



**HAL**  
open science

# Analyse et Modélisation des relations structure-fonctions chez le Teck (*Tectona grandis*) de plantation au Togo

Kodjo Tondjo

## ► To cite this version:

Kodjo Tondjo. Analyse et Modélisation des relations structure-fonctions chez le Teck (*Tectona grandis*) de plantation au Togo. Systématique, phylogénie et taxonomie. Université de Lomé (Togo), 2016. Français. NNT: . tel-02489455

**HAL Id: tel-02489455**

**<https://theses.hal.science/tel-02489455v1>**

Submitted on 24 Feb 2020

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

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

Année 2016

N° 572



## UNIVERSITÉ DE LOMÉ

Faculté des Sciences

Laboratoire de Botanique et Ecologie Végétale

### THESE

Pour obtenir le grade de

**Docteur de l'Université de Lomé**

Option : Gestion de l'Environnement

Spécialité: Architecture et Modélisation de la croissance des plantes

Présenté par

**Kodjo TONDJO**

**Analyse et Modélisation des relations structure-fonctions  
chez le teck (*Tectona grandis*) de plantation au Togo**

Soutenue publiquement le 07 mars 2016

Devant le jury d'examen composé de :

Présidente : **Mme Adolé Isabelle GLITHO**, Professeur Titulaire, Université de Lomé

Rapporteur externe : **M. Jean-Michel LEBAN**, Directeur de Recherches, INRA Champenoux

Rapporteur interne : **M. Kossi NAPO**, Professeur Titulaire, Université de Lomé

Examineur : **M. Thierry FOURCAUD**, Directeur de Recherche, UMR AMAP de Cirad

Examineur : **M. Amah d'ALMEIDA**, Maître de Conférences, Université de Lomé

Directeur de Thèse : **Mme Adzo Dzifa KOKUTSE**, Maître de Conférences, Université de Lomé



Institut de recherche  
pour le développement

### **FINANCEMENT DE LA THESE :**

La bourse de thèse a été financée par le programme « *Doctorants du Sud* » porté par le **CIRAD** et l'**IRD** membres de l'agence inter-établissements de recherche pour le développement (**AIRD**), France. Ce financement a fait l'objet d'une convention entre l'**AIRD**, France, représentée par **Mr René BALLY**, Directeur des Programmes de Recherche et de la Formation au Sud (DPF), et l'**Université de Lomé**, Togo, représentée par **Mr Koffi TOZO**, Directeur du Département de Botanique.

### **ENCADREMENT SCIENTIFIQUE :**

La thèse a été menée en alternance, 18 mois au Togo, à l'Université de Lomé, Département de Botanique, et 18 mois en France, au CIRAD de Montpellier, UMR AMAP. La Direction Scientifique a été assurée à l'Université de Lomé par **Dr Adzo Dzifa KOKUTSE** et **Professeur KOKOU Kouami**, et au CIRAD par **Dr Thierry FOURCAUD**. Ont également participé à l'encadrement en France : **Dr Loïc BRANCHERIAU**, **Dr Sylvie-Annabelle SABATIER** et **Dr Philippe DE REFFYE**, tous trois chercheurs au CIRAD, UMR AMAP.

# **DEDICACE**

**A**

**Ma Mère**

## **REMERCIEMENTS**

Enfin ! Après plusieurs mois intenses et épuisants, au cours desquels on grandit finalement plus que pendant tous les mois qui ont précédé cette phase de rédaction, après le point culminant de la soutenance, voici venu le moment de remercier ceux sans qui tout ceci n'aurait pas pu aboutir.

La présente étude a été réalisée avec la collaboration scientifique du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale (LBEV) de l'Université de Lomé (Togo) et de l'Unité Mixte de Recherche de botanique et bioinformatique de l'Architecture des Plantes (UMR AMAP) du Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) de Montpellier (France). Je remercie les autorités de l'Université de Lomé pour avoir accepté mon inscription en thèse et celles de CIRAD de Montpellier pour l'accueil chaleureux qui m'ont réservé quand je suis arrivé au Cirad et durant tous mes séjours.

Ce travail de thèse a été rendu possible grâce à plusieurs sources de financements. L'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) m'a accordé sa confiance en m'octroyant sa bourse de mobilité pendant mon DEA en vue de me familiariser à l'approche de modélisation de la croissance des plantes développée à l'UMR AMAP du CIRAD. J'ai ensuite obtenu la bourse de l'Agence Interétablissements de Recherche pour le Développement (AIRD) dans le cadre de la thèse. La bourse de fonctionnement de terrain de l'Organisation Internationale des Bois Tropicaux (OIBT) m'a permis de finaliser la collecte de données de la modélisation lors de ma 3e année de thèse. Je tiens à remercier les responsables de ces institutions et toutes les personnes impliquées, y compris mes encadrants dans l'obtention de ces financements : sans ces derniers, ce travail n'aurait été en aucun cas possible.

J'adresse en particulier mes remerciements à M. Messanvi GBEASSOR, le Président de l'Université de Lomé, ancien Doyen de la faculté des sciences, pour avoir usé de son institution comme cadre académique de ma thèse. Je tiens également à le remercier de nous avoir permis de réaliser nos expérimentations au sein de sa plantation de Teck.

Je suis également reconnaissant à M. Pierre COUTERON, le responsable de l'UMR AMAP et son staff administratif pour l'ambiance cordiale et facilitatrice créée autour de moi pour mon stage de DEA et mes 3 séjours de 6 mois de thèse.

A tout seigneur, tout honneur : je tiens à remercier M. Kouami KOKOU et M. Thierry FOURCAUD, les initiateurs de ce projet de thèse, de s'être investi corps et âme pour l'aboutissement de cette thèse. Dans des conditions assez difficiles vous avez été attentifs et sages aux appels multidirectionnels dans le cadre de ce travail. Merci pour vos sages et précieux conseils.

Je tiens aussi à témoigner que l'aide que M. Nomessi Michel KOKUTSE m'a apporté au début de cette aventure m'a été fort précieuse et je voudrais qu'il sache que je lui suis et serai toujours reconnaissant.

Je tiens à remercier Mme Adzo Dzifa KOKUTSE pour avoir codirigé la thèse avec M. Thierry FOUCAUD. Merci pour l'ensemble de vos remarques et conseils visant l'amélioration de mon document de thèse.

Qu'il me soit permis ici de rendre tous les hommages les plus respectueux à Mme Sylvie SABATIER, M. Loïc BRANCHEREAU et M. Philippe de REFFYE pour leurs investissements respectifs dans cette thèse. Je n'ose imaginer, chers encadrants, ce qu'aurait été ma thèse si vous n'aviez pas été là. Envers vous ma reconnaissance demeurera à jamais inégalée.

Un immense merci est adressé à M. Arcadius AKOSSOU pour ses conseils d'ordre scientifique et pour ses corrections. Soyez récompensé pour tous vos bienfaits.

Merci également à Mme Marie France THEVENON et à M. Giles CHAIX d'avoir participé à mon comité de thèse en 2012. Vos remarques m'ont guidé tout au long de la thèse.

Je voudrais remercier Mme Adolé Isabelle GLITHO, Doyenne honoraire de la Faculté des Sciences de l'Université de Lomé, pour avoir accepté de présider notre jury de thèse malgré vos lourdes responsabilités.

J'exprime mes vifs remerciements à M. Jean-Michel LEBAN, qui en qualité de rapporteur externe, a accepté de juger mon travail malgré ses multiples occupations.

Envers vous M. Kossi NAPO, j'ai une dette de gratitude pour tout ce que vous avez fait pour moi : merci pour les conseils que vous m'aviez prodigués dans la phase la plus difficile de ma thèse. Encore une fois de plus vous nous avez honorés en acceptant d'être juge et rapporteur interne de cette thèse.

Mes remerciements vont également à M. Amah D'ALMEIDA d'avoir accepté de contribuer à l'aboutissement de cette thèse en votre qualité d'examineur et membre de jury de cette thèse.

Grand merci à M. Atsu AÏDAM d'être là dans mes moments de doute, et pour votre aide et soutien permanent.

À tous les membres du groupe scientifique GR2D de l'Université de Lomé, je vous remercie pour vos commentaires et vos utiles remarques sur mes travaux.

Toutes mes reconnaissances vont à vous, M. François COUPLAN, car je n'aurais pas certainement eu le courage d'aller au bout de cette thèse si vous n'aviez pas été derrière pour m'y pousser.

Je suis reconnaissant aussi à Mme Nathalie HODEBERT et Mme Nora BAKKER d'avoir facilité mes séjours à l'UMR AMAP, pour leur disponibilité et leur spontanéité dans la gestion de mes dossiers au CIRAD. Je suis conscient de vous avoir beaucoup dérangé.

J'adresse un merci spécial à Mme Yannick BROHARD, la documentaliste de l'UMR AMAP du CIRAD pour sa disponibilité et son accueil. Mes soucis en bibliographie ont été résolus grâce à vous.

Il y aurait encore beaucoup de monde à remercier et j'espère ne pas en oublier : M. Sébastien GRIFFON pour ta disponibilité dès que j'ai un souci avec le logiciel XPLO ; M. Olivier TAUGOURDEAU pour ton appui dans le modèle GreenLab et pour avoir été membre de mon comité de thèse en 2013; M. Marc JEAGER pour ta gentillesse sans borne et ton accueil au moment où j'étais dans ton bureau ; M. Michaël pour la mise en forme ; M. Kodjo GLATO, pour tes conseils.

Ma gratitude va à tous les chercheurs que j'ai pu rencontrer pendant cette thèse, qui m'ont fait part de leurs passions de recherche, et n'ont pas hésité à consacrer du temps à répondre à mes questions. Je dis merci à tous les étudiants et doctorants avec qui j'ai collaboré et travaillé lors de mes séjours en France notamment, Marie-Élodie VAVITSRARA, Domohina ANDRIANASOLO, Herizo RAKOTOVOLOLONALIMALALA, Oumarou ZANGO, Sophie MEMADJI, Fabien Buissart, Pierre Cellier, Jimmy LE BEC, Fen LU, Andres ARCINIEGAS. Courage et réussite pour vous qui continuez encore cette aventure de thèse et bon emploi à ceux qui ont fini et qui sont devenus docteurs.

Dans cette thèse, plus de 3000 phytomères ont été comptés, plus de 2 000 entrenœuds et 1 600 feuilles ont été mesurés, découpés et pesés. Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide de tous ceux qui ont participé à ces expérimentations. Je remercie particulièrement Paul ACKANDJA d'avoir pu être présent avec moi pour toutes les mesures.

Je remercie tous ceux qui m'ont accompagné et soutenu pendant ces trois (03) années : ma mère ; mes frères (Georges, Alphonse et Mensah); mes sœurs ; toute la famille et mes amis.

Enfin, je remercie du fond du cœur IDAONI et ANNE pour avoir supporté toutes les contraintes liées à ma thèse. Soyez honorées à travers l'aboutissement heureux de cette thèse. J'espère que tout cela n'aura été vain et que nous pourrons sortir de la précarité au mieux et au plus vite.

Je suis conscient que plusieurs noms qui auraient dû figurer dans cette rubrique n'y apparaissent pas. Que les uns et les autres trouvent en cette œuvre le signe de ma reconnaissance.

## RESUME

Pour répondre à des objectifs de production sylvicole, le Togo a mis en place une politique de plantations intensives dédiées à diverses espèces de croissance rapide. Parmi ces plantations, les plus importantes sont celles de teck en raison de l'ampleur de leurs surfaces plantées et de la qualité exceptionnelle de son bois. Cette thèse s'intéresse aux interactions entre la mise en place de l'architecture aérienne du *Tectona grandis* (teck) et la formation de son bois en vue de mieux caractériser la variabilité des propriétés physico-mécaniques du bois en fonction de la provenance et des différents traitements sylvicoles. L'étude a été effectuée sur les tecks d'une station forestière privée localisée à Agbavé (0°45' E, 6°43' N), un village situé à environ huit kilomètres d'Avétonou dans la préfecture d'Agou, au sud-ouest du Togo. Deux approches sont utilisées : la première, expérimentale, combine l'analyse rétrospective de la croissance des arbres et l'analyse des propriétés du bois par la méthode de spectroscopie proche infra-rouge. Les traits architecturaux étudiés sont la croissance, l'ontogénie, la floraison et la réitération immédiate (mise en place de la première fourche dans le houppier), tandis que les propriétés clés du bois mesurées sont l'infradensité et le module d'élasticité. Cette étude des propriétés du bois a permis de montrer d'une part que la stabilisation de la croissance radiale est associée à une diminution de la croissance en hauteur avec un retard d'occurrence ; d'autre part elle met en évidence une relation non négligeable entre la floraison du teck et les propriétés physiques du bois. La seconde méthode est l'approche de modélisation via le modèle structure-fonction GreenLab. Cette méthode a permis de déterminer les paramètres force de puits des organes et sources de la plante qui ne sont pas accessibles expérimentalement. L'obtention des valeurs de ces paramètres par inversion du modèle présente un intérêt majeur dans la recherche d'amélioration de la qualité du bois, puisqu'un moteur majeur de la répartition de la biomasse sèche est la demande individuelle en biomasse de chaque organe de la plante. De plus, ce sont les relations offre (sources de carbone) et puits (coût de construction et de maintenance des organes) entre les différents organes de la plante qui déterminent son développement global. Le travail de modélisation du teck réalisé ici reste préliminaire mais fournit les bases nécessaires pour la construction d'un modèle prédictif, permettant de simuler le développement du teck soumis à des pratiques culturales variées et dans des environnements contrastés. Cette thèse permet d'ouvrir le modèle à la croissance de nombreux types d'arbres qui suivent le même modèle architectural.

**Mots-clés :** Architecture, infradensité du bois, module d'élasticité, relations sources-puits, modèles structure-fonctions, teck.

## **ABSTRACT**

To answer forestry production goals, Togo has implemented a policy of intensive plantations dedicated to various tree species of rapid growth. Among these plantations, the most important are those of teak because of the size of areas planted and of the exceptional quality of teak wood. This thesis focuses on the interactions between the development of tree architecture of *Tectona grandis* (teak) and the formation of its wood to better characterize the variability of the physical and mechanical properties of the wood according to the provenance and different silvicultural treatments. The study was conducted on a private teak forest station located at Agbavé (0°45' E, 6°43' N), a village about eight kilometers west of Avétonou, Agou prefecture, in South-West of Togo. Two approaches are used: the first one is experimental and combined retrospective analysis of tree growth and analysis of wood properties by near infrared spectroscopy method. The architectural features studied are growth, ontogeny, flowering and immediate reiteration (establishment of the first fork in the crown), while the key properties measured are wood basic density and modulus of elasticity. This study has shown on one hand that the stabilization of the radial growth is associated with a reduction in height growth with a delay of occurrence; on the other hand it highlighted a significant relationship between the flowering of teak and the physical properties of the wood. The second method is based on a modeling approach using the functional-structural model GreenLab. This method allowed us to determine the sink strength parameters and sources of the plant that are not experimentally accessible. Obtaining values of these parameters by reversing the model has a major interest in research to improve wood quality, as a major factor of the distribution of dry biomass is the individual demand for biomass of each organ of the plant. Moreover, it is the supply relationships (carbon sources) and sinks (cost of construction and maintenance of organs) between different plant organs that determines its overall development. The modeling work performed here can be considered as preliminary but it provides the basis for building a predictive model to simulate the development of teak subjected to various cultural practices and in contrasting environments. This thesis provides a model for the growth of many types of trees that follow the same architectural development.

**Keys words:** Architecture, wood basic density, Modulus of elasticity, source-sinks relationships, functional-structural model, teak.

## **LISTE DES ABREVIATIONS**

**ANOVA** : Analyse de la variance

**CIRAD**: Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

**Cv** : Coefficient de variation de l'erreur

**DBH**: Diameter at Breast Height (Diamètre à hauteur de poitrine)

**EN** : Entrenoed

**GLOUPS** : GreenLab Opérateur Universel des Plantes Simulées

**GLSQR** : Generalized Least Squares (méthode des moindres carrés généralisée)

**ID**: Infradensité

**LA**: Leaf Area

**LAI**: Leaf Area Index

**LBEV**: Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale

**LM**: Leaf Mass

**MOE**: Module d'élasticité

**MTG**: Multi Tree Scale Graph (Graphe à multi-échelles de l'arbre)

**PA** : Pousse annuelle

**PLS** : Partial Least Squares regression (régression des moindres carrés partiels)

**Q/D** : rapport offre/demande dans le modèle GreenLab

**R** : Rayon extérieur

**r** : Rayon intérieur

**RMSE** : Root mean square error (racine carrée de l'erreur quadratique moyenne)

**R<sup>2</sup>** : Coefficient de détermination

**R<sup>2</sup>CV** : Coefficient de détermination de validation croisée

**(R, T, L)**: (Radial, Tangentiel, Longitudinal)

**UC** : Unité de croissance

**UMR AMAP** : Unité Mixte de Recherche de botanique et Modélisation de l'Architecture des Plant

## DEFINITIONS

*Trouvez ci-après la définition de quelques mots et expressions techniques qui ont été fréquemment utilisés tout au long de la rédaction de ce manuscrit :*

**Acrotonie** : on parle d'acrotonie lorsque les rameaux latéraux sont préférentiellement situés en position apicale d'une unité de croissance ;

**Unité de croissance** : est la portion de tige édifiée au cours d'une phase d'allongement ininterrompue.

**Age chronologique** : l'âge chronologique mesure le nombre de cycles de développement nécessaires pour construire les structures végétales;

**Cycle de développement** : est le pas de temps entre l'apparition de 2 phytomères successifs (de Reffye et Hu, 2003) ;

**Phytomère**: l'ensemble du nœud, de l'entre-nœud, des feuilles et les productions axillaires s'appelle phytomère ;

**Entrenœud** : est la portion de tige qui se trouve entre 2 nœuds successifs ;

**Nœud** : la plante est constituée des entités morphologiques dont le nœud est la plus petite engendrée par le méristème ; il est constitué de feuilles portant à leur aisselles des bourgeons axillaires ;

**Méristème** : est le lieu de divisions cellulaires ou d'organogénèse (tiges, fleurs) de la plante ;

**Age physiologique** : l'âge physiologique d'un méristème se traduit par le degré de différenciation des organes qu'il produit ;

**Age ontogénique** : l'âge ontogénique d'un méristème se réfère à l'intervalle de temps à partir de la germination de la graine pour la tige principale ou de la naissance de l'axe pour les rameaux ;

**Architecture** : est l'agencement des entités botaniques de la plante et son évolution au cours de la vie de la plante ;

**Axe** : est la succession d'unités de croissance ;

**Ordre de ramification** : l'axe issu de la graine est axe d'ordre 1, les axes portés par celui-ci sont des axes d'ordre 2 et ainsi de suite ;

**Polycyclisme** : est la mise en place de plusieurs unités de croissance au cours d'une année ;

**Pool commun** : est la biomasse sèche produite par la plante et allouée à tous ses organes indifféremment de leur position (modèle GreenLab) ;

**Pousse annuelle** : est la portion de la tige édifiée au cours d'une année pouvant contenir une unité de croissance ou plusieurs unités de croissance;

**Pré et néoformation :** les organes préformés sont présents dans un bourgeon avant son ouverture, les organes néoformés sont formés et allongés simultanément ;

**Puits :** est la capacité d'attraction en assimilats d'un organe ;

**Unité architecturale :** est l'unité élémentaire spécifique de l'architecture représentée par un certain nombre de catégories d'axe, leur morphologie, leur fonction et leur position relative ;

## **Table des matières**

INTRODUCTION GENERALE.....	0
CHAPITRE 1: REVUE DE LITTERATURE .....	4
1.1. Caractéristiques du teck.....	5
1.2. Qualité du bois.....	5
1.3. Architecture des plantes.....	7
1.3.1. Méristème apical caulinaire végétal.....	7
1.3.2. Niveaux d'organisations de l'architecture des plantes.....	8
1.3.2.1. Unité de croissance (UC) et pousse annuelle(PA) .....	8
1.3.2.2. Axe .....	9
1.3.2.3. Unité architecturale .....	9
1.3.2.4. Processus de répétition chez les arbres .....	10
1.3.3. Gradients morphogénétiques et âge physiologique .....	11
1.3.4. Le fonctionnement de la plante .....	12
1.4. Modèles de croissance de plantes .....	13
1.5 Conclusion .....	16
.....	16
CHAPITRE 2: MATERIEL ET METHODES .....	17
2.1. Site d'étude.....	18
2.2. Dispositifs expérimentaux .....	18
2.2.1. Dispositif expérimental relatif à l'analyse des interactions entre l'Architecture et les propriétés physiques du bois chez deux provenances de teck en considérant les facteurs tels que origine et régimes d'éclaircies .....	18
2.2.2. Dispositif mis en place pour la modélisation du teck via GreenLab .....	21
2.3. Méthodes utilisées .....	22
2.3.1. Méthode de l'analyse de l'architecture .....	22
2.3.1.1. Etude rétrospective de la croissance et description des entités morphologiques de l'axe principal.....	22
2.3.1.2. Méthode de mesure de l'architecture .....	22
2.3.1.3. Utilisation des données.....	24
2.3.2. Méthode d'Analyse du bois .....	25
2.3.2.1. Etude de la spectroscopie proche infrarouge (SPIR) .....	25
2.3.2.2. Méthode de mesure des propriétés du bois .....	28
2.3.3. Méthode d'Analyse statistique des données .....	30

2.3.4. Modélisation via le modèle GreenLab .....	31
2.3.4.1. Présentation du modèle Greenlab.....	31
2.3.4.1.1. Hypothèses principales du modèle .....	31
2.3.4.1.2. Synthèse des Paramètres du modèle .....	33
2.3.4.1.3. Equations de la dynamique de croissance du modèle et de la demande totale de la plante.....	34
2.3.4.1.4. Relations entre les dimensions des organes et la quantité de matière végétale disponible au cycle t .....	36
2.3.4.1.4.1. Organes sources .....	36
2.3.4.1.4.2. Organes puits .....	36
2.3.4.1.4.3. Schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante.....	37
2.3.4.1.4.4. Forme des fonctions puits .....	38
2.3.4.1.5. Méthode inverse des relations sources puits pour la calibration .....	39
2.3.4.1.5.1. Méthodologie .....	39
2.3.4.1.5.2. Définition de structure potentielle .....	39
2.3.4.1.5.3. Définition de séries organiques.....	40
2.3.4.2. Méthode de mesure et d'analyse de développement et de la croissance de l'architecture dans le cadre du modèle GreenLab .....	41
2.3.4.2.1. Marqueurs morphologiques du développement du teck.....	41
2.3.4.2.2. Données de développement .....	42
2.3.4.2.3. Données de croissance.....	43
2.3.4.2.4. Construction des fichiers cibles .....	44
2.3.4.2.5. Pré analyse: effet de différents facteurs sur le nombre de phytomères des UC .....	45
2.3.4.2.6. Modélisation probabiliste: distributions du nombre de phytomères de l'unité de croissance et loi d'ajustements .....	46
2.4. Conclusion.....	47
<b>CHAPITRE 3: RESULTATS ET DISCUSSIONS .....</b>	<b>49</b>
3.1. Partie I. Analyse des interactions entre l'architecture et des propriétés physiques clés du bois.....	50
3.1.1. RESULTATS .....	50
3.1.1.1. Effets de provenance sur l'architecture et les propriétés de bois .....	50
3.1.1.2. Effets de l'éclaircie systématique sur l'architecture et les propriétés de bois.....	54

3.1.1.3. Effets de l'éclaircie sélective sur l'architecture et les propriétés de bois.....	55
3.1.1.4. Effet de la position architecturale sur la croissance radiale et les propriétés du bois .....	57
3.1.1.5. Lien entre apparition de la floraison, surface de cerne, infradensité, module d'élasticité du bois et provenance. ....	57
3.1.2. DISCUSSION .....	59
3.1.2.1. Liens dynamiques entre l'ontogénie du teck et la variation radiale des propriétés physiques du bois .....	59
3.1.2.2. Effets de provenance .....	60
3.1.2.3. Effets des modes d'éclaircie.....	62
3.1.3. Conclusion .....	63
3.2. Partie II. Modélisation de développement et de la croissance de l'architecture.....	64
3.2.1. RESULTATS .....	64
3.2.1.1. Construction de la structure potentielle.....	64
3.2.1.1.1. Le processus de développement .....	64
3.2.1.1.2. Le taux de polycyclisme .....	67
3.2.1.1.3. Le processus de ramification .....	67
3.2.1.1.4. Simulation de l'architecture : structure potentielle.....	71
3.2.1.2. Modélisation de la croissance .....	72
3.2.2.2.1. Spécificité du teck .....	72
3.2.2.2.2. Calibration du modèle et ajustements des séries organiques.....	75
3.2.2.2.2.1. Résultats sur les tecks de 1 an.....	77
3.2.2.2.2.2. Résultats des ajustements multi- stades de développement: tecks de 2ans et 5ans .....	81
3.2.2.2.2.3. Production et répartition de la biomasse .....	84
3.2.2. La simulation .....	87
3.2.3. Synthèse et discussions .....	88
3.2.3.1. Modèle de développement du Teck .....	88
3.2.3.2. Modèle de croissance du Teck .....	90
3.2.3.3. Limites ou points faibles du modèle .....	93
3.2.4. Conclusion .....	97
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES .....	98
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	101
ANNEXES .....	i

Annexe 1: Notations du modèle .....	ii
Annexe 2 : Fonctionnement de la récurrence pendant la croissance .....	iv
Annexe 3 : Méthode des moindres carrés.....	x
Annexe 4: Simulation en 3D des tecks de 2ans et 5ans.....	xiii
Annexe 5: statistiques descriptives du poids sec des organes (entrenœuds et feuilles).....	xiv

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1:</b> Modèle de régression linéaire établi entre le nombre d'entrenœuds porté par les UC et les variables : âge de l'arbre, rang de l'UC dans la pousse annuelle, âge chronologique de l'UC et la catégorie d'axe ; les caractéristiques du modèle sont : $R^2 = 0.79$ .....	46
<b>Tableau 2:</b> Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre la provenance togolaise et la provenance tanzanienne sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois .....	51
<b>Tableau 3:</b> Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre l'éclaircie systématique et le témoin sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois.....	52
<b>Tableau 4:</b> Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre l'éclaircie sélective et le témoin sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois.....	53
<b>Tableau 5:</b> Régression logistique par paramètre entre la floraison et les variables surface de cernes, ID, MOE et le facteur provenance .....	57
<b>Tableau 6:</b> Paramètres estimés des distributions du nombre d'entrenœuds des UC1 et 2 et probabilité de passage de la pré à la néoformation en fonction des catégories d'axes .....	65
<b>Tableau 7:</b> fréquence du polycyclisme chez le Teck en fonction des catégories d'axes .....	67
<b>Tableau 8:</b> Nombres moyens observés de nœuds de l'unité de croissance du tronc pour les différentes combinaisons de catégories d'axes : Axe 2 (branche maîtresse), Axe 3(rameau long), Axe 4 (rameau court), Non ramifié correspond au nœud vide.....	69
<b>Tableau 9:</b> Nombres moyens attendus de nœuds de l'unité de croissance du tronc pour les différentes combinaisons de catégories d'axes. L'hypothèse de la théorie est l'indépendance entre les catégories d'axes (la loi du $\chi^2$ ). .....	69
<b>Tableau 10:</b> nombres moyens observés de combinaisons de nœuds ramifiés (1 ou 2 rameaux) et non ramifiés.....	70
<b>Tableau 11:</b> nombres moyens attendus de combinaisons de nœuds ramifiés et non ramifiés. ...	70

<b>Tableau 12:</b> allométries entre puits des feuilles et des entrenœuds en fonction des 4 âges physiologiques et le numéro de l'UC dans la pousse annuelle. ....	77
<b>Tableau 13:</b> Données réalisées sur les arbres d'âge 1 an: poids sec des organes (entrenœuds et feuilles).....	78
<b>Tableau 14:</b> Paramètres sources et puits du Teck de 1 an. Les deuxièmes coefficients des lois beta de la variation des puits des feuilles B12 et des entrenœuds Be2 sont fixés à 3 .....	79
<b>Tableau 15:</b> nombre moyen de phytomères d'un arbre de 5 ans en fonction de l'âge physiologique du méristème.....	81
<b>Tableau 16:</b> paramètres sources puits du Teck en ajustement multi stades (2ans et 5ans).....	84
<b>Tableau 17:</b> Synthèse des résultats numériques de la partie croissance du modèle.....	92
<b>Tableau 18:</b> Données réalisées sur les arbres d'âge 2 ans: poids sec des organes (entrenœuds et feuilles).....	xiv
<b>Tableau 19:</b> Données réalisées sur les arbres d'âge 5 ans: poids sec cumulé des organes de l'unité de croissance .....	xv
<b>Tableau 20:</b> Données réalisées sur les arbres d'âge 5 ans: poids sec des organes (entrenœuds et feuilles) de la dernière année de croissance (UCs de 5ème année).....	xvi

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1:</b> Les différents niveaux d'organisation et les phénomènes de répétition chez les arbres d'après Barthélémy (1991).....	9
<b>Figure 2:</b> Localisation des parcelles .....	19
<b>Figure 3:</b> Courbe ombrothermique de la zone d'étude.....	20
<b>Figure 4:</b> Etude comparative des distributions des diamètres (1.30m) des arbres entre les quatre parcelles étudiées: parcelle de teck togolais prise comme témoin (ToTe), parcelle de teck togolais ayant subi une éclaircie sélective (ToSe), parcelle de teck togolais ayant subi une éclaircie systématique (ToSy) et parcelle de teck tanzanien ayant subi une éclaircie systématique (ToSy).....	21
<b>Figure 5:</b> Les marqueurs morphologiques des arrêts de croissance délimitant les UC successives : les entrenœuds courts indiqués par les flèches .....	23
<b>Figure 6:</b> Structure de données MTG : l'arbre est décrit de la base vers la cime .....	24
<b>Figure 7:</b> Méthode de mesures. <b>a</b> : représentation schématique de l'architecture du teck montrant la première floraison et la première fourche ; <b>b</b> : localisation des trois rondelles prélevées suivant le rang des unités de croissance à partir de la base du tronc.....	26
<b>Figure 8:</b> Principe de fonctionnement du modèle GreenLab .....	36

<b>Figure 9:</b> croissance des organes sur une tige, mis en place par le processus de développement lié à l'activité du méristème terminal. ....	38
<b>Figure 10:</b> Analyse rétrospective de la croissance chez le teck : morphologie des 4 catégories d'axes (à gauche), limite indiquée deux à trois entrenœuds courts entre les première et deuxième unités de croissance (en haut à droite), limite indiquée par un entrenœud court entre deux pousses annuelles (en bas, à droite). ....	42
<b>Figure 11:</b> Extrait de fichier cible .....	45
<b>Figure 12:</b> Croissance de l'axe principal $\diamond$ teck tanzanien et $\blacklozenge$ pour teck togolais: a- Longueur cumulée moyenne et écart-types des unités des croissance successives. La ligne horizontale indique le seuil de floraison pour chaque provenance; b- Longueur moyenne et écart-types des unités de croissance successives en fonction de l'âge en année de l'arbre. ....	56
<b>Figure 13:</b> Evolution de la surface de cerne et de l'infradensité de cerne en fonction de l'âge cambial au niveau de 3 unités de croissance sur le tronc (UC1, UC2 et UC4) ; les boxplots blancs correspondent au teck togolais et les boxplots gris correspondent au teck tanzanien. ....	58
<b>Figure 14:</b> Ajustement des distributions du nombre de phytomères dans les UC à des lois binomiales négatives ( $k_2, b_2$ ) décalées de 3. Le décalage correspond à une partie préformée de 3 phytomères. ....	66
<b>Figure 15:</b> Différentes combinaisons possibles des catégories d'axes par paire par nœud. Les figures symétriques par rapport à la diagonale, ne sont pas identifiables séparément et sont groupées en une seule classe. ....	68
<b>Figure 16:</b> comparaison entre l'observation et la simulation de la probabilité de ramification pour un échantillon de 35 UC. La tendance linéaire inhérente au modèle est fortement bruitée par l'aspect stochastique.....	71
<b>Figure 17:</b> Simulations stochastiques en modes chronologique et topologique du développement du teck à 5 ans à partir de l'automate botanique calibré sur les données. Les âges physiologiques 1,2, 3, 4, sont de couleurs respectives, bleu, vert, rouge et jaune. La structure chronologique simulée est surtout composée de pauses de l'activité du méristème. Lorsque les pauses sont supprimées à l'affichage, une structure topologique est obtenue dont 4 simulations stochastiques sont affichées.....	73
<b>Figure 18:</b> Schéma de développement et croissance de l'UC d'une pousse annuelle bicyclique de Teck dans le modèle GreenLab .....	74
<b>Figure 19:</b> relation linéaire entre le poids sec et la surface d'une feuille, tout axe confondu (le coefficient linéaire est le « poids spécifique » $e=0.015$ . ....	75

<b>Figure 20:</b> Moyenne et écart-types du diamètre, du poids sec et de la longueur des entrenœuds en fonction de leur rang de la base au sommet de l'UC des arbres âgés de 1 an. ....	79
<b>Figure 21:</b> ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges de teck de 1 an. Les ronds correspondent aux mesures observées sur les plantes et les courbes en pointillées correspondent aux calculs du modèle (la théorie).....	81
<b>Figure 22:</b> Bilan du fonctionnement rythmique du teck ; production de biomasse de la plante par cycle, coût de construction des organes par cycle et ratio de la production sur la demande qui représente l'équilibre trophique de la plante et évolution de Sp au cours du développement Le logiciel Gloups initie le fonctionnement de l'arbre avec un décalage du développement de 37 CD de la pousse annuelle.....	83
<b>Figure 23:</b> Multi-ajustement du poids sec des entrenœuds des UC1 et UC2 en fonction de l'âge de l'UC pour les 4 âges physiologiques (tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts) de pour les tecks de 2 ans et 5 ans.....	85
<b>Figure 24:</b> Multi-ajustement du poids sec des feuilles des UC1 et UC2 en fonction de l'âge de l'UC pour les 4 âges physiologiques (tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts) de pour les tecks de 2 ans et 5 ans.....	86
<b>Figure 25:</b> Evolution de la biomasse produite pour chaque compartiment (cerne, feuilles, EN) en fonction du cycle de développement pour chaque catégorie d'axes (âge physiologique : tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts). Les feuilles fonctionnent 36 CD, ce qui marque la fin de la période de croissance. Le 37ème cycle de développement (CD) marque l'arrêt inter annuel de croissance.....	87
<b>Figure 26:</b> Tecks âgés de 5 ans observés et simulés en 3D.....	88

# **INTRODUCTION GENERALE**

Le Togo ne dispose pas de grandes ressources forestières naturelles en raison de sa position dans le couloir de sécheresse du Dahomey (White, 1986 ; Kokou, 1998). Les quelques maigres forêts qui y existent sont fortement soumises à la pression humaine à cause de la recherche de bois de chauffe due à la croissance démographique accélérée. Pour pallier cette insuffisance et répondre aux besoins croissants de la population en produits ligneux, le gouvernement togolais a opté pour une politique de plantations intensives. La politique d'accroissement de ces plantations est orientée essentiellement vers des essences à croissance rapide. En termes d'étendue et de production, les plantations de teck (*Tectona grandis*, L., Lamiaceae) sont les plus importantes (Behaghel, 1999), en raison de sa grande valeur économique et des propriétés technologiques et esthétiques exceptionnelles de son bois (Kjeur et al., 1999 et Kokutse, 2002). L'application de la sylviculture dans ces plantations vise à en accroître le rendement pour faire face à la compétition internationale des marchés de l'industrie du bois, tant pour la quantité de bois produite que pour sa qualité. Ce qui offre une des perspectives intéressantes pour prévenir un déficit forestier à moyen et long terme dû à la surexploitation actuelle des forêts et la hausse de la demande globale pour la matière.

Dans l'optique d'amélioration du teck, de plus en plus d'études et de recherches ont été menées au cours de cette dernière décennie, tant sur la structure aérienne de l'arbre (architecture) qu'au niveau des propriétés intrinsèques liées à la qualité de son bois. La plupart de ces études reposent sur la sylviculture (Moya, 2014), l'anatomie du bois (Kokutse, 2002), l'amélioration génétique (Logossa, 2006) et le développement architectural de l'arbre (Leroy, 2005). En effet les recherches faites sur le bois des tecks du Togo ont relevé que les caractéristiques technologiques du bois (durabilité naturelle, couleur du bois, infradensité (ID) et module d'élasticité(MOE)) présentent une grande variabilité intra et inter-populations, alors que la diversité génétique entre les différentes populations est très faible (Kokutse et al., 2004 ; Kokutse et al.,2005 ; Logossa, 2006 ; Adjonou, 2007 ). Des études menées sur l'architecture ont montré des défauts du bois liées à la sylviculture, notamment les fourchaisons (Leroy, 2005). En effet, en Afrique de l'Ouest, la floraison est très précoce chez le teck; ce qui ne permet pas d'obtenir des tiges de bonne conformation. Par exemple au Togo, certains arbres fleurissent dès la deuxième année de plantation (Tondjo et al. 2014) alors que dans les pays où le teck est originaire i.e. les pays de Sud-Est d'Asie, la floraison intervient généralement entre la 4ème et 8ème année de croissance (Duppy et Verhaegen, 1993). Ainsi, l'architecture végétale vise à comprendre la dynamique d'édification de la structure végétale dans l'espace et au cours du temps. Bien que reposant sur la morphologie, l'architecture végétale s'en distingue

fondamentalement par une prise en compte de la globalité de la plante et par une vision dynamique de son édification (Barthélémy et Caraglio, 2007). L'introduction de concepts proches de l'espèce (unité architecturale, Edelin 1977, Barthélémy et *al.*, 1989) a permis d'aborder par la suite la modélisation de l'architecture (de Reffye et *al.*, 1991; Blaise et de Reffye, 1994) pour aborder des questions de production en arboriculture fruitière, puis de production forestière.

La plupart des études menées sur le teck ne permettent pas d'établir clairement le lien entre la variabilité intra-spécifique des propriétés physiques du bois et la variabilité intra-spécifique de la croissance primaire de l'arbre qui elle-même peut être affectée par les contraintes du milieu via des processus fonctionnels d'acclimatation et d'adaptation (Fourcaud et *al.*, 2008). De plus, les approches qui y sont utilisées restent expérimentales et ne permettent pas d'expliquer la dynamique de répartition de la biomasse sèche produite dans la plante. Il convient d'utiliser en complément des méthodes expérimentales, la modélisation structure-fonction de la croissance des plantes (par exemple le modèle GreenLab, de Reffye et Hu, 2003) afin d'accéder à une meilleure compréhension du développement global d'une espèce d'intérêt économique comme le teck et de caractériser sa variabilité.

La présente étude se veut donc de contribuer à l'amélioration de la sylviculture du teck au Togo en vue d'obtenir un bois de qualité. Du point de vue méthodologique, l'étude cherche à relier, par l'observation *in situ* et par la méthode de modélisation via le modèle GreenLab, la croissance en longueur des axes principaux de l'arbre et la croissance radiale, avec les propriétés physiques clés de la qualité de bois.

De façon spécifique, il s'agit :

(1) d'analyser par des méthodes d'observation *in situ* l'expression de l'architecture et les propriétés physiques clés du bois chez deux provenances de teck (*Tectona grandis*) en considérant les facteurs tels que la provenance et les traitements sylvicoles ;

(2) de calibrer le modèle de croissance des plantes GreenLab pour le teck pour quantifier le développement et la croissance de l'arbre.

Le manuscrit est organisé en trois chapitres :

-le **premier chapitre** est consacré à une revue de littérature: après une petite introduction sur le matériel végétal de l'étude (le Teck), un rappel sur la qualité du bois et l'architecture des plantes avec des références historiques est effectué, ensuite un bref historique des modèles de croissance est présenté. Ces éléments sont utiles à la compréhension de l'ensemble de l'étude ;

-le **deuxième chapitre** présente la zone d'étude, décrit le matériel expérimental puis les méthodes de caractérisation et d'analyse mis en œuvre pour réaliser l'étude ;

-Dans le **troisième chapitre**, les résultats relatifs à l'analyse par des méthodes d'observation *in situ* de l'expression de l'architecture et des propriétés du bois ainsi qu'à la modélisation du développement et de la croissance de l'architecture du teck sont présentés et analysés.

# **CHAPITRE 1: REVUE DE LITTERATURE**

## **1.1. Caractéristiques du teck**

Le teck appartient à la famille des Lamiaceae, de nom scientifique *Tectona grandis* L.f. C'est une espèce héliophile qui pousse sous des régimes pluvieux variant de 600 à 3000 mm où se distingue une saison sèche marquée (Pandey et Brown, 2000). Du point de vue édaphique, le teck se développe bien sur différents types de sols. Selon Tariel (1966), les sols compacts ainsi que les sols sablonneux sont très défavorable au Teck. En revanche, il préfère les sols fertiles, meubles, perméables, profond, bien aérés et drainés, riches en bases comme le calcium et le magnésium (Dupuy et Mille, 1991 ; White, 1991). Ces propriétés du sol déterminent sa croissance et sa productivité (Dupuy, 1990). Originaire d'Asie du Sud-Est, il est utilisé dans de nombreux pays du monde pour les reboisements à cause de sa croissance initiale rapide (Ganglo, et *al.*, 1999). La grande valeur marchande de son bois fait également qu'il est l'une des principales espèces de reboisement au monde (Maldonado et Louppe, 2000). Au Togo, le teck a été introduit en 1905 à l'époque coloniale par les allemands où il a fait objet d'études intéressantes notamment celle de Kokutse (2002) sur la qualité de son bois, celle de Logossa (2006) sur son amélioration et sa sélection génétique et bien d'autres encore. Il apparaît indispensable de mieux connaître son fonctionnement à travers des approches d'actualité qui s'intéressent à l'édification de la structure aérienne de l'arbre pour des besoins d'outils d'aide à la décision pour sa sylviculture et l'amélioration de la qualité de son bois. Dans ce cas, l'analyse rétrospective de la croissance des plantes de Barthélémy et Caraglio (2007) peut être par exemple mentionnée. Cette méthode sera utilisée dans la suite de notre étude et servira comme une nouvelle méthode d'analyse du bois.

## **1.2. Qualité du bois**

Le bois est un matériau complexe à étudier contrairement aux matériaux isotropes comme les métaux ou les matières plastiques. En effet, c'est un matériau d'origine végétal, hétérogène et anisotrope car les cellules qui le composent sont de nature et de formes différentes.

La qualité du bois est perçue différemment par les forestiers, les manufacturiers et les exploitants du bois (Zhang, 1997). Si plusieurs auteurs se sont penchés sur la définition de la qualité de bois, on retiendra celle de Briggs et Smith (1986) énoncée comme suit: «La qualité de bois est une mesure de son aptitude à satisfaire aux exigences liées à l'utilisation à laquelle il est destiné ». Ainsi, chaque caractéristique du bois contribue ou peut contribuer à sa qualité, en fonction de l'application qu'on peut lui associer. Dans un cas, les critères de qualité peuvent être

la densité, l'uniformité des cernes et le bois sans nœuds, alors que dans un autre cas, ils peuvent être la proportion de bois final, le rendement en cellulose et le rapport fibres -vaisseaux. Bien qu'il soit parfois difficile de cerner le concept de qualité de bois, plusieurs critères définissent l'aptitude d'un bois à satisfaire les exigences d'une utilisation donnée (Alteyrac, 2005). Certains sont liés à la structure même du bois (anatomie, composition chimique), d'autres sont l'expression de facteurs intrinsèques (propriétés physiques et mécaniques). Cependant, de nombreuses caractéristiques du bois sont héréditaires, mais souvent contrôlées par les conditions de croissance (Dickson et Walker, 1997).

L'infradensité encore appelé la densité basale est le rapport de la masse d'un échantillon anhydre par le volume du même échantillon saturé d'eau. L'analyse bibliographique des relations entre l'infradensité et les différents aspects de la qualité du bois a montré que l'infradensité est un critère clé de la qualité interne du bois. En effet, l'infradensité est étroitement reliée à d'autres caractéristiques du bois (Law et Valade, 1997 ; Plomion *et al.*, 2001 ; Bhat et Priya 2004). Cet état de fait permet d'admettre que la qualité du bois est associée à sa densité considérée comme l'expression de la structure anatomique du bois. C'est ce qui justifiera son choix dans cette étude. Elle sera étudiée avec le module d'élasticité longitudinal (MOE), une autre propriété clé du bois grandement étudiée pour le teck ; le MOE est défini comme étant l'aptitude d'une pièce à résister à la déformation sous l'effet d'une charge. L'infradensité, quant elle peut également permettre dans le cadre d'un modèle de production et d'allocation de biomasse (par exemple le modèle GreenLab) de faire le lien entre croissance et propriétés physico-mécaniques du bois (Yan *et al.*, 2004 ; de Reffye *et al.*, 2007 ; Guo *et al.*, 2007). Elle peut varier selon l'espèce, selon les conditions de croissance, de la moelle vers l'écorce, en fonction de la hauteur dans l'arbre, suivant qu'il s'agit de duramen ou de l'aubier (Kokutse, 2002 ; Bhat et Priya 2004; Pérez et Kanninen 2005). Sa détermination sur un grand lot d'échantillons est rendue possible aujourd'hui grâce aux progrès réalisés en matière d'analyses non destructives. La spectroscopie proche infra-rouge (SPIR) (Bertrand et Dufour, 2000 ; Baillères *et al.*, 2002; Schimleck *et al.*, 2003) peut être citée en exemple. L'utilisation de la SPIR pour cette étude est déterminante car elle est rapide et très précise dans les mesures de propriétés du bois.

La variation des propriétés physiques du bois est liée à plusieurs facteurs. A titre d'exemple, l'étude de Moya (2014) a mis en évidence que l'infradensité du bois de teck est affectée par la densité du peuplement et les traitements sylvicoles. Il s'agit d'un problème important pour les forestiers, car il s'incorpore dans la stratégie à adopter pour produire du bois dans un temps

minimal (densité de peuplement et traitements sylvicoles) tout en préservant sa qualité (sa densité).

### **1.3. Architecture des plantes**

La base théorique de l'architecture est très clairement exposée dans la littérature architecturale et résumée dans (Barthélémy et Caraglio, 2007) ; elle dérive des concepts initiés par (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et *al.* 1978), modifiés par (Edelin 1984 ; 1990). L'architecture est l'ensemble des formes structurales que présente la plante à un moment donné de son existence (Barthélémy, 1991). L'analyse architecturale est une approche multi-échelle qui prend en considération l'ensemble des structures d'un arbre, dont elle décrit leur nature et leur organisation dans l'arbre. A notre connaissance, cette approche n'est pratiquement pas encore abordée au Togo.

Chez un arbre à croissance rythmique comme le teck, la structure aérienne peut-être observée à quatre échelles décroissantes : l'arbre entier, les axes (tronc, branche, rameaux longs et rameaux courts), les pousses annuelles et les unités de croissance. Les variables analysées diffèrent selon les structures et les échelles d'observation considérées, mais elles concernent l'une ou l'autre des données suivantes : le nombre d'entre-nœuds, la longueur, le diamètre, la biomasse photosynthétique, etc. Les notions abordées ici sont présentées de manière complète dans Barthélémy et Caraglio (2007).

Dans cette partie, quelques concepts architecturaux et entités botaniques auxquels ce travail fera référence sont succinctement décrits.

#### **1.3.1. Méristème apical caulinaire végétal**

L'ensemble des tissus des plantes vasculaires sont mis en place par des méristèmes : des pôles de divisions et de différenciations cellulaires (Long et Barton, 2000). Ces méristèmes se répartissent en deux types : méristèmes primaires ou secondaires selon qu'ils participent à la mise en place de nouvelles structures ou à l'élargissement de structures existantes, et caulinaires ou racinaires selon leurs origines. Les méristèmes primaires peuvent être distingués en méristèmes apicaux ou axillaires selon leur disposition ; et floraux ou végétatifs selon leur devenir. Dans la suite de notre travail, il sera principalement traité de la production du méristème caulinaire. C'est ce méristème qui met en place les phytomères constituant les Entre-nœuds(EN), les feuilles et les méristèmes axillaires. Ce méristème est constitué d'un dôme de cellules en division produisant des ébauches foliaires (i.e. l'organogenèse) qui, au cours de leurs

maturations, vont être séparées par des EN, et présenter à la base des feuilles un ou plusieurs méristèmes axillaires pouvant rester dormants. Par la suite, l'EN et la feuille s'allongeront, principalement par l'augmentation de taille des cellules initiées durant la phase d'organogenèse (Ripetti *et al.*, 2008). La disposition relative des ébauches foliaires sur le dôme méristématique se traduit ensuite par l'insertion régulière des feuilles le long des tiges (i.e. la phyllotaxie). Sans entrer dans les détails, l'évolution des plantes est à l'origine de la réutilisation et de la déformation de ces organes de base pour des usages divers et variés : accrochage, protection contre les prédateurs, attraction des pollinisateurs...

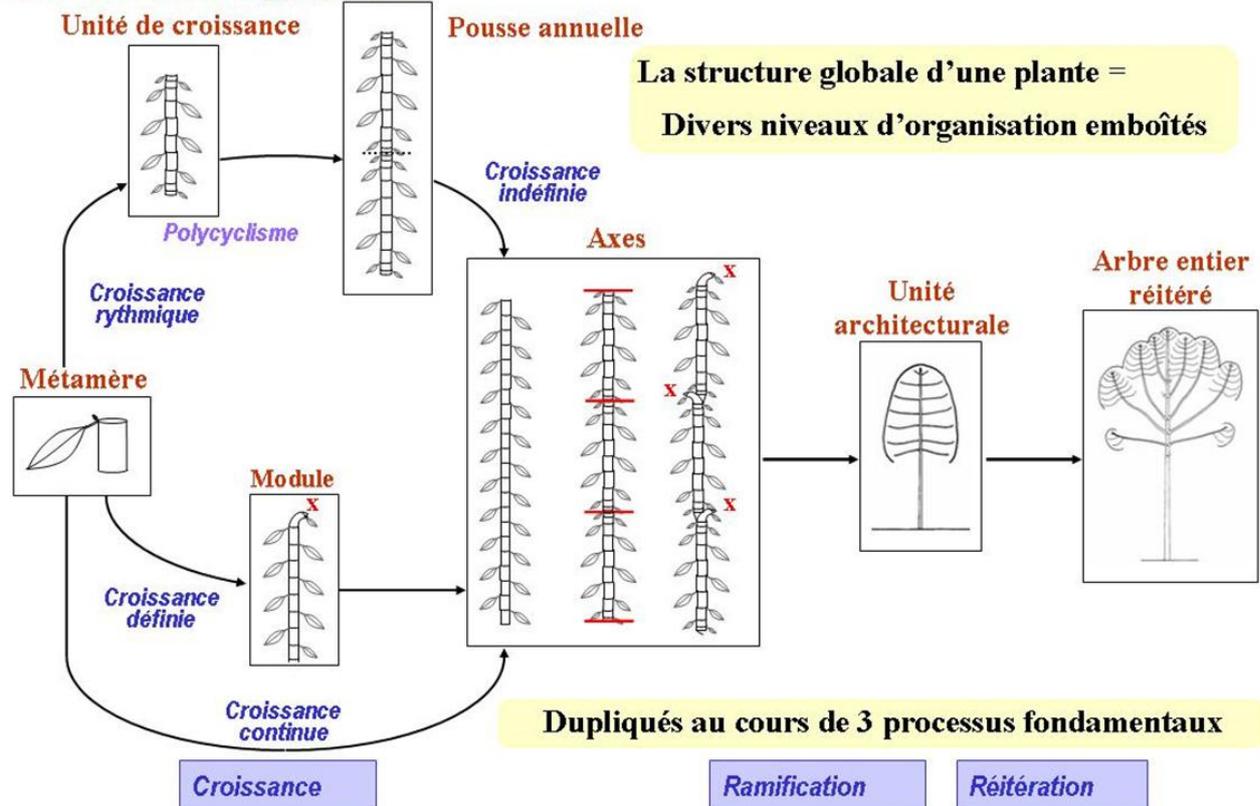
### **1.3.2. Niveaux d'organisations de l'architecture des plantes**

A chaque stade de développement, la plante peut être décomposée en structures élémentaires ou entités botaniques plus ou moins complexes qui correspondent à différents niveaux d'organisation emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991 ; Barthélémy et Caraglio 2007). Le passage entre deux niveaux d'organisation s'effectue par des phénomènes de répétition : la croissance (émission de phytomères, allongement des unités de croissance et de pousses annuelles), la ramification et la réitération (Barthélémy et Caraglio 2007). De plus simple au plus complexe, les différents niveaux d'organisation généralement identifiés sont : le métamère (phytomère), défini par l'ensemble formé par le nœud associé à la feuille, ses productions axillaires et son entrenœud sous-jacent (White, 1979) ; l'unité de croissance ; la pousse annuelle ; le module ; l'axe ; l'unité architecturale et l'arbre entier (**fig1**).

#### **1.3.2.1. Unité de croissance (UC) et pousse annuelle(PA)**

On parle d'unité de croissance comme étant l'ensemble des phytomères s'étant allongé durant une période de croissance ininterrompue. Les pauses entre deux périodes de croissance sont souvent marquées par la mise en place d'un bourgeon protecteur constitué de feuilles écailleuses portées par des EN très courts. Au sein d'une UC, les propriétés des phytomères successifs changent : les phytomères des extrémités présentent souvent des feuilles réduites ou transformées (les écailles des bourgeons). De même, la présence de productions latérales végétatives ou florales est bien souvent associée à une zone de l'UC particulière (Heuret *et al.* 2003). La pousse annuelle (PA) est l'ensemble des phytomères mis en place par un méristème apical au cours d'une même année de croissance. Selon le nombre d'UC constituant la PA on parlera de PA monocyclique ou polycyclique ; les PA polycycliques présentant des UC successives pouvant plus (Sabatier *et al.*, 2003) ou moins (Nicolini *et al.* 2003 ; Heuret *et al.*, 2000) se ressembler.

## Les niveaux d'organisation



**Figure 1:** Les différents niveaux d'organisation et les phénomènes de répétition chez les arbres d'après Barthélémy (1991)

### 1.3.2.2. Axe

La plante est composée d'axes qui peuvent être regroupés en catégories. Un axe est une succession d'unités de croissance engendrées par le même méristème ; les axes se décomposent eux-mêmes en pousses annuelles. Chaque catégorie d'axes est définie par ses caractéristiques fonctionnelles et morphologiques et sa position architecturale.

### 1.3.2.3. Unité architecturale

L'unité architecturale correspond à la structure élémentaire spécifique de chaque plante. Lorsque la plante a édifié son unité architecturale, elle possède une structure bien hiérarchisée au sein de laquelle toutes catégories potentielles d'axes se sont exprimés. Leurs caractéristiques morphologiques peuvent néanmoins évoluer au cours des phases ultérieures du développement de la plante. Par exemple, certaines espèces fleurissent pour la première fois quand elles ont exprimé leur unité architecturale, alors que la floraison des autres espèces est liée à un stade de développement ultérieur (Sabatier et Barthélémy, 1999).

#### 1.3.2.4. Processus de répétition chez les arbres

Le développement du système aérien chez les plantes est le résultat de trois phénomènes : croissance, ramification et réitération ou duplication (**fig1**). Ces phénomènes impliquent chacun les méristèmes i.e un ensemble de cellules situées à l'extrémité des tiges.

##### *Croissance*

La croissance primaire (aussi désignée par croissance en longueur) résulte de deux mécanismes distincts : l'organogenèse et l'allongement des entrenœuds. L'organogenèse est le résultat d'un phénomène de division cellulaire et correspond à l'initiation des futurs organes au niveau de méristème terminal. Le bourgeon est constitué d'ébauches foliaires et de cellules situées à leur base qui se différencieront plus tard en méristème latéral. La disposition spatiale des primordia successifs dépend des règles de phyllotaxie de l'espèce. Le nombre et la disposition des feuilles sont déterminés durant cette phase. La phase d'allongement est la manifestation la plus visible de la croissance primaire durant laquelle se mettent en place les feuilles. Lorsque toutes les pièces de la future pousse sont présentes à l'état d'ébauche dans le bourgeon avant l'allongement, on parle de préformation ou de croissance prédéterminée (Barthélémy et Caraglio, 2007). Dans le cas contraire, on parle de néoformation.

La croissance primaire peut être qualifiée en fonction de son expression dans le temps. Lorsque la période d'allongement des tiges est continue, i.e. sans interruption de la période de croissance, on parle d'une croissance continue. En revanche, la croissance est dite rythmique si les périodes de repos et périodes d'allongement s'alternent. L'existence de marqueurs morphologiques de la rythmicité de la croissance (diminution de la taille des entre-nœuds ou de la surface foliaire, par exemple) permet de caractériser a posteriori son expression dans le temps.

La croissance secondaire (aussi désignée par croissance en diamètre) est le résultat de la différenciation du méristème secondaire des tiges, appelé cambium. Cette différenciation cellulaire forme les tissus conducteurs : le xylème secondaire et le phloème secondaire. Le transport des assimilats a lieu dans les tubes criblés du phloème. Le xylème assure un rôle de soutien mécanique et sa partie conductrice, l'aubier, assure l'alimentation hydrique et minérale des zones puits telles que les feuilles.

### *Ramification*

La ramification latérale résulte de la mise en place d'un méristème latéral par un méristème terminal. Le méristème terminal met en place une feuille et une zone méristématique à sa base, zone pouvant donner naissance à un bourgeon axillaire ou non. Si un bourgeon axillaire est mis en place, il peut donner naissance à un axe latéral feuillé ; par suite, on distinguera l'axe porteur et l'axe porté. Le développement est qualifié de monopodial lorsqu'il résulte de la croissance indéfinie du méristème apical. Dans ce cas, le méristème terminal assure la croissance d'année en année. En revanche, lorsque la croissance du méristème apical est définie ou bien que l'axe principal perd sa dominance par rapport aux axes latéraux, on parle de développement sympodial.

La période d'allongement des axes latéraux a conduit à distinguer les pousses à développement immédiat ou différé (Barthélémy et Caraglio, 2007). Lorsque l'allongement de l'axe porteur et de l'axe latéral est synchrone, on parle de pousses à développement immédiat. En revanche, une pousse latérale est dite différée si elle s'allonge après un temps de repos.

### *Réitération*

La réitération est un processus morphogénétique qui permet à la plante de dupliquer totalement ou partiellement son unité architecturale. Cette duplication peut être d'origine traumatique, ce qui permet à la plante de régénérer la partie abimée et se traduit par le développement de bourgeons latents ou par la dédifférenciation d'axes sous-jacents déjà existants et fonctionnels. La réitération intervient également dans l'édification de la cime. Elle est partielle si une partie seulement de l'unité architecturale est dupliquée ; elle est totale si c'est la totalité de l'unité architecturale qui est dupliquée.

### **1.3.3. Gradients morphogénétiques et âge physiologique**

L'expression des caractéristiques des entités botaniques telles que le nombre et la longueur des entre-nœuds ou des UC, le type de rameaux produits et le taux de pré/néof ormation évolue de manière continue et graduelle au cours de l'ontogenèse des plantes. L'analyse d'un grand nombre d'espèces végétales a mis en évidence l'existence des gradients morphogénétiques propres à l'organisation végétale (Barthélémy et *al.* 1997). Il est présenté ci-dessous six gradients couramment observés chez les végétaux.

*-Effet de base.* Lors de la phase d'établissement ou de maturation, la vigueur des pousses augmente progressivement.

Ce gradient, bien visible sur le tronc lors des stades juvéniles, est appelé effet base. Il peut affecter entre autres la longueur, le nombre d'entre-nœuds par UC et le nombre de branches portées ( Nicolini 1998).

-*Dérive*. Elle correspond à la diminution plus ou moins rapide de la vigueur des méristèmes (Nicolini, 1998).

-*Ordre de ramification*. L'axe issu de la graine est axe d'ordre 1, les axes portés par celui-ci sont des axes d'ordre 2 et ainsi de suite. Une diminution de la vigueur accompagne souvent une augmentation de l'ordre de ramification (Nicolini, 1998).

-*Acrotonie*. Lorsque les rameaux latéraux sont préférentiellement situés en position apicale d'une unité de croissance, on parle d'acrotonie

-*Mésotonie*. Lorsque les rameaux latéraux sont préférentiellement situés en position médiane d'une unité de croissance.

-*Basotonie*. Lorsque les rameaux latéraux sont préférentiellement situés en position basale d'une unité de croissance.

C'est l'identification de ces gradients en lien avec les autres concepts vu précédemment, qui a permis l'émergence du concept *d'âge physiologique* des méristèmes (Barthélémy et al. 1997; Barthélémy et Caraglio 2007). Il s'agit d'une notion permettant d'expliquer l'évolution du méristème lorsqu'il vieillit physiologiquement, il acquiert un degré de différenciation supérieur qui le rapproche de l'état où il peut engendrer un bourgeon floral ou un organe différencié autre qu'un axe.

#### **1.3.4. Le fonctionnement de la plante**

Plusieurs éléments sont nécessaires à la croissance de la plante. Parmi eux, on retrouve la lumière, l'eau, le dioxyde de carbone, mais également la température, qui joue un rôle sur l'ouverture ou la fermeture des stomates et régule ainsi les échanges gazeux, l'azote, qui permet à la plante de construire les acides aminés nécessaires à l'élaboration des protéines, et d'autres minéraux comme le potassium, qui favorise notamment le transfert des assimilats vers les organes de réserve ; les feuilles participent ainsi à la production de biomasse, qui sera ensuite distribuée à chaque organe en expansion ou nouvellement créé, via l'activité des méristèmes.

Les flux d'assimilats au sein de la plante entière peuvent s'interpréter en termes de régions productives (sources) et régions utilisatrices (puits) de biomasse. Les sources qui fournissent les assimilats, ou plus généralement, les sucres mis en circulation dans les voies de transfert, sont

généralement les feuilles à activité photosynthétique et les organes de stockage des réserves, lors de leur remobilisation. Les puits sont localisés dans les apex caulinaires, les fruits et les cernes (cambium). Certains organes comme les jeunes feuilles en croissance, peuvent être à la fois exportateurs ou importateurs d'assimilats. Ceci signifie que ce sont des organes complexes, composés d'au moins une zone source et d'une zone puits, la première n'exportant pas exclusivement vers la seconde et la seconde n'important pas exclusivement de la première.

Dans la suite, il sera donc regroupé sous le terme de fonctionnement l'ensemble des mécanismes de production de biomasse par photosynthèse, et d'allocation de biomasse aux différents organes de la plante.

#### **1.4. Modèles de croissance de plantes**

L'étude de la croissance et de la production des plantes a donné lieu à un grand nombre de modèles (Varenne, 2003). Les premiers modèles de croissance de plantes remontent au début des années 1970. Depuis, ils n'ont pas cessé de gagner en précision et complexité grâce aux progrès constants de l'informatique. Il est ici présenté un bref aperçu de l'histoire des modèles de croissance de plantes, avec d'abord les modèles géométriques d'un côté et agronomiques de l'autre, puis l'approche récente consistant à combiner ces deux types d'approches dans ce que l'on appelle les modèles structure-fonction.

D'un point de vue botanique, la structure modulaire des plantes sous la forme d'une succession de phytomères a permis l'émergence de modèles architecturaux, dont l'objectif est de classer les végétaux en fonction de leurs modes de développement. Dans les années 1970, les botanistes Hallé et Oldeman proposent notamment un système de classification permettant de répartir toutes les espèces d'arbre connues en 23 modèles, en fonction de leur mode de croissance, de ramification, de la différenciation morphologique ou de la position des organes reproducteurs (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et *al.*, 1978). Puis, dans les années 1980, avec l'avènement de l'informatique, les informaticiens se sont basés sur les modèles architecturaux de Hallé et Oldeman (1978) pour simuler le développement du végétal dans le cadre des besoins de la synthèse d'image : les bourgeons, selon des règles définies, donnent naissance à des organes qui, dimensionnés et positionnés correctement, reproduisent une image tridimensionnelle de la plante. Ces types de modèles sont appelés modèles géométriques (GM) (Geometrical Models). Le fonctionnement de la plante est ignoré et les organes ont un rôle purement décoratif. Les L-systems de Prusinkiewicz et *al.* (1988) peuvent être cités en exemple (voir aussi l'ouvrage de référence *The Algorithmic Beauty of Plants* (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990)). Plusieurs

extensions ont ensuite été proposées, notamment les L-systèmes stochastiques ou les grammaires relationnelles (Kurth, 1994), et de nombreux logiciels basés sur ces grammaires formelles ont vu le jour depuis les années 1990 : L-studio (Federl et Prusinkiewicz, 1999; Karwowski et Prusinkiewicz, 2004), GroIMP (Kniemeyer et al., 2007), une autre approche est celle développée au CIRAD dans les modèles AMAP (de Reffye et al., 1988 ; de Reffye et Dinouard, 1990 ; de Reffye et al., 1991). Cependant, si ces modèles permettent d'obtenir une représentation idéale de l'architecture de la plante, ils ne permettent pas de prendre en compte l'interaction avec le fonctionnement (Vos et al., 2007).

Parallèlement au développement des modèles architecturaux, des modèles agronomiques appelés PBM (Process Based Models) ont émergé, avec pour objectif de quantifier la production végétale au niveau du mètre carré, en fonction des conditions environnementales. Dans ce type de modèle, l'architecture de la plante n'est pas prise en compte, celle-ci étant simplement divisée en plusieurs compartiments d'organes (feuilles, tiges, racines, fruits, etc.). La forme des organes et leur fonctionnement individuel ne jouent aucun rôle: c'est le cumul au niveau de leur compartiment qui compte. La production de biomasse s'obtient grâce à un système d'équations mettant en jeu les processus biologiques de photosynthèse, respiration, allocation, etc. Les PBM ont pour but d'aider à faire des prévisions de culture et de définir les futurs besoins de recherches (Baker et al., 1983; Jones, 1986 ; Williams et al., 1989 ). En général, la quantité de rayonnement reçue par la plante  $y$  est modélisée par l'intermédiaire de la loi de Beer-Lambert (de Wit et al., 1970 ; Monteith, 1977), empruntée à la physique optique, et qui permet de relier la quantité de lumière absorbée à l'épaisseur du milieu traversé. Ces modèles peuvent être spécifiques à une espèce donnée (par exemple, CERES-MAÏZE (Jones et Kiniry, 1986), ou génériques (PILOTE (Mailhol et al., 1996)), et peuvent prendre en compte un grand nombre de processus écophysologiques (STICS (Brisson et al., 1998)). S'ils permettent en général une bonne estimation du rendement des cultures, plusieurs auteurs (Le Roux et al., 2001 ; Kurth, 1994) ont montré qu'une prise en compte de l'architecture permettrait d'augmenter leurs performances, à cause de l'interaction forte qui existe entre la structure de la plante et son fonctionnement. C'est au carrefour de ces deux pratiques que sont nés les modèles de type structure-fonction, avec la première conférence internationale Functional-Structural Plant Models, (FSPM) sur le sujet en 1996 (Korpilaht, 1997) (voir aussi (Sievänen et al., 2000) pour une revue détaillée). AMAPPara (Blaise et al., 1998) et AMAPhydro (de Reffye et al., 1999) peuvent être également cités en exemple.

Les FSPM ont pour objectif de permettre de mieux comprendre les interactions complexes entre l'architecture des plantes et les processus biologiques qui modulent leur croissance et leur développement (Godin et Sinoquet 2005 ; Fourcaud et *al.*, 2008). Ces modèles permettent de combiner la description du développement de la structure de la plante au cours du temps, et les processus écophysologiques mis en jeu (photosynthèse, respiration, allocation), eux-mêmes dépendants des conditions environnementales. Deux approches sont alors possibles pour construire ce type de modèles : soit étendre les modèles architecturaux en y ajoutant le fonctionnement de la plante, soit raffiner les modèles agronomiques afin de prendre en compte l'architecture de la plante. La première approche a mené par exemple à la création du langage L+C (Karwowski et Prusinkiewicz, 2003), basé sur une extension des L-systèmes, ou encore à la création du modèle Greenlab, initié au LIAMA en Chine par de Reffye et Hu (2003) comme une suite logique des modèles AMAP. Basé sur un pas de temps discret (le cycle de développement), le modèle Greenlab permet de déterminer à chaque cycle le nombre d'organes créés, puis en déduit la production de biomasse par photosynthèse et l'allocation de cette biomasse aux organes existants ou nouvellement créés. La deuxième approche a abouti par exemple à la construction du modèle LIGNUM (Perttunen et *al.*, 1996), dont le fonctionnement est proche de celui du modèle GreenLab.

Un des avantages de modèle GreenLab est sa méthode de construction de la morphogenèse de la plante basée sur la notion de similarité entre différentes structures de la plante (Yan et *al.*, 2004). Elle accélère la simulation de la croissance de la plante et permet de tester rapidement différentes hypothèses (Cournède et *al.*, 2006). Un logiciel utilisant la méthode inverse (GLOUPS, Reffye et Hu, 2003) a été développé pour calculer les paramètres cachés du modèle et est utilisé lors de l'application à des plantes réelles. Ce qui importe dans le modèle GreenLab, c'est le nombre et le volume des organes produits à chaque cycle de développement. Il est inutile de construire la structure de la plante qui est le passage obligé des FSPM classiques.

GreenLab est donc un modèle structure-fonction qui travaille au niveau du phytomère inséré dans une architecture décrite finement au niveau botanique. Il permet de calculer les paramètres des lois de production d'organes issus des observations directes de l'architecture des plantes. A partir des paramètres de ces lois, il restitue la dynamique de la production de biomasse et de sa répartition dans la plante qui donne le volume des organes produits, en particulier du bois, ce qui justifie son choix pour cette étude. Ce type d'approche est nouveau pour le Togo où il n'existe à ce jour à notre connaissance ni d'études sur l'architecture des plantes ni de modèle de croissance. Ce défaut de connaissances de base est préjudiciable aux tentatives de valorisation

des peuplements. GreenLab étant également un modèle générique, c'est-à-dire qu'il n'est pas spécifique à une espèce de plante donnée, son application au Teck en complément des méthodes expérimentales fréquemment utilisées dans la recherche forestière permettra d'agrèger les résultats issus de l'analyse statistique.

## **1.5 Conclusion**

Au cours de cette étude bibliographique, il a été montré que l'infradensité est un facteur incontournable si on veut étudier la qualité du bois ; car elle est étroitement reliée à d'autres caractéristiques du bois. L'analyse des résultats des travaux portant sur la qualité du bois et l'architecture des plantes nous a permis de tirer la conclusion suivante : il apparaît que l'architecture de l'arbre est un marqueur des propriétés du bois et vice-versa. De ce fait, étudier la qualité du bois demande de prendre en compte l'architecture de la structure de l'arbre; l'approche architecturale semble y apporter un cadre formel pertinent.

Par ailleurs, l'infradensité peut également permettre dans le cadre d'un modèle de production et d'allocation de biomasse (par exemple le modèle GreenLab) de faire le lien entre croissance et propriétés physico-mécaniques du bois. Le modèle structure-fonction Greenlab permet de calculer les paramètres source de biomasse et les paramètres force de puits des organes en vue d'accéder une meilleure compréhension de développement global d'une espèce d'intérêt économique comme le teck et de caractériser sa variabilité. L'obtention des puits des organes est d'un intérêt capital pour l'amélioration de la croissance du teck d'autant plus que la force de puits est le seul moteur de la répartition de la biomasse dans la plante et le seul paramètre qui peut définir le mieux le volume des organes.

L'enjeu principal de notre travail de thèse est de coupler la croissance en longueur et la croissance radiale de l'arbre afin de déterminer les apports mutuels d'informations nécessaires pour l'amélioration de la qualité du bois. Pour atteindre les objectifs de cette thèse, l'étude est menée chez deux provenances de tecks dans une plantation au Togo en considérant les facteurs origines et traitements sylvicoles. Dans le chapitre suivant le matériel et méthodes de caractérisation et d'analyse mis en œuvre seront présentés.

## **CHAPITRE 2: MATERIEL ET METHODES**

Dans ce chapitre la méthodologie utilisée pour analyser les interactions entre l'architecture et les propriétés physiques clés du bois, et pour modéliser la croissance du teck est exposée.

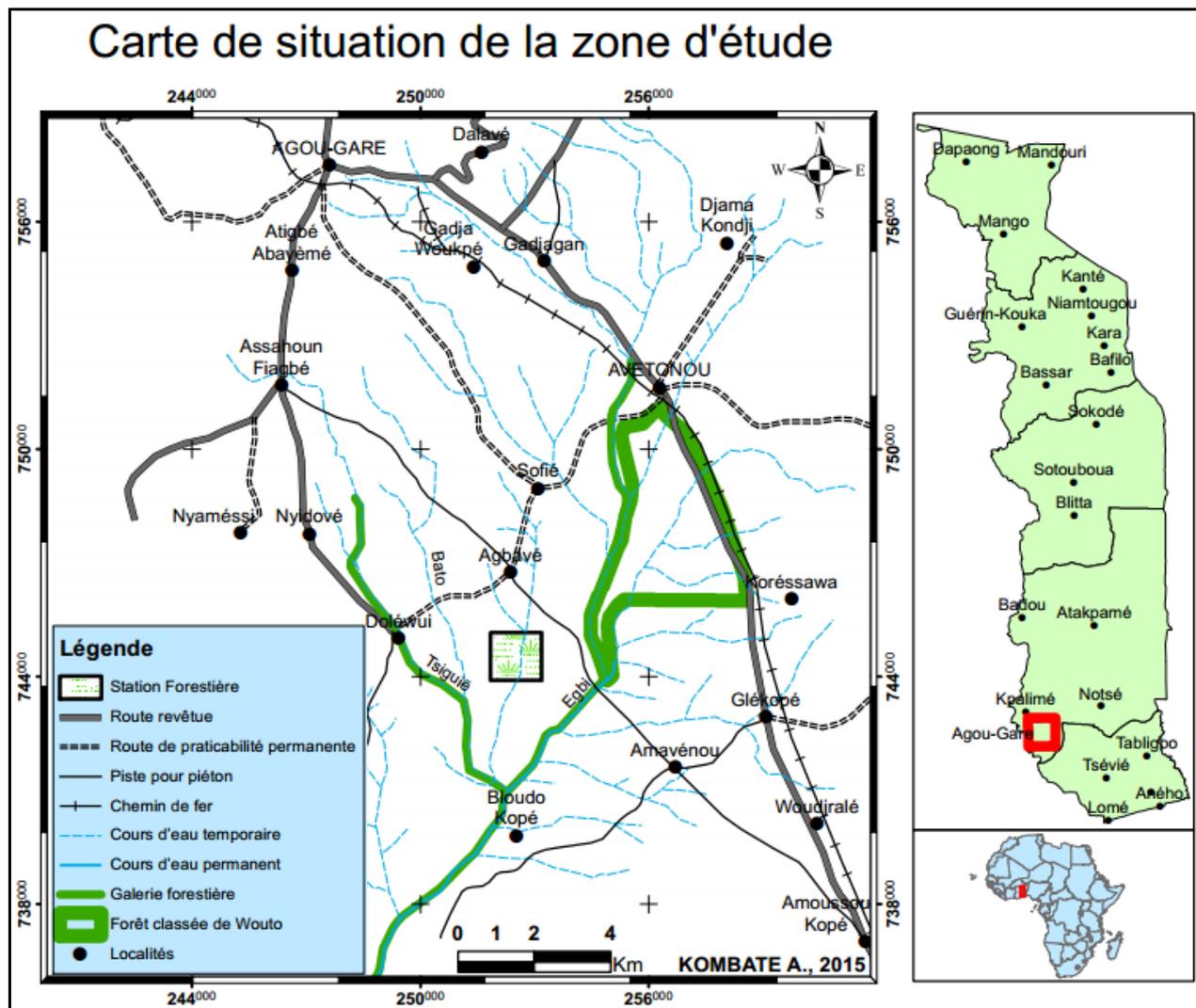
## **2.1. Site d'étude**

L'étude a été conduite dans la station forestière d'Agbavé (0 ° 45 'E, 6 ° 43' N) située au sud-ouest du Togo (**Fig. 2**). Le climat est de type guinéen caractérisé par quatre (4) saisons : une grande saison sèche qui s'étend de novembre à mars ; une grande saison pluvieuse d'avril à juillet ; une petite saison sèche de juillet à septembre et une petite saison pluvieuse de septembre à octobre. La pluviosité annuelle moyenne de la zone varie entre 1100 mm et 1400 mm avec un maximum au mois de juin. La température moyenne maximale varie entre 29°C et 36°C. Les mois les plus chauds sont février et mars. Les moyennes minimales annuelles oscillent entre 20°C et 36°C (**Fig. 3**). Les mois les moins chauds sont juillet et août. L'humidité relative de l'air se situe en moyenne autour de 83%.

## **2.2. Dispositifs expérimentaux**

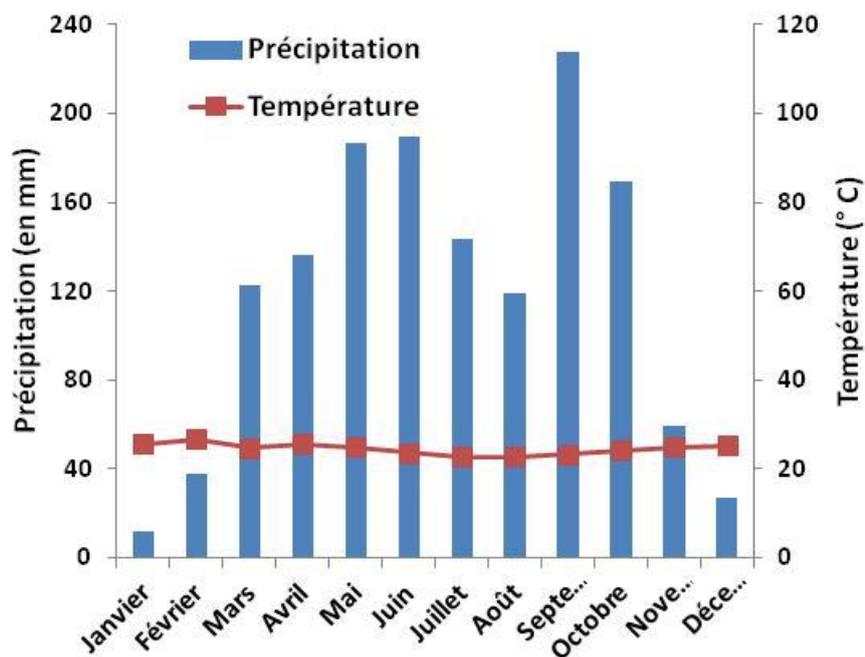
### **2.2.1. Dispositif expérimental relatif à l'analyse des interactions entre l'Architecture et les propriétés physiques du bois chez deux provenances de teck en considérant les facteurs tels que origine et régimes d'éclaircies**

Le dispositif expérimental mis en place est composé de quatre parcelles de tecks d'âges compris entre 10 et 11 ans situées l'une à côté de l'autre afin de limiter l'effet des facteurs environnementaux (sols et climat) sur les variables étudiées. Trois parcelles de tecks dits « teck Togolais » ont été choisies de manière à représenter trois modalités d'éclaircie. La quatrième parcelle de tecks dits « teck tanzanien » a été considérée pour pouvoir étudier l'effet de provenance. Dans la présente étude, le teck nommé « teck Togolais » a été introduit au Togo au début du 19<sup>e</sup> siècle par l'administration coloniale et le teck « teck tanzanien » a été introduit au Togo dans les années 1990 avec les graines provenant de la Tanzanie. Les plants ont été mis en terre à une densité initiale de 2500 arbres/ha (espacement de 2 m entre arbres et également de 2 m entre rangs).



**Figure 2:** Localisation des parcelles

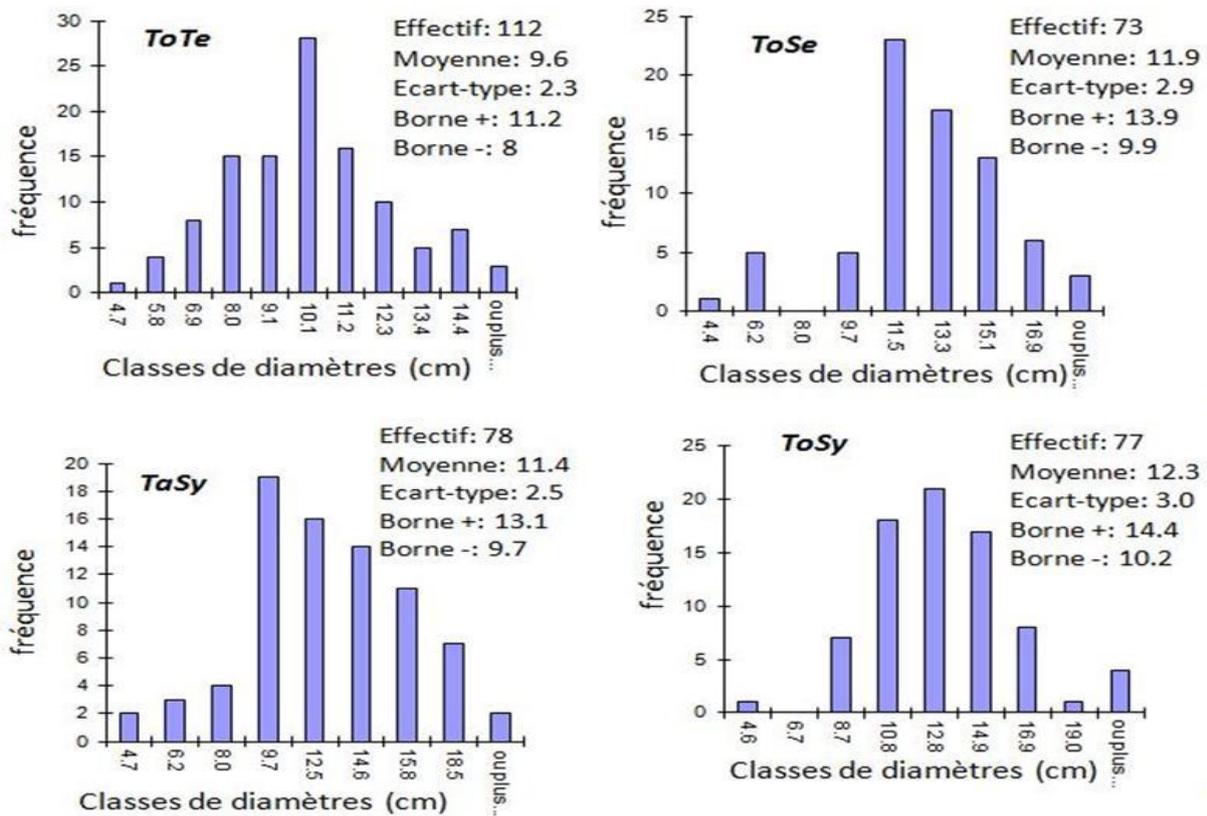
Une des parcelles de tecks togolais (ToSy) et la parcelle de tecks tanzaniens (TaSy) ont été mises en place en 2001 et ont subi en mars 2008 une éclaircie systématique qui réduit la densité initiale du peuplement de moitié en coupant systématiquement un arbre sur deux (la densité après l'éclaircie est égale 1250 arbres/ha). Les deux autres parcelles ont été implantées en 2002, l'une (ToSe) a subi en mars 2009 une éclaircie sélective (la densité après l'éclaircie est égale 1000 arbres/ha) et l'autre (ToTe) a été gardée comme témoin. L'objectif de l'éclaircie sélective est d'éliminer quelques tiges au profit de tiges d'avenir pour leur assurer un bon environnement. Chacune des éclaircies a eu lieu 7 ans après l'année de plantation. Les effets de traitements d'éclaircies ont été seulement étudiés pour les tecks togolais. Les mesures ont été effectuées pendant la saison sèche, en novembre 2011. Pour comparer les modes de traitements, l'analyse a été faite sur les 3 années après le traitement.



**Figure 3:** Courbe ombrothermique de la zone d'étude

Vingt arbres ont été sélectionnés et abattus par parcelle (80 étudiés au total) ; le choix de ces arbres a été effectué sur différents critères à savoir :

- Distribution des classes de dbh (diamètre à hauteur de poitrine) des arbres mesurés sur quatre placettes de 100 m<sup>2</sup> pour chaque parcelle : 3 classes de diamètres en respectant les proportions 25%, 50% et 25% (délimitation des classes par les quartiles 1 et 3) (**Fig. 4**);
- Arbres ayant subis moins d'accidents : pourriture, déformations ;
- Arbres présentant le minimum de branches vers le bas, moins de fourche.



**Figure 4:** Etude comparative des distributions des diamètres (1.30m) des arbres entre les quatre parcelles étudiées: parcelle de teck togolais prise comme témoin (ToTe), parcelle de teck togolais ayant subi une éclaircie sélective (ToSe), parcelle de teck togolais ayant subi une éclaircie systématique (ToSy) et parcelle de teck tanzanien ayant subi une éclaircie systématique (ToSy)

### 2.2.2. Dispositif mis en place pour la modélisation du teck via GreenLab

L'étude de la modélisation a été réalisée sur les plantations monospécifiques et équiennes de jeunes tecks d'âges connus situées sur le même site que celui des arbres de 10 et 11 ans (**section 2.1**). Les peuplements sont installés dans des conditions tropicales relativement constantes. Les arbres observés sont tous de provenance togolaise ; ils sont plantés après un an de pépinière. Lors de la plantation, les plants sont recepés et un axe dominant issu d'un bourgeon axillaire est choisi et donnera le tronc du futur arbre. Les arbres étudiés ici sont âgés de 1 à 7 ans au moment des mesures. Les arbres étudiés ne portaient pas de floraison.

## **2.3. Méthodes utilisées**

### **2.3.1. Méthode de l'analyse de l'architecture**

#### **2.3.1.1. Etude rétrospective de la croissance et description des entités morphologiques de l'axe principal**

La reconnaissance de marqueurs morphologiques permet de reconstituer à posteriori la croissance de l'arbre. Les marqueurs de croissance sont des indices morphologiques pouvant être observés sur la plante et qui permettent de retracer la production de chaque méristème (Nicolini *et al.*, 2012).

Sur des portions d'axes relativement jeunes, les cicatrices laissées par les organes foliaires et séparées par des entrenœuds courts permettent de repérer les arrêts de croissance (**Fig. 5**) et donc de délimiter les unités de croissance. Sur des portions de tiges plus âgées, les cicatrices laissées par les différents organes foliaires s'estompent et il est parfois difficile de localiser avec certitude tous les arrêts de croissance. Dans ce cas, le recours à la lecture de nombre de cernes en complément du diagnostic morphologique permet de vérifier l'existence de chaque arrêt de croissance et de localiser exactement les limites de chaque unité de croissance. L'identification des arrêts de croissance permet de dater l'année de mise en place des différentes unités de croissance ou pousses annuelles de l'arbre. Il faut partir des extrémités ayant poussé l'année en cours et remonter progressivement vers les parties les plus anciennes ; cette lecture peut potentiellement se faire jusqu'au collet de l'arbre, ce qui permet ainsi d'avoir une estimation de l'âge de l'individu. Contrairement à l'approche classique qui est utilisée dans la recherche forestière et qui permet de comparer les arbres de même âge, l'analyse rétrospective tient compte du stade de développement de tous les arbres (ontogénie) (Taugourdeau *et al.*, 2012).

#### **2.3.1.2. Méthode de mesure de l'architecture**

La méthode de mesure utilisée ici découle de l'expertise botanique associée à l'étude de l'architecture.

Le teck, comme de nombreuses espèces tropicales, présente une croissance rythmique avec une période de repos pendant la saison sèche. Cette période de repos est marquée par la mise en place des entrenœuds courts (**Fig.5**)

L'analyse rétrospective de la croissance a été effectuée sur les 80 arbres abattus. Les UC des principaux axes des arbres ont été identifiées grâce aux marqueurs morphologiques comme la taille des entrenœuds.



**Figure 5:** Les marqueurs morphologiques des arrêts de croissance délimitant les UC successives : les entrenœuds courts indiqués par les flèches

Une fois que les unités de croissance sont délimitées, leur longueur et leur diamètre à la base ont pu être mesurés. La prise des mesures s'est effectuée du sommet vers la base de l'arbre par facilité pour la datation des UC mais la saisie a été faite dans le sens de construction de l'arbre (i.e de la base au sommet (**Fig.6**)) et lorsqu'il y a une ambiguïté sur l'année de formation de l'UC, une coupe transversale est effectuée pour vérification. Cette préanalyse a permis de vérifier que les tecks sélectionnés ont mis en place une seule unité de croissance par an i.e les pousses annuelles (PA) des principaux axes sont monocycliques. Le choix de cette méthode pour cette étude a été déterminante, car elle a permis de comparer les arbres qui n'ont pas été plantés exactement la même année mais qui se trouvent au même stade développement.

La floraison terminale est visible par la cicatrice laissée par le rachis de l'inflorescence. Ce qui a permis de repérer les unités de croissance florifères. Les nombres d'unités de croissances mis en place avant la première floraison et la première fourche ont été enregistrés ainsi que le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) des arbres. La hauteur de la floraison ou la hauteur de la fourche correspondent à la longueur cumulée des unités de croissance successives sur le tronc jusqu'à la première floraison ou la première fourche (**Fig. 7a**).

### 2.3.1.3. Utilisation des données

Lors des mesures d'architecture, un certain nombre d'informations topologiques doivent être notées afin de renseigner la position exacte de l'UC dans la structure. La chaîne de traitement doit être capable de conserver ces informations.

#### 1. Saisie des données

Sur le terrain, les mesures sont soit notées sur un cahier puis reportées dans un tableur, ou alors directement notées sur un tableur. Ensuite des macros Visual Basic ont été développées afin de transformer ce format de saisie en format MTG (Multi-scale Tree Graph, Godin et Caraglio 1998). Le format MTG a été développé afin de faciliter la notation topologique de l'architecture et les mesures associées. L'intérêt du format MTG, c'est qu'il est adaptable à n'importe quelle plante. La **Figure 6** montre un extrait d'un fichier MTG. Le symbole « / » représente la décomposition d'une entité à un niveau, le symbole « < », représente une relation de succession, le symbole « + » représente une relation porteur-porté.

Notation topologique de l'architecture			Mesures associées en cm	
MTG:				
ENTITY-CODE			LongueurUC	DiamètreUC
/N3				
/A1				
^/U2002			160	24
^<U2003			81	13
	/E1<<E5			
		+B1		
		^/U2011	10	3
		^<E6		
^<U2004			122	11
	/E1<<E2			
		+B1		
		^/U2005	20	6
		^<U2006	174	9
		/E1<<E7		
		^+U2007	14	4
	^<E3<<E8			
^<U2005			160	10

**Figure 6:** Structure de données MTG : l'arbre est décrit de la base vers la cime

## *2. Extractions*

La topologie étant une information essentielle pour toute extraction de données, le logiciel Xplo (suite logicielle AMAPstudio (Griffon et de Coligny, 2014 ; <http://amapstudio.cirad.fr>)) dédié à l'exploration et l'extraction de données architecturées a été utilisé. Les données sont extraites sous forme de matrices de texte contenant le maximum d'informations possibles, y compris topologiques, et importées dans R pour l'exploration et l'analyse des données (R Development Core Team 2008).

La hauteur de la floraison et la hauteur de la fourche sont extraites ; elles correspondent respectivement à la longueur cumulée des unités de croissance successives sur le tronc jusqu'à la première floraison et à la longueur cumulée des unités de croissance successives sur le tronc jusqu'à la première fourche (**Fig. 7a**). La longueur totale cumulée de l'arbre correspond à la somme des longueurs des unités de croissance successives sur les principaux axes i.e le tronc et les relais successifs. Les différents paramètres qui ont été analysés pour l'architecture sont donc : la longueur cumulée des UC sur les principaux axes, le DBH du tronc, la hauteur et le nombre d'unités de croissance avant la première floraison, la hauteur et le nombre d'unités de croissance avant la première fourche.

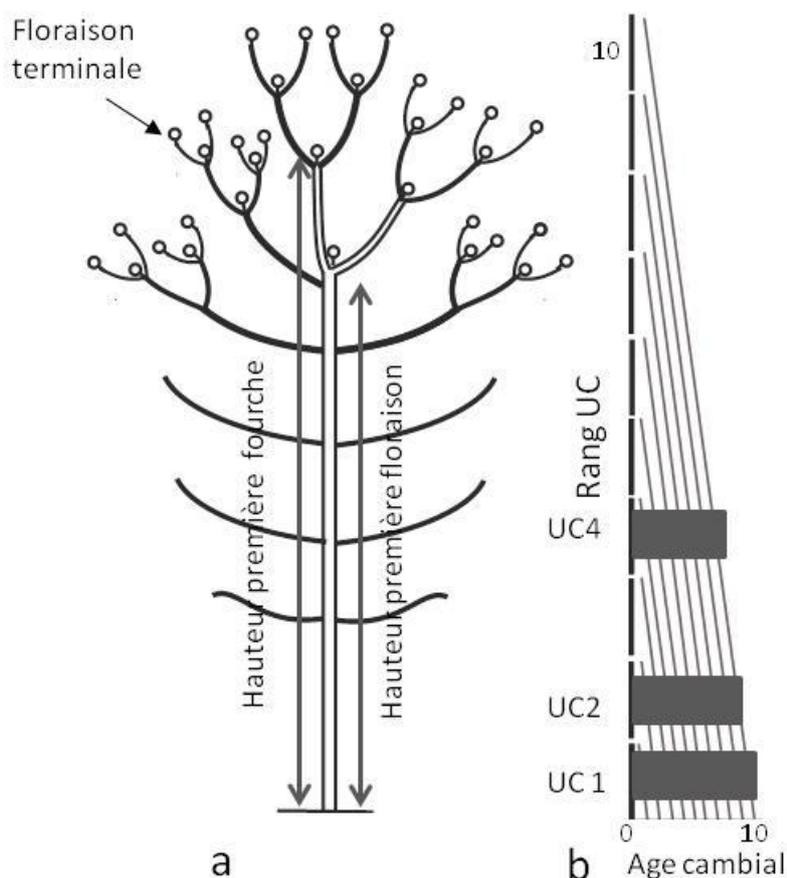
### **2.3.2. Méthode d'Analyse du bois**

La qualité et les propriétés technologiques du bois sont analysées par la méthode directe (méthode de référence) et par la méthode indirecte en spectrométrie proche infrarouge. L'avantage de la méthode de la spectroscopie proche infrarouge (SPIR) est qu'elle permet d'obtenir les propriétés pour chaque cerne (ce que la méthode directe ne permet pas de faire puisqu'on ne peut par exemple pas confectionner les éprouvettes de bois pour chaque cerne).

#### **2.3.2.1. Etude de la spectroscopie proche infrarouge (SPIR)**

##### *Principe de la méthode de SPIR*

La spectroscopie proche infrarouge (SPIR) est une méthode d'analyse fondée sur l'absorption sélective de la lumière proche infrarouge par les liaisons chimiques de la matière. Chaque liaison constitue un système de vibration dont la fréquence varie suivant la nature des atomes liés. L'absorption d'énergie provenant d'un rayonnement infrarouge est conditionnée par la valeur de cette fréquence de vibration, et donc par la nature de la liaison (C-C, C=C, C-H, O-H, N-H...). Cette absorption dépend directement de la quantité et du type de liaisons chimiques qui la forment. Chaque échantillon de matière possède un spectre d'absorbance qui lui est propre.



**Figure 7:** Méthode de mesures. **a** : représentation schématique de l'architecture du teck montrant la première floraison et la première fourche ; **b** : localisation des trois rondelles prélevées suivant le rang des unités de croissance à partir de la base du tronc.

Le spectre proche infrarouge contient ainsi une information qualitative (le terme imagé d'empreinte spectrale est souvent employé) et une information quantitative (l'intensité de l'absorbance est fonction de la quantité des différentes liaisons chimiques du matériau).

L'absorbance est la grandeur utilisée pour quantifier l'absorption d'énergie provenant d'un rayon infrarouge par un échantillon de matière. Elle se définit par:  $A = \log (I_0 / I_t)$  avec  $I_0$  : intensité du faisceau incident ;

$I_t$  : intensité après interaction avec l'échantillon.

Dans la région du proche infrarouge, les bandes d'absorption (harmoniques et de combinaisons) sont évasées et se chevauchent. Elles sont également perturbées par des facteurs inhérents à l'échantillon (granulométrie, température...). Dans ces conditions, il faut avoir recours à des méthodes statistiques spécifiques car il n'est pas possible d'établir des relations directes entre le spectre et la matière. La méthode est donc indirecte et impose une phase d'étalonnage.

Pour étalonner une propriété par SPIR, il est nécessaire de mesurer sur un même lot d'échantillons les spectres d'absorbance proche infrarouge ainsi que les valeurs de cette propriété par une analyse indépendante (appelée méthode de référence). La SPIR est alors associée à la Chimiométrie, « science de l'utilisation des méthodes mathématiques, statistiques et informatiques dans le but d'améliorer l'extraction des informations obtenues à partir de données analytiques » (GELADI 1995). Un modèle liant le spectre et la mesure de référence est obtenu. De nombreuses méthodes sont disponibles mais la Projection sur Variables Latentes ou encore méthode de régression PLS (Partial Least Squares régression qui veut dire la régression des moindres carrés partiels) est généralement employée. Si le modèle obtenu est performant, il peut être utilisé pour estimer la propriété de nouveaux échantillons uniquement à partir du spectre d'absorbance proche infrarouge.

Pour plus d'informations sur la technique de SPIR, le lecteur peut se référer aux ouvrages de référence pour plus d'informations (Bertrand et Dufour, 2000 ; Baillères et *al.*, 2002; Schimleck et *al.*, 2003 ; Jones et *al.*, 2005).

#### *Paramètres et critères de validation d'un étalonnage en SPIR*

Pour savoir si l'étalonnage d'une propriété en SPIR est fiable, il est important de vérifier sa validité. Une validation est alors procédée, elle peut être de deux types :

- la validation sur un lot d'échantillons indépendants

Le modèle d'étalonnage est obtenu à partir d'un lot d'échantillons nommé lot d'étalonnage. D'autres échantillons sont analysés par la méthode de référence. Ils forment le lot de validation. L'étalonnage est alors utilisé pour estimer la valeur de la propriété du lot de validation à partir des spectres d'absorbance proche infrarouge. Il est alors possible de comparer les valeurs estimées aux valeurs de référence.

- la validation croisée

Une partie des échantillons du lot d'étalonnage est utilisée pour obtenir l'équation d'étalonnage. Elle sert à estimer la propriété pour la partie restante. L'opération est répétée de façon à obtenir les estimations de tout le lot d'étalonnage. Cette méthode présente l'avantage de n'utiliser qu'un nombre d'échantillons réduit. Elle est souvent employée car le coût des analyses de laboratoire est élevé. C'est cette méthode qui est utilisée dans notre analyse des propriétés du bois.

L'étape de validation permet de vérifier la qualité de l'étalonnage. Différents critères existent pour cette analyse, et il a été choisi d'utiliser :

- Le coefficient de détermination  $R^2$  du modèle, sur le lot d'étalonnage ( $R^2c$ ), en validation croisée ( $R^2cv$ ) ou indépendante ( $R^2p$ ).

- L'écart-type des résidus sur le lot d'étalonnage (SEC), en validation croisée (SECV) ou en validation sur lot indépendant (SEP).

De nombreux paramètres interviennent sur la qualité d'un étalonnage :

- les paramètres d'acquisition spectrale : La résolution, la plage spectrale de l'acquisition ou le nombre de prise de mesure moyenné pour obtenir un spectre influent directement sur les résultats de l'étalonnage.
- les prétraitements spectraux : Les données spectrales brutes sont souvent entachées de défauts. Ils sont alors utilisés pour améliorer la qualité du signal, en réduisant la part de bruit. Classiquement, les dérivées première ou seconde sont utilisées, ainsi que des normalisations. Certains prétraitements un peu plus complexes utilisent des modélisations de l'information spectrale pour supprimer une part du bruit (comme la correction multiplicative de diffusion ou MSC).
- la sélection de longueurs d'onde : il est possible de choisir la plage spectrale employée pour établir l'étalonnage. Bien que la méthode PLS détermine les variables latentes en fonction des longueurs d'ondes les plus informatives (calcul de la covariance entre les valeurs de référence de la propriété étalonnée et le spectre proche infrarouge), il est parfois avantageux de supprimer les plages spectrales trop bruitées ou non informatives.
- la suppression des outliers : Un calcul de distance permet de vérifier l'appartenance d'un échantillon au lot d'étalonnage. Si l'éprouvette présente une variabilité « anormale », c'est-à-dire inhomogène au groupe, elle est considérée comme outlier et est supprimée du lot. Il est fréquent d'exclure quelques échantillons, ce qui a généralement pour conséquence d'améliorer la qualité de l'étalonnage. Il faut cependant être prudent car si on supprime une trop grande quantité d'outliers, la représentativité du lot d'étalonnage diminue.

### **2.3.2.2. Méthode de mesure des propriétés du bois**

Trois rondelles ont été prélevées sur le tronc de chacun des 80 arbres abattus (soit au total 240 rondelles). La première rondelle est prélevée au niveau de la première unité de croissance (UC1) du tronc, la deuxième au niveau de la deuxième unité de croissance (UC2), et la troisième rondelle est prise au niveau de la quatrième unité de croissance (UC4 ; **Fig. 7b**) afin de maximiser la variabilité en hauteur des facteurs étudiés.

La 5ème unité de croissance se trouve généralement sur une branche issue d'un bourgeon latéral (la réitération) et n'est pas échantillonnée.

Les 240 rondelles prélevées sont recoupées en barrettes de 3cm de largeur suivant le plus grand axe pour des raisons de logistique. Une des deux faces de chaque barrette est ensuite poncée puis

numérisée (300 dpi, 48 bits) pour la mesure des surfaces de cernes. La surface d'un cerne est assimilée à la surface d'une couronne et donc estimée suivant la formule :  $A=2\pi(R^2-r^2)$ . Le rayon extérieur (R) et le rayon intérieur (r) sont mesurés à l'aide du logiciel Image J (Abràmoff et Viergever, 2002). La spectroscopie proche infrarouge est utilisée pour estimer les propriétés du bois (infradensité et module d'élasticité) sur l'ensemble des 240 barrettes par une mesure tous les 5 mm de la moelle à l'écorce. Le choix d'utiliser cette méthode d'analyse est déterminant, puisque qu'elle est rapide et fiable. L'analyse des images numérisées des barrettes a permis de faire la correspondance entre position radiale et position des accroissements annuels. Les propriétés du bois associées à chaque cerne sont alors égales aux moyennes des valeurs interpolées linéairement au 1/10 de mm entre les limites de cerne. La calibration des modèles de régression de spectroscopie proche infrarouge est effectuée à partir de 44 barrettes (sélectionnées selon la distribution des classes de diamètre). Un total de 143 éprouvettes (15mmx15mmx45 mm selon les axes R, T, L) est découpé puis sont stabilisées à une température de 20°C et 65% d'humidité relative de l'air. Les mesures de spectroscopie proche infrarouge sont réalisées dans un premier temps. L'infradensité (volume saturé estimé par poussée d'Archimède) et le module d'élasticité longitudinal ont ensuite été déterminés. Les valeurs de module d'élasticité sont estimées par mesures ultrasonores en transmission (sondes de 1MHz en contact direct avec l'échantillon, les coefficients de Poisson sont négligés).

#### *Mesure de l'infradensité (ID)*

L'infradensité (Id) exprimée en (kg/m<sup>3</sup>), est définie par le rapport entre la masse anhydre et le volume saturé de l'échantillon. Ce paramètre représente pour chaque échantillon, le rapport de deux valeurs constantes contrairement à la densité, qui varie en fonction du taux d'humidité. Les mesures physiques d'infradensité ont été réalisées sur les 143 éprouvettes prélevées des 44 barrettes de référence. Les échantillons ont été saturés en eau grâce à une opération de 48h dans un autoclave permettant de faire une dépression afin de vider l'air contenu dans le bois puis une pression à 3 bars pour saturer le bois en eau. Sur des échantillons amenés à saturation, le volume saturé a été mesuré par application du principe d'Archimède, "Tout corps plongé dans un liquide reçoit de la part de ce liquide une poussée verticale, dirigée du bas vers le haut, égale au poids du volume du liquide déplacé (un litre d'eau pèse un kilogramme)" Ensuite, les échantillons sont séchés pendant 24 heures dans une étuve à une température de 103°C ± 2°C. Afin d'éviter toute reprise d'humidité, les échantillons ont été retirés de l'étuve et pesés un par un très rapidement. Les mesures du volume saturé et du poids anhydre ont été réalisées à l'aide d'une balance électronique d'une précision de 1/1000ème de gramme sur laquelle est posé un

récepteur contenant de l'eau. L'infradensité a été calculée sur un tableau (Excel) à partir des données enregistrées.

#### *Mesure du module d'élasticité longitudinal (MOE)*

Le MOE caractérise la proportionnalité entre la charge et la déformation. Il constitue un indicateur de la rigidité du bois. Les essais sont réalisés à l'humidité théorique de référence de 12% (une température de 20°C et 65% d'humidité relative de l'air). Les mesures de MOE ont été réalisées grâce au dispositif ultrasonore utilisant une fréquence d'émission de 1 MHz. Ce dispositif est composé d'un émetteur, d'un récepteur de technologie identique et d'un couplant (le gel). L'essai est réalisé en transmission avec une fréquence d'échantillonnage de 5 MHz et une durée d'acquisition de 205 microsecondes. L'analyse du signal permet de mesurer le temps de propagation de l'onde. La longueur de l'échantillon étant connue, on déduit le module d'élasticité (E) par la formule suivante :

$E = \rho (d / \tau)^2$ , où d est la longueur de l'échantillon,  $\tau$  le temps de propagation de l'onde et  $\rho$  est la masse volumique de l'échantillon dont la détermination nécessite la prise en compte de la masse et des 3 dimensions de l'éprouvette (Longueur, largeur et épaisseur). Les mesures de la largeur de chaque éprouvette à 0,01 mm près (utilisation du pied à coulisse électronique) et de la hauteur à 0,01 mm près se font en trois points de la longueur de chaque éprouvette. Puis, la largeur et l'épaisseur moyennes sont calculées pour la série d'éprouvettes.

#### **2.3.3. Méthode d'Analyse statistique des données**

##### *Analyse des effets « provenance » et « éclaircie »*

Pour étudier l'effet de provenance et l'effet de régime d'éclaircie, les analyses (ANOVA) ont été réalisées à deux échelles : 1- à l'échelle de l'arbre (N=80), les effets sont étudiés sur 6 paramètres (hauteur avant la première floraison, nombre d'unités de croissance avant la première floraison, hauteur avant la première fourche, nombre d'unités de croissance avant la première fourche, la longueur totale cumulée des UC sur les principaux axes i.e le tronc et les relais successifs et le DBH) en prenant en compte les 10 premières années de croissance ; 2- à l'échelle des unités de croissance (UC1, UC2 et UC4), les effets sont étudiés sur 3 paramètres (surface, infradensité, module d'élasticité des cernes). Pour comparer les deux provenances, les dix, neuf et sept cernes respectivement des rondelles de l'UC1, UC2 et UC4 ont été pris en compte. Les effectifs pris en compte dans l'analyse varient selon l'UC considérée (20 arbres x 2 parcelles x 10 cernes = 400 pour UC1, 20 arbres x 2 parcelles x 9 cernes = 360 pour UC2, 20 arbres x 2 parcelles x 7 cernes = 280 pour UC4). L'analyse de l'effet d'éclaircie sur la croissance

radiale et les propriétés du bois est basée sur les 3 derniers cernes de chaque rondelle prélevée i.e les cernes mis en place après le traitement. A l'échelle des unités de croissance, l'information d'appartenance à un arbre disparaît. Ces unités sont alors considérées comme appartenant à la population « parcelle ». Le test ANOVA prend en compte la variabilité inter et intra-arbre dans ce cas (seule la variabilité inter-arbre serait prise en compte si la moyenne par arbre avait été préalablement calculée).

#### *Analyse de la relation entre l'expression de la floraison et les propriétés du bois*

La régression logistique a été utilisée à l'échelle de l'UC afin d'étudier les liaisons entre l'expression de la floraison et les paramètres mesurés (surface, infradensité, module d'élasticité de cerne et provenance). Ce modèle permet de prédire les valeurs prises par une variable binaire (UC fleurie ou non fleurie) en se basant sur une variable explicative. Les variables sont testées l'une après l'autre dans ce cas, les effets additifs ou les effets d'interaction ne sont pas pris en compte.

### **2.3.4. Modélisation via le modèle GreenLab**

Dans la diversité des approches de modélisation de la croissance des plantes décrite dans **le chapitre I**, le choix s'est orienté vers le modèle Greenlab qui permet d'accéder à une meilleure compréhension de la croissance du teck pour son amélioration. Cette étude de modélisation complète l'analyse par méthodes d'observation in situ des liens entre l'expression de l'architecture et la qualité du bois. Cette méthode permet de déterminer pour le teck, les paramètres qui ne peuvent pas être directement mesurés sur la plante (i.e la force de puits des organes) mais qui permettent de définir le mieux le volume des organes. Cette section s'intéresse en premier lieu à la présentation générale du modèle GreenLab en reprenant des éléments de littérature (de Reffye et Hu, 2003, de Reffye et *al.*, 2003) et de note de cours de Philippe de Reffye, et présente en deuxième lieu des méthodes de mesure et d'analyse effectuées dans le cadre du modèle.

#### **2.3.4.1. Présentation du modèle Greenlab**

##### **2.3.4.1.1. Hypothèses principales du modèle**

Le modèle est basé d'une part sur deux composantes principales : le modèle de développement qui consiste en la description architecturale de la plante et le modèle de croissance qui concerne la production de biomasse par les feuilles et sa répartition dans les différents organes selon leur

force de puits. Ces 2 composantes sont intimement liées dans les équations du modèle (voir équation de la croissance dans la **section 2.3.4.1.3**).

D'autre part le modèle repose sur un certain nombre d'hypothèses dont les plus importantes sont énumérées ci-dessous :

Tout d'abord, dans le modèle GreenLab, l'échelle du modèle se situe entre celle de la plante entière et celle de l'organe : l'unité de base de la construction de l'architecture est le phytomère, c'est -à-dire l'entité botanique constituée d'un entre-nœud, du nœud situé à son extrémité, ainsi que les feuilles et les bourgeons portés par ce nœud (White, 1979). Les processus détaillés de la photosynthèse au sein des feuilles ne sont pas considérés mais un bilan global de la production de biomasse sèche est effectué et cette production est répartie aux organes actifs et en compétition dans la plante. GreenLab est basé sur son modèle sources-puits d'allocation du carbone ; la biomasse sèche produite est allouée à un « pool commun » de biomasse et est, ensuite, répartie à l'ensemble des organes sans considération de leur position dans la plante. Ceci élimine les parcours itératifs de la biomasse sèche produite par les feuilles dans l'architecture de la plante pour nourrir les organes (Heuvelink, 1995). Le seul moteur de la répartition de la biomasse est la demande individuelle en biomasse de chaque organe. La relation entre la biomasse sèche et le volume frais des organes est déterminée par un coefficient appelé infradensité généralement choisi constant dans Greenlab, hypothèse généralement rejetée en ce qui concerne les axes ligneux des arbres (voir par exemple **Tondjo et al.2014** en ce qui concerne le teck). La structure est très simplifiée. La position spatiale des organes n'intervient pas dans le modèle GreenLab. Il n'y a pas de calcul détaillé d'interception lumineuse (remplacé par une application de la loi de Beer-Lambert dans les versions récentes), ni de modélisation précise des racines. Seul le nombre des organes intervient dans le modèle, la topologie étant implicitement sous-tendue. Le modèle est temporellement discret, le pas de temps est le cycle de développement noté CD (de Reffye et Hu, 2003) qui correspond la durée entre l'apparition de 2 phytomères successifs, pour le caféier ou entre deux pousses annuelles successives, pour le teck. Ces hypothèses simplificatrices permettent de réduire drastiquement la complexité algorithmique du modèle, au point qu'une équation explicite donnant la production de biomasse à un cycle donné en fonction de la production aux cycles précédents peut être écrite.

### 2.3.4.1.2. Synthèse des Paramètres du modèle

Les paramètres du modèle GreenLab peuvent être séparés en deux catégories. La première correspond aux paramètres observables qui sont calculés directement grâce aux observations (**annexe 1**). Ils regroupent :

1-les paramètres décrivant la topologie de la plante en particulier :  $n_a = 2$ , le nombre d'axillaires par nœud pour le teck ;

2-les paramètres de l'automate de développement :

-le nombre de feuilles produites au cycle  $t$  :  $N_f(t)$  ;

-le nombre d'entre-nœuds produits au cycle  $t$  :  $N_e(t)$  ;

-le nombre d'éléments de cernes  $N_c(t)$  au cycle  $t$  ; chaque élément de cerne est associé à une feuille. Dans GreenLab, les éléments de cernes sont des organes au même titre que les feuilles ou les entrenœuds, mais dont la durée d'expansion est fixée à un seul cycle de développement (i.e. leur puits ne dure qu'un seul cycle de développement). A chaque nouveau cycle de développement, une feuille active produit un nouvel élément de cerne qui apporte sa part individuelle à la croissance radiale des axes d'où son nom.

-les probabilités de développement des méristèmes et de ramification ;

3- les paramètres des allométries :

- le poids spécifique de la feuille, masse sèche/surface :  $e$  ;

-l'infradensité, considéré pour le moment comme constante dans le modèle GreenLab ;

-l'allométrie des rapports longueur - volume des entrenœuds;

- l'allométrie entre puits ;

4-Les paramètres de durée de développement des organes :

- le temps de fonctionnement des feuilles :  $t_a$  ;

-le temps d'expansion des organes :  $t_x$  ;

5-Le coefficient d'extinction de la lumière  $k$ , intervenant dans la loi de Beer ;

La seconde catégorie de paramètres correspond aux paramètres cachés du modèle qui ne peuvent pas être mesurés expérimentalement et qui seront estimés par inversion du modèle. Ils regroupent :

1-les paramètres sources :

-la biomasse initiale qui correspond au poids de la graine :  $Q_0$

-la hauteur d'eau transpirée par la plante par jour sous l'effet de climat :  $E$

- la Résistance à la transpiration :  $R$

- la surface de production :  $S_p$

2-les paramètres force de puits des organes  $P_0$  :

- la force de puits de la feuille :  $P_f$  ;

- la force de puits de l'entre-nœud  $P_e$  ;

-la force de puits du cerne  $P_c$  ;

3-les paramètres :  $B_{01}$  et  $B_{02}$  des fonctions « beta » de variations de la force de puits :

-le premier coefficient de fonction « beta » des organes :  $B_{01}$  ;

-le deuxième coefficient de fonction « beta » :  $B_{02}$  ;

4- le paramètre  $\lambda$  de la loi de Pressler (Pressler, 1865) pour la croissance secondaire.

### 2.3.4.1.3. Equations de la dynamique de croissance du modèle et de la demande totale de la plante

Le calcul de la production de biomasse se fait d'une façon récurrente. La reconstruction de la plante à l'aide d'une structure topologique n'est pas nécessaire. La production  $Q(t)$  de la plante au cycle  $t$  dépend des productions des cycles précédents dont le résultat du fonctionnement est inscrit dans l'architecture. Elle fait le paramètre  $E$ , la résistance à la transpiration  $R$ , la surface de la production ( $S_p$ ) correspondante à un LAI (Leaf Area Index, en Anglais) individuel de la plante, le nombre de feuilles fonctionnelles présentes à l'âge chronologique  $t$ . Ce nombre dépend du modèle architectural et peut-être estimé par l'automate botanique du modèle, la demande en assimilats des organes « o » à l'instant  $i$  et la demande de tous les organes sur la période d'intégration.

$$Q(t) = \frac{E.S_p}{R} \left( 1 - \exp \left( - \frac{k}{e.S_p} \sum_{i=t-t_a+1}^t \sum_{p=1}^{m_{xp}} N_i^p(i) \sum_{r=i}^t \frac{p_i^p(t-i+1)Q(t-1)}{D(t)} \right) \right)$$

Le détail des calculs de la croissance est présenté (**annexe 2**).

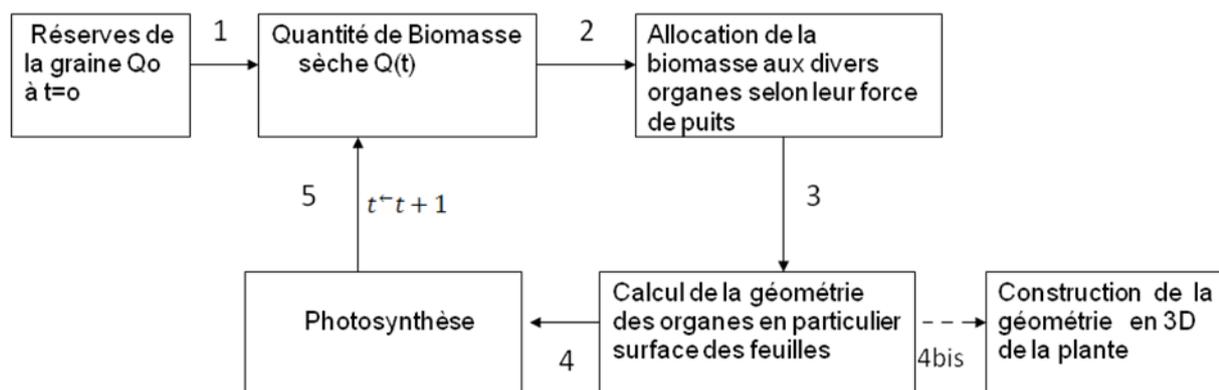
Pour un cycle  $t$  donné, la demande  $D(t)$  de la plante correspond à la somme des puits en croissance. Il s'agit donc de multiplier les nombres d'organes dans les cohortes définies selon leur type, leur âge physiologique et chronologique, par la valeur de leurs forces de puits et de les sommer. Une cohorte d'organes est l'ensemble d'organes de même type et de même âge physiologique apparaissant au même moment. Le nombre par type d'organes est donné lors de la

factorisation de la plante en sous-structure (Yan et *al.*, 2002). Par exemple, si on a un million d'organes à calculer, ce sont des temps de calcul énormes ; on factorise donc en sous-structure pour ne pas compter deux fois une même structure qui est fabriquée et qui va se retrouver par exemple 5000 fois dans un arbre. Les organes de type  $o$ , d'âge physiologique  $p$  et âgés de  $i$  cycles ont un puits  ${}^m P_o^p(t)$ . Ils sont apparus au cycle  $m = t - i + 1$  et sont en nombre  ${}^m N_i^p(t)$  pour les feuilles et en nombre  ${}^m N_e^p(t)$  pour les entrenœuds. La demande s'écrit :

$$D(t) = \sum_{o,p} \left( \sum_{i=1}^t {}^m N_o^p(i) \cdot {}^m P_o^p(i) \right).$$

Cette expression est la conséquence directe de la notion de pool commun et s'obtient par une convolution rapide à calculer car elle ne dépend que de l'âge de la plante et pas du nombre d'organes. Le principe général du fonctionnement du modèle est présenté sur la **figure 8**. La biomasse disponible pour un cycle de croissance est notée  $Q(t)$  ; Les réserves de la graine  $Q_0$  permet de faire pousser les organes du premier cycle de développement. La matière disponible est utilisée par les organes pour leur expansion selon des règles d'allométries particulières au type d'organe. Le rapport poids sec/surface est supposé constant pour les feuilles ; les étapes suivantes sont notées:

- 1- Les réserves de la graine permettent de fabriquer une certaine quantité de biomasse sèche  $Q(t)$  au cycle  $t$ ;
  - 2- La répartition de la biomasse fabriquée dans différentes parties de la plante est faite en fonction de la compétitivité des organes ; cette répartition dépend de la force de puits ( $P$ ) et de la modalité d'expansion des organes
  - 3- La géométrie des organes est obtenue à partir du volume frais en utilisant des règles allométriques (par ex. la surface spécifique des feuilles ou le rapport de la longueur/section pour les entrenœuds), le volume frais est déterminé à partir de la biomasse sèche  $q$  et de l'infradensité  $d$  grâce à la relation  $v = q/d$  ;
  - 4- Le poids spécifique des feuilles est supposé constant et la surface foliaire totale est supposée impliquée dans la photosynthèse ;
  - 4bis- L'étape 4bis est une étape optionnelle pour visualiser par exemple les résultats de la simulation ;
  - 5- La biomasse sèche calculée au cycle  $t$  est réinjectée dans le modèle pour le cycle  $t+1$ .
- Le processus est lancé et la plante peut ainsi croître d'un cycle au suivant par récurrence.



**Figure 8:** Principe de fonctionnement du modèle GreenLab

#### 2.3.4.1.4. Relations entre les dimensions des organes et la quantité de matière végétale disponible au cycle $t$

Si la quantité de matière sèche fabriquée au cycle  $Q(t-1)$  est connue, il est possible de calculer les dimensions des organes élaborées au cycle  $t$  à partir des réserves du cycle précédent. Chaque organe fournit ou reçoit de la matière selon sa force de puits et du rapport de l'offre sur la demande qui est une variable globale dépendant du temps; les organes de la plante peuvent être sources ou puits.

##### 2.3.4.1.4.1. Organes sources

Ils produisent de la biomasse par photosynthèse en interceptant la lumière à leur surface. Ces organes sont également des puits car ils sont constitués de matière végétale. La feuille est le principal organe source. D'autres organes peuvent participer aussi à la photosynthèse, comme les tiges, les gaines des feuilles des graminées ou les gousses des légumineuses et les siliques des crucifères. A l'origine de la croissance, la graine est l'organe source initial.

##### 2.3.4.1.4.2. Organes puits

Tous les organes sont des puits car ils utilisent la biomasse pour leur construction. La force du puits d'un organe varie selon son type et son âge chronologique. En général, le puits croît depuis l'émission de l'organe jusqu'à un maximum, pour ensuite décroître et enfin s'annuler quand l'organe a atteint sa maturité. D'autres puits sont particuliers : les cerneaux ligneux des axes végétatifs résultants de la croissance secondaire pour les arbres et les racines. Dans le modèle GreenLab, ces dernières sont englobées dans un compartiment racinaire faute de pouvoir les

détailler suffisamment. Un autre puits important et caché est le compartiment des réserves non structurales constituées essentiellement de grains d'amidon stockés dans les cellules.

La forme d'un organe est dépendante de la quantité de matière sèche qu'il a reçue pour son expansion, de l'infradensité qui permet le passage entre la biomasse sèche et le volume frais, et de coefficients de formes appelés coefficients d'allométries. Pour la feuille, elle est considérée comme un volume aplati dont le rapport poids sec/surface (épaisseur) est généralement constant pour une espèce. La surface d'une feuille est donc déduite si son poids sec et ce rapport poids sec/surface sont connus. L'entrenœud, à sa formation (sans cerne), est considéré comme un cylindre défini par la surface de sa section  $S$  et sa longueur  $h$ . Son volume  $V$  dépend de la quantité de biomasse sèche  $q$  et de son infradensité  $d$  :  $V=q/d$ .

Dans le modèle GreenLab, l'allométrie de l'entrenœud est donnée par  $h/S=b \cdot V^\beta$  où  $b$  caractérise l'allongement du cylindre et  $\beta$  l'allométrie entre  $S$  et  $h$ .

Les dimensions du cylindre sont alors liées au volume et aux allométries par les formules :

$$h = \sqrt{b} \cdot (V)^{\frac{1+\beta}{2}}, S = \sqrt{\frac{1}{b}} \cdot (V)^{\frac{1-\beta}{2}}$$

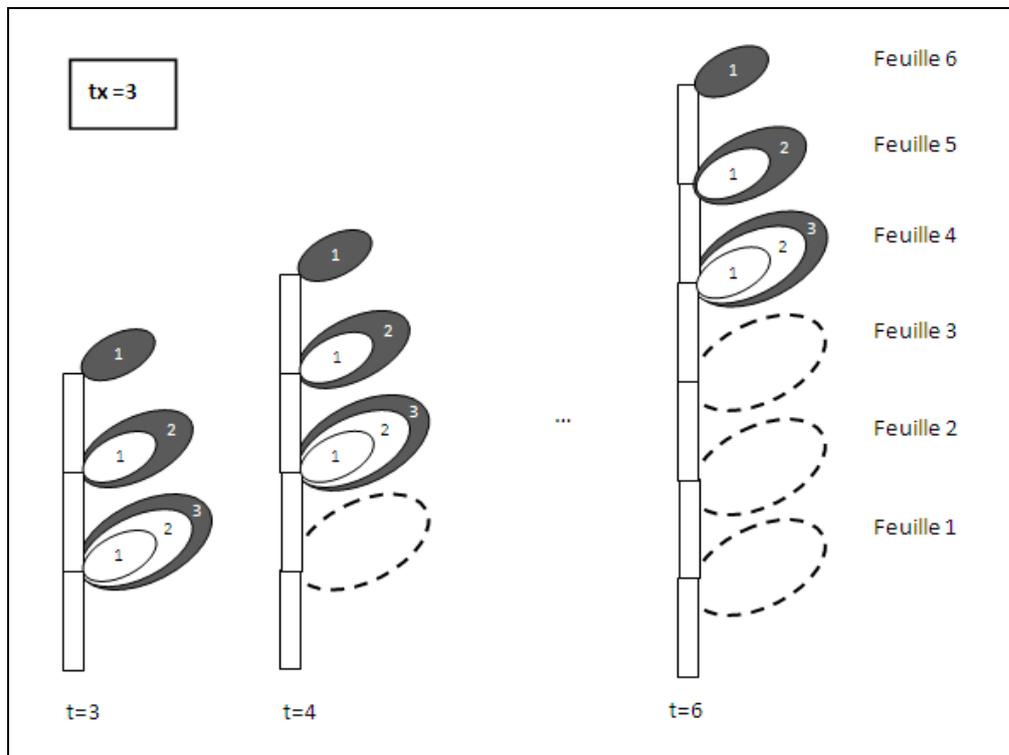
Si  $\beta=1$ , la section est constante et la longueur est proportionnelle au volume. Si  $\beta = -1$ , c'est au contraire la longueur qui est constante. Enfin si  $\beta =2/3$  le rapport longueur sur diamètre est constant. Enfin pour simplifier, un fruit peut être assimilé à un ellipsoïde, les demi-axes étant les coefficients de formes.

### 2.3.4.1.4.3. Schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante

Les organes sont créés par les méristèmes et subissent ensuite plusieurs phases d'expansion qui correspondent à l'évolution de leur force de puits  $P_o^P(i)$  leur permettant de capter la biomasse dans le pool commun. La durée de cette expansion est notée  $t_x$  et se mesure en cycles de croissance (ou de développement). En général, en début d'expansion la force de puits de l'organe est faible, elle passe par un maximum  $P_o$  puis disparaît à la maturité ( $P_o(x) = 0$  pour  $x>t_x$ ). L'organe cesse d'être en compétition avec les autres pour la biomasse disponible et disparaît de la demande de la plante. La figure ci-dessous (**Figure 9**) montre le fonctionnement de ces organes ; le temps de leur expansion  $t_x$  est fixé à 3

A chaque cycle un nouvel organe est créé. L'expansion de chaque organe va durer plusieurs cycles (ici  $t_x = 3$  cycles d'expansion), au bout desquels, arrivé à maturité, il disparaît de la

demande car son puits s'est annulé. Selon les modèles architecturaux, les cohortes d'organes de mêmes nature mises en place peuvent être plus ou moins fournies.



**Figure 9:** croissance des organes sur une tige, mis en place par le processus de développement lié à l'activité du méristème terminal.

#### 2.3.4.1.4.4. Forme des fonctions puits

Les organes peuvent grossir sur plusieurs cycles d'expansion. Soit  $t_x$  ce nombre de cycles ; la force de puits d'un organe « o », d'âge physiologique  $p$  et d'âge chronologique  $i$  à l'instant  $t$  est défini par :  ${}_i P_o^p(t) = P_o^p F_o^p(i)$  avec  ${}_i P_o^p(t) = 0$  si  $i \leq 0$  (l'organe n'est pas encore apparu) ou si  $i \geq t_x$  (l'organe a terminé son expansion) ;  $P_o^p$  est la force de puits maximum affecté à l'organe pendant sa période d'expansion ;  $F_o^p(i)$  est la fonction associée à la variation du puits ou à l'expansion des organes avec  $F_o^p(i) \in [0, 1]$ . Elle dépend de l'âge chronologique de l'organe et du type d'organe. Elle est commune à tous les âges physiologiques de l'organe considéré. Comme la force de puits ne peut pas être négatif et que  $F_o^p(i) \in [0, 1]$ ,  $P_o^p \geq 0 \forall i \geq 0$ . En général, les valeurs des forces de puits sont dites cachées, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas être directement

mesurés, et il faut les estimer par méthode inverse à partir des mesures effectuées sur l'architecture de la plante. Pour ce faire, une fonction de variation répondant aux contraintes mentionnées ci-dessus et dont la forme, contrôlée par les paramètres à estimer, est considérée. C'est une fonction suffisamment souple pour s'adapter aux évolutions numériques des valeurs des puits au cours de la maturation des organes. Une fonction de type loi Beta, très commode par sa plasticité et donnant de bons résultats sur les plantes cultivées est empiriquement choisie.

La fonction de variation  $F_o^P(i)$  est donnée par :  $F_o^P(i) = f(i)/f_m$  avec  $f_m = \max_{i \in [0, tx]} f(i)$

Où  $f(i) = \frac{\gamma(a+b)(itx)^a(1-itx)^{b-1}}{\gamma(a)\gamma(b)}$  :  $f(i)$  de bêta est étendue sur le support  $[0, tx]$  et  $f(i)=0$  pour

$i \leq 0$  et  $i \geq tx$ . Le choix des paramètres  $a$  et  $b$  doit assurer que  $f$  est bornée sur  $[0,1]$ .

### **2.3.4.1.5. Méthode inverse des relations sources puits pour la calibration**

#### **2.3.4.1.5.1. Méthodologie**

La détermination des paramètres cachés se fait par l'inversion du modèle. Pour cela, il est nécessaire :

- 1- de simuler la « structure potentielle » de la plante étudiée. Cette structure résulte des règles botaniques de développement propre à l'espèce ;
- 2- d'avoir les données mesurées de biomasse et de dimensions des organes, organisées sous la forme de « séries organiques ». Ces 2 éléments constituent les cibles pour le développement et la croissance respectivement. La calibration du modèle revient à trouver par inversion, les paramètres cachés du modèle qui minimisent l'écart entre les résultats de simulations et les cibles ci-dessus. Pour inverser le modèle, la méthode des moindres carrés notée GLSQR (**voir annexe 3**) a été choisie.

#### **2.3.4.1.5.2. Définition de structure potentielle**

L'architecture observée d'un arbre est le résultat de processus aléatoires introduisant de la variabilité à l'échelle d'une population. Ces processus aléatoires sont modélisés à l'aide d'un automate botanique stochastique. La simulation numérique d'un arbre met en place des cohortes de phytomères créés par des méristèmes synchronisés dans leur fonctionnement et selon les règles de cet automate botanique. A chaque pas de temps, un nouveau phytomère peut ou non être émis à l'apex de l'axe. Le mode de représentation chronologique rend visible le

fonctionnement par la matérialisation des pauses et des fonctionnements dans la structure produite. Par exemple, une pause correspond à un phytomère « virtuel » qui ne peut pas ramifier, mais qui peut donner par filiation un phytomère « réel ». De même, un bourgeon axillaire prive la structure d'un axe s'il avorte. La structure simulée n'explore donc qu'une partie de la structure potentiellement réalisable, c'est-à-dire la structure qui serait générée si tous les méristèmes avaient fonctionné normalement. La structure « potentielle » correspond à la structure qui matérialise toutes les réalisations possibles des axes engendrés par les méristèmes. Les éléments de cette structure théorique sont dénombrables. Une structure simulée à un moment donné est donc simplement une partie de la structure potentielle. Toutes les structures simulées possibles, qui peuvent être en très grand nombre, trouvent leur place dans la structure potentielle. La structure potentielle est construite par l'automate botanique qui donne à chaque phytomère potentiel sa probabilité d'occurrence qui dépend des lois de ramification fournies par les règles de développement de l'espèce étudiée.

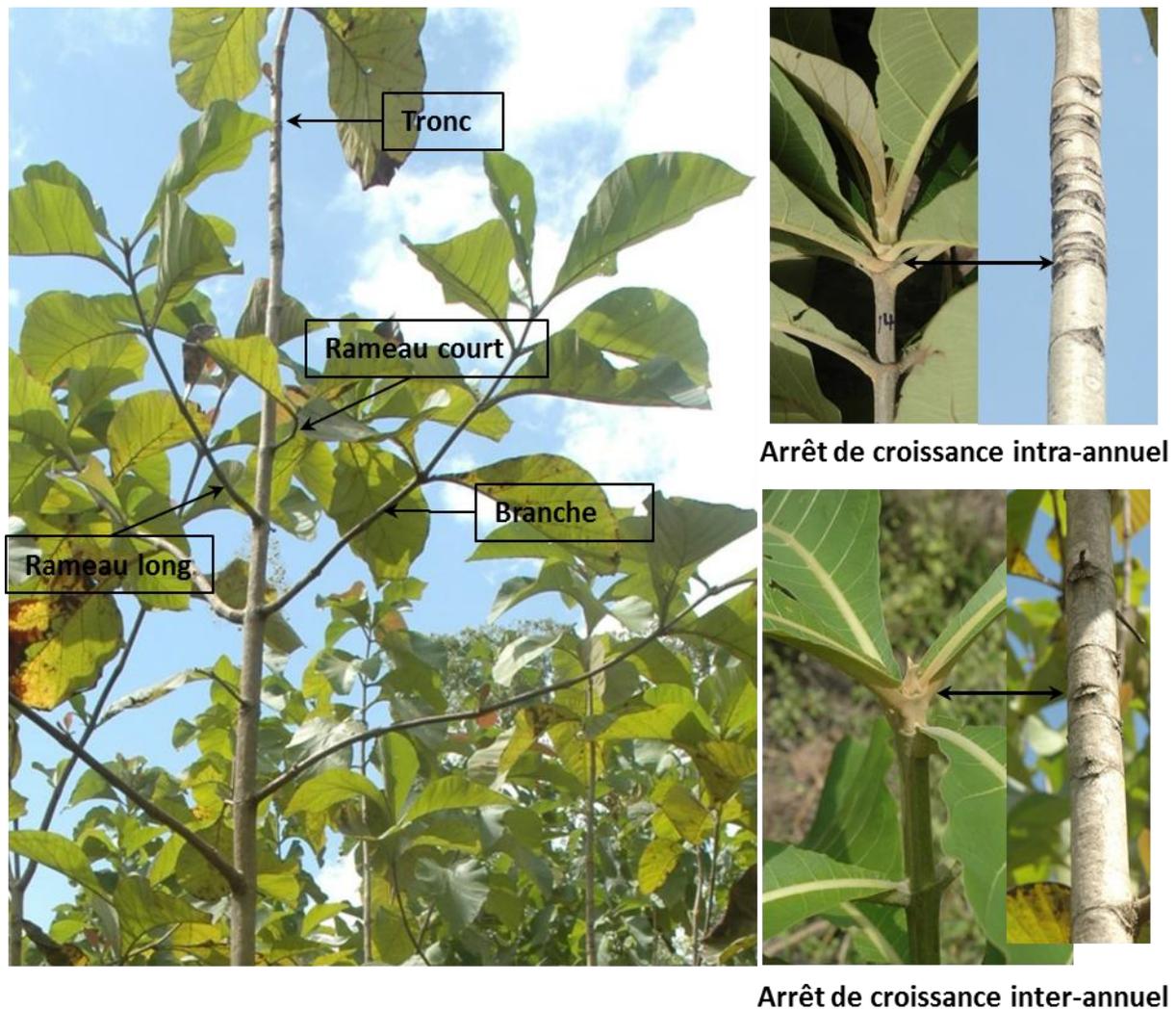
#### **2.3.4.1.5.3. Définition de séries organiques**

Une série organique (Buis 1983) est décrite par des mesures de biomasse sèche ou de dimension effectuées pour chaque type d'organes (feuille, entrenœuds, fruit). Ces mesures sont ordonnées selon le rang des organes à partir du sommet ou de la base de l'axe. Sur les plantes à croissance rythmique les séries ordonnées à partir de la base des UC ont un développement synchrone. La série organique peut être simple ou composée. Elle est simple si elle provient de la mesure d'un seul organe, et composée si elle est déterminée à partir des données moyennes mesurées sur plusieurs organes. L'ensemble des séries organiques constitue une cible à laquelle il faut faire correspondre une sortie homologue du modèle. Dans un premier temps la simulation du développement permet de connaître la demande de la plante à tous les âges chronologiques. Dans un deuxième temps, les paramètres sources et puits sont optimisés de façon à ce que l'offre (la biomasse) ajuste au mieux les séries organiques calculées et mesurées. Les séries organiques peuvent être incomplètes, car elles ont l'avantage d'être répétées de multiples fois dans la structure végétale et contiennent donc toute l'information nécessaire pour estimer les paramètres.

## **2.3.4.2. Méthode de mesure et d'analyse de développement et de la croissance de l'architecture dans le cadre du modèle GreenLab**

### **2.3.4.2.1. Marqueurs morphologiques du développement du teck**

Durant les premières années, l'arbre montre un tronc orthotrope, monopodial, à croissance et ramification rythmiques. La phyllotaxie est opposée décussée. La ramification est différée d'un an et s'exprime à partir de la troisième année de croissance. La floraison terminale qui intervient sur tous les axes met fin à cette phase de croissance et engendre un développement sympodial des axes. Au cours des premières floraisons, un axe relai se met en place dans le prolongement du tronc. A un moment donné, deux axes relais persistent et la première fourche se forme, stade clé de l'ouverture de la cime. Au cours des premières années, la structure de l'arbre se complexifie pour aboutir à l'unité architecturale, structure élémentaire, composée de 4 catégories d'axes : tronc, branches (axes verticales concurrençant le tronc), rameaux longs et rameaux courts (**Figure 10**) décrits dans les travaux de Leroy (2005). Dans la partie médiane des unités de croissance, le tronc porte des branches, des rameaux longs et des rameaux courts. Les branches portent des rameaux longs et des rameaux courts. Les rameaux longs portent des rameaux courts. Chaque catégorie d'axes a des propriétés morphologiques spécifiques traduisant l'âge physiologique de son méristème édificateur. Dans la suite, on parlera soit de catégories d'axes soit d'âge physiologique. Les axes sont constitués d'une succession de pousses annuelles identifiables grâce à une alternance d'entre-nœuds courts et longs. La taille des organes croît du bas vers le haut de l'UC. Ce phénomène laisse présager qu'il existe au cours d'un cycle de croissance, une phase de préformation et de néoformation (Critchfield 1960 ; Assaf, 1965). La portion de tige préformée correspond aux organes présents dans un bourgeon avant son ouverture. La partie de tige néoformée correspond à des organes non présents sous forme embryonnaire dans un bourgeon (Barthélémy et Caraglio 2007). La ramification est présente uniquement sur la première unité de croissance de la pousse annuelle. Chaque nœud porte potentiellement deux rameaux axillaires, qui donnent naissance à des rameaux d'âge physiologique similaire ou différent. Les rameaux sont positionnés dans la partie médiane de l'UC.



**Figure 10:** Analyse rétrospective de la croissance chez le teck : morphologie des 4 catégories d'axes (à gauche), limite indiquée deux à trois entrenœuds courts entre les première et deuxième unités de croissance (en haut à droite), limite indiquée par un entrenœud court entre deux pousses annuelles (en bas, à droite).

#### 2.3.4.2.2. Données de développement

L'échantillon d'arbres comprend au total 111 individus : 70 arbres de 1an, 10arbres de 2ans, 12arbres de 3ans, 7arbres de 4ans, 6 arbres de 5ans et 6 arbres de 7ans. Les arbres de 4ans, 5ans et 7ans ont été abattus à cause des difficultés d'accès à toutes les parties du végétal en place. Les campagnes de mesures se sont déroulées sur 2 années et ont eu lieu à la fin de la petite saison des pluies: en octobre 2012 pour les arbres de 1an, 4ans et 7ans et en octobre de 2013 pour les arbres de 2ans, 3ans et 5ans. Il est noté dans cette sélection, des pousses monocycliques et bicycliques (UC se forme lors de la grande saison humide et une deuxième UC peut se former la même année lors de la petite saison humide).

Pour chaque catégorie d'axes, des comptages des entrenœuds ou phytomères par unité de croissance sont effectués. Le comptage des entrenœuds se fait à partir des cicatrices laissées par les feuilles après leur chute: pour les UC1 et UC2, le nombre d'entrenœuds à partir du premier entrenœud court à la base de l'UC jusqu'au dernier entrenœud long au sommet de l'UC a été enregistré

Pour l'analyse de la ramification, la présence ou non des productions axillaires (bourgeon mort, branche, rameau long, rameau court...) est enregistrée en fonction du rang du nœud de la base au sommet de l'UC. Les données sont saisies au format Multi Tree Graph (MTG) qui considère les relations topologiques et temporelles entre entités botaniques (**Fig. 6**).

#### **2.3.4.2.3. Données de croissance**

Les mesures du modèle de croissance sont des mesures destructives. Le nombre d'individus observables pour la croissance est forcément restreint par rapport à celui du développement où il n'y a que des comptages à effectuer. Les mesures de biomasse sèches n'ont porté que sur des arbres de 1, 2 et 5 ans, avec respectivement 6 répétitions d'individus par âge.

##### *Les arbres âgés de 1 an : axes mesurés phytomère par phytomère*

Pour les arbres de 1an, les phytomères sont numérotés selon leur rang à partir de la base de l'UC ; on mesure pour chaque entrenœud, le poids sec, le diamètre et la longueur et pour chaque feuille, la longueur, la largeur, la surface et le poids sec.

##### *Les arbres âgés de 2ans et 5 ans : axes mesurés UC par UC*

A l'âge des arbres supérieur ou égal à 2 ans, l'analyse est faite à l'échelle de l'UC. Les tecks de 2 ans ne sont pas ramifiés. La ramification a été notée à partir de la deuxième année sur les tecks de 5ans. La description des axes des arbres de 2ans et 5ans se fait UC par UC. Pour chaque unité de croissance des différentes catégories d'axes (tronc, branches, RL et RC), sont mesurés : sa longueur; son diamètre à la base; son poids sec total (les UC sont séchées à l'étuve à 103°C pendant 48h). Une étude méthodologique basée sur les allométries des feuilles a été réalisée sur un échantillon d'une centaine de feuilles et a permis d'estimer la surface et la masse de la feuille à partir du produit de la longueur par la largeur de la feuille (**Tondjo et al., 2015**). Cette méthode pourrait être appliquée à d'autres espèces.

#### 2.3.4.2.4. Construction des fichiers cibles

Pour construire les fichiers cibles, Les séries organiques de même nature (catégorie d'axes, âge ontogénique ...), ou même d'individus différents ont été mélangées. Il y a deux types d'organes les feuilles et les entrenœuds ; le pétiole et le limbe sont fusionnés dans l'organe feuille. Ce qui donne normalement deux types de séries organiques par âge physiologique du méristème et par rang d'UC dans la pousse annuelle. Cependant, il faut rappeler que les feuilles ne sont présentes que sur la dernière pousse annuelle, car elles tombent chaque fin d'année. Les mesures de poids d'organes sont ordonnées selon leur rang à partir du sommet vers la base de l'axe par catégorie d'axes et par âge chronologique. Les moyennes des séries obtenues constituent les cibles à ajuster par le modèle. La réalisation de la cible sert à la comparaison entre une plante calculée par le modèle et une plante entièrement décrite sur laquelle, il est noté, pour chacune de ses unités de croissance :

- Nombre d'entrenœuds
- Masse sèche, longueur et diamètre à la base des entrenœuds
- Masse sèche des feuilles. Certaines de ces données peuvent manquer sans pour autant empêcher la reconstruction de la plante. Au cas où il manque de données pour un compartiment (feuille ou entrenœud) à un niveau de fichier cible, il y est mis 999. La cible est faite à partir d'une simulation intégrant les paramètres de développement de l'espèce. La **figure 11** montre une illustration d'un exemple de cible. «Age\_max» renseigne sur l'âge maximal des arbres étudiés; «Dates\_number» indique le nombre de populations (ici, 3 âges différents) ; «GU\_size» renseigne sur la taille des UC ; au niveau de « dates\_of\_plant\_measurements », on enregistre l'âge des différentes populations étudiées (les arbres âgés de 2ans, de 4ans et de 5ans) ; «Organ\_production/CU» donne le nombre de productions par type d'organe et par âge physiologique ; «number\_GU\_selected» indique le nombre d'UC analysés sur l'axe principal ; « dates\_of\_GU\_measurements » indique les années de mesures (1<sup>ère</sup> année, 2<sup>ème</sup> année, 3<sup>ème</sup> année, 4<sup>ème</sup> année et 5<sup>ème</sup> année pour un arbre âgé de 5ans) ; On donne au niveau « GU\_blade-weight » le poids total des feuilles d'une UC selon son âge chronologique, son âge physiologique, pour les différentes populations ; le poids des entrenœuds de l'UC sera renseigné par « GU\_internode-weight ».

```

1 - Information
2 -   Age_max   Dates_number   Gu_size
3 -   5     3     37
4 - dates_of_Plant_measurements
5 -   2     4     5
6 - blade_petiол_internode_fruitF_fruitM_layer_root
7 -   1     0     1     0     0     1     0
8 - Organ_production/CU
9 -   Age     T Bld1  T Bld2  T Bld3  T Bld4  T Int1  T Int2  T Int3  T Int4  T FrF1
10 - 2     60    720 720 576 60    720 720 576 0     0     0     0     0
11 - 4     120   4320 4320 3456 120 4320 4320 3456 0     0     0     0     0
12 - 5     150   7200 7200 5760 150 7200 7200 5760 0     0     0     0     0
13 - Number_GU_selected
14 - 5
15 - date_of_Gu_measurements
16 -   1     2     3     4     5
17 - GU_Blade-weight 1
18 -   0     2     4     5
19 - 5     1     999 999 999
20 - 5     2     999 999 999
21 - 4     1     257 999 999
22 - 4     2     61 999 999
23 - 3     1     191 103 999
24 - 3     2     86 51 999
25 - 2     1     102 307 999
26 - 2     2     44 155 999
27 - 1     1     22 72 165

```

**Figure 11:** Extrait de fichier cible

### 2.3.4.2.5. Pré analyse: effet de différents facteurs sur le nombre de phytomères des UC

Une pré-analyse basée sur la régression linéaire a été effectuée sur le nombre d'entre-nœuds des UC ; les facteurs pris en compte dans le modèle de régression linéaire sont : le rang de l'UC dans la pousse annuelle, l'âge chronologique de l'UC, la catégorie d'axe de l'UC et l'âge de l'arbre. Il a été constaté d'une part qu'au stade de développement des arbres étudiés (stade jeune), l'âge chronologique de l'UC et l'âge de l'arbre n'ont pas un effet significatif sur le nombre d'entre-nœuds de l'UC. En revanche, le rang de l'UC dans la pousse annuelle et la catégorie d'axe de l'UC ont un effet significatif sur le nombre d'entre-nœuds de l'UC (**Tableau1**). Cela a permis de regrouper les UC dans la suite des analyses selon deux critères : le rang de l'UC dans la pousse annuelle et la catégorie d'axe de l'UC.

**Tableau 1:** Modèle de régression linéaire établi entre le nombre d'entre-nœuds porté par les UC et les variables : âge de l'arbre, rang de l'UC dans la pousse annuelle, âge chronologique de l'UC et la catégorie d'axe ; les caractéristiques du modèle sont :  $R^2 = 0.79$

Facteurs	Coefficients estimés du modèle	Ecart types estimés des coefficients du modèle	Valeurs observées de la statistique du test hypothèse nulle	Probabilité critique
Constante	96.73	124.45	0.77	0.43
Age de l'arbre	-0.15	0.12	-0.65	<b>0.34</b>
Rang UC dans PA	2.69	0.18	14.36	<0.001***
Age chronologique UC	-0.04	0.06	-0.72	<b>0.46</b>
Axe 2(branche)	-0.65	0.23	-2.77	<0.01 **
Axe 3(RL)	-2.55	0.21	-11.85	<0.001 ***
Axe 4(RC)	-4.07	0.25	-16.25	<0.001***

*Constante du modèle = nombre d'entre-nœuds de l'UC + Axe1 (Tronc)*

#### 2.3.4.2.6. Modélisation probabiliste: distributions du nombre de phytomères de l'unité de croissance et loi d'ajustements

De manière générale, les axes d'un arbre se construisent à partir du fonctionnement de ses méristèmes actifs ou dormants. Le passage d'un état à l'autre a un caractère aléatoire auquel est associé une probabilité qui évolue dans le temps et dans l'espace. La distribution finale du nombre de phytomères est la composition du processus de croissance et du processus d'arrêt (de Reffye et *al.*, 1989). Le modèle de développement est basé sur les variations du nombre de phytomères d'axes identiques en un moment donné. Ce nombre suit une distribution caractérisée par une moyenne et une variance.

Dans le modèle, le méristème subit des tests d'accroissement. A chaque test, un nœud est produit ou non avec une certaine probabilité : la dimension d'un axe est donnée par le nombre de test réalisé et sa taille est égale au nombre de tests réussis donc au nombre de nœud de l'axe. La croissance est ainsi décrite par un processus aléatoire : à chaque test d'accroissement réalisé d'un axe de dimension N, il y est associé la probabilité b de réalisation d'un nœud, b est l'activité de l'axe. Pour une population d'axe identique, la moyenne et la variance sont calculées, la distribution du nombre d'entre-nœuds est une loi binomiale de paramètres k et b, B(k,b).

$$P(X = k) = C_n^k b^k (1 - b)^{n-k}$$

Sa moyenne est  $M = n \cdot b$

Sa variance est  $V = n \cdot b(1 - b)$

Si l'arrêt d'activité est réparti sur un intervalle de temps court, la loi de distribution est une binomiale positive. Si la loi d'arrêt est étalée dans le temps, la loi de distribution est une binomiale négative. La loi composée est décrite à l'aide de 4 paramètres :

-k1 et b1 pour la loi binomiale positive ;

-k2 et b2 pour la loi binomiale négative.

Ces paramètres sont obtenus grâce à l'ajustement des distributions de nombre de phytomères de l'UC par la GLQSR avec le logiciel GLOUPS (GreenLab Opérateur Universel des Plantes Simulées, de Reffye, non publié).

## **2.4. Conclusion**

Ce chapitre a permis de présenter le site de l'étude ainsi la méthodologie utilisée pour analyser les interactions entre l'expression de l'architecture et les propriétés physiques clés du bois. Les données de l'architecture et des propriétés du bois ont été analysées en se basant sur une approche ontogénique de la croissance de l'arbre. Cette approche faisant référence au temps écoulé après la germination, a permis de comparer les arbres qui n'ont pas été plantés à la même année mais qui se trouvent au même stade de développement. L'analyse de la croissance en longueur s'est focalisée essentiellement sur des marqueurs morphologiques qui témoignent du fonctionnement végétatif des méristèmes primaires, c'est-à-dire de l'allongement des axes pour délimiter les unités de croissance. La croissance secondaire est appréhendée par la croissance cambiale (la surface de cerne) et les propriétés clés du bois (ID et MOE). Ces propriétés clés du bois ont été analysées par méthodes de référence et par méthode indirecte en spectrométrie proche infrarouge. L'analyse conjointe de l'architecture et des propriétés de bois présente un grand intérêt dans la valorisation du bois de teck puisque la variabilité des traits architecturaux peut provoquer une modification des propriétés du bois. Ces trois traits architecturaux ont été étudiés en relation avec les régimes d'éclaircies et la provenance.

La méthode de modélisation via le modèle GreenLab a été abordée en complément de l'analyse par des méthodes expérimentales pour agréger les résultats issus de l'analyse statistique bois. Cette méthode a permis la détermination des paramètres dits cachés de l'arbre (les paramètres force puits des organes et les paramètres sources du carbone). Les ajustements du modèle ont été réalisés à partir des données recueillies sur l'architecture (développement et croissance). Ces données ont permis de constituer des fichiers cibles avec plusieurs niveaux d'agrégation (cible

avec cumul de biomasse par compartiments, cible avec description des unités de croissance par catégorie d'axes, cible complète avec description au niveau des phytomères). Ces fichiers cibles sont organisés de façon à conserver les relations topologiques entre les axes, ainsi que leurs niveaux de différenciations (âges physiologiques). L'identification des paramètres du modèle pour ces différents niveaux de description est réalisée à l'aide des méthodes de moindres carrés généralisés. Ces paramètres n'étant pas expérimentalement accessibles sont déterminés par l'inversion du modèle. Les résultats expérimentaux obtenus de ces différentes méthodes sont présentés et discutés dans le troisième chapitre.

## **CHAPITRE 3: RESULTATS ET DISCUSSIONS**

Ce chapitre présente en deux parties les résultats obtenus. La première partie expose les résultats relatifs à l'analyse expérimentale des interactions entre l'expression de l'architecture et les propriétés physiques clés du bois. La deuxième est consacrée aux résultats obtenus de la modélisation de l'architecture du teck.

### **3.1. Partie I. Analyse des interactions entre l'architecture et des propriétés physiques clés du bois**

#### **3.1.1. RESULTATS**

Dans les tableaux qui suivent (**tab.2, 3, 4**), les statistiques descriptives de chaque variable étudiée sont présentées : les moyennes, les écarts types, les minima, les maxima et les probabilités représentées avec la convention suivante :  $p < 0.1$  ;  $*p < 0.05$  ;  $**p < 0.01$  ;  $***p < 0.001$

##### **3.1.1.1. Effets de provenance sur l'architecture et les propriétés de bois**

Aucune différence significative de diamètre n'est observée entre les deux provenances. En revanche, les résultats montrent que les longueurs cumulées des UC sur les axes principaux, i.e. tronc et axe relais successifs du teck de provenance togolaise (*ToSy*) sont significativement supérieures à celles du teck tanzanien (**Tableau 2**). Chez la provenance togolaise (*ToSy*) , la longueur cumulée moyenne des UC sur les axes principaux est de  $1012 \pm 129$  cm alors qu'elle n'est que de  $882 \pm 135$  cm chez le teck tanzanien. Les hauteurs de la première floraison sur le tronc sont similaires entre les deux provenances ainsi que les hauteurs de la première fourche. Il faut cependant noter un effet significatif de la provenance sur le nombre d'années (i.e. le nombre d'UC) avant la première floraison et le nombre d'années avant l'apparition de la première fourche sur le tronc. Les premières inflorescences se développent à un âge moyen de 5 ans chez le teck togolais et de 7 ans chez le teck tanzanien. La première fourche apparaît également plus tôt chez le teck togolais avec un âge moyen de 7 ans chez le teck togolais et de 8 ans chez le teck de provenance tanzanienne (*TaSy*). Un seuil de croissance en longueur pour l'expression de la floraison est atteint vers 5 ans pour la provenance togolaise et 7 ans pour la provenance Tanzanienne (**Fig. 12a**). Les résultats ne montrent aucun effet de la provenance sur la moyenne des surfaces de cerne de l'UC1.

**Tableau 2:** Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre la provenance togolaise et la provenance tanzanienne sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois

Paramètres de l'architecture	Provenance togolaise ( <i>ToSy</i> ) (N=20)				Provenance tanzanienne ( <i>TaSy</i> ) (N=20)				Probabilité
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max	
Longueur cumulée des UC (en cm)	1012	129	822	1244	882	135	689	1143	<0.01 **
DBH (en cm)	8.2	2.4	5.3	14.1	7.5	2.3	4.2	13.0	0.3
Hauteur de la première floraison (en cm)	718	182	372	1118	758	190	452	1102	0.5
Hauteur de la première fourche (en cm)	801	180	490	1201	785	174	452	1082	0.7
Nombre d'années avant la première floraison	5.0	1.0	3.0	8.0	7.0	2.0	3.0	10.0	<0.01 **
Nombre d'années avant la première fourche	7.0	2.0	3.0	10.0	8.0	2.0	3.0	10.0	<0.01 **
Paramètres du bois	Provenance togolaise ( <i>ToSy</i> )				Provenance tanzanienne ( <i>TaSy</i> )				probabilité
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max	
Surface de cerne des UC (en mm <sup>2</sup> )									
UC1 (N=400)	940	644	62	4197	892	647	53	4120	0.4
UC2 (N=360)	553	446	87	2720	452	261	100	1338	<0.01 **
UC4 (N=280)	352	192	66	1024	277	146	75	921	<0.001 ***
Infradensité de cerne des UC (en kg/m <sup>3</sup> )									
UC1 (N=400)	615	33	531	695	615	30	532	678	0.8
UC2 (N=360)	581	48	438	659	579	40	423	652	0.6
UC4 (N=280)	558	59	433	645	569	43	459	640	0.1
Module d'élasticité de cerne des UC(en MPa)									
UC1 (N=400)	17240	1955	11490	21370	17140	1828	12770	21060	0.8
UC2 (N=360)	18880	3064	8463	22630	18820	2571	9875	24880	0.8
UC4 (N=280)	17600	3834	7938	24130	18550	2763	9768	23150	0.1

**Tableau 3:** Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre l'éclaircie systématique et le témoin sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois

Paramètres de l'architecture	Témoin ( <i>ToTe</i> ) (N=20)				Eclaircie systématique ( <i>ToSy</i> ) (N=20)				Probabilité	
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max		
Longueur cumulée des UC (en cm)	873	151	560	1161	1012	129	822	1244	<0.01 **	
DBH (en cm)	6.8	2.1	3.2	11.0	8.2	2.4	5.3	14.1	0.1	
Hauteur de la première floraison (en cm)	760	163	438	1161	718	182	372	1118	0.4	
Hauteur de la première fourche (en cm)	799	146	457	1161	801	179	490	1201	0.9	
Nombre d'années avant la première floraison	7.0	2.0	5.0	10.0	5.0	1.0	3.0	8.0	<0.001 ***	
Nombre d'années avant la première fourche	8.0	2.0	5.0	10.0	7.0	2.0	3.0	10.0	<0.01 **	
Paramètres du bois	Témoin ( <i>ToTe</i> )				Eclaircie systématique ( <i>ToSy</i> )				Probabilité	
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max		
Surface de cerne des UC (en mm <sup>2</sup> )										
UC1	(N=400)	713	689	110	4000	788	467	191	2651	0.4
UC2	(N=360)	367	224	80	1138	501	320	117	1438	<0.01 **
UC4	(N=280)	313	181	90	846	334	158	105	727	0.5
Infradensité de cerne des UC (en kg/m <sup>3</sup> )										
UC1	(N=400)	620	32	555	681	621	35	542	689	0.9
UC2	(N=360)	607	26	560	635	599	50	462	651	0.7
UC4	(N=280)	591	42	540	686	595	45	496	645	0.8
Module d'élasticité de cerne des UC (en MPa)										
UC1	(N=400)	18440	945	16230	20180	18170	2351	11490	21370	0.6
UC2	(N=360)	20850	1300	18870	22040	20520	2893	9494	22630	0.8
UC4	(N=280)	18510	2626	13200	21670	20440	1878	17360	24130	<0.05 *

**Tableau 4:** Statistiques descriptives des paramètres de l'architecture et des propriétés du bois et tests ANOVA réalisés entre l'éclaircie sélective et le témoin sur les variables de l'architecture et les variables de la qualité du bois

Paramètres de l'architecture	Témoin ( <i>ToTe</i> ) (N=20)				Eclaircie sélective ( <i>ToSe</i> ) (N=20)				Probabilité
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max	
Longueur cumulée des UC (en cm)	873	151	560	1161	1074	130	769	1282	<0.001 ***
DBH (en cm)	6.8	2.1	3.2	11.0	8.4	2.1	4.5	11.3	<0.05 *
Hauteur de la première floraison (en cm)	760	164	438	1161	828	168	553	1089	0.2
Hauteur de la première fourche (en cm)	799	146	457	1161	911	193	604	1282	<0.05 *
Nombre d'années avant la première floraison	7.0	2.0	5.0	10.0	6.0	2.0	3.0	10.0	0.1
Nombre d'années avant la première fourche	8.0	2.0	5.0	10.0	8.0	2.0	3.0	10.0	0.4
Paramètres du bois	Témoin ( <i>ToTe</i> )				Eclaircie sélective ( <i>ToSe</i> )				Probabilité
	moyenne	écart-type	min	max	moyenne	écart-type	min	max	
Surface de cerne des UC (en mm <sup>2</sup> )									
UC1 (N=400)	713	689	110	4000	978	613	169	2700	<0.05 *
UC2 (N=360)	367	224	80	1138	518	376	78	2056	<0.01 **
UC4 (N=280)	313	181	90	846	408	334	78	2149	0.1
Infradensité de cerne des UC (en kg/m <sup>3</sup> )									
UC1 (N=400)	620	32	555	681	618	27	570	652	0.8
UC2 (N=360)	607	26	560	635	609	30	528	646	0.9
UC4 (N=280)	591	42	540	686	588	48	494	655	0.8
Module d'élasticité de cerne des UC (en MPa)									
UC1 (N=400)	18440	945	16230	20180	17545	1775	14090	20580	0.1
UC2 (N=360)	20850	1300	18870	22040	19860	1820	16260	22240	0.3
UC4 (N=280)	18510	2626	13200	21670	21130	2388	17580	26070	<0.05 *

La provenance affecte fortement en revanche ces surfaces pour l'UC2 et l'UC4. La moyenne des surfaces de cerne de la provenance togolaise et celle de la provenance tanzanienne sont quasiment semblables à la base de l'arbre ( $940\pm 644$  mm<sup>2</sup> et  $892\pm 647$  mm<sup>2</sup> respectivement). En remontant le long du tronc, ces moyennes des surfaces de cerne se révèlent significativement plus grandes chez le teck de provenance togolaise ( $553\pm 446$  mm<sup>2</sup> pour l'UC2 et  $352\pm 192$  mm<sup>2</sup> pour UC4) que chez le teck tanzanien ( $452\pm 261$  mm<sup>2</sup> pour l'UC2 et  $277\pm 146$  mm<sup>2</sup> pour l'UC4). Il faut cependant noter la très forte variabilité de ces données le long du tronc. La surface des cernes a tendance à diminuer en fonction du rang de l'UC de la base au sommet du tronc.

En ce qui concerne les propriétés physiques du bois (infradensité et module d'élasticité), elles ont été déterminées en utilisant les modèles de régression de la spectroscopie proche infrarouge. La méthode de validation croisée avec 10 segments aléatoires conduit à un R<sup>2</sup>CV de 0,84 (RMSECV de 25 kg / m<sup>3</sup>) pour le modèle d'infradensité et un R<sup>2</sup>CV de 0,87 (RMSECV de 1573 MPa) pour le modèle de module d'élasticité. Il n'existe aucune différence significative entre les deux provenances au niveau de chaque unité de croissance (UC). La variabilité de l'infradensité et du module d'élasticité en fonction du rang de l'UC de la base au sommet du tronc est très faible.

### **3.1.1.2. Effets de l'éclaircie systématique sur l'architecture et les propriétés de bois**

Les longueurs cumulées des UC sur les axes principaux sont significativement différentes entre la parcelle éclaircie systématiquement et la parcelle témoin (**Tableau 3**). La valeur moyenne de ces longueurs est de  $873\pm 151$  cm pour le témoin et  $1012\pm 129$  cm pour l'éclaircie systématique. En revanche, les diamètres, les hauteurs de la première floraison et les hauteurs de la première fourche sont semblables pour les deux parcelles. Par ailleurs, la différence entre la parcelle témoin et la parcelle qui a subi l'éclaircie systématique est significative par rapport au nombre d'années (i.e. le nombre d'UC) avant la première floraison et au nombre d'années avant la première fourche. Le nombre moyen d'années avant la première floraison et le nombre moyen d'années avant la première fourche sont respectivement de 7 ans et 8 ans pour le témoin alors qu'elles ne sont que de 5 ans pour la floraison et de 7 ans pour la fourchaison dans le cas de l'éclaircie systématique.

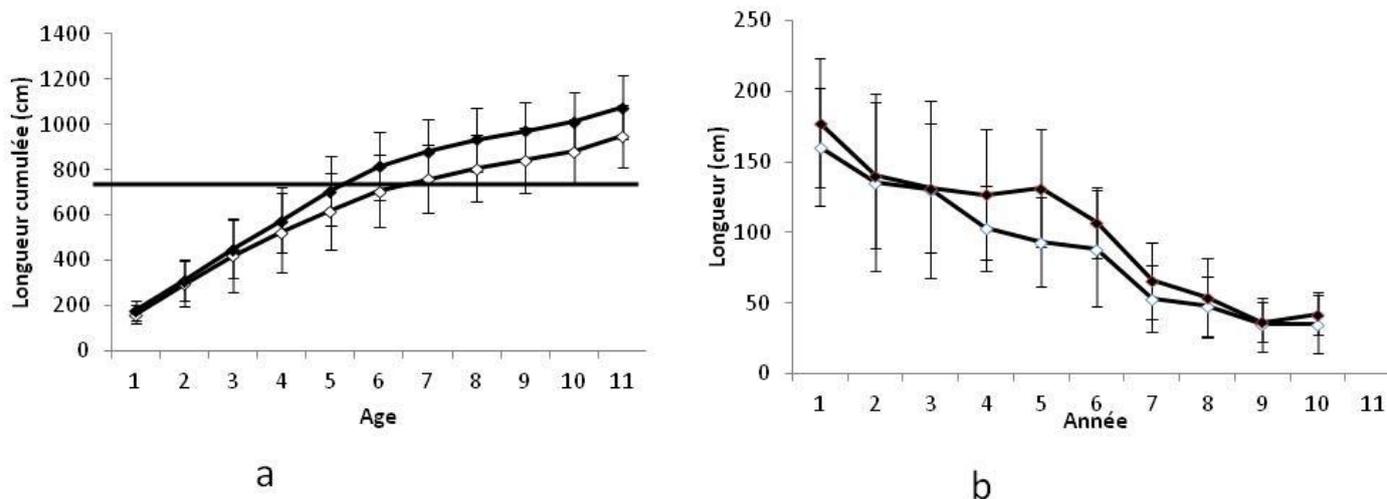
La moyenne des surfaces de cerne de l'UC2 est significativement plus élevée chez les individus de la parcelle ayant subi l'éclaircie systématique ( $367 \pm 224 \text{ mm}^2$  pour le témoin et  $501 \pm 320 \text{ mm}^2$  pour l'éclaircie systématique). Pour les UC1 et les UC4 aucune différence significative de moyenne de surface de cerne n'est observée. La variabilité de la surface moyenne de cerne par UC le long du tronc est importante. Elle diminue fortement en remontant le long du tronc. Aucune différence significative de moyenne d'infradensité de cernes n'est notée entre le témoin et l'éclaircie systématique au niveau des trois unités de croissances (UC1, UC2 et UC4). Une absence de différence significative de moyenne de module d'élasticité entre les deux parcelles est également enregistrée pour l'UC1 et l'UC2. En revanche, la valeur moyenne de module d'élasticité de cernes de l'UC4 est significativement plus élevée chez la parcelle éclaircie systématiquement que chez la parcelle témoin ( $20440 \pm 1878 \text{ MPa}$  pour l'éclaircie systématique et  $18510 \pm 2626 \text{ MPa}$  pour le témoin) ; l'éclaircie systématique a tendance d'augmenter le module d'élasticité à cette hauteur de l'arbre. La variabilité de l'infradensité en fonction du rang de l'UC de la base au sommet du tronc semble être très faible tandis que celle de module d'élasticité est importante. Globalement, le module d'élasticité est plus élevé vers le haut de la tige qu'à sa base (**Tableau 3**).

### **3.1.1.3. Effets de l'éclaircie sélective sur l'architecture et les propriétés de bois**

La longueur cumulée des UC sur les axes principaux, le DBH de l'arbre et la hauteur de la première fourche sur le tronc, sont significativement différents entre les traitements, i.e. sans éclaircie et avec éclaircie sélective (**Tableau 4**). La longueur cumulée des UC sur les axes principaux, le DBH et la hauteur de la première fourche pour la parcelle témoin, sont respectivement de  $873 \pm 151 \text{ cm}$ ,  $6.8 \pm 2.1 \text{ cm}$  et  $799 \pm 146 \text{ cm}$  ; pour l'éclaircie sélective, la longueur totale cumulée des UC, le DBH et la hauteur de la première fourche sont respectivement de  $1074 \pm 130 \text{ cm}$ ,  $8.4 \pm 2.1 \text{ cm}$  et  $911 \pm 193 \text{ cm}$ . L'éclaircie sélective améliore la croissance en hauteur, la croissance radiale et la hauteur de la première fourche. Toutefois l'éclaircie sélective semble ne pas influencer la hauteur de la floraison, le nombre d'années (i.e. le nombre d'UC) avant le déclenchement de la floraison et le nombre d'années avant l'apparition de la première fourche.

La moyenne des surfaces de cerne de l'UC4 des arbres éclaircis sélectivement n'est pas significativement différente de celle des arbres témoins. En revanche une différence significative de la moyenne des surfaces de cerne a été notée entre la parcelle qui a subi

l'éclaircie sélective et la parcelle témoin pour les unités de croissance UC1 et UC2. Au niveau de l'UC1, cette moyenne est de  $713 \pm 689 \text{ mm}^2$  pour le témoin et de  $978 \pm 613 \text{ mm}^2$  pour l'éclaircie sélective. S'agissant de l'UC2, elle est de  $367 \pm 224 \text{ mm}^2$  pour le témoin et  $518 \pm 376 \text{ mm}^2$  pour l'éclaircie sélective. La moyenne de la surface de cerne varie entre les unités de croissance le long du tronc. La surface moyenne de cerne diminue en fonction du rang de l'UC de la base au sommet du tronc. L'analyse de variance ne montre aucune différence entre le traitement d'éclaircie sélective et le témoin en ce qui concerne l'infradensité au niveau de l'UC1, UC2 et UC4. Le module d'élasticité n'est pas affecté par l'éclaircie sélective au niveau des 2 premières UC. Il est néanmoins noté, un effet significatif de l'éclaircie sélective sur la moyenne de module d'élasticité des cernes de l'UC4. Cette moyenne est de  $21130 \pm 2388 \text{ MPa}$  pour le traitement d'éclaircie sélective et de  $18510 \pm 2626 \text{ MPa}$  pour le témoin. L'infradensité moyenne des cernes varie très faiblement entre les UC le long du tronc de l'arbre. En revanche, le module d'élasticité est en général plus élevé dans le haut de la tige qu'à sa base.



**Figure 12:** Croissance de l'axe principal ◇ teck tanzanien et ◆ pour teck togolais: a- Longueur cumulée moyenne et écart-types des unités des croissance successives. La ligne horizontale indique le seuil de floraison pour chaque provenance; b- Longueur moyenne et écart-types des unités de croissance successives en fonction de l'âge en année de l'arbre.

### 3.1.1.4. Effet de la position architecturale sur la croissance radiale et les propriétés du bois

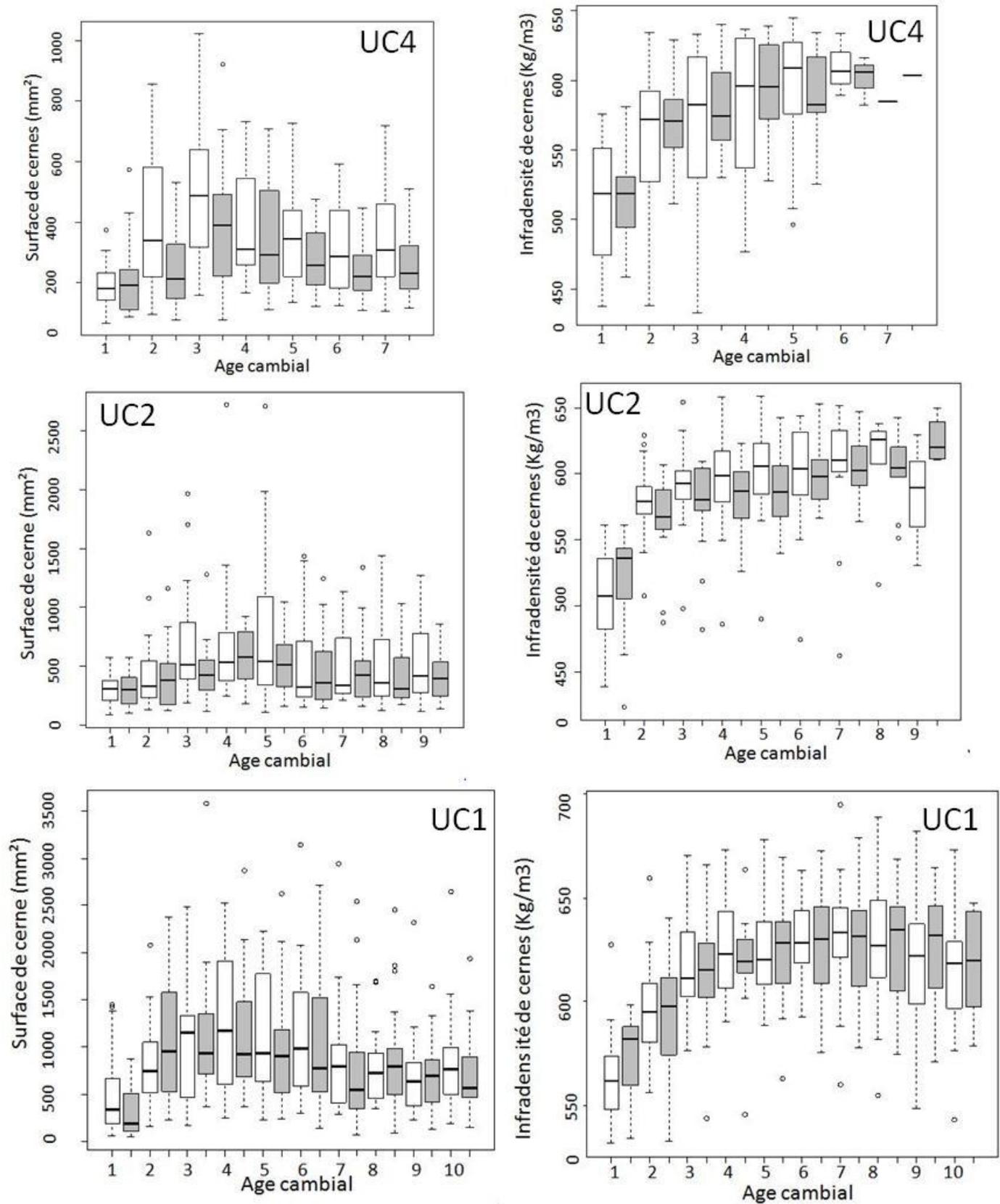
La surface de cerne formée chaque année, augmente au cours des quatre premières années et ensuite diminue pour chacune des provenances. Une même tendance est observée sur les rondelles étudiées des UC1, UC2 et UC4 (**Fig. 13**). L'infradensité augmente progressivement sur les 5 premiers cernes et ensuite se stabilise. Cette tendance est observée pour les 3 positions analysées (**Fig. 13**). Par ailleurs, la croissance cambiale annuelle et l'infradensité sont plus élevées sur l'UC1 que pour l'UC2 et UC4. La longueur de l'unité de croissance décroît à partir de la deuxième année de croissance, se stabilise ensuite quelques années et décroît progressivement. Cette tendance est similaire pour les 2 provenances avec un retard d'occurrence (**Fig. 12b**).

### 3.1.1.5. Lien entre apparition de la floraison, surface de cerne, infradensité, module d'élasticité du bois et provenance.

Les résultats de l'analyse de la régression logistique indiquent que l'infradensité (ID) de cernes et le module d'élasticité (MOE) de cernes sont significativement corrélées à la floraison d'une unité de croissance. Le facteur provenance et la surface de cernes ne permettent pas de prédire la floraison d'une unité de croissance (**Tab 5**).

**Tableau 5:** Régression logistique par paramètre entre la floraison et les variables surface de cernes, ID, MOE et le facteur provenance

Paramètres	Coefficient du modèle	Ecarts-types	Valeur observé de la statistique de test de significativité	Probabilité
<b>constante</b>	-1.79	0.27	-6.56	<0.001 ***
<b>Surface de cernes</b>	0.00	0.00	1.01	0.31
<b>constante</b>	-10.64	3.16	-3.37	<0.001 ***
<b>ID de cernes</b>	0.01	0.01	2.90	<0.001 ***
<b>constante</b>	-5.20	1.38	-3.76	<0.001 ***
<b>MOE de cernes</b>	0.00	0.00	2.68	<0.001 ***
<b>constante</b>	-1.48	0.20	-7.53	<0.001 ***
<b>Provenance</b>	-0.18	0.29	-0.62	0.53



**Figure 13:** Evolution de la surface de cerne et de l'infradensité de cerne en fonction de l'âge cambial au niveau de 3 unités de croissance sur le tronc (UC1, UC2 et UC4) ; les boxplots blancs correspondent au teck togolais et les boxplots gris correspondent au teck tanzanien.

### **3.1.2. DISCUSSION**

La méthode rétrospective de la croissance de l'axe principal a permis d'étudier l'effet de provenance et du traitement d'éclaircie sur la dynamique de la croissance de teck et les propriétés physico-mécaniques de son bois en fonction de l'âge cambial. Cette étude a permis de tester une nouvelle méthode d'étude des propriétés du bois et apporte de nouveaux résultats.

#### **3.1.2.1. Liens dynamiques entre l'ontogénie du teck et la variation radiale des propriétés physiques du bois**

Pour les deux provenances, la croissance cambiale est caractérisée par une augmentation progressive de la surface du cerne annuel, suivie d'une phase stationnaire puis d'une phase de diminution. L'augmentation progressive de la surface du cerne annuel pour les quatre premières années de croissance correspond à la phase d'installation de l'arbre. Cette phase est commune au développement de nombreuses plantes ligneuses (Barthélémy et *al.*, 1997). Ce phénomène se manifeste d'habitude dès la germination, alors qu'ici il est observé à la suite de la transplantation. En effet, les plants de tecks âgés d'un an sont recepés à la plantation et un bourgeon axillaire donne naissance à la future tige principale. Par suite, les arbres entrent dans une phase où les différences observées entre les différents accroissements annuels sont moins marqués. La diminution de surface de cerne apparaît pour les deux provenances et pour les trois positions architecturale à partir de la 4<sup>ème</sup> année. Ceci correspond à la mise en place du bois juvénile. L'analyse conjointe de la croissance radiale et de la croissance en hauteur indique que la stabilisation de la croissance radiale est associée à la chute de la croissance en hauteur avec un retard d'occurrence. Cela vient du fait qu'une diminution de la croissance secondaire limite la conduction hydraulique et entraîne une diminution de l'activité photosynthétique et de l'activité méristématique (Cochard et *al.*, 2005). L'infradensité présente un profil de variation radiale différent par rapport au profil de surface de cerne. Le premier cerne mis en place l'année d'allongement de l'unité de croissance présente une infradensité nettement plus faible que les cernes suivants. La valeur de l'infradensité tend à augmenter les 3 années suivantes puis se stabilise à partir de la 5<sup>ème</sup> année de croissance pour les trois positions étudiées sur le tronc. Cette variation radiale de l'infradensité en fonction de l'âge cambial est bien connue chez le teck (Bhat et Priya 2004; Pérez et Kanninen 2005). Elle se retrouve également chez de nombreuses espèces (on peut cité en exemple le Pin gris (Kasroui, 2011), l'Épinette noire (Ourais, 2012) etc). La phase de croissance de

l'infradensité caractérise le bois juvénile, alors que la phase de stabilisation se retrouve dans le bois adulte (Zobel et *al.*, 1989 ; Kokutse, 2002). Selon Moya et *al.* (2009), le stade juvénile est compris entre 5 et 6 ans, ce qui est en accord avec nos observations. Il est souvent mentionné dans la littérature que le bois juvénile se forme dans la couronne de l'arbre, tandis que le bois adulte est formé dans la partie élaguée de la tige en dessous de la couronne de l'arbre (Zobel et Prague, 1998). La présence de bois de réaction, laquelle peut influencer localement les propriétés du bois n'a pas été prise en compte dans cette étude. Cela se justifie par le fait que les rondelles de teck prélevées sont suffisamment circulaires et que les accroissements annuels sont assez concentriques pour supposer l'absence de réaction gravotropique et par conséquent négliger la présence et l'effet du bois de réaction. L'infradensité est considérée comme un indicateur important des performances mécaniques du bois. De fortes liaisons entre l'infradensité et les propriétés mécaniques du bois (le module d'élasticité et le module de rupture ) ont été montrées par Betancur et *al.* (2000) pour le teck de Colombie âgé de 13 ans. Les valeurs moyennes d'infradensité du bois des tecks de Costa Rica trouvées par Pérez et Kanninen (2003) sont comprises entre 500 et 650 kg m<sup>-3</sup>. Ces valeurs sont similaires à celles trouvées dans la présente étude et à celles rapportées pour les tecks de plantation d'ailleurs (Kandya 1974, González et *al.*, 1979, Sanwo 1987, Bhat 1995, Vallil 1997, Brennan et Radomiljac 1998, Baillères et Durand 2000, Betancur et *al.*, 2000, Bhat, 2000).

### **3.1.2.2. Effets de provenance**

Les tecks de provenance togolaise et les tecks tanzaniens sont proches en terme de diamètre à hauteur de poitrine, mais les tecks de provenance togolaise ont une croissance cumulée en longueur plus élevée que celle des tecks tanzaniens. Il faut également noter que les UC prélevées plus haut dans l'arbre, i.e. UC2 et UC4, présentent une plus grande croissance radiale chez le teck de provenance togolaise. L'infradensité du bois n'étant par ailleurs pas significativement différente entre les deux provenances, le teck togolais alloue donc davantage de biomasse sèche dans ses axes principaux. Ce résultat permet de considérer deux hypothèses : 1- à l'âge considéré, le teck togolais a globalement mobilisé davantage d'assimilats pour se développer ; 2- le plus grand investissement en assimilats dans les axes principaux s'est fait au détriment de la croissance des autres axes secondaires et de la floraison, voire du système racinaire. Ces hypothèses pourraient être vérifiées en menant une étude plus poussée de l'architecture des couronnes et en s'appuyant sur des modèles de

production et d'allocation de biomasse dans l'arbre tel que le modèle Greenlab (Yan et *al.*, 2004). Ce modèle permet en effet d'étudier la dynamique des sources et des puits d'assimilats dans des plantes d'architecture complexe.

Les hauteurs de la première floraison et de la première fourche sont semblables entre les deux provenances. Sur le noyer, espèce à floraison terminale, il a été démontré que la hauteur de la première fourche était liée à l'environnement local (Barthélémy et *al.*, 2009). Les résultats montrent que le teck togolais a tendance à fleurir et à développer la fourche plus tôt i.e après l'émission d'un plus petit nombre d'UC que le teck tanzanien. Ceci suggère que le seuil de croissance en longueur à atteindre est similaire et dépend donc de l'environnement local et que le temps pour atteindre ce seuil est dépendant de la provenance. Ces résultats rejoignent les résultats d'une étude génétique sur plusieurs provenances de Teck qui révèlent un fort contrôle génétique de l'âge de la floraison alors que la hauteur et l'âge de fourchaison montrent un contrôle génétique faible (Callister, 2013). Considérant que le teck local est plus performant par rapport à sa croissance en hauteur, la floraison observée pourrait s'avérer être un signe de vigueur, puisqu'il est perceptible que c'est le teck qui croît plus vite en hauteur qui fleurit plus tôt. Une telle relation avait été mise en évidence dans les travaux de Barthélemy (1988) sur la floraison dans le cas de *Noisetia longifolia*. Ces travaux indiquent que la floraison d'un axe n'intervient qu'à partir d'un certain nombre d'unités de croissance émis par la plante. Dans le cas de cette étude, il faut atteindre un seuil de croissance pour l'expression de la floraison, l'effet provenance module le temps pour atteindre ce seuil. Ces résultats confirment des résultats similaires sur plusieurs espèces à floraison terminales (Lauri et Terouane, 1991). L'originalité de ces résultats est que le temps pour atteindre ce seuil dépendrait de la provenance. Les résultats obtenus sur la surface de cerne au niveau de la première unité de croissance, UC1, ne montrent aucun effet de la provenance. Il en est de même en ce qui concerne les résultats observés au niveau du DBH. Les longueurs des UC1 mesurant dans la majorité des cas plus d'1.30m, la mesure de diamètre au niveau de poitrine DBH correspond à cette même UC. Ceci explique la concordance des traits observés.

Par ailleurs, les résultats montrent que le teck de provenance tanzanienne et le teck togolais présentent des valeurs d'infradensités très semblables. Il en est de même pour le module d'élasticité. L'hypothèse de la formation du bois juvénile dans la couronne de l'arbre mentionnée dans la section précédente explique ces résultats : la transition radiale entre le bois juvénile et le bois mature interviendrait au même moment pour tous les arbres, quelle que soit

la provenance. Peu d'études ont abordé les caractéristiques physiques et mécaniques chez les tecks plantés en Afrique de l'Ouest (Kokutse *et al.*, 2004). Au Togo, les études qui abordent cette thématique ont révélé que ces caractéristiques du bois présentent des variabilités considérables entre individus et entre différentes parcelles (Kokutse 2002). Ces variabilités relevées semblent d'avantage liées aux paramètres environnementaux qu'à la diversité génétique entre les populations (Logossa, 2006). Ceci est confirmé dans cette étude qui montre l'absence d'effet de la provenance pour ces caractères. Comme le montrent en particulier les travaux de Poorter *et al.* (2012), le mode de ramification de l'arbre et l'allométrie de ses axes principaux sont liés par des relations fonctionnelles et fortement influencés par des contraintes abiotiques comme la gravité. Dans cette étude, la faible variabilité des propriétés du bois observée vient du fait que les parcelles sont localisées dans la même station et que les arbres sont donc soumis aux mêmes conditions environnementales, les effets de sites ont peu d'influence sur les propriétés du bois.

### **3.1.2.3. Effets des modes d'éclaircie**

Les résultats des analyses de variance indiquent un effet significatif de l'éclaircie systématique (réalisée à 50% des tiges du peuplement) sur la croissance cumulée en longueur et les nombres d'années avant la première floraison et la première fourche. Aucun effet de l'éclaircie systématique n'est observé sur le diamètre à 1.30 m (DBH), la surface de cerne, les hauteurs de la première floraison et de la première fourche, l'infradensité et le module d'élasticité. L'éclaircie systématique ne semble donc nécessairement pas utile pour l'amélioration de la croissance radiale, de la hauteur de la bille commerciale et de la qualité de bois. Bien que les tests statistiques ne soient pas significatifs pour les paramètres de la croissance radiale, les données du **tableau 3** montrent par exemple 20% d'augmentation pour le DBH (qui est passé de 6.8 à 8.2 cm). La densité du peuplement est en effet connue pour affecter significativement la croissance radiale des arbres (Schneider 2007 ; Kanninen *et al.*, 2004 ; Cameron 2002). D'autres travaux ont également rapporté les avantages que les régimes d'éclaircies ont sur la croissance des arbres : par exemple, l'augmentation de l'accroissement des arbres du peuplement (Zeide, 2001) ou l'établissement de la régénération (von Althen et Stiell, 1990).

Un effet positif significatif de l'éclaircie sélective est observé à la fois sur la croissance en hauteur et la croissance radiale des tecks. L'éclaircie sélective (réalisée à plus de 50% des

tiges du peuplement) a fortement augmenté l'espacement entre certains arbres et diminué de ce fait la compétition entre les individus (Zahner et Whitmore, 1960; Aussenac *et al.*, 1982). L'éclaircie favorise en effet, la disponibilité de la lumière, de l'eau et des nutriments dans le peuplement alors ces ressources sont partagées entre un nombre réduit d'individus. L'élévation de la quantité de lumière induit une augmentation de la croissance radiale des arbres (Aussenac *et al.*, 1995 ; Mayor et Rodà, 1993) due à l'augmentation de l'activité photosynthétique (Day et Nanang, 1997) et une accélération de la croissance racinaire due à la pénétration de la lumière jusqu'au sol (Aussenac *et al.*, 1982, Zobel et Van Buijtenen 1989). Le résultat obtenu ici pour l'éclaircie sélective (réalisée au profit des arbres d'avenir) peut également s'expliquer par le fait qu'elle élimine les arbres petits et malformés ; ce qui permettrait de redistribuer le potentiel du site sur les tiges vigoureuses et les plus performantes. Il s'agit probablement ici, pour une part importante, de ce qu'on appelle « l'effet de technique d'éclaircie », c'est-à-dire que le résultat obtenu provient pour l'essentiel des caractéristiques des arbres d'avenir.

L'analyse de variance ne montre aucune différence significative entre les moyennes des infradensités de cernes du bois des arbres témoins et de ceux ayant subi l'éclaircie. Il est en effet depuis assez longtemps connu que la vigueur de croissance du teck n'affecte pratiquement pas l'infradensité du bois (voir en exemple Pérez et Kanninen (2003)). Ce résultat est cependant intéressant pour les utilisateurs du bois et les aménagistes forestiers étant donné que l'amélioration de la croissance par l'éclaircie sélective n'est pas associée à une diminution de la qualité du bois.

Une forte corrélation est observée entre l'apparition de la floraison et les propriétés clés du bois étudiés (ID et MOE) ; mais aucun lien visible n'apparaît entre l'apparition de la floraison et la surface des cernes . Au stade actuel, il n'est pas possible de mettre une relation claire au Togo entre la surface des cernes et la floraison ; il faudrait d'abord faire d'autres essais avant.

### **3.1.3. Conclusion**

Il ressort de l'analyse retrospective de l'architecture et des propriétés physiques clés du bois que la floraison se révèle comme un signe de vigueur chez le teck et apparaît plus tôt chez le teck togolais que chez le teck de provenance tanzanienne. Les résultats montrent également qu'à l'âge des tecks étudiés, l'éclaircie systématique a un effet plus important sur la croissance primaire que sur la croissance radiale. Comparativement à l'éclaircie systématique, l'éclaircie

sélective favorise à la fois la croissance radiale et la croissance en hauteur sans diminuer la qualité du bois. Ces résultats démontrent clairement le potentiel que peut avoir une éclaircie sélective en terme d'amélioration de la croissance de l'arbre sans pour autant diminuer la qualité du bois de teck. L'optimisation du volume marchand par le contrôle de la densité du peuplement (les éclaircies) doit dépendre de l'essence, du site et de l'âge du peuplement. L'analyse conjointe de la croissance primaire et de la croissance secondaire montre des corrélations pour les deux provenances. Cette information se montre utile car l'analyse retrospective de la croissance et de l'architecture peut aider dans le choix des scénarios sylvicoles. La méthode utilisée dans cette étude a permis d'autre part de générer des informations précises utilisables dans le cadre de la modélisation des relations structure-fonctions chez le teck via le modèle GreenLab.

### **3.2. Partie II. Modélisation de développement et de la croissance de l'architecture**

Pour quantifier l'architecture du teck, une modélisation stochastique simple de la production des phytomères par les méristèmes et des relations sources et puits a été proposée. Deux composantes principales sont distinguées pour ce type de modélisation : (1) le développement qui comprend l'organogénèse et l'allongement des axes et (2) la croissance qui correspond à la production de biomasse par les feuilles et sa répartition dans les différents organes selon leur force de puits afin de réaliser leur expansion. Les valeurs des paramètres utilisés dans le modèle de développement sont les valeurs mesurées. Ces valeurs sont, par la suite, utilisées dans le modèle de croissance pour calculer les paramètres cachés du modèle de croissance.

#### **3.2.1. RESULTATS**

##### **3.2.1.1. Construction de la structure potentielle**

###### **3.2.1.1.1. Le processus de développement**

Quelle que soit la catégorie d'axes ou l'âge physiologique des méristèmes, les distributions du nombre de phytomères sont ajustables par une binomiale positive plus une binomiale négative, qui correspondent respectivement aux phytomères préformés et néoformés de l'UC. Le fonctionnement des méristèmes est homogène et se décrit à partir de 5 paramètres (**tableau 6**). Quelque soit l'âge physiologique des méristèmes, le nombre de phytomères de l'U.C.1 est plus grand que celui des U.C.2. Le nombre de phytomères d'une unité de croissance diminue avec l'augmentation de l'âge physiologique du méristème. Les distributions s'ajustent à des

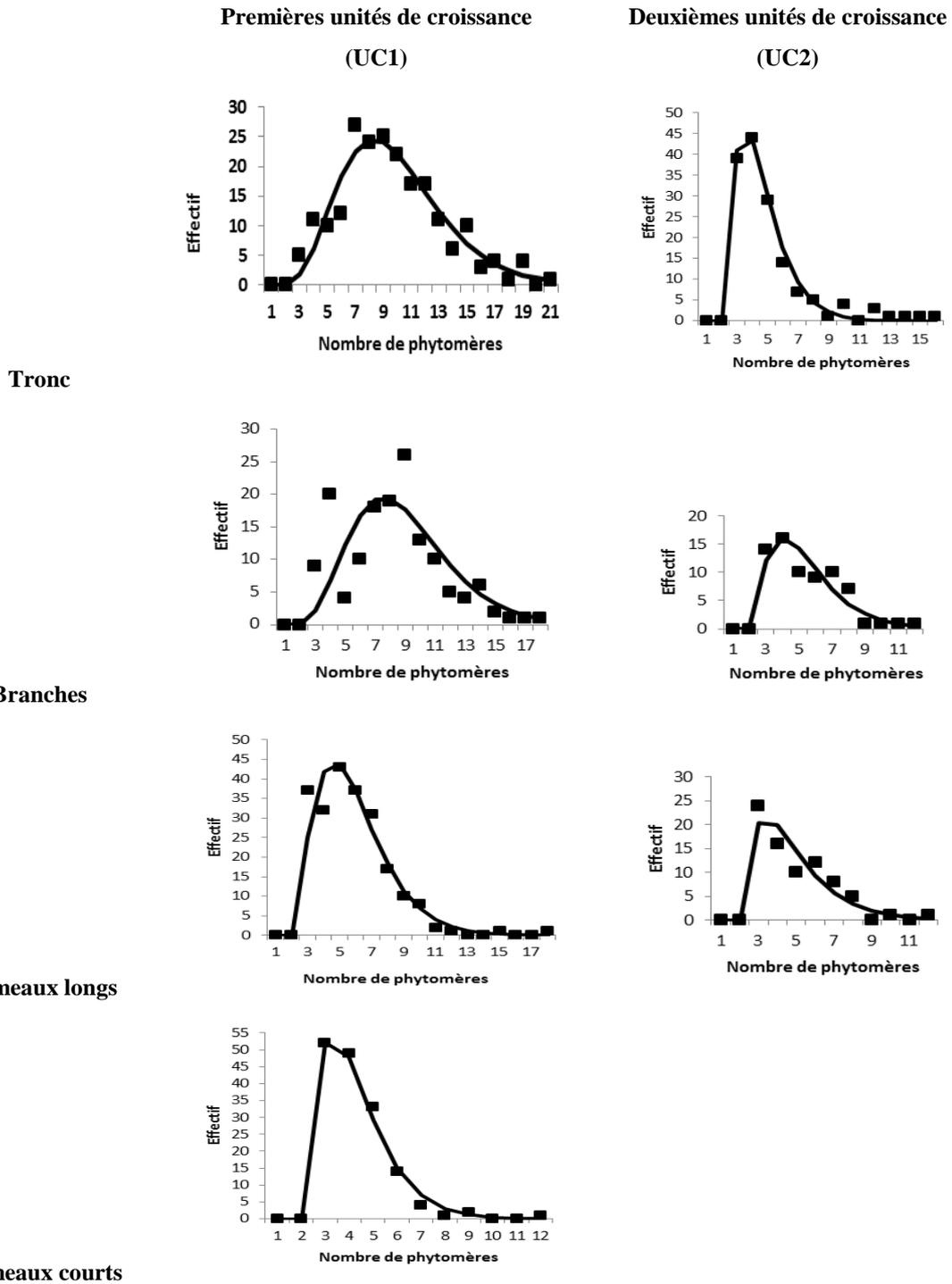
lois binomiales négatives décalées de 3 phytomères (**Figure 14**). La première partie de chacune des courbes affichées correspond à la loi binomiale positive ( $k_1=3$  et  $b_1=1$ ). Les paramètres de la loi qui suit le décalage diffèrent entre les UC. Il a été déduit de ces distributions qu'il y avait 2 modalités de croissance au niveau des UCs du teck, à signification différente : une partie préformée suivie d'une partie néoformée. Toutes les UC continuent en néoformation. La néoformation est contrôlée par les paramètres ( $k_2$  et  $b_2$ ) de la loi binomiale négative qui donnent la probabilité de cessation d'activité du méristème en fonction du cycle de développement. Le nombre de phytomères préformés est inférieur au nombre de phytomères néoformés. La néoformation de l'UC diminue avec l'augmentation de l'âge physiologique des méristèmes (catégorie d'axes).

**Tableau 6:** Paramètres estimés des distributions du nombre d'entre-nœuds des UC1 et 2 et probabilité de passage de la pré à la néoformation en fonction des catégories d'axes

Axes	UC	E	M	V	Préformation		Probabilité de passage	Néoformation	
					k1	b1	pbP	k2	b2
Axe1	UC1	210	9.6	13.1	3	1	1	7	0.49
	UC2	150	5.0	6.1	3	1	1	3	0.35
Axe2	UC1	149	8.2	10.4	3	1	1	7	0.45
	UC2	70	5.4	4.3	3	1	1	3	0.44
Axe3	UC1	220	5.7	5.1	3	1	1	4	0.41
	UC2	77	4.8	3.6	3	1	1	2	0.48
Axe4	UC1	100	4.2	1.9	3	1	1	3	0.30
	UC2	-	-	-	-	-	-	-	-

*E= effectif ; M= moyenne ; V= variance ; pbP=la probabilité de passage de préformation en néoformation.*

Il a été noté que les probabilités des lois binomiales négatives sont peu variables. Le paramètre  $b_2$  compte tenu de la précision peut être considéré comme constant ( $b_2=0.42$ ). L'effet âge physiologique est fortement marqué, uniquement sur le paramètre  $k_2$  à partir de l'âge 3, de même que le rang de l'UC (la deuxième UC d'une pousse est deux fois plus petite que la première). Les axes courts d'âge physiologique 4 ont des pousses monocycliques.



**Figure 14:** Ajustement des distributions du nombre de phytomères dans les UC à des lois binomiales négatives  $(k_2, b_2)$  décalées de 3. Le décalage correspond à une partie préformée de 3 phytomères.

### 3.2.1.1.2. Le taux de polycyclisme

La fréquence de polycyclisme annuel est calculée pour les différentes catégories d'axe. La formation d'une deuxième UC dans la pousse annuelle est dépendante de la catégorie d'axe (**Tableau 7**)

**Tableau 7:** fréquence du polycyclisme chez le Teck en fonction des catégories d'axes

Catégorie d'axes	Effectif	Effectif	Fréquence des pousses annuelles bicycliques
	U.C.1	U.C.2	
Axe 1	210	150	71%
Axe 2	149	70	46%
Axe 3	220	77	35%
Axe 4	100	0	0%

---

Le taux de polycyclisme diminue avec l'augmentation de l'âge physiologique du méristème. Les pousses annuelles bicycliques sont en moyenne plus fréquentes sur le tronc que sur les branches et les rameaux (**tableau 7**). Le polycyclisme très fréquent sur le tronc disparaît pour les rameaux 4 (axes courts).

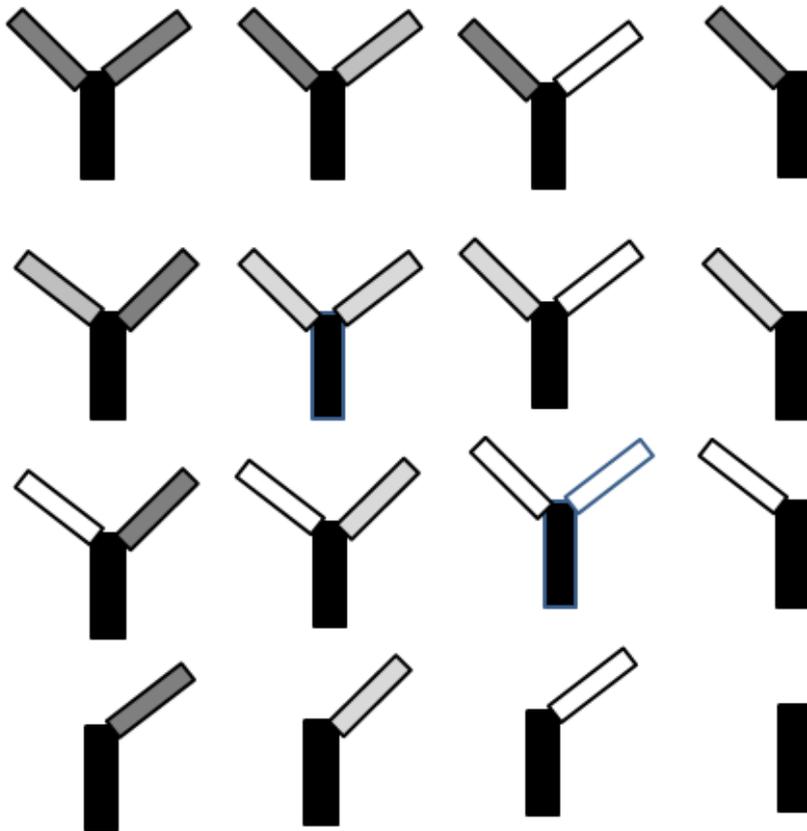
### 3.2.1.1.3. Le processus de ramification

#### *Répartition des axes latéraux sur l'unité de croissance en fonction de leur catégorie*

Pour étudier la coexistence des différents types d'axes au niveau du nœud, un tableau de contingence a été construit (**tableau 8**), c'est-à-dire un tableau dénombrant les modalités croisées des types d'axes portés par le nœud : nœud non ramifié, branche ou axe2, rameau long ou axe3, rameau court ou axe4. Cette démarche a permis par la suite, de comparer les effectifs observés de chacune des cases ( $N_{ij}$ ) aux effectifs théoriques ( $N_{ij}^*$ ) de la loi chi-2 qui seraient obtenus s'il n'y avait aucun lien entre les types d'axes c'est-à-dire si la répartition des axes se faisait de façon indépendante. Cette répartition est donnée par le **tableau 8**. Le nombre total de couples observé est 739. Pour chaque nœud, trois situations peuvent être observées: les couples (1,1), (1,0), (0,0) qui définissent l'état de la ramification du phytomère.

- Deux rameaux (ce qui donne 6 paires de combinaisons possibles avec 3 catégories d'axe portés)
- Un rameau (ce qui donne 3 combinaisons possibles avec 3 catégories d'axe portés)
- Aucun rameau

La combinatoire engendrée par les 3 types d'axes est affichée sur **la figure 15**.



**Figure 15:** Différentes combinaisons possibles des catégories d'axes par paire par nœud. Les figures symétriques par rapport à la diagonale, ne sont pas identifiables séparément et sont groupées en une seule classe.

**Tableau 8:** Nombres moyens observés de nœuds de l'unité de croissance du tronc pour les différentes combinaisons de catégories d'axes : Axe 2 (branche maîtresse), Axe 3(rameau long), Axe 4 (rameau court), Non ramifié correspond au nœud vide

Observés	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Non ramifié	Total	Proportion
Axe 2	20	6	3.5	10.5	40	0.054
Axe 3	6	42	4.5	14.5	67	0.091
Axe 4	3.5	4.5	16	16.5	40.5	0.055
Non ramifié	10.5	14.5	16.5	550	591.5	0.800
<b>Total</b>	40	67	40.5	591.5	739	1

Ce tableau a donc 4 lignes (3 types d'axes portés+ nœud non ramifié) et 4 colonnes (3 types d'axes portés+ nœud non ramifié). Il est adjoint à ce tableau les marges où sont effectués les totaux et les proportions en ligne et les totaux en colonnes.

Il a été noté que 80% des nœuds ne sont pas ramifiés. Les probabilités de ramification pour un bourgeon axillaire sont respectivement pour les branches principales (axe2), les rameaux longs (axe3) et les rameaux courts (axe 4),  $p= 0.054$ ,  $p= 0.091$  et  $p= 0.055$ .

**Tableau 9:** Nombres moyens attendus de nœuds de l'unité de croissance du tronc pour les différentes combinaisons de catégories d'axes. L'hypothèse de la théorie est l'indépendance entre les catégories d'axes (la loi du  $\chi^2$ ).

Théoriques	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Non ramifié	Total
Axe 2	2.2	3.6	2.2	32.0	40.0
Axe 3	3.6	6.1	3.7	53.6	67.0
Axe 4	2.2	3.7	2.2	32.4	40.5
Non ramifié	32.0	53.6	32.4	473.4	591.5
<b>Total</b>	40.0	67.0	40.5	591.5	739.0

En comparant les **tableaux 8 et 9**, il a été constaté que les rameaux ont une forte tendance à se regrouper par catégories. Les proportions de paires de même nature sont fortement augmentées, par rapport à une distribution des types d'axes au hasard. Une appréciation globale de la ramification peut être donnée en considérant les nœuds avec 2 axes, 1 axe et 1 vide, et 2 vides, avec le tableau suivant :

**Tableau 10:** nombres moyens observés de combinaisons de nœuds ramifiés (1 ou 2 rameaux) et non ramifiés.

observés	ramifié	Non ramifié	total	proportion
ramifié	106	41.5	147.5	0.200
Non ramifié	41.5	550	591.5	0.800
total	147.5	591.5	739	1.000

La probabilité de ramification est :  $a = 0.2$ . En utilisant cette valeur, la répartition théorique suivante devrait être obtenue :

**Tableau 11:** nombres moyens attendus de combinaisons de nœuds ramifiés et non ramifiés.

théoriques	ramifié	Non ramifié	total
ramifié	29.3	118.2	147.5
Non ramifié	118.2	473.3	591.5
total	147.5	591.5	739

En comparant les **tableaux 10 et 11**, il est constaté qu'il y a beaucoup plus de nœuds à 2 rameaux et de nœuds non ramifiés au détriment des nœuds à un rameau ; ce qui est justement l'attribut d'un couplage entre paires d'axes (De Reffye, 1979). Il a été défini un modèle de couplage qui suppose une probabilité de ramification  $a$  et un couplage  $r$  entre les réalisations selon les formules:

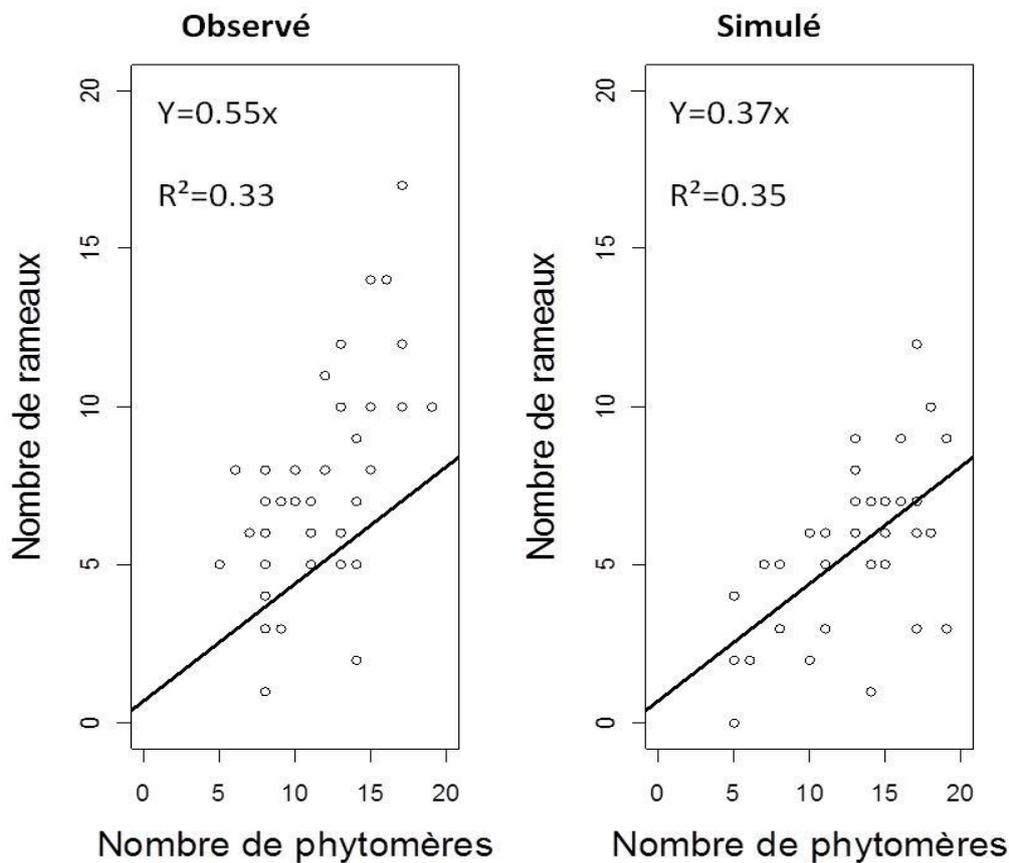
$$p(1,1) = a(r + (1-r)a); \quad p(1,0) = 2(1-r)a(1-a); \quad p(0,0) = (1-a)(r + (1-r)(1-a)).$$

La méthode du couplage permet de mieux discerner les dépendances entre événements. Les proportions observées ont été rétablies avec la valeur  $a=0.2$  et  $r=0.65$ . Le couplage est donc fort. Les nœuds ont tendance à porter une paire de branches ou à demeurer non ramifié. L'analyse a été prolongée en étudiant les couplages sur les paires d'axes par nœud qui sont de même nature. Tous les couplages ont une valeur proche soit  $r=0.65$ . Il y a donc une tendance à trouver deux rameaux latéraux de même catégorie sur un même nœud. Ce phénomène statistique trouve sans doute une origine dans le rapport offre/demande (Q/D) qui est le même localement pour une paire d'axes, ce qui entraîne une corrélation dans la ramification.

#### *Relation entre le nombre de branches de l'UC et sa taille*

Le modèle stochastique de ramification peut être simulé. Le nombre de rameaux par UC croît linéairement avec son nombre de phytomères, mais la probabilité de la ramification est faible.

Le tableau 8 donne la probabilité de ramification en fonction de la catégorie d'axes. Sur les UC1, la probabilité d'observer une branche est  $a_2=0.054$ , un rameau long est  $a_3 = 0.091$  et un rameau court est  $a_4 =0.052$  par nœud et le couplage  $r =0.65$ . La production de branches issues de la simulation a été comparée avec l'observation sur un échantillon de 35 UC (**Figure 16**).



**Figure 16:** comparaison entre l'observation et la simulation de la probabilité de ramification pour un échantillon de 35 UC. La tendance linéaire inhérente au modèle est fortement bruitée par l'aspect stochastique.

#### 3.2.1.1.4. Simulation de l'architecture : structure potentielle

Les ajustements des distributions observées, la fréquence du polycyclisme et la distribution de la ramification sur les unités de croissance permettent via un fichier paramètres, de simuler et visualiser l'architecture de l'arbre. Toutes les pousses ont le même nombre de cycles potentiels qui composent l'année, même si elles arrêtent leur développement plus ou moins tôt. Le nombre de cycle de développement (pas de temps entre 2 entrenœuds successifs) dans une année est au moins égal au nombre de phytomères produits par la plus grande pousse bicyclique. Ces paramètres donnent le nombre de cycles de développement maximum utiles

des distributions par pousse annuelle en additionnant les nombres de cycles des UC1 et des UC2 tronqués au seuil 5%. La fin de croissance d'un axe a été estimée à 36 CD. Il faut rajouter une pause qui marque l'arrêt annuel du fonctionnement de l'arbre soit 37 CD qui sont alloués aux pousses annuelles quel que soit la catégorie d'axes. Le fonctionnement des méristèmes est synchrone à la reprise du développement, puis s'arrête plus ou moins rapidement en fonction de la catégorie d'axes et de la valeur aléatoire du nombre de CD de la loi d'arrêt calculée à partir des distributions de nombre de phytomères. Les données obtenues sur l'activité des méristèmes permettent de calculer la structure potentielle décrite plus haut en fonction de l'âge chronologique. Celle-ci est très volumineuse en « mode liste » (i.e. en considérant la structure topologique) car tous les phytomères du tronc peuvent potentiellement ramifier. Cet inconvénient est supprimé par l'utilisation du « mode matrice » (mode calcul) du modèle GreenLab qui calcule la production de cette structure potentielle sans passer par la reconstruction de la structure topologique.

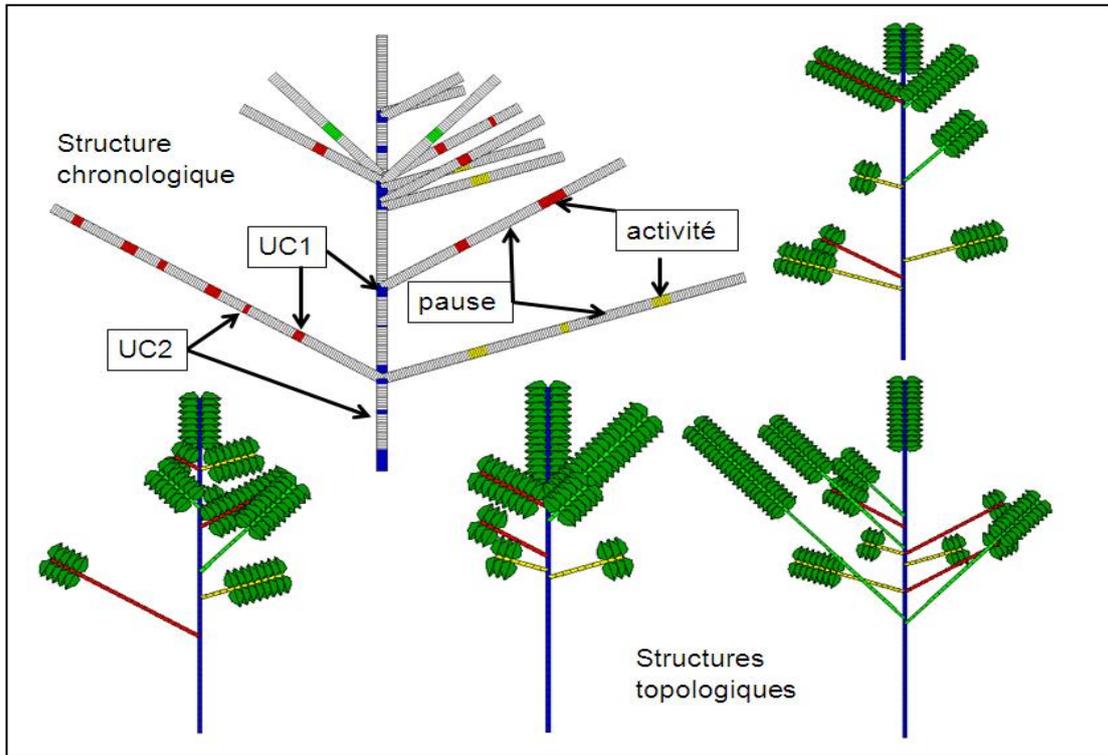
Dans la simulation en « mode liste », la structure topologique est peu fournie à cause du faible nombre de rameaux, on simule et dessine des réalisations stochastiques du développement (**Figure 17**). L'affichage en mode chronologique, montre l'importance des pauses des méristèmes par rapport aux cycles d'activités ou les phytomères sont créés. Or ces pauses sont utilisées pour l'expansion des organes, d'où leur importance pour calculer correctement la croissance de la plante, la deuxième composante du modèle.

### **3.2.1.2. Modélisation de la croissance**

#### **3.2.2.2.1. Spécificité du teck**

Les résultats de l'analyse du développement ont permis de calculer le nombre d'organes produits au cours de la croissance annuelle. Les résultats traduisent que :

- (1) le développement de la partie préformée des UC est synchronisé. L'allongement des organes démarre de manière simultanée en début de croissance;
- (2) le développement de la partie néoformée qui suit immédiatement est synchronisé ;
- (3) l'expansion des organes préformés se fait séquentiellement. Le premier phytomère de l'UC utilise la réserve au début de l'expansion de l'UC, assure une première photosynthèse en relai et les autres phytomères se mettent en place un par un. Tous les phytomères préformés des UC d'un même arbre arrêtent leur expansion simultanément. La préformation est la règle pour toutes les UC.



**Figure 17:** Simulations stochastiques en modes chronologique et topologique du développement du teck à 5 ans à partir de l'automate botanique calibré sur les données. Les âges physiologiques 1,2, 3, 4, sont de couleurs respectives, bleu, vert, rouge et jaune. La structure chronologique simulée est surtout composée de pauses de l'activité du méristème. Lorsque les pauses sont supprimées à l'affichage, une structure topologique est obtenue dont 4 simulations stochastiques sont affichées.

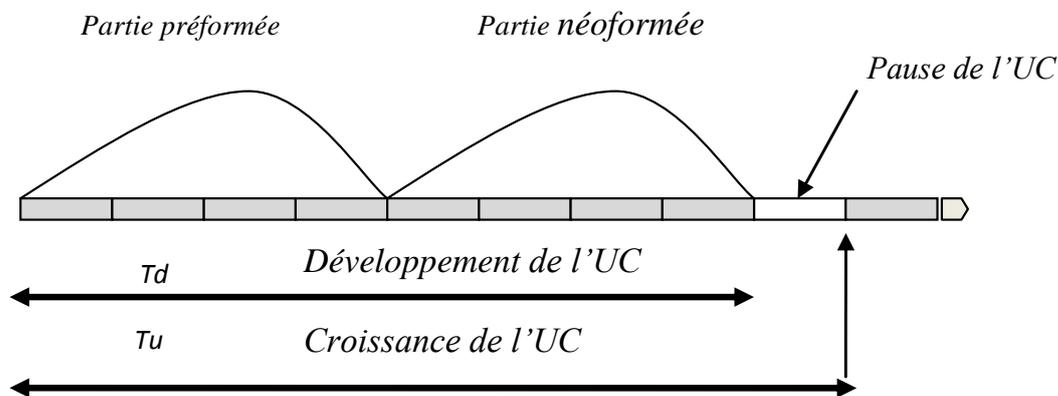
La néoformation se réalise avec une probabilité variant en fonction des catégories d'axes. Les nombres de phytomères de la partie néoformée sont distribués selon une loi binomiale négative. L'arrêt d'allongement de l'UC s'étale dans le temps. Le pas de temps de croissance du phytomère est le cycle de développement. Les unités de croissance ont une période de  $T_u$  cycles de développement. La photosynthèse cesse après la période  $T_d$  qui concerne le développement de l'UC ( $T_d$  est le cycle où se fait l'arrêt du développement).

Le schéma de la croissance de l'UC du teck est donc :

- une période de développement de plusieurs CD pour l'organogénèse des phytomères ;
- une période pour assurer l'expansion des phytomères préformés ;
- une période pour assurer la mise en place des phytomères néoformés ;
- une période sans expansion lors de la petite saison sèche.

Le développement des parties néoformées se déclenche de manière simultanée à l'échelle de la plante avec une probabilité de néoformation. L'arrêt de leur développement est différé selon la loi binomiale positive ou négative de la distribution des durées en cycles de la néoformation. Tous les organes arrêtent simultanément leur expansion en fin de croissance. Dans le paragraphe précédent, il a été montré que l'on définit plusieurs modes de fonctionnement en ce qui concerne le temps de fonctionnement des feuilles  $ta$  et la durée d'expansion des organes  $tx$  en CD. Quand la croissance est continue, il a été imposé au temps de fonctionnement des feuilles  $ta$  d'être supérieur ou égale ( $\geq$ ) à la durée d'expansion des organes  $tx$  en CD. Les feuilles cessent d'être des puits quand leur fonctionnement s'arrête après  $tx$  CD. Quand le développement est rythmique et synchrone, leur fonctionnement s'arrête avant la fin de la durée  $Tu$  en CD qui caractérise l'année. Les règles précédentes peuvent être gardées mais avec la restriction suivante :

$Td+ta < Tu$  : la dernière feuille mise en place ne fonctionne pas au-delà de la durée de la période de croissance. La durée de fonctionnement de la feuille,  $Ta$  et d'expansion des organes  $tx$  dépend alors de leur rang dans l'UC. Le schéma de croissance correspondant est le suivant (**Figure 18**)



**Figure 18:** Schéma de développement et croissance de l'UC d'une pousse annuelle bicyclique de Teck dans le modèle GreenLab

Les débuts de croissance des UC1 et UC2 des pousses annuelles sont synchrones. Les feuilles mises en place par le méristème s'arrêtent toutes de fonctionner au bout de 36 CD, ce qui marque la fin de la période de croissance. La durée d'expansion des organes a été maintenue sur l'intervalle de temps de la croissance de la pousse annuelle, ce qui fait que les derniers

phytomères de la deuxième UC ont eu une expansion inachevée. La période de pause qui suit l'arrêt de fonctionnement peut être minorée à un cycle, car l'augmentation de sa durée est neutre vis-à-vis du développement et de la croissance.

### 3.2.2.2. Calibration du modèle et ajustements des séries organiques

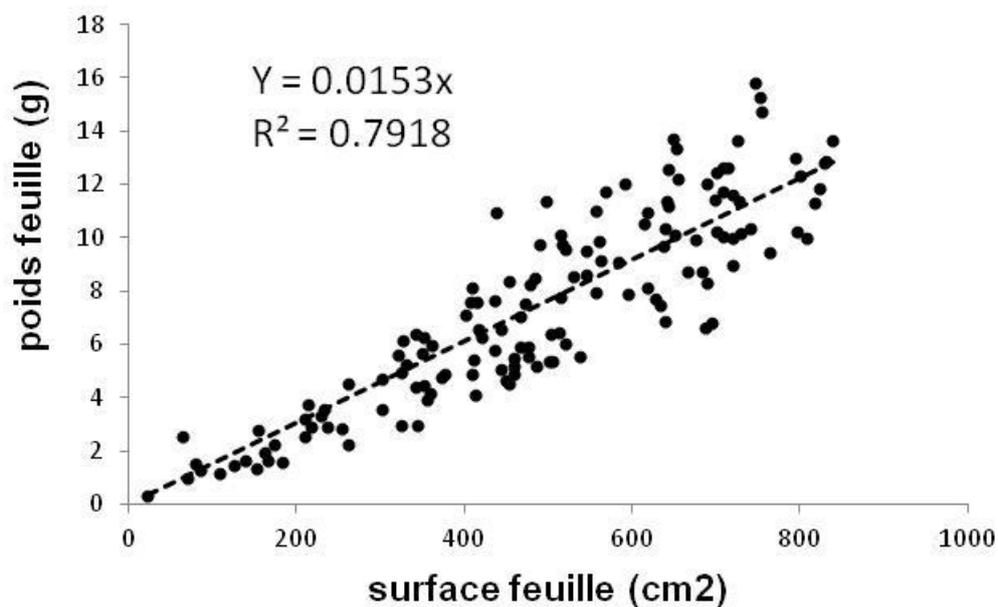
Les paramètres du modèle obtenus à partir de variables mesurées sont:

1-Le poids spécifique  $e$  des feuilles qui est obtenu à partir de la relation entre poids sec et surface des feuilles (**Figure 19**). Ce paramètre correspondant à l'épaisseur est estimé à  $e=0.015\text{g/cm}^2$  pour le teck.

L'épaisseur de la feuille est supposée stable au sein de l'échantillon. C'est une approximation car en réalité la masse surfacique d'une feuille varie en fonction des catégories d'axes pour un stade donné.

2- Le coefficient d'extinction de la lumière  $k$ , intervenant dans la loi de Beer, est fixé à 1.

3-L'allométrie des rapports longueurs - volume des entrenœuds : sur un échantillon de 6 tecks observés à 1 an, il a été constaté que les évolutions du diamètre et du poids des entrenœuds diminuent de la base au sommet de la tige, ce qui conforme au fonctionnement de la croissance secondaire (**Figure 20**).



**Figure 19:** relation linéaire entre le poids sec et la surface d'une feuille, tout axe confondu (le coefficient linéaire est le « poids spécifique »  $e=0.015$ ).

Cependant si le poids et le diamètre des entrenœuds suivent une variabilité acceptable, ce n'est pas le cas pour les longueurs. Les longueurs d'entrenœuds ne sont pas constantes. La longueur des entrenœuds augmente en fin de croissance de la pousse annuelle. Pour que la méthode des moindres carrés fonctionne, il faut rendre la longueur de l'entrenœud constante en posant le paramètre d'allométrie  $\beta = -1$ , ce qui revient à dire que c'est le diamètre qui varie seulement et la longueur des entrenœuds est approximée comme stable.

4- Allométries entre puits : Dans le modèle GreenLab, les organes de même nature sont supposés avoir la même fonction variation de puits quel que soit leur catégorie d'axes. Par contre la force du puits change. Le rapport entre les poids secs des organes des différentes catégories est donc proportionnel au rapport des puits et est calculé en utilisant des allométries: la référence est le puits de l'organe de l'âge physiologique 1 (le tronc), le puits de l'organe d'âge physiologique  $p$  est donc  $Po(p) = k_p * Po(1)$  ;  $k_p$  est l'allométrie qui peut se mesurer directement en pesant les organes ou s'estimer par la GLSQR. Cela signifie que le puits d'un entrenœud d'âge physiologique  $p$  est  $k_p$  fois inférieur sur l'axe d'âge physiologique  $p$  que sur le tronc. Comme les allométries des entrenœuds ne concernent que la taille de la moelle qui correspond à la croissance primaire, elles ont été calculées à partir des mesures faites sur les derniers entrenœuds non lignifiés de chaque catégorie d'axe, où la croissance secondaire est encore faible.

Les changements des valeurs des forces de puits entre l'UC1 et l'UC2 des pousses bicycliques ne peuvent pas être calculés dans l'état actuel du programme GLOUPS. Les valeurs des puits sont corrigées empiriquement pour chaque âge physiologique en supposant que les feuilles des UC 1 et 2 ont les mêmes caractéristiques. Ceci correspond aux observations effectuées sur le teck.

L'allométrie des puits des organes du tronc vaut 1 par définition. Les autres puits se déduisent de la valeur du puits d'organe du tronc, multipliée par la valeur de l'allométrie correspondant à celle de l'organe et de l'âge physiologique considéré. Les allométries des organes diminuent avec l'âge physiologique des axes. Pour les feuilles, les valeurs ne dépendent pas du polycyclisme. Le puits des entrenœuds des UC2 diminue fortement par rapport à celui des UC1 (**Tableau 12**), cela correspond aux entrenœuds courts observés sur les UC2. La détermination des paramètres cachés à partir des dimensions et des masses sèches des organes mesurées se fait avec la GLSQR appliquée sur le modèle de croissance.

**Tableau 12:** allométries entre puits des feuilles et des entrenœuds en fonction des 4 âges physiologiques et le numéro de l'UC dans la pousse annuelle.

<b>allométries des puits des feuilles</b>				
	Pl1	Pl2	Pl3	Pl4
UC1	1	0.78	0.62	0.59
UC2	1	0.78	0.62	0.59

<b>allométries des puits des entrenœuds</b>				
	Pe1	Pe2	Pe3	Pe4
UC1	1	0.14	0.36	0.14
UC2	0.21	0.7	0.1	0

Les paramètres à déterminer sont les paramètres sources R, Sp et Qo et les forces de puits des organes des âges physiologiques 1 avec leur variation, le puits des cernes et le paramètre  $\lambda$  de la loi de Pressler. La surface de production Sp trouvée est une valeur moyenne sur la période de croissance qui inclut l'effet de l'auto-ombrage. La valeur de l'efficacité climatique (**E**) a été normalisée à 1 pour approcher les relations sources puits.

L'intérêt de ce modèle est de pouvoir montrer comment les relations sources-puits expliquent une partie de nos observations faites sur le teck. Ce modèle qui doit s'approcher au plus près des données observées est obtenu à partir d'un ensemble de paramètres. La GLSQR fournit les moyennes et les écarts types des paramètres ; ces écarts types sont calculés sous l'hypothèse d'indépendance entre les paramètres *blue* (*best linear unbiased estimator*) ; ce qui n'est pas forcément réalisé (i.e si un paramètre varie indépendamment des autres). La calibration des paramètres cachés du modèle a porté sur des arbres âgés de 1, 2 et 5 ans.

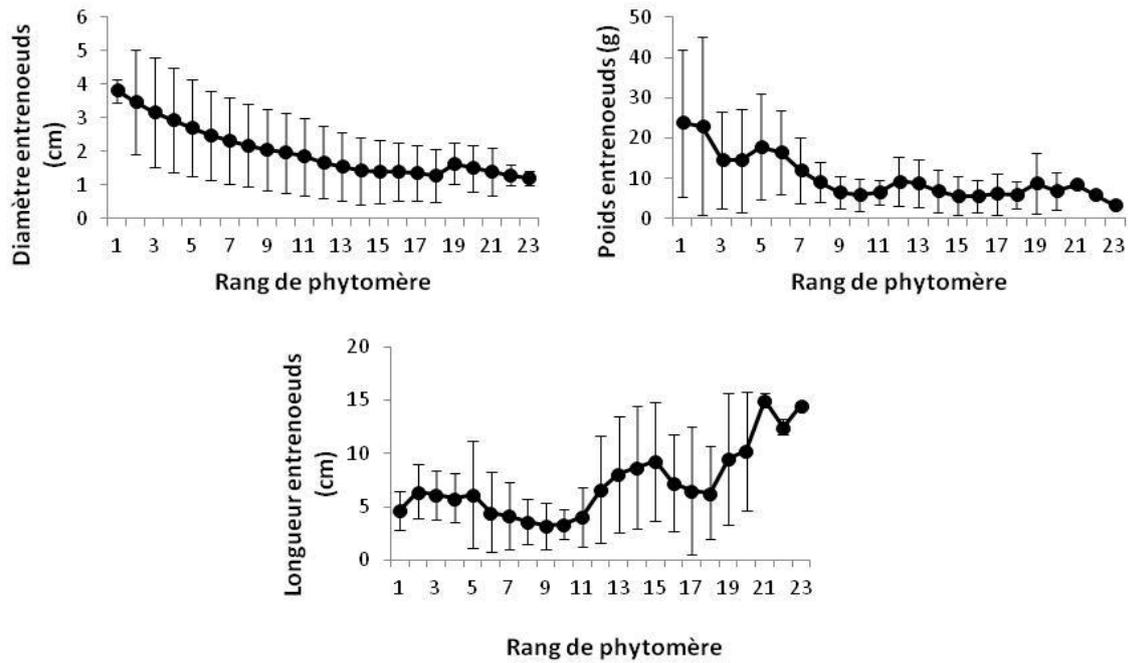
### 3.2.2.2.1. Résultats sur les tecks de 1 an

Il a été montré dans la partie développement du modèle que la distribution du nombre de phytomères correspond à une loi binomiale décalée pour tous les arbres mesurés. Les tecks de 1 an mesurés ne possèdent qu'une seule unité de croissance. Les unités de croissance comprennent au maximum 23 phytomères. Les 17 derniers phytomères portent des feuilles, ce qui correspond à une durée de vie des feuilles estimée de 17 CD. Les 6 premières feuilles sont tombées et ne figurent pas. L'effet de la croissance secondaire est net sur la décroissance du poids des entrenœuds en fonction du rang à partir de la base (**Tableau 13**)

**Tableau 13:** Données réalisées sur les arbres d'âge 1 an: poids sec des organes (entrenœuds et feuilles)

Axe	Année d'apparition UC	UC	Poids sec entrenœud (EN) en g					Poids sec feuille (en g)			
			EN	max	min	moy	écartype	max	min	moy	écartype
Axe 1	1 <sup>ère</sup> année	UC 1	E1	80.5	4.7	23.7	28.36	-	-	-	-
			E2	54.2	2.6	23.03	22.14	-	-	-	-
			E3	28.9	1.9	14.51	12.11	-	-	-	-
			E4	33.7	2.5	14.45	12.89	-	-	-	-
			E5	61.6	0.7	17.88	23.24	-	-	-	-
			E6	78.6	0.9	16.5	30.72	-	-	-	-
			E7	54.7	0.5	11.95	21.24	5.14	1.29	2.16	2.51
			E8	40	0.3	9.08	15.4	8.15	3.78	3.98	5.13
			E9	20.7	0.4	6.46	8.04	10.75	2.78	4.15	6.01
			E10	15.1	0.5	5.86	5.91	19.7	5.1	9.38	10.15
			E11	15.7	0.4	6.6	7.04	21.88	8.26	11.34	15.8
			E12	20.5	0.3	9.26	9.08	18.98	9.31	14.96	13.27
			E13	19.3	0.2	8.8	7.93	20.15	10.91	16.18	19.01
			E14	16.8	0.6	6.83	6.27	19.31	11.2	16.54	13.1
			E15	11.2	0.3	5.73	4.94	19.98	12.1	14.9	15.12
			E16	10	0.8	5.5	4.09	26.1	14.2	21.88	18.78
			E17	19.6	0.1	6.09	9.13	27.04	15.1	20.15	19.6
			E18	21.3	0.1	5.93	10.26	23.13	11.51	18.13	16.4
			E19	17	0.7	8.85	11.52	24.1	14.74	19.18	17.2
			E20	12.9	0.6	6.75	8.69	20.1	12.79	13.78	13.91
			E21	8.4	8.4	8.4	-	22.3	13.7	19.49	10.7
			E22	6	6	6	-	23.8	13.1	19.62	14.71
			E23	3.2	3.2	3.2	-	1.1	0.1	0.21	0.6

Les séries organiques des feuilles et des entrenœuds représentent 46 données ajustées par 6 paramètres.



**Figure 20:** Moyenne et écart-types du diamètre, du poids sec et de la longueur des entrenoeuds en fonction de leur rang de la base au sommet de l'UC des arbres âgés de 1 an.

**Tableau 14:** Paramètres sources et puits du Teck de 1 an. Les deuxièmes coefficients des lois beta de la variation des puits des feuilles B12 et des entrenoeuds Be2 sont fixés à 3

	<b>R</b>	<b>Sp</b>	<b>Qo</b>	<b>B11</b>	<b>Be1</b>	<b>Pc</b>	<b>Pe</b>
<b>Paramètre</b>	246	100.000	13.60	1.59	0.78	0.15	0.61
<b>Ecart-type</b>	45.90	-	8.20	0.15	0.34	0.02	0.28
<b>%CV</b>	19%	-	60%	9%	44%	15%	46%

Les résultats numériques des paramètres qui ont servi à la calibration du modèle à ce stade sont présentés ci-dessous :

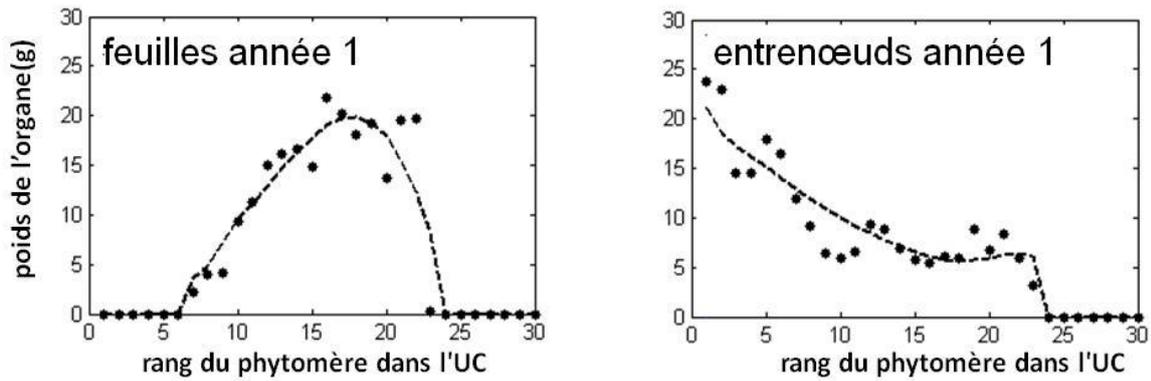
*Les paramètres puits des organes :* Les allométries établies d'une part entre les UC1 et les UC2 et d'autre part entre les catégories n'ont pas servi ici mais elles ont leur importance lorsque le nombre d'UC dans la pousse annuelle excède 1 ou/et le nombre de type d'axe dépasse 1. Le stade de développement 1an a permis la calibration des lois beta. Le puits de la feuille est la référence ( $Pb1=1$ ) ; sa valeur est imposée par la proportionnalité des puits. Le puits des feuilles est supérieur à celui des entrenoeuds et celui des cernes au stade juvénile. La quantité de biomasse sèche allouée aux feuilles est plus importante que celle allouée aux

entrenœuds et aux cernes à cause de la photosynthèse. Ce qui traduit sans doute le fait que la plante sacrifie sa croissance secondaire dans des conditions de croissance assez défavorables et tente de se développer mieux en fabriquant de plus grandes feuilles. Un autre argument est que les arbres étudiés sont au stade jeune de développement correspondant à la phase d'installation de l'arbre qui favorise le développement de la racine. Les coefficients de variations sont forts, conséquence d'un ajustement mono stade. Les résultats indiquent en particulier pour le calcul de puits des entrenœuds un coefficient de variation moyen de 46%. L'interaction entre les paramètres sources et les paramètres puits sont trop fortes pour pouvoir déterminer séparément les valeurs des puits. L'imprécision sur le calcul du puits des entrenœuds peut s'expliquer également par le fait que les entrenœuds rentrent en compétition avec les cernes pour la croissance.

*La croissance secondaire* est modélisée par les éléments de cernes. A chaque feuille correspond un élément de cerne avec un puits constant  $p_c$  qui ne dure qu'un cycle.

*Le poids de la graine  $Q_0$*  : Il est possible d'estimer le poids de la graine car sa contribution en tant que source n'est pas négligeable en début de croissance. Le poids de la graine  $Q_0$  est déterminé empiriquement de façon à ce que l'ajustement des séries organiques soit bon. La valeur trouvée pour que l'ajustement soit bon est de 13.6g (**Tableau 14**). La valeur de la résistance est élevée et quatre fois plus grande que celles des années suivantes (2ans et 5ans). Il s'agit probablement d'un effet de la graine. Les paramètres de la variation des puits sont conformes aux observations. La faiblesse du rapport  $Be_1/(Be_1+3)$  indique un début d'expansion rapide pour l'entrenœud et qui s'amortie rapidement, alors qu'elle est plus lente pour la feuille. La surface de production moyenne ressentie par la plante n'est pas calculable. Elle est fixée à une grande valeur ( $S_p = 100000$ ). Il a été supposé qu'il n'y a pas d'auto ombrage et que la surface totale des feuilles intercepte l'énergie, ce qui caractérise le stade juvénile.

**La figure 21** montre que les séries organiques sont correctement ajustées par la GLSQR. L'effet de l'arrêt du développement sur la dimension des organes est bien marqué. Les 6 premières feuilles sont tombées ; les dernières feuilles sont grandes car elles ont continué leur expansion après l'arrêt du fonctionnement du méristème. Par contre les derniers entrenœuds formés sont courts à cause de la forme de la variation du puits qui limite leur expansion. En revanche l'effet de la croissance secondaire est net sur la décroissance du poids des entrenœuds en fonction du rang à partir de la base.



**Figure 21:** ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges de teck de 1 an. Les ronds correspondent aux mesures observées sur les plantes et les courbes en pointillées correspondent aux calculs du modèle (la théorie)

### 3.2.2.2.2. Résultats des ajustements multi- stades de développement: tecks de 2ans et 5ans

Le nombre de phytomères théoriques produits par l'automate botanique et par âge physiologique à 5 ans est donné **tableau 15** :

**Tableau 15:** nombre moyen de phytomères d'un arbre de 5 ans en fonction de l'âge physiologique du méristème

âge physiologique.	1	2	3	4
nombre de phytomères	78.4	100.2	116.2	55.1

Les données des arbres 2ans et de 5ans sont ajustées avec un seul jeu de paramètres (la stabilité des paramètres n'est assurée que par ajustement multi-stade). Les tecks de 2 ans ne sont pas ramifiés. La fréquence de polycyclisme est 71% et les lois du développement sont les mêmes que celles des tecks de 1 an. Sur les tecks de 5ans, la ramification n'apparaît qu'à partir de la deuxième année. La structure est composée de quatre catégories d'axes, de deux unités de croissance par pousse annuelle, et deux types d'organes (feuilles et entrenœuds). Le fichier cible comprend 16 séries organiques. Ces séries organiques sont normalement ajustées par 19 paramètres au total : 4 paramètres sources, 9 paramètres puits par cycle, 2 paramètres pour la loi de Pressler (croissance secondaire) et 4 paramètres pour la variation des puits. Les ajustements se font sur les poids des organes cumulés au niveau des unités de croissance en tant que compartiment d'organe : feuille ou entrenœud. Le fichier cible est composé des UC qui sont décrites rang par rang à partir de la base, par le poids de leurs organes selon leur âge

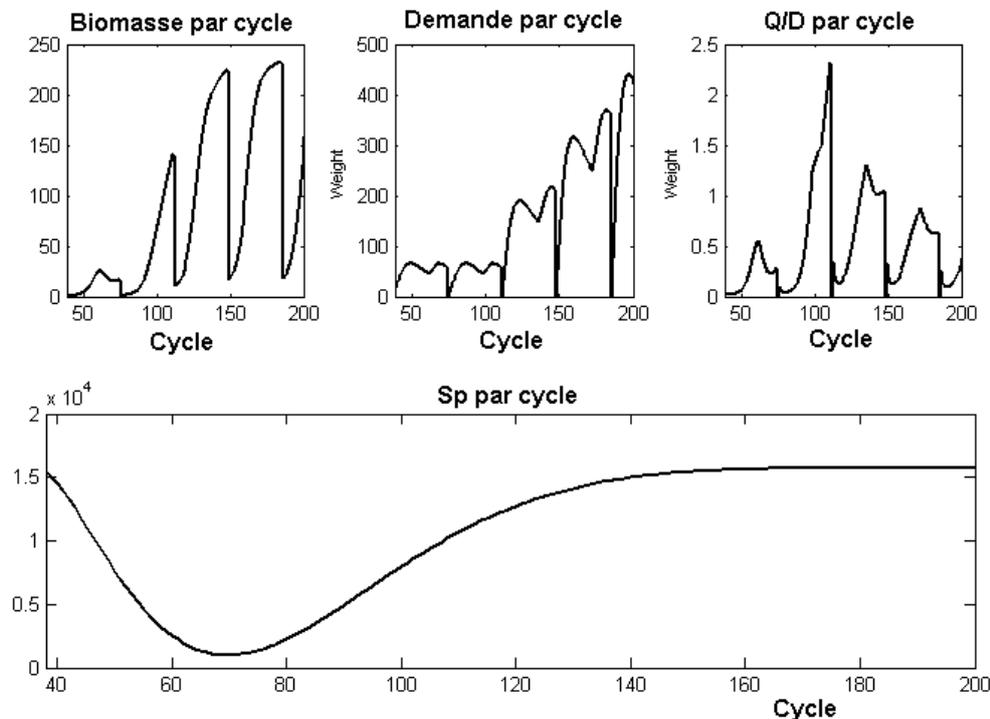
chronologique et la catégorie d'axe. Les pousses du tronc, des branches et des rameaux longs sont mono ou bicycliques alors que les pousses des rameaux courts ne sont que monocycliques, ce qui donne sept séries organiques pour les entrenœuds (**figure 23**) et également 7 séries organiques pour les feuilles (**figure 24**). Le cumul des poids des organes observés et calculés sont en bon accord. Le décalage qu'on observe entre certains points (observé et ajusté) est dû au faible poids de certaines UC, ce qui fait que l'ajustement au niveau de la pousse reste acceptable.

*Les paramètres des lois beta de variation des puits* : Il n'est pas possible de recalculer les paramètres des variations des puits par la GLSQR (qui ne converge pas). Les valeurs des lois beta calculées à partir des données issues des arbres de 1 an ont été reprises. Comme référence, elles sont valables par hypothèse pour toute la durée de la croissance. Le paramètre poids de la graine  $Q_0$  est fixé à 10g. Les paramètres inconnus sont donc les puits des feuilles et les puits des entrenœuds des UC1 et UC2, le puits des cernes et le mode de répartition, la résistance R, la surface de production  $S_p$ . Seul le puits du tronc est ici calculé. Les puits des organes des branches, rameaux longs et rameaux courts sont estimés directement par allométrie, d'une part entre les catégories d'axes et d'autre part entre UC1 et UC2 (**tableau 12**). Ce qui revient à calculer finalement que 5 paramètres cachés à estimer à partir des 80 données architecturales du fichier cible.

*La surface de production  $S_p$*  :  $S_p$  varie fortement en cours du développement de l'arbre conséquence d'une augmentation de la complexité de la cime entre un arbre de 2 ans et un arbre de 5 ans. La tendance de l'évolution de  $S_p$  ressemble à une courbe en U lorsque les arbres de 5 ans sont ajustés simultanément avec un autre stade de développement.  $S_p$  a été supposée comme étant une fonction somme de 2 exponentielles (**Figure 22**):

$S_p(i) = k_1 \cdot \exp(-a_1(i)) + k_2 \cdot \exp(-a_2(i))$ . Ce qui convient particulièrement bien pour une surface de production qui est, au début, infinie, puis diminue et augmente avec l'étalement de la couronne. Les paramètres  $k_1$  et  $k_2$  peuvent être égaux et grands. Les paramètres  $a_1$  et  $a_2$  sont calculés par la GLSQR. Pour y arriver il faut les lier car il n'est pas possible de les estimer séparément. Il a été donc posé  $a_2 = k a_1$ . La solution  $k_1 = k_2 = 50000$ ,  $a_1 = 2.74$  et  $a_2 = 9.02$  est acceptable pour le multi-ajustement. La forme correspond bien à celles données par les ajustements individuels qui donnent évidemment une valeur de  $S_p$  moyenne chacun. La forme en U de la courbe  $S_p$  est affichée (**Figure 22**). Elle dépend de 3 paramètres

de forme :  $a_1$  et  $a_2$  sont calculés en même temps que les autres paramètres sources puits. La variation de  $Sp$  est due aux coefficients de forme  $a_1$  et  $a_2$  de la fonction  $Sp$  et optimisés par la GLSQR. Sa forme minimise l'erreur entre les observations et les calculs des séries organiques des UC.



**Figure 22:** Bilan du fonctionnement rythmique du teck ; production de biomasse de la plante par cycle, coût de construction des organes par cycle et ratio de la production sur la demande qui représente l'équilibre trophique de la plante et évolution de  $Sp$  au cours du développement. Le logiciel Gloups initie le fonctionnement de l'arbre avec un décalage du développement de 37 CD de la pousse annuelle.

La production de biomasse montre des minima qui correspondent aux réserves en attente lors de la saison sèche (**Figure 22**). L'effet de l'arrêt intra annuel d'allongement produit un minimum local de la demande des phytomères des UC1. Les coefficients de variation des paramètres sont à un niveau acceptable mis à part les coefficients de forme qui contrôlent l'évolution de la surface de projection  $Sp$  (**Tableau 16**).

**Tableau 16:** paramètres sources puits du Teck en ajustement multi stades (2ans et 5ans)

	<b>R</b>	<b>a1(Sp)</b>	<b>a2(Sp)</b>	<b>Pc</b>	<b><math>\lambda</math></b>	<b>Pe</b>
<b>Paramètre</b>	67.2	2.74	9.02	1.4	1.2	6.75
<b>Ecart-type</b>	4.7	1.5	5.2	0.15	0.04	0.94
<b>%CV</b>	7%	55%	58%	11%	3%	14%

*La croissance secondaire* : La croissance secondaire qui est importante est contrôlée par deux paramètres, la force du puits du cerne  $P_c$  et le coefficient de diffusion des assimilats  $\lambda$ . En effet, le coefficient  $\lambda$  est voisin de 1, ce qui montre que l'on est proche de la loi de Pressler qui stipule que la surface de cerne de l'année est proportionnelle au nombre de feuilles présentes. La résistance est 4 fois plus faible qu'à un an. Cela peut s'expliquer soit par le fait que la production de biomasse surfacique d'une feuille au stade développement supérieur est plus forte que celle de 1 an ; soit par le fait que l'échantillon à un an, très homogène, n'est pas représentatif des populations des stades de développement supérieurs étudiés.

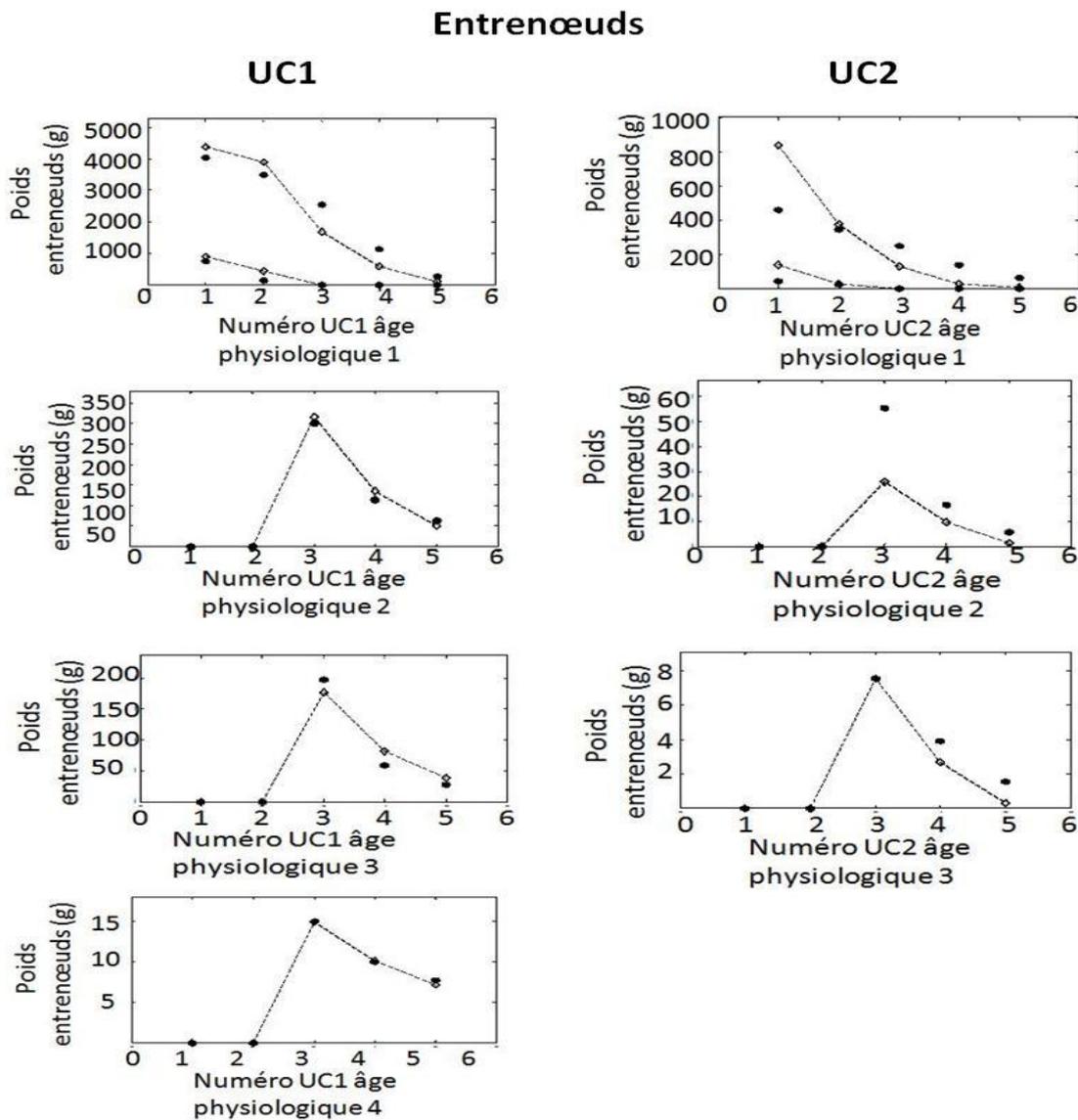
*La force des puits des organes* : Les puits des entrenœuds des UC1 et UC2 sont calculés séparément par la GLSQR :  $Pe(uc1)=0.62$  ;  $Pe(uc2)=0.21*6.75 =1.41$ . Les entrenœuds du tronc des tecks ramifiés et les cernes ont pris en moyenne respectivement 6.75 fois et 1.4 fois plus de matière que les feuilles du tronc. Le tronc concentre la plus grande partie du poids à cause de l'effet de la loi de Pressler sur la croissance secondaire qui est bien contrôlée avec seulement deux paramètres pour tous les types d'axes. Les 6 paramètres présentés dans le tableau précédent permettent de bien représenter la répartition de la biomasse dans la structure de l'arbre au niveau des UC.

### **3.2.2.2.3. Production et répartition de la biomasse**

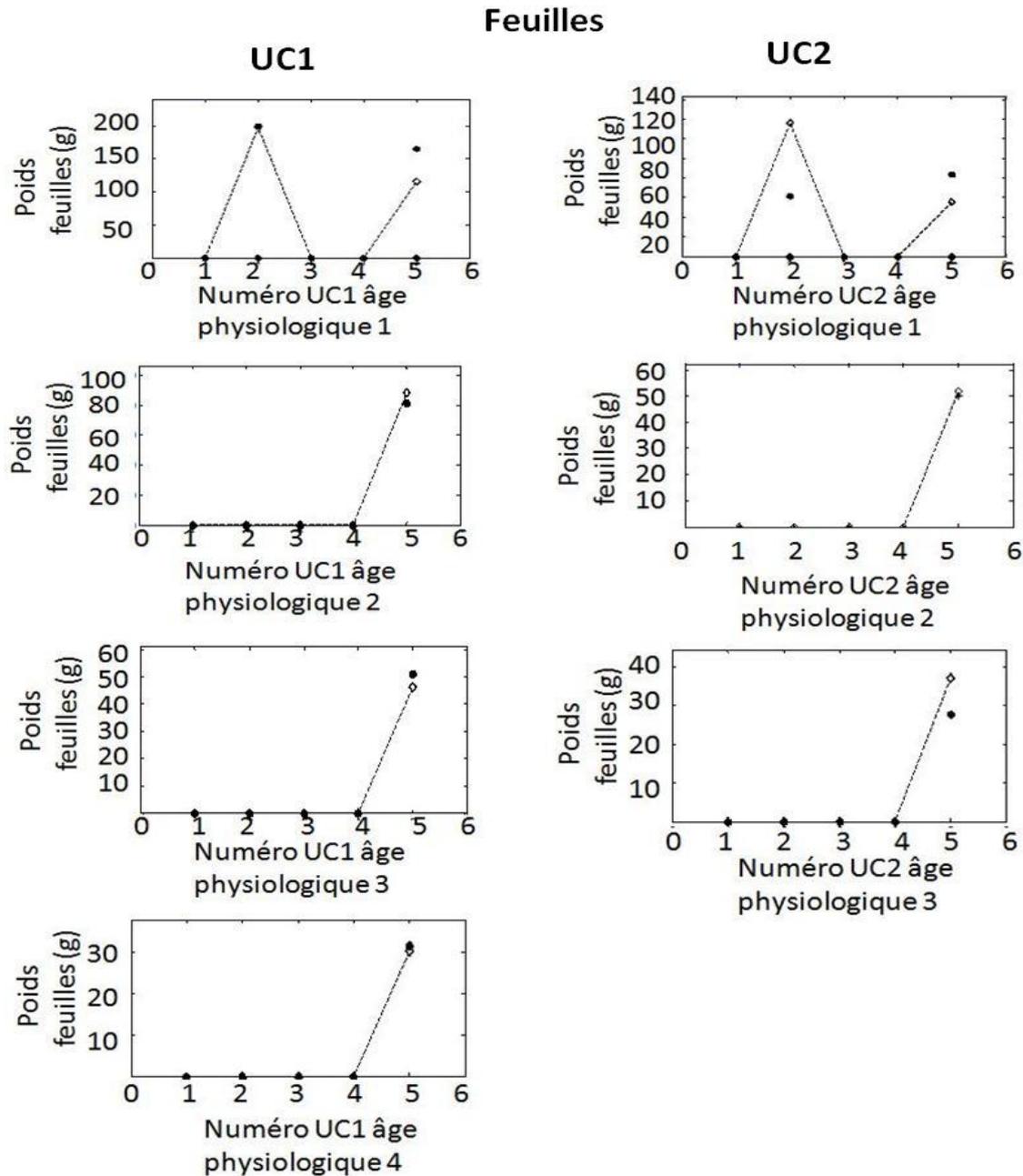
La **figure 25** indique la répartition de la biomasse produite cumulée lors de la croissance annuelle de la plante entre les compartiments suivants :

– Compartiment tige : la proportion de matière allouée aux entrenœuds est assez faible, cela vient du fait que le rapport  $Bi1/ (Bi1+3)$  est faible ; leur temps d'expansion se fait dans un intervalle du temps plus court par rapport à celui des feuilles; lorsque la ramification apparaît sur le tronc, la biomasse allouée aux EN du tronc diminue progressivement au profit de celle allouée aux branches et aux rameaux.

– Compartiment feuilles : la biomasse allouée au niveau des feuilles est plus grande que celle qui est allouée aux entrenœuds ; par conséquent, les feuilles de teck sont très grandes. Lorsque la ramification apparaît, la biomasse foliaire se répartit progressivement dans les différentes catégories d'axes

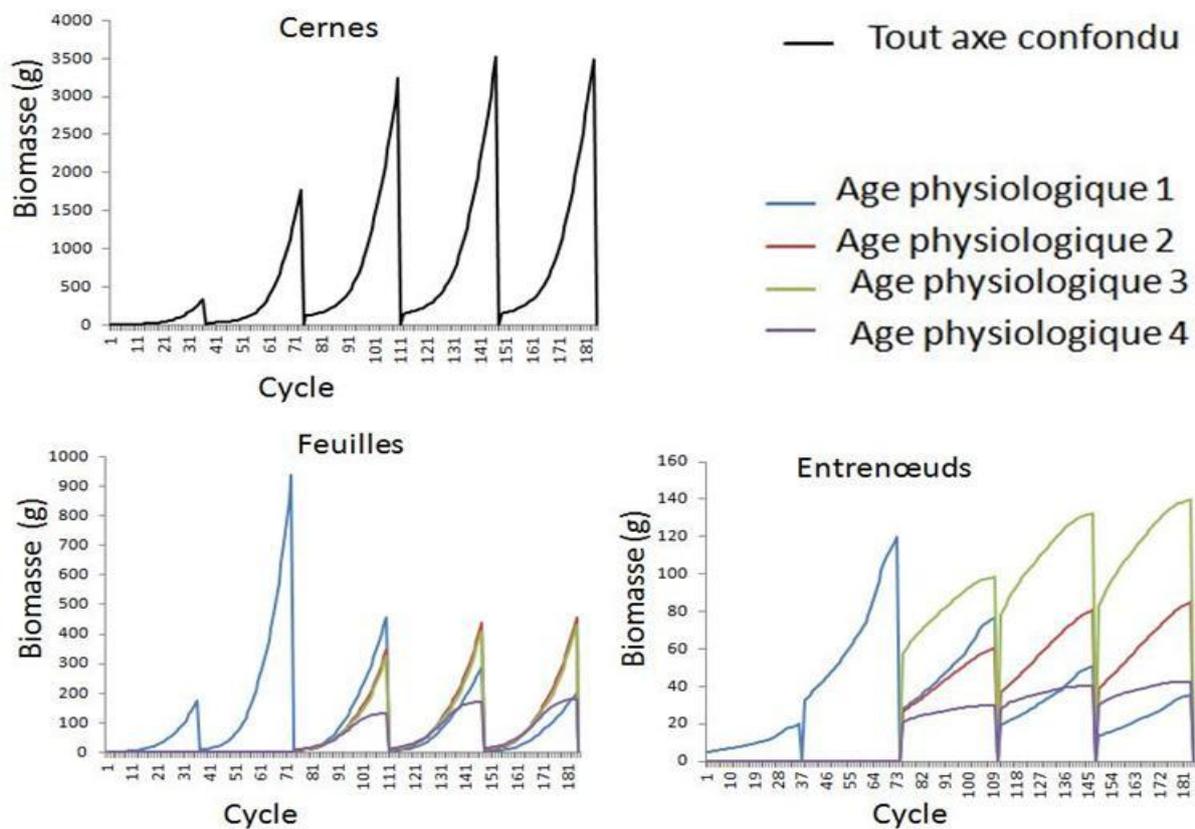


**Figure 23:** Multi-ajustement du poids sec des entrenœuds des UC1 et UC2 en fonction de l'âge de l'UC pour les 4 âges physiologiques (tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts) de pour les tecks de 2 ans et 5 ans.



**Figure 24:** Multi-ajustement du poids sec des feuilles des UC1 et UC2 en fonction de l'âge de l'UC pour les 4 âges physiologiques (tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts) de pour les tecks de 2 ans et 5 ans.

–La croissance secondaire : la proportion de la biomasse allouée aux cernes est plus élevée que celle allant aux autres compartiments : une phase d'augmentation liée à la phase d'établissement de l'arbre et une phase relativement constante liée à un régime régulier de croissance du jeune arbre. D'une manière globale, la quantité de biomasse est faible au début de la croissance pour tous les compartiments et augmente avec la surface foliaire du houppier.

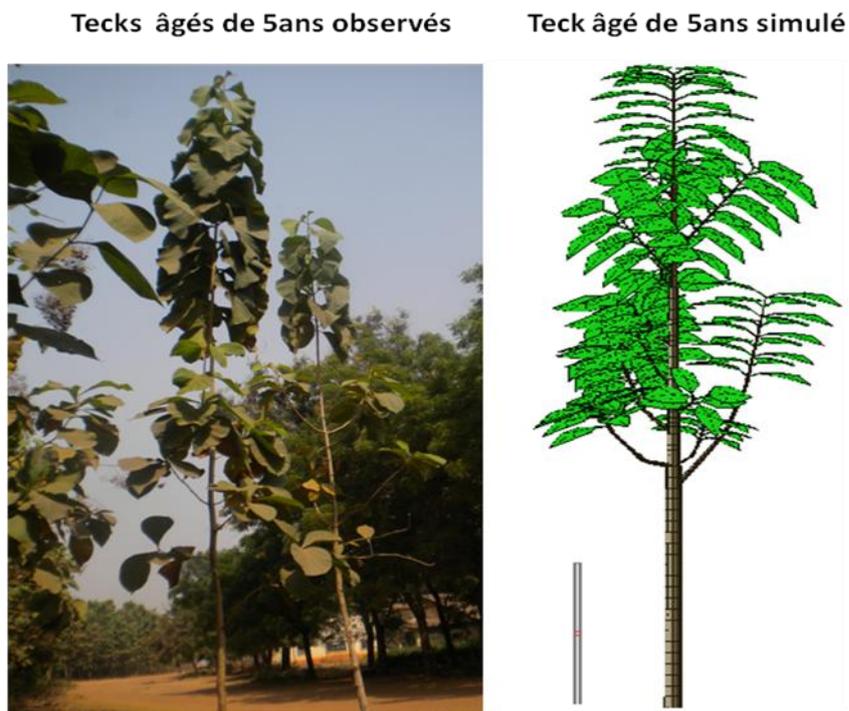


**Figure 25:** Evolution de la biomasse produite pour chaque compartiment (cerne, feuilles, EN) en fonction du cycle de développement pour chaque catégorie d’axes (âge physiologique : tronc, branches, rameaux longs et rameaux courts). Les feuilles fonctionnent 36 CD, ce qui marque la fin de la période de croissance. Le 37ème cycle de développement (CD) marque l’arrêt inter annuel de croissance.

### 3.2.2. La simulation

Dans le présent travail, les calculs du développement (description des cohortes d’organes) et de la croissance (biomasse produite par compartiments et les séries organiques) par la méthode des moindres carrés généralisée et les illustrations des plantes simulées sont implémentées dans le logiciel GLOUPS. La simulation est une réalisation numérique du modèle. Elle passe par l’intégration dans le programme, des paramètres des lois de développement qui via l’automate botanique génèrent la production des méristèmes édificateurs. Les équations des lois de croissance sont traduites dans un fichier de paramètres du programme et permettent la construction des arbres. Dans le *fichier paramètre* du logiciel, sont également intégrés un certain nombre de paramètres topologiques et géométriques tels que le nombre d’axillaires par nœud, la longueur et le poids des organes (entrenœuds et

feuilles), le diamètre des rameaux, les allométries définies pour le passage entre les UC1 et UC2 d'une pousse annuelle, le poids spécifique de la feuille, les angles de branchement s'ils existent, etc. Seul le cumul des différents types de rameaux compte dans la simulation de la croissance. Leur position dans l'UC et leur répartition au niveau des nœuds n'influent pas sur la demande. Il est donc obtenu des tecks différents, résultat du fonctionnement stochastique. Les plantes obtenues par simulation ont un comportement proche de celles observées (**Figure 26 et en annexe 4**)



**Figure 26:** Tecks âgés de 5 ans observés et simulés en 3D

### 3.2.3. Synthèse et discussions

#### 3.2.3.1. Modèle de développement du Teck

Le regroupement des arbres d'âges différents dans la partie développement du modèle est justifié dans la méthode utilisée car les arbres sont tous au même stade de développement : le stade « jeune arbre ». Toutes les UC1 ont été regroupées ensemble indépendamment du fait qu'elles aient ou non été suivies par une 2ème UC. Les débuts d'allongement sont synchrones entre les axes pour les UC1 et UC2, par contre les arrêts d'allongement des UC sont plus variables. Le développement des UC2 a été supposé synchrone. Ce qui a été vérifié par un suivi de croissance réalisé en 2015 (Afelete, 2015). Les arbres étudiés ont permis d'établir les

paramètres des lois de croissance propre au teck, ainsi que le plan d'organisation de cette espèce. En effet, la distribution du nombre de phytomères par unité de croissance suit une loi binomiale négative dont les caractéristiques dépendent du type d'axe. Une telle distribution permet de dire que l'apparition d'un phytomère se fait indépendamment des réalisations antérieures et l'arrêt de fonctionnement du méristème en fin d'allongement est étalé dans le temps. Ce type de loi est fréquent et caractéristique dans les processus stochastiques pour modéliser la cessation du fonctionnement du méristème apical de l'axe. Le développement stochastique des unités de croissance du teck suit la même loi que celle trouvée pour le merisier (Fournier, 1989) ou le peuplier (Caraglio 1990, non publié). Cinq paramètres définissent le fonctionnement du teck : les paramètres de la loi qui ajustent la partie préformée sont communs pour toutes les UC tandis que ceux de la loi qui ajuste la partie néoformée diffèrent entre l'UC1 et l'UC2; des feuilles néoformées (non présentes dans le bourgeon avant son ouverture) constituent une partie des UC du teck même pour les rameaux courts. D'autres paramètres ont été calculés pour caractériser le développement de l'arbre : la fréquence de polycyclisme et la probabilité de ramification. La fréquence de polycyclisme diminue avec l'âge physiologique du méristème. Le polycyclisme témoigne donc d'une forte vigueur de l'axe et s'observe surtout sur le tronc et chez les jeunes arbres (Sabatier et al., 2003). La phyllotaxie est opposée décussée par conséquent un phytomère porte deux productions axillaires. Ces résultats montrent une forte probabilité d'avoir des axes latéraux de même catégorie. L'intégralité des résultats obtenus de l'étude du développement des unités de croissance (loi de croissance, probabilité de passage de la pré et à la néoformation, taux de polycyclisme et probabilité de ramification) est résumée dans un automate de croissance qui calcule le nombre d'organes produits au cours du temps. Ces notions de botanique concernant l'architecture y compris le marqueur temporel du développement sur les axes que constitue l'unité de croissance, sont absentes dans la plupart des modèles empiriques forestiers (EFM, Dreyfus, 1993) et dans des cas d'architecture simple (Lu, 2012). Dans ce sens, ces modèles ne prennent pas en compte la dynamique de développement des axes puisqu'ils ne se basent que sur des tables de croissance en hauteur et en diamètre des troncs pour différents itinéraires culturaux avec parfois un relevé sommaire de la dimension du houppier (position de la première branche vivante, diamètre du houppier) et ne tiennent pas compte des notions élémentaires essentielles de botanique concernant l'architecture. Le Teck est le tout premier arbre stochastique modélisé où l'intégralité de la complexité du développement est prise en compte hormis la floraison non encore prise en compte dans le modèle. La modélisation de l'architecture du Teck a posé des difficultés dues à l'expression du polycyclisme et aux

probabilités de pré-et-néoformation des unités de croissance. Il faut souligner ici qu'il n'est pas systématiquement nécessaire de développer des modèles aussi complexes pour pouvoir répondre à certaines questions concernant la croissance d'un arbre mais tout dépend de l'objectif recherché. Des modèles plus simples sont en effets suffisants pour prévoir, par exemple, la production globale de biomasse au sein d'un compartiment. L'objectif de départ de cette étude de modélisation était d'introduire la notion de l'infradensité dans le modèle Greenlab pour expliquer les relations entre l'architecture et la qualité du bois. Pour cela, la prise en compte de la dynamique et de la répartition dans la structure est essentielle. Pour cela, il faut un marqueur temporel du développement comme l'unité de croissance. Du fait de l'état d'avancement du modèle, il n'est pas possible d'expliquer à l'heure actuelle les interactions entre l'architecture et la qualité de bois, sans avoir résolu au préalable le problème du polycyclisme et de la pré-et-néoformation, processus clés de la croissance annuelle du teck. Ce travail bien qu'il reste préliminaire et appliqué à de jeunes arbres a néanmoins permis de comprendre et de reproduire la croissance globale du teck.

### **3.2.3.2. Modèle de croissance du Teck**

Les données mesurées telles que les dimensions et le volume des organes ne peuvent être directement considérées comme des paramètres, mais comme le résultat du fonctionnement photosynthétique de la plante. Leurs valeurs dépendent de paramètres cachés de la plante (par exemple la force des puits), déterminés par ajustement du modèle sur des données de plantes réelles. Ainsi, il a été noté que les valeurs de forces de puits des feuilles obtenues diminuent lorsque l'âge physiologique des axes augmente mais ces valeurs ne dépendent pas du polycyclisme (voir tableau de synthèse des résultats de la partie croissance, **tableau 17**) ; les valeurs de forces de puits des entrenœuds des UC2 diminuent fortement par rapport aux UC1. Les valeurs de la force du puits des entrenœuds et celles de la croissance radiale augmentent avec l'âge des arbres tandis que celles des feuilles diminuent quand l'âge des jeunes arbres augmente. Il découle de ces observations que le jeune teck privilégie le tronc au détriment des autres types d'axes. Lorsque la ramification apparaît, la force du puits de l'entrenœud d'un rameau long par exemple augmentera plus que celui d'une branche principale. Ainsi, la plante investit plus dans tel ou tel type d'organes selon son stade de développement. Selon la quantité de matière qu'ils reçoivent, les organes vont réagir différemment, en termes de puits ou coût de construction et de maintenance des tissus. Au début de sa croissance, la jeune plante augmente la surface de ses feuilles (augmentation du puits, diminution de l'épaisseur).

Mais elle ne pourra pas poursuivre trop longtemps sur ce rythme de peur de ne pas grandir longtemps (nécessité aussi d'investir dans une structure mécanique stable : entrenœuds plus épais, croissance secondaire). Au début de la croissance, les jeunes tecks produisent encore peu de biomasse, ils privilégient les feuilles, pour plus de productivité. Cela a été observé également chez le maïs (Lu, 2011) et le Riz (Mathieu, 2006): le volume de l'entrenœud augmente plus vite que celui de la feuille. Quand la plante produit suffisamment de matière, elle investit dans les axes, notamment pour la stabilité mécanique (augmentation du puits des cernes), ou bien dans leur croissance (augmentation du puits des entrenœuds) pour capter de la lumière. Chez le maïs, Lu (2011) a noté que lorsque le limbe a atteint une certaine taille, la quantité de matière attribuée à la gaine augmente plus en proportion que celle attribuée au limbe. C'est aussi pour la plante un moyen de stocker des réserves. Lors de mesure de l'évolution de la morphologie des unités de croissance à différents stades de développement chez le hêtre, il a été constaté qu'une augmentation de la longueur des unités de croissance n'est pas proportionnelle à l'augmentation de leur nombre de feuilles (Nicolini, 1997). Cela signifie que le volume des nouveaux phytomères augmente et non leur nombre. Cela peut être dû tout simplement à un effet de l'augmentation de la biomasse disponible (rapport de l'offre sur la demande), mais aussi à l'augmentation du puits de l'entrenœud dans l'unité de croissance. L'augmentation du puits des cernes de teck avec l'âge chronologique montre que le jeune arbre à un certain stade de croissance préfère investir plus dans les nouvelles unités de croissance pour produire plus de matière, et ensuite, lorsque celles-ci auront atteint une certaine taille, la matière supplémentaire sera attribuée aux cernes. Cet ensemble de données est suffisant pour bien reproduire la croissance globale du teck tant d'un point de vue topologique que fonctionnel. Le problème de l'interception de la lumière d'un arbre est plus délicat que pour les plantes cultivées à haute densité. Ici la surface de production évolue selon une courbe en U dont les paramètres sont facilement retrouvés par méthode inverse. La forme de cette courbe a été validée expérimentalement sur l'érable (travaux d'Olivier Taugourdeau non publiés). Pour les premiers stades de développement où l'étude au niveau phytomère reste possible, le poids des organes dans les séries organiques des unités de croissance est correctement calculé. Pour les stades de développement plus âgés, il faut travailler à un niveau d'organisation de la plante supérieur (unité de croissance), pour alléger les temps de calcul. A ce niveau, la croissance secondaire en première approximation est correctement modélisée avec l'hypothèse très simple du « pipe model » (Shinozaki et *al.*, 1964). Cette approche fait le lien entre le diamètre des axes et la surface foliaire vue au-dessus de la section considérée.

Cette hypothèse est couramment utilisée afin de modéliser la croissance (Mäkelä 1986; Chiba 1990 ; 1991 ; Mäkelä 1997) et les flux d'eau dans les plantes (Ewers et Zimmerman 1984).

Un aspect plus fonctionnel a été développé par Mitchel (1975) sur Douglas qui lie l'évolution des diamètres de haut en bas à la dimension du houppier en hauteur et surface projetée. Le modèle de Mitchel a été adapté pour l'épicéa dans le logiciel CEP développé par Houllier et *al.* (1995). Bien que séduisante du point de vue de la modélisation, l'hypothèse de Shinozaki est parfois mise en défaut. En effet, plusieurs auteurs ont montré que le ratio entre la biomasse foliaire ou la surface foliaire et la section de tissus conducteurs n'est pas toujours constant (Mäkelä et *al.*, 1995 ; Mencuccini et Grace 1995).

**Tableau 17:** Synthèse des résultats numériques de la partie croissance du modèle

		PARAMETRES RELATIFS AUX ORGANES										PARAMETRES GLOBAUX				
Age	Axe	UC	Pl	Pe	Pc	B11	Be1	B12	Be2	ta	tx	E	Qo	R	Sp	$\lambda$
1an	Axe1	UC1	1	0.61	0.15	1.59	0.78	3	3	15 CD	15 CD	1	13.6	246	$10^5$	1
5ans + 2ans	Axe1	UC1	1	6.75	1.4	1.59	0.78	3	3	36 CD	36 CD	1	10	67	Voir les deux paramè- tres de la fonction U de Sp	1.2
		UC2	1	1.41												
	Axe2	UC1	0.78	0.94												
		UC2	0.78	0.65												
	Axe3	UC1	0.62	2.43												
		UC2	0.62	0.24												
	Axe4	UC1	0.59	0.94												

*UC*= unité de croissance ; *Pl*= force de puits de la feuille ; *Pe*= force de puits de l'entrenœud ; *Pc*= force de puits du cerne ; *B11*= premier coefficient de la loi bêta pour la feuille ; *Be1*= premier coefficient de la loi bêta pour l'entrenœud ; *B12*= deuxième coefficient de la loi bêta pour la feuille ; *Be2*= deuxième coefficient de la loi bêta pour l'entrenœud ; *ta*= temps de fonctionnement des organes ; *tx*= temps d'expansion des organes ; *CD*= Cycle de développement ; *Qo*= énergie de la graine ; *E*= facteur de l'environnement ; *R*= résistance ;  $\lambda$ =coefficient de diffusion de la biomasse ; *Sp*= surface de production

Il a été noté que, bien que conceptuellement très différents, le développement (production d'organes) et la croissance (expansion des organes) sont, à chaque instant, étroitement imbriqués. La formalisation mathématique de cette interaction permet de traduire la réponse de l'arbre aux modifications de l'environnement (climat, intervention sylvicole i.e éclaircie ou élagage). Elle rend compte de la modification des relations sources-puits et donc de la croissance et de l'architecture de l'arbre. A défaut des données sur l'évolution du climat, l'environnement a été supposé constant entre les années de croissance. La normalisation de la valeur de l'efficacité climatique à  $E=1$  est suffisante pour bien approcher les relations sources puits. Lorsque les données de l'environnement existent, le modèle les prend en compte et peut supporter l'intégration du résultat des modes de conduite qui ne sont pas ici mis en évidence. La performance des modes de conduite se juge sur l'efficacité d'interception du rayonnement (Louarn et *al.*, 2008).

### **3.2.3.3. Limites ou points faibles du modèle**

Contrairement à d'autres modèles structure-fonctions, le modèle GreenLab est riche en concepts botaniques (la notion de réitération, l'âge physiologique, plagiotropie, orthotropie, acrotonie etc) et connaissances écophysologiques. Cependant, comme on peut s'en rendre compte, la validation du modèle est à l'heure actuelle un travail qui reste à faire en grande partie. Le problème de validation de l'architecture est en effet difficile : comment par exemple comparer l'architecture du teck générée par le modèle avec celle du teck réel ? Peut-on juger de la variabilité architecturale produite par le modèle ? Il n'y a vraiment pas de réponses très simples à ces questions. Une validation de l'architecture générée par GreenLab supposerait par exemple de comparer statistiquement les caractéristiques des différents axes (angle d'insertion, longueur, distribution..) formant la couronne de l'arbre réel et de l'arbre généré par le modèle, de même âge. En ce qui concerne la variabilité architecturale générée par GreenLab, pour en juger la valeur, il faudrait que l'on puisse la comparer avec une variabilité architecturale équivalente évaluée sur des arbres semblables aux arbres simulés

La validité du modèle s'appuie sur plusieurs concepts qui doivent être vérifiés pour que le modèle fonctionne :

1. La notion d'âge chronologique basée sur le cycle de développement, qui permet de décrire le comportement stochastique de la production des phytomères par les méristèmes. Les relations phyllochrone- temps calendaire ou temps thermique doivent être établies.

2. La notion d'âge physiologique, qui permet d'identifier sur la plante les différents types d'axes avec leurs organes. L'analyse architecturale de la plante basée sur les concepts botaniques doit être réalisable.
3. La loi de Pressler pour décrire le mode de construction des cernes doit être fonctionnelle. La surface d'un cerne dépend de la surface foliaire située en amont.
4. Une répartition proportionnelle de la biomasse entre les parties aériennes et souterraines. Cette condition permet d'étudier la croissance sans qu'elle soit perturbée par le puits des racines.
5. il faut disposer de plantations mono spécifiques et équiennes. Le même individu arbre est répété, ce qui permet d'étudier le comportement stochastique.
6. L'environnement doit être homogène dans l'espace de la plantation et sans stress pendant la période de croissance. L'influence des stress ne peut être analysée que si la modélisation du développement et de la croissance de la plante dans des conditions de croissance favorables a été effectuée au préalable.

Si un de ces six points n'est pas vérifié, le modèle GreenLab, ne peut pas s'appliquer. Ils ne sont réalisés que dans des parcelles agronomiques.

Une fois établi que ces conditions requises sont acquises, il faut pouvoir identifier les paramètres du fonctionnement des méristèmes et des organes sources puits, afin de calculer le nombre d'organes produits par la plante, ainsi que sa production de biomasse et sa répartition dans l'architecture pendant la croissance.

Le nombre de phytomères d'un arbre étant très grand, on ne peut procéder que par sondages dans l'architecture. Ceux-ci sont effectués selon la méthode dite de l'analyse des cimes (De Reffye et Hu, 2003). Cela implique que les cimes soient identifiables et accessibles. Ces dernières sont considérées comme des répétitions stochastiques d'un même phénomène de développement, et doivent donc contenir un certain degré d'homogénéité. La méthode permet de calculer les paramètres du développement, de la mortalité et de la ramification des méristèmes qui construisent les axes végétatifs. Une trop grande hétérogénéité se détecte dans cette analyse par des solutions où les probabilités sont négatives ou plus grandes que 1. Si l'arbre a une croissance rythmique, la distribution et l'organisation des types de phytomères dans les unités de croissance doivent être analysées.

Si cette étape est franchie, l'automate stochastique botanique qui produit la structure topologique de l'arbre est identifié. Il est validé dans le cas où l'arbre n'est pas volumineux et que l'on peut compter directement le nombre d'organes produits et que ce nombre correspond bien à celui calculé par l'automate botanique. Cela a été effectué par exemple sur des caféiers et des jeunes pins. Dans le cas général la validation de l'automate reste problématique et il faut faire confiance à l'expertise botanique et aux techniques d'échantillonnages.

L'automate botanique fournit les nombres des différents types d'organes produits par la plante en fonction de l'âge chronologique, qui interviennent directement dans le calcul de la demande en s'associant aux puits de ces organes.

L'étude des relations sources puits permet ensuite d'identifier les paramètres du fonctionnement des organes. La méthode inverse s'appuie sur l'ajustement des séries organiques observées et extraites par échantillonnage sur l'architecture, par les sorties homologues du modèle GreenLab. Ces séries simples ou composées, ne peuvent être constituées que si l'analyse architecturale a été réalisée avec succès. En général il y a une quinzaine de paramètres cachés à estimer. Grâce à la notion d'âge physiologique il est possible d'établir empiriquement des allométries qui réduisent le nombre de paramètres à identifier. La méthode utilisée est la méthode non linéaire des moindres carrés généralisée. La convergence de cette méthode nécessite de partir du voisinage de la solution, ce qui nécessite une bonne expertise. Cela n'est pas suffisant et si les hypothèses du modèle ne sont pas vérifiées, il n'y aura pas convergence vers une solution, ou d'ajustement correct des séries organiques.

Un problème pointu est l'analyse statistique en elle-même autour de l'identification paramétrique liée au modèle. Cela concerne l'analyse de sensibilité et la précision sur les paramètres. On quitte la modélisation pour entrer dans le domaine des mathématiques statistiques.

Une fois les paramètres du développement (ceux des méristèmes) et de la croissance (ceux des organes source-puits) identifiés, on peut calculer dans un premier temps, sans reconstruire l'architecture, la production de la plante c'est-à-dire le nombre d'organes, leurs poids individuels par cohortes, par compartiments et même le profil des axes végétatifs dont le

tronc avec la géométrie des empilements de cernes si les allométries des entrenœuds sont prises en compte.

Dans un deuxième temps on peut simuler la croissance de la structure végétale. Celle-ci est une représentation planaire de la plante qui décrit la structure topologique réalisée, avec en place les organes avec leurs poids et leurs dimensions.

Dans un troisième temps on peut simuler la croissance de l'architecture végétale qui est la représentation 3D de la structure. Cela nécessite une modélisation 3D des organes (feuilles, entrenœuds, fruits), de leurs allométries en croissance, des angles de branchements et de phyllotaxie. Il faut rajouter les tropismes, les propriétés mécaniques du bois etc,...

Ici il ne faut viser que le réalisme. Il est impossible en effet de reproduire exactement les architectures des arbres observés, sur lesquels on a pu seulement effectuer que des échantillonnages. Même capturées par le Lidar cela n'est pas possible, car il n'y a pas accès au niveau du phytomère. De plus de nombreux axes ont été élagués, et le phénomène stochastique ne permet de reproduire exactement une structure complexe observée, mais seulement de simuler des individus tirés de la même distribution.

Pour finir, aux six conditions préalables citées, il faut en rajouter une septième : disposer d'une plateforme logicielle qui permet l'analyse et la simulation de la croissance et de l'architecture des plantes selon un modèle mathématique. C'est le cas dans cette étude avec le logiciel GLOUPS.

Nous avons aussi vu que, pour une UC, le modèle considère comme un tout le cerne de l'année et tous les cernes préexistants pour tous les âges physiologiques. Le fait de considérer comme un tout les cernes est acceptable pour un jeune arbre comme ceux étudiés dans cette thèse où tous les cernes sont tous « vivants ». Par contre, pour un arbre plus grand où une partie des cernes est « morte », il aurait fallu réaliser une simulation qui considère par exemple seulement les 5 à 6 derniers cernes pour les réserves.

Une autre amélioration possible du modèle concerne l'infradensité qui est actuellement considérée comme constante dans la version actuelle du modèle (hypothèse généralement rejetée en ce qui concerne les axes ligneux des arbres). En réalité, on sait qu'elle varie avec

l'âge cambial (voir par exemple les résultats en ce qui concerne le teck ( tondjo et al. 2014)). On pourrait tenir compte de cette observation dans le modèle en utilisant des valeurs d'infradensité variant avec les accroissements annuels.

Il faut enfin souligner que si l'on souhaite traiter dans une version ultérieure du modèle, les phénomènes de maladie ou tout autre phénomène de diffusion à partir d'éléments de l'arbre vers d'autres éléments, il semble que la structuration des données dans GLOUPS ne permette pas un déplacement de proche en proche aisé dans la structure de l'arbre. Bien que cela ne soit pas impossible, c'est cependant un peu fastidieux car pour les phytomères d'une même UC par exemple, il faut connaître les rangs des phytomères pour connaître leurs positions respectives or c'est la cumulée de l'UC qui est considérée pour les tecks âgés de 2ans et plus.

#### **3.2.4. Conclusion**

Les résultats obtenus de la modélisation montrent que les valeurs de la force du puits de la croissance primaire (entrenoeuds) et celles de la croissance radiale (les cernes annuels) augmentent avec l'âge des arbres tandis que celles des feuilles diminuent quand l'âge des jeunes arbres augmente. L'obtention des puits des organes est d'un intérêt capital pour l'amélioration de la croissance du teck d'autant plus que la force de puits est le seul moteur de la répartition de la biomasse dans la plante et le seul paramètre qui peut définir le mieux le volume des organes. Les résultats montrent également des variations intraspécifiques de masse foliaire sèche en fonction de l'architecture. Le travail de modélisation réalisé fournit les bases nécessaires pour la construction d'un modèle prédictif, permettant de simuler le développement du teck soumis à des pratiques culturales variées et dans des environnements contrastés.

## **CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES**

L'objectif principal de ce travail de thèse est d'analyser les relations entre des traits architecturaux du teck (croissance, ramification, floraison, mise en place de la première fourche de la cime, etc.) et les propriétés physiques du bois produit en vue de mieux prendre une décision quant à ce qui concerne l'obtention de bois de qualité.

D'après nos résultats (Tondjo et *al.*, 2015) et les différents résultats cités dans la littérature (Edelin, 1984; Leroy, 2005), nous avons vu que les jeunes *Tectona grandis* montrent un tronc orthotrope, monopodial et à croissance rythmique (modèle de Rauh, Hallé et Oldeman, 1970). La croissance monopodiale prend fin lors de la transformation du méristème terminal en inflorescence. Un développement sympodial s'instaure avec le développement de modules successifs de plus en plus petits au cours des années (modèle de Leeuwenberg, Hallé et Oldeman, 1970). Le passage d'une croissance monopodiale à sympodiale influe la hauteur de la bille commerciale. Ainsi, pour obtenir une longue bille, il est intéressant de sélectionner des variétés ou les provenances de teck qui fleurissent tardivement. Effectivement plus la floraison est tardive plus la bille est longue et moins ramifiée (Leroy, 2005).

La connaissance de la croissance de l'architecture du teck au cours de l'ontogénie et en fonction des traitements sylvicoles permet, d'une part, d'établir un diagnostic de l'état de développement de l'arbre à un moment donné et, d'autre part, de comprendre certains des facteurs importants pour l'élaboration de la qualité de l'arbre (dans une perspective de production de bois). Nos résultats sur le teck montrent que le moment d'apparition de la floraison et de la formation de la fourche sur le tronc de l'arbre, moment qui détermine la hauteur de la bille exploitable, varie en fonction de la provenance de teck (la floraison apparaît plus tôt chez le teck togolais que chez le teck tanzanien) et du régime d'éclaircie appliqué (la floraison apparaît plus tôt quand on applique l'éclaircie systématique que quand on applique l'éclaircie sélective). Ces observations fournissent ainsi un outil d'aide à la décision des sylvicultures les plus appropriées au développement de l'arbre. Ceci apporte également de nouvelles suggestions aux sélectionneurs et aux généticiens par rapport à la mise en place des dispositifs de croisement de meilleur teck.

Des corrélations sont également trouvées d'une part entre la floraison et les propriétés du bois et d'autre part entre l'ontogénie et la croissance radiale. Cela confirme notre hypothèse de recherche de départ qui est « la variabilité architecturale influe la qualité du bois ».

La modélisation de la croissance de *Tectona grandis* distingue d'une part l'organogénèse et l'allongement des axes et d'autre part la production de biomasse et sa répartition dans les différents organes des plantes. L'ajustement des distributions observées des phytomères dans les UC, la fréquence du polycyclisme et la distribution de la ramification a permis de simuler et de

visualiser l'architecture des arbres. La calibration des paramètres du modèle Greenlab a permis l'estimation des paramètres du modèle (puits et sources de biomasse) pour les règles d'allocation de la biomasse au cours de la croissance. La production et la répartition de la biomasse est ainsi réalisée pour les trois compartiments de chaque plante « tige » « feuilles » et « cernes ». A la différence des modèle dendrométrique de croissance, cette approche novatrice pour le teck, permet de rendre compte de l'ensemble du développement architectural sur la production de bois et ouvre la perspective d'une compréhension des mécanismes biologiques qui interviennent au cours de la croissance des arbres. Un des résultats originaux de cette thèse réside dans la détermination de la fonction « Surface de Production » ; la surface de production varie fortement en cours de croissance pour le teck. Ce qui n'est pas le cas pour les plantes de petite taille (herbacée ou arbuste). Pour la première fois, une fonction en U avec deux paramètres cachés qui optimisent l'ajustement des séries d'UC a été définie pour Sp et permet les ajustements multi-stades de développement des arbres. L'obtention des paramètres cachés notamment les puits est d'un intérêt capital pour l'amélioration de la croissance du teck car ce sont les puits qui assurent le lien fonctionnel entre développement de l'arbre et croissance, en particulier croissance secondaire (construction des cernes de bois).

Une analyse plus poussée sur l'évolution des puits des différents organes dans l'espace et dans le temps fournira une indication de l'infradensité et donc des propriétés physiques du bois. Ainsi, l'architecture pourra être proposée aux gestionnaires et aux acheteurs du bois comme un indicateur non destructif supplémentaire pour la qualité du bois. Et, à terme, on pourrait dire aux acheteurs du bois que telle forme d'architecture de teck pourra donner telle qualité du bois.

D'un point de vue pratique, cette étude doit être étendue à des tecks âgés, afin d'extrapoler les résultats obtenus dans cette étude sur les arbres ayant atteint un âge d'intérêt économique. La qualité du bois est en effet moins importante pour les tecks de moins de 10 ans, tels que ceux étudiés ici, qui sont principalement exploitées pour le bois de feu ou la fabrication de poteaux.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## A-B

- Abràmoff MD, Viergever MA (2002) computation and visualization of three-dimensional soft tissue motion in the orbit. *IEEE TRANS. MED. IMAGING*, pp 296-304
- Adjonou K (2007) Influence des facteurs environnementaux sur les propriétés biophysiques du bois de teck en plantation au Togo. DEA de biologie de développement. Faculté des Sciences, Université de Lomé, 67 p
- Afelete K (2015) Modalités d'allongement des pousses annuelles chez le teck au Togo, Mémoire de fin de cycle de technicien supérieur agricole (ctsa) à l'institut national de formation agricole (infa) de Tové, 25 p
- Alteyrac J (2005) Influence de la densité de peuplement et de la hauteur dans l'arbre sur les propriétés physico-mécaniques du bois d'épinette noire *Pinus mariana* (Mill) B.S.P. Thèse de doctorat. Université Laval. 108p
- Assaf R (1965) Etude sur la croissance des rameaux de diverses espèces fruitières. Thèse de docteur-Ingénieur, 104p
- Aussenac G, Granier A (1982) Influence d'une éclaircie sur la croissance et le bilan hydrique d'un jeune peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) France). *J.Forestry*,12:222-231
- Aussenac G, Granier A, Breda N (1995) Effets des modifications de la structure du couvert forestier sur le bilan hydrique, l'état hydrique des arbres et la croissance. *Rev. Forestry*,1:54-62
- Baker D, Lambert J, McKinion J (1983) Gossym: a simulation of crop growth and yield In Technical Bulletin, number 1089. Clemson University, South Carolina Experiment Station, USA.134p
- Baillères H, Durand P (2000) Non-destructive techniques for wood quality assessments of plantation-grown-teak. *Bois et Forêt des Tropiques* 263(1) : 17-27
- Baillères H, Davrieux F, Ham-Pichavant F (2002) Near infrared analysis as a tool for rapid screening of some major wood characteristics in a eucalyptus breeding program. *Ann. For. Sci.* 59 (2002) 479–490
- Barthélémy D (1988) Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. PhD Thesis (physiologie et biologie des organismes et des populations). Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 262p

- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F (1989) Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières* 46: 194s-198s
- Barthélémy D (1991) Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E (1997) Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des végétaux. Dans *modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Editeurs : J. Bouchon, P. de Reffye et D. Barthélémy. Institut national de recherche agronomique, science Update, Paris. Pp.89-136
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form. Structure and Ontogeny. *Ann Bot* 99:375-407
- Barthélémy D, Caraglio Y, Sabatier S (2009) Crown architecture of valuable broadleaved species. In Spiecker H., Hein S., Makkonen-Spiecker K., Thies M. (Eds). *Valuable broadleaved forests in Europe*. Leiden: Brill (European Forest Institute Research Reports, vol. 22)
- Behaghel I (1999) Etat des plantations de Teck dans le monde. *Bois et forêts des tropiques*, 262 : 13-18
- Bertrand D, Dufour E (2000) *La spectroscopie infrarouge et ses applications analytiques*. Tec & Doc, collection STAA
- Betancur CA, Herrera JF, Mejía LC (2000) Study on the physical and mechanical properties, workability and seasoning of teak in Puerto Libertador. (Estudio de las propiedades físicas y mecánicas, trabajabilidad y secado de la teca (*Tectona grandis*) de Puerto Libertador (Córdoba). *Revista de la Facultad Nacional de Agronomía de Medellín* 56 (1): 913-939
- Bhat KM (1995). A note on heartwood proportion and wood density of 8-year-old teak. *Indian Forester* 121(6): 514-516
- Bhat KM (2000) Timber of teak from managed tropical plantations with special reference to Indian plantations. *Bois et Forêts des Tropiques* 263(1): 6-15
- Bhat KM, Priya PB (2004) Influence of provenance variation on wood properties of teak from the Western Ghat region in India. *IAWA J* 25:273–282.
- Blaise F, de Reffye P (1994) Simulation de la croissance des arbres et influence du milieu : Logiciel AMAPpara. Dans *2nd African Conference on Research, Computer Science (CARI94)*, p.61-75. J.Tankoano, Ed. INRIA, ORSTOM

- Blaise F, Barczy J, Jaeger M, Dinouard P, Reffye (de) P (1998) Modeling of metamorphosis and spatial interactions in the architecture and development of plants. In T.L., K. and Luciani, A., editors, *Cyberworlds*, volume 6, pages 81–108. Springer Verlag Tokyo, ieee edition
- Brennan GK, Radomiljac AM (1998) Preliminary observations on the utilization and wood properties of plantation teak (*Tectona grandis*) and African mahogany (*Khaya senegalensis*) grown near Kununurra, Western Australia. *Australian Forestry* 61 (2): 120-126
- Briggs DG, Smith W.R (1986) Effect of silvicultural practices on wood proprieties of conifers. A review. In *Douglas fir: stand management for the future*. C, Olivier, D. Hanley and I. Johnson (Eds). University of Washington Press. Seattle. pp 108-117.
- Brisson N, Mary B, Ripoche D, Jeuffroy MH, Ruget F, Nicoullaud B, Gate P, Devienne-Barret F, Antonioletti R, Durr C, Richard G, Beaudoin N, Recous S, Tayot X, Plenet D, Cellier P, Machet JM, Meynard JM, Delécolle R (1998) STICS : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parametrization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18 :311–346
- Buis R, Barthou H (1983) IX<sup>e</sup> Congrès international de biologie mathématique Paris, 8-10 septembre 1983

## **C-D**

- Callister AN (2013) Genetics parameters and correlations between stem size, forking, and flowering in teak (*Tectona grandis*). *NRC, Research Press* 43:1145-1150
- Cameron AD (2002) Importance of early selective thinning in the developpment of long-term stand stability and improved log quality: a review. *Forestry*, 75(1): 25-35. Doi:10.1093/forestry/75.1.25
- Caraglio Y (1990) *Le peuplier. Modélisation et Simulation de son Architecture (Populus Nigra L. et Cultivars)*. Rapport annuel, UMR AMAP CIRAD de Montpellier.
- Chiba, Y (1990) Plant form based on the pipe model theory. A statical model within the crown. *Ecological Research* 5: 207-220
- Cochard H, Coste S, Chanson B, Guehl JM, Nicolini E (2005) Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol* 25:1545-1552

- Cournède PH, Kang MZ, Mathieu A, Barczi JF, Yan HP, Hu BG, de Reffye P (2006) Structural Factorization of plants to compute their functional and architectural Growth. Simulation, tome 82, n°7, p.427-438
- Cournède P, Mathieu A, Houllier F, Barthélémy D, (de) Reffye P (2008) Computing competition for light in the greenlab model of plant growth : a contribution to the study of the effects of density on resource acquisition and architectural development. Annals of Botany 101: 1207-1218
- Critchfield WB (1960) Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. American Journal of Botany 47: 699-711.
- Day RJ, Nanang DM (1997) Principles of thinning for improved growth, yield and economic profitability of lodgepole and jack pine. Pages. 1-12 in Proceedings, Commercial Thinning Workshop, Whitecourt, AB. 17-18, Oct. 1996
- Dickson R.L, Walker, ICF (1997) Selecting wood quality characteristics for pines. TWruFRO workshop. Timber management toward wood quality and end-product value. Ages IVA5-IV.50. Août 18-22.
- Dingkuhn M, Luquet D, Quilot B, Reffye (de) P (2005) Environmental and genetic control of morphogenesis in crops : towards models simulating phenotypic plasticity. Australian Journal of Agricultural Research 56: 1-14
- Dingkuhn M, Luquet D, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A (2006) EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 2. Simulating genotype responses to phosphorus deficiency. Functional Plant Biology 33: 325-337
- Dreyfus P (1993) Modelling Austrian black pine response to silvicultural practices in the South East of France. In: Burkhart HE, Gregoire TG, Smith JL (eds) Proc IUFRO S4.01 conf "Modelling stand response to silvicultural practices". Publ FWS-1-93, Virginia Polytech Inst and State Univ, Blacksburg, pp 5–18
- Dupuy B (1990) Etude sur la croissance et la productivité du Teck (*Tectona grandis* L . F., Verbenaceae) en Côte d'Ivoire : Table de production provisoire. Côte d'Ivoire : CTFT, pp.1-21.
- Dupuy B, Mille G (1991) Les plantations à vocation de bois d'oeuvre en Afrique Intertropicale humide. Rome : FAO, p. 225
- Dupuy B, Verhaegen D (1993) Le Teck de plantation (*Tectona grandis*) en Côte d'Ivoire. Bois et Forêts des Tropiques 235, pp. 9-24

## **E-J**

- Edelin C (1977) Images de l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université Montpellier II, France
- Edelin C (1984) L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thèse de doctorat d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, France.258p.
- Edelin C (1990) The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet 105: 1-222
- Ewers FW, Zimmerman MH (1984) The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga Canadensis*). Canadian journal of Botany 62: 940-946
- Federl P, Prusinkiewicz P (1999) Virtual laboratory : an interactive software environment for computer graphics, IEEE. In Proceedings of Computer Graphics International CGI-99, p. 93–100
- Feng L (2011) Connexion entre modèles dynamiques de communautés végétales et modèles architecture-fonction- cas du modèle GreenLab. PhD Thesis (Systèmes intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement)). Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 122p.
- Feng L, de Reffye P, Dreyfus P, Auclair D, 2012 Connecting an architectural plant model to a forest stand dynamics model application to Austrian black pine stand visualization. Annals of Forest Science (2012) 69:245–255
- Fourcaud T, Zhang XP, Stokes A, Lambers H, Koerner C, (2008) Plant growth modelling and applications: The increasing importance of plant architecture in growth models. Annals of Botany 101: 1053-1063
- Fournier D (1989) Modélisation de la croissance et de l'architecture du Mérisier(*Prunus Avium* L.). Application à une sylviculture à large espacement. Diplôme d'Etude Agronomique (DEA) à l'Ecole agronomique du Montpellier, 91p+ annexes
- Ganglo J C, Lejoly J, Pipar T (1999) Le Teck au Bénin : Gestion et perspectives Bois et Forêt desTropiques 261, pp. 17-27
- Geladi P (1995) An overview of multivariate spectral data analysis" dans Near Infrared Spectroscopy: The Future Waves, Davies A.M.C. and Williams P. NIR Publications, Chichester, UK

- Godin C, Caraglio Y (1998) A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* 191: p.1–46
- Godin C, Sinoquet H (2005) Commentary : Functional-structural plant modelling. *New Phytologist* 166: 705-707
- González G, Bonilla L, Rivera D (1979). Properties and uses for teakwood growing in Quepos, Costa Rica. (Propiedades y usos de la madera de teca creciendo en Quepos, Costa Rica). Laboratorio de Productos Forestales, Universidad de Costa Rica
- Griffon S, de Coligny F (2014) AMAPstudio: an Editing and Simulation Software Suite for Plants Architecture Modelling. *Ecological Modelling*. Available on line <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.10.037>
- Hallé F, Oldeman R (1970) : Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de monographies de botanique et de biologie végétale. Monographie 6. Masson
- Hallé F, Oldeman R, Tomlinson P (1978) *Tropical trees and forests, An architectural analysis*. Springer-Verlag, New-York
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C (2000) Analysis of height growth factors and trunk development in the sessile oak, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.( Fagaceae) in dynamic Sylviculture. *Canadian Journal of Botany* 78: 361-373
- Heuret P, Guédon Y, Guerard N, Barthélémy D (2003) Analysing Branching Pattern in Plantations Of Young Red Oak Trees( *Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* 91: 479-492
- Heuvelink E (1995) Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool? *Journal of Experimental Botany*, tome 46, n°289, P.1025-1033
- Houllier F, Leban JM., Colin F (1995) Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *For. Ecol. Manage.*, 74: 91-102
- Jones CA, Kiniry J (1986) *Maize : a simulation model of maize growth and development*. Texas A&M University Press, College Station, Temple, TX, eds. CERES
- Jones H (1986) *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press

Jones PD, Schimleck L, Peter GF, Daniels RF, Lark A (2005) Non destructive estimation of *Pinus taeda* L. wood properties for samples from a wide range of sites in Georgia. *Canadian Journal of Forest Research*, 35-1: pp. 85-92

## K-N

Kandya AK (1974). Weight dynamics in immature *Anogeissus*, *Tectona* and *Terminalia*. *Indian Forester* 100 (2): 93-100

Kanninen M, Pérez LD, Montero M, Viquez E (2004) Intensity and timing of the first thinning of *Tectona grandis* plantations in Costa Rica: results of a thinning trial. *Forest Ecology and Management*, 203 (2004): 89–99

Karwowski R, Prusinkiewicz P (2003) Design and implementation of the L+ C modeling language. *Electronic Notes in Theoretical Computer Science*, 86(2):134–152

Karwowski R, Prusinkiewicz P (2004) The L-system-based plant-modeling environment L-studio 4.0. In 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, p. 403–405

Kjaer, E.D., Kajornsrichon, S., Lauridsen, E.B., 1999. Heartwood, calcium and silica content in five provenances of Teak (*Tectona grandis*). *Silvae Genetica*. 48: 1-3

Kokou K (1998) Gestion d'îlots de forêts naturelles par les collectivités villageoises au Togo. Atelier International « réseau de communication pour les forêts et les arbres tropicaux » à Toridi (Niger), Flamboyant n°45

Kokutse AD (2002) Analyse de la qualité du bois de teck (*Tectona grandis* L.f) en plantation au Togo : formation du bois de cœur, propriétés mécaniques et durabilité. PhD thesis, Université Bordeaux I, France

Kokutse AD, Baillères H, Stokes A, Kokou K (2004) Proportion and quality of heartwood in Togolese teak (*Tectona grandis* L.f). *Forest Ecol Manag* 189:37-48

Kokutse AD, Stokes A, Baillères H, Baudasse C, Kokou K (2005) Heartwood and natural decay resistance in in plantation grown teak (*Tectona grandis* L.f) from Togo, West Africa In *Quality Timber products of Teak from Sustainable Forest Management*. Bhat K.M., Nair KKN, Bhat KV, Muralidharan EM and Sharma JK (Eds). Peechi, Kerala Forest Research Institute, India, pp 297-302.

Korpilaht E(1997) éd. Helsinki Workshop on Functional-Structural Tree Models, vol. 31(3). *Silva Fennica*

- Kurth W (1994) Morphological models of plant growth : possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling*, 75 :299–308, 1994.
- Law KN, Valade 11 (1997) Effect of wood quality on thermomechanical pulping: A case study on black Spruce and jack pine. CTWIUFRO international wood quality workshop. Quebec city, Canada. Timber management toward wood quality and endproduct value. Chapter VII. pp 3-7
- Leroy C (2005) Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*. Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs des systèmes agroforestiers. PhD Thesis, Université Montpellier II, 205p+ annexes
- Letort V, Mahe P, Cournède PH, Reffye (de) P, Courtois B (2008) Quantitative genetics and functionalstructural plant growth models : simulation of quantitative trait loci detection for model parameters and application to potential yield optimization. *Annals of Botany* 101: 1243-1254
- Logossa ZT (2006) Caractérisation génétique des Tecks (*Tectona grandis* L.f) provenant de plantations du Togo. Mémoire de Master II, Sciences du Bois et Fibres, Université de Bordeaux 1, 29 p. + annexes
- Long J, Barton MK (2000) Initiation of Axillary and Floral Meristems in *Arabidopsis*. *Developmental Biology* 218: 341-353
- Louarn G, Dauzat J, Lecoœur J, Lebon E (2008) Influence of trellis system and shoot positioning on lightinterception and distribution in two grapevine cultivars with different architectures: an original approach based on 3D canopy modelling. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 14: 143-152
- Luquet D, Dingkuhn M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A (2006) EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* 33: 309-323
- Mäkelä A (1986) Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of theoretical Biology* 123: 103-120
- Mäkelä A, Virtanen K, Nikinmaa E(1995) The effects of ring width, stem position, and stand density on the relationship between foliage biomass and sapwood area in scots pine (*Pinus Sylvestris*). *Canadian journal of Forest Research* 25: 970-977
- Mäkelä A (1997) A carbone balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science* 43(1): 7-24

- Mailhol JC, Revol P Ruelle P (1996) Pilote : un modèle opérationnel pour déceler l'apparition de stress hydrique. In ICID 16th international congress on irrigation and drainage : workshop on crop-water environment models, Cairo, Egypt.
- Maldonado G, Louppe D (2000) Les défis du Teck de Côte d'Ivoire : Le développement du Teck ivoirien, son commerce et sa proportion dans un contexte national et international en évolution. Unasylva 201, pp. 36-44.
- Mayor X, Rodà F (1993) Growth response ofholm oak (*Quercus ilex* L) to commercial thinning in the Montseny mountains (NE Spain). *Forestry*, 50: 247-256.
- Mencuccini M, Grace J (1995) Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in scots pine. *Tree Physiology* 15(1): 1-10
- Mitchell KJ (1975) Dynamics and simulated yield of Douglas fir. *Forest Sci., Monograph* 17, 39 p
- Monteith JL (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 281: 277–294
- Moya R, Berrocal A, Serrano R, Tomazello M (2009) Radial variation of anatomical features, wood density and decay resistance in teak (*Tectona grandis*) from two qualities of growing sites and two climatic regions of Costa Rica. *Forestry systems* 18(2), 119-131
- Moya R, Bond B, Quesada-pineda H (2014) A review of heartwood properties of *Tectona grandis* trees from fast-growth plantations. *Wood Science and Technology* 48(2): 411-433
- Nicolini E(1997) Approche morphologique du développement du Hêtre (*Fagus Sylvatica* L., Fagaceae). Thèse de Doctorat. Université de Sciences et Techniques du Languedoc, 185p
- Nicolini, E (1998) Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L., Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* 72 : 1232-1244
- Nicolini E, Caraglio Y, Pelissier R, Leroy C, Roggy JC (2003) Epicormic branches : a growth indicator for the tropical forest *Dicorynia guianensis* Amshoff( *Caesalpinaceae*). *Annals of Botany* 92: 97-105
- Nicolini E, Beauchene J, de la Vallee BL, Ruelle J, Mangenet T, Heuret P (2012) Dating branch growth units in a tropical tree using morphological and anatomical markers: the case of *Parkia velutina* Benoist (*Mimosoïdeae*). *Annals of Forest Science* 69: p.543–555
- P-R**
- Pandey D, Brown C (2000) Teak: a global overview. *Unasylva* 51, pp. 3-13

- Pérez LD, Kanninen M (2003) Heartwood, sapwood and bark content, and wood dry density of young and mature teak (*Tectona grandis*) trees grown in Costa Rica. *Silva Fenn* 37:45–54
- Pérez L D, Kanninen M (2005) Effect of thinning on stem form and wood characteristics of teak (*Tectona grandis*) in a humid tropical site in Costa Rica. *Silva Fenn* 39:217–225
- Perttunen J Sievänen R, Nikinmaa, Salminen Saarenmaa H, Väkev A, et Others (1996) LIGNUM : a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany*, 77(1):87
- Plomion C, Leprévost Gg, Stokes A (2001) Wood Formation in Trees. *Plant Physiology* 127: 1513-1523
- Poorter L, Lianes E, Moreno-de las Heras M, Zavala MA (2012) Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate. *Plants Ecology* 213:707-722
- Pressler R (1865) Das Gesetz des Stammbildung. Arnoldische Buchhandlung (Lepizig). les conifères. In L'Arbre, Hors Série, *Naturalia monspeliensia*, pages 139–158
- Pretzsch H (2002) The single tree-based stand simulator SILVA:construction, application and validation. *For Ecol Manag* 162:3–21
- Prusinkiewicz P Lindenmayer A, Hanan J (1988) Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes. *Computer graphics* 22: 141-150
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A (1990) *The algorithmic Beauty of Plants*. Springer New York
- Prusinkiewicz P (2004) Modeling plant growth and development. *Current opinion in plant Biology*, 7, (1), 79-84
- Qi R, Letort V, Kang M, Cournède P H, de Reffye P, Fourcaud T (2009) Application of the GreenLab model to simulate and optimize tree stability and wood production : a theoretical study. *Silva Fennica*, 43, (3): 465–487
- Reffye (de) P, (1979) Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea Robusta*. PhD thesis, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.
- Reffye (de) P, Dinouard P (1988) Basic concepts of computer plants growth simulation. In *Proceedings of NICOGRAPH*, p. 219–234
- Reffye (de) P, Edelin C, Françon J, Jaeger M, Puech C (1988) Plant models faithful to botanical structure and development. In *Proceedings of SIGGRAPH '88*, p. 151–158

- Reffye (de) P, Elguero E, Costes E, (1991) Growth Unit construction in trees: A stochastic approach. *Acta biotheoretica*, 39(3-4): 325-342
- Reffye (de) P, Blaise F, Chemouny S, Fourcaud T, Houllier F (1999) Calibration of hydraulic growth model on the architecture of cotton plants. *Agronomie* 19, pages 265–280
- Reffye (de) P, Hu B (2003) Relevant Choices in Botany and Mathematics for building efficient Dynamic Plant Growth Models : Greenlab Cases. In *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press and Springer.
- Reffye (de) P, Goursat M, Quadrat J, Hu B (2003) The Dynamic Equations of the Tree Morphogenesis Greenlab Model. Technical Report 4877, INRIA.
- Ripetti V, Escoute J, Verdeil JL, Costes E (2008) Shaping the Shoot : the relative contribution of cell number and cell shape to variations in internode length between parent and hybrid apple trees. *Journal of Experimental Botany* 59: 1399-1407
- Rostand-Mathieu A (2006) Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante. Cas du modèle GreenLab. PhD Thesis (Mathématiques appliquées). Ecole Centrale Paris, 249p.
- Roux (le) X, Lacoïnte A, Escobar-Gutiérrez A, Le Dizès S (2001) Carbon-based models of individual tree growth : a critical appraisal. *Annals of Forest Science*, 58(5) :469–506

## **S-T**

- Sabatier S, Barthélémy D (1999) Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica*(Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany*, 84: 387-392
- Sabatier S, Baradat P, Barthélémy D (2003) Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carriere and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science* 60: 19-29
- Sabatier S, Barthélémy D, Ducouso I (2003) Period of organogenesis in mono and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* 92: 231-238.
- Sanwo SK (1987) The characteristics of the crown-formed and stem-formed wood in plantation grown teak in Nigeria. *Journal of the Institute of Wood Science* 11 (2): 85-88
- Schimleck LR, Mora C, Daniels R (2003) Estimation of the physical wood properties of green *Pinus taeda* radial samples by near-infrared spectroscopy. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2297-2305

Schneider R (2007) Effet de l'éclaircie commerciale sur la croissance et la qualité du bois du Pin gris. Thèse de doctorat en sciences forestières. Université Laval. Québec.

Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of plant form; the pipe model theory,1. *Japanese Journal of Ecology* 14: 97-105

Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of Plant form-the pipe model theory. *Japanese journal of Ecology* 14: 97-105

Sievänen R, Nikinmaa E, Nygren P, Ozier-Lafontaine H, Perttunen J, Hakula H (2000) Components of a functional-structural tree model. *Annals of Forest Sciences*, 57:399–412.

Tariel J (1966) Le Teck en Côte-d'Ivoire. *Bois des tropiques* 107, pp. 27-47

Taugourdeau O, Dauzat J, Griffon S, Sabatier S, Caraglio Y, Barthélémy D (2012) Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability *Ann For Sci*, 69(6), 713-721

Tondjo K, Brancherieau L, Sabatier S, Kokutse AA, Akossou A, Kokou K, Fourcaud T (2014) Is the variability of key wood properties linked with the variability of key architectural traits? Case of planted Teak in Togo regarding thinning and provenance *Annals of Forest Science*. DOI 10.1007/s13595-014-0425-x

Tondjo K, Brancherieau L, Sabatier S, Kokutse AA, Akossou A, Kokou K, Fourcaud T (2015) Non-destructive measurement of leaf area and dry biomass in *Tectona grandis*. *Trees - Structure and Function*. <http://link.springer.com/article/10.1007/s00468-015-1227-y>

## **W-Z**

Vallil G (1997). Utilization of teak. *Proceedings International Teak Symposium* 175-178

Varenne F (2003) La simulation informatique face à la méthode des modèles. Le cas de la croissance des plantes. *Nature Sciences Sociétés*, 11 :16–28

Vos J, Marcelis L, Evers J (2007) Functional-structural plant modelling in crop production, chap. 1. Springer.

White F (1986) Végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la végétation de l'Afrique. UNESCO/AETFAT/UNSO, ORSTOM-UNESCO, Paris. 384p

White J (1979) The plant as metapopulation. *Annu.Rev.Ecol.Syst*, tome10, p.109-145

White KJ (1991) Teak: some aspects of research and development. F.A.O., Regional office for Asia and the Pacific (RAPA) 17, p. 53

- Williams J, Jones C, Kiniry J, Spanel D (1989) The epic crop growth model. *Trans. ASAS*, 32 :497–511
- Wit (de) CT (1978) Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. *Plant Physiology*, n.23, p.169-187
- Von Althen FW, Stiell WM (1990) A red pine case history : development of the rockland plantation form 1914 to 1986. *For. Chron.* 66(Décembre) : 606-610
- Yan P, Barczy JF, Reffye (de) P, Hu B, Jaeger M, Le Roux J (2002) Fast Algorithms of Plant Computation Based on SubstructureInstances. In *Visualization and Computer Vision 2002. WSCG, The 10-th International Conference in Central Europe on Computer Graphics, EUROGRAPHICS*
- Yan H, Kang M, Reffye (de) P, Dingkuhn M (2004) A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93 :591–602
- Zahner R, Whitmore FW (1960) Early growth of radically thinned loblolly pine. *J. Forestry*, 58: 628-634
- Zeide B (2001) Thinning and growth. *J. Forestry*, 99: 20-25
- Zhang SY (1997) Wood quality: its definition, impact, and implications for value-added timber management and end uses. *CITAIUFRO, Quebec City. Timber management toward wood quality and end-product value, August 18-22. pp 1.17-1.39.*
- Zobel BJ, Van Buijtenen JP (1989) *Wood variation, its causes and control.* Springer Verlag, Berlin, pp 363
- Zobel BJ, Sprague JR (1998) *Juvenile wood in trees.* Springer Series in Wood Science, Berlin, Heidelberg

# **ANNEXES**

## Annexe 1: Notations du modèle

La formulation du modèle nécessite la définition de divers paramètres associés à l'architecture et la production de biomasse :

### *Définitions des indices*

o=Organe : feuille(l) ; entrenœud(e) ; cernes(c) ; fruits(f) ;

p= âge physiologique ;

maxp= le nombre maximal d'âges physiologiques (ou catégories d'axes) de l'arbre (  $p = \{1, \dots, \text{maxp}\}$  ) ;

t= âge en cycle de la plante ;

i= âge en cycle de l'organe ;

m=cycle auquel l'organe est apparu et  $0 < m \leq t$ ,  $m = t - i + 1$  .

### *Variables globales*

Q(t)= quantité de biomasse totale sèche fabriquée à l'âge t de la plante;

D(t)= demande totale de la plante à t ;

$Q_0$  poids de la graine;

E= Efficience de la lumière ;

R= résistance au passage des assimilats entre les sources et les puits;

d=infradensité ou densité ;

$\lambda$  =coefficient de répartition de biomasse ;

Sp= surface de production correspondant au Leaf Area Index individuel de la plante ;

$k_0$  = coefficient d'extinction de la lumière , intervenant dans la loi de Beer (1 quand la feuille est horizontale et -1 quand la feuille est verticale) .

### *Variables relatives aux organes*

La notation générique est :  ${}^m_i X_o^p(t)$  ; elle correspond à la valeur au cycle courant t d'une variable relative à l'organe o apparu au cycle m, âgé de i cycles et d'âge physiologique p.

q : quantité de biomasse sèche affectée à un organe ;

P :Force de puits d'un organe ;

N : nombre d'organes produits

S : surface dans le cas de la feuille ou section dans le cas de l'entrenœud

V : volume de l'entrenœud

h : longueur de l'entrenœud

e : épaisseur ou poids spécifique de la feuille supposée constante

*Autres variables ou coefficients du modèle*

be : coefficient d'allongement des entrenœuds ;

$\beta$  : allométrie entre la section(S) et la hauteur (h) des entrenœuds ;

ta=temps de fonctionnement des feuilles;

tx= temps d'expansion des organes en cycles ;

$n_a$  = Nombre de feuilles par nœud selon l'espèce (2 dans le cas du teck)

## Annexe 2 : Fonctionnement de la récurrence pendant la croissance

Soit une plante simplifiée avec un seul âge physiologique ( $p=1$ ), sans croissance secondaire ni système racinaire. Le nombre de feuilles par phytomère vaut 1. Le temps de fonctionnement des feuilles est  $ta$  et le temps d'expansion des organes (feuilles et entrenœuds)  $tx=ta$ . Les fonctions puits des feuilles et des entrenœuds sont respectivement  ${}^m_i P_i^1(t)$  et  ${}^m_e P_e^1(t)$ . La biomasse de la graine vaut  $Q_0$ .

*Production et allocation au cours du premier cycle :*

Calcul de la demande :

Il y a un seul phytomère issu de la graine. Le nombre de feuilles produit est donc  ${}^1_1 N_f^1(1) = 1$  et le nombre d'entrenœud  ${}^1_1 N_e^1(1) = 1$ . La demande du premier cycle est donc :

$$D(1) = {}^1_1 N_f^1(1) \cdot {}^1_1 P_f^1(1) + {}^1_1 N_e^1(1) \cdot {}^1_1 P_e^1(1)$$

Biomasse et construction de la feuille :

On peut calculer la quantité de biomasse  ${}^1_1 q_f^1(1)$  que prélève une feuille du premier cycle, la demande de la plante étant  $D(1)$  et la réserve cédée par la graine est  $Q_0$ . On rappelle que la notation  ${}^m_i q_o^p(t)$  désigne la masse au cycle  $t$  de l'organe  $o$  âgé de  $i$  cycles ( $l$  pour les feuilles,  $e$  pour les entrenœuds) apparu au cycle  $m$ .

$${}^1_1 q_f^1(1) = \frac{{}^1_1 P_f^1(1) Q_0}{D(1)}$$

La surface de la feuille s'écrit (voir notations précédentes) :  ${}^1_1 S_f^1(1) = \frac{{}^1_1 q_f^1(1)}{e}$

Construction de l'entre-nœud du premier cycle :

La quantité de biomasse provenant de la graine et qui va à l'entre-nœud vaut :

$${}^1_1 q_e^1(1) = \frac{{}^1_1 P_e^1(1) Q_0}{D(1)}$$

On utilise les relations d'allométrie pour obtenir la forme :

D'où la longueur de l'entre-nœud :  ${}^1_1 h_e^1(1) = \sqrt{b_e} ({}^1_1 q_e^1(1))^{\frac{1+\beta}{2}}$

et sa section :  ${}^1S_s^1(1) = \sqrt{\frac{1}{b_s}} ({}^1q_s^1(1))^{\frac{1-\beta}{2}}$

**Calcul de la photosynthèse :**

La surface de la feuille étant établie, on peut calculer la production de biomasse par

l'équation :  $Q(1) = \frac{E \cdot S_p}{r} \left( 1 - \exp \left( -k_0 \frac{{}^1S_{f_l}^1(1)}{S_p} \right) \right)$

*Production et allocation au cours du deuxième cycle :*

On peut maintenant calculer les processus ayant lieu au deuxième cycle en tenant compte du modèle architectural. Il y a deux types de phytomères concernés. L'ancien, créé au cycle 1 et qui demande de la biomasse pour poursuivre son expansion, et les nouveaux qu'il faut mettre en place et dont le nombre dépend du modèle architectural. La biomasse doit se partager équitablement entre les organes d'une même cohorte et en fonction de leur possibilité d'expansion. Toute la production de biomasse doit être utilisée s'il n'y a pas de compartiments réserves.

Calcul de la demande au cycle 2 :

Les nombres de feuilles et d'entre-nœuds produits au deuxième cycle par le modèle architectural sont  ${}^2N_l^1(2)$  et  ${}^2N_s^1(2)$

La demande cumulée des puits des cohortes vaut :

$$D(2) = {}^1N_l^1(1) \cdot {}^2P_l^1(2) + {}^2N_l^1(2) \cdot {}^2P_l^1(2) + {}^1N_s^1(1) \cdot {}^2P_s^1(2) + {}^2N_s^1(2) \cdot {}^2P_s^1(2)$$

**Construction des feuilles :**

On peut écrire les volumes élémentaires des feuilles des deux premiers cycles :

$${}^1q_l^1(2) = {}^1q_l^1(1) + \frac{{}^2P_l^1(2)}{D(2)} Q(1) \text{ et } {}^2q_l^1(2) = \frac{{}^2P_l^1(1)}{D(2)} Q(1)$$

Ce qui s'écrit sous forme matricielle :

$$\begin{bmatrix} {}^1q_l^1(2) \\ {}^2q_l^1(2) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} {}^1P_l^1(1) & {}^2P_l^1(2) \\ 0 & {}^2P_l^1(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q_0}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \end{bmatrix}$$

La surface foliaire du deuxième cycle s'écrit :

$${}^2S_{f_l}^1(2) = \frac{1}{s} \left( {}^1N_l^1(1) \cdot {}^1q_l^1(2) + {}^2N_l^1(2) \cdot {}^2q_l^1(2) \right)$$

Construction d'un entre-nœud du deuxième cycle :

On peut écrire les volumes élémentaires des entre-nœuds des deux premiers cycles :

$${}^1_2q_s^1(2) = {}^1_1q_s^1(1) + \frac{{}^1_2P_s^1(2)}{D(2)} Q(1) \text{ et } {}^2_1q_s^1(2) = \frac{{}^2_1P_s^1(1)}{D(2)} Q(1)$$

Ce qui s'écrit sous forme matricielle :

$$\begin{bmatrix} {}^1_2q_s^1(2) \\ {}^2_1q_s^1(2) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} {}^1_1P_s^1(1) & {}^1_2P_s^1(2) \\ 0 & {}^2_1P_s^1(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q_0}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \end{bmatrix}$$

On peut donc reconstruire le volume des organes de la plante mise à jour :

$$\text{Longueur de l'entre-nœud du premier cycle : } {}^1_2h_s^1(2) = \sqrt{b_s} ({}^1_2q_s^1(2))^{\frac{1+\beta}{2}}$$

$$\text{Section de l'entre-nœud du premier cycle : } {}^1_2S_s^1(2) = \sqrt{\frac{1}{b_s}} ({}^1_2q_s^1(2))^{\frac{1-\beta}{2}}$$

$$\text{Longueur de l'entre-nœud du deuxième cycle : } {}^2_1h_s^1(2) = \sqrt{b_s} ({}^2_1q_s^1(2))^{\frac{1+\beta}{2}}$$

$$\text{Section de l'entre-nœud du deuxième cycle : } {}^2_1S_s^1(2) = \sqrt{\frac{1}{b_s}} ({}^2_1q_s^1(2))^{\frac{1-\beta}{2}}$$

### Calcul de la photosynthèse :

La biomasse fabriquée dépend de la surface foliaire présente au deuxième cycle, c'est-à-dire, dans le cas où les feuilles restent actives, celle de l'ensemble des feuilles produite au cours des deux cycles :

$$Q(2) = \frac{E \cdot S_p}{r} \left( 1 - \exp \left( -k_0 \frac{{}^1_2S_{f_l}^1(2)}{S_p} \right) \right)$$

$${}^1_2S_{f_l}^1(2) = \frac{1}{e} \left( {}^1_1N_l^1(1) \cdot {}^1_2q_l^1(2) + {}^2_1N_l^1(2) \cdot {}^2_1q_l^1(2) \right)$$

A ce stade, on s'aperçoit aisément grâce à la description de ces deux premiers cycles qu'une formulation de récurrence de la croissance peut être établie lorsque la plante pousse (en régime « permanent »). On va donc généraliser ce qui précède pour le cycle  $t$ .

### Généralisation par récurrence au cycle $t$ :

On suppose que l'équation de récurrence est valide au cycle  $t-1$ .

Calcul de la demande :

Le nombre de feuilles et d'entre-nœuds d'âges  $i$  cycles, produits au cycle  $t$  par l'automate botanique du modèle architectural valent respectivement :  ${}^m_i N_i^1(t)$  et  ${}^m_i N_s^1(t)$  avec  $m$  date d'apparition des organes. L'âge chronologique des organes peut potentiellement valoir jusqu'à  $t$  cycles pour les organes apparus dès le premier cycle : la somme des puits des cohortes doit donc se faire entre 1 et  $t$ . La formule (2) donne :

$D(t) = \left( \sum_{i=1}^t \left( {}^m_i N_i^1(i) \cdot {}^m_i P_i^1(i) + {}^m_i N_s^1(i) \cdot {}^m_i P_s^1(i) \right) \right)$  avec  $m=t-i+1$  car les organes d'âges  $i$  sont apparus au cycle  $t-i+1$  ( $i$  varie entre 1 et  $t$ ).

- Construction des feuilles :

Le volume des feuilles par cohorte au cycle  $t$  donne :

$$\begin{bmatrix} {}^t_1 q_i^1(t) \\ {}^{t-1}_2 q_i^1(t) \\ \vdots \\ {}^1_t q_i^1(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} {}^1_1 P_i^1(1) & {}^1_2 P_i^1(2) & \dots & {}^1_t P_i^1(t) \\ 0 & {}^1_1 P_i^1(1) & \dots & {}^{t-1}_1 P_i^1(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & {}^1_1 P_i^1(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q_0}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix}$$

La surface d'une feuille de la cohorte apparue au cycle  $i$  s'écrit :

$${}^m_i S_{f_i}^1(t) = \frac{{}^m_i q_i^1(t)}{e}$$

La surface foliaire s'écrit, selon que le temps  $t$  a dépassé ou non le temps de fonctionnement de la feuille  $ta$  :

- Construction des entre-nœuds du cycle  $t$  :

On a le volume des entre-nœuds par l'équation suivante :

$$\begin{bmatrix} {}^t_1 q_s^1(t) \\ {}^{t-1}_2 q_s^1(t) \\ \vdots \\ {}^1_t q_s^1(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} {}^1_1 P_s^1(1) & {}^1_2 P_s^1(2) & \dots & {}^1_t P_s^1(t) \\ 0 & {}^1_1 P_s^1(1) & \dots & {}^{t-1}_1 P_s^1(t-1) \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & {}^1_1 P_s^1(1) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{Q_0}{D(1)} \\ \frac{Q(1)}{D(2)} \\ \vdots \\ \frac{Q(t-1)}{D(t)} \end{bmatrix}$$

Les allométries donnent les longueurs et les sections des entre nœuds.

- Longueur de l'entre-nœud  $e$  au cycle  $t$ :  ${}^m_i h_s^1(t) = \sqrt{b_s} ({}^m_i q_s^1(t))^{\frac{1+\beta}{2}}$ .
- Section de l'entre-nœud  $e$  au cycle  $t$ :  ${}^m_i S_s^1(t) = \sqrt{\frac{1}{b_s}} ({}^m_i q_s^1(t))^{\frac{1-\beta}{2}}$ .

Calcul de la photosynthèse au cycle  $t$  :

$$Q(t) = \frac{E \cdot Sp}{r} \left( 1 - \exp \left( -k_0 \frac{Sf_l^1(t)}{Sp} \right) \right)$$

La récurrence fonctionne et la plante croît donc de cycle en cycle en augmentant la taille du système d'une unité et en alternant les rétroactions entre le développement de la plante (création d'organes) et la production et la répartition de la matière végétale qui assure leur expansion.

#### *Allocation de la biomasse pour la croissance secondaire*

Le puits des éléments de cernes entre en compte dans la demande de la plante, ce qui diminue le rapport Q/D et donc diminue la part qui revient aux feuilles et donc *in fine* la croissance. Un puits de cernes trop fort empêche la croissance primaire de l'arbre. Un puits de cerne trop faible diminue la production de bois et l'arbre est trop élancé ce qui mettrait en péril sa stabilité et son équilibre mécanique. Il existe un compromis, que l'on peut déterminer par optimisation, entre la stabilité mécanique et la production ligneuse (Qi Rui, 2011).

GreenLab calcule la croissance secondaire en s'appuyant sur la loi de Pressler (Pressler, 1865) qui stipule que le cerne de l'année a une surface proportionnelle au nombre de feuilles vues. On pose que le résultat de la croissance secondaire est une proportion entre deux algorithmes.

Premier algorithme : on suppose qu'une fraction  $\lambda$  de la biomasse d'un élément de cerne lui a été allouée après propagation selon la loi de Pressler et que la fraction restante  $1 - \lambda$ , lui est allouée selon un modèle de compétition prenant en compte la demande de tous les entrenœuds non morts de la structure. Il faut calculer donc deux demandes et faire une péréquation :

- La première demande avec  $\lambda = 0$ , stipule que chaque feuille distribue la biomasse sur tous les entrenœuds de la structure, et on pose :

$$DI_C^R(t) = \sum_x \text{sign}(nf(x)) h(x)$$

Où  $DI_C^R(t)$  est la somme des puits des éléments de cernes qui sont des organes au même titre que les feuilles ou les entrenœuds, mais dont la durée d'expansion est fixée à un seul cycle ;  $x$  parcourt tous les entre-nœuds de la structure (de manière efficace grâce à la factorisation).

La demande d'un entre-nœud  $x$  est supposée proportionnelle à sa longueur  $h(x)$  et au nombre de feuilles  $nf(x)$  vues par celui-ci afin d'appliquer la loi de Pressler.

L'expression  $\text{sign}(nf(x))$  renvoie la valeur 1 ou 0 selon qu'il y a au moins une

feuille vivante ou non en amont de l'entrenœud  $x$ . Dans ce cas, l'épaisseur du dernier cerne est la même sur tous les entrenœuds de l'arbre.

- La deuxième demande avec  $\lambda = 1$  correspond au mode dit « de loi de Pressler »:

$$D2_C^R(t) = \sum_x nf(x).h(x)$$

On obtient alors le volume du cerne sur l'entrenœud  $x$  par la composition des deux modes :

$$qc(x) = h(x) \left( (1 - \lambda) \frac{sign(nf(x))}{D1_C^R(t)} + \lambda \frac{nf(x)}{D2_C^R(t)} \right) Qc(t)$$

Le coefficient peut être estimé par méthode inverse.

Deuxième algorithme : Pour les arbres dont le volume est important, l'allocation de la biomasse pour les cernes produite par une feuille avec le premier algorithme s'effectue dans toute la structure. On propose une variante qui stipule que tous les phytomères d'un même axe ont la même épaisseur de cerne et qui est proportionnelle au nombre de feuilles vue par l'axe. Ceci a pour effet de limiter la dispersion de la matière produite par une feuille et de la concentrer sur l'axe des deux côtés du phytomère porteur de la ramification. En mode liste du modèle, cette variante est facile à implémenter. Telle qu'elle, elle ne peut pas fonctionner en mode matrice, car les sous-structures sont moins détaillées. Une bonne approximation consiste à dire que tous les phytomères des axes d'un même âge physiologique et d'un même ordre de réitération ont des cernes égaux et proportionnels aux nombres de feuilles vues par ces axes. Cet algorithme privilégie la biomasse des cernes du tronc qui prend une forme en ogive.

#### *Les racines*

Dans les recherches sur la production végétale, l'étude des systèmes racinaires est freinée par la difficulté d'y avoir accès. Le modèle GreenLab considère le système racinaire comme un puits dont l'expansion est indéfinie. Il est supposé que l'absence de données racinaires ne perturbe pas significativement la calibration du système aérien.

### Annexe 3 : Méthode des moindres carrés

La calibration du modèle utilise la méthode des moindres carrés généralisés pour ajuster au mieux les séries organiques observées et calculées en optimisant les paramètres sources puits du modèle Greenlab. Celle-ci peut être mono-stade ou multi-stades de développement. Les coefficients qui interviennent dans un modèle linéaire sont calculés par la méthode bien connue dite « méthode des moindres carrés ». Le cas le plus simple est d'estimer les coefficients  $a$  et  $b$  de la droite  $y = ax+b$  qui donne la tendance linéaire du nuage de points des observations. Le plus souvent le modèle mathématique n'est pas linéaire, mais dans les cas favorables (ex : modèle GreenLab) au voisinage de la solution qui donne les valeurs des paramètres, le modèle peut être linéarisé avec une bonne approximation en utilisant les dérivées du modèle mathématique par rapport aux paramètres. Ceci donne naissance à la méthode des moindres carrés généralisée (notée **GLSQR**).

Supposons que nous disposions de  $n$  mesures  $y_i$  qui correspondent à  $n$  sorties du modèle et donc à un maximum possible de  $n$  fonctions  $f_i$  dont les paramètres de chacune dépendent de l'ensemble des  $m$  paramètres  $p_k$  à estimer et des mesures effectuées sur les variables observées. On obtient le système suivant :

$$y_1 = f_1(p_1, p_2, \dots, p_m) + e_1$$

....

$$y_i = f_i(p_1, p_2, \dots, p_m) + e_i$$

...

$$y_n = f_n(p_1, p_2, \dots, p_m) + e_n$$

Les fonctions  $y_i = f_i(p_1, p_2, \dots, p_m) + e_i$  dans le modèle Greenlab représentent le plus souvent le poids d'un organe appartenant à une série organique simple ou le poids d'un compartiment appartenant à une série organique composée et les écarts au modèle sont désignés par  $e_i$ . Il est important de noter que tous les  $y_i$  sont des sorties du modèle et sont estimés ensembles. Le regroupement des  $y_i$  en série organique et en catégorie d'organe selon l'âge physiologique est une question de cohérence pour la visualisation, mais il n'intervient pas dans la calibration. A chacune des sorties  $y_i$  du modèle correspond une erreur aléatoire associée  $e_i$  et la méthode des moindres carrés cherche les valeurs  $p_1, p_2, \dots, p_m$  qui minimisent l'expression :

$$err = \sum_{i=1}^n (y_i - f_i(p_1, p_2, \dots, p_m))^2$$

On se donne empiriquement une solution approchée de départ :  $(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0})$  et on cherche une première meilleure estimation des paramètres  $(p_1, p_2, \dots, p_m)$  notée :  $(p_{11}, p_{21}, \dots, p_{m1})$

Le système est linéarisé au voisinage de la solution par la transformation :

$$f_i(p_{11}, p_{21}, \dots, p_{m1}) = f_i(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0}) + \sum_{k=1}^m \frac{\delta f_i}{\delta p_k}(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0}) \Delta p_k + e_i$$

Avec  $p_{k1} = p_{k0} + \Delta p_k$  ( $k = 1, 2, \dots, m$ )

On pose :

$$[M] = \begin{bmatrix} \frac{\delta f_1}{\delta p_1} & \frac{\delta f_1}{\delta p_j} & \frac{\delta f_1}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_i}{\delta p_1} & \frac{\delta f_i}{\delta p_j} & \frac{\delta f_i}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_n}{\delta p_1} & \frac{\delta f_n}{\delta p_j} & \frac{\delta f_n}{\delta p_m} \end{bmatrix}, \quad [P_0] = \begin{bmatrix} p_{10} \\ p_{k0} \\ p_{m0} \end{bmatrix}, \quad [P_1] = \begin{bmatrix} p_{11} \\ p_{k1} \\ p_{m1} \end{bmatrix}, \quad [\Delta P] = [P_1] - [P_0]$$

Dans le cas général d'un système complexe on ne peut pas obtenir facilement les formules des équations des dérivées, mais on peut approcher leurs valeurs numériques suffisamment par l'approximation numérique suivante (avec une valeur  $dp_k$  suffisamment petite par rapport aux paramètres  $p_k$ ) :

$$\frac{\delta f_i}{\delta p_k} = \frac{f_i(p_1, \dots, p_k + dp_k, \dots, p_m) - f_i(p_1, \dots, p_k, \dots, p_m)}{dp_k}$$

On considère maintenant le système linéaire à résoudre :

$$[Y] = [M] \Delta P + [E]$$

$$\text{Avec } [Y] = \begin{bmatrix} y_1 - f_1(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0}) \\ y_i - f_i(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0}) \\ y_n - f_n(p_{10}, p_{20}, \dots, p_{m0}) \end{bmatrix} \quad \text{et } [E] = \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \\ e_m \end{bmatrix}$$

La solution classique de ce système est donnée par :

$$\Delta P = (M^T \cdot M)^{-1} \cdot M^T [Y]$$

On obtient alors une première itération qui donne une meilleure estimation de la solution du système :  $P_1 = P_0 + \Delta P$

On réitère le procédé jusqu'à ce que les composantes de  $\Delta P$  soient suffisamment petites. Le plus souvent moins de 10 itérations sont suffisantes.

On peut ensuite se poser le problème de la précision sur les paramètres à estimer et de la sensibilité du modèle par rapport à ces paramètres. Ceci est une autre question, qui ne concerne plus le domaine de la modélisation, mais celui des Statistiques. Dans le cas où les paramètres ne sont pas corrélés entre eux, la GLSQRM fournit à la fois les valeurs des paramètres et les écart-types associés. La GLSQRM ne peut bien fonctionner que si les fonctions  $f_i$  sont continues et dérivables. Si ce n'est pas le cas il faut avoir recours à d'autres méthodes heuristiques comme le « Recuit Simulé », ou la « Particule Swarm Optimisation » (PSO). Ces méthodes très polyvalentes ont l'inconvénient d'être très coûteuses en temps de calcul et de plus beaucoup moins précises, ce qui supprime une bonne part d'interactivité entre le modélisateur et ses données.

#### Annexe 4: Simulation en 3D des tecks de 2ans et 5ans



## Annexe 5: statistiques descriptives du poids sec des organes (entrenoeuds et feuilles)

**Tableau 18:** Données réalisées sur les arbres d'âge 2 ans: poids sec des organes (entrenoeuds et feuilles)

Axe	Année d'apparition UC	UC	Poids sec entrenœud (EN) en g					Poids sec feuille en g					
			EN	max	min	moy	écartype	max	min	moy	écartype		
Axe1	1 <sup>ère</sup> année	UC1	E1	90.2	50.7	70.45	27.9	-	-	-	-		
			E2	113.2	75.3	94.15	26.4	-	-	-	-		
			E3	141.3	43.5	92.6	68.9	-	-	-	-		
			E4	156.3	62.4	109.3	66.4	-	-	-	-		
			E5	82.3	52.1	67.2	21.4	-	-	-	-		
			E6	106.2	36.8	71.5	49.1	-	-	-	-		
			E7	72.3	27.4	49.85	31.7	-	-	-	-		
			E8	46.2	28	37.1	12.9	-	-	-	-		
			E9	69.6	49	59.3	14.6	-	-	-	-		
			E10	57.8	48.8	53.3	6.4	-	-	-	-		
			E11	44	20.1	32.05	16.9	-	-	-	-		
			E12	16	16	16	-	-	-	-	-		
			E13	9.1	9.1	9.1	-	-	-	-	-		
			UC2	E1	10.6	12	11.3	1.0	-	-	-	-	
				E2	7.2	29	18.1	15.4	-	-	-	-	
				E3	9.4	18.9	14.15	6.7	-	-	-	-	
				E4	25.5	25.5	25.5	-	-	-	-	-	
				E5	28.6	28.6	28.6	-	-	-	-	-	
				E6	44.1	44.1	44.1	-	-	-	-	-	
		2 <sup>ème</sup> année	UC1	E1	33.5	26.3	29.9	5.1	27.8	9.1	21.8	18.2	
					E2	32.1	15.2	23.65	12.0	28.4	11.2	19.4	15.2
					E3	22	9.1	15.55	9.1	28.2	7.8	13.2	14.4
					E4	20	12.7	16.35	5.2	38.4	15.6	34.4	16.1
					E5	18.1	10	14.05	5.7	35.9	14.1	31.9	15.4
					E6	21.1	12.3	16.7	6.2	27.7	10.8	17.2	12.0
					E7	6.1	3.4	9.5	1.9	26.0	13.5	16.3	10.8
				E8	9.4	9.4	9.4	-	35.1	12.7	18.7	15.8	
				E9	9.6	9.6	9.6	-	36.0	11.9	16.9	17.0	
				E10	5.5	5.5	5.5	-	23.2	7.9	9.9	10.8	
			UC2	E1	35	10.4	1.5	17.4	23.5	9.4	12.0	10.5	
				E2	1.6	1.4	4.4	0.1	26.3	10.4	14.4	11.2	
				E3	6.3	2.5	8.1	2.7	28.6	12.8	16.7	14.2	
		E4		13.7	2.5	6	7.9	22.8	9.1	10.9	9.7		
		E5		8.6	3.4	2.7	3.7	10.2	6.1	7.6	2.9		

**Tableau 19:** Données réalisées sur les arbres d'âge 5 ans: poids sec cumulé des organes de l'unité de croissance

Age	Axe	Année d'apparition UC	Poids sec cumulé des EN de l'UC (en g)					Poids sec cumulé des feuilles(g)				
			UC	max	min	moy	Ecartype	max	min	moy	Ecartype	
5ans	Axe 1	Année 1	UC1	5356	1138	4041	1553	-	-	-	-	
			UC2	657	85	459	404	-	-	-	-	
		Année 2	UC1	4501	1015	3501	1213	-	-	-	-	
			UC2	545	67	344	338	-	-	-	-	
		Année 3	UC1	3503	987	2541	779	-	-	-	-	
			UC2	444	51	249	277	-	-	-	-	
		Année 4	UC1	2401	741	1136	1073	-	-	-	-	
			UC2	351	49	138.6	213	-	-	-	-	
		Année 5	UC1	981	95	324	301	591	51	165	294	
			UC2	143	28	71	81	148	34	84	113	
		Axe 2	Année 3	UC1	894	91	299	267	-	-	-	-
				UC2	155	29	55	89	-	-	-	-
	Année 4		UC1	663	59	113	223	-	-	-	-	
			UC2	98	11	16	61	-	-	-	-	
	Année 5		UC1	157	9	63	104	129	29	81	102	
			UC2	25	1.5	5	16	101	11	50	73	
	Axe 3	Année 3	UC1	714	89	197	241	-	-	-	-	
			UC2	41.5	1.9	7	28	-	-	-	--	
		Année 4	UC1	140.1	8.1	59	93	-	-	-	-	
			UC2	40.1	1.2	4	27	-	-	-	-	
		Année 5	UC1	90.4	10.3	28	56	87	9	51	64	
			UC2	12.5	0.9	2	8	71	7	28	51	
	Axe 4	Année 3	UC1	88.5	7.4	15	57	-	-	-	-	
		Année 4	UC1	41.2	3.1	10	26	-	-	-	-	
Année 5		UC1	31.5	1.2	8	21	64	5	32	57		

**Tableau 20:** Données réalisées sur les arbres d'âge 5 ans: poids sec des organes (entrenœuds et feuilles) de la dernière année de croissance (UCs de 5ème année)

Axe	Année d'apparition UC	UC	Poids sec entrenœud (EN) en g					Poids sec feuille en g					
			EN	max	min	moy	écartype	max	min	moy	écartype		
Axe 1	5ème Année (dernière année)	UC1	E1	19.4	5.8	11.53	9.6	-	-	-	-		
			E2	44.5	12.8	26.55	22.4	-	-	-	-		
			E3	70.5	12.1	41.5	41.3	7.9	7.9	7.9	-		
			E4	69.1	7.5	30.25	43.6	23.8	15.8	19.8	5.7		
			E5	55.5	10.5	34.65	31.8	21.5	14	16.1	5.3		
			E6	69.5	1.8	32.26	47.9	17.3	8.3	14.1	6.4		
			E7	48.4	10.6	29.06	26.7	19.6	8.5	15.1	7.8		
			E8	39.4	9	24.42	21.5	18.4	7.4	12.9	7.8		
			E9	37.1	10.1	21.46	19.1	21.2	4.5	13.6	11.8		
			E10	25.5	6.9	18.97	13.2	17.7	1.5	11.8	11.5		
			E11	27.2	5.1	16.3	15.6	14.9	5.3	9.9	6.8		
			E12	15.3	5.2	11.3	7.1	14.6	12.1	13.7	1.8		
			E13	19.2	2.6	9.8	11.7	13	6.1	9.5	4.9		
			E14	11.4	2.1	6.75	6.6	13.7	9.4	11.5	3.0		
			E15	9.2	9.2	9.2	-	9.1	9.1	9.1	-		
				UC2	E1	8.2	1.8	4.9	4.5	11.9	1.2	5.3	7.6
					E2	19.8	2.2	10.7	12.4	12.6	5.3	8.7	5.2
					E3	26.7	6.9	16.92	14.0	13.7	11.2	12.1	1.8
					E4	20.5	5.9	12.82	10.3	16.3	11.5	13.1	3.4
					E5	15	11	12.6	2.8	15.5	7.2	10.8	5.9
					E6	6.1	3.2	4.7	2.1	15.5	0.5	6.7	10.6
					E7	5.6	0.8	2.4	3.4	7.3	2.5	4.3	3.4
					E8	1.5	1.5	1.5	0.0	7.7	2	4.8	4.0
					E9	2.2	1	1.6	0.8	9.1	5.3	7.2	2.7
					E10	2	0.8	1.4	0.8	3.6	3.6	3.6	-
					E11	1.8	1.8	1.8	-	7.1	7.1	7.1	-