

Certain provenances seemed to be poor survivors and performers on most sites, such as Placer Grove and Hermeskeil West 1. The problem in both cases may be related to inbreeding. Placer Grove is the furthest north of the natural stands, and consists of only seven individuals which are almost certainly related. As it is beyond the range for pollen dispersion from other groves, seeds must have been fertilized within the grove. The Hermeskeil West trees, 1 and 2, are two individuals standing next to each other with no other trees in the area. While the origin of these two trees is unknown, one might hypothesize that they were brought by an individual from the same grove in California, perhaps from the same tree. If so, seeds from either of these trees would be either selfs or full-sib offspring of half-sib parents.

It may be that inbreeding is a more widespread problem, masked in our provenance trials as most of the material we have tested has had no opportunity to be outcrossed and replanted. Some seeds collected from European stands may be outcrossed progenies, depending on the composition of the stands. The performance of the 2 Escherode sources tested is not particularly outstanding, though they come from a mixed-provenance stand. Both seeds collected directly from natural stands and seedlings made from these seedlings is suspect with regards to possible inbreeding, the more so with FINS' assertion that there is little gene flow between groves. FINS comments as well that there may be rigorous selection against selfed and otherwise inbred trees as evidenced by the differing levels of heterozygosity between mature trees and seeds. FINS suggests that many trees raised in the nursery and outplanted may not be subject to this rigorous selection and so survive, thus degrading the population. Clearly the next step in Lower Saxony is to begin outplanting open-pollinated seeds gathered from the seed orchards in Escherode and Uslar and from the experimental trials. This should relieve any possible inbreeding depression, as

each seed orchard and experimental trial comprises trees from most provenances.

Acknowledgements

The material used in this study was grown from seeds collected in the natural range by LAUREN FINS. It was grown under the care of JOCHEN SCHMIDT. The Sequoiadendron program was conceptualized by JOCHEN KLEINSCHMIT, who worked closely with the senior author on this paper. WILLIAM J. LIBBY also reviewed the text and provided several useful suggestions. This study was undertaken while the senior author was a visiting scientist at the Lower Saxony Forest Research Institute.

Literature Cited

FINS, L.: Genetic architecture of giant sequoia. PhD Dissertation, University of California, Berkeley. 258 pp. (1979). — GUINON, M., LARSEN, J. B. and SPETHMANN, W.: Frost resistance and early growth of *Sequoiadendron giganteum* seedlings of different origins. *Silvae Genetica* 31 (5-6), 173-178 (1982). — HARTESVELDT, R. J.: Sequoias in Europe. With a review of their discovery and their resultant importance in Europe. Final Contract Report to the National Park Service, Contract #14-10-0434-3364. 22 pp. + appendix (1969). — HARTESVELDT, R. J., HARVEY, H. G., SCHELLHAMER, H. S. and STECKER, R. U.: The giant sequoia of the Sierra Nevada. U. S. Government Printing Office (1975). — LIBBY, W. J.: Some observations on *Sequoiadendron* and *Libocedrus* in Europe. *Calif Forestry and Forest Products, U. Calif., Dept. of Forestry Res Mgt. and For. Prod. Lab., No. 49*, 12 pp. (1981). — KLEINSCHMIT, J.: Der Mammutbaum (*Sequoiadendron giganteum* (LINDL.) BUCHHOLZ): Nur eine faszinierende Exotenart? Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen 72, 61-77 (1984). — KNIGGE, W. and LEWARK, S.: Untersuchungen von Holzeigenschaften kalifornischer Mammutbäume (*Sequoidendron giganteum* (LINDL.) BUCHHOLZ) aus Zweitwuchsbeständen. *Forstarchiv* 55, 21-27 (1984). — KNIGGE, W., PELLINEN, P. and SCHILLING, T.: Untersuchungen von Zuwachs, Ästigkeit, Verkernung und Rindenstärke westeuropäischer Anbauten des Mammutbaumes (*Sequoiadendron giganteum* (LINDL.) BUCHHOLZ). *Forstarchiv* 54, 54-61 (1983). — KNIGGE, W. and WENZEL, B.: Über die Variabilität der Faserlänge innerhalb eines Stammes von *Sequoiadendron giganteum* (LINDL.) BUCHHOLZ. *Forstarchiv* 53, 94-99 (1982). — MARTIN, E. I.: Die Sequoien und ihre Anzucht. *Mitt. der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 60, 3-62 (1957/1958).

Modélisation du Profil Vertical des Diamètres, Angles et Nombres de Branches pour Trois Provenances d'Epicea Commun

PAR F. COLIN¹⁾, F. HOULLIER²⁾, H. JOANNES³⁾ et A. HADDAOUI¹⁾

(Reçu 30 Décembre 1992)

Résumé

Les profils verticaux des diamètres, des angles et des nombres de branches de 3 provenances françaises de *Picea abies* ont été modélisés et comparés sur des arbres âgés de 27 ans, de mêmes dimensions et statut social. Bien que significatives, les différences de diamètres de branches entre provenances sont très faibles lorsque l'effet de la vigueur individuelle est éliminé. Ce n'est pas le cas pour les angles où les provenances s'individualisent bien. Les nombres de branches verticillaires et de diamètre supérieur

à 1cm ne diffèrent pas quant à eux d'une provenance à l'autre, au contraire du nombre de branches total et du nombre de branches de diamètre > 0,5cm. L'originalité de la méthode utilisée — modélisation des profils verticaux complets pour les angles et les diamètres, prise en compte de l'effet longueur des unités de croissance et d'une distribution log-normale des résidus pour les nombres de branches — est discutée dans divers contextes: amélioration génétique, évaluation de la qualité des bois et étude de l'architecture des arbres.

Mots-clés: Branchaison, provenance, *Picea abies*, ressource forestière, qualité des bois, diamètre de branche, nombre de branches, angle de branche.

Abstract

The vertical distributions of branch diameters, angles and numbers are modelled and compared for 3 *Picea abies* provenances on 27-years old trees that have about the

¹⁾ I.N.R.A., Centre de Recherches forestières de Nancy, Station de Recherches sur la Qualité des Bois, Champenoux, F-54280 Seichamps, France

²⁾ E.N.G.R.E.F., Laboratoire ENGREF/INRA de Recherches en Sciences forestières, Unité Dynamique des Systèmes Forestiers, 14, Rue Girardet, F-54042 Nancy Cédex, France

³⁾ I.N.R.A., Centre de Recherches forestières de Nancy, Station de Génie Logiciel, Champenoux, F-54280 Seichamps, France

same size and social status. Although they are statistically significant, the differences are small for branch diameters when the effect of tree size is removed. For branch angles the provenances are clearly different. The provenances have the same number of whorl and biggest branches per growth unit, but the result is different when small branches are included. The methods used in this paper — i. e. within-tree models of branch angle and of the vertical trend of branch diameter, use of lognormal distribution and of annual shoot length for the prediction of the number of branches — are discussed in various contexts: tree breeding, wood quality assessment and tree architecture studies.

Introduction

Cette étude se situe dans le cadre d'un projet d'évaluation de la qualité de la ressource forestière à partir des données issues d'un inventaire régional. Il s'appuie notamment sur un logiciel de simulation de la qualité des sciages (LEBAN et DUCHANOIS, 1990) qui nécessite une description détaillée de la morphologie et de la branchaison de chaque arbre.

Les principales caractéristiques de la branchaison de l'Epicéa commun ont été modélisées antérieurement, à partir d'un échantillon de la ressource des Hautes et Basses Vosges (COLIN et HOULLIER, 1991, 1992). Il s'est avéré que les données dendrométriques usuelles permettent de prédire les différentes hauteurs qui caractérisent le houppier (1ère branche morte, 1ère branche verte, base du houppier vert) et le diamètre de la plus grosse branche par arbre. Associées à la connaissance de la position des verticilles, c'est-à-dire de la courbe de croissance en hauteur, les données dendrométriques permettent également d'avoir accès à la distribution verticale (c'est-à-dire le long de la tige) des diamètres de branche. Leur nombre par pousse annuelle est lié à la longueur de cette pousse et, donc, à la courbe de croissance en hauteur. La variation verticale de l'angle de branche n'a pas pu faire l'objet d'une analyse très précise; néanmoins, la distribution verticale générale a été modélisée en fonction du numéro de verticille compté depuis l'apex, à partir des données recueillies sur une branche représentative de chaque verticille.

A ce stade des connaissances, il était important de savoir si l'origine génétique des plants influence la forme des modèles ainsi établis. En d'autres termes, les modèles précédemment mis en évidence sont-ils utilisables, que l'origine des plants soit ou non connue? La question est importante dans la mesure où les nombreux peuplements récents installés (depuis la mise en place des subventions du Fonds Forestier National) à des altitudes plus basses que celles caractérisant l'aire naturelle de l'Epicéa en France, sont constitués de plants dont l'origine est souvent inconnue. Il est néanmoins fort probable que la majorité des plants proviennent des régions de provenances recommandées en France par le C.E.M.A.G.R.E.F. (C.T.G.R.E.F., 1976): provenance Gérardmer (Vosges) et provenances du Jura (rebord du second plateau et second plateau) notamment.

Nous présentons ici les résultats d'une étude⁴⁾ réalisée sur 3 provenances et sur 7 arbres par provenance en nous appuyant sur la méthode mise au point antérieurement. Celle-ci nécessite de recueillir un grand nombre d'informations sur chaque arbre étudié, ce qui entraîne

⁴⁾ Cette étude a fait l'objet du mémoire de D.E.A. de ASMMA HADDAOUI (1991).

du fait des moyens limités, un échantillonnage réduit à un petit nombre d'arbres. En outre, la présente étude privilégie le niveau provenance puisque jusqu'à présent, l'utilisation en reboisement de plants d'Epicéa issus de programme d'amélioration avancé (clones notamment), est très rare.

Notre approche est différente de celle généralement adoptée par les améliorateurs. En effet, ceux-ci s'intéressent non seulement aux provenances mais aussi aux familles et aux clones; surtout, leur stratégie d'échantillonnage est le plus souvent basée sur l'observation d'un grand nombre d'arbres pour lesquels ils recueillent un nombre limité de données (sur chaque arbre). Cependant, la distribution verticale des variables caractéristiques de la branchaison a quelques fois été partiellement prise en compte. C'est ainsi que CAMPBELL (1963) s'est intéressé aux données recueillies sur les branches appartenant aux verticilles 4 à 11 de *Pseudotsuga menziesii* âgés de 15 à 35 ans poussant en croissance libre; qu'il a ensuite établi une relation linéaire entre le numéro du verticille, d'une part, et le diamètre et l'angle d'insertion des branches, d'autre part; et que les critères qu'il a finalement retenus pour la comparaison des 8 populations étudiées sont les caractéristiques estimées au niveau des 7ème et 11ème verticilles.

Elements Bibliographiques

1.1. Notions de base

Le moteur du développement d'un arbre est le méristème terminal qui produit les nœuds et entrenœuds (DOAK, 1935, in: KREMER et ROUSSEL, 1982) ainsi que les méristèmes latéraux. Le nombre de nœuds et d'entrenœuds détermine la longueur des pousses annuelles (KREMER et al., 1990; DE REFFYE et al., 1991) tandis que le nombre de méristèmes latéraux détermine le nombre de branches (CANNELL et BOWLER, 1978).

L'allongement des branches est réglé par 2 mécanismes qui se compensent: le contrôle apical (BROWN, 1980) et l'acrotonie (CHAMPAGNAT, 1976). L'allongement est accompagné de la mise en place de nouveaux cernes d'accroissement radial qui déterminent le diamètre des branches. A l'insertion sur le tronc, ce diamètre reflète l'extension latérale du houppier qui dépend du statut social de l'arbre et de la densité locale du peuplement, elle-même liée à la sylviculture pratiquée (densité initiale de plantation et éclaircies ultérieures).

A l'intérieur du tronc, le diamètre des branches hors écorce détermine la grosseur des nœuds. La forme et le volume des nœuds sont également déterminés par l'angle d'insertion que la branche a successivement pris avec l'axe du tronc, au cours de sa vie et donc, au fur et à mesure de son éloignement relatif vis-à-vis de l'apex de l'arbre. Cet angle est sous contrôle apical (MÜNCH, 1938, in: BROWN, 1980) et dépend du poids de la branche et des charges qu'elle supporte du fait des précipitations (JANCKIEWICZ et STECKI, 1976).

Enfin, la structure de la branchaison détermine la distribution de surface du dernier cerne formé dans la tige (PRESSLER, 1865). L'évolution du houppier au cours du temps (notamment la remontée du houppier vert) détermine par conséquent l'empilement de l'ensemble des cernes de la tige.

Ce rapide panorama montre les étroites relations fonctionnelles entre les descripteurs du tronc et de la branchaison, relations dont une partie est mise à profit dans les modèles de croissance (MITCHELL, 1969; OTTORINI, 1991) d'une part, et qui expliquent les corrélations génétiques et

phénotypiques entre les paramètres de la branchaison et certains paramètres de "vigueur" décrivant le tronc, d'autre part.

1.2. Diamètre des branches

Il est fortement lié à divers facteurs qui déterminent les conditions de croissance: (i) la fertilité initiale de la station (UUSVAARA, 1991, sur *Pinus sylvestris*) et les interventions de fertilisation (DE CHAMPS, 1978, sur *Pseudotsuga menziesii*; ALAZARD, 1981, sur *Pinus pinaster*), (ii) la densité initiale du peuplement (UUSVAARA, 1985, sur *Pinus sylvestris*; KRAMER et al., 1971, sur *Picea abies*; DE CHAMPS, 1988, et GRAH, 1961 sur *Pseudotsuga menziesii*; SKOVSGAARD, 1988, sur *Picea sitchensis*; BALLARD et LONG, 1988, sur *Pinus contorta*), (iii) l'espacement courant (MERKEL, 1967, sur *Picea abies*; KENK et UNFRIED, 1980 sur *Pseudotsuga menziesii*) et la diminution du nombre de tiges par hectare (BERNHART, 1960, sur *Picea abies*; DIETRICH, 1973, sur *Abies alba*).

Cela explique l'instabilité importante du diamètre des branches entre les répétitions dans les dispositifs d'amélioration génétique, observée par EHRENBURG (1963) sur *Pinus sylvestris*, CAMPBELL (1961) et JARRET (1978) sur *Pseudotsuga menziesii*, ARBEZ et MILLIER (1972) sur *Pinus nigra ssp. laricio var. calabrica*. Cela explique également les fortes corrélations: (i) entre le diamètre des branches et le diamètre à 1,30m, JARRET (1978, op. cit.), DELEPORTE (1983) et MERRIL et MOHN (1985) sur *Picea sitchensis*; ARBEZ et MILLIER (1972, op. cit.); et (ii) entre le diamètre des branches et la hauteur totale (DELEPORTE (1983, op. cit.), MERRIL et MOHN (1985, op. cit.), MATZIRIS (1989) sur *Pinus nigra*; ARBEZ et MILLIER (1972, op. cit.)).

Les différences entre provenances ne sont pas significatives selon JARRET (1978, op. cit.) mais le sont pour DELEPORTE (1983, op. cit.) et pour KLEINSCHMITT et SAUER (1976, sur *Picea abies*).

1.3. Angle d'insertion

Les conditions de croissance ont généralement peu ou pas d'effet sur les angles de branche comme le montrent par exemple UUSVAARA (1991, op. cit.) pour différentes combinaisons fertilité x densité et DE CHAMPS (1978, op. cit., 1979) pour différentes combinaisons fertilité x travail du sol.

L'angle et la vigueur de l'arbre sont peu ou non corrélés (par exemple MONCHAUX (1984) sur *Picea abies*, DELEPORTE (op. cit.), CAMPBELL (1963, op. cit.), PORTEFAIX (1987) sur *Pinus nigra ssp. laricio var. corsica*, KLEINSCHMITT et SAUER (op. cit.) sur *Picea abies*).

Une instabilité de l'angle entre répétitions d'un même dispositif a été néanmoins observée par JARRET (op. cit.) due selon lui aux différentes intensités de concurrence et par LACAZE et BIROT (1974) sur *Larix decidua*, attribuée dans ce cas aux différences d'hydromorphie des stations.

Variabilité entre provenances: pour *Picea glauca* et *Pseudotsuga menziesii*, KHALIL (1984) et JARRET (op. cit.) observent un effet provenance significatif lié à la latitude; CAHALAN (1981) montre qu'il existe des différences significatives entre les provenances de *Picea sitchensis* et de *Pinus contorta* testées. A l'opposé, ni DELEPORTE (1983, op. cit.) sur *Picea sitchensis*, ni KHALIL (1987) sur *Picea rubens*, n'observent de différences significatives entre les provenances testées.

1.4. Nombre de branches

Du fait de la présence d'un phénomène biologique commun à l'origine de l'allongement des pousses et de la mise en place des bourgeons de ramification (le fonctionnement

du méristème terminal), la longueur des pousses et le nombre de branches sont deux variables statistiquement liées.

Cette liaison statistique est maintenue dans le cas de polycyclisme puisque celui-ci aboutit généralement à une augmentation parallèle de la longueur de la pousse annuelle et du nombre de branches. Les espèces du genre *Pinus* (*Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*) se distinguent des autres Pinacées par le fait (i) que toutes les aiguilles dites "fertiles" (les aiguilles "stériles" sont des écailles insérées à la base des unités croissance associées à chaque cycle morphogénétique) axillent des bourgeons d'organes latéraux (branches, cônelets) chez les *Pinus* (CANNELL et al., 1976) alors que peu d'aiguilles axillent des bourgeons chez les seconds et (ii) que les bourgeons latéraux sont initiés avant le repos hivernal chez les *Pinus* (CANNELL et al., 1976, op. cit.) et juste avant le débourrement printanier chez les autres Pinacées (POWELL, 1982). Malgré cela, pour ces 2 groupes, plus la durée de la saison de végétation est grande, plus l'allongement est important et plus le nombre de branches est élevé.

Par conséquent, la variabilité inter-provenance est généralement forte et clinale, liée à la modification progressive de la longueur de la saison de végétation qui dépend de la latitude (par exemple, CAHALAN (1981, op. cit.) et DELEPORTE (1983, op. cit.) sur *Picea sitchensis*, JARRET (1978, op. cit.), KHALIL (1984, op. cit.)) ou de l'altitude (par exemple, JARRET (1978, op. cit.), KHALIL (1987, op. cit.)).

Une corrélation positive entre la vigueur de l'arbre et le nombre de branches est largement constatée, par exemple sur *Pinus contorta* (CANNELL, 1974; O'REILLY et OWENS, 1988), sur *Picea sitchensis* (CAHALAN, 1981, op. cit.; DELEPORTE, 1983, op. cit.) ou encore sur *Pseudotsuga menziesii* (CAMPBELL, 1961, 1963, op. cit.) et sur *Pinus nigra ssp. laricio var. calabrica* (ARBEZ et MILLIER, 1972, op. cit.).

Enfin l'instabilité du nombre de branches entre blocs d'un même dispositif ou d'un dispositif à l'autre est largement observée et exprime une fois encore, la forte liaison avec les conditions environnementales de croissance. Les comparaisons de matériel génétique présentent toujours un fort effet bloc ou répétition (par exemple, KHALIL, 1984, op. cit. and 1987, op. cit.; ARBEZ et MILLIER, 1972, op. cit.).

1.5. Synthèse

En conclusion, il est important de retenir que le diamètre et le nombre des branches sont des variables très liés à la vigueur générale de l'arbre alors que l'angle l'est beaucoup moins. L'effet de la provenance semble le plus fort sur le nombre de branches, moins intense sur le diamètre et plus faible sur les angles.

Matériel et Méthodes

2.1. Matériel

Le dispositif expérimental, situé en Forêt d'Amance (Meurthe-et-Moselle) comporte 15 provenances (représentant la variabilité de *Picea abies* dans la partie septentrionale de l'aire française). Chaque provenance est représentée par 10 descendances. Le dispositif comprend 72 blocs. Chaque bloc est constitué de 150 individus, chaque individu représentant une descendance. L'espacement de plantation est de 1,4m dans les 2 sens. Une éclaircie systématique une ligne sur 2 a été pratiquée au cours de l'hiver 1983 à 1984. Les conditions pédoclimatiques sont caractérisées par une pluviométrie annuelle de l'ordre de 700mm et par un sol limono-argileux sur pseudogley plus

ou moins proche de la surface et qui provoque par endroits une forte hydromorphie.

La modélisation du profil vertical des caractéristiques de branchaison nécessite un grand nombre de mesures sur chaque arbre. Simultanément, l'étude de la variabilité entre provenances requiert usuellement un assez grand nombre d'individus. Il a donc été nécessaire de trouver un compromis entre ces besoins théoriques et les contraintes expérimentales: nous avons choisi d'échantillonner 3 provenances à raison de 7 arbres par provenance. Le choix des provenances a été motivé par les raisons suivantes: (i) conserver la provenance Gérardmer puisque les arbres initialement échantillonnés dans le projet y sont apparentés; (ii) prendre une provenance du rebord du second plateau du Jura, réputée posséder des branches fines et un excellent élagage (BOUVAREL, 1954), d'où le choix de Esserval-Tartre; (iii) prendre enfin une troisième provenance aux dimensions moyennes proches de celles de l'une des provenances précédentes mais originaire d'une région totalement différente, d'où le choix de Montriond (Préalpes du Nord).

A partir des informations fournies par BOUVAREL (1954, op. cit., 1961, 1962), par LACAZE et ARBEZ (1971) et par VALLANCE (1980), il est possible de préciser la description des 3 provenances:

— Gérardmer (que nous désignerons par la suite comme la provenance G): altitude=650m à 700m, pluviométrie annuelle=1530mm, forte vigueur, précocité du développement, fréquence élevée de pousses d'août;

— Esserval-Tartre (provenance E): altitude=800 m, pluviométrie annuelle=1663mm, vigueur moyenne, débourrement tardif, fréquence moyenne de pousses d'août;

— Montriond (provenance M): altitude=1100m à 1200 m, pluviométrie annuelle=1400mm, vigueur faible, débourrement tardif, très peu de pousses d'août.

A noter que le classement des provenances suivant la hauteur décroissante des plants après 4 ans, 7 ans et 11 ans est: Gérardmer, Montriond puis Esserval-Tartre. Bien que la saison de végétation soit légèrement plus courte à Gérardmer qu'à Esserval-Tartre (188 contre 195 jours), ces 2 provenances présentent le même taux de plants avec pousses d'août, et la croissance en hauteur est plus faible pour Esserval-Tartre que pour Gérardmer.

Les provenances choisies sont particulièrement recommandées par le C.E.M.A.G.R.E.F. (C.T.G.R.E.F., 1976, op. cit.) pour reboiser le Massif Central et les Pyrénées (altitude inférieure à 1200m). Hors massifs montagneux, dans les stations où les gelées printanières sont à craindre, Esserval-Tartre est recommandée. Dans les stations où les gelées printanières ne sont pas trop à craindre, la provenance Gérardmer est également conseillée.

Les arbres échantillonnés âgés de 27 ans (depuis la graine) ont été délibérément choisis parmi les dominants et codominants et de manière à ce que les dimensions moyennes pour les trois provenances soient très proches. Ces dimensions sont résumés dans le *tableau 1* tandis que les arbres sont schématisés en *figure 1*. Les courbes de croissance en hauteur sont présentées en *figure 2*. Est également indiquée sur cette dernière figure, le niveau de croissance de la classe 2 de fertilité de Décourt (INRA, ONF et ENGREF, 1984). De l'ensemble de ces informations, il ressort que l'homogénéité de l'échantillon est grande, à la fois à l'intérieur des provenances et entre provenances, tant au niveau des dimensions actuelles que des courbes de croissance. La fertilité de la station est moyenne, puisque

les arbres sont plutôt dominants à codominants et que leur croissance en hauteur est intermédiaire entre celle des arbres dominants et celle des arbres moyens de la deuxième classe de fertilité.

Ces données, toutes provenances confondues, sont désignées dans la suite par l'expression "Etude Amance".

2.2 Méthode de prise des données

Elle est largement inspirée des propositions d'étude de la branchaison énoncées par RIOU-NIVERT (1989). La base de la description est la reconnaissance (à partir des cicatrices des écailles protégeant le bourgeon terminal pendant l'hiver) des unités de croissance annuelles (UCA). Les numéros et les positions des unités de croissance annuelles sont comptées depuis l'apex de la tige. Dans l'UCA, les branches se répartissent en grosses branches insérées de manière rapprochée sous les cicatrices supérieures (elles constituent le "verticille" ou la couronne) et en branches de dimensions plus faibles en dessous (sous l'effet de l'acrotonie). Juste au niveau des cicatrices, de fines branches de diamètre inférieur à 0,5 cm peuvent apparaître à côté des grosses branches du verticille principal. Ces ramifications sont issues de bourgeons proventifs, mis en place à la base des écailles protectrices. Elles appartiennent structurellement à l'UCA localisée au dessus de la cicatrice (EDELIN, 1987).

Chaque branche est décrite par son diamètre proximal mesuré à 5 cm de la surface du tronc, c'est-à-dire à l'extérieur du bourrelet d'insertion. Les diamètres sont enregistrés sur écorce à l'aide d'un pied à coulisse à affichage numérique. L'erreur de mesure due à l'ovalité de la branche (du fait de la formation de bois de compression sur la face inférieure; MERKEL, 1967) est de l'ordre de 4mm sur les plus grosses branches (4cm à 4,5 cm) et du mm pour les plus petites (0,3 cm).

L'angle d'insertion (mesuré sur chaque branche verticillaire) est l'angle formé par la parallèle à l'axe du tronc repérée sur sa périphérie et l'axe de la branche, repéré sur sa face supérieure. La mesure est réalisée au rapporteur d'angle. L'erreur de mesure est de l'ordre de 3 degrés.

La nature des branches (verte, sèche) a été notée. Ces notations permettent de délimiter un certain nombre de zones du houppier. La base du houppier vert est définie comme le niveau d'insertion du premier verticille comprenant au moins 3/4 de branches vertes (CURTIS et REUKEMA, 1970; MAGUIRE et HANN, 1987; KRAMER, 1988): sa hauteur depuis le sol est notée HBHV. Sous le houppier vert apparaît une zone comprenant des branches mortes en proportion importante et des branches déclinantes portant encore quelques organes verts. La base de cette zone est le niveau d'insertion de la première branche vivante (HBV). En dessous sont insérées les branches sèches. La base de cette zone est la hauteur d'insertion de la première branche morte (HBM) correspondant dans notre cas à la hauteur de l'élagage de pénétration.

A partir des hauteurs de houppier et de la hauteur de l'arbre (H) nous définissons deux coefficients de couronne

$$\text{"crown ratio"} : CR = 100 \frac{H - HBHV}{H} \text{ et } CR3 = 100 \frac{H - HBV}{H}$$

(H — HBV/H).

2.3. Analyse statistique

Elle concerne les variables suivantes, calculées au niveau de chaque unité de croissance annuelle (UCA):

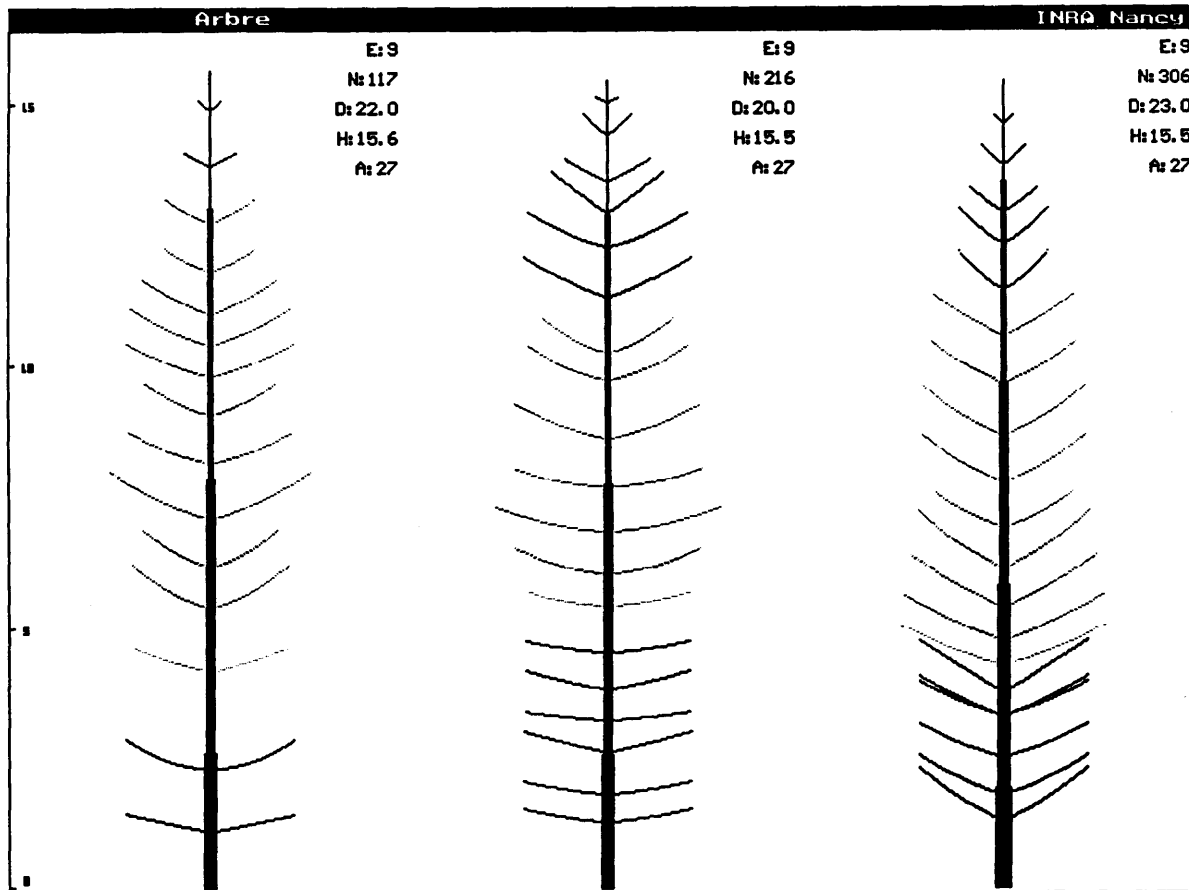
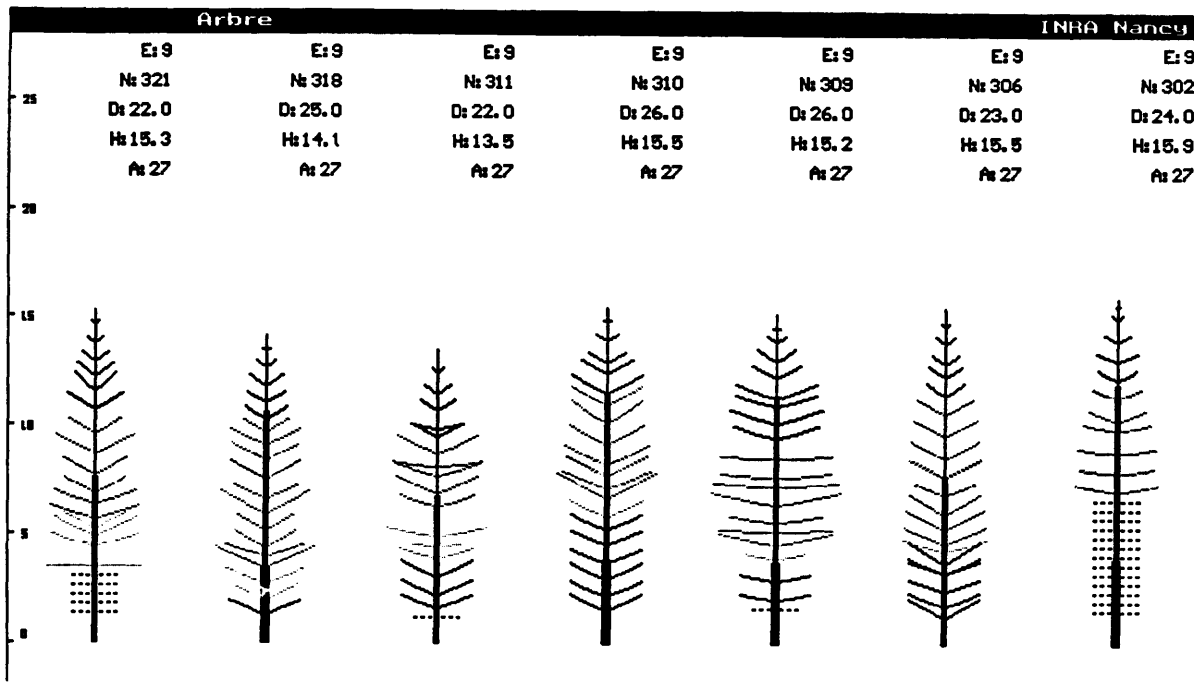


Figure 1. — Représentation graphique des arbres échantillonnés.

Le tracé de chaque branche a été obtenu à partir de la longueur, de l'extension latérale et de l'angle d'insertion recueillis sur une branche représentative de l'extension latérale de chaque verticille. La forme a été modélisée par un polynôme du second degré: $(y = a x + \beta x^2)$ où $a = \text{tg}(\pi/2 - \text{angle d'insertion})$, et où β est obtenu par minimisation (selon la méthode de d'Alembert) de la différence entre la longueur mesurée et la longueur calculée par intégrale curviligne, considérée comme une fonction dépendant de β .

Le tracé de chaque branche est tel que sont respectés l'angle d'insertion, la longueur et l'extension. Pour obtenir une symétrie du houppier (ce qui n'est pas exactement conforme à la réalité) la branche a été reportée de part et d'autre de l'axe principal. Les zones du houppier (zone du houppier vert, zone comprenant des branches mortes et des branches vivantes, zone des branches mortes et zone sans branches) sont distinguées par des traits différents. L'échelle est la même en hauteur et en largeur. Les dimensions individuelles sont notées en haut à droite de chaque arbre.

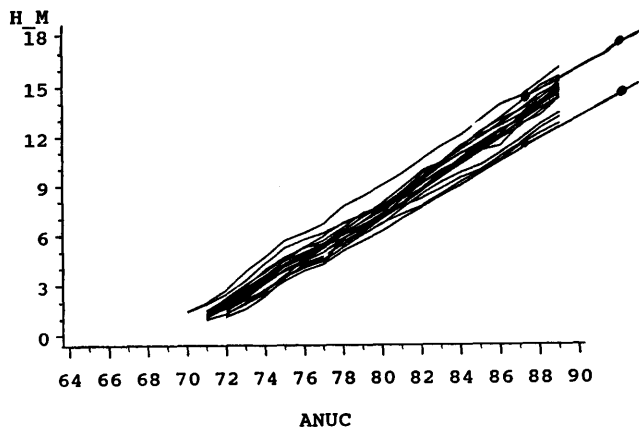


Figure 2. — Courbes de croissance en hauteur des arbres échantillonnés.

On note que les courbes de croissance sont linéaires, ce qui signifie que les accroissements successifs sont très homogènes. Un arbre de la provenance Gérardmer se détache légèrement au dessus du faisceau des autres courbes tandis qu'en dessous se détachent 4 arbres appartenant aux 3 provenances (dont 2 de la provenance Montriond). A droite sont figurées les premières valeurs correspondant à la deuxième classe de fertilité des tables de production de Décourt établies pour le Nord-Est de la France.

- le diamètre moyen des branches verticillaires (DMOY), le diamètre maximum des branches verticillaires (DMAX) et le diamètre moyen des trois plus grosses branches (DMOY3);
- l'angle moyen des branches verticillaires (AMOY), l'angle minimum des branches verticillaires (AMIN) et l'angle moyen des trois plus grosses branches (AMOY3);
- le nombre total de branches (NTOT), le nombre total de branches de diamètre $\geq 0.5\text{cm}$ (N05), le nombre total de branches de diamètre $\geq 1\text{cm}$ (N10) et le nombre de branches verticillaires de diamètre $\geq 0,5\text{cm}$ (NV).

Les méthodes de régression ont été décrites dans COLIN et HOULLIER (1991, op. cit.; 1992, op. cit.). Les modèles mis en évidence sont linéaires (angle de branche), non linéaires (diamètre de branche) et linéaires généralisés (nombre de branches).

Les modèles obtenus sur les échantillons antérieurs (que nous nommerons "modèles Vosges") ont été appliqués aux données de cette étude. Ont alors été calculées la moyenne des écarts entre les valeurs prédites et les valeurs observées (ME) et la racine carrée de la moyenne des carrés des écarts aux valeurs prédites (RMCE). Ces deux statistiques précisent la qualité de la prédiction par les modèles Vosges.

L'effet provenance est testé par comparaison des ajustements obtenus, d'une part, avec un modèle global pour l'ensemble des données et, d'autre part, avec un modèle "local" où les paramètres dépendent des provenances. Lorsque la méthode des moindres carrés ordinaires (régression linéaire et non linéaire) a été employée cette comparaison est réalisée de la manière suivante. Soient SCR_i la somme des carrés des écarts résiduels et ddl_i le nombre de degrés de liberté correspondant, l'indice i valant 0 pour le modèle global, 1 à 3 pour les trois modèles

locaux (c'est-à-dire par provenances). Sous les hypothèses de normalité et d'indépendance des erreurs, et sous l'hypothèse nulle d'égalité des modèles locaux avec le modèle global, la statistique:

$$F = \left(\frac{SCR_0 - \sum_{i=1}^3 SCR_i}{3} \right) / \left(\frac{\sum_{i=1}^3 SCR_i}{\sum_{i=1}^3 ddl_i} \right)$$

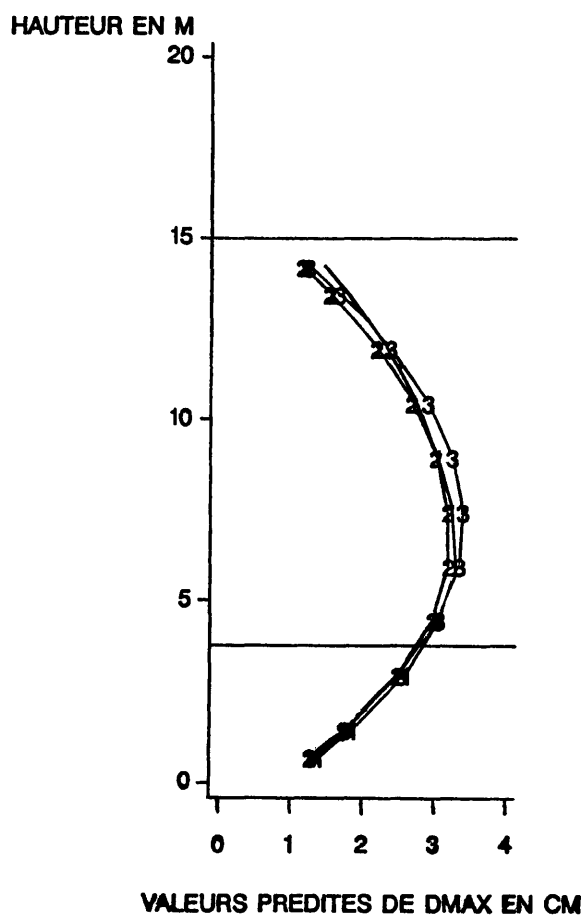
suit une distribution de FISHER à $(ddl_0 - \sum_{i=1}^3 ddl_i)$ et $\sum_{i=1}^3 ddl_i$

degrés de liberté (TOMASSONE et al., 1983). Le test qui s'en déduit est asymptotique dans le cas d'un modèle non linéaire.

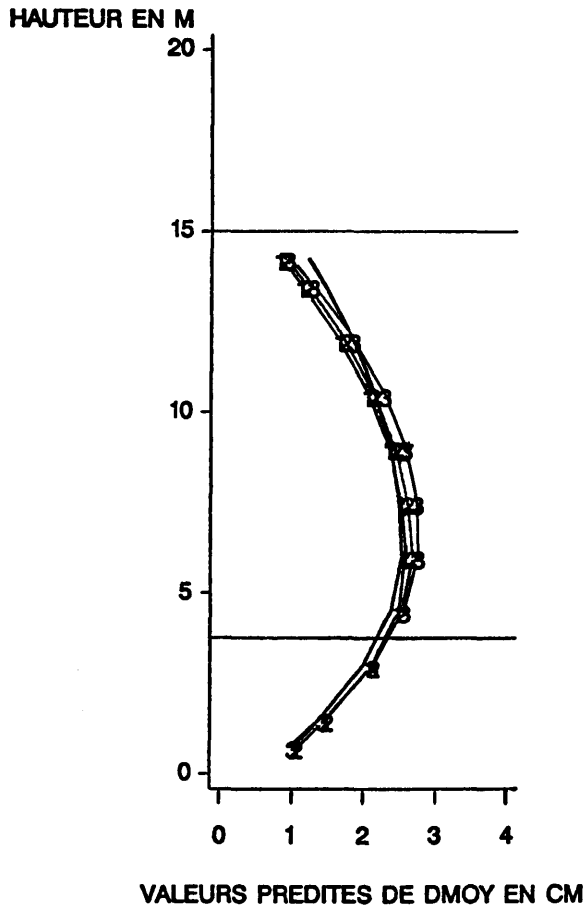
Pour les modèles linéaires généralisés, la comparaison est réalisée à partir de la statistique: $V = 2 (L_0 - \sum_{i=1}^3 L_i)$,

où L_0 est le logarithme du maximum de vraisemblance pour le modèle global et L_i le logarithme du maximum de vraisemblance pour chacun des modèles locaux. Sous l'hypothèse nulle d'égalité du modèle global et des trois modèles locaux, cette variable suit un χ^2 à $2p$ degrés de

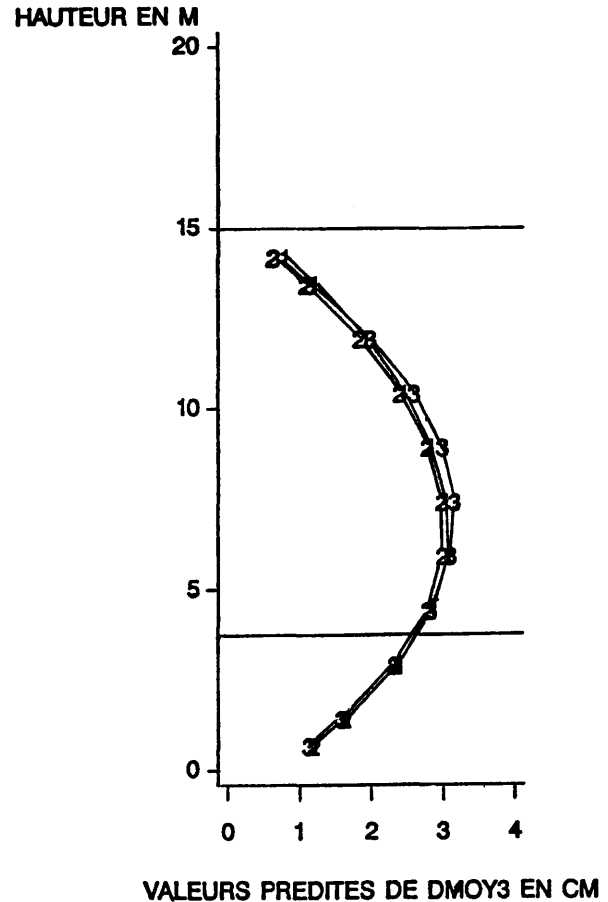
COMPARAISON DE PROVENANCES DMAX — SIMULATION DES 4 MODELES



COMPARAISON DE PROVENANCES
DMOY – SIMULATION DES 4 MODELES



COMPARAISON DE PROVENANCES
DMOY3 – SIMULATION DES 3 MODELES



liberté, où p est le nombre de paramètres du modèle global (DOBSON, 1983).

Dans le cas de l'apparition d'un effet provenance, une simulation a été réalisée pour évaluer l'ampleur des différences entre provenances. Quand elles étaient suffisamment importantes, en particulier par rapport à l'erreur de mesure, le modèle général a été réécrit en introduisant deux variables indicatrices (z_E et z_M telles que $z_E=1$ si provenance=Esserval-Tartre, $z_E=0$ sinon; $z_M=1$ si provenance=Montriond, $z_M=0$ sinon). Nous avons ensuite cherché un modèle intermédiaire entre le modèle global et les modèles locaux en testant et en éliminant progressivement les paramètres locaux non significatifs: dans les cas favorables nous sommes ainsi parvenus à représenter l'effet provenance par un nombre réduit de paramètres.

La qualité des modèles proposés a été appréciée à partir des écart-types résiduels estimés, des statistiques relatives aux paramètres des modèles (estimation, écart-type), de l'examen des résidus et du coefficient de détermination (R^2) quand il était défini. Les tests ont été effectués au seuil de 5%.

Les traitements statistiques ont été réalisés avec le logiciel SAS version 7.03 installé sur une station SUN 4/330. Ont été utilisées notamment les procédures statistiques REG (régression linéaire), NLIN (régression non-linéaire) et LIFEREG (modèles linéaires généralisés; SAS, 1988).

Figure 3. — Simulation des profils verticaux des diamètres des branches pour un arbre moyen typique de l'échantillon ($H=15m$, $D_{130}=23cm$, $HBV=3,75m$). On a représenté les courbes associées aux trois modèles par provenance ainsi que la courbe prédite par le modèle Vosges (pour DMAX et DMOY). 3a) DMAX =diamètre maximal par UCA; 3b) DMOY=diamètre moyen par UCA; 3c) DMOY3=diamètre moyen des 3 plus grosses branches par UCA.

Resultats

3.1 Diamètre des branches

Comparaison des provenances

Nous avons vérifié que le modèle proposé par COLIN et HOULLIER (1991, op. cit.) pour représenter le profil vertical des diamètres (D) en fonction de la distance relative à l'apex (XR en %) était bien adapté aux données de notre échantillon. Il s'agit d'un modèle polynomial du second degré segmenté avec un point de jonction (ξ) correspondant à la position de la plus grosse branche estimée:

[1.1]

$$\begin{cases} \text{si } XR < \xi, & D = \lambda + \alpha XR + \beta XR^2 \\ \text{si } XR \geq \xi, & D = \lambda + \alpha \xi + \beta \xi^2 + \gamma (XR - \xi)^2 \end{cases}$$

où λ , α , β , γ sont des paramètres respectant les conditions: $\lambda > 0$, $\alpha > 0$, $\beta < 0$, $\gamma < 0$ et:

[1.2]

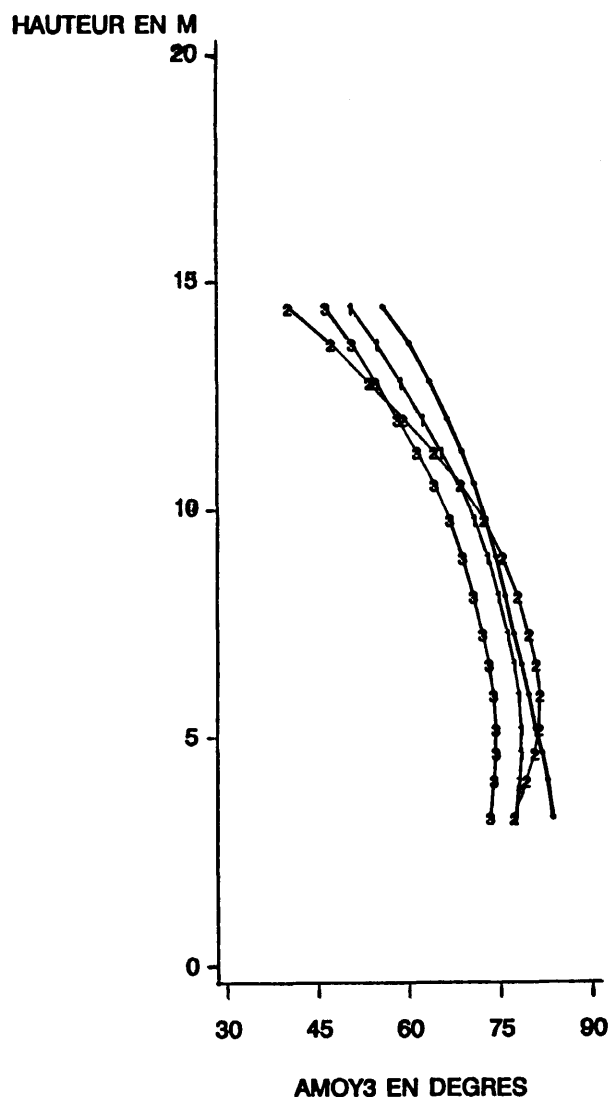
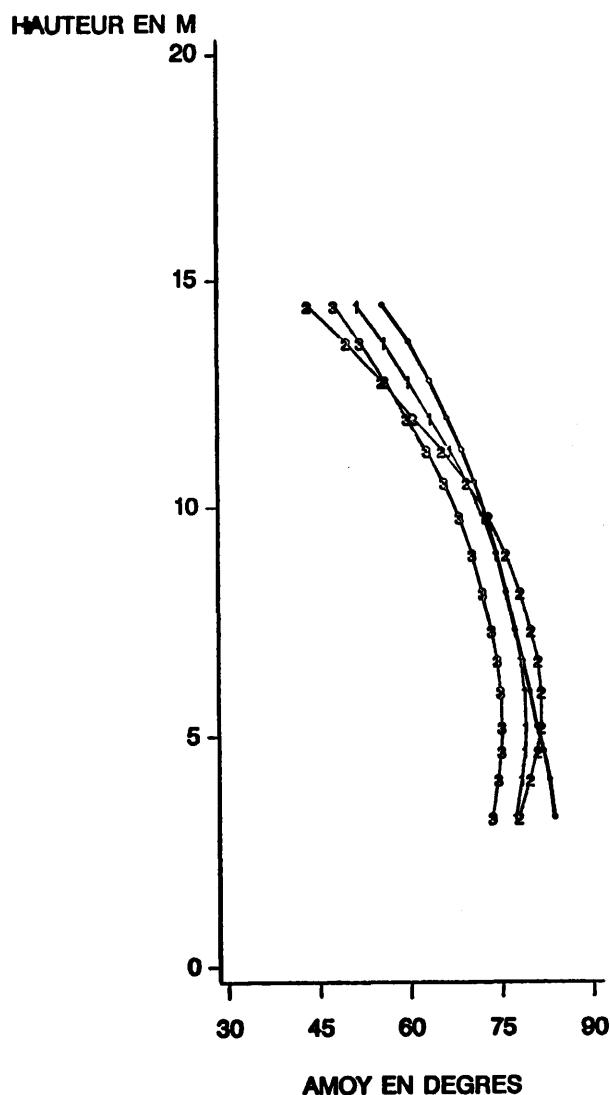
$$\begin{cases} \xi = b_1 CR_3 + b_2 H \\ \alpha = b_3 CR_3 + b_4 H/D130 + b_5 HBV \\ \gamma = b_6 + b_7 CR_3 + b_8 D130 \\ \beta = -\frac{\alpha}{2\xi} \end{cases}$$

avec H hauteur de l'arbre (en m), HBV la hauteur de la première branche verte (en m), D130 le diamètre du tronc

à 1,30 m (en cm) et $CR_3 = 100 \frac{H - HBV}{H}$ en %. Lors de

l'ajustement de ce modèle pour chaque provenance, nous n'avons conservé que les paramètres b_j ($1 \leq j \leq 8$) significativement différents de 0.

Un effet hautement significatif de la provenance a été obtenu pour DMAX ($F_{12,375} = 2,2$), pour DMOY3 ($F_{12,318} = 2,7$) et pour DMOY ($F_{12,374} = 4,6$). On note que les différences entre provenances sont moins importantes pour DMAX. Cela n'est pas étonnant puisque cette variable dépend plus des conditions de croissance locale des branches (ex. trouées) que DMOY et DMOY3 dont la variabilité est atté-



nuée du fait même qu'il s'agit de valeurs moyennes. Les valeurs des coefficients de régression significativement différents de 0, le nombre de ddl et l'écart-type résiduel des modèles par provenance sont fournis en annexe 1.

Pour un arbre typique de l'échantillon ($H=15m$, $D130=23cm$ et $HBV=3,75m$) les profils verticaux de DMAX, DMOY3 et DMOY ont été simulés (Figure 3). On observe ainsi que les différences entre les provenances sont au maximum de l'ordre de 2 mm, ce qui est très faible. Par conséquent une analyse plus fine des différences n'a pas semblé pertinente. Il apparaît pourtant que, à dimensions de la tige égales, la provenance M possède des branches légèrement plus grosses que les deux autres et que cette différence se manifeste surtout dans la partie supérieure de l'arbre.

Extrapolation des modèles Vosges

Les modèles Vosges établis pour DMAX et DMOY ont été utilisés pour prédire les profils verticaux des 21 arbres échantillonnés. Les valeurs obtenues pour ME et RMCE (cf. § 2.3) sont $-0,10cm$ et $0,39cm$ (respectivement $0,02cm$ et $0,36cm$) pour DMAX (resp. DMOY). Nous avons superposé sur les figures 3a et 3b les profils prédits par les modèles Vosges aux profils prédits à partir des modèles par provenance pour un arbre typique. Malgré une surestimation légère portant sur la partie supérieure et

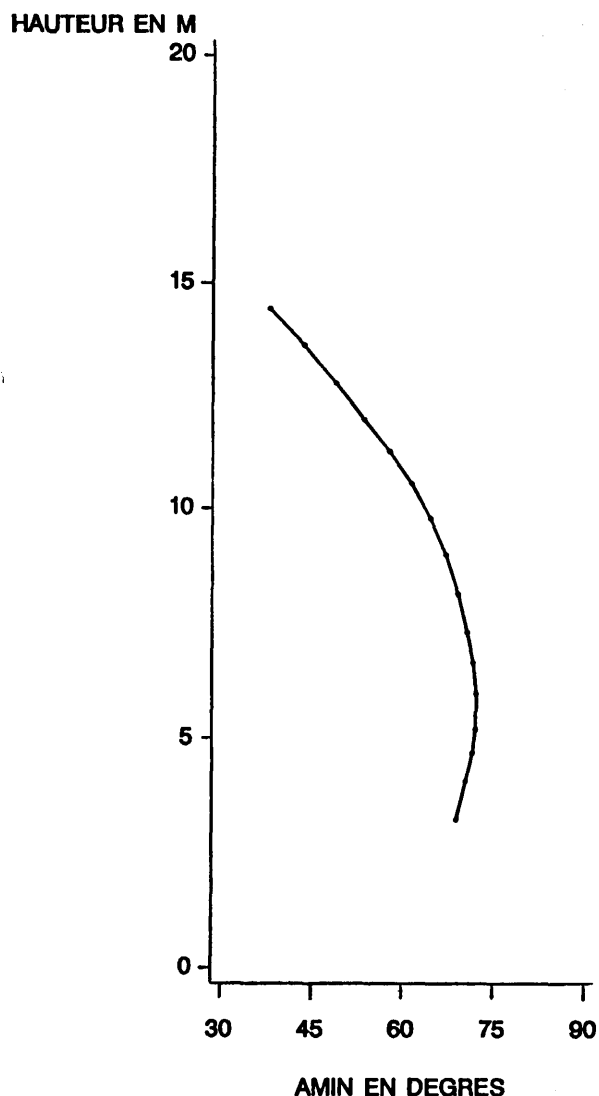


Figure 4. — Stimulation des profils verticaux des angles d'insertion des branches pour un arbre moyen de hauteur=15m et d'âge=27ans. On a représenté les courbes associées aux 3 modèles par provenance ainsi que la courbe prédite par le modèle Vosges (pour AMOY et AMOY3). 4a) AMOY=angle moyen par UCA; 4b) AMOY3=angle moyen des 3 plus grosses branches par UCA; 4c) AMIN=angle minimum par UCA (courbe moyenne prédite pour l'étude Amance).

une faible sous-estimation dans la partie inférieure de la tige, il apparaît que les modèles Vosges peuvent être extrapolés aux données de la présente étude.

3.2. Angle d'insertion des branches

Le modèle adopté dans cette étude diffère de celui, non linéaire, proposé dans COLIN et HOULLIER (1992, op. cit.), puisqu'un modèle polynomial du second degré s'est ici avéré suffisant. Néanmoins, comme dans le modèle initial, c'est le n° de l'unité de croissance (NUCA) qui est la variable indépendante la plus pertinente. Le modèle:

[2]

$$\text{ANGLE} = \alpha + \beta \text{NUCA} + \gamma \text{NUCA}^2$$

a d'abord été ajusté arbre par arbre. Aucune variable décrivant la tige ou le houppier n'a permis d'expliquer les variations des trois coefficients de régression α , β et λ , à l'instar de ce qui a été réalisé pour le modèle concernant les dia-

mètres. Pour cette raison, et du fait d'une assez bonne superposition des nuages de points (NUCA, ANGLE), les modèles locaux par provenance et le modèle global ont été ajustés. L'effet de la provenance est apparu significatif pour AMOY ($F_{6,325}=5,04$) et AMOY3 ($F_{6,325}=5,05$), mais non significatif pour AMIN ($F_{8,325}=2,11$; $p=0,052$).

L'examen des courbes des valeurs prédites de AMOY et AMOY3 pour chaque provenance montre que les différences maximales entre provenances sont de l'ordre de 7 à 10°. Il est donc apparu opportun d'introduire un modèle avec variables indicatrices pour ces deux variables. Le modèle complet appliqué séparément sur les 2 variables AMOY et AMOY3:

[3]

$$\begin{aligned} \text{ANGLE} = & (\alpha + \alpha_E z_E + \alpha_M z_M) \\ & + (\beta + \beta_E z_E + \beta_M z_M) \text{NUCA} \\ & + (\gamma + \gamma_E z_E + \gamma_M z_M) \text{NUCA}^2 \end{aligned}$$

a été simplifié par régression descendante. Les coefficients β_M et γ_M sont apparus non significativement différents de 0. Cela signifie (figure 4a et 4b) que les provenances G et M présentent des courbes parallèles (celle de la provenance Gérardmer étant au-dessus de celle de la provenance Montriond) tandis que la provenance Esserval-Tartre possède à la fois des angles d'insertion plus faibles près de l'apex et une augmentation plus forte jusqu'à la position du maximum. Les caractéristiques des modèles finalement obtenus sont fournis en annexe 2. La figure 4c présente l'ajustement des angles minimums. Sur les figures 4a et 4b ont été également indiquées les prédictions du modèle établi dans les Vosges. Les courbes diffèrent à la fois dans les parties hautes et dans les parties basses des profils. Il est à noter que le modèle Vosges est assez proche du modèle obtenu pour la provenance Gérardmer, ce qui semble assez logique.

3.3. Nombres de branches

Les modèles retenus par COLIN et HOULLIER (1992, op. cit.) pour prédire les nombres de branches par unité de croissance annuelle, sont des modèles linéaires généralisés (DOBSON, 1983, op. cit.) où interviennent:

— la longueur de l'UCA:LUCA est bien corrélée avec le nombre de branches car ces 2 variables sont déterminées par un phénomène commun, à savoir le fonctionnement du méristème apical;

— et, pour certaines catégories de branches, le numéro de l'UCA:NUCA rend compte du fait que lorsqu'on s'éloigne de l'apex de l'arbre, le nombre des petites branches interverticillaires décroît du fait de la forte concurrence intra-arbre pour la lumière (déclin, dessèchement, puis chute).

Un troisième phénomène intervient, à savoir le débourrement de bourgeons proventifs, jusque là dormants. Les ramifications produites restent généralement de dimensions réduites et sont situées à l'extrémité proximale des UCA. Ce phénomène assure un renouvellement régulier de petites branches qui n'est pas explicitement pris en compte dans le modèle.

La forme générale du modèle est la suivante:

$$\begin{aligned} \text{Ln}(N) = & \alpha \text{Ln}(\text{LUCA}) + \beta \text{NUCA} + \gamma + \varepsilon, \text{ où } \varepsilon \text{ suit} \\ & \text{une loi normale } N(0, \sigma) \\ \text{soit } N = & \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta \text{NUCA}) \exp(\gamma) \varepsilon', \text{ où } \varepsilon' \text{ suit une} \\ & \text{loi lognormale } \text{LN}(0, \sigma) \end{aligned}$$

La deuxième formulation, multiplicative, rend bien compte de l'augmentation régulière de la variabilité des nombres de branches quand la longueur de l'unité de croissance augmente.

Pour chacune des variables NTOT, N05, N10 et NV nous avons d'abord ajusté un modèle par provenance:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Ln}(N) = \alpha \text{Ln}(\text{LUCA}) + \beta \text{NUCA} + \gamma + \varepsilon, \text{ où } \varepsilon \text{ suit une loi normale } N(0, \sigma) \\ \text{soit } N = \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta \text{NUCA}) \exp(\gamma) \varepsilon', \text{ où } \varepsilon' \text{ suit une loi lognormale } \text{LN}(0, \sigma) \end{array} \right.$$

puis nous l'avons progressivement simplifié en éliminant un par un les paramètres non significativement différents de 0 ou en reparamétrant le modèle lorsque nous avions $\alpha_i = \alpha_j'$, $\beta_j = \beta_i'$ ou $\gamma_i = \gamma_j'$, jusqu'à aboutir à un modèle final (cf. annexe 3 et Figure 5 pour NTOT):

[5]

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{NTOT} = \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta_M z_M \text{NUCA} + \gamma) \varepsilon' \\ \text{N05} = \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta \text{NUCA} + \gamma + \gamma_M z_M) \varepsilon' \\ \text{N10} = \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta \text{NUCA} + \gamma) \varepsilon' \\ \text{NV} = \text{LUCA}^\alpha \exp(\beta \text{NUCA} + \gamma) \varepsilon' \end{array} \right.$$

Cette procédure qui s'apparente à une régression descendante a permis de mettre en évidence:

— que la variabilité intra-provenance (i. e. la valeur de σ_i) n'est pas la même d'une provenance à l'autre: $\sigma_G \leq \sigma_M < \sigma_E$ pour NTOT, N05 et N10; $\sigma_E < \sigma_G \leq \sigma_M$ pour NV;

— que, pour une longueur et un numéro d'UCA fixés, la provenance Montriond a un nombre de branches significativement inférieur aux deux autres pour NTOT et N05 qui incluent des petites branches (les paramètres γ_M (pour N05) et β_M (pour NTOT) sont négatifs), mais pas pour N10 et NV (grosses branches).

Afin de tester la validité des modèles Vosges nous avons ajusté un même modèle global à l'ensemble "échantillon Vosges + étude Amance" puis 2 modèles séparés pour chacun de ces 2 échantillons. Le calcul du logarithme du rapport des vraisemblances (entre le modèle global et le modèle

$$N = \text{LUCA} \alpha_i \exp(\beta_i \text{NUCA}) \exp(\gamma_i) \varepsilon' \text{ où } \varepsilon' \text{ suit une loi lognormale } \text{LN}(0, \sigma_i) \quad [4]$$

avec $i = G, E, M$ et $N = \text{NTOT}, \text{N05}, \text{N10}, \text{NV}$ (cf. annexe 3). Nous avons ainsi vérifié si les paramètres α_i et β_i étaient significativement différents de 0. Nous avons ensuite ajusté ce même modèle en supposant que $\sigma_G = \sigma_E = \sigma_M$, soit:

par échantillon) a permis de montrer que les modèles étaient significativement différents pour les variables NTOT, N10 et NV mais non significativement différents pour la variable N05. L'extrapolation des modèles Vosges aux trois provenances étudiées en Forêt d'Amance n'est donc pas rigoureusement licite (cf. Figure 5).

Discussion

4.1. Synthèse des résultats

Diamètres de branche

Le fait que l'on puisse prédire le diamètre des branches à partir des dimensions de la grume reflète la liaison qui existe entre la vigueur générale de l'arbre et la grosseur des branches. La totalité de la variabilité du diamètre des branches ne peut pourtant pas être expliquée par cet effet vigueur: une partie de la variabilité résiduelle provient de l'existence d'un effet provenance. Les simulations présentées dans les figures 3a, 3b et 3c montrent que, quelle soit la variable analysée (DMAX, DMOY ou DMOY3) et pour des dimensions de l'arbre fixées, la provenance Montriond possède des branches plus grosses que les deux autres provenances. Cette différence est faible, d'environ 2mm au maximum, et culmine dans le haut de l'arbre.

Angle de branche

L'absence de relations entre les coefficients de régression des modèles intra-arbres et les variables dendrométriques reflète l'absence d'influence de la vigueur sur la distribution verticale des angles de branche. Les arbres des provenances Montriond et Gérardmer possèdent des profils parallèles, les valeurs d'angle étant systématiquement plus faibles pour la provenance Montriond. La provenance Esserval-Tartre présente quant à elle des branches insérées sous un angle plus faible en haut de l'arbre mais qui devient bien plus fort ensuite pour se rapprocher de l'angle droit. Les différences moyennes maximales sont de l'ordre d'une dizaine de degrés. La

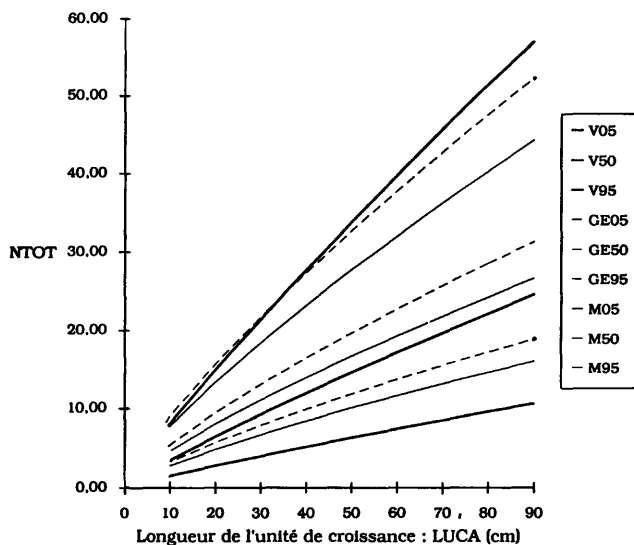


Figure 5. — Représentation des quantiles de la distribution prédite du nombre total de branches (NTOT) en fonction de la longueur des unités de croissance (LUCA): trait plein épais = modèle Vosges; trait pointillé = Gérardmer et Esserval-Tartre; trait plein fin = Montriond (avec NUCA=15).

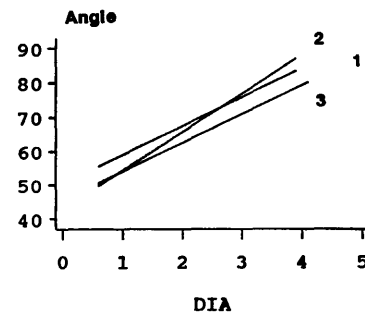


Figure 6. — Relation linéaire ajustée entre le diamètre et l'angle d'insertion des branches: "1" = Gérardmer, "2" = Esserval-Tartre, "3" = Montriond.

provenance qui présente les angles les plus faibles est finalement Montriond.

Angle et diamètre de branche

D'après les deux ensembles de résultats précédents, il apparaît que la provenance Montriond possède des branches qui sont à la fois plus grosses et insérées sous des angles plus aigus. Cette constatation rejoint les observations de nombreux auteurs tels que SCHÖPF (1954) sur *Pinus sylvestris*, VON WEDEL et al. (1969) sur *Pinus taeda*, CAMPBELL (1963, op. cit.) et JARRET (1978, op. cit.) sur *Pseudotsuga menziesii* et MERRIL et MOHN (1984, op. cit.) sur *Picea sitchensis*. C'est d'ailleurs entre les diamètres et les angles de branche que les corrélations génétiques apparaissent les plus fortes. La figure 6 présente les ajustements linéaires par provenance de l'angle d'insertion en fonction du diamètre des branches: l'effet provenance est hautement significatif ($F_{4,2184}=12,14$).

Nombres de branches

La longueur des UCA, liée à la vigueur de l'arbre, explique bien les nombres de branches sauf dans le cas des branches verticillaires où l'effet n'est pas apparu significatif pour les provenances Gérardmer et Montriond. Une différence de réaction entre le nombre de branches du verticille principal et le nombre des autres branches a déjà été constatée par O'REILLY et OWENS (1988, op. cit.) sur *Pinus contorta ssp latifolia* et par DE CHAMPS (1979, op. cit.) sur *Pseudotsuga menziesii*: le nombre de branches verticillaires de diamètre supérieur à 1 cm ne réagit ni à la fertilisation NPK ni au travail du sol. Cette observation nécessite néanmoins d'être confirmée dans la mesure où l'affectation par l'observateur du statut de branche "verticillaire" présente une certaine subjectivité.

La position de l'UCA depuis l'apex (NUCA) est apparue significative pour les branches verticillaires, les branches de diamètre supérieur à 0,5cm et les branches de diamètre supérieur à 1,0cm. Ce résultat est difficilement explicable. En particulier, les branches verticillaires (rappelons que seules les branches de diamètre $\geq 0,5$ cm ont été comptabilisées), ne semblent pas *a priori* faire l'objet d'un élagage naturel, ni pouvoir être issues de bourgeons proventifs. Tout au plus peut-on envisager un effet ontogénique qui aboutirait à la mise en place d'un nombre variable de branches en fonction de l'âge de l'arbre.

Plus intéressant et cohérent est le résultat selon lequel les modèles concernant le nombre des branches verticillaires ou de diamètre ≥ 1 cm ne diffèrent pas d'une provenance à l'autre. Pour les branches verticillaires, ce résultat rejoint celui de O'REILLY et OWENS (1984, op. cit.): les arbres qu'ils étudient sont âgés d'environ 15 ans et n'ont pas *a priori* des dimensions équivalentes; les 7 provenances ne diffèrent pas les unes des autres quant au nombre de branches par verticille; les auteurs ajoutent que la plus grande part de la variabilité du nombre de branches serait due à des différences dans la fréquence des cycles morphogénétiques; la corrélation entre le nombre de branches et le nombre de cycles morphogénétiques valant 0,79.

Considérons maintenant le cas des branches de diamètre ≥ 1 cm. Si on admet que les branches de diamètre ≥ 1 cm comprennent bien la majorité des branches interverticillaires issues de seconds cycles morphogénétiques, l'absence d'effet provenance tendrait à prouver que, à rythme de croissance égal, les arbres présentent le même taux de polycyclisme et la même production de branches de gros

diamètre. Cette hypothèse semble tout à fait plausible dans la mesure où LACAZE et ARBEZ (1971, op. cit.) montrent bien qu'à 4 ans, les taux de polycyclisme des 3 provenances se classent dans le même ordre que les hauteurs totales (Gérardmer > Esserval-Tartre > Montriond). Or le polycyclisme génère à la fois une augmentation de la croissance en hauteur et une augmentation du nombre de branches. A allongement de la tige égal, il est tout à fait probable de retrouver un nombre identique de branches de gros diamètre.

On note toutefois, en considérant les variables NTOT et N05, que la provenance Montriond qui a le plus faible taux de polycyclisme possède aussi un nombre de petites branches inférieurs aux deux autres provenances (à longueur d'UCA fixée).

L'annexe 3 montre également que la distribution de l'erreur est la plus étendue (paramètre d'échelle) pour la provenance Esserval-Tartre pour NTOT, N10 et N05. Cela est apparemment dû à la présence d'une queue de distribution plus longue à droite, ce qui indique qu'un faible nombre d'UCA présentent un nombre de branches plus important que les autres. Il est d'ailleurs à noter que 2 arbres de cette provenance possèdent un bien plus grand nombre de branches total enregistré (703 et 728) que la moyenne du nombre de branches enregistré pour cette provenance (519, CV=29%) comme pour les deux autres provenances: Gérardmer (505, CV=14%) et Montriond (445, CV=13%) (HADDAOUI, 1991).

4.2. Conséquences sur la qualité du bois

A vigueur égale, les différences entre provenances sont négligeables au niveau des diamètres, des angles minimum et des nombres de branches verticillaires et de diamètre ≥ 1 cm. Cela indique que, à dimensions des arbres égales par ailleurs, l'effet de la provenance sur la nodosité des grumes est négligeable. Ce résultat original, valable pour des arbres de 27 ans, de dimensions moyennes données (cf. Tableau 1), ayant poussé sur une station de fertilité moyenne, doit être confirmé sur des stations de fertilité différentes et pour d'autres classes d'âge et de dimension.

4.3. Extrapolation des modèles établis dans les Vosges

L'interprétation de la comparaison des modèles Vosges et des modèles construits pour les 3 provenances étudiées ici met en jeu plusieurs facteurs dont certains ne sont pas génétiques. En effet, l'échantillon vosgien couvrirait plusieurs peuplements pour lesquels l'âge, la station, la sylviculture subie et l'origine génétique étaient variables (et non explicites pour la station et le matériel génétique). Cette comparaison est menée selon 2 axes: l'analyse de la structure des modèles (i.e. les variables explicatives sélectionnées et la forme des équations sont-elles identiques?) et la qualité prédictive des modèles Vosges appliqués à notre dispositif (en termes de biais).

Structure des modèles

L'étude menée ici permet de confirmer leur pertinence et leur robustesse. Pour les diamètres de branche, le modèle est inchangé mais l'amplitude réduite de l'échantillon nous a conduit à éliminer les paramètres associés aux variables H et D130 (qui varient peu d'un arbre à l'autre); en revanche, les paramètres associés à CR3, HBV et H/D130 se sont avérés significativement différents de 0. Pour les angles d'insertion, bien que l'équation ait été modifiée, le rôle du numéro de l'UCA est vérifié. Pour les nombres de branches, il s'avère à nouveau que la longueur de l'UCA et, parfois, son numéro doivent être pris en compte.

Tableau 1. — Caractéristiques moyennes et coefficient de variations (CV) de l'échantillon.
H=hauteur totale (en m), D130=Diamètre à 1,30m (en cm),
CR3=coefficient de couronne (en %) (voir texte pour les définitions).

Provenance	H CV	D130 CV	CR3 CV
Gérardmer	15,24 6,4 %	22,8 11,4 %	61,4 8,7 %
Esserval-Tartre	15,02 6,2 %	22,7 9,9 %	57,1 10,7 %
Montriond	15,00 5,7 %	23,9 6,5 %	62,4 12,5 %

Qualité des prédictions

Elle n'est bonne que pour les diamètres de branche. Encore faut-il noter que les prédictions sont légèrement biaisées dans le haut de l'arbre, mais que les arbres du présent échantillon sont moins âgés que les arbres échantillonnés dans les Vosges et que l'application du modèle Vosges constitue donc une extrapolation en dehors du domaine de variation initialement exploré.

Les distributions de nombres de branches prédites sont assez proches (cf. Tableau 2), mais elles sont plus étalées pour les modèles Vosges que pour les modèles construits pour les 3 provenances étudiées en Forêt d'Amance. Ce résultat n'est pas surprenant puisque dans l'échantillon vosgien aucun facteur, ni génétique, ni stationnel, ni sylvicole, n'était fixé. Une meilleure compréhension de l'influence de ces facteurs de variation est donc souhaitable.

Pour les angles d'insertion, le biais est assez important et affecte non seulement la partie haute mais également la partie basse de la tige. Dans ce dernier cas, le fait que la station soit très hydromorphe par endroit suggère que

le résultat obtenu par LACAZE et BIROT (1972, op. cit.) sur *Larix decidua* peut être également appliqué ici: sur stations hydromorphes l'angle des branches est plus aigu. On remarque enfin que la provenance Gérardmer présente le profil qui se rapproche le plus de celui obtenu sur l'échantillon Vosges surtout si l'on fait abstraction de l'écart dans le bas de la grume.

Finalement, les différences observées entre les modèles Vosges et ceux obtenus sur le présent échantillon peuvent être imputées: (i) aux différences d'origine génétique entre les 2 échantillons; (ii) à l'absence d'arbres jeunes dans l'échantillon Vosges et au fait que les modèles sont statistiques et ne décrivent pas réellement la dynamique de la branchaison; et (iii) à un effet stationnel, notamment à l'hydromorphie dans le dispositif étudié. Ces 3 aspects sont autant de pistes de recherche pour le futur.

4.4. Lien avec les études sur l'architecture des arbres

Cette étude montre que la modélisation du nombre de branches permet d'améliorer considérablement la com-

Tableau 2. — Quantiles de la distribution du nombre de branches prédit par les modèles Vosges et par le modèle élaboré pour le dispositif de comparaison de provenances de la Forêt d'Amance (eq. [5]).

Echantillon	Variable	LUCA (m)	NUCA (n°)	q05	q50	q95
Vosges	NTOT	1.0	-	11,55	26,89	62,64
Gérardmer	NTOT	1.0	-	20,46	34,06	56,72
Esserval-Tartre	NTOT	1.0	-	20,46	34,06	56,72
Montriond	NTOT	1.0	15	17,34	28,88	48,09
Vosges	N05	1.0	15	8,79	16,21	29,87
Gérardmer	N05	1.0	15	11,43	18,78	30,86
Esserval-Tartre	N05	1.0	15	11,43	18,78	30,86
Montriond	N05	1.0	15	9,87	16,21	26,64
Vosges	N10	1.0	-	4,15	8,77	18,55
Etude Amance	N10	1.0	15	4,62	9,94	21,35
Vosges	N10	0.5	-	2,67	5,64	11,92
Etude Amance	N10	0.5	15	3,28	7,05	15,14
Vosges	NV	1.0	-	3,94	7,59	14,61
Etude Amance	NV	1.0	15	4,47	7,54	12,72
Vosges	NV	0.5	-	2,80	5,39	10,37
Etude Amance	NV	0.5	15	3,77	6,36	10,72

préhension des origines de la variabilité (lien avec la croissance et la vigueur, effet provenance, influence de la position par rapport à l'apex). La signification de la présence du numéro de l'unité de croissance dans certains modèles doit être précisée à l'avenir. Il est vraisemblable qu'il s'agit, pour notre échantillon, de la conséquence du renouvellement des petites branches à partir de 2 processus contradictoires, la mort des petites branches et l'apparition de nouvelles branches à partir de bourgeons proventifs. Pour approfondir cette question il sera sans doute nécessaire de procéder à un suivi interannuel ou de mieux utiliser l'information disponible en évaluant l'âge des branches. Le rôle du vieillissement ontogénique doit aussi faire l'objet d'études complémentaires: les données acquises sur cet échantillon, que nous avons complétées par des données de ramification secondaire relevées à 3 niveaux dans l'arbre se prêtent très bien à une analyse plus fine selon les méthodes développées par de REFFYE et al. (1991, op. cit.). Les arbres ont en effet des dimensions à peu près identiques et ont eu des croissances analogues.

4.5. Originalité de notre démarche par rapport à celle des améliorateurs

Notre démarche repose sur 2 choix méthodologiques complémentaires: (i) l'analyse de la variabilité des profils verticaux des critères étudiés plutôt que l'analyse de ces mêmes critères à un niveau, absolu ou relatif, fixé; (ii) la prise en compte (et le filtrage) des effets liés à la vigueur générale de l'arbre et qui ne sont pas tous imputables à des facteurs génétiques.

Intérêt et limites de l'étude des profils verticaux

Cette étude se traduit évidemment par des plans d'échantillonnage particuliers, en l'occurrence par le recueil d'un grand nombre de données sur un petit nombre d'arbres et/ou de provenances (pour des raisons évidentes de coût). Ce qui induit deux types de problèmes connexes. D'une part, des problèmes expérimentaux: les coûts de mesure pour chaque arbre sont tels que l'on ne peut pas envisager cette approche pour des études extensives portant sur un grand nombre de provenances. D'autre part, des problèmes statistiques: les calculs et les tests sont un peu moins directs et un peu plus compliqués que ceux qui sont mis en oeuvre dans des analyses de la variance; si les modèles sont non linéaires, les résultats ne sont qu'asymptotiques; surtout, on peut s'interroger sur la puissance de cette méthode qui dépend du nombre d'arbres échantillonnés, du nombre de niveaux de mesure par arbre ainsi que de l'amplitude relative de la variabilité entre provenances, entre arbres et au sein d'un même arbre.

L'étude des profils verticaux a cependant permis de constater: (i) que le niveau de mesure dans l'arbre est essentiel quand on cherche à différencier les provenances; (ii) que les différences calculées dans le haut de l'arbre ne reflètent pas forcément les différences au niveau de la grume commercialisée.

— Ces aspects sont illustrés d'abord sur les distributions des variables AMOY et AMOY3 (figures 4a et 4b). C'est au niveau des verticilles 3, 4 et 5 (correspondant aux UCA 4, 5, 6 et sur les figures aux 4, 5 et 6^{èmes} niveaux de mesure comptés depuis le haut de l'arbre) que les différences entre les provenances sont les plus faibles. Elles sont par contre maximales à la base du houppier vert.

— Pour les distributions verticales de diamètre de branche (Figure 3), les différences ne sont importantes que

dans le haut de l'arbre alors que dans le bas, les profils se superposent bien. Cette observation est à rapprocher du fait que dans le jeune âge les plants souffrent beaucoup plus de la concurrence que plus tard, lorsque les arbres dominés ont été éliminés par la mortalité naturelle ou par l'éclaircie. Les caractères génétiques contrôlant la branchaison ne pourraient donc s'exprimer pleinement qu'en croissance libre ou au moins qu'après mise à distance convenable des arbres d'avenir.

— Le second aspect est bien illustré sur les profils d'angle de branche. Les angles observés en haut de jeunes arbres se modifient progressivement quand l'arbre vieillit pour atteindre, au bout de quelques années, des valeurs voisines de celles mesurées à la base du houppier vert de ces mêmes jeunes arbres. Or, les défauts liés à la nodosité dépendent au moins autant de l'angle d'insertion final des branches que de leur angle initial. Il est donc nécessaire: (a) de recueillir à la fois des données dans le haut de l'arbre et au niveau de la grume commercialisée sur de jeunes arbres comme sur des vieux arbres (cf. la technique par dissection utilisée par VON WEDEL et al. (1968, op. cit.)); et (b) de modéliser à la fois les profils verticaux de diamètres de branche à l'extérieur de la grume et la forme des noeuds (à l'intérieur de la grume) en haut et en bas de la grume complète.

Mise en évidence des facteurs génétiques

Notre approche vise à appréhender simultanément les effets des conditions locales de croissance, du stade de développement et de l'origine génétique. Elle repose en fait sur l'introduction de covariables qui rendent compte de la vigueur globale de l'arbre (H, D130, LUCA) et de son histoire sylvicole (CR3, H/D130): la particularité des modèles développés ici est qu'ils ne sont pas tous linéaires. Cette approche permet notamment de scinder les effets génétiques en deux composantes: une composante liée à la vigueur (aux dimensions de l'arbre), composante qui se confond avec les conditions de croissance (station, concurrence), et une autre composante, purement génétique, qui est indépendante de la vigueur des arbres.

Pour illustrer précisément ces aspects, nous pouvons faire appel à la notion de "harvest index" (ex. VELLING et TIGERSTEDT, 1984). Cet "indice de récolte" est le rapport entre ce qui est exporté par le sylviculteur (en biomasse ou en valeur) et ce que l'arbre produit (on ne considère généralement que la biomasse de la tige et du houppier). Pour des dimensions globales fixées (H, D130) certains génotypes présentent, une branchaison peu importante en termes de diamètre, longueur et de nombre de branches: de tels génotypes ont un indice de récolte élevé, ils présentent une nodosité faible et donc une production ligneuse de bonne qualité (KÄRKI, 1984). Notre méthode d'analyse de la variabilité de la branchaison permet d'obtenir des éléments utiles à l'évaluation de tels indices pour différentes provenances.

Seul l'effet de la provenance a été abordé ici. Il est couramment admis que la variabilité est plus grande entre familles et clones qu'entre provenances (ex. KLEINSCHMIT et SAUER, 1976, op. cit.). Nous devrions confirmer prochainement ceci à partir de données recueillies en collaboration avec les équipes d'améliérateurs de l'INRA sur un dispositif de comparaison de descendance de provenances polonaises, recommandées pour les reboisements à basse altitude.

Annexe 1. — Modèle de profil vertical des diamètres de branches (eq. [1.1] et [1.2]).

provenance	GERARDMER provenance n°1		ESSERVAL provenance n°2		MONTRIOND provenance n°3		
	estimation	écart-type asymptotique	estimation	écart-type asymptotique	estimation	écart-type asymptotique	
DMAX	$\lambda =$	$8.71 \cdot 10^{-1}$	$1.32 \cdot 10^{-1}$	$7.23 \cdot 10^{-1}$	$1.33 \cdot 10^{-1}$	$7.39 \cdot 10^{-1}$	$1.23 \cdot 10^{-1}$
	$b1 =$	$5.64 \cdot 10^{-1}$	$2.67 \cdot 10^{-2}$	$5.83 \cdot 10^{-1}$	$2.74 \cdot 10^{-2}$	$6.22 \cdot 10^{-1}$	$2.43 \cdot 10^{-2}$
	$b3 =$	$1.74 \cdot 10^{-3}$	$2.07 \cdot 10^{-4}$	$1.95 \cdot 10^{-3}$	$2.20 \cdot 10^{-4}$	$1.91 \cdot 10^{-3}$	$2.43 \cdot 10^{-4}$
	$b4 =$	$-1.38 \cdot 10^{-3}$	$2.44 \cdot 10^{-4}$	$-2.04 \cdot 10^{-3}$	$3.23 \cdot 10^{-4}$	$-1.83 \cdot 10^{-3}$	$3.38 \cdot 10^{-4}$
	$b5 =$	$2.00 \cdot 10^{-4}$	$1.95 \cdot 10^{-5}$	$2.68 \cdot 10^{-4}$	$2.98 \cdot 10^{-5}$	$2.40 \cdot 10^{-4}$	$2.07 \cdot 10^{-5}$
	$b7 =$	$-1.03 \cdot 10^{-5}$	$1.18 \cdot 10^{-6}$	$-1.05 \cdot 10^{-5}$	$1.14 \cdot 10^{-6}$	$-1.23 \cdot 10^{-5}$	$1.36 \cdot 10^{-6}$
	ddl	124		126		125	
etr	0.3255		0.3219		0.3200		
DMOY3	$\lambda =$	$6.84 \cdot 10^{-1}$	$9.96 \cdot 10^{-2}$	$7.00 \cdot 10^{-1}$	$1.10 \cdot 10^{-1}$	$6.03 \cdot 10^{-1}$	$1.21 \cdot 10^{-1}$
	$b1 =$	$5.70 \cdot 10^{-1}$	$2.36 \cdot 10^{-2}$	$5.89 \cdot 10^{-1}$	$2.64 \cdot 10^{-2}$	$6.30 \cdot 10^{-1}$	$2.81 \cdot 10^{-2}$
	$b3 =$	$1.54 \cdot 10^{-3}$	$1.65 \cdot 10^{-4}$	$1.82 \cdot 10^{-3}$	$1.97 \cdot 10^{-4}$	$2.07 \cdot 10^{-3}$	$2.61 \cdot 10^{-4}$
	$b4 =$	$-1.18 \cdot 10^{-3}$	$1.99 \cdot 10^{-4}$	$-1.98 \cdot 10^{-3}$	$2.96 \cdot 10^{-4}$	$-2.16 \cdot 10^{-3}$	$3.66 \cdot 10^{-4}$
	$b5 =$	$1.95 \cdot 10^{-4}$	$1.65 \cdot 10^{-5}$	$2.57 \cdot 10^{-4}$	$2.70 \cdot 10^{-5}$	$2.49 \cdot 10^{-4}$	$2.24 \cdot 10^{-5}$
	$b7 =$	$-1.11 \cdot 10^{-5}$	$1.65 \cdot 10^{-6}$	$-1.23 \cdot 10^{-5}$	$1.83 \cdot 10^{-6}$	$-1.47 \cdot 10^{-5}$	$2.84 \cdot 10^{-6}$
	ddl	106		106		106	
etr	0.2429		0.2663		0.3134		
DMOY	$\lambda =$	$5.97 \cdot 10^{-1}$	$1.24 \cdot 10^{-1}$	$5.83 \cdot 10^{-1}$	$1.09 \cdot 10^{-1}$	$5.18 \cdot 10^{-1}$	$1.41 \cdot 10^{-1}$
	$b1 =$	$5.26 \cdot 10^{-1}$	$2.85 \cdot 10^{-2}$	$5.37 \cdot 10^{-1}$	$2.50 \cdot 10^{-2}$	$5.78 \cdot 10^{-1}$	$3.16 \cdot 10^{-2}$
	$b3 =$	$1.04 \cdot 10^{-3}$	$1.89 \cdot 10^{-4}$	$2.02 \cdot 10^{-3}$	$1.94 \cdot 10^{-4}$	$1.59 \cdot 10^{-3}$	$2.86 \cdot 10^{-4}$
	$b4 =$	$-3.62 \cdot 10^{-4}$	$2.26 \cdot 10^{-4}$	$-2.25 \cdot 10^{-3}$	$2.75 \cdot 10^{-4}$	$-1.56 \cdot 10^{-3}$	$3.99 \cdot 10^{-4}$
	$b5 =$	$2.48 \cdot 10^{-4}$	$1.80 \cdot 10^{-5}$	$2.64 \cdot 10^{-4}$	$2.58 \cdot 10^{-5}$	$2.32 \cdot 10^{-4}$	$2.56 \cdot 10^{-5}$
	$b7 =$	$-7.61 \cdot 10^{-6}$	$8.96 \cdot 10^{-7}$	$-7.96 \cdot 10^{-6}$	$7.46 \cdot 10^{-7}$	$-9.13 \cdot 10^{-6}$	$1.25 \cdot 10^{-6}$
	ddl	124		126		124	
etr	0.2900		0.2495		0.3494		

Le diamètre de branches est en cm; etr = écart-type résiduel; ddl = nombre de degrés de liberté.

Annexe 2. — Modèles de profil vertical des angles de branches (eq. [2] et [3]).

Modèle	R ² ajusté	etr	coefficients de régression	
			estimation	écart-type
$AMIN = \alpha + \beta NUCA + \gamma NUCA^2$	0.59	8.90	$\alpha = 24.87$ $\beta = 7.02$ $\gamma = -0.26$	2.10 0.50 0.03
$AMOY = \alpha + \alpha E zE + \alpha M zM$ $+ (\beta + \beta E zE) NUCA$ $+ (\gamma + \gamma E zE) NUCA^2$	0.62	7.74	$\alpha = 41.83$ $\alpha E = -12.98$ $\alpha M = -3.81$ $\beta = 5.27$ $\beta E = 2.57$ $\gamma = -0.19$ $\gamma E = -0.10$	2.29 3.90 1.03 0.53 0.92 0.03 0.05
$AMOY = \alpha + \alpha E zE + \alpha M zM$ $+ (\beta + \beta E zE) NUCA$ $+ (\gamma + \gamma E zE) NUCA^2$	0.58	8.90	$\alpha = 40.78$ $\alpha E = -16.48$ $\alpha M = -4.09$ $\beta = 5.17$ $\beta E = 3.39$ $\gamma = -0.18$ $\gamma E = -0.14$	2.65 4.51 1.20 0.62 1.07 0.03 0.05

L'angle de branches est en degré; e.t.r. = écart-type résiduel.

Conclusion

Cet article doit être considéré comme une base de réflexion pouvant servir à rapprocher les points de vue des dendrométriciens, des sylviculteurs, des technologues du bois et des améliorateurs. Les 3 critères (nombre, diamètre et angle d'insertion des branches) pour lesquels nous avons présenté des résultats sont en effet régulièrement pris en compte par les améliorateurs. L'étude de leur distribution verticale permet de mieux évaluer leur impact sur la qualité des bois et de préciser les niveaux de mesure les plus pertinents pour des "screenings" extensifs. La

modélisation de leur variation en fonction des caractéristiques dendrométriques globales de l'arbre fournit un moyen de filtrer certains effets génétiques, stationnels ou sylvicoles qui s'expriment au travers de la vigueur de l'arbre. Elle permet notamment de raisonner aussi bien à âge fixé qu'à dimension fixée.

Remerciements

Ce travail a été partiellement financé par 2 conventions du Ministère de l'Agriculture et de la Forêt. Les auteurs remercient vivement G. NERVEU, Directeur de la Station de Recherches sur la Qualité des Bois (SRQB), qui est à l'initiative de cette étude;

Annexe 3. — Modèles de distribution des nombres de branches par unité de croissance annuelle (eq. [4] et [5]).

Modèles	LV (n)	Paramètres
<i>Modèle par provenance</i>		
$NTOT = LUCA^{\alpha G} \exp(\beta G NUCA + \gamma G) \varepsilon G'$	- 19,77 (123)	$\alpha G = 0,812 \pm 0,104$ $\beta G = 0,005 \pm 0,005$ $\gamma G = -0,257 \pm 0,463$ $\sigma G = 0,284 \pm 0,018$
$NTOT = LUCA^{\alpha E} \exp(\beta E NUCA + \gamma E) \varepsilon E'$	- 49,09 (125)	$\alpha E = 0,794 \pm 0,131$ $\beta E = 0,002 \pm 0,006$ $\gamma E = -0,156 \pm 0,584$ $\sigma E = 0,358 \pm 0,023$
$NTOT = LUCA^{\alpha M} \exp(\beta M NUCA + \gamma M) \varepsilon M'$	- 18,21 (124)	$\alpha M = 0,836 \pm 0,099$ $\beta M = -0,009 \pm 0,005$ $\gamma M = -0,337 \pm 0,439$ $\sigma M = 0,280 \pm 0,018$
<i>Modèle final</i>		
$NTOT = LUCA^{\alpha} \exp(\beta M zM NUCA + \gamma) \varepsilon'$	- 92,65 (372)	$\alpha = 0,800 \pm 0,063$ $\beta M = -0,011 \pm 0,028$ $\gamma = -0,156 \pm 0,279$ $\sigma = 0,310 \pm 0,011$
<i>Modèle par provenance</i>		
$N05 = LUCA^{\alpha G} \exp(\beta G NUCA + \gamma G) \varepsilon G'$	- 0,18 (123)	$\alpha G = 0,641 \pm 0,089$ $\beta G = -0,022 \pm 0,004$ $\gamma G = -0,281 \pm 0,395$ $\sigma G = 0,242 \pm 0,015$
$N05 = LUCA^{\alpha E} \exp(\beta E NUCA + \gamma E) \varepsilon E'$	- 40,83 (125)	$\alpha E = 0,758 \pm 0,123$ $\beta E = -0,014 \pm 0,006$ $\gamma E = -0,355 \pm 0,547$ $\sigma E = 0,335 \pm 0,021$
$N05 = LUCA^{\alpha M} \exp(\beta M NUCA + \gamma M) \varepsilon M'$	- 32,48 (124)	$\alpha M = 0,908 \pm 0,111$ $\beta M = -0,017 \pm 0,006$ $\gamma M = -1,082 \pm 0,493$ $\sigma M = 0,314 \pm 0,020$
<i>Modèle final</i>		
$N05 = LUCA^{\alpha} \exp(\beta NUCA + \gamma + \gamma M zM) \varepsilon'$	- 83,01 (372)	$\alpha = 0,773 \pm 0,063$ $\beta = -0,018 \pm 0,003$ $\gamma = -0,357 \pm 0,281$ $\gamma M = -0,147 \pm 0,033$ $\sigma = 0,302 \pm 0,011$

Modèles	LV (n)	Paramètres
<i>Modèle par provenance</i>		
$N10 = LUCA^{\alpha G} \exp(\beta G NUCA + \gamma G) \varepsilon G'$	- 69,02 (123)	$\alpha G = 0,245 \pm 0,156$ $\beta G = 0,010 \pm 0,008$ $\gamma G = 0,955 \pm 0,691$ $\sigma G = 0,424 \pm 0,027$
$N10 = LUCA^{\alpha E} \exp(\beta E NUCA + \gamma E) \varepsilon E'$	- 90,91 (125)	$\alpha E = 0,426 \pm 0,185$ $\beta E = 0,015 \pm 0,009$ $\gamma E = 0,072 \pm 0,828$ $\sigma E = 0,504 \pm 0,032$
$N10 = LUCA^{\alpha M} \exp(\beta M NUCA + \gamma M) \varepsilon M'$	- 76,15 (124)	$\alpha M = 0,773 \pm 0,159$ $\beta M = 0,027 \pm 0,008$ $\gamma M = -1,559 \pm 0,704$ $\sigma M = 0,449 \pm 0,029$
<i>Modèle final</i>		
$N10 = LUCA^{\alpha} \exp(\beta NUCA + \gamma) \varepsilon'$	-241,93 (370)	$\alpha = 0,496 \pm 0,097$ $\beta = 0,017 \pm 0,005$ $\gamma = -0,243 \pm 0,432$ $\sigma = 0,465 \pm 0,017$
<i>Modèle par provenance</i>		
$NV = LUCA^{\alpha G} \exp(\beta G NUCA + \gamma G) \varepsilon G'$	- 38,50 (123)	$\alpha G = 0,200 \pm 0,121$ $\beta G = -0,021 \pm 0,006$ $\gamma G = 0,814 \pm 0,539$ $\sigma G = 0,331 \pm 0,021$
$NV = LUCA^{\alpha E} \exp(\beta E NUCA + \gamma E) \varepsilon E'$	- 15,63 (125)	$\alpha E = 0,304 \pm 0,100$ $\beta E = 0,022 \pm 0,005$ $\gamma E = 0,299 \pm 0,447$ $\sigma E = 0,274 \pm 0,017$
$NV = LUCA^{\alpha M} \exp(\beta M NUCA + \gamma M) \varepsilon M'$	- 41,63 (124)	$\alpha M = 0,214 \pm 0,120$ $\beta M = 0,017 \pm 0,006$ $\gamma M = 0,727 \pm 0,532$ $\sigma M = 0,339 \pm 0,022$
<i>Modèle final</i>		
$NV = LUCA^{\alpha} \exp(\beta NUCA + \gamma) \varepsilon'$	-100,89 (371)	$\alpha = 0,246 \pm 0,066$ $\beta = 0,020 \pm 0,003$ $\gamma = 0,587 \pm 0,294$ $\sigma = 0,318 \pm 0,012$

LV = Logarithme de la vraisemblance. n = nombre total d'unités de croissance échantillonnées. Paramètres: on donne la valeur estimée et l'écart-type de cette estimation. ε' = variable aléatoire log-normale LN(0, σ).
Modèle final = modèle obtenu par "régression descendante" en éliminant les paramètres non significativement différents de 0 ou non significativement différents entre provenances.

l'Office National des Forêts qui leur a gracieusement permis d'exploiter le matériel nécessaire; P. GELHAYE, C. HERBÉ, C. HOUSSEMENT, P. MICHEL, A. PERRIN, J. PERRIN et D. RITTIÉ qui se sont relayés pour collecter les données.

References Bibliographiques

ALAZARD, P.: Influence de la ligniculture sur les caractères de forme et de branchaison du Pin maritime. AFOCEL, document interne, 25p. (1981). — ARBEZ, M. et MILLIER, C.: Variabilité, hérédité et corrélations entre caractères chez de jeunes Pins Laricio de Calabre (*Pinus nigra* ARN. ssp. *Laricio* var. *calabria*). Conséquences et problèmes des indices de sélection. IUFRO Genetics, S.A.B.R.A.O. Joint Symposia, Tokyo, Oct., 21 p. (1972).

— BALLARD, L. A. and LONG, J. N.: Influence of stand density on long quality of lodgepole pine. Can. J. For. Res. 18, 911-915 (1988).

— BERNHART, A.: Untersuchungen über die Ästigkeit von Fichten aus dem Bayerischen Wald. Mitteilungen aus der Staatsforstverwaltung Bayerns 31, 41-54 (1960). — BOUVAREL, P.: Variabilité de l'épicéa (*Picea excelsa* LINK.) dans le Jura Français: Répartition et caractères des divers types. Revue Forestière Française, no 2, Février, 85-98 (1954). — BOUVAREL, P.: Observations sur la date d'aoûtément de quelques provenances françaises d'épicéa. Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts et de la Station de Recherches et Expériences, tome XVIII, fasc. 1, 97-129 (1961). — BOUVAREL, P.: L'influence de l'origine des graines d'épicéa sur la croissance en pépinière, la précocité et la fréquence des pousses d'août. Annales de l'Ecole Nationale des

- Eaux et des Forêts et de la Station de Recherches et Expériences, tome XIX, fasc. 3, 419—439 (1962). — BROWN, C. L.: Growth and Form. In: *Trees: Structure and Function*. Ed. ZIMMERMANN, M. H. et BROWN, C. L.. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 125—167 (1980). — CAHALAN, C. M.: Provenance and Clonal Variation in Growth, Branching and Phenology in *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Silvae Genetica* 30 (2—3), 40—46 (1981). — CAMPBELL, R. K.: Phenotypic variation and some estimates of repeatability in branching characteristics of Douglas-fir. *Silvae Genetica* 10, 109—118 (1961). — CAMPBELL, R. K.: Phenotypic correlation among branch and upper-crown stem attributes in Douglas-fir. *Forest Science* 9 (4), 444—451 (1963). — CANNELL, M. G. R.: Production of branches and foliage by young trees of *Pinus contorta* and *Picea sitchensis*: provenance differences and their simulation. *J. Appl. Ecol.* 11, 1091—1115 (1974). — CANNELL, M. G. R. and BOWLER, K. C.: Spatial arrangement of lateral buds at the time they form on leaders of *Picea* and *Larix*. *Canadian Journal of Forest Research* 8 (1), 129—137 (1978). — CANNELL, M. G. R., THOMPSON, S. and LINES, R.: An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. In: *Tree Physiology and Yield Improvement*. Ed. CANNELL, M. G. R. et LAST, F. T.. Academic Press, London, New York. p. 173—205 (1976). — CHAMPAGNAT, P.: Formation of the trunk in woody plants. In: *Tropical trees as living systems*. Ed. TOMLINSON, P. B. et ZIMMERMANN, M. H.. Cambridge University Press, p. 401—443 (1976). — COLIN, F. and HOULLIER, F.: Branchiness of Norway Spruce in north-eastern France: Modelling Vertical Trends in Maximum Nodal Branch Size. *Ann. Sci. For.* 48, 679—693 (1991). — COLIN, F. and HOULLIER, F.: Branchiness of Norway Spruce in north-eastern France: Predicting the main Crown Characteristics from usual Tree Measurements. *Ann. Sci. For.* 49, 511—538 (1992). — C.T.G.R.E.F.: Semences forestières: les régions de provenances d'Épicéa commun (*Picea abies* KARST.). *Note Technique*, 30, 53p. (1976). — CURTIS, R. O. and REUKEMA, D. L.: Crown Development and Site Estimates in a Douglas-Fir Plantation Spacing Test. *Forest Science* 16 (3), 287—301 (1970). — DE CHAMPS, J.: Influence des conditions de nutrition sur la forme et la branchaison de jeunes Douglas. *Annales de Recherches Sylvicoles, AFOCEL*, 4—39 (1978). — DE CHAMPS, J.: Influence des conditions de nutrition sur la forme et la branchaison de jeunes Douglas. *Annales de Recherches Sylvicoles, AFOCEL*, 255—297 (1979). — DE CHAMPS, J.: Effets de la densité de plantation sur la croissance en diamètre, la forme et la branchaison du Douglas. *Annales de Recherches Sylvicoles, AFOCEL*, 231—284 (1988). — DELEPORTE, D.: Épicéa de Sitka: résultats et méthodologie d'une sélection multicritère. *Annales Sylvicoles de l'AFOCEL*, 282—333 (1983). — DIETRICH, G.: Untersuchungen über die Astbildung und natürliche Astreinigung der Weißtanne. *Forstwissenschaftliche Forschungen* 34, 1—95 (1973). — DOBSON, A.: An introduction to statistical modelling. Chapman and Hall, London, 180p. (1983). — EDLIN, C.: Images de l'architecture des conifères. Thèse de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 255p. (1977). — EHRENBERG, C. E.: Genetic variation in progeny tests of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Studia Forestalia Suecica* 10, 135 p. (1963). — GRAH, R. F.: Relationship between tree spacing, knot size and log quality in young Douglas-fir stands. *Journal of Forestry* 59 (4), 270—272 (1961). — HADDAOUI, A.: Variabilité génétique de la branchaison de l'Épicéa commun. D.E.A. Sciences du Bois, Station de Recherches sur la Qualité des Bois, C.R.F., INRA Champenoux. 53p.+annexes (1991). — INRA ONF, ENGREF: Tables de production pour les forêts françaises. 2ème édition. ENGREF ed., 159p. (1984). — JANCKIEWICZ, L. S. and STRECKI, Z. J.: Some mechanisms responsible for differences in tree form. In: *Tree Physiology and Yield Improvement*. Ed. CANNELL, M. G. R. et LAST, F. T.. Academic Press, London, New York. pp. 157—205 (1976). — JARRET, P.: Variabilité génétique des caractères de forme (tronc et branchaison) et de quelques caractères auxométriques et phénologiques chez le Douglas. Mémoire de 3ème année ENITEF, Juin, 78p.+références (1978). — KÄRRI, L.: Genetically Narrow-crowned trees combine high timber quality and high stem wood production at low cost in CROP Physiology of Forest Trees. In: *Proceedings of a International Conference on Managing Forest Trees ad Cultivated Plants held in Finland, July 23 to 28*. Ed. TIGERSTEDT, P. M. A., PUTTONEN, P. et KOSKI, V.. University of Helsinki, Department of Plant Breeding. p. 245—256 (1984). — KENK, G. und UNFRIED, P.: Aststärken in Douglasienbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 151 (11), 201—210 (1980). — KHALIL, M. A. K.: Genetic Variation in eastern white spruce (*Picea glauca* (MOENCH) Voss) populations. *Can. J. For. Res.* 15, 444—452 (1984). — KHALIL, M. A. K.: Genetic Variation in Red Spruce (*Picea rubens* SARG.). *Silvae Genetica* 36 (3—4), 164—171 (1987). — KLEINSCHMITT, J. and SAUER, A.: Variation in Morphology, Phenology and Nutrient Content among *Picea abies* Clones and Provenances and its Implications for Tree Improvement. In: *Tree Physiology and Yield Improvement*. Ed. CANNELL, M. G. R. et LAST, F. T.: Academic Press, London. 503—517 (1976). — KRÄMER, H.: *Waldwachstumslehre*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin. 374p. (1988). — KRÄMER, H., DONG, P. H. und RUSACK, H. J.: Untersuchung der Baumqualität in weitständig begründeten Fichtenbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 142 (2), 33—46 (1971). — KRÄMER, A., NGUYEN, A., LASCoux, M. et ROUSSEL, G.: Morphogénèse de la tige principale et croissance primaire du Pin maritime (*Pinus pinaster* AIT.). *Actes du Colloque Arbora, Bordeaux*, p. 333—349 (1990). — KRÄMER, A. et ROUSSEL, G.: Décomposition de la croissance en hauteur du Pin maritime (*Pinus pinaster* AIT.): variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. *Ann. Sci. For.* 43 (1), 15—34 (1986). — LACAZE, J. F. et ARBEZ, M.: Variabilité infraspécifique de l'épicéa (*Picea abies* KARST., partie septentrionale de l'aire française): hérédité et corrélation génétique de quelques caractères au stade juvénile. *Ann. Sci. Forest* 28 (2), 141—183 (1971). — LACAZE, J. F. et BIROT, Y.: Bilan d'une expérience comparative de provenances de Mélèzes à l'âge de 13 ans. *Ann. Sci. forest.* 31 (3), 135—159 (1974). — LEBAN, J. M. et DUCHANOIS, G.: SIMQUA: un logiciel de simulation de la qualité des bois. *Ann. Sci. Forest.* 47 (5), 483—493 (1990). — MAGUIRE, D. and HANN, D.: A stem dissection technique for dating branch mortality and reconstructing past crown recession. *Forest Science* 33 (4), 858—871 (1987). — MATZIRIS, D. I.: Variation in Growth and Branching Characters in Black Pine (*Pinus nigra* ARNOLD) of Peloponnesos. *Silvae Genetica* 38 (3—4), 77—81 (1989). — MERKEL, O.: Der Einfluß des Baumabstandes auf die Aststärke der Fichte. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 138 (6), 113—125 (1967). — MERRILL, R. E. and MOHN, C. A.: Heritability and genetic correlations for stem diameter and branch characteristics in White spruce. *Can. J. For. Res.* 15, 494—497 (1985). — MITCHELL, K. J.: Simulation of the growth of even-aged stands of White Spruce. *Yale University, School of Forestry, Bulletin no. 75*, 48 p. (1969). — MONCHAUX, PH.: De l'interaction clone x environnement chez l'Épicéa commun. *Annales de Recherches Sylvicoles, AFOCEL* 247—275 (1984). — O'REILLY, C. and OWENS, J. N.: Polycyclic growth and branching in the upper crown in provenances of Lodgepole pine. *Can. J. For. Res.* 19, 79—87 (1988). — OTTORINI, J. M.: Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture. *Ann. Sci. For.* 48, 651—666 (1991). — PORTEFAIX, C.: Exploration de la variabilité génétique du Pin laricio de Corse (*Pinus nigra* ARN. ssp. *laricio* var. *Corsicana* LOND.). Perspectives pour l'amélioration de l'espèce. Thèse de Docteur-Ingénieur, INA Paris-Grignon, décembre, 105p. et références et annexes (1987). — POWELL, G. R.: Shoot and bud Development in Balsam Fir: Implications for Pruning of Christmas Trees. *The Forestry Chronicle*, August, 168—172 (1982). — PRESSLER, M. R.: *Gesetz der Stammbildung*. *Arnoldische Buchhandlung, Leipzig*. 153 p. (1865). — DE REFFYE, P., DINOUARD, P. et BARTHÉLEMY, D.: Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon (*Zelkova serrata* (THUNB.) MAKINO (Ulmaceae)): la notion d'axe de référence. *L'Arbre: Biologie et Développement*. C. EDLIN, Ed., *Naturalia Monspelienis* no.h.s. 1991, 251—266 (1991). — RIOU-NIVERT, P.: Appréciation de la morphologie des résineux. In: "Station forestière, production et qualité des bois: éléments méthodologiques". C.E.M.A.G.R.E.F. (Nogent S/Vernisson), 203—254 (1989). — SAS SAS/STAT user's guide. SAS Institute, Cary, 1028p. (1988). — SCHÖPE, J.: Untersuchungen über Astbildung und Astreinigung der Selber Kiefer. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 73, 275—289 (1954). — SKOVSGAARD, J. P.: Branch Thickness in Unthinned Stands of Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (BONG) CARR.). *Scand. J. For. Res.* 3, 241—251 (1988). — TOMASSONE, R., LESQUOY, E. et MILLIER, C.: La Régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique. *Actualités scientifiques et Agronomiques de l'I.N.R.A.*, no 13, Masson Ed. Paris, 180p. (1983). — UUSVAARA, O.: The quality and value of sawn goods from plantation-grown Scots pine. *Communications Forestalis Fenniae* 130, Helsinki, 53p. (1985). — UUSVAARA, O.: (Observations about the branchiness and the wood quality of young plantation-grown Scots pine). *Metsäntutkimuslaitoksen Tiedonantoja*, 377, Helsinki, 56p. (1991). — VALLANCE, M.: Variabilité infraspécifique de l'Épicéa (*Picea abies* KARST.). Mesures de quelques paramètres génétiques (corrélations, hérédité) et de leur évolution dans le temps chez les jeunes plants entre 4 et 15 ans, afin de déterminer les corrélations juvénile-adulte. D.E.A. de Génétique Quantitative, INRA Orléans, Ecole Normale Supérieure et Université de Paris VI. 66p (1980). — VELLING, P. and TIGERSTEDT, P. M. A.: Harvest Index in a progeny test of Scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica* 18 (1), 21—32 (1984). — WEDDEL, K. W. VON ZOBEL, B. J. and SHELBOURNE, C. J. A.: Prevalence and Effects of Knots in Young Loblolly Pine. *Forest Products Journal* 18 (9), 97—103 (1968).