Ecole doctorale

THÈSE DE DOCTORAT

pour l'obtention du grade de

Docteur AgroParisTech

Spécialité : *Sciences Forestières et Sciences du Bois*

présentée et soutenue publiquement par

Mathieu DASSOT

le 15 janvier 2013

Relations entre morphologie, croissance, bois de réaction et contraintes de maturation.

Apport de la technologie LiDAR terrestre pour répondre à des questions écologiques et sylvicoles.

devant le jury composé de :

Thierry FOURCAUD	Chargé de recherche, UMR AMAP, Montpellier	Rapporteur
Bernard THIBAUT	Directeur de recherche émérite, UMR LMGC, Montpellier	Rapporteur
Catherine COUTAND	Chargé de recherche, UMR PIAF, Clermont-Ferrand	Examinateur
Barry GARDINER	Directeur de recherche, UR EPHYSE, Bordeaux	Examinateur
Alexandre PIBOULE	Chargé de recherche, ONF, Nancy	Invité
François NINGRE	Ingénieur de recherche, UMR LERFoB, Nancy	Invité
Thiéry CONSTANT	Chargé de recherche, UMR LERFoB, Nancy	Co-directeur de thèse
Meriem FOURNIER	Professeur, UMR LERFoB, Nancy	Directeur de thèse

Laboratoire d'Études des Ressources Forêt-Bois (LERFoB)
UMR 1092 INRA-AgroParisTech, 14 rue Girardet, 54042 Nancy, France

Relations entre morphologie, croissance, bois de réaction et contraintes de maturation.

Apport de la technologie LiDAR terrestre pour répondre à des questions écologiques et sylvicoles.

Mathieu DASSOT

Remerciements

Ces trois années au LERFoB sont passées à toute vitesse. Au moment de faire le bilan, en sortant la « tête du guidon », je me rends enfin compte du travail réalisé et de tous les changements qui ont affecté ma personne. En mettant de côté son climat, mon passage par la Lorraine ne me laissera que des bons souvenirs, tant sur le plan professionnel que personnel.

C'est maintenant un bien difficile challenge qui m'attend : remercier, sans en oublier, toutes les personnes qui ont permis que ce travail se réalise dans de bonnes conditions jusqu'à son terme, ainsi que toutes les personnes qui ont contribué à mon évolution personnelle et professionnelle, pendant cette thèse mais aussi bien avant.

Mes remerciements s'adressent bien évidemment à mes responsables, tout d'abord pour m'avoir sélectionné pour cette thèse et accordé leur confiance, et ensuite pour la qualité de l'encadrement durant ces trois ans. Un grand merci, donc, à **Meriem Fournier**. Bien plus qu'un directeur « administratif », et malgré de nombreuses autres responsabilités, elle a su être présente tout au long de cette thèse (avec une réactivité épatante le dimanche !). Un grand merci pour ces discussions si enrichissantes qui m'ont permis d'avancer plus vite et de retrouver le cap dans les moments où je l'avais perdu de vue. De la même manière, un grand merci à **Thiéry Constant**, qui a une grande part de responsabilité dans la réussite de cette thèse. Toujours disponible, il n'a jamais rechigné à répondre à mes questions (et il y en a eu un paquet !). Je le remercie également pour sa capacité à développer à la volée ces « petits outils » dont il a le secret, et qui simplifient grandement le travail. La proximité de nos bureaux (côte à côte, pour être plus précis), n'a en rien entravé ma liberté de choix et mon autonomie, et a surtout facilité nos échanges, auxquels il a toujours répondu présent.

Dès le début de la thèse, une blague surréaliste intitulée « les buvards et le tuyau » m'avait laissé présager une collaboration paranormale avec **François Ningre**. Finalement, il n'en fut rien, et ce fut même un réel plaisir que de travailler avec lui. Je le remercie pour l'apprentissage de la modélisation statistique, pour m'avoir enseigné les bases de la sylviculture et pour l'attention qu'il a porté à mon travail tout au long de ces trois années. Merci enfin pour les dispositifs expérimentaux dont il prend grand soin et dont les données peuvent encore alimenter plusieurs années de recherches.

Lorsqu'on est doctorant, il est toujours bon de fréquenter de jeunes chercheurs récemment recrutés, encore conscients des galères auxquelles on doit faire face durant une thèse. A ce titre, je tiens à remercier **Fleur Longuetaud** et **Holger Wernsdorfer** pour tous leurs précieux conseils.

Merci également aux scientifiques m'ayant apporté une aide significative à des moments clés, à savoir **Gérard Nepveu** (dernier recours quand une publi de littérature grise de 1959 est introuvable sur les réseaux), **Frédéric Mothe** (relecture d'article) et **Jana Dlouha** (peaufinage du diaporama final).

Je remercie les membres de mon jury pour avoir accepté d'évaluer la qualité de ma thèse et pour leurs remarques constructives le jour de la soutenance, qui m'ont permis de prendre encore plus de recul sur mon travail. Un grand merci, donc, à mes rapporteurs **Thierry Fourcaud** et **Bernard Thibaut**, ainsi qu'à mes examinateurs **Catherine Coutand**, **Barry Gardiner** et **Alexandre Piboule**.

Le monde de la recherche ne pourrait pas fonctionner si les scientifiques n'étaient pas encadrés (chouchoutés) par de solides équipes administratives (forcément de très haut niveau, car nous parlons ici de l'administration française). Je veux donc remercier **Nathalie Morel**, dont la maladresse pour servir une tasse de café n'a d'égal que sa réactivité et son efficacité pour résoudre les problèmes

administratifs les plus complexes. De la même manière, et même si tout travail devenait impossible lorsque son rire venais faire vibrer le couloir de la QB, je dois également remercier **Hélène Hurpeau** pour son implication dans la réussite administrative de ma thèse.

Mes remerciements s'adressent également aux personnes responsables de l'acquisition des données traitées dans ce rapport, plus particulièrement **Emmanuel Cornu** (mesure de contraintes et reconstruction LiDAR) et **Aurélie Colin** (reconstruction LiDAR).

Mon travail de thèse s'est accompagné d'une forte interaction avec les membres du projet EMERGE responsables de la base de données « biomasse ». Je tiens donc à remercier ces personnes surexploitées, gavées d'antidépresseurs, chargées d'organiser et de corriger cette monstrueuse base de données qui m'a permis de valider mes mesures LiDAR : (maître) **Philippe Santenoise**, **Mickaël Rivoire** et **Tristan Senga Kiesse**. Merci également à **Christine Deleuze** pour m'avoir permis de me faire une place dans ce beau projet et pour avoir su coordonner toutes les personnes impliquées.

Comment ne pas remercier mon collègue thésard **Henri Cuny**, tant notre évolution conjointe fut enrichissante au cours de ces trois années passées dans le même bureau. Je le remercie pour son rôle d'« aide en ligne R », pour avoir été mon adversaire pongiste, pour m'avoir fait visiter les ~~collines~~ montagnes Vosgiennes, et pour nos innombrables échanges de pause-café.

Bien que n'ayant pu collaborer avec eux (à mon grand regret), je tiens à remercier les habitants de la QB non cités jusqu'ici, pour leur gentillesse, leur humour, et avec qui les discussions quotidiennes furent très agréables : **Pierre Gelhaye** (j'ai maintenant une nouvelle passion pour le karting), **Alain Mercanti**, **Etienne Farré**, **Charline Freyburger**, **Cyrille Rathgeber**, **Maryline Harroué**, **Philippe Jacquin**, ainsi que les nouveaux thésards **Nicolas Bilot** et **Félix Hartmann**.

Ces remerciements, plutôt professionnels, ne doivent pas occulter des remerciements plus personnels, que je n'ai pas voulu exprimer au cas par cas (les personnes concernées se reconnaitront). Merci à eux pour leur gentillesse et pour toutes les marques d'affection qu'ils m'ont (nous ont) témoigné durant ces trois ans. Je n'exposerai pas plus loin ces aspects « privés », mais chacun d'entre eux saura ainsi à quel point cela nous a touché, Marie-Laure, Gabriel et moi.

Choisir son orientation professionnelle n'est pas chose aisée, et se joue parfois à peu de choses. Il suffit par exemple de rencontrer des gens passionnés par leur discipline et sachant parfaitement la retranscrire. Je remercie donc **Jean Louis Julien**, professeur à l'Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand, dont les cours et la méthode d'enseignement ont très probablement fait basculer mon intérêt vers la biologie végétale. Un grand merci également à **Hervé Sinoquet** pour m'avoir accepté en stage au PIAF, pour m'avoir rendu accroc à la recherche, mais aussi pour ses innombrables conseils qui m'ont permis de prendre rapidement mes marques dans cette thèse. Si les choses en avaient été autrement, je pense que nos échanges seraient restés nombreux durant ces trois années.

Dans mon cas personnel, le doctorat est le point culminant d'une scolarité qui aura duré plus de 25 ans et durant laquelle les obstacles furent légion. J'adresse donc un immense merci à mes parents, **Guy** et **Colette**, pour l'éducation qu'ils m'ont apporté, pour leur indéfectible soutien durant toutes ces années et pour avoir accepté mes choix d'orientation, pourtant contraires aux « recommandations » du corps enseignant. Merci également à mon frangin **Adeline** pour tout ce que l'on a partagé (ton parcours n'aura pas été plus facile que le mien, alors félicitations Maître !).

Pour finir, il m'est absolument impossible d'oublier de remercier ma femme **Marie-Laure** pour son soutien de tous les instants, pour sa formidable gestion des affaires familiales (en plus de ton travail, comment as-tu fait ?) et pour avoir été premier auteur pour ma plus belle production de thèse : **Gabriel**. Merci mes chéris pour votre amour et pour m'avoir donné la force nécessaire pour finir.

Avant-propos

Ce document présente le travail de doctorat que j'ai réalisé au sein de l'équipe *Croissance, Production et Qualité des Bois* du *Laboratoire d'Etudes des Ressources Forêt-Bois* (UMR 1092 LERFoB INRA-AgroParisTech), à Nancy-Champenoux, du 1er septembre 2009 au 30 novembre 2012.

De septembre 2009 à octobre 2012, cette thèse fut financée par le projet ANR EMERGE (ANR BIOENERGIES 2008 BIOE-003), coordonnée par Christine Deleuze, de l'Office National des Forêts (ONF). Ce projet EMERGE (*Elaboration de Modèles pour une Estimation Robuste et Générique du bois Energie)* vise à proposer des modèles d'estimation de volumes, biomasses et minéralomasses de bois cohérents avec leur utilisation finale de calcul de gisements énergétiques, et ce, pour différentes essences et sylvicultures forestières. Mon implication dans ce projet a principalement consisté à évaluer le potentiel de la technologie LiDAR terrestre pour évaluer le volume ligneux, incluant les branches, d'arbres adultes sur pied en milieu forestier. Le mois de novembre 2012 fut quant à lui financé par le contrat INRA-ONF ModelFor 2012-2015.

Ce document est une thèse sur articles. Il n'est pas organisé selon le schéma classique *IMReD* (*Introduction, Matériel et méthodes, Résultats et Discussion*), mais en une succession de travaux aux objectifs, échelles et méthodes différentes. Certains de ces travaux furent publiés dans des journaux scientifiques de rang A et sont donc présentés en anglais dans leur version finale (cf. la liste des productions scientifiques, section suivante). Le reste du manuscrit et les travaux non publiés sont rédigés en français.

Liste des publications scientifiques

Ci-dessous la liste des productions scientifiques issues de ce travail de thèse, classées selon leur ordre d'apparition dans le manuscrit.

Articles de journaux scientifiques à comité de lecture :

[Art. 1] **DASSOT M**, FOURNIER M, NINGRE F, CONSTANT T (2012). Effect of tree size and competition on tension wood production over time in beech plantations and assessing relative gravitropic response using a biomechanical model. *American Journal of Botany* 99 (9), 1427-1435.

[Art. 2] **DASSOT M**, CONSTANT T, FOURNIER M (2011). The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Annals of Forest Science* 68 (5), 959-974.

[Art. 3] **DASSOT M**, COLIN A, SANTENOISE P, FOURNIER M, CONSTANT T (2012). Terrestrial laser scanning for measuring the solid wood volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment. *Computers and Electronics in Agriculture* 89, 86-93.

Communications internationales :

[Com. 1] **DASSOT M**, CONSTANT T, NINGRE F, FOURNIER M (2012). Gravitropic response of beech trees growing in different competitive environments. (Poster avec courte presentation orale, *Plant Biomechanics 7, the 7th Plant Biomechanics International Conference,* 20-24 Août 2012, Clermont-Ferrand, France)

[Com. 2] **DASSOT M**, BARBACCI A, COLIN A, FOURNIER M, CONSTANT T (2010). Tree architecture and biomass assessment from terrestrial LiDAR measurements: a case study for some beech trees (Fagus sylvatica). (Présentation orale avec actes, *SilviLaser 2010, the 10th International Conference on LiDAR Applications for Assessing Forest Ecosystems*, 14-17 Septembre 2010, Fribourg, Allemagne)

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE

CHAPITRE I – CONCEPTS ET DEFINITIONS EN BIOMECANIQUE DE L'ARBRE

I. 1 Bases biologiques du contrôle de la posture de l'arbre 7

I. 1. 1 Croissance de l'arbre et nécessité du contrôle de la posture 7

I. 1. 2 Moteurs du contrôle de la posture 8

I. 1. 2. 1 Le moteur osmo-hydraulique des tissus primaires en croissance 8

I. 1. 2. 2. Le moteur de retrait/gonflement polymérique lors de la maturation du bois 9

I. 1. 2. 3 Asymétrie de croissance et/ou asymétrie de qualité du bois 13

I. 1. 3 Perception des stimuli biomécaniques 13

I. 1. 3. 1 Perception de l'inclinaison locale : la gravi-perception 14

I. 1. 3. 2 Perception des déformations locales : la mécano-perception 14

I. 1. 4 Lien entre morphologie et réponse biomécanique de l'arbre 15

I. 1. 4. 1 Variables morphologiques indicatrices 16

I. 1. 4. 1. 1 Inclinaison de la tige 16

I. 1. 4. 1. 2 Courbure de la tige 16

I. 1. 4. 1. 3 Dimensions de la tige 16

I. 1. 4. 1. 4 Dimensions du houppier 17

I. 1. 4. 2 Contrôle sylvicultural 17

I. 1. 5 Conclusion 18

I. 2 Méthodes d'évaluation des facteurs caractéristiques des réponses gravitropiques de l'arbre 19

I. 2. 1 Mesures de la présence de BT et des déformations de maturation 19

I. 2. 1. 1 Détection macroscopique du bois de tension sur une section transversale de tige 19

I. 2. 1. 2 Estimation des contraintes périphériques sur la tige 20

I. 2. 1. 3 Relations entre présence du bois de tension et ICC (ou DRLM) 22

I. 2. 2 Modélisation poutre, déformations et contraintes 22

I. 2. 2. 1 Principes de base de la mécanique des poutres en flexion 22

I. 2. 2. 2 Moment de flexion et déformations dus au poids propre de l'arbre 24

I. 2. 2. 3 Changement de courbure dû à la maturation du bois 25

CHAPITRE II – REPONSE GRAVITROPIQUE DES ARBRES EN PEUPLEMENT : MISE AU POINT D'UNE METHODE D'ANALYSE

II. 1 Objectifs du chapitre et présentation de l'échantillon n°1 29

II. 1. 1 Objectifs du chapitre 29

II. 1. 2 Echantillon n°1 et acquisition des données 29

II. 1. 2. 1 Site expérimental, suivi et sélection des arbres 29

II. 1. 2. 2 Evolution du niveau de compétition intra-placette au cours du temps 31

II. 1. 2. 3 Evaluation de la morphologie des arbres sélectionnés 31

II. 1. 2. 4 Evaluation de la réponse gravitropique des arbres sélectionnés 31

II. 1. 2. 4. 1 Contraintes de maturation 31

II. 1. 2. 4. 2 Distribution du BT sur les rondelles 31

II. 1. 2. 4. 3 Cartes d'identité biomécaniques 32

II. 1. 2. 5 Organisation du traitement des données 32

II. 2 Evolution de la performance gravitropique des arbres au cours du temps 33

II. 2. 1 Contexte et enjeux de l'étude 33

II. 2. 2 Evolution au cours du temps de la performance gravitropique d'arbres en peuplement (Art. 1) 34

II. 2. 3 Résultats supplémentaires sur la réponse gravitropique des arbres au cours du temps 44

II. 2. 3. 1 Retour sur la loi d'échelle 44

II. 2. 3. 2 Compétition et contacts entre houppiers 45

II. 2. 3. 2. 1 Variation en « double pics » de la production radiale du BT 45

II. 2. 3. 2. 2 Modèles statistiques 46

II. 2. 4 Synthèse sur la réponse gravitropique des arbres au cours du temps 47

II. 3 Compétition, morphologie et qualité du bois 49

II. 3. 1 Contexte et enjeux de l'étude 49

II. 3. 2 Relation entre morphologie de l'arbre, formation de bois de tension et contraintes de maturation (Com. 1) 49

II. 3. 2. 1 Morphologie détaillée des arbres en fin d'expérimentation 49

II. 3. 2. 1. 1 Variation de la morphologie avec la densité de plantation 49

II. 3. 2. 1. 2 Relations entre variables morphologiques 51

II. 3. 2. 2 Réponse gravitropique « actuelle » des arbres 52

II. 3. 2. 2. 1 Evaluation de la production « récente » de BT 52

II. 3. 2. 2. 2 Variation de la réponse gravitropique avec la densité de plantation 55

II. 3. 2. 2. 3 Relations entre variables de réponse gravitropique 56

II. 3. 2. 3 Position des contraintes maximales sur la section transversale de la tige 57

II. 3. 2. 4 Modèles de quantification de la réponse gravitropique 57

II. 3. 2. 4. 1 Rappel des variables utilisées dans les modèles 57

II. 3. 2. 4. 2 Matrice des corrélations 59

II. 3. 2. 4. 3 Analyse en composantes principales (ACP) 59

II. 3. 2. 4. 4 Modèles de ΔICC en fonction de la morphologie 62

II. 3. 2. 4. 5 Relations entre BT et morphologie de l'arbre 63

II. 3. 3 Synthèse sur la relation entre morphologie et qualité des bois 64

CHAPITRE III – EVALUATION DE LA TECHNOLOGIE LIDAR TERRESTRE POUR LA CARACTERISATION DE LA STRUCTURE LIGNEUSE AERIENNE D'ARBRES SUR PIED

III. 1 Potentiel du LiDAR terrestre pour les mesures forestières 69

III. 1. 1 Pourquoi la technologie LiDAR terrestre en milieu forestier ? 69
III. 1. 2 Etat de l'art sur l'utilisation du T-LiDAR en milieu forestier (Art. 2) 69
III. 1. 3 Synthèse sur le potentiel du T-LiDAR en milieu forestier 87

III. 2 Méthode de modélisation 3D de la structure ligneuse d'arbres sur pied numérisés au LiDAR terrestre 88

III. 2. 1 Mise au point de la méthode de modélisation 3D (Com. 2) 88
III. 2. 2 Optimisation de la méthode et résultats supplémentaires 99
III. 2. 2. 1 Architecture des arbres 99
III. 2. 2. 2 Volume de bois des arbres 101
III. 2. 3 Validation de la méthode sur une large gamme d'espèces et de tailles d'arbre (Art. 3) 106
III. 2. 4 Données biomécaniques issues des maquettes 3D 115
III. 2. 4. 1 Inclinaison locale de la tige 115
III. 2. 4. 2 Courbure de la tige 115
III. 2. 4. 3 Moment de flexion 115
III. 2. 5 Synthèse sur la méthode de numérisation et de modélisation 3D 119

CHAPITRE IV – RELATION ENTRE DISTRIBUTION SPATIALE DE LA BIOMASSE DE L'ARBRE ET CONTRAINTES DE MATURATION

IV. 1 Objectifs du chapitre et présentation de l'échantillon n°2 123

IV. 1. 1 Objectifs du chapitre 123
IV. 1. 2 Echantillon n°2 et acquisition des données 123
IV. 1. 2. 1 Sélection des arbres 123
IV. 1. 2. 2 Données morphologiques des arbres échantillonnés 124
IV. 1. 2. 2. 1 Données morphologiques mesurées 124
IV. 1. 2. 2. 2 Modélisation du changement de contrainte de flexion 124
IV. 1. 2. 3 Indicateurs de contraintes de croissance des arbres sélectionnés 125

IV. 2 Relations entre morphologie et contraintes de maturation 128

IV. 2. 1 Analyse de la structure globale des données 128
IV. 2. 2 Correspondance des orientations 132
IV. 2. 3 Relation entre les intensités 133
IV. 2. 3. 1 Relation stimulus-réponse sur l'échantillon complet 133
IV. 2. 3. 2 Relation stimulus-réponse par espèce 137
IV. 2. 3. 3 Relation stimulus-réponse par réactivité 137
IV. 2. 4 Synthèse sur les résultats 138

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

ANNEXES

ANNEXE 1 Carte d'identité des arbres du dispositif n°1….……149

ANNEXE 2 Protocole de scan EMERGE…….…….…….……155

ANNEXE 3 Protocole de reconstruction 3D des arbres de l'échantillon n°2.…….....…157

ANNEXE 4 Masse volumique des arbres de l'échantillon n°2...…….....….161

ANNEXE 5 Profils biomécaniques des arbres de l'échantillon n°2…..…….….…….163

Introduction générale

Pour les sociétés humaines, le bois représente une matière première aux finalités diverses : construction, ameublement et décoration constituent des domaines d'utilisation privilégiés. Ce sont les propriétés initiales du bois qui déterminent sa qualité et le prédestinent à un usage particulier. Les technologues et forestiers soucieux de comprendre l'origine des défauts et de proposer des méthodes d'amélioration de la qualité du bois ont ainsi été les premiers à identifier la présence de forces internes (appelées autocontraintes selon une terminologie mécanique correcte), résultant de la maturation du bois mis en place par la croissance radiale de l'arbre (Almeras et al., 2008; Constant and Nepveu, 2007). Plus précisément, les cellules nouvellement mises en place par le cambium subissent une étape de maturation et tendent à se contracter. Etant donné que ces nouvelles cellules sont solidaires des cellules créées précédemment, cette contraction (appelée retrait de maturation) ne peut s'exprimer entièrement, et les cellules se retrouvent dans un état de tension (Archer, 1989). Ce phénomène entraîne un champ de contraintes mécaniques (appelées autocontraintes de maturation, « autocontraintes » signifiant que ces forces sont provoquées par la maturation du bois, et non pas par des forces externes comme le vent ou la gravité), qui évolue d'année en année, cerne après cerne. Lors de la transformation du matériau (sciage), ces contraintes internes peuvent se relâcher, ce qui peut conduire à l'apparition de fentes dans le bois et à la déformation des produits, et ainsi compromettre leur utilisation (Archer, 1989). Des contraintes de maturation atypiques sont très souvent associées à la présence d'un bois particulier appelé bois de réaction (BR). Chez les angiospermes (groupe taxonomique dont il sera exclusivement question dans cette thèse), le BR s'appelle le bois de tension (BT) et se distingue du bois normal (BN) par sa capacité à se rétracter dans le sens du fil de manière beaucoup plus importante, engendrant de fortes tensions. Celles-ci augmentent très fortement le risque de fentes et d'éclatement à l'abattage. Chez les gymnospermes, le bois de réaction s'appelle le bois de compression (BC) et se caractérise au contraire par des gonflements longitudinaux de maturation, et donc, par des contraintes de compression.

Outre leurs contraintes et déformations de maturation atypiques, les bois de réaction sont associés à d'autres propriétés caractéristiques tels que des retraits longitudinaux importants au séchage, du bois pelucheux au rabotage et des colorations (comme la veine verte du merisier). Néanmoins, ce sont bien les déformations de maturation et les autocontraintes associées, propriétés historiquement étudiées par les technologues du bois, qui permettent de comprendre la fonction biologique du BR : la formation de BR dans un secteur angulaire, opposé à du bois « normalement » tendu, engendre des forces et des déformations de flexion, et modifie la forme, l'orientation et le port des tiges ligneuses. En effet, la distribution du BR et des contraintes de croissance dans la tige des espèces ligneuses n'est pas le fruit du hasard, mais résulte d'une nécessité écologique : ils permettent à l'arbre de contrôler sa posture. L'hétérogénéité des contraintes de part et d'autre d'une tige ligneuse peut entraîner sa courbure, et donc, sa réorientation. Une distribution de contraintes appropriée permet donc à l'arbre de contrôler l'orientation de ses axes ligneux, en les maintenant dirigés vers la verticale contre l'effet de la gravité (gravitropisme) ou vers la lumière (phototropisme). Les contraintes de croissance représentent donc un mécanisme adaptatif permettant à l'arbre de maintenir une posture viable durant la croissance (Fournier et al., 2006; Moulia and Fournier, 2009).

Identifier les facteurs responsables de la mise en place du BR et des contraintes de croissance dans la tige des arbres représente donc un double enjeu : à la fois technologique (identification des arbres pouvant présenter de fortes contraintes afin d'optimiser la récolte et l'utilisation du bois) et écologique

(comprendre les processus de réorientation et de contrôle de la posture des arbres dans leur milieu naturel).

L'enjeu écologique a été historiquement exploré par la recherche forestière, en relation étroite avec l'enjeu technologique, au travers de l'établissement de relations entre le degré de contraintes de croissance/BT et la morphologie de l'arbre. Ces travaux ont révélé la présence d'importantes quantités de BT et de fortes contraintes de croissance : (i) sur la face supérieure de tiges présentant une forte inclinaison (Lenz and Strässler, 1959; Saurat and Gueneau, 1976) confortant l'hypothèse d'une réponse et d'un contrôle gravitropique de la verticalité, (ii) dans la tige d'arbres ayant un houppier peu développé (Ferrand, 1982b; Polge, 1982), et (iii) dans la tige d'arbres présentant un rapport hauteur/diamètre (facteur d'élancement) important (Becker and Beimgraben, 2001).

Ces conclusions sont principalement valables pour les cas très tranchés, car des résultats très variables peuvent être obtenus pour les cas modérés (quantité importante de BT et fortes contraintes de croissance dans des tiges verticales ou rectilignes, par exemple) (Arganbright and Bensend, 1968). En effet, de nombreuses incertitudes subsistent lorsqu'on s'intéresse à des individus adultes. De plus, la quasi-totalité des travaux s'est focalisée sur la mise en relation du degré de contraintes/BT avec la morphologie actuelle de l'arbre. Le problème est que la réponse biomécanique d'un arbre s'établit sur la durée, et que l'état mécanique interne de la tige dépend de toute son histoire (évolution de l'environnement et des perturbations). De la même manière, les variations de forme qui ont affectées la tige et le houppier sont restées inconnues jusqu'au moment des mesures. Enfin, il est important de signaler que les résultats de ces travaux ont pu être affectés par certains paramètres non pris en compte lors des mesures. Les arbres étudiés ont par exemple pu être sélectionnés dans des peuplements aux traitements sylvicoles différents, et donc, dans des environnements au niveau de compétition/perturbation variable (et non évalué). De même, beaucoup de ces études n'ont pas pris en compte la taille et l'âge des arbres échantillonnés, alors que des effets ontogéniques pourraient légitimement intervenir.

Cette thèse se focalise sur l'étude des relations entre morphologie et réponse gravitropique d'arbres adultes. Ce travail traite de l'aspect écologique de la biomécanique, à savoir le contrôle de la posture de l'arbre dans son environnement, en lien avec la formation de BR.

Les objectifs originaux de cette thèse sont les suivants :

Objectif 1 : étudier la dynamique de la réaction gravitropique des arbres dans le cadre d'une expérimentation à long terme excluant les effets « site », « âge » et « espèce ». Cette première phase de travail devra permettre d'évaluer l'effet de la compétition du peuplement sur les dimensions des arbres et leur capacité de réponse (production de BT au cours du temps). Cette approche « peuplement », réalisée sur une échelle de temps de 26 ans dans une plantation de hêtres, aura pour but d'évaluer (i) l'évolution de la performance gravitropique des arbres au cours du temps (i.e., la capacité à redresser le port et l'orientation des tiges ligneuses en jouant sur la formation de BR et la vitesse de croissance en diamètre, tout en devant faire face à cette croissance en diamètre qui augmente aussi la rigidité de la tige et rend le redressement de plus en plus difficile), et (ii) le rôle additionnel des facteurs écologiques – niveau de compétition et dynamique de perturbation – dans cette trajectoire de développement. Cette étape utilisera des modèles biomécaniques éprouvés permettant de relier autocontraintes, présence/absence de BR, diamètre de tige et vitesse de croissance en diamètre avec les courbures de redressement/changement de forme. Cette question sera traitée au chapitre II, section II. 2.

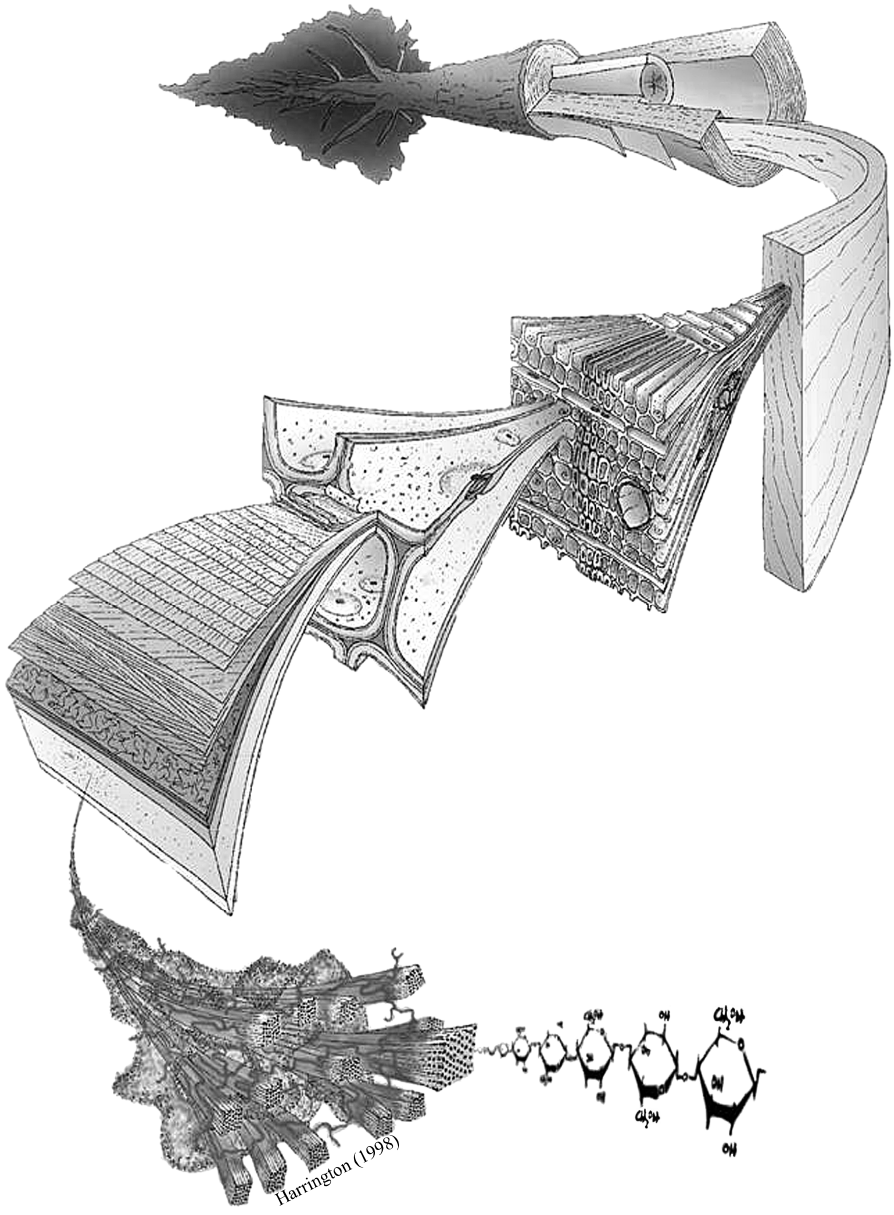
En fin d'expérimentation, une seconde phase de ce premier travail consistera à mettre en relation la morphologie détaillée des arbres avec leur réponse gravitropique actuelle. L'objectif, plus classique, sera d'établir un lien entre les contraintes de maturation et la formation récente de BT avec (i) l'inclinaison de la tige (hypothèse classique) et/ou (ii) des variables morphologiques plus globales pouvant représenter une asymétrie dans la distribution spatiale de la biomasse aérienne de l'arbre, ou encore sa sensibilité à la flexion (chapitre II, section II. 3).

Ces premiers travaux reposeront sur l'échantillonnage d'un dispositif sylvicole remarquable, organisé en quatre placettes de densité de plantation initiale extrêmes (supposées conduire à des niveaux de compétition très différenciés à âge donné), dans une même localisation géographique (même climat et mêmes conditions de sol), traitées en futaie régulière équienne et monospécifiques, constituées de hêtre de même provenance.

Objectif 2 : développer des méthodes nouvelles permettant d'aller plus loin dans le test d'hypothèses sur les relations générales entre stimulus et réponse, en conditions forestières naturelles. Ce second travail prendra le relai des travaux initiés par Barbacci et al. (2009) concernant l'évaluation du moment de flexion exercé par la distribution spatiale de la biomasse aérienne sur la grume de l'arbre. Il nécessitera une importante mise au point méthodologique. En effet, pour évaluer les stimuli candidats à un instant donné et pour suivre ultérieurement les réponses en termes de variation de forme dans le temps, il faut pouvoir évaluer (i) les inclinaisons et les courbures de troncs et (ii) le déploiement de la biomasse des couronnes dans l'espace sur de grands arbres aux formes a priori complexes. La technologie LiDAR terrestre, technologie de numérisation laser 3D très prometteuse pour les mesures d'inventaire forestier, a été supposée capable de fournir les données utiles sur l'architecture de l'arbre et la distribution spatiale de ses volumes de bois, de manière rapide et non destructrice. Une méthode de modélisation 3D de la structure ligneuse d'arbres adultes sera donc mise au point (chapitre III). A partir des maquettes 3D obtenues, les sollicitations mécaniques supportées par la tige sous l'effet du chargement en biomasse de l'arbre seront évaluées, de même que l'inclinaison et la courbure de la grume, et confrontées à des mesures d'indicateurs de contraintes de croissance mesurés à la périphérie de la tige. Toujours à partir des maquettes 3D, l'historique de la croissance en biomasse aérienne des cinq dernières années tentera d'être modélisée et mise en relation avec les indicateurs de contraintes (chapitre IV). Afin de garantir la généricité ultérieure des méthodes, cette approche sera utilisée sur un panel d'espèces représentant une gamme étendue de morphologies, de stratégies écologiques et de sylvicultures.

Chapitre I

Concepts et définitions en biomécanique de l'arbre



Harrington (1998)

I. 1 BASES BIOLOGIQUES DU CONTROLE DE LA POSTURE DE L'ARBRE

I. 1. 1 Croissance de l'arbre et nécessité du contrôle de la posture

Au cours de sa croissance, un arbre développe une structure ligneuse de support lui permettant d'explorer l'espace et ainsi de capter les ressources qui, en retour, viendront enrichir la structure de support. Bien que cela soit tout aussi vrai pour la partie souterraine (prospection du sol par les racines afin de capter l'eau et les minéraux) que pour la partie érigée (prospection aérienne par les branches afin de capter la lumière et le CO_2), cette thèse s'intéressera particulièrement à la structure ligneuse aérienne, dont les processus de croissance sont succinctement résumés à la Figure I. 1.

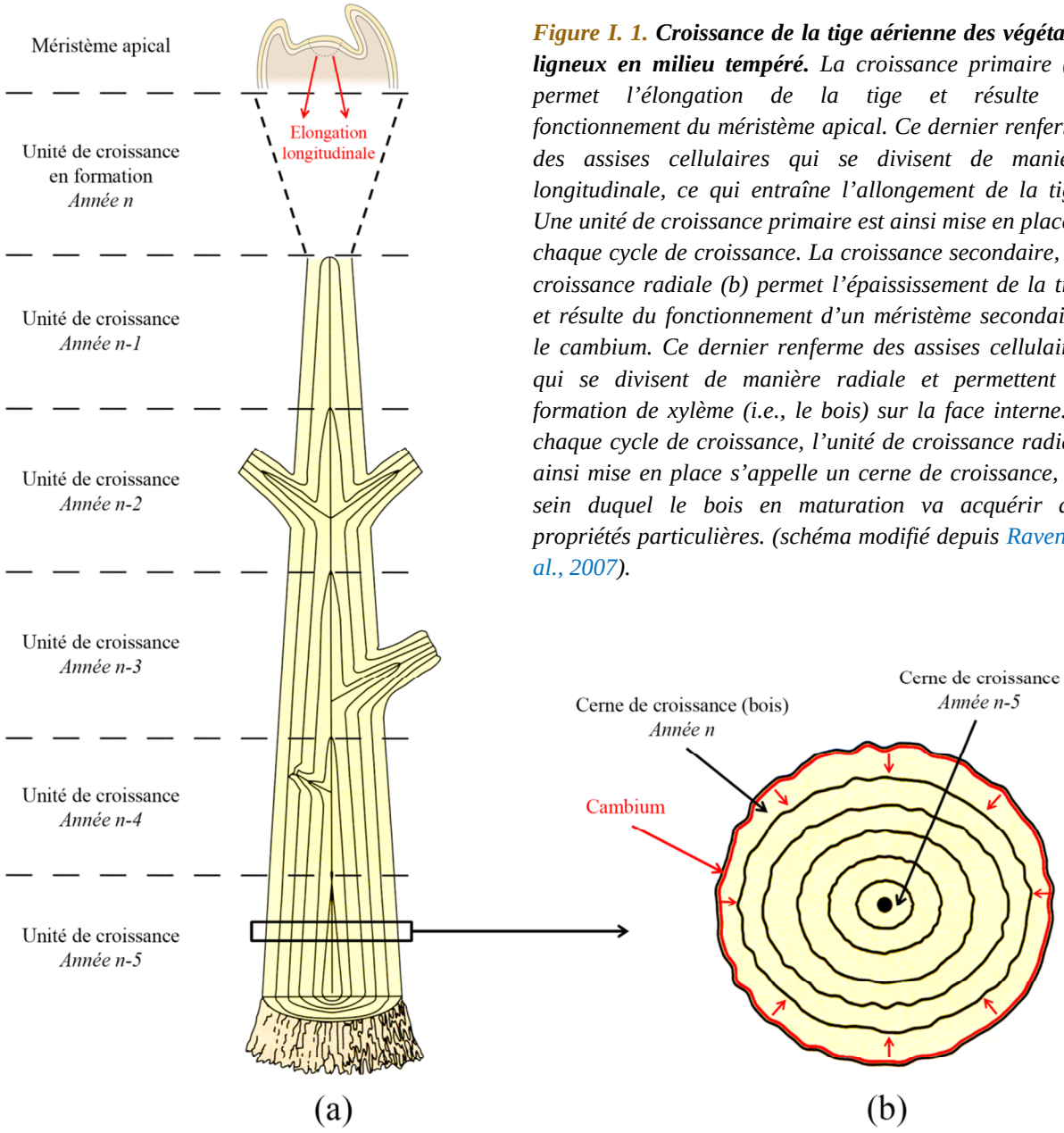


Figure I. 1. Croissance de la tige aérienne des végétaux ligneux en milieu tempéré. *La croissance primaire (a) permet l'élongation de la tige et résulte du fonctionnement du méristème apical. Ce dernier renferme des assises cellulaires qui se divisent de manière longitudinale, ce qui entraîne l'allongement de la tige. Une unité de croissance primaire est ainsi mise en place à chaque cycle de croissance. La croissance secondaire, ou croissance radiale (b) permet l'épaississement de la tige et résulte du fonctionnement d'un méristème secondaire, le cambium. Ce dernier renferme des assises cellulaires qui se divisent de manière radiale et permettent la formation de xylème (i.e., le bois) sur la face interne. A chaque cycle de croissance, l'unité de croissance radiale ainsi mise en place s'appelle un cerne de croissance, au sein duquel le bois en maturation va acquérir des propriétés particulières. (schéma modifié depuis Raven et al., 2007).*

La croissance de la structure ligneuse aérienne d'un arbre est contrôlée par la quantité de ressources disponibles, mais également par les lois de la physique. Elle est notamment soumise à la gravité, qui entraîne une forte contrainte (au sens écologique) dans le milieu aérien, et se traduit par deux problèmes mécaniques distincts (Fournier et al., 2006) : (i) la finesse (i.e., le rapport longueur/épaisseur) extrême des organes ligneux amène un risque d'affaissement brutal (appelé « flambement » en mécanique des structures élancées), et (ii) la croissance en masse crée une perturbation continue (i.e., une déformation au sens mécanique) de la posture verticale ou oblique. L'arbre doit donc contrôler en permanence cette perturbation mécanique occasionnée par les masses en croissance, afin de maintenir une posture érigée tout en prévenant l'affaissement (Moulia et al., 2006).

La gravité est donc une contrainte environnementale permanente, source d'énergie mécanique indésirable. D'autres stimuli environnementaux peuvent également perturber temporairement et à des degrés divers la morphologie et l'équilibre de l'arbre. C'est notamment le cas du vent, stimuli chronique, mais dont l'influence est variable dans le temps et en intensité (Bruchert and Gardiner, 2006; Nicoll and Ray, 1996). Il faut ajouter l'effet du phototropisme, qui oriente les branches vers la lumière et peut ainsi entrainer un déséquilibre (Hangarter, 1997). Tous ces facteurs orientent la croissance et définissent la posture idéale qui sera rectifiée en permanence par les processus de contrôle. Ils ont amené les arbres à développer des mécanismes moteurs procurant une énergie mécanique suffisante leur permettant de réorienter des axes ligneux par ailleurs rigides. De même, les arbres ont dû développer des mécanismes de perception-réponse permettant de détecter les positions indésirables des différents axes tout en intégrant leur vitesse de croissance et leur géométrie.

Le contrôle de la posture pour explorer l'espace, maintenir une position érigée et contrer les effets de la gravité est donc un processus fonctionnel indispensable à la survie des arbres, constitués d'organes ligneux extrêmement élancés et capables de multiplier leur croissance d'un facteur 10^6 durant leur cycle de vie (Fournier et al., 2006; Read and Stokes, 2006). Les paragraphes qui suivent vont expliciter les différents processus moteurs ou perceptifs associés, et poser les bases des modèles biomécaniques qui permettront d'estimer rétrospectivement, par observation du bois et/ou de la forme actuelle, l'histoire des réorientations d'arbres adultes.

I. 1. 2 Moteurs du contrôle de la posture

Un moteur est un dispositif qui effectue un travail mécanique à partir d'une énergie. Deux moteurs assurent le contrôle de la posture de l'arbre : le moteur osmo-hydraulique dans les tissus primaires en élongation et le moteur de retrait/gonflement polymérique dans les tissus en croissance secondaire.

I. 1. 2. 1 Le moteur osmo-hydraulique des tissus primaires en croissance

Le moteur osmo-hydraulique agit dans les cellules en élongation, qui ne possèdent que leur paroi primaire (Tomos et al., 1989). La différence de potentiel osmotique entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule provoque l'entrée d'eau dans cette dernière, ce qui augmente la pression de turgescence interne. La hausse de la pression de turgescence provoque alors l'allongement de la cellule dans le sens longitudinal, et ainsi l'étirement de la paroi primaire (Figure I. 2.a). Si l'étirement longitudinal est hétérogène de part et d'autre de la section transversale de la tige, une courbure apparaît, induite par la croissance primaire différentielle (Figure I. 2.b). Ce moteur, qui agit dans les tissus primaires, réoriente efficacement les jeunes tiges (Moulia and Fournier, 2009). En revanche, dès la mise en place de la croissance secondaire, les axes deviennent trop rigides pour être entraînés par les tissus primaires

périphériques (i.e., la zone cambiale en expansion). Un second moteur, capable de générer des énergies mécaniques supérieures, intervient dans la zone en maturation.

I. 1. 2. 2. Le moteur de retrait/gonflement polymérique lors de la maturation du bois

Le moteur de retrait/gonflement polymérique agit dans les tissus de la tige qui ne sont plus en élongation mais pour lesquels la croissance secondaire est active. Ce moteur résulte de la maturation des cellules nouvellement formées par le cambium, qui comprend leur élargissement, la formation d'une paroi secondaire rigide et lignifiée, ainsi que leur mort cellulaire programmée (Plomion et al., 2001).

Lors de la maturation, les cellules (trachéides ou fibres) tendent à se rétracter ou à s'allonger dans le sens longitudinal (Archer, 1987; Fournier et al., 2006). A l'échelle de l'ultrastructure pariétale, différentes hypothèses sont avancées pour expliquer l'origine de ces déformations et de leurs variations dans les différents types de bois (décrits au paragraphe suivant). Ces hypothèses invoquent des pressions exercées par la polymérisation des lignines sur le réseau de microfibrilles de cellulose, ou encore des variations dimensionnelles des microfibrilles (Almeras, 2012; Bamber, 2001; Scurfield, 1973). Ce retrait/gonflement longitudinal, gêné par l'adhésion des nouvelles cellules au noyau central de bois plus ancien, engendre des contraintes mécaniques dans le bois nouvellement formé, modifiant le champ de contraintes préexistant (Figure I. 2.c). Si ces auto-contraintes sont hétérogènes de part et d'autre de la section transversale de la tige, la face la plus tendue tire sur l'autre et une courbure apparaît (Figure I. 2.d).

Que ce soit pour les feuillus ou pour les conifères, les cellules nouvellement formées par le cambium possèdent une tendance naturelle au retrait longitudinal lors de la maturation de leur paroi secondaire. Le bois ainsi mis en place dans le nouveau cerne s'appelle le bois normal (BN). En revanche, lorsque le contrôle de la posture est activé, un secteur angulaire du nouveau cerne peut se différencier en un bois particulier appelé bois de réaction (BR), aux propriétés anatomiques et mécaniques particulières, différentes entre feuillus et conifères (Du and Yamamoto, 2007) :

- Chez les feuillus (Figure I. 3), le bois de réaction est appelé bois de tension (BT, noté TW à la Figure I. 2. d). Le BT se caractérise par un retrait axial plus fort (et donc, une tension plus forte) que dans le bois normal ou opposé. L'asymétrie entre les tensions importantes d'un côté de la tige (dues au BT) et les tensions normales de l'autre côté (dues au BN) provoque la courbure de la tige, et ainsi sa réorientation (i.e., le BT « tire » les tissus adjacents). Au niveau structural, le BT se distingue du BN par une paroi à très forte teneur en cellulose cristalline, dans laquelle l'angle des microfibrilles est quasiment nul (Chanson, 1989; Ruelle et al., 2006). Pour environ la moitié des espèces feuillues, ces caractéristiques se manifestent par le remplacement de la couche S3 ou de tout ou partie des couches S2 et S3 par une couche non lignifiée appelée couche gélatineuse (couche G) (Clair et al., 2006b) ;

- Chez les conifères (Figure I. 4), le bois de réaction est appelé bois de compression (BC). A l'inverse du BT, le BC tend à s'étirer dans l'axe des cellules, ce qui engendre de fortes compressions (i.e., le BC « repousse » les tissus adjacents). Là encore, l'asymétrie entre les compressions importantes du BC et les retraits du BN opposé provoque la courbure de la tige. Au niveau structural, le BC se distingue du BN par la disparition de la couche S3 dans la paroi secondaire, l'angle plus élevé des microfibrilles dans la couche S2, la forme ronde et la longueur réduite des trachéides, ainsi qu'une teneur plus élevée en lignine (Chanson, 1989).

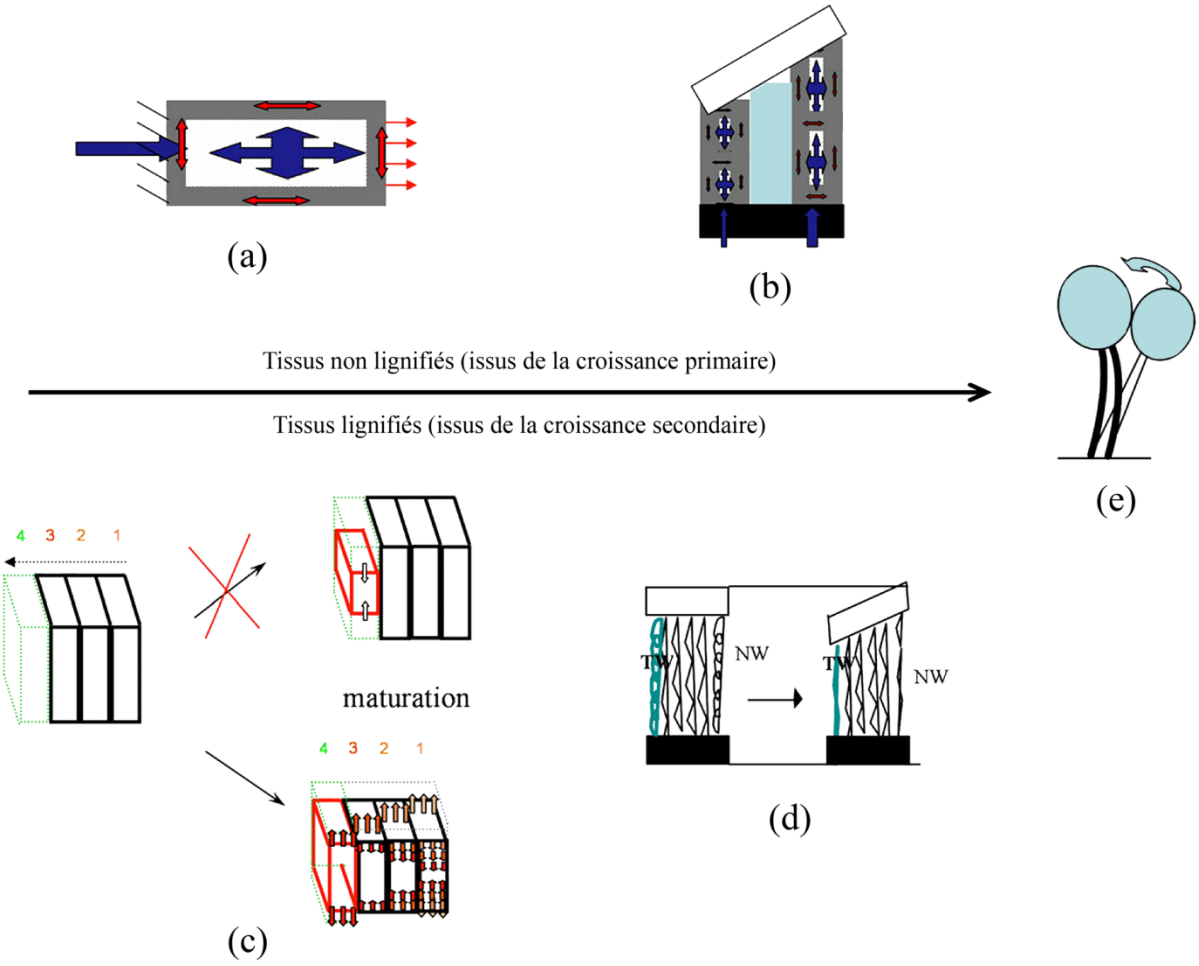


Figure I. 2. ***Moteurs des mouvements gravitropiques.*** *Le moteur osmo-hydraulique agit dans les cellules en croissance primaire, non lignifiées (a). Lors de la croissance primaire, l'entrée d'eau dans la cellule (flèche bleue à gauche) entraîne l'augmentation de la pression de turgescence interne (flèche en croix au centre). La paroi primaire de la cellule s'étire alors dans le sens longitudinal (double flèches rouges). L'asymétrie d'élongation des cellules sur la section transversale de la tige inclinée provoque sa courbure (b), et ainsi son redressement (e). Le moteur de retrait polymérique agit dans les tissus qui ne sont plus en élongation mais pour lesquels la croissance secondaire est active. La paroi secondaire des cellules de la couche nouvellement formée (en vert, c) tend naturellement à se rétracter longitudinalement lors de sa maturation. L'adhésion de cette nouvelle couche de cellules à la couche préexistante gêne cette rétraction, et la nouvelle couche de cellules se retrouve en état de tension longitudinale (flèches externes). Les couches précédentes, initialement en tension suite à leur propre maturation, subissent un incrément de compression (flèches internes), la compression devenant de plus en plus importante que la couche de cellules est ancienne. Dans le cas d'un arbre feuillu, le contrôle de la posture se met en place par formation, sur une face, d'un bois à très fort retrait axial appelé bois de tension (d). L'asymétrie de retrait longitudinal, et donc de contrainte de tension, sur la section transversale de la tige provoque sa courbure, et ainsi son redressement (e). (modifié depuis Moulia and Fournier, 2009).*

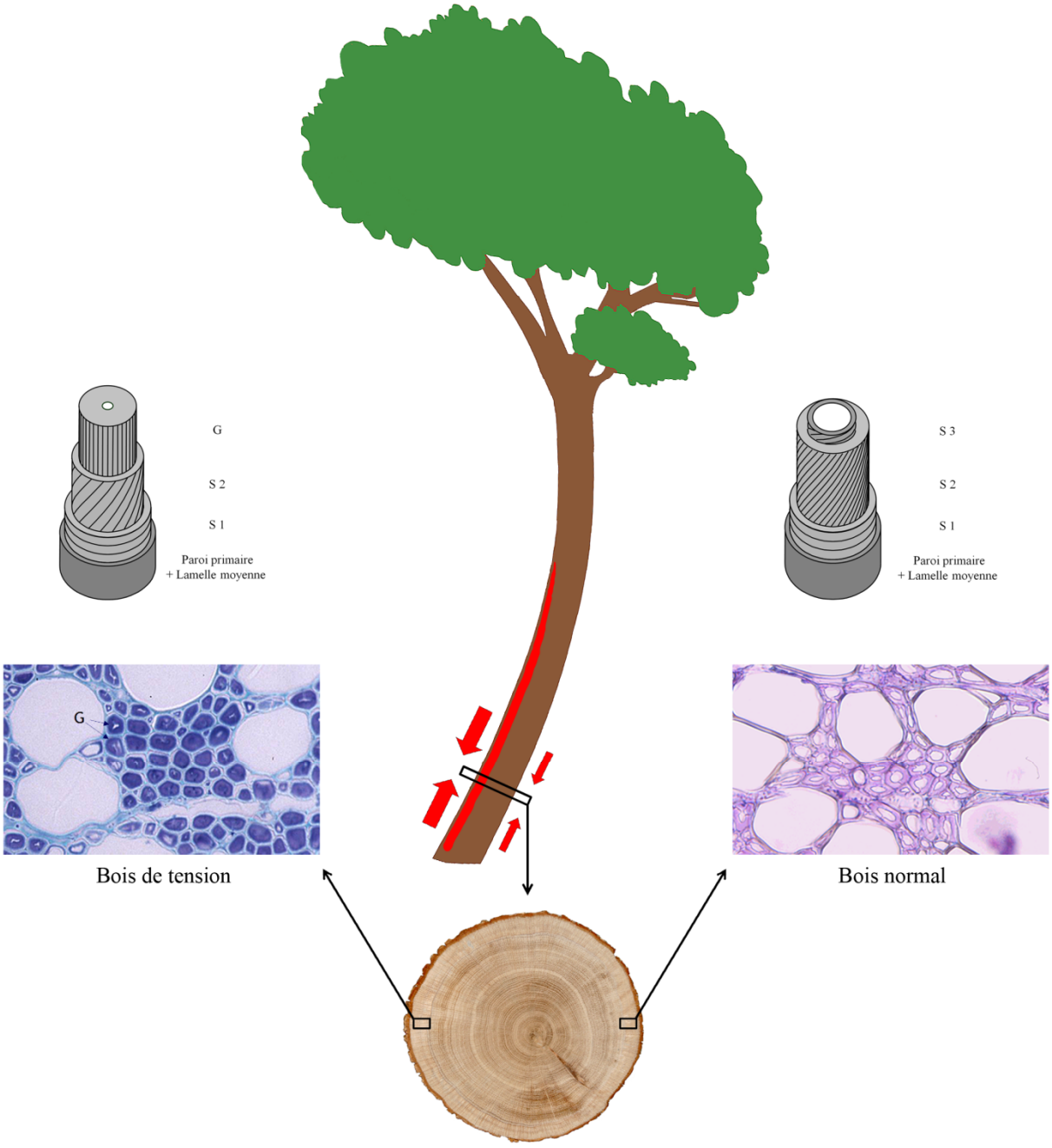


Figure I. 3. ***Localisation et anatomie du bois de tension (BT) chez un feuillu.*** *Le BT (en rouge) se met en place sur la face supérieure de la tige inclinée. Le remplacement de la couche S3 de la paroi secondaire par la couche G lors de la maturation du BT entraîne des tensions plus importantes sur la face supérieure de la tige, ce qui provoque sa courbure.*

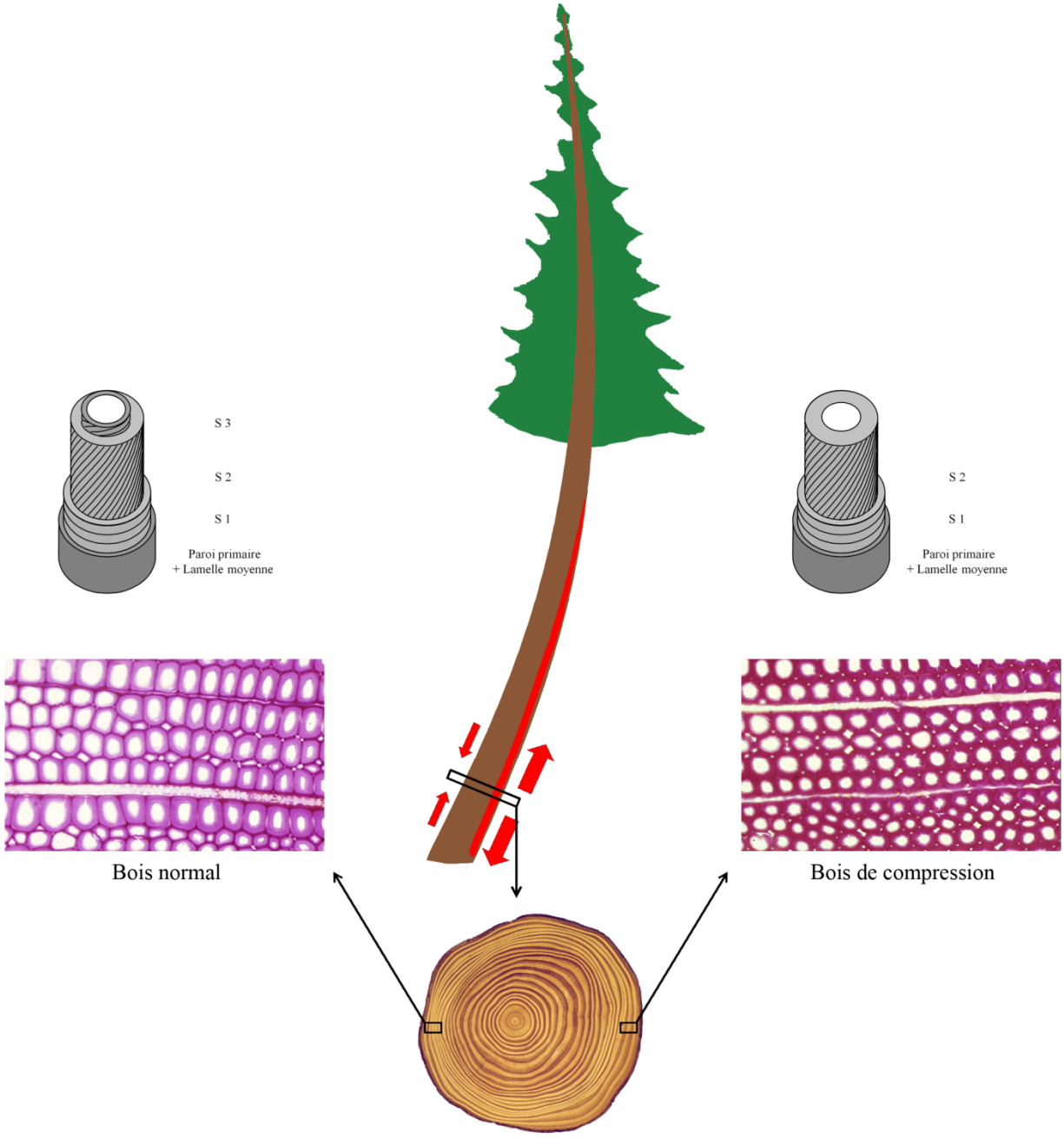


Figure I. 4. ***Localisation et anatomie du bois de compression (BC) chez un conifère.*** *Le BC (en rouge) se met en place sur la face inférieure de la tige inclinée. La disparition de la couche S3, l'angle des microfibrilles dans la couche S2 de la paroi secondaire et la forme ronde prise par les trachéides lors de la maturation du BC entraîne des compressions importantes sur la face inférieure de la tige, ce qui provoque sa courbure.*

Les mécanismes physicochimiques à l'origine des déformations de maturation dans les parois cellulaires sont encore mal connus, avec de nombreuses controverses autour du fonctionnement mécanique de la couche gélatineuse (Almeras, 2012). Quoi qu'il en soit, l'observation montre généralement de bonnes corrélations entre les déformations de maturation macroscopiques du bois (estimées par des méthodes mécaniques à l'échelle du cm²) et les paramètres caractéristiques des variations ultrastructurales entre BT, BN et BC, comme par exemple l'angle des microfibrilles dans la couche S2 ou encore la composition chimique en lignine ou en cellulose cristalline (Bailleres et al., 1995; Clair et al., 2006b).

Ce second moteur génère les énergies suffisantes pour courber des tiges de bois rigide. Il s'exerce de façon continue sur une durée indéfinie (comme la croissance en diamètre). Il est plus lent que le premier, et d'autant plus lent que la tige est de grande dimensions et de gros diamètre. La réorientation d'une tige lignifiée grâce au moteur de retrait/gonflement polymérique (croissance secondaire) peut ainsi s'exercer sur plusieurs mois ou années, en fonction de la taille de la tige. C'est ce second moteur qui monopolisera notre attention tout au long de cette thèse, qui porte sur la réponse biomécanique d'arbres adultes, du fait de ses impacts sur la qualité du bois.

I. 1. 2. 3 Asymétrie de croissance et/ou asymétrie de qualité du bois

La formation de BR est très souvent associée à une croissance radiale excentrique (voir la rondelle transversale des Figures I. 3 et I. 4). Ceci amplifie encore le différentiel de forces (couple moteur) entre face de BR et face opposée. En effet, à déformation de maturation (et donc, à contrainte) égale, une plus grande surface produit une force plus grande (force de tension dans le BT, et de compression dans le BC). L'asymétrie de force étant plus grande, la courbure l'est également. Ces deux mécanismes agissent de concert pour fournir à l'arbre un système de contrôle de la posture basé sur les propriétés du bois et la géométrie de la section transversale de la tige.

Il est alors possible d'imaginer que l'asymétrie de croissance seule, sans modification de la qualité du bois, puisse générer une courbure, et donc, maintenir ou contrôler la posture. Il sera donc utile de disposer d'un modèle mécanique permettant d'évaluer l'efficacité et la synergie des deux caractéristiques (formation de BR et asymétrie de croissance radiale).

I. 1. 3 Perception des stimuli biomécaniques

Les mécanismes moteurs des mouvements tropiques développés dans la section I. 1. 2 ne pourraient exister sans les mécanismes de perception associés. Cette section n'a pas pour ambition de décrire l'intégralité des mécanismes impliqués dans la perception et la transduction des signaux mécaniques dans les tiges lignifiées, d'autant plus que tous ne sont pas encore connus (Moulia and Fournier, 2009 pour une revue récente). Cette section rappelle simplement les principes essentiels des deux mécanismes considérés à ce jour comme étant à l'origine de la formation de BR et des mouvements gravitropiques.

La perception des stimuli biomécaniques est assurée par deux processus coexistants. Le premier, appelé gravi-perception, correspond à la perception de l'inclinaison locale de la tige. Le second, appelé mécano-perception, correspond à la perception de la déformation subie par les tissus de la tige.

I. 1. 3. 1 Perception de l'inclinaison locale : la gravi-perception

La gravi-perception correspond à la perception de l'inclinaison locale de la tige par des tissus spécialisés. Ainsi, chez les espèces ligneuses, la perception de l'inclinaison locale se déroule dans les inflorescences et les cellules endodermiques (Nakamura et al., 2001). Ces tissus possèdent des cellules spécialisées appelées statocytes qui, eux-mêmes, contiennent des organites appelés amyloplastes. Ces organites agissent comme des statolithes qui, par leur sédimentation, activent des canaux ioniques mécanosensibles (stretch-activated channels) sur la face inférieure de la membrane plasmique. Cela entraîne un influx de calcium (Ca^{2+}), un changement de pH et une amplification de $InsP_3$ (inositol triphosphate) dans la cellule (Perbal and Driss-Ecole, 2003). La transduction du signal entraîne alors la production et la redistribution d'auxine et d'éthylène dans la tige, hormones couramment admises comme étant à l'origine de la différenciation du BN en BR (Du and Yamamoto, 2003; Hellgren et al., 2004).

Ce mécanisme est toutefois plus complexe qu'une simple sédimentation d'organites, tel que le démontrent les études successives réalisées dans le domaine de la gravi-perception. Le mouvement descendant des amyloplastes est ainsi régulé par des interactions avec le système vacuolaire (Morita and Tasaka, 2004) et le système cytosquelettique (Palmieri et al., 2007). La sédimentation des amyloplastes semble également être un mécanisme adaptatif visant à amplifier la gravi-perception, en complément d'un mécanisme primitif basé sur la perception directe de la pression dans le protoplaste (Perbal and Driss-Ecole, 2003).

I. 1. 3. 2 Perception des déformations locales : la mécano-perception

La mécano-perception correspond à la perception par la cellule des déformations exercées par la perturbation mécanique sur sa paroi (Coutand and Moulia, 2000; Jaffe et al., 2002). Ce mécanisme participe à la perception des signaux morphogénétiques tels que l'effet de la gravité sur la structure de l'arbre, mais aussi le vent ou encore le contact avec un houppier voisin.

Deux variables se sont longtemps disputées le titre de variable déclencheuse de la mécano-perception : la déformation (i.e., l'élongation due à la perturbation) et la contrainte (i.e., « l'effort » résultant de la déformation)[1]. Il semble aujourd'hui que la déformation soit le facteur responsable de la mécano-perception. Etant donné que la membrane (plasmalemme) est plaquée contre la paroi cellulaire sous l'effet de la pression de turgescence, toute déformation appliquée sur la paroi lui est immédiatement retransmise, ce qui entraîne l'ouverture des canaux ioniques mécanosensibles (Coutand, 2010; Telewski, 2006).

Il a été démontré que la perception des déformations est à la fois locale et dispersée le long de la tige, et que la réponse de croissance associée est dépendante du nombre de perturbations plutôt que de leur intensité individuelle (Coutand and Moulia, 2000). Ce résultat confirme par ailleurs le rôle de la durée du stimulus gravitationnel sur le redressement de l'arbre, déjà observé sur de jeunes plants de peuplier en pot artificiellement inclinés (Jourez and Avella-Shaw, 2003). Un modèle de type « somme de déformations » a alors été développé. Etant donné que les mécanismes de transduction du signal se déroulent à l'échelle cellulaire, chaque élément des tissus de la tige génère un signal proportionnel à la déformation appliquée (Coutand, 2010; Coutand and Moulia, 2000). Néanmoins, tous les mécanismes intervenant dans cette réponse mécano-perceptive ne sont pas encore connus.

Ce mécanisme intervient dans le processus de thigmomorphogenèse (du grec « thigmo » : le toucher, et morphogenèse : l'acquisition de la forme), qui est la réponse adaptative de la croissance des arbres

[1] Ces deux termes mécaniques seront développés plus en détails dans la section I. 2.

aux sollicitations mécaniques. Ce processus assure le dimensionnement optimal de la structure ligneuse de l'arbre sous l'effet des perturbations mécaniques exercées par l'environnement, plus particulièrement la gravité et le vent (Jaffe, 1980).

Les principales réponses thigmomorphogénétiques de l'arbre à la stimulation mécanique de ses parties aériennes sont :

- la diminution de la quantité de biomasse allouée aux organes aériens (pousses végétatives) au profit de la croissance racinaire. Cela permet à l'arbre de renforcer son ancrage au sol, via la stimulation de l'épaississement et de la ramification des racines (Stokes et al., 1997) ;

- la modification de l'architecture du houppier et des paramètres de ramification des branches dans les milieux très exposés au vent, ce qui peut conduire à une augmentation du balancement de l'arbre (Sellier and Fourcaud, 2009) ;

- la réduction de l'élancement des tiges porteuses, c'est-à-dire la réduction de la croissance en longueur (croissance primaire) au profit de la croissance en épaisseur (croissance secondaire). Pour la tige principale, cela se traduit par une réduction de la croissance en hauteur au profit de la croissance en diamètre, i.e., une augmentation du défilement de la tige (Jaffe, 1980) ;

- la modification de la géométrie de la section transversale des tiges porteuses, induite par une asymétrie de croissance radiale. Il en résulte une section transversale elliptique et à la moelle excentrée, dont le moment quadratique est plus important et confère aux tiges porteuses une plus grande résistance à la flexion (Pruyn et al., 2000) ;

- la modification de la densité et des propriétés mécaniques (rigidité) du bois (Pruyn et al., 2000).

La thigmomorphogenèse permet ainsi à l'ensemble de la structure ligneuse de l'arbre d'être plus résistante, jusqu'à une limite qui reste cependant difficile à déterminer. Tous les processus intervenant dans l'acclimatation thigmomorphogénétique des arbres ne sont pas encore connus, de même que sa performance. Les stratégies thigmomorphogénétiques mises en place par les différentes essences doivent également être définies (Fournier et al., 2006).

I. 1. 4 Lien entre morphologie et réponse biomécanique de l'arbre

Les contraintes de croissance sont donc le fruit de processus biologiques qui permettent à l'arbre de contrôler l'orientation de ses axes lignifiés et de maintenir une posture viable durant la croissance. Bien que représentant un mécanisme adaptatif permettant à l'arbre de lutter contre les perturbations mécaniques environnementales, ces contraintes deviennent en revanche un défaut majeur pour les sociétés humaines, qui utilisent le bois comme matériau aux usages variés. Ces contraintes peuvent en effet se relâcher aux différentes étapes de transformation du bois, de l'abattage à la découpe, et compromettre son utilisation. Le relâchement des contraintes emmagasinées par le bois peut ainsi conduire à la création de fentes à l'extrémité de la grume (pouvant parfois entraîner son éclatement lors de l'abattage) ou encore la déformation des plateaux et autres produits issus du sciage (Ferrand, 1983). De par leur structure particulière, les BR sont également à l'origine de défauts pour l'utilisation industrielle. Par exemple, le BC possède une moins bonne qualité papetière du fait de sa teneur élevée en lignines, tandis que le BT, souvent pelucheux, rend délicates les étapes de ponçage et de rabotage. Les retraits de séchage sont également très hétérogènes entre BR et BN, de telle sorte que leur mélange dans les pièces de charpente ou de menuiserie entraîne de fortes distorsions au séchage (« warping ») qui aggrave les pertes déjà occasionnées par le sciage. Les sciences forestières se sont donc intéressées de très près à la présence de BR et à l'évaluation des autocontraintes de maturation dans le bois des arbres sur pied. Elles ont logiquement cherché à les relier aux caractéristiques dendrométriques des

arbres dans l'objectif de pouvoir les classer dans le cadre d'inventaires, ou encore de concevoir des itinéraires sylvicoles limitant leur apparition (Kubler, 1988).

I. 1. 4. 1 Variables morphologiques indicatrices

I. 1. 4. 1. 1 Inclinaison de la tige

Historiquement, l'un des premiers critères morphologiques ayant pu être relié à la présence de BR en milieu forestier fut l'inclinaison locale de la tige de l'arbre. Une forte relation a ainsi été mise en évidence entre le degré d'inclinaison de la tige et la concentration de BR (Arganbright and Bensend, 1968; Hamilton et al., 1985; Kaiser and Pillow, 1955; Westing, 1965). Chez le hêtre, une forte relation fut mise en évidence entre l'inclinaison de la tige et la position du point présentant la contrainte maximale (Saurat and Gueneau, 1976), le pic de contrainte survenant ainsi sur la face supérieure de la tige inclinée, et augmentant avec le degré d'inclinaison de la tige (Ferrand, 1982b; Polge, 1981). A l'inverse, certaines études se sont révélées incapables d'établir de telles relations (Burger and Ffolliott, 1976; Sachsse, 1961). En effet, une tige verticale peut aussi bien être le fruit d'une absence de réaction gravitropique forte (dans le cas d'une croissance sans perturbation importante) que d'une réaction qui a bien fonctionné. Des arbres ayant un tronc proche de la verticale peuvent ainsi présenter encore plus de BR que des arbres penchés (Nicholson, 1973) et des arbres penchés rester vierges de BR (Arganbright and Bensend, 1968).

I. 1. 4. 1. 2 Courbure de la tige

D'autres auteurs ont alors remarqué qu'une forte asymétrie de contraintes pouvait entraîner la courbure d'une tige initialement rectiligne, et ont cherché à évaluer la pertinence de la courbure en tant que variable indicatrice de la présence de BR ou de fortes contraintes. Il est alors apparu que la courbure était un indicateur de fortes contraintes de tension sur la face concave (Lenz and Strässler, 1959; Nicholls, 1982; Nicholson et al., 1975). De fait, la variation de courbure est mécaniquement la variable pertinente pour décrire les mouvements gravitropiques (Moulia and Fournier, 2009).

Cependant, lorsqu'on observe un tronçon de tige, la courbure est le résultat, intégré sur toute la vie du tronçon, de la lutte entre la courbure d'affaissement due à l'effet passif de la gravité (qui entraîne une concavité vers le bas) et la courbure de réorientation gravitropique (qui entraîne une concavité vers le haut). Ainsi, dès que la courbure passive est importante (e.g., un arbre au houppier excentré depuis longtemps) ou au contraire que la courbure de réorientation est peu importante (e.g., une réaction très récente n'ayant pas encore eu l'occasion de s'exprimer), on peut imaginer que la superposition des deux ne se traduit pas nécessairement par une forte courbure observée dans l'état actuel. Comme pour le critère précédent de verticalité, un arbre rectiligne peut aussi bien être le fruit d'une absence de réaction gravitropique forte (dans le cas d'une croissance sans perturbation importante) que d'une réaction *a minima* pour contrecarrer exactement la courbure de gravité. Il reste que la courbure est un indicateur plus local et a priori plus sensible : d'une part, on peut définir si la concavité de la courbure est dirigée vers le haut (réaction prépondérante) ou vers le bas (affaissement prépondérant), d'autre part, il est difficile pour une tige de réguler sa forme avec précision sur toute sa longueur pour devenir parfaitement rectiligne. Par ailleurs, la courbure a souvent été mesurée de manière imprécise et qualitative. L'utilisation d'outils métrologiques innovants, autre volet important de cette thèse, devrait permettre de mesurer la courbure de manière plus précise.

I. 1. 4. 1. 3 Dimensions de la tige

La capacité d'une tige lignifiée à se plier localement est fonction de son épaisseur : une tige fine se courbera plus facilement qu'une tige épaisse. Par ailleurs, l'action de la gravité dépend de la répartition

des masses et notamment de la hauteur du centre de gravité. Il a par exemple été démontré que la forme, la répartition des masses et les dimensions de l'arbre influencent de manière importante le risque de dépassement de la limite de stabilité et d'effondrement sous le poids propre de la structure, notamment dans le cas où la hauteur de l'arbre devient trop importante par rapport à son diamètre (Jaouen et al., 2007). Ainsi, un fort élancement de tige (i.e., un fort rapport hauteur/diamètre) est généralement considéré comme un facteur pouvant indiquer de fortes contraintes de croissance (Becker et al., 2005; Biechele et al., 2008; Ferrand, 1982b).

I. 1. 4. 1. 4 Dimensions du houppier

L'inclinaison, la courbure locale et l'élancement de la tige n'expliquant généralement qu'une faible part de la variabilité des réponses biomécaniques observées (présence de BR, contraintes de croissance), d'autres auteurs se sont intéressés à des variables morphologiques plus globales, et plus particulièrement aux dimensions du houppier. C'est ainsi que certains auteurs ont mis en évidence une forte relation entre la surface projetée du houppier et l'intensité des contraintes de croissance sur la périphérie de la tige à 1,30 m de hauteur (Polge, 1982). L'intensité des contraintes de croissance semble ainsi diminuer avec l'augmentation de la surface projetée du houppier (Ferrand, 1982b; Polge, 1982; Saurat and Gueneau, 1976). Un arbre exposé à une lumière unilatérale aura également tendance à développer un houppier asymétrique pouvant être source de déséquilibre, et qui forcera l'arbre à recourir à une correction gravitropique plus importante (Boyd, 1980).

I. 1. 4. 2 Contrôle sylvicultural

La gestion du peuplement influence fortement la morphologie acquise par les arbres durant la croissance. La recherche forestière a étudié l'impact des pratiques sylvicoles sur l'intensité des contraintes de croissance, via les modifications que ces pratiques entraînent sur la morphologie des arbres. Il a ainsi été démontré que l'intensité des contraintes de croissance diminue dans les peuplements peu denses (Ferrand, 1982b; Polge, 1982). Une densité de tiges à l'hectare réduite se traduit en effet par la croissance libre de la couronne des arbres (houppier plus large) et l'augmentation de la croissance en diamètre de leur tige (réduction de l'élancement). Ainsi, les arbres ayant poussé en régime de « taillis sous futaie » présentent moins de contraintes que des arbres de « futaie régulière » (Polge, 1982). A l'inverse, un peuplement où la densité de tiges est importante donnera des arbres à la grume plus élancée, et donc, plus sensible à la flexion suite à une perturbation mécanique. Les contraintes de croissance semblent également être supérieures dans les peuplements réguliers, où les contacts entre houppiers sont plus intenses que dans les peuplements irréguliers (Kubler, 1988). Dans ces peuplements denses, la compétition pour l'espace (accès à la lumière), plus importante, impose aux arbres de coloniser les espaces libres avec leurs branches, ce qui peut conduire à un déséquilibre, et donc, imposer une correction gravitropique plus importante (Johnston, 1962; Kubler, 1988; Ancelin, 2001).

La sylviculture repose sur un scénario d'éclaircies qui amène le peuplement à sa densité finale, en façonnant progressivement des arbres de qualité, c'est-à-dire formés d'une bille de pied de longueur suffisante, avec un faible cœur branchu (ce qui demande un temps de vie en peuplement dense), et de diamètre suffisant (ce qui demande une densité finale suffisamment faible). Les effets de l'éclaircie sur le contrôle de la posture peuvent être envisagés de deux points de vue. D'une part l'éclaircie réduit l'élancement et augmente la dimension de la couronne, diminuant ainsi l'intensité des contraintes. Cette diminution a notamment été observée sur des hêtres âgés de 35 ans ayant subi des éclaircies vigoureuses (Polge, 1981). D'autre part, l'éclaircie est une perturbation qui occasionne une augmentation forte de la masse supportée (augmentation de la couronne). Si cette croissance foliaire

n'est pas coordonnée avec une croissance en diamètre suffisante pour assurer la rigidité, et si de plus, elle se développe de façon asymétrique par rapport au tronc, on peut craindre au contraire un fort recours à la formation de BR après éclaircie pour contrôler la verticalité perturbée des troncs. De fortes réorientations ont par exemple été observées après ouverture chez de jeunes hêtres de régénération naturelle ayant auparavant poussé sous couvert dense (Collet et al., 2011). Kubler (1988) conclut alors que les peuplements devraient être éclaircis faiblement, fréquemment et de manière uniforme, et préconise également les peuplements irréguliers.

I. 1. 5 Conclusion

La croissance secondaire permet la réponse tropique des axes d'un arbre : elle autorise le mouvement de courbure de tiges déjà rigides et lignifiées. Elle provient de la perception d'un stimuli qui intègre l'état mécanique de l'arbre entier (répartition des masses, élancement), et met en œuvre un moteur basé sur la formation de BT et de fortes contraintes de tension périphériques chez les arbres feuillus. À qualité de BR égale, ce mouvement est beaucoup plus lent chez les arbres de gros diamètre ou à croissance radiale lente. Ce mouvement est généralement mis en œuvre pour s'opposer à la gravité (gravitropisme).

Lorsqu'on s'intéresse à la réponse de grands arbres, il est difficile d'observer directement les mouvements très lents, composés de petites déformations accumulées dans le temps et le long des tiges. On cherche donc des indicateurs de la réorientation passée observable dans l'état actuel. Les meilleurs indicateurs sont a priori rétrospectifs en utilisant (comme toujours en dendroécologie) le bois comme marqueur et en observant les plages successives de BR. Néanmoins, l'observation du BR ne sera pas suffisante pour comprendre l'efficacité de la réponse. Par exemple, une tige peut avoir formé beaucoup de BR sur une longue période sans avoir réussi à se redresser ou au contraire en se redressant trop avec une courbure de la base qui redresse la partie supérieure au-delà de la verticale. Les arbres évitent ce problème par la mise en place de deux plages de BR successives diamétralement opposées (Low, 1964). Ce phénomène apparaît également dans les mécanismes d'autotropisme, qui correspond à la décourbure de l'axe lors de son rapprochement avec la verticale (Coutand et al., 2007). Ainsi, la quantité et l'orientation du BR sur une rondelle peuvent varier, cerne après cerne, en fonction des perturbations auxquelles l'arbre a dû faire face au cours de sa croissance. Quoi qu'il en soit, l'observation directe de la morphologie reste indispensable mais nécessite de se doter de moyens adaptés pour la mesurer sur de gros arbres.

Pour les chercheurs forestiers focalisant sur la qualité des bois, une question a été d'évaluer, à partir de la morphologie actuelle de l'arbre, l'état des contraintes de maturation longitudinales périphériques, supposées responsables des éclatements à l'abattage lorsqu'elles sont très élevées. Même sur cette question, plus simple puisqu'il s'agit seulement d'évaluer les réponses récentes (dans le bois périphérique), la relation statistique avec la morphologie (qui intègre toute l'histoire de l'arbre) n'est pas évidente. Cela nécessite de mieux comprendre comment la réaction se met en place en fonction de l'environnement de l'arbre, en partie contrôlé par la sylviculture.

La réaction gravitropique de l'arbre varie dans le temps, en intensité comme en orientation, en fonction des perturbations environnementales auxquelles il doit faire face. Ainsi, l'état mécanique interne de la tige d'un arbre est le résultat de contraintes qui s'accumulent durant la croissance (Fournier et al., 1994). Beaucoup de résultats deviennent impossible à interpréter en l'absence de fortes inclinaisons/courbures, souvent révélatrices de fortes réactions biomécaniques, et plusieurs variables morphologiques peuvent interagir.

I. 2 METHODES D'EVALUATION DES FACTEURS CARACTERISTIQUES DES REPONSES GRAVITROPIQUES DE L'ARBRE

Nous avons vu à la section I. 1 que la réponse gravitropique de l'arbre se caractérise par la genèse de contraintes de maturation (i.e., une force par unité de surface) asymétriques, notamment en présence de BR. Des méthodes permettent alors de caractériser (i) la distribution du BR sur une section transversale de tige, et (ii) la variation des contraintes de croissance à la périphérie de cette section.

A partir des processus biologiques présentés à la section I. 1, plusieurs travaux de modélisation mécanique furent également entrepris afin d'évaluer le comportement biomécanique d'une tige lignifiée, i.e., la réponse fonctionnelle de l'arbre dans son environment. Cette section développe ainsi les bases de la biomécanique, de l'échelle du matériau à celle de l'individu.

La thèse portant essentiellement sur les essences feuillues, nous développerons le cas des angiospermes (donc du BT et de l'asymétrie de contraintes générée par une tension très forte sur une face), tout au long de cette section.

I. 2. 1 Mesures de la présence de BT et des déformations de maturation

I. 2. 1. 1 Détection macroscopique du bois de tension sur une section transversale de tige

Nous avons vu à la section I. 1 que le BT se distinguait du BN par la structure anatomique particulière de ses cellules, dont la paroi secondaire présentait une couche gélatineuse (couche G) chez certaines essences. Traditionnellement, les méthodes de détection du BT reposent sur l'utilisation de colorants, qui mettent en évidence ces propriétés particulières sur une rondelle de bois (Grzeskowiak et al., 1996). Plusieurs colorants existent (safranine fast green, chloro-iodure de zinc), mais l'un des plus couramment utilisés est le bleu-astra safranine, qui colore en rouge le BN (réaction avec la lignine) et en bleu le BT (réaction avec la cellulose cristalline de la couche G) (Siebers, 1960).

D'autres auteurs ont remarqué la présence de zones nacrées à la surface de rondelles observées à l'œil nu sous une lumière à faible angle d'incidence. A partir d'images numériques, des procédures de traitement d'image (e.g., seuillage) ont ainsi mis en évidence que cette surface nacrée correspondait à la couche G caractéristique du BT chez le peuplier (Badia et al., 2005) et le hêtre (Barbacci et al., 2008), et que les distributions de BT obtenues de cette manière étaient en accord avec celles obtenues par coloration.

Basés sur ces outils de détection, des méthodes de « cartographie » du BT, utilisant des procédures de traitement d'images, ont alors été mises au point afin de quantifier la surface et l'orientation du BT sur des rondelles, cerne après cerne (Badia et al., 2006; Barbacci et al., 2008; Clair et al., 2003a; Jourez and Avella-Shaw, 2003). La Figure I. 5 montre un exemple de procédure de traitement d'image permettant la « cartographie » du BT sur une rondelle (méthode mise au point dans Barbacci et al., 2008).

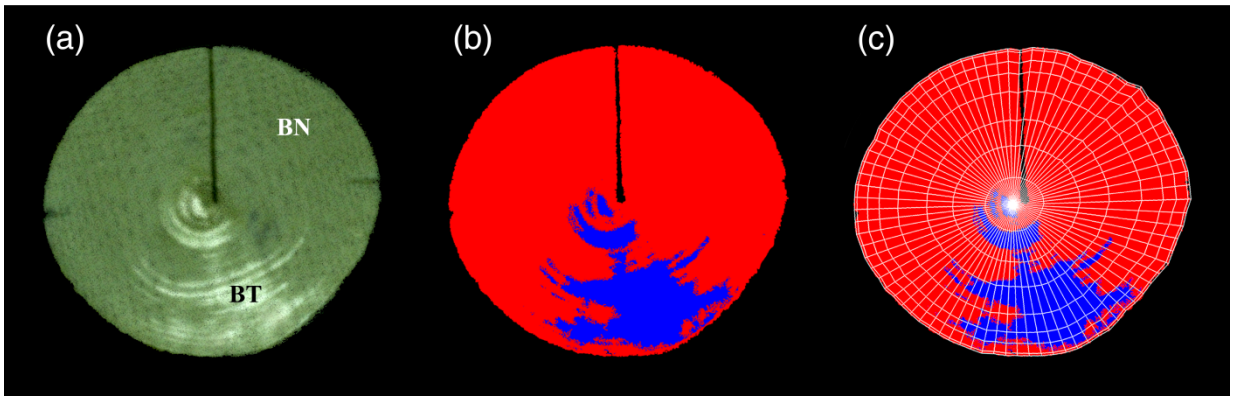


Figure I. 5. ***Exemple de traitement permettant de « cartographier » le BT sur une rondelle.*** *La prise de vue de la rondelle sous une lumière à faible angle d'incidence révèle l'aspect nacré du BT (a). Une procédure de seuillage permet de clairement séparer le BT du BN (b). Une procédure de sectorisation radiale et angulaire permet enfin de « cartographier » la distribution du BT pour différentes zones de la rondelle (c).*

I. 2. 1. 2 Estimation des contraintes périphériques sur la tige

L'estimation des autocontraintes longitudinales de maturation dans le bois des arbres sur pied a été l'objet de nombreux travaux (e.g., Fournier et al., 1994). Un capteur, mis au point au CIRAD et basé sur la méthode du trou unique (Archer, 1986), fait actuellement référence (Clair et al., 2006a; Grzeskowiak et al., 1996).

Le principe est de mesurer la variation de distance entre deux pointes plantées dans le bois en périphérie du tronc, après écorçage (retrait de l'écorce et du cambium). Les deux pointes sont distantes de 45 mm, sont reliées par un capteur de type extensomètre et déterminent une direction qui suit le fil du bois. Un trou de 20 mm de diamètre et de 10 mm de profondeur est ensuite réalisé entre les deux pointes. Les autocontraintes du bois, dues au retrait de maturation, sont ainsi libérées à cet endroit. On peut alors montrer, par modélisation mécanique et par confrontation expérimentale avec d'autres méthodes de mesure, que le déplacement (écartement des pointes) mesuré par le capteur est proportionnel à la tension longitudinale initiale, elle-même proportionnelle (via le module d'élasticité du bois) à la déformation résiduelle longitudinale de maturation (« *DRLM* », i.e., la tendance initiale du bois à se rétracter durant sa maturation tout en étant gêné par l'adhésion avec le bois ancien). Aucun couplage fort avec les contraintes ou déformations de maturations tangentielles ne perturbe la mesure (Fournier et al., 1994 ; Figure I. 6. a). Le facteur de conversion entre la mesure de l'écartement mesuré par le capteur (en micromètres, notés µm) et la *DRLM* (en microdéformations, notées µdef) est de l'ordre de 10 µdef/µm, avec des variations de 9 à 13 selon les propriétés du bois (hétérogénéité et anisotropie élastique). Généralement, les utilisateurs ne traduisent pas les valeurs mesurées en µdef et utilisent directement la mesure en µm comme indicateur de contraintes de croissance (« *ICC* », ou « *GSI* » en anglais) (Clair et al., 2003b).

Généralement, huit mesures sont réalisées sur la périphérie de la tige à 1,30 m de hauteur (Figure I. 6. b) afin d'évaluer la variation circonférentielle rapide des *DRLM*. Néanmoins, du fait de l'encombrement du capteur, seules quatre mesures peuvent être réalisées pour les arbres de circonférence réduite (moins de 15 cm de diamètre). On obtient ainsi la variation angulaire des *ICC* ou *DRLM* sur la circonférence de la tige. Le delta ainsi mesuré entre la valeur maximale des *ICC* et la valeur diamétralement opposée (*ΔICC*) est une variable indicatrice de la réaction mécanique mise en œuvre par l'arbre pour se redresser (Figure I. 6. c).

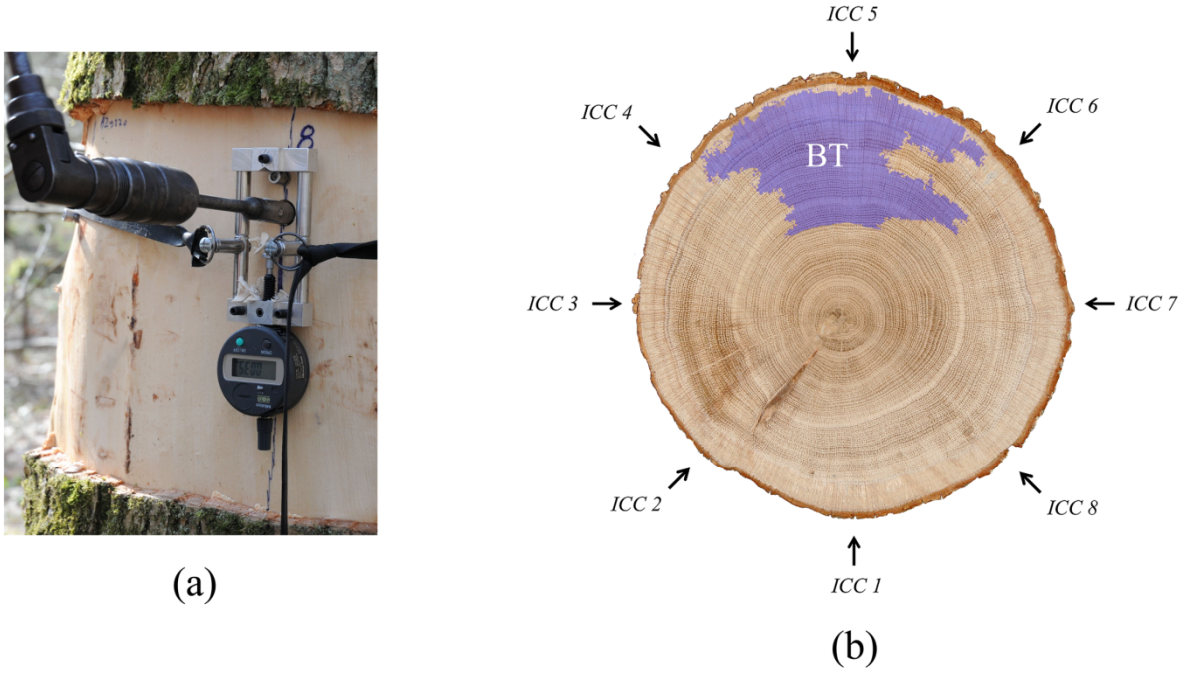


Figure I. 6. ***Mesure des Indicateurs de Contraintes de Croissance chez un arbre feuillu.*** *Après perçage du trou, le capteur CIRAD enregistre la variation de distance entre les deux pointes, indicatrice de l'état de tension longitudinale (a). Huit mesures sont effectuées sur la circonférence de la tige à 1,30 m de hauteur (b), et permettent d'évaluer la variation angulaire des déformations, qui présentent généralement un pic sur la face supérieure de la tige inclinée (point n°5), zone supposée de la présence du BT chez un arbre feuillu (c).*

I. 2. 1. 3 Relations entre présence du bois de tension et ICC (ou DRLM)

Le BT étant défini à la fois par sa *DRLM* de retrait élevé et sa structure cellulaire et pariétale, de nombreux travaux ont tenté d'établir le lien entre *DRLM* macroscopique et présence de BT. Il a ainsi été démontré que les *DRLM* augmentent significativement avec la présence de BT chez le hêtre (Sassus, 1998; Trenard and Gueneau, 1975), présence quantifiée par le poids de BT présent dans une zone définie sous la mesure de *DRLM*. Cette forte relation fut confirmée par l'augmentation significative des *DRLM* avec la quantité de BT chez le hêtre et le peuplier (Ferrand, 1982a), quantité évaluée par le pourcentage de surface occupé par le BT sur des coupes micrographiques réalisées dans des carottes de sondage.

Les relations entre *DRLM* et structure chimique et pariétale du bois sont un champ actif de recherche sur les relations entre structure et propriétés du bois, qui s'appuie fortement sur la variabilité naturelle existant entre BN et BT. Il en ressort que la transition entre BN et BT n'est pas tranchée mais continue. En effet, la variation de *DRLM* ne dépend pas que de la quantité de BT mais aussi plus finement de sa qualité, notamment l'ultrastructure des parois, fortement variable au sein même du BT. Caractériser le BT par une simple occurrence (cf. section I. 2. 1. 1) est donc une simplification forte qu'il conviendra de discuter et valider, par des observations directes de la force de la relation statistique entre *DRLM* mesurée et présence (ou proportion surfacique) de BT détectée macroscopiquement.

I. 2. 2 Modélisation poutre, déformations et contraintes

Dans le contexte de mécanique du solide qui nous intéresse ici, la théorie des poutres a déjà été largement utilisée (Fourcaud et al., 2003; Fourcaud et Lac, 2003; Ancelin et al., 2004). En effet, les tiges lignifiées de l'arbre étant des structures porteuses élancées (longueur largement supérieure à l'épaisseur), les principes de la mécanique des poutres sont particulièrement adaptés à la modélisation de leur comportement biomécanique. Cette section, dont le but n'est pas de développer en détail tous les principes sur lesquels elle se fonde, focalisera sur le cas des poutres en flexion afin de fournir quelques bases nécessaires à la compréhension du manuscrit (Gordon, 1976).

I. 2. 2. 1 Principes de base de la mécanique des poutres en flexion

La modélisation du comportement biomécanique d'une tige d'arbre utilise donc le cas d'une poutre (solide à fort élancement), dont l'une des extrémités est ancrée et l'autre libre. La poutre possède une section transversale considérée comme circulaire et une ligne centrale définie par les centres de gravité des sections transversales (Figure I. 7. a). En première approche, que cela soit sous l'effet d'un déséquilibre lié à la distribution des masses ou sous l'effet du vent, la tige de l'arbre (assimilé à une poutre) subit une flexion, qui se traduit par un moment de flexion (i.e., le produit vectoriel de la force appliquée et du bras de levier) s'exerçant sur chaque section transversale de la poutre. Ce moment de flexion entraîne une rotation autour d'un axe de même direction que le moment de flexion passant par le centre de gravité de la section considérée (Figure I. 7. b).

Pour toute section transversale de la poutre, il est alors possible de calculer la courbure (K) associée à la flexion. Cette courbure résulte de la rotation relative des sections les unes par rapport aux autres :

$$K = \mathrm{d}\theta / \mathrm{d}S$$

où $\mathrm{d}\theta$ est l'angle de la rotation autour du centre de gravité de la section (décrit à la Figure I. 7. b), et $\mathrm{d}S$ la distance entre deux coupes transversales successives (i.e., l'épaisseur de la « tranche » considérée).

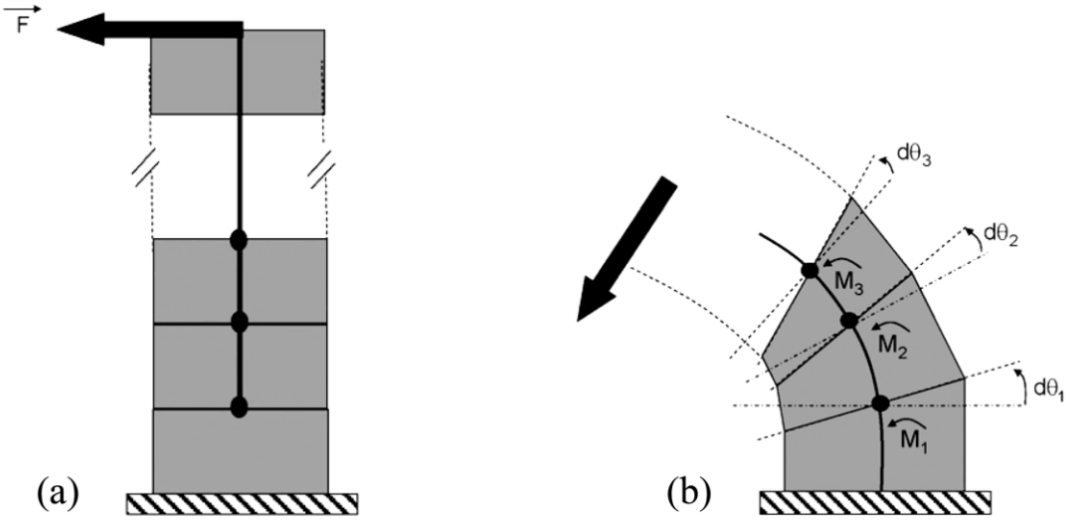


Figure I. 7. ***Flexion d'une poutre ancrée à une extrémité et à section transversale circulaire.*** *La force de flexion appliquée sur une poutre initialement rectiligne (a) entraîne un moment de flexion (M) et une rotation (dθ) autour d'un axe de même direction que le moment de flexion passant par le centre de gravité de la section transversale de la tige (b) (schéma modifié depuis Coutand, 2010).*

Ces rotations se traduisent par des déformations linéaires dans la direction longitudinale[2]. Ces déformations correspondent à des « raccourcissements » du côté concave et à des « élongations » du côté convexe (Figure I. 8. a). Ces déformations (ε) n'ont pas d'unité et sont calculées en utilisant la relation :

$$\varepsilon_{(y)} = \mathrm{d}L / L_0 = y * K$$

où L_0 est la longueur initiale d'un segment élémentaire de la poutre, dL l'élongation de ce segment, y la position du point considéré sur l'axe Y, et K la courbure supportée par la section sous l'effet de la flexion.

Ces déformations engendrent des contraintes longitudinales (i.e., des efforts internes), qui correspondent à des compressions du côté concave et à des tensions du côté convexe (Figure I. 8. b). Les contraintes (σ) s'expriment en unité de pression (MPa) et se calculent en utilisant la relation :

$$\sigma_{(y)} = \varepsilon_{(y)} * E$$

où y est la position du point considéré sur l'axe Y (représentant l'axe du rayon de la section), et E le module d'élasticité (i.e., le module d'Young) du matériau (en MPa). Ce module d'élasticité correspond à la « rigidité » du matériau.

Ces principes sont valables pour toute section transversale de la tige, quel que soit le défilement de la poutre (i.e., la variation du diamètre de la section le long de la poutre).

[2] Bien que la maturation du bois engendre également des retraits radiaux et tangentiels, ces derniers ne seront pas traités dans cette thèse.

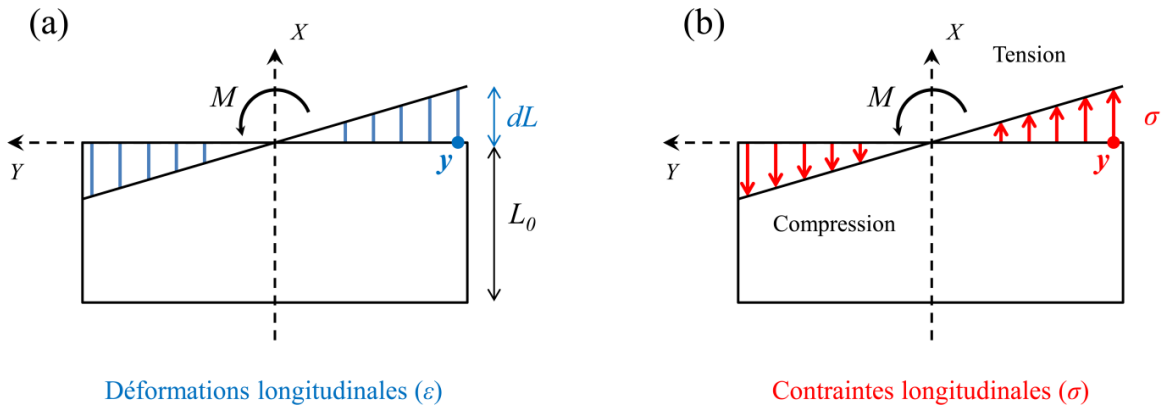


Figure I. 8. ***Déformations et contraintes longitudinales agissant sur une section transversale de poutre sous l'effet d'une flexion.*** *Les déformations (dL) résultant de la flexion (M) correspondent à un « raccourcissement » du côté concave et à une « élongation » du côté convexe (a). Les contraintes (σ) associées à ces déformations sont des forces internes correspondant à des compressions longitudinales du côté concave et à des tensions longitudinales du côté convexe (b).*

I. 2. 2. 2 Moment de flexion et déformations dus au poids propre de l'arbre

Dans le domaine de la biomécanique de l'arbre, la force de flexion qui s'exerce sur une section transversale de la tige (i.e., notre poutre) est due au poids de la partie supérieure à la section soumis à la gravité. Pour des raisons de simplicité, la modélisation de la flexion repose sur les hypothèses (i) que l'arbre possède une symétrie bilatérale, et (ii) que les forces de torsion sont nulles (Figure I. 9).

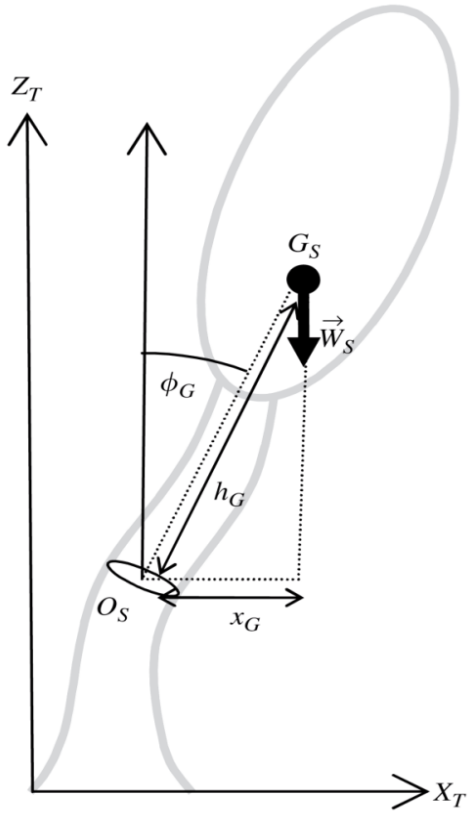


Figure I. 9. ***Représentation schématique de la flexion supportée par une section transversale de tige sous l'effet du poids-propre de l'arbre.*** *O_S est le centre de la section transversale considérée, G_S est le centre de gravité de la masse située au-dessus de la section, W_S est le poids de la masse située au-dessus de la section, x_G est la distance projetée au sol entre O_S et G_S (i.e., le bras de levier), h_G est la distance entre O_S et G_S, et ϕ_G est l'angle formé par l'axe de la verticale (Z_T) avec l'axe contenant O_S et G_S (schéma issu de Almeras and Fournier, 2009).*

Le modèle considère que lorsque l'arbre est incliné dans la direction X_T+, la section transversale de la tige subit un moment de flexion $B_Y^{weight} > 0$, qui s'exprime de la manière suivante :

$$B_Y^{weight} = W_S x_G = W_S h_G \sin(\phi_G)$$

où O_S est le centre de la section transversale considérée, G_S est le centre de gravité de la masse située au-dessus de la section, W_S est le poids de la masse située au-dessus de la section, x_G est la distance projetée au sol entre O_S et G_S (i.e., le bras de levier), h_G est la distance entre O_S et G_S, et ϕ_G est l'angle formé par l'axe de la verticale (Z_T) avec l'axe contenant le segment délimité par O_S et G_S.

Entre deux instants t et t+dt, la croissance en masse se traduit par une augmentation de moment $dB_Y^{weight} > 0$, qui se traduit lui-même par un changement de courbure dK_Y^{weight} :

$$dK_Y^{weight} = \frac{dB_Y^{weight}}{E\,I}$$

où I est le second moment d'inertie de la section et $E\,I$ sa rigidité structurale. I est défini par :

$$I = \pi D^4 / 64$$

où D est le diamètre de la section.

Les déformations de flexion dε supportées par un point y sur la section transversale de la tige (e.g., sur la périphérie, y étant alors le rayon de la section) peuvent alors être calculées par :

$$d\varepsilon_{(y)} = \frac{B_Y^{weight}}{E\,I}.\,y$$

Il est impossible d'évaluer directement dB_Y^{weight} (i.e., un ΔB_Y^{weight} entre deux instants proches) par la mesure de $\Delta\varepsilon$ ou de ΔK, car comme on le verra à la section I. 2. 2. 3, les déformations observables de la tige superposent l'effet du poids et de la maturation interne du bois.

Il est toutefois possible d'évaluer B_Y^{weight} par des mesures directes dendrométriques de la masse et du centre de gravité, que ce soit de manière destructive par découpes et pesées (Barbacci et al., 2009; Jaouen, 2007) ou non destructive en approximant les masses par des surfaces ou des volumes selon les méthodes courantes de la dendrométrie (Fournier et al., 1990). L'estimation de dB_Y^{weight} demande alors une modélisation de B_Y^{weight} au cours du temps.

I. 2. 2. 3 Changement de courbure dû à la maturation du bois

Un modèle de changement de courbure de la tige sous l'effet d'un accroissement radial (i.e., sous l'effet de la maturation d'un nouveau cerne) a été développé (Almeras and Fournier, 2009 ; Figure I. 10).

Ce modèle de référence se base sur une section transversale circulaire, à symétrie bilatérale, de diamètre D et soumise à un accroissement radial dD. Nous ne considérons ici que le cas d'un angiosperme, pour lequel la face supérieure de la tige correspond au côté gauche de la figure, où la croissance excentrique et le BT se mettent typiquement en place.

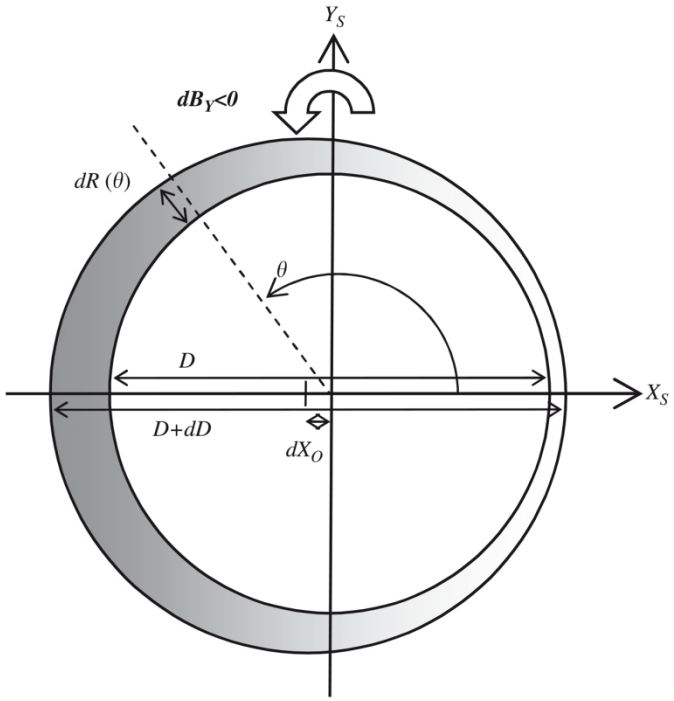


Figure I. 10. ***Modèle de référence décrivant la réaction d'une section transversale de tige de diamètre D soumise à un accroissement radial asymétrique dD.*** *Suite à l'inclinaison de la tige dans la direction X_S+, la maturation du bois dans le nouveau cerne de croissance crée un moment de flexion négatif dB_Y et une courbure négative dC_Y qui provoque le redressement de la tige. La variation des niveaux de gris dans le nouveau cerne de croissance correspond à l'hétérogénéité des propriétés du bois (schéma issu de Almeras and Fournier, 2009).*

Le modèle considère que la réaction provoquée par la maturation du bois crée (i) un moment de flexion actif dB_Y^{matur}, et (ii) un changement de courbure dK_Y^{matur} correspondant à un mouvement de redressement.

Ce modèle permet alors de calculer le changement de courbure provoqué par la maturation du bois dans le nouveau cerne :

$$\frac{dK_Y^{matur}}{dD} = -4 \cdot \frac{e_r}{D^2}$$

où $1/D^2$ est un paramètre dimensionnel correspondant à l'effet de la taille de la section et e_r un paramètre correspondant à l'efficacité du processus de maturation, exprimé par :

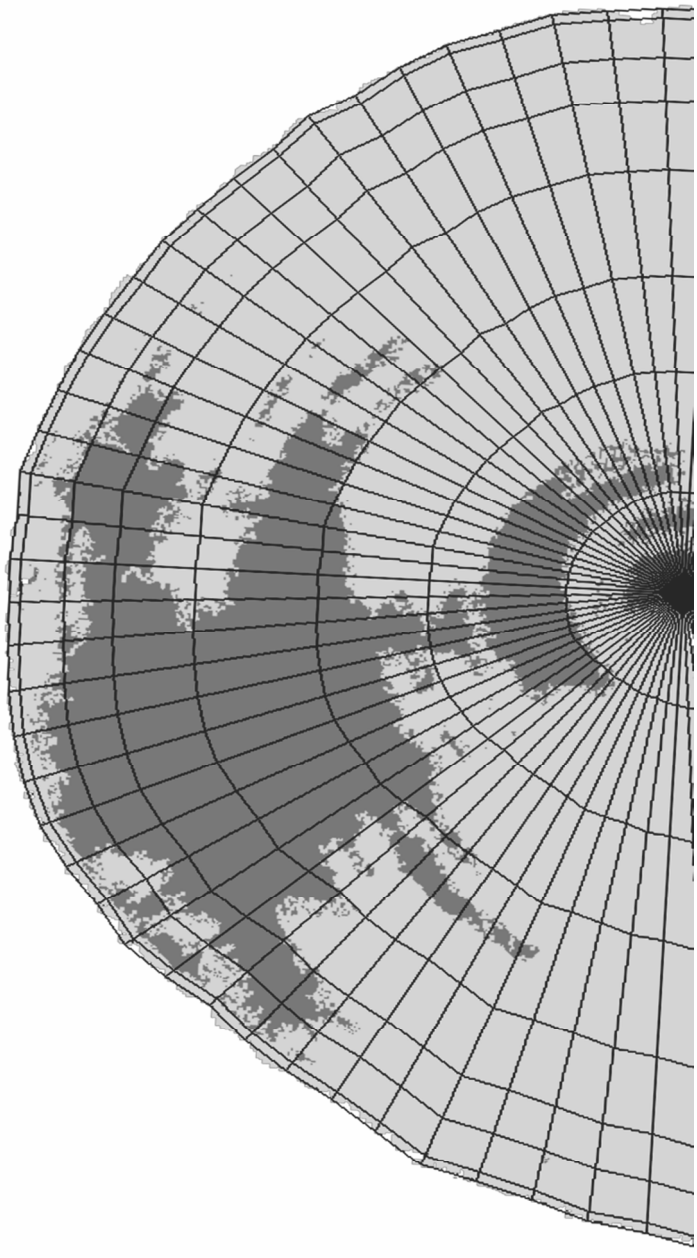
$$e_r = \Delta\alpha\, f\, \overline{E}\,/E$$

où $\Delta\alpha$ est la différence de déformations de maturation entre les faces supérieures et inférieures de la tige inclinée, $\overline{E}\,/E$ est le rapport entre le module d'élasticité moyen du nouveau cerne de croissance et le module d'élasticité homogénéisé de la section interne, et f est un « facteur de forme » représentant la variation avec la circonférence de la largeur du nouveau cerne et de sa rigidité.

Lorsque la tige penche dans la direction X_s+, le moment $dB_Y^{matur} < 0$ s'oppose à l'augmentation de moment $dB_Y^{weight} > 0$. La courbure observable est due au moment total $dB_Y^{weight} + dB_Y^{matur}$ de sorte que $dK = dK_Y^{weight} + dK_Y^{matur}$.

Chapitre II

Réponse gravitropique des arbres en peuplement : mise au point d'une méthode d'analyse



II. 1 OBJECTIFS DU CHAPITRE ET PRESENTATION DE L'ECHANTILLON N°1

II. 1. 1 Objectifs du chapitre

L'objectif général de ce chapitre est d'étudier le lien entre la réponse gravitropique et la morphologie des arbres, sur une même essence forestière, dans un contexte d'expérimentation sylvicole où la densité initiale de plantation est le facteur contrôlé. A partir de cette situation d'origine, seules les dynamiques naturelles de développement des arbres et de mortalité modifient l'évolution des facteurs contrôlant la morphologie des arbres Ce chapitre est divisé en deux études :

- la première a pour but d'évaluer rétrospectivement (i) l'évolution de la capacité de réponse gravitropique des arbres au cours du temps, suite à l'augmentation de leurs dimensions, et (ii) l'influence du niveau de compétition du peuplement sur cette capacité de réponse ;

- la seconde a pour but d'établir un lien, dans l'état actuel, entre la réponse gravitropique en cours des arbres et leur morphologie observée.

II. 1. 2 Echantillon n°1 et acquisition des données

II. 1. 2. 1 Site expérimental, suivi et sélection des arbres

Le dispositif expérimental dont il est question dans ce chapitre est une plantation de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) implantée en 1981 en forêt domaniale de Lyons-La-Forêt, en Normandie (Figure II. 1). Nous ne rappellerons ici que les caractéristiques du dispositif essentielles à notre étude, les différentes modalités de traitement sylvicoles étant décrites dans Ningre et Colin (2007).



Figure II. 1. Localisation du dispositif expérimental n°1.

Le dispositif utilisé ici est constitué de quatre placettes correspondant à quatre densités initiales de plantation : 2500, 5000, 10 000 et 40 000 tiges à l'hectare. Au moment de la plantation, les arbres étaient âgés de trois ans (taille moyenne d'environ 50 cm) et provenaient tous de la forêt domaniale d'Arques (Normandie). Ces quatre placettes ont été laissées en croissance jusqu'en 2006 (26 ans de croissance) sans aucune intervention sylvicole, et n'ont été affectées que par la mortalité naturelle. Dans chaque placette, sept inventaires successifs ont permis de mesurer l'évolution de la circonférence et de la hauteur des arbres tout au long des 26 ans de croissance. Au bout des 26 ans de croissance, 10 arbres « moyens » (selon la circonférence) furent sélectionnés dans chaque placette (Tableau II. 1).

Numéro d'arbre	Placette (Densité initiale)	Diamètre à 1.30 m (cm)	Hauteur totale (m)
1	2500	10.9	14.6
2	2500	13.0	13.6
3	2500	13.3	14.5
4	2500	12.6	13.1
5	2500	14.0	14.6
6	2500	12.4	14.4
7	2500	12.4	14.3
8	2500	12.0	15.0
9	2500	12.2	13.4
10	2500	12.5	13.4
11	5000	12.8	14.8
12	5000	10.9	13.9
13	5000	12.9	14.6
14	5000	12.6	14.5
15	5000	10.3	14.3
16	5000	11.5	12.6
17	5000	12.2	14.9
18	5000	12.0	15.5
19	5000	10.5	14.2
20	5000	10.8	15.7
21	10000	10.1	14.8
22	10000	9.6	13.7
23	10000	11.1	14.3
24	10000	9.3	13.7
25	10000	10.6	15.3
26	10000	9.3	14.3
27	10000	8.5	14.5
28	10000	8.6	13.2
29	10000	9.1	15.0
30	10000	9.6	13.5
31	40000	7.4	11.7
32	40000	8.3	12.8
33	40000	7.5	13.0
34	40000	7.3	13.7
35	40000	6.6	12.9
36	40000	7.4	12.6
37	40000	7.6	13.4
38	40000	9.8	14.7
39	40000	7.7	13.2
40	40000	7.8	15.4

Tableau II. 1. Caractéristiques dendrométriques des 10 arbres sélectionnés dans chaque placette.

II. 1. 2. 2 Evolution du niveau de compétition intra-placette au cours du temps

A partir des données d'inventaires, plusieurs variables représentant l'évolution du niveau de compétition dans chaque placette furent modélisées en utilisant des relations taille-densité développées sur ce même peuplement (Le Goff et al., 2011; Ottorini et al., 2008). Ce modèle a ainsi été utilisé afin de calculer l'évolution au cours du temps de la circonférence moyenne des arbres de la placette (C_g), de leur hauteur moyenne (H_g), du nombre de tiges à hectare (N_s) et de l'index de densité relative (*RDI*). Cette dernière variable correspond au ratio entre le nombre de tiges présentes et le nombre maximal de tiges que le peuplement peut supporter, compte tenu de la dimension des arbres et sans entraîner de mortalité naturelle. Elle est typiquement proche de 0 dans les jeunes peuplements et atteint 1 au cours du temps, lorsque les arbres ont de moins en moins d'espace pour croître.

II. 1. 2. 3 Evaluation de la morphologie des arbres sélectionnés

Au bout des 26 ans de croissance, la morphologie détaillée des 10 arbres sélectionnés dans chaque placette fut évaluée. Les variables morphologiques furent soit mesurées (principalement à l'aide d'un mètre ruban ou d'une perche télescopique), soit calculées à partir des mesures effectuées :
- le diamètre à 1.30 m et la hauteur totale de l'arbre, qui ont permis de calculer le rapport hauteur/diamètre de la tige (i.e., le facteur d'élancement) ;
- la surface projetée du houppier, évaluée grâce à la méthode des 4 rayons perpendiculaires (Pardé and Bouchon, 1988) ;
- la hauteur de la base du houppier, qui, retirée à la hauteur de totale de l'arbre, a permis de calculer la longueur du houppier ;
- l'inclinaison maximale de la partie basale de la tige, i.e., la distance horizontale entre le pied de l'arbre et le point situé à 4 m de hauteur du même côté de la tige, ainsi que son orientation ;
- l'excentrement du houppier, i.e., la distance horizontale entre le pied de l'arbre et le centre géométrique de la projection au sol du houppier, ainsi que son orientation ;
- l'orientation de l'inclinaison globale de l'arbre, évaluée par un forestier comme étant la direction la plus probable de chute à l'abattage ;
- l'asymétrie horizontale du houppier, calculée à partir des quatre rayons mesurés (rayon max / rayon min).

II. 1. 2. 4 Evaluation de la réponse gravitropique des arbres sélectionnés

II. 1. 2. 4. 1 Contraintes de maturation

En fin d'expérimentation, les indicateurs de contraintes de croissance (*ICC*) furent mesurés sur le pourtour de la tige à 1.30 m grâce à la méthode du « trou unique » décrite à la section I. 2. 1. 2. Les arbres étant de faible diamètre, seules quatre mesures furent réalisées (tous les 90°), la première se situant sous l'inclinaison de la partie basale de la tige. Ces mesures ont permis de calculer l'asymétrie de contraintes entre la face supérieure et la face inférieure des tiges (ΔICC, voir section I. 2. 1. 2).

II. 1. 2. 4. 2 Distribution du BT sur les rondelles

La rondelle à 1.30 m de hauteur fut récupérée et photographiée sous une lumière à faible angle d'incidence. Les photographies de la rondelle ont été soumises à différentes procédures de traitement d'image (Barbacci et al., 2008) permettant (i) de détecter le BT en se basant sur son aspect nacré, (ii) de segmenter la surface de la rondelle correspondant soit à du BT, soit à du BN, et (iii) de sectoriser et quantifier la production radiale de BT sur la rondelle (voir section I. 2. 1. 1). La rondelle fut ainsi sectorisée en 7 anneaux de croissance radiale (i.e., 7 groupes de cernes), en se basant sur les

accroissements en circonférence mesurés lors des sept inventaires réalisés au cours des 26 ans d'expérimentation. Chaque anneau de croissance fut divisé en 80 secteurs angulaires (tous les 5 grad), possédant chacun des coordonnées particulières. Dans chaque secteur de chaque anneau de croissance, les surfaces de BT et de BN furent quantifiées, permettant ainsi d'évaluer la distribution du BT sur la rondelle.

II. 1. 2. 4. 3 Cartes d'identité biomécaniques

A partir des données de terrain, une « carte d'identité biomécanique » fut établie pour chaque arbre sélectionné. Cette « carte d'identité biomécanique » se présente sous la forme d'un graphique qui représente la section transversale de la tige à 1.30 m et regroupe l'essentiel des mesures effectuées (Annexe 1). Ces graphiques ont permis par ailleurs de s'assurer de la cohérence des mesures effectuées, plus particulièrement entre les mesures de contraintes et la distribution du BT. Cela a permis de détecter la présence d'un arbre, en l'occurrence l'arbre 39 (densité 40 000 tiges/ha), pour lequel aucune mesure de contraintes n'a été réalisée dans l'importante plage de BT pourtant mise en place. Cet arbre, dont on a clairement « loupé » la réponse biomécanique (du moins en termes de contraintes) sera donc ignoré dans les analyses mettant en jeu les mesures d'*ICC*.

II. 1. 2. 5 Organisation du traitement des données

Deux études utiliseront ce dispositif expérimental :

- la première (section II. 2) utilisera (i) les données d'accroissement en circonférence, (ii) les données de distribution radiale du BT/BN sur la section transversale de la tige à 1.30 m, et (iii) les variables de compétition intra-placette, afin d'analyser l'évolution de la performance gravitropique (i.e., le taux de courbure annuel) des arbres tout au long des 26 ans d'expérimentation ;

- la seconde (section II. 3) tentera d'établir un lien entre la morphologie finale et la réponse gravitropique en cours des arbres (contraintes de croissance et distribution périphérique du BT).

II. 2 EVOLUTION DE LA PERFORMANCE GRAVITROPIQUE DES ARBRES AU COURS DU TEMPS

II. 2. 1 Contexte et enjeux de l'étude

La réponse gravitropique est un processus clé permettant aux arbres de réorienter leurs axes ligneux et de maintenir une posture verticale durant la croissance. Plusieurs études ont donc cherché à évaluer l'importance de la performance de ce processus. Plus particulièrement, certains travaux de modélisation biomécanique ont établi les règles de base permettant d'évaluer la performance gravitropique de la tige d'un arbre (Fournier et al., 2006). Une loi d'échelle entre la performance gravitropique et le diamètre de la tige a ainsi pu être définie (Almeras and Fournier, 2009). Cette loi d'échelle, qui sera pour nous une « hypothèse statistique nulle », démontre la chute de la performance gravitropique d'une tige avec l'augmentation de son diamètre selon une pente de -2 sur un graphique log-log, sous l'hypothèse selon laquelle les autres composantes de cette performance (asymétrie des déformations de maturation, asymétrie de la croissance et largeur de cerne) ne varient pas systématiquement avec le diamètre. Cette loi, décrite à la section I. 2. 2. 3, est la suivante :

$$\frac{\mathrm{d}K_Y^{\mathrm{matur}}}{\mathrm{d}D} = -4 \cdot \frac{e_r}{D^2}$$

Une fois transformée, cette loi devient :

$$\log\left(\frac{\mathrm{d}K}{\mathrm{d}t}\right) = \log\left(4\,\pi\,e_r\,\frac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}t}\right) - 2\log(C)$$

où dK/dt est le taux de courbure par an (i.e., la performance gravitropique de l'arbre), dC/dt est la variation de la circonférence au cours du temps (2π × largeur de cerne si dt est en années) et e_r est la dissymétrie de *DRLM* combinée à la dissymétrie de croissance radiale. Si la combinaison des composantes de la performance gravitropique autres que C, soit log(4 π e_r dC/dt), est bien statistiquement indépendante de C, alors cette loi doit conduire statistiquement à observer une régression linéaire de la forme :

$$\log\left(\frac{\mathrm{d}K}{\mathrm{d}t}\right) = \mathrm{A} - 2\log(C)$$

Il est toutefois possible que la réponse gravitropique des arbres n'obéisse pas à cette loi, par exemple, si e_r ou dC/dt varient aussi systématiquement avec l'augmentation de C, de sorte que :

$$\log\left(\frac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}t}\right) = \mathrm{a_c} + \mathrm{b_c}\log(C)$$

$$\log(e_r) = \mathrm{a_e} + \mathrm{b_e}\log(C)$$

Alors, la pente ne sera pas -2, mais (b_c + b_e - 2), car :

$$\log\left(\frac{dK}{dt}\right) = \log(4\pi) + a_c + a_e + (b_c + b_e - 2)\log(C)$$

On s'attend également à ce que e_r ou dC/dt varient entre des peuplements forestiers représentant des niveaux de compétition (densités de plantation) très contrastés. Si cette variation se fait sans interaction avec le diamètre, alors la pente peut rester à -2, mais l'ordonnée à l'origine de la loi d'échelle observée (égale à log(4 π e_r dC/dt)) devrait varier en fonction des peuplements. L'objectif de cette section II. 2 est donc d'observer la variation de la performance gravitropique avec la taille de l'arbre (diamètre de la tige), pour des individus ayant poussé dans des environnements forestiers aux niveaux de compétition très différents.

II. 2. 2 Evolution au cours du temps de la performance gravitropique d'arbres en peuplement (Art. 1)

Cette section est constituée d'un article publié dans *American Journal of Botany* (Art. 1). Cette étude utilise le dispositif expérimental décrit à la section I. 1 et inaugure un modèle biomécanique intégratif qui permet de calculer la performance gravitropique d'un arbre (i.e., le taux de courbure de la tige par an) due à la maturation du bois, à partir de l'accroissement en circonférence de la tige et de la distribution radiale du BT et du BN sur sa section transversale.

Cet article évalue l'effet de la taille des arbres et de la compétition du peuplement (représentée par la densité initiale de plantation) sur :

- la production radiale de BT dans la tige au cours du temps ;
- l'évolution de la performance gravitropique (i.e., le taux de courbure par an) de la tige (calculée à partir de l'intégration spatiale de la production radiale de BT) ;
- la loi d'échelle entre le taux de courbure et la taille (diamètre) de la tige.

American Journal of Botany

American Journal of Botany 99(9): 1427–1435. 2012.

EFFECT OF TREE SIZE AND COMPETITION ON TENSION WOOD PRODUCTION OVER TIME IN BEECH PLANTATIONS AND ASSESSING RELATIVE GRAVITROPIC RESPONSE WITH A BIOMECHANICAL MODEL[1]

MATHIEU DASSOT[2,3,4], MERIEM FOURNIER[3], FRANÇOIS NINGRE[2], AND THIÉRY CONSTANT[2]

[2]INRA, UMR 1092 LERFOB, INRA Centre de Nancy, Rue d'Amance 54280 Champenoux, France; and
[3]AgroParisTech—ENGREF, UMR 1092 LERFOB, 14 rue Girardet 54042 Nancy, France

- *Premise of the study:* Gravitropic movements are unexpected mechanical processes that could disturb tree design allometries derived from the physics of nonliving bodies. We investigated whether the scaling law of gravitropic performance (power of −2 of stem diameter) derived from integrative biomechanical modeling is disturbed by ontogeny or environment, then discuss the silvicultural and dendroecological consequences.
- *Methods:* In a beech (*Fagus sylvatica*) plantation, four plots with different initial planting densities evolved without any intervention for 26 yr. Regular tree inventories and a silvicultural model were used to monitor competition over time in each plot. The radial production of tension wood was quantified using a cross-section of the stems at 1.30-m height, and an integrative biomechanical model computed the tree gravitropic performance over time.
- *Key results:* All trees developed tension wood over the whole period, with higher amounts at the youngest age, resulting in theoretical lean corrections of ca. 20–30° on the first 4 m of the stem over the whole period. The scaling law of gravitropic performance is slightly larger than the power of −2 of stem diameter.
- *Conclusions:* Gravitropic performance in forest ecosystems is mainly limited by size (diameter). Ontogenic acclimation of tension wood formation allows the youngest trees to be more reactive. No additional effect of spacing was found. However, silviculture influences size and, therefore, tree reactivity at a given age. Such results will be helpful for dendroecological approaches that use wood as a marker of environmental disturbances or a trait linked to plant strategies.

Key words: Fagaceae; *Fagus sylvatica*; gravitropic performance; radial growth; stand plantation density; tension wood.

Biomechanical and biophysical analyses of tree design show that intuitive, simplistic ideas based on physics of nonliving structures are very often wrong. For example, strong and dense wood is not the main requirement to build an erected and perennial woody stem because (1) the geometry is of greater importance than the material properties (Larjavaara and Muller-Landau, 2010), and (2) in living organisms such as plants, movements can modify an environmental constraint in an unexpected way. Actually, gravitropism, i.e., the ability of plant stems to reorient themselves, is a key process used by trees to control their posture during growth and, therefore, to reduce lean and mechanical loads, so that low stiffness or exposure to a strong disturbance is not really limiting. Such a biophysical process can disturb the general laws of tree design and give new insights on tree functioning and ecology. For example, the knowledge of allometric relationships among tree mass, height, and diameter is of great importance for carbon estimation (Chave et al., 2005). Several theories of tree design based on a constant mechanical or hydraulic performance with size have been developed to provide null hypotheses (or predictive models) for scaling laws (allometries) between height and diameter (Greenhill, 1881; Metzger, 1893; McMahon, 1973; Niklas and Spatz, 2004). Recently, Almeras and Fournier (2009) added new rules based on long-term stability analysis, focusing on the balance between weight increase and gravitropic reaction. Indeed, the gravitropic reaction of standing trees is a key process that allows for successful height growth at low construction costs, since only a small amount of the woody biomass is sufficient for ensuring verticality and stem orientation. Finally, it contributes to increasing fitness in the case of limited resources and dark environments (Darwin and Darwin, 1880; Iino, 2006; Moulia and Fournier, 2009).

All of the mentioned biophysical theories have aimed at deriving predictive scaling laws from integrative biomechanical models. Such models use upscaling (from tissues to the individual) and physical analyses of the individual performance (mechanical stability, hydraulic conductance) to combine the effects of size parameters (e.g., height and diameter) and tissue properties (e.g., modulus of elasticity, specific conductance, or maturation strain asymmetry) into a single trait. Allometric laws are usually derived from null hypotheses based on the constancy of both performance and tissue properties in relation to size. Understanding how these canonical laws are disturbed by ontogeny or environment is a key question. On one hand, performance should vary with environmental constraints (higher gravitropic performance in a disturbed windy site, for example), but on the other hand, tissue traits should vary radially with size and ontogeny (see the synthesis of Lachenbruch et al., 2011).

[1]Manuscript received 24 February 2012; revision accepted 6 August 2012.

The authors thank the French National Research Agency (ANR) for financial support through the EMERGE project (ANR BIOENERGIES 2008 BIOE-003), managed by C. Deleuze, and the French Forestry Office (ONF) through the ModelFor contract. Thanks also to technicians B. Garnier, E. Cornu, and C. Houssement for their involvement in data acquisition. Special thanks to H. Cuny for helpful tips on using R software.

[4]Author for correspondence (e-mail: mdassot@nancy.inra.fr)

doi:10.3732/ajb.1200086

In this paper, we discuss the bases of the null hypothesis of Almeras and Fournier (2009) for long-term stability from these points of view, where gravitropic performance is of the power of −2 of the stem diameter. This theoretical model is based on the following equation that computes the gravitropic performance of the tree stem (Fournier et al., 2006) and that was used by several authors to analyze gravitropic efficiency independent of size and growth (Coutand et al., 2007; Sierra-De-Grado et al., 2008; Almeras et al., 2009; Huang et al., 2010; Collet et al., 2011):

$$\frac{dK}{dt} = 4 \cdot \frac{e_r}{D^2} \frac{dD}{dt}, \quad (1)$$

where dK/dt is the gravitropic performance at the cross-section level, expressed by the reaction curvature rate (e.g., in $m^{-1} \cdot yr^{-1}$), D is the diameter of the cross section, dD/dt is the growth rate in diameter ($2 \times$ ring width), and e_r is the gravitropic efficiency (nondimensional). The gravitropic efficiency can be computed from (1) the maturation strains of peripheral wood, (2) the asymmetry of growth, and (3) the heterogeneity of wood stiffness (at the first order, that can be approximated by the difference of maturation strains between normal wood [NW] and reaction wood [RW] in the case of RW formation) (Almeras et al., 2005; Almeras and Fournier, 2009; Huang et al., 2010). These findings support the general idea of a gravitropic reaction induced primarily by RW formation (Scurfield, 1973; Wilson and Archer, 1977; Du and Yamamoto, 2007) and that is close to zero when RW is absent. The basic curvature Eq. (1) emphasizes how size (D) and growth rate (dD/dt) considerably constrain the gravitropic curvature (Fournier et al., 2006).

We will use this integrative biomechanical model to identify how tree gravitropic performance is related to size in an original long-term silvicultural experiment. This experiment consists of four plots of trees of variable sizes, starting from a wide range of initial planting densities and growing over 26 yr. We hypothesized that the gravitropic efficiency associated with the formation of RW could strongly acclimate to the mechanical constraint during the aging process, disturbing the initial null hypothesis of scaling. This hypothesis is based on previous studies that reported (1) huge variations of maturation strains among trees and inside a tree (Archer, 1987; Fournier et al., 1994), and (2) significant effects of silviculture on RW formation and maturation strain magnitude, with less gravitropic reaction in less competitive tree environments, i.e., after thinning (Polge, 1981; Washusen et al., 2005), in coppice with standard stands when compared to high forests (Ferrand, 1983), and more generally, in individual trees with a more developed crown (Kubler, 1987, 1988). Therefore, different scenarios can be expected for the variations of gravitropic performance in relation to size (Fig. 1). Then, we will discuss how RW formation is driven by tree size and ontogeny, as well as competition or disturbance. Our theoretical developments will link RW observations of wood technologists to tree growth in different environments manipulated by silviculturists to define a gravitropic performance in an ecological context. Then, the observed variations of RW occurrence will be discussed according to the tree biomechanical constraints and necessities.

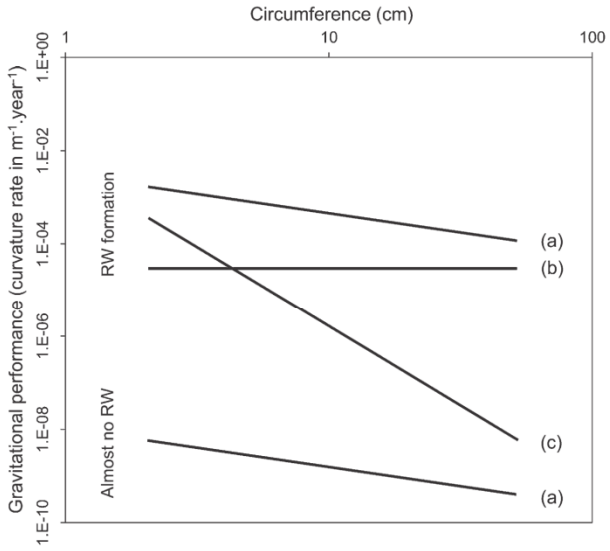


Fig. 1. Expected scenarios for the scaling of the gravitational performance according to Eq. (1). On this log-log plot, the slope represents both the basic physical necessity—the bigger it is, the stiffer it is—and the changes in reaction wood (RW) formation and growth rate with size: (a) the "null" hypothesis (slope of −2) means that scaling is mainly governed by the physical necessity with minor influences of the gravitropic efficiency or growth rate changes; (b) a slope > −2 (and close to zero) means an acclimation of the gravitropic efficiency to maintain a constant gravitropic performance with size; (c) a slope < −2 means an acclimation of the gravitropic efficiency that decreases the relative performance of bigger trees. Such a result should be discussed according to ecological hypotheses: for example, controlling posture and verticality should be a major biological constraint for thinner trees growing in highly competitive environments.

MATERIALS AND METHODS

***Field trial and sampling*—**The study focused on a monospecific (even-aged) European beech plantation in homogenous 45- to 65-cm-deep leached brown soil on a site with no slope in the Lyons-La-Forêt National Forest (Lyons, Seine Maritime, France; latitude 49°28′; longitude 1°34′, altitude 190 m a.s.l.). The climate is oceanic with a slight continental tendency. From 1992 to 2000, the site was characterized by a mean annual temperature of 10.5°C, a mean annual pluviometry of 883 mm, and often late freezes (April, May). Three-year-old (1+2, i.e., 1 yr after germination, seedlings were grown 2 yr in a nursery before transplant to the field) beech seedlings were planted in spring 1981 at this experimental site (mean height: 50 cm). They were all taken from the Arques National Forest (Normandy, France) and planted according to a regular grid. Four plots corresponding to four initial planting densities (N_i) were used: 2500, 5000, 10 000 and 40 000 stems/ha. The four plots evolved over 26 yr without any intervention or thinning and were only affected by natural mortality. The configuration of our experimental design (same location, soil and climatic conditions for all the plots) allowed us to isolate only the effect of stand competition over time.

Individual stem circumferences at 1.30 m height and individual tree heights were successively inventoried from 6 yr after planting (i.e., when the trees reached 1.30 m in height) to 26 yr after planting for all trees of each plot. Stem circumference was measured using a tape and individual tree height using a pole. Finally, in 2006, 10 "mean" trees (based on circumference) were selected and cut down in each plot. Their individual stem circumferences will be referred to as C_i and their total height as H_i.

***Monitoring stand-scaled characteristics and competition over time*—**Using the tree inventories, we assessed the evolution of the stand-scaled characteristics over time for each plot, i.e., the mean stem circumference (C_g, see Fig. 2A), the mean tree height (H_g, see Fig. 2B) and the number of stems per hectare (N_s, see Fig. 2C). Finally, we computed the relative density index (RDI, see Fig. 2D and Reineke (1933)) using the appropriate size–density relationships (Ottorini et al., 2008; Le Goff et al., 2011). RDI reflects the degree of crowding within a stand and is strongly correlated with age. It is typically close

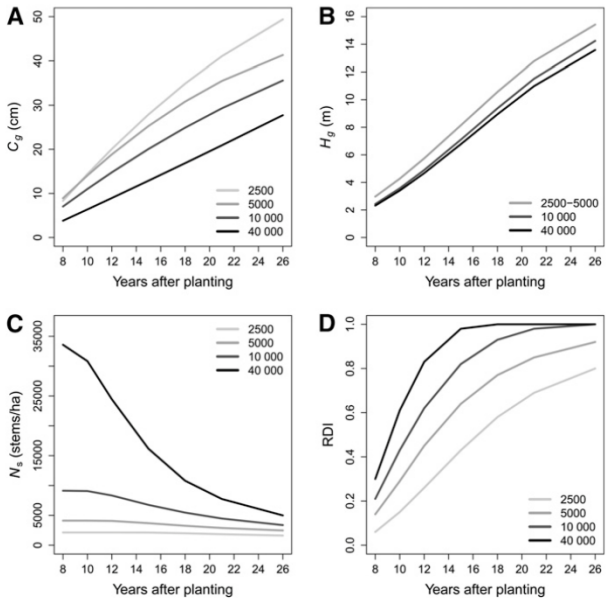


Fig. 2. Evolution over time of stand characteristics according to the initial planting density, computed from the beech silvicultural model: (A) mean tree circumference (C_g), (B) mean tree height (H_g), and (C) number of stems per hectare (N_s). (D) The relative density index (RDI) was also computed from the model of Le Goff et al. (2011).

to zero in young stands and reaches one in old stands where the trees have less space to grow.

Measured maturation strains 26 yr after planting—Before tree cutting, we used the CIRAD's sensor based on the single hole method (Fournier et al., 1994) to assess the peripheral growth stresses of wood (i.e., the growth stress indicators [GSI], in µm) 26 yr after plantation. Four measurements were made on the stem circumference at 1.30 m height, the first corresponding to the lower side of local stem inclination (Fig. 3A).

Assessing tension wood formation over time—In broadleaved species such as beech, RW is referred to as tension wood (TW) and typically develops on the upper side of a tilted stem. The formation of TW in the tree stem over time was assessed using an image processing method involving dedicated plugins in the program ImageJ (Rasband, 1997–2011) to analyze the distribution of TW in a cross section of the stem. For each of our 40 trees, a disc at 1.30 m height was taken and a saw cut was made from the periphery to the center of the disc to avoid deformations due to drying. The surface of the disc was photographed under a particular light incidence that made TW (G-fibers) appear to be shiny (Barbacci et al., 2008) (Fig. 3A). Specific thresholds were applied to the disc image to differentiate TW from NW, making them appear in blue and red, respectively (Barbacci et al., 2008) (Fig. 3B).

Radial production of the TW in the disc (and, therefore, radial production of TW over time) was assessed by segmenting the thresholded disc image into several radial zones centered on the pith of the disc (Fig. 3C). Since it was impossible to differentiate TW from the images at the annual ring scale, the radii of the radial zones were defined from the field inventories of the stem circumference over time, removing a small percentage for bark thickness. Therefore, seven radial zones corresponding to the wood were defined: three 2-yr-old radial zones between 6 and 12 yr after planting (fast growth, for periods 6–8, >8–10, and >10–12 yr), three 3-yr-old radial zones between 12 and 21 yr after planting (moderate growth, for >12–15, >15–18, and >18–21 yr), and one 5-yr-old radial zone between 21 and 26 yr after planting (slow growth, for >21–26 yr).

Each radial zone was then divided into 80 angular sectors, for a total of 560 sectors. Each sector was characterized by particular x and y coordinates (i.e., the coordinates of the centroid of its vertices, in pixels), a total area (the number of pixels in the sector), a TW area (number of blue pixels in the sector) and a NW area (number of red pixels in the sector). The length of the saw cut made before image processing was recorded both in pixels and millimeters to provide a pixel/mm conversion factor. This conversion factor was used to obtain the distance to the pith of each sector belonging to a radial zone j (D^j_{ps}, in mm), the area of each sector (A^j_s, in mm^2), the area of TW in each sector (A^j_{TWs}, in mm^2) and the area of NW in each sector (A^j_{NWs}, in mm^2). For each radial zone, this procedure made it possible to compute

$$R^j_{TW} = \frac{\sum_{s=1}^{80} A^j_{TWs}}{\sum_{s=1}^{80} A^j_s}, \tag{2}$$

where R^j_{TW} is the annual rate of TW in the radial zone j.

Assessing the functional gravitropic reaction of trees over time from integrative biomechanics—We directly estimated the curvature rate dK/dt (see Eq. 1) from a spatial integration of the radial distribution of TW assessed in the previous section, adapting the integrative biomechanical model of Almeras and Fournier (2009) (Fig. 3D). After cellular maturation, each wood sector exerts an axial tensile force $E\alpha\ A^j_s$ due to its impeded maturation strains (E: modulus of elasticity; α: maturation shrinkage; A^j_s: area of a sector s in a radial zone j). Then, assuming that the cross section of radial zone j is almost circular (with a diameter D^j) and that the pith is confounded with the centrum of inertia (D^j being twice the distance from the sector to the pith), this tensile force leads to a bending moment $\vec{t}$ (i.e., the vector product $(E\alpha\ A^j_s)\vec{z} \times (D^j/2)\ \vec{r}$), followed by a curvature around the tangential axis:

$$\Delta K^j_s \vec{t} = \frac{(E\alpha\, A^j_s)\vec{z} \times (D^j/2)\vec{r}}{E\pi\, D^{j4}/64}, \tag{3}$$

where $E\pi D^{j4}/64$ corresponds to the stiffness of the cross-section of the radial zone j. Then, if we assume that (1) the pith differs slightly from the centrum of inertia of the cross section ($D^j/2$ becoming D^j_{ps}, i.e., the distance to the pith of a sector s in the radial zone j), (2) a binary law for the maturation shrinkage with $\alpha = \alpha_{TW}$ in TW and $\alpha = \alpha_{NW}$ in NW, and (3) E is homogenous, we obtain:

$$\Delta K^j_s \vec{t} = \frac{(\alpha_{TW} A^j_{TWs} + \alpha_{NW} A^j_{NWs})\vec{z} \times D^j_{ps}\vec{r}}{\pi D^{j4}/64}. \tag{4}$$

The total curvature ($\overrightarrow{\Delta K^j}$, in m^{-1}) exerted by each radial growth zone j around the pith is then given by the vectorial sum:

$$\overrightarrow{\Delta K^j} = \sum_{s=1}^{80} \Delta K^j_s \vec{t}. \tag{5}$$

Notice that this discrete formula (1) is similar to the analytical one of Fournier et al. (2006) (Eq. 1) if the TW distribution leads to a perfectly sinusoidal variation of the induced force, as assumed in Almeras and Fournier (2009), and (2) is based on the assumption of a constant maturation shrinkage (binary law) in TW. Such an assumption is obviously wrong, as not only the presence/absence of cellulosic G-layers that characterize TW in beech, but also the continuous cell wall variations in these G-layers are expected to explain variations of maturation strains (Mellerowicz and Gorshkova, 2012). However, without any additional data on cell wall properties, the binary TW occurrence seems a first-order good proxy to estimate maturation strains in beech (Trenard and Gueneau, 1975). Thus, we used the correlation between the GSI values and the percentage of TW in the corresponding sector at the final stage of growth to calibrate the values of α_{TW} and α_{NW} (Fig. 4). The displacement measured by the single-hole method (GSI, in µm) was converted to maturation strains (α, in µdef) using the value, 1 µm = 15.8 µdef, as established both experimentally and theoretically by Fournier et al. (1994) for beech. The gravitropic performance is then computed as the annual curvature rate (in m^{-1}·year^{-1}) for each growth zone (period):

$$\frac{dK^j}{dt} = \frac{\Delta K^j}{N^j_y}, \tag{6}$$

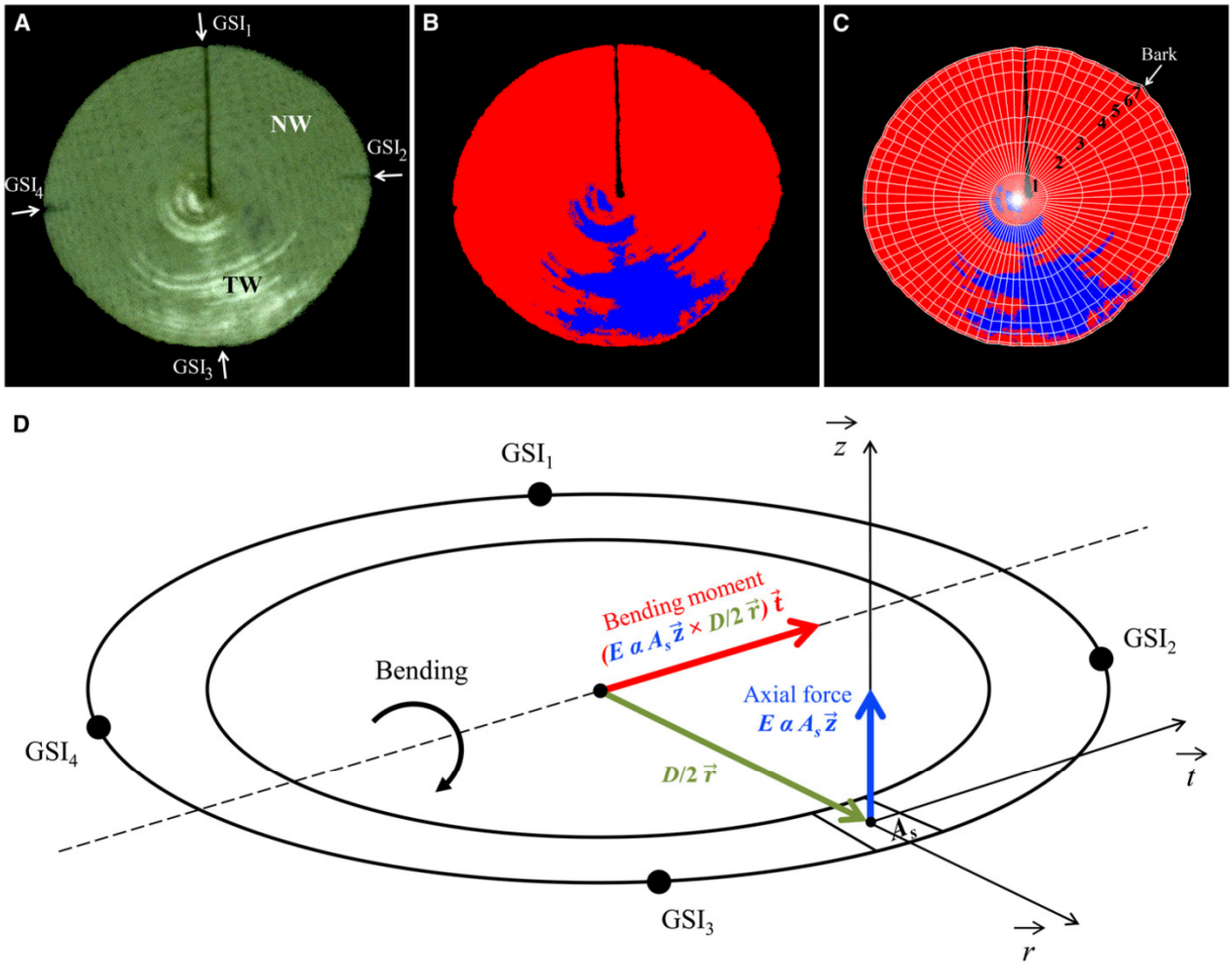


Fig. 3. Characterization of tree gravitropic reaction over time. (A) The GSI values of the peripheral maturation strains (i.e., growth stress indicators [GSI], in µm) were measured on the stem circumference at height of 1.30 m on the standing tree. (A) Stem disc at 1.30 m was collected and photographed under low light incidence to make tension wood (TW) appear to be shiny and contrasted with normal wood (NW). (B) Thresholds were applied to the disc image to make TW appear to be blue and NW appear to be red. (C) The thresholded disc image was then segmented into seven radial zones corresponding to the wood developed during the periods 6–8, >8–10, >10–12, >12–15, >15–18, >18–21 and >21–26 yr after plantation. (D) Finally, the axial force exerted by each sector was computed from the modulus of elasticity E, the maturation strain α (in µdef, derived from the GSI values) and the area of the sector A_s, leading to the computation of the sector bending moment. The sum of the sector bending moments in each radial zone made it possible to compute the reaction curvature for the period concerned.

where N_y is the number of years (tree rings) represented in the radial growth zone. Since the order of magnitude of dK/dt (in $m^{-1}\cdot year^{-1}$) is not easy to visualize, the resulting change in stem verticality can be expressed in degrees on a span (height) 4 m from the base. The mean recovery (R, in degrees) of the trees at 4 m in height throughout the entire growth period of 26 yr, associated to the curvature rate, is given by

$$R = 4{\cdot}26k{\cdot}180/\pi, \quad (7)$$

where k is the mean annual curvature rate in the plot over 26 yr. Such a simple calculation just aims at giving an order of magnitude of the displacement of the stem. It does not aim at reflecting the real stem recovery insofar as it is based on the unreasonable assumption of similar TW distribution, pith eccentricity, and NW asymmetric production over the 4 m of the stem.

***Scaling laws between reaction curvature and stem circumference*—**The slope of the allometric relashionships between dK/dt and the circumference was determined using a major axis regression (and not the usual linear regression) of the log-log plot (Warton et al., 2006).

***Simple statistical model of the gravitropic reaction of trees*—**We used linear mixed-effects models to assess the variables involved in the gravitropic reaction of trees because such models made it possible to add a tree random effect, particularly recommended in the case of repeated measurements (Le Moguedec et al., 2002; Zuur et al., 2009). Linear mixed-effects models were run using R-software 2.13.0 (R Development Core Team, 2011), using the lmer procedure of the lme4 package (Bates et al., 2011). The dependent variables R_{TW} and dK/dt were expressed in their natural logarithm form to normalize their distributions. This procedure required that the few null values of R_{TW} (i.e., no TW in the radial growth zone) be ignored (seven values ignored out of 280 observations). The possible explanatory variables to be tested were the age of the plot (i.e., the number of years after planting y_{ap}), N_i, as well as the stand competition variables, C_g, H_g, and N_s. A tree random effect (μ_t) was added to each model tested:

$$\ln R_{TW} = \text{stand variables} + \mu_t \quad (8)$$

$$\ln (dK/dT) = \text{stand variables} + \mu_t . \quad (9)$$

Several models were significant and Akaike's information criterion (AIC) (see Bozdogan (1987)) was used to choose the most informative models.

RESULTS

***Tree morphologies*—**Tree morphologies 26 yr after planting differed considerably depending on the initial planting density (Table 1). As expected, increasingly high initial densities induced increasingly small stem circumferences and did not greatly affect the total tree height. Our trees were all similar in height, except for the 40 000 stems/ha plot, which presented slightly smaller trees. These differences between plots were statistically significant ($F_{1, 38} = 82.81$, $P < 0.001$ for C_i and $F_{1, 38} = 8.7896$, $P < 0.01$ for H_i).

***Correlation between TW and growth stresses in the final stage of growth*—**As a preliminary result, the comparison between the GSI values and the percentage of TW in the corresponding sector of the last growth zone showed a significant correlation (Fig. 4) and justified the use of TW areas to compute the annual tree curvature rate.

***Order of magnitude of upright bending movements induced by reaction wood*—**The mean recovery of trees (R) increased with the stand density and was 20.9°, 19.5°, 22.3°, and 30.8° in the 2500, 5000, 10 000 and 40 000 stems/ha plots, respectively.

***Evolution of gravitropic reaction of trees over time*—**The global kinetics of the median annual rate of TW (R_{TW}) from the 6–8-yr period to the >21–26-yr period appeared to decrease continuously, except for the 40 000 stems/ha plot where it increased from >12 to 26 yr. However, we can find values that are considerably higher above the median for the three highest densities during the >18–21 and >21–26-yr periods (Fig. 5A). The distributions of ln R_{TW} were significantly different in each plot between periods ($F_{1, 63} = 7.1504$, $P < 0.01$ in the 2500 stems/ha plot, $F_{1, 67} = 18.18$, $P < 0.001$ in the 5000 stems/ha plot, $F_{1, 67} = 19.747$, $P < 0.001$ in the 10 000 stems/ha plot and $F_{1, 68} = 6.1167$, $P = 0.0159$ in the 40 000 stems/ha plot). The distributions of ln R_{TW} among plots were not significantly different for each period. Using statistical modeling, a significant and positive effect of $1/y_{ap}$ and $1/H_g$ was found on ln R_{TW} (Table 2, models 1 and 2). The additional effect of N_i was tested, but it was not significant. Moreover, the effect of the RDI was significant but negative, suggesting that when trees had more available space, they formed more reaction wood. Since such a result contradicts all previous studies about competition and growth stresses in beech, it must be interpreted as an artifact because of the strong correlation that exists between age (or size) and RDI.

TABLE 1. Mean stem circumference (C_i) and mean tree height (H_i) of the selected trees 26 yr after planting according to the initial planting density.

Plot (stems/ha)	Mean C_i (cm)	Mean H_i (m)
2500	39.4	14.07
5000	36.6	14.48
10 000	30.1	14.22
40 000	24.3	13.32

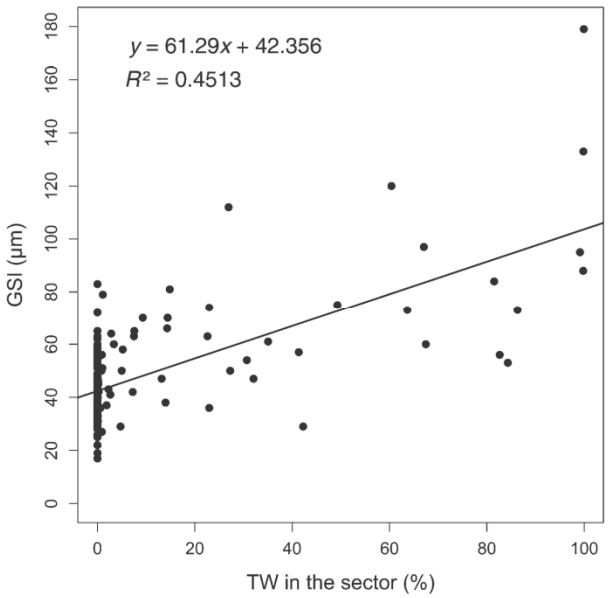


Fig. 4. Correlation between the growth stress indicators (GSI) and the percentage of TW in the corresponding sector in the last growth zone.

The median annual reaction curvature (dK/dt) began at high values for the 6–8-yr after planting, with a high variability, and continuously decreased with age, with an increasingly low variability (Fig. 5B). For each period, only the 40 000 stems/ha plot seemed to distinguish itself from all the others, with higher values. In each plot, the distributions of ln (dK/dt) were significantly different between periods ($F_{1, 68} = 269.83$, $P < 0.001$ (2500 stems/ha), $F_{1, 68} = 290.9$, $P < 0.001$ (5000 stems/ha), $F_{1, 68} = 307.08$, $P < 0.001$ (10 000 stems/ha) and $F_{1, 68} = 145.82$, $P < 0.001$ (40 000 stems/ha)). The distributions of ln (dK/dt) among plots were not significantly different at 6–8 and >8–10 yr after planting ($F_{1, 38} = 1.3136$, $P = 0.2589$ and $F_{1, 38} = 1.9413$, $P = 0.1716$, respectively), but were increasingly significant thereafter ($F_{1, 38} = 6.476$, $P < 0.05$ [>10–12 yr], $F_{1, 38} = 8.6544$, $P < 0.01$ [>12–15 yr], $F_{1, 38} = 14.192$, $P < 0.001$ [>15–18 yr], $F_{1, 38} = 21.364$, $P < 0.001$ [>18–21 yr], and $F_{1, 38} = 24.878$, $P < 0.001$ [>21–26 yr]). Significant statistical models were obtained for ln (dK/dt) using the single size variables, C_g or H_g, but the best model combined $1/y_{ap}$, $1/N_i$ and the interaction between both (Table 2, model 3). The curvature rate ln(dK/dt) significantly decreased with size.

***Scaling law analysis*—**The linear regression between ln (dK/dt) and ln (C_i) was highly significant ($t = -26.49$, df = 278, $P < 0.001$) and showed a good relationship ($R^2 = 0.7152$). The major axis of the point cloud presented a slope of approximately −3.02 (Fig. 6). This scaling law does not follow the compensation hypothesis (Fig. 1, hypothesis b) and shows that the difference between large and small trees is just slightly greater than described by the null hypothesis (Fig. 1, hypothesis a). Above all, the linear log-log fitted regression induces a bias since the performance remains quite constant in the smallest trees and then rapidly decreases in the biggest ones.

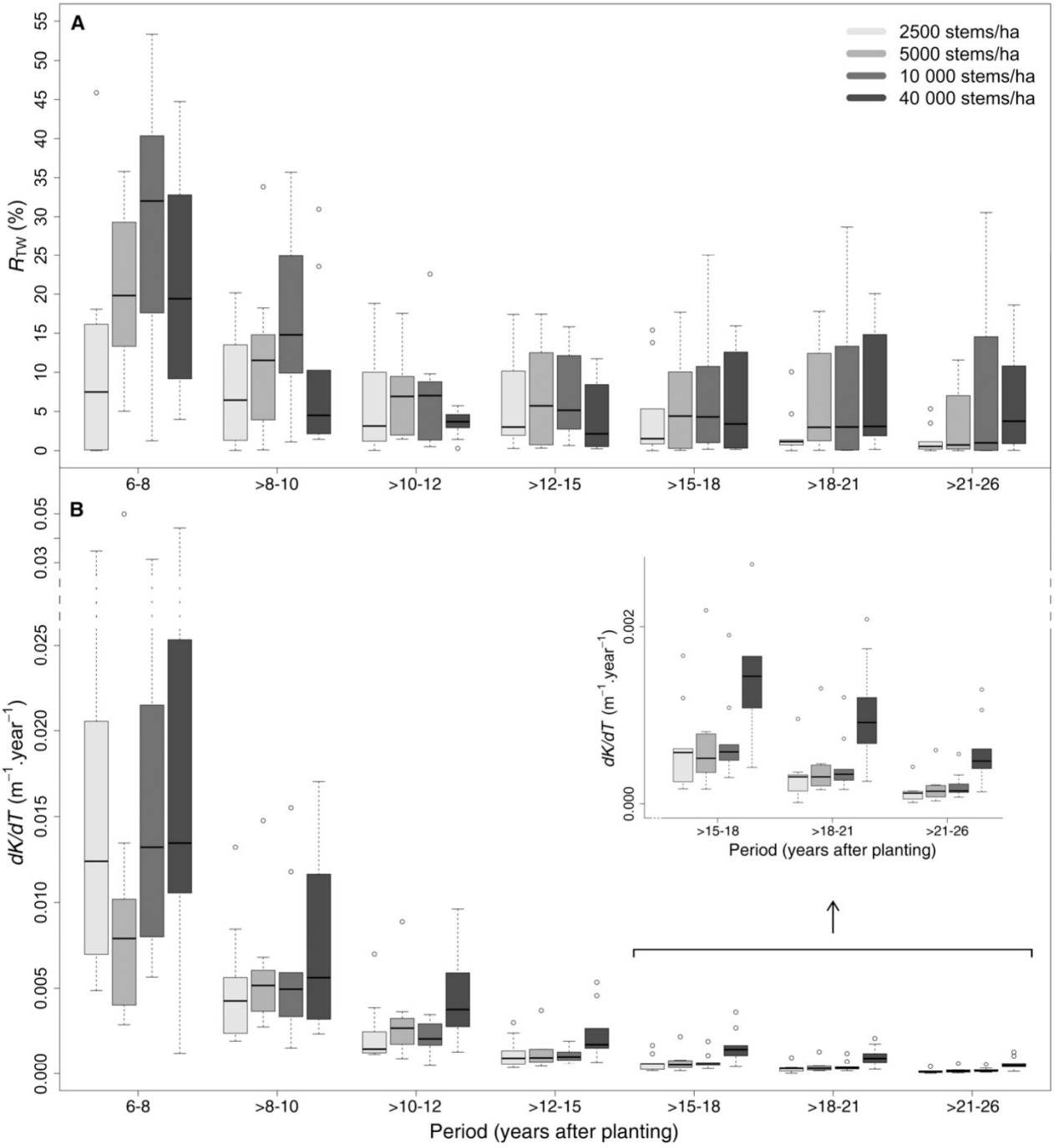


Fig. 5. Annual gravitropic response of trees over time for the different initial planting densities. For each period, the graph represents (A) annual percentage of TW (R_{TW}) and (B) annual reaction curvature (*dK/dt*).

DISCUSSION

***Interest of the experimental design*—**Previous experiments in tree biomechanics were mainly conducted either from a forester's point of view (studying single mature trees at a given time) or from a physiologist's point of view (studying juvenile, isolated, and artificially disturbed trees over a short period). Our stand-scaled experimental site, composed of trees growing only under natural constraints for 26 yr, made it possible to assess tree biomechanics in an ecological context, for a wide

TABLE 2. Mixed-effects models for the annual rate of tension wood (R_{TW}) and the annual reaction curvature (dK/dT) in their natural logarithm form. The estimate, statistical value (t) and significance (P) of each fixed-effect explanatory variable are presented, as well as the AIC of the model.

Model	Dependent variable	Term	Estimate	t	P	AIC
1	$\ln R_{TW}$	Intercept	−0.7254	−2.686	<0.01	968.6
		$1/y_{ap}$	25.9668	9.697	<0.001	
		μt	—	—	—	
2	$\ln R_{TW}$	Intercept	−0.0104	−0.047	0.9626	963.8
		$1/H_g$	692.5069	9.556	0.001	
		μt	—	—	—	
3	$\ln (dK/dt)$	Intercept	−9.302	−48.23	<0.001	465.9
		$1/y_{ap}$	40.762	−5.36	<0.001	
		$1/N_i$	−4503.312	24.05	<0.001	
		$1/y_{ap} : 1/N_i$	36291.967	4.91	<0.001	
		μt	—	—	—	

Notes: y_{ap}: year after planting, H_g: mean tree height, N_i: initial planting density

range of competition levels for each period and a wide range of silvicultural treatments. The interest of the study is also dual insofar as the gravitropic response of trees can be observed both from the forester's point of view (TW occurrence over time) and from the functional point of view (gravitropic performance over time).

TW formation associated with the gravitropic control of stem posture is a key ecological process and not a wood quality defect associated with particular conditions—All the trees developed TW during each period considered (only seven cases of no TW in 280 observations), demonstrating that TW formation is not a rare or pathological event and continuously occurs in growing forest trees, regardless of the tree environment and not just for bent trees. However, it is important to note that trees that developed similar amounts of TW were able to express variable curvature rates. This result emphasizes the importance of the tree size and the pith eccentricity (never very high in our sample, however) in the tree gravitropic response. The mean recovery of the trunk base of ca. 20° to 30° (for an arbitrary height of 4 m) over the whole period, gives us an idea of the lean we would have observed if the tree had not reacted. Therefore, the gravitropic reaction is a necessary ecological process for making erect and almost vertical trees with a small amount of wood and an extremely slender design.

Acclimation of reaction wood formation with age only slightly disturbs the scaling of gravitropic performance with tree size—The intensity of the curvature rate at the youngest stage of growth confirms the strong reactivity of young and small trees already observed under artificial leaning conditions (Coutand et al., 2007; Yamashita et al., 2007). However, this type of reactivity is at a first order the result of the increasing stiffness that accompanies growth: the thicker the stem, the more difficult the bending and the slower the reaction. This study confirms that this physical law heavily limits the scaling of the gravitropic reaction: even within a wide range of environments (the experimented plantation densities represent extreme silvicultural conditions for beech), the scaling of the curvature rate with size remains close to a power of −2 of the diameter.

The ecological significance of tropisms is a puzzling question, mainly studied through interactive effects with phototropism (Iino, 2006) or on very disturbed environments such as slopes (Lang et al., 2010). At the same time, dendroecology pays attention to RW as a marker of strong disturbances (Stoffel and Perret, 2006; Hook et al., 2011). Up to now, these ecological discussions did not take into account ontogeny or size, although in a recent review, Lachenbruchet al. (2011) reported more RW in younger stems (i.e., in tree rings near the pith) as a typical radial variation in wood. We found an interesting ontogenic acclimation of the gravitropic performance through a greater production of TW in the youngest stages. Such a result suggests that controlling posture is a necessity during seedling and young sapling stages, when the tree could be mechanically more easily both disturbed and reactive, as already emphasized by Collet et al. (2011) from field observations of gravitropic movements of saplings. Moreover, since radial growth (ring width) decreases with size, the gravitropic performance of the biggest trees decreases more rapidly. These two ontogenetic effects explained why the relationship between curvature rate and size is a nonlinear relationship rather than a simple allometry (Fig. 6). More surprisingly, we did not find any effect of competition. The lower growth stresses in less slender trees with wider crowns, usually used as examples (see introduction) and currently used

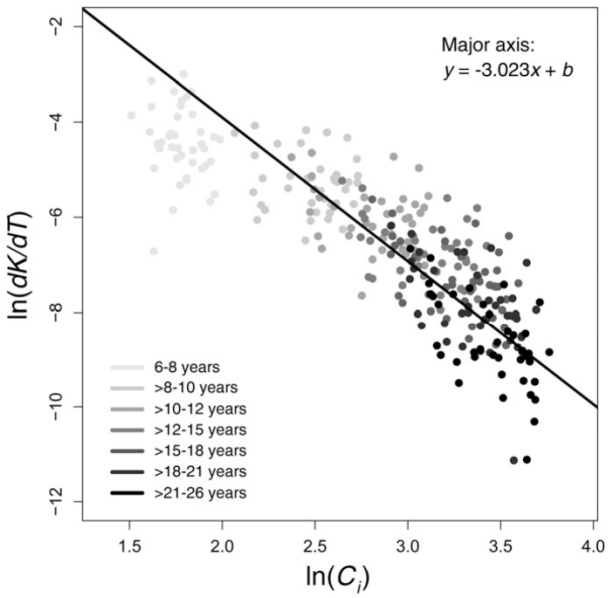


Fig. 6. Scaling law of reaction curvature according to the individual tree circumference (C_i).

in beech silviculture (Becker et al., 2005), could perhaps be accounted for by (1) a complex history of both perturbation and competition and not by a basic effect of spacing or (2) a silvicultural effect on the cell wall properties and not on the tissue distribution (that has been used here as a first-order proxy of the maturation strain asymmetry).

The scaling of gravitropic performance with tree size makes smaller trees that grow slower in a more competitive environment more reactive at a given age—A silvicultural issue is to determine whether or not a tree is able to maintain or recover its verticality according to its age and environment (i.e., its growth potential). Silviculturists are therefore interested in gravitropic performance since this trait expresses the tree's ability to compensate for a mechanical perturbation by making straight vertical trunks of higher quality. Forest scientists usually generate statistical models that link tree traits to dendrometry (height, diameter), age, or environment. This statistical approach leads to simple models that link the gravitropic curvature rate to the mean tree size (C_g or H_g), or more complex ones based on an interactive effect of both age and plantation density. These models are obviously explainable by the underlying biomechanical processes: size is the main constraint, and increasing the stand density results in smaller trees for a given age. Increasing initial competition (N_i) therefore implies more slender stems and promotes their higher ability to curve, associated with a higher reactivity at a given age, despite their slower radial growth, as clearly shown in the extremely dense plot (40 000 stems/ha). However, to address this silvicultural issue, a more accurate study of disturbances due to gravitational or wind forces (also linked to stem size) would be necessary since maintaining trunk shape is a balance between the bending due to gravity or wind and the gravitropic reaction.

Beyond these silvicultural aspects, this study addresses the following message to plant scientists interested in wood as an ecological trait or marker: RW occurrence is a promising trait to study tree ecology, complementary to more commonly used wood traits such as density or mechanical and hydraulic properties. It is not a pathological event but a very current feature associated with usual life strategies. The link between RW to competition or disturbance then is still an open question, which we cannot answer using our long-term retrospective analysis. This study emphasizes the main constraint of size on the functional performance of RW, that presents a greater efficiency in young sapling stages. Therefore, typical scaling laws of biophysical problems and ontogenic variations of traits well known in dendrochronology cannot be neglected when using RW occurrence to discuss the life history of species and their reactions to environmental factors.

LITERATURE CITED

ALMERAS, T., M. DERYCKE, G. JAOUEN, J. BEAUCHENE, AND M. FOURNIER. 2009. Functional diversity in gravitropic reaction among tropical seedlings in relation to ecological and developmental traits. *Journal of Experimental Botany* 60: 4397–4410.

ALMERAS, T., AND M. FOURNIER. 2009. Biomechanical design and long-term stability of trees: Morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *Journal of Theoretical Biology* 256: 370–381.

ALMERAS, T., A. THIBAUT, AND J. GRIL. 2005. Effect of circumferential heterogeneity of wood maturation strain, modulus of elasticity and radial growth on the regulation of stem orientation in trees. *Trees—Structure and Function* 19: 457–467.

ARCHER, R. R. 1987. Growth stresses and strains in trees. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

BARBACCI, A., T. CONSTANT, E. FARRE, M. HARROUE, AND G. NEPVEU. 2008. Shiny beech wood is confirmed as an indicator of tension wood. *International Association of Wood Anatomists Journal* 29: 35–46.

BATES, D., M. MAECHLER, AND B. BOLKER. 2011. Linear mixed-effects models using S4 classes, R package version 0.999375-39 [computer program]. Website http://CRAN.R-project.org/package=lme4.

BECKER, G., U. SEELING, AND H. WERNSDORFER. 2005. Relations entre la sylviculture et la qualite du bois de Hetre: l'experience Allemande. [Relationship between silvicultural methods and beech wood quality—The German experience.] *Revue Forestiere Francaise* 57: 227–238.

BOZDOGAN, H. 1987. Model selection and Akaike Information Criterion (AIC)—The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika* 52: 345–370.

CHAVE, J., C. ANDALO, S. BROWN, M. A. CAIRNS, J. Q. CHAMBERS, D. EAMUS, H. FOLSTER, ET AL. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87–99.

COLLET, C., M. FOURNIER, F. NINGRE, A. P. I. HOUNZANDJI, AND T. CONSTANT. 2011. Growth and posture control strategies in *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* saplings in response to canopy disturbance. *Annals of Botany* 107: 1345–1353.

COUTAND, C., M. FOURNIER, AND B. MOULIA. 2007. The gravitropic response of poplar trunks: Key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. *Plant Physiology* 144: 1166–1180.

DARWIN, C., AND F. DARWIN. 1880. The power of movements in plants. Murray, London, UK.

DU, S., AND F. YAMAMOTO. 2007. An overview of the biology of reaction wood formation. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 131–143.

FERRAND, J. C. 1983. Growth stresses and their consequences for silviculture and sawing methods. *Revue Forestiere Francaise* 35: 327–340.

FOURNIER, M., B. CHANSON, B. THIBAUT, AND D. GUITARD. 1994. Measurements of residual growth strains at the stem surface: Observations on different species. *Annales des Sciences Forestieres* 51: 249–266.

FOURNIER, M., A. STOKES, C. COUTAND, T. FOURCAUD, AND B. MOULIA. 2006. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, Florida, USA.

GREENHILL, A. G. 1881. Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 4: 65–73.

HOOK, B. A., C. A. COPENHEAVER, AND A. ZINK-SHARP. 2011. Compression wood formation in *Pinus strobus* L. following ice storm damage in southwestern Virginia, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society* 138: 52–61.

HUANG, Y. S., L. F. HUNG, AND L. L. KUO-HUANG. 2010. Biomechanical modeling of gravitropic response of branches: Roles of asymmetric periphery growth strain versus self-weight bending effect. *Trees—Structure and Function* 24: 1151–1161.

IINO, M. 2006. Toward understanding the ecological functions of tropisms: Interactions among and effects of light on tropisms. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 89–93.

KUBLER, H. 1987. Growth stresses in trees and related wood properties. *Forestry Abstracts* 48: 131–189.

KUBLER, H. 1988. Silvicultural control of mechanical stresses in trees. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1215–1225.

LACHENBRUCH, B., J. R. MOORE, AND R. EVANS. 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence. *In* F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, and T. E. Dawson [eds.], Size and age-related changes in tree structure and function, vol. 4, 121–164. Springer, Dordrecht, Netherlands.

LANG, A. C., W. HARDTLE, H. BRUELHEIDE, C. GEISSLER, K. NADROWSKI, A. SCHULDT, M. J. YU, ET AL. 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* 260: 1708–1715.

LARJAVAARA, M., AND H. C. MULLER-LANDAU. 2010. Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology* 24: 701–705.

LE GOFF, N., J. M. OTTORINI, AND F. NINGRE. 2011. Evaluation and comparison of size–density relationships for pure even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.), beech (*Fagus silvatica* L.), oak (*Quercus petraea* Liebl.), and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.). *Annals of Forest Science* 68: 461–475.

LE MOGUÉDEC, G., J. F. DHÔTE, AND G. NEPVEU. 2002. Choosing simplified mixed models for simulations when data have a complex hierarchical organization: An example with some basic properties in sessile oak wood (*Quercus petraea* Liebl.). *Annals of Forest Science* 59: 847–855.

MCMAHON, T. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179: 1201–1204.

MELLEROWICZ, E. J., AND T. A. GORSHKOVA. 2012. Tensional stress generation in gelatinous fibres: A review and possible mechanism based on cell-wall structure and composition. *Journal of Experimental Botany* 63: 551–565.

METZGER, K. 1893. Der Wind als massgeblicher Faktor für das Wachstum der Baume. *Mundener Forstliche Hefte* 3: 35–86.

MOULIA, B., AND M. FOURNIER. 2009. The power and control of gravitropic movements in plants: A biomechanical and systems biology view. *Journal of Experimental Botany* 60: 461–486.

NIKLAS, K. J., AND H. C. SPATZ. 2004. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 15661–15663.

OTTORINI, J. M., F. NINGRE, AND N. LE GOFF. 2008. Mortalité naturelle du Hêtre. Application au simulateur de croissance SimCAP. Modélisation pour les ressources naturelles, INRA, Montpellier, France.

POLGE, H. 1981. Influence of the thinning regime of the growth stresses in beech. *Annales des Sciences Forestieres* 38: 407–423.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Project Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Website http://www.R-project.org.

RASBAND, W. S. 1997–2011 [computer program]. ImageJ. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Website http://imagej.nih.gov/ij/.

REINEKE, L. H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forest. *Journal of Agricultural Research* 46: 627–638.

SCURFIELD, G. 1973. Reaction wood: Its structure and function: Lignification may generate the force active in restoring the trunks of leaning trees to the vertical. *Science* 179: 647–655.

SIERRA-DE-GRADO, R., V. PANDO, P. MARTÍNEZ-ZURIMENDI, A. PEÑALVO, E. BÁSCONES, AND B. MOULIA. 2008. Biomechanical differences in the stem straightening process among *Pinus pinaster* provenances. A new approach for early selection of stem straightness. *Tree Physiology* 28: 835–846.

STOFFEL, M., AND S. PERRET. 2006. Reconstructing past rockfall activity with tree rings: Some methodological considerations. *Dendrochronologia* 24: 1–15.

TRENARD, Y., AND P. GUENEAU. 1975. Relations between growth stresses and tension wood in beech. *Holzforschung* 29: 217–223.

WARTON, D. I., I. J. WRIGHT, D. S. FALSTER, AND M. WESTOBY. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 259–291.

WASHUSEN, R., T. BAKER, D. MENZ, AND A. MORROW. 2005. Effect of thinning and fertilizer on the cellulose crystallite width of *Eucalyptus globulus*. *Wood Science and Technology* 39: 569–578.

WILSON, B. F., AND R. R. ARCHER. 1977. Reaction wood—Induction and mechanical action. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 28: 23–43.

YAMASHITA, S., M. YOSHIDA, S. TAKAYAMA, AND T. OKUYAMA. 2007. Stem-righting mechanism in gymnosperm trees deduced from limitations in compression wood development. *Annals of Botany* 99: 487–493.

ZUUR, A. F., E. N. IENO, N. J. WALKER, A. A. SAVELIEV, AND G. M. SMITH. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, New York, USA.

II. 2. 3 Résultats supplémentaires sur la réponse gravitropique des arbres au cours du temps

Ce paragraphe vise à apporter quelques précisions sur la réponse gravitropique mise en place au cours du temps par les arbres étudiés dans ce chapitre. Plus particulièrement, j'aimerais ici dévoiler quelques résultats absents de l'article de la section II. 2. 2, mais qui ont pourtant retenu mon attention.

II. 2. 3. 1 Retour sur la loi d'échelle

L'une des conclusions de l'article présenté à la section précédente est que l'effet de la compétition ne se fait ressentir sur la performance gravitropique des arbres que par l'intermédiaire de leur taille, plus particulièrement leur circonférence, et que l'espacement des arbres n'a aucune influence. La Figure II. 3. a montre que cette loi d'échelle reste proche de -3 pour chacune des quatre placettes étudiées, ce qui confirme son indépendance vis-à-vis de la densité initiale de plantation, et donc, de la compétition.

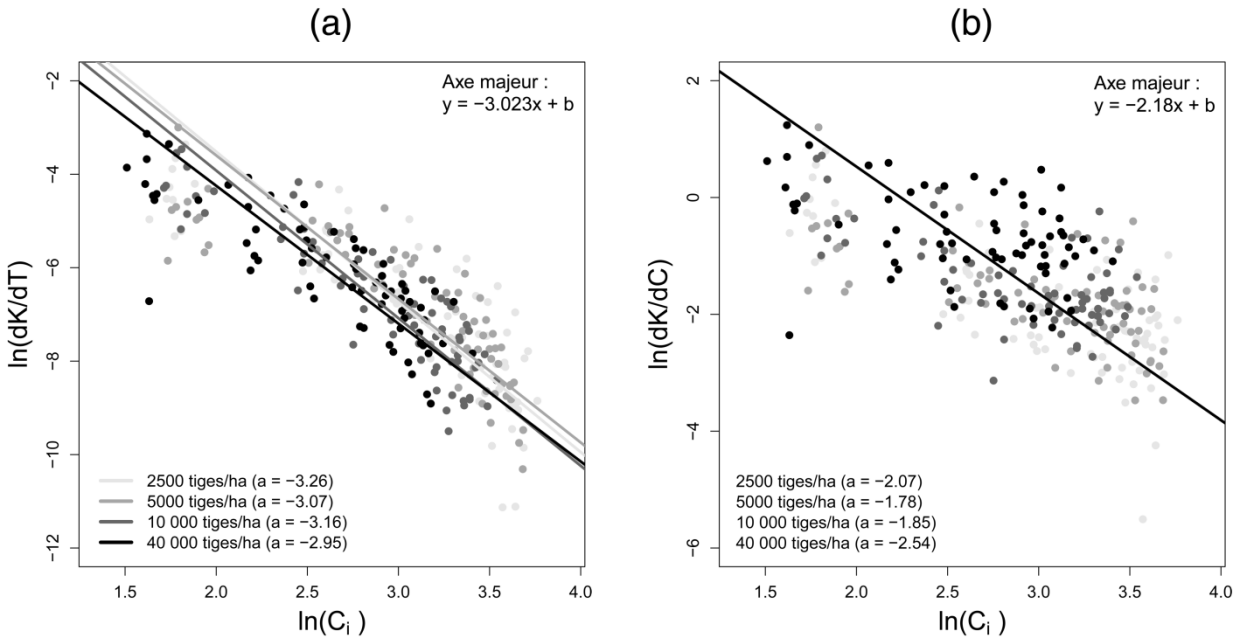


Figure II. 3. ***Loi d'échelle entre le taux de courbure relatif au temps ln(dK/dT) et la circonférence des arbres C_i (a) et loi d'échelle entre le taux de courbure relatif à l'accroissement en circonférence ln(dK/dC) et la circonférence des arbres C_i (b).*** *La pente de la régression « axe majeur » reste aux alentours de -3 quelle que soit la densité initiale de plantation lorsque le taux de courbure est exprimé en fonction du temps (a). Lorsqu'on le taux de courbure est exprimé en fonction de l'accroissement en circonférence, on retrouve la pente globale de -2 établie par Almeras et Fournier (2009).*

La loi d'échelle établie, de pente -3, n'est que légèrement supérieure à l'hypothèse nulle, de pente -2 (Almeras and Fournier, 2009). Il faut toutefois rappeler que cette pente de -3 est établie en utilisant un taux de courbure normé par année (*dK/dT*), alors que celle de Almeras et Fournier (2009) est établie en utilisant un taux de courbure relatif à l'accroissement en circonférence (*dK/dC*). Sur notre jeu de données, l'expression du taux de courbure en fonction de l'accroissement en circonférence permet de retrouver la pente de -2.

II. 2. 3. 2 Compétition et contacts entre houppiers

Au cours de cette étude, un point ayant suscité notre intérêt fut d'identifier l'effet de la compétition entre les houppiers au cours des 26 ans de croissance. Bien que notre dispositif expérimental ne nous permette pas de répondre à cette question (il n'a d'ailleurs pas été prévu pour cela), plusieurs résultats ont toutefois attiré notre attention : (i) la distribution radiale du BT sur les rondelles, et (ii) certains modèles statistiques obtenus.

II. 2. 3. 2. 1 Variation en « double pics » de la production radiale du BT

Le premier élément permettant d'envisager un effet du contact entre les houppiers sur la réponse gravitropique de nos arbres est la distribution radiale du BT sur les rondelles (Figure II. 4).

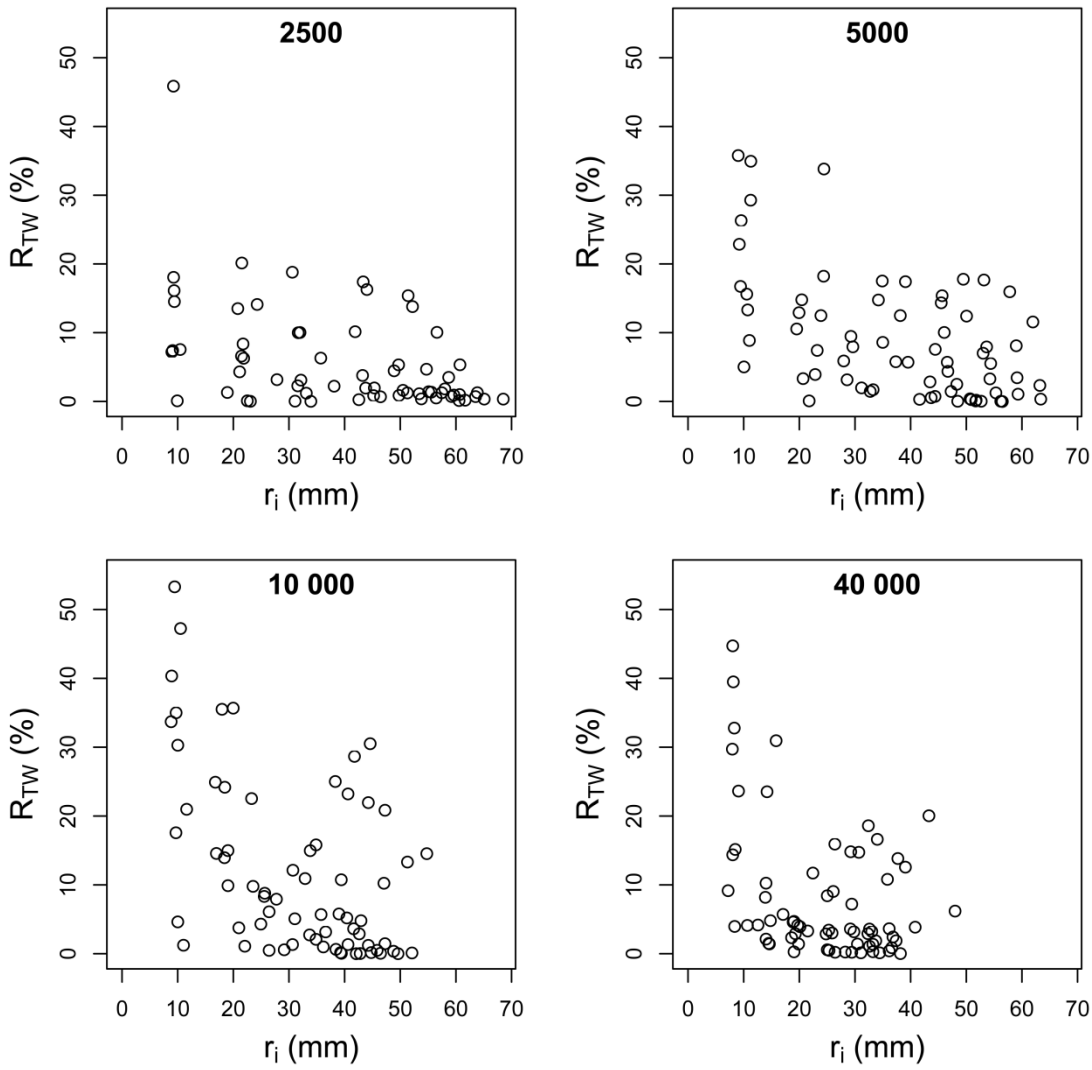


Figure II. 4. ***Variation du pourcentage de BT (R_{TW}) sur le rayon de la rondelle, pour chaque densité initiale de plantation.*** *R_{TW} est le rapport entre la surface de BT et la surface totale dans l'anneau de croissance considéré. Sept anneaux de croissance radiale furent définis (cf. Article 2).*

Dans les deux densités les plus élevées (10 000 et 40 000 tiges à l'hectare), on remarque la présence de deux « pics » de BT, l'un près de la moelle et l'autre proche de la périphérie de la section. Ce type de variation fut déjà observée sur des rondelles de peuplier (Badia et al., 2006).

L'interprétation du premier « pic » a déjà été faite dans l'article de la section II. 2. 2 : les tiges, particulièrement fines et perturbables dans les jeunes stades, se doivent de réagir intensément afin de maintenir leur verticalité. Le deuxième « pic » est celui qui nous interpelle particulièrement dans ce paragraphe : dans Badia et al. (2006), ce second « pic » apparaît suite à la mise en contact des houppiers. Sur notre jeu de données, le second « pic » de BT pourrait signifier un phénomène similaire dans les densités de plantation les plus fortes.

II. 2. 3. 2. 2 Modèles statistiques

Le second élément permettant de supposer un effet de la compétition entre les houppiers sur la réponse gravitropique des arbres réside dans les modèles statistiques les plus explicatifs de la proportion de BT et du taux de courbure.

Les modèles présentés dans l'article de la section précédente n'ont fait intervenir que la hauteur moyenne des arbres de chaque placette (H_g), l'âge (y_{ap}) et la densité initiale de plantation (N_i), prouvant leur effet très significatif sur la quantité de BT mise en place au cours du temps et la performance gravitropique des arbres. D'autres variables représentant la compétition du peuplement, issues du simulateur utilisé dans l'article, ont également été testées (non publiés) : la circonférence moyenne des arbres de la placette (C_g), le nombre de tiges à l'hectare (N_s), le taux de mortalité relatif (*RMR*) et l'indice de densité relative (*RDI*). Le Tableau II. 2 présente les modèles les plus significatifs expliquant la proportion de BT et le taux de courbure annuel des tiges (toujours exprimés sous leurs formes logarithmiques afin de normaliser leurs distributions).

Le modèle 1 du tableau est le modèle présenté dans l'article, le plus significatif que nous ayons pu trouver pour expliquer le taux de courbure (*dK/dT*), qui combine y_{ap} et N_i. Or, ces deux variables conditionnent toutes les autres, et intègrent certainement tous les effets. Le modèle 2, ne contenant que C_g, représente le meilleur modèle que l'on puisse obtenir avec une variable unique. Ce résultat était prévisible, la circonférence des tiges conditionnant leur capacité à se courber (cf. loi d'échelle). La qualité d'ajustement de ce modèle n'est cependant pas aussi haute que pour le modèle 1. En revanche, lorsqu'on ajoute à C_g la variable *RMR*, on obtient le modèle 3, aussi bien ajusté que le modèle 1, avec des variables qui englobent peut-être moins d'effets. Ces même variables conduisent à un modèle (n°5) très significatif lorsqu'on essaie d'expliquer le taux de BT (R_{TW}) mis en place, qui reste proche de notre modèle de référence (modèle 4) pour cette variable dépendante.

L'ajout de la variable *RMR* pourrait se traduire par l'ajout d'une variable de « dynamique de perturbation de l'environnement », plus particulièrement en terme d'environnement lumineux ou de prise de dominance. La mortalité, plus importante dans la placette ayant la plus forte densité de tiges à l'hectare, pourrait se traduire par des perturbations plus fréquentes sur ces deux aspects, ce qui perturberait l'équilibre de l'arbre et nécessiterait une correction gravitropique supplémentaire.

Bien évidemment, faute de mesures directes de la compétition des houppiers, les hypothèses formulées ici resteront sans réponse claire. Notre site expérimental n'a d'ailleurs pas été défini pour répondre à cette question. Toutefois, ces résultats attirent l'attention, et la suspicion grandissante concernant l'effet du contact entre houppiers sur la réponse gravitropique mériterait d'être éclaircie (sans jeu de mots) avec une expérimentation adaptée.

Modèle	Variable dépendante	Terme	Paramètre	*t*	*P*	AIC
1	ln(*dK/dT*)	Intercept	-9.302	-48.23	< 0.001	465.9
		$1/ y_{ap}$	40.762	-5.36	< 0.001	
		$1/N_i$	-4503.312	24.05	< 0.001	
		$1/ y_{ap} : 1/N_i$	36291.967	4.91	< 0.001	
		µt	-	-	-	
2	ln(*dK/dT*)	Intercept	-3.875	-32.49	< 0.001	517
		C_g	-0.1259	-46.18	< 0.001	
		µt	-	-	-	
3	ln(*dK/dT*)	Intercept	-3.7952	-36.56	< 0.001	467.8
		C_g	-0.1149	-39.37	< 0.001	
		RMR	8.7206	7.36	< 0.001	
		µt	-	-	-	
4	ln(R_{TW})	Intercept	-0.0104	-0.047	0.9626	963.8
		$1/H_g$	692.5069	9.556	< 0.001	
		µt	-	-	-	
5	ln(R_{TW})	Intercept	2.7007	11.183	< 0.001	978.3
		C_g	-0.0506	-6.364	< 0.001	
		RMR	11.114	3.647	< 0.001	
		µt	-	-	-	

Tableau II. 2. ***Modèles statistiques du taux de courbure annuel des tiges (ln(dK/dT)).*** *y_{ap} est l'année après plantation (i.e., l'âge de la plantation), N_i est la densité initiale de plantation, C_g est la circonférence moyenne des arbres dans chaque placette, H_g est la hauteur moyenne des arbres dans chaque placette et RMR est le taux de mortalité relatif.*

II. 2. 4 Synthèse sur la réponse gravitropique des arbres au cours du temps

Les résultats présentés dans cette section permettent de tirer quelques conclusions sur la réponse gravitropique des arbres dans un peuplement. Ils montrent :

- une acclimatation de la production radiale du BT au cours du temps, plus intense dans les stades de développement les plus jeunes, où la nécessité de maintenir une posture verticale oblige les tiges, fines et perturbables, à réagir ;

- une diminution de la performance gravitropique (taux de courbure annuel) des arbres avec l'âge, due à l'augmentation de leur diamètre et à la diminution de leur vitesse de croissance radiale. L'effet de la taille de l'arbre (diamètre) dans sa capacité de réponse est extrêmement limitant (loi d'échelle proche de l'hypothèse nulle) ;

- une variabilité individuelle forte au sein des traitements.

Si l'on tient compte des résultats décrits dans Badia et al. (2006), nous formulons également l'hypothèse d'un effet possible de la mise en contact des houppiers (fermeture du couvert) sur la

quantité de BT mis en place dans les stades matures, hypothèse qui n'a pas pu être testée faute de données morphologiques.

II. 3 COMPETITION, MORPHOLOGIE ET QUALITE DU BOIS

II. 3. 1 Contexte et enjeux de l'étude

La section précédente a montré que la capacité de réponse gravitropique d'un arbre est fortement conditionnée par ses dimensions, plus particulièrement son diamètre. Il convient maintenant de tenter de relier la réponse gravitropique « actuelle » (ou « récente », c'est-à-dire mesurée dans les derniers cernes) de ces mêmes arbres avec des variables morphologiques individuelles plus détaillées, également mesurées dans l'état « actuel » en fin d'expérimentation (voir section II. 1. 2. 3). Plus particulièrement, il s'agit ici de relier les variables morphologiques mesurées avec (i) la quantité de BT mise en place à la périphérie de la section transversale de la tige, et (ii) les contraintes de maturation mesurées sur le pourtour. Cette section reprend en partie les résultats présentés sous forme de poster au colloque Plant Biomechanics 7, qui s'est déroulé à Clermont-Ferrand du 20 au 24 Août 2012 (Com. 1).

II. 3. 2 Relation entre morphologie de l'arbre, formation de bois de tension et contraintes de maturation (Com. 1)

II. 3. 2. 1 Morphologie détaillée des arbres en fin d'expérimentation

II. 3. 2. 1. 1 Variation de la morphologie avec la densité de plantation

La Figure II. 5 présente les résultats obtenus concernant la morphologie détaillée des 10 arbres sélectionnés dans chaque placette, en fin d'expérimentation.

Comme prévu, la morphologie des tiges varie fortement entre les placettes. Le diamètre de tige à 1.30 m diminue lorsque la densité initiale de plantation augmente (Figure II. 5. a). La hauteur totale de l'arbre, quant à elle, reste similaire entre les densités, bien qu'elle soit légèrement plus faible dans la densité 40 000 tiges/ha (Figure II. 5. b). Il en résulte un rapport hauteur/diamètre (facteur d'élancement) qui augmente fortement avec la densité initiale (Figure II. 5. c).

La morphologie du houppier est, elle aussi, très différente entre les placettes. La surface projetée du houppier diminue lorsque la densité de plantation augmente (Figure II. 5. d). La hauteur de base du houppier ne semble pas être affectée par la densité de plantation, excepté dans la densité la plus élevée, où elle est légèrement plus faible (Figure II. 5. e). Il en résulte une longueur de houppier qui diminue continuellement lorsque la densité de plantation augmente (Figure II. 5. f).

Un des points importants de ce dispositif expérimental est d'observer si les variables d'inclinaison/asymétrie de l'arbre sont affectées par l'augmentation de la densité de plantation. On constate ici que l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige reste constant entre les densités 2500, 5000 et 10 000 tiges/ha, mais devient plus important dans la densité 40 000 tiges/ha (Figure II. 5. g). Le même constat peut être établi pour l'excentrement du houppier (Figure II. 5. h). L'asymétrie horizontale du houppier, quant à elle, ne semble pas être affectée (Figure II. 5. i).

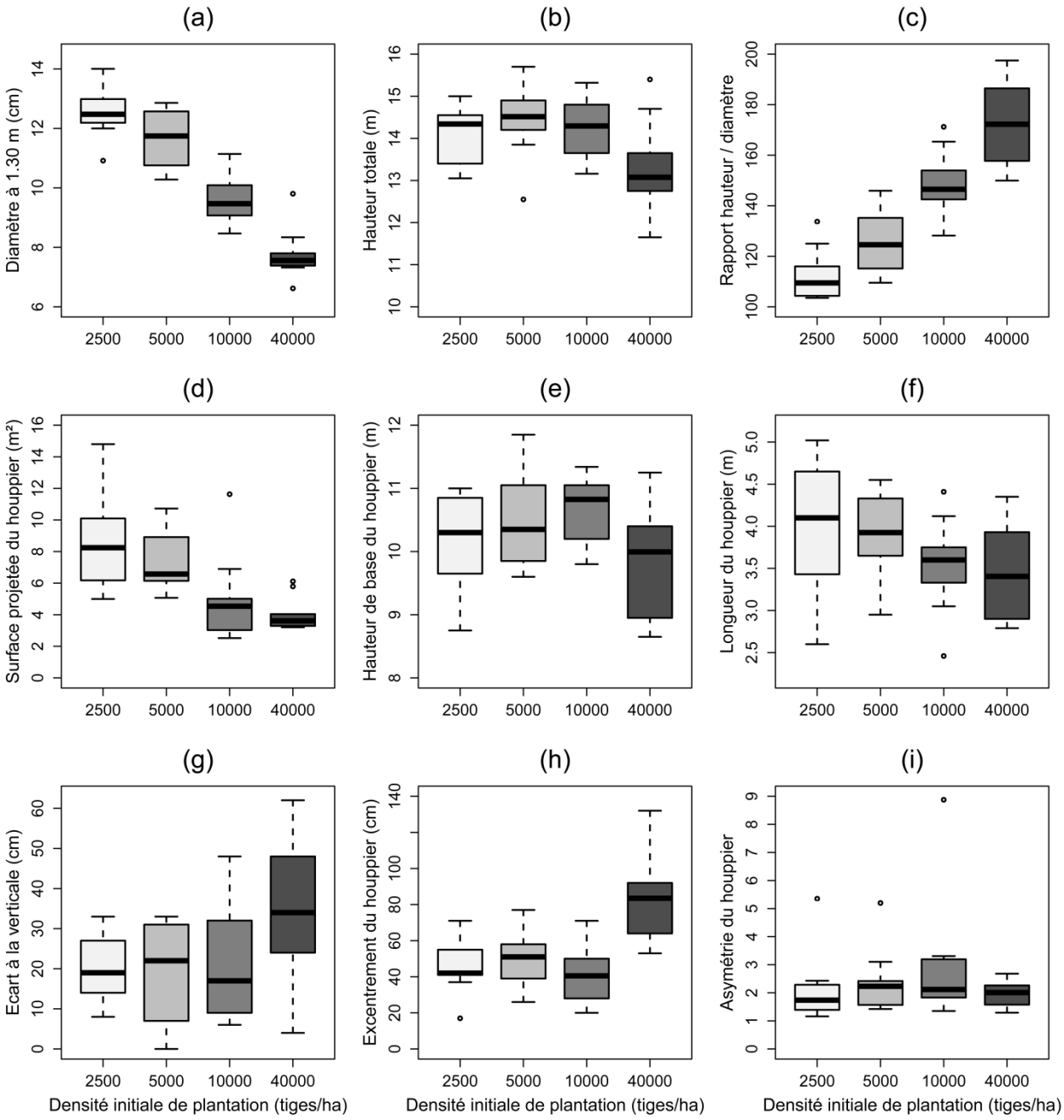


Figure II. 5. ***Variation de la morphologie des arbres en fonction de la densité initiale de plantation.*** *Variation du diamètre à 1.30 m (a), de la hauteur totale (b), du rapport hauteur/diamètre (c), de la surface projetée du houppier (d), de la hauteur de la base du houppier (e), de la longueur du houppier (f), de l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige (g), de l'excentrement du houppier (h) et de l'asymétrie horizontale du houppier (i).*

II. 3. 2. 1. 2 Relations entre variables morphologiques

A partir de notre jeu de données, des relations significatives ont été mises en évidence entre plusieurs variables morphologiques souvent répertoriées dans la littérature comme étant indicatrices de fortes contraintes et/ou perturbations mécaniques (Figure II. 6). Une relation significative apparaît ainsi entre la surface projetée du houppier et la circonférence de la tige à 1.30 m de hauteur (Figure II. 6. a), entre l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige et l'excentrement du houppier (Figure II. 6. b), entre l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige et la circonférence de la tige à 1.30 m (Figure II. 6. c) et entre l'excentrement du houppier et le rapport hauteur/diamètre de la tige (Figure II. 6. d). Les corrélations identifiées entre ces variables, souvent mentionnées comme explicatives, rendent difficile la séparation des différents effets, qui devra être surmontée par la réunification de ces variables dans leur ensemble (prévue pour la fin de cette thèse).

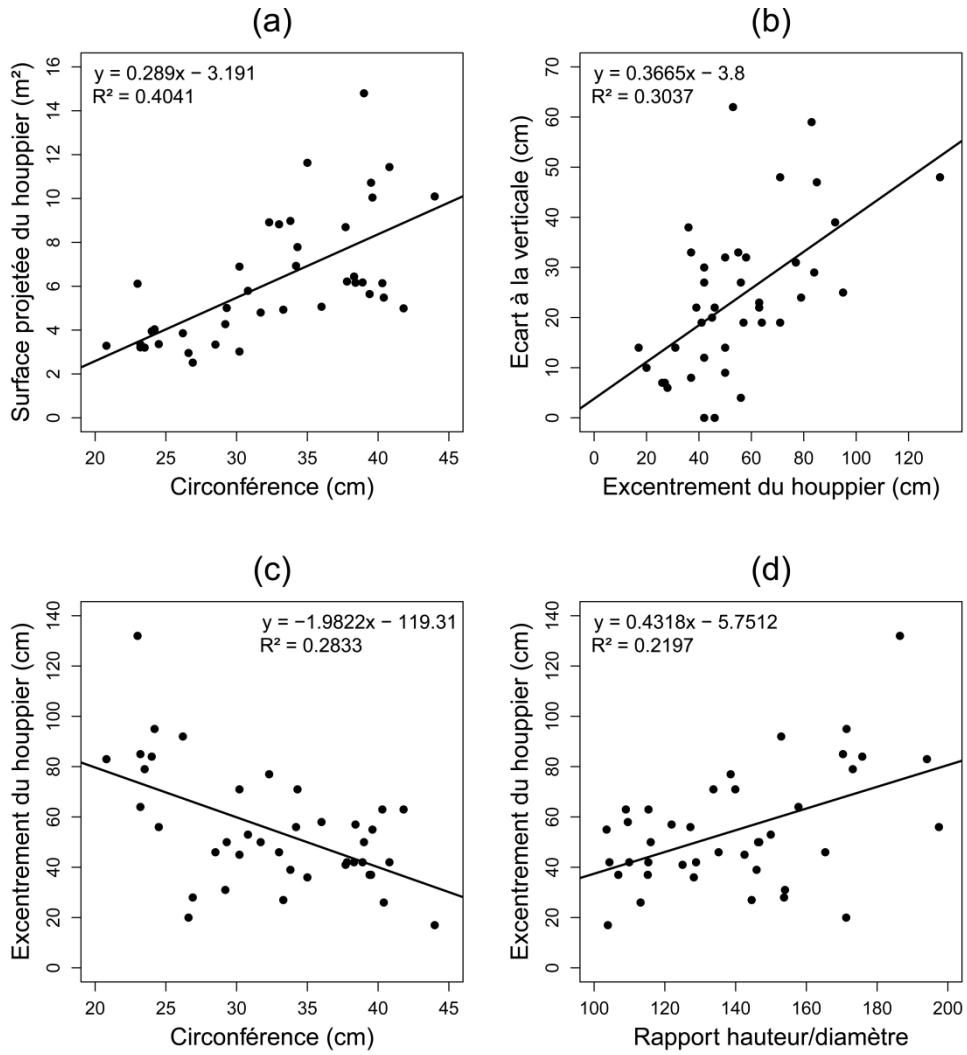


Figure II. 6. ***Relations entre quelques-unes des variables morphologiques les plus souvent reliées à de fortes contraintes ou perturbations mécaniques.*** *Relation entre la surface projetée du houppier et la circonférence de la tige à 1.30 m (a), entre l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige et l'excentrement du houppier (b), entre l'excentrement du houppier et la circonférence de la tige à 1.30 m (c), et entre l'excentrement du houppier et le rapport hauteur/diamètre de la tige (d).*

II. 3. 2. 2 Réponse gravitropique « actuelle » des arbres

II. 3. 2. 2. 1 Evaluation de la production « récente » de BT

La réponse gravitropique en cours d'un arbre peut être évaluée de deux manières différentes : la mesure du *ΔICC* (réalisée à la section II. 1. 2. 4. 1) et la quantification de la production de BT à la périphérie de la tige, détaillée dans ce paragraphe. La production « récente » de BT fut ainsi évaluée à partir des rondelles sectorisées déjà utilisées dans l'article 1 (section II. 2. 2), à la différence près que nous n'avons utilisé ici que les données de sectorisation du dernier anneau de croissance. Dans ce dernier anneau, qui correspond au bois mis en place durant les 5 dernières années de croissance, la production du BT fut caractérisée par quatre variables différentes, que nous essaieront de mettre en relation avec la morphologie de l'arbre.

Il a tout d'abord fallu définir la plage principale de BT dans l'anneau périphérique. En effet, plusieurs plages disjointes de BT pouvaient être présentes dans cet anneau. Seule la plage (i) séparée des autres d'au moins 15 grad, ET (ii) présentant la plus forte proportion de BT fut considérée. Dans un premier temps, deux variables caractérisant la distribution du BT périphérique furent extraites : l'étendue angulaire (en grad) de la plage de BT et le pourcentage moyen de BT dans la plage (i.e., le rapport entre la surface de BT dans la plage et la surface totale de la plage) (Figure II. 7).

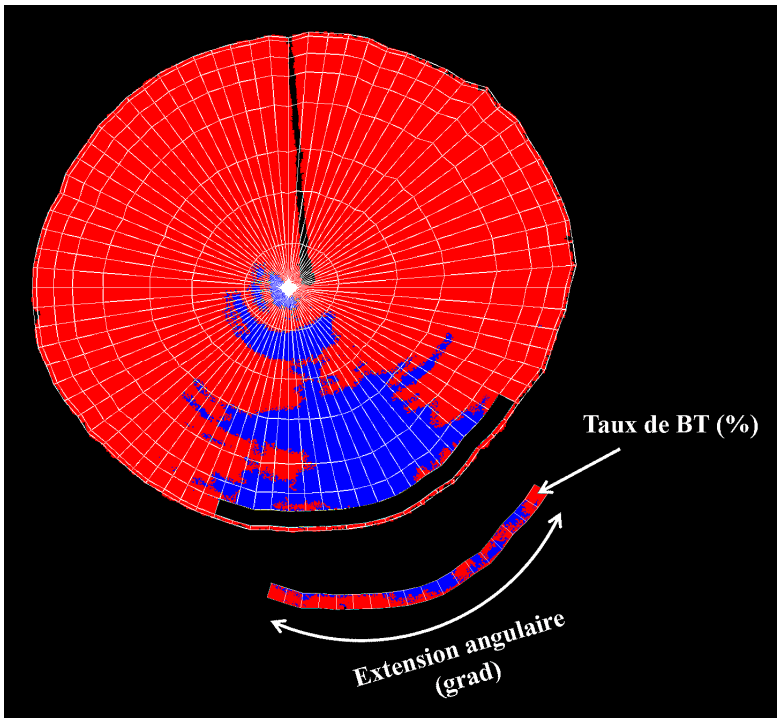


Figure II. 7. Evaluation de la production « récente » de BT à partir des rondelles sectorisées. *Définition de la plage de BT dans l'anneau de croissance périphérique et caractérisation de son extension angulaire (en grad) et de son taux moyen de BT (i.e., le rapport entre la surface de BT dans la plage et la surface totale de la plage).*

Troisième variable, le kurtosis (*Kt*) de la distribution du BT dans l'anneau périphérique fut également calculé. Ce kurtosis, encore appelé « coefficient d'aplatissement », est un paramètre de forme d'une distribution. Lorsqu'on représente l'histogramme du taux de BT dans l'anneau périphérique, le kurtosis permet d'obtenir une information sur la platitude, ou inversement, de la pointicité de la distribution (Figure II. 8). Le kurtosis dépend de la hauteur du « pic » de BT et de son étendue, et combine les deux informations en une seule variable (adimensionnelle) qui symbolise ici le niveau d'« asymétrie de production » du BT dans l'anneau périphérique.

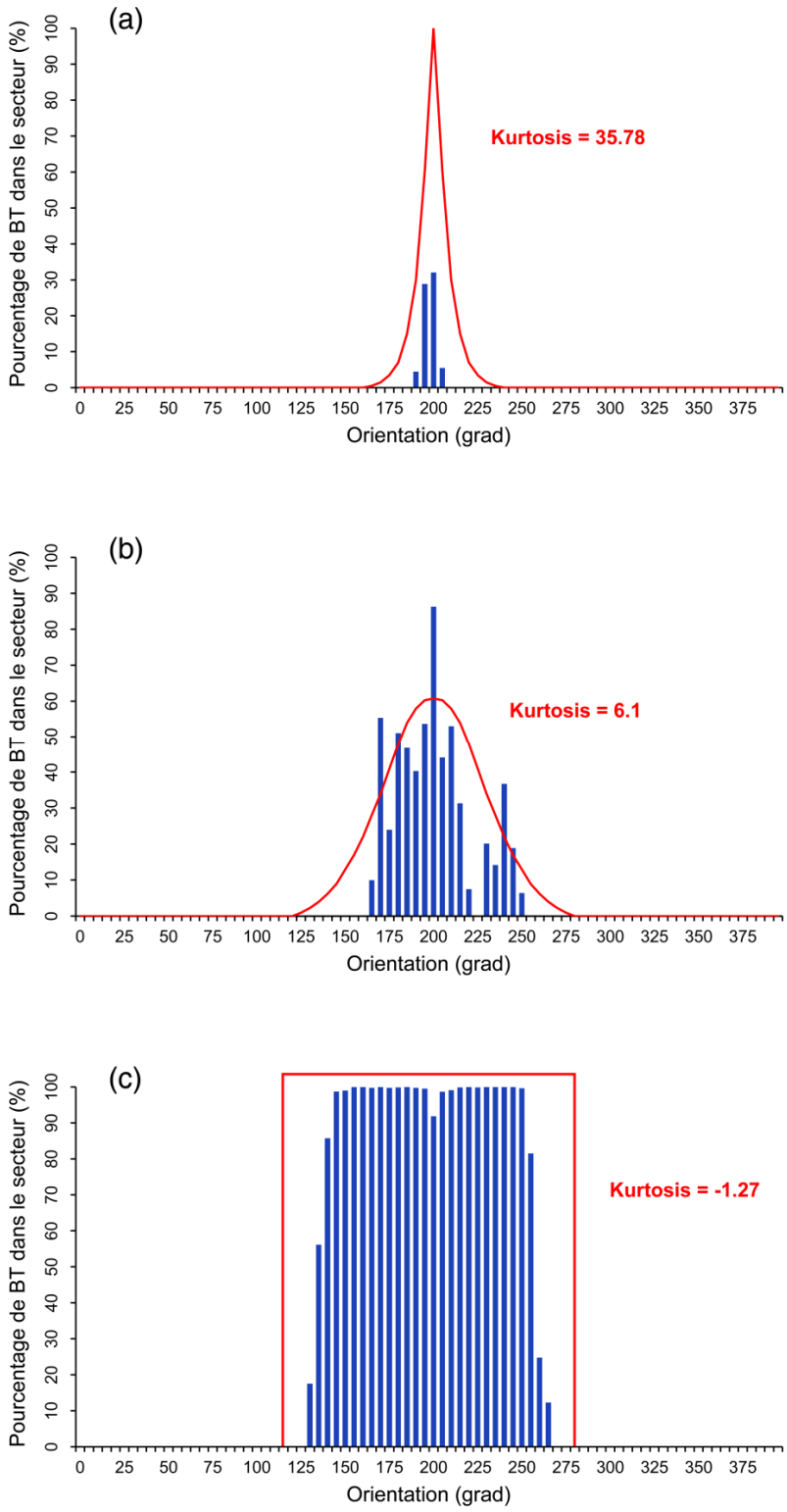


Figure II. 8. ***Calcul du kurtosis de la distribution du BT dans le dernier anneau de croissance.*** *L'histogramme (en bleu) représente le pourcentage de BT dans chaque secteur de l'anneau périphérique. Pour des raisons de simplicité, la plage de BT est placée au centre du graphique, l'axe des abscisses représentant l'ensemble des secteurs de l'anneau (de 0 à 400 grad). Le kurtosis de cet histogramme (schématisé par la courbe rouge) représente son « aplatissement ». Un kurtosis faible est synonyme d'une distribution « aplatie », et donc, d'une plage importante de BT. A titre d'exemple, la figure présente trois arbres aux distributions de BT contrastées : (a) un arbre possédant une plage de BT réduite, et donc très « pointue », au kurtosis élevé, (b) un arbre possédant une plage de BT intermédiaire, au kurtosis moyen, et (c) un arbre possédant une plage de BT très étendue, et donc très « plate », au kurtosis faible (voire négatif).*

L'histogramme présenté en (a) correspond à l'anneau périphérique de l'arbre 9, l'histogramme présenté en (b) correspond à l'anneau périphérique de l'arbre 20 (rondelle également présentée à la Figure II. 7) et l'histogramme présenté en (c) correspond à l'anneau périphérique de l'arbre 29. Toutes les rondelles sont présentées dans l'annexe 1 (p. 149-153).

La méthode du « trou unique » permet la mesure directe de l'asymétrie des contraintes de maturation dans le bois périphérique. Une quatrième variable, basée sur la modélisation des contraintes de maturation à partir des données de distribution périphérique du BT, fut également développée. Le calcul correspondant dérive du calcul du changement de courbure (*ΔK*) utilisé dans l'article 1 :

$$\Delta K_s^j \vec{t} = \frac{(E(\alpha_T A_{TWs}^j + \alpha_N A_{NWs}^j))\vec{z} \times D_{ps}^j \vec{r}}{E\pi D_j^4 / 64}$$

où ΔK_s^j est le changement de courbure engendré par la maturation du bois dans un secteur de l'anneau de croissance *j*, α_T et α_N correspondent respectivement au retrait de maturation du BT et du BN, A_{TWs}^j et A_{NWs}^j correspondent respectivement à la surface de BT et de BN dans le secteur de l'anneau, *E* est le module d'élasticité du bois de hêtre et D_{ps}^j est la distance du secteur à la moelle. Dans ce calcul, le numérateur correspondait au moment de flexion « actif » dû à la maturation du bois, et le dénominateur à la rigidité structurale de la section. La somme vectorielle des changements de courbure des secteurs de l'anneau de croissance considéré permettait le calcul du changement de courbure global de l'anneau ΔK^j :

$$\overrightarrow{\Delta K^j} = \sum_{s=1}^{80} \Delta K_s^j \vec{t}$$

Dans le cas de la modélisation des contraintes de maturation périphériques, nous ne nous intéressons ici qu'au dernier anneau de croissance radiale. Pour chaque secteur de cet anneau, nous ne gardons que le moment de flexion M_s résultant de la maturation du bois (i.e., le numérateur de l'équation exprimant ΔK_s) :

$$M_s \vec{t} = (E(\alpha_T A_{TWs} + \alpha_N A_{NWs}))\vec{z} \times D_{ps} \vec{r}$$

La somme vectorielle des moments des secteurs de l'anneau périphérique permet le calcul du moment de flexion global de l'anneau (*M*) résultant de la maturation du bois :

$$\overrightarrow{M} = \sum_{s=1}^{80} M_s \vec{t}$$

Contrairement au *ΔICC*, le moment global de l'anneau périphérique intègre les effets de la circonférence et de la largeur de cerne. Afin de s'affranchir de ces effets de circonférence et de largeur de cerne, et ainsi d'obtenir une variable comparable au *ΔICC*, le modèle de Alméras et Fournier (2009) fut à nouveau utilisé :

$$CC_{BT} = \frac{M}{r^2.dr}$$

où *r* correspond au rayon de la section transversale avant la mise en place de l'anneau périphérique et *dr* à l'incrément radial dû à la mise en place de l'anneau périphérique. La variable ainsi obtenue, notée CC_{BT}, estime les contraintes de maturation (en $N.m^{-2}$) via la distribution périphérique du BT, mais prend également en compte certains facteurs géométriques tels que l'excentricité de la croissance radiale et l'extension angulaire du BT.

II. 3. 2. 2. 2 Variation de la réponse gravitropique avec la densité de plantation

La Figure II. 9 présente les résultats obtenus concernant la variation de la réponse gravitropique des arbres entre les quatre placettes.

En premier lieu, la figure rappelle les résultats concernant le taux de courbure des arbres (Figure II. 9. a), déjà présentés dans l'article 1. Le taux de courbure s'amplifie avec la densité initiale de plantation, dont l'augmentation produit des tiges de plus en plus fines et réactives. Les valeurs minimales d'*ICC* varient très peu entre les placettes et restent dans une gamme comprise entre 20 et 40 µm. Les valeurs maximales d'*ICC*, en revanche, semblent augmenter progressivement avec la densité de plantation initiale (Figure II. 9. b). Ces valeurs d'*ICC* sont toutefois faibles en comparaison de ce que l'on peut généralement trouver chez le hêtre (Becker and Beimgraben, 2001). Les valeurs de *ΔICC* restent donc faibles, mais semblent néanmoins augmenter avec la densité de plantation (Figure II. 9. c).

Les résultats montrent que l'étendue angulaire du BT augmente avec la densité initiale de plantation. Elle peut même atteindre plus de 200 grad dans la densité la plus forte, c'est-à-dire couvrir la moitié de la circonférence de l'arbre (Figure II. 9. d). La proportion de BT dans la plage de BT (Figure II. 9. e) reste basse quelle que soit la densité de plantation, mais semble toutefois augmenter dans les fortes densités (10 000 et 40 000 tiges/ha). Le kurtosis de la distribution du BT dans l'anneau périphérique, quant à lui, diminue quand la densité initiale de plantation augmente, témoignant de l'augmentation de l'importance de la plage de BT avec la densité de plantation (Figure II. 9. f).

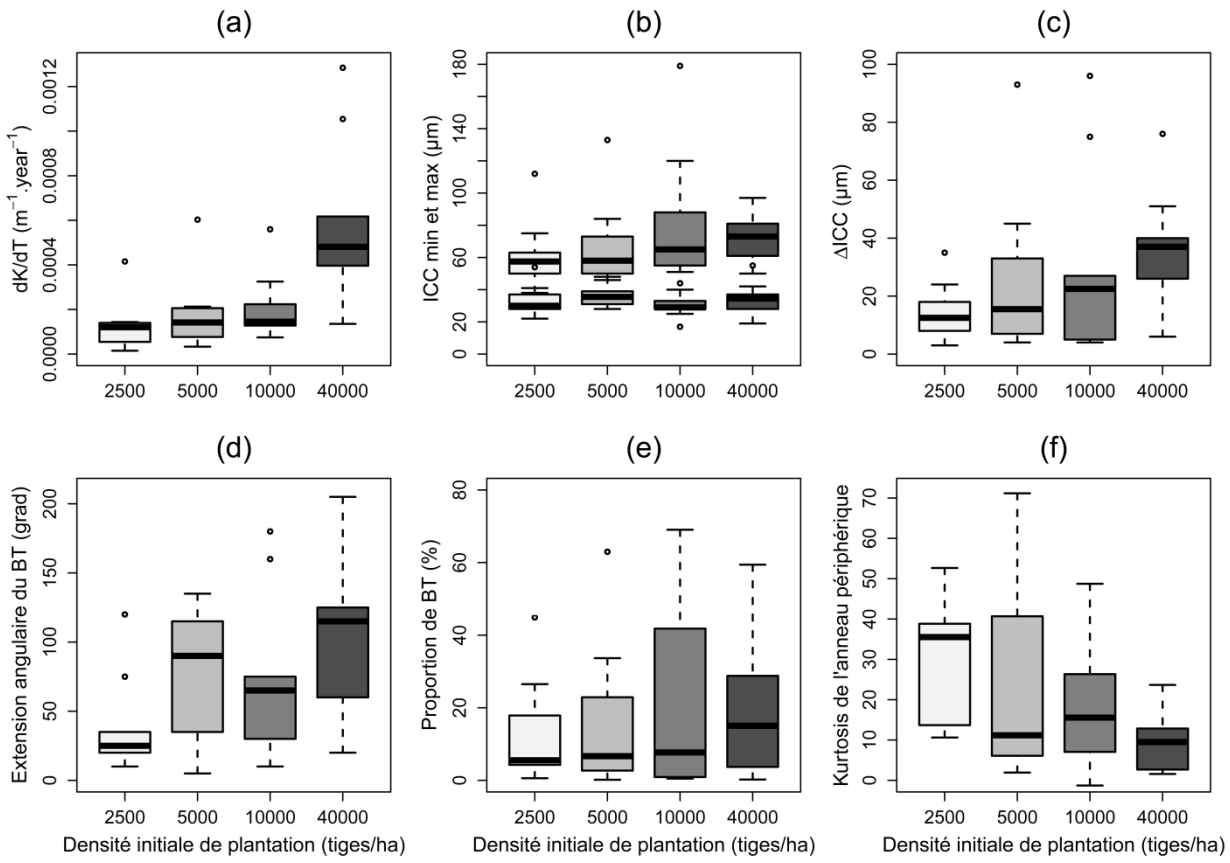


Figure II. 9. Variation de la réponse gravitropique des arbres en fonction de la densité initiale de plantation. *Rappel du taux de courbure des tiges (a), variation des valeurs minimales et maximales d'ICC (b), du ΔICC (c), de l'étendue angulaire de la plage de BT (d), de la proportion de BT dans la plage (e) et du kurtosis de la distribution du BT dans l'anneau périphérique (f).*

II. 3. 2. 2. 3 Relations entre variables de réponse gravitropique

Sur notre jeu de données, il existe une relation significative entre le pourcentage de BT et l'étendue angulaire de la plage de BT (Figure II. 10. a). La relation, linéaire, n'est pas représentée sur le graphique car les distributions de ces deux variables n'étant pas normales, une transformation logarithmique fut utilisée dans le modèle (R^2 = 0.238). Bien que la proportion de BT dans la plage périphérique de BT semble globalement augmenter avec son étendue angulaire, notre jeu de données démontre la grande variabilité de ce résultat : de fortes étendues angulaires peuvent contenir aussi bien une forte proportion de BT qu'une faible proportion de BT. Une excellente relation, de type exponentielle décroissante, fut également détectée entre le *ΔICC* et le kurtosis de la distribution périphérique du BT (Figure II. 10. b). La relation entre *ΔICC* et contraintes de croissance modélisées à partir de la distribution du BT (variable CC_{BT}) est significative (Figure II. 10. c), mais la qualité de l'ajustement n'est pas très élevée (R^2 = 0.087). Si on ne tiens pas compte des quatre points aberrants (identifiés en gris), la qualité de l'ajustement augmente fortement (R^2 = 0.522).

La présence de ces quatre points s'explique de la manière suivante :

- les deux arbres ayant de faibles *ΔICC* et de forts CC_{BT} ne présentent pas de plage importante de BT, mais une excentricité de moelle importante (arbres 3 et 31) ;
- l'un des deux arbres ayant un fort *ΔICC* et un faible CC_{BT} présente une plage périphérique de BT réduite, mais la mesure de contrainte, très locale, fut réalisée à cet endroit précis (arbre 27). L'autre arbre (arbre 14) reste une énigme.

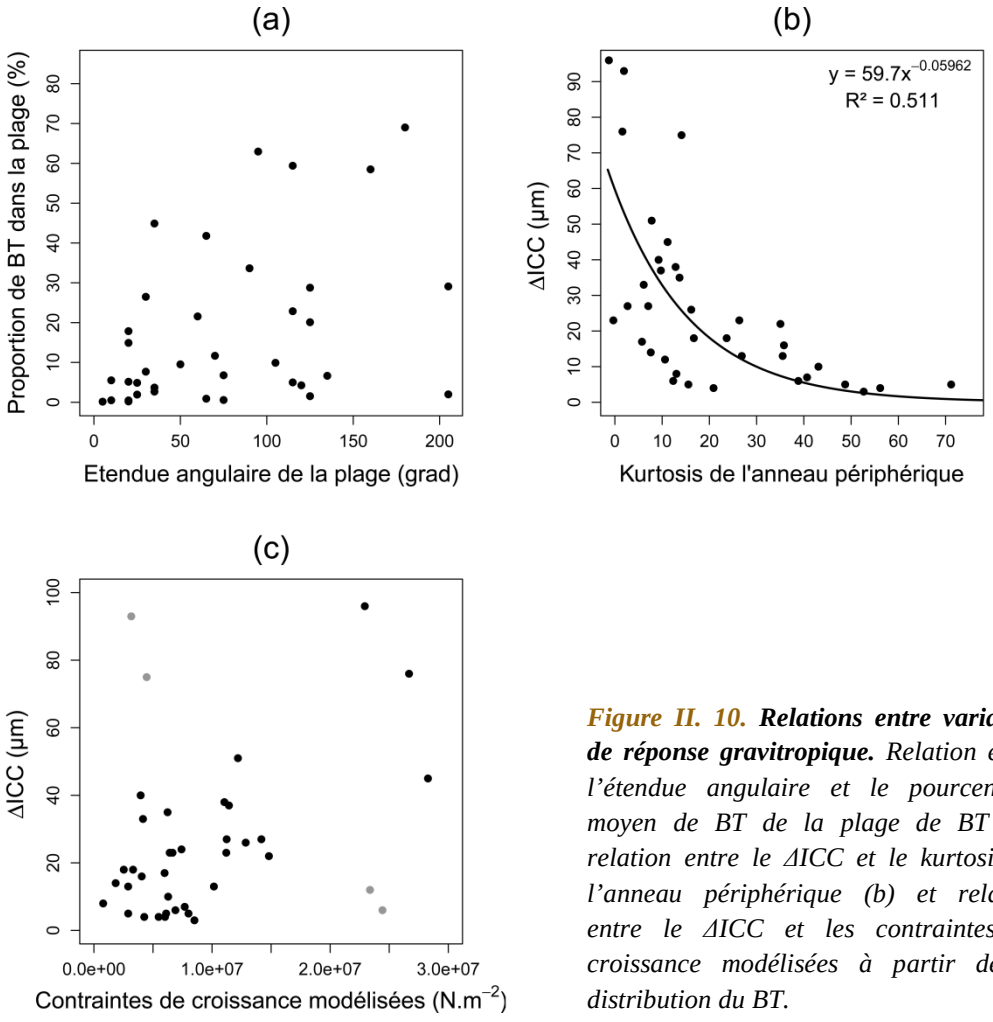


Figure II. 10. Relations entre variables de réponse gravitropique. *Relation entre l'étendue angulaire et le pourcentage moyen de BT de la plage de BT (a), relation entre le ΔICC et le kurtosis de l'anneau périphérique (b) et relation entre le ΔICC et les contraintes de croissance modélisées à partir de la distribution du BT.*

II. 3. 2. 3 Position des contraintes maximales sur la section transversale de la tige

Le but de ce paragraphe est de vérifier, à une échelle locale, la position des contraintes maximales (*ICCmax*) sur la section par rapport aux inclinaisons de l'arbre. La Figure II. 11 présente les différences d'orientations angulaires entre celle de l'*ICCmax* et celles de (i) l'inclinaison basale de la tige, (ii) l'inclinaison globale de l'arbre, et (iii) la direction de la projection horizontale du centre géométrique du houppier (procédure de statistiques circulaires descriptives réalisée sous Excel, couplé au module StatistiXL). Pour chacun des trois graphiques, l'inclinaison se situe en haut du cercle, et la position de l'*ICCmax* par rapport à cette inclinaison est notée par un point bleu (un point pour chaque arbre). Les orientations, mesurées en grad sur le terrain, furent converties en degrés pour cette analyse.

La distribution des *ICCmax* sur le cercle de gauche (inclinaison basale de la tige) peut paraitre surprenante. En réalité, c'est l'azimut de l'inclinaison basale qui détermine la position du premier point de mesure des *ICC*. Cela fixe donc exactement quatre possibilités de position angulaire (0°, 90°, 180° et 270°) pour l'*ICCmax*, correspondant aux quatre positions de mesure de l'*ICC*. Pour les deux autres graphiques, aucun lien n'existe *a priori* entre l'azimut de l'inclinaison et la position des mesures d'*ICC*, d'où une plus grande variabilité de la position de l'*ICCmax*.

La Figure II. 11 indique que l'*ICCmax* se trouve principalement à l'opposé de l'inclinaison, que ce soit l'inclinaison basale, globale ou celle du houppier (angle moyen proche de 180° dans tous les cas). Néanmoins, l'opposition entre l'*ICCmax* et l'inclinaison globale de l'arbre est la plus systématique (écart-type et intervalle de confiance les plus faibles).

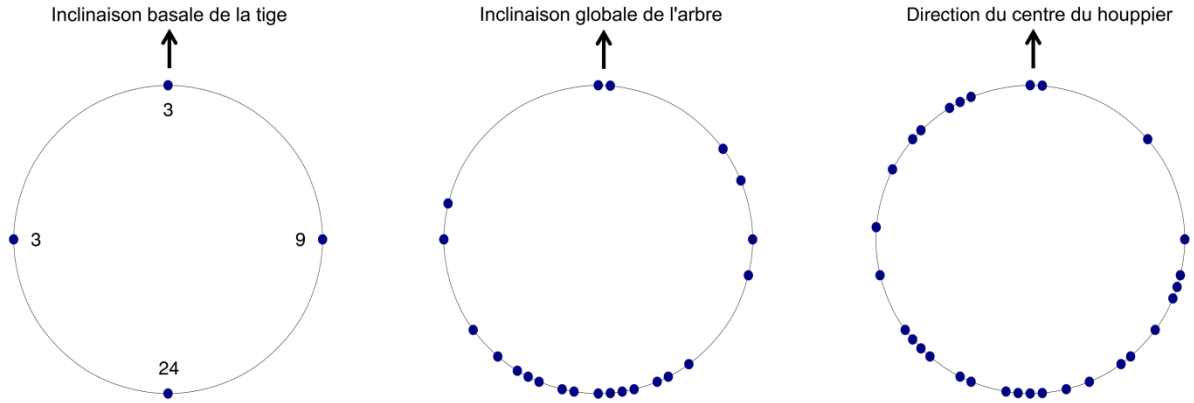
La Figure II. 12 confirme l'opposition récurrente des *ICCmax* par rapport inclinaison globale (écart angulaire proche de 180°). On observe notamment que l'opposition est systématique (i) pour des *ΔICC* élevés, et (ii) pour des inclinaisons locales importantes. Les quelques cas pour lesquels l'orientation des *ICCmax* et de l'inclinaison globale est proche concerne des arbres au *ΔICC* faible et dont la base de la tige est faiblement inclinée. Bien que n'étant pas très novateur, ce graphique « rassure » tout de même quant à la distribution des contraintes de maturation, évaluées à partir de « seulement » 4 mesures périphériques. En outre, la Figure II. 12 laisse supposer que la prise en compte de la morphologie globale de l'arbre est plus pertinente dans l'évaluation des contraintes de maturation.

II. 3. 2. 4 Modèles de quantification de la réponse gravitropique

C'est l'une des questions majeures de cette thèse : la réponse gravitropique de l'arbre (intensité des contraintes de maturation et quantité de BT) peut-elle être évaluée à partir de critères morphologiques ? Bien que l'inclinaison locale de la tige fut généralement considérée comme LE stimulus déclencheur de la formation de BT sur de jeunes plants inclinés artificiellement (où inclinaison locale et globale furent toujours fortement corrélés), la variabilité des observations sur des arbres adultes en milieu forestier a amené les biomécaniciens à envisager d'autres variables candidates. Par analogie avec la théorie thigmomorphogénétique de la réponse aux déformations longitudinales (Coutand, 2010; Coutand and Moulia, 2000), on pense notamment à des déformations longitudinales provoquées par la variation des forces de gravité, elle-même liée à l'asymétrie/inclinaison globale des arbres.

II. 3. 2. 4. 1 Rappel des variables utilisées dans les modèles

L'objectif de cette section est d'établir le lien entre les variables de réponse gravitropique (variables dépendantes) et les variables morphologiques (variables explicatives). L'acquisition de ces données a déjà été présentée dans les sections II. 1. 2. 3 (données morphologiques) et II. 1. 2. 4 / II. 3. 2. 2. 1 (données de réponse gravitropique). Le but de ce paragraphe est de rappeler les variables dépendantes et explicatives qui seront utilisées par la suite dans les modèles, en indiquant l'abréviation correspondante.



	Inclinaison basale	Inclinaison globale	Direction houppier
Angle moyen (deg)	164.1	**177.7**	192.4
Ecart-type angulaire (deg)	53.75	**51.44**	66.64
Intervalle de confiance 95% (deg)	21.62	**19.95**	42.52

Figure II. 11. ***Ecart angulaire entre ICC maximum et inclinaison de l'arbre.*** *Ecart angulaire entre l'orientation des ICC max et l'inclinaison basale de la tige (à gauche), l'inclinaison globale de l'arbre (au centre) et la direction du centre géométrique du houppier (à droite). Les nombres inscrits dans le cercle de gauche (inclinaison basale) correspondent au nombre d'observations de l'ICC max à chaque position.*

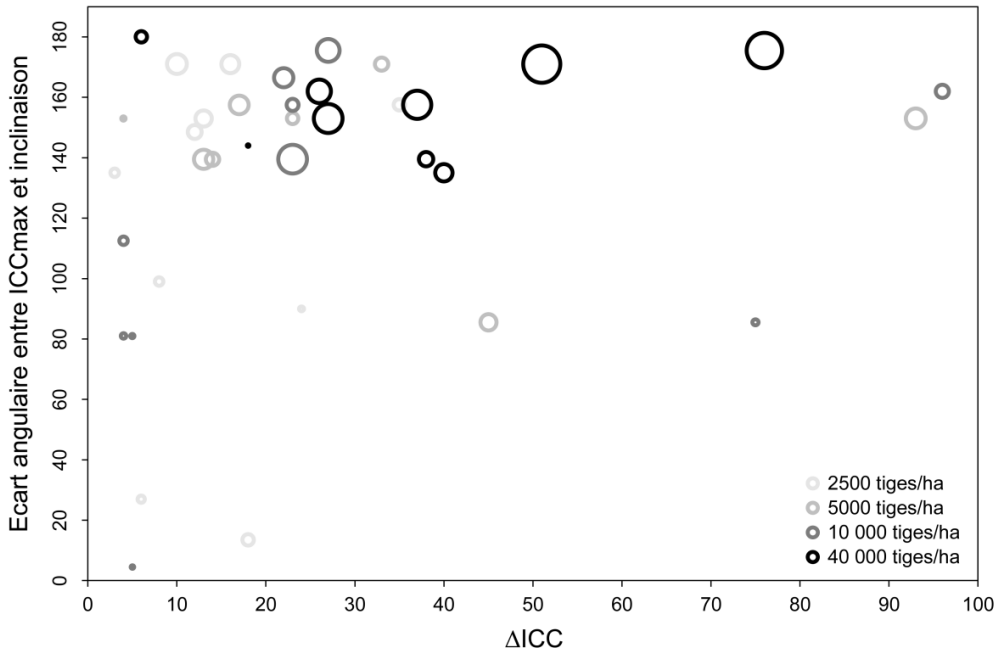


Figure II. 12. ***Ecart angulaire entre ICC maximum et inclinaison globale de l'arbre en fonction du ΔICC.*** *La taille des bulles représente l'écart à la verticale de la base de la tige (inclinaison locale). La densité initiale de plantation est représentée par des niveaux de gris, de plus en plus sombre à mesure que la densité augmente.*

Les variables dépendantes correspondent aux variables de qualité des bois associées à la réponse gravitropique :

- l'asymétrie des indicateurs de contraintes de maturation (*ΔICC*, en µm) ;
- l'étendue angulaire de la plage de BT dans l'anneau de croissance périphérique (E_{BT}, en °) ;
- la proportion de BT de la plage de BT dans l'anneau de croissance périphérique (P_{BT}, en %) ;
- le kurtosis de la distribution du BT dans l'anneau de croissance périphérique (*Kt*, sans unité) ;
- les contraintes de croissance calculées à partir de la distribution du BT (CC_{BT}, en $N.m^{-2}$).

Les variables explicatives correspondent aux variables morphologiques :

- le diamètre à 1.30m de la tige (*D*, en cm) ;
- la hauteur totale de l'arbre (*H*, en m) ;
- le rapport hauteur/diamètre de la tige, i.e., son facteur d'élancement (*H/D*, sans unité) ;
- la surface projetée du houppier (SP_H, en m^2) ;
- la hauteur de la base du houppier (H_{BH}, en m) ;
- la longueur de houppier (L_H, en m) ;
- la verticalité (i.e., l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de la tige) (*V*, en cm) ;
- l'excentrement du houppier (i.e., la distance horizontale entre le pied de l'arbre et le centre géométrique de la projection du houppier) (E_H, en cm) ;
- l'asymétrie horizontale du houppier (A_H, sans unité).

II. 3. 2. 4. 2 Matrice des corrélations

Dans un premier temps, la matrice des corrélations entre les différentes variables fut établie (Tableau II. 3), plus particulièrement dans le but de déceler les variables morphologiques corrélées aux variables de réponse gravitropique. Les variables corrélées seront utilisées par la suite pour la construction des modèles de *ΔICC*, de E_{BT}, de P_{BT}, de *Kt* et de CC_{BT} (variables à expliquer). Ainsi, les variables morphologiques les plus corrélées à *ΔICC* semblent être *V* (r = 0.429) et *H/D* (r = 0.381). Les plus corrélées à E_{BT} sont E_H (r = 0.478), *H/D* (r = 0.438) et *V* (r = 0.323). La plus corrélée à P_{BT} est *V* (r = 0.43). Les plus corrélées à *Kt* sont *V* (r = -0.547), E_H (r = -0.49) et *H/D* (r = -0.42). Les plus corrélées à CC_{BT} sont E_H (r = 0.368), *V* (r = 0.363) et A_H (r = -0.304).

D'une manière générale, cette matrice de corrélations révèle un fort lien entre les variables de réponse gravitropique et les variables de déséquilibre (*V* et E_H) et d'élancement (*H/D*). Bien que non identifiées en gras dans la matrice (car n'établissant pas de lien entre une variable de qualité des bois et une variable morphologique), des corrélations importantes apparaissent entre variables gravitropiques, notamment entre *ΔICC* et *Kt* (r = -0.578), entre *ΔICC* et E_{BT} (r = 0.5) et entre *ΔICC* et P_{BT} (r = 0.657).

II. 3. 2. 4. 3 Analyse en composantes principales (ACP)

Une analyse en composantes principales (ACP) fut réalisée (logiciel R, package FactoMineR) sur l'ensemble des variables présentées au paragraphe II. 3. 2. 4. 1, afin de voir s'il était possible de regrouper les arbres et les variables en catégories (Figure II. 13).

L'analyse du nuage des individus (graphiques (a) et (b)) montre que seuls les arbres de la densité de plantation la plus élevée (40 000 tiges/ha, en bleu) se distinguent clairement des autres. Les arbres des trois densités les plus faibles sont plutôt mélangés, bien que la représentation des axes 1 et 3 (b) montre une séparation progressive des densités le long de l'axe 1 (de la densité la plus faible à la densité la plus forte en allant vers la droite du graphique).

	ΔICC	E_{BT}	P_{BT}	Kt	CC_{BT}	D	H	SP_H	H_{BH}	V	E_H	L_H	H/D	A_H
ΔICC	1													
E_{BT}	0.500	1												
P_{BT}	0.657	0.412	1											
Kt	-0.578	-0.652	-0.548	1										
CC_{BT}	0.332	0.332	0.260	-0.325	1									
D	-0.316	-0.438	-0.097	0.403	-0.335	1								
H	0.054	-0.084	0.049	0.046	-0.305	0.414	1							
SP_H	-0.151	-0.234	0.266	0.111	-0.346	0.648	0.276	1						
H_{BH}	0.023	-0.028	-0.068	0.096	-0.253	0.193	0.732	0.061	1					
V	**0.429**	**0.323**	**0.430**	**-0.547**	**0.363**	-0.296	-0.367	0.013	-0.414	1				
E_H	0.111	**0.478**	0.101	**-0.490**	**0.368**	-0.549	-0.439	-0.221	-0.320	0.567	1			
L_H	0.049	-0.086	0.154	-0.052	-0.130	0.361	0.547	0.324	-0.171	-0.022	-0.242	1		
H/D	**0.381**	**0.438**	0.129	**-0.420**	0.286	-0.948	-0.146	-0.613	-0.006	0.223	0.490	-0.205	1	
A_H	0.244	-0.050	0.074	-0.150	**-0.304**	-0.073	0.200	0.181	0.104	-0.100	-0.220	0.161	0.122	1

Tableau II. 3. ***Matrice des corrélations entre variables gravitropiques et morphologiques de l'échantillon 1.*** *Les corrélations susceptibles de nous intéresser pour l'élaboration des modèles sont identifiées en gras.*

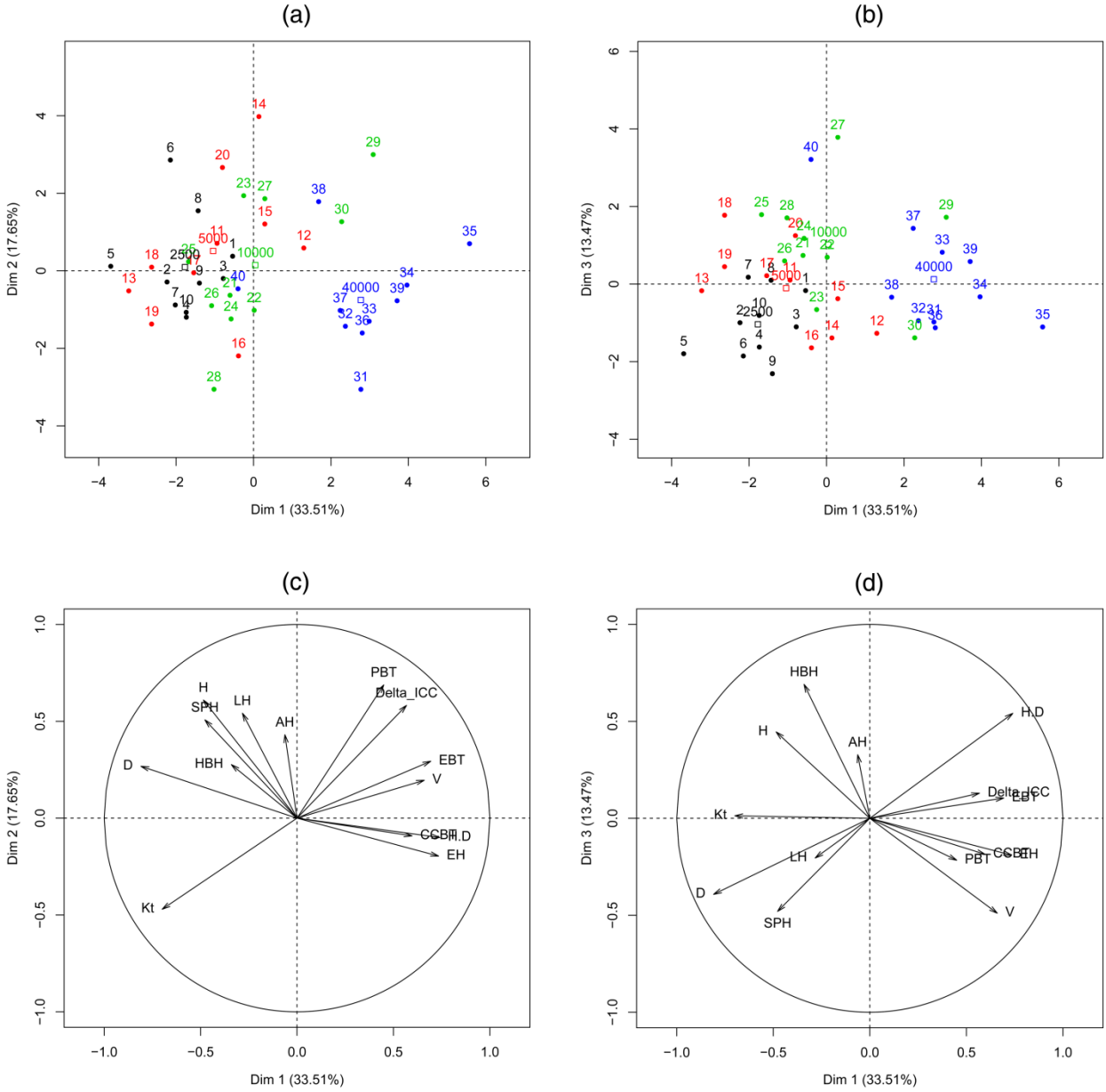


Figure II. 13. ***Analyses en composantes principales (ACP) réalisées sur l'ensemble des variables présentées au paragraphe II. 3. 2. 4. 1, pour les 40 arbres.*** *Les graphiques (a) et (b) présentent la distribution des individus en fonction des dimensions 1 et 2 (axes les plus explicatifs) et en fonction des dimensions 1 et 3, respectivement. Les individus des densités 2500, 5000, 10 000 et 40 000 tiges/ha sont respectivement représentées en noir, en rouge, en vert et en bleu. Les graphiques (c) et (d) présentent les cercles des corrélations entre variables en fonction des dimensions 1 et 2 et en fonction des dimensions 1 et 3, respectivement.*

D'une manière générale, les résultats des graphiques (c) et (d) permettent difficilement d'évaluer le niveau de pertinence des variables dans la mesure où (i) les variables les mieux représentées (i.e., proches du cercle) sont assez éloignés des axes, et (ii) les variables proches des axes ne sont jamais très proches du cercle.

Néanmoins, on constate que la représentation des axes 1 et 2 montre une forte relation entre *ΔICC* et P_{BT}, entre *V* et E_{BT} et entre CC_{BT}, *H/D* et E_H. La représentation des axes 1 et 3 montre une forte relation entre *ΔICC* et E_{BT} et entre CC_{BT}, P_{BT} et E_H. Ces graphiques confirment les résultats présentés dans la matrice des corrélations tout en apportant une vision d'ensemble.

Lorsqu'on met en relation les graphiques (a) et (c), on observe que ce sont les variables CC_{BT}, *H/D* et E_H (dirigées vers la droite et légèrement vers le bas sur le graphique (c)) qui « attirent » les arbres de la densité 40 000 tiges/ha dans la même direction (vers la droite et légèrement vers le bas sur le graphique (a)), à l'écart du reste des d'arbres. De la même manière, sur le graphique (d), les variables *ΔICC*, E_{BT}, CC_{BT}, P_{BT} et E_H « attirent » les arbres de la densité 40 000 tiges/ha vers la droite du graphique (b).

II. 3. 2. 4. 4 Modèles de ΔICC en fonction de la morphologie

Le but de ce paragraphe est d'évaluer le lien entre l'intensité des contraintes de croissance et les variables morphologiques des arbres. Dans un premier temps, il convient de vérifier la bonne relation déjà observée dans la bibliographie entre *ΔICC* et quelques variables morphologiques indicatrices « historiques », comme l'écart à la verticale de la base de la tige (*V*) et son rapport hauteur/diamètre (*H/D*) (Figure II. 14). Les graphiques confirment l'augmentation du *ΔICC* avec l'inclinaison de la tige (*V*) et de son rapport hauteur/diamètre (*H/D*). Quelques points, repérés en gris, peuvent toutefois s'éloigner du nuage de points principal.

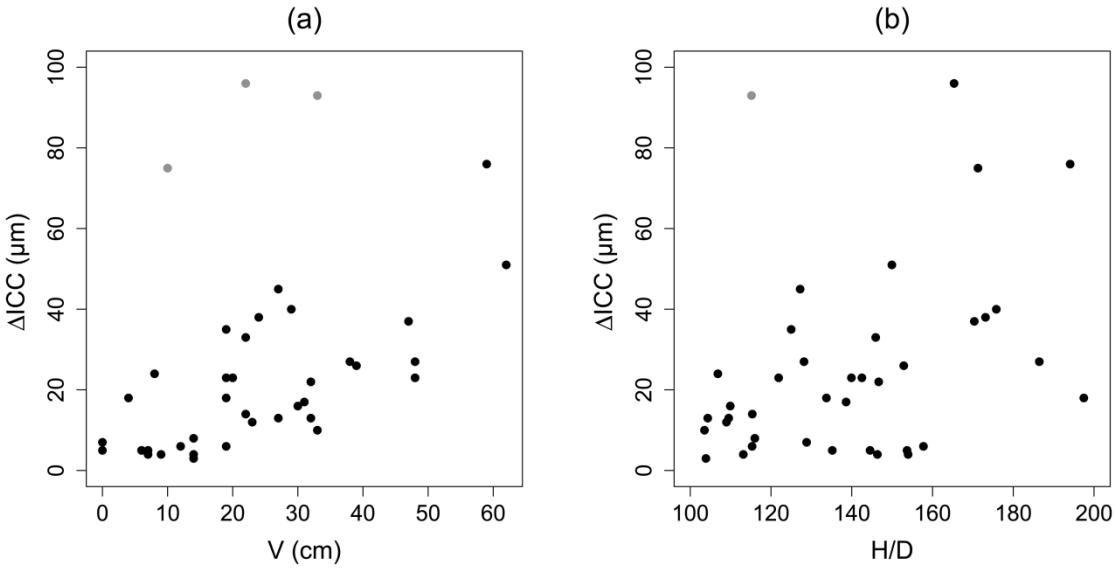


Figure II. 14. Relations entre ΔICC et quelques variables morphologiques couramment admises comme étant indicatrices de contraintes de croissance. *Lien entre ΔICC et V (a) et lien entre ΔICC et H/D (b).*

Des modèles linéaires ont ensuite été testés (logiciel R) afin d'évaluer l'influence des variables morphologiques sur le *ΔICC*. L'hypothèse de base de la régression linéaire étant la normalité des

résidus, les variables non distribuées normalement ont été transformées par une fonction logarithmique. Le Tableau II. 4 présente les paramètres des modèles les plus explicatifs du *ΔICC*.

Les modèles les plus significatifs impliquant une seule variable impliquent *V* (modèle 1) ou *H/D* (modèle 2). L'ajustement de ces deux modèles s'améliore lorsqu'on retire les points détectés à la Figure II. 14 (R^2 = 0.4696 pour le modèle 1 et R^2 = 0.1211 pour le modèle 2). La combinaison des modèles 1 et 2 améliore légèrement les résultats (modèle 3). L'association de *V* avec A_H constitue également l'un des modèles les plus significatifs (modèle 4). Enfin, l'association de *V*, *H* et SP_H (variable déjà mis en relation avec les contraintes de maturation par Ferrand (1982b) et Polge (1982)) constitue le modèle le plus explicatif ayant pu être établi (modèle 5). Ces modèles témoignent du lien significatif qui existe, sur notre jeu de données, entre le *ΔICC* et les variables de déséquilibre, d'élancement et d'asymétrie de l'arbre. Le modèle 5, encore plus significatif, intègre également des variables qui représentent le chargement de l'arbre (taille du houppier). Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus dans le projet *Growth Stresses in Beech* (Becker and Beimgraben, 2001), qui avait déjà relié significativement les contraintes de croissance au rapport hauteur/diamètre des arbres et à la surface projetée du houppier.

Modèle	Variable dépendante	Termes	Paramètres	*t*	*P*	R^2
1	ln(Δ*ICC*)	Intercept	0.9519	1.221	< 0.001	0.1173
		H/D	0.0135	2.46	< 0.05	
2	ln(Δ*ICC*)	Intercept	1.9836	8.413	< 0.001	0.3136
		V	0.0358	4.285	< 0.001	
3	ln(Δ*ICC*)	Intercept	0.7702	1.159	< 0.001	0.3614
		V	0.0322	3.892	< 0.001	
		H/D	0.0093	1.943	0.0599	
4	ln(Δ*ICC*)	Intercept	3.3195	8.486	< 0.001	0.3511
		$V : 1/A_H$	0.0716	4.404	< 0.001	
		$1/A_H$	-2.6452	-3.359	< 0.01	
5	ln(Δ*ICC*)	Intercept	-2.1989	-1.075	0.2898	0.4031
		V	0.0443	5.21	< 0.001	
		$\ln(SP_H)$	-0.5883	-2.08	< 0.05	
		H	0.00356	1.943	< 0.05	

Tableau II. 4. Modèles statistiques les plus explicatifs du ΔICC. *Les variables dont la distribution n'est pas normale sont exprimées sous leur forme logarithmique.*

II. 3. 2. 4. 5 Relations entre BT et morphologie de l'arbre

De la même manière, des modèles linéaires ont été testés afin de mettre en relation les variables de distribution du BT dans l'anneau de croissance périphérique avec la morphologie des arbres (Tableau II. 5). Les variables non distribuées normalement ont également été transformées par une fonction logarithme. En ce qui concerne la variable *Kt*, dont les valeurs peuvent être négatives, une constante fut ajoutée lors de la transformation logarithmique. La constante retenue fut 3 dans la mesure où cette valeur est la plus faible valeur possible permettant à la fois de rendre toutes les valeurs logarithmiques positives et d'obtenir une distribution parfaitement normale des valeurs.

Une nouvelle fois, on constate que *V* est la variable la plus significative dans les modèles de distribution du BT, plus particulièrement pour les variables dépendantes P_{BT} (modèle 1), *Kt* (modèle 4) et CC_{BT} (modèle 7). En revanche, la variable la plus explicative de E_{BT} est le *H/*D (modèle 3).

Le modèle le plus explicatif de P_{BT} combine *V* et A_H (R^2 = 0.192). Il est intéressant de constater que ce modèle était déjà significatif pour *ΔICC* (R^2 = 0.3511).

L'addition de *V* et *H/D* fournit un modèle encore plus explicatif pour expliquer *Kt* (R^2 = 0.3688, voir modèle 5). Ce modèle était déjà significatif pour expliquer *ΔICC* (R^2 = 0.3511). Finalement, lorsqu'on met en interaction *V* et *H/D* avec SP_H (modèle 6), on obtient un modèle encore mieux ajusté (R^2 = 0.4036).

Enfin, lorsqu'on ajoute à *V* l'interaction entre *V* et SP_H, on obtient un modèle plus explicatif de CC_{BT} (modèle 8), mais la qualité d'ajustement reste faible (R^2 = 0.2603).

Modèle	Variable dépendante	Termes	Paramètres	*t*	*P*	R^2
1	ln(P_{BT})	Intercept	0.9117	1.893	0.0666	0.1298
		V	0.042	2.524	< 0.05	
2	ln(P_{BT})	Intercept	3.0147	3.983	< 0.001	0.192
		V : 1/A_H	0.0894	2.76	< 0.001	
		1/A_H	-4.3347	-2.748	< 0.01	
3	ln(E_{BT})	Intercept	1.8779	2.441	< 0.05	0.1579
		H/D	0.0149	2.784	< 0.01	
4	ln(*Kt*+3)	Intercept	3.6064	15.281	< 0.001	0.2826
		V	-0.0318	-3.897	< 0.001	
5	ln(*Kt*+3)	Intercept	5.0338	7.943	< 0.001	0.3688
		V	-0.028	-3.586	< 0.01	
		H/D	-0.0108	-2.404	< 0.05	
6	ln(*Kt*+3)	Intercept	3.6779	6.184	< 0.001	0.4036
		V : ln(SPH)	-0.0154	-3.35	< 0.001	
		H/D : ln(SPH)	-0.0104	-2.836	< 0.01	
		ln(SP_H)	1.3079	3.646	< 0.01	
7	ln(CC_{BT})	Intercept	15.3364	69.706	< 0.001	0.1136
		V	0.0192	2.449	< 0.05	
8	ln(CC_{BT})	Intercept	15.385	76.285	< 0.001	0.2603
		V	0.0635	3.785	< 0.001	
		V : ln(SPH)	-0.0267	-2.921	< 0.01	

Tableau II. 5. ***Modèles statistiques les plus explicatifs des variables de distribution du BT dans l'anneau de croissance périphérique.*** *Les variables dont la distribution n'est pas normale sont exprimées sous leur forme logarithmique.*

II. 3. 3 Synthèse sur la relation entre morphologie et qualité des bois

Les résultats de cette section confortent les points suivants, en accord avec la bibliographie :

- les valeurs maximales de contraintes se trouvent majoritairement à l'opposé de l'inclinaison de l'arbre. Ceci se produit de manière systématique dans le cas de fortes inclinaisons ;

- l'intensité de l'inclinaison locale (basale, dans notre cas) de la tige est le critère morphologique le plus souvent et le plus significativement relié à l'intensité de l'asymétrie d'autocontraintes. Rappelons toutefois que nous avons mis en évidence qu'en terme d'orientation, l'inclinaison globale de l'arbre était légèrement plus explicative, mais que le protocole d'acquisition de cette donnée (évaluation visuelle de la direction de chute de l'arbre à lors de l'abattage) ne nous permettait pas d'explorer cette voie plus avant. L'intensité de l'inclinaison locale est également le plus explicatif de la quantité de BT mise en place en périphérie de la section. Les modèles confirment que le niveau de contraintes diminue lorsque la taille du houppier (i.e., sa surface projetée) augmente, ce qui avait déjà été établi par Ferrand (1982b) et Polge (1982) sur des arbres de taille largement supérieure issus de traitements en taillis-sous-futaie ou en futaie.

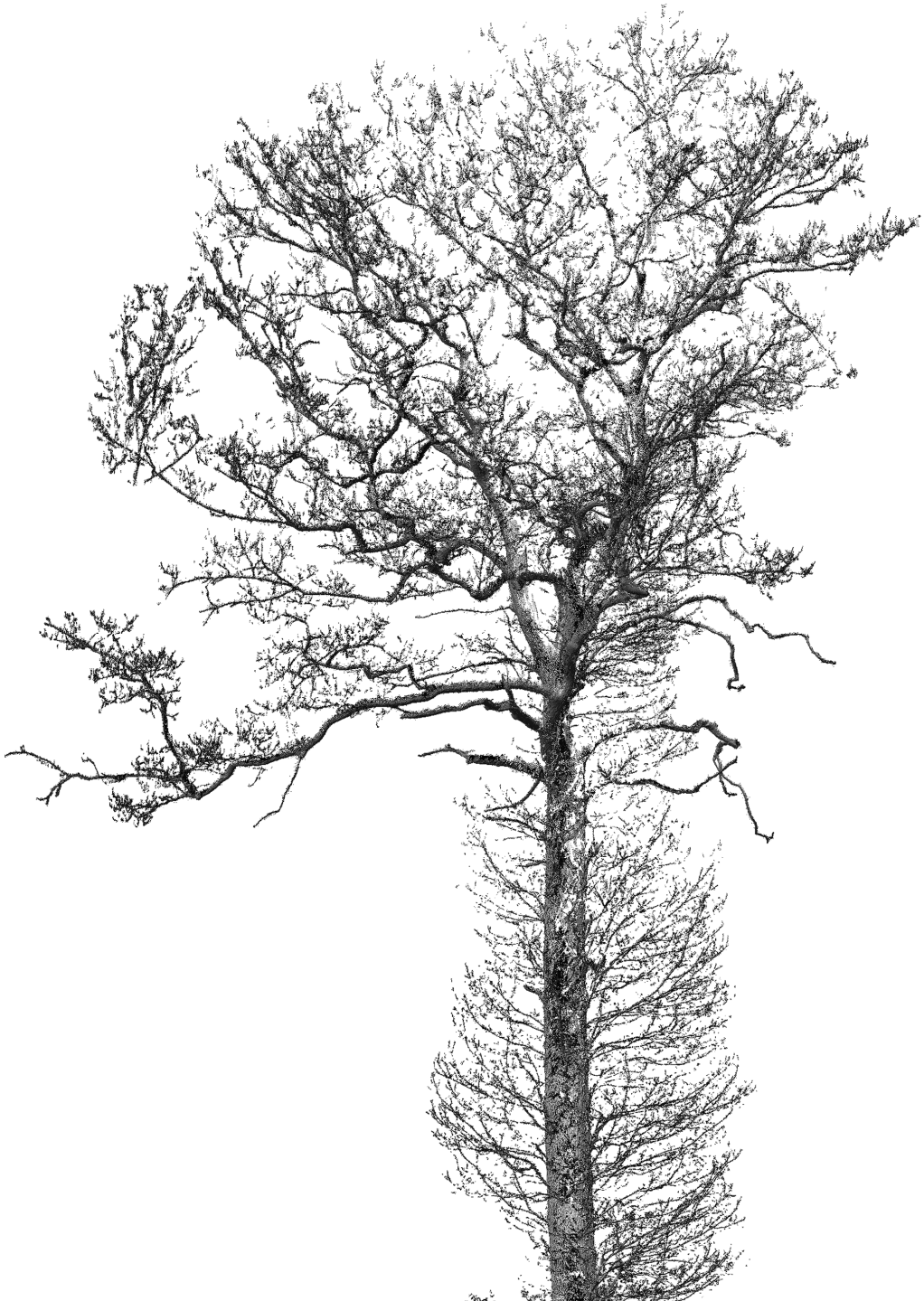
Cette étude nous encourage par ailleurs à poursuivre notre analyse des relations entre morphologie et qualité des bois dans un contexte d'interprétation biomécanique de lois générales de perception-réponse :

- il est tout d'abord important de noter que notre site expérimental a permis d'obtenir des arbres aux morphologies très contrastées, sur un même site, une même espèce en plantation et un même âge, alors que ces variables sont moins contrôlées sur d'autres études, et donc, soupçonnables de perturber les relations statistiques observées (par exemple, une relation observée entre inclinaison et quantité de BT entre arbres inclinés d'un site et arbres plus verticaux d'un autre site pourrait refléter d'abord l'effet site). Cela conforte la recherche d'interprétations mécanistes de ces relations en terme de modèle de perception-réponse ;

- la quantité de données morphologiques recueillies sur ce peuplement a permis de mettre en évidence l'effet significatif d'autres variables morphologiques sur l'intensité de la réponse gravitropique des arbres, à savoir l'élancement de la tige et l'asymétrie du houppier. Ces variables vont dans le sens d'une perturbation mécanique « globale » de l'arbre, en accord avec la théorie de la mécano-perception établie sur de jeunes plants (Coutand, 2010; Coutand and Moulia, 2000). Néanmoins, les corrélations détectées entre de nombreuses variables morphologiques, souvent reliées à la qualité des bois, confirment la nécessité de mettre au point une méthode d'évaluation globale de la morphologie des arbres.

Chapitre III

Evaluation de la technologie LiDAR terrestre pour la caractérisation de la structure ligneuse aérienne d'arbres sur pied



III. 1 POTENTIEL DU LIDAR TERRESTRE POUR LES MESURES FORESTIERES

III. 1. 1 Pourquoi la technologie LiDAR terrestre en milieu forestier ?

L'étude du fonctionnement des écosystèmes forestiers et leur gestion par la sylviculture s'appuie depuis toujours sur des mesures, principalement réalisées sur les arbres adultes. La nature de ces mesures a fortement conditionné l'évolution des techniques de modélisation, qui toutes participent au développement des sciences forestières, de l'échelle de l'individu à celle des populations. Sans prétendre à l'exhaustivité, on peut citer, parmi les disciplines les plus friandes en mesures, la dendrométrie et la modélisation structure-fonction.

De tous temps, forestiers et chercheurs ont dû identifier les meilleurs compromis afin de répondre aux objectifs en tenant compte du temps, des moyens humains et des moyens techniques disponibles. Parmi ces compromis, la balance entre le nombre d'arbres échantillonnés et le niveau de détail des mesures est l'un des plus fréquents. Ces compromis peuvent donc devenir difficiles à surmonter, notamment lorsqu'on envisage des mesures détaillées sur des arbres de taille importante. Depuis le début du siècle, la maturité de la technologie LiDAR (acronyme de « **Li**ght **D**etection **A**nd **R**anging ») permettrait de numériser facilement et rapidement des arbres de plusieurs dizaines de mètres, avec un niveau de détail jamais égalé. Cette technologie pourrait également remettre en cause les compromis décrits précédemment et justifierait l'intérêt que les scientifiques et les gestionnaires lui portent aujourd'hui.

Le LiDAR est un scanner laser qui permet de numériser en 3D un objet ou une scène physique et d'en fournir une représentation numérique tri-dimensionnelle. En sciences forestières, cette technologie est surtout utilisée de manière aérienne (embarquée sur avion) pour numériser et caractériser les variations de hauteur de la canopée des peuplements forestiers sur de vastes étendues, mais avec un niveau de détail très réduit à l'échelle de l'arbre ou de la placette. L'arrivée de scanners LiDAR terrestre portatifs (T-LiDAR), autorisant des mesures depuis le sol, permettrait de combler ce manque. Couplée à un traitement informatique adapté, la représentation numérique 3D de placettes forestières acquises au T-LiDAR pourrait donner accès à une information extrêmement détaillée et précise sur la métrologie des arbres du peuplement.

Dans le domaine de la biomécanique de l'arbre, cette technologie pourrait également être d'une grande utilité. Elle permettrait de caractériser le chargement en biomasse ligneuse de l'arbre tout en donnant accès à la distribution dans l'espace des volumes de bois, et ainsi d'évaluer les sollicitations mécaniques supportées par la grume (à travers quelques hypothèses de densité du bois). Mais avant d'envisager cela, il convient d'évaluer le potentiel de la technologie T-LiDAR pour les mesures forestières.

III. 1. 2 Etat de l'art sur l'utilisation du T-LiDAR en milieu forestier (Art. 2)

Cette section est le fruit d'un travail de synthèse bibliographique réalisé en début de thèse, et est constituée d'un article de revue publié dans *Annals of Forest Science* (Art. 2). Cet article de revue

démontre l'adéquation de la technologie T-LiDAR pour les mesures forestières et développe les points suivants :

- contexte et enjeux de l'utilisation de scanners T-LiDAR en milieu forestier ;
- principe de fonctionnement d'un scanner T-LiDAR ;
- diversité des appareils et de leurs caractéristiques techniques ;
- diversité des programmes de traitement des données ;
- utilisations du T-LiDAR en sciences forestières ;
- avantages et inconvénients de la technologie T-LiDAR en milieu forestier ;
- guide de l'utilisateur en fonction des besoins ;
- perspectives et développements futurs.

Annals of Forest Science (2011) 68:959–974
DOI 10.1007/s13595-011-0102-2

REVIEW PAPER

The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges

Mathieu Dassot · Thiéry Constant · Meriem Fournier

Received: 26 May 2010 / Accepted: 28 January 2011 / Published online: 6 July 2011
© INRA and Springer Science+Business Media B.V. 2011

Abstract
• ***Introduction*** The use of terrestrial LiDAR (light detection and ranging) scanners in forest environments is being studied extensively at present due to the high potential of this technology to acquire three-dimensional data on standing trees rapidly and accurately. This article aims to establish the state-of-the-art in this emerging area.
• ***Objectives*** Terrestrial LiDAR has been applied to forest inventory measurements (plot cartography, species recognition, diameter at breast height, tree height, stem density, basal area and plot-level wood volume estimates) and canopy characterisation (virtual projections, gap fraction and three-dimensional foliage distribution). These techniques have been extended to stand value and wood quality assessment. Terrestrial LiDAR also provides new support for ecological applications such as the assessment of the physical properties of leaves, transpiration processes and microhabitat diversity.
• ***Results*** Since 2003, both the capabilities of the devices and data processing technology have improved significantly, with encouraging results. Nevertheless, measurement patterns and device specifications must be selected carefully according to the objectives of the study. Moreover, automated and reliable programmes are still required to process data to make these methodologies applicable specifically to the forest sciences and to fill the gap between time-consuming manual methods and wide-scale remote sensing such as airborne LiDAR scanning.

Keywords Terrestrial LiDAR scanner · Point cloud reconstruction · Tree structure · Forest management · Forest ecology

Handling Editor: Barry Gardiner

M. Dassot (✉) · T. Constant
INRA, UMR 1092 LERFOB, INRA Centre of Nancy,
Rue d'Amance,
54280 Champenoux, France
e-mail: mdassot@nancy.inra.fr

M. Fournier
UMR 1092 LERFOB, AgroParisTech - ENGREF,
14 rue Girardet,
54042 Nancy, France

1 Introduction

Trees are large and complex objects, and assessing the spatial organisation of trees within the forest is a key objective for both forest managers and researchers. Forest inventories consist mainly of measuring structural parameters on a sample of trees to assess their variability at the plot scale, together with the spatial position of stems and crowns and tree species identification. These measurements provide important information at the forest scale to assess the distribution of stem size and quality. It allows determination of the biomass and bioenergy resources and to predict forest product breakout according to the end use of trees. Current forest inventories based on allometric relationships from standard measurements of heights and diameters at breast height (DBH) generally lead to large errors, especially in commercial volume estimates. Forestry is becoming a more precise science and now requires additional parameters linked to the tree structure [e.g. stem shape and quality, branch biomass, leaf area index (LAI)] at different spatial scales and higher time resolution (Bélouard et al. 2005; Kint et al. 2009). Understanding the ecological processes of forest ecosystems (multi-scale distribution of light in canopies, gas and water exchanges, habitat diversity, competition and growth patterns) also requires

complex structural data. Such detailed forest measurements still remain time-consuming, labour-intensive, are often destructive, and can be very expensive.

Since 2001, as a complement to traditional measurements, airborne LiDAR (light detection and ranging) technology has been used to rapidly describe forest structure over large areas. It makes it possible to collect information of use for forest inventories (tree location within plots, tree height, crown dimensions and volume estimates), as well as for forest ecology (vertical forest stratification, gas exchanges, transpiration and canopy carbon content) (Koetz et al. 2007; Maltamo et al. 2005). However, airborne LiDAR scanning provides limited information at the tree scale or under the canopy, which is required for certain forest applications. Complementary terrestrial LiDAR (T-LiDAR) technologies have therefore been implemented to obtain detailed information at the tree or plot scales. Triangulation T-LiDAR scanners have been used for accurate tree structure determination. However, because of their short measurement range (up to 3 m), this technique is limited to measurements at organ or potted sapling scales under controlled conditions (Chambelland et al. 2008). The availability of long-distance T-LiDAR scanners (a range of several tens of metres) in forest science, enabling measurements from underneath the canopy and providing information for scales ranging from needle/leaf to forest plot, allows the gap to be filled between tree-scale manual descriptions and wide-scale airborne LiDAR measurements.

However, the use of T-LiDAR scanners remains a technological challenge in forest environments because of the structural complexity of forests. With this in mind, numerous studies (reviewed in this article) have been conducted to develop methods to extract suitable information from T-LiDAR data. The aim of this article is therefore: (1) to briefly describe the principles of T-LiDAR technology and the diversity of instruments and data processing software; (2) to present the current applications of this technology for the structural characterisation of standing trees and the resulting applications in terms of wood product management or forest ecology; and (3) to discuss the important factors to be considered for forest measurements using this technology according to stated objectives, as well as the benefits and limitations.

2 T-LiDAR technology

T-LiDAR scanners are instruments that enable the non-destructive, rapid and precise digitisation of physical scenes into three-dimensional (3D) point clouds. Historically, T-LiDAR technology has been used for industrial and civil engineering applications, for example to digitise the external surface of buildings and archaeological sites. The principle of T-LiDAR technology is based on the emission-reception of a laser beam. The emitted laser beam is deflected by a mirror and automatically scans a scene, the laser being reflected by the first object encountered (Fig. 1). Coupled to the angular step values of the mirror, each reflected laser beam allows the measurement of a distance and the creation of a 3D point characterised by specific 3D coordinates and a reflectance value (fraction of the emitted light reflected by the target). The resulting 3D representation of the object is a point cloud composed of millions of points (depending on the selected resolution), representing the surfaces viewed by the scanner. As an option, digital single-lens reflex cameras (DSLR) can be mounted on the T-LiDAR rotating axis. Images provided by the camera can be mapped onto the point cloud provided by the T-LiDAR scanner to assign colour values to points (Lemmens 2009).

Two different scanning protocols can be distinguished in the case of T-LiDAR measurements: single scan or multiple scans. In the single scan method, the laser scanner is placed at a single location and only one scan is made. This method is the quickest, but only one side of the objects is represented in the point cloud. In the multiple scan method, several scans (generally three or four) are made around the objects. The geometrical transformation for merging these different scans into one point cloud is then made from the respective positions of at least three reference targets placed in the scene and common to both scans. This method increases field measurement times (depending on the number of scans) and processing steps (depending on the number of targets and the method used to detect it in the

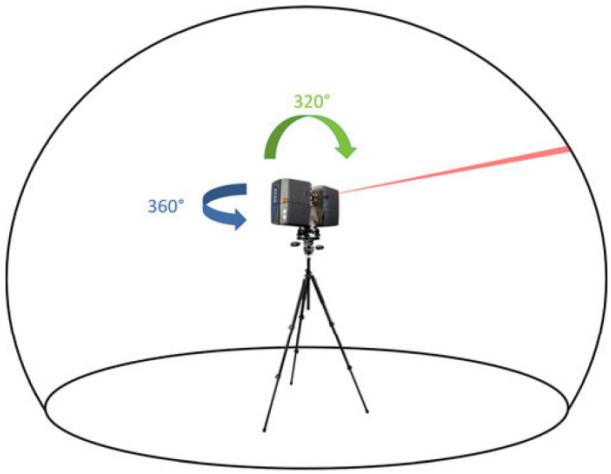


Fig. 1 Operating principle of a terrestrial LiDAR (light detection and ranging) scanner (FARO Photon 120). A laser beam deflected by a rotating mirror scans a vertical plane, and the complete rotation of the device allows hemispherical scanning. This results in the digitisation and the representation of surrounding objects in a three-dimensional (3D) point cloud

point cloud, i.e. automatic or manual detection). However, it ensures the most complete 3D description of the objects.

3 T-LiDAR scanners

T-LiDAR scanners are generally separated into two classes according to their range measurement principle: phase-shift or pulsed time-of-flight.

3.1 Phase-shift T-LiDAR scanners

In the case of phase-shift scanners, distances are estimated by analysing the phase shift between the continuously emitted and received laser beam. Only one return is recorded for each direction (Fig. 2a). Such instruments allow wide fields of view, very high point quantities and fast acquisition speeds (Table 1). Due to their range, phase-shift based scanners are well suited for high precision and detailed measurements of relatively near scenes (up to 100 m). They generally use visible wavelengths (600–800 nm), but some scanners using infrared wavelengths have appeared on the market (FARO 2010; Lemmens 2009; Pfeifer and Briese 2007; Zoller + Fröhlich 2010).

3.2 Time-of-flight T-LiDAR scanners

The time-of-flight technique is based on the calculation of the time between emission and reception of a laser pulse, divided by two. These characteristics allow very long measurement distances but relatively low acquisition speeds (Table 2). This type of T-LiDAR scanner generally uses near-infrared wavelengths (900–1,500 nm) and is well suited to 3D reconstruction of scenes at larger distances (beyond 100 m). Time-of-flight devices are generally characterised by narrow vertical fields of view. Four recording methods can be distinguished for time-of-flight scanners according to the number of return signals computed for each direction and the detection capabilities of the LiDAR sensor: (1) single return recording (for the first object that reflects a portion of the laser pulse, Fig. 2a); (2) first/last return recording (for which either the first, the last or both reflected signals are selectable, Fig. 2b); (3) multiple return recording (up to five signals, Fig. 2c); and (4) full waveform recording (continuous signal echo recording, Fig. 2d). For the first three technologies, only signal peaks are recorded according to specified thresholds. Both the third and fourth methods (and to a lesser extent, the second) provide multi-depth information when the laser spot is not fully intercepted by the first object encountered but partially intercepted by several objects. In addition, full waveform T-LiDAR scanners analyse the whole reflected signal, leading to a better assessment of the structure of the target (Jupp et al. 2009; Lemmens 2009; Optech 2010; Pfeifer and Briese 2007; RIEGL Laser Measurement Systems 2010).

4 Point cloud processing programmes

Point clouds are unstructured data that must be reconstructed by dedicated programmes to provide information. Since the advent of laser scanners, several companies have

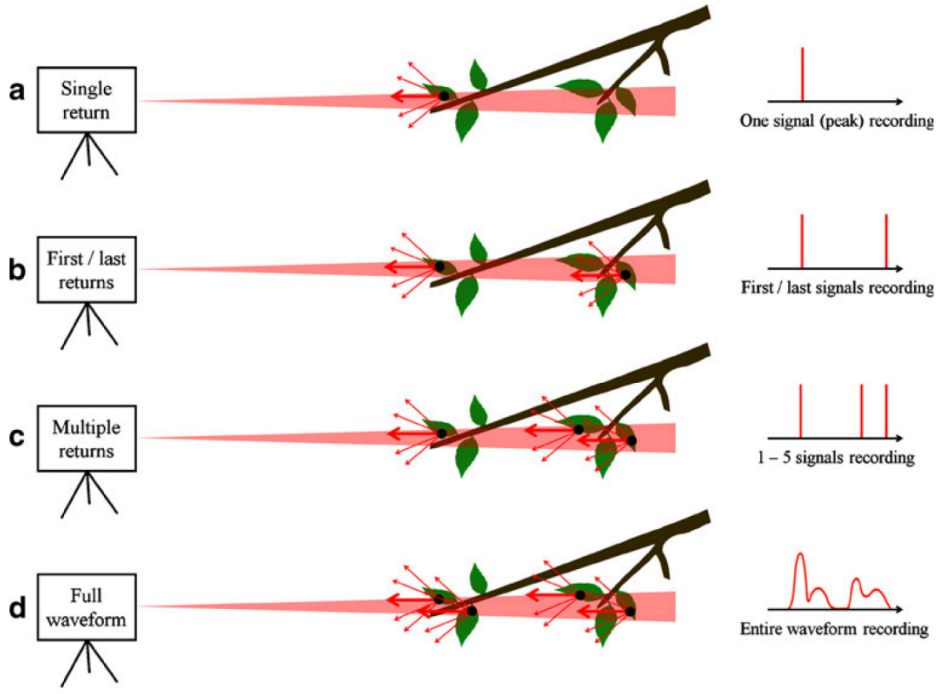


Fig. 2 a–d Types of laser returns. Depending on sensor capabilities, one or more signals can be recorded by the scanner. Phase-shift scanners only record a single signal (**a**), whereas four types can be found for time-of-flight terrestrial (T)-LiDAR. For the (**a**), (**b**), and (**c**) return types, only peaks (defined by specific thresholds) are taken into account. Full waveform T-LiDAR scanners (**d**) are able to record the entire waveform of the returning signal

Table 1 Specifications of some phase-shift T-LiDAR (terrestrial light detection and ranging) scanners and their evolution

	FARO LS 880 HE80[a]	FARO Focus 3D 120[a]	Zoller + Fröhlich Imager 5003[b]	Zoller + Fröhlich Imager 5010[b]
Availability	Commercial	Commercial	Commercial	Commercial
Date of introduction	2006	2010	2003	2010
Range finder	Phase shift	Phase shift	Phase shift	Phase shift
Wavelength (nm)	785 (visible)	905 (near infrared)	780 (visible)	1,500 (near infrared)
Return type	Single signal	Single signal	Single signal	Single signal
Measurement range (m)	0.6–76	0.6–153	1–53.5	0.3–187
Range accuracy (mm)	3 (at 25 m)	2 (at 25 m)	3 (at 25 m)	1 (at 25 m)
Spot size at exit (mm)	3	3.8	3	3.5
Beam divergence (mrad)	0.25	0.16	0.22	0.3
V x H field of view (°)	320 x 360	305 x 360	310 x 360	320 x 360
Acquisition rate (pts/s)	120,000	up to 976,000	up to 500,000	up to 1,016,000
Weight including peripherals (kg)	18.5	5	16	11.5

[a] http://www.faro.com

[b] http://www.zf-laser.com

provided their own engineering software suite. Such software suites are generic, designed mainly for industrial uses, but can also be used for forest structure assessment. Other point cloud processing software has been specifically dedicated to forest measurements. This is the case of Autostem™ software developed by the TreeMetrics Company (TreeMetrics, The Rubicon Centre, Bishopstown, Ireland). Table 3 presents a comparison of the uses and the limitations of some generic and specific software found in the literature for forest structure assessment.

5 Application of T-LiDAR scanners in forest science

Since 2003, numerous studies aimed at characterising standing trees from T-LiDAR data have been published. This section presents areas of forest science that can take advantage of T-LiDAR technology (Fig. 3), as well as devices and methods used to produce results according to the end-user's needs. Each sub-section also presents devices and programmes adapted to the application considered.

Table 2 Specifications of some time-of-flight T-LiDAR scanners and their evolution (for RIEGL scanners)

	RIEGL LMS-Z420i[a]	RIEGL LMS-VZ1000[a]	OPTECH Inc. Ilris-3D[b]	Echidna®[c]
Availability	Commercial	Commercial	Commercial	Experimental
Date of introduction	2003	2010	2002	2005
Range finder	Pulsed time-of-flight	Pulsed time-of-flight	Pulsed time-of-flight	Pulsed time-of-flight
Wavelength (nm)	1,550 (near-infrared)	1,500 (near-infrared)	1,535 (near-infrared)	1,064 (near-infrared)
Return type	First / last signal	Full waveform	First / last signal	Full waveform
Measurement range (m)	2–1,000	2.5–1,400	3–1,500	1–100
Range accuracy (mm)	10 (at 50 m)	8 (at 100 m)	7 (at 50 m)	30 (at 100 m)
Spot size at exit (mm)	8	7	14	29
Beam divergence (mrad)	0.25	0.3	0.15	2 - 15 (selectable)
V x H field of view (°)	80 x 360	100 x 360	40 x 40	267 x 360
Acquisition rate (pts/s)	up to 11,000	up to 122,000	up to 10,000	up to 10,000
Weight including peripherals (kg)	18	12	20	~ 40

[a] http://www.riegl.com

[b] http://www.optech.ca

[c] http://www.csiro.au/science/LidarDetection.html

Table 3 Example of software used for point cloud reconstruction

	AutoStem (TreeMetrics Ltd.)[a]	PolyWorks (InnovMetric Inc.)[b]	FARO Scene (FARO)[c]	Leica Cyclone (Leica Geosystems)[d]
Software type	Point cloud processing software dedicated to forestry	Retro-engineering software suite	Point cloud processing software	Retro-engineering software suite
Applications in the literature	Forest inventory measurements, plot-level wood volume estimates, optimal cutting calculation	Scan merging, forest inventory measurements, plot-level wood volume estimates	Scan merging, DBH estimates	Tree meshing
Benefits	Fully automated measurements	Polyvalent platform, advanced geometrical fitting, advanced meshing	Automatic scan merging	Polyvalent platform, advanced geometrical fitting, advanced meshing
Limitations	Restricted to conifer forests, restricted to forestry purposes	Semi-automated measurements, not adapted for advanced ecological purposes	Laborious measurements, not adapted for forestry / ecology	Semi-automated measurements, not adapted for advanced ecological purposes

[a] http://www.treemetrics.com

[b] http://www.innovmetric.com/polyworks

[c] http://www.faro.com

[d] http://www.leica-geosystems.com/en/HDS-Laser-Scanners-SW-HDS-Software_3490.htm

5.1 Using T-LiDAR for plot-level forest inventories

5.1.1 Standard dendrometric parameters

The first studies aimed at tree structure assessment using T-LiDAR scanners focused on characterising standard dendrometric parameters, i.e. stem diameters, tree height, stem density, basal area and commercial wood volumes. They aimed at demonstrating the potential of T-LiDAR scanning for faster and more accurate measurements compared to traditional field inventories. Several processing steps were developed to extract this information from T-LiDAR data. The first step is to establish a digital terrain model (DTM) created from the point cloud, which is the basis for further parameter extraction. The point cloud is separated into a horizontal grid with a regular cell size. In each cell, the lowest Z-value is selected and specified as a ground point (Simonse et al. 2003). Next, methods are used to detect tree trunks in point clouds and to determine diameters at breast height (DBH). All points situated in a layer with a height of between 1.25 and 1.35 m above the ground are extracted from the point cloud. Within this slice, all circular point clusters are detected using shape recognition techniques (Hough transformation, see Simonse et al. 2003, or least square circle fitting, see Bienert et al. 2006a, 2006b, 2007; Maas et al. 2008). Circle rings can be fitted on these clusters (considered as trunk sections), allowing for the determination of tree position and DBH, with good accuracy. Simonse et al. (2003) showed mean errors of approximately 5 cm for tree location and 1.7 cm for DBH estimation. These principles were used widely thereafter, and were extended to the determination of diameters at different heights to obtain the stem profile of trees (Aschoff and Spiecker, 2004). These estimations showed good accuracy (an error of approximately 1 cm) for heights ranging from tree bases to the lower part of crowns. Higher error levels in diameter estimation were found in the upper part of tree crowns because of the poor description of the stem caused by branches in the foreground (Henning and Radtke 2006a; Maas et al. 2008). Finally, Bienert et al. (2007) provided a complete set of algorithms allowing for stem segmentation (point cluster search), diameter fitting for the observed portion of the stem (least square circle fitting) and for the non-observable stem heights (polynomial model smoothing of the stem).

These pioneering studies demonstrated the potential of T-LiDAR scanning for the reliable extraction of the dendrometric parameters of standing trees. T-LiDAR measurements were then applied to plot-level forest inventories (DBH, tree height, stem density and basal area estimates) and compared to standard field inventories. These comparisons were carried out for coniferous, deciduous and mixed forests of various densities and showed very good results (Table 4). Plot-scale wood volume estimation is also necessary for forest harvesters and timber buyers. With this in mind, the TreeMetrics Company aggregated the algorithms described in Bienert et al. (2007) in the AutoStem™ software (Keane 2007). This then made it possible to automatically or manually process point clouds by recording diameters along tree stems at variable height intervals, leading to the calculation of plot-level stem volumes. AutoStem™ was used by Murphy (2008) to determine the value of Douglas fir stands. To do this, he first processed point clouds provided by a FARO LS800 HE80

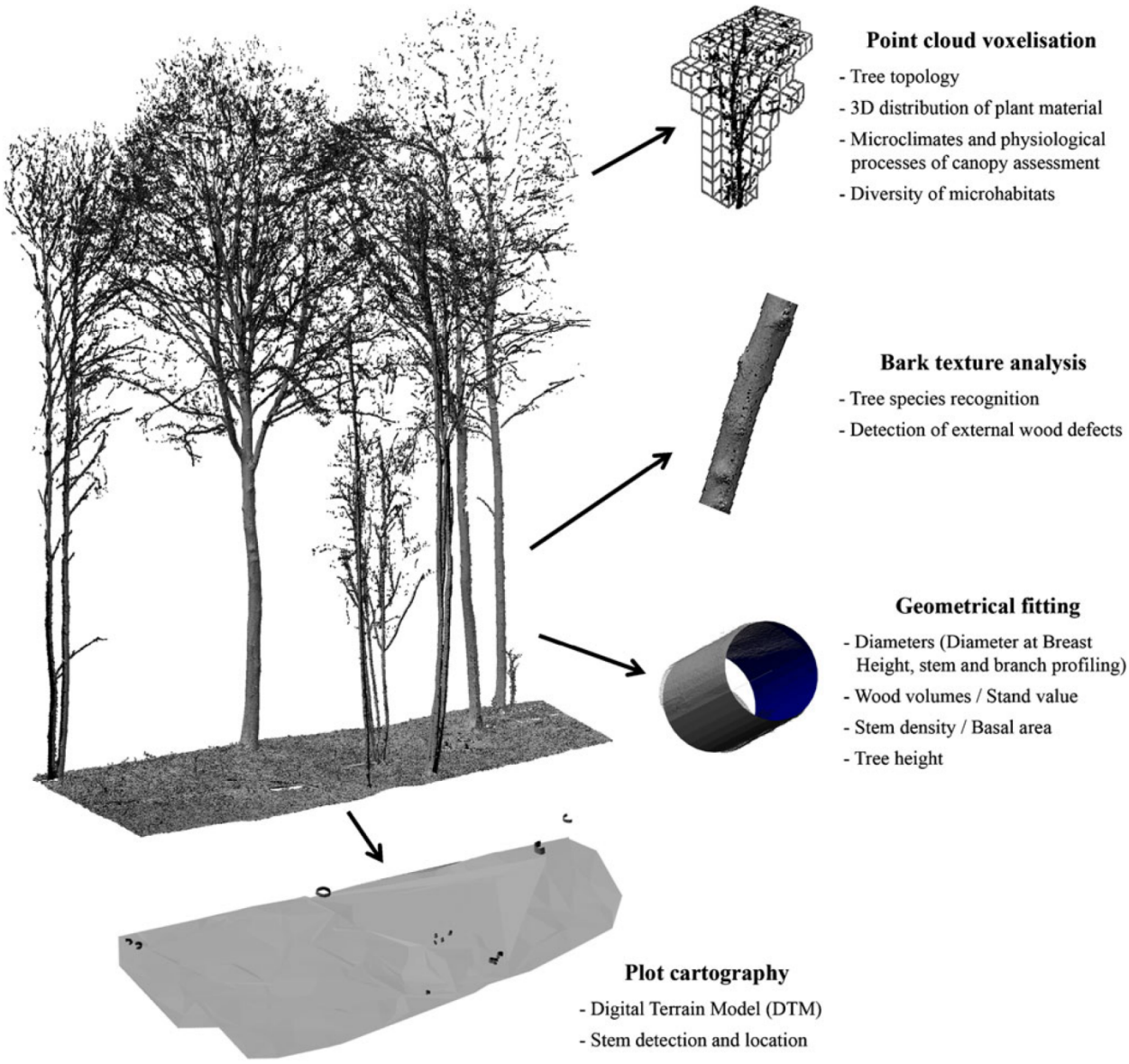


Fig. 3 Tree reconstruction and measurement. Several reconstruction methods make it possible to extract stem metrics and canopy characteristics from point cloud processing software. This information can be useful in various areas of the forest sciences such as forest inventories, stand value determination and forest ecology

scanner with Autostem™, firstly with the fully automated profiling procedure and then with the semi-automated procedure. Total and merchantable wood volumes were underestimated by 22% and 5%, respectively relative to directly measured values following felling. On this basis, he was able to determine stand value and log product yields using an optimal cutting software known as Valmax, according to the log specifications and prices of two log markets (i.e. western United States and New Zealand). Stand value and log product yields were estimated to within 9% and 6% of actual values, respectively. Finally, the authors observed that T-LiDAR could easily provide more quality parameters such as log sweep and sinuosity.

5.1.2 Species identification from bark structure analysis

Identifying species is a basic issue in forest inventories, effectively dealt with by human expertise (except in the very diverse forests such as tropical rainforests), but often with very limited success using remote sensing techniques.

Table 4 Accuracy of T-LiDAR measurements when compared to intensive field measurements for the three studies on the left and to Relaskop measurements for Strahler et al. (2008), on the right. For reasons of clarity and consistency of results, some values have been recalculated from the available values

Study	Hopkinson et al. 2004		Wezyk et al. 2007		Tansey et al. 2009	Strahler et al. 2008	
LiDAR type	OPTECH Inc. ILRIS-3D		FARO LS 800 HE80		RIEGL LMS-Z420i	Echidna® prototype	
Software	InnovMetric Polyworks		Faro Scene / Terrasolid		InnovMetric Polyworks	Specific algorithms	
Scanning method	Multiple scans		Multiple scans		Multiple scans	Single scan	
Forest type (density in stem/ha)	Coniferous (661)	Deciduous (465)	Coniferous	Deciduous	Coniferous (1000)	Coniferous	Deciduous
Plot area	35 m x 35 m	35 m x 35 m	500 m²	500 m²	23 m x 21 m	50 m radius	50 m radius
Tree detection rate (%)	95	100	96.6	100	100	92.3	87.7
DBH mean difference (cm)	-1	+1	±1	±1	±1.9	-2	+3
Stem density mean difference (%)	0	+3.2	-	-	+3.1	-21	-1.2
Basal area mean difference (%)	-0.6	-0.7	+0.26	+1.63	Acceptable	-7.7	-1.7
Tree height mean difference (m)	+1.5	+1.5	+0.44	+0.35	-	-	-

T-LiDAR-based forest inventories have been used to attempt to identify species from bark structure analysis. In Haala et al. (2004) and Reulke and Haala (2004), point clouds (provided by the Zoller+Fröhlich IMAGER 5003) and high-resolution (HR) panoramic images were co-recorded. Images were mapped on point clouds using a camera geometrical model and several control points. A curvature-based segmentation was applied on point clouds, leading to the detection of trunk surfaces. The characterisation of bark texture from images was made by a fuzzy entropy approach (Kundu and Pal 1990) for five different tree species. It showed significant differences and demonstrated the discrimination of tree species through point cloud measurements.

5.1.3 External trunk quality

Wood resource inventory requires the classification of the logs of standing trees according to quality indices such as dimension, with the eventual addition of information about log shape and wood knottiness. A method was developed by Schütt et al. (2004) to detect inhomogeneous bark structures (branch scars, swollen knots) in T-LiDAR data for coupling outer features with internal wood quality. Plots were digitised using the Zoller + Fröhlich IMAGER 5003. Tree logs were segmented and transformed into reference cylinders. The virtual "unwinding" of these cylinders made it possible to obtain 2D images composed of grey tones (derived from intensity values of points). The grey tone images were segmented into fields by detecting grey tone value jumps. Several shape characteristics (intensity, roundness, etc.) were calculated for each field. Input data consisting of shape characteristics were fed into a neural network, leading to the identification of the type of wood defect and its position in metric units.

5.2 Using T-LiDAR for canopy characterisation in forest management and ecology

Due to their range of measurements and high acquisition rates, T-LiDAR scanners appear to be potential tools to describe the complex geometry of forest canopies, and to determine their structural parameters more rapidly than conventional techniques (Henning 2005).

5.2.1 Canopy cover and gap fraction assessment

The horizontal projection of tree crowns is a commonly used method for canopy cover assessment. In Fleck et al. (2007), the Leica HDS 4500 (phase-shift based) was used to digitise a deciduous plot. Virtual canopy projections were made from the point cloud using Leica Cyclone software (viewing single trees from the Z-direction) and compared to the 8-point canopy projection method (Johansson, 1985). Results were well correlated (r^2=0.90). Furthermore, the advantage of the T-LiDAR method was that it led to the more effective detection of the contact zones between tree crowns.

A major use of T-LiDAR technology in canopy characterisation is to estimate the forest canopy gap fraction. In Danson et al. (2007a, 2007b, 2008), the authors used the Riegl LMZ-210i (infrared pulsed laser scanner, first/last return) in hemispherical mode. The directional gap fraction was estimated using a ratio between the number of laser beams emitted and the number of laser beams received in each 5-degree zenith angle band. T-LiDAR measurements of the canopy gap fraction showed results comparable to those obtained with hemispherical photographs, with the advantage of 3D foliage distribution information. The same conclusions were obtained by Jupp et al. (2009) and Strahler et al. (2008), who used the Echidna® prototype (full waveform infrared laser scanner) for gap fraction assessment.

5.2.2 Leaf area ratios and foliage distribution

Leaf area index (LAI, i.e. the total one-sided leaf area per unit of ground area) is a key structural parameter of forest canopies. Numerous direct and indirect methods are used traditionally to estimate LAI such as foliage area estimation from allometric relationships or from the diameter of the sapwood area at breast height, litter sampling, or the use of commercial radiation analysers (Bréda 2003). These conventional techniques are subject to variable estimation that can be maintained within acceptable limits only by extensive and costly sampling. The reconstruction of T-LiDAR data offers a new way to investigate such characteristics.

Assessing leaf area ratios with T-LiDAR requires separating woody and leafy material in point clouds. Clawges et al. (2007) used the Leica HDS 3000 scanner (pulsed time-of-flight, green wavelength) to assess leafy and woody area ratios of single conifer trees. Leafy and woody materials were separated based on the intensity values of points. Leafy-to-total and woody-to-total ratios were computed based on the number of laser returns and were compared to manual measurements. A strong relationship (r^2=0.82) was reported between the number of leafy returns and the one-sided area of leaves.

A highly effective way to estimate LAI is to process point clouds by inserting them in a voxel grid. A voxel grid is a 3D space composed of adjacent cubic cells of specific size and coordinates. The potential of the voxel-based method is all the more efficient when applying ray-tracing algorithms (illumination of the scene by tracing light rays from a single point) and computing interceptions for each voxel. In Hosoi and Omasa (2006), a point cloud provided by the Riegl LPM-25HA (infrared time-of-flight laser scanner) was coupled with such an approach to estimate LAI as well as LAD (leaf area density, i.e. the total one-sided leaf area per unit of volume). The number of laser beams intercepted by leaves for each voxel was computed and led to the calculation of LAI and LAD (Henning and Radtke 2006b; Hosoi and Omasa 2007, 2009a, 2009b) and their seasonal variation (Hosoi and Omasa 2009c).

The next step was to identify factors contributing to the accuracy of these measurements. Firstly, it revealed the strong influence of the inclination angle of leaves, which reduces their illumination. This parameter requires fine resolution scanning and can be assessed by approximating a leaf to a plane and calculating its normal. The distribution of leaf inclination angles can be derived from the angle of these normals and can therefore be corrected. Secondly, the presence of non-photosynthetic tissues induced biases in LAI and LAD estimations. A way to avoid this is to remove points corresponding to woody material based on reflectance values (since woody bark reflectance is very different to leafy reflectance when using an infrared T-LiDAR scanner). Another solution is to perform scans both under leaf-off and leaf-on conditions, subtracting leaf-off returns (woody material) from leaf-on returns (leafy and woody material) based on voxel coordinates. Finally, the degree of obstruction caused by foliage within each region of the canopy is involved in LAD estimation. The degree of obstruction can be assessed by projecting leaf area onto a plane perpendicular to the direction of the laser beam (Hosoi and Omasa 2006, 2007).

5.3 Advanced modelling of the tree structure

The sections above described how T-LiDAR can be used for measuring forests "as usual". This section presents applications that aim at representing the complex 3D tree structure, which is not currently done at forest or plot scales. This is a promising approach for linking complex tree architecture to forest growth and ecology, i.e. linking the individual tree level to forest yield or ecosystem functioning (structure–function approaches).

5.3.1 Reconstruction of the woody tree structure from T-LiDAR data

Several methods can be used for tree topology and skeleton reconstruction. Cylinder sequences can be fitted to the point cloud to determine trunk and branch volume and geometry (Binney and Sukhatme 2009; Cheng et al. 2007; Pfeifer et al. 2004; Pfeifer and Winterhalder 2004; Thies and Spiecker 2004). The derivation of cylinder radius and orientation values allows the investigation of tree taper, sweep and lean (Thies et al. 2004). Another way to assess tree topology consists in projecting point clouds in a voxel space (Gorte and Winterhalder 2004; Lefsky and McHale 2008; Pal 2008). This technique has made it possible to structure the point cloud and to identify trunks and major branches and to make an assessment of the connectivity between them.

5.3.2 Plausible leafy tree modelling from T-LiDAR data

The methodologies presented in the preceding section are highly dependent on scan quality. Other studies have therefore focused on reconstructing plausible trees from incomplete T-LiDAR data. In Xu et al. (2007), the point cloud corresponding to the main woody structure of the tree was used as a basis to synthesize thin branches (using a bi-directional probing process), and thus obtain a fine woody skeleton. A leaf model was used to add foliage to this skeleton to provide a plausible leafy tree model. Another advanced reconstruction method was proposed by Côté et al. (2009) to reconstruct structurally and radiatively faithful copies of conifers from T-LiDAR data. Several scans were

performed around isolated trees using the Optech ILRIS-3D scanner and several validated algorithms (too numerous to be referenced here) were used for the reconstruction of trees. First, leafy and woody materials were separated on the basis of reflectance values. Points corresponding to woody material were used to generate the trunk and the first-order branch structure using an algorithm for the generation of connected curves. Foliage points acted as "attractors" of finer branching elements to complete the construction of the woody skeleton of the tree using a shortest path algorithm. The tree was then inserted into a 3D voxel grid and submitted to a ray-tracing algorithm. This technique allowed a generic conifer shoot structure to be added or not on the woody skeleton according to the number of rays intercepted by the corresponding voxel. All these processes led to the reconstruction of plausible trees. Trees were finally submitted to a radiative transfer model to simulate both the reflectance signature and light transmission properties of crowns, giving good agreement with standard measurements (hemispherical photographs).

5.4 Specific uses of T-LiDAR for forest ecological studies

This section focuses on specific applications of T-LiDAR scanners for the assessment of the relationship between forests and their biotic and abiotic environment.

5.4.1 Interaction between light and canopies

T-LiDAR scanning offers new ways to assess relationships between trees and their light environment. In Van Der Zande et al. (2009), T-LiDAR was used to upscale transpiration rate from the leaf to the tree scale for *Quercus ilex*. These authors used the SICK LMS200 (near-infrared time-of-flight laser scanner, first return). The tree point cloud was inserted in a voxel space and submitted to a ray-tracing programme to simulate the light environment through the crown. Voxels were classified into illumination classes. In each voxel, physiological traits (stomatal conductance, transpiration) were estimated according to the level of light intercepted. The total transpiration rate of the tree was obtained by integrating transpiration of all voxels and was highly correlated to direct (sap flow) measurements. The 3D distribution of light classes was computed according to the coordinates of the voxels, revealing that the most highly shaded parts of the canopy contributed the most to the total transpiration because of their greater area.

5.4.2 Interaction between floods and forests

Another specific application of T-LiDAR concerned interactions between tree structure and floods in riparian zones. This study was conducted by Antonarakis et al. (2009) and was aimed at understanding the resistance of riparian forests in flood modelling, for which tree branching structure is a key parameter. The Leica HDS 3000 was used to obtain the 3D leaf-off forest structure. Point clouds were reconstructed using (1) complex tree meshing with triangles linking the nearest points (Leica Cyclone programme), and (2) tree voxelisation (open source POV-Ray programme, http://www.povray.org). Flow resistance parameters of trees were assessed by applying resistance equations and river flood modelling (Järvelä 2004). The two reconstruction methods were then compared to a direct assessment of flow resistance caused by woody vegetation (branching ratios described in Järvelä 2004). Results showed that the methods were in agreement and also revealed that T-LiDAR scanning led to better descriptions of tree branching parameters.

5.4.3 Distribution of microhabitats in forest canopies

The final example of ecological applications using T-LiDAR is the analysis of habitats used by animals in the forest environment. The first example was presented by Michel et al. (2008). The aim was to link the structure of a New Zealand conifer forest to the choice criteria of the nesting site of two bird species. Ten nest sites were selected. In each site, vegetation structure was recorded within a 20 x 20 m quadrat centered on the nest point using the I-SITE R650 scanning system (Riegl LMS210i core). Four scans per plot were carried out. Vertical variations in vegetation density were qualified by deriving three commonly used indices from the point clouds [the mean height of canopy (MCH), the evenness index (E_{var}) and the functional diversity index (FD_{var})]. The T-LiDAR vegetation sampling technique was also compared to a standard method of canopy sampling (Allen 1992). T-LiDAR measurements appeared to be reliable and more effective in quantifying variations in canopy height (particularly in the estimation of the evenness and functional diversity indexes). The results revealed that both bird species preferred to establish their nests in low forest areas (< 5 m) with a dense understorey. The second example presented a similar approach to assess the hunting activity of several bat species according to the vertical variation of vegetation density (Aschoff et al. 2007). Forest structure was digitised and the number of bat hunting flights was recorded along the vertical axis. This revealed that most flights were at a height of 1–14 m, whereas the endangered species, *Barbastella barbastellus*, was limited to a height of 1.8–3.8 m, but had the fastest flight speed. The *Myotis* species was also shown to be the most capable of flying into narrow areas with many branches.

6 T-LiDAR scanning for forest science

6.1 Advantages of T-LiDAR technology for forest purposes

The previous section showed the suitability of T-LiDAR technology for providing information about forest structure usable for numerous fields within the forest sciences. T-LiDAR scanners provide non-destructive, accurate and extensive information about forest structure that is difficult or impossible to obtain using traditional methods. Forest inventories should take advantage of the new possibilities offered by these instruments to rapidly assess plot-level stem profiles and shapes, and understorey characteristics (Loudermilk et al. 2009). Their non-destructive measurements make it possible to freeze information at a given moment and make it available to the user at a later date, if necessary. Therefore, it is possible to assess the growth parameters of trees and the evolution of stands over time. The 3D information it provides is also a great advantage in LAI estimates, especially in highly clumped stands (Huang and Pretzsch 2010). From an ecological point of view, using T-LiDAR should be a more convenient way to sample vegetation and to provide more sophisticated competition indexes.

6.2 Disadvantages of T-LiDAR technology for forest purposes

6.2.1 Data size, scanning and processing times

T-LiDAR scanners are tools that provide very complete information about forest structure, especially if using several scans and high scanning resolutions. However, using multiple scans increases measurement times, requires placing reference points in the field to merge scans, and adds processing steps. Moreover, forest scanning make it necessary to use the lowest acquisition speed to improve signal-to-noise ratios and to avoid aberrant points, which leads to higher scanning times. Using high resolutions also increases data loading and processing times. For example, using the full resolution of the phase-shift based FARO Photon 120 (one point every 2 mm at 25 m) takes 2 h per complete scan and leads to a file size of more than 2 GB. Using 1/2 the resolution (one point every 4 mm at 25 m) or 1/4 the resolution (one point every 8 mm at 25 m) is sufficient to obtain excellent descriptions of trees. Only 30 min and 7 min with an acquisition rate of about 120,000 points/s are necessary for file sizes of approximately 660 MB and 160 MB, respectively. In the future, solutions should be found to deal easily with such quantities of data, especially in the case of standardised forest inventories using T-LiDAR. Finally, the user must be willing to compromise in order to obtain sufficiently detailed data in the shortest time possible according to their specific objectives and taking post-processing capacities into account.

6.2.2 Occlusions and stand density

A major problem to overcome when using T-LiDAR in the forest environment is occlusions caused by lower branches, surrounding trees and understorey. This phenomenon leads to lower point density and, therefore, to poor descriptions in the upper part of crowns and partially or totally hidden trees (Van Der Zande et al. 2006). A distinction must also be made between deciduous and coniferous stands because of species-specific differences in tree canopy structures. In the case of conifers, the finest foliage elements (needles) are often grouped together tightly into shoots, contrary to the leaves of deciduous species, which can be very scattered. Thus, measurements appear to be a little more difficult for deciduous stands because of the multi-tiered and overlapping nature of the vegetation.

Up until now, forest inventory measurements have shown good results only for low-density stands (Table 4). However, stand density is a key factor that affects occlusion levels and tree description (Watt and Donoghue 2005). If the effect of stand density is less restrictive when focusing on single tree measurements, it can become a real problem in the case of plot inventories. Table 5 presents the way vegetation structure leads to occlusion, as a function of the specific application. Thus, T-LiDAR scanners appear to be very suitable for commercial forest measurements, but additional research must be conducted to test and validate these instruments on dense and old-growth complex forests.

6.2.3 Weather and sky conditions

Weather conditions must be considered carefully to obtain high quality point clouds. Wind constitutes the most troublesome factor since it depreciates tree description, especially in the upper part of the trees. The displacement of vegetation elements during a progressive scan means that they are scanned at different positions, leading to the poor description of tree axes and foliage distribution and the increase of noise points (Fig. 4a). It is therefore difficult to obtain accurate estimations of tree characteristics during the processing phases. The device must not be exposed to extreme temperatures while it is in operation (operating temperature generally between 0 and 40°C). In case of rain or snow, scanning can be carried out even if some raindrops are present on the mirror. Nevertheless, rain and snow are two factors that reduce point cloud quality by intercepting numerous laser beams, leading to an increase of noise points as well (Fig. 4b). The deposition of snow on tree elements can lead to inaccurate estimation of wood diameters and volumes, whereas its deposition on reference

Table 5 Factors to consider for forest scanning and for choosing equipment according to objectives. *DBH* Diameter at breast height, *LAI* leaf area index, *LAD* leaf area density

Application field	Objectives	Causes of occlusions (Consequences)	Work requirements	T-LiDAR requirements	Examples of processing methods
Plot-level forest inventory	DBH / Basal area, stem profiles, stem volumes	High stem density, presence of understorey, heavy branching, corrugated ground (missing diameters, partial profiles)	Scanning in leaf-off conditions (if possible), scanning in acceptable wind conditions (<20kmh), possible with single scan method, more accurate with multiple scans method	Wide field-of-view, high acquisition speed, suitability for intensive campaigns (ergonomics, autonomy, weight)	Circle / cylinder fitting Voxel approaches Meshing processes
	Stem detection and location, stem density, tree height	High stem density, presence of understorey, heavy branching, corrugated ground (hidden trunks)			Circle / cylinder fitting
					Direct measurements on point clouds
	Species recognition, external wood defects recognition (Bark texture analysis)		Fine scanning resolution, RGB information	RGB camera	Dedicated algorithms
Canopy characterisation	Gap fraction	Leaf clumping (biases in gap fraction estimates)	Fine scanning resolution, acceptable wind conditions (<20kmh), thin laser beam	Hemispherical field-of-view, low beam divergence, last return / full waveform rangefinder	Point computation
	LAI / LAD foliage stratification	Leaf clumping, leaf inclination angles, presence of non-photosynthetic tissues (biases in LAI and LAD estimates)	Multiple scan method, fine scanning resolution, acceptable wind conditions (no wind for leaf angles), separating leafy and woody material, thin laser beam	Infrared wavelength (1,000–1,500 nm), low beam divergence, last return / full waveform rangefinder	Separating leafy and woody points from intensity values, voxel / ray-tracing approaches
Detailed plant description	Woody tree architecture	Heavy branching (discontinuity)	Scanning in leaf-off conditions (if possible), multiple scans method, acceptable wind conditions (no wind for thin branches)	High acquisition speed (reduces wind effect)	Circle / cylinder fitting, voxel approaches, meshing processes
	Entire leafy tree	Heavy branching, presence of foliage (non-visible internal tree structure)	Multiple scans method, fine scanning resolution, separating leafy and woody material, thin laser beam	Infrared wavelength (1,000–1,500 nm), low beam divergence, last return / full waveform rangefinder	Separating leafy and woody points from intensity values, voxel / ray-tracing approaches

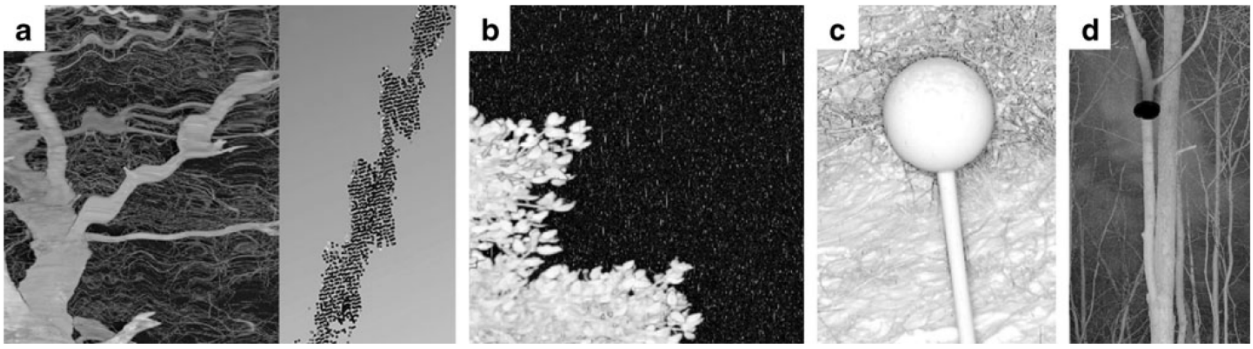


Fig. 4 Impact of climatic and sky conditions on scan quality. Wind leads to poor descriptions of tree axes (**a**), whereas snow intercepts laser beams and leads to an increase of noise points (**b**) and poor adjustments of geometrical shapes on both spheres and trees (**c**). The high reflectance of the sun causes information to be ignored by the scanner (**d**)

spheres can lead to poor adjustment of digital sphere models essential for merging scans with good accuracy (Fig. 4c). T-LiDAR scanners also work well, regardless of the light conditions, whereas other optical systems are not usable under low light conditions and can be affected by light halos (for example, hemispherical photographs). However, because of incident solar radiation, no information is recorded for beam directions corresponding to the sun position (scanner dazzled) and some noise points may appear in the surrounding area (Fig. 4d).

6.3 Guidelines for choosing equipment according to objectives

6.3.1 Devices

Table 5 presents the key device characteristics to be considered for forest measurements using T-LiDAR, as a function of the objectives. Currently, phase shift T-LiDAR scanners clearly offer the most appropriate characteristics for forest inventories (high acquisition speed, wide field-of-view). The latest generation phase-shift scanners such as the FARO Focus 3D also offer excellent ergonomics (reduced weight and size, integrated camera). Canopy characterisation, on the other hand, requires time-of-flight T-LiDAR scanners. The first reason is because time-of-flight scanners generally use near infrared wavelengths, leading to the easier separation of leafy and woody materials based on the intensity values of points. The second reason is because first/last return and full waveform time-of-flight scanners can provide multi-depth information (Fig. 2). Full waveform T-LiDAR scanners have long been experimental (e.g. the Echidna® scanner), but the latest generation RIEGL scanners now offer waveform analysis (Table 2). However, because of the narrow field of view of most time-of-flight scanners, several scans must be merged to obtain a complete description of the canopy (especially for hemispherical gap fraction assessment). The availability of time-of-flight laser scanners with fields of view as wide as phase-shift instruments (the Optech ILRIS-36D currently being developed) could be a way to fill this gap after future tests and validation. Canopy characterisation also requires using scanners with low beam divergence to detect small gaps in vegetation and, therefore, to provide better canopy descriptions. However, time-of-flight scanners are penalised by low acquisition speeds. The recent release of phase-shift T-LiDAR scanners using infrared wavelengths (Zoller + Fröhlich IMAGER 5010) or low beam divergence (FARO Focus 3D) could change the rules for canopy characterisation (Table 1).

6.3.2 Software

Several methods can be used for forest assessment from T-LiDAR data (Table 5). AutoStem™ appears to be the most advanced solution to assess forest metrics and to automatically estimate wood volume and value at the plot scale. It is currently used primarily to assist timber producers, but is restricted to professional applications in relatively homogenous environments (commercial conifer forests). AutoStem™ is not suitable for advanced tree and canopy modelling. Generic engineering software also provides useful solutions for forest metric measurements, plot-scale wood volume estimates and woody tree structure reconstruction. The main problem with this type of software is its limited automation. Detailed tree and canopy reconstruction requires using advanced reconstruction processes (voxels, ray-tracing) and, therefore, intensive programming steps. Scientific communities focusing on ecological studies require high levels of parameter control to test and to validate various hypotheses, according to the information of interest. Consequently, ecological studies require advanced modelling processes (voxels, radiative transfer model), which also require intensive programming.

6.4 Cost-benefit analysis

Despite their potential, T-LiDAR scanners have only just begun to be used in forestry communities (especially in the research environment) and are still not considered as standard tools. The main reason lies in the cost of T-LiDAR instruments and peripherals (reference targets, tripods, software suites, graphic workstations). However, the price of devices has decreased by half in the last year, especially in the case of the new generation of phase-shift scanners (FARO Focus 3D). This trend should continue for some time. When prices become acceptable for foresters, T-LiDAR instruments should become essential tools to provide extensive information about forests with a smaller investment in time and labour than current field measurements.

7 Future development

7.1 Device improvements

T-LiDAR is now a mature technology with sufficient characteristics in terms of resolution and accuracy for forest purposes. Efforts must now to be made to increase acquisition speeds and to improve signal-to-noise ratios, especially when using the fastest acquisition modes, for both phase-shift and time-of-flight scanners. An important step would be to test multispectral LiDAR (using several wavelengths) and multi-source measurements (LiDAR coupled with photographs) to provide even more information about the physical properties of vegetation. The limits due to the wind effect could be reduced by an increase in the acquisition speed of devices and the availability of emergent technologies such as LiDAR cameras.

7.2 Developing methods for forestry applications

Forestry applications using T-LiDAR scanners appear to be applicable at this time but require automated tools to extract useful information at stand and forest scales. A first step forward was made with AutoStem^{TM} software developed by TreeMetrics. Until now, this tool has only been effective for conifer forests, but work is currently underway to process deciduous forests. The next challenge will be to adapt this software to different inventory contexts in various forest environments such as mixed forests. However, such an automated tool would probably be limited in the case of very dense forest stands.

T-LiDAR scanners also provide different but complementary information when compared to airborne LiDAR data. Thus, another goal would be to develop methods that allow the coupling of both airborne and terrestrial LiDAR datasets to obtain multi-scale information about forest structure (Chasmer et al. 2006; Van Leeuwen and Nieuwenhuis 2010).

7.3 Perspectives for ecological applications

T-LiDAR technology opens many perspectives in forest ecology. Our review provides examples of intra-canopy microclimate and microhabitat assessments, but many other applications related to structural-functional plant modelling could be considered. It should be possible to analyse light distribution and its impact on the natural regeneration of tree species, or to assess the photosynthetically active radiation absorbed and the resulting photosynthetic rate. Other developments could concern the way trees and forests develop a mechanically efficient and acclimatised woody structure in their natural environment, which is a major constraint (and challenge) for forest ecosystems (Chave et al. 2009). Tree biomechanical response to wind and unbalanced biomass allocation during growth, which have major consequences on wood functional properties, have been studied mainly from the theoretical point of view and applied to only a small number of trees (Barbacci et al. 2009; Brüchert and Gardiner 2006; Moulia and Fournier 2009). However, this requires wide-scale measurements of tree shape and biomass, which could benefit from T-LiDAR scanning.

8 Conclusion

The aim of this article was to establish the state-of-the-art of the current applications of T-LiDAR technology in forest science, as well as to determine its applicability for its intended use. It appears that T-LiDAR instruments have the potential to enhance forest measurements and to overcome metrological difficulties by describing the under-canopy structure faster and in greater detail than time-consuming manual techniques. T-LiDAR scanning also provides information inaccessible to large-scale airborne LiDAR measurements. Its potential implications in the fields of forest inventories, commercial wood management and forest ecology are many. Two aspects need to be improved to make this technology specifically applicable to forestry. The first concerns the T-LiDAR devices themselves, particularly in terms of acquisition time, signal-to-noise ratio, and cost. The second concerns the development of cheap and easy-to-use software that would make it possible to automatically extract information from incomplete data. T-LiDAR has also been used within the field of forest ecology over the past few years. These studies concerned very specific applications, but demonstrated the potential of this technology to provide a good background for ecological questions such as microhabitat distribution and the assessment of the ecological processes that occur in the forest environment. Despite the maturity of these devices, some progress remains to be made in the analysis of the 3D

cloud to enhance the extraction of relevant information. There is no doubt that the evolution of devices and computing science will make T-LiDAR technology an important source of information for describing natural environments in the future.

Acknowledgements This work was supported by the French National Research Agency (ANR) through the EMERGE project (ANR BIOENERGIE 2008 BIOE-003), which aims at establishing reliable and generic distribution models of tree biomass. It is managed by Christine Deleuze. The authors also thank referees for their useful and constructive comments.

References

Allen R.B., 1992. RECCE, an inventory method for describing New Zealand vegetation. Forest Research Institute Bulletin No. 176, Protection Forestry Division, Forestry Research Institute, Christchurch, New Zealand.

Antonarakis A.S., Richards K.S., Brasington J., and Bithell M., 2009. Leafless roughness of complex tree morphology using terrestrial lidar, Water Resour. Res. 45:W10401. doi:10.1029/2008WR007666

Aschoff T., and Spiecker H., 2004. Algorithms for the automatic detection of trees in laser scanner data. ISPRS 36:66–70

Aschoff T., Spiecker H., and Holderied M.W., 2007. Terrestrische Laserscanner und akustische Ortungssysteme: Jagdlebensraeume von Fledermaeusen inWaeldern. AFZ Der Wald 62:172–175

Barbacci A., Constant T., and Nepveu G., 2009. Theoretical and experimental study of a mechanical model describing the trunk behaviour of mature beech trees (*Fagus sylvatica* L.) under the static loading of the crown. Trees 23:1137–1147

Bélouard T., Vidal C., Hervé J.C., and Robert N., 2005. The new French forest inventory, a systematic and annual sampling. De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt, 2nd-3 rd February 2005, Paris. Available online at http://www.symposcience.org/exl-doc/colloque/ART-00002046.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Bienert A., Maas H.G., and Scheller S., 2006a. Analysis of the information content of terrestrial laser scanner point cloud for the automatic determination of forest inventory parameters. Workshop on 3D Remote Sensing in Forestry, 14th-15th Feb 2006. Vienna. Available online at http://www.tu-dresden.de/ipf/photo/publikationen/2006/Bienert_Maas_Scheller_ForestryVienna2006.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Bienert A., Scheller S., Keane E., Mullooly G., and Mohan F., 2006b. Application of terrestrial laser scanners for the determination of forest inventory parameters. Image Engineering and Vision Metrology. ISPRS Commission V Symposium, WG 3, Dresden, 25–27 September 2006 36, Part 5. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/part5/paper/1270_Dresden06.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Bienert A., Scheller S., Keane E., Mohan F., and Nugent C., 2007. Tree detection and diameter estimations by analysis of forest terrestrial laser scanner point clouds. Laser scanning 2007 and Silvilaser 2007. ISPRS Commission III Workshop 36, Part 3, Espoo, Finland. Sept. 12–14, 2007. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/3-W52/final_papers/Bienert_2007.pdf. Last accessed on 28 January 2011.

Binney J. and Sukhatme G.S., 2009. 3D tree reconstruction from laser range data. In: Proc. of the 2009 IEEE international conference on Robotics and Automation. Available online at http://cres.usc.edu/pubdb_html/files_upload/598.pdf. Last accessed on 28 January 2011.

Bréda N.J.J., 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. J Exp Bot 54:2403–2417. doi:10.1093/jxb/erg263

Brüchert F., and Gardiner B., 2006 The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). Am J Bot 93:1512–1521

Chambelland J.C., Dassot M., Adam B., Donès N., Balandier B., Marquier A., Saudreau M., Sonohat G., and Sinoquet H., 2008. A double-digitizing method for building 3D virtual trees with non-planar leaves: application to the morphology and light capture properties of young beech trees (*Fagus sylvatica*). Funct Plant Biol 35:1059–1069

Chasmer L., Hopkinson C., and Treitz P., 2006. Investigating laser pulse penetration through a conifer canopy by integrating airborne and terrestrial lidar. Can J Remote Sens 32:116–125

Chave J., Coomes D., Jansen S., Lewis S.L., Swenson N.G., and Zanne A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecol Lett 12:351–366. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x

Cheng Z.L., Zhang X.P., and Chen B.Q., 2007. Simple reconstruction of tree branches from a single range image. J Comput Sci Technol 22:846–858

Clawges R., Vierling L., Calhoon M., and Toomey M., 2007. Use of a ground-based LIDAR for estimation of biophysical properties of western larch (*Larix occidentalis*). Int J Remote Sens 28:1–14

Côté J.F., Widlowski J.L., Fournier R.A., and Verstraete M.M., 2009. The structural and radiative consistency of three-dimensional tree reconstruction from terrestrial LIDAR. Remote Sens Environ 113:1067–1081

Danson F.M., Hetherington D., Morsdorf F., Koetz B., and Allgöwer B. 2007a. Forest canopy gap fraction from terrestrial laser scanning. IEEE Geosci Remote Sens Lett 4:157–160

Danson F.M., Giacosa C., and Armitage R.P. 2007b. Two-dimensional forest canopy architecture from terrestrial laser scanning. ISPRS 36:1682–1777

Danson F.M., Armitage R.P., Bandugula V., Ramirez F.A., Tate N.J., Tansey K.J., and Tegzes T., 2008. Terrestrial laser scanners to measure forest canopy gap fraction. SilviLaser 2008, 17th-19th September 2008. Edinburgh, UK. Available online at http://geography.swan.ac.uk/silvilaser/papers/oral_papers/Terrestrial Laser scanning & Laser Cameras/Danson.pdf. Last accessed 28 January 2011.

FARO, 2010. Available online at http://www.faro.com. Last accessed 28 January 2011.

Fleck, S., Obertreiber, N., Schmidt, I., Brauns, M., Jungkunst, H.F., and Leuschner, C., 2007. Terrestrial LIDAR measurements for analysis canopy structure in an old-growth forest. ISPRS36: Part 3 / W52.

Zoller + Fröhlich, 2010. Available online at http://www.zf-laser.com. Last accessed on 28 January 2011.

Gorte B., and Winterhalder D., 2004. Reconstruction of laser-scanned trees using filter operations in the 3D-raster domain. ISPRS 36:39–44

Haala N., Reulke R., Thies M. and Aschoff T., 2004. Combination of terrestrial laser scanning with high resolution panoramic images for investigations in forest applications and tree species recognition. ISPRS 34: Part 5/W16.

Henning J.G., 2005. Modeling forest canopy distribution from ground-based laser scanner data. M.S. thesis, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia, 171 p.

Henning J.G., and Radtke P.J., 2006a. Detailed stem measurements of standing trees from ground-based scanning lidar. For Sci 52:67–80

Henning J.G., and Radtke P.J., 2006b. Ground-based laser imaging for assessing three-dimensional forest canopy structure. Photogramm Eng Remote Sens 72:1349–1358

Hopkinson C., Chasmer L., Young-Pow C., and Treitz P. 2004. Assessing forest metrics with a ground-based scanning lidar. Can J For Res 34:573–583

Hosoi F., and Omasa K., 2006. Voxel-based 3-D modelling of individual trees for estimating leaf area density using high-resolution portable scanning lidar. IEEE Trans Geosci Remote Sens 44:3610–3618. doi:10.1109/TGRS.2006.881743

Hosoi F., and Omasa K., 2007. Factors contributing to accuracy in the estimation of the woody canopy leaf area density profile using 3D portable LIDAR imaging. J Exp Bot 58:3463–3473

Hosoi F., and Omasa K., 2009a. Estimating vertical plant area density profile and growth parameters of a wheat canopy at different growth stages using three-dimensional portable LiDAR imaging. ISPRS 64:151–158. doi:10.1016/j.isprsjprs.2008.09.003

Hosoi F., and Omasa K., 2009b. Estimating vertical leaf area density profile of tree canopies using three-dimensional portable LiDAR imaging. In Proceedings of the ISPRS workshop Laser-scanning 09, Paris, France. pp. 152–157. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVIII/3-W8/papers/p55.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Hosoi F., and Omasa K. 2009c. Detecting seasonal change of broad-leaved woody canopy leaf area density profile using 3D portable LiDAR imaging. Funct Plant Biol 36:998–1005

Huang P., and Pretzsch H. 2010. Using terrestrial laser scanning for estimating leaf areas of individual trees in conifer forests. Trees 24:609–619

Järvelä J., 2004. Determination of flow resistance caused by non-submerged woody vegetation. Int J River Basin Manage 2:61–70

Johansson T., 1985. Estimating canopy density by the vertical tube method. For Ecol Manage 11:139–144

Jupp D.L.B., Culvenor D.S., Lovell J.L., Newnham G.J., Strahler A. H., and Woodcock C.E., 2009. Estimating forest LAI profiles and structural parameters using a ground-based laser called Echidna®. Tree Physiol 29:171–181

Keane E., 2007. The potential of terrestrial laser scanning technology in pre-harvest timber measurement operations. Harvesting/Transportation 7, Coford Connects, Coford, Dublin, Ireland. 4 p.

Kint V., Aertsen W., Wouters J. and Muys B., 2009. Stem and wood quality assessment in national forest inventories. In: Proc of the IUFRO Division 4, Extending Forest Inventory and Monitoring over Space and Time, May 2009, Quebec City.

Koetz B., Sun G., Morsdorf F., Ranson K.J., Kneubühler M., Itten K., and Allgöwer B., 2007. Fusion of imaging spectrometer and LIDAR data over combined radiative transfer models for forest canopy characterization. Remote Sens Environ 106:449–459

Kundu M.K., and Pal S.K., 1990. Automatic selection of object enhancement operator with quantitative justification based on fuzzy set theoretic measures. Pattern Recognit Lett 11:811–829

RIEGL Laser Measurement Systems (2010) Available online at http://www.riegl.com. Last accessed 28 January 2011.

Lefsky M., and McHale M., 2008. Volumes estimates of trees with complex architecture from terrestrial laser scanning. J Appl Remote Sens 2:023521

Lemmens M., 2009. Terrestrial laser scanners. GIM International. 8 (August 2009): 62–67. Available online at www.gim-international.com/productsurvey/id34-Terrestrial_Laser_Scanners,_August.html. Last accessed 28 January 2011.

Loudermilk E.L., Hiers J.H., O'Brien J.J., Mitchell R.J., Singhania A., Fernandez J.C., Cropper W.P., and Slatton K.C. 2009. Ground-based LIDAR: a novel approach to quantify fine-scale fuelbed characteristics. Int J Wildland Fire 18:676–685

Maas H.G., Bienert A., Scheller S., and Keane E., 2008. Automatic forest inventory parameter determination from terrestrial laser scanner data. Int J Remote Sens 29:1579–1593

Maltamo M., Packalen P., Yu X., Eerikäinen K., Hyyppä J., and Pitkänen J., 2005. Identifying and quantifying structural characteristics of heterogeneous boreal forests using laser scanner data. For Ecol Manage 216:41–50

Michel P., Jenkins J., Mason N., Dickinson K.J.M., and Jamieson I.G., 2008. Assessing the ecological application of lasergrammetric techniques to measure fine-scale vegetation structure. Ecol Inform 3:309–320

Moulia B., and Fournier M., 2009. The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. J Exp Bot 60:461–486

Murphy G., 2008 Determining stand value and log product yields using terrestrial LIDAR and optimal bucking: a case study. J For 106:317–324

Optech Incorporated, 2010. ILRIS-3D and ILRIS-36D technical overview. Available online at http://www.optech.ca. Last accessed 28 January 2011.

Pal I., 2008. Measurements of forest inventory parameters on terrestrial laser scanning data using digital geometry and topology. ISPRS 37:1682–1750

Pfeifer N. and Briese C., 2007. Laser scanning - Principles and applications. Institute of Photogrammetry and Remote Sensing, Publication database of the Vienna University of Technology, Austria. Available online at http://publik.tuwien.ac.at/files/pub-geo_1951.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Pfeifer N. and Winterhalder D., 2004. Modelling of tree cross sections from terrestrial laser-scanning data with free-form curves. ISPRS - Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spat. Inf. 36 (8 / W2): 76–81. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/8-W2/PFEIFER.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Pfeifer N., Gorte B. and Winterhalder D., 2004. Automatic reconstruction of single trees from terrestrial laser scan data. In: Proc. of the 20th ISPRS Congress, Commission 5, Istanbul, Turkey, \July 2004. Available online at http://www.citg.tudelft.nl/live/binaries/3b390ae2-9b55-4cbc-8255-da55928dd925/doc/automatic reconstruction.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Reulke R., and Haala N., 2004. Tree species recognition with fuzzy texture parameters. IWCIA 2004. Lecture Notes Comput Sci 3322:607–620

Schütt C., Aschoff T., Winterhalder D., Thies M., Kretschmer U. and Spiecker H., 2004. Approaches for recognition of wood quality of standing trees based on terrestrial laser scanner data. ISPRS 36: 8/W2.

Simonse M., Aschoff T., Spiecker H. and Thies M., 2003. Automatic determination of forest inventory parameters using terrestrial laserscanning. In: Proc. of the ScandLaser Scientific Workshop on Airborne Laser Scanning of Forests, Umea, Sweden, pp. 251–257. Available online at http://www.natscan.uni-freiburg.de/suite/pdf/030916_1642_1.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Strahler A.H., Jupp D.L.B., Woodcock C.E., Schaaf C.B., Yao T., Zhao F., Yang X., Lovell J., Culvenor D., Newnham G., Ni-Miester W., and Bozkin-Morris W., 2008. Retrieval of forest structure parameters using a ground-based lidar instrument (Echidna®). Can J Remote Sens 34:426–440

Tansey K., Selmes N., Anstee A., Tate N.J., and Denniss A., 2009. Estimating tree and stand variables in a Corsican Pine woodland from terrestrial laser scanner data. Int J Remote Sens 30:5195–5209

Thies M. and Spiecker H., 2004. Evaluation and future prospects of terrestrial laser scanning for standardized forest inventories. ISPRS - Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spat. Inf. 36: 8/W2. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/8-W2/THIES.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Thies M., Pfeifer N., Winterhalder D., and Gorte B.G.H., 2004. Three-dimensional reconstruction of stems for assessment of taper, sweep, and lean based on laser-scanning of standing trees. Scand J For Res 19:571–581

Van Der Zande D., Hoet W., Jonckheere I., Van Aardt J., and Coppin P., 2006. Influence of measurement set-up of ground based for derivation of tree structure. Agric For Meteorol 141:147–160

Van Der Zande D., Mereu S., Nadezhdina N., Cermak J., Muys B., Coppin P., and Manes F., 2009. 3D upscaling of transpiration from leaf to tree using ground-based LIDAR: application on a Mediterranean Holm oak (*Quercus ilex*) tree. Agric For Meteorol 149:1573–1583

Van Leeuwen M., and Nieuwenhuis M., 2010. Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. Eur J For Res 129:749–770

Watt P.J., and Donoghue D.N.M., 2005. Measuring forest structure with terrestrial laser scanning. Int J Remote Sens 26:1437–1446

Wezyk P., Koziol K., Glista M. and Pierzchalski M., 2007. Terrestrial laser scanning versus traditional forest inventory: First results from the Polish forests. In: Proc. Laser scanning 2007 and Silvilaser 2007. ISPRS Commission III Workshop, Vol. 36, Part 3, Espoo, Finland, Sept. 12–14, 2007. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/3-W52/final_papers/Wezyk_2007.pdf. Last accessed 28 January 2011.

Xu H., Gosset N. and Chen B., 2007. Knowledge and Heuristic Based Modeling of Laser-Scanned Trees. In: Proc. of the 2007 ACM Transactions on Graphics. Available online at http://portal.acm.org/citation.cfm?id=1289603.1289610. Last accessed 2 November 2010.

III. 1. 3 Synthèse sur le potentiel du T-LiDAR en milieu forestier

Le travail de revue bibliographique présenté dans la section précédente permet de tirer quelques conclusions sur l'utilisation des scanners T-LiDAR en milieu forestier :

- les scanners T-LiDAR ont la capacité de numériser rapidement, précisément et de manière très détaillée un arbre ou une placette entière en milieu forestier ;

- le mode « scans multiples » limite le taux d'occlusion intra-végétation et fournit ainsi des informations plus complètes et plus précises que le mode « scan unique ». Il entraîne cependant un temps de mesure de terrain plus important, nécessite la fusion des scans en un ensemble complet et cohérent, et génère de fait un fichier numérique plus lourd à traiter ;

- la représentation 3D obtenue au T-LiDAR est un nuage de points non structuré, qui ne donne pas directement accès à une information métrologique. C'est un support qui doit être traité de manière informatique pour permettre d'obtenir les mesures souhaitées, et une large palette de traitements existent : reconstruction géométrique (ajustement de cercles ou de cylindres), maillage polygonal ou encore utilisation de matrices de voxels ;

- depuis 2003, les scanners T-LiDAR ont été utilisés pour les mesures dendrométriques d'inventaires forestiers (i.e., diamètre de tige à 1,30 m, surface terrière, densité de tiges à l'hectare, hauteur totale des arbres, volume de bois sur pied, reconnaissance des espèces) mais aussi pour la caractérisation du feuillage et des canopées (surface projetée des houppiers, fréquence de trous dans les canopées, indices de surface foliaire). Les scanners T-LiDAR ont également été utilisés à des fins plutôt scientifiques (distribution intra-canopée des microclimats et des microhabitats, évaluation de processus physiologiques foliaires) ;

- les scanners T-LiDAR présentent des caractéristiques techniques variées (précision, vitesse d'acquisition, longueur d'onde, type de retour) qui doivent être finement considérées en fonction des objectifs de l'étude. Les scanners de type « décalage de phase », plus rapides, plus précis et au champ de vision très large, sont à privilégier dans le cadre de mesures d'inventaires ou pour caractériser en détail la structure ligneuse des arbres. Les scanners de type « temps de vol », utilisant des longueurs d'onde infrarouges (réflectance particulière sur les feuilles) et permettant parfois le multi-retours (i.e., plusieurs points enregistrés sur la profondeur pour une même direction du faisceau laser) paraissent plus appropriés pour évaluer le degrés de couverture de la forêt, la distribution spatiale du feuillage et le fonctionnement (physiologique et microclimatique) des canopées ;

- la technologie T-LiDAR semble aujourd'hui être mature et la performance des appareils suffisante. Les principaux inconvénients des scanners T-LiDAR restent le temps de mesure et le poids des fichiers de sortie, très importants lorsqu'on utilise de hautes résolutions et que l'on ajoute l'information de couleur. Les problèmes d'ombrage, importants en milieu forestier, restent en tous cas inhérents à la technique de numérisation laser ;

- les efforts doivent à présent se porter sur le traitement des données et le développement d'outils informatiques dédiés. Les gestionnaires ont par exemple besoin d'un outil automatique et adaptable à différents contextes forestiers pour obtenir l'information nécessaire dans le cadre d'inventaires répétés dans le temps et dans l'espace. Des démarches sont actuellement entreprises en ce sens, comme en attestent les produits développées par la société TreeMetrics (programme AutoStem) et le développement en cours du logiciel Computree au sein de l'Office National des Forêts (ONF).

III. 2 METHODE DE MODELISATION 3D DE LA STRUCTURE LIGNEUSE D'ARBRES SUR PIED NUMERISES AU LIDAR TERRESTRE

Le travail de revue présenté dans la section précédente a démontré le potentiel du T-LiDAR pour la caractérisation des structures en environnement forestier. Dans le cadre de nos recherches en biomécanique, un tel appareil nous ouvre la perspective de caractériser plus facilement et plus rapidement la morphologie d'arbres sur pied. En effet, nous avons vu au chapitre II comment des variables morphologiques souvent couplées entre elles pouvaient être reliées au niveau de contraintes d'un arbre. Ainsi, le T-LiDAR nous permettrait d'évaluer la distribution spatiale de la biomasse ligneuse aérienne de l'arbre et son déséquilibre, et ainsi d'évaluer les sollicitations mécaniques statiques (action du poids et du bras de levier) supportés par le tronc, tout en intégrant d'autres variables morphologiques comme l'inclinaison de la tige et l'excentrement du houppier. A terme, dans un contexte mécanique, le T-LiDAR devrait nous permettre de mettre en relation la morphologie des arbres avec les indicateurs de réponse gravitropique et de qualité du bois (contraintes de croissance). Un des challenges est à présent de mettre au point une méthode permettant de modéliser la distribution spatiale des volumes de bois d'arbres sur pied à partir de leur représentation 3D obtenue au T-LiDAR.

III. 2. 1 Mise au point de la méthode de modélisation 3D (Com. 2)

Deux hêtres (*Fagus sylvatica* L.) furent sélectionnés pour mettre au point une méthode de modélisation 3D de la structure ligneuse aérienne d'arbres sur pied numérisés au T-LiDAR. Ces deux arbres furent numérisés grâce à un protocole de scan différent (i.e., trois scans séparés de 120° pour le premier, deux scans opposés pour le second) afin de mettre en évidence un effet éventuel du protocole de numérisation sur la qualité de description des arbres et la performance de la modélisation 3D.

La méthode de modélisation 3D a été développée et réalisée grâce à la suite logicielle PolyWorks (InnovMetric software Inc.) spécialisée dans le traitement de nuages de points. Cette méthode repose sur l'ajustement de formes géométriques simples sur le nuage de points représentant les axes ligneux des arbres, à savoir des polylignes (succession de segments) et des cylindres aux dimensions et aux coordonnées 3D connues. Ce traitement nous permet d'obtenir une information sur la forme et la longueur des axes (polylignes), la variation de leur diamètre (cylindres) et leur position dans l'espace. A partir des informations de longueur et de diamètre, une formule de tronc de cône entre deux diamètres successifs permet de calculer le volume de chaque segment, puis, cumulativement, le volume de bois de chaque axe ligneux, de chaque branche, puis de l'arbre entier, tout en gardant l'information de distribution de ces volumes dans l'espace. Les volumes de bois obtenus ont ensuite été comparés à deux mesures manuelles du volume de bois de l'arbre, l'une correspondant au calcul du volume à partir de la mesure manuelle de la longueur et du diamètre des axes (mesure au mètre ruban), l'autre correspondant à une mesure de volume déduite de leur masse. L'architecture des arbres (donnée par le « squelette » de polylignes) a simplement été comparée visuellement à une mesure au tachéomètre (pointeur laser).

Cette méthode a fait l'objet d'une présentation orale au colloque SilviLaser 2010, qui s'est déroulé du 14 au 17 Septembre 2010 à Fribourg, en Allemagne. Chaque année, ce colloque international réunit les utilisateurs de technologies laser (terrestres, aériennes et spatiales) pour la caractérisation des écosystèmes forestiers. La description précise de la méthode (pages suivantes) correspond aux actes de colloque associés à la présentation.

Tree architecture and biomass assessment from terrestrial LiDAR measurements: a case study for some Beech trees (*Fagus sylvatica*)

MATHIEU DASSOT†‡, ADELIN BARBACCI†‡, AURELIE COLIN†, MERIEM FOURNIER‡ and THIERY CONSTANT†*

† INRA, UMR1092 LERFoB, F-54280 Champenoux, France
‡ AgroParisTech, UMR 1092 LERFoB, F-54000 Nancy, France

III. 2. 1. 1 Abstract

The assessment of the spatial distribution of the tree biomass by means of terrestrial LiDAR scanning in forest environment still remains a challenge. This paper aims at presenting a method coupling terrestrial LiDAR measurements (FARO LS 880 HE) to a point cloud processing software (InnovMetric Software Inc., PolyWorks) allowing for tree architecture and wood volume distribution modeling, at the tree scale, for two Beech trees (*Fagus sylvatica*). This method is compared to a detailed and labour-intensive way of tree biomass distribution assessment (tacheometer and manual measurements), considered here as the reference. Our results quantify the appropriateness of the T-LiDAR method to estimate wood volumes and to correctly represent the three-dimensional architecture of a tree and the spatial distribution of its woody biomass. However, some measurement parameters must be carefully considered and further refinements are still needed to automate the extraction of information from point clouds.

III. 2. 1. 2 Introduction

The architecture acquired by a tree during growth is the result of its adaptation to environment, particularly in terms of competition for space, accession to light resources and posture control against gravity. Understanding the spatial distribution of the tree biomass is a key factor in assessing the functioning of forest ecosystems and estimating wood resources (timber wood and bioenergy resources). However, obtaining such information remains time-consuming and often destructive by traditional ways (field measurements). For a few years, airborne LiDAR scanning have been used to obtain non-destructive information about forest structure at the stand or the forest scale, but this method provides rather limited information at the tree scale. Nowadays, a complementary level can be achieved thanks to terrestrial LiDAR (T-LiDAR) scanning, allowing for the rapid, almost complete and accurate digitization of single trees or entire plots.

T-LiDAR scanning in forest environment to obtain the structural parameters of standing trees is a very active research area and appears to be useful for various fields of forest science such as forest inventories (Hopkinson *et al*. 2004, Wezyk *et al.* 2007), management (Murphy 2008) and ecology (Michel *et al*. 2008). Also, several works have been done in the topic of tree topology reconstruction by means of voxel-based processing (Gorte and Winterhalder 2004) or cylinder fitting (Thies *et al.* 2004). However, such works mainly focused on the reconstruction of the stem or the main branches of a tree. The assessment of the complete tree architecture and the three-dimensional (3D) distribution of the woody volumes for heavy branching trees by means of T-LiDAR scanning still remains a challenge.

This paper is part of a study on tree biomechanics which aims at assessing the effect of the unbalanced biomass of a tree on its internal wood quality, hence the effort devoted to model the tree architecture. In this paper, the objective is to present the first step of this study, i.e. to evaluate the

capabilities of T-LiDAR scanning for tree architecture modeling and wood volume estimation by comparing it to a very detailed, labour-intensive and destructive way of tree architecture and biomass assessment.

III. 2. 1. 3 Methods

III. 2 . 1 . 3 . 1 Selected trees

Two beech trees (A and B) coming from a mixed stand dominated by sessile oak trees were selected in the state forest of Bride in North-East France (Table 1). The tree A was composed of 42 branches with insertion diameters ranging from 3 to 62 mm, and the tree B was composed of 19 branches with insertion diameters ranging from 26 to 78 mm (manual measurements). Both manual and T-LiDAR measurements were performed in leaf-off conditions, each method providing a three-dimensional model of the woody structure of the tree.

	Tree A		**Tree B**	
	DBH (cm)	**Tree height (m)**	**DBH (cm)**	**Tree height (m)**
Manual	20.37	20.22	31.83	24.27
T-LiDAR	18.57	19.26	29.73	23.51

Table 1. Manual and T-LiDAR estimations of the main characteristics of the two trees.

III. 2 . 1 . 3 . 2 Manual description of the tree architecture and biomass

The first step of our study was to establish a reference 3D model for each tree and to manually estimate their woody volume, for the stem and for each branch (Figure 1). The method used was derived from the methodology already developed for other studies (Constant *et al*. 2003; Barbacci *et al*. 2009). This manual method allowing for the 3D reconstruction of trees resulted from the coupling of tacheometer (Leica TCR 307) measurements, i.e. 3D points, to manual measurements (i.e. diameter and length). The tacheometer was used to digitize the 3D geometry of the standing tree, firstly for the trunk and the insertion segments of branches. Secondly, each branch was cut and placed in a branch-holder on the ground. The distal extremity of the distal quasi-linear segment belonging to a branch axis was digitized with the tacheometer. Then the segment was cut and its diameters measured as well as its length, giving access to its geometrical volume. Gradually, the whole branch was measured, and the data of its main segments processed to constitute a 3D branch mock-up which was virtually inserted on its corresponding starting segment from the trunk by a geometrical transformation. The stem was also processed in the same way. The result is a reference 3D tree mock-up composed by straight segments and corresponding to the spatial distribution of the main tree axes and their woody volumes which will be further mentioned as the geometrical estimation.

Furthermore, the weight of each main segment of branches (including the finest branching elements connected) was also recorded, allowing the weight of each branch to be determined. Additionally, small samples distributed in the whole tree were collected to assess a conversion factor between mass and volume from laboratory measurements. Their analysis led us to use the same uniform conversion factor for all the branches belonging to the same tree and another one for the stem. The estimation of the woody volume of the tree elements by this way is considered as the reference.

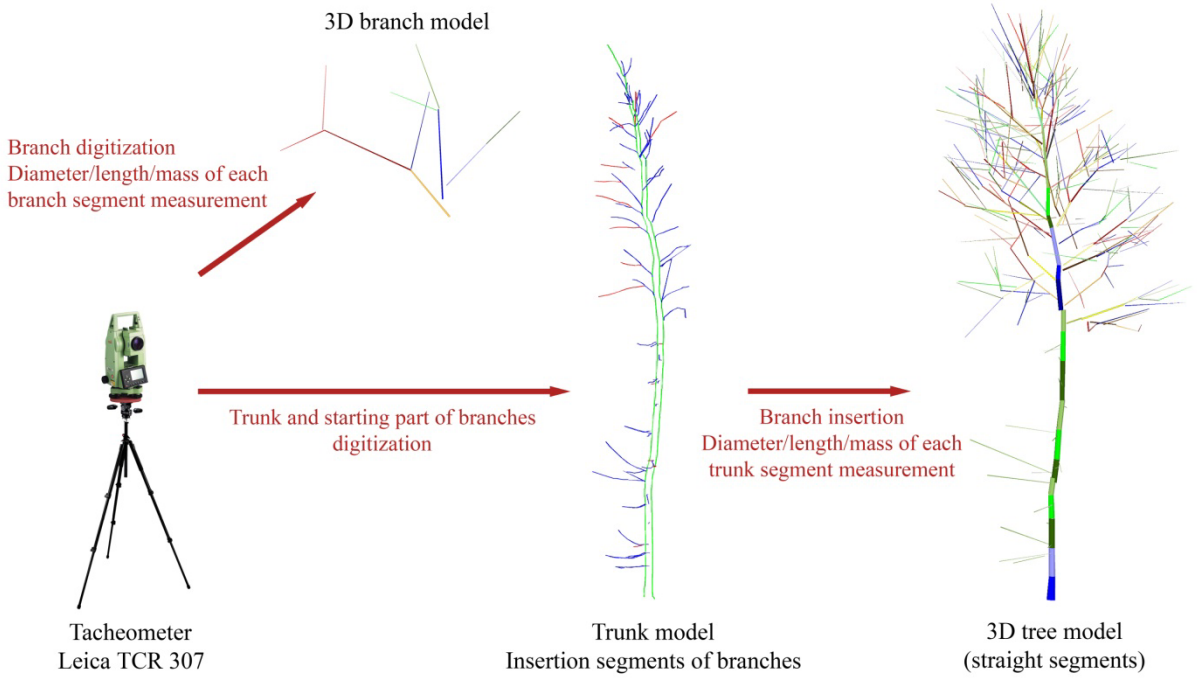


Figure 1. Manual assessment of the tree architecture (example of the tree A)

III. 2 . 1 . 3 . 3 T-LiDAR scanning for tree architecture and biomass assessment

Before the previously described measurements, T-LiDAR scanning was performed with a phase-shift-based scanner, the FARO LS 880 HE. Several scans were made around each tree to reduce occlusions and ensure the digitization of the major part of the tree material. Three scans were made around the tree A (one scan every 120°) and two opposite scans were made for the tree B. The scans were performed with a distance from the trunk of about 6 m, with a scanning resolution of 1/2, i.e. a spatial resolution of about one point every 4 mm at 15 m. All the scans of the same tree were merged under the IM Align module of the PolyWorks software (point cloud processing, InnovMetric Software Inc.) by identifying at least three points common in both scans.

The characterization of the tree axes through geometrical reconstruction of point clouds was made thanks to the IM Inspect module of the PolyWorks software, which already proved its potential for forest inventory measurements (Hopkinson *et al*. 2004, Tansey *et al*. 2009). Several processing steps were defined to obtain the woody volume of each tree axis from its curved length and the variation of diameters along it. Firstly, polylines (a succession of points characterized by 3D coordinates) were fitted along both the stem and branches to obtain their 3D geometry and their curved length. Two options were used for defining polylines depending on the size of the tree axis, (i) an automatic method allowing a polyline to be fitted as the neutral line of a tube-shaped axis (typically for the stem and the largest branches of the tree), and (ii) a manual method allowing a polyline to be anchored on point clouds (for the thin branches). Secondly, cylinder sequences were fitted on point clouds to provide the variation of diameters along polylines. If not measurable, a diameter of 3 mm was attributed to the extremity of the axis (approximately the size of a bud or a shoot). This geometrical reconstruction allowed to obtain a complex 3D mock-up of the tree (Figure 2). Then, polylines and cylinders characteristics were exported in a spreadsheet and diameters were attributed to their corresponding point of the polyline. Finally, volumes were estimated by applying a frustum of cone formula between two successive diameters, leading to the calculation of several volumes along a polyline which can be added to obtain a global volume for each axis, for each branch and for the entire tree.

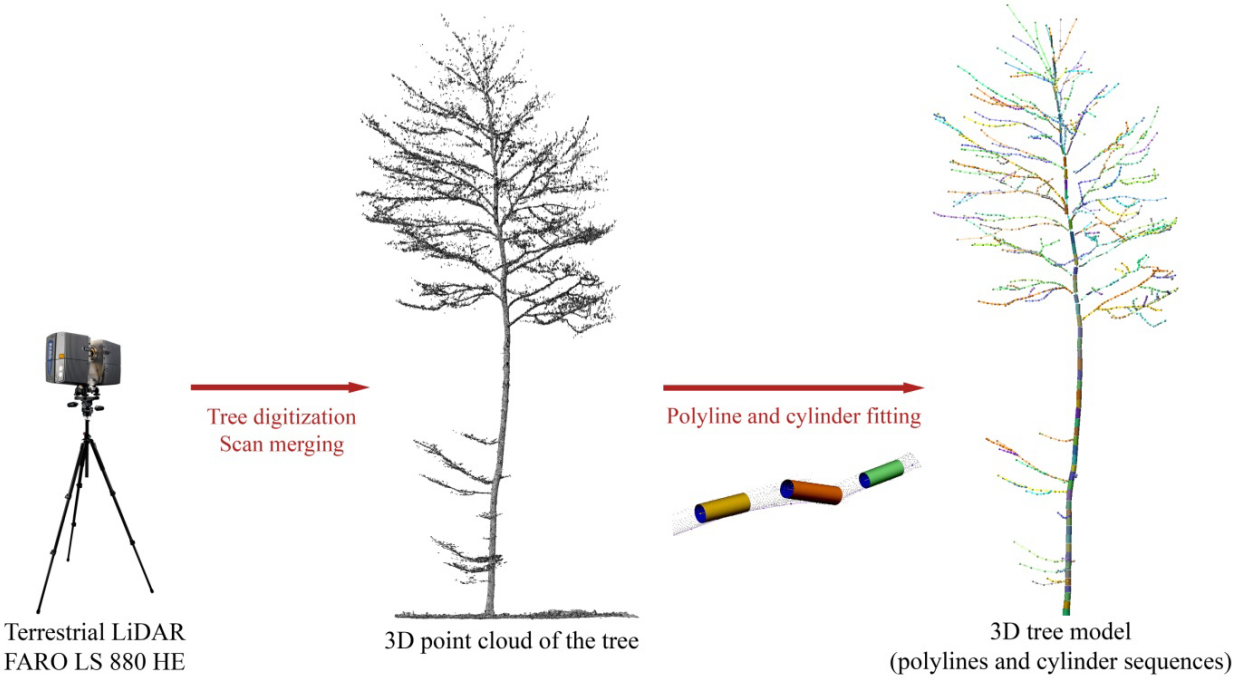


Figure 2. Assessment of the tree architecture using T-LiDAR (example of the tree A)

III. 2. 1. 4 Results and discussion

III. 2 . 1 . 4 . 1 Tree architecture

The visual comparison between reconstruction from point cloud and manual modeling of the tree architecture is very satisfactory, more especially for the tree A for which the complex tree structure appear to be quite complete, even for the thin branching elements. The comparison between both methods for the tree B reveals that a lot of the tree axes were missing, particularly for the thin branching elements and especially at the top of the tree (Figure 3).

Keeping in mind that very thin shoots were not geometrically described, it seems that even in good scanning conditions like for the tree A the geometry of such woody elements cannot be reached without particularly favourable conditions (higher number of scans leading to limited occlusions, higher scanning resolution, shorter scanning distances and no wind).

Some differences between both models are also visible for the insertion angle of branches. These differences are due to inaccuracies in determining the same insertion segment between those measured on the standing tree with the tacheometer and its simplified geometrical description made by linear segments on the ground.

A promising result about branching was that, in both cases, no major difficulty was encountered to find the same number of branches of the order two with insertion diameters by both methods and whatever the completeness of T-LiDAR data (only some epicormic shoots of the tree A, representing insignificant volumes, could not be detected). These characteristics can be used as inputs to complete missing volumes through allometric relationships, or as criteria for other purposes linked to crown description or wood quality assessment.

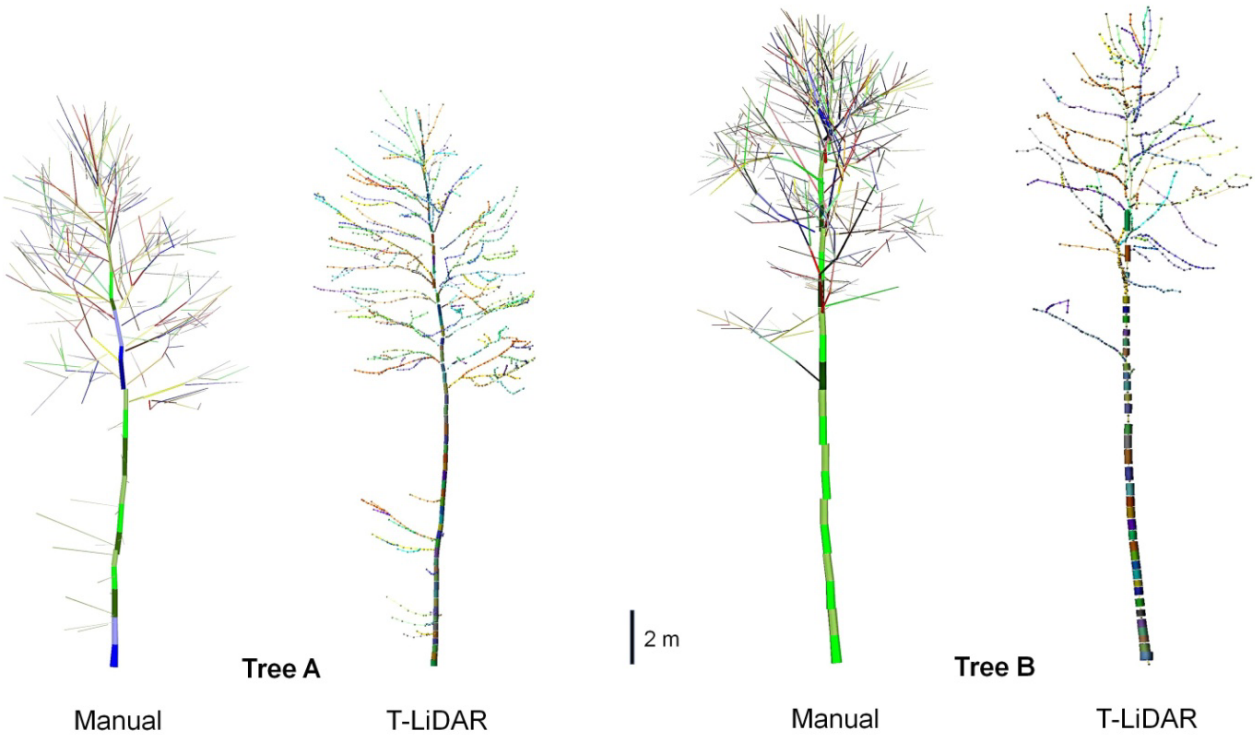


Figure 3. Comparison between the two ways of tree architecture assessment

III. 2 . 1 . 4 . 2 Global volumes of trees

As presented in Table 2, the estimation of the wood volumes for a deciduous tree by means of T-LiDAR scanning gives rather good values and confirms its ability. Whether the stem volumes can be determined with a difference of less than 20% for a tree volume ranging from 0.3 to 1 m3, the branch volumes can differ depending on (i) the tree architecture itself (leading to variable occlusion levels) and (ii) the tree environment and the weather circumstances governing the scanning conditions. Nevertheless, these results have to be weighted by the volume proportion of the branches which is very close to 20 % for both trees.

For the tree A, T-LiDAR data processing underestimates the total volume of the tree of 7.8% and 8.3% when compared to the geometrical volume and the volume derived from mass, respectively. The same comparison for the stem volume shows underestimations of 10.8% and 5.4%. The estimation of the total branch volume thanks to T-LiDAR shows an overestimation of 11.1% when compared to geometrical measurements, and an underestimation of 18.9% when compared to the volume derived from mass.

For the tree B, the T-LiDAR method underestimates the total volume of the tree of 16.2% and 22.5% when compared to the geometrical volume and the volume derived from mass, respectively. The T-LiDAR stem volume shows underestimations of 10.8% and 18.1%. The estimation of the total branch volume thanks to T-LiDAR scanning shows an underestimation of 40.7% when compared to geometrical measurements, and an underestimation of 42.8% when compared to the volume derived from mass. Once again, these bad results must be appreciated with respect to the fraction of the total volume concerned.

		Geometrical volume	Volume derived from mass	T-LiDAR volume
Tree A	**Stem volume (m3)**	0.316 (-10.8%)	0.298 (-5.4%)	0.282
	Volume of branches (m3)	0.054 (11.1%)	0.074 (-18.9%)	0.06
	Total tree volume (m3)	0.370 (-7.8%)	0.372 (-8.3%)	0.341
Tree B	**Stem volume (m3)**	0.949 (-10.8%)	1.034 (-18.1%)	0.847
	Volume of branches (m3)	0.211 (-40.7%)	0.219 (-42.8%)	0.125
	Total tree volume (m3)	1.160 (-16.2%)	1.253 (-22.5%)	0.972

Table 2. Comparison between the three ways of wood volume estimation. The error percentage for T-LiDAR estimation appears into brackets.

The cumulative wood volumes according to height for the stem and branches of the two trees are presented in Figure 4. For the tree A, having the smallest volume, the curves of the cumulative stem volume are very close to each other. For tree B, it seems to have clear trends especially after three meters height (Figure 4.*a*).

Without being able to distinguish the factors, some explanations can be advanced. Firstly, our reference value can be slightly overestimated because of the conversion factor, which appears very close to one in any case. Indeed, this factor came from measurements performed on clearwood specimens and can lead to such a bias whether the conversion factor is overestimated. Secondly, geometrical volumes are estimated from perimeter measurement to obtain equivalent diameters, and if the cross-section was not circular, but more elliptical for instance, this induces a systematic bias overestimating the equivalent volume. Furthermore, the cross section of the stem probably has a trend to be less and less circular with height because of the presence of living or dead branches. This characteristic played also a role when obtaining T-LiDAR volumes because of the choice of a cylinder as primitive and the fitting procedure which can made diameters to be impacted by irregularities (noise or bark features). The use of contours (such as polygonal models) to compute their cross-section areas can be a way to test the validity of these assumptions in the future.

About the branches, the major part of the thin branching elements of the tree A was detected and successfully modelled, hence a logical overestimation when compared to the geometrical measurements (only concerning the main axes of the branches) and an underestimation when compared to the volume derived from mass. Despite the small diameters of its branches, branch volumes were quite accurately estimated for the tree A (Figure 4.*b*). Branches of the tree B globally had larger insertion diameters but many branches were not properly described due to occlusions and the quality of the 3D cloud built from only 2 scans, hence higher error levels when compared to the tree A (Figure 4.*c*). The effect of wind can have influenced the quality of the data but the scans were performed in wind conditions rather favorable.

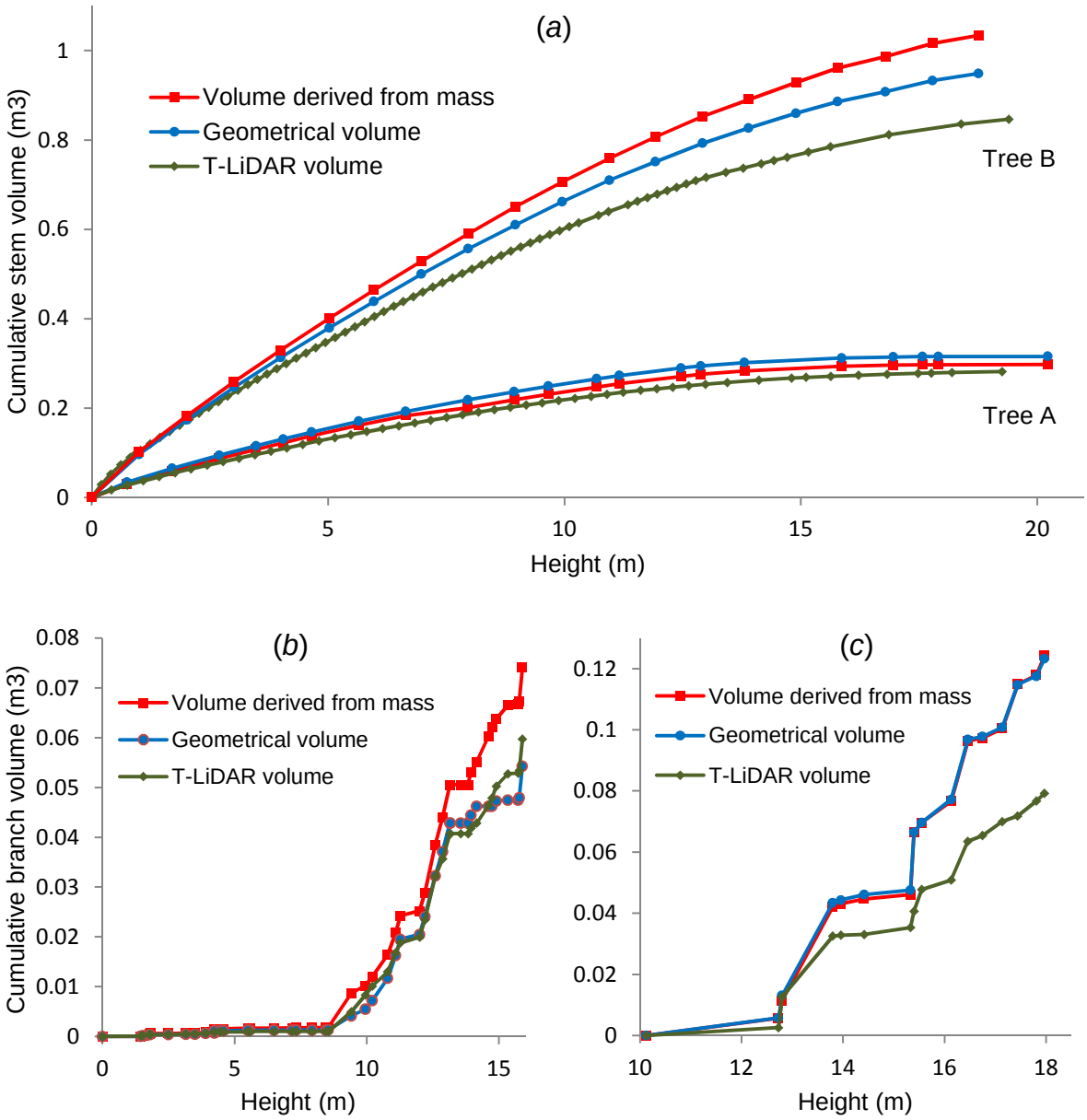


Figure 4. Cumulative wood volumes for the stems (a), for branches of the tree A (b) and for branches of the tree B (c).

III. 2 . 1 . 4 . 3 Effect of branch diameter and height on volume estimation

The difference between the T-LiDAR estimation of the volume of branches and the volume derived from mass according to their height and their insertion diameter is presented in Figure 5 (the size of the discs being proportional to the insertion diameter manually measured). It appears that the modeling processes leads to both underestimations and overestimations of the volume of branches for the tree A (Figure 5.*a*) and the tree B (Figure 5.*b*). If no trend can be found for the impact of the height on volume estimation, underestimations are always found for branches having the largest insertion diameters. As expected, it also shows that the error in estimating the branch volume with T-LiDAR is higher for branches having a large insertion diameter. These branches, often more complex and ramified, are not always well-described in point clouds unless the scan number increases and several thin branching elements cannot be detected or properly digitized.

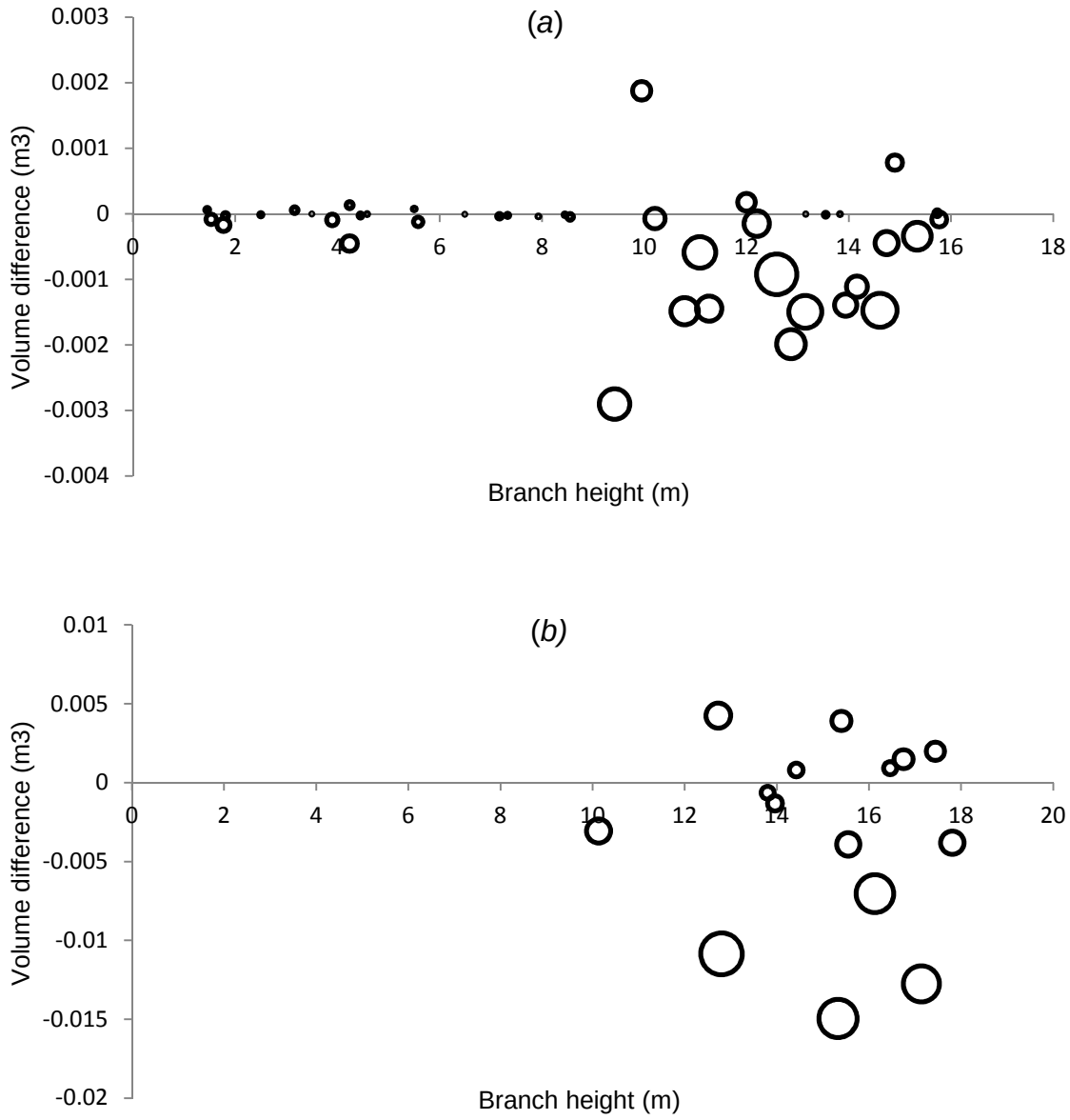


Figure 5. Difference between T-LiDAR and manual estimation of branch volume (derived from mass) according to branch height (x axis) and insertion diameter (proportional to the ring size), for the tree A (a) and the tree B (b). Volumes of the last four branches of the tree B were aggregated into one because no correspondences were established between T-LiDAR and manual measurements.

As presented in Figure 6, and contrary to the tree B for which branches never had an insertion diameter less than 2 cm, the tree A (Figure 6.*a*) had several branches (epicormic shoots having a height between 1 m and 9 m) for which the insertion diameter was very small (less than 1 cm). For several of these branches, no diameter (and therefore no volume) could be found by point cloud processing. However, the correlation curve between manual and T-LiDAR measurements for insertion diameters shows a good value for the tree A ($R^2 = 0.82$). This correlation curve decreases to $R^2 = 0.4$ for the tree B (Figure 6.*b*). However, this result is largely influenced by a particular point which penalized the overall trend. In addition to diameter estimation, the other factor influencing the volume of branches could be the length of the different axes detected from T-LiDAR data, but this requires an analysis of the architecture of the branch which was not yet carried out.

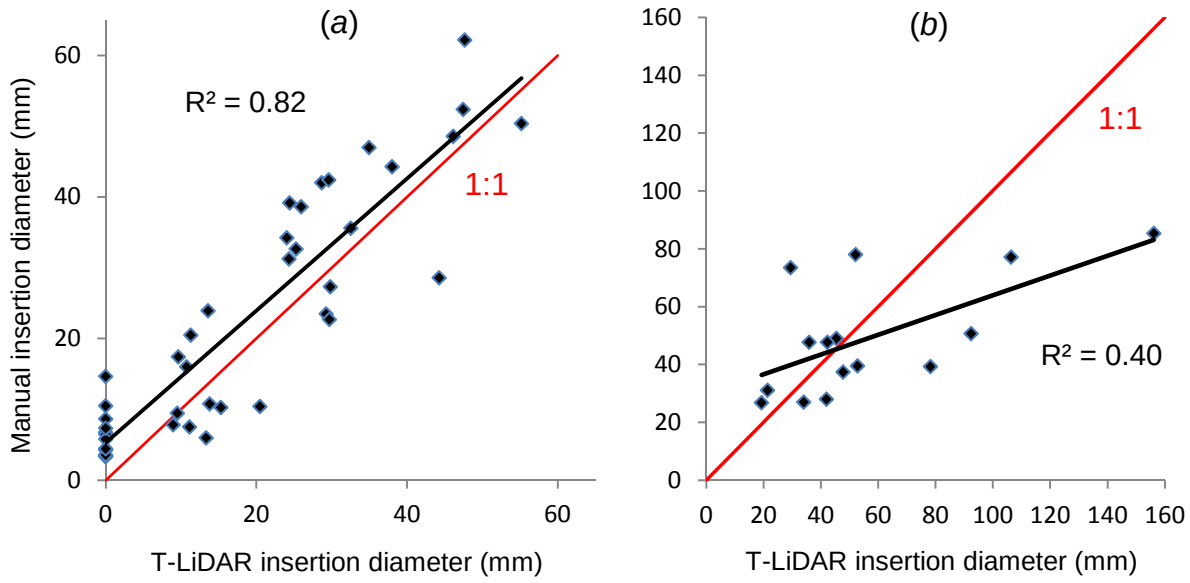


Figure 6. Correlation between T-LiDAR and manual measurements of the insertion diameter of branches, for the tree A (a) and the tree B (b).

III. 2 . 1 . 4 . 4 Identification of measurement set-up key-factors

Our results show the appropriateness of the T-LiDAR method to correctly assess the architecture and the global wood volumes of a tree, but the quality of point clouds, and therefore the quality of polyline and cylinder fitting, may differ according to the measurement set-up used in the field. The results obtained for the tree A are encouraging, in contrast with the higher error levels obtained for the tree B.

The main problem of our study was the rate of occlusions in the upper part of trees caused by heavy branching. This phenomenon, which not only affects the trees presented here but all trees digitized by means of T-LiDAR scanners in forest environment, leads to the poor description of branches in the upper part of trees. This effect can be reduced by increasing the number of scans around trees. The comparison between the tree A (three scans) and the tree B (two scans) gives an example of the profit resulting. It shows that both polyline and cylinder fitting find benefits in increasing the number of scans, allowing for the detection of even more tree axes and their better description. For the tree B, contrary to the tree A, we cannot obtain the complete coverage of the trunk and numerous elements of branches were not detectable in the point cloud. A scan number of four (every 90°) seems to be very suitable to almost entirely digitize the structure of a tree.

Weather conditions must also be carefully considered. Particularly, wind is the most important factors reducing the quality of point clouds and makes the tree axes moving. It results in the poor detection of the finest branching elements, the poor description of the tree axes and makes more difficult cylinder fitting leading to aberrant diameter estimations. For both trees, another issue lies in the fact that scans were merged under the PolyWorks software by means of points considered as identical between all the scans of a tree. This method led in merging biases of some millimeters, whereas using reference spheres in the field would have improved the merging quality (often less than 1.5 mm).

III. 2 . 1 . 4 . 5 Working hardness and convenience

The detailed manual measurements presented in this study required the mobilization of four people during two week (one week per tree), whereas T-LiDAR scanning was performed by two people during half a day and point cloud processing carried out by only one person during two weeks (one week per

tree, according to its complexity). Moreover, fitting polylines appears as a rapid method to assess both the 3D geometry and the curving length of the tree axes in the same time and up to the finest diameter classes, with lesser handling than field measurements. Moreover, the non-destructive nature of T-LiDAR scanning is a significant advantage, particularly for periodic measurements studying the evolution of the geometry of a tree and its environment. Nevertheless, even if usable and relevant, our method remains laborious and future work is needed to automate point cloud processing, and therefore to facilitate the application of T-LiDAR techniques for forestry.

III. 2. 1. 5 Conclusions

This study contributes to quantify some factors influencing the assessment of the tree architecture and biomass by means of T-LiDAR scanning. As demonstrated in this work, T-LiDAR scanners are able to correctly estimate the volume of the woody biomass of a deciduous standing tree in forest environment, but also to catch very detailed information about its woody architecture if sufficient time is devoted to perform enough scans, a full description requiring at least three scans. However, this demonstration would be stronger with a large number of trees. This future work is already in progress for about 100 trees belonging to different forest environments and species, with an adapted scanning protocol (FARO Photon 120 laser scanner, four scans per tree, resolution 1/4, merging with reference spheres). Efficient tools allowing for automated data processing providing crown architecture would also be welcome.

Acknowledgments

This work is supported by the French National Research Agency (ANR) through the EMERGE project (ANR BIOENERGIE 2008 BIOE-003) managed by Christine Deleuze, which aims at establishing reliable and generic distribution models of the tree biomass for several tree species, sizes and silviculture types. A part of this work is also funded by the French Forestry Office (ONF) through the contract Modelfor (2005-2010) and the French National Forest Inventory (IFN) through the contract 2008-CER-4148. Special thanks to Pierre Dalarun (Duwe-3d Company) for his help during the reconstruction processes.

References

BARBACCI, A., CONSTANT, T., NEPVEU, G., 2009, Theoretical and experimental study of a mechanical model describing the trunk behaviour of mature beech trees (*Fagus sylvatica* L.) under the static loading of the crown. *Trees*, **23**, pp. 1137-1147.

CONSTANT, T., MOTHE, F., BADIA, M.A., SAINT-ANDRÉ, L., 2003, How to relate the standing tree shape to internal characteristics : proposal of an experimental method applied to poplar trees. *Annals of Forest Science*, **60**, pp. 371-378.

GORTE, B., WINTERHALDER, D., 2004, Reconstruction of laser-scanned trees using filter operations in the 3D-raster domain. *International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, **36**, pp. 39-44. Available online at: http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/8-W2/GORTE.pdf (accessed 28 July 2010).

HOPKINSON, C., CHASMER, L., YOUNG-POW, C., TREITZ, P., 2004, Assessing forest metrics with a ground-based scanning lidar. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, pp. 573-583.

MICHEL, P., JENKINS, J., MASON, N., DICKINSON, K.J.M., JAMIESON, I.G., 2008, Assessing the ecological application of lasergrammetric techniques to measure fine-scale vegetation structure. *Ecological Informatics*, **3**, pp. 309-320.

MURPHY, G., 2008, Determining stand value and log product yields using terrestrial LIDAR and optimal bucking: a case study. *Journal of Forestry*, **106**, pp. 317-324.

TANSEY, K., SELMES, N., ANSTEE, A., TATE, N.J., DENNISS, A., 2009, Estimating tree and stand variables in a Corsican Pine woodland from terrestrial laser scanner data. *International Journal of Remote Sensing*, **30**, pp. 5195-5209.

THIES, M., PFEIFER, N., WINTERHALDER, D., GORTE, B.G.H., 2004, Three-dimensional reconstruction of stems for assessment of taper, sweep, and lean based on laser-scanning of standing trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **19**, pp. 571–581.

WEZYK, P., KOZIOL, K., GLISTA, M., PIERZCHALSKI, M., 2007, Terrestrial laser scanning versus traditional forest inventory: First results from the Polish forests. Laser scanning 2007 and Silvilaser 2007. ISPRS Commission III WorkShop, Vol. 36, Part 3, Espoo, Finland, Sept. 12-14, 2007. Available online at http://www.isprs.org/proceedings/XXXVI/3-W52/final_papers/Wezyk_2007.pdf (accessed 28 July 2010).

III. 2. 2 Optimisation de la méthode et résultats supplémentaires

La section précédente a démontré à la fois le potentiel du T-LiDAR et l'efficacité de notre méthode de traitement 3D pour la modélisation de la structure ligneuse d'arbres sur pied et l'évaluation de la distribution dans l'espace des volumes de bois, la seule condition étant de garantir une description optimale de l'arbre (trois scans minimum). Afin de corroborer ces résultats, trois hêtres supplémentaires furent modélisés et comparés à des mesures manuelles, pour un total de cinq hêtres mesurés jusqu'aux branches les plus fines, si possible.

Les arbres A et D furent numérisés par 3 scans (tous les 120°), les arbres B et E furent numérisés par 2 scans (opposés) et l'arbre C fut numérisé par un scan unique. Bien que les arbres A et B soient ceux présentés dans la section précédente, les résultats présentés dans cette section présentent quelques différences. Ces différences sont dues au peaufinage de la méthode de recalage des scans. En effet, n'ayant pas de sphères de recalage pour réaliser cette étude, le recalage fut strictement visuel et fut affiné suite à la présentation SilviLaser.

La méthode de modélisation elle-même fut également optimisée, notamment sur le plan de l'automatisation des traitements. Bien que l'ajustement du « squelette » de polylignes reste strictement manuel, l'ajustement des cylindres est désormais automatisé grâce au développement d'une macro PolyWorks. Cette macro permet de transformer chaque polyligne en une suite de vecteurs, de rechercher les points du nuage se trouvant au voisinage de chaque vecteur (périmètre de recherche paramétrable), de les sélectionner et d'y ajuster automatiquement le cylindre le plus approprié (ajustement par la méthode des « moindres carrés »). Une étape de vérification par l'opérateur reste cependant nécessaire afin de supprimer les cylindres aberrants, qui peuvent être assez nombreux sur les branches les plus fines et les axes mal numérisés.

III. 2. 2. 1 Architecture des arbres

Une nouvelle fois, l'architecture des arbres mesurée au T-LiDAR fut visuellement comparée à celle mesurée au tachéomètre, utilisée comme référence (Figure III. 1). Sur les représentations issues du LiDAR terrestre, on observe une augmentation flagrante du niveau de description lorsqu'on augmente le nombre de scans effectués autour de l'arbre. La qualité de description de l'arbre numérisé depuis un unique point de vue (arbre C) est très faible. La qualité de description s'améliore pour les arbres numérisés en mode « 2 scans opposés » (arbres B et E). La réalisation d'au moins 3 scans (tous les 120°) semble être nécessaire afin d'assurer la numérisation optimale de l'arbre et une modélisation 3D confortable (arbres A et D), ce qui confirme les résultats présentés à SilviLaser. La qualité de description en mode « 3 scans » reste élevée quelle que soit la taille et la structure spatiale de l'individu considéré. Ainsi, la numérisation est performante pour un arbre plutôt petit et aux axes fins (arbre A), mais aussi pour un arbre aux dimensions plus importantes (arbre D). L'arbre D offre un rendu visuel particulièrement satisfaisant compte tenu de l'étendue verticale et la complexité de son houppier.

La qualité de description de la cime des arbres, bien qu'améliorée par la réalisation de plusieurs scans, semble également être dépendante d'autres facteurs tels que la complexité et l'orientation des branches basses (arbre D). La prise en compte de ces aspects lors de campagnes de numérisation de terrain s'avère nécessaire lors du positionnement du scanner. Une solution serait également d'effectuer les scans avec un recul plus important, ce qui n'est pas toujours aisé en milieu forestier compte tenu de la proximité des arbres environnants et de l'obstruction qui en résulte. Les mesures de base de l'architecture des arbres sont résumées dans le Tableau III. 1.

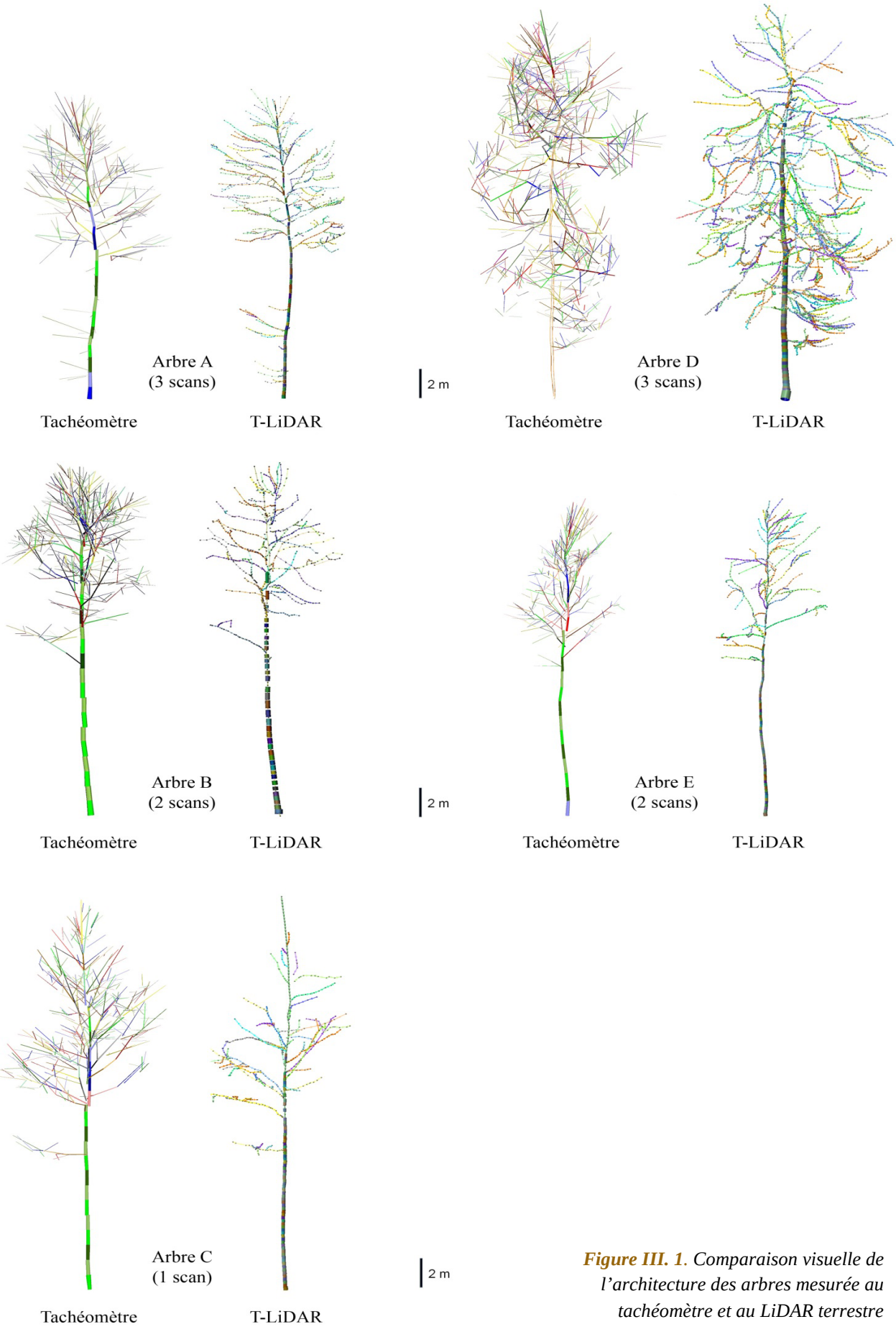


Figure III. 1. *Comparaison visuelle de l'architecture des arbres mesurée au tachéomètre et au LiDAR terrestre*

		D130 (cm)	Longueur de tige (m)	Branches détectées (hors cime)
Arbre A (3 scans)	**T-LiDAR**	19.3	19.93	29
	Manuel	20.4	20.22	42
	Erreur T-LiDAR (%)	-5.4	-1.4	69% détectées
Arbre D (3 scans)	**T-LiDAR**	36.2	25.76	38
	Manuel	36.6	25.42	41
	Erreur T-LiDAR (%)	-1.1	1.3	93% détectées
Arbre B (2 scans)	**T-LiDAR**	32.5	23.21	19
	Manuel	31.8	24.27	19
	Erreur T-LiDAR (%)	2.2	-4.4	100% détectées
Arbre E (2 scans)	**T-LiDAR**	17.7	21.63	21
	Manuel	17.2	20.53	23
	Erreur T-LiDAR (%)	2.9	5.4	91% détectées
Arbre C (1 scans)	**T-LiDAR**	21.8	25.66	18
	Manuel	20.4	26.16	28
	Erreur T-LiDAR (%)	6.9	-1.9	64% détectées

Tableau III. 1. *Comparaison des mesures de base de l'architecture des arbres.*

Sur notre jeu de données, on constate que les mesures du diamètre à 1.30 m (D130) sont plus précises pour les arbres numérisés à 2 ou 3 scans, la description d'une plus grande partie du pourtour de la tige permettant d'ajuster un cylindre plus adapté (méthode « moindre carrés »). Les mesures de longueur de tige tirent un bénéfice du mode 3 scans, ce dernier augmentant la probabilité de scanner l'apex de l'arbre, d'où une erreur T-LiDAR très réduite. Le taux de détection des branches à l'insertion sur le tronc est très bon pour les arbres scannés en mode 2 scans et 3 scans, mais nettement moins bon pour l'arbre scanné depuis un unique point de vue. Les résultats concernant la détection des branches pour l'arbre A peuvent sembler surprenants compte tenu du nombre de scans effectués. Comme indiqué dans les actes de la présentation SilviLaser, l'arbre A possède sur son tronc des branches épicormiques très fines (moins de 1 cm de diamètre à l'insertion), faiblement décrites et difficiles à mesurer compte tenu de la résolution de scan et la distance de mesure utilisées. Toutefois, ce type de branches ne représente qu'une partie insignifiante de la structure et du volume de bois d'un arbre. Le taux de détection des branches pour l'arbre A atteint 97% si l'on ne tient pas compte de ces branches.

III. 2. 2. 2 Volume de bois des arbres

Le Tableau III. 2 présente la comparaison de l'estimation des volumes de bois pour les différents compartiments des arbres (tige principale, branches et total) et entre les trois méthodes de mesure. Tout comme dans la présentation SilviLaser, le volume dérivé de la masse des axes ligneux sera utilisé comme référence (ou plutôt, comme limite) lors de la validation des mesures T-LiDAR (colonne de droite). On constate que les descriptions obtenues en mode 1 scan et 2 scans permettent une bonne estimation du volume de la tige (bien que le recours à 3 scans améliore encore les résultats). En revanche, l'estimation du volume de bois correspondant au houppier (le véritable challenge dans notre cas, et plus généralement dans le domaine de la foresterie) est largement biaisée. La mesure du volume des branches se montre bien plus efficace en mode « 3 scans », qui permet de réduire l'auto-ombrage au sein du houppier et ainsi de détecter d'autant plus d'éléments de l'arbre.

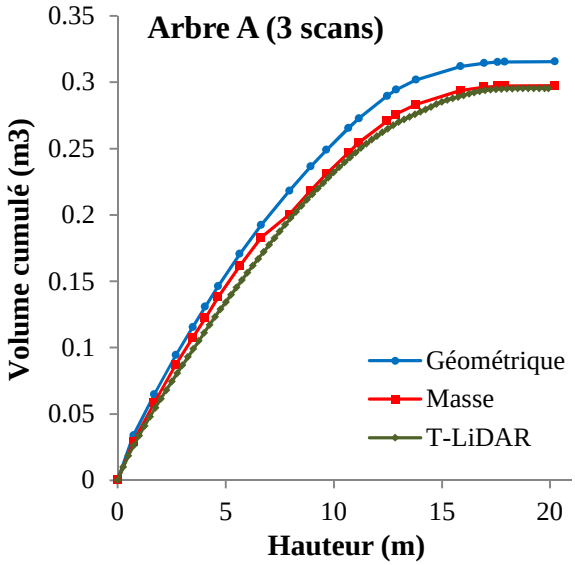
		Volume géométrique (m3)	Volume dérivé de la masse (m3)	Volume LiDAR (m3)	Différence LiDAR / masse (%)
Arbre A (3 scans)	**Tige**	0.316	0.298	0.296	-0.67
	Branches	0.054	0.074	0.060	-18.92
	Total	0.370	0.372	0.356	-4.30
Arbre D (3 scans)	**Tige**	Indisponible	1.310	1.320	+0.76
	Branches	0.342	0.384	0.336	-12.50
	Total	Indisponible	1.694	1.656	-2.24
Arbre B (2 scans)	**Tige**	0.949	1.015	0.943	-7.09
	Branches	0.211	0.244	0.128	-47.54
	Total	1.160	1.259	1.071	-14.93
Arbre E (2 scans)	**Tige**	0.286	0.284	0.263	-7.39
	Branches	0.043	0.050	0.033	-34.00
	Total	0.329	0.334	0.296	-11.38
Arbre C (1 scan)	**Tige**	0.455	0.431	0.446	+3.48
	Branches	0.119	0.115	0.044	-61.74
	Total	0.574	0.546	0.490	-10.26

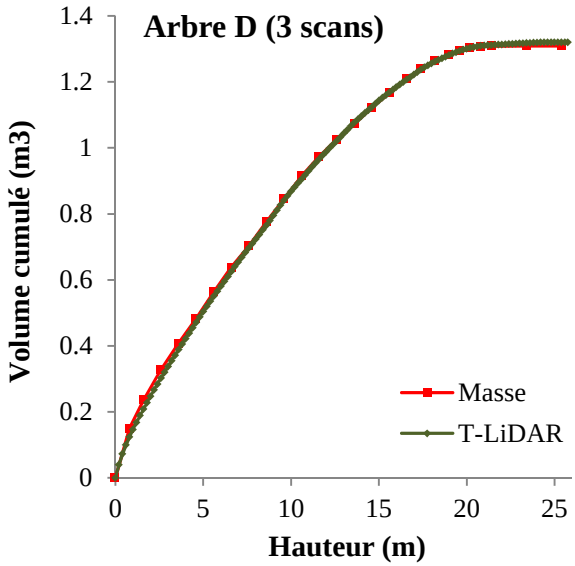
Tableau III. 2. *Comparaison des mesures de volume de bois des arbres.*

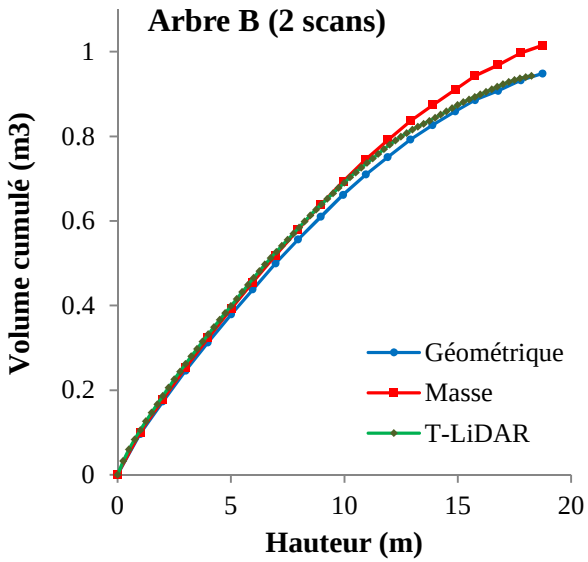
Tout comme dans la présentation SilviLaser, les profils de volume cumulé en fonction de la hauteur furent établis pour la tige (Figure III. 2) et les branches (Figure III. 3) des arbres, à partir des données T-LiDAR et manuelles (volume géométrique et volume déduit de la masse). En ce qui concerne la tige, les profils établis au T-LiDAR sont très proches des profils manuels pour les arbres numérisés par 3 scans (arbres A et D). En mode « 2 scans », les résultats sont variables, notamment pour la partie supérieure de la tige, cachée dans le houppier. Les profils peuvent être soit très proches (arbre B), soit légèrement divergents (arbre E), mais restent acceptables (< 10%). Le profil de tige T-LiDAR pour l'arbre C (1 scan) s'écarte plus fortement des profils manuels, notamment entre 10 et 16 m de hauteur (surestimation des diamètres), avant de s'en rapprocher entre 16 et 25 m (sous-estimation des diamètres).

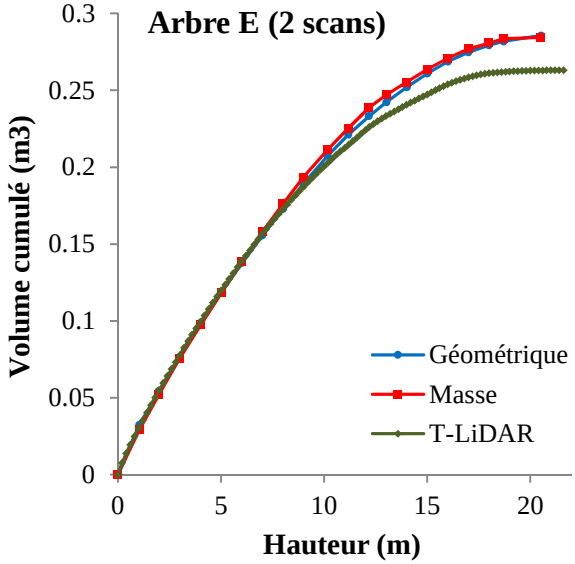
En ce qui concerne les branches, les profils T-LiDAR sont également très proches des profils manuels pour les arbres numérisés par 3 scans (arbres A et D). En mode « 2 scans », une partie plus importante de la structure de l'arbre n'est pas numérisée, d'où un profil T-LiDAR en dessous des profils manuels (les « pics » en fin de profil pour les branches des arbres B et E correspondent au volume de la tête du houppier, et non pas au volume d'une branche à proprement parler). En mode « 1 scan », seule une faible partie de l'arbre est numérisée, d'où un profil T-LiDAR très en dessous des profils manuels.

La Figure III. 4 décrit de façon plus détaillée les résultats obtenus au niveau de chaque branche, et présente une comparaison entre l'estimation des volumes obtenus au T-LiDAR et les volumes mesurés manuellement (dérivés de la masse). Ces résultats démontrent que plus on augmente le nombre de scans effectués autour de l'arbre, plus le volume de branches mesuré au T-LiDAR se rapproche de notre volume de référence. En mode scan unique, des volumes relativement importants peuvent ainsi être fortement sous-estimés, voire ignorés s'ils correspondent à des branches très mal numérisées (arbre C). Le mode « 3 scans », en revanche, fournit des estimations de volume de branche très proches des volumes manuels de référence, ce qui confirme son efficacité pour l'évaluation de la biomasse ligneuse du houppier d'arbres sur pied.









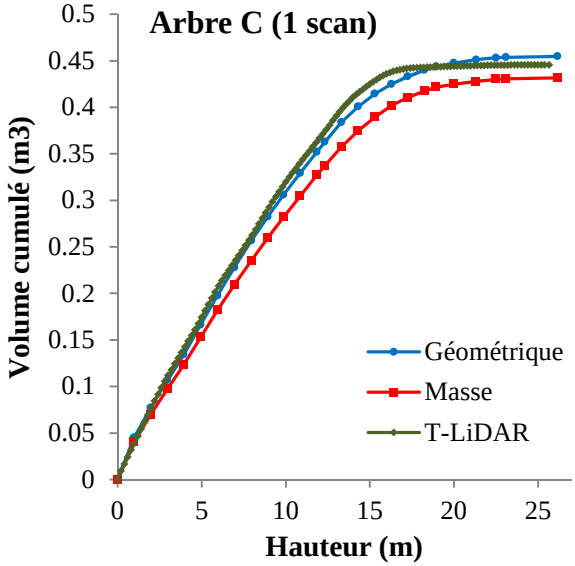
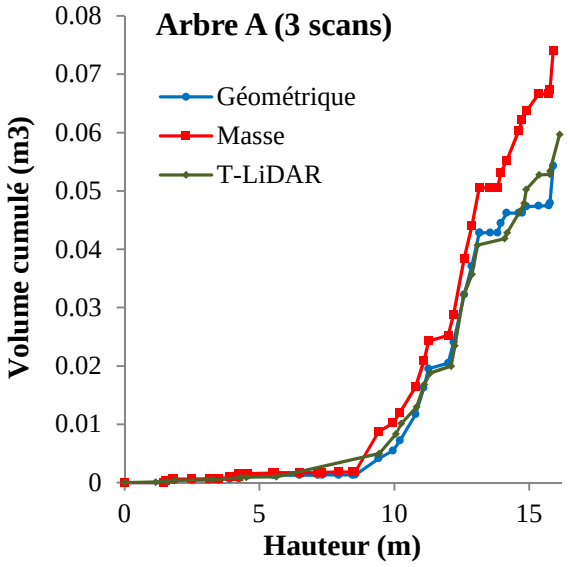
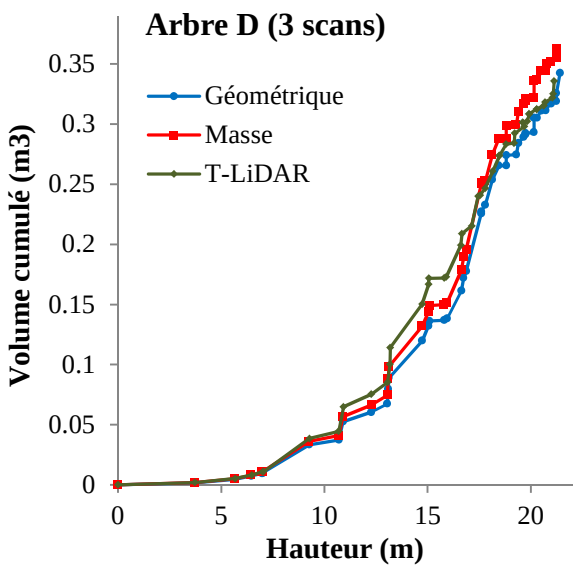
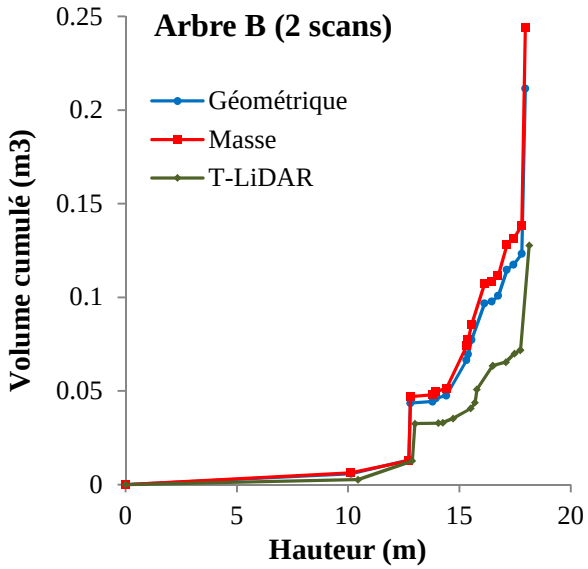
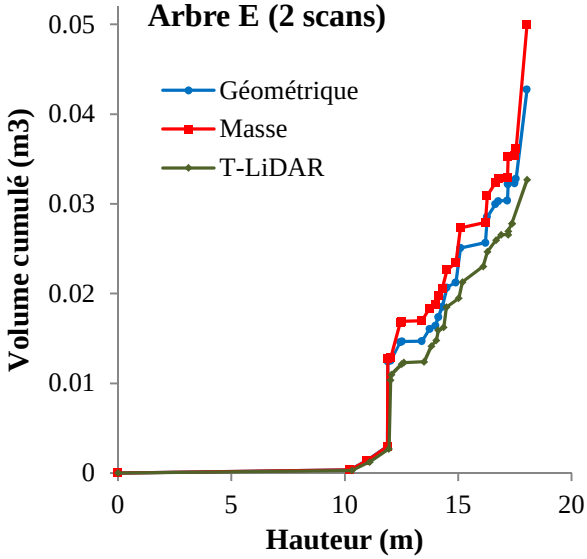


Figure III. 2. *Comparaison des profils de volume cumulé de tige en fonction de la hauteur*









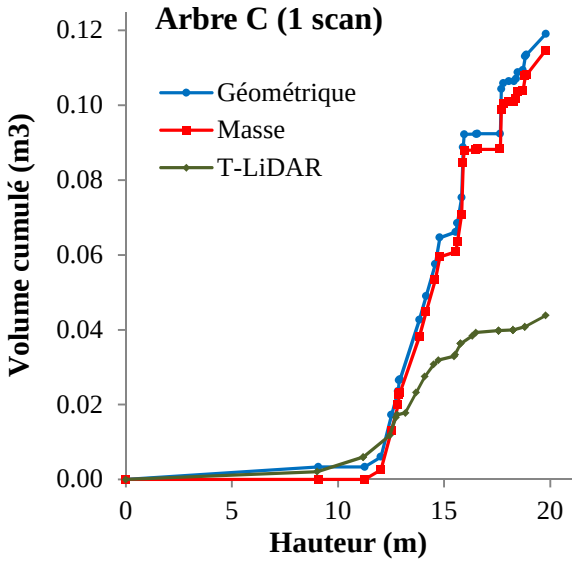


Figure III. 3. *Comparaison des profils de volume cumulé de branches en fonction de la hauteur*

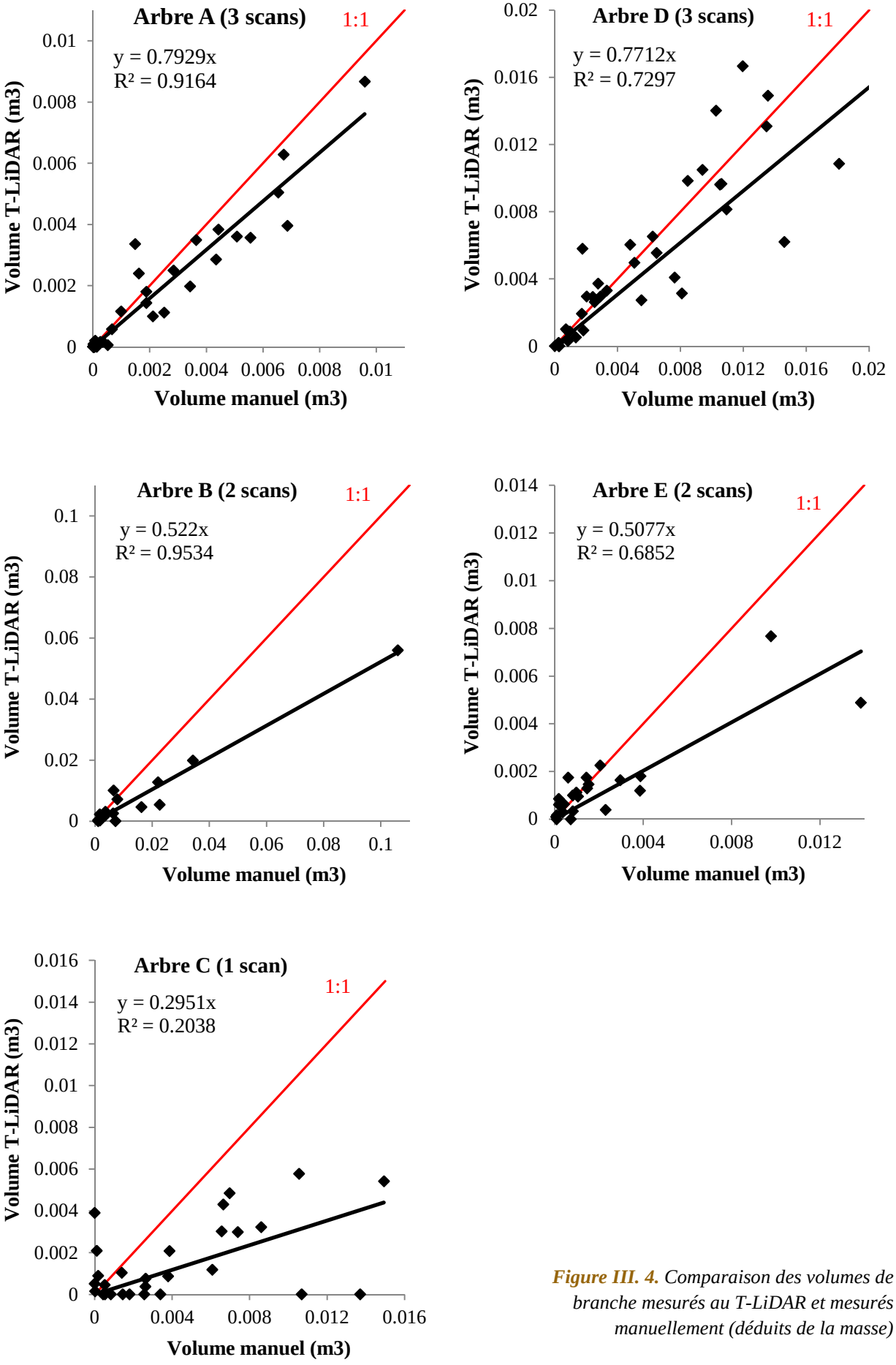


Figure III. 4. *Comparaison des volumes de branche mesurés au T-LiDAR et mesurés manuellement (déduits de la masse)*

L'intérêt du mode « 3 scans » est double. Il permet :
- de décrire une plus grande partie du pourtour des branches majeures de l'arbre, ce qui permet d'estimer de manière plus précise les volumes importants du houppier ;
- d'augmenter la probabilité de numériser les axes depuis au moins un point de vue, et ainsi de « capturer » une plus grande partie des volumes fins du houppier.

III. 2. 3 Validation de la méthode sur une large gamme d'espèces et de tailles d'arbre (Art. 3)

Les deux sections précédentes ont démontré l'efficacité de notre méthode de modélisation géométrique pour reconstruire la structure ligneuse et évaluer la distribution spatiale des volumes de bois d'un arbre sur pied, jusqu'aux diamètres les plus fins. Ce type d'application nécessite toutefois un protocole de numérisation adapté. Bien que 1 ou 2 scans soient suffisants pour obtenir une bonne estimation du volume de la tige, la réalisation d'au moins 3 scans autour de l'arbre est nécessaire pour obtenir une bonne description du houppier, ce qui augmente le temps passé sur le terrain. De plus, l'utilisation d'une résolution aussi élevée que la nôtre (1/2 de la résolution maximale de l'appareil, soit un point tous les 4 mm à 15 m) est très gourmande en temps de mesure (30 minutes par scan), ce qui peut devenir gênant dans le cadre de campagnes de terrain intensives.

De plus, notre méthode de modélisation 3D n'est qu'en partie automatisée. La reconstruction de la structure ligneuse des arbres jusqu'aux diamètres les plus fins reste très gourmande en temps (notamment pour de gros arbres) et ce temps doit être finement considéré avant d'envisager ce type de mesures sur un nombre élevé d'arbres. Dans le cadre des mesures prévues pour la fin de cette thèse, qui concernent de nombreux individus d'espèces et de tailles variées, il serait judicieux de limiter la modélisation de la structure ligneuse à une certaine découpe. La découpe 7 cm semble être un bon compromis, car la structure ligneuse supérieure à la découpe 7 cm représente la majeure partie du volume de bois et de la biomasse ligneuse aérienne d'un arbre (entre 70 et 90 % d'après une analyse interne menée par d'autres intervenants), et serait rapidement modélisée. De plus, le protocole de scan utilisé sur le terrain serait allégé. Un excellent compromis qualité/temps de numérisation serait alors :
- d'utiliser une résolution moins « extrême », par exemple le quart de la résolution maximale de l'appareil (soit 1 point tous les 8 mm à 15 m), ce qui reste une résolution très élevée et suffisante pour numériser le structure ligneuse supérieure à la découpe 7 cm, pour un temps de mesure de seulement 7 minutes ;
- d'effectuer 4 scans (tous les 90°), de manière à réduire encore l'auto-ombrage.

La suite de cette section de validation est constituée d'un article publié dans *Computers and Electronics in Agriculture* (Art. 3), dans lequel :
- un échantillon composé d'arbres d'espèces et de tailles variées a été défini. Cet échantillonnage fut guidé par les impératifs du projet EMERGE, et est donc plus adapté aux mesures de biomasse qu'aux mesures biomécaniques ou au test des possibilités du T-LiDAR ;
- le protocole de numérisation proposé dans le paragraphe précédent a été couplé à notre méthode de modélisation 3D afin de caractériser la structure ligneuse supérieure à la découpe 7 cm des arbres échantillonnés (voir Annexe 2 pour plus d'informations sur le protocole de mesure) ;
- les volumes de bois obtenus au T-LiDAR furent comparés à des mesures de volume destructives (utilisées comme référence) afin de démontrer l'adaptabilité et la généricité des mesures T-LiDAR pour la caractérisation de la distribution spatiale des volumes de bois d'un arbre en milieu forestier.

Computers and Electronics in Agriculture 89 (2012) 86–93

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Computers and Electronics in Agriculture

journal homepage: www.elsevier.com/locate/compag

Terrestrial laser scanning for measuring the solid wood volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment

Mathieu Dassot [a,b,*], Aurélie Colin [a], Philippe Santenoise [a], Meriem Fournier [b], Thiéry Constant [a]

[a] INRA, UMR 1092 LERFoB, Route d'Amance, F-54280 Champenoux, France
[b] AgroParisTech, UMR 1092 LERFoB, 14 rue Girardet, F-54000 Nancy, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 18 May 2012
Received in revised form 13 August 2012
Accepted 14 August 2012

Keywords:
Terrestrial laser scanning
LiDAR
3D tree modelling
Wood volume
Forestry

ABSTRACT

This study evaluates the potential of terrestrial laser scanning (TLS) to assess the solid wood volume (i.e., stem and branch diameters of more than 7 cm) of adult standing trees in the forest environment. The solid wood volume of 42 trees of different species and size classes was investigated under leafless conditions, both by manual destructive field measurements and by TLS. The trees were first digitised by TLS using a protocol developed to provide fine-scale sampling of trees within acceptable scanning time. TLS data were processed by retro-engineering software using geometric fitting procedures to model tree woody structure and to compute the wood volume. After tree felling, labour-intensive fieldwork was conducted to obtain the solid wood volume of the trees by destructive measurements. The comparison between both methods gave excellent results, regardless of the tree species or size. The relative differences of the TLS estimates remained primarily within a range of ±10% for estimating the volume of the main stem of the trees, and within a range of ±30% for estimating the cumulative branch volumes. Although our semi-automated modelling method makes it possible to overcome the effect of (acceptable) wind, it remains time-consuming and requires further improvement to be used on a large number of trees. However, it demonstrates the appropriateness of laser scanning techniques and simple geometric fitting to characterise the woody structure of a tree in the forest environment and provides new insights for tree growth monitoring, carbon sequestration and bioenergy assessment.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Assessing the spatial structure of forests is a key objective in studying the functioning of forest ecosystems and modelling the availability of wood resources (Shugart et al., 2010). Therefore, forest mensuration has traditionally been based on plot-scaled ground-based measurements. More especially, plot-scaled wood volumes have historically been estimated by foresters using standard measurements of tree height and stem diameter at breast height (DBH) with models that make it possible to estimate the total volume (Baskerville, 1974). However, these equations are poorly suitable for single-tree assessment that includes the crown compartment, and can lead to large errors in volume estimates. Nowadays, motivated by questions about carbon sequestration and bioenergy resources, measurement sufficiency and the thorough knowledge of size-classed wood availability is necessary to ensure the best use of forest products. This requires the accurate and detailed description of the structural parameters of trees such as stem profile and branch biomass. However, obtaining such information in the forest environment remains time-consuming, labour-intensive and often destructive when traditional methods are used. To overcome this constraint, forestry communities have recently become interested in innovative technologies such as terrestrial Light Detection And Ranging (LiDAR) scanning, commonly referred to as terrestrial laser scanning (TLS), which has great potential for rapid, detailed and accurate forest structure digitisation (Dassot et al., 2011).

During the last decade, the major part of the research on TLS in the forest environment focused on developing automated algorithms for plot-scaled forest inventories, i.e., DBH and tree height estimates (Hopkinson et al., 2004; Tansey et al., 2009; Thies and Spiecker, 2004). Since many research fields require the detailed representation of single trees, some other studies focused on modelling individual trees and found that the most useful procedures are based on circle fitting (Bienert et al., 2007), cylinder fitting (Thies et al., 2004), voxel-based processing (Gorte and Winterhalder, 2004) and tree meshing (Antonarakis et al., 2009). Although research is still necessary to improve data processing (Van Leeuwen et al., 2011), these studies demonstrate the potential of TLS to characterise the woody structure of trees. However, these studies either focused on characterising only the main stem and the major

* Corresponding author at: INRA, UMR 1092 LERFoB, Route d'Amance, F-54280 Champenoux, France. Tel.: +33 3 83 39 73 13.
E-mail addresses: mdassot@nancy.inra.fr (M. Dassot), meriem.fournier@agroparistech.fr (M. Fournier), constant@nancy.inra.fr (T. Constant).

0168-1699/$ - see front matter © 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.
http://dx.doi.org/10.1016/j.compag.2012.08.005

branches of single trees in the forest environment (Gorte and Winterhalder, 2004; Pfeifer et al., 2004), or on characterising the detailed woody structure of isolated trees to test algorithms for visualisation purposes (Cheng et al., 2007; Xu et al., 2007).

The studies aimed at assessing wood volume and that compared TLS measurements to manual measurements are rare and mainly focused on small plants under controlled conditions (Keightley and Bawden, 2010). Wood volume comparison is even more rare for forest trees, especially when the detailed volume of branches also has to be assessed. Such a complex purpose reveals the limited accuracy of automated algorithms (Bucksch et al., 2010). This limited accuracy mainly originates from (i) the noise that can occur in the TLS data and (ii) the accuracy of the reference measurements themselves, for which the lack of fine-sampling manual measurements is often an important constraint (Bucksch and Fleck, 2011). Characterising the wood volume, including branches, of adult standing trees using TLS in forest environments therefore remains a challenge, more especially for forestry applications. The challenge is even greater given the additional difficulties of scanning in forest environments. Indeed, the description quality of within-stand scanned trees is highly dependent on the occlusion level caused by surrounding trees (Watt and Donoghue, 2005) and wind. Occlusion causes discontinuity in the description of the tree axes, whereas wind induces wave-shaped axes and increases noise in TLS data (Dassot et al., 2011).

The present study proposes (i) to address the ability of TLS to assess the woody volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment and (ii) to assess its applicability to forest science. In our study, we assessed the solid wood volume of the tree (i.e., all the stem and branch diameters of more than 7 cm), using both destructive field measurements and TLS. Our destructive method consisted in cutting the trees into small segments and measuring their length and diameter using a tape. Our TLS method was based on a semi-automated reconstruction process using polyline and cylinder fitting, conducted by an operator. This experimental protocol was tested on a panel of trees of different species and size classes. A comparison between the TLS and destructive methods was performed to assess the accuracy of TLS for wood volume estimates in the forest environment. Particular focus was given to breaking down the whole volume into diameter classes, which is an important issue for forestry to ensure the best use of wood resources (Guinard, 2000).

2. Materials and methods

2.1. Tree sampling

Forty-two trees including eight species and different size classes were selected from different areas in France (Table 1). TLS and destructive measurements were successively performed during winter (from December 2009 to March 2010). The structure of broadleaved trees was therefore described under leafless conditions.

Table 1
Tree sampling.

Species	Number of trees	DBH range (cm)
Sessile oak (*Quercus petreae*)	17	18–94
Pubescent oak (*Quercus pubescens*)	3	28–36
Robinia (*Robinia pseudoacacia*)	4	15–23
European alder (*Alnus glutinosa*)	5	32–48
European ash (*Fraxinus excelsior*)	4	28–65
Tilia (*Tilia cordata*)	3	33–43
Silver birch (*Betula pendula*)	4	22–52
Aleppo pine (*Pinus halepensis*)	2	42–44

2.2. Tree laser scanning and data pre-processing

Terrestrial laser scanners provide non-contact three-dimensional (3D) digital images of an object or a scene using a thin laser beam deflected in millions of directions. For each direction, the laser beam is intercepted and reflected by the encountered target. The light that returns to the scanner is analysed in order to compute a digital 3D point at the location where the laser was intercepted. All the laser interceptions constitute a digital point cloud, which is the 3D representation of the scene considered. The point cloud can be composed of several million points and requires 3D modelling steps to reconstruct and to extract structural information (Dassot et al., 2011).

There are two types of terrestrial laser scanners that differ by their distance measurement principle. The first type is referred to as phase-shift, where distances are measured by analysing the shift between the emitted and the received laser wave. Phase-shift scanners are generally characterised by wide fields-of-view, high accuracy, high acquisition rates, medium measurement ranges (up to 150 m) and the recording of only one discrete return per direction (first return). The second type is referred to as time-of-flight, where distances are measured by analysing the time between emission and reception of a laser pulse. Time-of-flight scanners are generally characterised by narrow fields-of-view, lower accuracy, lower acquisition rates and long measurement ranges (up to 2000 m). For time-of-flight scanners, several recording methods can be used, depending on the number of discrete returns that can be recorded for each direction (first/last or multiple returns). Some time-of-flight scanners also allow for full waveform recording (Dassot et al., 2011; Lemmens, 2009; Pfeifer and Briese, 2007).

In our study, TLS measurements were performed with a phase-shift FARO Photon 120 scanner mounted on a tripod (Fig. 1), with configurable settings to allow for good description quality and reduced scanning times (Table 2). To avoid occlusions and, therefore, to obtain the best information possible about the tree woody structure, each tree was individually scanned from several points of view (i.e., the multiple-scan method where each scan provides a point cloud describing the 3D surface of the tree viewed from the scanner position). We performed three to four scans around each tree, from a distance of 5 to 8 m from the trunk, depending on the space available around the tree. Scans were roughly performed every 120° around the tree in the three-scan configuration, and every 90° in the four-scan configuration.

As a pre-processing step, we used FARO Scene 4.5 software to merge the three or four point clouds of the tree (with their own coordinate system) into one co-registered point cloud, based on the position of five reference spheres placed around the base of the tree prior to scanning. FARO Scene software made it possible to automatically detect the spheres in each point cloud. Specific 3D coordinates were fitted for the sphere centres in a primary scan, and the sphere centre coordinates of the other scans were translated and rotated to match the primary scan coordinate system and, therefore, to provide one coherent set of data points describing the complete tree scene in the same coordinate system. Within the global tree point cloud, each scan maintained its own identity and could be separately selected, if needed.

2.3. Tree modelling from geometric fitting

The woody structure of the tree was modelled axis-by-axis, and the point cloud was processed using retro-engineering PolyWorks software (PolyWorks, InnovMetric Software Inc.), which had already proved its potential for forest inventory measurements (Hopkinson et al., 2004; Tansey et al., 2009). To assess the structure of a tree's woody axis, it was necessary to obtain information about its curved length and the variation of diameters all along it. For this

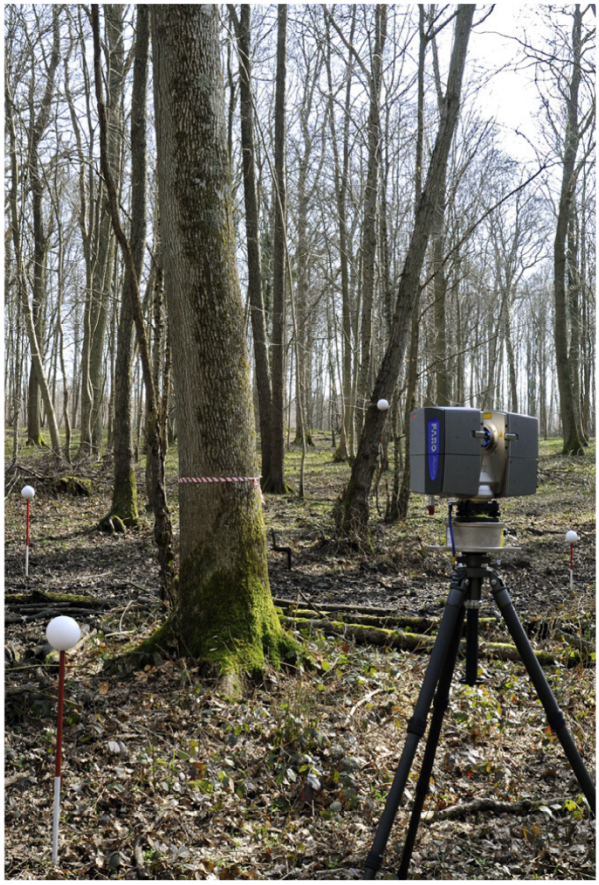


Fig. 1. Field scanning set-up. A FARO Photon 120 scanner mounted on a tripod was used to scan each tree from three or four different positions to obtain a complete description of the woody structure of the tree.

Table 2
Specifications of the terrestrial laser scanner and experimental settings used in this study.

FARO Photon 120	Device specifications	Experiment settings
Range finder	Phase-shift	–
Wavelength	785 nm	–
Return type	Single return	–
Measurement range	0.6–120 m	–
Range accuracy	±2 mm (at 25 m)	–
Spot size at exit	3 mm	–
Beam divergence/footprint size	0.16 mrad/5.7 mm (at 15 m)	–
$V \times H$ field-of-view	Up to 310° × 360°	310° × 360°
Spatial resolution (distance between 2 pts)	Up to 2 mm (at 15 m)	8 mm (at 15 m)
Acquisition rate	Up to 976 000 pts/s	122 000 pts/s
Noise-filtering quality	1× (low) – 8× (high)	4× (middle)
Weight including battery	18.5 kg	–

purpose, a two-step process was developed and performed using the IM Inspect module of PolyWorks, a module specialised in geometric fitting. Using the entire tree point cloud (Fig. 2a), each woody axis was selected and isolated (Fig. 2b). A polyline (a succession of points characterised by 3D coordinates) was fitted along the axis to obtain its 3D geometry and its curved length (Fig. 2c). Two options were used to fit a polyline on a tree's woody axis according to its description quality. The first option allowed a polyline to be automatically fitted as the neutral line of a tube-shaped axis with variable diameters (for correctly-described axes). The second option allowed a polyline to be manually anchored onto the surface of the axis point cloud (to model partially hidden axes that presented discontinuity). After polyline fitting, polyline points were resampled every 25 cm to transform the polyline into a sequence of 25-cm segments. At the end of this step, all the polylines formed the skeleton of the tree. As a second step, the variation of the diameter along the polyline was assessed by fitting a sequence of 25-cm-long cylinders (least square fitting) on the axis point cloud (Fig. 2d). This step was automated using a macro. The cylinder fitting procedure consisted in the detection and the selection of the data points in a specified perimeter around each polyline segment, and the fitting of the most plausible cylinder using a "best-fit" algorithm (least square fitting). Cylinders that were visually highly incoherent with the point cloud were manually removed. In the end, this two-step reconstruction procedure made it possible to move from digitised data points to a complex geometric 3D model of the tree with known metrics, i.e., the length, the diameter and the position of each segment (Fig. 2e). This TLS geometric fitting method will be referred to as TLS-GF.

Polyline and cylinder characteristics were then exported in a spreadsheet. A macro was developed to automatically attribute diameters to their nearest polyline point and to linearly interpolate missing diameters. A truncated cone formula was applied between two successive polyline points (and, therefore, between two successive diameters) to compute the volume of each woody segment. Cumulatively, our TLS-GF method allowed us to compute the length and volume of the main stem, the branches and the entire tree. Only the diameters of more than 7 cm were considered.

2.4. Six-meter stem modelling from polygonal meshing

Since the truncated cone formula used after TLS-GF modelling is an approximation of the actual stem shape, a second modelling method based on polygonal meshing was used for the first 6 m of the tree stems, using the IM Edit module of PolyWorks. Polygonal meshing is a procedure that consists in linking the data points (i.e., the result of scanning) with triangles to obtain continuous surfaces, without assumptions about the actual shape. Since it accurately followed the relief of the bark, polygonal meshing resulted in modelling the first 6 m of the stem as a volumetric closed surface, for which a highly accurate volume could be computed. Since volume computation required the polygonal mesh to be perfectly impervious, the automated hole-filling procedure of IM Edit was used (curvature-based filling). Polygonal meshing was systematically well-performed for the first 6 m of the stem due to the excellent description quality. However, polygonal meshing was not performed for the rest of the tree since the sampling quality over the tree branches led to non-closed surfaces, thus preventing the use of the hole-filling procedure. This TLS polygonal meshing method will be referred to as TLS-PM and can be considered as an absolute reference for the 6 m stem volume.

2.5. Destructive measurements of the woody tree volumes

After the non-destructive TLS measurements, a manual characterisation of the woody tree volumes was carried out. First, the circumference of the stem at breast height was measured on the standing tree. The tree was then felled and the stem was cut into 2-m-long logs until a diameter of 7 cm was obtained. Hence, the last log was not necessarily 2-m long and its length was recorded. The total length of the stem with a diameter of more than 7 cm was measured. The diameter at each extremity of each log was measured using a diameter tape, making it possible to compute the volume of each log (truncated cone formula) and, cumulatively, the

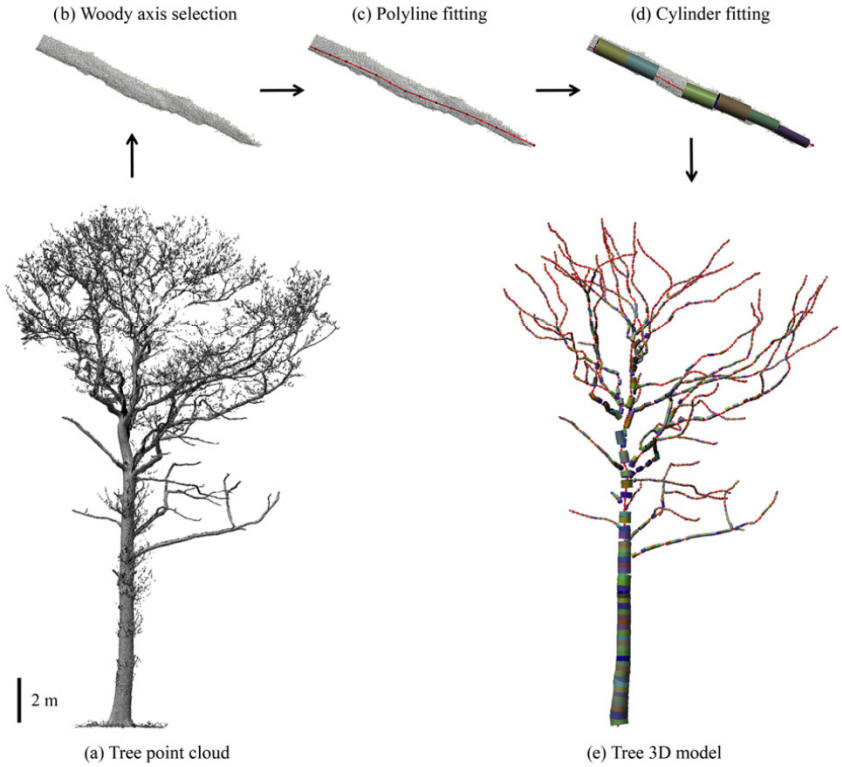


Fig. 2. Three-dimensional (3D) tree modelling. Using the global point cloud of the tree (a), each woody axis was selected and isolated (b). A polyline composed of 25-cm-spaced 3D points was fitted on the point cloud (c) before fitting a sequence of 25-cm-length cylinders (d). This modelling method, referred to as the TLS-GF (geometric fitting) method, provided a complete tree model with known metrics (e). After modelling, the geometric information was exported in a spreadsheet.

global volume of the stem with a diameter greater than 7 cm. Similarly, all the branches with a diameter of more than 7 cm were also cut into small segments of approximately 1 m in length. The curved length and the proximal and distal diameters of each branch segment were measured, making it possible to compute the volume of each segment. This destructive method provided the wood volume for the main stem, the branches and the entire tree. To our knowledge, this was the first time that such a fine characterisation of the tree woody volume has ever been carried out for such tall trees to validate TLS. Despite inherent inaccuracies (since taper at the stem base is poorly recorded), this destructive method can be considered as a good reference for TLS validation, especially in terms of forestry practices.

3. Results

The results focus on the solid wood structure of the trees (i.e., the woody axes of more than 7 cm in diameter). Solid wood was always found for the main stems of the 42 trees, but only 36 trees had solid wood in their branches (based on destructive measurements).

3.1. Length of the woody tree axes

On our sample, the cumulative length of the tree axes (destructively assessed) ranged from 12.4 m (Sessile oak) to 172.38 m (Sessile oak) and covered a wide range of lengths. As can be seen in Fig. 3, the TLS-GF estimates for the stem length were very close to the destructive ones (40/42 trees within the ±10% relative difference range), regardless of the tree species or length. For the cumulative branch lengths, the agreement between the TLS-GF and the destructive estimates was not as good (12/36 trees and 30/36 trees within the ±10% and ±30% relative difference ranges, respectively), but remained acceptable, regardless of the tree species. However, the TLS-GF method led to greater relative differences for the trees with short branch lengths (less than 15 m). For three trees, some branches of more than 7 cm in diameter were found by the TLS-GF method but not by the destructive measurements. However, these branches represented insignificant branch lengths (less than 4 m with the TLS-GF method) and are not represented on the log-log plot because of the null values for the destructive method. Finally, the TLS-GF estimates for the cumulative tree lengths were in agreement with the destructive ones (28/42 trees within the ±10% relative difference range).

3.2. Volumes of the woody tree axes

In our sample, the total tree volume (destructively assessed over 7 cm) ranged from 0.18 m^3 (Robinia) to 11.8 m^3 (Sessile oak) and covered a wide range of volumes. Overall, results for wood volumes exceeded the accuracy of those for wood lengths. As presented in Fig. 4, the TLS-GF estimates for the stem volume were very close to the destructive ones (40/42 trees within the ±10% relative difference range), and mainly corresponded to underestimations, regardless of the tree species or volume. The agreement between the TLS-GF and the destructive estimates was slightly less for the total branch volumes (15/36 trees and 31/36 trees within the ±10% and ±30% relative difference ranges, respectively) but remained acceptable, regardless of the tree species. The relative differences in branch volume estimates were higher for the trees with small branch volumes (less than 0.1 m^3). The few branches detected by the TLS-GF method but not by the

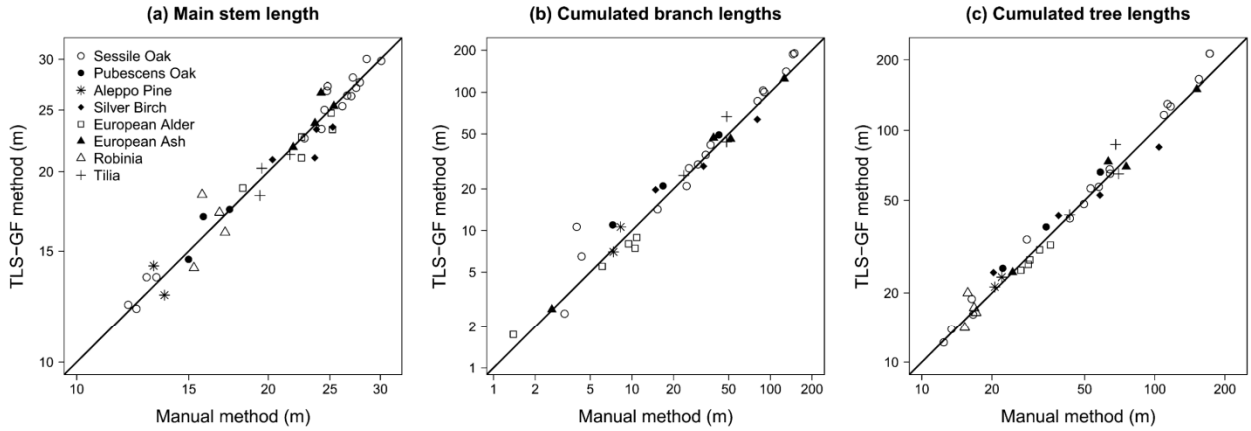


Fig. 3. Comparison between the TLS-GF and destructive estimates for the main stem length (a), the cumulative branch lengths (b) and the cumulative tree lengths (c), for the woody axes of more than 7 cm in diameter. Because of the wide range of length values, axes are represented under a logarithmic scale for readability.

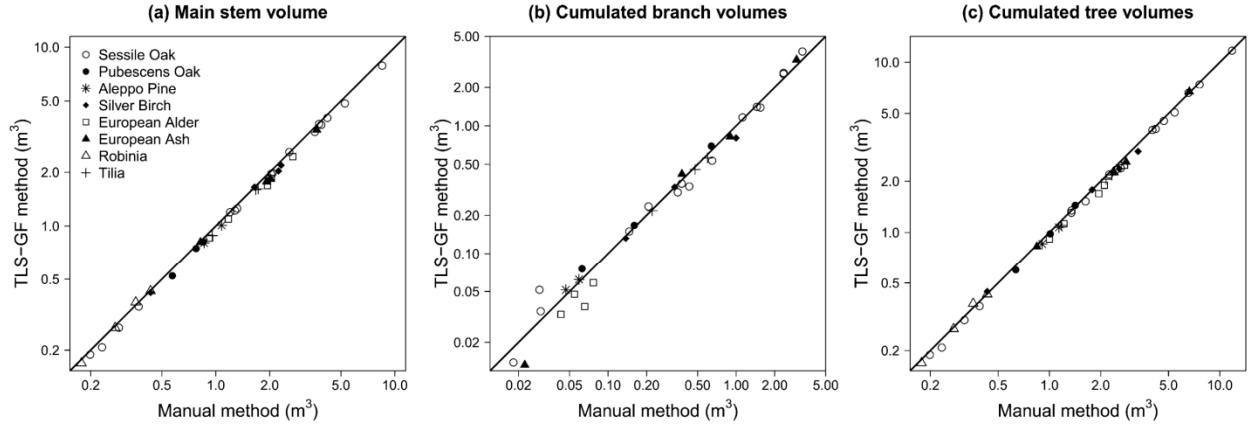


Fig. 4. Comparison between the TLS-GF and destructive estimates for the main stem volume (a), the cumulative branch volumes (b) and the cumulative tree volumes (c), for the woody axes of more than 7 cm in diameter. Because of the wide range of volume values, axes are represented under a logarithmic scale for readability.

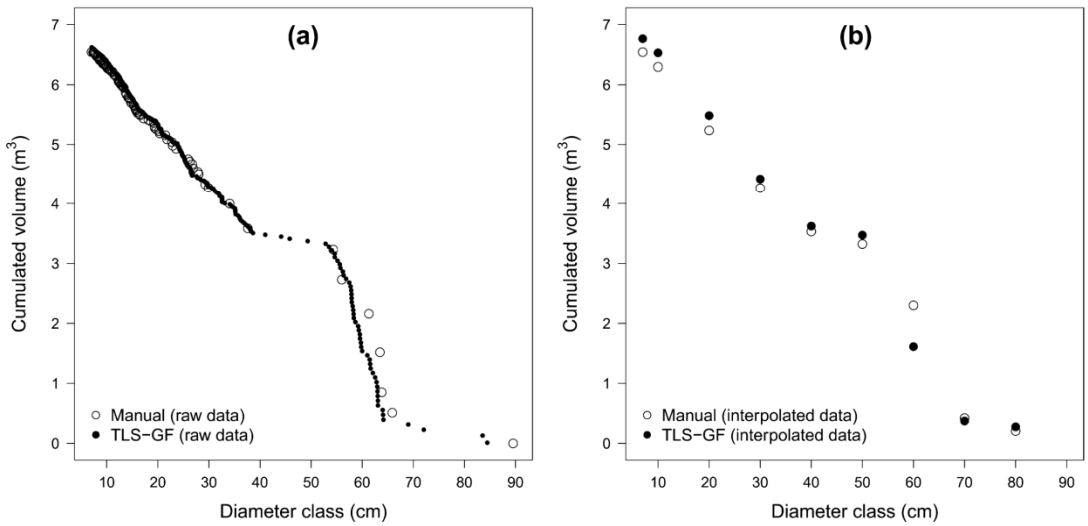


Fig. 5. Example of a cumulative wood volume profile (main stem + branches) as a function of the diameter class, established from the measured data (a) and then interpolated every 10-cm diameter class, adding the 7-cm class (b). Volumes were cumulated from the right (i.e., the largest diameters at the bottom of the tree) to the left.

destructive measurements for three trees in the previous section (lengths) also induced biases for volume estimates. However, these branches represented insignificant branch volumes (less than 0.03 m^3 with TLS-GF) and are not represented on the log-log plot because of the null values for the destructive method. Finally, the TLS-GF estimates for the total volume of the trees were within the ±10% relative difference range (39/42 trees).

3.3. Cumulated wood volume profiles

For each tree, the cumulated wood volume profile (from the highest diameter class to the 7-cm diameter class) was established both from the raw datasets of the TLS-GF and destructive measurements (see an example for one tree in Fig. 5a). The cumulative wood volume was then linearly interpolated between the closest cumulative volume values, allowing the one-to-one comparison of the two profiles at the same diameter values, i.e., every 10 cm and at 7 cm (Fig. 5b). Fig. 6 presents the distribution of the relative differences between the TLS-GF profiles and the destructive ones, where the boxplot at the *x* abscissa represents the distribution of the relative differences for the cumulative wood volume of the trees for diameters of more than *x* cm (starting from the right of the figure). We separated small trees (DBH < 22.5 cm; see Fig. 6a), medium trees (DBH of 22.5–47.5 cm; see Fig. 6b) and large trees (DBH > 47.5 cm; see Fig. 6c), on the basis of the classification of the French National Forest Inventory Office (IFN, 2010). For each DBH class, the TLS-GF estimates remained within ±10% in difference, regardless of the diameter class considered, except for the largest diameter classes (corresponding to the stem base). These largest diameters generally showed stronger underestimates for the small and medium trees (around −50%) and both overestimates and underestimates for the big trees (from +50% to −50%). These poor results, obtained for the diameter-classed stem base volumes, are responsible for the analysis developed in the following section.

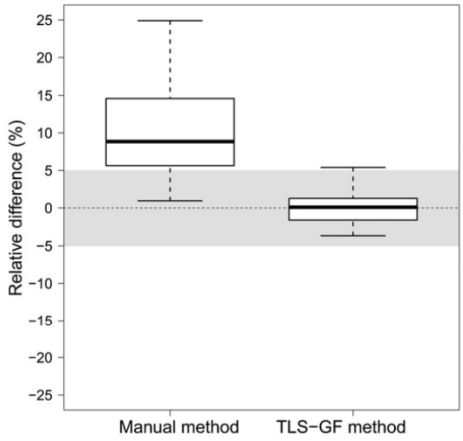


Fig. 7. Boxplots of the relative differences of the destructive (on the left) and TLS-GF volume estimates (on the right) when compared to the TLS-PM method, for the first 6 m of the stem.

3.4. Six-meter stem volume

This section compares the TLS-GF and the destructive volume estimates to those using TLS-PM, for the first 6 m of the stem. Fig. 7 reveals that the TLS-GF estimates were very similar to the TLS-PM estimates (with relative errors ranging from −3.6% to +5.4% and centred on zero), whereas the destructive estimates were

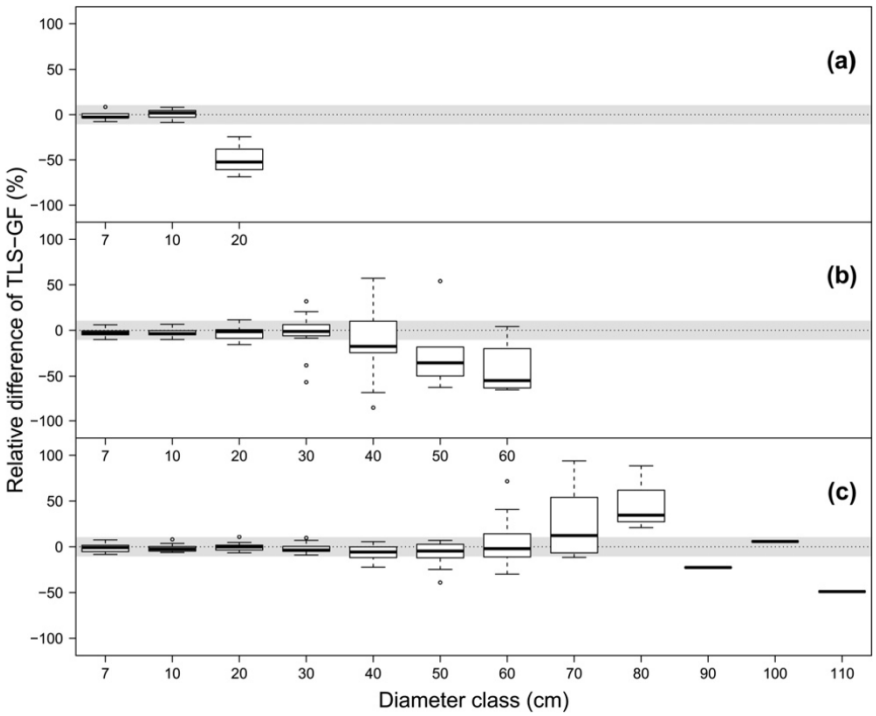


Fig. 6. Relative difference of the TLS-GF estimates for the cumulative wood volume (main stem + branches) per diameter class when compared to the manual ones. The trees were divided into three classes of Diameter at Breast Height (DBH), based on the French National Forest Inventory Office (IFN) classification: (a) small trees (DBH < 22.5 cm), (b) medium trees (22.5 < DBH < 47.5 cm) and (c) big trees (DBH > 47.5 cm).

greater (with relative errors ranging from −21% to −0.8% and centred on −8%).

4. Discussion

4.1. TLS-based volume estimates

Our results revealed the accuracy of the TLS method for solid wood volume assessment on standing trees and was therefore highly consistent with destructive estimates. Overall, our TLS-GF method performed well, both for the stem and the branches of the trees. This accuracy, however, depends on the level of accuracy of our destructive method and on the compartment considered (main stem or branches). For example, the destructive measurements of our study cannot be considered as the best reference for estimating tree stem volume. Indeed, the analysis for the first 6 m of the tree stems revealed that when comparing them to an absolute reference (i.e., the TLS-PM method), our destructive measurements, based on sampling diameters every 2 m, systematically overestimated wood volumes. These overestimates were actually mainly due to the first 2-m log, whose large taper was poorly recorded by the destructive stem profiling (only three diameter measurements, one measurement for each extremity of the log, plus the diameter at 1.30 m that was measured on the standing tree). In contrast, the TLS-GF method allowed eight cylinders to be fitted on the first 2-m log (i.e., eight diameters to be computed). It made the stem profiling more accurate and volume estimates were therefore very similar to those estimated by TLS-PM. The greater accuracy of the TLS-GF method was thus demonstrated for diameter-classed wood volume assessment, whereas the linear interpolation of the destructive method often led to considerable overestimates at the stem base.

4.2. Definition of the scanning protocol and the modelling method

The description quality of scanned plants is linked to the number of scans, scanner resolution and environmental conditions (controlled or not). Repeated tree measurements within the forestry context would require a scanning protocol that was a compromise between digitisation quality and reduced scanning time. We therefore first chose to perform three or four scans around each tree, based on studies showing the advantage of the multiple-scan method (Bienert et al., 2006; Dassot et al., 2010; Maas et al., 2008). We then established an acceptable compromise between resolution, noise-filtering quality and scanning time (Table 2). Our scanning settings made it possible to obtain clean point clouds with sufficient point density at the top of the trees in less than 1 h per tree.

Concerning the modelling method, the review of the literature revealed the appropriateness of cylinder fitting for assessing the taper of the main tree stem, but without volume comparison (Thies et al., 2004). Another solution would have been to use advanced procedures such as ellipse or spline curve fitting, but such approaches are difficult to implement for partially-described axes (typically branches), where only a small portion of the contour is generally digitised (Pfeifer and Winterhalder, 2004). Such advance procedures are also very sensitive to point cloud quality and, therefore, to the level of inconvenience intrinsic to forest scanning. This inconvenience is due to (i) occlusion caused by heavy branching and surrounding trees; (ii) wind that increases noise in the point cloud and induces wave-shaped axes during the progressive scan; and (iii) the ground-based positioning of the scanner, all of this leading to discontinuity in the tree axes. Moreover, ellipse or spline curve fitting procedures would probably not have contributed substantial accuracy in tree modelling, taking the intrinsic error of our destructive measurements into account. Finally, cylinder fitting was considered as a very appropriate method, and the choice of 25 cm-length segments as a good compromise between information sampling and fitting ease.

4.3. Benefits of TLS and advances for forestry

The destructive tree structure characterisation presented in this study was very time-consuming and labour-intensive (five people for 1–5 h per tree, depending on the size and complexity of the tree). Conversely, the TLS method required only two people for 1 h for TLS measurements and one operator for between 30 min and 4 h for point cloud processing, depending on the tree size and complexity. TLS data appears as an excellent support for performing detailed and accurate tree measurements (i.e., detailed stem and branch profiling, fine-sampling diameter classes and positioning of the elements in space), involving less effort than conventional forestry measurements. The non-destructive nature of TLS is also a significant advantage when compared to destructive harvesting, particularly for periodic measurements aimed at monitoring the evolution of tree geometry and growth over time. Extending such TLS-based measurements to the plot scale could improve significantly forestry practices. However, it would require an adapted scanning protocol to avoid even higher occlusion and to obtain acceptable 3D representations in acceptable scanning times (higher scanning resolution, higher acquisition rate), as well as the automation of point cloud processing, which remains the main limitation at the moment.

4.4. Automation as a future challenge

The inconvenience mentioned in Section 4.2 makes automated algorithms ineffective for detailed tree structure modelling at this time, using TLS in a forest environment. Our TLS-GF method was assumed to be more reliable insofar as it was semi-automatic and relied on the judgment of an operator whose choices seem difficult to simulate by algorithms at this time (visual assessment of branch continuity, removal of aberrant cylinders). However, our TLS-GF method allowed for the reconstruction of only 42 trees and would be too time-consuming to be performed on a very large number of trees. Moreover, even if our TLS-GF method was sufficient for modelling the solid wood structure of standing trees (i.e., between 70% and 90% of the total tree volume in our sample, unpublished data), it would be too time-consuming for modelling the entire tree structure (woody elements of less than 7 cm in diameter). Point cloud processing still requires automation. Recent sophisticated approaches based on biological knowledge and attraction algorithms are promising and could represent a major advance in the automation required by tree point cloud modelling (Cote et al., 2009).

5. Conclusions

This study showed the suitability of TLS to accurately estimate the solid wood volume of a standing tree in a forest environment under leafless conditions, regardless of the size and the species considered. TLS measurements provided more accurate information than the usual destructive measurements (at least for the tree bole), requiring considerably less human resources and using a non-destructive technique. Our 3D modelling method (simple geometric fitting) was highly accurate and represented a step forward in tree description based on TLS, making it possible to avoid discontinuity in the tree axes due to occlusions and wind. It also provides access to additional information such as the spatial distribution of the volumes and wood quality (curvature), which

are not within the scope of this paper. However, although accurate, our 3D modelling method remained too time-consuming to be performed on a large number of trees or to model the woody tree structure up to the finest branch diameters. Efforts should now focus on developing efficient algorithms for automated point cloud processing, thus facilitating the application of TLS techniques to forestry. In this perspective, this study provides reference datasets to assess the relevance of automated processing.

Acknowledgments

This work was supported by the French National Research Agency (ANR) through the EMERGE Project (ANR BIOENERGIES 2008 BIOE-003) managed by Christine Deleuze from the French Forestry Office (ONF), which aims at establishing reliable and generic distribution models of the tree biomass for several tree species, sizes and silviculture types. Part of this work was also funded by the French Forestry Office (ONF) through the Modelfor contract (2005–2010), the French National Forest Inventory (IFN) through the contract 2008-CER-4148, and FEDER Lorraine (2007–2013). We are grateful to Michaël Rivoire and Tristan Senga Kiesse for managing the manual database, and to Fleur Longuetaud and Frédéric Mothe for their useful comments on the manuscript. Thanks also to Emmanuel Cornu for his contribution to tree modelling and to Pierre Dalarun (Duwe-3d Company) for his help during point cloud processing. Finally, thanks to the team (some 20 people) who took part in the field measurements.

References

Antonarakis, A.S., Richards, K.S., Brasington, J., Bithell, M., 2009. Leafless roughness of complex tree morphology using terrestrial lidar. Water Resour. Res., 45.

Baskerville, G.L., 1974. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass: reply. Can. J. Forest Res. 4, 149.

Bienert, A., Scheller, S., Keane, E., Mullooly, G., Mohan, F., 2006. Application of terrestrial laser scanners for the determination of forest inventory parameters. In: Image Engineering and Vision Metrology. ISPRS Commission V Symposium, WG 3, Dresden, 25–27 September 2006, Dresden, pp. 1–10.

Bienert, A., Scheller, S., Keane, E., Mohan, F., Nugent, C., 2007. Tree detection and diameter estimations by analysis of forest terrestrial laser scanner point clouds. ISPRS Commission III Workshop. In: ISPRS Commission III Workshop, Sept. 12–14, 2007, Espoo, Finland.

Bucksch, A., Fleck, S., 2011. Automated detection of branch dimensions in woody skeletons of fruit tree canopies. Photogramm. Eng. Remote Sens. 77, 229–240.

Bucksch, A., Fleck, S., Rumpf, S., Rademacher, P., 2010. Woody biovolume extraction from laser scanned trees, Silvilaser 2010, Freiburg, pp. 427–432.

Cheng, Z.L., Zhang, X.P., Chen, B.Q., 2007. Simple reconstruction of tree branches from a single range image. J. Comput. Sci. Technol. 22, 846–858.

Cote, J.F., Widlowski, J.L., Fournier, R.A., Verstraete, M.M., 2009. The structural and radiative consistency of three-dimensional tree reconstructions from terrestrial lidar. Remote Sens. Environ. 113, 1067–1081.

Dassot, M., Barbacci, A., Colin, A., Fournier, M., Constant, T., 2010. Tree architecture and biomass assessment from terrestrial LiDAR measurements: a case study for some Beech trees (Fagus Sylvatica), Silvilaser, Freiburg, pp. 206–215.

Dassot, M., Constant, T., Fournier, M., 2011. The use of terrestrial LiDAR technology in forest science. Application fields, benefits and challenges. Ann. Forest Sci. 68, 959–974.

Gorte, B., Winterhalder, D., 2004. Reconstruction of laser scanned trees using filter operations in the 3D raster domain. Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spatial Inf. Sci. 36, 39–44.

Guinard, D., 2000. French forests in the XXI st century. What future for wood production and uses of wood products in the next century? La foret au XXI e siecle en France. Quel avenir pour la production et l'emploi du bois au siecle prochain? Comptes Rendus de l'Academie d'Agric. de France 86, 91–106.

Hopkinson, C., Chasmer, L., Young-Pow, C., Treitz, P., 2004. Assessing forest metrics with a ground-based scanning lidar. Can. J. Forest Res. 34, 573–583.

IFN, 2010. La forêt française, Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. IFN.

Keightley, K.E., Bawden, G.W., 2010. 3D volumetric modeling of grapevine biomass using Tripod LiDAR. Comput. Electron. Agric. 74, 305–312.

Lemmens, M., 2009. Terrestrial Laser Scanners. GIM international.

Maas, H.G., Bienert, A., Scheller, S., Keane, E., 2008. Automatic forest inventory parameter determination from terrestrial laser scanner data. Int. J. Remote Sens. 29, 1579–1593.

Pfeifer, N., Briese, C., 2007. Laser scanning – principles and applications, GeoSiberia 2007. Novosibirsk, Russia.

Pfeifer, N., Winterhalder, D., 2004. Modelling of tree cross sections from terrestrial laser-scanning data with free form curves. Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spatial Inf. Sci. 36, 76–81.

Pfeifer, N., Gorte, B., Winterhalder, D., 2004. Automatic reconstruction of single trees from terrestrial laser scanner data. Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spatial Inf. Sci. 35, 114–119.

Shugart, H.H., Saatchi, S., Hall, F.G., 2010. Importance of structure and its measurement in quantifying function of forest ecosystems. J. Geophys. Res.-Biogeosci., 115.

Tansey, K., Selmes, N., Anstee, A., Tate, N.J., Denniss, A., 2009. Estimating tree and stand variables in a Corsican pine woodland from terrestrial laser scanner data. Int. J. Remote Sens. 30, 5195–5209.

Thies, M., Spiecker, H., 2004. Evaluation and prospects of terrestrial laser scanning for standardized forest inventories. Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spatial Inf. Sci.

Thies, M., Pfeifer, N., Winterhalder, D., Gorte, B.G.H., 2004. Three-dimensional reconstruction of stems for assessment of taper, sweep and lean based on laser scanning of standing trees. Scand. J. Forest Res. 19, 571–581.

Van Leeuwen, M., Coops, N.C., Newnham, G.J., Hilker, T., Culvenor, D.S., Wulder, M.A., 2011. Stem detection and measuring DBH using terrestrial laser scanning, SilviLaser 2011, Hobart, Tasmania, pp. 145–150.

Watt, P.J., Donoghue, D.N.M., 2005. Measuring forest structure with terrestrial laser scanning. Int. J. Remote Sens. 26, 1437–1446.

Xu, H., Gossett, N., Chen, B.Q., 2007. Knowledge and heuristic-based modeling of laser-scanned trees. ACM Trans. Graph., 26.

III. 2. 4 Données biomécaniques issues des maquettes 3D

Notre méthode de reconstruction géométrique a permis d'obtenir une maquette 3D fidèle de la structure ligneuse des arbres sélectionnés. La qualité de description des maquettes a rendu possible l'extraction de données d'intérêt biomécanique.

III. 2. 4. 1 Inclinaison locale de la tige

Une procédure semi-automatisée a été mise au point afin de mesurer l'inclinaison locale de la tige à 1.30 m de hauteur (Figure III. 5). Un plan horizontal sectionnant la tige à 1.30 m de hauteur est tout d'abord créé. Les points situés à moins de 50 cm de ce plan (vers le haut et vers le bas) sont sélectionnés, de manière à ne garder que le nuage de points représentant le billon centré sur 1.30 m. Un cylindre est ensuite ajusté sur ces points (méthode des « moindres carrés »). Les composantes du vecteur axial de ce cylindre (vecteur vert) sont récupérées et permettent de calculer son écart à la verticale (en degrés) et la direction de l'inclinaison. Cette inclinaison locale correspond à l'inclinaison globale du billon à 1.30 m. De manière assez originale dans ce type d'étude, il est possible de décliner l'inclinaison selon la direction considérée à partir de vecteurs perpendiculaires au vecteur inclinaison et en mesurant l'angle qu'ils forment avec un plan horizontal. Ainsi, dans le plan de l'inclinaison, on passe par convention d'une valeur d'angle positive sur le dessus de la tige à une valeur négative en dessous, selon une variation sinusoïdale. Notons que cette méthode peut être généralisée à l'ensemble de la tige.

Une seconde inclinaison locale, correspondant à l'inclinaison au niveau de l'écorce (à la manière d'une mesure à l'inclinomètre sur le terrain pour positionner les mesures d'*ICC*, par exemple), peut également être extraite du nuage de point du billon à 1.30 m. Perpendiculairement au vecteur axial du billon (vecteur vert), 8 vecteurs radiaux sont créés (vecteurs bleus), un tous les 45°, le premier étant dirigé dans la direction de l'inclinaison du vecteur axial. Associé au vecteur axial, chacun des 8 vecteurs radiaux définit un demi-plan, pour un total de 8 demi-plans radiaux (dont la limite est le vecteur axial). Chaque demi-plan radial coupe le nuage de points du billon. Les points du billon situés au voisinage de chaque demi-plan sont sélectionnés. La « bande de points » ainsi sélectionnée (points de couleur rouge sur la figure) permet l'ajustement d'un vecteur (vecteur rouge) sur l'écorce du billon. Cette procédure se traduit par la création de 8 vecteurs (séparés de 45°) ajustés sur l'écorce du billon (vecteurs rouges). Comme pour le vecteur axial, les composantes de ces 8 vecteurs sont récupérées afin de calculer leur écart à la verticale. Ces 8 vecteurs correspondent à 8 inclinaisons locales « sur écorce » sur le pourtour du billon à 1.30 m. Ces 8 inclinaisons tiennent compte du défilement de la tige.

III. 2. 4. 2 Courbure de la tige

Suite à la procédure précédente, la « bande de points » située sur la face supérieure de la tige inclinée est sélectionnée. Un cercle, situé dans le demi-plan sectionnant la face supérieure de la tige, est ensuite ajusté sur cette « bande de points ». Les composantes de ce cercle sont récupérées et permettent de calculer son rayon de courbure, ce qui permet de déduire la courbure de la tige (Figure III. 5).

III. 2. 4. 3 Moment de flexion

La maquette 3D de la structure ligneuse de l'arbre fournit une information détaillée concernant la distribution spatiale de ses volumes de bois dans un repère $(O, \vec{x}, \vec{y}, \vec{z})$. Le moment de flexion (i.e., la sollicitation mécanique) exercé par le chargement en biomasse de l'arbre sur la section de la tige à 1.30 m de hauteur a ainsi pu être calculé. Ce paramètre constitue une nouveauté importante dans la mesure où il est difficilement calculable par d'autres moyens, en tous cas sur des arbres adultes.

Nous l'avons vu au chapitre III, la maquette 3D est composée de polylignes et de cylindres (Figure III. 6. a). Les polylignes fournissent l'information de position dans l'espace des différents axes ligneux et les cylindres la variation du diamètre le long de chaque axe (Figure III. 6. b). Le diamètre de chaque cylindre est attribué au point de polyligne le plus proche, les diamètres manquants (dus à la non-continuité des cylindres le long de la polyligne) étant linéairement interpolés. Chaque point de polyligne est ainsi associé à un diamètre. Couplé à deux diamètres successifs, chaque segment de polyligne définit un tronc de cône (Figure III. 6. c). Ce tronc de cône représente la plus petite entité volumique de la maquette 3D. Son volume est noté V_i (en m^3).

Afin de calculer le moment de flexion de l'arbre, il a tout d'abord fallu attribuer une masse aux différents éléments volumiques élémentaires (troncs de cône de révolution) constituant sa maquette. Cette étape nécessite un facteur de conversion entre le volume et la masse du bois à l'état « frais ». Une analyse, réalisée par d'autres acteurs du projet EMERGE et utilisant les données destructives de volume et de poids, a permis de calculer un facteur de conversion volume/masse pour chaque arbre considéré (Annexe 3). La masse (m_i) de chaque élément volumique a ainsi pu être calculée (en kg) :

$$m_i = FC \,.\, V_i$$

où V_i est le volume de l'élément volumique considéré et FC est le facteur de conversion volume/masse. La position du barycentre (G_i) de chaque élément volumique fut également calculée en le situant sur l'axe du tronc de cône à une position définie par la formule suivante :

$$\overrightarrow{A_1G} = h\overrightarrow{A_1A_2}$$

où A_1 et A_2 sont les centre des bases circulaires du tronc de cône de rayons respectifs R_1 et R_2 (avec $R_1 > R_2$), L est la longueur du tronc de cône et h est donné par :

$$h = \frac{L}{4} \cdot \frac{R_1^2 + 2R_1R_2 + 3R_2^2}{R_1^2 + R_1R_2 + R_2^2}$$

Le poids ($\overrightarrow{P_i}$) exercé par l'élément volumique, appliqué en son barycentre, est alors donné par :

$$\overrightarrow{P_i} = m_i \,.\, \vec{g}$$

où g est l'accélération de pesanteur, constante (g = 9.81 N/kg). $\overrightarrow{P_i}$ est exprimé en newtons (N). Le bras de levier de l'élément volumique fut ensuite calculé. Ce bras de levier correspond à la longueur de la composante horizontale du vecteur $\overrightarrow{O_sG_i}$ (O_s étant le centre de la section de la tige à 1.30 m), soit :

$$\overrightarrow{O_sG_i} \begin{pmatrix} x_{Gi} - x_{Os} \\ y_{Gi} - y_{Os} \\ z_{Gi} - z_{Os} \end{pmatrix}$$

où x_{Gi} et y_{Gi} sont les coordonnées de G_i. Le bras de levier horizontal D_i est alors donné par :

$$D_i = \sqrt{(x_{Gi} - x_{Os})^2 + (y_{Gi} - y_{Os})^2}$$

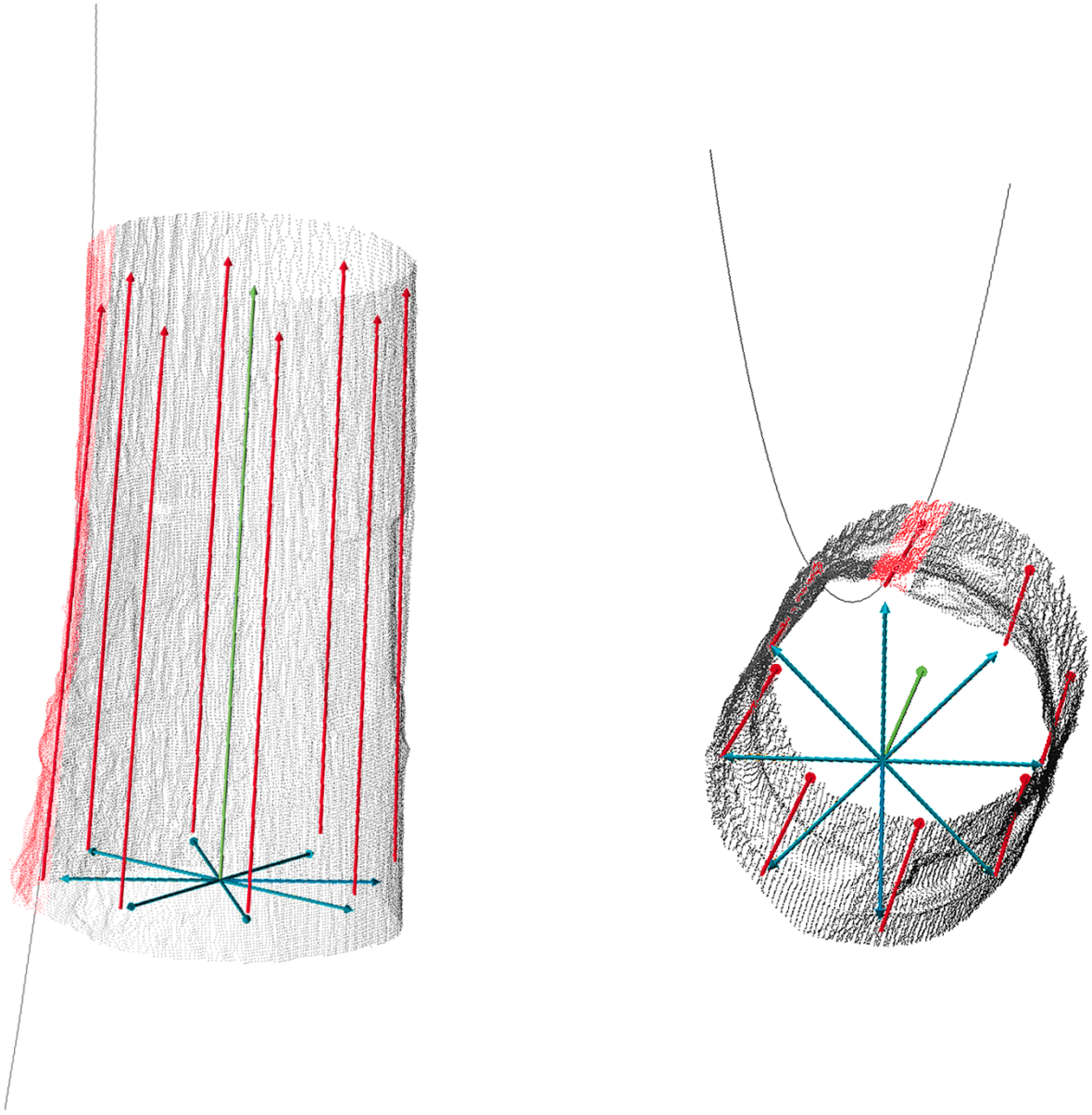


Figure III. 5. ***Mesure de l'inclinaison et de la courbure locale de la tige à partir des données T-LiDAR.*** *Le nuage de points représentant le billon à 1.30 m de hauteur est sélectionné. Un cylindre est ajusté sur ce billon et son vecteur axial (vecteur vert) donne une information sur l'inclinaison locale de la tige. Perpendiculairement au vecteur axial, 8 vecteurs radiaux sont définis, tous les 45° (en bleu). Couplé au vecteur axial, chaque vecteur radial définit un demi-plan (dont la limite est le vecteur axial). Ce demi-plan sectionne l'enveloppe du billon et sélectionne les points à une distance de quelques centimètres. Sur la « bande de points » ainsi sélectionnée (points de couleur rouge), un vecteur est ajusté. Successivement, ce sont 8 vecteurs qui sont ajustés sur le pourtour du billon, chacun d'entre eux permettant de calculer l'inclinaison locale « sur écorce » du billon. La « bande de points » située sur la face supérieure permet également d'ajuster un cercle, dont le rayon de courbure permet d'obtenir l'information de courbure de la tige.*

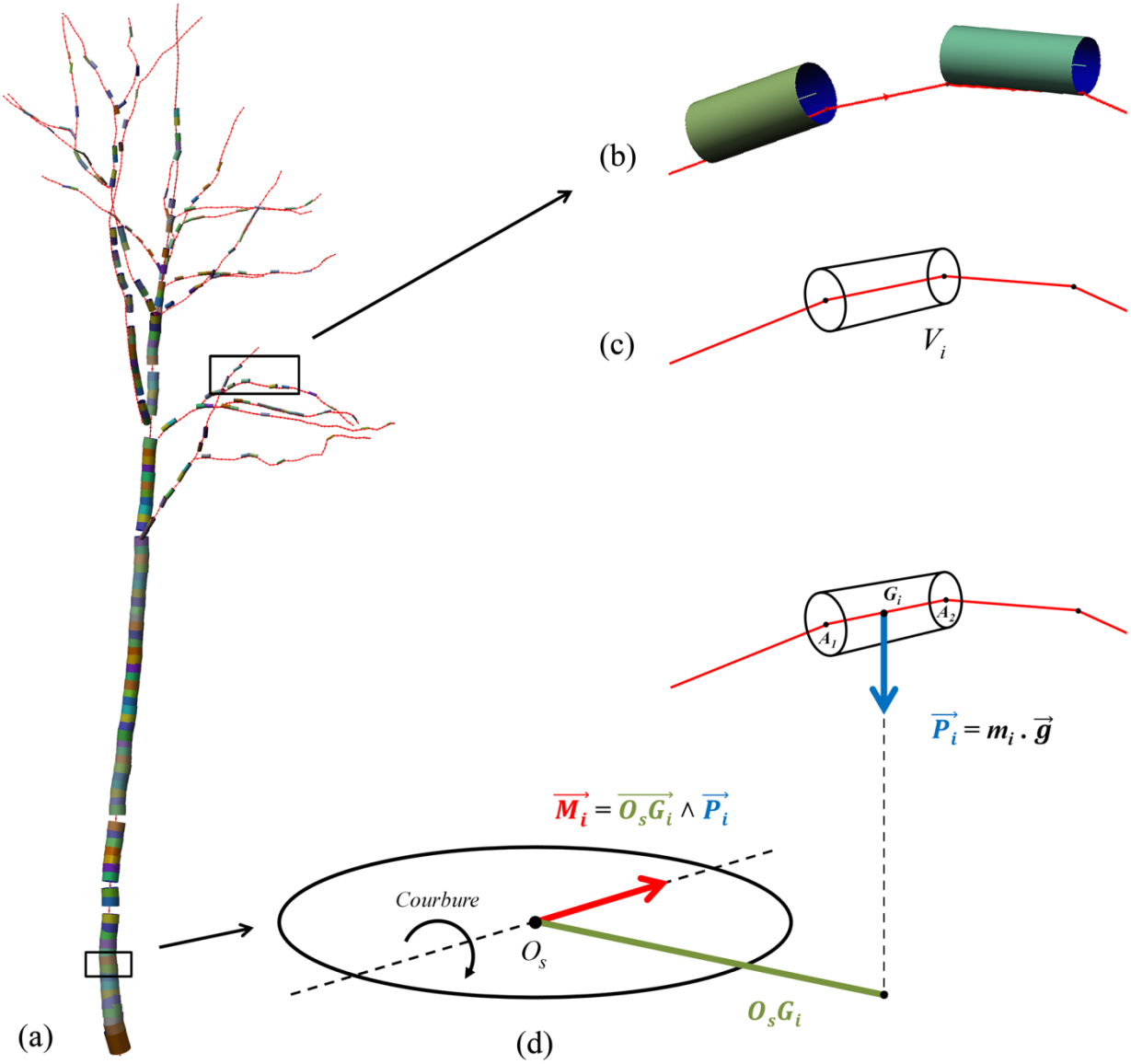


Figure III. 6. ***Calcul du moment de flexion (M_i) exercé par chaque élément de volume de l'arbre sur la section de la tige à 1.30 m.*** *La maquette 3D de la structure ligneuse de l'arbre est composée de polylignes et de cylindres (a). Chaque polyligne représente la position spatiale de l'axe et chaque cylindre le diamètre à un endroit précis de cet axe (b). Chaque diamètre est attribué au point de polyligne le plus proche, les diamètres manquants étant linéairement interpolés. Couplé à deux diamètres successifs, chaque segment de polyligne définit un tronc de cône, qui représente la plus petite entité volumique de la maquette. Son volume est noté V_i (c). La masse (m_i) du tronc de cône est ensuite calculée à partir de V_i et d'un facteur de conversion volume/masse (FC). Le poids (P_i) du tronc de cône est également calculé et appliqué en son barycentre (G_i). La projection horizontale de la distance entre G_i et le centre de la section à 1.30 m (O_s) définit le bras de levier (O_sG_i) du tronc de cône. Le moment de flexion (M_i) exercé par l'élément volumique est le résultat du produit vectoriel entre les vecteurs P_i et O_sG_i (d). Le moment de flexion global (M) exercé par le chargement en biomasse de l'arbre sur la section à 1.30 m correspond à la somme vectorielle des moments de tous les éléments volumiques de l'arbre situés au-dessus de 1.30 m de hauteur.*

Enfin, le moment de flexion ($\overrightarrow{M_i}$) exercé par l'élément volumique sur la section de la tige à 1.30 m est le résultat du produit vectoriel suivant :

$$\overrightarrow{M_i} = \overrightarrow{O_s G_i} \wedge \overrightarrow{P_i}$$

Ce moment de flexion s'exprime en $N.m^{-1}$. Le moment de flexion global ($\vec{M}$) exercé par le chargement en biomasse de l'arbre sur la section à 1.30 m correspond à la somme vectorielle des moments de flexion de tous les éléments volumiques :

$$\vec{M} = \sum_{i=1}^{n} \overrightarrow{M_i}$$

Il est alors possible de calculer les contraintes de flexion (σ) à la périphérie de la tige à 1.30 m (en MPa) sous l'effet du moment de flexion, la contrainte maximale de tension (σ_{max}) dans le plan de flexion orthogonal au moment s'exprimant par :

$$\sigma_{max} = \frac{\|\vec{M}\|}{I} . r$$

où r est le rayon de la section (supposée circulaire) et I est le second moment d'inertie (ou moment quadratique, voir section I. 2. 2. 2) de la section transversale S de la tige par rapport à un axe horizontal. Tel que défini ici, σ_{max} ne correspond toutefois pas à la réalité d'un arbre en croissance.

III. 2. 5 Synthèse sur la méthode de numérisation et de modélisation 3D

Ce chapitre a décrit la mise au point et la validation d'une méthode permettant de numériser et de modéliser efficacement la structure ligneuse d'arbres sur pied en milieu forestier. Voici les points importants à retenir concernant la précision et l'efficacité de cette méthode :

- la réalisation de 3 ou 4 scans autour de l'arbre permet de numériser la majeure partie de sa structure ligneuse supérieure à 7 cm de diamètre. Une résolution de type « moyenne-haute » (environ un point tous les 2 mm à 15 m du scanner, pour les instruments actuels) est suffisante pour garantir un haut niveau de description du nuage de points tout en réduisant le temps de mesure. Toutefois, il ne faudrait pas hésiter à adapter la résolution de scan à la taille de l'arbre, par exemple en l'augmentant lorsque l'arbre est de petite taille et pour lequel les branches de petit diamètre constituent une proportion plus importante du volume total ;

- la méthode de modélisation 3D de la structure ligneuse de l'arbre repose sur l'ajustement de formes géométriques simples sur le nuage de points : l'ajustement de polylignes sur les axes ligneux permet de définir le squelette de l'arbre, et l'ajustement de cylindres permet d'évaluer la variation du diamètre le long des polylignes. Le modèle 3D de structure ligneuse ainsi obtenu représente la distribution dans l'espace des volumes de bois de l'arbre ;

- la mesure du volume de bois fort (i.e., d'un diamètre supérieur à 7 cm) d'un arbre grâce à notre méthode T-LiDAR/modélisation géométrique est très fiable, très proche de la mesure manuelle de référence (débitage de l'arbre en petit tronçons et mesure au ruban de leur longueur et de leur diamètre). L'investissement en temps et en main d'œuvre est divisé par un facteur 4 avec notre méthode de

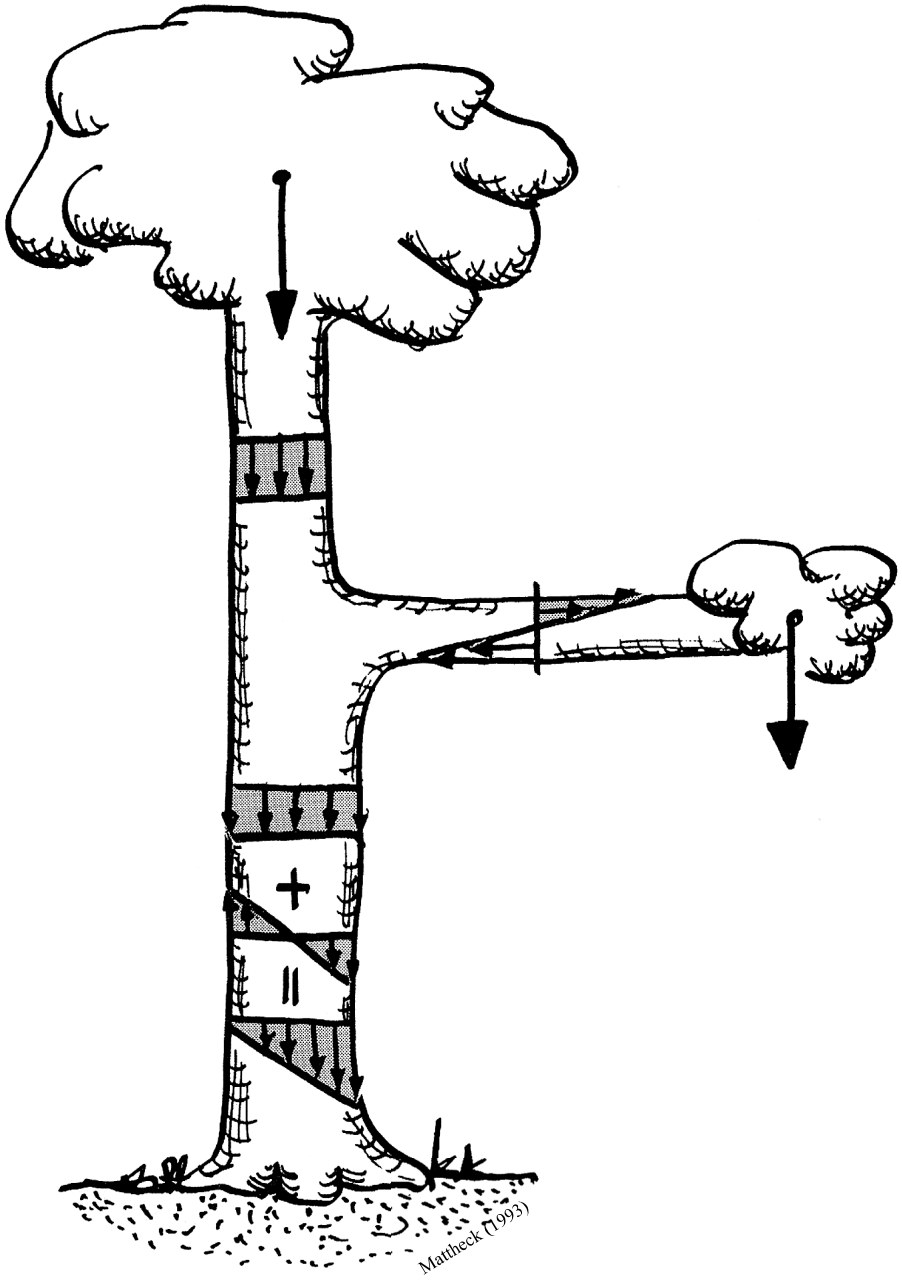
numérisation/modélisation 3D par rapport à la méthode initiale développée au LERFoB pour un niveau d'information similaire ;

- les mesures d'inclinaison locale et de courbure locale de la tige à 1.30 m de hauteur peuvent également être extraites des nuages de points de manière beaucoup plus adaptée que sur le terrain ;

- le modèle 3D de structure ligneuse permet d'évaluer les efforts de flexion supportés par la grume sous l'effet du poids propre de l'arbre ;

- bien qu'efficace, notre méthode de modélisation 3D n'est que semi-automatisée. Elle repose sur le jugement d'un opérateur, dont les choix restent aujourd'hui difficiles à automatiser. Cette automatisation reste cependant nécessaire lorsqu'on envisage de mesurer un grand nombre d'arbres.

Relation entre distribution spatiale de la biomasse de l'arbre et contraintes de maturation



IV. 1 OBJECTIFS DU CHAPITRE ET PRESENTATION DE L'ECHANTILLON N°2

IV. 1. 1 Objectifs du chapitre

Le chapitre III a démontré que la technologie LiDAR terrestre couplée à une méthode de reconstruction géométrique simple pouvait fournir une information métrologique extrêmement détaillée sur la structure ligneuse de l'arbre. Nous entrons maintenant dans le chapitre final de cette thèse, qui vise à mettre en relation la distribution des déformations de maturation dans le bois périphérique à 1.30 m avec la morphologie intégrée de l'arbre évaluée au T-LiDAR, information impossible à obtenir en utilisant les mesures conventionnelles de la foresterie.

IV. 1. 2 Echantillon n°2 et acquisition des données

IV. 1. 2. 1 Sélection des arbres

L'échantillon dont il est question dans ce chapitre correspond aux arbres numérisés et modélisés à la section III. 2. 3 (arbres utilisés pour la validation des mesures de volume au T-LiDAR, voir article 3). Seuls les deux résineux (Pins d'Alep) furent écartés de cet échantillon, le comportement du bois de compression pouvant introduire un biais dans les analyses envisagées. L'échantillon n°2 est donc composé des 40 arbres restants, exclusivement des feuillus. Ces arbres furent sélectionnés dans différentes régions de France (Figure IV. 1) et englobent des espèces et des tailles d'individu variées. Cet échantillonnage a été élaboré pour les besoins du projet ANR EMERGE, qui concerne les méthodes d'évaluation de la biomasse en forêt. Il n'a donc pas été stratifié par des considérations écologiques de choix d'espèces et d'arbres pour couvrir des gammes de morphotypes dans le but d'établir un lien avec des contraintes de maturation élevées ou asymétriques. Les caractéristiques des arbres échantillonnés sont décrites à la section suivante.

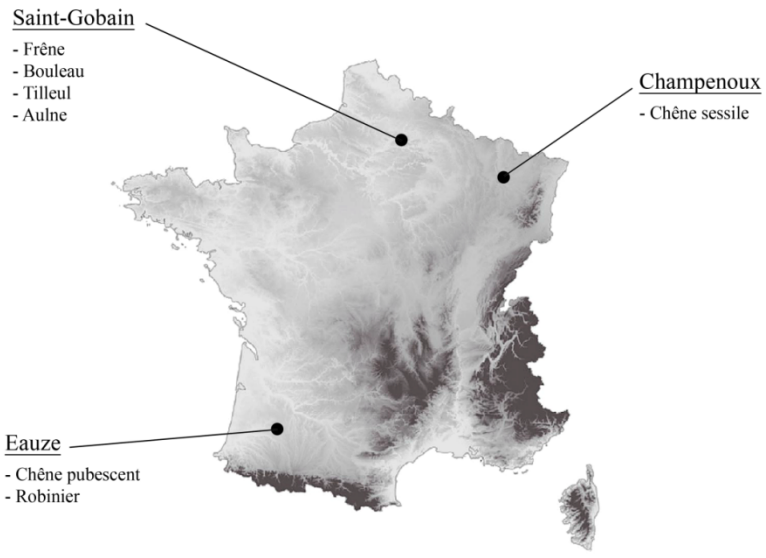


Figure IV. 1. Provenance des arbres du dispositif expérimental n°2.

IV. 1. 2. 2 Données morphologiques des arbres échantillonnés

IV. 1. 2. 2. 1 Données morphologiques mesurées

Ce paragraphe présente les données morphologiques des arbres de l'échantillon n°2, en partie résumées dans le Tableau IV. 1. Parmi ces données, certaines furent mesurées manuellement :
- le diamètre à 1.30 m, mesuré arbre debout (en cm) ;
- la longueur de la tige, mesuré sur l'arbre abattu (en m) ;
- le rapport longueur/diamètre de la tige, calculé à partir des deux premières variables (sans unité) ;
- l'age de l'arbre, mesuré à partir des rondelles récupérées à 1.30 m (en années) ;
- la largeur moyenne des cernes de la rondelle entière (en mm) ;
- la largeur moyenne des cernes des cinq dernières années (en mm).

D'autres variables furent mesurées à partir des données T-LiDAR (paragraphe III. 2. 4) :
- les inclinaisons locales (inclinaison moyenne et inclinaison maximale sur écorce) du billon à 1.30 m (en degrés) ;
- la courbure locale de la tige à 1.30 m (en m^{-1}) ;
- la masse de bois de l'arbre (en kg) ;
- la contrainte de flexion maximale (σ_{max}) due à la distribution spatiale de la biomasse ligneuse de l'arbre (en MPa).

IV. 1. 2. 2. 2 Modélisation du changement de contrainte de flexion

La réponse biomécanique de l'arbre est un processus dynamique qui se met en place au cours du temps, c'est la raison pour laquelle la mise en relation entre les précontraintes de maturation et la morphologie actuelle de l'arbre est difficile à formaliser. D'après les théories classiques (Moulia et Fournier 2009), la réponse gravitropique, qui combine dissymétrie des déformations de maturation et croissance en diamètre, serait liée à l'écart entre l'inclinaison locale et l'inclinaison de contrôle (qui est la verticale dans les troncs non soumis à des lumières très asymétriques comme par exemple en lisière). D'après la théorie de la mécano-perception, ce serait les déformations ou les contraintes mécaniques (qui résultent d'un changement dans le chargement en biomasse aérienne de l'arbre) subies par la paroi des cellules nouvellement mises en place par le cambium plutôt que l'inclinaison qui seraient à l'origine de leur différenciation en BT, et donc, des contraintes de maturation. Sous cette deuxième hypothèse, l'asymétrie de précontraintes de maturation se mettraient donc en place en lien avec l'augmentation du moment de flexion global de l'arbre (i.e., lors de l'augmentation du chargement en biomasse de l'arbre et de son asymétrie de distribution spatiale) et des déformations ou contraintes que celui-ci induit au niveau de la zone cambiale. En l'absence de données sur les variations du module d'Young, il ne sera pas possible de distinguer contraintes et déformations, qui seront donc confondues par la suite.

Dans ce but, l'idée de départ est la même que celle des travaux de Barbacci et al. (2009) : estimer le changement de moment de flexion global de l'arbre à partir de la croissance et du changement de distribution spatiale de la biomasse aérienne. L'approche menée par Barbacci et al. (2009) reposait sur l'évaluation destructrice du moment de flexion actuel des arbres, l'évaluation rétrospective des moments de flexion antérieurs étant modélisée à partir de l'évolution de la surface projetée des houppiers (suivie pendant 30 ans). Notre approche, quant à elle, repose sur l'évaluation du moment de flexion actuel des arbres à partir des données T-LiDAR (décrite au paragraphe IV. 1. 2. 2. 3). Les arbres numérisés ayant été abattus pour les besoins des autres actions du projet EMERGE, la largeur de cerne des 5 derniers cernes à 1.30 m a pu être mesurée sur des rondelles. A partir de cette information, il a été possible d'amincir les axes ligneux des arbres à partir de leur maquette 3D, en leur retirant une « épaisseur » supposée correspondre aux cinq dernières années de croissance et déduite des largeurs de cerne à 1.30 m. Il a ainsi été possible d'estimer la différence de moment de flexion (dM) induite par les

cinq dernières années de croissance. Le choix d'une période de cinq années a été fait de façon arbitraire, mais pouvant toutefois représenter un bon compromis pour évaluer des changements par rapport à la morphologie finale, pour des arbres croissant rapidement et plus lentement. La méthode utilisée pour réaliser cet « amincissement » des axes ligneux fut de retirer, à l'insertion de chaque axe, l'accroissement relatif en rayon des cinq dernières années (Δrayon/rayon) mesuré à 1.30 m, et de faire décroître linéairement ce Δrayon/rayon le long des polylignes à partir des diamètres mesurés au T-LiDAR (méthode sélectionnée pour sa facilité de mise en œuvre, et à défaut de pouvoir utiliser une méthode plus proche de lois comme la loi de Pressler sur l'ensemble de la structure).

A la suite de cet amincissement (le changement de masse étant nommé dMasse, voir Tableau IV. 1), il est possible de modéliser la variation des contraintes longitudinales occasionnée par le changement récent du moment de flexion de l'arbre :

$$\mathrm{d}\sigma_{\max} = \frac{\mathrm{d}M.r}{I}$$

où $d\sigma_{max}$ est le changement de contrainte de flexion (tension - compression sur l'axe de la flexion) correspondant au changement de moment de flexion dM modélisé entre les cinq dernières années de croissance, r est le rayon de la section à 1.30 m et I est le second moment d'inertie de la section. Les valeurs de $d\sigma_{max}$ sont également présentées dans le Tableau IV. 1.

IV. 1. 2. 3 Indicateurs de contraintes de croissance des arbres sélectionnés

Une nouvelle fois, les indicateurs de contraintes de croissance (*ICC*) furent mesurés sur le pourtour de la tige à 1.30 m de hauteur grâce à la méthode du « trou unique » décrite à la section I. 2. 1. 2. Huit mesures ont été réalisées sur le pourtour de la tige, la première se situant sur la face supérieure de la tige inclinée. Ces mesures ont permis de calculer l'asymétrie d'autocontraintes entre la face supérieure et la face inférieure des tiges (*ΔICC*, voir section I. 2. 1. 2), qui caractérisent la réaction « actuelle » de l'arbre (plus précisément, celle des quelques dernières années). Le Tableau IV. 2 présente les valeurs minimales (*ICCmin*), maximales (*ICCmax*) et moyennes (*ICCmoy*) des *ICC* mesurés sur chaque arbre, ainsi que le *ΔICC*.

Espèce	Arbre	Age (années)	Diamètre (cm)	Longueur de tige (m)	Inclinaison moyenne (°)	Inclinaison périphérique max (°)	Courbure (m^{-1})	Largeur de cerne moyenne sur rayon entier / 5 derniers cernes (mm)	Masse (kg)	dMasse (kg)	σ_{max} (MPa)	$d\sigma_{max}$ (MPa)
Chêne sessile	2	218	93.9	28.3	8.0	10.9	0.074	1.75 / 1.54	11248.6	377.3	24.425	0.981
Chêne sessile	3	218	76.7	25.9	3.1	11.5	0.051	1.51 / 1.62	6789.5	171.4	3.905	0.149
Chêne sessile	4	219	65.9	28.0	4.0	4.8	0.000	1.25 / 1.01	6174.4	183.2	55.426	1.823
Chêne sessile	5	137	43.3	29.1	1.0	3.6	0.103	1.43 / 1.27	1942.0	99.7	11.047	0.816
Chêne sessile	6	130	34.1	29.4	1.6	3.2	0.029	1.14 / 0.92	1366.5	70.0	22.015	1.357
Chêne sessile	7	138	41.4	31.5	2.3	4.0	0.042	1.29 / 1.36	2236.3	139.1	29.212	2.361
Chêne sessile	8	138	55.7	32.5	3.2	6.1	0.058	1.68 / 1.97	4448.9	291.5	31.147	2.691
Chêne sessile	9	127	29.9	30.9	2.4	3.1	0.018	1.04 / 0.79	1218.7	156.1	53.101	7.454
Chêne sessile	10	137	57.3	32.8	2.2	4.7	0.063	1.79 / 2.65	3779.4	311.5	7.911	0.785
Chêne sessile	11	132	41.1	29.8	2.3	2.0	0.051	1.35 / 1.71	2334.9	167.0	26.445	2.705
Chêne sessile	12	131	57.0	29.9	7.1	9.3	0.096	1.83 / 2.28	4148.4	313.8	20.428	1.841
Chêne sessile	13	128	35.0	27.5	4.0	4.5	0.000	1.16 / 1.15	1145.2	73.3	4.152	0.248
Chêne sessile	14	128	52.5	28.7	1.1	3.0	0.010	1.77 / 2.41	3743.1	355.5	20.677	2.201
Chêne sessile	17	28	20.3	16.2	3.8	4.5	0.000	2.98 / 2.75	310.0	72.6	13.442	4.537
Chêne sessile	18	30	22.7	17.3	5.8	7.3	0.068	3.27 / 3.17	361.7	78.0	8.719	2.578
Chêne sessile	19	32	17.9	16.8	8.6	8.9	0.011	2.33 / 2.14	184.6	30.0	3.745	0.844
Chêne sessile	21	40	16.8	16.7	4.8	4.9	0.046	1.79 / 2.13	225.8	40.6	6.222	1.588
Robinier	71	23	21.0	20.4	3.0	4.1	0.001	3.72 / 4.36	286.9	103.2	15.022	6.195
Robinier	72	23	18.1	21.0	4.2	5.4	0.091	3.22 / 3.53	208.8	67.2	21.991	8.841
Robinier	73	25	15.0	20.5	7.7	8.4	0.140	2.6 / 3.43	135.5	44.9	38.906	17.200
Robinier	74	23	22.9	20.8	5.7	3.8	0.068	4.11 / 2.67	319.3	62.2	10.773	2.559
Chêne pubescent	77	78	36.0	18.9	4.8	9.2	0.218	1.51 / 1.83	1422.8	139.8	46.450	5.936
Chêne pubescent	78	64	34.1	20.4	4.8	6.9	0.147	2.21 / 2.44	1085.8	140.9	17.413	2.962
Chêne pubescent	84	58	28.0	17.0	9.0	5.5	0.002	1.59 / 0.87	620.7	39.0	31.853	3.322
Frêne	86	84	64.9	28.7	4.9	6.6	0.152	3.25 / 2.86	5033.8	434.1	26.128	2.599
Frêne	87	65	28.1	26.3	8.5	9.5	0.079	1.87 / 1.56	552.1	53.6	12.532	1.456
Frêne	89	83	41.1	27.6	1.8	2.4	0.144	2.11 / 1.31	1484.5	88.3	7.384	0.629
Frêne	91	89	44.7	27.6	3.7	4.4	0.119	2.08 / 1.4	1642.3	88.5	11.931	0.829
Bouleau	95	36	22.5	26.2	3.2	3.4	0.004	2.75 / 2.79	343.0	77.3	22.025	5.869
Bouleau	96	70	51.6	27.9	9.3	13.7	0.038	3.16 / 3.84	2793.5	349.5	5.981	0.947
Bouleau	98	70	52.3	28.9	12.1	13.4	0.004	3.07 / 3.45	2123.4	243.9	15.564	2.269
Bouleau	99	67	44.8	28.9	7.2	8.5	0.003	2.8 / 3.29	1428.1	198.2	9.544	1.497
Tilleul	101	85	42.1	22.9	8.0	9.2	0.211	2.25 / 2.6	1629.9	192.1	50.876	7.884
Tilleul	105	62	43.3	24.8	5.2	7.0	0.053	3.05 / 3.41	1702.0	232.2	10.887	1.944
Tilleul	107	55	33.4	24.0	4.5	4.6	0.043	2.75 / 2.87	924.4	134.1	14.055	2.517
Aulne	109	64	41.8	28.0	7.3	9.3	0.041	2.62 / 1.67	1286.1	121.4	22.848	2.865
Aulne	110	65	35.3	26.1	2.2	5.5	0.027	2.35 / 2.2	824.8	83.6	5.362	0.633
Aulne	111	64	44.3	25.2	2.7	5.3	0.051	2.86 / 2.66	1499.3	152.4	4.776	0.625
Aulne	114	64	48.5	27.3	6.2	7.7	0.030	3.17 / 3.38	2036.4	222.8	7.568	1.094
Aulne	115	65	32.1	21.7	6.8	7.1	0.029	2.09 / 1.49	738.9	82.5	11.291	1.600

Tableau IV. 1. ***Données morphologiques et grandeurs biomécaniques calculées pour les 40 arbres sélectionnés.***

Espèce	Arbre	ICCmax	ICCmin	ICCmoy	ΔICC
Chêne sessile	2	110	10	45.0	93
Chêne sessile	3	27	8	16.5	19
Chêne sessile	4	101	7	48.3	94
Chêne sessile	5	144	24	71.6	97
Chêne sessile	6	110	19	48.5	78
Chêne sessile	7	45	10	24.0	35
Chêne sessile	8	151	16	77.1	118
Chêne sessile	9	71	12	34.3	58
Chêne sessile	10	69	18	31.6	50
Chêne sessile	11	94	14	43.1	64
Chêne sessile	12	124	14	49.8	91
Chêne sessile	13	53	5	21.4	38
Chêne sessile	14	33	18	26.0	5
Chêne sessile	17	77	32	51.0	40
Chêne sessile	18	52	12	33.8	40
Chêne sessile	19	133	29	56.3	100
Chêne sessile	21	113	35	59.5	70
Robinier	71	168	43	73.8	125
Robinier	72	202	40	87.8	141
Robinier	73	125	35	56.4	90
Robinier	74	216	31	97.3	157
Chêne pubescent	77	90	15	40.1	75
Chêne pubescent	78	146	48	82.1	98
Chêne pubescent	84	166	18	63.8	130
Frêne	86	92	37	55.4	52
Frêne	87	67	25	46.0	38
Frêne	89	88	33	65.1	55
Frêne	91	75	29	45.1	44
Bouleau	95	115	41	78.4	68
Bouleau	96	81	7	45.8	61
Bouleau	98	98	60	76.0	30
Bouleau	99	143	44	94.4	58
Tilleul	101	127	54	81.9	63
Tilleul	105	137	69	92.6	58
Tilleul	107	153	72	101.1	54
Aulne	109	68	37	52.4	27
Aulne	110	107	52	75.0	26
Aulne	111	118	60	89.0	36
Aulne	114	196	49	101.0	128
Aulne	115	166	56	94.0	100

Tableau IV. 2. ***Valeurs d'ICC maximal, minimal, moyen et de ΔICC des 40 arbres sélectionnés.*** *Les valeurs affichées sont en µm.*

IV. 2 RELATIONS ENTRE MORPHOLOGIE ET CONTRAINTES DE MATURATION

A la manière de ce qui a été fait dans la section II. 3, le but de cette section est d'évaluer le lien entre la réaction (*ΔICC*) et la morphologie de l'arbre. Compte tenu de l'échantillonnage peu contrôlé, il s'agit plus de proposer une méthode d'analyse des données tirant parti des possibilités du T-LiDAR qu'une étude rigoureuse du comportement des arbres et des espèces.

IV. 2. 1 Analyse de la structure globale des données

Ce paragraphe constitue une analyse préliminaire visant à évaluer la structure globale des données. Une matrice de corrélations ainsi qu'une analyse en composantes principales (ACP) ont donc été réalisées afin d'identifier les associations entre variables et entre individus. Cette matrice de corrélations (Tableau IV. 3) et cette ACP (Figure IV. 2) ont été réalisées sur la série de variables suivante :

- le diamètre à 1.30 m (*D*) ;
- la longueur de la tige (*L*) ;
- le rapport longueur/diamètre de la tige (*H*/*D*) ;
- la largeur moyenne des cernes des cinq dernières années (*LC5*) ;
- l'inclinaison locale moyenne à 1.30 m (*Inc_moy*) ;
- la courbure locale de la tige à 1.30 m (*C*) ;
- la masse totale de bois de l'arbre (*m*) ;
- le moment de flexion global de l'arbre (*MF*) ;
- le changement de moment de flexion global de l'arbre (d*MF*) ;
- la contrainte de flexion maximale (σ_{max}) ;
- le changement contrainte de flexion maximale (dσ_{max}) ;
- les valeurs d'*ICCmin*, d'*ICCmax*, d'*ICCmoy* et de *ΔICC*.

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent respectivement 34% et 19% de l'inertie totale. L'axe 1 est essentiellement corrélé à des variables de dimension (Figure IV. 2. c) : les gros arbres sont à droite et les petits arbres à gauche sur le nuage des individus (Figure IV. 2. a). Ces variables (diamètre, longueur, masse totale, moment de flexion et variation du moment de flexion) sont logiquement positivement corrélées entre elles (les gros arbres sont plus hauts, plus lourds et supportent des efforts plus grands).

On remarque alors que l'échantillon par espèce est déséquilibré selon les critères de taille, puisque les robiniers sont nettement plus petits que les chênes sessiles ou les frênes. Les chênes sessiles présentent de plus une grande variabilité de dimensions, tandis que les autres espèces présentent au contraire de faibles plages de variation de taille. Il sera donc difficile de déterminer si les différences de variables biomécaniques observées entre les espèces sont réellement des différences interspécifiques ou des effets de dimension, d'autant plus que le chapitre I a montré que les petits arbres sont a priori plus réactifs (du fait de leur petite taille et de leur plus grande proportion de bois de réaction), ce qui occasionnerait logiquement des *ICCmax* et des *ΔICC* plus grands.

	ICCmax	ICCmin	ICCmoy	ΔICC	D	L	H/D	Inc_moy	C	m	LC5	MF	dMF	σ_{max}	$d\sigma_{max}$
ICCmax	1														
ICCmin	0.495	1													
ICCmoy	0.849	0.818	1												
ΔICC	0.855	0.022	0.487	1											
D	-0.292	-0.264	-0.249	-0.223	1										
L	-0.314	-0.237	-0.219	-0.304	0.631	1									
H/D	0.219	0.111	0.117	0.228	-0.838	-0.342	1								
Inc_moy	0.205	0.176	0.203	0.158	0.007	-0.277	-0.077	1							
C	0.026	0.047	0.019	0.071	0.075	-0.097	-0.129	0.021	1						
m	-0.263	-0.403	-0.338	-0.088	0.935	0.494	-0.692	-0.013	0.053	1					
LC5	0.328	0.489	0.438	0.114	-0.179	-0.240	0.171	0.278	-0.005	-0.213	1				
MF	-0.089	-0.311	-0.187	0.092	0.724	0.302	-0.513	0.102	0.062	0.855	-0.242	1			
dMF	-0.088	-0.147	-0.102	0.000	0.707	0.373	-0.562	0.184	0.293	0.751	-0.064	0.839	1		
σ_{max}	-0.023	-0.234	-0.154	0.167	0.076	0.093	0.023	0.017	0.298	0.175	-0.271	0.436	0.552	1	
$d\sigma_{max}$	0.198	0.110	0.085	0.250	-0.441	-0.311	0.607	0.117	0.311	-0.303	0.304	-0.116	0.022	0.574	1

Tableau IV. 3. ***Matrice des corrélations entre variables gravitropiques et morphologiques de l'échantillon 2.***

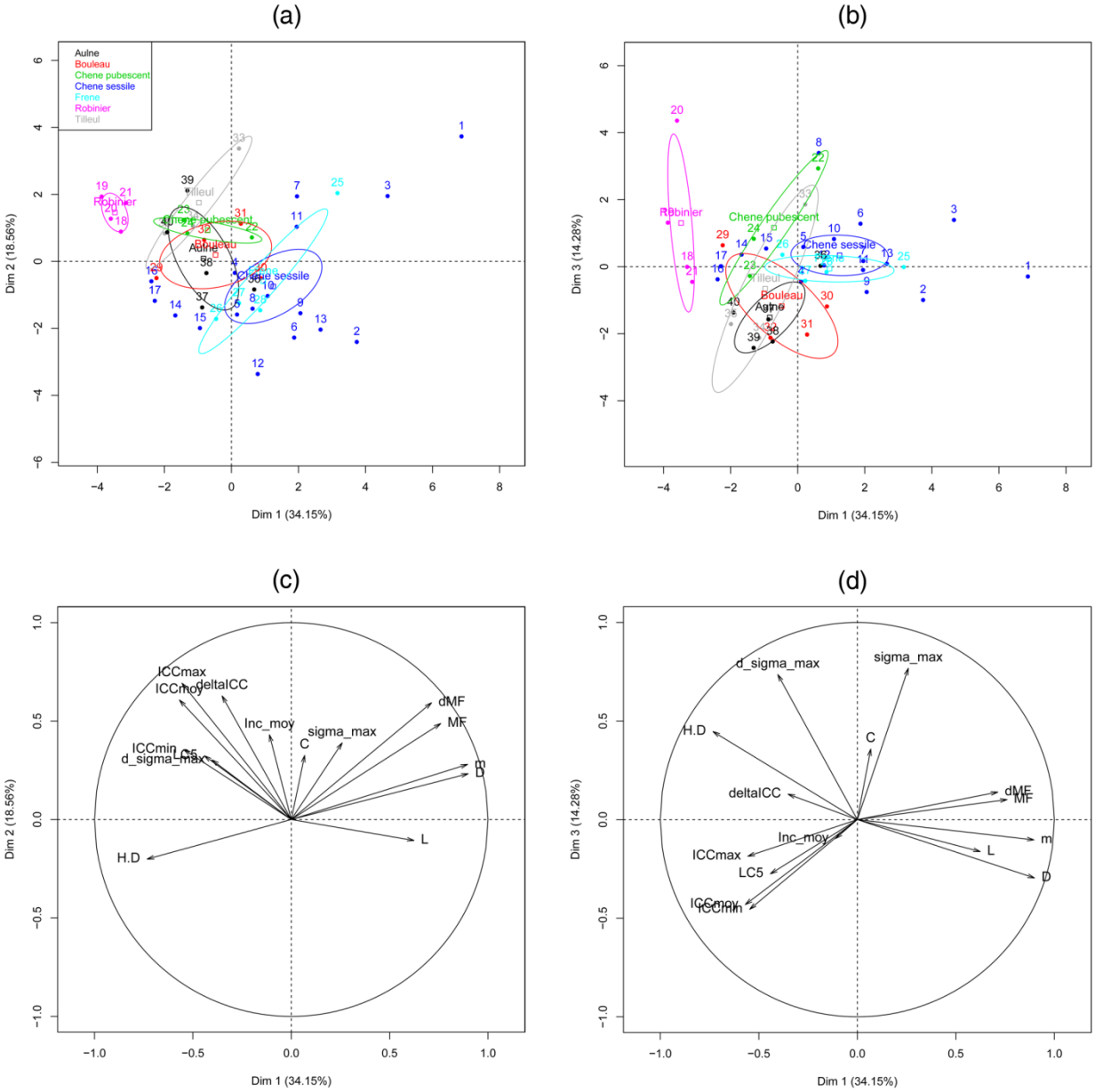


Figure IV. 2. ***Analyses en composantes principales (ACP) réalisées sur l'ensemble des variables présentées en début de paragraphe, pour les 40 arbres.*** *Les graphiques (a) et (b) présentent la distribution des individus en fonction des dimensions 1 et 2 (axes les plus explicatifs) et en fonction des dimensions 1 et 3, respectivement, ainsi que l'ellipse de confiance de la distribution. Les graphiques (c) et (d) présentent les cercles des corrélations entre variables en fonction des dimensions 1 et 2 et en fonction des dimensions 1 et 3, respectivement.*

Le second axe est tiré par les variables *ICCmax* et *ΔICC*, qui sont par ailleurs légèrement corrélées négativement avec les variables de taille (Tableau IV. 3). Le plan défini par les dimensions 1 et 2 oppose donc les robiniers (petits et à fort *ICC*) aux autres essences. La vitesse de croissance radiale (*LC5*) apparait alors positivement corrélée avec les variables d'*ICC*. L'interprétation n'a rien d'évident et n'a aucune cause directe (les *ICC* sont des variables caractérisant plutôt la structure pariétale du bois). Il est encore difficile d'affirmer qu'il ne s'agit pas d'un artéfact dû aux seuls robiniers (qui seraient à la fois petits, à forts *ICC* et à croissance rapide, opposés aux autres espèces), d'autant que la corrélation ne subsiste pas lorsqu'on élimine les robiniers du groupe des individus et est également inexistante en intra-spécifique au sein des chênes sessiles. L'opposition entre espèces à croissance rapide, héliophiles et fortement sujettes aux redressements gravitropiques d'une part, et espèces à croissance lente, plus tolérantes et moins réactives d'autre part, a déjà été suggérée par Jaouen (2007) au sein d'une diversité d'espèces tropicales, à partir de mesures de forme (courbures et inclinaisons) et de considérations théoriques. Elle n'a jamais été mise en évidence à partir de mesures directes d'*ICC* mais on sait que les espèces de plantations à croissance rapide (peuplier, eucalyptus) sont sujettes à la mise en place de contraintes de croissance élevées.

Enfin, la distribution des individus selon le troisième axe (Figure IV. 2. b) est tirée par les stimuli calculés σ_{max} et $d\sigma_{max}$ (Figure IV. 2. d). Ces deux variables sont logiquement corrélées (plus un arbre est mécaniquement déséquilibré, plus ce déséquilibre s'est aussi accru récemment, surtout lorsque le calcul de la variation s'appuie sur une forme finale fixe en « amincissant » seulement la masse et l'inertie de flexion). La corrélation reste imparfaite (r = 0,57), ce qui tend à démontrer l'intérêt de réfléchir à l'évaluation de la variation d'effort dans le temps, sans supposer a priori que le stimulus peut être approximé par le moment global tel que le faisait Barbacci (2008). Enfin, $d\sigma_{max}$ (et pas σ_{max}) est fortement et positivement corrélé à l'élancement (*H*/*D*) et négativement corrélé aux variables de dimensions (diamètre, hauteur et masse). Là encore, l'interprétation n'a rien d'évidente et on peut suspecter un artéfact dû au comportement particulier des robiniers.

Il est ensuite intéressant d'observer la distribution des individus dans un plan formé par les variables *ICCmin* et *ΔICC*. *ΔICC* traduit la réaction de réorientation par formation de bois aux autocontraintes asymétriques, tandis que *ICCmin* traduit le fait que le bois est « normalement » fortement tendu sur toute la périphérie de la section. On peut vérifier que *ICCmin* n'est pas corrélé à *ΔICC*, contrairement à *ICCmax* et *ICCmoy* (fortement influencés par les valeurs fortes de contraintes) (Tableau IV. 3). A priori, et bien qu'il soit difficile de tirer des conclusions compte tenu de la faiblesse de l'échantillonnage, des individus à fort *ΔICC* (associé à un fort *ICCmoy*) présenteraient des risques d'éclatement à l'abattage du fait d'une propension à former du BT et à déclencher des réactions de réorientation. Des arbres ou espèces à fort *ICCmin* présenteraient ces risques uniquement du fait de la qualité particulière de leur BN toujours fortement tendu. Ce comportement a été mis en évidence chez certains clones d'eucalyptus (Bailleres et al., 1995; Clair et al., 2012). L'observation des individus et des espèces dans le plan *ICCmin* - *ΔICC* (Figure IV. 3) conduit alors aux résultats suivants :

- les chênes sessiles présentent une grande variabilité de *ΔICC* (mais c'est aussi l'espèce pour laquelle l'échantillon est le plus important), sans atteindre les valeurs extrêmes. Ils présentent également des *ICCmin* plutôt faibles ;

- les tilleuls, les frênes et les bouleaux présentent des valeurs très stables de *ΔICC* (mais peut-être a-t-on échantillonné par hasard des arbres particuliers peu réactifs) mais se distinguent par contre par leurs valeurs d'*ICCmin* (systématiquement élevées pour les 3 tilleuls) ;

- les robiniers présentent des valeurs de *ΔICC* particulièrement fortes et des *ICCmin* assez élevés.

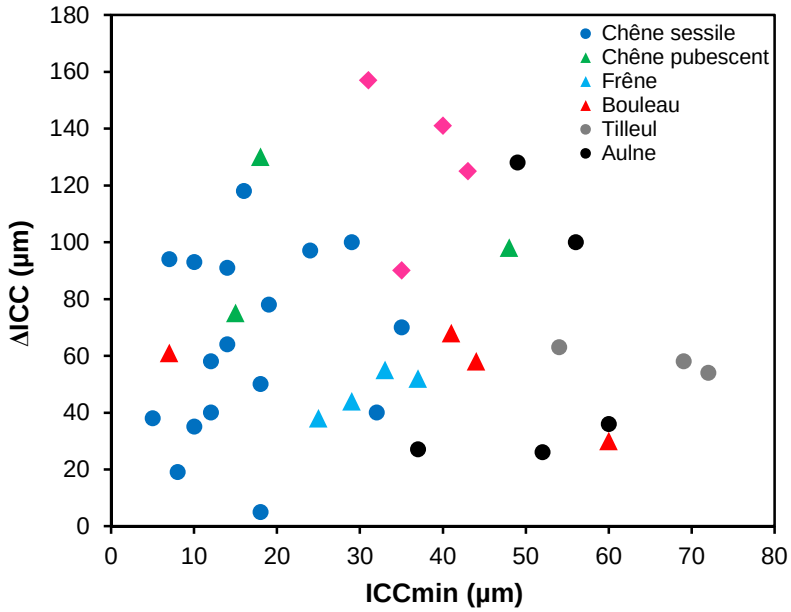


Figure IV. 3. ***Représentation de la distribution des individus et des espèces en fonction de ICCmin et de ΔICC.***

IV. 2. 2 Correspondance des orientations

La première étape consiste à vérifier la correspondance des orientations entre l'*ICCmax* et (i) l'inclinaison moyenne du billon à 1.30 m (vecteur axial), (ii) l'inclinaison périphérique maximale du billon (vecteur sur écorce), (iii) la contrainte de flexion maximale modélisée à partir des maquettes 3D, et (iv) le changement de contrainte de flexion dû au cinq dernières années de croissance de l'arbre. Le Tableau IV. 4 présente les différences angulaires entre les orientations de ces quatre variables.

	Inclinaison locale (vecteur axial)	**Inclinaison locale (vecteur écorce)**	**Contrainte de flexion**	**ΔContrainte de flexion**
Angle moyen (deg)	195.71	197.59	350.76	353.1
Ecart-type angulaire (deg)	48.89	49.09	70.56	71.01
Intervalle de confiance 95% (deg)	18.15	18.26	64.68	70.59

Tableau IV. 4. ***Orientation des variables de stimuli biomécaniques extraites des maquettes 3D par rapport à l'ICC max mesuré au capteur CIRAD.*** *Ecart angulaire entre l'orientation de l'ICC max et l'orientation de l'inclinaison moyenne du billon à 1.30 m, l'orientation de l'inclinaison maximale sur écorce du billon, l'orientation de la contrainte de flexion et l'orientation du changement de contrainte de flexion évaluées à partir des maquettes 3D.*

Le Tableau IV. 4 confirme l'opposition entre l'*ICCmax* et les inclinaisons locales de la tige (moyenne et sur écorce), d'où des valeurs d'angle moyen proches de 180°. La contrainte de flexion et le changement de contrainte de flexion modélisées à partir des maquettes 3D ont en moyenne la même orientation que l'*ICCmax* (valeurs d'angle moyen proches de 360°). Sur notre jeu de données, les écarts-types angulaires et les intervalles de confiance sont plus faibles pour les inclinaisons que pour la

contrainte de flexion et le changement de contrainte de flexion. Ce résultat n'est toutefois pas surprenant, la bonne relation entre l'orientation de l'inclinaison locale et l'orientation de l'*ICCmax* étant une conséquence directe du protocole de mesure des *ICC*. Le calcul des contraintes de flexion, quant à lui, repose sur beaucoup plus d'incertitude.

La Figure IV. 4 détaille, pour chacun des 40 arbres, l'orientation et l'intensité de ces quatre mêmes variables par rapport à l'orientation de l'*ICCmax* (vecteur origine orienté vers le haut du graphique). Ainsi, l'inclinaison moyenne du billon (Figure IV. 4. a) se trouve le plus souvent à l'opposé de l'*ICCmax*, les valeurs d'inclinaisons étant de plus en plus fortes que l'opposition est importante. Les mêmes conclusions peuvent être établies pour l'inclinaison périphérique maximale du billon (Figure IV. 4. b). On trouve une orientation moyenne de la contrainte de flexion (Figure IV. 4. c) et du changement de contrainte de flexion (Figure IV. 4. d) identique à celle de l'*ICCmax*, bien que la dispersion des points soit plus importante. Néanmoins, les valeurs importantes pour ces deux variables de stimuli restent majoritairement orientées dans la même direction que celle de l'*ICCmax*.

IV. 2. 3 Relation entre les intensités

IV. 2. 3. 1 Relation stimulus-réponse sur l'échantillon complet

Afin d'identifier les relations entre stimuli biomécaniques et réponse de l'arbre, les relations entre le *ΔICC* et les variables de stimuli mesurées précédemment furent évaluées (Figure IV. 5).

Le graphique opposant *ΔICC* et inclinaison moyenne à 1.30 m (Figure IV. 5. a) ne permet pas d'établir une relation claire entre les deux variables. Il en est de même pour le graphique opposant *ΔICC* et inclinaison périphérique maximale à 1.30 m (Figure IV. 5. b). Ces graphiques peuvent être mis en relation avec la Figure II. 14. a, qui montre quant à elle une bonne relation entre *ΔICC* et l'écart à la verticale des quatre premiers mètres de tige. Cela montre que les arbres globalement plus inclinés ont plus de probabilité d'être en cours de réaction, mais que, localement, l'inclinaison ne peut pas être le stimulus qui explique l'intensité de la réaction.

La suite de cette analyse nous amène à la mise en relation du *ΔICC* avec la contrainte de flexion σ_{max} et le changement de contrainte de flexion $d\sigma_{max}$. Ces variables, calculées à partir des données T-LiDAR, sont des candidates inédites, réfléchies à partir des travaux de biologie intégrative sur la mécano-perception (Coutand 2010), et leur utilisation est l'originalité majeure de cette thèse par rapport aux travaux antérieurs. Les Figures IV. 5. c et IV. 5. d démontrent qu'elles sont des variables de stimulus biomécanique plus pertinentes que l'inclinaison locale. En effet, sur notre jeu de données, on ne trouve pas de valeurs faibles de *ΔICC* pour des valeurs fortes de $d\sigma_{max}$. La même relation, quoique légèrement moins nette, est trouvée avec σ_{max}, qui est bien corrélé à $d\sigma_{max}$ ($r = 0.57$). En revanche, de nombreux arbres semblent réagir à un autre stimulus car on observe de fortes valeurs de *ΔICC* en l'absence de stimulus $d\sigma_{max}$ élevé. On est donc encore loin de pouvoir établir de véritables relations « dose-réponse ». Du point de vue physiologique et cellulaire, on sait que le gravitropisme pourrait répondre à une combinaison de ces stimulus « inclinaison » et « déformation ». Il est alors tentant de tester le pouvoir d'une régression linéaire à deux facteurs pour expliquer *ΔICC* par $d\sigma_{max}$ et l'inclinaison locale moyenne, mais celle-ci ne donne aucun résultat probant ($p > 0.1$ pour chacune des deux variables) : ce n'est pas l'inclinaison plus ou moins forte qui permet d'expliquer les réactions fortes de certains arbres à faible $d\sigma_{max}$. La discussion est alors difficile à pousser plus loin, la variable calculée $d\sigma_{max}$ étant le résultat d'une modélisation approximative par « amincissement » de l'arbre. Par exemple, elle ne prend pas en compte les différences d'orientations ou les élagages. Le filtre temporel de cinq ans est également arbitraire et peu réaliste pour représenter les processus réellement en jeu au niveau de la zone cambiale.

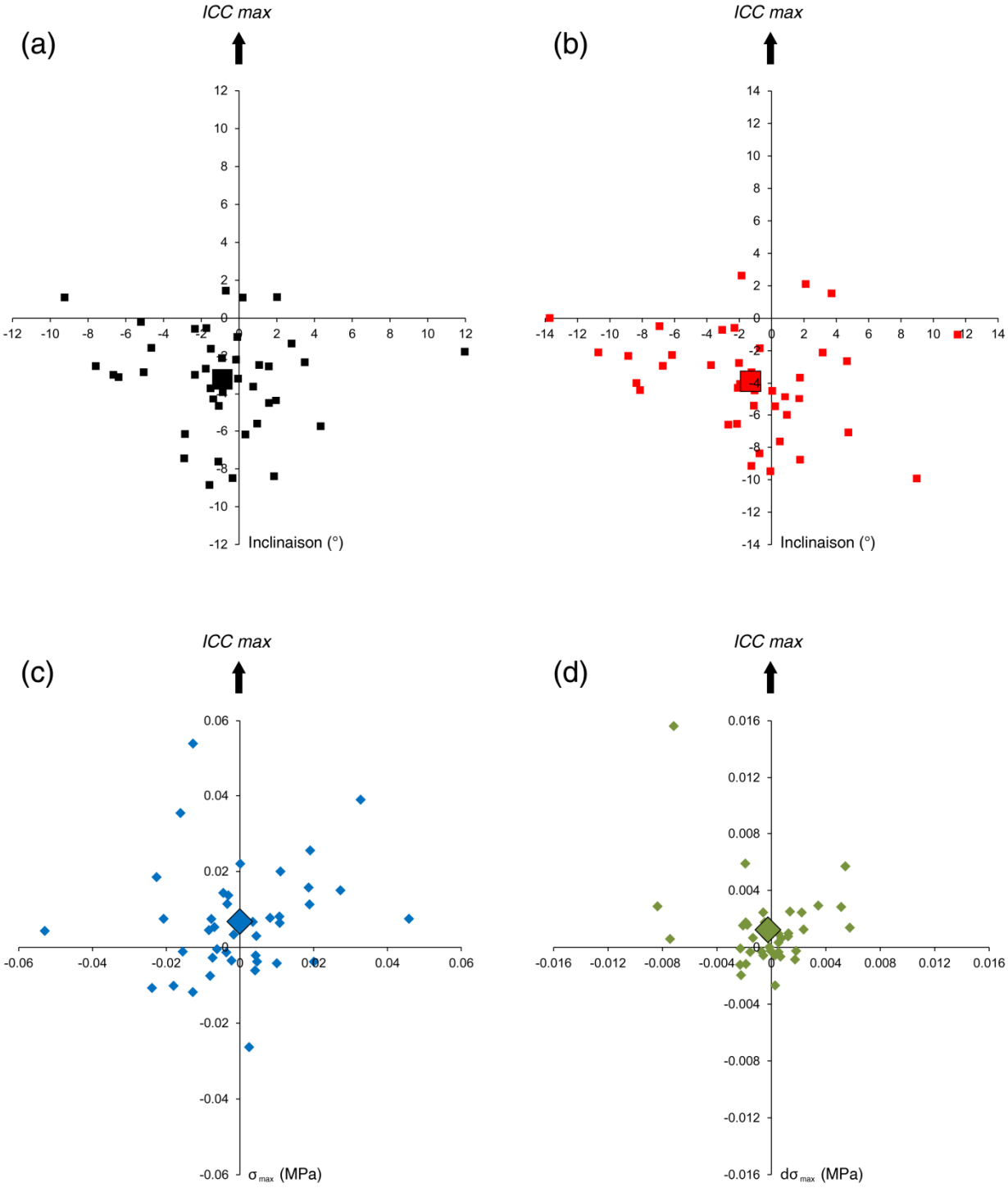


Figure IV. 4. ***Orientation et intensité des variables de stimulus biomécanique extraites des maquettes 3D par rapport à l'ICC max mesuré au capteur CIRAD.*** *Orientation et intensité de l'inclinaison moyenne du billon (a), de l'inclinaison périphérique du billon (b), de la contrainte de flexion modélisée (c) et du delta de contrainte de flexion (d). Pour chaque graphique, le point de taille supérieure représente le barycentre du nuage de point.*

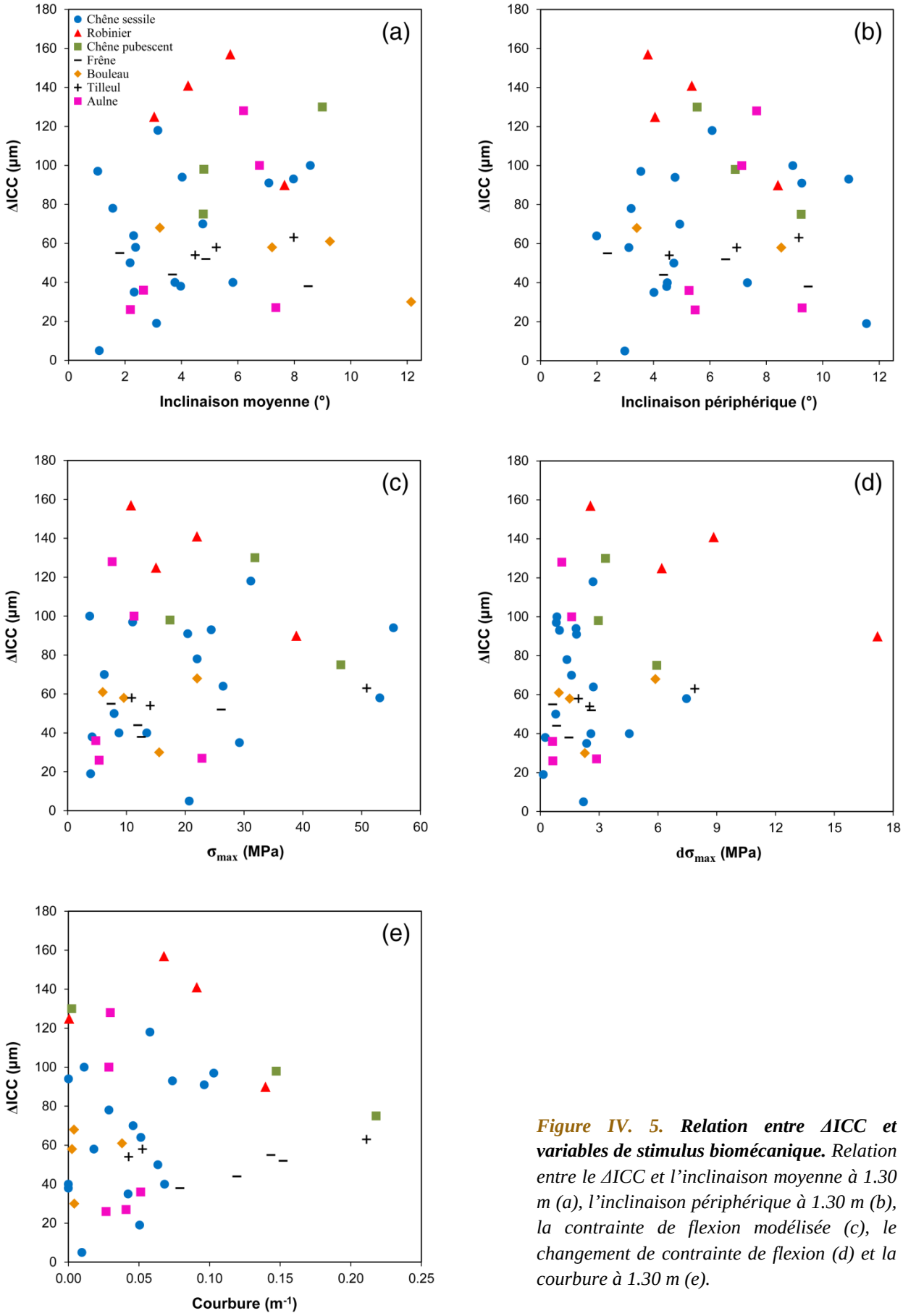


Figure IV. 5. ***Relation entre ΔICC et variables de stimulus biomécanique.*** *Relation entre le ΔICC et l'inclinaison moyenne à 1.30 m (a), l'inclinaison périphérique à 1.30 m (b), la contrainte de flexion modélisée (c), le changement de contrainte de flexion (d) et la courbure à 1.30 m (e).*

Dernière variable pouvant être testée, la courbure locale de la tige se révèle très peu corrélée aux variables précédentes d'inclinaison ou de contraintes calculées (Tableau IV. 3). Les interprétations de cette variable sont toutefois complexes. Dans la plupart des cas observés à la base des arbres à 1.30 m, cette courbure vient d'une concavité tournée vers le haut et approximerait donc une réponse : la formation de bois asymétriquement contraint provoque une courbure de réaction plus forte que la courbure tournée vers le bas provoquée par la gravité. En revanche, cette courbure étant intégrée dans le temps, rien ne permet de savoir si cette réaction est actuellement en train de se produire ou est plus ancienne. De plus, cette courbure observée se superpose à la courbure vers le bas provoquée par la perturbation mécanique de la gravité, de sorte que lorsqu'on observe une courbure très forte à concavité vers le bas, on peut suspecter un arbre qui ne réagit pas ou pas suffisamment. Comme précédemment, rien ne prouve néanmoins que la réaction en cours ne soit pas très forte, mais sans effet encore visible pour contrer une perturbation récente. Enfin, lorsque la courbure observée est faible, cela peut traduire soit une absence de perturbation et de réaction, soit au contraire une parfaite coordination et compensation entre perturbation et réaction. La Figure IV. 6 montre le schéma théorique attendu et sous-jacent à l'observation des relations entre courbure et *ΔICC*.

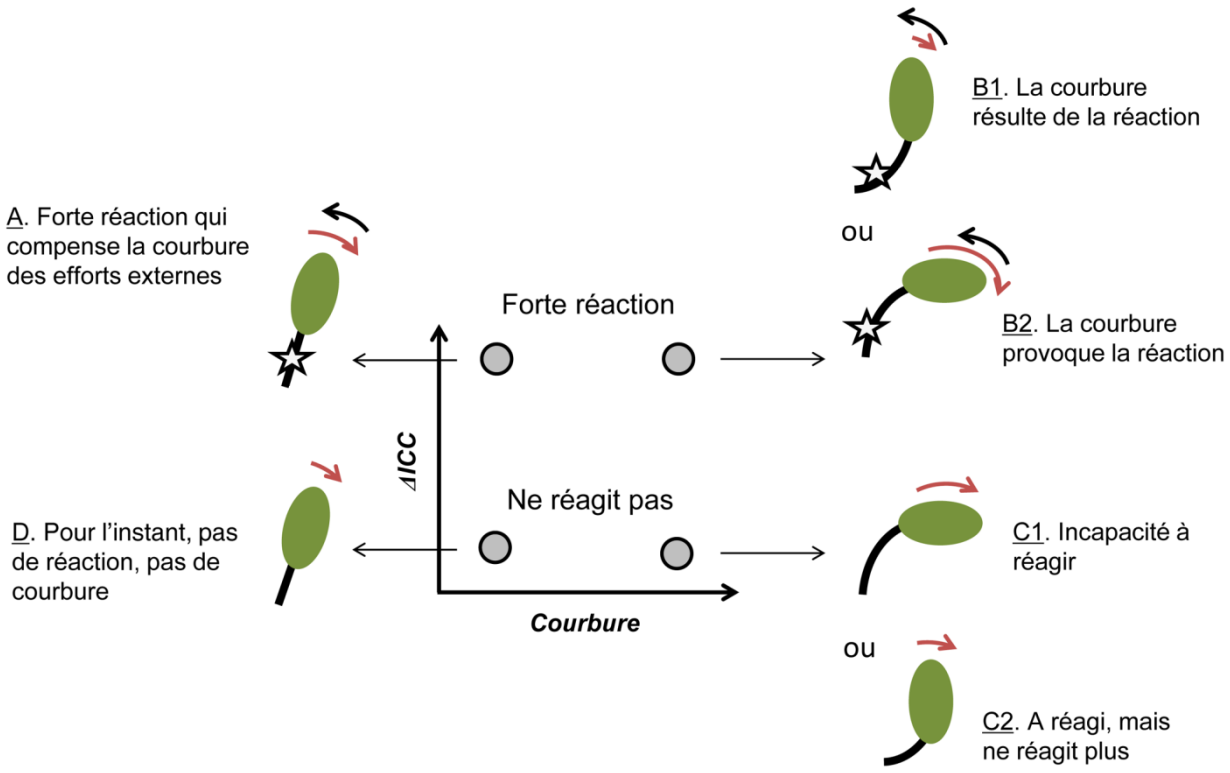


Figure IV. 6. Interprétation des relations entre courbure et réponse (asymétrie de déformations de maturation). *Un point représente la section transversale d'une tige, dans notre cas la section transversale à 1.30 m.*

Comme pour les contraintes de flexion modélisées, la Figure IV. 5. e montre que de faibles valeurs de *ΔICC* ne sont jamais observées dans des tiges très courbées : il n'existe pas d'arbres de catégorie C (Figure IV. 6), incapables de réagir ou qui cessent de réagir en étant fortement courbés. La forte variabilité des valeurs de *ΔICC* pour les faibles valeurs de courbure montre qu'il existe des arbres de

catégorie A en forte réaction, malgré une forme très peu courbée. On peut imaginer que ces portions de tiges étaient auparavant dans la situation B2.

IV. 2. 3. 2 Relation stimulus-réponse par espèce

Il est tentant de reprendre l'observation des relations stimulus-réponse ainsi que le schéma théorique « courbure-réponse » (Figure IV. 6) pour inférer des stratégies biomécaniques d'espèces. Les faibles effectifs de notre échantillon et l'absence de données diachroniques qui permettraient de déterminer des trajectoires dans les plants ne nous permettront pas d'établir des relations représentatives des espèces considérées ici. La Figure IV. 5 nous permet toutefois d'émettre quelques hypothèses sur le comportement des différentes essences.

Pour le chêne sessile, qui constitue l'essentiel de notre échantillon, on retrouve la tendance générale établie précédemment, à savoir que de fortes courbures et de fortes inclinaisons ne peuvent pas générer des *ΔICC* faibles. On observe une absence d'arbres de types C et une répartition assez homogène des individus entre les types A, B et D.

Les robiniers présentent les *ΔICC* les plus élevés, ce qui est conforme avec leur réputation de bois nerveux, et se trouvent dans les catégories A et B1. Cette essence, héliophile et invasive, pourrait être considérée comme fréquemment perturbée et réactive à la perturbation. Le comportement des chênes pubescents présente certaines similitudes, difficiles à interpréter avec seulement trois individus. On notera néanmoins que le chêne pubescent semble différent du chêne sessile et que, dans la perspective d'une utilisation accrue en substitution du fait du changement climatique, il serait utile de vérifier que le chêne pubescent ne forme pas plus souvent du BT compte tenu des problèmes de transformation en bois d'œuvre associés.

Les aulnes et les bouleaux présentent des courbures toujours faibles, pour les *ΔICC* et des inclinaisons assez variables. Cette absence d'arbres de type B marqué avec la présence de nombreux arbres de type A pourrait représenter un contrôle assez fin et précis de la rectitude associé à une inclinaison de consigne non verticale typique d'essences de lumière ou de ripisylve fortement marquées par le phototropisme.

Les frênes et les tilleuls présentent quant à eux des *ΔICC* assez faibles et remarquablement stables malgré des gammes de courbures, d'inclinaisons, de σ_{max} et de $d\sigma_{max}$ plutôt larges. Cette apparente absence de forts *ΔICC* devra évidemment être vérifiée, mais présente des similitudes (surtout les tilleuls, dont l'*ICCmoy* est très élevé) avec des comportements de certaines espèces d'eucalyptus (Bailleres et al., 1995; Clair et al., 2012).

IV. 2. 3. 3 Relation stimulus-réponse par réactivité

Le modèle biomécanique présenté au chapitre I postule que :

$$\frac{dC_Y^{matur}}{dD} = -4 \cdot \frac{e_r}{D^2}$$

Si l'efficience e_r, variable intensive indépendante des dimensions de la section, peut, sous certaines conditions et au premier ordre, être approximé par *ΔICC* (Almeras et al., 2005), la réponse et la réactivité de l'arbre ne peuvent ignorer la vitesse de croissance (d*D*) et la dimension D^2 (paramètre de rigidité) de la section (comme déjà vu au chapitre II). Ce rapport vitesse de croissance/rigidité pourrait, par exemple, influencer fortement les temps de séjour des arbres dans les types B avant d'atteindre un régime plus stationnaire A ou D. Les relations présentées au paragraphe précédent sur l'échantillon

entier ont donc été observées sur des sous-échantillons réduits représentant différentes gammes de vitesses de paramètre dD/D^2, en stratifiant l'échantillon par classes de :

log(largeur de cerne moyenne des cinq dernières années / circonférence²).

L'analyse de la distribution des valeurs de cette variable a permis d'identifier le quartile 25% (valeurs représentant les arbres à forte réactivité potentielle, indépendamment de la valeur de ΔICC) et le quartile 75% (valeurs représentant les arbres à faible réactivité potentielle). La Figure IV. 7 et la Figure IV. 8 montrent les relations les plus pertinentes établies pour les arbres à faible réactivité et à forte réactivité, respectivement.

Pour les arbres à faible réactivité (Figure IV. 7), seules deux espèces sont présentes : le chêne sessile et le frêne. Ce sont des arbres à très faible dσ_{max} du fait de leur diamètre important et de leur faible croissance. On peut s'interroger sur la pertinence du mode de calcul de cette variable dans ce cas précis, dans la mesure où il est vraisemblable que les perturbations mécaniques liées aux variations d'orientation des axes sont prépondérants (un léger déchaussement d'ancrage, par exemple, entraîne une forte variation dσ_{max} en déplaçant massivement le centre de gravité du houppier, et ne peut pas être prise en compte dans notre méthode de modélisation, qui fige la forme passée dans l'état actuel). Comme pour l'échantillon global, on ne trouve jamais de faibles valeurs de ΔICC pour de fortes inclinaisons moyennes (Figure IV. 7. a), de forts σ_{max} (Figure IV. 7. b), de forts dσ_{max} (Figure IV. 7. d) et de fortes courbures (Figure IV. 7. e).

Pour les arbres à forte réactivité (Figure IV. 8), quatre espèces sont présentes : le chêne sessile, le robinier, le bouleau et le tilleul. Comme pour l'échantillon global, on ne trouve jamais de faibles valeurs de ΔICC pour de fortes inclinaisons moyennes (Figure IV. 8. a), de forts σ_{max} (Figure IV. 8. b), de forts dσ_{max} (Figure IV. 8. d) et de fortes courbures (Figure IV. 8. e). Ces arbres présentent les plus fortes valeurs de ΔICC (plus particulièrement les robiniers) et présentent souvent de faibles valeurs de courbure. Etant donné leur vitesse de réaction, ces arbres ne séjournent sans doute jamais longtemps dans les types B. Ces arbres, pourtant les plus réactifs, ne présentent cependant pas les plus faibles valeurs d'inclinaison : des arbres petits ou à forte croissance radiale compensent en permanence leur non rectitude et poussent dans un état stationnaire de type A « penché droit ». Si l'on va jusqu'à interpréter l'existence d'une inclinaison de consigne stationnaire non verticale par une sensibilité plus forte au phototropisme, celle-ci serait du coup également associée au trait de forte réactivité dimensionnelle : des espèces capables d'exprimer une forte sensibilité au phototropisme en penchant leur tronc vers la lumière ne devraient pas atteindre une réactivité (i.e., un rapport largeur de cerne/D^2) trop basse. De ce fait, elles seraient soit limitées en dimension, soit forcées à une croissance rapide en diamètre.

IV. 2. 4 Synthèse sur les résultats

Les résultats présentés dans ce dernier chapitre de thèse constituent une avancée significative dans la mise en relation du degré de contraintes de croissance des arbres avec leur morphologie :

- les résultats confirment l'opposition récurrente entre l'inclinaison locale de la tige et la contrainte maximale d'un arbre feuillu. La méthode de mesure de l'inclinaison locale, réalisée sur un mètre de tige à partir de données T-LiDAR, semble par ailleurs assez robuste et moins aléatoire que la mesure à l'inclinomètre sur l'écorce de l'arbre ;

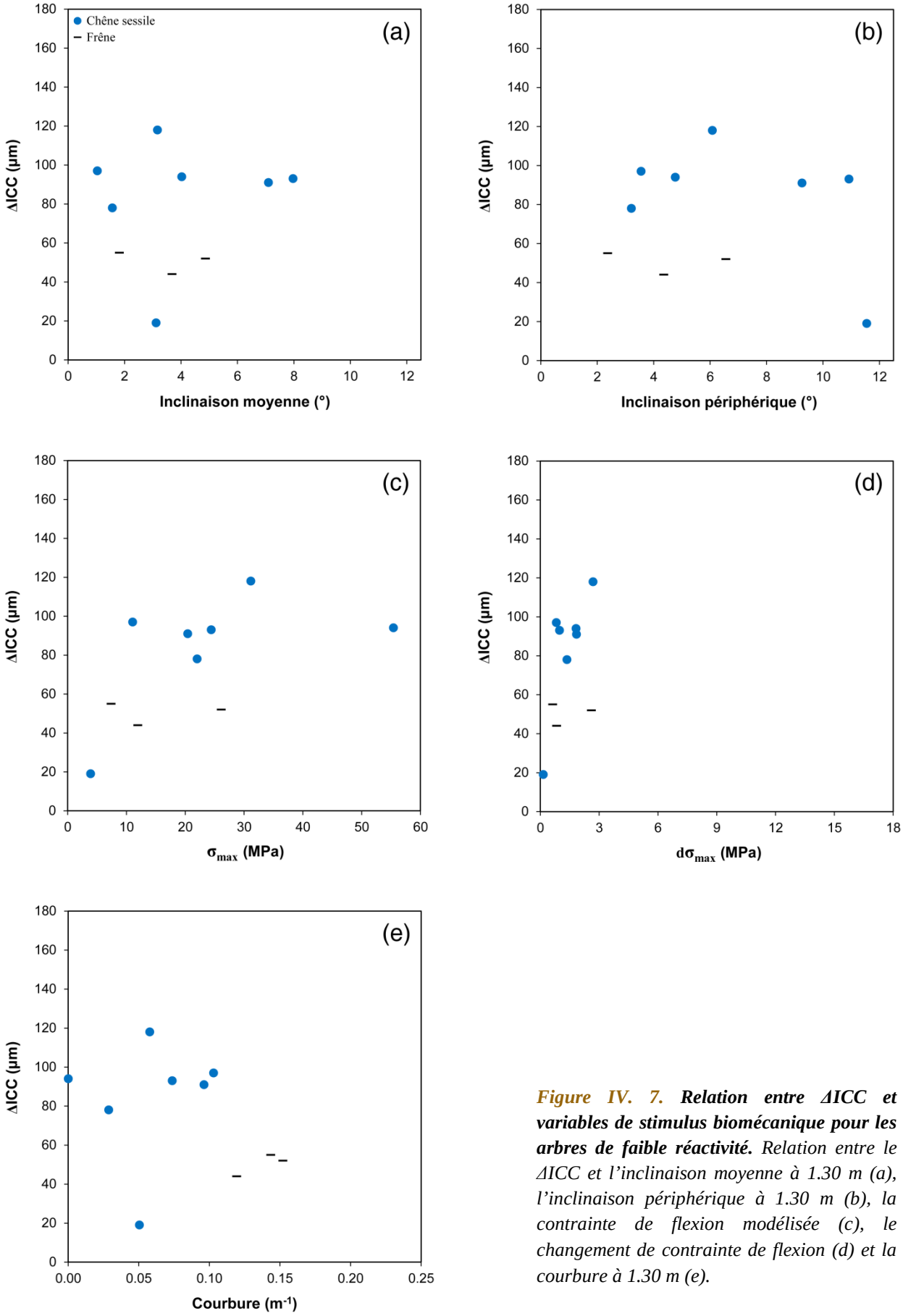


Figure IV. 7. ***Relation entre ΔICC et variables de stimulus biomécanique pour les arbres de faible réactivité.*** *Relation entre le ΔICC et l'inclinaison moyenne à 1.30 m (a), l'inclinaison périphérique à 1.30 m (b), la contrainte de flexion modélisée (c), le changement de contrainte de flexion (d) et la courbure à 1.30 m (e).*

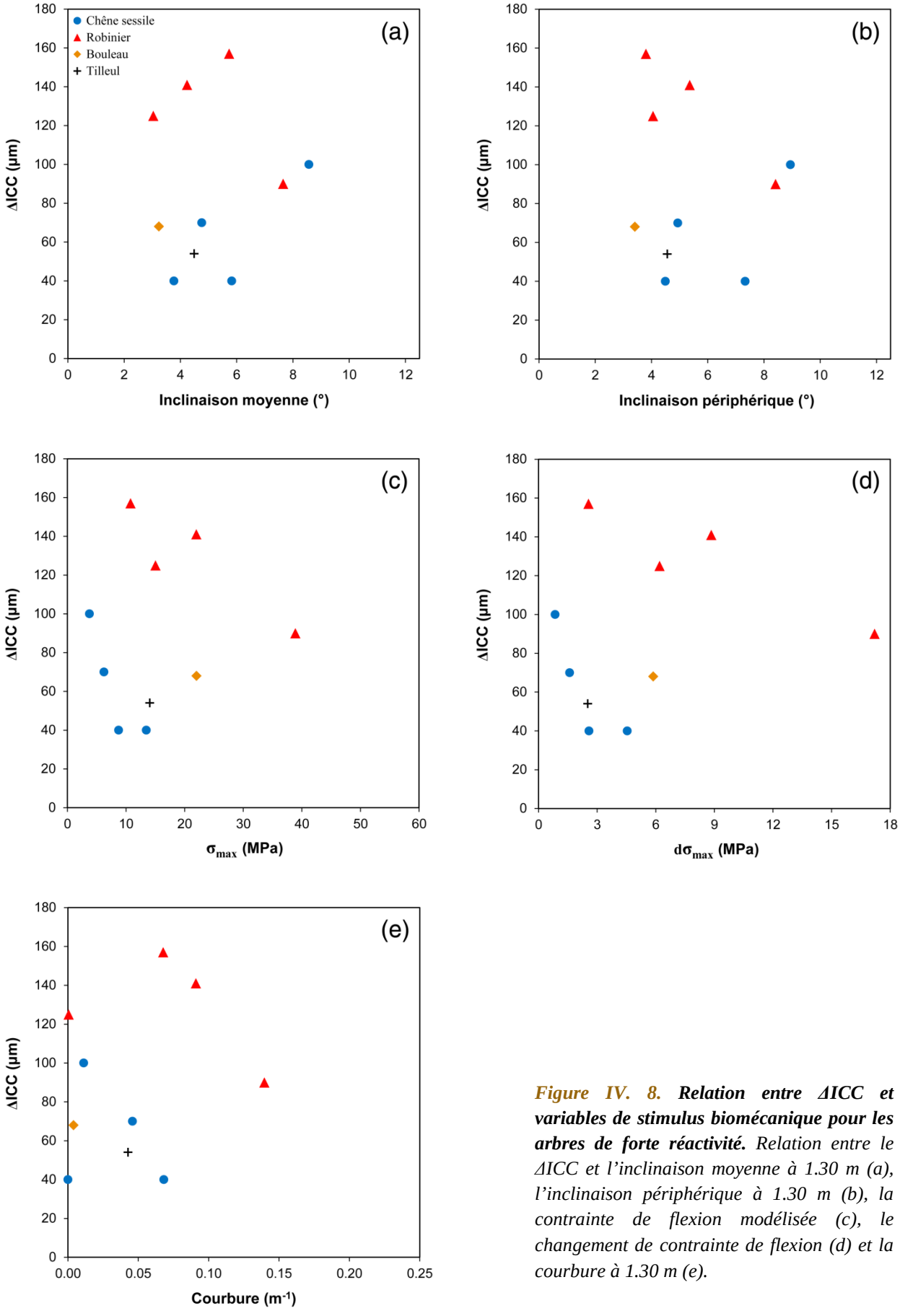


Figure IV. 8. ***Relation entre ΔICC et variables de stimulus biomécanique pour les arbres de forte réactivité.*** *Relation entre le ΔICC et l'inclinaison moyenne à 1.30 m (a), l'inclinaison périphérique à 1.30 m (b), la contrainte de flexion modélisée (c), le changement de contrainte de flexion (d) et la courbure à 1.30 m (e).*

- la contrainte ou déformation de flexion due à la distribution spatiale de la biomasse de l'arbre semble également être une variable prometteuse pour évaluer le degré de réaction des arbres. L'orientation de la contrainte de flexion (modélisée à partir de données T-LiDAR) est en moyenne identique à celle des indicateurs de contraintes de croissance maximaux mesurés sur le tronc. A l'échelle de l'individu, ce résultats est toutefois plus variable que pour l'inclinaison locale.

Ce chapitre illustre bien la diversité des réponses interspécifiques et interindividuelles qu'on peut observer à partir de données qui cherchent à prendre en compte la morphologie de l'arbre à différents niveaux de détails. Aussi préliminaire que soient ces résultats, il apparaît que les critères prenant en compte l'évolution globale de la morphologie sont une voie intéressante à poursuivre. Une étude plus approfondie devrait alors s'attacher à :

- échantillonner rigoureusement un nombre suffisant d'arbres et d'espèces à partir d'hypothèses sur le comportement biomécanique en fonction de la stratégie de croissance de l'espèce, des contraintes du milieu et de la phylogénie ;

- faire des études diachroniques sur de longues périodes pour suivre dans le temps les cinétiques de passage des arbres dans les types A, B et D (et C s'il s'en trouve). La technologie T-LiDAR, non destructive, permet de réaliser un tel type de suivi morphologique ;

- améliorer l'évaluation du stimulus dσ_{max}. Ne pas modéliser les volumes de bois en dessous de la découpe 7 cm peut sans doute être problématique dans l'évaluation des niveaux de contrainte dès lors que l'arbres est de petite taille (par exemple pour le robinier n° 73 de notre échantillon, dont la masse est environ la moitié de celle des autres). Le pas de temps doit également être mieux réfléchi : peut-on s'en tenir à des variations inter-annuelles ou doit-on entrer dans la description fine de processus intra-annuels, notamment des cinétiques de croissance en biomasse saisonnière (feuilles et fruits), dont on sait qu'elles peuvent interagir de façon complexe avec les cinétiques de formation du bois pour générer des formes d'arbre (Almeras et al., 2002) ;

- estimer un stimulus de déformation plutôt que de contrainte. Pour cela, il faudrait disposer de valeurs de module d'élasticité longitudinale du bois vert (et de leurs variations entre espèces, arbres, section droites et points de mesure considérés). Nous avons tenté de la faire avec des valeurs issues de la littérature par espèce (résultats non présentés), mais cela n'a pas été concluant et il aurait réellement fallu une caractérisation au niveau individuel de ce facteur pour s'assurer de sa pertinence.

Conclusions et perspectives

La maturation des cellules mises en place par le cambium génère des contraintes de croissance, considérées par les industriels comme l'un des défauts majeurs du bois. Du point de vue biologique, elles constituent surtout un mécanisme adaptatif permettant à l'arbre de contrôler sa posture et d'adapter sa forme et ses dimensions à son environnement. Cette thèse se place dans la continuité des travaux réalisés dans l'étude des relations entre formation des autocontraintes de maturation et du bois de réaction d'une part, morphologie, croissance et écologie de l'arbre d'autre part.

Dans ce contexte, cette thèse s'est appuyée sur les éléments suivants :

(i) une étude de suivi à long terme de la formation du bois de réaction en fonction de l'environnement (compétition et perturbation) à partir de données issues de dispositifs sylvicoles remarquables, en utilisant les modèles biomécaniques existants pour interpréter la formation du bois de réaction en terme de redressement ;

(ii) le développement d'une technologie innovante en milieu forestier, le LiDAR terrestre, qui permet de mesurer un ensemble de caractères morphologiques et d'évaluer la distribution spatiale de la biomasse ligneuse d'arbres de grandes dimensions, de manière rapide et précise ;

(iii) une étude préliminaire exploratoire des possibilités du LiDAR terrestre pour analyser les réponses biomécaniques sur de grands échantillons. Ces nouvelles méthodes « à haut débit » visent à permettre d'aborder des questions écologiques de stratégie biomécanique des espèces, mais également des questions sylvicoles d'évaluation de la qualité interne du bois à partir d'analyses morphométriques de l'arbre entier.

Chacun de ces trois points apporte ses innovations :

1) Compétition, perturbation, ontogénie et formation du bois de réaction

Un des résultats majeurs de cette thèse réside dans l'établissement d'une loi d'échelle entre performance gravitropique (vitesse de courbure) et diamètre de tige, établie à partir d'un modèle biomécanique alimenté par des données mesurées expérimentalement sur des arbres ayant poussé pendant 26 ans dans des environnements forestiers aux niveaux de compétition très différents, sans aucun effet « espèce », « âge », « ontogénie », « station » et « provenance ». Cette loi d'échelle, qui évalue la chute de la performance gravitropique avec l'augmentation en diamètre selon une pente de -3 (quel que soit le degré de compétition du peuplement), confirme la loi d'échelle initiale établie par Alméras et Fournier (2009) (hypothèse nulle établie selon l'hypothèse d'une distribution théorique des déformations de maturation dans le nouveau cerne de croissance).

Notre site expérimental de Lyons ne nous a pas permis d'évaluer clairement l'effet de la compétition du peuplement, qu'on supposait important au départ. Les résultats obtenus sur ce point appuient cependant l'idée d'une plus forte probabilité d'asymétrie horizontale du houppier (et donc de déséquilibre) dans les peuplements aux niveaux de compétition les plus élevés (principalement pour l'accès à la lumière). Cette hypothèse rejoint la conclusion générale de la thèse d'Adelin Barbacci (Barbacci, 2008). Il reste toutefois difficile d'être catégorique sur cet aspect, la compétition pour l'accès à la lumière pouvant s'exprimer tant par des « contacts » plus fréquents entre les houppiers que par des changements plus fréquents du statut des arbres (dominant, co-dominant ou dominé), qui, tous deux,

seraient susceptibles d'imposer une correction gravitropique supplémentaire. De plus, la formation du bois de réaction est surtout forte dans les tout jeunes stades (où la compétition est faible, en tous cas dans notre dispositif). Le bois de réaction reste d'abord le témoignage de la perturbation mécanique, elle-même liée à la perturbation de l'environnement, qui induit une asymétrie du houppier et/ou une inclinaison de la tige, avec une forte interaction avec la dimension des arbres, d'autant plus perturbables qu'ils sont petits. Il est moins évident de détecter les effets de la compétition qui induirait des arbres mécaniquement plus perturbables car plus élancés, ou plus exposés à l'asymétrie de lumière.

Sur notre site expérimental de Lyons, qui s'affranchit donc des effets « espèce », « âge », « ontogénie », « station » et « provenance », nos conclusions confirment le lien significatif entre les contraintes de croissance et l'inclinaison de la tige, le rapport hauteur/diamètre de l'arbre et la surface projetée du houppier, variables précédemment identifiées dans la littérature (Becker and Beimgraben, 2001; Kubler, 1988). La description détaillée de la morphologie des arbres, bien que manuelle, a toutefois permis d'identifier l'influence d'autres variables représentant l'asymétrie de distribution spatiale de la biomasse de l'arbre (asymétrie du houppier). A l'issue d'une telle étude, on ne peut alors que regretter l'absence de mesures morphologiques plus précises et répétées dans le temps, et souhaiter aussi pouvoir observer plus d'arbres, d'espèces et de conditions écologiques pour tester la généricité de l'approche. C'est précisément ce point particulier, c'est-à-dire l'amélioration de la mesure de la morphologie, que nous avons ensuite pu approfondir.

Par ailleurs, le travail a permis le perfectionnement du programme de détection et de cartographie du BT sur les rondelles de hêtre. Ce programme, initialement mis au point par Barbacci (2008), représentait déjà une avancée significative dans l'automatisation de la cartographie du BT sur des rondelles par rapport aux approches strictement manuelles (Badia, 2003; Clair et al., 2003a). Le développement de ce programme, poursuivi par Thiéry Constant pour les besoins de cette thèse, a permis (i) d'automatiser le seuillage BT/BN sur l'ensemble de la rondelle (et pas zone après zone), (ii) de permettre la sectorisation radiale de la rondelle à partir de pourcentages de rayon (alternative aux largeurs de cerne), et (iii) de pouvoir centrer la sectorisation sur la moelle de la rondelle (alternative au centrage sur le centre géométrique de la rondelle). Une manière de faire encore évoluer ce programme de cartographie serait d'évaluer l'excentrement de la moelle par rapport au centre géométrique de la rondelle (en tant que distance, par exemple), et de calculer le changement de position du centre géométrique tout au long de la croissance radiale de l'arbre. Il faut toutefois rappeler que ces méthodes de cartographie « visuelles » restent qualitatives (présence/absence de BT), et ne distinguent pas les différentes qualités de BT, qui influencent fortement ses propriétés. De plus, ces méthodes ne sont pas adaptées pour descendre à un niveau très fin dès lors que la taille de la rondelle est importante. Il aurait également été intéressant de pouvoir pousser la caractérisation rétrospective des déformations de maturation par cartographie de structures indicatrices. Ces propriétés de composition chimique ou de structure des parois sont assez bien connues, mais il reste à développer des méthodes fiables permettant de les caractériser à l'échelle de nombreux échantillons sur des surfaces importantes.

2) Morphométrie des grands arbres

La mise au point de la méthodologie T-LiDAR, présentée au chapitre III de cette thèse, constitue une avancée métrologique significative dans la caractérisation géométrique et morphologique d'arbres adultes. Cette thèse se place ainsi dans la lignée des travaux réalisés au sein de notre équipe dans la mise au point d'outils métrologiques permettant d'évaluer la morphologie d'arbres de dimensions importantes :

- méthode par photogrammétrie (stéréophotographie) : réalisation de deux photographies perpendiculaires pour caractériser la forme des troncs d'arbres entre 0 et 8 m (Hapca et al., 2008; Hapca et al., 2007; Thomas, 2000) ;
- méthode par lasergrammétrie (tachéomètre) : enregistrement de points le long des axes de l'arbre (tige et branches) pour obtenir son squelette 3D (Badia, 2003; Barbacci et al., 2009; Constant et al., 2003) ;
- méthode par lasergrammétrie (T-LiDAR) : enregistrement de millions de points décrivant la structure de l'arbre (Dassot et al., 2012b).

Les méthodes utilisées témoignent ainsi de l'évolution technologique des instruments, qui, travaux après travaux, a permis d'augmenter à la fois le niveau de description des arbres et le nombre d'arbres échantillonnés. Finalité de cette succession, le T-LiDAR apparaît comme un outil véritablement efficace pour acquérir des données morphologiques inaccessibles par d'autres moyens (longueur et diamètre des branches, distribution spatiale du volume ligneux), mais également pour mesurer les variables « traditionnelles » de la biomécanique de manière peut-être plus rigoureuse que les mesures usuelles (inclinaison et courbure de tige). Notre méthode de reconstruction, basé sur des procédures d'ajustement géométrique simples, a suffi pour modéliser efficacement les arbres numérisés et acquérir les informations désirées. Néanmoins, il apparaît qu'une modélisation géométrique limitée à la découpe 7 cm est certainement trop réductrice pour les arbres de faibles dimensions. A posteriori, nous aurions utilisé des seuils de diamètre différents, adaptés à la taille de l'arbre. Le choix retenu fut conditionné par les attentes du projet EMERGE, dans lequel la découpe 7 cm était le seuil minimal permettant des comparaison de volumes de bois avec les données de terrain.

Le potentiel de description du T-LiDAR en milieu forestier est réel et dépasse largement le cadre de la biomécanique. Son intérêt ne réside pas seulement dans l'évaluation de la biomasse d'arbres individuels, prérequis toutefois indispensable aux travaux présentés dans cette thèse. Nos travaux nous ont permis de nous apercevoir de l'étendue des informations fournies par cette technologie, dont les données peuvent être mises à profit aussi bien dans un cadre scientifique que dans un cadre d'inventaire forestier (mesure de placettes entières). Toutefois, le traitement de données aussi complexes et détaillées que les nuages de points issus du T-LiDAR nécessitent encore un travail de développement important, notamment en terme d'algorithmique et d'automatisation. La disponibilité d'outils de traitement adaptés au contexte forestier lèverait un frein important au développement de cette technologie (et permettrait en outre de réaliser les mesures biomécaniques présentées dans cette thèse sur un échantillon encore plus important).

3) Analyse exploratoire sur un échantillon d'espèces

Le dernier chapitre a permis de proposer une méthode pour analyser les données issues de la numérisation morphométrique au T-LiDAR et de la mesure de déformations longitudinales de maturation sur un vaste échantillon. La méthode a été appliquée de manière très exploratoire à un échantillon composé de 40 arbres représentant 7 espèces. Il est ainsi suggéré de produire une série de variables caractéristiques de la section transversale de la tige (choisie à 1.30 m, comme habituellement en sciences forestières, choix qui mériterait d'être rediscuté). Une originalité forte a été de calculer des variables biomécaniques susceptibles de représenter un stimulus pour la formation d'autocontraintes asymétriques (d'après les travaux de biologie intégrative). Ces variables furent assez classiquement des inclinaisons, et de manière beaucoup plus originale une contrainte de flexion liée à la masse supportée, ou mieux encore une variation récente de contrainte de flexion liée à la croissance en masse. En l'absence de suivi morphologique dans le temps, cette variation récente a été approximée en reconstituant la maquette de l'arbre cinq ans auparavant, avec des hypothèses « d'amincissement ».

Une première analyse en composantes principales (ACP) sur un jeu complet de variables morphologiques et biomécaniques a alors permis de décrire les typologies d'associations entre variables, arbres et groupes d'arbres. L'observation de la relation « courbure - asymétrie de déformations de maturation (*ΔICC*) » (où chaque point représente un arbre via sa section à 1.3 m) a permis de mettre en évidence une typologie entre 4 types d'arbres selon leur état de contrôle de la forme et de la posture. L'analyse exploratoire montre des différences entre espèces qui pourraient être cohérentes avec ce que l'on sait de leur stratégie de croissance. Etant donné le faible nombre d'individus, cette analyse nécessite confirmation. Enfin, d'après le modèle biomécanique, le contrôle de la forme (i.e. le déclenchement d'une courbure suite à la formation asymétrique de bois) dépend non seulement de la variable de qualité des bois *ΔICC*, mais aussi de critères géométriques (circonférence et largeur de cerne). Toutefois, discriminer les arbres selon ces critères n'a pas permis de tirer des conclusions très différentes.

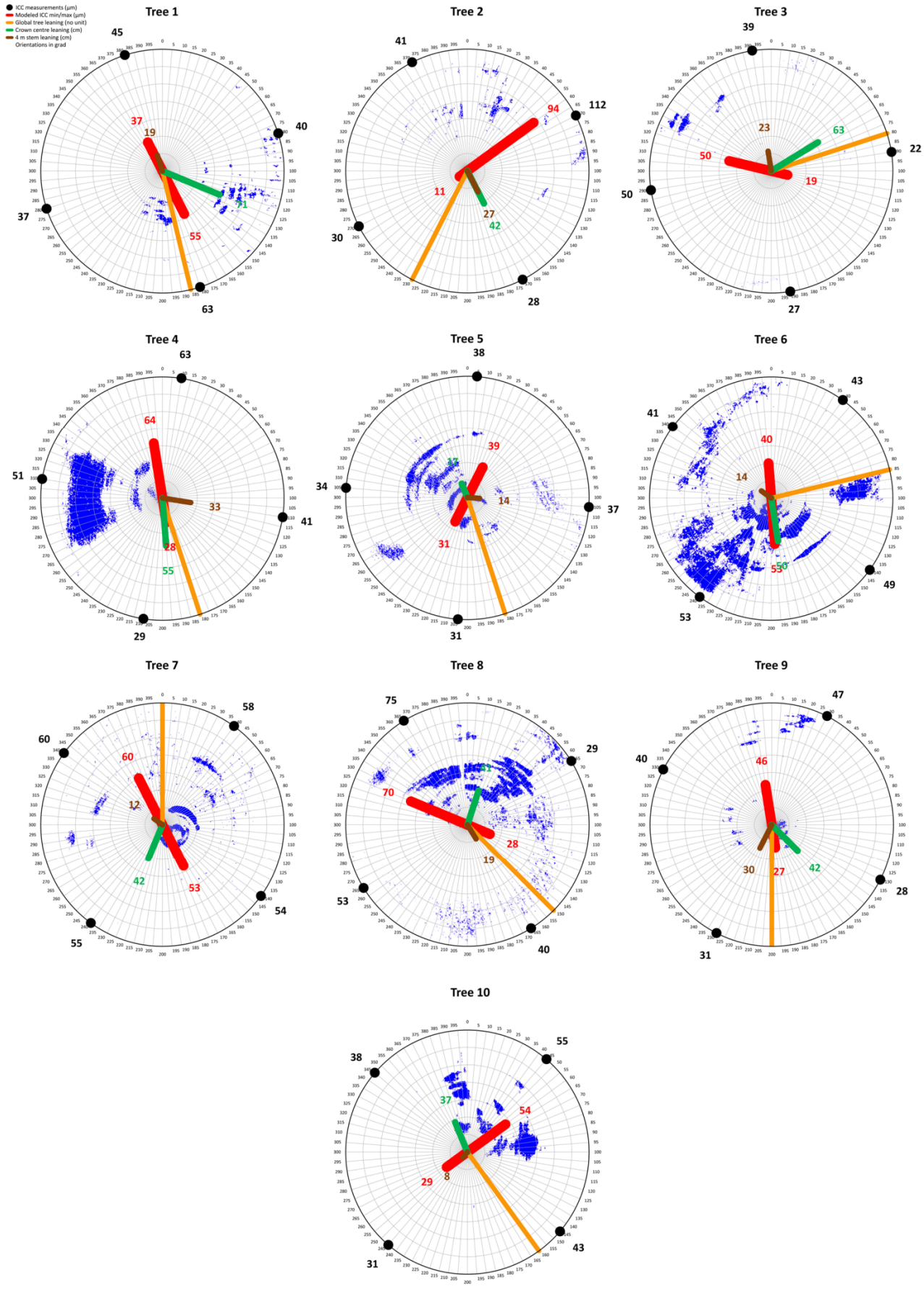
En conclusion générale, la thèse a mis en œuvre un ensemble de méthodes, fondée sur des innovations dans i) la technologie (T-LIDAR), ii) les outils d'analyse (cartographie du bois de réaction, analyse des nuages de points T-LIDAR pour obtenir le squelette et la distribution spatiale des volumes de bois des arbres et le moment de flexion associé) et enfin iii) le cadre d'interprétation (construction de variables signifiantes en termes de vitesse et d'efficience de réaction et de rectification de la forme, mais également de stimulus déclencheur). Cette mise en œuvre a produit des résultats originaux sur le lien entre morphologie et formation du bois de réaction ou d'autocontraintes de maturation dissymétriques. Plus encore que les résultats, ce sont les méthodes en elles-mêmes qui sont notre principal apport à la biomécanique des arbres, et plus précisément à l'étude du déterminisme physiologique et écologique de la formation du bois de réaction en relation avec le contrôle de la posture et l'exploration de l'espace. Le capteur CIRAD avait été un saut qualitatif décisif pour constituer de grandes bases de données sur les autocontraintes de maturation. Il manquait un outil analogue pour les mesures morphométriques de grands arbres, ce qui est désormais chose faite avec l'utilisation du T-LIDAR, qui devrait par ailleurs se développer en tant qu'outil d'inventaire forestier. Tout en continuant à améliorer les techniques (et il reste quantité de choses à faire pour améliorer le traitement du nuage de points T-LIDAR ou la caractérisation du bois de réaction sur rondelles), l'ensemble de la méthodologie développée peut désormais faire l'objet de protocoles standards pour aborder la biomécanique écologique à vaste échelle, en contribuant à enrichir les bases de données de morphologie des arbres et de propriétés du bois.

ANNEXE 1 CARTE D'IDENTITE DES ARBRES DU DISPOSITIF N°1

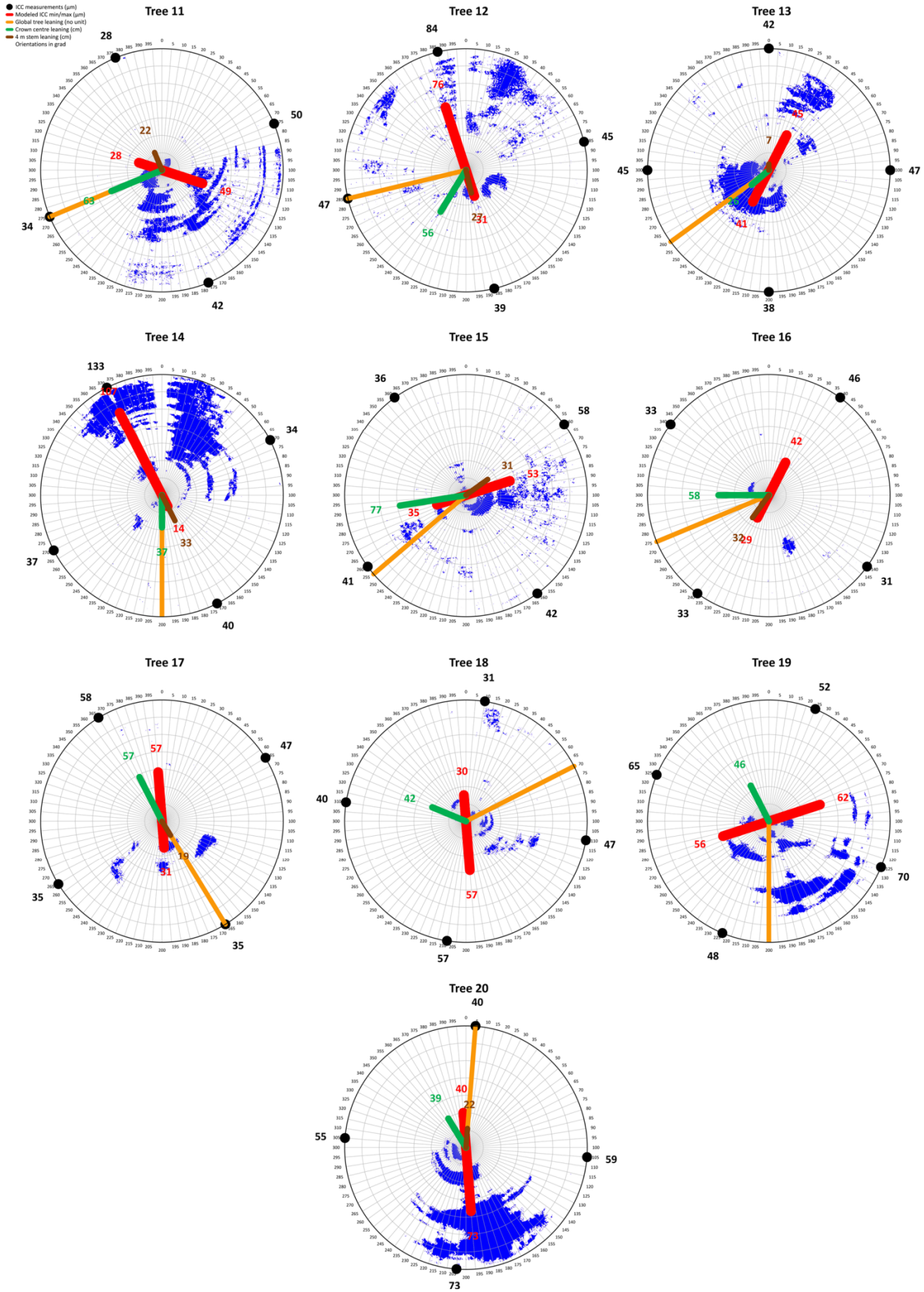
A partir des données de terrain, une procédure automatisée (Excel/VBA) a permis d'établir une « carte d'identité biomécanique » pour chaque arbre sélectionné. Cette carte d'identité représente la section transversale de la tige à 1.30 m, sur laquelle sont présents :

- la position et la valeur des indicateurs de contraintes périphériques, la première mesure étant réalisée sous l'inclinaison de la partie basale de la tige ;
- l'orientation et la valeur des contraintes minimales et maximales théoriques, évaluées selon un modèle sinusoïdal (non utilisé dans cette thèse) ;
- l'inclinaison de la partie basale de la tige (distance horizontale entre le pied de l'arbre et le point situé à 4 m de hauteur, en cm) ;
- l'excentrement du houppier (distance horizontale entre le pied de l'arbre et le centre de la projection géométrique du houppier, en cm) ;
- l'orientation de l'inclinaison globale de l'arbre (visuellement estimé par le forestier) ;
- la distribution du BT (ajouté à postériori à l'aide d'un éditeur d'image).

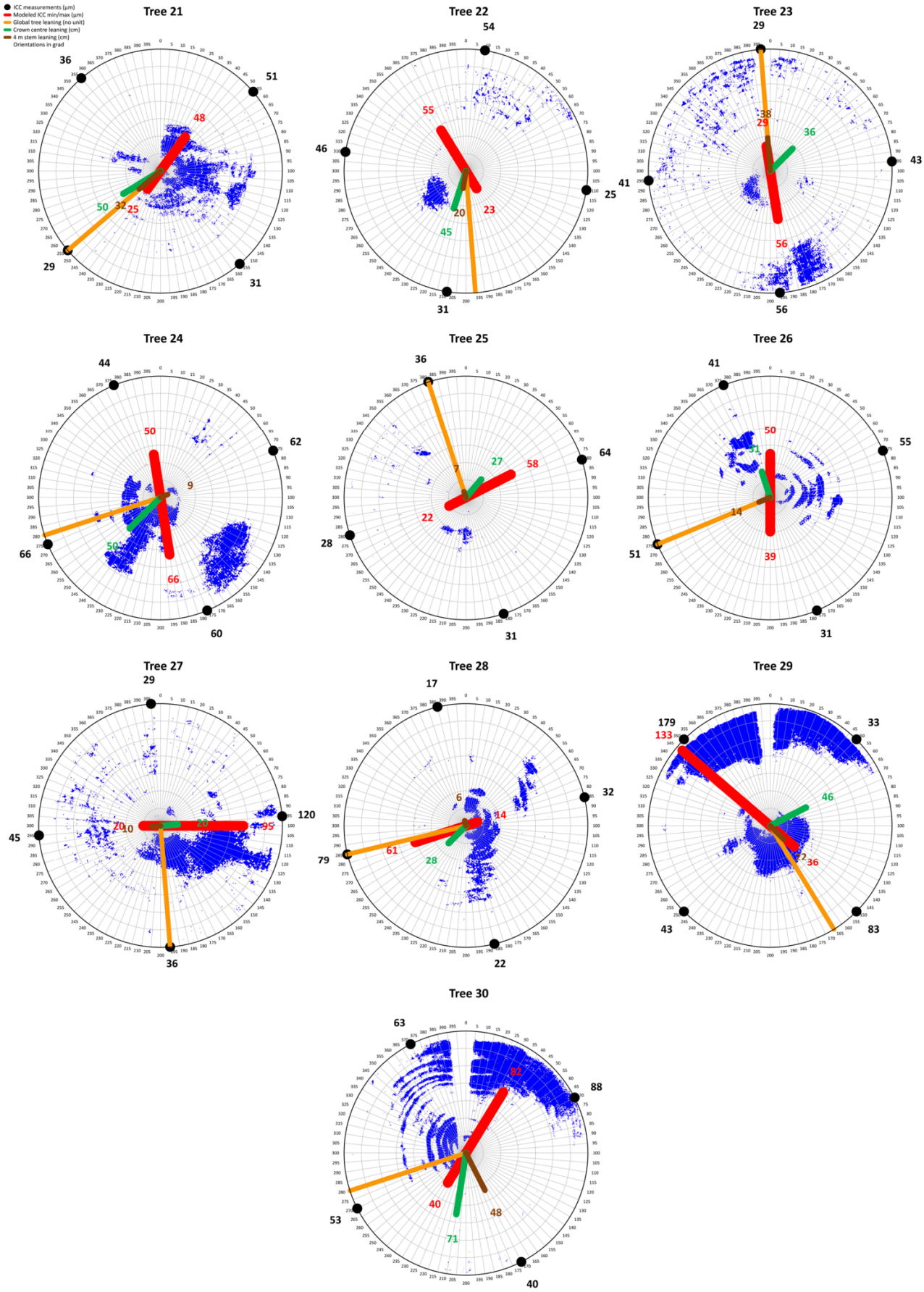
Densité 2500 tiges/ha



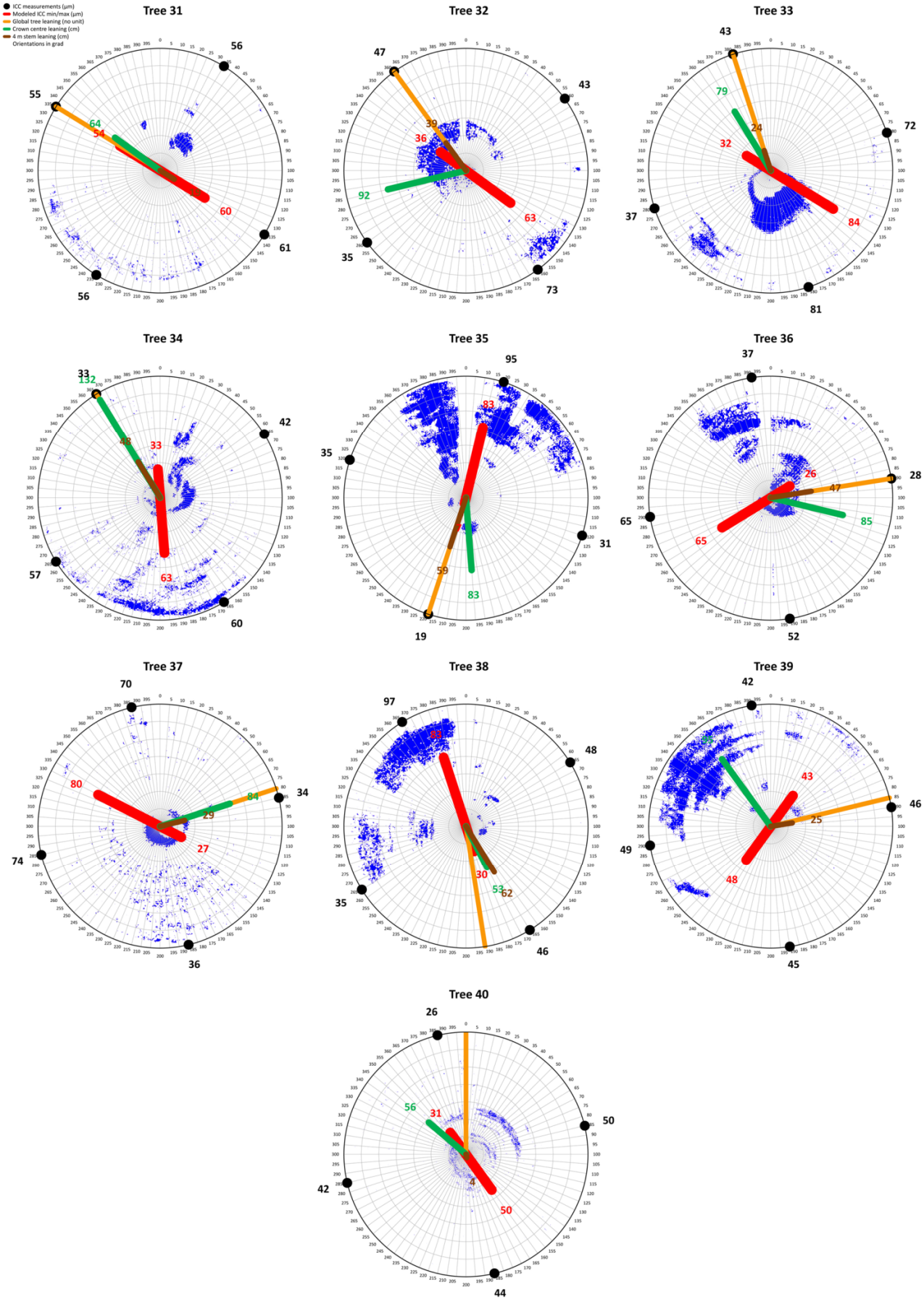
Densité 5000 tiges/ha



Densité 10 000 tiges/ha



Densité 40 000 tiges/ha



ANNEXE 2 PROTOCOLE DE SCAN EMERGE

Un protocole de scan a dû être établi afin de standardiser les mesures laser dans le cadre du projet EMERGE. Les lignes suivantes présentent le protocole « officiel », tel qu'il fut livré aux responsables du projet.

Matériel :

- Scanner terrestre LiDAR, clé de démarrage, deux batteries et leur chargeur, socle de fixation, trépied, deux jeux de cinq sphères, sangles et jalons de support des sphères, câbles d'alimentation et de connexion, iPod, équipement de connexion wifi ;
- Ordinateur portable, Pocket PC, appareil photo et fournitures d'écriture ;
- Equipement de mesure de contraintes de croissance, fiche de terrain, cf. protocole QB ;
- Prévoir des jalonettes plastiques ;
- Serpe, décamètre.

Protocole :

La réalisation des scans mobilise deux ou trois personnes afin d'assurer la mise en place et le rangement du matériel ainsi que la réalisation des mesures de contraintes de croissance.

1. Pour des raisons d'économie de temps, seul le premier scan de chaque arbre sera renommé (nom de scan se terminant en 001), les trois suivants étant lancés directement depuis le scanner, sans connexion externe (et incrémenté en 002, 003 et 004). Les arbres seront identifiés de la manière suivante : site de mesure, numéro d'arbre et numéro de scan (ex : Cpx-14001 pour le scan 001 de l'arbre numéro 14 de la campagne de Champenoux d'EMERGE).

Le scanner laser sera préalablement configuré de la façon suivante :

- Résolution de scan = 1/4 ;
- Enregistrement direct sur le disque dur interne du scanner ;
- L'angle de champ des scans sera fixé à la zone entière. Cette valeur permettra de prendre en compte la totalité de l'arbre, son environnement ainsi que les sphères ;
- L'option couleur ne sera pas utilisée.

2. Sur le terrain, cinq sphères de calibration seront placées autour de l'arbre considéré, à raison de trois près du sol et deux à différentes hauteurs (toutefois accessibles à bout de bras). Toutes les sphères devront être entièrement visibles depuis les quatre points de scan.

3. Une distance de scan sera établie de façon à obtenir une bonne visualisation du houppier de l'arbre considéré, et de manière à ce que les branches des arbres voisins n'entrent pas dans le champ de mesure du scanner. L'appareil sera ensuite mis sur trépied, la plaque métallique du scanner laser étant orientée sur la gauche de l'arbre considéré, puis démarré. Le scanner sera mis à niveau, puis le scan sera lancé (depuis l'iPod pour le premier, puis à l'aide du bouton Start du LiDAR pour les trois suivants). Les opérateurs veilleront à ne pas traverser le champ de mesure pendant le scan. En raison d'un risque pour l'œil, un périmètre de sécurité d'environ 10 mètres devra être respecté lors du fonctionnement du laser. En dessous de cette distance, le port des lunettes de protection laser est recommandé.

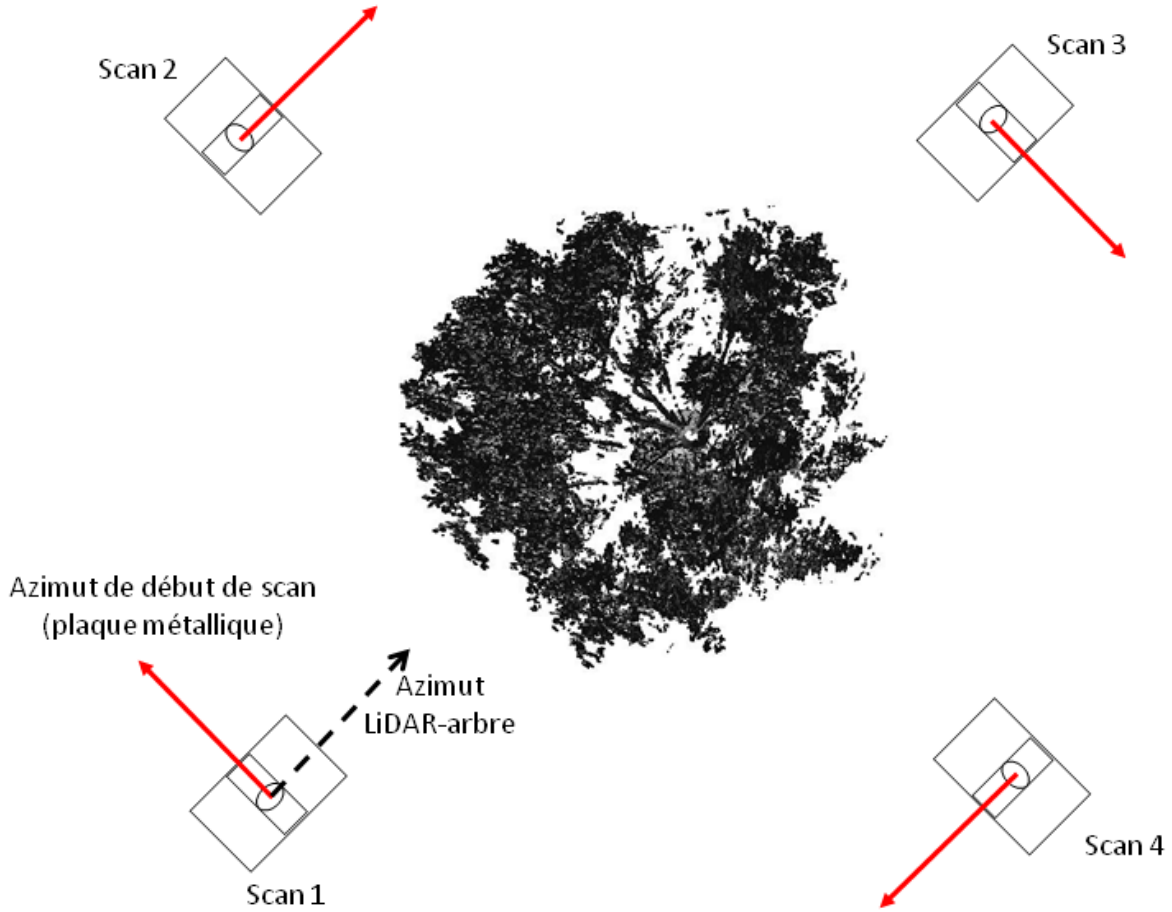
4. Quatre scans (selon quatre azimuts différents) seront réalisés autour de l'arbre, environ tous les 90° dans le sens horaire. Veiller à éteindre le scanner et à le reposer dans son sac lors des déplacements.

5. Une photo ou un schéma représentant les conditions de scan de chaque arbre sera réalisé (position du scanner laser et des sphères, dénomination du site, de l'arbre et des scans). Prévoir une fiche de renseignement indiquant l'azimut de démarrage de chaque scan (plaque métallique du scanner) ainsi que l'azimut de la direction LiDAR-arbre (en grad).

6. Pendant que deux personnes mettent en place le matériel autour du prochain arbre, la troisième réalise la mesure des contraintes de croissance.

7. Les scans seront vérifiés le soir même et les deux batteries mises en charge.

Vue de dessus :



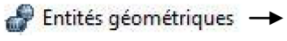
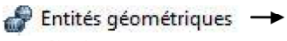
ANNEXE 3 PROTOCOLE DE RECONSTRUCTION 3D DES ARBRES DE L'ECHANTILLON N°2

Cet annexe présente le protocole de reconstruction 3D des arbres de l'échantillon n°2, scannés dans le cadre du projet EMERGE (section III. 2. 4. 3). Ce protocole, rédigé par Aurélie Colin au cours de son stage de Master 1, détaille l'ensemble des paramètres ainsi que la succession des commandes PolyWorks utilisées.

MODE OPERATOIRE POUR LE TRAITEMENT DES DONNEES SUR POLYWORKS

	Outils du logiciel
Importation des données	
Importer le **fichier** (Faro)	- IMInspect → **Fichier** → **Importer des datas** → **Données numérisées 3D** → **Grilles sphériques** → **FLS** (**parcourir**…) ; Longueur maximale d'arête : 100 Facteur d'échantillonnage : 1/1 Angle maximal : 85 Unité : METRE
Enlever les **points sans normale**	- Click droit sur chaque scan → **Propriétés** → Onglet **Data** → cocher **Enlever les points sans normale** → **Appliquer**
Affinage du **détourage**	- Barre espace pour permuter le mode (sélection/normal) ; « ⇧ + roulette de la souris » pour sélectionner un volume de points ; Touche « suppr » pour supprimer
Ajustement des POLYLIGNES et des CYLINDRES NON-AUTOMATIQUEMENT	
Ajustement de la **polyligne** du **tronc** avec la méthode « à partir du suivi » et la sous-méthode « tuyau » ; **Etendre la polyligne** jusqu'aux points les plus hauts de l'apex dans le nuage de points ; Nommer la polyligne « **T.0.0.0.0** »	-  → méthode « **à partir du suivi** » → sous-méthode : « **tuyau** » → gabarit de diamètre : **variable** → sélectionner les points : **vers l'extérieur** → ancrer 2 points, click droit et ajuster le cylindre autour du tronc - → Etendre la polyligne
Pour le **tronc**, placer **un cylindre par point** de polyligne tant que cela est possible; **Nommer** le 1er cylindre « **T.0.0.0.0.d1** », le nème cylindre « **T.0.0.0.0.dn** » ; Si l'arbre est écorché à 1m30, ne pas placer de cylindre à cette hauteur pour ne pas fausser l'estimation du D130 et du volume de la tige	- Sélectionner des points →  → méthode : **ajuster** → sous-méthode : **ajuster aux éléments** → type d'ajustement : **best-fit** → **Créer**
Matérialiser avec les **polylignes** une branche après l'autre, une ramification après l'autre avec la méthode « ancrer » ; Représenter les branches (en totalité ou à partir d'un diamètre d'insertion donné) au maximum selon leur perceptibilité dans le nuage de points;	-  → méthode « **ancrer** » → type de polyligne : **ouvrir** → **Ancrer**

	Outils du logiciel
Nommer la polyligne **selon l'axe** qu'elle représente de la façon suivante : « a.b.c.d.e » a : axe principal b : 1ère ramification c : 2ème ramification, ….	
TOUS LES CYLINDRES ET TOUTES LES POLYLIGNES DU PROJET DOIVENT ETRE NOTES AVEC LE MEME NOMBRE DE RAMIFICATIONS	
Après chaque polyligne créée, placer dessus **le + de cylindres possible**, notamment à l'insertion de l'axe ; **Nommer** les cylindres identiquement à la polyligne à laquelle ils se rapportent en ajoutant « **.d1** », …, « **.dn** » ; Dans l'arbre de création, regrouper les cylindres et les polylignes relatifs à une même branche dans un sous-ensemble	- Sélectionner dans l'arbre de création les cylindres et les polylignes → click droit → Editer → je sais plus
Une fois toutes les polylignes et tous les cylindres créés, on **exporte** les **points de polylignes** directement en **fichier texte** et les **cylindres** indirectement en fichier Excel via un **rapport**	Click droit sur Entités géométriques → **Sélectionner** → **Polylignes** → **Tout** → click droit sur la sélection → **Exporter** → **Vers un fichier texte…** - Click droit sur Entités géométriques → **Sélectionner** → **Cylindres** → **Tout** → **Fenêtre** → **Contrôles d'identités** cocher **Rayon**, **Point médian X**, **Point médian Y**, **Point médian Z** → click droit sur la sélection → **Rapport** - Aller dans **Eléments** (dans arbres de création) → click droit sur **Rapport** → **Exporter vers un fichier Excel**
Ajustement des POLYLIGNES et des CYLINDRES SEMI-AUTOMATIQUEMENT	
Ajustement de la **polyligne** du **tronc** avec la méthode « à partir du suivi » et la sous-méthode « tuyau » ; **Etendre la polyligne** jusqu'aux points les plus hauts de l'apex dans le nuage de points ;	-  → méthode « **à partir du suivi** » → sous-méthode : « **tuyau** » → gabarit de diamètre : **variable** → sélectionner les points : **vers l'extérieur** → ancrer 2 points, click droit et ajuster le cylindre autour du tronc - → Etendre la polyligne
Isoler les points du tronc en cachant ceux autour	- Sélectionner les points à cacher → « Ctrl+d » -Sélectionner les points à conserver → « Ctrl+k »
Lancer la macro « Ajustement_cylindres »	- Procédure macro :

	Outils du logiciel
Supprimer les cylindres incohérents, notamment ceux à 1m30 si l'arbre est écorché à cette hauteur ; Recréer des cylindres manuellement si besoin et les renommer	- Sélectionner des points →  → méthode : **ajuster** → sous-méthode : **ajuster aux éléments** → type d'ajustement : **best-fit** → **Créer**
Regrouper la polyligne, les points, les vecteurs et les cylindres **dans un sous-ensemble** nommé par exemple « Tronc »	- Sélectionner dans l'arbre de création les polylignes, les points, les vecteurs et les cylindres → click droit → Editer → je sais plus
Restaurer tous les points du nuage et isoler la première branche à reconstruire; Matérialiser cette branche en « ancrant » dessus une polyligne ; Lancer la macro « Ajustement_cylindres » et procéder comme précédemment ; Matérialiser si besoin (selon les conditions de reconstruction) les ramifications de cette branche	-  → méthode « **ancrer** » → type de polyligne : **ouvrir** → **Ancrer**
!! ATTENTION !! AUCUN ELEMENT NE DOIT ETRE CREE DANS L'ARBRE DE CREATION ENTRE LA CREATION D'UNE POLYLIGNE ET LE LANCEMENT DE LA MACRO ET TOUS LES CYLINDRES ET TOUTES LES POLYLIGNES DU PROJET DOIVENT ETRE NOTES AVEC LE MEME NOMBRE DE RAMIFICATIONS	
Supprimer les cylindres incohérents ; Recréer des cylindres manuellement si besoin et les renommer	
Regrouper la polyligne, les points, les vecteurs et les cylindres d'une branche, d'une ramification ou des deux **dans un sous-ensemble**	- Click droit sur  → **Sélectionner** → **Polylignes** → **Tout** → click droit sur la sélection → **Exporter** → **Vers un fichier texte…**
Répéter les trois derniers points pour les autres branches à reconstruire	- Click droit sur  → **Sélectionner** → **Cylindres** → **Tout** → **Fenêtre** → **Contrôles d'identités** cocher **Rayon**, **Point médian X**, **Point médian Y**, **Point médian Z** → click droit sur la sélection → **Rapport**
Une fois toutes les polylignes et tous les cylindres créés, on **exporte** les **points de polylignes** directement en **fichier texte** et les **cylindres** indirectement en fichier Excel via un **rapport**	- Aller dans **Eléments** (dans arbres de création) → click droit sur **Rapport** → **Exporter vers un fichier Excel**
Traiter ces données sur un tableur à partir du fichier « Data_arbre_modèle »	

ANNEXE 4 MASSE VOLUMIQUE DES ARBRES DE L'ECHANTILLON N°2

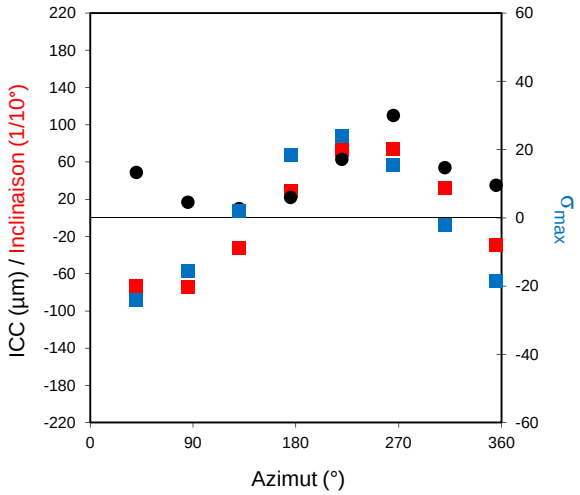
Le calcul du moment de flexion global des arbres de l'échantillon n°2 (section III. 2. 4. 3) a nécessité d'attribuer une masse aux différents éléments volumiques des maquettes 3D. Le tableau suivant présente les valeurs de masse volumique, obtenues par d'autres acteurs du projet EMERGE (Mickaël Rivoire, Tristan Senga Kiesse, Philippe Santenoise), que nous avons utilisées pour la conversion volume/masse.

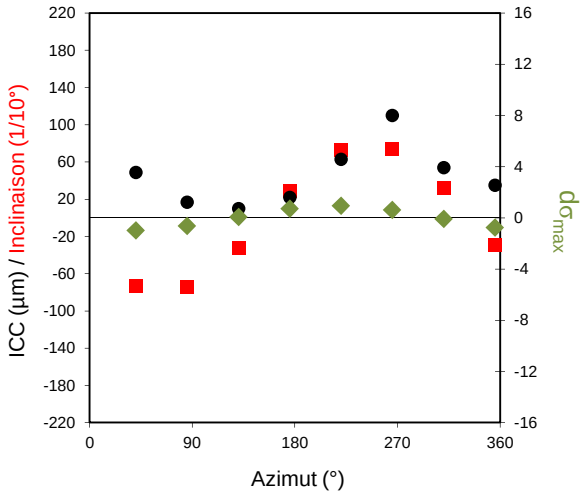
Espèce	Arbre	Masse volumique ($kg.m^{-3}$)
Chêne sessile	2	954
Chêne sessile	3	893
Chêne sessile	4	944
Chêne sessile	5	866
Chêne sessile	6	840
Chêne sessile	7	914
Chêne sessile	8	819
Chêne sessile	9	905
Chêne sessile	10	905
Chêne sessile	11	890
Chêne sessile	12	886
Chêne sessile	13	850
Chêne sessile	14	931
Chêne sessile	17	984
Chêne sessile	18	931
Chêne sessile	19	928
Chêne sessile	21	979
Robinier	71	803
Robinier	72	771
Robinier	73	758
Robinier	74	741
Chêne pubescent	77	1005
Chêne pubescent	78	1076
Chêne pubescent	84	979
Frêne	86	759
Frêne	87	657
Frêne	89	625
Frêne	91	582
Bouleau	95	799
Bouleau	96	844
Bouleau	98	827
Bouleau	99	801
Tilleul	101	758
Tilleul	105	733
Tilleul	107	787
Aulne	109	660
Aulne	110	679
Aulne	111	714
Aulne	114	739
Aulne	115	742

ANNEXE 5 PROFILS BIOMECANIQUES DES ARBRES DE L'ECHANTILLON N°2

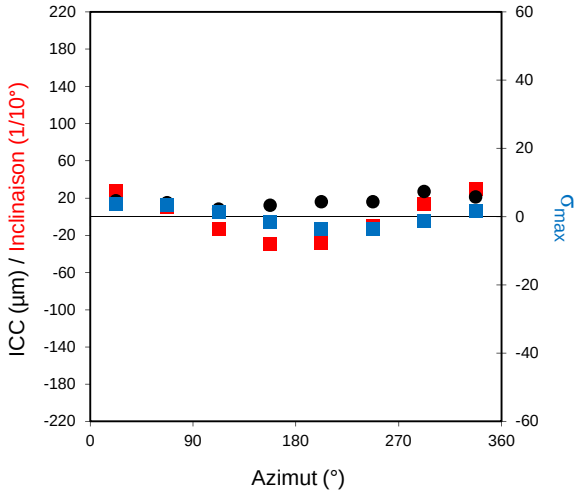
Pour chaque arbre de l'échantillon n°2 furent établis les profils de variation des *ICC*, de l'inclinaison locale moyenne (variation sinusoïdale), de la contrainte de flexion et du changement de contrainte de flexion (variations sinusoïdales) sur la circonférence de l'arbre à 1.30 m. Les profils présentés pour l'inclinaison locale moyenne, la contrainte de flexion et le changement de contrainte de flexion furent interpolés afin de faire correspondre leurs azimuts aux azimuts des mesures d'*ICC*.

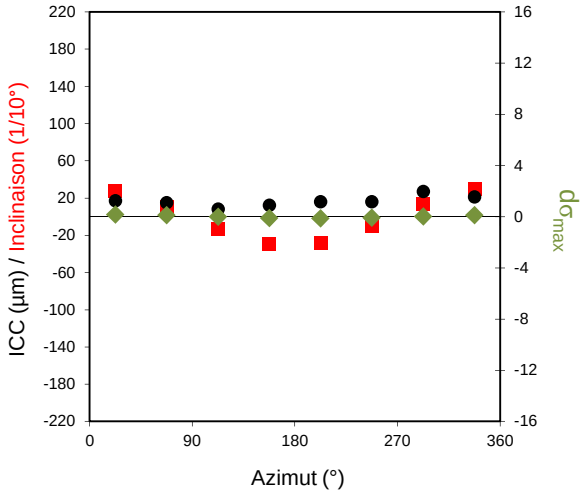
Chêne sessile 02



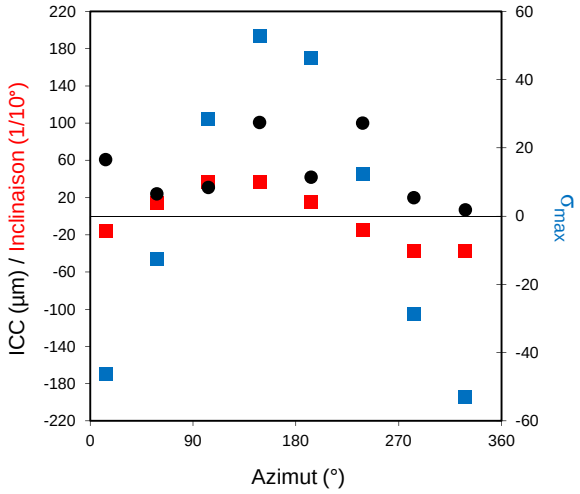


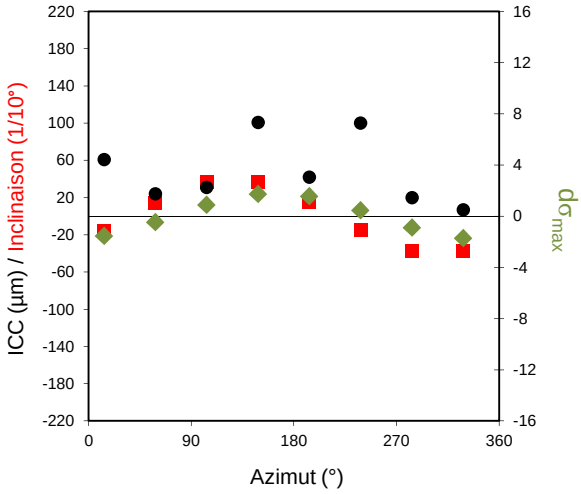
Chêne sessile 03



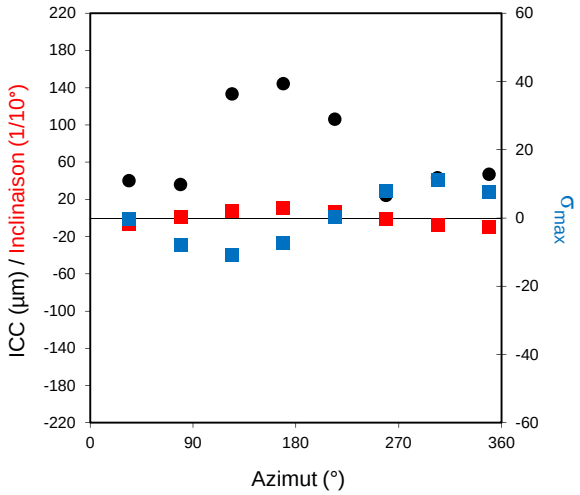


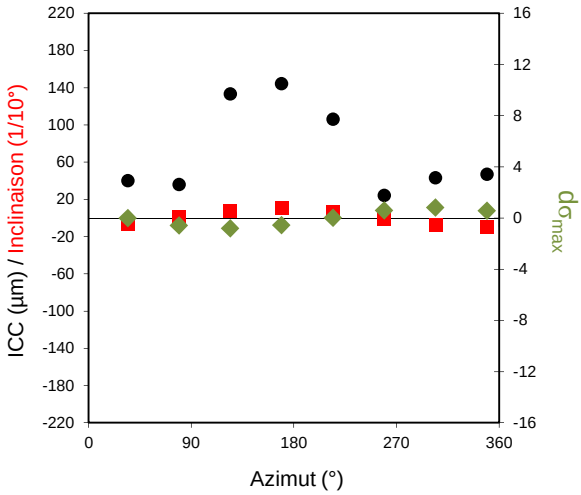
Chêne sessile 04



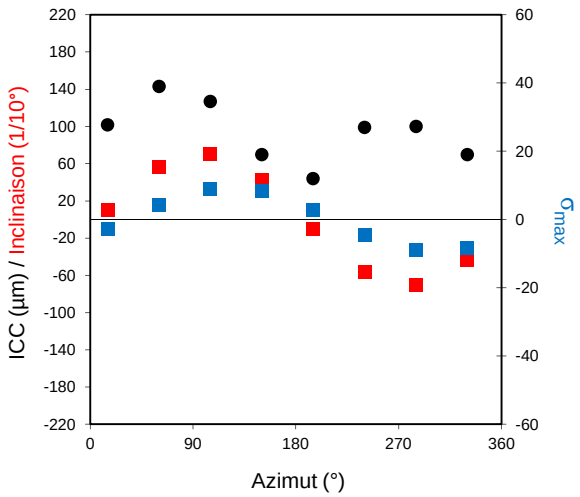


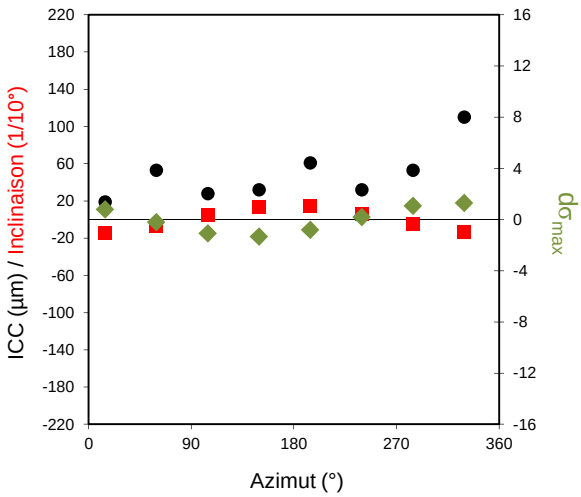
Chêne sessile 05



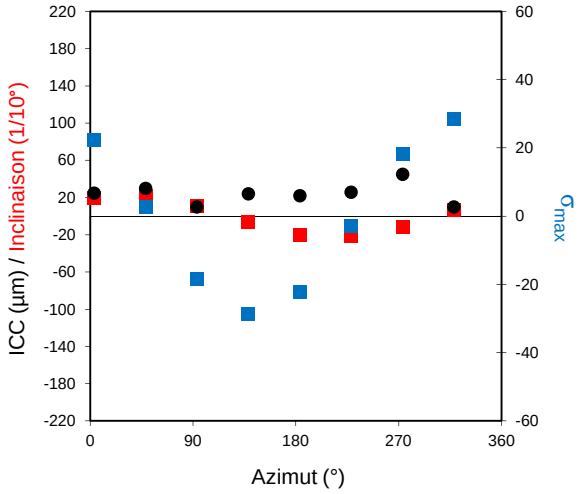


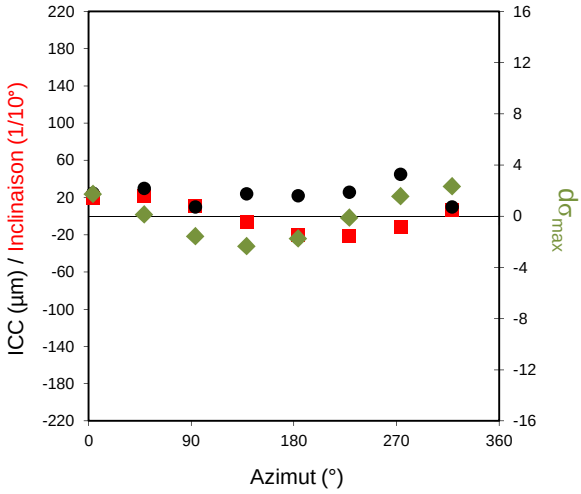
Chêne sessile 06



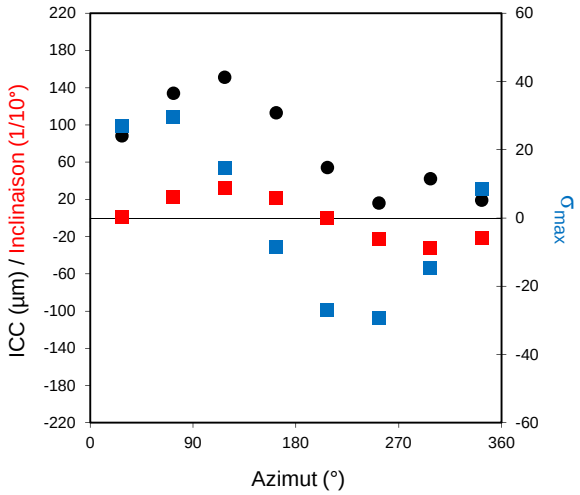


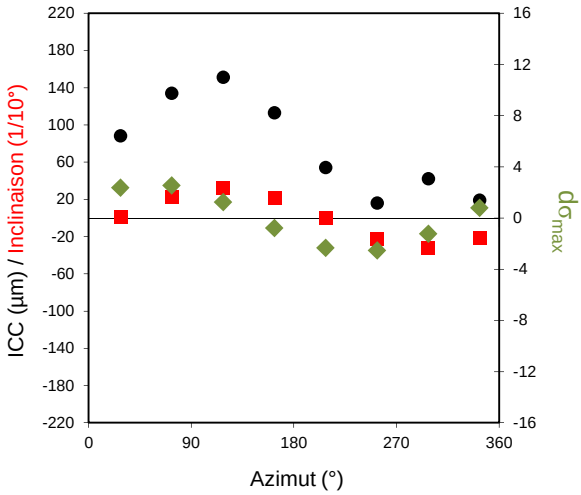
Chêne sessile 07



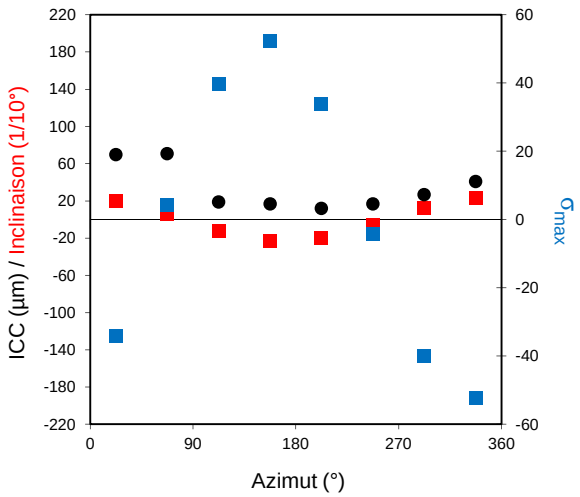


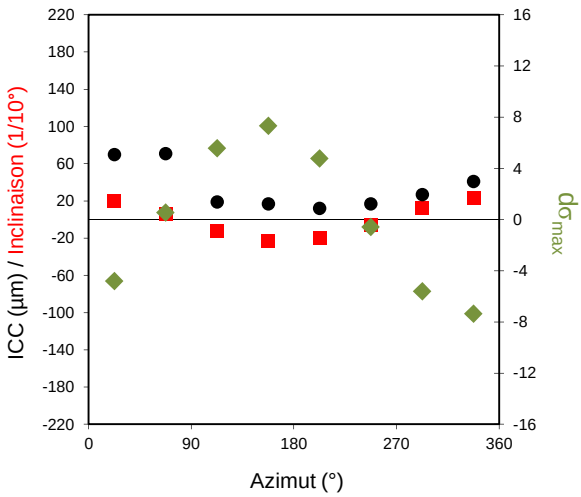
Chêne sessile 08



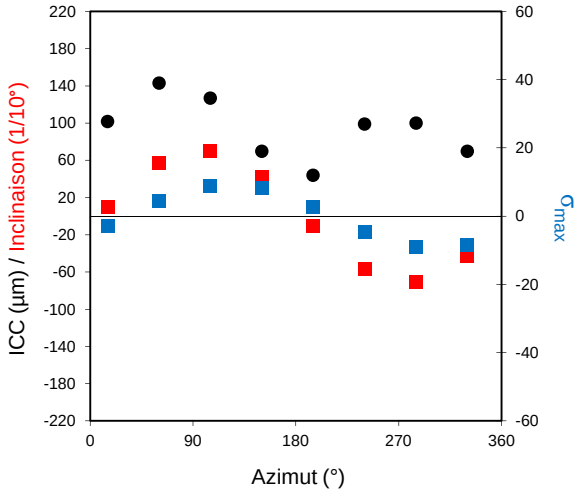


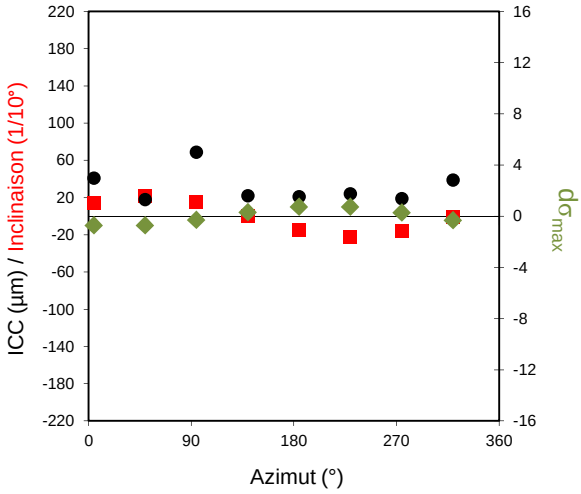
Chêne sessile 09



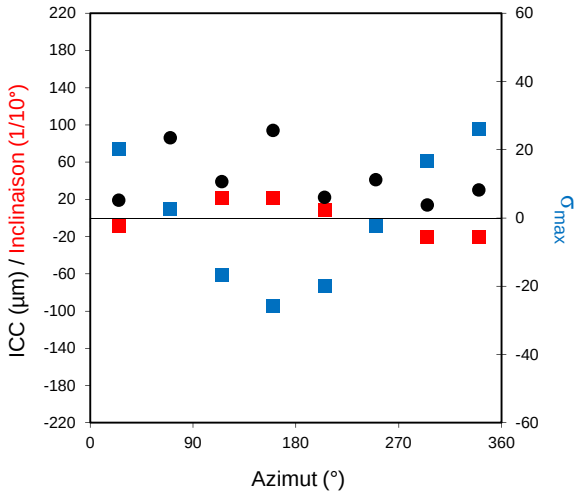


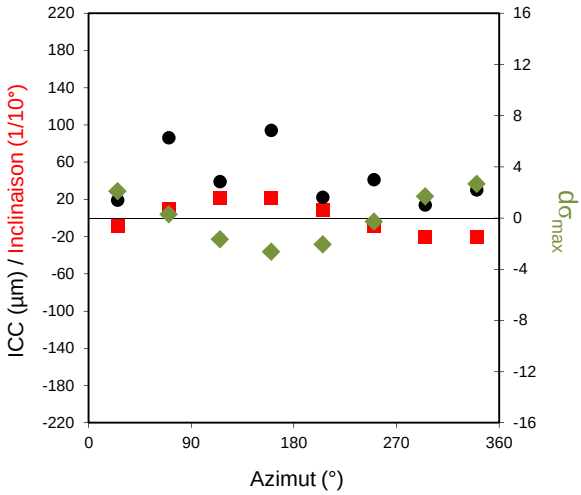
Chêne sessile 10



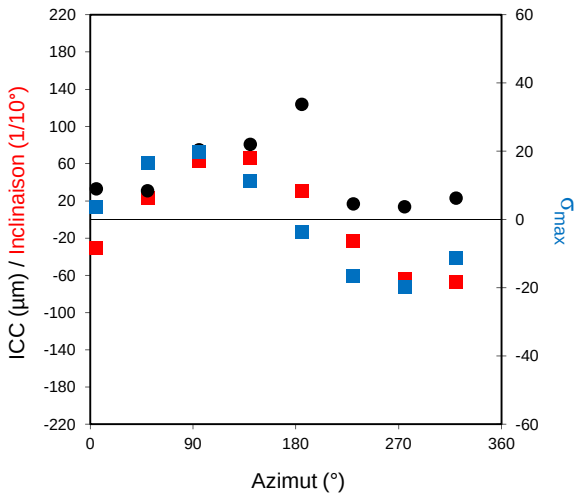


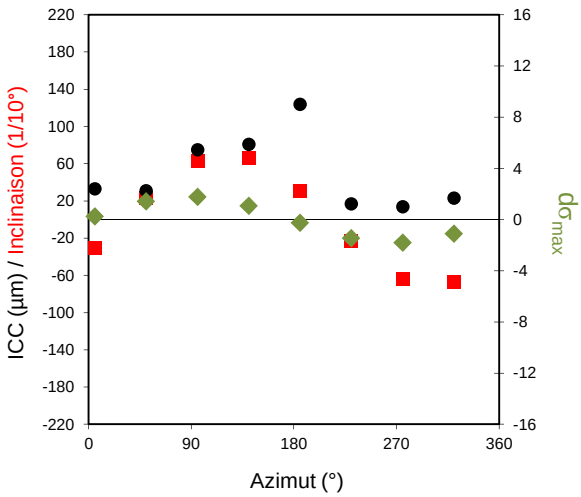
Chêne sessile 11



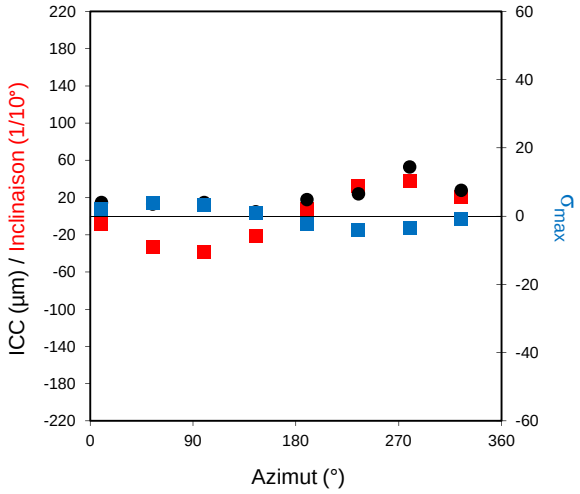


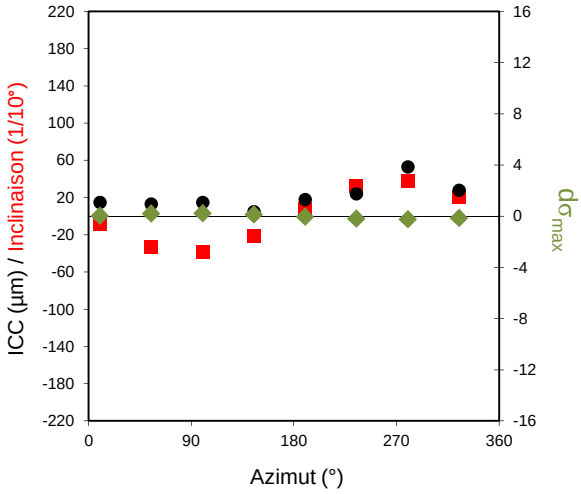
Chêne sessile 12



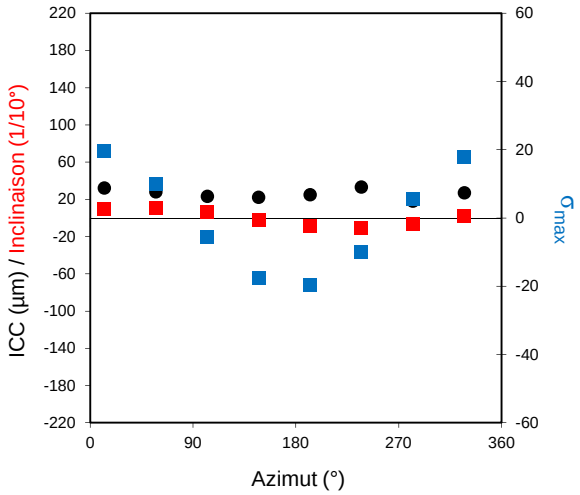


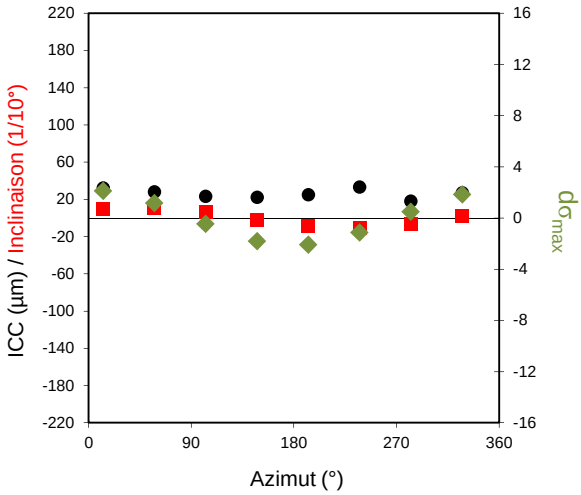
Chêne sessile 13



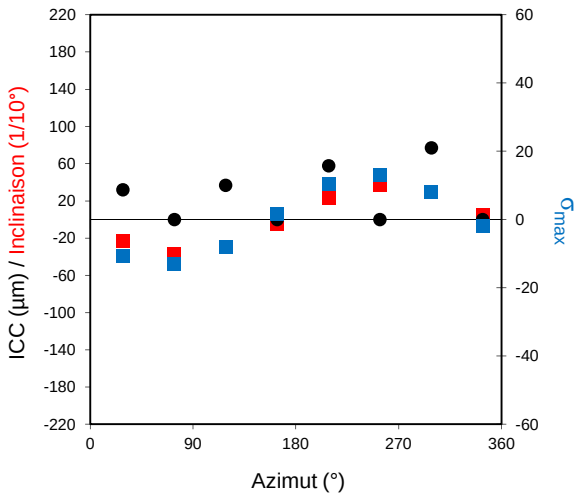


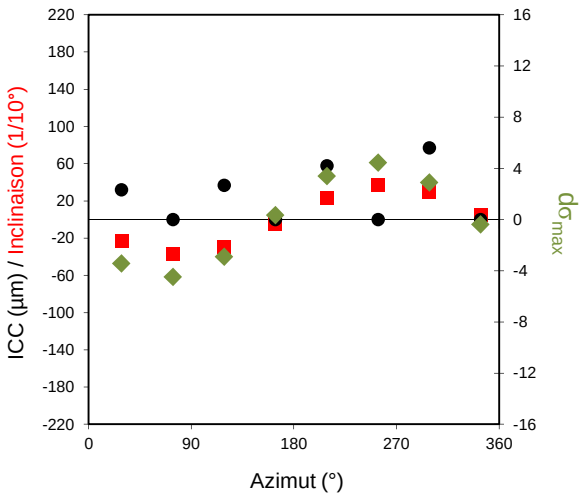
Chêne sessile 14



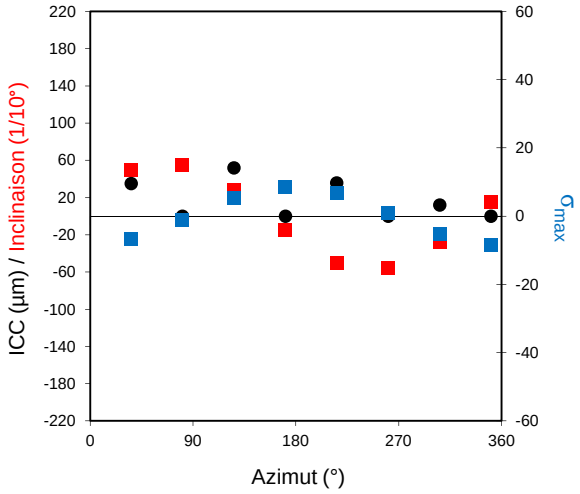


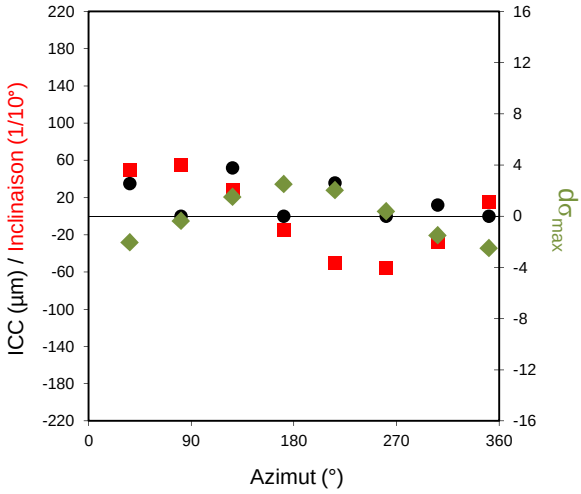
Chêne sessile 17



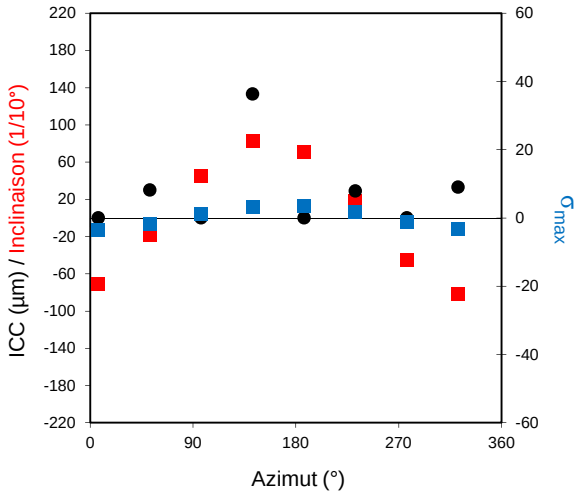


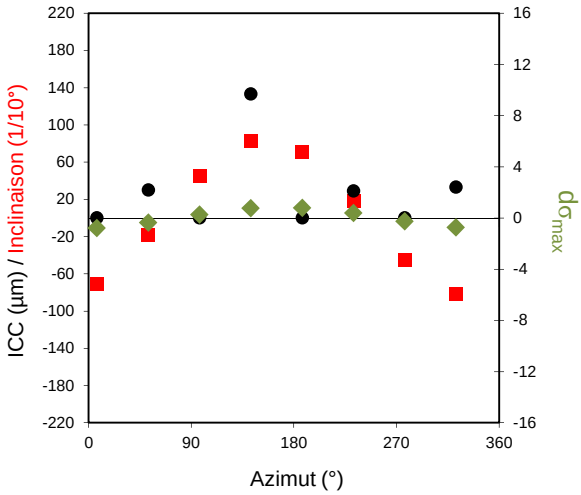
Chêne sessile 18



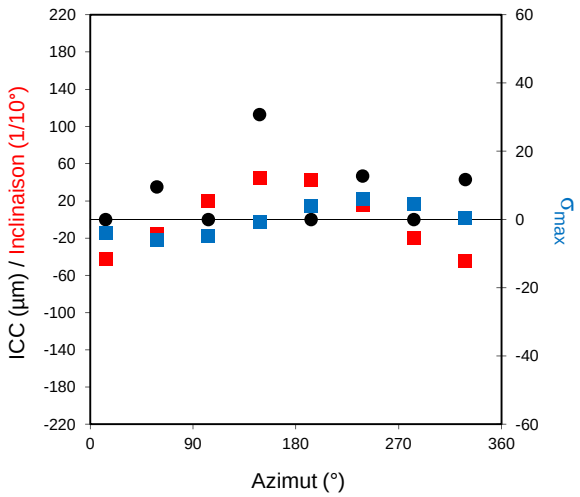


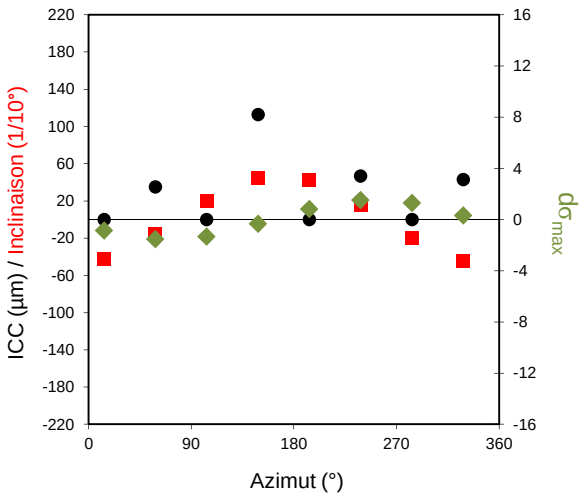
Chêne sessile 19



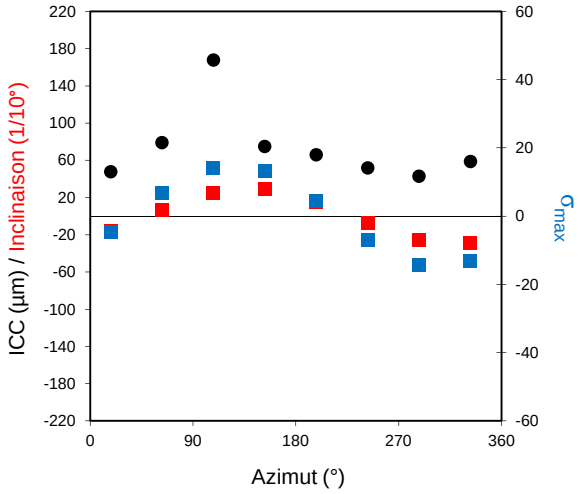


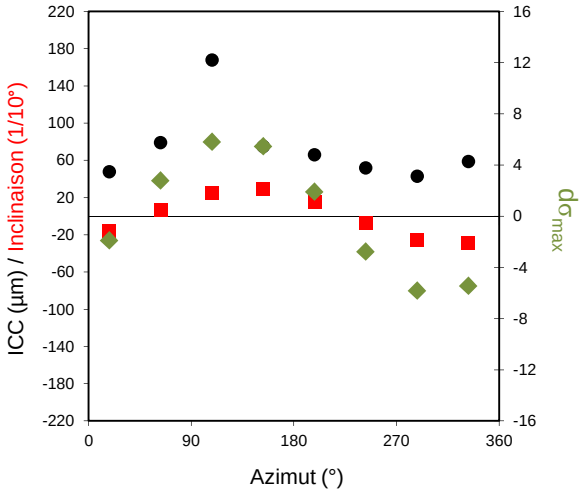
Chêne sessile 21



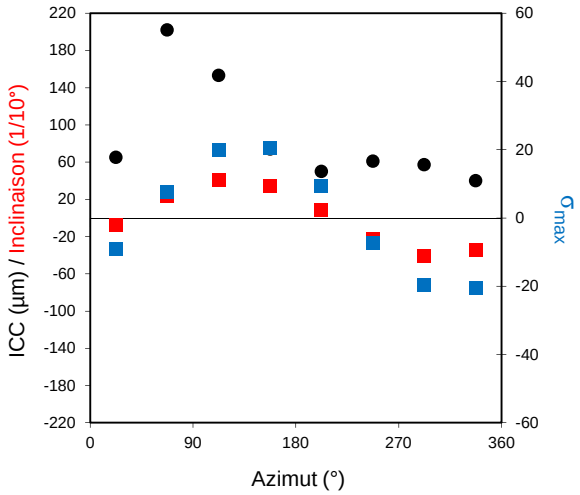


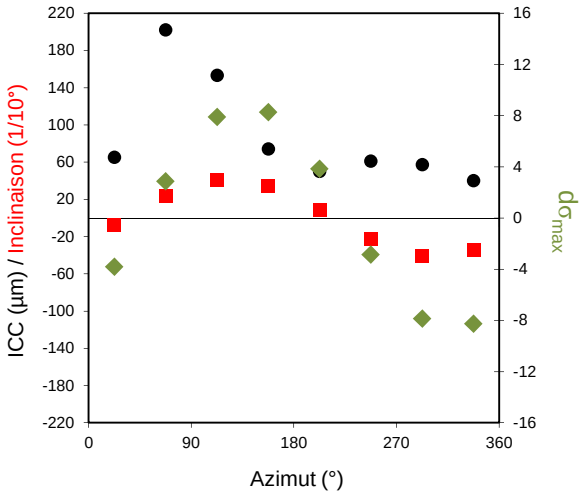
Robinier 71



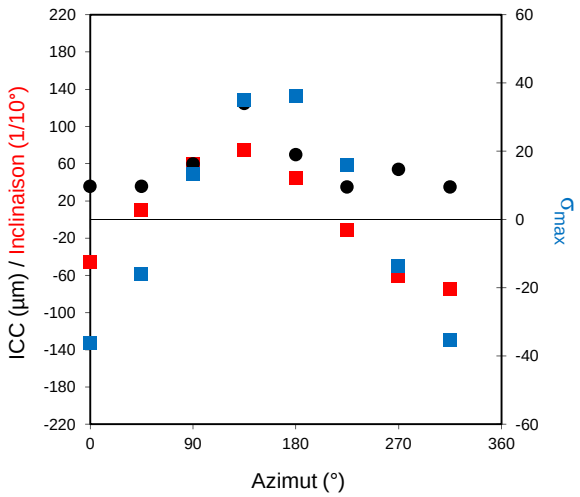


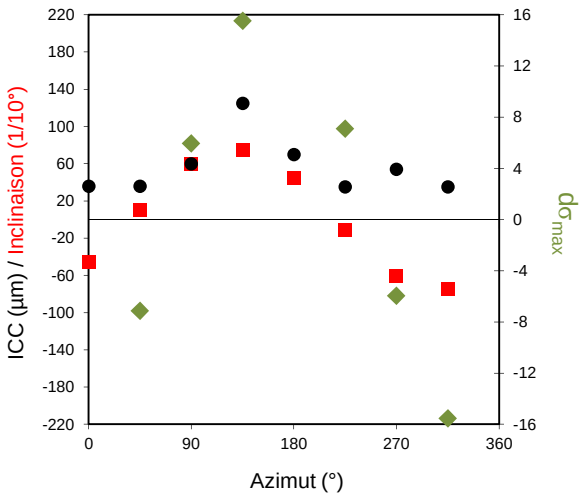
Robinier 72



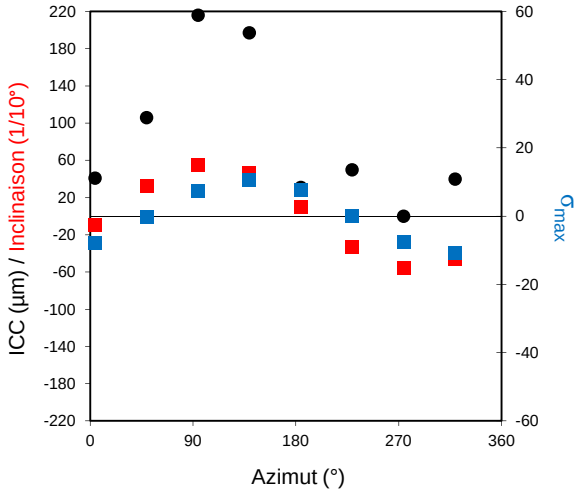


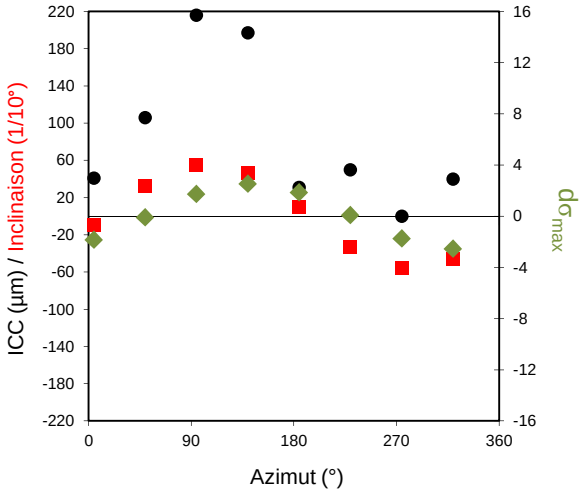
Robinier 73



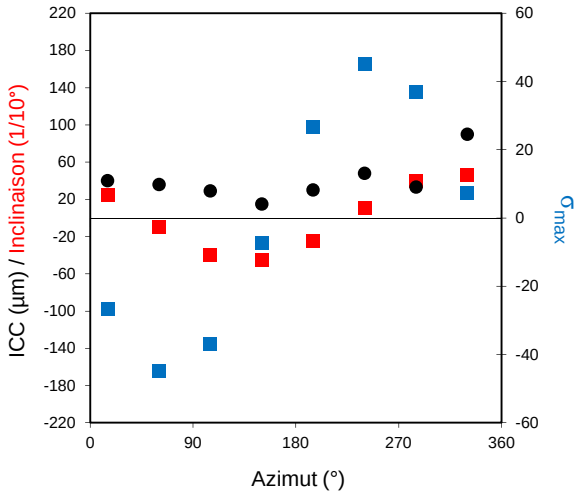


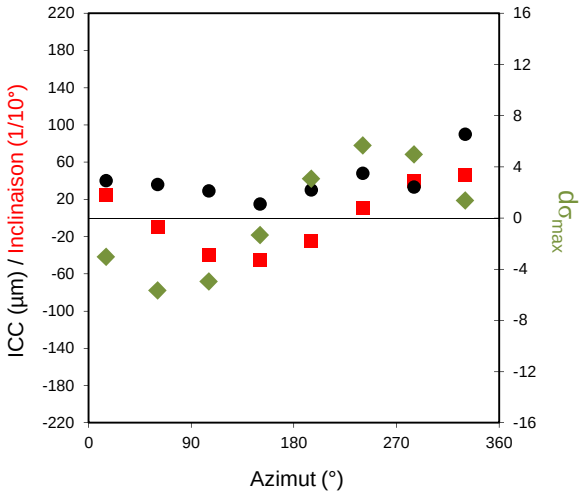
Robinier 74



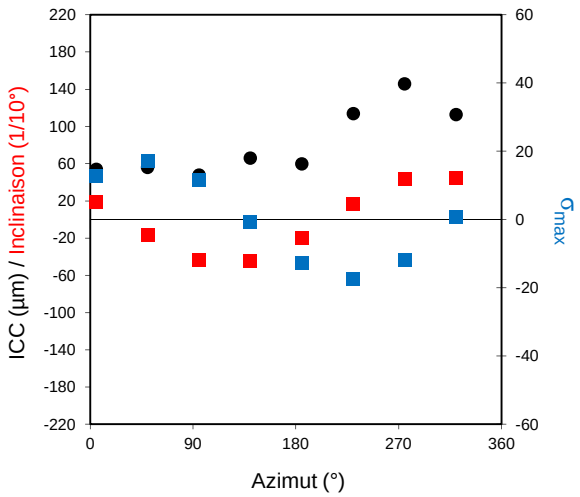


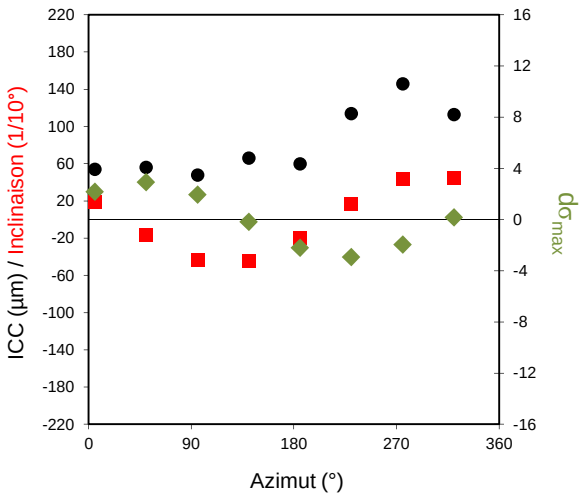
Chêne pubescent 77



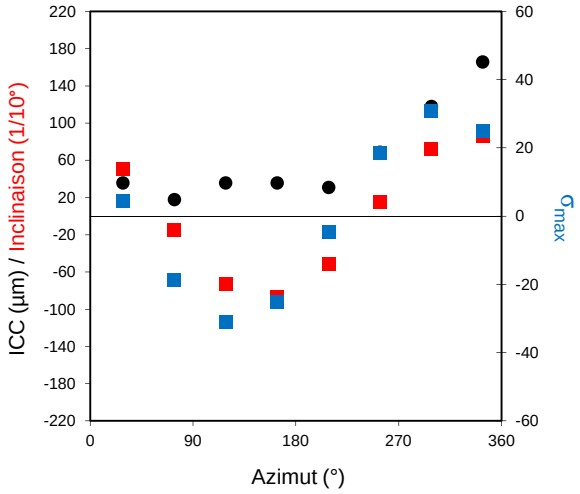


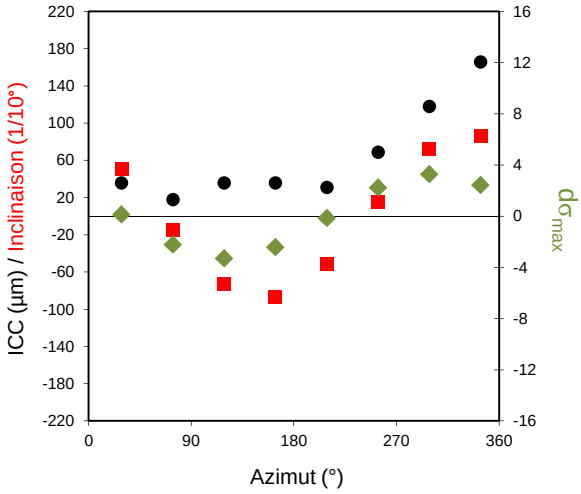
Chêne pubescent 78



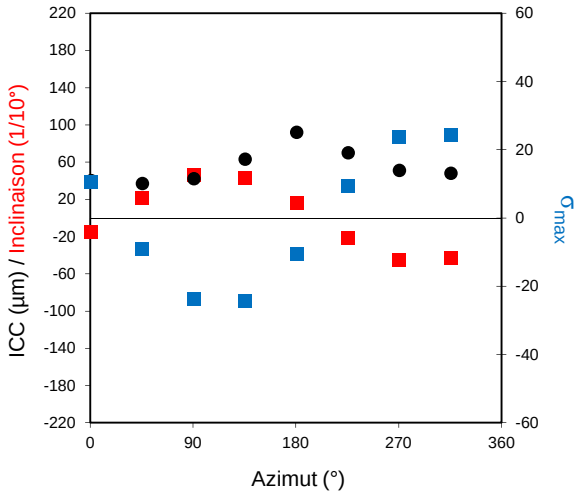


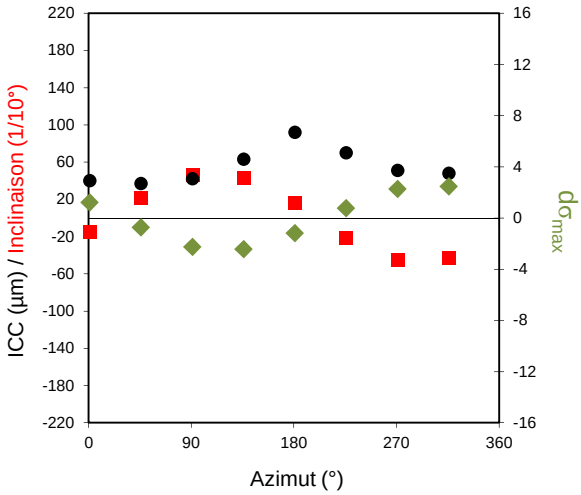
Chêne pubescent 84



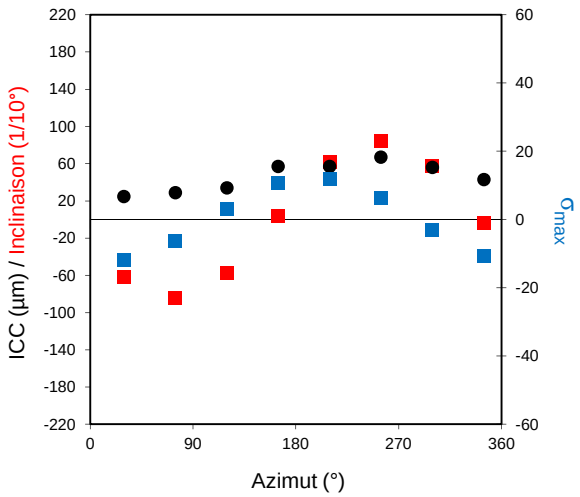


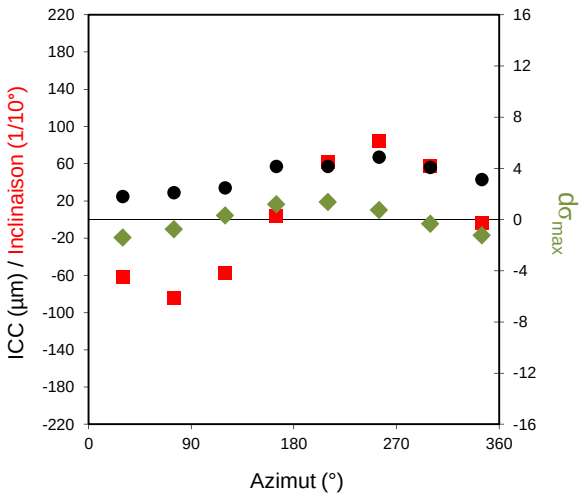
Frêne 86



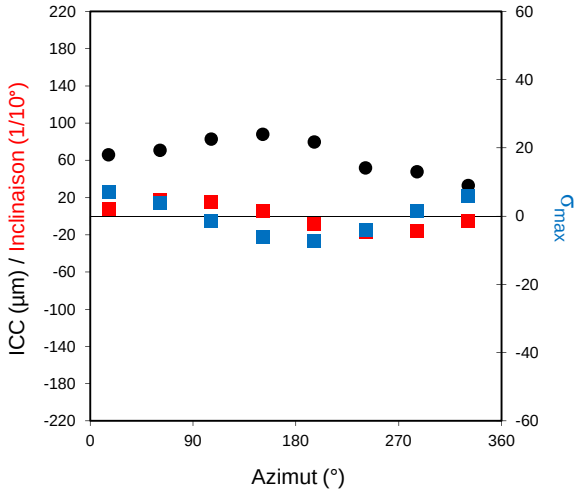


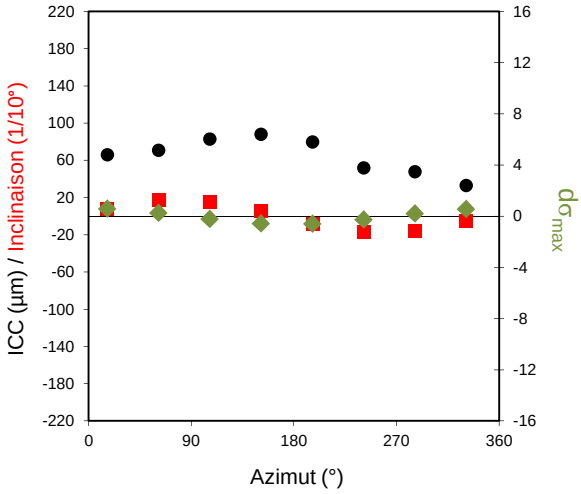
Frêne 87



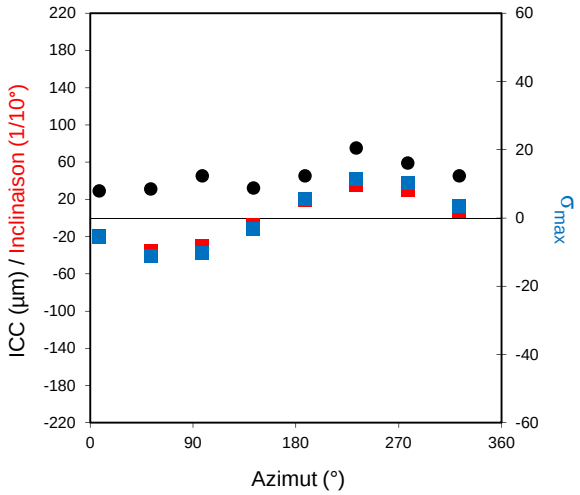


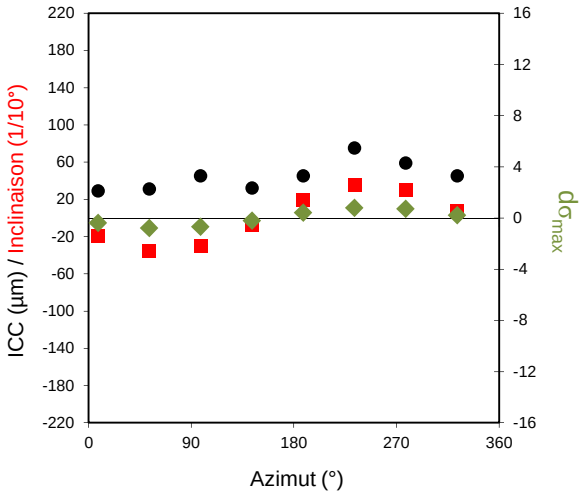
Frêne 89



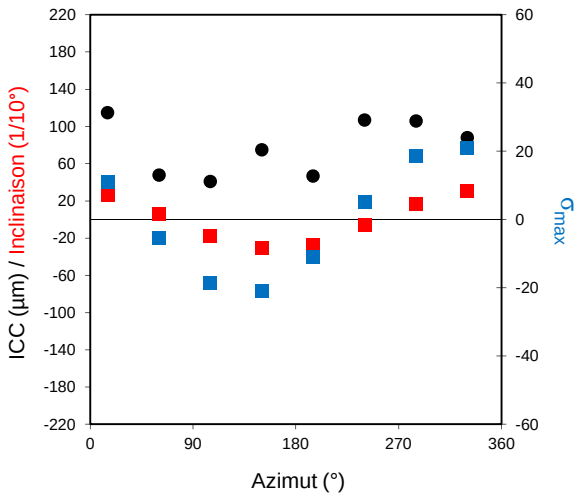


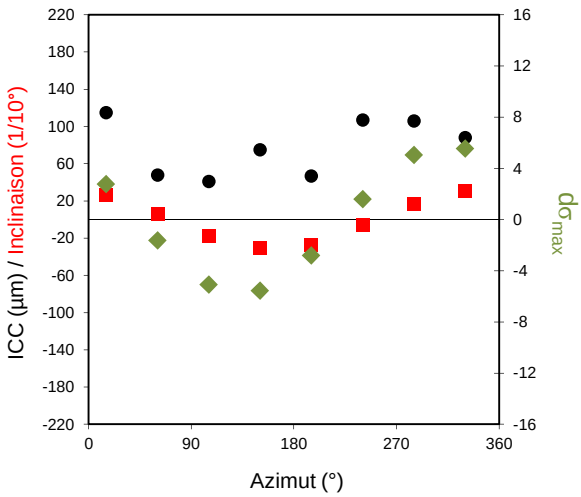
Frêne 91



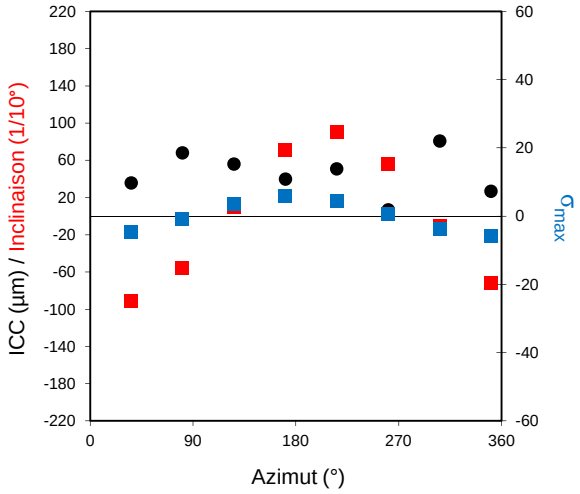


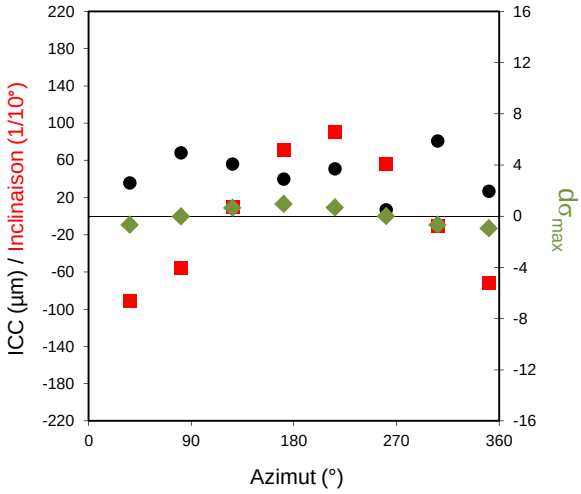
Bouleau 95



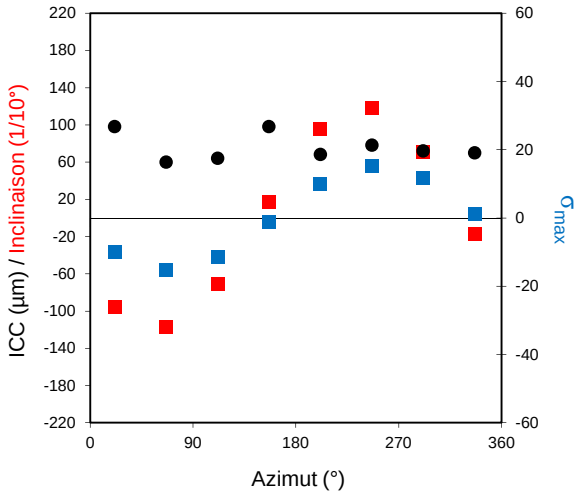


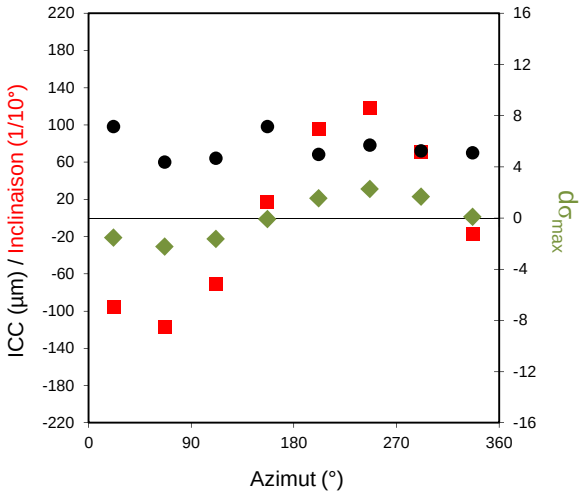
Bouleau 96



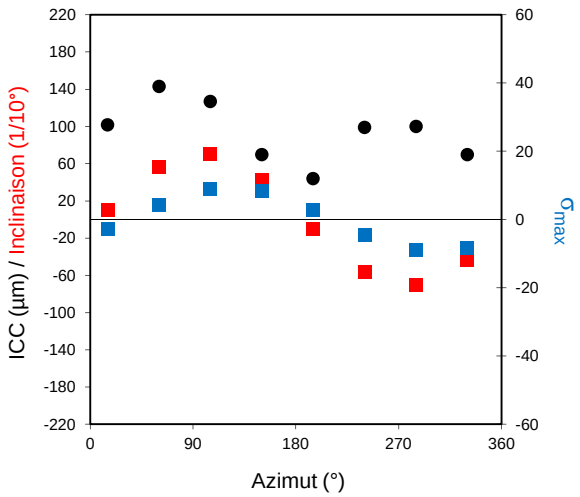


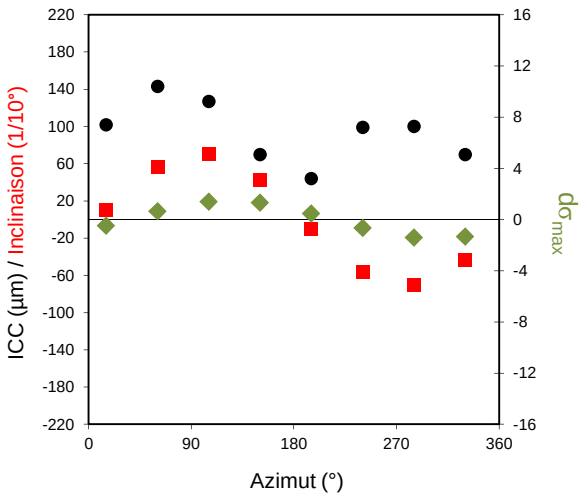
Bouleau 98



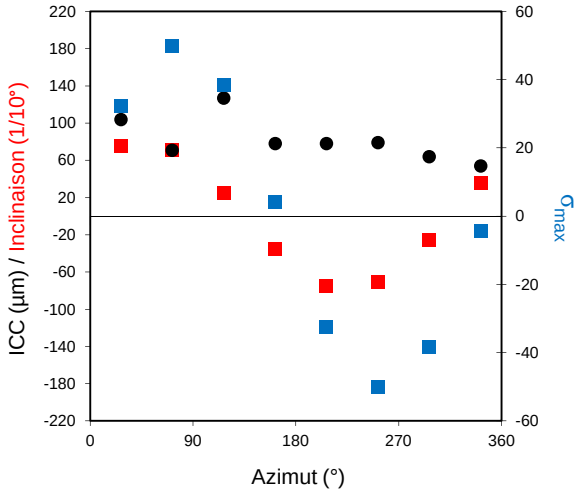


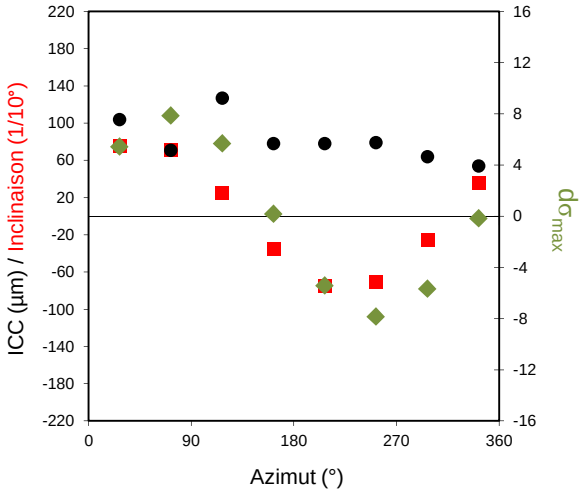
Bouleau 99



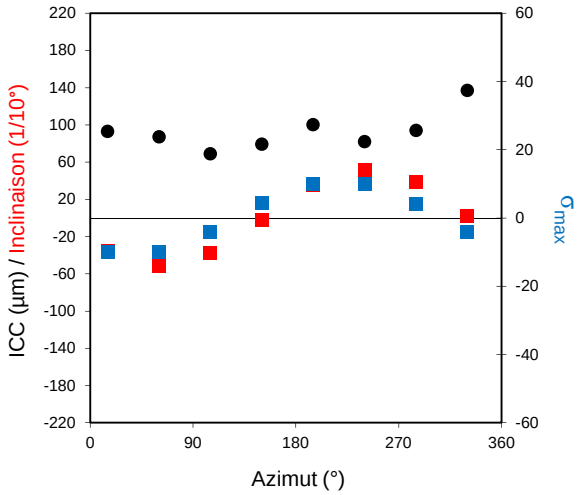


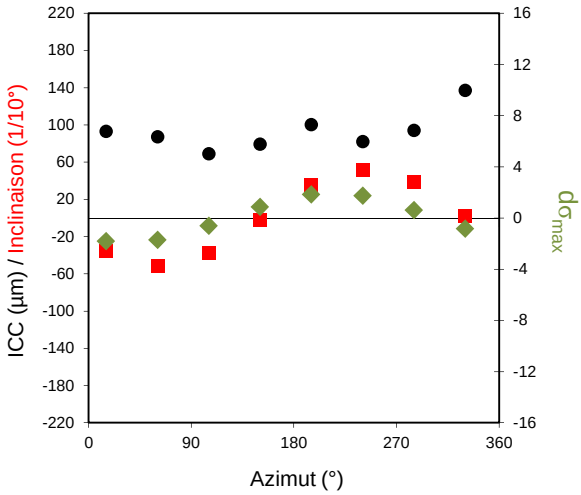
Tilleul 101



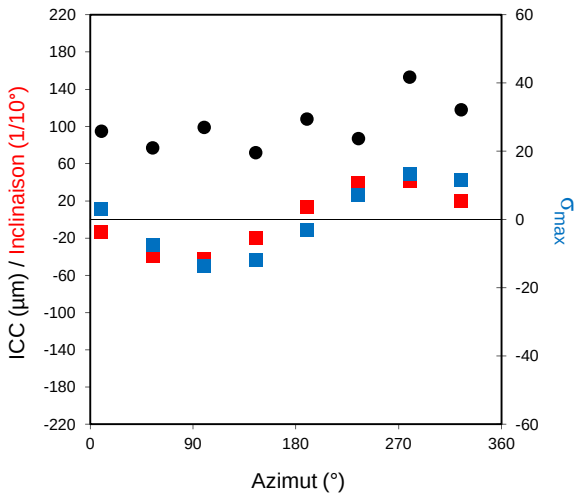


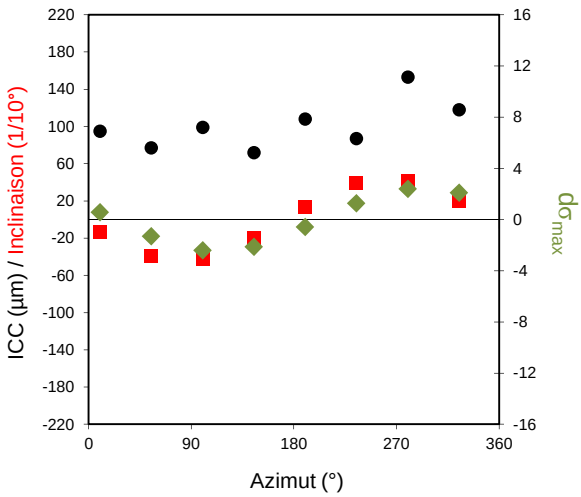
Tilleul 105



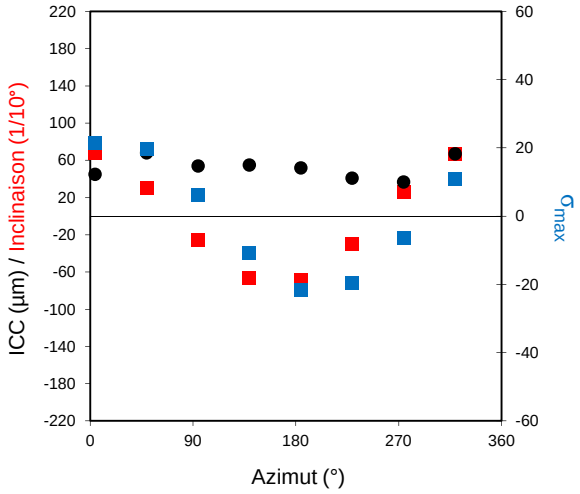


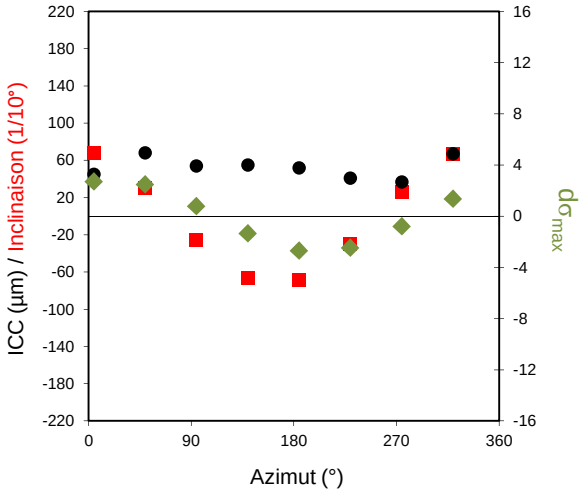
Tilleul 107



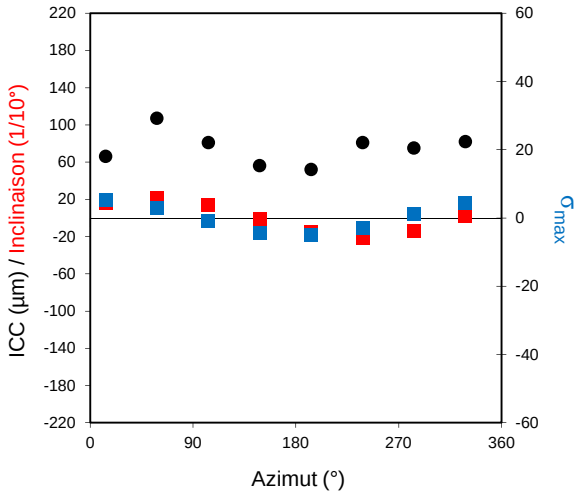


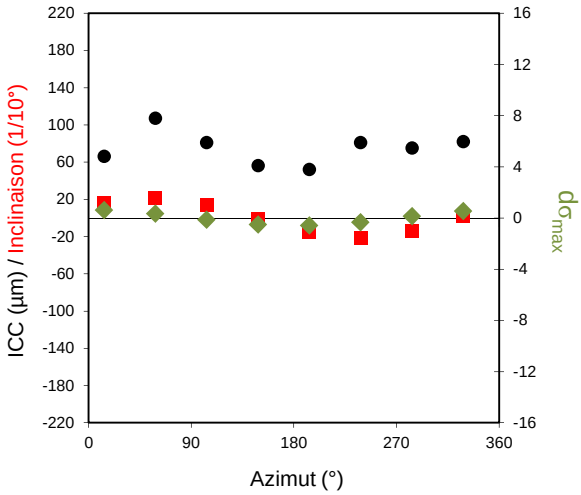
Aulne 109



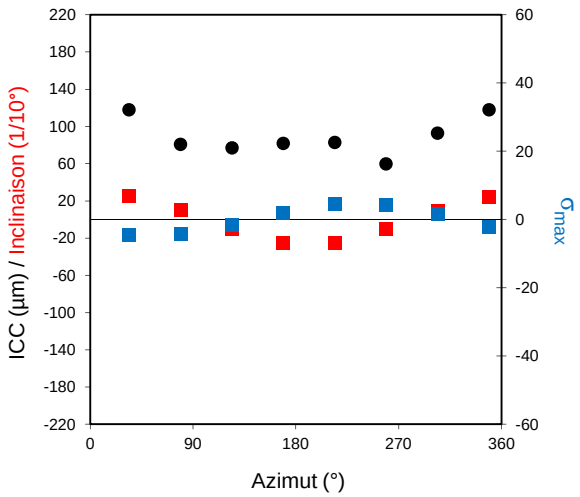


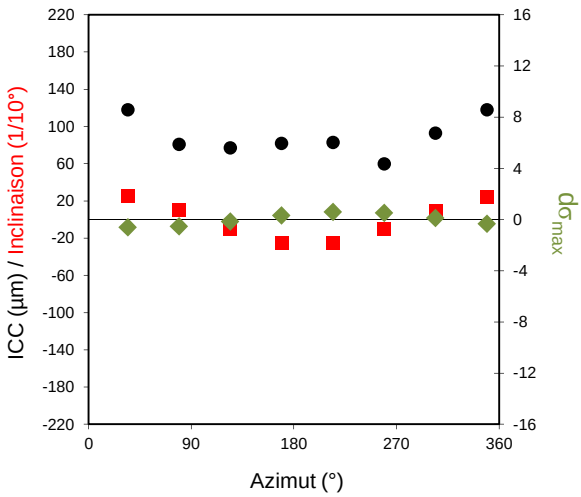
Aulne 110



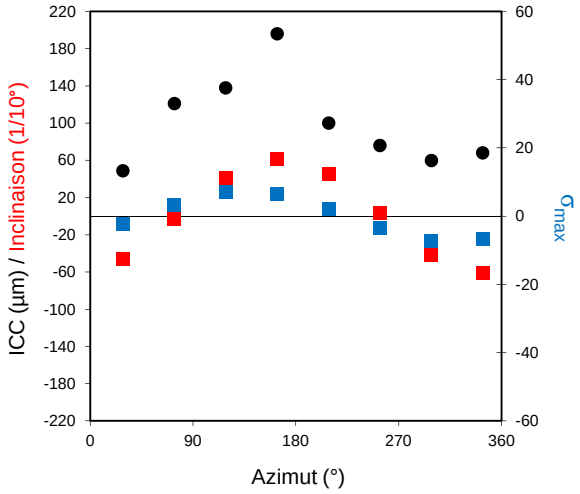


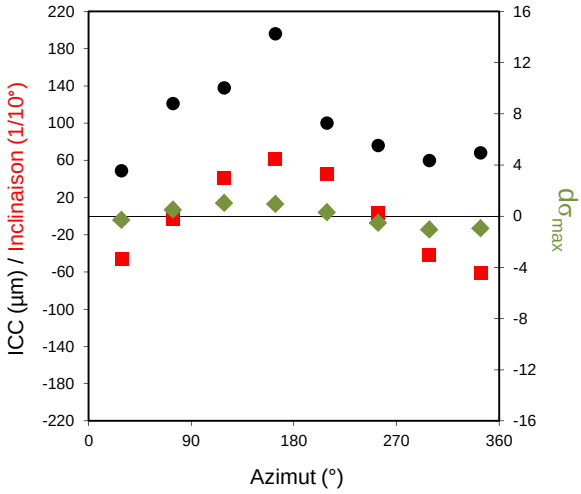
Aulne 111



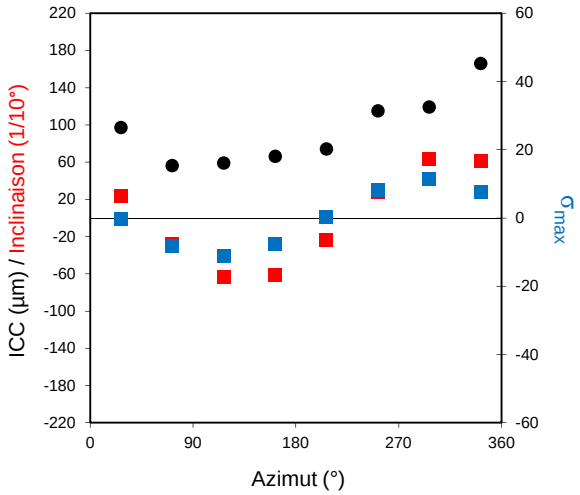


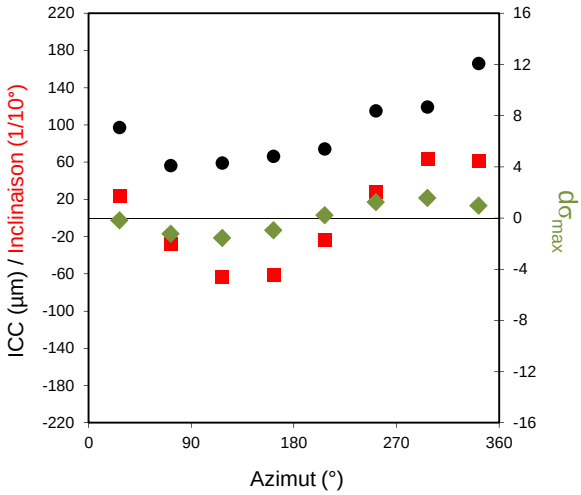
Aulne 114





Aulne 115





Références

Almeras T. The origin of maturation stress in tension wood : using a wide range of observations and mechanical considerations to discriminate between hypothetic mechanisms. In: Plant Biomechanics 7 (2012) Clermont-Ferrand.

Almeras T, Fournier M. Biomechanical design and long-term stability of trees: Morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. Journal of Theoretical Biology (2009) 256:370-381.

Almeras T, Gril J, Costes E. Bending of apricot tree branches under the weight of axillary growth: test of a mechanical model with experimental data. Trees-Structure and Function (2002) 16:5-15.

Almeras T, Gril J, Jullien D, Fournier M. Les contraintes de croissance dans les tiges : modelisation de leur mise en place et de leur fonction biologique. Revue Forestiere Francaise (2008) 60:749-760.

Almeras T, Thibaut A, Gril J. Effect of circumferential heterogeneity of wood maturation strain, modulus of elasticity and radial growth on the regulation of stem orientation in trees. Trees-Structure and Function (2005) 19:457-467.

Alteyrac J, Fourcaud T, Castéra P, Stokes A. Analysis and simulation of stem righting movements in maritime pine (Pinus pinaster Ait.). In: Nepveu (ed), Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares. Equipe de recherches sur la Qualité des bois - INRA Nancy, France, La-Londe-Les-Maures, France, pp 105-112.

Ancelin P. Modélisation du comportement biomécanique de l'arbre dans son environnement forestier ; application au pin maritime (2001) Université Bordeaux I, Bordeaux, p 191.

Ancelin P, Fourcaud T, Lac P. Modelling the biomechanical behaviour of growing trees at the forest stand scale. Part 1 : development of an incremental Transfert Matrix Method and application to simplified tree structures. Annals of Forest Science (2004) 61:263-275.

Archer RR. Application of a new method for growth stress measurement to Pinus caribaea. In: IUFRO Proj Group P5,01, Properties and utilization of tropical woods (1986) Manaus, Brazil.

Archer RR. Growth stresses and strains in trees. (1987) Berlin Germany: Springer-Verlag.

Archer RR. On the origin of growth stresses in trees 2. Stresses generated in a tissue of developing cells. Wood Science and Technology (1989) 23:311-322.

Arganbright DG, Bensend DW. Relationship of gelatinous fiber development to tree lean in soft maple. Wood Science (1968) 1:37-40.

Badia M. Modélisation de la distribution du bois de tension dans une grume de peuplier à partir de l'empilement tridimensionnel des cernes (2003) Nancy : AgroParisTech - ENGREF.

Badia MA, Constant T, Mothe F, Nepveu G. Tension wood occurrence in three cultivars of Populus x euramericana. Part I: Inter-clonal and intra-tree variability of tension wood. Annals of Forest Science (2006) 63:23-30.

Badia MA, Mothe F, Constant T, Nepveu G. Assessment of tension wood detection based on shiny appearance for three poplar cultivars. Annals of Forest Science (2005) 62:43-49.

Bailleres H, Chanson B, Fournier M, Tollier MT, Monties B. Wood structure, chemical composition and growth strains in eucalyptus clones. Annales Des Sciences Forestieres (1995) 52:157-172.

Bamber RK. A general theory for the origin of growth stresses in reaction wood: How trees stay upright. Iawa Journal (2001) 22:205-212.

Barbacci A. Croissance du houppier et gravitropisme. Vérification expérimentale et analyse de la dynamique de la formation du bois de tension chez le hêtre adulte (2008) Nancy.

Barbacci A, Constant T, Farre E, Harroue M, Nepveu G. Shiny beech wood is confirmed as an indicator of tension wood. Iawa Journal (2008) 29:35-46.

Barbacci A, Constant T, Nepveu G. Theoretical and experimental study of a mechanical model describing the trunk behaviour of mature beech trees (Fagus sylvatica L.) under the static loading of the crown. Trees-Structure and Function (2009) 23:1137-1147.

Becker G, Beimgraben T. Stresses in beech - Occurence and relevance of growth stresses in beech (Fagus sylvatica L.) in Central Europe (2001).

Becker G, Seeling U, Wernsdorfer H. Relationship between silvicultural methods and beech wood quality - the German experience. Relations entre la sylviculture et la qualite du bois de Hetre: l'experience Allemande. Revue Forestiere Francaise (2005) 57:227-238.

Biechele T, Nutto L, Navarrete E. Growth stresses in Eucalyptus nitens at different stages of growth. In: 51th International Convention of Society of Wood Science and Technology (2008) Conception, Chile.

Boyd JD. Relationships between fiber morphology, growth strains and physical properties of wood. Australian Forest Research (1980) 10:337-360.

Bruchert F, Gardiner B. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of sitka spruce (Picea sitchensis, Pinaceae). American Journal of Botany (2006) 93:1512-1521.

Burger RL, Ffolliott PF. Factors affecting occurence of compression wood in individual ponderosa pine trees. Wood Science (1976) 8:201-208.

Chanson B. La reconnaissance macroscopique des bois de réaction. In: Rhéologie et mécanique du bois du Groupement Scientifique (1989). 24-27.

Clair B, Almeras T, Sugiyama J. Compression stress in opposite wood of angiosperms: observations in chestnut, mani and poplar. Annals of Forest Science (2006a) 63:507-510.

Clair B, et al. Longitudinal and tangential maturation stresses in Eucalyptus plantation trees. In: Plant Biomechanics 7 (2012) Clermont-Ferrand.

Clair B, Jaouen G, Beauchene J, Fournier M. Mapping radial, tangential and longitudinal shrinkages and relation to tension wood in discs of the tropical tree Symphonia globulifera. Holzforschung (2003a) 57:665-671.

Clair B, Ruelle J, Beauchene J, Prevost MF, Fournier M. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. Iawa Journal (2006b) 27:329-338.

Clair B, Ruelle J, Thibaut B. Relationship between growth stress, mechanical-physical properties and proportion of fibre with gelatinous layer in chestnut (Castanea sativa Mill.). Holzforschung (2003b) 57:189-195.

Collet C, Fournier M, Ningre F, Hounzandji API, Constant T. Growth and posture control strategies in Fagus sylvatica and Acer pseudoplatanus saplings in response to canopy disturbance. Annals of Botany (2011) 107:1345-1353.

Constant T, Mothe F, Badia MA, Saint-Andre L. How to relate the standing tree shape to internal wood characteristics: Proposal of an experimental method applied to poplar trees. Annals of Forest Science (2003) 60:371-378.

Constant T, Nepveu G. Constraints on the growth of beech: state of knowledge and perspectives. RenDez-Vous Techniques (2007):76-84.

Coutand C. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. Plant Sci. (2010) 179:168-182.

Coutand C, Fournier M, Moulia B. The gravitropic response of poplar trunks: Key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. Plant Physiology (2007) 144:1166-1180.

Coutand C, Moulia B. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. Journal of Experimental Botany (2000) 51:1825-1842.

Dassot M, Colin A, Santenoise P, Fournier M, Constant T. Terrestrial laser scanning for measuring the solid wood volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment. Computers and Electronics in Agriculture (2012b) 89:86-93.

Du S, Yamamoto F. Ethylene evolution changes in the stems of Metasequoia glyptostroboides and Aesculus turbinata seedlings in relation to gravity-induced reaction wood formation. Trees-Structure and Function (2003) 17:522-528.

Du S, Yamamoto F. An overview of the biology of reaction wood formation. Journal of Integrative Plant Biology (2007) 49:131-143.

Ferrand JC. Study of growth stresses.1. Measurement method on increment cores. Annales Des Sciences Forestieres (1982a) 39:109-142.

Ferrand JC. Study of growth stresses. 2. Variations in the forest of growth stresses of beech (Fagus sylvatica L.). Annales Des Sciences Forestieres (1982b) 39:187-218.

Ferrand JC. Growth stresses and their consequences for silviculture and sawing methods. Revue Forestiere Francaise (1983) 35:327-340.

Fourcaud T, Lac P. Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. I. An incremental static finite element formulation. Trees-Structure and Function (2003) 17:23-30.

Fourcaud T, Lac P. Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees. II. Implementation in the AMAPpara software and simulation of tree growth. Trees-Structure and Function (2003) 17:31-39.

Fournier M, Chanson B, Thibaut B, Guitard D. Measurements of residual growth strains at the stem surface: observations on different species. Annales Des Sciences Forestieres (1994) 51:249-266.

Fournier M, Langbour P, Guitard D. Mechanics of standing trees - The evaluation of gravitational forces on a tree trunk from the usual tree measurements. Annales Des Sciences Forestieres (1990) 47:565-577.

Fournier M, Stokes A, Coutand C, Fourcaud T, Moulia B. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. (2006).

Gordon JE. Structures or why you don’t fall through the floor ? (1976) 2nd edn. London.

Grzeskowiak V, Sassus F, Fournier M. Macroscopic staining, longitudinal shrinkage and growth strains of tension wood of poplar (Populus x euramericana cv I.214). Annales Des Sciences Forestieres (1996) 53:1083-1097.

Hamilton JR, Thomas CK, Carvell KL. Tension wood formation following release of upland oak advance reproduction. Wood Fiber Sci. (1985) 17:382-390.

Hangarter RP. Gravity, light and plant form. Plant Cell and Environment (1997) 20:796-800.

Hapca A, Mothe F, Leban JM. Three-dimensional profile classification of standing trees using a stereophotogrammetric method. Scand. J. Forest Res. (2008) 23:46-52.

Hapca AI, Mothe F, Leban JM. A digital photographic method for 3D reconstruction of standing tree shape. Annals of Forest Science (2007) 64:631-637.

Harrington JJ. MicroFibril Angle in Wood--Butterfield BG, ed. (1998).

Hellgren JM, Olofsson K, Sundberg B. Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine. Plant Physiology (2004) 135:212-220.

Jaffe MJ. Morphogenetic responses of plants to mechanical stimuli or stress. Bioscience (1980) 30:239-243.

Jaffe MJ, Leopold AC, Staples RC. Thigmo responses in plants and fungi. American Journal of Botany (2002) 89:375-382.

Jaouen G. Etudes des stratégies biomécaniques de croissance des jeunes arbres en peuplement hétérogène tropical humide (2007). 217.

Jaouen G, Almeras T, Coutand C, Fournier M. How to determine sapling buckling risk with only a few measurements. American Journal of Botany (2007) 94:1583-1593.

Johnston DR. Growing conifers in South Africa. Commonwealth Forestry Review (1962) 41:37-43.

Jourez B, Avella-Shaw T. Effect of gravitational stimulus duration on tension wood formation in young stems of poplar (P-euramericana ev 'Ghoy'). Annals of Forest Science (2003) 60:31-41.

Kaiser M, Pillow MY. Tension wood in eastern cottonwood. (1955).

Kubler H. Silvicultural control of mechanical stresses in trees. Can. J. For. Res. (1988) 18:1215-1225.

Le Goff N, Ottorini JM, Ningre F. Evaluation and comparison of size-density relationships for pure even-aged stands of ash (Fraxinus excelsior L.), beech (Fagus silvatica L.), oak (Quercus petraea Liebl.), and sycamore maple (Acer pseudoplatanus L.). Annals of Forest Science (2011) 68:461-475.

Lenz O, Strässler HJ. Contribution à l'étude de l'éclatement des billes de hêtre: (Fagus sylvatica L.). (1959): Schweizerische Anstalt für d. Forstl. Versuchswesen.

Low AJ. A study of compression wood in Scots pine (Pinus sylvestris). Journal of Forestry (1964) 37:179-201.

Mattheck C. Design in der natur--Freiburg RV, ed. (1993).

Morita MT, Tasaka M. Gravity sensing and signaling. Current Opinion in Plant Biology (2004) 7:712-718.

Moulia B, Coutand C, Lenne C. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: Implications for mechanical modeling of plant architecture. American Journal of Botany (2006) 93:1477-1489.

Moulia B, Fournier M. The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. Journal of Experimental Botany (2009) 60:461-486.

Nakamura T, Negishi Y, Funada R, Yamada M. Sedimentable amyloplasts in starch sheath cells of woody stems of Japanese cherry. In: Space Life Sciences: Gravity Perception and Transduction in Plants, Fungi and Unicellular Organisms--Kiss JZ, Kern VD, eds. (2001) Amsterdam: Elsevier Science Bv. 957-960.

Nicholls JWP. Wind action, leaning trees and compression wood in Pinus radiata D Don. Australian Forest Research (1982) 12:75-92.

Nicholson JE. Growth stress differences in Eucalypts. For. Sci. (1973) 19:169-174.

Nicholson JE, Hillis WE, Ditchburne N. Some tree growth-wood property relationships of Eucalypts. Can. J. For. Res. (1975) 5:424-432.

Nicoll BC, Ray D. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. Tree Physiol. (1996) 16:891-898.

Ningre F, Colin F. Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (Fagus sylvatica L.). Annals of Forest Science (2007) 64:79-86.

Ottorini JM, Ningre F, Le Goff N. Mortalité naturelle du Hêtre. Application au simulateur de croissance SimCAP. In: Modélisation pour les ressources naturelles--INRA, ed. (2008) Montpellier, France.

Palmieri M, Schwind MA, Stevens MHH, Edelmann RE, Kiss JZ. Effects of the myosin ATPase inhibitor 2,3-butanedione monoxime on amyloplast kinetics and gravitropism of Arabidopsis hypocotyls. Physiologia Plantarum (2007) 130:613-626.

Pardé J, Bouchon J. Forest mensuration. (1988) Nancy France: Ecole Nationale du Genie Rural, des Eaux et des Forets.

Perbal G, Driss-Ecole D. Mechanotransduction in gravisensing cells. Trends in Plant Science (2003) 8:498-504.

Plomion C, Leprovost G, Stokes A. Wood formation in trees. Plant Physiology (2001) 127:1513-1523.

Polge H. Influence of the thinning regime of the growth stresses in beech. Annales Des Sciences Forestieres (1981) 38:407-423.

Polge H. Growth stresses in forest trees. Comptes Rendus des Seances de l'Academie d'Agriculture de France (1982) 68:1307-1316.

Pruyn ML, Ewers BJ, Telewski FW. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and mechanical properties of two Populus hybrids in response to mechanical perturbation. Tree Physiol. (2000) 20:535-540.

Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. Biologie végétale. (2007).

Read J, Stokes A. Plant biomechanics in an ecological context. American Journal of Botany (2006) 93:1546-1565.

Ruelle J, Clair B, Beauchene J, Prevost MF, Fournier M. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species 2. Comparison of some anatomical and ultrastructural criteria. Iawa Journal (2006) 27:341-376.

Sachsse H. Anteil und Verteilungsart von Richtgewebe im Holz der Rotbuche. Holz Roh Werkst (1961) 19:253-259.

Sassus F. Déformations de maturation et propriétés de bois de tension chez le hêtre et le peuplier : mesures et modèles (1998) Montpellier: Engref.

Saurat J, Gueneau P. Growth stresses in beech. Wood Science and Technology (1976) 10:111-123.

Scurfield G. Reaction Wood: Its Structure and Function: Lignification may generate the force active in restoring the trunks of leaning trees to the vertical. Science (New York, N.Y.) (1973) 179:647-655.

Sellier D, Fourcaud T. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. American Journal of Botany (2009) 96:885-896.

Siebers AM. The detection of tension wood with fluorescent dyes. Stain technology (1960) 35:247-251.

Stokes A, Nicoll BC, Coutts MP, Fitter AH. Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For. (1997) 27:1049-1057.

Telewski FW. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. American Journal of Botany (2006) 93:1466-1476.

Thomas R. Analyse des formes de troncs par photogrammétrie pour caractériser la qualité des bois - Application au Pin sylvestre de Lozère (2000) Montpellier: AgroParisTech - ENGREF.

Tomos AD, Malone M, Pritchard J. The biophysics of differential growth. Environ. Exp. Bot. (1989) 29:7-23.

Trenard Y, Gueneau P. Relations between growth stresses and tension wood in beech. Holzforschung (1975) 29:217-223.

Westing AH. Formation and function of compression wood in gymnosperms. (1965).

Résumé

Du point de vue écologique, les efforts de tension ou de compression développés par la maturation du bois au cours de la croissance permettent à l'arbre de maintenir sa posture verticale face à la gravité. Ces efforts, appelés autocontraintes de maturation, résultent de la mise en place d'un bois particulier, le bois de réaction. Sur le plan mécanique, c'est la dissymétrie des autocontraintes entre les deux faces du tronc de l'arbre qui joue un rôle moteur dans le redressement, qui s'exprime par une courbure. Ce travail vise à développer de nouveaux outils théoriques et métrologiques pour étudier le lien entre morphologie de l'arbre et autocontraintes dans un cadre biomécanique et écologique.

Une première approche vise à mettre en relation la dynamique de croissance et la compétition du peuplement avec la morphologie et la réaction de contrôle de la posture des arbres. Elle utilise des données issues d'un essai sylvicole de long terme (plantations de hêtres de différentes densités initiales laissées en croissance pendant 26 ans). L'analyse rétrospective de la production du bois de réaction sur des rondelles prélevées sur ces arbres a permis d'évaluer les différentes composantes du mouvement gravitropique au cours du temps. Une loi d'échelle, établie entre la vitesse de courbure et la circonférence des tiges, montre (i) l'effet prépondérant du diamètre de la tige dans sa capacité de réaction, et (ii) l'absence d'effet additionnel de la compétition. En fin d'expérience, l'évaluation de la morphologie des arbres a permis de confirmer le lien entre l'inclinaison et l'élancement de la tige avec les indicateurs de contraintes de croissance.

D'un point de vue mécanique, la morphologie de l'arbre s'interprète (i) par la forme de sa tige (inclinaison et courbures), et (ii) par la distribution spatiale de sa biomasse, qui peuvent fournir des variables biomécaniques candidates pour élaborer des modèles de stimulus-réponse. Ainsi, un important travail méthodologique couplant la technologie LiDAR terrestre (un instrument de numérisation laser 3D très prometteur pour les mesures forestières) à des techniques de modélisation géométrique a permis d'obtenir des maquettes 3D précises de la structure ligneuse d'arbres de différentes espèces. Les maquettes ont permis de modéliser la contrainte de flexion exercée par la biomasse aérienne des arbres en vue d'une mise en relation avec les indicateurs de contraintes de croissance mesurées sur leur grume. Les résultats montrent que la contrainte de flexion est une variable très prometteuse pour évaluer le degré de réaction des arbres. La méthodologie ouvre également des perspectives originales pour le suivi temporel de la morphologie de l'arbre en lien avec son interprétation biomécanique.

Mots-clés : qualité du bois, morphologie de l'arbre, biomécanique, numérisation 3D, modélisation 3D

Summary

From an ecological point of view, the tension or compression stresses developed by wood maturation during growth allow the tree to maintain its vertical posture against gravity. These stresses, called growth stresses, results from the formation of a particular wood called reaction wood. From a mechanical point of view, the asymmetry of growth stresses between the two opposite faces of the tree trunk causes its reorientation, characterised by a curvature. This work aims at developing new theoretical and metrological tools to assess the link between tree morphology and growth stresses in a biomechanical and ecological framework.

The first approach aimed at establishing the link between growth dynamics and competition of the stand with tree morphology and reaction of posture control. It is based on data taken in a long-term forestry experiment (beech plantations of different initial planting densities that grew during 26 years). The retrospective analysis of reaction wood production on wood discs taken on the trees allowed to assess the variation of their gravitropic performance over time. The scaling law established between curvature rate and stem circumference showed (i) the leading effect of the diameter of a stem on its reactivity, and (ii) the absence of additional effects of competition. At the end of the experimentation, the assessment of the tree morphology allowed to confirm the link between stem leaning and slenderness with growth stresses indicators.

From a mechanical point of view, tree morphology can be assess by (i) the shape of its stem (leaning, curvatures), and (ii) the spatial distribution of its biomass, that can provide biomechanical variables for stimulus-response models. Therefore, an important methodological work was performed, based on terrestrial LiDAR technology (a promising tool for forest measurements based on 3D laser digitisation) coupled to geometrical modelling. It allowed to obtain accurate 3D mocks-up representing the woody structure of trees of variables species. The mocks-up allowed to model the bending stress exerted by the aerial biomass of the trees with the aim of linking it to the growth stresses indicators. The results show that bending stress is a promising variable for assessing the degree of reaction of trees. The developed methodology also gives many perspectives for monitoring tree morphology over time with the aim of biomechanical interpretation.

Keywords : wood quality, tree morphology, biomechanics, 3D digitisation, 3D modelling