Analyse du rendement des houppiers dans un essai d'éclaircie de hêtre grâce à un modèle à base écophysiologique

Stéphanie Pouderoux, Christine Deleuze, Jean-François Dhôte

▶ **To cite this version:**

Stéphanie Pouderoux, Christine Deleuze, Jean-François Dhôte. Analyse du rendement des houppiers dans un essai d'éclaircie de hêtre grâce à un modèle à base écophysiologique. Annals of Forest Science, 2001, 58 (3), pp.261-275. 10.1051/forest:2001125 . hal-00884184

HAL Id: hal-00884184
https://hal.science/hal-00884184

Submitted on 11 May 2020

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.

Ann. For. Sci. 58 (2001) 261–275
© INRA, EDP Sciences, 2001

Article original

Analyse du rendement des houppiers dans un essai d'éclaircie de hêtre grâce à un modèle à base écophysiologique

Stéphanie Pouderoux[a], Christine Deleuze[b] et Jean-François Dhôte[a,*]

[a] Laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois, UMR INRA-ENGREF 1092, 14 rue Girardet, 54042 Nancy Cedex, France
[b] A.FO.CEL. Nord-Est, Route de Bonnencontre, 21170 Charrey-sur-Saône, France

(Reçu le 9 septembre 1999 ; accepté le 19 octobre 2000)

Résumé – Afin de pallier le manque de simulateurs adaptés à la sylviculture locale et intense du hêtre (détourage d'arbres d'avenir), nous avons construit un modèle d'arbre à partir d'hypothèses écophysiologiques. Ce modèle linéaire relie la croissance de la tige à la taille du houppier. Le rapport de proportionnalité est nommé rendement du houppier. Ce paramètre macroscopique peut être obtenu comme combinaison de quelques paramètres écophysiologiques élémentaires (rendement photosynthétique, coefficient d'allocation à la tige, coefficients de respiration etc.). La simplicité du modèle permet d'analyser les variations du rendement du houppier dans un essai sylvicole. On montre à cette occasion que :
– l'éclaircie entraîne un effet direct d'augmentation du rendement du houppier ;
– la refermeture du couvert et les fluctuations climatiques entraînent d'importantes différences de rendement entre périodes successives ;
– pour montrer un effet de l'âge, la structure mathématique du modèle doit être améliorée, notamment par une description plus fidèle de la respiration d'entretien et de la géométrie des cernes annuels.

croissance / *Fagus sylvatica* L. / éclaircie / modèle à base écophysiologique / rendement du houppier

Abstract – Analysis of crown efficiency in a Common Beech thinning trial using a process-based model. In order to design a simulator of local, intensive silviculture to the benefit of future crop trees in Common Beech, an individual-tree growth model was built using ecophysiological assumptions. This linear model links stem growth and crown size. The proportionality factor is named crown efficiency. This macroscopic parameter may be obtained as a combination of several elementary ecophysiological parameters (photosynthetic efficiency, allocation coefficient to stem, respiration coefficients etc.). The simple structure of the model allows the analysis of crown efficiency variations in a thinning trial. We show that:
– thinning directly increase crown efficiency;
– canopy closure and climatic fluctuations lead to large differences of crown efficiency between successive periods;
– in order to show an effect of age, the mathematical structure of the model should be improved, e.g. by a better account of maintenance respiration and geometry of the annual ring.

growth / Common Beech / thinning / process-based model / crown efficiency

* Correspondance et tirés-à-part
Tél. (33) 03 83 39 68 56 ; Fax. (33) 03 83 30 22 54 ; e-mail : dhote@nancy-engref.inra.fr

1. INTRODUCTION

En Europe, le hêtre est une espèce importante du point de vue sylvicole. Il est très souvent cultivé en futaie régulière, la plupart des vieux peuplements en place ayant été menés très denses. Or, pour produire du bois de qualité, cette espèce doit pousser rapidement [15], et donc subir de fortes éclaircies qui dégagent les houppiers. En effet, la croissance radiale de la tige est d'autant plus favorisée que les éclaircies sont fortes, donc que l'accès des houppiers à la lumière est important, et ceci jusqu'à un âge assez avancé [5]. Les sylvicultures vers lesquelles s'orientent aujourd'hui la plupart des forestiers, du moins en France, nécessitent la création de simulateurs capables de rendre compte de la croissance rapide en futaie claire.

Les méthodes de simulation de scénarios sylvicoles dont nous disposons actuellement pour le Hêtre sont basées sur un modèle de croissance de type « modèle d'arbre indépendant des distances » [12]. Ce modèle est adapté dans le cas d'éclaircies assez homogènes dans l'espace. Mais il fournit probablement des prédictions biaisées dans le cas d'éclaircies locales très fortes, couramment appelées « détourages » par les forestiers. Lors de ces opérations, on enlève tous les arbres dont les houppiers concurrencent ceux des arbres prédésignés (arbres d'avenir) : les houppiers des arbres d'avenir sont alors brusquement mis en pleine lumière et réagissent fortement [5]. Pour simuler de telles sylvicultures, il est utile de travailler à partir de modèles spatialisés (dépendants des distances) qui nous permettent :

– de décrire explicitement les **successions d'ouverture-fermeture du couvert** en chaque point du peuplement ; pour cela, il faut savoir prédire l'expansion aérienne des arbres en fonction de la concurrence locale, ce qui est important à deux points de vue : d'une part sur un plan pratique, parce que c'est la refermeture du couvert qui commande l'action du sylviculteur ; d'autre part sur un plan théorique, parce qu'elle contrôle également la vitesse d'expansion des houppiers et leur efficacité à produire de l'accroissement radial pour la tige (en particulier par une meilleure interception du rayonnement) ;

– de prédire la croissance et l'évolution morphologique de l'arbre en fonction de la concurrence qui s'exerce ; pour cela, quatre descripteurs dendrométriques de la tige nous paraissent importants : le **diamètre**, bien sûr, qui est le critère principal permettant de décider de la maturité commerciale ; la **hauteur totale**, variable d'état importante dès que l'on s'efforce de formuler la croissance dans des termes empruntés à l'écophysiologie [27] ; l'**extension radiale du houppier**, qui est le substitut de la surface foliaire de l'arbre le plus facilement accessible en routine, pour des dendrométriciens (mesures répétées, sur de très grands échantillons, dans des essais d'éclaircie) ; la **base du houppier**, niveau vertical des premières branches qui constitueront les défauts limitant la grume commerciale.

La réalisation de ce programme de modélisation a été entreprise pour les hêtraies, dans lesquelles on disposait de plusieurs essais d'éclaircie particulièrement adaptés et suivis pendant une vingtaine d'années. Cet article relate la première étape de la construction du modèle et a pour objectif d'illustrer le dialogue entre, d'une part, une réflexion méthodologique sur les modèles à base écophysiologique et leur transposition aux échelles d'espace et de temps familières aux dendrométriciens, d'autre part une analyse statistique de données expérimentales. Nous nous intéressons ici à la relation entre taille du houppier et croissance radiale, en tirant de cette relation une quantité appelée « rendement du houppier », en analysant les variations observées du rendement du houppier selon l'âge et l'intensité des éclaircies. Nous aurons besoin d'hypothèses simples sur la réaction de la taille des houppiers consécutive aux éclaircies, mais sans chercher à modéliser ce processus de façon parfaitement robuste. De même, l'intensité des éclaircies sera analysée de manière qualitative (niveaux 0, 1, 2…), sans essayer de généraliser par des grandeurs continues (indices de compétition, indices de fermeture du couvert). Précisons que le présent travail a été prolongé par Czudek [10], qui s'est attaché à compléter la modélisation de la croissance radiale esquissée ici et à mieux quantifier la compétition dans les hêtraies.

On sait déjà que l'éclaircie favorise l'expansion des houppiers et donc, indirectement, l'accroissement radial de la tige. La question que nous nous posons ici est de savoir si, outre cet effet indirect, l'éclaircie a aussi un effet direct d'augmentation du rendement du houppier : c'est-à-dire si, à taille de houppier donnée, un arbre en couvert lâche a un accroissement radial plus fort qu'en couvert fermé. Cette question est moins triviale qu'il y paraît. En effet, les sylviculteurs sont souvent persuadés qu'il suffit « d'avoir de gros houppiers pour que les arbres aient des cernes larges ». Pourtant, on sait que des réserves de taillis-sous-futaie, longtemps menées en croissance « libre », ont acquis de gros houppiers, même lorsqu'une phase ultérieure de régularisation amène une refermeture du couvert et une baisse de la croissance radiale.

Le houppier est intégré dans de nombreux modèles de croissance à base écophysiologique. Ces modèles intègrent les différents processus biologiques qui conditionnent le stockage du carbone dans l'arbre. L'absorption du carbone lors du processus de photosynthèse, et son

stockage dans l'arbre, résultant du processus d'allocation, sont explicités dans les modèles mécanistes à bilan de carbone [11, 24, 25, 27, 41, 47]. Par comparaison, les modèles dendrométriques considèrent en général uniquement des relations entre accroissement de l'arbre et taille du houppier : les processus biologiques restent alors le plus souvent implicites [9, 31, 33, 35, 38, 44].

Dans cet article, nous avons cherché à expliciter des hypothèses physiologiques dans un modèle dendrométrique afin de (i) mieux comprendre celui-ci d'un point de vue fonctionnel et le rendre plus robuste, (ii) permettre ultérieurement une généralisation à diverses situations (milieu, âge, éclaircies, climat…) non couvertes par la base de données de calibration. Nous avons considéré pour cela un modèle simple de croissance à base écophysiologique, formulé en des termes et à des échelles compatibles avec les données dendrométriques issues de nos expériences, et donc facile à ajuster sur de telles données. À cette occasion, nous avons cherché à quantifier l'effet des éclaircies sur les houppiers et les tiges.

2. MATÉRIEL, MESURES ET MODÈLE

2.1. Un dispositif d'éclaircie locale au profit d'arbres d'avenir

L'objectif du dispositif de la « Route de Frouard » était d'analyser l'influence de l'intensité locale et de la précocité des éclaircies sur la croissance en hauteur et diamètre de la tige et du houppier et sur la qualité du bois de Hêtre (« nervosité »). Son installation a été effectuée en 1976 en forêt de Haye, près de Nancy (Meurthe et Moselle, France).

Le massif de Haye appartient à la région des plateaux calcaires du nord-est de la France. L'altitude est comprise entre 300 et 420 m, le climat est semi-continental (températures moyennes de 0,9 °C en janvier et de 18,2 °C en juillet ; précipitations annuelles totales de 750 mm). Le substrat est en majorité d'origine calcaire du Jurassique moyen ; il est recouvert de formations superficielles (argiles de décarbonatation et limons), de façon plus ou moins systématique et importante suivant les peuplements. Une partie de notre travail a consisté à vérifier d'abord l'homogénéité écologique interne du dispositif.

Le dispositif est un essai randomisé de type monoarbre, à deux facteurs : l'âge lors de la première éclaircie et l'intensité d'éclaircie. Cinq traitements d'intensité nulle à extrême (traitement 0 à traitement 4) ont été appliqués dans 6 parcelles d'âges variés, sur 8 ou 16 arbres d'avenir dominants ou codominants par parcelle.

Les 6 parcelles ont été choisies à partir de documents d'aménagement. Elles sont situées dans une même zone de la forêt de Haye, mais toutefois réparties dans trois blocs séparés de quelques centaines de mètres. Leurs âges exacts, déterminés après la première éclaircie, étaient de 35, 38, 48, 58, 59 et 69 ans. Pour simplifier la lecture, nous désignerons ces parcelles non pas par leur numéro, mais par leur âge en 1976.

Les intensités d'éclaircie sont définies par le prélèvement d'un nombre variable de compétiteurs, en partant du plus gênant, autour de chacun des 320 arbres (les effectifs prélevés à chaque opération sont renseignés dans le *tableau I)*. Les éclaircies ont été effectuées en 1976, 1981, 1985 et 1993. L'éclaircie de 1985 n'est passée que dans les 2 parcelles les plus jeunes (un quart du dispositif) et n'a enlevé qu'un arbre concurrent par arbre d'avenir. Le protocole de mesure, très lourd, n'a été appliqué en 1985 que sur les 80 arbres concernés. Afin

Tableau I. Nombre d'arbres de l'étage principal par placeau de 1 are : Effectif enlevé aux éclaircies successives et solde en 1993. Les nombres d'arbres coupés étaient fixés en 1976, 1981 et 1985. En 1993, ils ont été adaptés à la densité réelle de la placette. Les valeurs indiquées par * sont des moyennes.

Traitement	Éclaircies de l'année				Reste en moyenne
	1976	1981	1985	1993	
Parcelles 67 et 68 (35 et 38 ans fin 1976)					
0	0	0	0	0	18,1
1	2	2	1	3,9*	10,1
2	4	3	1	3,3*	7,3
3	6	4	1	8*	4,3
4	21*	0	0	0	4,6
Parcelle 36 (48 ans fin 1976)					
0	0	0	0	0	13,3
1	1	1	0	3,4*	7,6
2	2	2	0	3*	6,4
3	3	2	0	4,3*	3,3
4	14,9*	0	0	0	5
Parcelle 110 (58 ans fin 1976)					
0	0	0	0	0	10,4
1	1	1	0	2,3*	5,7
2	2	2	0	2,3*	4,3
3	3	2	0	2,8*	3,4
4	12,6*	0	0	0	1,9
Parcelle 113 (69 ans fin 1976)					
0	0	0	0	0	7,9
1	1	1	0	1,1*	4,7
2	2	1	0	2,5*	3,7
3	3	1	0	3,4*	1,4
4	7,7*	0	0	0	1,8

de travailler sur des périodes d'accroissement similaires pour tous les arbres du dispositif, nous n'avons pas considéré cette éclaircie de 1985 dans les analyses. Cette omission ne nous semble pas trop gênante, dans la mesure où l'éclaircie a été légère.

2.2. Différences de fertilité et simplification du dispositif

Un placeau circulaire de 1 are a été cartographié et inventorié autour de chaque arbre d'avenir, nous permettant de suivre dans chaque parcelle l'évolution de la hauteur dominante en fonction de l'âge : 50 % des arbres de deux classes d'âge sont situés dans des parcelles nettement moins fertiles (à savoir une demi-parcelle de 69 ans et la parcelle de 59 ans). Ceux du dispositif font partie des classes de fertilité 7 à 9, par référence à la table de production du hêtre du Nord de l'Allemagne, bien adaptée au Nord-Est de la France [23]. La hauteur dominante estimée à 100 ans se situe entre 28 m (parcelle de 59 ans), 30 m (parcelles de 35, 38 et 69 ans) et 34 m (parcelles de 48 et 58 ans). Elle a été calculée à partir de l'ajustement des données de hauteur sur un faisceau de courbes de référence pour la région Lorraine. Enfin, une analyse complémentaire de la croissance en hauteur menée par Czudek a conduit à différencier seulement la parcelle de 59 ans de toutes les autres [10].

Ce diagnostic dendrométrique est cohérent avec les études de sol réalisées par Slak [43] dans notre dispositif : les sols à argile de décarbonatation (20 à 30 cm de profondeur) sont moins fertiles que ceux à placage de limons sur argile (de 80 cm à 1 m de profondeur). La croissance du hêtre sur substrat calcaire est très dépendante de la disponibilité en eau et ainsi de l'épaisseur des formations superficielles [4]. Celle-ci est mesurée par la profondeur d'apparition de la dalle calcaire pour chaque placeau et caractérise la fertilité des placeaux. Une fertilité défavorable à la croissance est confirmée par ces mesures de sol, pour la parcelle de 59 ans et une partie de celle de 69 ans, citées ci-dessus.

Afin de simplifier l'étude, les arbres situés sur sol superficiel ont été écartés de l'analyse. Le nombre d'arbres restant dans chaque classe d'âge est suffisant, et le léger déséquilibrage de l'échantillon ne diminuera pas la robustesse des résultats (*tableau II*).

2.3. Mesures et notations (*tableau III*)

En omettant la mesure partielle de 1985, on a effectué les mesures en 1976, 1981, 1987 et 1992. Ces dates de mesure ont déterminé 3 périodes successives de durées presque égales (5, 6 puis 5 ans) ; les deux premières périodes faisaient suite à des éclaircies, tandis que la troisième correspondait à une refermeture générale du couvert (*tableau I*).

Tableau II. Matériel expérimental retenu pour l'étude, après élimination des zones peu fertiles sur sol superficiel.

Nombre total d'arbres par parcelle	Nombre d'arbres par traitement 0	1	2	3	4	Age de la parcelle en 1976
40	8	8	8	8	8	35
40	8	8	8	8	8	38
40	8	8	8	8	8	48
80	16	16	16	16	16	58
39	8	8	8	8	7	69

Sur chaque arbre d'avenir, on a mesuré à chacune de ces dates la circonférence à 1,30 m, la hauteur totale et la projection horizontale du houppier. Pour cette dernière quantité, la méthode est la suivante : on repère, à partir d'un point fixe permanent (piquet), 8 directions d'azimuts fixés (N, NE, E, etc.), puis on mesure les 8 rayons correspondants à l'extension maximale du houppier selon chaque direction. On peut ensuite calculer le rayon moyen de projection horizontale en formant la moyenne quadratique des 8 rayons mesurés.

Ces mesures étaient complétées par l'inventaire complet des placettes de 1 are, en 1976, 1981, 1987 et 1992, et par des mesures annuelles de la circonférence à 1,30 m des arbres d'avenir, en mm. Les variables de cet article sont notées suivant les conventions du *tableau III* et de la *figure 1*.

2.4. Modèle

2.4.1. Géométrie du houppier

La forme du houppier est assimilée à la superposition d'un cône renversé et d'une demi-sphère (*figure 1*). Elle est cohérente avec le port décurrent des feuillus à faible contrôle apical, comme le hêtre. Elle se rapproche de la forme proposée par Badoux [3] (un cône renversé superposé à un paraboloïde), et aussi des formes en ellipsoïde proposées par Assmann, Cole et Lorimer et Badeau [1, 2, 9]. Elle permet de s'affranchir des difficultés techniques liées à la mesure de base de houppier [36].

Nous supposons que le feuillage est réparti à la périphérie du solide-houppier, sur une faible profondeur, de telle sorte que l'on peut utiliser la surface enveloppe de ce solide comme un substitut de la surface foliaire de

Tableau III. Variables d'état et paramètres utilisés dans le modèle.

Variables du modèle	Abréviations	Unités
Accroissement annuel de la biomasse aérienne ligneuse de l'arbre	Δw_a	kgMS an^{-1}
Quantité de carbone assimilée par la photosynthèse, nette de photorespiration et de respiration de croissance	P	kgC
Quantité de carbone perdue par la respiration d'entretien de la biomasse vivante	R	kgC
Respiration d'entretien de la tige	R_a	kgC
Respiration d'entretien des feuilles	R_f	kgC
Respiration d'entretien des racines	R_r	kgC
Accroissement annuel en surface terrière	Δg	dm^2 an^{-1}
Hauteur totale de l'arbre	h	dm
Volume du cerne de l'année	$\Delta g\, h$	dm^3 an^{-1}
Surface de projection du houppier	S_h	dm^2
Coefficient d'allocation du carbone à la partie aérienne ligneuse	λ_a	kgMS
Masse volumique du bois	ρ	kgMS dm^{-3}
Efficacité d'assimilation photosynthétique par unité de surface du houppier	σ	kgC dm^{-2}
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien de la tige	r_a	kgC dm^{-3}
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien des feuilles	r_f	kgC dm^{-2}
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien des racines	r_r	kgC dm^{-2}
Coefficient de proportionnalité relatif à l'équilibre fonctionnel entre les feuilles et les racines	η	Sans unité

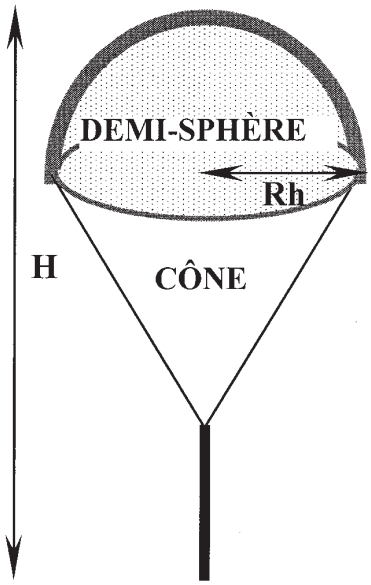

Figure 1. Hypothèse de forme de houppier. La surface de la demi-sphère supérieure est $2\pi R_h^2.h$ est la hauteur totale de l'arbre.

l'arbre. Considérons d'abord la demi-sphère supérieure. Si r_h est le rayon de la projection horizontale du houppier, la surface-enveloppe $2\pi r_h^2$ est identique à la surface de projection au sol πr_h^2 au facteur 2 près. S'agissant du tronc de cône inférieur, on peut supposer que sa surface externe est également reliée allométriquement à πr_h^2, avec un exposant 1 (il s'agit donc d'une isométrie). Sous ces hypothèses de représentation, on peut donc considérer la surface de projection horizontale $s_h = \pi r_h^2$ comme la variable décrivant la taille du houppier.

Cette variable est choisie par de nombreux auteurs [9, 18, 21, 41]. Elle intègre bien la compétition, plutôt latérale pour des arbres dominants et codominants. Elle est aussi relativement objective et simple à mesurer en routine (mais ces avantages sont relatifs, car la mesure d'un grand nombre de projections de houppier reste un exercice coûteux et pénible, si l'on veut s'astreindre à une certaine précision).

L'usage de la projection horizontale, comme substitut des attributs foliaires (masse ou surface) revient à négliger les variations interannuelles de l'indice foliaire, dont certains travaux ont montré l'importance [6]. Cela peut être admis, en première approximation, si l'on n'a pas pour objectif d'explorer finement la variabilité interannuelle (dans notre cas, le pas de temps entre mesures est de 5–6 ans, et c'est à cette échelle que nous souhaitons juger de la qualité du modèle, même si celui-ci est formulé au pas de temps annuel, voir *infra*).

2.4.2. Modèle de bilan de carbone (tableau III)

Nous proposons un modèle de bilan de carbone pour formaliser la relation entre taille du houppier et accroissement radial de la tige. La démarche suivie est classique et rejoint celle de plusieurs auteurs [25, 27, 40]. Rappelons que notre but est de produire, à partir d'un

schéma conceptuel emprunté à l'écophysiologie, une structure de modèle formulée en des termes que nous puissions tester aux échelles spatiales et temporelles correspondant à nos données expérimentales. Les variables que nous manipulons (hauteurs, diamètres, surfaces de houppier) et nos pas de temps sont relativement agrégés par rapport aux échelles auxquelles les écophysiologistes formulent eux-mêmes les processus et acquièrent des résultats expérimentaux. Quant aux paramètres des processus élémentaires, nous n'en utiliserons pas les valeurs numériques, mais nous nous contenterons de les manipuler symboliquement, en insistant sur leur sens de variation selon l'âge, le climat et la sylviculture. Pour toutes ces raisons, nous n'avons pas précisé dans le texte les unités dans lesquelles s'expriment ces paramètres (on pourra les retrouver dans le *tableau III*).

• La **croissance annuelle en biomasse ligneuse aérienne** de l'arbre (tige et branches), Δw_a peut être déduite du bilan de carbone par :

$$\Delta w_a = \lambda_a (P - R) \quad (1)$$

avec P la quantité de carbone assimilée par la photosynthèse, intégrée sur toute l'année et nette de photorespiration et de respiration de croissance, R la quantité de carbone perdue par la respiration d'entretien de la biomasse vivante, le coefficient d'allocation du carbone à la partie aérienne ligneuse (λ_a incorpore aussi le facteur de conversion carbone-biomasse). La respiration d'entretien R est ici soustraite de l'assimilation nette de carbone, avant son allocation [26, 29].

La croissance annuelle en biomasse des parties ligneuses aérienne (Δw_a) est égale au produit de la croissance annuelle en volume et de la densité du bois, ρ. La croissance annuelle en volume concerne l'ensemble de la hauteur de l'arbre : elle est supposée égale au produit de l'accroissement en surface terrière (Δg) et de la hauteur de l'arbre (h). Ainsi, on suppose vérifiée la loi de Pressler [37], dans un sens élargi. Sensu stricto, cette loi postule que la surface d'un cerne annuel, à un niveau vertical z quelconque de la tige, est proportionnelle à la biomasse foliaire supportée au-dessus de z. Cette propriété n'a pas été testée ici. Si elle est valide, elle doit entraîner une diminution de la surface des cernes entre le bas et le haut du houppier. Dans l'esprit de la loi de Pressler, cette diminution serait liée à la perte successive des contributions des branches à l'accroissement de la tige. Nous supposons donc que, si l'on sommait à tout niveau vertical les surfaces des cernes de la tige et des branches, on obtiendrait une parfaite conservation du bas en haut de l'arbre et donc sur l'ensemble de sa hauteur. On obtient ainsi :

$$\Delta w_a = \rho \Delta g h \quad (2)$$

avec h la hauteur totale de l'arbre, Δg l'accroissement annuel en surface terrière et ρ la masse volumique du bois. À noter que nous omettons ainsi la contribution de l'accroissement en hauteur à l'accroissement volumique. Cette contribution n'est sans doute pas minime, surtout pour de jeunes arbres de perchis qui poussent de 30 cm par an. Toutefois, l'inclure compliquerait inutilement la forme mathématique du modèle.

• On suppose que la photosynthèse est proportionnelle à la surface de projection horizontale du houppier :

$$P = \sigma s_h \quad (3)$$

où σ est un coefficient qui rend compte de l'efficacité de l'assimilation photosynthétique par unité de surface de houppier, nette de photorespiration et de respiration de croissance.

• La respiration d'entretien se décompose en 3 termes : R_a pour la tige, R_f pour les feuilles et R_r pour les racines fines. R_f est proportionnelle à s_h [42]. R_r est proportionnelle à la biomasse des racines fines, et donc à s_h si l'on applique le principe de l'équilibre fonctionnel feuilles-racines de Reynolds et Thornley [39]. R_a est proportionnelle à la masse respirante active de la tige [7], que nous supposons par simplification égale au cerne courant formé l'année même, c'est-à-dire proportionnelle à $\Delta g h$:

$$R_f = r_f s_h \quad (4)$$

$$R_r = \eta r_r s_h \quad (5)$$

$$R_a = r_a \Delta g h \quad (6)$$

avec r_f, r_r, r_a, les coefficients de proportionnalité relatifs à la respiration de chaque compartiment et η le rapport traduisant l'équilibre fonctionnel entre les entrées conjointes de carbone et d'azote.

A priori, on peut relever deux faiblesses pour ce modèle de respiration d'entretien : d'une part, il ne tient pas compte de la contribution des racines de transport aux pertes globales de l'arbre ; d'autre part, la géométrie retenue pour la contribution de la partie aérienne ligneuse (i.e. le dernier cerne) est sans doute une simplification abusive eu égard à la duraminisation tardive chez le Hêtre. Pour cette essence, il semblerait plus pertinent de baser le calcul sur l'ensemble des cellules physiologiquement actives dans les processus de stockage et de transfert, c'est-à-dire l'aubier, voire tout le volume de la tige.

• On en déduit les relations suivantes :

$$(4) + (5) + (6) \Rightarrow R = (r_f + \eta r_r)\, s_h + r_a \Delta gh \quad (7)$$

$$(1) + (2) + (7) \Rightarrow \rho \Delta gh = \Delta w_a = \lambda_a ((\sigma - r_f - \eta r_r) s_h - r_a \Delta gh) \quad (8)$$

$$\text{d'où } \Delta gh = \frac{\lambda_a \left(\sigma - r_f - \eta r_r\right)}{\rho + \lambda_a r_a} s_h = \alpha s_h. \quad (9)$$

On obtient un modèle linéaire. L'accroissement du tronc est en outre strictement proportionnel à la surface du houppier. Le rapport de proportionnalité, nommé α, est appelé rendement du houppier. Ce paramètre macroscopique résulte d'une composition complexe, à partir des paramètres élémentaires.

Le raisonnement à base écophysiologique nous conduit donc à un modèle « macroscopique », formulé de telle sorte que nous pouvons le tester sur nos données. Nous examinerons donc si notre substitut de l'accroissement en volume, Δgh, est bien lié proportionnellement à la surface de projection horizontale du houppier. Précisons toutefois que, même si nous vérifions le résultat global, nous ne pourrons pas vérifier chacune des hypothèses sous-jacentes (nous ne pourrions le faire rigoureusement qu'en faisant autant d'expériences individuelles qu'il y a de processus ou d'hypothèses de représentation).

Les paramètres élémentaires du modèle (λ_a, σ, ρ, η, r_f, r_r, r_a) sont susceptibles de varier avec le milieu, l'âge et les conditions climatiques de la période considérée ; de plus, les fortes éclaircies perturbent fortement le fonctionnement des arbres.

3. RÉSULTATS

3.1. Ajustement

Nous avons ajusté la relation (9) entre l'accroissement annuel en volume, pour chaque période observée, et la surface de projection horizontale du houppier. Pour cela, nous avons dû régler le problème de la longueur des périodes d'observation. En effet, notre modèle est formulé au pas de temps annuel, alors que nos mesures sont faites tous les 5 ou 6 ans. Or la surface de projection du houppier a varié au cours de ces périodes, dans certains cas très fortement (éclaircies d'intensité 4, où s_h a parfois doublé en 5 ans). Pour contourner cette difficulté, nous avons supposé que s_h variait linéairement à l'échelle de 5 ans et nous avons donc calculé des régressions entre d'une part l'accroissement annuel moyen en volume, d'autre part la surface de projection moyenne entre le début et la fin de la période considérée. Cette moyenne est notée s_{hmoy}.

Le premier modèle statistique étudié est $\Delta gh = \theta_0 + \theta_1 s_{hmoy} + \varepsilon$, illustré à la *figure 2-haut*. La relation est linéaire, le coefficient de détermination proche de 0,8, mais le nuage de points présente une très nette hétéroscédasticité (la variance résiduelle augmente avec s_{hmoy}). Pour rendre la variance résiduelle homogène, nous avons ensuite analysé les données dans le plan log-log. Cette transformation permet en outre une première appréciation sur la validité de l'hypothèse de proportionnalité (9).

Le second modèle considéré est donc $\text{Ln}(\Delta gh) = \theta'_0 + \theta'_1 \text{Ln}(s_{hmoy}) + \varepsilon$, présenté à la *figure 2-bas*. On constate que la transformation a bien eu l'effet escompté (homogénéiser la variance), ce qui nous place dans des conditions plus conformes pour faire de la régression. Le nuage présente une plus faible variabilité, les régressions ont de bons coefficients de détermination (de 0,76 à 0,86 selon les périodes) (*tableau IV*).

Pour chaque période, nous avons estimé les coefficients θ'_0 et θ'_1 de la droite de régression commune à toutes les parcelles et à tous les traitements. θ'_1 est légèrement supérieur à 1 pour les trois périodes (*tableau V*) : il est voisin de 1,1 dans les 3 cas, et la valeur 1 n'est pas dans l'intervalle de confiance à 99 %. Ce résultat infirme soit la relation de proportionnalité stricte contenue dans le modèle (9), soit l'hypothèse simpliste faite sur la dynamique du houppier au cours des périodes de 5 ans.

Bien que ce premier test statistique semble, à première vue, infirmer notre modèle théorique, nous avons choisi de ne pas faire immédiatement la correction qui semblerait naturelle (modifier légèrement les hypothèses en introduisant un exposant voisin de 1,1). En effet, nous allons voir que les facteurs du dispositif (âge, sylviculture) ont une forte influence sur la relation taille du houppier-accroissement. Or les fortes surfaces de houppier, qui pèsent le plus pour fixer la pente de la droite de régression, sont plus fréquentes pour les sylvicultures les plus intenses. Il nous a paru plus sage de séparer progressivement, même de façon approximative, les

Tableau IV. Paramètres de la relation, exprimée en log-log, entre la surface de projection moyenne du houppier et l'accroissement annuel en volume de l'arbre, ajustée période par période.

Période	Droite de régression	Coefficient de détermination
1976–1981	$\text{Ln}(\Delta gh) = -4{,}393 + 1{,}122\ \text{Ln}(s_{hmoy})$	0,759
1981–1987	$\text{Ln}(\Delta gh) = -4{,}473 + 1{,}103\ \text{Ln}(s_{hmoy})$	0,831
1987–1992	$\text{Ln}(\Delta gh) = -4{,}553 + 1{,}092\ \text{Ln}(s_{hmoy})$	0,855

Tableau V. Intervalles de confiance sur les paramètres de la relation, exprimée en log-log, entre la surface de projection moyenne du houppier et l'accroissement annuel en volume de l'arbre, ajustée période par période.

Période	Terme constant	Intervalle de confiance à 99 % Pour le terme constant		Pente	Intervalle de confiance à 99 % Pour la pente	
1976–1981	–4,393	–3,610	–5,177	1,122	1,015	1,229
1981–1987	–4,473	–3,809	–5,136	1,103	1,018	1,188
1987–1992	–4,553	–3,935	–5,170	1,092	1,015	1,169

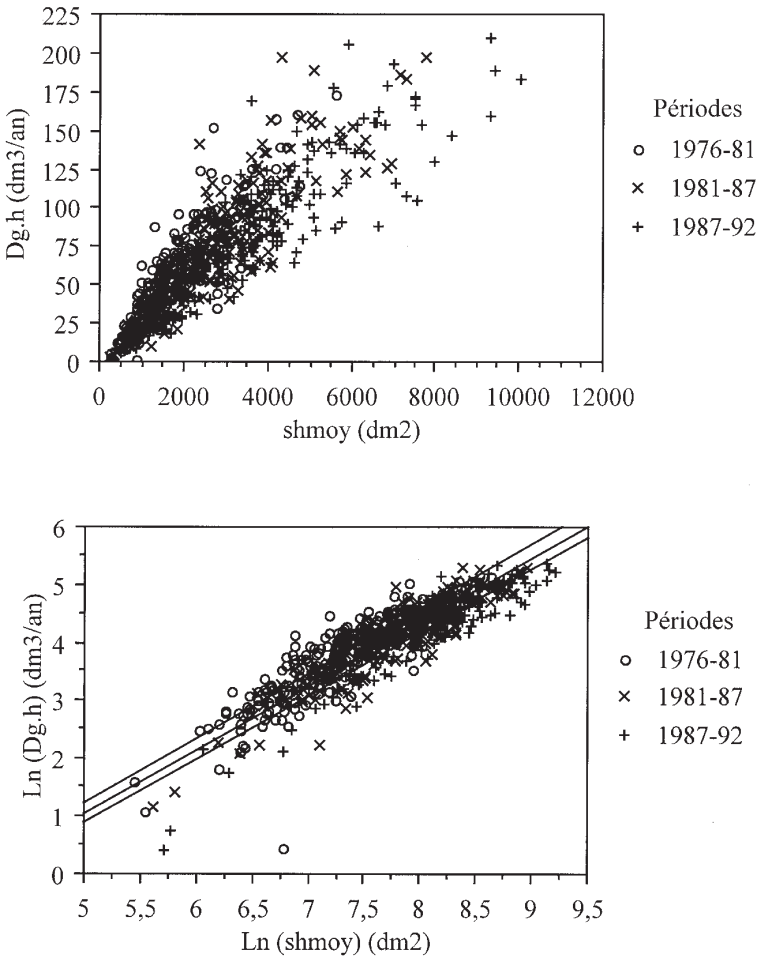

Figure 2. Haut : Relation entre la surface de projection moyenne du houppier et l'accroissement annuel en volume de l'arbre. Séparation des données par période. Bas : Relation entre la surface de projection moyenne du houppier et l'accroissement annuel en volume de l'arbre. Séparation des données par période. Expression des données en log-log.

différentes sources de variabilité. Dans les travaux menés ultérieurement par Czudek [10], un traitement complet du problème a pu être réalisé, en ajustant simultanément des effets de l'âge, de la sylviculture, de la période et un exposant variable appliqué à la surface du houppier. Ces résultats ne remettent pas en cause les conclusions que nous allons tirer ici.

On s'intéresse désormais aux effets des facteurs contrôlés (éclaircies, parcelles) ou non-contrôlés (fluctuations entre périodes) en considérant la quantité $\alpha = \frac{\Delta gh}{s_{hmoy}}$. Cette quantité est appelée rendement du houppier : c'est la quantité d'accroissement volumique fabriquée par unité de surface horizontale du houppier.

Alors que nous avions raisonné jusqu'ici en moyenne (ajustement d'une régression pour tous les arbres, sur une période donnée), nous pouvons revenir à des valeurs du rendement calculées pour chaque arbre. Statistiquement, le rendement du houppier doit présenter une variance sensiblement indépendante de la taille, et par conséquent se prête bien à l'analyse de la variance : en effet, la taille des arbres varie fortement entre parcelles (gradient d'âge) et elle se différencie aussi très rapidement entre traitements. Pour les objectifs poursuivis ici, il est très important de filtrer d'emblée cet effet de taille, qui est trivial, pour se concentrer sur les effets de second ordre.

3.2. Effet des facteurs expérimentaux sur le rendement du houppier

On analyse le dispositif à partir des facteurs contrôlés, en subdivisant selon les périodes de mesure (ce facteur n'est pas contrôlé mais contribue fortement à la variabilité). Les analyses se font par ANOVA à 1 facteur, stratifié selon les périodes.

Le rendement du houppier augmente avec l'intensité de l'éclaircie (*figure 3*) (de même que chez Bréda [6] et Larocque et Marshall [22]). Cette augmentation est moins importante dans la période 1981–1987 pour les éclaircies d'intensité 3 et 4, et dans la période 1987–1992 quelle que soit l'intensité des éclaircies.

Le rendement du houppier varie selon la parcelle considérée (*figure 4*), mais la variation n'est pas ordonnée régulièrement selon l'âge : seule la première période montre des rendements de parcelles jeunes légèrement plus faibles ; les deux parcelles d'âges intermédiaires (48 et 58 ans) montrent des rendements supérieurs.

4. DISCUSSION

4.1. Le rendement du houppier : un paramètre intégrateur des processus biologiques dans le modèle dendrométrique

4.1.1. Le rendement du houppier fluctue entre périodes

Le rendement du houppier diminue entre les trois périodes successives, quelles que soient l'intensité d'éclaircie ou la parcelle considérées (*figures 3 et 4*). On pourra trouver une contradiction apparente dans le fait que α diminue de la première à la troisième période d'observation, tandis qu'il augmente entre les parcelles les plus jeunes et les plus âgées (à l'exception de la plus vieille). En fait, ce constat repose sans doute sur le croisement de deux sources de variabilité temporelle : d'une part une tendance longue, liée au vieillissement, d'autre part des fluctuations de période à période.

Un effet du climat peut sans doute être incriminé. En effet, dans la deuxième période (1981–1987), les largeurs de cerne des arbres d'avenir du dispositif ont fortement diminué (notamment en 1983, 1984, 1986 : voir *figure 5*). Dans son analyse dendrochronologique du Hêtre menée sur la même petite région [2], Badeau met aussi en évidence dans cette période un effet climatique sur la croissance. Les indices de déficit hydrique moyen des hêtraies du Nord-Est de la France, calculés à partir d'un modèle de bilan hydrique journalier [16], vont en augmentant de la première à la troisième période (en moyenne 17,4 % pour 1977–1981 ; 35,2 % pour 1982–1987 ; 46,8 % pour 1988–1992 ; valeurs calculées à partir des chiffres de Duquesnay [13]). Ajoutons enfin que les tempêtes de l'hiver 1989–1990, même si elles ont

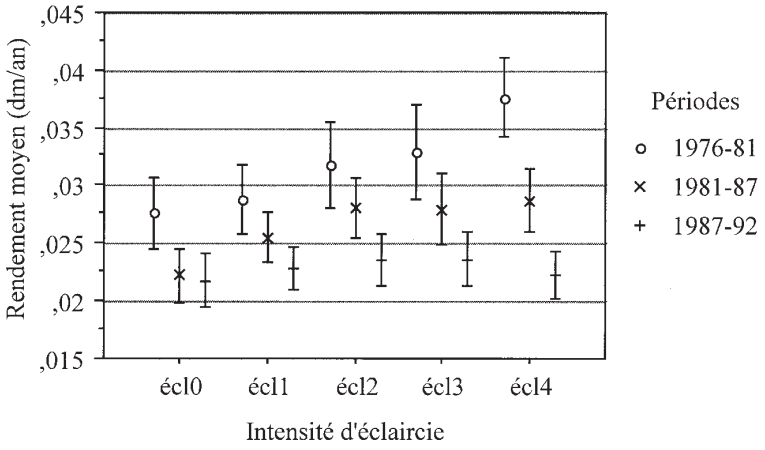

Figure 3. Variation moyenne du rendement de production en fonction de l'intensité d'éclaircie. Séparation des données par période. Représentation des intervalles de confiance à 99 %.

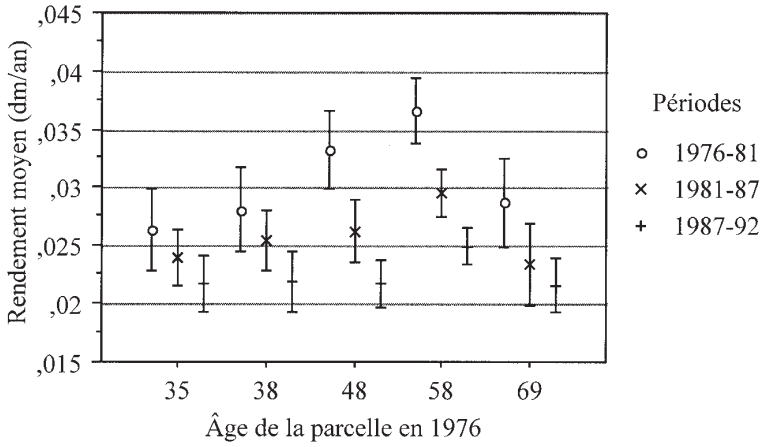

Figure 4. Variation moyenne du rendement de production en fonction de l'âge. Séparation des données par période. Représentation des intervalles de confiance à 99 %.

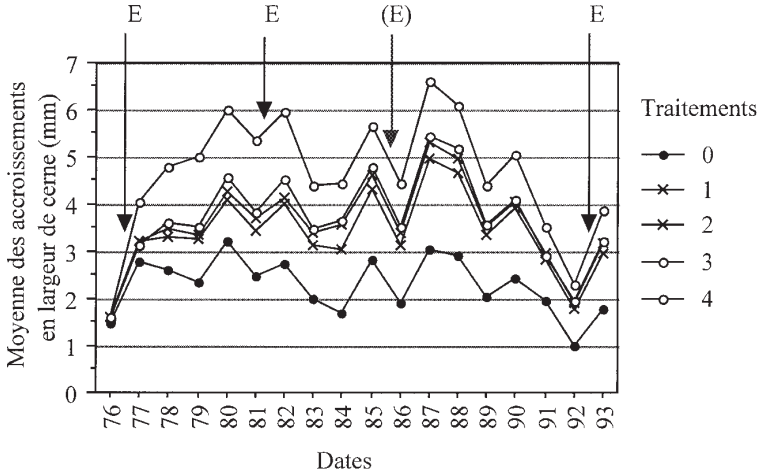

Figure 5. Moyenne des largeurs de cerne annuelles des arbres d'avenir. Séparation des données par traitement. Les flèches indiquent les années d'éclaircie (la flèche en pointillés indique l'éclaircie partielle de 1985).

provoqué peu de dégâts massifs, ont probablement perturbé les houppiers et les systèmes racinaires.

La fermeture progressive du couvert a également défavorisé le rendement du houppier. L'effet des fortes éclaircies initiales de 1976 s'est atténué progressivement. La fermeture du couvert est nette dans la période 1981–1987 pour les arbres fortement éclaircis en 1976 seulement (traitement 4), et dans la période 1987–1992 pour les autres.

Le suivi du dispositif depuis 1992 confirme l'importance des ouvertures-fermetures du couvert (ces données ne sont pas présentées ici, mais elles ont été analysées par Czudek [10]). Les arbres sous traitement d'intensité d'éclaircie maximale (traitement 4) présentent aujourd'hui, malgré leurs très gros houppiers, un rendement moindre que ceux du traitement d'intensité inférieure (3). En effet, dans les placeaux (4), aucune éclaircie n'a été faite depuis 1976 et le couvert est actuellement totalement refermé. Au contraire, dans les placeaux (3), le couvert a été brutalement ouvert, de nouveau, en 1992 et le rendement du houppier est maintenant très élevé (c'est dans ce traitement que les cernes récents sont les plus larges).

L'effet période peut donc être attribué, sans qu'on puisse les distinguer, à deux facteurs : un effet négatif du climat et la fermeture progressive du couvert.

4.1.2. Le rendement du houppier augmente avec l'intensité des éclaircies

Avec l'intensité des éclaircies, le rendement du houppier augmente. D'un point de vue strictement forestier,

ceci constitue déjà un résultat très important : au niveau de l'arbre, l'effet bénéfique des éclaircies ne passe pas uniquement par l'expansion des houppiers, mais il repose aussi sur une meilleure croissance de l'arbre pour une taille de houppier donnée. Autrement dit, lorsque l'on effectue une éclaircie, non seulement le houppier grandit, mais il présente aussi un meilleur rendement.

Nous allons tenter maintenant, en nous appuyant sur notre modèle à base écophysiologique et sur des résultats tirés de la littérature, d'imaginer dans quelle mesure les principaux processus sont perturbés par l'éclaircie et concourent à un meilleur rendement macroscopique des houppiers. Les réflexions qui suivent sont donc forcément, en partie, spéculatives. Le *tableau VI* résume les modes de variation de ces paramètres écophysiologiques élémentaires vis-à-vis de l'éclaircie, avec des points d'interrogation pour les aspects controversés.

Au niveau de l'arbre, on peut raisonnablement penser que l'efficacité de l'assimilation photosynthétique σ augmente lorsque la pression de compétition se relâche. D'une part la lumière pénètre plus profondément à l'intérieur du couvert, augmentant l'énergie interceptée par les parties basses du houppier. D'autre part, la réduction de la surface foliaire du peuplement améliore le bilan hydrique global, ce qui diffère les processus induits par le stress estival (fermeture stomatique ; [6] pour le chêne sessile). Un suivi de croissance par rubans microdendrométriques, mené au cours des premières années de notre expérience, a ainsi montré que la croissance plafonnait plus vite en cours de saison dans les niveaux d'éclaircie 0 que dans les niveaux 4 [5].

Sous l'effet des éclaircies, les cernes sont plus larges et la masse volumique du bois ρ augmente chez le hêtre, par diminution de la proportion de vaisseaux et augmentation de celle des fibres (synthèse de Nepveu [32], pp. 402–405).

Concernant le coefficient d'allocation aux parties ligneuses aériennes λ_a, ainsi que le paramètre de l'équilibre fonctionnel η, les effets sylvicoles sont moins bien décrits : même si la quantité totale de carbone allouée à la tige augmente après éclaircie, plusieurs auteurs estiment que les coefficients d'allocation aux feuilles et aux branches seraient favorisés, au détriment de la tige et des racines [7, 19, 25, 27].

Le *tableau VI* montre les variations qualitatives attendues des deux termes (numérateur et dénominateur) du rendement du houppier. Nos résultats suggèrent, si le modèle est correct, que l'effet très positif sur σ compense l'effet négatif lié à ρ et λ_a. Cette conclusion est cependant à prendre comme une suggestion théorique (« tout se passe comme si… ») : nous ne pouvons pas tirer de conclusions formelles sur les mécanismes élémentaires à partir du seul résultat macroscopique.

4.1.3. Le rendement du houppier varie entre parcelles mais de façon non ordonnée selon l'âge

Ce résultat nous apparaît comme l'aspect le plus contestable du modèle. S'il doit y avoir un effet de l'âge,

Tableau VI. Variations qualitatives des paramètres élémentaires lorsque l'intensité d'éclaircie augmente. La conclusion sur les variations du paramètre macroscopique est à prendre avec prudence.

Paramètres du modèle	Abréviations	Effet des éclaircies
Paramètres élémentaires :		
Coefficient d'allocation du carbone à la partie aérienne ligneuse	λ_a	?
Masse volumique du bois	ρ	+
Efficacité d'assimilation photosynthétique par unité de surface du houppier	σ	++
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien de la tige	r_a	Stable ou très faible
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien des feuilles	r_f	Stable ou très faible
Coefficient de proportionnalité relatif à la respiration d'entretien des racines	r_r	Stable ou très faible
Coefficient de proportionnalité relatif à l'équilibre fonctionnel entre les feuilles et les racines	η	?
Paramètre macroscopique :	$\frac{1}{\rho/\lambda_a + r_a}$	–
	$\sigma - r_f - r_r\eta$	+
	$\frac{\sigma - r_f - r_r\eta}{\rho/\lambda_a + r_a}$	+

on s'attend à ce qu'il soit graduel. Deux raisons peuvent expliquer ce résultat :

– La nature du dispositif : les parcelles se distinguent non seulement par l'âge, mais aussi par la position géographique. Or les deux parcelles d'âges 48 et 58 ans en 1976, présentant les plus forts rendements, sont distantes de quelques centaines de mètres du reste du dispositif. Il est possible que l'on ait affaire à des petites différences stationnelles, non apparentes dans les analyses de Slak [43], mais sensibles dans les résultats. Néanmoins, cela ne nous paraît pas très probable (la topographie, le type de sol et sa profondeur sont homogènes).
– La qualité du modèle : usuellement, l'effet de l'âge est pris en compte à travers les variables d'état (la hauteur, la biomasse vivante notamment). Il est probable que la structure de modèle que nous avons considérée (notamment pour la respiration d'entretien) est imparfaite ; en l'améliorant, on pourrait faire apparaître un effet âge graduel.

Un effet graduel de l'âge sur le rendement des houppiers a été observé par Larocque et Marshall [22] ou Mayer [30], sur des conifères : ce dernier montre que le rapport entre l'accroissement en volume et la surface de projection du houppier diminue au cours du temps. Parallèlement, chez les conifères, le transport et la photosynthèse sont moins efficaces lorsque l'arbre vieillit [27, 48]. Mais, avant de tenter des interprétations, il est sans doute prudent de commencer par améliorer le modèle.

4.2. Le modèle

4.2.1. La structure du modèle

Tout d'abord, nous nous intéressons surtout au lien houppier-tige, sans chercher à représenter de façon exhaustive la dynamique complète de l'arbre. En l'absence de mesures annuelles du houppier, la surface de projection horizontale du houppier a été moyennée sur les périodes de mesure pour l'ajustement du modèle. Cette façon de procéder suppose que la croissance horizontale du houppier est linéaire entre deux dates de mesures. Si l'on devait s'intéresser aux fluctuations interannuelles, il serait utile de s'appuyer sur une analyse plus fine de la dynamique du houppier, comme l'ont fait Le Goff et Ottorini [24].

Nous avons suggéré dans le point précédent qu'il est possible de trouver d'autres formes fonctionnelles de modèle pour mieux rendre compte de l'effet de l'âge. Pour l'illustrer, trois exemples :

– On pourrait spécifier les processus de façon différente, notamment en basant la respiration d'entretien sur le volume complet de l'arbre, ou sur le volume d'aubier, plutôt que sur le seul dernier cerne. Par exemple, les modèles combinant un bilan de carbone et le Pipe Model, développés en Scandinavie [27, 28, 29], considèrent que les « tuyaux actifs », analogues de l'aubier, constituent la biomasse vivante qu'il faut prendre en compte pour calculer la respiration d'entretien.
– On pourrait également raffiner la géométrie de l'accroissement annuel de l'arbre. La loi de Pressler (une répartition uniforme des assimilats le long de la tige) n'a été vérifiée que dans le cas des conifères [37]. Hatsch [17] a ainsi montré que les cernes de chêne sessile ne vérifient pas cette propriété : c'est leur largeur, et non leur surface, qui est conservée sous le houppier. Si la loi de Pressler ne s'applique pas au hêtre, alors notre formule d'accroissement en volume est à revoir. De plus, nous n'avons pu simplifier le calcul de l'accroissement volumique qu'en élargissant la loi de Pressler à l'ensemble tige+branches. L'hypothèse faite à ce stade n'a jamais été testée, à notre connaissance. Certains auteurs ont montré que, en comparant des éclaircies fortes vs faibles, le mode de répartition des cernes le long de la tige change fortement [14].
– Nous avons négligé les pertes de matière par sénescence. Elles auraient trouvé leur place au coté des termes de respiration de chaque compartiment. Néanmoins, on peut penser que la structure générale du modèle aurait été la même, ainsi que son interprétation.

Les deux premières corrections de structure évoquées ci-dessus peuvent modifier assez nettement les valeurs de rendement du houppier, et donc les interprétations qu'on peut tirer du dispositif. De façon générale, nous accordons une grande importance à la pertinence du modèle par rapport à l'âge : en effet, si l'on veut tirer des conclusions sur l'interaction sylviculture-âge, le modèle doit être aussi peu biaisé que possible. De ce point de vue, les choix de méthode les plus sensibles sur le résultat sont sans doute ceux qui portent sur la géométrie des compartiments variant fortement à long terme (cerne annuel, respiration d'entretien…).

4.2.2. Le choix de la mesure représentative du houppier dans le modèle

Selon la morphologie du houppier (architecture, forme…) et donc selon l'espèce considérée, la surface exposée au soleil pourra être très variable, pour une même surface de projection au sol. La surface de l'enveloppe du houppier ou la masse foliaire ne seront alors pas redondantes avec la surface de projection au sol. Par

exemple, chez le Pin sylvestre, le paramètre qui lie la biomasse foliaire à la surface de projection est très variable [28].

Chez le hêtre, les branches basses participent à la plasticité physiologique de l'arbre, grâce à leur fonction d'attente et d'exploitation de la lumière : leur fonctionnement photosynthétique est adapté à l'ombre grâce à des feuilles plus efficaces (les feuilles d'ombre) et à des structures plus courtes (les rameaux courts) [1, 46]. Après des éclaircies successives, elles pourront constituer une source d'assimilats non négligeable pour le tronc [45]. En supposant que la dimension pertinente du houppier était proportionnelle à sa surface de projection, nous n'avons pas négligé cette contribution possible des branches basses. Par contre, nous avons négligé la variabilité des ports possibles dans la nature (houppiers plus ou moins courts). Il est possible qu'on puisse progresser en utilisant mieux les deux dimensions simultanément : différents auteurs considèrent en effet la longueur de houppier ou sa surface exposée à la lumière (située audessus de sa plus large extension) dans des modèles de prédiction de la production [9, 22, 42].

Malgré ces réserves, il est bon de rappeler que la surface de projection du houppier est assez facile à obtenir sur de grands échantillons et donne déjà de bons résultats en terme de prédiction globale de la croissance [20, 33]. Elle reste donc une variable de choix pour des études statistiques de la sylviculture, au niveau de l'arbre.

5. CONCLUSION

Dans cette étude, nous avions pour objectifs (i) d'analyser la relation entre taille du houppier et croissance radiale de la tige, dans un essai d'éclaircie sélective et locale pour le hêtre ; (ii) de démontrer la faisabilité et l'intérêt d'une modélisation dendrométrique fortement basée sur des concepts écophysiologiques.

Dans un essai suivi sur 20 ans, comme celui sur lequel nous avons travaillé, des éclaircies très différenciées conduisent à une divergence rapide de la taille des houppiers entre les traitements [5]. Dans notre analyse de l'effet des éclaircies, nous souhaitions aller plus loin que cet effet de la taille, et tester si le rendement des houppiers était aussi modifié. Pour cela, il nous a semblé utile de ne pas procéder de manière purement empirique, mais de structurer l'analyse des données en nous basant sur un modèle à base écophysiologique.

Concernant le dispositif d'éclaircie lui-même, nous avons montré que les diagnostics écologiques de Slak [43] étaient cohérents avec les observations de croissance : il existe une hétérogénéité de la fertilité au sein de l'essai. Nous avons proposé une simplification de l'essai, en séparant les parcelles sur sols superficiels ou profonds. Ces propositions ont prouvé leur caractère opératoire, Czudek ayant confirmé le diagnostic par une analyse plus poussée de la croissance en hauteur [10].

Nous avons pu construire un modèle assez simple qui relie fonctionnellement l'accroissement radial de l'arbre à la surface de projection horizontale du houppier et à la hauteur. Cela n'a été possible qu'en faisant plusieurs ensembles d'hypothèses assez fortes :

– des choix de représentation géométrique et allométrique pour le feuillage et pour la répartition du cerne annuel le long de la tige ;

– une simplification des processus écophysiologiques : assimilation photosynthétique, respiration d'entretien, équilibre fonctionnel feuilles-racines, allocation.

Sous ces hypothèses, nous nous attendions à une relation de proportionnalité stricte entre le produit [accroissement en surface terrière × hauteur] d'une part, la surface de projection du houppier d'autre part. Un premier test statistique a montré que la proportionnalité n'est pas strictement respectée ; toutefois, en raison de la complexité du dispositif, il nous paraît prudent de tester en bloc la structure du modèle et les facteurs qualitatifs dont nous avons montré le rôle important (intensité des éclaircie, âge de la parcelle, période). Une analyse de covariance peut être utile.

Grâce au modèle, nous avons pu construire une quantité appelée « rendement du houppier ». Ce rendement présente de très fortes variations entre les périodes successives d'observation. Ces fluctuations sont bien corrélées avec des indices de déficit hydrique calculés pour la région [13, 16]. Malencontreusement, les périodes 1977–1981, puis 1982–1987, puis 1988–1992 (la première éclaircie a été exploitée immédiatement après la sécheresse de 1976) ont correspondu à une augmentation importante du stress hydrique. On voit par-là que, même en travaillant sur des accroissements au pas de 5–6 ans, il reste une forte variabilité d'origine climatique. Dans la perspective de modèles dendrométriques destinés à simuler sur une révolution, on a donc tout intérêt à filtrer soigneusement les fluctuations périodiques lors de l'ajustement.

S'agissant de l'effet des éclaircies, nous avons obtenu un résultat qui n'est pas surprenant, mais qui reste important pour les forestiers : l'effet bénéfique des éclaircies sur la croissance individuelle ne passe pas seulement par l'expansion des houppiers, mais aussi par un meilleur rendement de ces houppiers. En cherchant à comparer ce résultat « macroscopique » avec les sens de variation attendus des paramètres écophysiologiques élémentaires, nous ne sommes pas arrivés à des conclusions très fermes. L'effet des éclaircies est positif sur

l'efficacité photosynthétique (meilleure interception du rayonnement, stress hydrique diminué) ; il est réputé faible ou neutre sur les taux de respiration d'entretien ; il augmente la masse volumique du bois, chez le hêtre ; son effet sur le coefficient d'allocation aux parties ligneuses aériennes ainsi que sur l'équilibre feuilles-racines est controversé. Il n'est pas possible de tirer directement un résultat global de notre modèle à base écophysiologique, en l'absence de valeurs numériques pour chaque processus.

Le comportement le plus gênant a été obtenu vis-à-vis de l'âge : en effet, le rendement des houppiers ne varie pas de façon graduelle des parcelles les plus jeunes (35 ans en 1976) vers les plus vieilles (70 ans), il passe par un maximum aux âges intermédiaires. Avant d'envisager des différences écologiques entre les parcelles, nous pensons que ce résultat exprime une inadéquation du modèle, surtout pour ses termes les plus sensibles aux variations de taille à long terme. Ainsi, nous avons calculé la respiration d'entretien sur le seul cerne annuel courant : on pourrait considérer le volume d'aubier, par exemple [27]. De même, la géométrie de certains compartiments mériterait d'être mieux connue (aubier, cerne annuel). Enfin, il était peut-être abusif de supposer une stricte isométrie entre la surface foliaire et la surface de projection du houppier. En corrigeant ainsi le modèle, nous allons par contrecoup modifier l'expression du rendement du houppier. En principe, cela peut remettre en cause les conclusions tirées plus haut ; toutefois, les travaux menés récemment dans notre équipe [10] ont montré que ce n'était pas le cas.

Remerciements : Les auteurs remercient particulièrement Jean Bouchon, Michel Ravart et Daniel Rittié pour la mise en place et le suivi de l'essai sylvicole, base de cette analyse et Marie-Françoise Slak, pour la mise à disposition des données de sol de son travail.

RÉFÉRENCES

[1] Assmann E., The principles of forest yield study, Pergamon Press, Oxford, 1970.

[2] Badeau V., Étude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole, Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1995, 237 p.

[3] Badoux E., De l'influence de divers modes et degrés d'éclaircie dans les hêtraies pures, Ann. Inst. Féd. Rech. For. 21 (1939) 59–146.

[4] Becker M., Le Tacon F., Timbal J., Les plateaux calcaires de Lorraine. Types de stations et potentialités forestières, ENGREF, Nancy, 1980.

[5] Bouchon J., Dhôte J.F., Lanier L., Réaction individuelle de hêtres d'âges divers à diverses intensités d'éclaircie, Ann. Sci. For. 46 (1989) 251–259.

[6] Bréda N., Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (Quercus petraea) et pédonculé (Quercus robur) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie, Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1994, 90 p.

[7] Cannell M.G.R., Physiological basis of wood production: a review, Scand. J. For. Res. 4 (1989) 459–490.

[8] Cluzeau C., Analyse et modélisation de la croissance et du développement du système aérien du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en peuplement, en perspective d'applications à la sylviculture, Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1992, 142 p.

[9] Cole W.G., Lorimer C.G., Predicting tree growth from crown variables in managed Northern hardwood stands, For. Ecol. Manage. 67 (1994) 159–175.

[10] Czudek R., Modélisation de la croissance individuelle du hêtre (*Fagus silvatica* L.) dans différentes condtions de densité locale et de milieu. Application à la sylviculture sélective par détourage, Thèse de doctorat, E.N.G.R.E.F., Nancy, 1999, 117 p.

[11] Deleuze C., Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse, Thèse de Doctorat, Université Lyon-I, 1996, 305 p.

[12] Dhôte J.F., Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtres : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production, Ann. Sci. For. 48 (1991) 389–416.

[13] Duquesnay A., Changements de la composition foliaire et de la productivité des hêtraies dans le quart Nord-Est de la France entre 1970 et 1995, Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1998, 222 p.

[14] Farrar J.L., Longitudinal variation in the thickness of the annual ring, For. Chronicle 37 (1961) 323–330.

[15] Ferrand J.C., Étude des contraintes de croissance. Variabilité en forêt des contraintes de croissance du hêtre, Ann. Sci. For. 39 (1982) 187–218.

[16] Granier A., Bréda N., Biron P., Villette S., A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands, Ecol. Modell. (in press).

[17] Hatsch E., Répartition de l'aubier et acquisition de la forme de la tige chez le chêne sessile (*Q. petraea* (Matt) Liebl.), Thèse de doctorat, ENGREF, 1997, 170 p.

[18] Horn H.S., The adaptative geometry of trees, Princeton University Press, Princetown, New-Jersey, 1971, 144 p.

[19] Kellomäki S., Growth dynamic of young Scots pine crowns, Commun. Inst. For. Fenn. 98 (1980) 1–50.

[20] Kellomäki S., Oker-Blom P., Valtonen E., Väisänen H., Structural development of Scots pine stands with varying initial density: effect of pruning on branchiness of wood, For. Ecol. Manage. 27 (1988) 219–233.

[21] Kuuluvainen T., Crown architecture and stemwood production in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Tree Physiol. 4 (1988) 337–346.

[22] Larocque G.R., Marshall P.L., Crown development in red pine stands. II. Relationships with stem growth, Can. J. For. Res. 24 (1993) 773–784.

[23] Le Goff N., Tables de production, in: Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. (Eds.), Le hêtre, INRA, Paris, 1981, pp. 326–338.

[24] Le Goff N., Ottorini J.M., Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stands, For. Ecol. Manage. 62 (1993) 1–14.

[25] Mac Murtrie R.E., Forest productivity in relation to carbon partitioning and nutrient cycling: a mathematical model, in: Cannell M.G.R., Jackson J.E. (Eds.), Attributes of trees as crop plants, ITE, Monks Wood, Abbots Ripton, Hunts, 1985, pp. 194–207.

[26] MacMurtrie R., Wolf L., Above and below ground growth of forest stands: a carbon budget model, Ann. Bot. 52 (1983) 437–448.

[27] Mäkelä A., Implication of the Pipe Model Theory on dry matter partitioning and height growth in trees, J. Theor. Biol. 123 (1986) 103–120.

[28] Mäkelä A., A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships, For. Sci. 43 (1997) 7–24.

[29] Mäkelä A., Sievänen R., Comparison of 2 shoot-root partitioning models with respect to substrate utilization and functionnal balance, Ann. Bot. 59 (1987) 129–140.

[30] Mayer R., Kronengroesse und Zuwachsleitung der Traubeneiche auf Süddeutschen Standorten, Allg. F. und J. Ztg. 129 (1958) 151–163.

[31] Mitchell K.J., Dynamics and simulated yield of Douglas-fir, Forest Sci. Monograph 17 (1975) 1–39.

[32] Nepveu G., Le bois de Hêtre, in: Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. (Eds.), Le hêtre, INRA, Paris, 1981, pp. 377–446.

[33] O'Hara K.L., Stand structure and growing space efficiency following thinning in an even-aged Douglas-fir stand, Can. J. For. Res. 18 (1988) 859–866.

[34] Oker-Blom P., Kellomäki S., Valtonen E., Väisänen H., Structural development of *Pinus sylvestris* stands with varying initial density: a simulation model, Scand. J. For. Res. 3 (1988) 185–200.

[35] Ottorini J.M., Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture, Ann. Sci. For. 48 (1991) 651–666.

[36] Pouderoux S., Dynamique du houppier et modélisation de la relation houppier-tige dans un essai d'éclaircie de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), Rapport de DEA, Université Henri Poincaré, Nancy I, 1995, 21 p.

[37] Pressler M., Das Gesetz der Stammbildung, Arnoldische Buchhandlung, Leipzig, 1865.

[38] Pretzsch H., Konzeption einer modellorientierten Mischbestandforschung, Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten (1991) 1–20.

[39] Reynolds J.F., Thornley J.H.M., A Shoot/Root partitioning model, Ann. Bot. 49 (1982) 585–597.

[40] Sievänen R., Growth model for minirotation plantations, Communicationes instituti forestalis fenniae 117 (1983) 1–41.

[41] Sievänen R., A process-based model for the dimensional growth of even-aged stands, Scand. J. For. Res. 8 (1993) 28–48.

[42] Sievänen R., Burk T.E., Ek A.R., Construction of a stand growth model utilizing photosynthesis and respiration relationships in individuals trees, Can. J. For. Res. 18 (1988) 1027–1035.

[43] Slak M.F., Dynamique de la flore forestière en hêtraie soumise à diverses intensités d'éclaircies, Rapport de stage, ENITA, Dijon, 1981, 84 p.

[44] Sprinz P.T., Burkhart H. E., Relationships between tree crown, stem and stand characteristics in unthinned loblolly pine plantations, Can. J. For. Res. 17 (1987) 534–538.

[45] Sprugel D.G., Hinckley T.M., Schaap W., The theory and practice of branch autonomy, Ann. Rev. Ecol. Syst. 22 (1991) 309–334.

[46] Thiébaut B., Puech S., Développement du hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. 2e partie : le développement des arbres, Rev. For. Fr. 36 (1984) 45–58.

[47] Thornley J.H.M., Mathematical models in plant physiology: A quantitative approach to problems in plant and crop physiology, Academic press, 1976.

[48] Yoder B.J., Ryan M.G., Waring R.H., Schoettle A.W., Kaufmann M.R., Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees, Forest Sci. 40 (1994) 513–527.