l'architecture a permis de mettre en évidence des récurrences au sein de ces équilibres et d'identifier des modèles de l'expression endogène. En s'appuyant sur les travaux initiés par Halle et al.¹¹ (1978), une typologie de modèle architecturaux

¹⁰ Barthélémy et Caraglio (2007). « Plant Architecture », cf. note 6, p. 5.

¹¹ F. Halle et al. (1978). *Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis*. 2012^e éd. 2019-04-15. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag. 456 p.

a été proposée sur la base d'un syndrome de caractères : la croissance (rythmique ou continue), la ramification (absente/présente, monopodiale/sympodiale, rythmique/diffuse/continue), la direction des axes (axes orthotropes, plagiotropes ou mixtes) et la position de la sexualité (terminale ou latérale). Chaque modèle correspond à une combinaison de ces caractères architecturaux. Pour l'ensemble du règne végétale 23 modèles ont été décrits (voir annexe I). Chacun de ces modèles implique plus ou moins de ramification et de différenciation entre les axes produits. Une description précise des modèles peut être trouvée dans¹² ¹³.

On peut regrouper les différents modèles architecturaux selon 6 classes selon le type de ramification (voir légende annexe I).

Le modèle architectural correspond à une stratégie globale de la plante. Cependant il se révèle généralement trop imprécis pour qualifier l'architecture d'une espèce par rapport à celle d'une autre. Ainsi Edelin¹⁴ (1981) a établi une typologie des axes végétatifs ayant des propriétés morphologiques homogènes. Ce système de classification nommé diagramme architectural fut repris plus tard sous le terme d'unité architecturale.¹⁵ L'unité architecturale correspond à l'expression du modèle chez l'espèce étudiée. Dans la pratique, l'unité architecturale se présente sous la forme d'un tableau récapitulatif des caractéristiques architecturales des différentes catégories d'axes et d'un dessin illustrant son architecture.

¹²Ibid.

¹³Millet (2012). *L'architecture des arbres des régions tempérées*, cf. note 15, p. 7.

¹⁴C. Edelin (jan. 1981). « Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères ». In : *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 128.3. 2019-07-15, p. 177-188. DOI : [10.1080/01811797.1981.10824502](https://doi.org/10.1080/01811797.1981.10824502).

¹⁵Caraglio et Barthélémy (1997). « Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires », cf. note 35, p. 13.

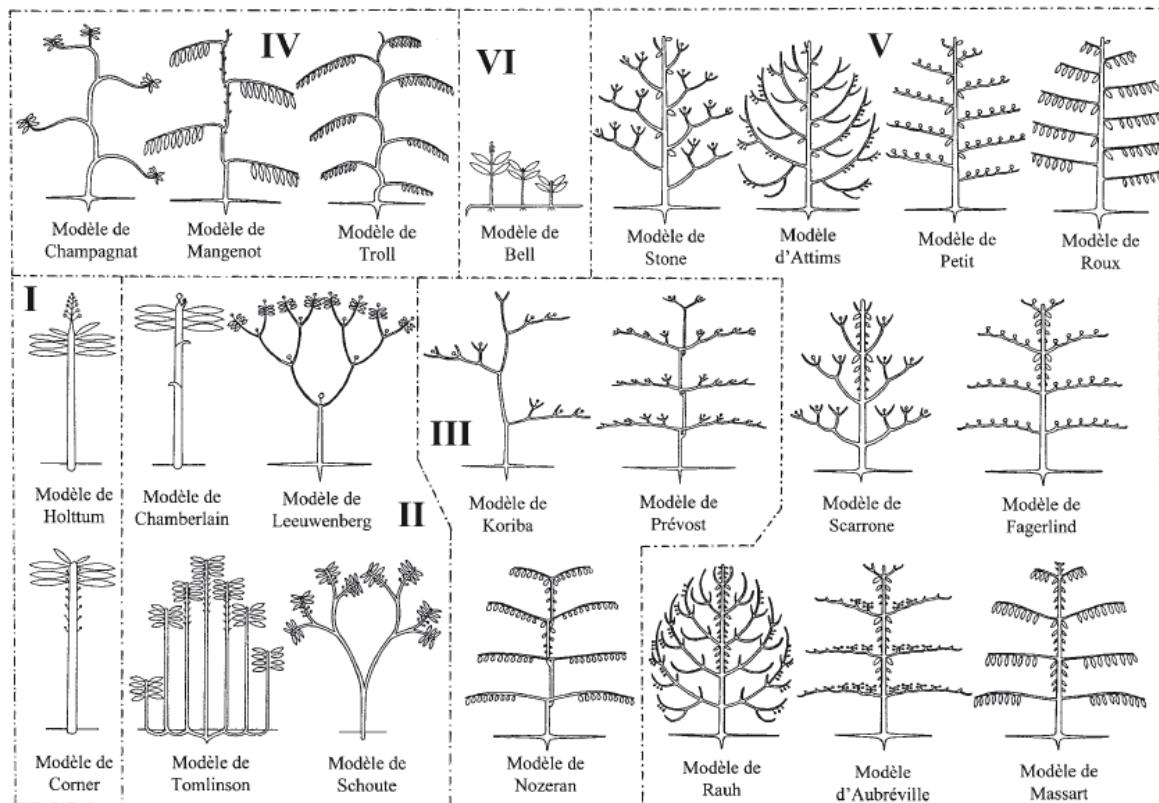


FIG. 6 : Annexe II :Les modèles architecturaux. **I** : modèles produisant un seul axe orthotrope, **II** : modèles produisant des axes équivalents et orthotropes, **III** : modèles produisant des axes différenciés et un tronc sympodial, **IV** : modèles produisant des axes autodifférenciés, **V** : modèles produisant des axes différenciés et un tronc monopodial, **VI** : modèle produisant un premier axe plagiotrope ramifié d'axes orthotropes. Tiré de (Millet 2012).

Annexe III : Description algorithme HMC

L'algorithme de Monte-Carlo hamiltonien (ou Monte-Carlo hybride) est un type particulier de chaîne de Markov par Monte-Carlo permettant de limiter l'autocorrélation dans les chaînes de posteriors et ainsi d'accélérer la convergence, même pour des modèles avec de nombreux paramètres, ce qui est le cas dans cette étude. Ce qui permet de limiter l'autocorrélation dans la chaîne de paramètres est la capacité d'échantillonner la quasi-intégralité de l'espace des paramètres, et non simplement la fraction de l'espace des paramètres à proximité des dernières valeurs de la chaîne.

Le fonctionnement de l'algorithme de proposition d'un nouveau vecteur de paramètres peut être décrit par analogie avec un système mécanique, par exemple une bille sur une surface dont la hauteur serait la vraisemblance du posterior. La bille ne subit pas de frottement : la somme de l'énergie potentielle, liée à la hauteur de la bille, et de son énergie cinétique, liée à sa vitesse, est conservée dans le temps. La position initiale du système est le dernier vecteur de paramètres de la chaîne de Markov. L'algorithme de HMC simule alors une trajectoire du système à partir d'une impulsion initiale aléatoire, et s'arrête pour une longueur de la trajectoire prédéterminée. La position du système à la fin de la trajectoire donne la nouvelle proposition d'un vecteur de paramètres.

Tiré de Piponiot-Laroche¹⁶ (2018).

¹⁶Piponiot-Laroche (2018).
« Quel futur pour les forêts en Amazonie ? », cf. note 112, p. 29.

Annexe IV : Description des jeux de données

Chaque arbre est décrit à l'échelle de :

- Le peuplement ($N = 67$ peuplements décrits) avec l'espace de la plantation, la hauteur dominante et l'indice de fertilité ;
- L'arbre ($N = 300$ arbres décrits) avec l'âge depuis la graine, la hauteur totale, le diamètre à 1.30m et les propriétés du houppier ;
- Tarifs de cubage ($N = 1083$ points de mesure hauteur-diamètre sur 144 arbres) les circonférences à différentes hauteurs dans la tige ;
- Profil de tige (27 arbres mesurés à 3 hauteurs systématiquement puis tous les 3 m) comptage exhaustif des cernes sur 4 rayons ;
- Pousse annuelle (7668 PA mesurées) position et index de la pousse annuelle, description de la branchaison (nombre, répartition en V et IV) ;
- Branches (53 235 branches mesurées) mesure statiques ou dynamique de la géométrie la branche (diam, longueur, angles, état de mortalité) ;
- Billons scannés par tomographie à rayon X (126 billons pour 9 arbres complets) ;
- Nœuds détournés (manuelles ou automatiquement – 12 billons pour 1 arbre)

Annexe V : Spécification des priors et distribution des posteriors des différents paramètres des modèles

Les erreurs types σ ont été définies avec un *prior* non informatif Cauchy(0, 3).

En gras : les paramètres incluant 0 dans leur intervalle de Crédibilité à 95%.

TAB. 1 : paramètres du modèle préliminaire de croissance-branchaison

Modèle	Paramètre	Prior	Justification
CrH	V_i	$\mathcal{U}(20, 50)$	Hauteurs maximale observées selon (Lavender et al. 2014)
	T_m	$\mathcal{N}(42, 5)$	Maturité supérieur à 30 ans (Millet, 2012)
	T_e	$\mathcal{N}(15, 5)$	Évaluation graphique
IBrV	α	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β	$\mathcal{N}(0, 10) > 0$	Positif - Non informatif
IBrIV	β_0	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{DINC}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
IBrTot	α	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β	$\mathcal{N}(0, 10) > 0$	Positif par définition - Non informatif
	β_0	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{DINC}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
% PA	α_W	$\mathcal{N}(2, 1) > 0$	Mode observé à 0.75
	α_{IW}	$\mathcal{N}(1, 10) > 0$	Positif par définition - Non informatif
	β_W	$\mathcal{N}(5, 1) > 0$	Mode observé à 0.75
	β_{IW}	$\mathcal{N}(1, 10) > 0$	Positif par définition - Non informatif
MortLog	β_{IW}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{LC}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{Diam}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{IW,Diam}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{\%Diam_{PA}}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{IW\%Diam_{PA}}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{\%DINC_{75}}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{IW\%DIANC_{75}}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
MortCox	$\alpha_{\%DINC}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\alpha_{\Delta D}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	α_{IW}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{HBr}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	β_{D_0}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
AngleIns	β_0	$\mathcal{U}(30, 70)$	Valeurs indicatives selon (Millet, 2012)
	β_1	$\mathcal{U}(30, 70)$	Valeurs indicatives selon (Millet, 2012)
	β_{LC}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{LC,slope}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\beta_{\%DINC}$	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	$\mathcal{K}_{\%DINC}$	$\log\mathcal{N}(0, 1)$	Positif par définition - Non informatif
	β_{Diam}	$\mathcal{N}(0, 10)$	Non informatif
	\mathcal{K}_{Diam}	$\log\mathcal{N}(0, 1)$	Positif par définition - Non informatif

TAB. 2 : Résultats du modèle préliminaire de croissance-brancharison

Modèle	Paramètre	Estimation moyenne	intervalle de crédibilité 95%
CrH	V_i	26.785	[24.199; 29.651]
	T_m	47.599	[45.260; 50.066]
	T_e	13.764	[13.253; 14.285]
	σ	0.194	[0.181; 0.208]
IBrV	α	-0.118	[-0.121; -0.116]
	β	82.34	[72.78; 94.36]
IBrIV	β_0	0.591	[0.557; 0.626]
	β_{DINC}	-0.802	[-0.877; -0.728]
IBrTot	α	-0.121	[-0.123; -0.119]
	β	123.286	[108.334; 138.126]
	β_0	0.465	[0.427; 0.502]
	β_{DINC}	-0.669	[-0.742; -0.595]
% PA	α_W	2.326	[2.268; 2.384]
	α_{IW}	1.753	[1.675; 1.833]
	β_W	1.470	[1.438; 1.503]
	β_{IW}	2.541	[2.423; 2.659]
MortLog	β_{IW}	4.421	[3.35; 5.501]
	β_{LC}	0.418	[0.221; 0.599]
	β_{Diam}	0.0284	[-0.121; 0.167]
	$\beta_{IW,Diam}$	1.320	[1.012; 1.637]
	$\beta_{\%Diam_{PA}}$	1.240	[1.045; 1.436]
	$\beta_{IW\%Diam_{PA}}$	0.850	[0.498; 1.193]
	$\beta_{\%DINC_{75}}$	-7.360	[-7.599; -7.129]
	$\beta_{IW\%DIANC_{75}}$	1.879	[1.512; 2.248]
MortCox	$\alpha_{\%DINC}$	3.520	[3.322; 3.687]
	$\alpha_{\Delta D}$	-0.147	[-0.199; -0.099]
	α_{IW}	-0.153	[-0.320; 0.017]
	β_{HBr}	-0.569	[-0.620; -0.519]
	β_{D_0}	-0.413	[-0.508; -0.314]
AngleIns	β_0	52.095	[47.988; 55.115]
	β_1	87.475	[86.352; 88.816]
	β_{LC}	2.435	[1.242; 3.365]
	$\beta_{LC,slope}$	-0.218	[-0.251; -0.188]
	$\beta_{\%DINC}$	0.671	[0.641; 0.704]
	$\mathcal{K}_{\%DINC}$	1.132	[0.991; 1.333]
	β_{Diam}	31.510	[28.256; 35.380]
	\mathcal{K}_{Diam}	1.711	[1.496; 2.011]
	σ	0.140 [0.137; 0.142]	

Annexe VI : Unité architecturale de *Pseudotsuga menziesii*

Structure :

La plantule est un monopode (A1) orthotrope d'une seule unité de croissance. Il porte 5 à 9 cotylédons verticillés suivis de feuilles disposées en spirale. Le très jeune plant de 3 à 5 ans est constitué de 2 catégories d'axe à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Le jeune tronc (A1) est un monopode orthotrope avec des feuilles disposées de manière radiale. Les axes latéraux (A2) originent de bourgeons restés latents pendant une période hivernale. Ces axes sont insérés dans la partie distale des unités de croissance de l'axe A1 (acrotonie) et sont disposés de manière radiale autour du jeune tronc. Ce sont des monopodes plagiotropes et ils sont peu nombreux. La symétrie des rameaux A2 est bilatérale en lien avec une disposition secondaire des feuilles dans un plan horizontal, par torsion de leur base.

Le jeune arbre âgé d'environ 10 ans, est constitué de 4 catégories d'axe. Tous les axes sont des monopodes à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Le tronc (A1) est orthotrope et à symétrie radiale. Sur ses premières unités de croissance à la base, les axes latéraux sont tombés. *Plus haut, chacune de ses unités de croissance porte un pseudo-verticille de 5 à 7 branches (A2) à développement différé dans leur partie subapicale, des branches « interverticillaires » à développement immédiat dans leur partie médiane et des ramilles courtes à développement immédiat dans leur partie basale. Les branches (A2) formant des pseudo-verticilles (branches regroupées par quatre en moyenne), des monopodes plagiotropes avec une extrémité redressée, sont ramifiées jusqu'en A4. Initialement orthotropes puis obliques et à symétrie bilatérale, portent sur chacune de leurs unités de croissance un pseudo-verticille (A3) dans leur partie subapicale et des ramilles en position apicale à médiane.* Les rameaux (A3) plagiotropes et à symétrie bilatérale portent sur chacune de leurs unités de croissance 1 à 3 ramilles (A4) en position subapicale. Les ramilles (A4), plagiotropes, sont non ramifiées. Un petit nombre de rameaux (A3) s'étalent au-dessus et au-dessous du plan de la branche (A2), abolissant ainsi sa planéité, tandis que les ramilles

(A4) sont toutes étalées dans le plan du rameau (A3). Les aiguilles des branches (A2), des rameaux (A3) et des ramilles (A4), insérées en spirale, sont tordues secondairement et étalées dans un plan. *Les branches inter-verticillaires présentent une structure plus rudimentaire, semblable à des A3 ou des A4. Elles sont apparues sur le tronc de façon synchrone avec les branches verticillaires ou à partir de bourgeons restés latents un ou deux ans. Elles ont une croissance définie à court et moyen terme tandis que les branches verticillaires ont une croissance indéfinie.*

Dans la partie médiane des plus vieilles branches encore en place (voir schéma ci-dessus), quelques ramilles ont l'extrémité fourchue ; c'est l'amorce d'une réitération partielle immédiate sur les branches. Les premiers cônes femelles sont localisés latéralement dans la zone apicale des unités de croissance des ramilles portées par le tronc et les branches. Les appareils reproducteurs mâles sont insérés latéralement sur les zones apicale, médiane et basale de l'ensemble des unités de croissance d'un an des axes plagiotropes. Les caractéristiques détaillées de chaque catégorie d'axe sont résumées dans le tableau ci-dessus.

L'arbre adulte, âgé d'environ 30 ans en milieu bien éclairé, a toujours un tronc (A1) monopodial et orthotrope ramifié de façon rythmique. Dans sa partie haute, l'arbre a une structure semblable à celle du jeune arbre. Dans sa partie médiane et basse, les branches (A2) plus âgées ont tendance à être plus volumineuses, plagiotropes et réitérées partiellement selon deux modes : immédiat et différé. La réitération partielle immédiate s'est produite pendant le développement séquentiel de la branche et est à l'origine de fourches. Les éléments de la fourche originent de bourgeons subterminaux et reproduisent la structure de la branche (A2) avec ses 3 catégories d'axe. Les branches sont affectées par la répétition plus ou moins discrète de ramilles (RPA4), la plupart ont des réitérants partiels de rameaux (RPA3) et une sur deux environ présente des réitérants partiels de branche (RPA2). Les réitérants partiels de branches (RPA2) sont rarement quantitativement équivalents aux branches qui les portent. Seules les plus grosses branches peuvent former des fourches aux éléments équivalents, et cela uniquement dans la partie périphérique de la cime. Les réitérants immédiats peuvent réitérer à leur tour. La réitération partielle différée vient du développement de bourgeons restés latents pendant plus d'un an sur les faces latérales et supérieures des axes. Sur une branche, elle affecte en premier lieu l'A2, puis s'étend aux réitérants partiels immédiats de branche (RPA2), aux rameaux et enfin aux ramilles. Les axes à développement différé reproduisent la structure des rameaux (A3) et des ramilles (A4). Ils sont agéotropes, rapidement affaissés, à phyllotaxie spiralée et leurs aiguilles sont rarement orientées dans un plan. Leur première unité de croissance est très courte. Ils sont ramifiés ou non. Sur la partie haute du tronc, les branches sont redressées.

Leurs deux ou trois premières unités de croissance sont quasi horizontales, mais les suivantes ont poussé à l'oblique, voire à la verticale dans certains cas. Sur les branches redressées, certains rameaux (A3) sont obliques et s'étalent dans l'espace. Toutefois, les rameaux A3 les plus longévifs sont toujours insérés dans le plan de symétrie bilatérale de la branche A2. Les rameaux s'affaissent en quelques années et la branche redressée de 15 à 20 ans plie sous son propre poids. Sur les branches redressées, la réitération reste discrète. La floraison a progressivement envahi l'arbre. Les organes femelles se sont d'abord développés au sommet de l'arbre sur un groupe de branches subapicales. Les cônes mâles n'apparaissent que sur les branches âgées de 8 ans et plus, juste en dessous du sommet de l'arbre. Au bout de quelques années, la floraison a envahi la couronne de l'arbre de haut en bas en épargnant les branches les plus basses. Les grosses branches ne s'élaguent pas spontanément.

Ontogénèse :

Le développement du douglas est caractérisé par deux grandes étapes. *La première correspond à la différenciation des 4 catégories d'axe dans unité architecturale de Rauh temporaire.* Elle se poursuit par un accroissement radial des axes qui conduit à l'édition de l'unité architecturale de l'espèce et à l'apparition de la floraison femelle. L'organisation de l'unité architecturale est *conforme au modèle de Massart de Rauh.*

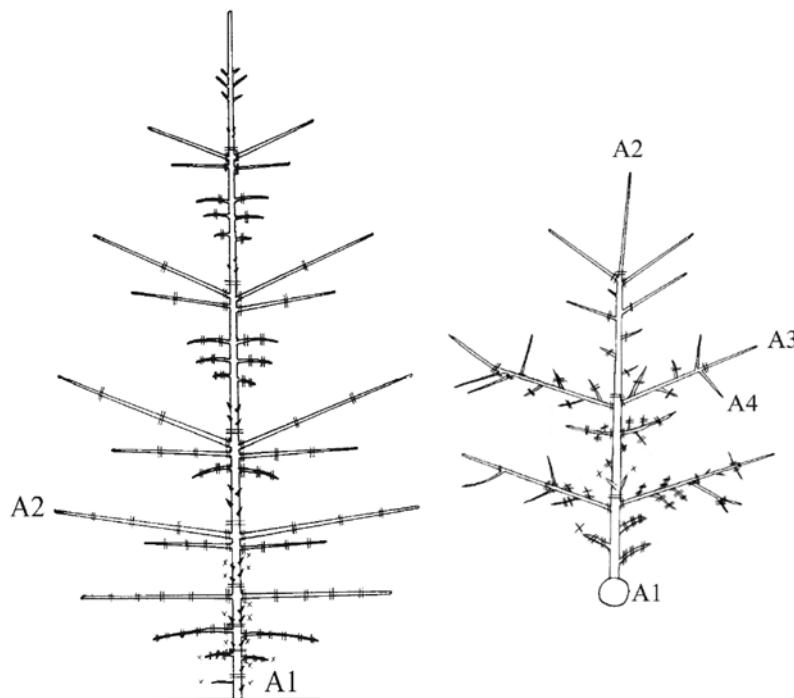
La deuxième étape correspond à l'apparition de la réitération partielle et de la floraison mâle. La réitération partielle se manifeste de deux manières. D'abord, par la dédifférenciation d'axes à l'origine de fourches et augmentant le degré de ramifications de certaines parties de la branche. Ensuite, par le renouvellement en différé des rameaux et des ramilles.

Variation :

La première variation observée concerne le nombre d'unités de croissance établies la même année le long du tronc et des branches. La pousse annuelle peut être monocyclique ou polycyclique selon qu'elle résulte d'une ou de deux vagues de croissance. L'arrêt de croissance intra-annuel se traduit de la même manière que l'arrêt de croissance inter-annuel, c'est-à-dire par la présence de cicatrices d'écaillles. Cependant, sur le tronc seulement, un simple ralentissement de l'elongation remplace parfois l'arrêt de croissance. Il ne laisse alors pas de traces d'écaillles entre les 2 unités de croissance. *La deuxième unité de l'année peut être très courte (1 cm) ou, dans le meilleur des cas, sa longueur n'excède pas le double de celle de la première. Elle est toujours ramifiée avec au moins un pseudo-verticille, mais jamais autant que la pre-*

mière. Le polycyclisme peut affecter des jeunes plants dès l'âge de 3 ans comme ne jamais s'exprimer. Plus les conditions de développement sont favorables (luminosité, accès en eau), plus le polycyclisme se manifeste tôt et longtemps dans la vie des arbres (jusqu'à 15 ans).

La seconde variation observée concerne l'intensité de la fourchaison et la ramifications ramicorne chez les individus d'un même peuplement. Cette hétérogénéité traduit une variabilité intra-spécifique pouvant être liée à une diversité des provenances.



A1	A2	A3	A4
Monopode	Monopode	Monopode	Monopode
Croissance rythmique	Croissance rythmique	Croissance rythmique	Croissance rythmique
Phyllotaxie spiralée aiguilles à disposition radiale	Phyllotaxie spiralée aiguilles à disposition bilatérale par torsion à la base	Phyllotaxie spiralée aiguilles à disposition bilatérale par torsion à la base	Phyllotaxie spiralée aiguilles à disposition bilatérale par torsion à la base
Ramification rythmique <i>immédiate-mésotone différée-acrotone</i>	Ramification rythmique <i>différée-acrotone</i>	Ramification rythmique <i>différée-acrotone</i>	Non ramifié
Orthotrope	Plagiotope à oblique	Plagiotope à oblique	Plagiotope à oblique
Symétrie radiale	Symétrie bilatérale	Symétrie bilatérale	Symétrie bilatérale
PA porte jusqu'à 20 axes latéraux <i>rasssemblés en pseudo-verticille de branche (I)</i> et <i>rameaux courts (II)</i>	UC annuelle porte jusqu'à 15 axes latéraux <i>rasssemblés en pseudo-verticille de branche (I)</i> et <i>rameaux courts (II)</i>	U.C annuelle porte 1 à 3 axes latéraux en position subapicale	-
-	Angle d'insertion 75 à 90 degrés	Angle d'insertion 60 à 90 degrés	Angle d'insertion 70 ± 10 degrés
Croissance indéfinie	Croissance indéfinie	Croissance définie à court terme; durée de vie : 8 à 13 ans	Croissance définie à court terme; tombe avec A3
Ne porte pas la sexualité	Porte latéralement la sexualité M	Porte latéralement la sexualité F et M	Porte latéralement la sexualité F

FIG. 7 : Description de l'unité architecturale du Douglas. An : axe de catégorie n, u.c unité de croissance, triangle à base circulaire : rameau court interverticillaire sur A2, M : mâle, F : femelle, = : limite de croissance, × : mort de l'apex, (I) à développement différé d'un an, (II) à développement immédiat. D'après (Millet 2012) et nos propres observations de terrain.

Annexe VII : Graphes orientés acycliques

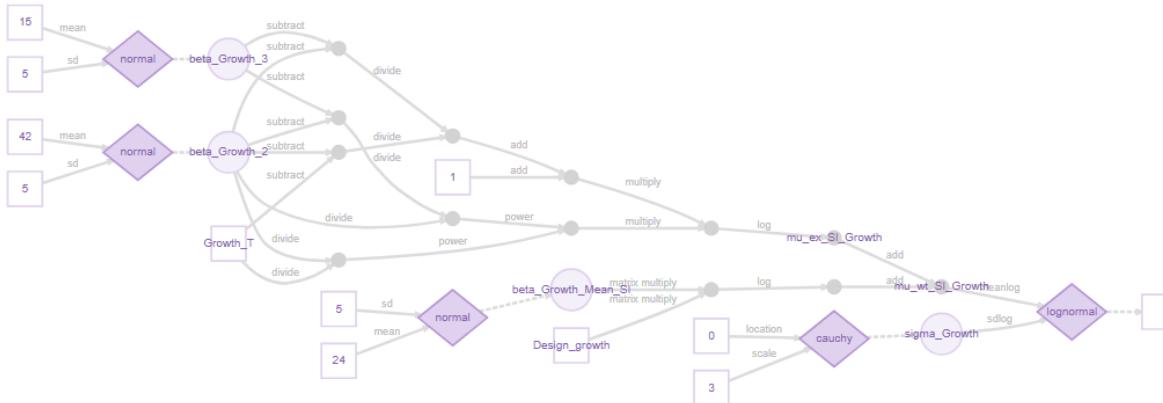


FIG. 8 : Graphe orienté acyclique VII-1 : modèle de croissance

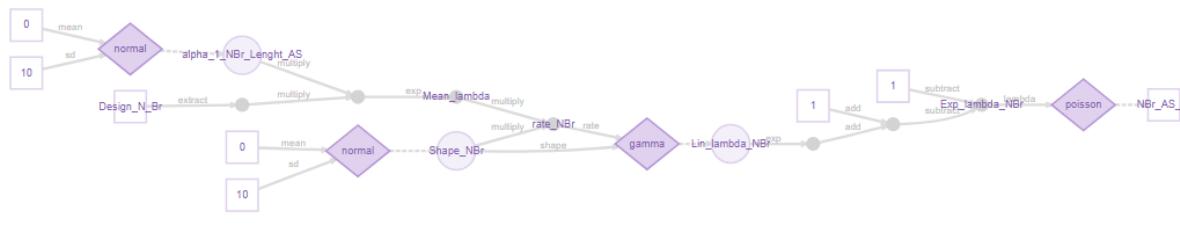


FIG. 9 : Graphe orienté acyclique VII-2 : Intensité de branchaison verticillaire

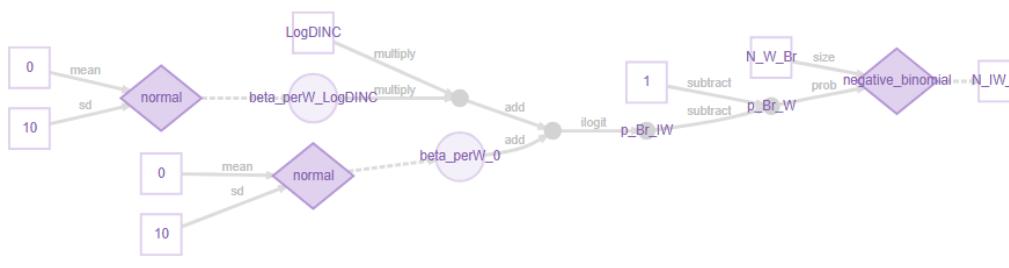


FIG. 10 : Graphe orienté acyclique VII-3 : Proportion de branches interverticillaires

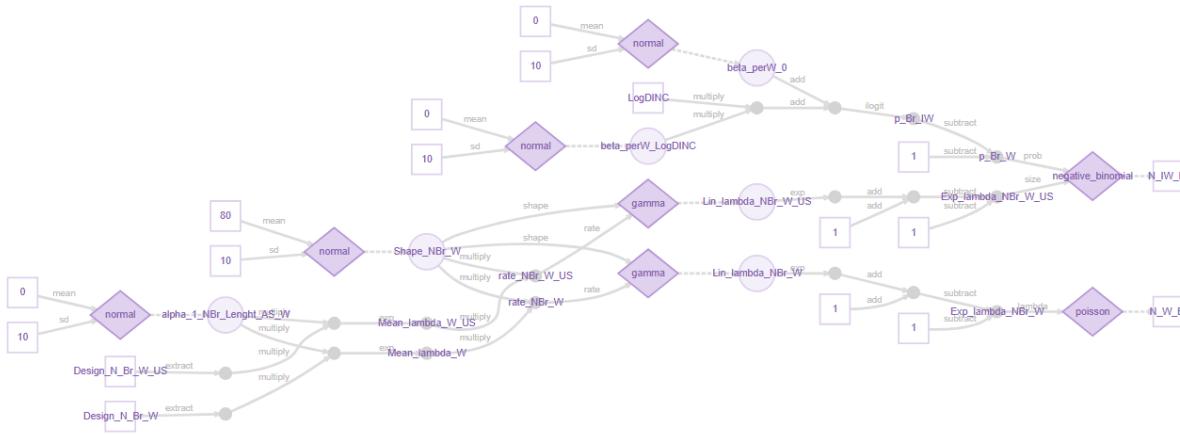


FIG. 11 : Graphe orienté acyclique VII-4 : Modèle lié d'intensité de branchaison

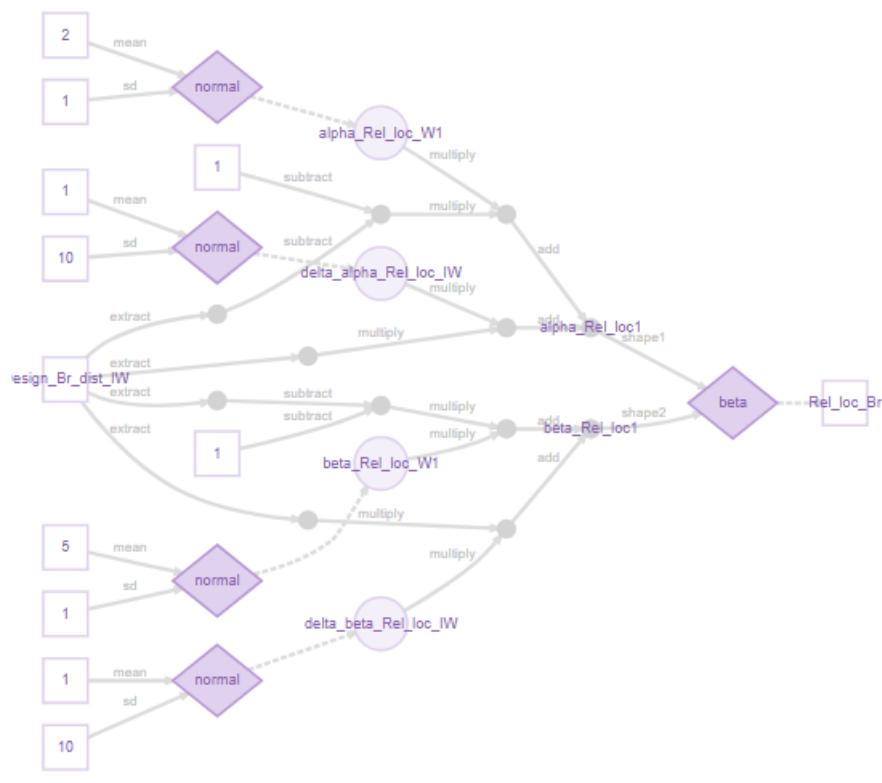


FIG. 12 : Graphe orienté acyclique VII-5 : Positionnement relatif des branches sur la pousse annuelle

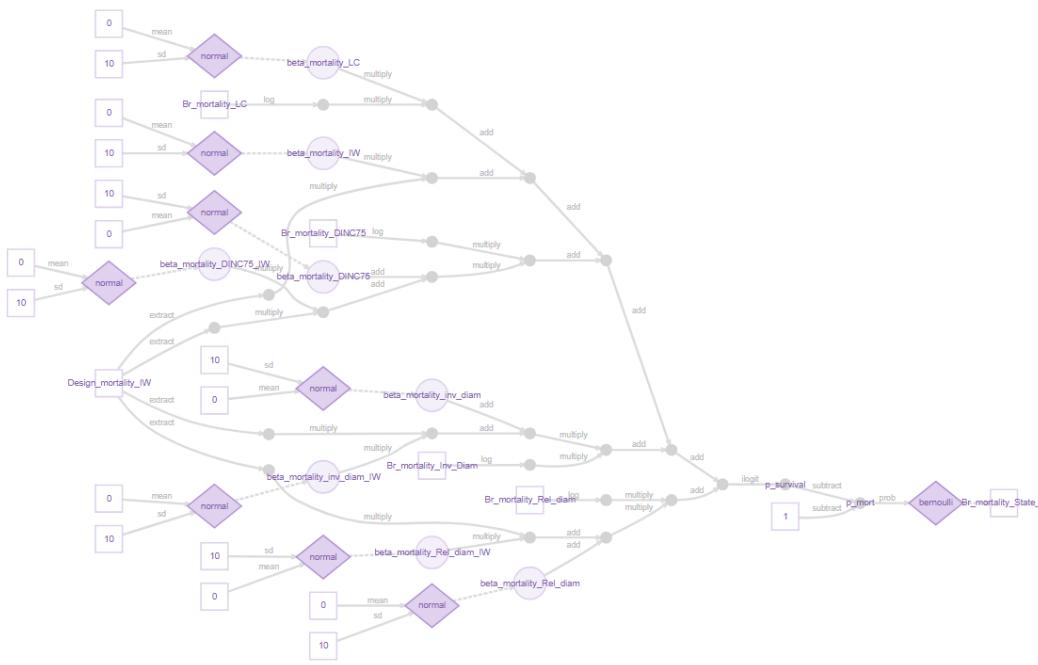


FIG. 13 : Graphe orienté acyclique VII-6 : Modèle logistique de mortalité

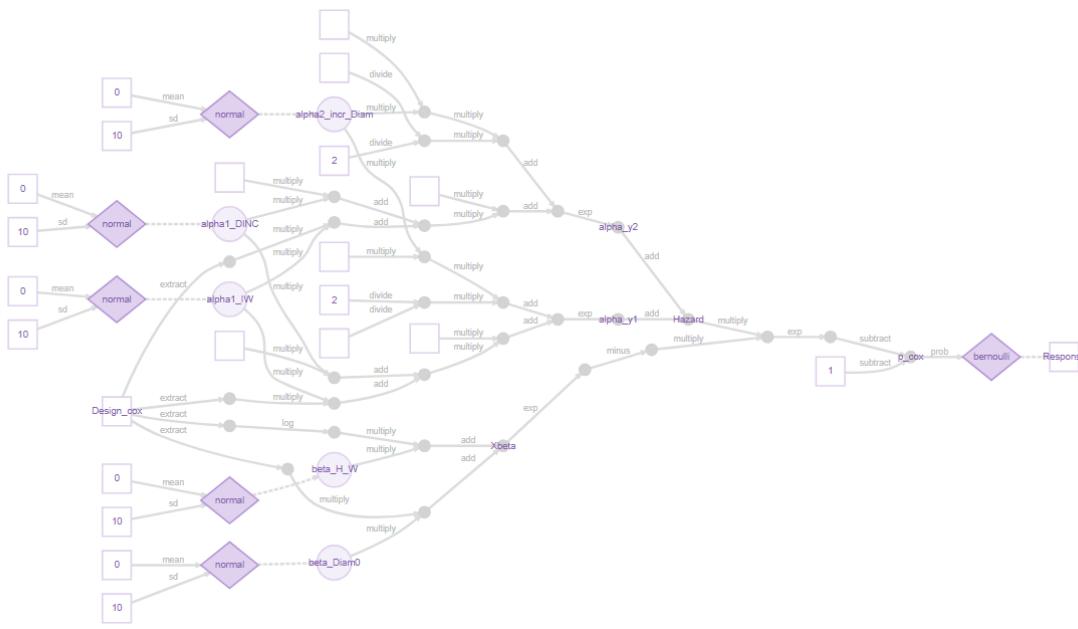


FIG. 14 : Graphe orienté acyclique VII-7 : Modèle dynamique de mortalité

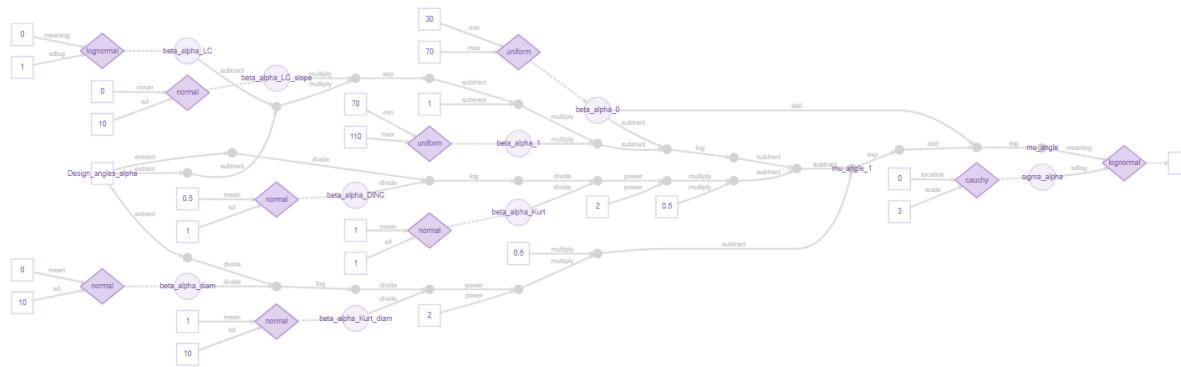


FIG. 15 : Graphe orienté acyclique VII-8 : Modèle statique de l'angle d'insertion des branches

Résumé : Les relations entre les différents compartiments de l'arbre sont hiérarchisées entre différents niveaux architecturaux emboîtés qui évoluent ensemble lors la croissance primaire et secondaire. La nodosité, constitue le critère essentiel de la qualité, dispose de fortes teneurs en extractibles et, par conséquent, définit la valeur économique du bois. Cependant, la modélisation actuelle de cette propriété du bois rencontre plusieurs obstacles méthodologiques.

A l'aide d'une base de données homogénéisées issue de 5 études indépendantes, une approche de modélisation bayésienne hiérarchique de type structurel, croissance-branchaison-nodosité, a été développée. Ces données ont été complétées par des données issues d'un algorithme automatique de quantification de la nodosité développé lors de cette étude.

Les résultats obtenus ont permis de valider l'efficacité d'une approche structurelle croissance qualité dans un cadre hiérarchique bayésien. Ils forment un ensemble préliminaire à un modèle complet vérifiant les allométries obtenues dans littérature et permettant la simulation de la qualité selon les itinéraires forestiers choisis.

Mots clés : modélisation, qualité, sylviculture, bayésien, nodosité, détourage, architecture, croissance.

Abstract: Trees are hierarchical system including stem, branches and foliage. These compartments are linked together by their primary growth and secondary growth. Knottiness is the main factor at tree scale for wood quality. It has high extractive content and contribute to assess the stem economic value. However, the current modelling of this wood property faces several methodological difficulties.

Using a homogenized database from 5 independent studies, a hierarchical Bayesian structural approach of the growth-branchiness- knottiness, was developed. Data from an automatic knottiness quantification algorithm developed during this study were added.

The results validated the effectiveness of a structural quality growth approach within a bayesian hierarchical framework. They form a preliminary set of a complete model verifying the allometric equations obtained in the literature and allowing the simulation of quality according to silvicultural treatments.

Keywords: model, wood quality, sylviculture, bayesian, knottiness, detection, tree architecture, growth.

