



HAL
open science

Modélisation fonctionnelle de la croissance du jeune hêtre (*Fagus sylvatica* L.): effet de la compétition pour la lumière

Lucie Debret

► To cite this version:

Lucie Debret. Modélisation fonctionnelle de la croissance du jeune hêtre (*Fagus sylvatica* L.): effet de la compétition pour la lumière. Sciences de l'environnement. 2010. hal-01884462

HAL Id: hal-01884462

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01884462>

Submitted on 1 Oct 2018

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

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



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

MASTER FAGE
Biologie et Ecologie pour la Forêt,
l'Agronomie et l'Environnement

Spécialité
Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

**Modélisation fonctionnelle de la croissance
du jeune hêtre (*Fagus sylvatica* L.) :
effet de la compétition pour la lumière**

Lucie DEBRET

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 06/09/2010

Maître de stage : Isabelle VINKLER, enseignant-chercheur AgroParisTech.

Tuteur universitaire : Bernard AMIAUD, maître de conférence INPL-ENSAIA Nancy.

Structure d'accueil :

Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois – UMR 1092
Equipe Croissance, Production et Qualité des Bois
INRA – Centre de Recherches de Nancy
54280 CHAMPENOUX



Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement mon maître de stage, Isabelle VINKLER, sans qui ce stage n'aurait pas été possible. Elle a été très patiente lors de mes nombreuses questions. Ses explications et ses conseils m'ont été d'une grande aide.

Je remercie également mon équipe de terrain, Bruno et Johan, avec qui les mesures sous la neige se sont déroulées dans les meilleures conditions.

Je remercie aussi Jean-Baptiste dont la bonne humeur a égayé les journées passées au bureau devant mon ordinateur.

Sans oublier toute l'équipe du LERFoB pour son accueil chaleureux.

Abréviations

Organismes :

ENGREF : Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts.

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique.

LERFoB : Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois.

ONF : Office National des Forêts.

UMR : Unité Mixte de Recherche.

Variables :

D_{20} : diamètre du tronc à 20 cm (mm).

D_b : diamètre d'une branche à 1 cm de son insertion sur le tronc (mm).

DL : densité locale (arbres.ha⁻¹).

D_p : diamètre de la pousse terminale (mm).

ε ou LUE (Light Use Efficiency) : efficacité d'utilisation de la lumière (g.MJ⁻¹).

ER : éclaircissement relatif (%).

FA : flux absorbé annuel (MJ).

G : coefficient de projection de la surface foliaire perpendiculairement au rayonnement incident (effet de l'inclinaison des feuilles).

H : hauteur de l'arbre (cm).

h : hauteur du Soleil (°).

Hins : hauteur d'insertion d'une branche (cm).

L : longueur d'une branche (cm).

LAD : Leaf Area Density ou densité de surface foliaire (m².m⁻³).

Larg : largeur du houppier de l'arbre (cm).

Lc : longueur de corde de la branche (cm).

LMA : Leaf Mass Area ou masse surfacique des feuilles (g.m⁻²).

LPT : longueur de la pousse terminale (cm).

MS : matière sèche (g).

PAR : Photosynthetically Active Radiation ou rayonnement photosynthétiquement actif.

Rd : rayonnement diffus.

RD : rayonnement direct.

Rg : rayonnement global.

Rg_{ET} : rayonnement extraterrestre.

SF : surface foliaire (m²).

SOC : Standard Overcast Sky.

Sp : surface projetée de la branche (m²).

T : transmittance ou porosité d'une branche.

α : inclinaison d'une branche par rapport à l'horizontale (°).

φ : azimut d'une branche par rapport au Nord (°).

Sommaire

1	Présentation de l'organisme d'accueil	1
1.1	L'Institut National de la Recherche Agronomique	1
1.2	Le Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois.....	1
1.3	Missions confiées.....	1
2	Introduction.....	2
3	Etude bibliographique	2
3.1	Approche statistique par indices de compétition	2
3.1.1	Définition	2
3.1.2	Différents types d'indices de compétition	3
3.2	Modèles d'interception de la lumière.....	4
3.2.1	Principe des modèles « milieux diffusants ».....	4
3.2.2	Modèles géométriques	5
3.2.3	Modèles discrets.....	5
3.3	Approches physiologiques de la croissance.....	5
3.3.1	Modèles de photosynthèse du couvert	5
3.3.2	Modèle d'efficience de production (ϵ).....	6
3.3.2.1	Présentation du modèle	6
3.3.2.2	Eléments d'interprétation et de discussion.....	6
3.3.2.3	Facteurs de variation de ϵ	6
3.3.2.4	Exemples	7
3.4	Conclusion : intérêts et limites.....	8
3.4.1	Les indices de compétition.....	8
3.4.2	Les modèles d'interception de la lumière	8
3.5	Introduction du sujet de stage	9
4	Matériel et méthodes	9
4.1	Matériel végétal.....	9
4.1.1	Site	9
4.1.2	Echantillon	10
4.2	Présentation du modèle Planchais (1998)	10
4.2.1	Description du peuplement	10
4.2.2	Description de l'arbre.....	10
4.2.3	Description des branches	11
4.2.4	Pénétration du rayonnement dans le couvert	12
4.3	Distribution du rayonnement incident pour les saisons 2008 et 2009	13
4.3.1	Mesures sur le double-clinal	13
4.3.2	Cas particuliers des jours dont les données manquent.....	13
4.3.3	Distribution horaire du rayonnement direct	14
4.3.4	Distribution directionnelle du rayonnement diffus	14
4.4	Obtention des données d'éclairement dans le peuplement	14

4.5	Mesure de la croissance	15
4.5.1	Echelle arbre	15
4.5.2	Echelle intra-arbre.....	15
4.6	Analyse statistique	15
5	Résultats / Discussion	15
5.1	Croissance individuelle des arbres.....	16
5.1.1	Modèle physiologique de croissance individuelle	16
5.1.1.1	Modèle retenu	16
5.1.1.2	Analyse des effets de la taille et de l'éclaircement.....	17
5.1.2	Modèle dendrométrique de croissance individuelle.....	18
5.2	Etude de quelques variables morphologiques (échelle intra-arbre).....	19
5.2.1	Masse surfacique des feuilles.....	19
5.2.2	Accroissement en diamètre des branches.....	20
5.2.3	Diamètre et longueur de la pousse terminale des branches	20
5.3	Limites des résultats.....	21
5.3.1	Erreurs liées aux mesures.....	21
5.3.2	Erreurs liées au modèle d'interception.....	21
5.3.3	Erreurs statistiques liées à l'échantillon.....	21
5.4	Améliorations.....	21
6	Conclusion	22
	Références bibliographiques	23
	Annexes.....	26
	Résumé.....	32

1 Présentation de l'organisme d'accueil

J'ai été accueillie au sein du LERFoB, au centre INRA de Nancy où plusieurs missions m'ont été confiées.

1.1 L'Institut National de la Recherche Agronomique

L'INRA a été créé après la guerre en 1946, dans le contexte de modernisation de l'agriculture française. Cet institut mène « des recherches finalisées pour une alimentation saine et de qualité, pour une agriculture compétitive et durable, et pour un environnement préservé et valorisé » (www.inra.fr).

L'INRA a plusieurs missions afin d'allier la connaissance scientifique à la finalité sociale de la recherche :

- Produire et diffuser des connaissances scientifiques notamment en sciences de la vie. L'INRA permet ainsi d'apporter des réponses à de nouvelles priorités telles que l'environnement, l'évolution des ressources naturelles et de la biodiversité.
- Concevoir des innovations et des savoir-faire pour la société. L'INRA propose des réponses pratiques à des questions agricoles, alimentaires ou environnementales dans le cadre d'un développement durable.
- Eclairer, par son expertise, les décisions des acteurs publics et privés en leur proposant des moyens d'action dont ils pourront débattre et s'emparer.
- Développer la culture scientifique et technique et participer au débat entre la science et la société en mettant les connaissances acquises à la disposition de tous.
- Former à la recherche et par la recherche : plusieurs partenariats ont été mis en place entre l'INRA et l'enseignement supérieur afin de favoriser la participation des chercheurs et des ingénieurs à l'enseignement, et d'accroître la capacité d'accueil des doctorants.

L'INRA s'est implanté en Lorraine en 1961. Les activités de ce centre sont principalement tournées vers la recherche forestière afin de préciser comment préserver et valoriser la forêt.

1.2 Le Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois

Les équipes du LERFoB se répartissent entre l'INRA de Nancy et AgroParisTech-ENGREF. Ce laboratoire correspond à l'UMR 1092, sous la direction de Meriem FOURNIER.

Le LERFoB poursuit trois missions :

- Modéliser l'impact des évolutions climatiques et sylvicoles sur les ressources forestières pour le siècle passé et à venir.
- Des missions de développement à l'intention des gestionnaires forestiers et de milieux naturels afin de leur fournir des outils d'aide à la décision.
- Des missions d'enseignement au sein de l'ENGREF et de plusieurs universités.

Grâce à la diversité des équipes du LERFoB, la forêt est étudiée de son écologie à la transformation du matériau bois en passant par sa production. J'ai été accueillie au sein de l'équipe CPQB (Croissance, Production, Qualité des Bois).

1.3 Missions confiées

Plusieurs missions m'ont été confiées tout au long de mon stage :

- J'ai tout d'abord organisé une campagne de mesures en février 2010 afin d'établir les caractéristiques dendrométriques des arbres étudiés en fin de saison de végétation 2009 et de calculer leur accroissement en biomasse en 2009.
- Ensuite, à l'aide d'un modèle de pénétration de lumière (Planchais, 1998), j'ai simulé l'éclairement absorbé par ces arbres pendant les saisons de végétation 2008 et 2009, à l'échelle de la branche et de l'arbre.

2 Introduction

Comme tout végétal, l'arbre a besoin de lumière pour assurer sa croissance. Cette ressource est donc déterminante en forêt. Elle a un impact important à la fois sur la croissance et la morphologie des arbres.

Les individus d'un même peuplement sont en compétition pour cette ressource, la compétition étant le processus par lequel des plantes proches les unes des autres modifient l'environnement de chacune d'entre elles (Cannell & Grace, 1993) et la répartition des ressources disponibles entre elles.

Lors de la gestion sylvicole, la lumière est manipulée au cours des coupes d'éclaircies dans les peuplements. Pour obtenir un bois d'œuvre, ces dernières sont orientées afin d'améliorer l'accès à la lumière des plus beaux arbres pour accélérer leur croissance en diamètre, tout en évitant un apport trop conséquent en lumière pour ne pas favoriser l'apparition de défauts dans le bois tels que les rameaux épicorniques, et permettre l'élagage naturel des branches basses.

Afin d'optimiser la production et la qualité des bois, il est donc nécessaire de comprendre les processus de compétition qui s'opèrent entre les arbres pour anticiper leur croissance dans différentes conditions de compétition et choisir les itinéraires sylvicoles les plus performants.

Pour cela, des études ont été menées à l'aide de différents dispositifs expérimentaux et de nouvelles voies de modélisation.

Divers modèles ont été élaborés afin de rendre compte de la compétition pour la lumière. Ces modèles sont établis par les scientifiques en vue d'être valorisés par les gestionnaires lors de la mise en place des itinéraires sylvicoles. Beaucoup s'appuient essentiellement sur une approche phénoménologique ou dendrométrique qui ne tient pas compte explicitement des processus physiologiques de la croissance. D'autres intègrent des connaissances écophysiologiques pour améliorer leur capacité à rendre compte de l'effet des facteurs écologiques ainsi que la compréhension des processus impliqués dans la dynamique des peuplements.

L'objectif de ce travail est d'étudier, à l'aide d'un modèle de pénétration de lumière (Planchais, 1998), l'impact de la ressource lumière sur la croissance à différentes échelles (arbre et intra-arbre).

Avant cela, nous évaluerons, grâce à une étude bibliographique, les intérêts et les limites des approches fonctionnelles pour la modélisation de la croissance de l'arbre en peuplement. Ce travail est ciblé sur la compétition pour la lumière.

3 Etude bibliographique

3.1 Approche statistique par indices de compétition

3.1.1 Définition

Les indices de compétition sont des indices statistiques calculés en fonction de la proximité et des dimensions des arbres voisins. Ils permettent d'expliquer les variations de croissance d'un arbre-sujet associées à la pression de compétition locale. Fréquemment, ces modèles s'écrivent sous la forme d'un produit potentiel-réducteur (Dreyfus, 1999) :

$$\Delta d_i = \underbrace{f(d_i, \text{milieu})}_{\text{Potentiel}} \times \underbrace{g(\text{IC})}_{\text{Réducteur}}$$

Où Δd_i est l'accroissement annuel en diamètre de l'arbre-sujet, d_i : le diamètre à 1,30 m de l'arbre-sujet, le milieu : un indice de fertilité, les facteurs écologiques... et IC : un indice de compétition. Classiquement, le potentiel désigne la croissance maximale de l'arbre de diamètre donné pour les conditions écologiques considérées ; et le réducteur est une fonction de l'indice de compétition.

3.1.2 Différents types d'indices de compétition

Les indices de compétition peuvent être classés en deux catégories (Prévosto, 2005) :

- Les indices indépendants de la distance pour lesquels la connaissance spatialisée des arbres n'est pas requise. Ils sont calculés en sommant les effets des voisins présents dans un rayon défini. L'indice peut être une variable très simple telle que le nombre de voisins, leur surface terrière, etc. Ils traduisent la compétition locale et suffisent généralement pour des peuplements très réguliers.
- Les indices dépendants de la distance où la position de chaque arbre est connue. La compétition est considérée comme un phénomène localisé à l'entourage immédiat de l'arbre, qui diminue avec la distance. Ces indices sont mieux adaptés pour évaluer la compétition dans des peuplements complexes, c'est-à-dire plus irréguliers.

Deux exemples ont été choisis pour illustrer les indices de compétition dépendants de la distance :

- Les indices de chevauchement d'aires (Fig.1) traduisent la pression compétitive des voisins toutes ressources confondues (concurrences souterraine et aérienne). Ce sont des indices de compétition globale qui font intervenir le rapport entre l'aire de chevauchement de la projection du houppier du sujet avec celui des compétiteurs et l'aire d'influence du sujet (Prevosto, 2005). Ils s'écrivent à l'aide de la relation suivante :

$$IC_j = \frac{\sum_{i=1, i \neq j}^n a_{ij}}{A_j}$$

Où IC_j est l'indice de compétition subi par le sujet j ; a_{ij} les aires de chevauchement entre les surfaces des houppiers des compétiteurs i et la surface d'influence du sujet j ; et A_j la surface d'influence du sujet j .

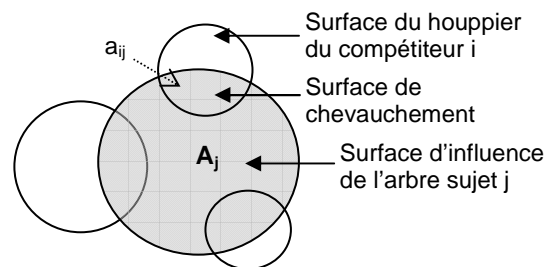


Figure 1 : Illustration schématique de l'indice de chevauchement d'aires.

- L'indice de Pretzsch (1995) (in Prevosto, 2005) (Fig.2) est un indice calculé à partir des voisins dont le houppier est présent dans un cône d'amplitude 60° centré à 60% de la hauteur de l'arbre sujet. Ce degré d'ombrage est pondéré par les dimensions relatives des arbres. Cet indice rend plus spécifiquement compte de la compétition pour la lumière. Il quantifie la disponibilité de cette ressource pour l'arbre sujet. Il est défini par la relation suivante :

$$IC_j = \sum_{i=1, i \neq j}^n \beta_{ij} \frac{SC_i}{SC_j}$$

Où β est l'angle d'occultation et SC la section de la couronne.

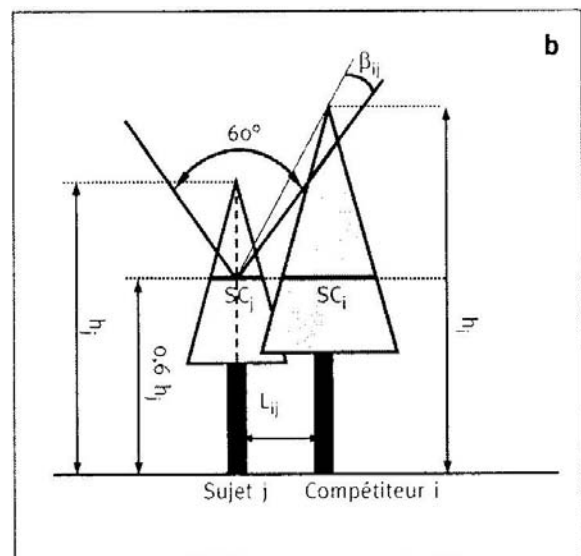


Figure 2 : Illustration schématique de l'indice de Pretzsch.

3.2 Modèles d'interception de la lumière

Ces modèles, aussi appelés modèles de transfert radiatif, permettent un calcul explicite de l'éclairement, le PAR¹. Ils utilisent une description de la structure du couvert pour calculer la pénétration du rayonnement dans la canopée. Ils quantifient la répartition spatiale de la lumière et le rayonnement absorbé à l'échelle du couvert, du houppier ou à une échelle plus fine.

Il existe différents types de modèles de transfert radiatif notamment les modèles « milieux diffusants » parmi lesquels se distinguent les modèles géométriques et les modèles discrets.

3.2.1 Principe des modèles « milieux diffusants »

Dans les modèles « milieux diffusants » (Monsi & Saeki, 1953), le couvert est assimilé à un milieu trouble décrit par une distribution statistique de feuilles et de parties ligneuses, sans faire référence à leur position exacte dans la canopée. Les feuilles sont traitées comme de petites particules qui interceptent le rayonnement.

La loi de Beer-Lambert est utilisée afin de prédire une diminution exponentielle du rayonnement pendant sa traversée du couvert. Elle s'écrit alors (Planchais, 1998) :

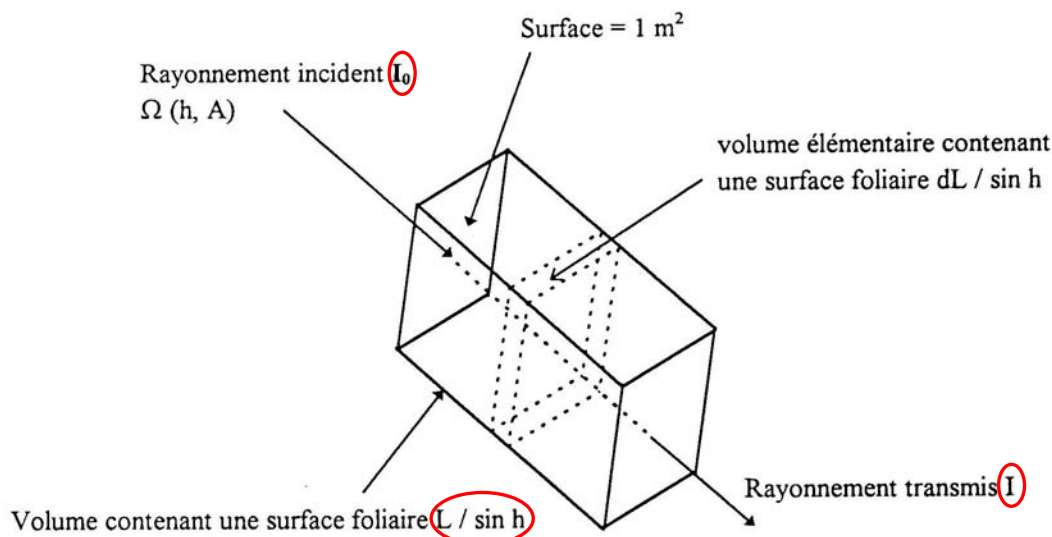


Figure 3 : Illustration schématique de la loi de Beer.

$$I = I_0 \times \exp\left(-G(h) \times \frac{L}{\sin(h)} \times Ag\right)$$

Où I est le rayonnement transmis sans interception, I_0 le rayonnement incident, $G(h)$ l'effet de l'inclinaison des feuilles, $L/(\sin h)$ la surface foliaire (c'est-à-dire la densité de surface foliaire intégrée sur le trajet du rayon lumineux) et Ag l'agrégation des feuilles (est égale à 1 si les feuilles sont réparties aléatoirement).

I/I_0 est la fraction de trouée ou encore transmittance ou porosité. Elle représente la probabilité qu'un rayon, dont la direction est connue, parvienne au sol sans rencontrer de feuilles, donc sans être intercepté.

Le calcul du rayonnement transmis nécessite de discrétiser le rayonnement incident dans toutes ses directions : le rayonnement direct venant de la direction du soleil et le rayonnement diffus venant de l'ensemble de la voûte céleste.

¹ Le PAR (Photosynthetically Active Radiation) est le rayonnement utile à la photosynthèse. Il couvre les longueurs d'ondes de 400 à 700 nm. En terme d'énergie, le PAR représente la moitié du rayonnement global qui couvre la totalité du spectre solaire (300-3000 nm).

3.2.2 Modèles géométriques

Les modèles géométriques décrivent le peuplement en représentant les arbres comme des formes géométriques simples : cônes, ellipses, etc. (Fig.4). Par exemple, le modèle Maestro (Wang & Jarvis, 1990) considère une canopée constituée de couronnes d'arbres semi-ellipsoïdales. En revanche, le modèle tRAYci (Brunner, 1998) propose une simplification du calcul du rayonnement transmis mais une description plus complexe du couvert (formes tridimensionnelles des houppiers.).

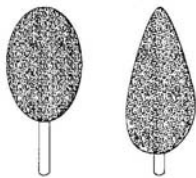


Figure 4 : Houppiers d'arbres représentés comme des formes géométriques (Farque, 2001).

3.2.3 Modèles discrets

L'espace du peuplement est discrétisé en cellules dont le contenu (surface foliaire, inclinaison des feuilles, etc.) est connu (Fig.5). Les différences de contenu entre cellules traduisent les variations spatiales de structure du couvert.

Un modèle de transfert radiatif a été établi pour des peuplements homogènes (Sinoquet *et al.*, 1993) puis pour des peuplements hétérogènes (Sinoquet, 1993) appliqué à des cultures agronomiques.

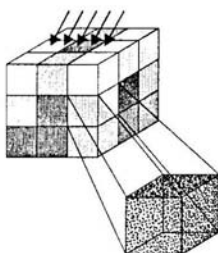


Figure 5 : Illustration schématique du principe de discrétisation (Farque, 2001).

3.3 Approches physiologiques de la croissance

Les modèles à base physiologique utilisent les sorties d'un modèle de transfert radiatif afin de quantifier le rayonnement que l'arbre a absorbé. Ils estiment la croissance.

Il existe différentes approches physiologiques.

3.3.1 Modèles de photosynthèse du couvert

Les modèles d'interception sont couplés à un modèle de photosynthèse foliaire afin de décrire l'assimilation brute en fonction de l'éclairement et d'autres variables écologiques tels que la température, l'humidité relative de l'air, la concentration en CO₂, etc. en distinguant généralement la surface foliaire ensoleillée qui reçoit les rayonnements direct et diffus, de la surface ombragée qui ne reçoit que le rayonnement diffus.

Leur objet d'étude est l'arbre ou le couvert qui est décrit aux échelles de la seconde à la journée.

Ces modèles sont les plus élaborés et les plus exigeants en données d'entrée.

Par exemple, le modèle RATP (Rayonnement Absorbé, Transpiration et Photosynthèse), créé par Sinoquet *et al.* en 1998, permet d'évaluer la distribution spatiale de l'éclairement, de la transpiration et de la photosynthèse foliaire à une échelle intra-couvert en fonction de la distribution des feuilles.

Pour rendre compte des différences de croissance entre arbres liées à la compétition pour la lumière, il est nécessaire de décrire le peuplement à l'échelle de l'arbre, ce qui a rarement été fait.

3.3.2 Modèle d'efficacité de production (ϵ)

3.3.2.1 Présentation du modèle

A l'échelle de la feuille et de la seconde, du fait de la réponse saturante de la photosynthèse à l'éclairement, le ratio entre la photosynthèse et l'éclairement diminue avec la quantité de PAR absorbé.

En se plaçant à une échelle spatio-temporelle plus grande (celle du couvert et de l'année), Monteith (1977) a observé une relation linéaire entre la production de biomasse d'un couvert végétal et le PAR absorbé pour différentes cultures agricoles en Angleterre sous des conditions hydriques et minérales non limitantes.

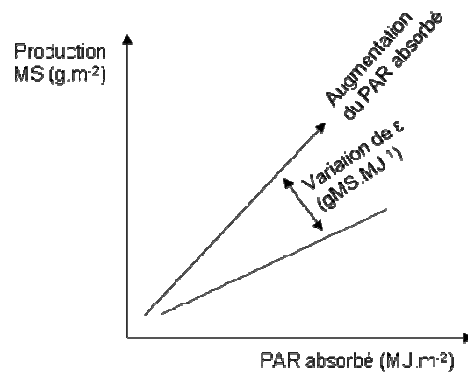


Figure 6 : La production de matière sèche en fonction du PAR absorbé (Cannell, 1989).

Il a ainsi établi le modèle d'efficacité de production qui prédit que la production de biomasse est directement proportionnelle au PAR absorbé. Il peut s'écrire de la façon suivante :

$$\Delta MS = \epsilon \cdot PAR_a$$

Où ΔMS est la production de matière sèche (g), PAR_a : le PAR absorbé par le couvert (MJ) et ϵ : l'efficacité de conversion du PAR_a en matière sèche ($gMS.MJ^{-1}$).

Ce modèle est utilisé à larges échelles spatiales ou temporelles afin d'évaluer la production primaire nette (NPP) de peuplements forestiers ou de biomes sur une année.

3.3.2.2 Eléments d'interprétation et de discussion

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer la linéarité de cette relation à larges échelles (Medlyn, 1998) :

- Le couvert est structuré de façon à minimiser la proportion de feuilles exposées à une lumière saturante.
- La variabilité dans l'efficacité d'utilisation de la lumière diminue avec l'augmentation de l'échelle de temps car la variabilité du rayonnement incident diminue.
- L'azote au sein du couvert est réparti de façon à optimiser la photosynthèse du couvert.

3.3.2.3 Facteurs de variation de ϵ

En conditions non limitantes (eau, température, azote...), les valeurs optimales de l'efficacité de conversion se situent entre 2 et 3,5 $gMS.MJ^{-1}$ de PAR_a (Hunt, 1994). Mais les valeurs observées en forêt peuvent être très inférieures.

Une comparaison (*Tab.1*) est faite des valeurs de ϵ pour différentes échelles spatiales et temporelles. Toutes les valeurs de ϵ sont converties en $gMS.MJ^{-1}$ de PAR_a afin de faciliter les comparaisons. La quantité de carbone divisée par 2 donne la quantité de MS ; la division par 2 de $gMS.MJ^{-1}$ de rayonnement global donne des $gMS.MJ^{-1}$ de PAR_a .

Tableau 1 : Quelques valeurs de l'efficacité de conversion (en gMS.MJ⁻¹ de PAR) à différentes échelles spatiales et temporelles.

Temps Espace	Jour	Année
Arbre	0,10 et 8 (Hilker <i>et al.</i> , 2008) : sapins Douglas au Canada.	0,4 à 0,8 (Scarascia-Mugnozza <i>et al.</i> , 1989) : clones de peupliers aux USA. 0,72 à 1,10 (Ceulemans <i>et al.</i> , 1992) : culture intensive de clones de peuplier aux Etats-Unis.
Peuplement	1,16 à 6,06 (Medlyn, 1998) : Pins de Monterey en Australie.	1,76 à 2,48 (Medlyn, 1998) : Pins de Monterey en Australie. 1,15 à 1,42 (Lagergren <i>et al.</i> , 2005) : forêt de pins et épicéas en Suède. De 0,4 pour des arbres tropicaux (Saldarriaga & Luxmoore, 1991) jusqu'à 2,8 pour des jeunes peupliers (Cannell Sheppard & Milne, 1988) (in Wang <i>et al.</i> , 1991).
Biome	1,32 : forêt boréale âgée d'épicéas noirs au Québec ; 2,56 : forêt boréale âgée décidue de trembles au Canada ; 2,34 : forêt tempérée, plantation de pins blancs au Canada (Schwalm <i>et al.</i> , 2006). 3,6 : bois de feuillus du Nord-Est des Etats-Unis ; 2 : forêt boréale au Canada (Turner <i>et al.</i> , 2003).	0,82 : forêt boréale âgée d'épicéas noirs au Québec ; 2,48 : forêt boréale âgée décidue de trembles au Canada ; 1,90 : forêt tempérée, plantation de pins blancs au Canada (Schwalm <i>et al.</i> , 2006).

D'après une analyse bibliographique, divers facteurs de variation de l'efficacité de conversion ont été mis en évidence :

- L'efficacité de conversion dépend des capacités photosynthétiques des feuilles.
- Les conditions du milieu qui affectent les échanges gazeux de la feuille sont aussi des facteurs de variation de ϵ . Par exemple, une sécheresse prolongée ou des températures très élevées, conditions dans lesquelles les stomates sont fermés à cause de la forte demande évaporative, entraînent une diminution de ϵ (Cannell, 1989).
- La production de matière sèche varie selon l'énergie consacrée aux respirations de croissance et d'entretien. Une augmentation de la respiration d'entretien avec l'âge des individus entraîne une diminution de ϵ .
- A l'échelle du peuplement, et quelle que soit l'échelle de temps, ϵ augmente avec le LAI (indice de surface foliaire) (Medlyn, 1998).
- ϵ présente des variations inter (Lagergren *et al.*, 2005) et intra-espèce (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1989).

3.3.2.4 Exemples

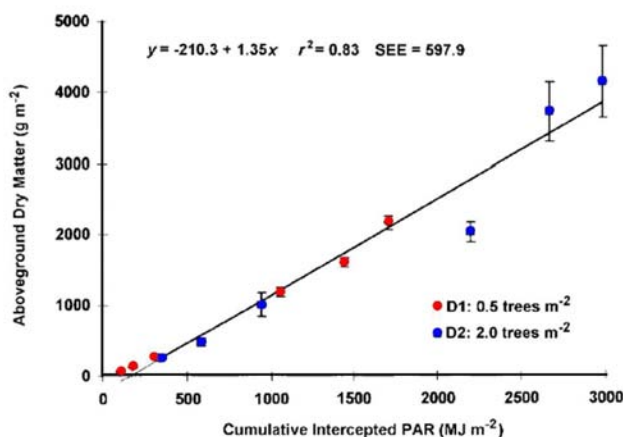


Figure 7 : La matière sèche aérienne en fonction du PAR intercepté (un point représente la récolte de deux arbres) – Mariscal *et al.*, 2000.

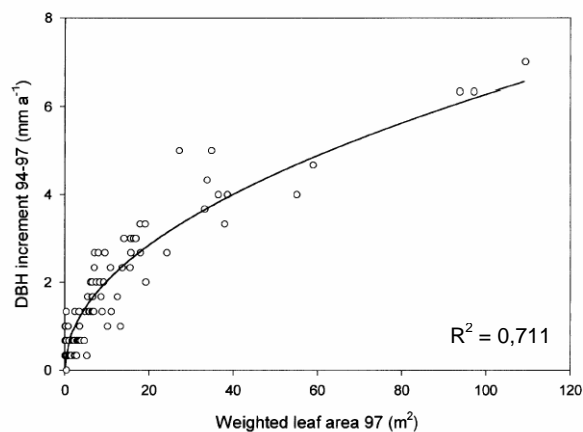


Figure 8 : L'accroissement en diamètre à 1,30 m en fonction d'un indice du rayonnement absorbé (un point = un arbre) – Brunner & Nigh, 2000.

L'étude de Mariscal *et al.* (2000) (Fig.7) présente la quantité de matière sèche aérienne (y compris les feuilles) en fonction du PAR intercepté pour deux densités de plantations d'oliviers en Espagne. Les conditions sont non limitantes en eau.

D'après le graphique, la quantité de matière sèche des oliviers est corrélée linéairement à la quantité de PAR intercepté. De plus, la densité d'arbres n'influe pas sur ϵ .

L'étude de Brunner & Nigh (2000) (Fig.8) présente, pour des sapins Douglas au Canada, l'accroissement en diamètre à 1,30 m (DBH) (intégré sur trois ans) en fonction d'un indice du rayonnement absorbé par arbre (la surface foliaire pondérée par l'éclairement reçu). Cet indice se rapproche du rayonnement absorbé mais ne fait pas intervenir le rayonnement incident.

D'après le graphique, la relation n'est pas linéaire. En effet, l'accroissement en matière sèche n'est pas corrélé linéairement au diamètre de l'arbre. En revanche, la surface foliaire a un fort pouvoir explicatif sur l'accroissement en diamètre.

3.4 Conclusion : intérêts et limites

3.4.1 Les indices de compétition

Leurs intérêts :

- Les données d'entrée sont assez facilement accessibles : dimensions, localisation des arbres, etc.
- Ces modèles sont utilisables dans les outils d'aide à la gestion.

Les indices de compétition sont donc très largement utilisés.

Leurs limites :

- Ce sont des approches statistiques, par conséquent les mécanismes biologiques qui les sous-tendent ne sont pas expliqués (Prévosto, 2005).
- Les indices de compétition sont une mesure statique de la compétition : ils ne tiennent pas compte de l'évolution possible au cours du temps des relations compétitives (Prévosto, 2005).
- Les indices sont souvent non dégagés de l'effet « taille de l'arbre » à cause de la définition même de l'indice. En effet, beaucoup d'indices font intervenir dans leur définition le diamètre de l'arbre.
- Il est difficile d'obtenir *in situ* des conditions permettant de séparer les effets des différents facteurs. Une corrélation existe donc entre l'intensité de la compétition locale et la dimension des arbres dans l'échantillon de mesures. Typiquement, les arbres les plus gros sont ceux qui ont le meilleur accès à la lumière.

La relation empirique qui définit les indices de compétition peut donc être biaisée si elle est appliquée à un autre peuplement. Les indices de compétition n'ont pas de portée au-delà des conditions dans lesquelles ils ont été conçus.

De plus, leur pouvoir explicatif est souvent jugé décevant.

3.4.2 Les modèles d'interception de la lumière

Leurs intérêts :

- Ils fournissent un calcul explicite de l'éclairement local, indépendamment de la structure de l'arbre sujet. Leur portée est donc plus large que celle des indices de compétition.
- Quand ils sont couplés à un modèle physiologique de production, il y a une possibilité de prendre en compte les interactions avec d'autres facteurs écologiques comme la température, l'humidité relative de l'air, la concentration en CO₂, etc.

Leurs limites :

- Ce sont des modèles exigeants en données pour caractériser la structure du couvert : la forme des houppiers, la distribution spatiale de la densité de surface foliaire (LAD), etc.

- Mais la simplification de cette structure reste forte.
- Peu d'études ont été menées à l'échelle de l'arbre en peuplement.
- Ils font l'impasse sur la compétition souterraine.

3.5 Introduction du sujet de stage

De nombreuses études ont été menées à l'échelle de l'arbre et de l'année, mais à l'aide d'indices de compétition qui ne font pas intervenir la lumière et avec des variables directement accessibles (taille, nombre et dimensions des voisins...). Ces indices ont une portée limitée hors du peuplement dans lequel ils ont été paramétrés.

Nous évaluerons l'intérêt d'une approche faisant intervenir l'éclairement pour expliquer les différences de croissance. Beaucoup d'études ont été menées à l'échelle de la feuille ou du peuplement, mais très peu à l'échelle de l'arbre et encore moins à celle de la branche.

Nous avons poursuivi plusieurs objectifs :

- Utiliser un modèle de pénétration de lumière (le modèle Planchais 1998).
- Tester l'effet de la disponibilité en lumière sur :
 - La croissance individuelle à l'échelle de l'arbre : y a-t-il un lien entre l'accroissement en biomasse aérienne des arbres (tige et branches) et l'éclairement intercepté par le houppier ?
 - La morphologie à l'échelle intra-arbre : la croissance des branches sera analysée en fonction de l'éclairement disponible localement.

4 Matériel et méthodes

4.1 Matériel végétal

4.1.1 Site

Le site retenu est une plantation expérimentale, appelée « double-clinal », dont la superficie est de 2600 m². Il est situé en Forêt Domaniale de Haye (54), dans une forêt de plateau dont le sol est brun eutrophe sur limons profonds. Les conditions sont donc particulièrement favorables à la croissance.

Le dispositif expérimental a été mis en place en 1998 par l'ONF et est maintenant suivi conjointement par l'ONF et le LERFoB-INRA. Ce dispositif a été installé afin d'étudier l'effet de la densité et du mélange sur la croissance et la morphologie de jeunes arbres en peuplement.

Il comporte une seule placette mélangée de hêtres et d'érables sycomore. Deux gradients perpendiculaires sont présents : sur un axe, le degré de mélange varie de 0 à 100% et selon l'axe perpendiculaire, la densité locale varie de 1000 à 20 000 tiges.ha⁻¹.

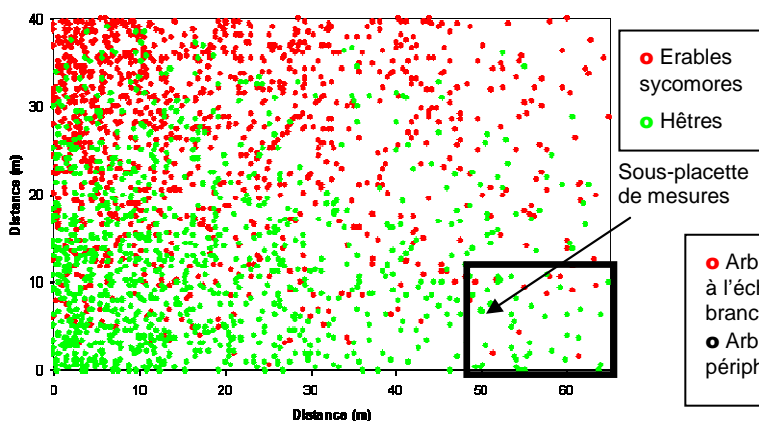


Figure 9 : Plan du double-clinal.

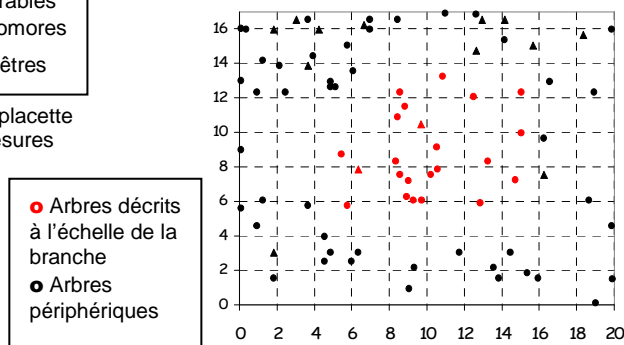


Figure 10 : Plan détaillé de la sous-placette de mesures.

Ce type de parcelle expérimentale présente plusieurs intérêts : tout d'abord tous les arbres ont le même âge et le sol est homogène sur l'ensemble du dispositif. Les seuls facteurs variables, mais connus, sont donc la densité locale et le taux de mélange qui influent sur la compétition entre arbres.

Une composante aléatoire a été ajoutée lors du calcul de la position des arbres pour éviter la régularité, d'où l'absence de ligne de plantation.

Une sous-placette a été installée dans la zone claire du dispositif où le modèle Planchais (1998) avait été testé précédemment. Le travail qui suit se limite à cette sous-placette.

4.1.2 Echantillon

Notre échantillon étudié se compose de 24 hêtres (en rouge sur la *figure 10*).

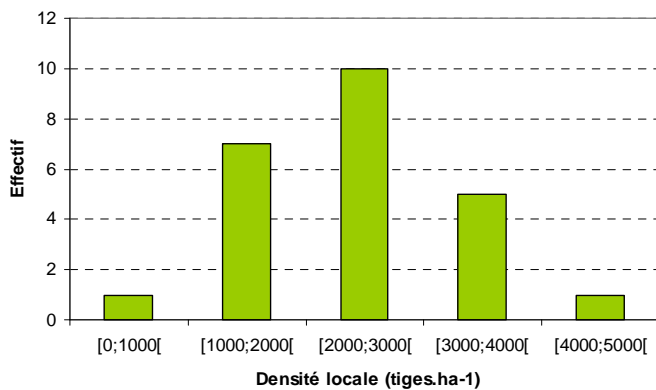


Figure 11 : Histogramme représentant la densité locale dans un rayon de 3 m.

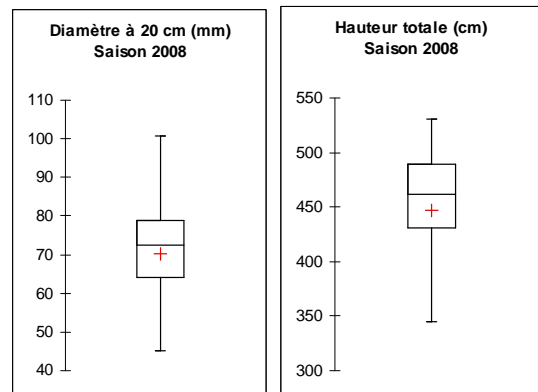


Figure 12 : Boîtes à moustaches de la distribution du diamètre à 20 cm et de la hauteur totale.

La densité locale varie entre 1000 et 4000 arbres.ha⁻¹, ce qui reste faible. Le gradient de densité est donc assez peu marqué dans la sous-placette étudiée.

4.2 Présentation du modèle Planchais (1998)

Nous utilisons le modèle de pénétration de lumière établi par Isabelle Vinkler en 1998. Il simule l'interception du rayonnement dans le peuplement à partir d'une description de tous les arbres de la placette à l'échelle de la branche.

4.2.1 Description du peuplement

Les arbres de la placette sont localisés précisément dans l'espace. Lors des calculs de pénétration du rayonnement, la placette se répète à l'identique dans toutes les directions de l'espace. Chaque arbre est assimilé à un ensemble de branches et chaque branche est représentée comme une ellipse.

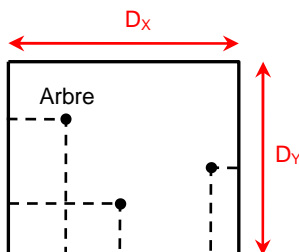


Figure 13 : Schéma représentatif de la placette.

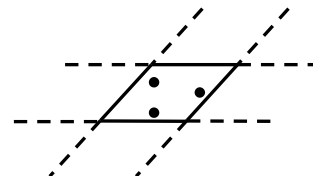


Figure 14 : Placette qui se répète dans toutes les directions.

4.2.2 Description de l'arbre

La partie aérienne de l'arbre comporte un axe principal (et d'éventuelles fourches) sur lequel sont insérées les branches. Le tronc de chaque arbre est assimilé à un cône opaque.

Cette approche a été choisie car les jeunes hêtres présentent des houppiers très discontinus, asymétriques et la surface foliaire est hiérarchisée dans le houppier (agrégation des feuilles autour des branches). Avec cette approche, la forme des arbres varie entre individu, ce qui permet une meilleure représentation de la réalité par rapport à une description du houppier comme une enveloppe.

Les arbres périphériques (en noir sur la *figure 10*) sont décrits comme une ellipse orientée vers le centre de la placette. Ils n'ont pas fait l'objet de mesures de croissance et sont introduits uniquement pour tenir compte de l'ombrage qu'ils amènent sur les arbres centraux.

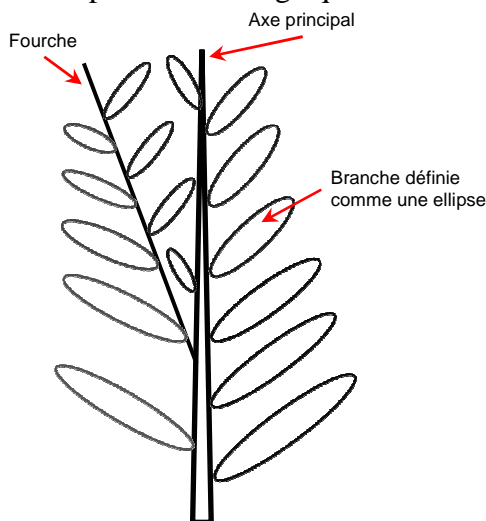


Figure 15 : Représentation schématique d'un arbre décrit à l'échelle de la branche.

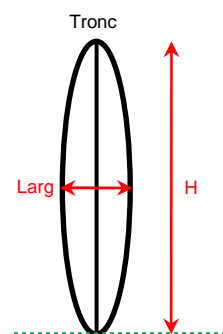


Figure 16 : Représentation schématique d'un arbre défini comme une ellipse.

4.2.3 Description des branches

Toutes les branches mesurant plus de 10 cm de long sont représentées et décrites comme une ellipse plate poreuse dont le grand axe correspond à la longueur de corde de la branche, et orientée vers le tronc.

Chaque branche, est caractérisée par plusieurs variables mesurées sur le terrain lors des campagnes organisées au début des années 2008, 2009 et 2010 (j'ai effectué les mesures de cette dernière). Les grandeurs mesurées sont les suivantes :

- La hauteur d'insertion H_{ins} de la branche par rapport au sol.
- Son diamètre Db à 1 cm de son insertion sur le tronc.
- Sa longueur L .
- Son inclinaison α par rapport à l'horizontale.
- Son azimut φ par rapport au Nord.

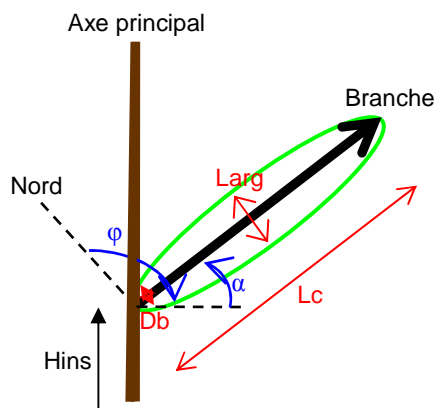


Figure 17 : Représentation schématique d'une branche.

D'autres variables sont estimées à l'aide de relations allométriques établies à partir d'un sous-échantillon de branches mesurées à l'automne 2007 et 2008 :

- La longueur de corde L_c de la branche en fonction de L .
- Sa largeur $Larg$ en fonction de L .
- Sa surface foliaire SF en fonction de Db et de l'âge.

La branche est assimilée à un milieu trouble, et les feuilles sont supposées réparties aléatoirement dans l'ellipse.

La loi de Beer nous donne la porosité T de la branche, c'est-à-dire la probabilité qu'un rayon de direction Ω donnée la traverse sans être interceptée par les feuilles.

$$T(\Omega) = \exp\left(-\frac{G(\Omega) \times SF}{Sp(\Omega)}\right)$$

Où $G(\Omega)$ traduit l'effet de l'inclinaison des feuilles (mesuré à l'échelle du peuplement), SF : la surface foliaire (m^2) et $Sp(\Omega)$: la surface projetée de l'ellipse (m^2).

$G(\Omega)$ a été calculé à partir de la mesure de la distribution moyenne d'inclinaison des feuilles dans le peuplement (Ross, 1981).

4.2.4 Pénétration du rayonnement dans le couvert

Le rayonnement incident au dessus du couvert est considéré comme unitaire. Le rayonnement diffus, provenant de l'ensemble de la voûte céleste, est discrétisé en neuf couronnes de 10° de hauteur, et 24 tranches de 15° en azimut selon la distribution SOC (Standard Overcast Sky), soit 24×8 directions. En effet, la couronne basse $0-10^\circ$ est négligée. Pour le rayonnement direct (provenant de la direction du soleil), les positions du soleil sont définies au pas de temps semi-horaire pour douze journées types réparties sur toute la saison de végétation afin de rendre compte des variations de hauteur du soleil avec la saison.

Pour chaque direction du rayonnement incident (directions du diffus et chaque position du soleil), un maillage de rayons incidents est créé sur un plan horizontal au sommet du couvert. Les rayons sont séparés d'une distance m (ici $5cm$). Toutes les ellipses traversées par chaque rayon sont identifiées. La loi de Beer permet de calculer le rayonnement absorbé par chaque branche.

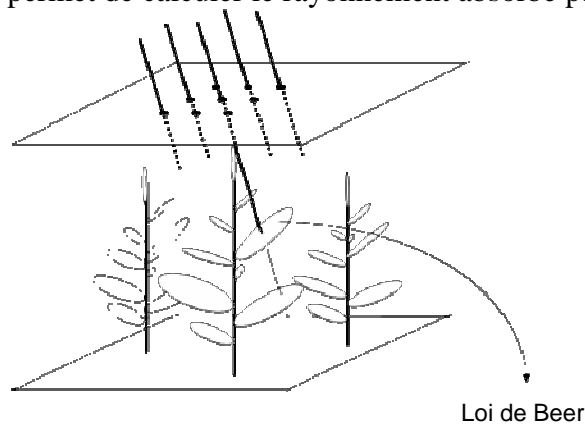


Figure 18 : Représentation schématique de l'interception du rayonnement par le couvert.

Les simulations sont effectuées pour les saisons de végétation 2008 et 2009.

Les fichiers résultats fournissent le flux absorbé par chaque branche et l'éclairement relatif de chaque branche pour chaque position du soleil et chaque direction de diffus, pour un rayonnement incident au dessus du couvert égal à 1.

Afin d'estimer le flux réel absorbé pour un jour donné, il est nécessaire de connaître la valeur du rayonnement global de ce jour, et la répartition du rayonnement entre le direct et le diffus.

4.3 Distribution du rayonnement incident pour les saisons 2008 et 2009

4.3.1 Mesures sur le double-clinal

Le PAR journalier et la fraction du rayonnement diffus ont été mesurés sur le site du double clinal, au dessus du couvert, pour les saisons de végétation 2008 et 2009, à l'aide des capteurs suivants :

- Les capteurs Apogée Ponctuels (AP) et Apogée Linéaire (AL) ont été utilisés pour mesurer la quantité de PAR incident en nombre de photons.m⁻².s⁻¹ par période de 15 min.
- Un capteur Delta-T (Type BF2) a été utilisé pour quantifier le PAR total incident et le PAR diffus, ce qui permet d'estimer pour chaque période le pourcentage de diffus.

4.3.2 Cas particuliers des jours dont les données manquent

Pour les jours où les mesures sur le double-clinal manquent, le rayonnement global est issu des données du poste MétéoFrance de Tomblaine. Nous utilisons alors le facteur de conversion suivant : 1 W.m⁻² ou 1 J.s⁻¹.m⁻² de rayonnement global est égal à 2,08 μmol de PAR.m⁻².s⁻¹ (Bonnefond, 2008).

Le rayonnement extraterrestre R_{gET} est le rayonnement solaire parvenant à la partie supérieure de l'atmosphère. Il dépend de la latitude et de l'époque de l'année.

Sa valeur journalière a été calculée en intégrant la relation suivante (Spitters *et al.*, 1986) :

$$R_{g_{ET}} = S_c \times \left(1 + 0,034 \times \cos \left(360 \times \frac{JJ}{365} \right) \right) \times \sin(h)$$

Où S_c est la constante solaire qui est égale à 1367 W.m⁻² ; JJ : le jour julien et h : la hauteur angulaire du soleil calculée à l'aide de la relation astronomique ci-dessous (Bonhomme, 1993) :

$$\sin(h) = \sin(La) \times \sin(D) + \cos(La) \times \cos(D) \times \cos(H)$$

Où La est la latitude, D : la déclinaison du soleil et H : l'angle horaire par rapport au sud.

A l'aide des données de rayonnement global et extraterrestre journalières, une relation permettant d'estimer la proportion de rayonnement diffus à l'échelle de la journée a été établie.

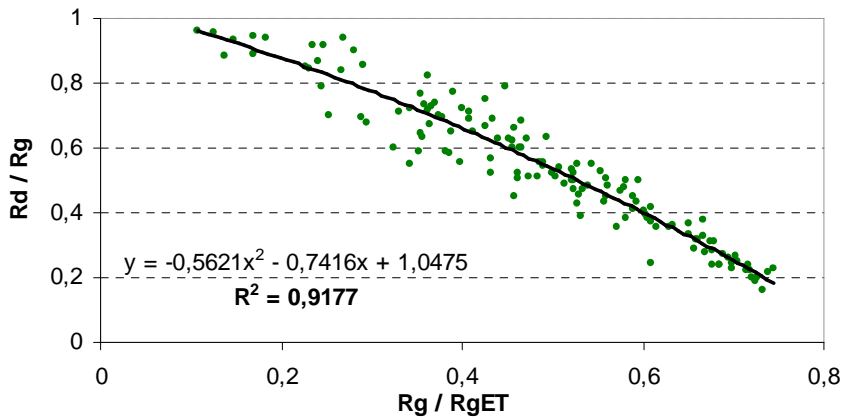


Figure 19 : Répartition du rayonnement entre le direct et le diffus.

$$\frac{R_d}{R_g} = f \left(\frac{R_g}{R_{g_{ET}}} \right) = -0,5621 \times \left(\frac{R_g}{R_{g_{ET}}} \right)^2 - 0,7416 \times \left(\frac{R_g}{R_{g_{ET}}} \right) + 1,0475$$

Où R_d, R_g et R_{gET} sont respectivement les rayonnements globaux : diffus, total et extraterrestre journaliers. Ils sont exprimés en J.cm⁻² de rayonnement global.

La relation finale retenue est $\frac{R_d}{R_g} = \min \left[1 ; f \left(\frac{R_g}{R_{g_{ET}}} \right) \right]$ où $\frac{R_d}{R_g}$ est le pourcentage de rayonnement diffus à l'échelle de la journée.

4.3.3 Distribution horaire du rayonnement direct

Les variations horaires de la fraction directe du rayonnement incident au cours d'une journée parfaitement ensoleillée sont décrites à l'aide de la formule suivante, établie à partir des jours mesurés sur le double-clinal :

$$RD = \underbrace{R_{g_{ET}} \times 0,852 \times \exp\left(\frac{-0,13}{\sin(h)}\right)}_{T_D}$$

Où RD est le rayonnement direct au niveau du sol ($W.m^{-2}$), $R_{g_{ET}}$: le rayonnement extraterrestre ($W.m^{-2}$), h : la hauteur angulaire du soleil et T_D : la transmittance directe.

4.3.4 Distribution directionnelle du rayonnement diffus

La distribution du rayonnement diffus est estimée grâce au modèle SOC (Standard Overcast Sky) pour des couronnes de 10° . Le rayonnement provenant de la couronne la plus basse ($0-10^\circ$) est négligé. La luminance I du ciel dans la direction donnée est estimée par la relation suivante (Grant *et al.*, 1996) :

$$I(h) = \frac{\alpha}{1+b} [1 + b \times \sin(h)]$$

Où h est la hauteur angulaire du soleil, α : un coefficient de proportionnalité et b : une constante. Nous considérons $b = 4$, qui est une valeur réaliste pour le PAR.

4.4 Obtention des données d'éclairement dans le peuplement

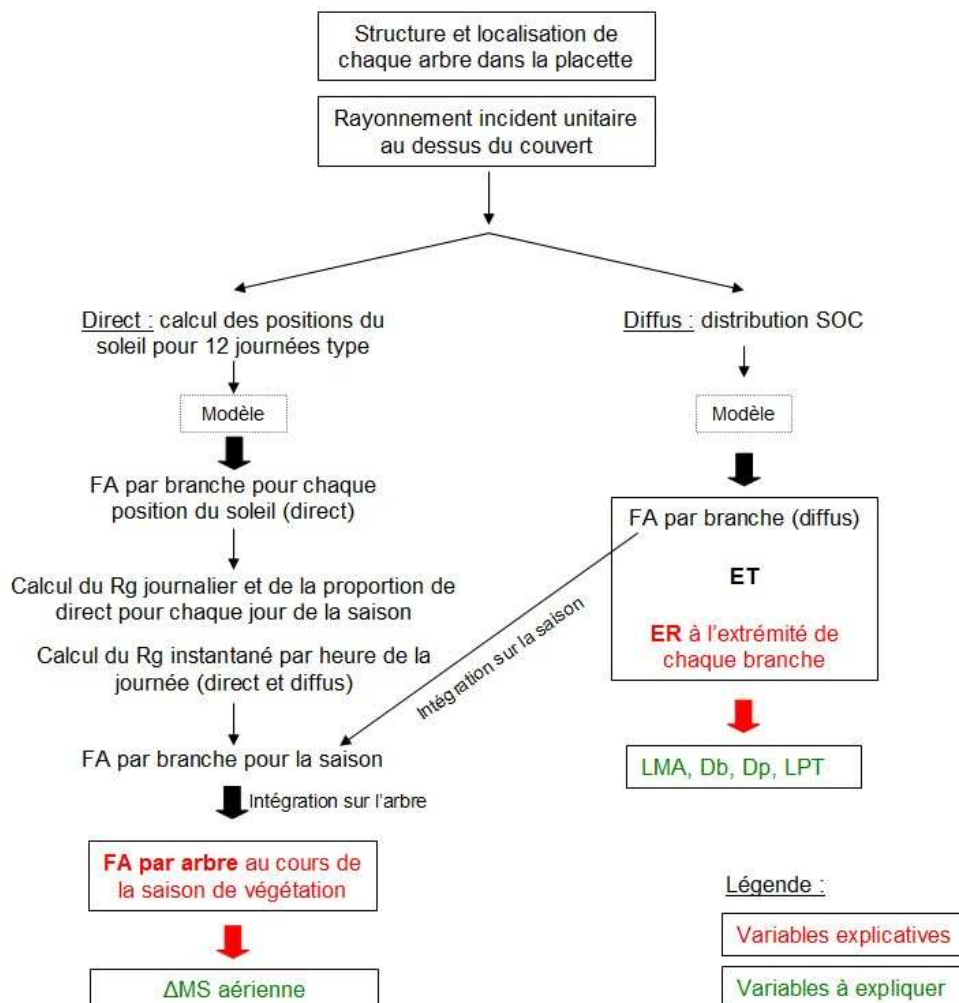


Figure 20 : Schéma de la démarche générale adoptée.

4.5 Mesure de la croissance

4.5.1 Echelle arbre

Les données sont recueillies en fin de saison de végétation 2007, 2008 et 2009.

Chaque arbre de l'échantillon étudié ($n=24$) est caractérisé par son profil de tige : la circonférence ou le diamètre du tronc est mesuré tous les 20 cm de la base jusqu'à la pousse terminale de l'arbre (Fig.21). En assimilant le tronc à une succession de troncs de cône, son volume a été calculé.



Figure 21 : Photographie d'un tronc où apparaissent les niveaux de mesures du profil de tige (en bleu).

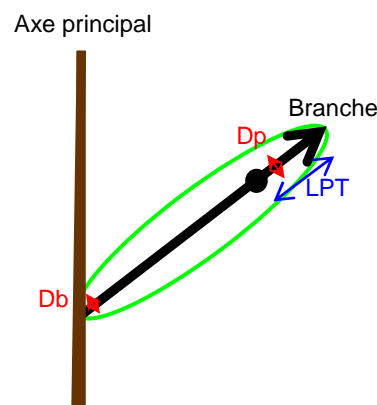


Figure 22 : Représentation schématique d'une branche.

Les mesures de Db sont effectuées aux différentes dates. Le volume des branches est calculé à l'aide d'une relation allométrique en fonction de Db (Damesin *et al.*, 2002).

L'accroissement en volume du tronc et des branches est estimé pour les saisons de végétation 2008 et 2009 en soustrayant les valeurs deux à deux. Seules les branches vivantes aux deux dates sont considérées. Nous supposons que les branches mortes en fin de saison de végétation n'ont pas poussé la dernière année.

L'accroissement en matière sèche aérienne totale (tronc et branches), pour les deux saisons de végétation considérées, est estimé en considérant une infra-densité du bois de $0,6 \text{ g.cm}^{-3}$.

L'accroissement en MS aérienne pour les saisons de végétation 2008 et 2009 est obtenu en soustrayant ces trois valeurs deux à deux.

4.5.2 Echelle intra-arbre

Un échantillon de feuilles a été recueilli afin d'estimer la masse surfacique (LMA : Leaf Mass Area) des feuilles en 2007 et 2008 d'un échantillon de branches.

Nous avons aussi mesuré la longueur (LPT) et le diamètre (Dp , à 1 cm de la cicatrice) de la pousse terminale de chaque branche.

L'accroissement en diamètre à l'insertion (Db) est également disponible pour un échantillon de branches.

4.6 Analyse statistique

Nous avons utilisé les logiciels XLSTAT et SAS version 9.1 (procédures glm et reg).

5 Résultats / Discussion

Tous les tests statistiques sont effectués au seuil de risque 5%.

5.1 Croissance individuelle des arbres

A l'échelle de l'arbre, nous étudierons la croissance, c'est-à-dire l'accroissement annuel en matière sèche aérienne (tronc et branches) de l'arbre (ΔMS), en fonction du flux absorbé par arbre (FA), pour chacune des saisons de végétation 2008 et 2009.

5.1.1 Modèle physiologique de croissance individuelle

La relation entre l'accroissement en MS et le flux absorbé est linéaire, nous avons donc testé le modèle suivant : $\Delta MS = a * FA + b$.

Tableau 2 : Modèle linéaire de l'accroissement en matière sèche en fonction du flux absorbé.

Année	p-value de a	p-value de b	R ²
2008	< 0,0001	0,689	0,7672
2009	< 0,0001	0,450	0,7121

p-value de b en considérant H₀ : b = 0.

p-value de a en considérant H₀ : a = 0.

L'ordonnée à l'origine b n'étant pas significativement différente de 0 (Tab.2), le modèle de production de Monteith (1977) est valide pour notre jeu de données.

5.1.1.1 Modèle retenu

Le modèle de production de Monteith (1977) s'écrit sous la forme : $\Delta MS = \alpha * FA$ (1).

α est l'efficacité de conversion du PAR en matière sèche, elle est exprimée ici en gMS.MJ⁻¹ de rayonnement global.

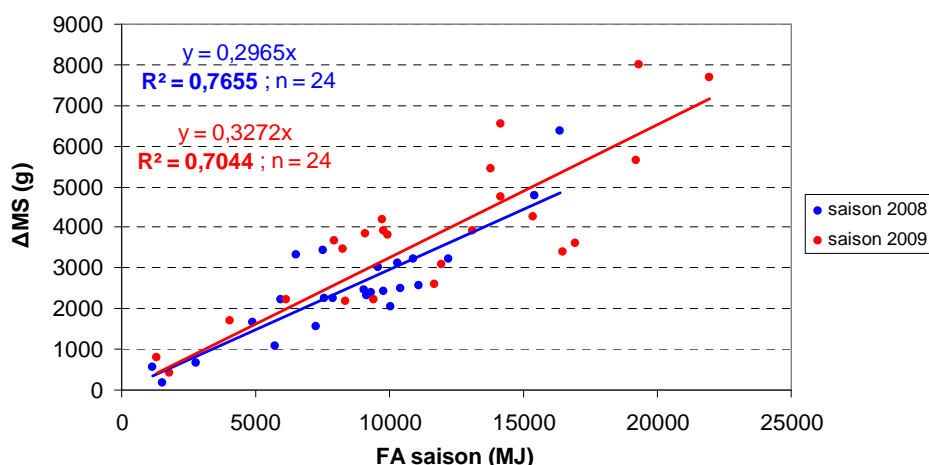


Figure 23 : Accroissement en matière sèche en fonction du flux absorbé pendant la saison de végétation.

Tableau 3 : Modèle proportionnel de l'accroissement en matière sèche en fonction du flux absorbé.

Année	Significativité du modèle (p-value)	Significativité de la variable explicative FA (p-value)	Modèle retenu	R ²	n
2008	< 0,0001	< 0,0001	$\Delta MS = 0,2965 * FA$	0,7655	24
2009	< 0,0001	< 0,0001	$\Delta MS = 0,3272 * FA$	0,7044	24

Unités : ΔMS (g) et FA (MJ).

Une bonne corrélation est observée entre ΔMS et FA (Tab.3). Une analyse de covariance montre qu'il n'y a pas de différence significative entre 2008 et 2009 dans la pente de la relation (Annexe I).

Nos valeurs de l'efficacité de conversion sont égales à 0,59 et 0,65 gMS.MJ⁻¹ de PAR (les valeurs trouvées en gMS.MJ⁻¹ de rayonnement global sont multipliées par 2) et ne présentent pas de différence significative entre 2008 et 2009.

Les valeurs de l'efficacité de conversion les plus souvent évoquées dans la littérature varient entre 1 et 2 gMS.MJ⁻¹ de PAR pour des essences à croissance rapide se développant en conditions hydriques et minérales non limitantes. Elles sont bien inférieures et varient autour de 0,8 quand les

arbres sont à croissance lente et les conditions plus limitantes (Ruimy *et al.*, 1994). Une étude (Planchais, 1994), montre que l'efficacité de conversion varie de 0,7 à 0,8 g.MJ⁻¹ de PAR pour des hêtres sous couvert.

5.1.1.2 Analyse des effets de la taille et de l'éclaircissement

Voyons maintenant si l'accroissement en MS s'explique par la taille de l'arbre. Etant donné que les résidus augmentent avec la taille de l'arbre, les données seront étudiées sous forme logarithmique.

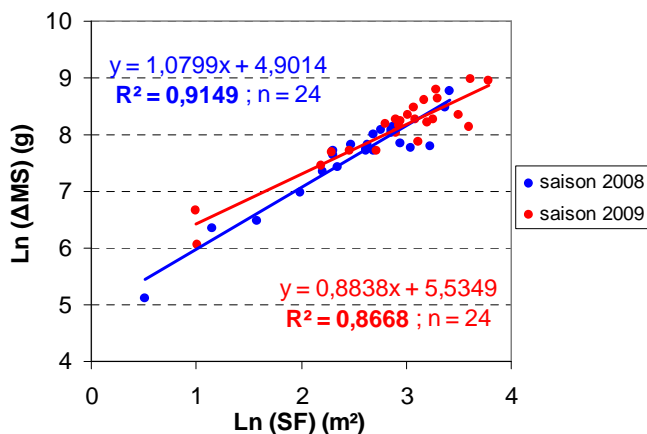


Figure 24 : Relation entre l'accroissement en matière sèche et la surface foliaire.

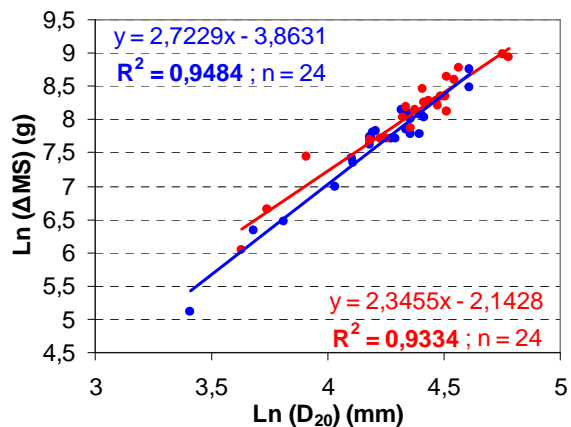


Figure 25 : Relation entre l'accroissement en matière sèche et le diamètre de l'arbre à 20 cm.

L'accroissement en MS est très corrélé à la taille de l'arbre traduite par la surface foliaire et le diamètre du tronc à 20 cm. Une fois l'effet de la taille de l'arbre pris en compte, peut-on mettre en évidence un effet de l'éclaircissement local ?

Afin de dissocier l'effet de la taille de l'arbre de celui de l'éclaircissement, la relation de départ (1) sera étudiée sous la forme suivante : $\Delta MS = \alpha * SF * FA/SF$ où SF correspond à l'effet de la taille et FA/SF à l'éclaircissement moyen de la surface foliaire de l'arbre. Les tests seront effectués à partir de la forme logarithmique : $\text{Ln}(\Delta MS) = \text{Ln} \alpha + \text{Ln} SF + \text{Ln}(FA/SF)$.

Tableau 4 : Modèle de l'accroissement en matière sèche en fonction de la surface foliaire et de l'éclaircissement moyen de la surface foliaire.

Saison	Significativité du modèle (p-value)	Significativité des variables explicatives (p-value)		Modèle retenu	R ²	n
		Ln(SF)	Ln(FA/SF)			
2008	< 0,0001	< 0,0001	0,2577	$\text{Ln}(\Delta MS) = 3,523 + 1,106 * \text{Ln}(SF) + 0,206 * \text{Ln}(FA/SF)$	0,9201	24
2009	< 0,0001	< 0,0001	0,1489	$\text{Ln}(\Delta MS) = 3,576 + 0,909 * \text{Ln}(SF) + 0,300 * \text{Ln}(FA/SF)$	0,8797	24
2008 et 2009	< 0,0001	< 0,0001	0,1217	$\text{Ln}(\Delta MS) = 3,708 + 1,023 * \text{Ln}(SF) + 0,218 * \text{Ln}(FA/SF)$	0,8975	48

Unités : ΔMS (g), SF (m²) et FA/SF (J.m⁻²).

Statistiquement, il n'y a pas d'effet significatif de l'éclaircissement sur l'accroissement en MS (Tab.4), mais la p-value est relativement peu élevée. Comme la valeur du paramètre de Ln(FA/SF) est positive (Annexe 2), nous pouvons donc soupçonner une tendance cohérente à l'augmentation de MS avec la quantité d'éclaircissement.

Dans notre échantillon, les variations d'accroissement entre arbres sont donc essentiellement expliquées par les différences de taille, l'effet éclaircissement n'apparaissant pas significatif. La surface foliaire et le diamètre de l'arbre sont des meilleurs estimateurs de la croissance que l'éclaircissement

absorbé pour notre échantillon mais le gradient de taille est fort, alors que celui de l'éclairement est faible.

L'absence d'effet de l'éclairement peut être due à la gamme trop étroite de densité locale ou à une éventuelle corrélation entre la surface foliaire et l'éclairement moyen de la surface foliaire, ce qui empêcherait une séparation convenable des deux effets. Enfin, l'effectif est réduit (n=24).

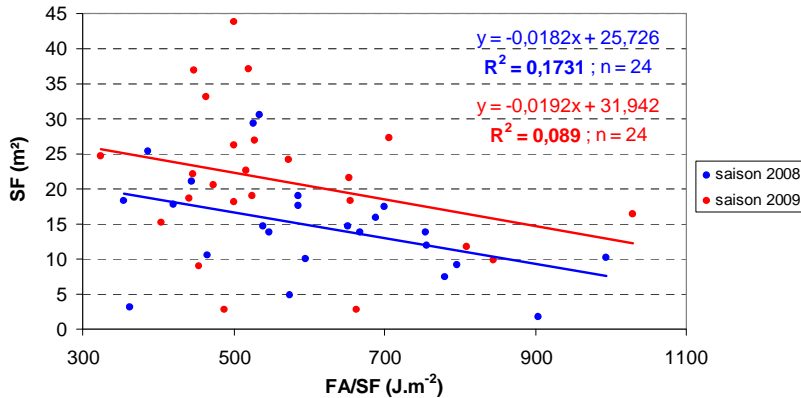


Figure 26 : La surface foliaire en fonction de l'éclairement moyen de la surface foliaire.

Tableau 5 : Résultats des tests statistiques.

Année	Significativité du modèle (p-value)	R ²	n
2008	0,0431	0,1731	24
2009	0,1567	0,089	24

D'après la *figure 26*, plus la surface foliaire augmente et plus l'éclairement moyen de la surface foliaire est faible, c'est le phénomène d'auto-ombrage. En effet, les arbres de notre échantillon ne sont pas situés dans un peuplement hiérarchisé mais dans un peuplement où la densité est faible. Par conséquent, les gros arbres ne sont pas forcément plus éclairés que les autres. Au contraire, les gros houppiers présentent un auto-ombrage plus important que les petits.

La corrélation entre la surface foliaire et l'éclairement moyen de la surface foliaire est faible (*Tab.5*), mais significative en 2008, ce qui ne permet pas de séparer parfaitement l'éclairement de l'effet taille.

5.1.2 Modèle dendrométrique de croissance individuelle

L'accroissement en matière sèche en fonction du diamètre à 20 cm de l'arbre a été modélisé à l'aide d'une régression non linéaire de la forme : $\Delta MS = \beta * D^{y}$. Les modèles retenus pour les deux saisons de végétation sont les suivants :

- Pour 2008 : $\Delta MS = 8,565 \cdot 10^{-2} * D_{20}^{2,398}$; $R^2 = 0,8996$; $n = 24$
- Pour 2009 : $\Delta MS = 0,279 * D_{20}^{2,154}$; $R^2 = 0,9056$; $n = 24$ } ΔMS (g) et D_{20} (mm).

Afin de mettre en évidence l'effet d'un indice de compétition, ici la compétition locale (traduite par la densité locale (DL) des arbres étudiés), sur l'accroissement en MS, nous observons si les résidus de la relation précédente ($\Delta MS = a * D_{20}^b$) sont corrélés à cet indice. Testons pour cela la significativité de la relation suivante pour 2008 et 2009 : Résidus = a * DL (dans des rayons de 2, 2,5 et 3 m).

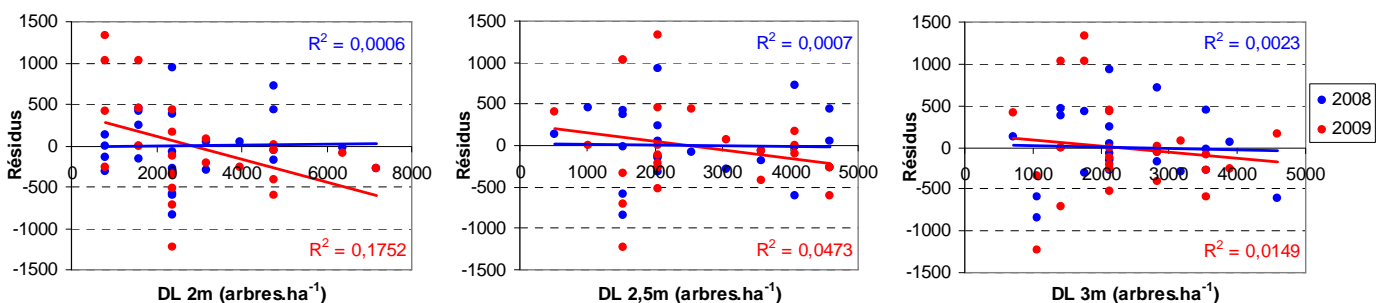


Figure 27 : Résidus de $\Delta MS = a * D_{20}^b$ en fonction de la densité locale dans différents rayons.

Tableau 6 : Significativité de la relation : Résidus = a * DL.

p-value	DL 2m	DL 2,5m	DL 3m
Résidus 2008	0,9081	0,9055	0,8224
Résidus 2009	0,0418	0,3072	0,5700

Seuls les résidus en 2009 sont corrélés à l'indice de compétition, dans un rayon de 2 m, et cela négativement (Fig.27).

L'approche alternative par indice de compétition se révèle peu concluante. En effet, aucun effet de la densité locale sur l'accroissement en matière sèche n'a été mis en évidence, ce qui peut s'expliquer par les mêmes raisons que celles avancées au paragraphe précédent.

5.2 Etude de quelques variables morphologiques (échelle intra-arbre)

A l'échelle intra-arbre, nous étudierons successivement la masse surfacique des feuilles (LMA), l'accroissement en diamètre à l'insertion des branches (ΔDb) et la taille des pousses terminales des branches (Dp et LPT), en fonction de l'éclairement relatif local (ER) simulé par le modèle. Cet indice de disponibilité locale en lumière est la valeur d'ER prédite par le modèle dans un disque de 30 cm de diamètre positionné à l'extrémité des branches.

5.2.1 Masse surfacique des feuilles

La masse surfacique (LMA, $g.m^{-2}$) est le rapport entre la masse des feuilles après séchage à l'étuve et leur surface à l'état frais. Elle a été mesurée en 2007 et 2008 pour un échantillon d'une vingtaine de feuilles prélevées à l'extrémité des branches sur un échantillon de 358 branches.

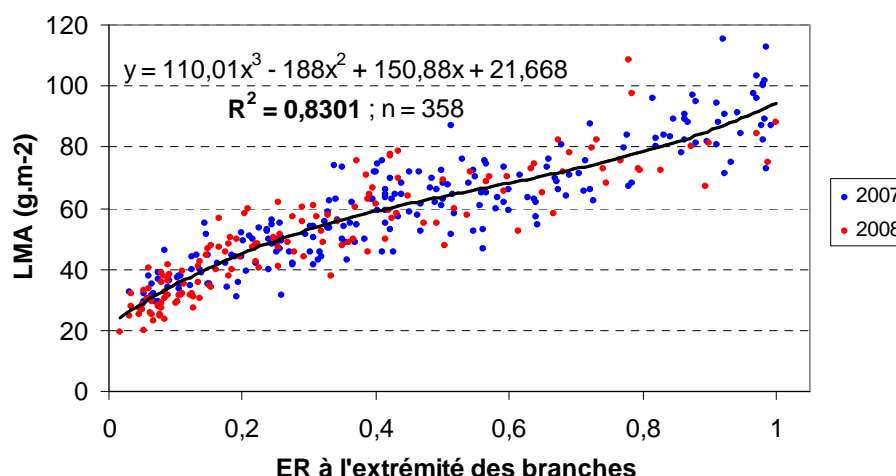


Figure 28 : Masse surfacique des feuilles en fonction de l'éclairement relatif simulé (chaque point correspond à l'échantillon prélevé dans chaque branche).

Tableau 7 : Résultats des tests statistiques pour les différents modèles étudiés.

Année	Variable à expliquer	Significativité du modèle (p-value)	Significativité des variables explicatives (p-value)			Modèle retenu	R ²	n
			ER	Arbre	ER * Arbre			
2007 et 2008	LMA	< 0,0001	< 0,0001 (ER, ER ² et ER ³)	Non testée	Non testée	$LMA = 110,01 * ER^3 - 188 * ER^2 + 150,88 * ER + 21,67$	0,8301	358
2008	ΔDb	< 0,0001	< 0,0001	0,0922	< 0,0001	$\Delta Db = 6,887 * ER - 0,163$	0,6890	475
2008	Dp	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	$Dp = 4,984 * ER + 0,984$	0,6544	1053
2008	LPT	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	$LPT = 46,31 * ER + 0,807$	0,5754	1084

Unités : LMA ($g.m^{-2}$), ΔDb (mm), Dp (mm) et LPT (cm).

Comme la forme de la tendance est similaire pour les deux années (Annexe 4), un modèle unique est retenu pour 2007 et 2008 (Tab.7) (Annexe 3).

Nous observons donc une forte corrélation entre l'éclairement simulé et l'anatomie foliaire. Le modèle est fortement explicatif. Les feuilles de lumière ont une plus forte LMA que les feuilles d'ombre. De plus, cette caractéristique anatomique est liée à des caractéristiques fonctionnelles : la photosynthèse à lumière saturante est fortement corrélée à la masse surfacique des feuilles.

Les résultats obtenus à l'échelle intra-arbre sont satisfaisants, ce qui ouvre des perspectives pour modéliser la photosynthèse de l'arbre en considérant une capacité photosynthétique en fonction de LMA.

5.2.2 Accroissement en diamètre des branches

Le diamètre à l'insertion a été mesuré pour un échantillon de 475 branches au début des années 2008 et 2009, ce qui a permis de calculer l'accroissement en diamètre de la saison 2008.

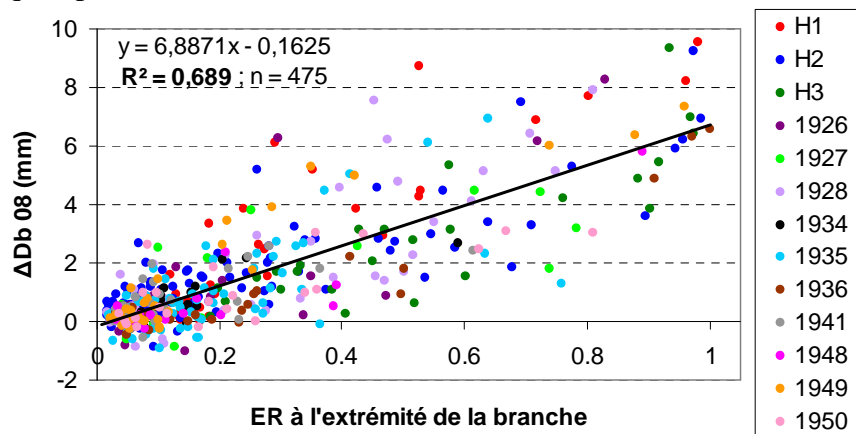


Figure 29 : Accroissement en diamètre des branches pendant la saison 2008 en fonction de l'éclairement relatif à l'extrémité de la branche simulé en 2008.

Nous observons une forte corrélation entre l'éclairement et la croissance des branches. D'après le tableau 7, cette variable explicative est fortement significative (Annexe 5).

Il y a un fort effet de l'arbre sur la pente de la droite (Annexe 6) mais il n'améliore que faiblement la significativité du modèle par rapport à celui avec l'éclairement relatif seul.

5.2.3 Diamètre et longueur de la pousse terminale des branches

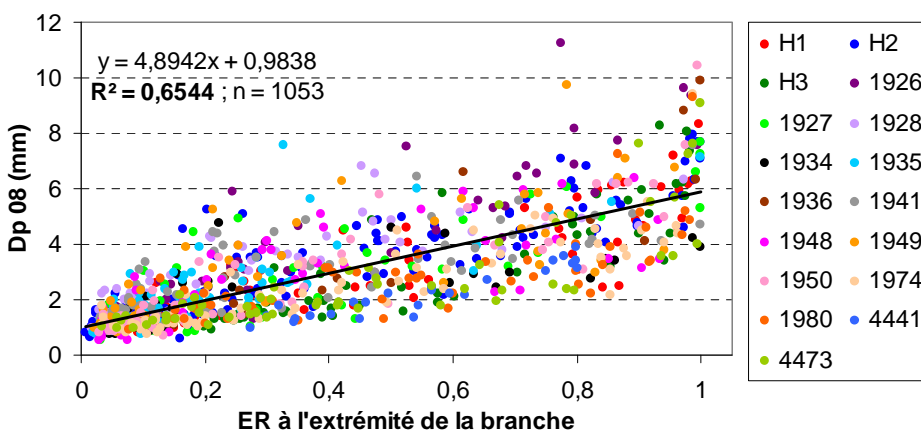


Figure 30 : Le diamètre de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif à l'extrémité de la branche.

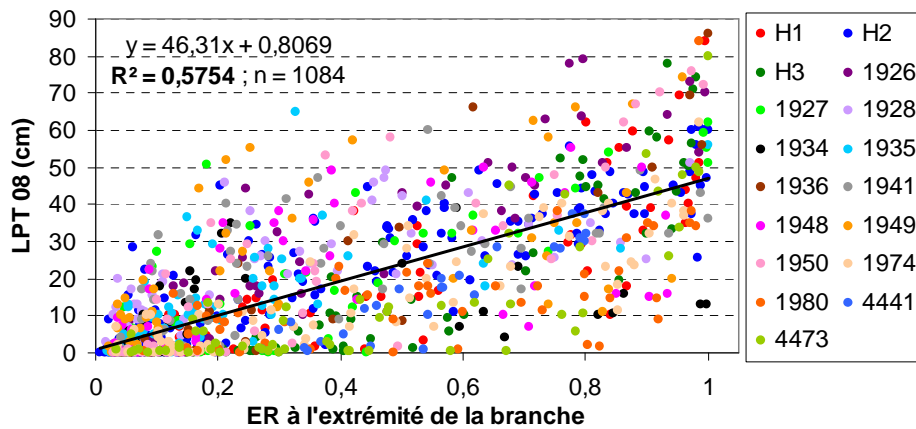


Figure 31 : La longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif à l'extrémité de la branche.

Le diamètre (*Annexe 7*) et la longueur (*Annexe 9*) de la pousse terminale de la branche sont également significativement corrélés à l'éclairement relatif de cette dernière. Ces deux variables sont significatives (*Tab.7*).

Là encore, un effet très marqué de l'arbre sur la pente de la droite et l'ordonnée à l'origine a été mis en évidence pour ces deux variables (*Annexes 8 et 10*), ce modèle n'étant guère plus significatif que le précédent (avec l'ER seul).

En résumé, les résultats sont très intéressants à l'échelle intra-arbre. La morphologie de l'arbre est très liée à l'éclairement disponible localement.

5.3 Limites des résultats

Mais les résultats ont leurs limites. Différentes erreurs ont pu être commises au fil de ce travail.

5.3.1 Erreurs liées aux mesures

Des erreurs de mesures des dimensions et positions des branches dans l'espace ont pu être commises (imprécision due à la mesure, mouvement de l'arbre du au vent, à l'échelle...). D'autres erreurs ont pu être commises lors de l'estimation des variables contrôlant la porosité (inclinaison de la surface foliaire, agencement des feuilles...).

5.3.2 Erreurs liées au modèle d'interception.

D'autres erreurs sont possibles, notamment celles liées au modèle lui-même. En effet, chaque branche est considérée comme une ellipse plane orientée vers le tronc. De plus, elle est assimilée à un milieu trouble où les feuilles sont de très petite taille, ce qui est éloigné de la réalité. Et les parties ligneuses des branches ne sont pas prises en compte lors du calcul de l'interception du rayonnement. Enfin, le modèle ne tient pas compte du rayonnement redispersé.

Cependant, le test du modèle (Canonier, 2008) montre une légère surestimation du rayonnement transmis au sol, mais le modèle explique très bien les variations de rayonnement au sol.

5.3.3 Erreurs statistiques liées à l'échantillon

D'autres limites sont liées à l'échantillon. D'une part, les arbres ne sont pas parfaitement indépendants les uns des autres car ils sont proches. D'autre part, l'échantillon d'arbres est restreint (n=24) (mais 2067 branches mesurées en 2008 et 1990 en 2009).

5.4 Améliorations

Afin d'avoir des résultats plus fiables, nous pouvons envisager d'effectuer les mesures et les simulations sur un échantillon d'arbres plus important mais en couvrant une gamme de densité locale plus vaste, tout en limitant la quantité de mesures sur le terrain.

6 Conclusion

A l'échelle de l'arbre, l'accroissement en matière sèche aérienne est corrélée linéairement au flux absorbé par le houppier, ce qui est conforme au modèle de Monteith (1977).

Mais la relation s'explique surtout par un effet de la taille de l'arbre. En effet, la surface foliaire et le diamètre du tronc de l'arbre à 20 cm sont de bien meilleurs estimateurs de la croissance que l'éclairement absorbé.

Ceci s'explique par le fait que, dans le modèle, le rayonnement absorbé est corrélé à la surface foliaire. De plus, l'échantillon d'arbres mesurés est de très petite taille et la gamme de densité locale est réduite, ce qui rend plus difficile la mise en évidence de l'effet de la disponibilité locale en lumière.

En résumé, plus la surface foliaire de l'arbre augmente, plus il absorbe de rayonnement, et plus il produit de matière sèche aérienne.

A l'échelle intra-arbre, l'éclairement disponible localement a un fort pouvoir explicatif sur l'architecture de l'arbre. Les résultats sont très intéressants et ouvrent des perspectives, notamment sur un couplage entre un modèle d'interception de lumière et un modèle architectural (modèle architectural concernant les pousses : Kellomäki & Strandman, 1995 ; LIGNUM, structure tridimensionnelle de la couronne : Perttunen *et al.*, 1998 ; modèle de croissance individuelle : Umeki & Kikuzawa, 2000 ; EMILION, modèle structure-fonction : Bosc, 2000 ; SIMWAL, modèle structure-fonction : Balandier *et al.*, 2000).

Références bibliographiques

- Balandier P., Lacoïnte A., Le Roux X., Sinoquet H., Cruiziat P. & Le Dizès S., 2000
SIMWAL: A structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning, *Annals of Forest Science*, 57:571-585.
- Bonhomme R., 1993
The solar radiation: characterization and distribution in the canopy, *Crop structure and light microclimate*, Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H., INRA editions, 17-28.
- Bonnefond J.-M., 2008
Les Capteurs de mesures du rayonnement naturel, *Le cahier technique de l'Inra, Pratiques et outils de mesure des rayonnements naturels*, INRA, 37-58.
- Bosc A., 2000
EMILION, a tree functional-structural model: Presentation and first application to the analysis of branch carbon balance, *Annals of Forest Science*, 57:555-569.
- Brunner A., 1998
A light model for spatially explicit forest stand models, *Forest Ecology and Management*, 107:19-46.
- Brunner A. & Nigh G., 2000
Light absorption and bole volume growth of individual Douglas-fir trees, *Tree Physiology*, 20:323-332.
- Cannell M.G.R., 1989
Physiological basis of wood production: a review, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4:459-490.
- Cannell M.G.R. & Grace J., 1993
Competition for light : detection, measurement, and quantification, *Canadian Journal of Forest Research*, 23(10):1969-1979.
- Canonier T., 2008
Etude du macroclimat lumineux d'une plantation mélange de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable (*Acer pseudoplatanus* L.) – Test d'un modèle de pénétration de lumière, *Mémoire de fin d'études*, ISARA Lyon.
- Ceulemans R., Impens I., Mau F., Van Hecke P. & Chen S.G., 1992
Dry mass production and solar radiation conversion efficiency of poplar clones, *Biomass for Energy, Industry and Environment*, Grassi G. (Editor), London, Elsevier Applied Science, 157-163.
- Damesin C., Ceshia E., Le Goff N., Ottorini J.-M. & Dufrêne E., 2002
Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level, *New Phytologist*, 153:159-172.
- Dreyfus P., 1999
Diversité des approches fonctionnelles de la dynamique et de la production des peuplements : intérêts pour la gestion sylvicole, *Revue Forestière Française*, 51(2):281-297.
- Farque L., 2001
Effet du climat lumineux sur la croissance et la morphologie de jeunes chênes sessiles. Relations entre architecture aérienne, interception lumineuse et production de biomasse, *Thèse Sciences*, Université Paris XI Orsay, 107p.
- Grant R.H., Heisler G.M. & Gao W., 1996
Photosynthetically-active radiation: sky radiance distributions under clear and overcast conditions, *Agricultural and Forest Meteorology*, 82:267-292.
- Hilker T., Coops N.C., Schwalm C.R., Jassal R.P.S., Black T.A. & Krishnan P., 2008
Effects of mutual shading of tree crowns on prediction of photosynthetic light-use efficiency in a coastal Douglas-fir forest, *Tree Physiology*, 28(6):825-834.

- Hunt E.R., 1994
Relationship between woody biomass and PAR conversion efficiency for estimating net primary production from NDVI, *International Journal of Remote Sensing*, 15(8):1725-1730.
- Kellomäki S. & Strandman H., 1995
A model for the structural growth of young Scots pine crowns based on light interception by shoots, *Ecological Modelling*, 80:237-250.
- Lagergren F., Eklundh L., Grelle A., Lundblad M., Mölder M., Lankreijer H. & Lindroth A., 2005
Net primary production and light use efficiency in a mixed coniferous forest in Sweden, *Plant, Cell and Environment*, 28(3):412-423.
- Mariscal M.J., Orgaz F. & Villalobos F.J., 2000
Radiation-use efficiency and dry matter partitioning of a young olive (*Olea europaea*) orchard, *Tree Physiology*, 20(1):65-72.
- Medlyn B.E., 1998
Physiological basis of the light use efficiency model, *Tree Physiology*, 18(3):167-176.
- Monsi M. & Saeki T., 1953
The light factor in plant communities and its significance for dry matter production, *Japanese Journal of Botany*, 14:22-52.
- Monteith J.L., 1977
Climate and efficiency of crop production in Britain, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London B, 281:277-294.
- Perttunen J., Sievänen R. & Nikinmaa E., 1998
LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees, *Ecological Modelling*, 108:189-198.
- Planchais I., 1994
Morphologie et croissance de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.) soumis à différents microclimats lumineux, *DEA Fonctionnement physique, chimique et biologique de la biosphère continentale*, Université Paris VI-ENS-INAPG, 41p.
- Planchais I. & Pontailler J.Y., 1997
Application d'un modèle de pénétration de la lumière à une jeune plantation de hêtre avec abri latéral, *Annales des Sciences Forestières*, 54:243-260.
- Planchais I., 1998
Modélisation de la croissance et de l'architecture du jeune hêtre (*Fagus sylvatica* L.) : effet de l'éclairage, *Thèse Sciences*, Université Paris XI-Orsay, 199p.
- Prevosto B., 2005
Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites, *Revue Forestière Française*, 57:413-430.
- Ross J., 1981
The radiation regime and architecture of plants stands, Dr W. Junk publishers, The Hague, The Netherlands, 391 p.
- Ruimy A., Kergoat L. & Bondeau A., 1999
Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP) : analysis of differences in light absorption and light-use efficiency, *Global Change Biology*, 5:56-64.
- Scarascia-Mugnozza G.E., Isebrands J.G., Hinckley T.M. & Stettler R.F., 1989
Dynamics of light interception, leaf area and biomass production in *Populus* clones in the establishment year, *Forest Tree Physiology*, 46:515s-518s.
- Schwalm C.R., Black T.A., Amiro B.D., Arain M.A., Barr A.G., Charles P.-A. Bourque C.P.-A., Dunn A.L., Flanagan L.B., Giasson M.-A., Lafleur P.M., Margolis H.A., McCaughey J.H., Orchansky A.L. & Wofsy S.C., 2006
Photosynthetic light use efficiency of three biomes across an east-west continental-scale transect in Canada, *Agricultural and Forest Meteorology*, 140:269-286.

- Sinoquet H., 1993
Modelling radiative transfer in heterogeneous canopies and intercropping systems, *Crop structure and light microclimate*, Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H., INRA Editions, 229-252.
- Sinoquet H., Varlet-Grancher C. & Bonhomme R., 1993
Modelling radiative transfer within homogeneous canopies: basic concepts, *Crop structure and light microclimate*, Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H., INRA Editions, 207-228.
- Sinoquet H., Le Roux X., Ameglio T. & Daudet F.A., 1998
Modélisation de la distribution spatiale du microclimat lumineux, de la transpiration et de la photosynthèse : application à un arbre isolé, *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales*, Paris (France), 20-21 janvier 1998, INRA Editions (Les Colloques n°93), 185-199.
- Spitters C.J.T., Toussaint H.A.J.M. & Goudriaan J., 1986
Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part I. Components of incoming radiation, *Agricultural and Forest Meteorology*, 38:217-229.
- Turner D.P., Urbanski S., Bremer D., Wofsy S.C., Meyers T., Gower S.T. & Gregory M., 2003
A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production, *Global Change Biology*, 9:383-395.
- Umeki K. & Kikuzawa K., 2000
Patterns in individual growth, branch population dynamics, and growth and mortality of first-order branches of *Betula platyphylla* in northern Japan, *Annals of Forest Science*, 57:587-598.
- Wang Y.P. & Jarvis P.G., 1990
Description and validation of an array model – MAESTRO, *Agricultural and Forest Meteorology*, 51:257-280.
- Wang Y.P., Jarvis P.G. & Taylor C.M.A., 1991
PAR absorption and its relation to above-ground dry matter production of Sitka spruce, *Journal of Applied Ecology*, 28:547-560.

Annexes

Annexe 1 : Analyse de covariance entre l'accroissement en matière sèche des arbres (ΔMS) et le flux qu'ils ont absorbé (FA) pour les années 2008 et 2009.	27
Annexe 2 : Analyse des effets de la taille (SF) et de l'éclairement moyen de la surface foliaire (FA/SF) sur l'accroissement en matière sèche.....	27
Annexe 3 : Masse surfacique (LMA) des feuilles en fonction de l'éclairement relatif (ER) : établissement du modèle.	28
Annexe 4 : Analyse de covariance entre la masse surfacique des feuilles et l'éclairement relatif : effet de l'année.....	28
Annexe 5 : Accroissement en diamètre de la branche en fonction de l'éclairement relatif.....	29
Annexe 6 : Accroissement en diamètre de la branche en fonction de l'éclairement relatif : effet de l'arbre.	29
Annexe 7 : Diamètre de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif.	30
Annexe 8 : Diamètre de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif : effet de l'arbre. .	30
Annexe 9 : Longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif.	31
Annexe 10 : Longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif : effet de l'arbre.	31

Annexe 1 : Analyse de covariance entre l'accroissement en matière sèche des arbres (ΔMS) et le flux qu'ils ont absorbé (FA) pour les années 2008 et 2009.

The GLM Procedure

Dependent Variable: deltaMS deltaMS

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	2	583033302.9	291516651.5	398.54	<.0001
Error	46	33646962.3	731455.7		
Uncorrected Total	48	616680265.2			

R-carré	Coeff Var	Racine MSE	deltaMS Moyenne
0.764931	27.22918	855.2518	3140.938

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
FA	1	581787628.1	581787628.1	795.38	<.0001
FA*annee	1	1245674.9	1245674.9	1.70	0.1984

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
FA	1	513280053.1	513280053.1	701.72	<.0001
FA*annee	1	1245674.9	1245674.9	1.70	0.1984

Paramètre	Estimation	Erreur standard	Valeur du test t	Pr > t
FA	0.3272001042 B	0.01390728	23.53	<.0001
FA*annee 2008	-.0307244433 B	0.02354375	-1.30	0.1984
FA*annee 2009	0.0000000000 B	.	.	.

NOTE: The X'X matrix has been found to be singular, and a generalized inverse was used to solve the normal equations. Terms whose estimates are followed by the letter 'B' are not uniquely estimable.

Annexe 2 : Analyse des effets de la taille (SF) et de l'éclaircissement moyen de la surface foliaire (FA/SF) sur l'accroissement en matière sèche.

- Saison 2008 : Paramètres du modèle.

Source	Valeur	Ecart-type	t	Pr > t	Borne inférieure (95%)	Borne supérieure (95%)
Constante	3,523	1,198	2,940	0,008	1,031	6,015
ln(SF)	1,106	0,073	15,119	< 0,0001	0,954	1,258
ln(FA/SF)	0,206	0,177	1,163	0,258	-0,162	0,574

- Saison 2009 : Paramètres du modèle.

Source	Valeur	Ecart-type	t	Pr > t	Borne inférieure (95%)	Borne supérieure (95%)
Constante	3,576	1,324	2,700	0,013	0,821	6,330
ln(SF)	0,909	0,074	12,314	< 0,0001	0,756	1,063
ln(FA/SF)	0,300	0,200	1,499	0,149	-0,116	0,715

Annexe 3 : Massue surfacique (LMA) des feuilles en fonction de l'éclairement relatif (ER) : établissement du modèle.

The GLM Procedure

Dependent Variable: LMA LMA

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	3	108630.3320	36210.1107	576.59	<.0001
Error	354	22231.4342	62.8007		
Corrected Total	357	130861.7662			

R-carré 0.830115 Coeff Var 14.08508 Racine MSE 7.924687 LMA Moyenne 56.26299

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
ER	1	106200.8274	106200.8274	1691.08	<.0001
ER2	1	1158.4653	1158.4653	18.45	<.0001
ER3	1	1271.0393	1271.0393	20.24	<.0001

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
ER	1	6067.459277	6067.459277	96.61	<.0001
ER2	1	1646.470601	1646.470601	26.22	<.0001
ER3	1	1271.039338	1271.039338	20.24	<.0001

Paramètre	Estimation	Erreur standard	Valeur du test t	Pr > t
Intercept	21.6678814	1.68162385	12.89	<.0001
ER	150.8750070	15.34956165	9.83	<.0001
ER2	-188.0007191	36.71678357	-5.12	<.0001
ER3	110.0082472	24.45275849	4.50	<.0001

Annexe 4 : Analyse de covariance entre la masse surfacique des feuilles et l'éclairement relatif : effet de l'année.

The GLM Procedure

Dependent Variable: LMA LMA

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	4	108660.6112	27165.1528	431.93	<.0001
Error	353	22201.1550	62.8928		
Corrected Total	357	130861.7662			

R-carré 0.830347 Coeff Var 14.09541 Racine MSE 7.930497 LMA Moyenne 56.26299

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
ER	1	106200.8274	106200.8274	1688.60	<.0001
ER2	1	1158.4653	1158.4653	18.42	<.0001
ER3	1	1271.0393	1271.0393	20.21	<.0001
annee	1	30.2792	30.2792	0.48	0.4882

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
ER	1	5727.194465	5727.194465	91.06	<.0001
ER2	1	1559.123318	1559.123318	24.79	<.0001
ER3	1	1209.591890	1209.591890	19.23	<.0001
annee	1	30.279151	30.279151	0.48	0.4882

Annexe 5 : Accroissement en diamètre de la branche en fonction de l'éclaircement relatif.

The REG Procedure
Model: MODEL1
Dependent Variable: AccD08_1 AccD08_1

Number of Observations Read	1087				
Number of Observations Used	475				
Number of Observations with Missing Values	612				

Analyse de variance

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	1	1246.95551	1246.95551	1048.04	<.0001
Error	473	562.77161	1.18979		
Corrected Total	474	1809.72712			

Root MSE	1.09078	R-Square	0.6890
Dependent Mean	1.39958	Adj R-Sq	0.6884
Coeff Var	77.93600		

Résultats estimés des paramètres

Variable	Libellé	DF	Résultat estimé des paramètres	Erreur std	Valeur du test t	Pr > t
Intercept	Intercept	1	-0.16247	0.06952	-2.34	0.0199
Er_E	Er_E	1	6.88709	0.21274	32.37	<.0001

Annexe 6 : Accroissement en diamètre de la branche en fonction de l'éclaircement relatif : effet de l'arbre.

The GLM Procedure

Dependent Variable: AccD08_1 AccD08_1

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	25	1360.616547	54.424662	54.41	<.0001
Error	449	449.110569	1.000246		
Corrected Total	474	1809.727116			

R-carré	0.751835	Coeff Var	71.45886	Racine MSE	1.000123	AccD08_1 Moyenne	1.399579
---------	----------	-----------	----------	------------	----------	------------------	----------

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	1246.955509	1246.955509	1246.65	<.0001
Arbre	12	53.545518	4.462126	4.46	<.0001
Er_E*Arbre	12	60.115520	5.009627	5.01	<.0001

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	596.1841530	596.1841530	596.04	<.0001
Arbre	12	19.0428991	1.5869083	1.59	0.0922
Er_E*Arbre	12	60.1155199	5.0096267	5.01	<.0001

Annexe 7 : Diamètre de la pousse terminale en fonction de l'éclairage relatif.

The REG Procedure
Model: MODEL1
Dependent Variable: dpt08 dpt08

Number of Observations Read	1087				
Number of Observations Used	1053				
Number of Observations with Missing Values	34				

Analyse de variance

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	1	2350.85142	2350.85142	1989.82	<.0001
Error	1051	1241.69140	1.18144		
Corrected Total	1052	3592.54282			

Root MSE	1.08694	R-Square	0.6544
Dependent Mean	2.72634	Adj R-Sq	0.6540
Coeff Var	39.86804		

Résultats estimés des paramètres

Variable	Libellé	DF	Résultat estimé des paramètres	Erreur std	Valeur du test t	Pr > t
Intercept	Intercept	1	0.98378	0.05146	19.12	<.0001
Er_E	Er_E	1	4.89415	0.10972	44.61	<.0001

Annexe 8 : Diamètre de la pousse terminale en fonction de l'éclairage relatif : effet de l'arbre.

The GLM Procedure

Dependent Variable: dpt08 dpt08

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	33	2694.165306	81.641373	92.60	<.0001
Error	1019	898.377518	0.881627		
Corrected Total	1052	3592.542824			

R-carré	0.749933	Coeff Var	34.43989	Racine MSE	0.938950	dpt08 Moyenne	2.726344
---------	----------	-----------	----------	------------	----------	---------------	----------

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	2350.851420	2350.851420	2666.49	<.0001
Arbre	16	248.147501	15.509219	17.59	<.0001
Er_E*Arbre	16	95.166385	5.947899	6.75	<.0001

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	1709.246416	1709.246416	1938.74	<.0001
Arbre	16	53.949085	3.371818	3.82	<.0001
Er_E*Arbre	16	95.166385	5.947899	6.75	<.0001

Annexe 9 : Longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairage relatif.

The REG Procedure
Model: MODEL1
Dependent Variable: LPT08 LPT08

Number of Observations Read	1087
Number of Observations Used	1084
Number of Observations with Missing Values	3

Analyse de variance

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	1	216651	216651	1466.51	<.0001
Error	1082	159846	147.73225		
Corrected Total	1083	376497			

Root MSE	12.15452	R-Square	0.5754
Dependent Mean	17.30534	Adj R-Sq	0.5750
Coeff Var	70.23562		

Résultats estimés des paramètres

Variable	Libellé	DF	Résultat estimé des paramètres	Erreur std	Valeur du test t	Pr > t
Intercept	Intercept	1	0.80687	0.56736	1.42	0.1553
Er_E	Er_E	1	46.31019	1.20930	38.30	<.0001

Annexe 10 : Longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairage relatif : effet de l'arbre.

The GLM Procedure

Dependent Variable: LPT08 LPT08

Source	DF	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Model	33	260431.4577	7891.8624	71.39	<.0001
Error	1050	116065.3388	110.5384		
Corrected Total	1083	376496.7964			

R-carré	0.691723	Coeff Var	60.75421	Racine MSE	10.51373	LPT08 Moyenne	17.30534
---------	----------	-----------	----------	------------	----------	---------------	----------

Source	DF	Type I SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	216650.5029	216650.5029	1959.96	<.0001
Arbre	16	26454.8613	1653.4288	14.96	<.0001
Er_E*Arbre	16	17326.0934	1082.8808	9.80	<.0001

Source	DF	Type III SS	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
Er_E	1	160350.2718	160350.2718	1450.63	<.0001
Arbre	16	13069.4976	816.8436	7.39	<.0001
Er_E*Arbre	16	17326.0934	1082.8808	9.80	<.0001

Résumé

Ce travail a pour objectif l'étude de l'impact de la ressource lumière sur la croissance individuelle à l'échelle de l'arbre et sur sa morphologie (échelle intra-arbre).

L'étude a été menée sur une jeune plantation expérimentale de hêtres et d'érables sycomores où le mélange et la densité sont connus. Elle porte sur un échantillon de 24 hêtres situés dans une fourchette de densité assez faible (de 1000 à 4000 arbres.ha⁻¹). Un modèle de pénétration de lumière (Planchais, 1998) est utilisé pour estimer le flux absorbé par le houppier et l'éclairement relatif incident au niveau des branches.

A l'échelle de l'arbre, l'accroissement annuel en matière sèche aérienne est proportionnel au flux absorbé pendant la saison (Monteith, 1977). L'efficacité d'utilisation de la lumière est de 0,59 gMS.MJ⁻¹ de PAR en 2008 et 0,65 en 2009. La taille de l'arbre (surface foliaire ou diamètre du tronc à 20 cm) est un meilleur estimateur de la croissance que l'éclairement absorbé. Cependant, une fois cet effet de la taille pris en compte, l'effet de l'environnement local n'est pas significatif.

A l'échelle intra-arbre, l'éclairement relatif simulé a un fort pouvoir explicatif sur l'architecture de l'arbre (masse surfacique des feuilles, accroissement en diamètre des branches, diamètre et longueur de la pousse terminale des branches). Cela ouvre des perspectives pour modéliser la photosynthèse de l'arbre en fonction de la masse surfacique. Un couplage entre un modèle d'architecture et un modèle d'interception de lumière peut aussi être envisagé.