



HAL
open science

Tomographie à rayons X; analyse et modélisation de l'ontogénèse des épécormiques du chêne sessile (*Quercus petraea* (L.) Matt.).

Jean-Baptiste Morisset

► To cite this version:

Jean-Baptiste Morisset. Tomographie à rayons X; analyse et modélisation de l'ontogénèse des épécormiques du chêne sessile (*Quercus petraea* (L.) Matt.). Sciences agricoles. AgroParisTech, 2012. Français. NNT : 2012AGPT0074 . pastel-00908159

HAL Id: pastel-00908159

<https://pastel.hal.science/pastel-00908159>

Submitted on 22 Nov 2013

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.



Doctorat ParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Sciences forestières

présentée et soutenue publiquement par

Jean-Baptiste MORISSET

le 11 décembre 2012

**Tomographie à rayons X ; analyse et modélisation de l'ontogénèse des
épïcormiques du chêne sessile (*Quercus petraea* (L.) Matt.).**

Directeur de thèse : **Francis COLIN**
Co-encadrement de la thèse : **Frédéric MOTHE**

Jury

M. Eric NICOLINI, Docteur, CIRAD
M. Frédéric DANJON, Docteur, INRA
M. Sebastian HEIN, Professeur, Université de Rottenbourg
M. Jean-François DHOTE, Docteur, ONF
M. Rémy MARCHAL, Professeur, ENSAM / CIRAD
M. Francis COLIN, Docteur, INRA
M. Frédéric MOTHE, Docteur, INRA

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur
Co-Directeur

Remerciements

Le travail que j'ai réalisé au cours de ces trois années de thèse ne serait rien sans de nombreuses personnes et ce pour des raisons très variées. Avant toutes choses je tiens donc à les remercier.

Tout d'abord un grand merci à Francis et à Frédéric pour leur encadrement et leur complémentarité. J'ai toujours pu me tourner vers l'un ou l'autre pour faire avancer mon travail et ils ont toujours été disponibles pour moi, cela me fut très précieux. Merci également pour ces moments moins sérieux autour d'une table d'hôtes dans le Loir-et-Cher ou à la plage au Portugal.

Merci aussi aux autres scientifiques de l'étage pour leurs conseils et coups de pouce dans mon travail mais aussi pour leur bonne humeur. Je pense particulièrement à François et ses blagues que je n'ai pas toujours comprises, à Catherine ses coings, sa rhubarbe et ses mirabelles, à Noël et Jean-Marc que je n'oserai pas séparer dans ces remerciements, à Holger, Ignacio et Mathieu que j'aurais pu séparer... mais que je réunis par leurs accents plus ou moins exotiques. Mais le LERFoB ne se limitant pas au deuxième étage du bâtiment C je tiens également à remercier Fleur, Cyrille, Thiéry et Gérard, ainsi que les scientifiques basés à AgroParisTech Nancy, et bien entendu Meriem pour sa direction du laboratoire.

Un grand merci également aux gestionnaires d'unité, d'une part pour leur travail, dans l'ombre, sans lequel le laboratoire serait bien peu de choses mais aussi pour ce qu'elles sont... gentilles, souriantes, entières et pleines d'humour. Je pense bien entendu à Virginie, à Nathalie et ses gerbilles ainsi qu'à Hélène « de la chance » pour ses muffins « cuisinotherapeutiques », et ces petites balades digestives.

Des scientifiques, des gestionnaires... un laboratoire ce sont aussi des techniciens. Un très grand merci à Bruno, pour toutes ces heures ensemble sur le terrain à compter des bourgeons ou construire un abri, mais aussi car c'est tellement agréable de râler, de bougonner et de rire avec toi. Merci également à Charline pour avoir scanné pour moi des mètres et des mètres de billons de chêne, mais aussi pour ton blog culinaire. Florian, Frédéric, Daniel, Guy... je sais que vous vous souviendrez longtemps des mesures de hauteurs de branches par -15°C ... c'est le seul moyen que j'ai trouvé pour être sûr que vous ne m'oubliez pas. De mon côté je garde en tête ces débats passionnés sur la nocivité des ondes ou le mystère de la seconde pantoufle et nos éclats de rire sur les aventures de la femme au chapeau. Je n'oublie pas non-plus Alain, gardien du temple aux outils du laboratoire et Manu pour ses mesures d'épicormiques sous les projecteurs de France 3.

Pour terminer avec le laboratoire je tiens à remercier l'ensemble des doctorants, stagiaires, apprentis et occasionnels, sans tous les citer car cela serait trop long, je pense notamment à Vincent, Lucie, Flavien, Claire, Raphaël, Linde, Thomas, Alix, Henri, Mathieu, Vivien, Sheena... ces quelques semaines, mois ou années de présence au laboratoire ont parfois permis de me lier d'amitié avec certains d'entre vous et de trouver des compagnons pour partager un verre, ou un concert.

En quittant le LERFoB mais sans quitter l'INRA je tiens à remercier le département EFPA, et en particulier Jean-Michel, Anne, Cynthia et Stéphanie pour la pause café du matin en votre compagnie.

Toujours à l'INRA je remercie aussi les doctorants du BEF et de IAM. En particulier Benjamin pour nos deux années de colocation, tes talents de pizzaiolo, tes chats noirs dont je n'oserais donner les noms ici, surtout n'oublie pas « qu'il nous faut plus de bois ». Aurore

pour être Aurore, ne perd jamais ton accent Campussien qui en intriguera plus d'un. Alice pour ton classement qui m'a souvent fait rire, Vincent pour ta coupe de cheveux qui elle aussi m'a bien fait rire, Stéphane pour ces week-end vosgiens riches en sport, mais pas que ; il y aura toujours une part de tarte piégée pour toi chez moi. Enfin merci à Jaime, PJ, Yann, pour ces soirées à la colocation, en concerts, ou dans les Vosges ou partout où la situation le permettait.

Merci également aux différentes personnes externes au LERFoB mais avec qui j'ai été amené à travailler au cours de ma thèse, que ce soit les agents de l'ONF et en particulier Bruno Chopard et Didier François, toute l'équipe de Forêt Wallonne, et bien entendu Florence Fontaine, Rémi Marchal et Patrick Heuret pour avoir participé à mes comités de thèses, parfois, en raison du décalage horaire, à des heures très matinales.

Bien évidemment je tiens également à remercier mes amis de Nancy ou d'ailleurs, ceux que je me suis fait en arrivant dans cette région et ceux que j'ai su garder malgré la distance, même si certains d'entre vous n'ont, au bout de trois ans, toujours pas compris en quoi consistait mon travail.

Pour finir j'aimerais remercier ma famille, mes parents, mes frères et sœurs... Si mon « exil » à l'Est n'a pas permis de se voir énormément et que l'envoi de nouvelles était parfois sporadique, j'ai toujours su que je pouvais m'appuyer sur vous dans les périodes plus difficiles.

A toutes et tous, et à ceux que j'ai oublié de nommer... MERCI.

Résumé

Le chêne sessile (*Quercus petraea*) est une essence majeure de la sylviculture française. Sa ramification, phénomène de mise en place des rameaux, a pour origine unique les bourgeons proventifs axillaires mis en place lors de l'élongation des pousses annuelles (PA). On distingue la ramification séquentielle (les branches séquentielles) et la ramification épïcormique. L'ontogénèse des épïcormiques, c'est-à-dire le passage d'un bourgeon épïcormique à un rameau épïcormique plus complexe tel qu'un gourmand, picot ou broussin est encore peu connue. Les rameaux laissent dans le bois des marques, les traces raméales, qui peuvent fortement déprécier la qualité du bois. Etudier l'ontogénèse des rameaux épïcormiques du chêne passe par un suivi longitudinal ou une analyse rétrospective des PA, ou par une dissection de l'arbre et une observation des traces raméales. Pour s'affranchir de ces méthodologies fastidieuses nous avons utilisé la tomographie à rayons X qui permet une étude exhaustive de toutes les traces raméales d'un billon, de leur ontogénèse ainsi que la reconstruction du billon en 3D. Les études menées au cours de cette thèse ont permis de mettre en évidence un important effet de l'arbre qui confère à chacun d'entre eux sa propre capacité à mettre en place et maintenir des épïcormiques. Plus un arbre présente d'épïcormiques dans son jeune âge, plus il en présentera quelques années plus tard. Cette tendance est modulée par la sylviculture actuelle, comme le maintien d'une végétation d'accompagnement qui joue sur les réserves en eau et carbohydrates de l'arbre, et la sylviculture passée, notamment les éclaircies fortes ayant favorisé les émissions de gourmands. Cependant la sélection précoce des arbres objectifs présentant le moins de formations épïcormiques est une recommandation sylvicole de première importance dans le but de produire davantage de bois d'œuvre de la meilleure qualité possible. Une stratégie d'intégration de ces résultats dans le simulateur de croissance Fagacée est proposée.

Mots clés: Chêne sessile (*Quercus petraea*) – ramification – ontogénèse – épïcormique – tomographie RX

Summary

Sessile oak (*Quercus petraea*) is a major tree species of the French forestry. Its branching, *i.e.* the phenomenon of twigs implementation, has a unique origin: the proventitious axillary buds set during the annual shoot (AS) elongation. We distinguish the sequential branching and the epicormic branching. Epicormic ontogeny, *i.e.* transition from a bud to a more complex epicormic twig as an epicormic shoot, a picot or a burl is still little known. The mark left by these twigs in the wood, the rameal trace, can depreciate its commercial value. The study of the epicormic twigs ontogeny is possible with a longitudinal follow-up or a retrospective analysis of an AS, or a dissection of the tree and an observation of the rameal traces. To free ourselves from these tedious methodologies, we used RX computed tomography which allows an exhaustive survey of all the rameal traces of a log, their ontogeny as well as the 3D reconstruction of the log. This PhD allowed to show the important effect of the tree which confers on each one its capacity to set up and maintain epicormics. The more numerous the epicormics were at young stage, the more numerous the epicormics are several years later. This trend is modulated by the actual forest operations, as the maintaining of an accompanying vegetation which play on water and carbohydrates reserve; and by past forest operation as epicormic shoot emission favoured by strong thinning. Nevertheless, the early selection of the crop trees with the few epicormic formations is a silvicultural advice of first importance in order to produce more timber wood of the best quality. A strategy of inclusion of these results in the growth simulator "Fagacées" is proposed.

Key words: Sessile oak (*Quercus petraea*) – branching – ontogeny – epicormic – RX tomography

Table des matières

A	Introduction générale	1
A.1	Les chênes	1
A.1.1	Les chênes et la forêt française	1
A.1.2	Choix du chêne sessile	1
A.1.3	Exigences et répartition du chêne sessile	2
A.2	La ramification des chênes	2
A.2.1	Principe et définitions	2
A.2.2	Le bourgeon : base de la ramification des angiospermes	3
A.2.3	La ramification du chêne sessile	4
A.2.4	Notion de traces raméales et de nœuds	8
A.2.5	Notion d'ontogénèse épïcormique	10
A.3	Ramification qualité et prix du bois	12
A.3.1	La qualité d'un chêne	12
A.3.2	Classement et prix du bois de chêne	14
A.4	Caractérisation des défauts internes dus à la ramification	16
A.4.1	Le noyau branchu séquentiel	16
A.4.2	Le simulateur de croissance Fagacées	17
A.4.3	Les formations épïcormiques	18
A.5	Les lacunes soulevées	18
A.6	Objectifs de l'étude	19
B	Méthodologie d'étude. La tomographie à Rayons X	20
B.1	Introduction	20
B.2	Méthodologie	21
B.2.1	Résumé de l'article	21
B.2.2	Abstract	23
B.2.3	Introduction	23
B.2.4	Materials and methods	26
B.2.5	Results	30
B.2.6	Discussion	35
B.2.7	Conclusion	38
B.2.8	References	38
B.3	Les évolutions / perspectives	42
B.3.1	Les évolutions pour l'étude du chêne sessile	42
B.3.2	Vers d'autres essences forestières	44
A.1.1	La détection automatique	45
C	Résultats	47
C.1	L'impact de la végétation d'accompagnement, de la disponibilité en eau et des réserves glucidiques	47
C.1.1	Abstract	50
C.1.2	Introduction	50
C.1.3	Materials and methods	52
C.1.4	Results	59
C.1.5	Discussion	63
C.1.6	Acknowledgments	67
C.1.7	Literature cited	67
C.1.8	Conclusions sur l'impact de la végétation d'accompagnement	72
C.2	L'effet des explosions de gourmands passées	72

C.2.1	Résumé	72
C.2.2	Abstract	75
C.2.3	Introduction	75
C.2.4	Material and methods	76
C.2.5	Results	83
C.2.6	Discussion	91
C.2.7	Acknowledgements and Funding	94
C.2.8	References	94
C.2.9	Conclusions sur les explosions de gourmands passées	96
C.3	Les corrélations moelle / écorce	96
C.3.1	Résumé	96
C.3.2	Abstract	99
C.3.3	Introduction	99
C.3.4	Material and Methods.....	101
C.3.5	Results	103
C.3.6	Discussion and perspectives.....	112
C.3.7	Conclusion.....	116
C.3.8	Acknowledgements	116
C.3.9	Bibliography.....	116
D	Conclusions	120
D.1	Acquisition de connaissances sur l'ontogénèse épïcormique.....	120
D.2	Conséquences pour la sylviculture	120
E	Perspectives et ouvertures	122
E.1	Perspectives d'application à des chênes matures	122
E.1.1	L'avancement des travaux.....	122
E.1.2	Les premiers résultats.....	122
E.2	Perspectives d'application sur l'émondage artificiel.....	123
E.3	Perspectives d'application sur la sélection génétique.....	124
E.4	Ouverture sur l'écologie : la plasticité épïcormique.....	124
E.5	Ouverture à la mécanique du bois	125
E.6	Vers la modélisation de l'extension du noyau branchu séquentiel par les épïcormiques	126
E.6.1	Principe.....	126
E.6.2	Les études nécessaires	127
E.7	Vulgarisation des travaux	130
F	Bibliographie générale et index.....	132
F.1	Références bibliographiques.....	132
F.2	Index des figures.....	143
F.3	Index des tableaux	143
Annexes	144	

A Introduction générale

A.1 Les chênes

A.1.1 Les chênes et la forêt française

Depuis des siècles, nous sommes culturellement attachés au chêne dont le port majestueux, la cime large et puissante, symbole de pérennité et de robustesse, lui a valu d'être considéré comme un arbre saint du druidisme (Bloch et Wartburg, 1960). L'origine du mot «chêne» est par conséquent très ancienne et viendrait du celtique-gaulois «*cassāno*», qui donne en latin médiéval «*casnus*» puis «*chasne*» en ancien français, et enfin «*chêne*» (Lambert, 1994). On notera donc que le terme latin «*Quercus*» ne s'est jamais imposé en Français pour désigner cet arbre.

Afin de replacer le chêne au sein du règne végétal, nous pouvons rappeler que c'est donc une plante à graine (spermatophyte), à fleur (angiosperme), dicotylédone vraie, appartenant à l'ordre des *Fagales* et à la famille des *Fagaceae* (ou Fagacées). Cette famille compte 8 genres. Trois se retrouvent dans les régions tempérées, le genre *Fagus* (les hêtres), le genre *Castanea* (les châtaigniers) et enfin le genre *Quercus* (les chênes).

En France, on trouve de façon spontanée 8 chênes différents, mais les plus représentés sont le chêne sessile (ou rouvre) (*Quercus petraea*) et le chêne pédonculé (*Quercus robur*). Ensemble, ces chênes (pédonculé et sessile) représentent la première essence forestière française et ce tant en terme de surface qu'en en terme de valeur commerciale (Cavaignac, 2007). En effet, ces deux chênes représentent 24% de la surface forestière française (IFN, 2010). La France se place ainsi au premier rang des producteurs européens de chêne et au deuxième rang mondial, derrière les Etats-Unis (Bary-lenger et Nebout 1993). Du point de vue économique, les chênes sessiles et pédonculés procurent 34% des recettes dans les forêts domaniales et 24% de celles des collectivités (Bourcet, 2000). Cette importance du chêne dans la sylviculture française le place au centre de nombreuses études qui s'attachent notamment à évaluer la qualité de la ressource en place ou à venir (Cavaignac 2007).

A.1.2 Choix du chêne sessile

Parmi les deux chênes majoritaires dans la forêt française, nous avons décidé de n'étudier que le chêne sessile. En terme de surface, le chêne sessile se situe derrière le chêne pédonculé, et donc en deuxième position dans le classement français des essences forestières avec environ 1.7 millions d'hectares dans les forêts de production (IFN, 2010). Cependant, il semble mieux adapté aux changements climatiques observés en étant plus résistant à la sécheresse que le chêne pédonculé (Becker et Levy, 1983 ; Bréda *et al.*, 2004). Le chêne sessile constitue donc davantage une essence d'avenir en France que le chêne pédonculé (Drénou *et al.*, 2012).

Dans la suite de cette étude, sauf précision, le terme de chêne désignera le chêne sessile.

A.1.3 Exigences et répartition du chêne sessile

Le chêne sessile est une espèce très plastique vis-à-vis du climat. Il est donc très répandu en France même s'il est plus rare dans le sud-ouest et en région méditerranéenne. Il est très répandu en plaine où on le rencontre de l'étage collinéen à la base de l'étage montagnard, jusqu'à 1600 mètres d'altitude (cette altitude baisse quand la latitude augmente). En effet s'il supporte bien les sécheresses passagères, il recherche tout de même une alimentation en eau régulière. Le chêne sessile supporte d'ailleurs mieux la sécheresse que l'excès d'eau, les terrains hydromorphes ne lui conviennent donc pas. Mis à part les sols hydromorphes, le chêne sessile est assez plastique vis-à-vis du sol. Il supporte donc des sols peu profonds assez pauvres et secs mais pousse également très bien dans des sols riches (Rameau *et al.*, 1989). Le chêne sessile est également peu sensible aux propriétés chimiques du sol, il supporte des sols acides à calcicoles et est présent sur des humus très variés, du mor au mull carbonaté.

Au cours de son développement dans ces différents milieux, le chêne se ramifie. Le chêne sessile est d'ailleurs connu pour être une essence encline à produire abondamment des formations épicromiques (Smith, 1966 ; Evans, 1983 ; Courraud, 1987 ; Spiecker 1991, Miller, 1996 ; Fontaine *et al.*, 2004 ; Colin *et al.*, 2010a) pouvant déprécier la valeur commerciale des bois d'œuvre. Nous allons mettre en avant ces mécanismes.

A.2 La ramification des chênes

A.2.1 Principe et définitions

Selon Bugnon (1980), la ramification est « ... le fait qu'une unité morphologique du corps [du végétal] donne naissance à une ou plusieurs unités nouvelles de même nature fondamentale qu'elle-même. En principe l'unité génératrice et les unités apparues restent associées en un ensemble dit système ramifié ».

Pour Caraglio et Barthélémy (1997) cette définition a le mérite d'éviter toute confusion entre le processus de ramification et son résultat et d'inciter à décrire tout le système ramifié en unités apparues et génératrices (ou portées et porteuses).

Le terme de ramification désigne donc ici le phénomène de mise en place des rameaux.

A l'origine de la ramification, et ce quel que soit le type de rameau et son ordre au sein du système ramifié, on trouve un méristème. Le bourgeon terminal d'une tige contient, sous les écailles protectrices, son méristème apical. Selon Caraglio et Barthélémy (1997), « le mode de division du méristème apical d'une tige permet de distinguer deux grands modes de ramification chez les végétaux vasculaires », à savoir :

- la ramification terminale, correspondant à une division directement au niveau du dôme méristématique, très rare chez les angiospermes,
- et la ramification latérale, qui résulte de la différenciation, sur les flancs de l'apex d'une tige (à l'aisselle d'une ébauche foliaire qui deviendra une écaille ou une feuille à limbe bien développé), d'un territoire de cellules à caractère embryonnaire. C'est ce second type de ramification qui prévaut chez le chêne.

S'il est parfois considéré qu'il y a ramification dès qu'une ébauche foliaire émerge (en relation avec la nature caulinaire des feuilles selon des considérations phylogénétiques et la théorie des télomes) (Gorenflot et de Foucault, 2005 ; Lüttge *et al.* 2002), dans cette étude, nous considérerons qu'il y aura ramification lors de l'apparition d'un territoire

méristématique latéral (à l'aisselle de l'ébauche foliaire). Chez les dicotylédones, en règle générale, toutes les aisselles des feuilles et des écailles protectrices du bourgeon apical portent un méristème axillaire (Fink, 1999). Le devenir de ce méristème est variable :

- soit il se maintient en l'état (c'est le cas à la base de nombreuses aiguilles de gymnospermes),
- soit il produit rapidement ou après un certain nombre d'années un bourgeon dit « axillaire » (cas plus fréquents chez les angiospermes), ou plusieurs dans le cas de bourgeons « accessoires »,
- soit il produit directement une pousse feuillée, sans passer par le stade bourgeon (cas des rameaux anticipés ou sylleptiques).

Le bourgeon peut lui-même être considéré comme un rameau miniaturisé, encore au stade d'ébauche, et ne comportant que la partie préformée non encore développée de l'axe qui pourrait en découler (Romberger, 1963). A l'aisselle des feuilles préformées est déjà initié un méristème voire un pré-bourgeon qui donnera naissance aux futures pousses latérales du rameau préformé dans le bourgeon (Fink 1999). Le bourgeon est cependant soumis à des inhibitions corrélatives, dont la dominance apicale (Champagnat *et al.*, 1986).

A.2.2 Le bourgeon : base de la ramification des angiospermes

Nous avons vu que chez les angiospermes, le méristème axillaire évolue classiquement en un bourgeon axillaire. Cette caractéristique est très répandue pour les arbres des régions tempérées (Fink, 1999). Le bourgeon est donc la base de leur ramification.

A ces bourgeons axillaires s'ajoutent des bourgeons adventifs. Classiquement, on considère que les bourgeons d'origine adventive se développent à partir des tissus périphériques du tronc, de façon spontanée ou suite à une blessure. (Fontaine 1999). Il est dit généralement qu'un bourgeon adventif n'obéit pas à l'agencement des bourgeons ; sa position n'est liée ni à la phyllotaxie (agencement des feuilles) ni à l'architecture du végétal.

Pour ne pas les confondre, Hartig (1851 in Fink, 1999) propose le terme de « proventif » pour désigner les bourgeons provenant de l'aisselle d'une feuille.

Les bourgeons d'origine proventive sont donc situés à l'aisselle d'un organe foliaire (Fontaine, 1999). Les bourgeons axillaires s'étant maintenus sous la forme d'un bourgeon sont appelés « bourgeons proventifs primaires ». Ces bourgeons ne sont pas complètement dormants et s'allongent lors de la croissance secondaire (en diamètre) de l'arbre. Les pré-bourgeons à l'aisselle des feuilles préformées du bourgeon peuvent cependant être progressivement déplacés vers la base du bourgeon principal et donner naissance à de nouveaux bourgeons (Fink, 1999) qualifiés de « proventifs secondaires ». Les bourgeons proventifs secondaires peuvent également être mis en place lors du développement des bourgeons en d'autres types de rameaux (Hartig, 1878 ; Kromanik et Brown, 1967 ; Fink, 1980 ; Fontaine *et al.*, 1998, 1999, 2001 ; Colin *et al.*, 2008, 2010a, 2010b, 2010c).

Si on se conforme à ces considérations, dans le genre *Quercus*, certaines espèces sont capables de produire, dans les parties supérieures de l'arbre, des bourgeons adventifs comme *Q. alba* et *Q. nigra* (Kormanik et Brown, 1967). D'autres comme *Q. robur* et *Q. petraea* ne semblent pas avoir cette capacité (Wignall et Browning, 1988 ; Wignall *et al.*, 1987 ; Spiecker, 1991 ; Fontaine, 1999).

A noter que la ramification des racines ne produit que des racines adventives puisque les racines-porteuses ne présentent pas de feuilles et donc de bourgeons à leur base. Au niveau du collet, et on le voit bien quand on recèpe un individu, des bourgeons adventifs peuvent se former sur la souche, au niveau du cambium de la coupe et produire des rejets qui viennent s'ajouter à ceux issus des bourgeons proventifs latents du collet.

Notre étude portant sur les parties aériennes de *Q. petraea* les bourgeons seront considérés comme uniquement d'origine proventive. Et tous les rameaux mis en place en découlent.

A.2.3 La ramification du chêne sessile

Durant la saison de végétation, le chêne sessile peut avoir plusieurs périodes d'allongement des pousses séparées, par des périodes de repos du bourgeon apical (Reich *et al.*, 1980 ; Champagnat *et al.*, 1986 ; Payan, 1986). La portion de tige formée lors d'une période d'allongement est appelée Unité de Croissance (UC) (Hallé et Martin, 1968 ; Barthélémy et Caraglio, 1991). Les UC sont délimitées entre elles par des cicatrices laissées sur la tige par les écailles protégeant le bourgeon apical lors des périodes de repos. L'ensemble des UC d'une saison de végétation est appelé pousse annuelle (PA) (Caraglio et Barthélémy, 1997). Le nombre et la longueur des UC d'une PA est fonction :

- (a) des conditions de croissance (biotiques et abiotiques) du chêne (Reich *et al.*, 1980 ; Collet et Frochot, 1996 ; Chaar *et al.*, 1997a, 1997b ; Nicolini *et al.*, 2000)
- (b) du stade de développement de l'arbre (Heuret *et al.*, 2000).

Ainsi, une PA peut compter jusqu'à 5 UC (chez de jeunes arbres) mais en compte habituellement 1 ou 2. (Lavarenne, 1965 ; Chaar *et al.*, 1997a, 1997b ; Collet et Frochot, 1996 ; Heuret *et al.*, 2000). Dans le cas où plusieurs UC sont mises en place dans une PA, on parle de polycyclisme.

Les bourgeons axillaires proventifs (ou bourgeons séquentiels) sont mis en place à l'aisselle des feuilles (et des écailles protectrices du bourgeon apical) distribuées le long d'une UC. Au niveau des limites d'UC, les anciennes écailles protectrices du bourgeon apical laissent place à une couronne de cicatrice et de bourgeons proventifs. Le nombre de bourgeon par UC est fonction de sa longueur, des conditions de croissance (Chaar *et al.*, 1997a ; Nicolini *et al.*, 2000), et du génotype (Harmer, 1995).

L'année suivant leur mise en place, différents devenir sont possibles pour les bourgeons axillaires du chêne sessile (Figure 1). Selon Fontaine *et al.*, (2001), sur les 50 à 70 bourgeons axillaires initiés par mètre de tige :

- un tiers en moyenne se maintient à l'état de bourgeon proventif primaire, c'est-à-dire ne comportant que de l'organogenèse (multiplication des entre-nœuds et pré-feuilles) et une croissance lui permettant simplement d'être repoussé et maintenu en périphérie de la tige (Church et Godman 1966, Fink 1980, Kauppi *et al.* 1987)
- un tiers se développe en un rameau ou axe feuillé (aussi appelé branche séquentielle),
- et un tiers meurt par abscission totale ou partielle et disparaît par englobement dans le bois. Dans le cas d'une abscission partielle, des bourgeons secondaires à la base du bourgeon axillaire peuvent rester en place.

Ces observations ont également pu être réalisées dans le houppier des chênes sessiles où 60% des bourgeons axillaires restent en place et la moitié d'entre eux se développent par la suite en branche (Harmer, 1991). Des observations similaires ont pu être réalisées chez *Quercus rubra*, ou en moyenne 66% des bourgeons axillaires restent latents sur la tige (Ward, 1964). Cette caractéristique est considérée comme une réponse à l'herbivorie et aux autres dommages en permettant une repousse immédiate après une perte de feuillage (Tuomi *et al.*, 1994). Ces bourgeons n'ont pas toujours un rôle de substitution. Des pousses peuvent en émerger lors de l'ontogénèse régulière de la plante, on parle alors de réitération (Oldemann, 1974 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Gruber, 1991).

Le chêne est soumis au phénomène d'acrotonie. Ainsi ce sont principalement les bourgeons situés en haut des UC (au niveau de la couronne de bourgeons) qui se développent l'année suivant leur mise en place en branche séquentielle (Harmer, 1989, 1991). De même, dans le cas de polycyclisme, ce sont prioritairement les bourgeons de la dernière UC qui se développeront en branches (Harmer, 1992, Nicolini *et al.*, 2000). La proportion de bourgeons évoluant en branches est fonction des conditions de croissance. L'apport en azote ou la perte (par décapitation artificielle) de l'apex de la tige à un effet positif sur le nombre de branches mises en place (Harmer, 1989, 1995).

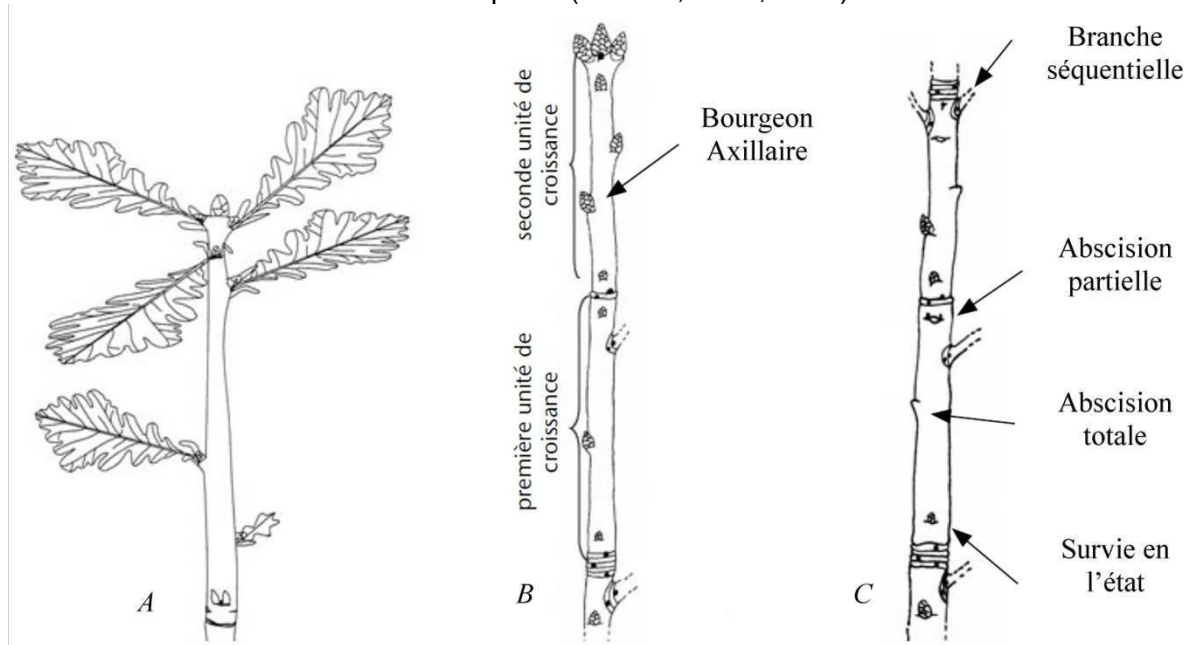


Figure 1 : Devenir des bourgeons axillaires l'année suivante leur mise en place. Suivi d'une PA : A, au début de la saison de végétation, mise en place d'une première UC. B, Fin de la saison de végétation (feuilles non dessinées). C, Fin de la saison de végétation suivante. (Reproduction partielle de Colin *et al.* 2010d)

Les bourgeons proventifs primaires seront par la suite appelés bourgeons épïcormiques primaires, et les bourgeons proventifs secondaires (ainsi que les bourgeons accessoires) seront appelés bourgeons épïcormiques secondaires. Le terme épïcormique fait référence à la position des bourgeons sur la grume et sera défini plus tard.

A.2.3.1 Les rameaux séquentiels du chêne sessile

Les rameaux séquentiels sont donc issus du développement en pousses feuillées de bourgeons axillaires l'année suivante leur mise en place à l'aisselle des feuilles et sont aussi appelés branches séquentielles.

A partir de critères dendrométriques (diamètre, longueur) et d'âge (Figure 2), certaines branches séquentielles peuvent être qualifiées de brin de fourche. Ainsi, selon Ningre (1997), une branche séquentielle est dite « brin de fourche » si elle présente les caractéristiques suivantes :

- sa longueur est supérieure à la moitié de la longueur de la tige principale,
- son diamètre est supérieur aux deux tiers du diamètre de la tige principale,
- son âge est supérieur à trois ans.

Les brins de fourche ont généralement des angles d'insertion très faibles (angle entre la face adaxiale¹ du brin de fourche et l'axe porteur).

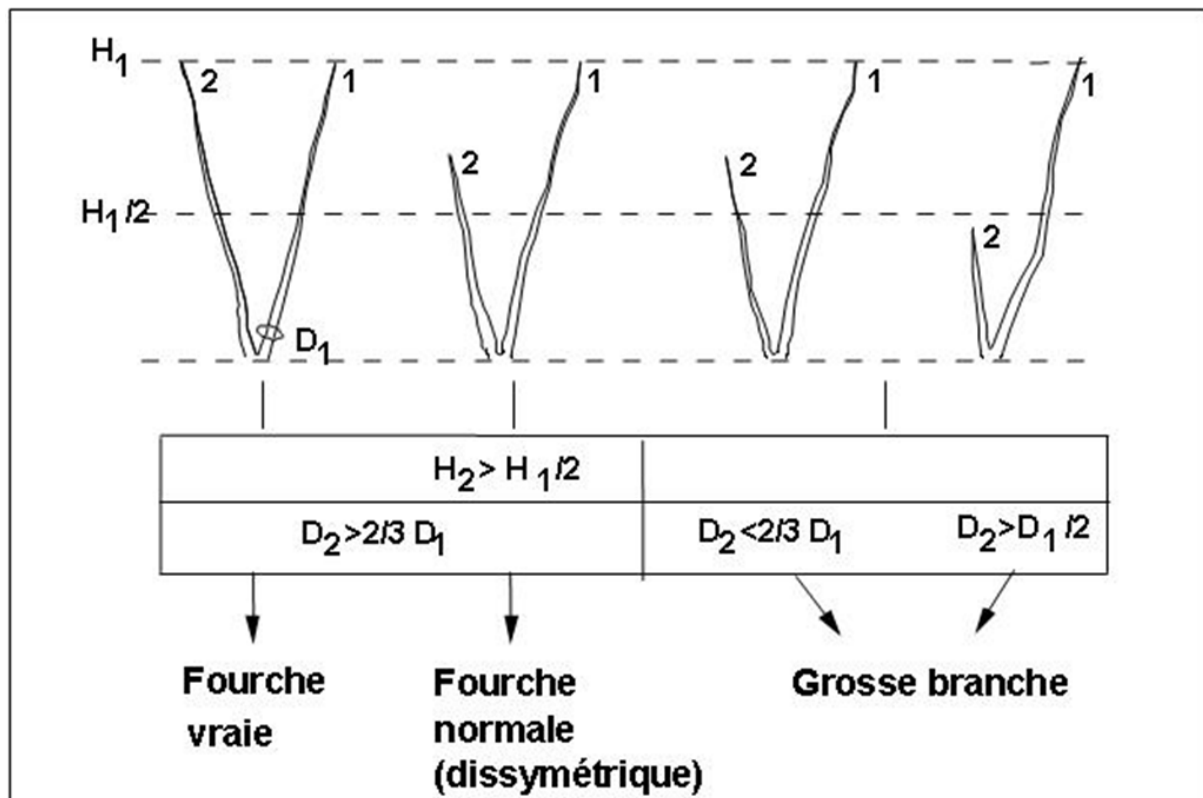


Figure 2 : Critères de détermination d'une fourche. (D'après Ningre, 1997)

Chez le chêne, il existe deux origines possibles pour l'apparition d'une fourche. La première est une origine traumatique, provoquant la mort du bourgeon apical, due à des facteurs biotiques ou abiotiques tels que le gel ou l'abrutissement (Chaar et Colin, 1999; Ningre et Colin, 2007). La seconde origine est dite métamorphique, la fourche ayant pour rôle d'établir une base du houppier permanente (Von Goethe 1790 dans Edelin, 1984; Nicolini et Caraglio, 1994; Hallé et Ng 1981 dans Barthélémy et Caraglio, 2007; Barthélémy *et al.*, 2009).

Les études les plus récentes (Colin *et al.*, 2012b) menées sur le chêne sessile, ne permettent pas de distinguer la part des fourches ayant une origine traumatique ou métamorphique. En revanche elles mettent en évidence l'effet de la densité initial, de l'âge de l'arbre et de sa vigueur sur le phénomène de fourchaison. Les arbres les plus âgés, et les

¹ Qui est orienté vers l'axe de la tige (s'oppose à abaxiale)

moins vigoureux dans les densités initiales les plus faibles portent significativement plus de fourches.

A.2.3.2 Les formations épïcormiques du chêne sessile

A côté des branches séquentielles on trouve les rameaux (ou formations) épïcormiques. Ce terme est construit à partir du grec *epi* en périphérie et *cormus* le tronc. Il décrit la situation suivante : quand un bourgeon axillaire se développe l'année suivant son dépôt en branche séquentielle, une coupe longitudinale du tronc à l'endroit de l'insertion fait apparaître une connexion directe de la moelle de la branche avec la moelle du tronc ; l'origine de la branche apparaît profonde. Au contraire, si une branche ne se développe qu'après plusieurs années de latence du bourgeon épïcormique, la moelle de la branche n'est pas connectée directement sur la moelle de l'axe porteur mais indirectement via la trace horizontale du bourgeon épïcormique. L'origine de la branche est donc superficielle, « en périphérie ». La branche sera qualifiée d'épïcormique. C'est de cette configuration que provient le terme épïcormique.

Les rameaux épïcormiques proviennent donc du développement ou du maintien en l'état d'un bourgeon épïcormique primaire ou secondaire.

En se développant ou en se divisant, les bourgeons épïcormiques (parfois appelés « bourgeons latents ») donnent naissance à des formations épïcormiques variées (Spiecker, 1991 ; Fontaine *et al.*, 2001, 2004 ; Colin *et al.*, 2010a) à la structure plus ou moins complexe (figure 3). On trouve ainsi :

- le bourgeon épïcormique (bourgeon latent) isolé ;
- le gourmand qui est une pousse feuillée issue d'un bourgeon épïcormique (Bary-Lenger et Nebout, 1993) ; selon sa taille croissante, on distingue les poils, les gourmands et les branches gourmandes. Un poil est une pousse de faible taille (5 centimètres de long au plus), âgée de moins de deux ans et non ramifiée. Lorsqu'elle est plus âgée, plus longue et parfois ramifiée, la pousse est qualifiée de gourmand. Enfin, si elle atteint une longueur de plus de 75 cm de long, on parle de branche gourmande. Cette distinction entre gourmand et branche gourmande a été proposée par l'ONF (Duplat, 1993). Les gourmands et branches gourmandes ont un rôle de restauration de la surface foliaire d'équilibre d'un arbre, vis-à-vis des ressources disponibles (lumière, nutriments....) et de rajeunissement du houppier (Ishii et Ford, 2001) ;
- le picot, qui est un ensemble formé par des bourgeons épïcormiques secondaires groupés sur un moignon d'axe de quelques millimètres inséré sur le tronc. Il peut avoir deux origines : soit il est issu d'un gourmand de faibles dimensions dont la partie apicale s'est élaguée alors que la partie proximale s'est maintenue sur le tronc ; soit il est issu d'un bourgeon épïcormique qui s'est allongé suffisamment pour mettre en place des bourgeons à la base de ses écailles basales (Fontaine *et al.*, 1998) ;
- les amas, qui sont un groupe d'au plus 5 bourgeons épïcormiques secondaires juxtaposés (distance séparant les plus proches bourgeons inférieure à 5mm), et insérés directement sur le tronc ;
- et enfin les broussins (ou brogues) sont quant à eux un ensemble de bourgeons, d'amas de gourmands et de picots.

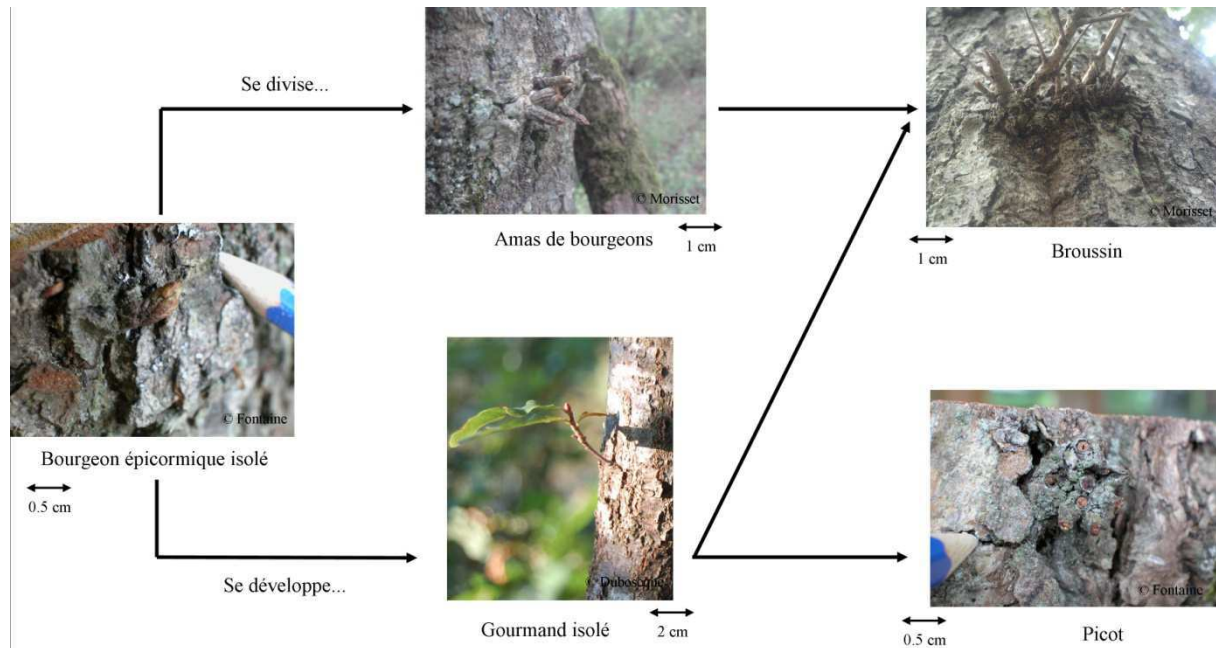


Figure 3 : Les différentes formations épicorniques en photo et leurs évolutions possibles (représentées par les flèches).

Très rarement, on peut trouver sur les grumes de chêne des sphéroblastes. Ce sont des petites protubérances issues du développement cambial de la partie convexe de l'axe portant un bourgeon épicornique. Ils se présentent donc sous la forme d'une masse arrondie de bois englobant progressivement le bourgeon épicornique. Bien plus répandus chez le hêtre ou l'aulne, ils ne seront plus évoqués en ce qui concerne le chêne.

Pour quantifier les différentes formations épicorniques d'un même arbre, deux notions ont été définies. Le cortège épicornique est l'ensemble des différents épicorniques repérables à un moment donné sur une surface de tronc donnée. Il est quantifié par l'effectif total d'épicorniques et par l'effectif et la proportion de chaque type (Colin *et al.*, 2010a). Le potentiel épicornique est le nombre de bourgeons épicorniques primaires et secondaires sur une portion de tige à un moment donné (Fontaine *et al.*, 2004).

Pour conclure sur la ramification du chêne sessile, il est rappelé ici que le chêne sessile est connu pour pouvoir produire abondamment des formations épicorniques (Smith, 1966 ; Evans, 1983 ; Courraud, 1987 ; Spiecker 1991, Miller, 1996 ; Fontaine *et al.*, 2004 ; Colin *et al.*, 2010a). Au cours de cette étude le terme « épicorniques » sera parfois utilisé pour parler des formations (ou rameaux) épicorniques.

A.2.4 Notion de traces raméales et de nœuds

Au cours de leur existence, les rameaux séquentiels et épicorniques laissent dans le bois une marque (Figure 4). La trace particulière laissée dans le bois par une branche séquentielle est appelée classiquement un nœud. Une coupe longitudinale du tronc à l'endroit de l'insertion de la branche fait apparaître une connexion directe entre la moelle de la branche et la moelle de la tige. Les nœuds des branches sont généralement de forme conique et leur implantation dans le bois n'est pas horizontale. Le nœud traduit l'angle d'insertion de la branche sur le tronc. Ainsi, dans le cas particulier des brins de fourche pour lesquels l'angle d'insertion sur le tronc est faible, on parle de nœud plongeant.

Les bourgeons épïcormiques primaires sont reliés par leur base à la moelle de la tige par une trace vasculaire horizontale (Zimmermann et Brown, 1971).

Le terme de nœud ne convient cependant pas à la trace vasculaire unique d'un bourgeon épïcormique ou aux multiples traces des bourgeons constituant les amas et les broussins. Dans certains cas d'ailleurs, des bourgeons se sont développés en pousses épïcormiques qui meurent à un moment donné, laissant des traces noires d'oxydation, le tout ne ressemblant pas à un nœud à la forme conique caractéristique. Le terme de « trace raméale » sera donc utilisé par la suite pour désigner tous les types de traces de rameaux latéraux définis plus haut et incluant les nœuds.

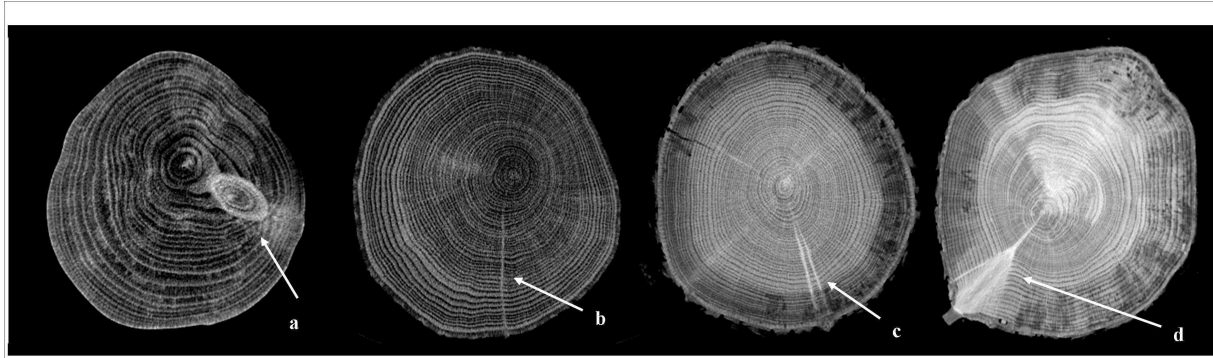


Figure 4 : Coupes transversales d'un billon de chêne montrant la race raméale (a) d'une branche séquentielle (ou nœud), (b) d'un bourgeon épïcormique primaire, (c) d'un bourgeon divisé en amas, (d) d'un bourgeon développé en gourmand.

On désigne donc généralement par le terme « nœud » la portion englobée dans le bois d'une branche séquentielle et par « nodosité » l'ensemble des nœuds. Dans les troncs des arbres, à compter d'un certain âge (environ 20 ans chez le chêne sessile), et du fait de l'élagage naturel, la nodosité est circonscrite dans ce que l'on nomme le « noyau branchu » ou « cœur branchu ». Le bois formé après l'élagage des branches et donc à l'extérieur du noyau branchu, est dit « net de nœuds ».

Dans le cas des essences enclines à produire des épïcormiques, le noyau branchu formé des restes des branches séquentielles se trouve parfois considérablement étendu radialement (Figure 5) par les traces raméales épïcormiques. La part de bois net de nœuds dans la grume se trouve alors réduite. Ces traces étant prises en compte lors du classement qualitatif des bois de chêne, leur présence, au même titre que celle d'autres défauts ou altérations du bois en diminue la valeur commerciale.

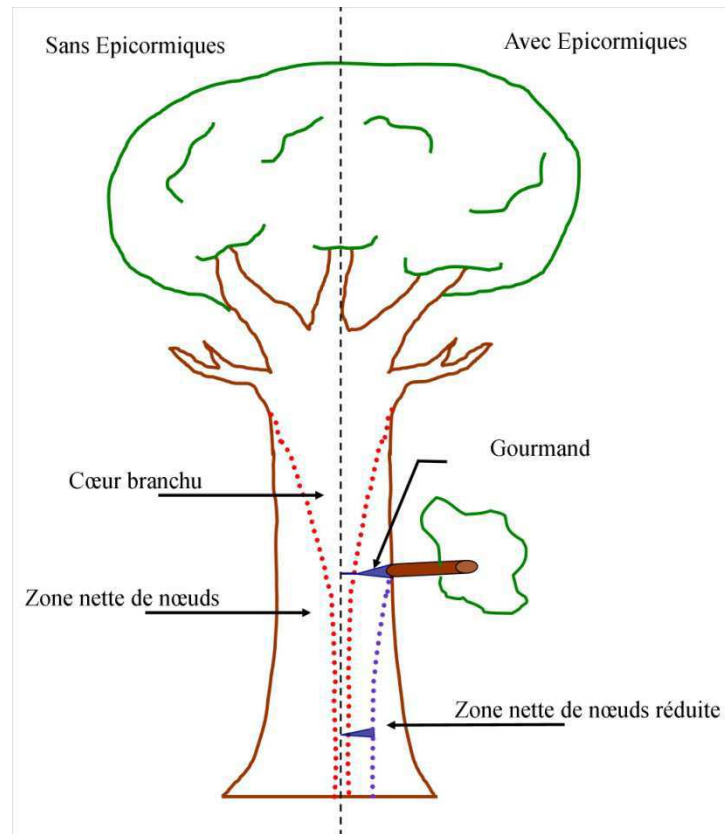


Figure 5 : Extension du cœur branchu et diminution de la zone nette de nœuds par la présence de formations éplicormiques (ici des gourmands).

A.2.5 Notion d'ontogénèse éplicormique

L'ontogénèse éplicormique traduit le développement des rameaux éplicormiques au cours du temps, de leur mise en place à leur mort. Depuis une dizaine d'années, les travaux de recherche sur les formations éplicormiques du chêne ont repris dans le but de proposer une stratégie permettant de produire davantage de bois d'œuvre de bonne qualité (Fontaine *et al.*, 1998, 1999, 2001, 2004; Colin *et al.*, 2010a, 2010c).

A.2.5.1 La filiation des éplicormiques

Les premiers travaux traitants de l'ontogénèse éplicormique du chêne sessile cherchent donc à établir les différentes filiations entre les différents rameaux éplicormiques, c'est-à-dire le passage d'un type d'éplicormique à un autre. Ces travaux menés principalement par Fontaine *et al.* (1998, 1999, 2001 et 2004) et par Colin *et al.* (2008 et 2010a) proposent la filiation suivante.

Au départ, un bourgeon éplicormique primaire ou secondaire reste en l'état, disparaît ou se développe en une fine pousse (ou gourmand) ; à son tour la pousse peut soit mourir partiellement et donner naissance à un amas de bourgeons pouvant évoluer vers une formation de type broussin; soit survivre et donner naissance à une branche éplicormique. Le devenir de la branche éplicormique n'a pas été étudié. Ainsi, dans les 5 années qui suivent l'élongation de la pousse, le cortège éplicormique est principalement composé de bourgeons et de quelques fines pousses. Environ 10 ans plus tard de nombreux amas de bourgeons sont présents au sein du cortège éplicormique. Enfin, approximativement 10 à 20 années après, les amas de bourgeons représentent la majorité du cortège éplicormique, des picots

ont pu être mis en place à partir des gourmands, et des broussins peuvent également être mis en place.

Nous avons donc vu qu'il existait différents types de formations épïcormiques, de la plus simple à la plus complexe, du bourgeon isolé au broussin. C'est en se divisant ou en se développant que les formations épïcormiques peuvent passer d'un type à un autre. Cependant, de nombreuses lacunes persistent encore dans la compréhension des épïcormiques et notamment sur leur quantification et les relations entre explosions de gourmands passées et cortège épïcormique actuel ; ou d'une façon plus générale sur le lien entre le cortège épïcormique passé et le cortège épïcormique actuel d'un arbre. De plus, les mécanismes favorisant ou inhibant ces évolutions sont encore peu connus.

A.2.5.2 Les facteurs influençant l'ontogénèse

Les travaux existants sur l'ontogénèse épïcormique du chêne portent essentiellement sur les relations entre la densité initiale d'une plantation (Colin *et al.* 2008) ou la densité d'arbre maintenue au travers d'éclaircies plus ou moins fortes (O'Hara et Valappil, 2000 ; Wahlenberg, 1950 ; Wignall et Browning, 1988 ; Trimble et Smith 1970 ; Colin *et al.*, 2010a) et le développement des gourmands ou de l'ensemble du cortège épïcormique.

Ces études ont montré que l'espacement à la plantation avait peu d'influence sur les émissions de gourmands (Colin *et al.*, 2008). En effet les arbres produisant le plus de gourmands sont les moins vigoureux (qui seront donc rapidement éliminés sous l'effet de la compétition), et si les gourmands sont significativement plus vigoureux dans les densités de plantation les plus faibles, cet écart est néanmoins négligeable. Ces résultats semblent désigner l'éclaircissement des troncs comme un facteur essentiel du développement des gourmands (Il'Yushenko et Romanovskij, 2000) et les faibles différences de développement entre densité de plantation s'expliquent par des éclaircissements très proches (Wignall et Browning, 1998).

L'effet d'éclaircies contrastées dans des peuplements de chênes sessiles à trois stades sylvicoles (bas perchis, haut perchis, gaulis) sur l'évolution du cortège épïcormique à été testé (Colin *et al.*, 2010a). Nous pouvons retenir de cette étude qu'il existe un effet des éclaircies quand l'intensité de ces dernières est très forte. On remarque également qu'il existe un effet de la hauteur dans l'arbre, les billons les plus hauts réagissant plus que les billons les plus bas sur le tronc.

Un effet arbre (génétique) sur les émissions de gourmands est de plus observable chez le chêne sessile (Colin *et al.*, 2008 ; Evans, 1982 ; Krahl-urban, 1955 ; Spellmann, 1995). Les chênes semblent donc avoir une capacité plus ou moins importante à mettre en place sur leurs troncs des pousses épïcormiques et celle-ci dépend du nombre de bourgeons épïcormiques portés par les tiges. Cette variabilité importante d'un arbre à l'autre qu'il faudrait tester aux niveaux descendance et clone, pourrait expliquer le faible effet observé des sylvicultures contrastées.

Cependant, chez le chêne sessile, les études font défaut concernant de possibles facteurs d'influence comme la fertilité du sol, sa composition chimique, la présence et la composition d'une végétation d'accompagnement (ou sous-étage) qui à dire d'expert pourrait inhiber la formation de gourmands.

A.3 Ramification qualité et prix du bois.

A.3.1 La qualité d'un chêne

La qualité est « l'ensemble des caractéristiques d'une entité qui lui confère l'aptitude à satisfaire les besoins exprimés et implicites » (Cruchant, 1996). Ainsi, concernant les grumes de chêne un certain nombre de caractéristiques sont ou non recherchées, ce qui débouche sur un classement des grumes de chêne (Bary-Lenger et Nebout, 1993 ; Venet et Keller, 1986 ; Cavaignac, 2007).

Une grume de bonne qualité devra donc présenter les caractéristiques suivantes :

- arbres droits, pour des questions de rendement et pour ne pas couper le fil du bois lors du tranchage,
- fil droit, qui garantit une meilleure stabilité dimensionnelle des pièces débitées,
- grume cylindrique, pour optimiser le rendement (Bary-Lenger et Nebout, 1993),
- faible largeur de cerne, qui assure une couleur et une esthétique plus attrayante pour les utilisations les plus nobles mais aussi une meilleure stabilité dimensionnelle sous l'effet des changements d'humidité ; les arbres présentant de faibles largeurs de cernes (< 2,5 mm) sont dits à « grain fin » (Feuillat *et al.*, 1998a, 1998b ; Nepveu *et al.*, 2004),
- faible largeur d'aubier, pour optimiser le rendement car l'aubier, non duraminisé, est rarement utilisable pour la production de bois d'œuvre,
- couleur claire et homogène ; c'est une tendance du marché car sur un bois de couleur claire, il est plus facile de faire s'exprimer les vernis et les colorations (Flot, 1988 ; Janin *et al.*, 1990a, 1990b, 1992).

A ces différentes caractéristiques, et ce afin d'affiner le classement des grumes de chêne en fonction de leur qualité, s'ajoute la prise en compte des anomalies du bois. Ces anomalies sont classées en deux types : les défauts et les altérations du bois.

A.3.1.1 Les défauts du bois

Les défauts du bois sont des irrégularités touchant la structure du bois (Bary-Lenger et Nebout, 1993 ; Métro, 1975). Parmi ces irrégularités on trouve les nœuds et toutes les autres traces raméales (Smith, 1966 ; Courraud, 1987 ; Miller, 1996 ; Nicolini *et al.*, 2001 ; Fontaine *et al.*, 2004).

Les nœuds. Toutes les branches séquentielles laissent dans le bois des nœuds. Ils peuvent être peu ou très préjudiciables à la qualité du bois en fonction de plusieurs facteurs que sont leur dimension, leur longévité (influençant l'étendue radiale du noyau branchu), leur état. En effet si un nœud peut-être « sain » et n'avoir que peu d'effet sur la qualité du bois, il peut aussi être « pourri » et dégrader alors fortement la qualité. Une fois les branches élaguées, leur insertion est repérable extérieurement sur le tronc grâce à des cicatrices nommées « roses » ou « rosaces ». Les nœuds peuvent aussi être qualifiés d'adhérents ou de non-adhérents. Ces termes se réfèrent aux caractéristiques physiques des nœuds qui sont respectivement « soudés » ou non au bois qui les entoure. Le nœud englobé dans le bois est non-adhérent sur la partie correspondant au laps de temps entre la mort de la branche et son élagage total (correspondant au début de son englobement dans le bois).

Les traces raméales. Selon la formation épécormique qui en est à l'origine, les traces raméales ont un impact plus ou moins important dans le bois. Ainsi, les traces laissées par les bourgeons sont de faible diamètre (environ 2mm) et sont composées de

cellules parenchymateuses et de vestiges de xylème secondaire (Cremer 1972, Fontaine *et al.*, 1999, Waters *et al.*, 2010). De plus, la couleur est proche de celle d'un rayon ligneux² (Kauppi *et al.*, 1987 ; Fontaine *et al.*, 1999). Leur trace raméale n'est donc pas ou peu préjudiciable à la qualité du bois. Il en est de même pour les amas qui sont, rappelons-le, composés d'un ensemble de 5 bourgeons au maximum. En revanche, les traces laissées par les autres formations épicorniques (gourmands, broussins, picots...) se rapprochent plus des nœuds séquentiels en terme d'impact sur le bois. On peut donc les caractériser par leur forme, leur diamètre et leur état. A cela s'ajoute leur nombre : en effet plusieurs traces raméales de formations épicorniques peuvent être rassemblées en un défaut nommé « patte de chat » (Courraud, 1987; Wignall et Browning, 1988 ; Fontaine *et al.*, 2004). Ils sont très préjudiciables à la qualité du bois et leur présence sur une grume a un effet négatif sur sa valeur commerciale.

A.3.1.2 Les altérations du bois

Les altérations du bois sont des irrégularités touchant la composition chimique du bois (Bary-Lenger et Nebout, 1993 ; Métro, 1975). C'est souvent le fait d'éléments externes au bois tels que les champignons ou les insectes (Cavaignac, 2007). Nous ne dresserons pas ici une description exhaustive des altérations possibles des bois de chêne, et nous nous contenterons d'évoquer les plus importantes, à savoir :

- le cœur brun, qui est une décoloration anormale du duramen due à la *Fistuline hépatique*³ ; cette altération ne touche que les propriétés esthétiques du bois (Sevrin, 1997) ;
- la pourriture, provoquée par des champignons, qui entraîne d'importantes modifications dans les propriétés du bois pouvant aller jusqu'à l'exclure de toutes les utilisations commerciales du bois (Sevrin, 1997) ;
- les trous d'insectes, qui peuvent être très superficiels ou bien aller jusqu'à provoquer la mort de l'arbre. Ils servent de plus de « porte d'entrée » aux champignons.

A ces défauts et altérations peuvent s'ajouter d'autres dégradations telles que les dégâts liés au feu, blessures ou à l'inclusion de corps étrangers. La figure 6 présente l'exemple d'une trace bleue (tirant sur le noir) caractéristique de la présence de mitraille⁴ dans le bois.

² Lames de cellules parenchymateuses dirigées horizontalement du cœur à l'écorce (Détienne, 1988).

³ La *Fistuline hépatique* (*Fistulina hepatica*) ou « langue de bœuf » est un champignon basidiomycète qui pousse en console sur les chênes les châtaigniers et les peupliers.

⁴ La mitraille désigne des éclats de bombes, d'obus ou de balles incrustés dans le bois.



Figure 6 : Marque laissée dans le bois par de la mitraille (disque bleu-noir en bas à droite de la grume) et son observation par tomographie à rayon X (Cf. Partie B). Exemple d'un chêne de la forêt domaniale de Saint Jean (57).

A.3.2 Classement et prix du bois de chêne

Afin d'évaluer la qualité du bois, des normes permettant d'affecter à une grume une classe de qualité ont été mises au point. Ces normes sont fonction des caractéristiques dimensionnelles de la grume et de la présence de défauts et/ou altérations. Le classement des bois se traduit par des prix de vente extrêmement variables et allant de 1 à plus de 400 €/m³ (Servin, 1997).

A.3.2.1 L'estimation de la qualité du bois

De nombreux classements des bois de chêne ont pu être proposés ces dernières décennies. Cela s'explique par la difficulté de concilier l'univers rigoureux de la normalisation et l'univers du bois et de l'hétérogénéité de ses produits (De Montgascon, 1996).

En 1997, la concertation des différents acteurs de la filière bois a permis l'élaboration de la norme européenne EN 1316-1 de classement des grumes de chêne (AFNOR, 1997). Ce classement est basé d'une part sur les dimensions de la grume (Tableau 1) et d'autre part sur l'observation externe des singularités (défauts et altérations) en sachant que les singularités à l'extérieur se traduisent par des défauts internes qui pénalisent certaines utilisations du bois (Tableau 2).

Qualité	Dimension	Norme EN 1316-1
A	Longueur	3 m réelle, 2 m fictive
	Diamètre	45 cm fin bout sur écorce
B	Longueur	3 m réelle, 2 m fictive
	Diamètre	35 cm fin bout sur écorce
C	Longueur	3 m réelle, 2 m fictive
	Diamètre	20 cm fin bout sur écorce
D	Longueur	2m
	Diamètre	30 cm fin bout sur écorce

Tableau 1 : Classement dimensionnel des grumes selon la norme EN 1316-1.

D'après Cavaignac (2007). La longueur est dite « réelle » quand la grume est effectivement tronçonnée en deux qualités distinctes, elle est dite « fictive » quand la longueur d'une qualité est mesurée mais non détachée du reste de la grume. Le diamètre fin bout sur écorce est le diamètre mesuré à l'extrémité la plus fine de la grume non écorcée.

Groupe	Défauts	Qualité A	Qualité B	Qualité C	Qualité D
1	Accroissements	SC	√	√	√
	Couleur	SC	√	√	√
	Méplat	SC	√	√	√
2	fentes et gerces de retrait	x	√	√	√
3	Picot	SC	SC	√	√
	Rose	SC	SC	√	√
	Broussin	SC	SC	√	√
	Nœud sain	SC	SC	√	√
	Fil tors	SC	SC	√	√
	Excentricité	SC	SC	√	√
	Fente de cœur simple	SC	SC	√	√
	Largeur d'aubier	SC	SC	√	√
	4	Taches et veines de couleur	x	SC	√
5	Courbure	SC	SC	SC	√
6	Cœur étoilé	x	SC	SC	√
	Roulure	x	SC	SC	√
	Nœud pourri	x	SC	SC	√
7	Cœur brun	x	x	√	√
8	Trous de vers	x	x	SC	√
9	Pourritures molles	x	x	x	√
	gélivures	x	x	x	√
	Lunure	x	x	x	√

Tableau 2 : Classement des défauts d'une grume de chêne par ordre croissant d'importance selon la norme EN 1316-1,

D'après Cavaignac (2007). En rouge apparaissent les défauts liés à la ramification. "√" : admis, "SC" : admis sous conditions, "x" : rejeté.

La présence de formations épicromiques et de nœuds séquentiels peut donc engendrer le déclassement d'une grume, et ce parfois jusqu'à la dernière classe de qualité. Cela entraîne obligatoirement une diminution de la valeur monétaire de la grume.

A.3.2.2 Qualité des bois, valeur commerciale et débouchés

La valeur d'un m³ de chêne est fonction de sa classe de qualité et par conséquent de ses dimensions et de ses défauts. Ces caractéristiques déterminent en effet les utilisations industrielles possibles du bois et la valeur des produits qui en résultent (Bary-Lenger *et al.*, 1990). Le tableau 3 présente donc une estimation de la valeur des bois de chêne sur pied en fonction de leur qualité et de leur dimension.

Qualité	Longueur minimale	Diamètre	Défauts	Utilisation	Prix en € / m ³
A	3 m	55 et +	•	Tranchage 1er choix Tranchage 2ème choix	475 et +
A	3 m	50 et +	•		350 et +
B	3 m	50 et +	□	Plot pour ébénisterie	360 et +
B	1,2 m	50 et +	□	Merrain	130 à 250
B	3 m	50 et +	□*	Plot pour menuiserie	290
C	3 m	45 et +	□□	Plot dépareillé	150
C	2 m	35 et +	□□	Avivés	65 à 90
C	3 m	40 et +	□□	Charpente	70 à 80
C	3 m	40 et +	□□	Châssis	45
D	2 m	30 et +	□□□	Traverse	22
D	1,5 m		□□□	Palette	7

Tableau 3 : Cours du chêne sur pied, d'après (Rérat, 2006) mis à jour en novembre 2011 (Rérat, 2011).

• : défauts exclus, □ : légers défauts tolérés, □□ : quelques défauts acceptés, □□□ : nombreux défauts acceptés, * : (uniquement courbure et nœuds).

La qualité est exprimée par la présence ou l'absence de défauts. Y sont inclus les nœuds séquentiels et les formations épécormiques comme les broussins les picots ou les gourmands. Leur présence peut donc diminuer d'un facteur 10 la valeur d'une grume de chêne.

A.4 Caractérisation des défauts internes dus à la ramification

Plusieurs travaux ont été menés afin de caractériser d'une part le noyau branchu séquentiel du chêne sessile et d'autre part les relations entre un épécormique observable à l'extérieur de la grume et le défaut induit par sa trace raméale.

A.4.1 Le noyau branchu séquentiel

Les études existantes ne cherchent pas à modéliser directement le noyau branchu séquentiel mais la hauteur de première branche verte (H1bv). On peut cependant estimer le noyau en s'appuyant sur l'évolution avec l'âge de l'arbre de H1bv et du diamètre du tronc à la hauteur de H1bv. En effet à chaque saison de végétation, l'insertion de la branche verte la plus basse correspond au nœud adhérent le plus éloigné de la moelle et donc à l'extrémité de l'enveloppe du cœur branchu au moment de la mesure. Il en est de même pour la hauteur de première branche morte (H1bm) et du nœud non adhérent le plus éloigné de la moelle (Cf. Figure 7).

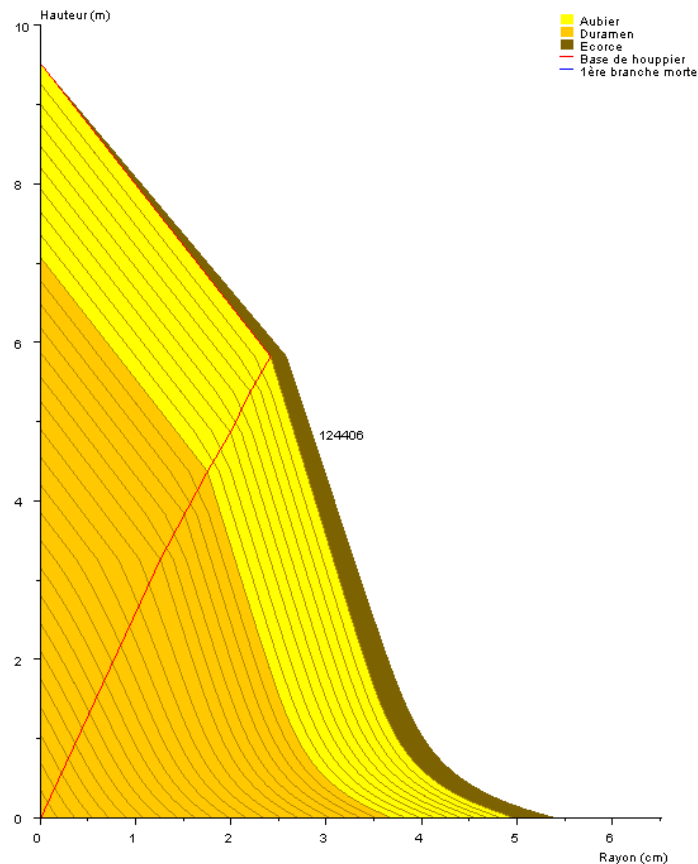


Figure 7 : De la hauteur de première branche verte au noyau branchu séquentiel. Sur le graphique on retrouve en abscisse le rayon de l'arbre (en cm), en ordonnée sa hauteur totale (en m). On retrouve les cernes de croissance de l'arbre (30 ans ici). La ligne rouge représente les hauteurs de première branche verte pour chaque âge mises bout à bout. On obtient ainsi l'enveloppe du cœur branchu séquentiel, le noyau branchu. (Figure issue du simulateur de croissance Fagacées)

Chez le chêne sessile, plusieurs modèles prédictifs de H1bv (ou d'une de ses transformations comme le BR⁵ ou le CR⁶) sont proposés dans la littérature (Spiecker, 1991 ; Hasenauer et Monserud, 1996 ; Nutto, 1998 ; Dhôte *et al.*, 2000). Cependant ils présentent tous des lacunes et notamment en termes de validité (gamme d'âge ne couvrant pas la période de croissance d'un chêne avant sa récolte à maturité).

Les études concernant la modélisation de H1bm, qui permet d'obtenir le noyau branchu séquentiel non-adhérent sont rares. On notera tout de même le travail de Nutto (Nutto, 1998).

A.4.2 Le simulateur de croissance Fagacées

Le simulateur de croissance Fagacées (Dhôte, 1991 ; Dhôte et Hercé, 1994; Dhôte *et al.*, 2000; Dhôte et Le Moguédec, 2002, 2012) intègre des modèles statistiques permettant de prédire à différents âges (au pas de temps de trois ans) les caractéristiques dendrométriques (hauteur totale, diamètre à 1m30, hauteur de base du houppier...) des arbres d'un peuplement de chêne en fonction de la fertilité de la station et de la sylviculture menée. Les caractéristiques dendrométriques des arbres simulés permettent de proposer le

⁵ BR ; Bole Ratio est le rapport de la longueur de la grume de l'arbre (H1bv) sur sa hauteur totale (Htot).

⁶ CR ; Crown Ratio est le rapport de la longueur du houppier (LH) de l'arbre sur sa hauteur totale (Htot). Il est égal à 1-BR.

billonnage futur de l'arbre et ainsi de prévoir le volume de bois par classe de qualité et utilisations possibles (tranchage, merrain, sciage, particules, feu...) (Bucket *et al.*, 2005). Cependant, l'évaluation de la longueur de grume et des utilisations possibles des billons a été jugée surévaluée (Robert, 2008). Cela s'explique notamment par l'absence de modélisation du noyau branchu séquentiel non-adhérent (qui est considéré comme égal au noyau branchu séquentiel adhérent). Cette lacune ne peut être acceptée. Il existe en effet un certain laps de temps entre la mort d'une branche et sa disparition par élagage naturel et englobement des vestiges de la branche dans le bois du tronc. La non prise en compte des défauts et altérations du bois (et notamment les formations épicorniques) est également responsable de cette surévaluation de la qualité des produits. Le simulateur de croissance Fagacées peut donc être encore amélioré, affiné, de manière à traduire au mieux la qualité des produits issus des grumes de chêne.

A.4.3 Les formations épicorniques

Très peu d'études ont cherché à mettre en évidence les défauts internes du bois dus à la ramification épicornique. En 2004, Fontaine *et al.*, ont cherché à établir les relations existantes entre les formations épicorniques présentes sur le tronc et les défauts induits dans le bois. Les traces raméales des épicorniques ont été observées grâce à une dissection, dans le plan transversal et par tranche de 1 à 2 mm d'épaisseur, du billon de bois à la hauteur du défaut. Cette méthodologie est longue à mettre en place et ne permet qu'une étude qualitative des traces raméales dont la formation épicornique associée est observable à l'extérieur.

Cette étude a permis néanmoins de confirmer que toutes les formations épicorniques n'ont pas le même impact sur la qualité des bois. Un classement en 4 catégories a pu être établi. On trouve donc :

- les formations de type *b* que sont les moignons de pousse (picots) d'un diamètre inférieur à 15mm portants ou non des bourgeons,
- les formations de type *g* que sont les gourmands d'un diamètre inférieur à 15mm et ne présentant pas de bourgeons épicorniques à leur base,
- les formations de type *bt* que sont les groupes de fines pousses épicorniques (diamètre inférieur à 5mm) et de bourgeons (directement insérés sur le tronc, ou via un moignon de pousse),
- les formations de type *gt* que sont les gourmands (diamètre supérieur à 15mm) portant des bourgeons et/ou d'autres gourmands à leur base.

Le volume individuel des défauts induits dans le bois augmentent des formations de type *g* (petite trace isolée et saine) aux formations de type *gt* (grosses traces pourries et regroupées).

A.5 Les lacunes soulevées

Au cours de cette partie introductive, nous avons pu souligner plusieurs lacunes méthodologiques ou scientifiques concernant l'étude des épicorniques du chêne sessile. En ce qui concerne l'ontogénèse des épicorniques, les études menées ne proposent qu'une filiation partielle des épicorniques, et si l'origine des formations épicorniques les plus complexes est bien connue, leur devenir n'a jamais été étudié. De plus, très peu d'études portent sur les mécanismes inhibant ou favorisant l'ontogénèse épicornique mis à part le rôle de la densité de plantation et l'intensité d'éclaircies sur l'émission de gourmands. Ainsi, des connaissances concernant l'impact d'une végétation d'accompagnement sur les émissions de gourmands, le devenir des gourmands suite à leur mise en place, ou l'évolution

générale du cortège épïcormique d'un arbre font cruellement défaut pour comprendre l'ontogénèse épïcormique des chênes et améliorer la qualité des bois d'œuvre produits. Cette étude vise donc à contribuer à combler ces lacunes.

A.6 Objectifs de l'étude

Nous pouvons classer les objectifs de cette étude en deux types. D'un côté on trouve les objectifs scientifiques, portés par les études touchant à la ramification du chêne ; d'une autre on trouve un objectif méthodologique qui consiste à mettre en place et développer la méthodologie d'étude de la ramification la plus adaptée aux objectifs scientifiques.

Le cadre général des objectifs scientifiques de ce travail de thèse est donc de comprendre et de quantifier l'ontogénèse épïcormique des chênes en vue d'apporter des conseils et des recommandations aux sylviculteurs pour limiter le développement des épïcormiques sur et dans les grumes et ainsi améliorer la qualité des produits et donc leur valeur commerciale. Pour cela, les travaux réalisés cherchent à mettre en évidence l'ontogénèse particulière de tout les types de rameaux épïcormiques en s'appuyant 1/ sur l'étude de mécanismes particuliers inhibant ou favorisant la mise en place des rameaux les plus préjudiciables à la qualité des bois tels que le maintien d'une végétation d'accompagnement ; 2/ sur des mesures *in situ* déjà disponibles (tel que le nombre de gourmands par tiges) réalisées dans divers peuplements de chênes sessiles aux sylvicultures variées ; et 3/ sur l'important effort d'échantillonnage de ces dernières années en rapport avec les épïcormiques du chêne et en collaboration avec l'Office National de Forêts.

Pour atteindre les objectifs scientifiques, j'ai fortement contribué au développement d'une nouvelle méthodologie d'étude des traces raméales dans le bois. Cette technique non destructive pour l'échantillon fait intervenir un scanner tomographique à rayons X et un ensemble de logiciels d'analyse et de reconstruction d'image. Elle permet une étude quantitative et qualitative de l'ensemble des traces raméales (nœuds et traces d'épïcormiques) d'une pièce de bois. Cette méthodologie est présentée en détail dans la partie B de ce document.

B Méthodologie d'étude. La tomographie à Rayons X

B.1 Introduction

Quatre grands types de méthodologies peuvent être envisagées pour étudier l'ontogénèse épïcormique du chêne.

La première méthode consiste en un suivi prospectif longitudinal des différentes formations épïcormiques et/ou des branches séquentielles d'une tige de chêne depuis la mise en place d'un bourgeon (axillaire ou épïcormique secondaire) jusqu'à la mort par abscission totale du ou des rameau(x) découlant(s) de ce bourgeon. C'est le cas des travaux conjoints INRA-Université de Reims (Fontaine et al. 2001) en forêt domaniale de Montrichard (département du Loir-et-Cher), où l'ensemble des rameaux épïcormiques et séquentiels de la pousse annuelle de 1994 ont été cartographiés et sont suivis annuellement depuis maintenant 18 ans sur des chênes âgés de 17 ± 3 ans lors de la mise en place de l'expérimentation et poussant dans des conditions de compétition différentes. Ce dispositif expérimental *in situ* permet d'étudier l'enchaînement des types de formations épïcormiques sur une portion de tige et cela de façon exhaustive. En revanche les mesures ne renseignent pas sur les défauts associés aux formations épïcormiques observées ; et il apparaît difficile de suivre ces formations jusqu'à la maturité commerciale des chênes qui, pour la production de bois d'œuvre, est au minimum d'une centaine d'années (Jarret, 2004 ; Sardin, 2008).

La seconde méthode consiste en un relevé des épïcormiques depuis la dernière pousse annuelle formée (ne contenant que des bourgeons axillaires) jusqu'à la base de l'arbre. Cette description « rétrospective » de l'extérieur, inspirée des descriptions architecturales (par exemple Heuret *et al.*, 2000, 2003) a fourni de précieuses informations sur l'ontogénèse épïcormique enregistrée durant les quelques dizaines d'années de vie les plus récentes (Fontaine *et al.*, 1998 ; 1999). Néanmoins, la disparition progressive des traces des limites de pousses annuelles rend difficile l'attribution des épïcormiques aux pousses annuelles au-delà d'une trentaine d'année. Ceci est d'autant plus difficile que rapidement un houppier se forme et qu'à partir de ce moment là, de nombreuses fourches se succèdent, rendant l'identification de l'axe principal assez problématique.

Une troisième méthodologie, appliquée à de nombreuses essences forestières, s'appuie sur une étude rétrospective des rameaux épïcormiques et/ou séquentiels par dissection du bois dans le but (a) de repérer les positions successives d'un nœud de branche séquentielle et de la base du houppier afin de reconstruire le noyau branchu (Koehler, 1936 ; Andrews et Gill 1939 ; Rapraeger, 1939 ; Schöpf, 1954 ; Dietrich, 1973 ; Maguire et Hann, 1987 ; Fujimori 1993 ; Spathelf 2003) ; (b) de déterminer l'origine des formations épïcormiques (Church et Godman, 1966 ; Kormanik et Brown, 1967 ; Kauppi *et al.*, 1987 ; Spiecker, 1991 ; Yokoi et Yamaguchi 1996 ; Fontaine *et al.*, 2004 ; Creber et Collinson, 2006) ou encore (c) d'étudier la nodosité (nombre et caractéristiques des nœuds) et donc la qualité d'une pièce de bois (Mayer-Wegelin, 1936 ; Bernsten, 1961 ; Grah, 1961 ; Dietrich, 1973 ; Vestol *et al.*, 1999 ; Petruncio *et al.*, 1997 ; Lemieux *et al.*, 1997a, 1997b, 2001 ; Hein et Spiecker, 2007 ; Benjamin *et al.*, 2009 ; Kershaw *et al.*, 2009). Cela correspond donc à des expérimentations *ex situ* dont les mesures peuvent être exploitées immédiatement, et qui permettent d'associer à un rameau observé extérieurement un défaut dans le bois. Ces caractéristiques présentent de véritables avantages par rapport aux études longitudinales. Ces études (très peu nombreuses sur les rameaux épïcormiques) sont cependant destructives pour le matériel végétal. De plus, les zones disséquées sont déterminées par les observations externes des rameaux. Elles ne permettent donc pas l'observation d'un rameau complètement élagué et donc indécélable par une observation externe du billon.

La quatrième méthodologie est la tomographie à Rayons X. C'est une méthodologie *ex situ* qui permet de cumuler les avantages des méthodes déjà existantes, tout en s'affranchissant de leurs défauts, elle n'a cependant jamais été appliquée à l'étude des rameaux épïcormiques mais uniquement aux rameaux séquentiels (Funt et Bryant 1987; Oja 2000; Pinto et al. 2003; Nordmark 2003; Andreu et Rinnhofer 2003). Néanmoins, elle permet une étude exhaustive, quantitative et qualitative des rameaux et de leur ontogénèse depuis la moelle jusqu'à l'écorce d'un billon ou leur disparition par englobement dans le bois. La méthodologie d'étude des traces raméales du chêne sessile par la tomographie à rayon X a fait l'objet d'une publication en 2010 dans la revue *Trees* qui est reproduite ci-après. L'article sera précédé d'un petit résumé en français et il sera suivi d'un paragraphe présentant les différentes évolutions apportées à la méthodologie depuis la parution de cet article et qui pourront être utilisées dans la suite de cette étude.

B.2 Méthodologie

B.2.1 Résumé de l'article

Les nœuds des branches et les traces des autres rameaux, regroupés sous le terme de traces raméales, ne sont généralement pas pris en compte dans les études architecturales basées sur des observations externes.

Les traces raméales ont été observées grâce aux méthodes fastidieuses de dissections. Basé sur une méthodologie non destructive incluant la tomographie à rayons X et les connaissances, progressivement accumulée, sur l'ontogénèse des épïcormiques du chêne sessile, cet article présente (1) la méthodologie de marquage des traces raméales utilisant la tomographie RX, le plugin « Gourmands » (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>) développé à cette fin sous ImageJ (Abramoff *et al.*, 2004) et le logiciel de visualisation en 3D « Bil3D » ; (2) les résultats obtenus lors de l'étude de deux billons de chêne sessile de 50 cm de longueur provenant de deux arbres issus d'un dispositif comprenant plusieurs modalités d'éclaircies ; et (3) les applications possibles dans le domaine de la biologie et de l'écologie.

Sur environ 45 séquences raméales (ensemble de traces raméales reliées entre elles) par mètre, la moitié est directement connectée à la moelle par une trace horizontale de bourgeon primaire, l'autre moitié est connectée à une branche via un nœud oblique. Les nœuds épïcormiques horizontaux apparaissent principalement dans l'arbre provenant de la modalité où l'éclaircie est la plus forte et laissent des nœuds additionnels dans le bois net de défauts. Des pousses épïcormiques secondaires peuvent apparaître à partir des nœuds de branches et d'épïcormiques, aboutissant à une diffusion verticale des sites épïcormiques pour le premier cas, et à davantage d'amas dans le second. L'englobement des rameaux, et notamment des bourgeons épïcormiques primaires, a été quantifié, c'est un des éléments qui permet d'expliquer la capacité des essences forestières à mettre en place des pousses épïcormiques. On propose quelques hypothèses sur l'origine de la variabilité inter-arbre comme un effet de la génétique en ce qui concerne l'émergence de bourgeons épïcormiques secondaires et un effet de la sylviculture en ce qui concerne l'émergence des gourmands.

Notre méthodologie ouvre la voie à une description complète des traces raméales et est appropriée pour l'évaluation de l'ontogénèse et de la qualité du bois au niveau du tronc. Elle peut également être très utile pour caractériser le potentiel de réparation des dégâts et de régénération végétative au niveau du houppier, du collet et même des racines pour diverses espèces et dans des champs d'études plus larges que la sylviculture, tels que l'arboriculture.

Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives

Francis Colin • Frédéric Mothe •
Charline Freyburger • Jean-Baptiste Morisset •
Jean-Michel Leban • Florence Fontaine

Communicated by R. Matyssek.

F. Colin _ F. Mothe _ C. Freyburger _ J.-B. Morisset _ J.-M. Leban

Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, INRA-Nancy,
UMR 1092 INRA-AgroParisTech, 54280 Champenoux, France

F. Fontaine

Moulin de la Housse, Laboratoire de Stress,
Défenses et Reproduction des Plantes, UFR Sciences,
Bâtiment 18, BP 1039, 51687 Reims Cedex 2, France

Received: 17 March 2010 / Accepted: 5 July 2010 / Published online: 5 July 2010

B.2.2 Abstract

Branch knots and other traces of lateral axes, known as rameal traces, have generally been disregarded within architectural studies based on external observations and their analysis limited to tedious manual dissection methods. Based on non-destructive methods including X-ray CT scanning (XRCTS) and on the ontogenic knowledge progressively accumulated on *Quercus petraea*, this paper presents (1) the tracking methodology of all rameal traces with XRCTS and the “Gourmands” plugin, and software created downstream, notably the 3D visualisation software “Bil3D”; (2) preliminary results obtained on two *Quercus petraea* 50 cm-long logs; and (3) potential applications in the fields of biology and ecology. Of approximately 45 sequences of linked rameal traces (composing rameal sequences) per metre, half were directly connected to the pith as horizontal traces of primary epicormic buds, while the other half were connected to a branch by an oblique knot. Horizontal epicormic knots essentially emerged within the tree from the most intensive thinning treatment and led to additional knots in the clear wood. Secondary epicormic shoots may emerge from branch and epicormic knots, leading to a vertical spread of epicormic sites for the former and to more bud clusters for the latter. Engulfment of lateral axes can be quantified. Assumptions on the origin of between-tree variability are proposed. Our methodology opens the way to an exhaustive description of rameal traces. It is relevant for ontogenic and wood quality assessment at the trunk level. It may also be very useful for characterising the potentiality of reiteration and for repairing shoot damage and vegetative regeneration at the crown, collar and even root system level.

B.2.3 Introduction

One basic aspect of tree development is branching, i.e. the initiation of lateral axes (LA). Morphological and architectural studies have distinguished different types of LA according to their origin, the time of their initiation within the developmental sequence, their size, direction of growth, subsequent ramification, location and function (Barthélémy and Caraglio 2007). Information on stem branching and primary growth constituted elements that made it possible to classify trees into architectural models (Hallé and Oldemann 1970). This classification was based on elements essentially recorded by external observations, although only meticulous internal observations sometimes made it possible to distinguish specific features such as monopodial/sympodial branching systems (Caraglio and Edelin 1990; Barthélémy et al. 1997).

Buds are a particular case of LA according to the definition of Romberger (1963): “a bud is an unextended, partly developed shoot having at its summit the apical meristem which produced it”.

In the case of sessile oak, branching starts with the initiation of axillary buds (Fig. 1, 1) that occurs during stem elongation and results in one or several growth units (GU) (Fig. 1, 2) (Fontaine et al. 1998; Colin et al. 2008). The 50–70 axillary buds initiated per meter on average are located either at scale scar rings that separate growth units and annual shoots (LGU and LAS on Fig. 1, 2) (Barthélémy and Caraglio 2007), or laterally between these limits. One year after (Fig. 1, 3), one-third become latent buds (Fig. 1, 4), referred to here as “primary epicormic buds”, one-third sequential branches (Fig. 1, 5), and one-third die (Fontaine et al. 2001). This leads to equal percentages on the average of sequential branches and epicormic buds (referred to as the “50–50% rule”). Once emerged, sequential branches develop, decline and die, generally because of light limitation. Their internal part is called a “sequential knot”, which becomes completely embedded after branch pruning. Fastigiated branches often originate from forking that occurs after frost, herbivory injury or

developmental deficiency of the terminal bud (Nicolini and Caraglio 1994; Ningre and Colin 2007), leading to steep-angled knots.

The primary epicormic buds are connected to the stem pith (Hartig 1878; Spiecker 1991; Yokoi and Yamaguchi 1996; Fontaine et al. 1999), which is characteristic of a proventitious origin (Fig. 1, 6), in contrast to an adventitious origin (see Fink 1999). Primary epicormic buds may live as such between one (Fontaine et al. 1998) and at least 40 years (Fontaine et al. 1999).

Secondary epicormic buds may emerge (Hartig 1878; Kormanik and Brown 1967; Fink 1980; Fontaine et al. 1998, 1999, 2001; Colin et al. 2008):

- at the bud base, sometimes detected only inside the initial bud;
- at the sequential branch base (Fig. 1, 7).

Epicormic buds located at branch bases may represent approximately 54% of all the epicormic buds (Colin et al. 2010a). Primary and secondary epicormic buds compose the epicormic potential that is quantified in frequency per length of stem and, ideally, per metre (Fontaine et al. 2001). This potential decreases at a rate of 4–5% per year (studies in progress).

Within the wood, the one- to two-millimetre-thick bud trace consists of parenchyma cells and wood vestiges (Fontaine et al. 1998). Its colour is slightly darker than that of wood rays and very close to the colour of the wood around it. Consequently, it is an accepted fact that bud traces have no influence on wood quality.

Epicormic buds have different fates (Spiecker 1991; Fontaine et al. 2001, 2004; Colin et al. 2010b). They may (1) remain in the same state; (2) die and be engulfed in the wood; (3) develop into epicormic shoots of various sizes (Fig. 1, 8); or (4) form successive ramifications (Fig. 1, 9), resulting in bud clusters (Fig. 1, 10) (Fontaine et al. 1999). On oak stems aged around 20 years, epicormics are mainly composed of short epicormic shoots (32%), isolated buds (29%) and bud clusters (27.5%) (Colin et al. 2010b). Ten years later, bud clusters are the most frequent type (57.5%) due to the continuous branching of buds (Colin et al. 2010b).

Partial pruning of thin epicormic shoots or particularly developed buds may result in small stump shoots bearing epicormic buds or thin epicormic shoots, referred to here as “picots” (Fig. 1, 11). The proportion of this epicormic type becomes significant when trees are of age around 40 years. When the branch is both dead and dark and its related secondary buds have developed into thin, dead and dark epicormic shoots as well, they globally form the “cat’s paw” figure often seen in tangential stem cuts, veneers or peelings (Fig. 1, 12) (Courraud 1987). This wood figure is a critical defect in oak wood. In a transversal plane (Fig. 1, 13) (Fontaine et al. 2004), it is sometimes possible to follow the fate of buds initially inserted at the branch base (white point). They have become epicormic shoots which have died and have produced suppressed buds with their trace reaching the stem surface. Picots may thicken (Fig. 1, 14) and may progressively be linked to the internal blemishes (brown traces) by thin light bud traces. At the limits between annual shoots or growth units (Fig. 1, 15) (see Fig. 11 as well), several buds may have evolved into shoots that have died (black traces) and produced buds with their thin light traces, forming bud clusters and even burls. When a tree bearing a large number of burls (Fig. 1, 16) is dissected (Fig. 1, 17), we can see a typical V shape from the pith to the bark (Fig. 1, 18). When stands are heavily thinned (Colin et al. 2010b), buds of all types (isolated, within bud clusters, burls or even on picots) may develop into short or long epicormic shoots (Fig. 1, 19–20), sometimes leading to particularly thick epicormic knots (Fig. 1, 21). The defects resulting from the shoots and either sequential or epicormic knots have the following drawbacks: local higher wood density, deviation and distortion of surrounding fibres and reaction wood stress concentrations in their vicinity, bad visual aspect due to darker colour, pitch and bark pockets, and bark included for ramicorn branches.

All defects in the wood caused by all types of lateral axes including bud traces, knots, “cat’s paws” and brown and dark zones accompanying burls will be referred to hereafter as “rameal traces”.

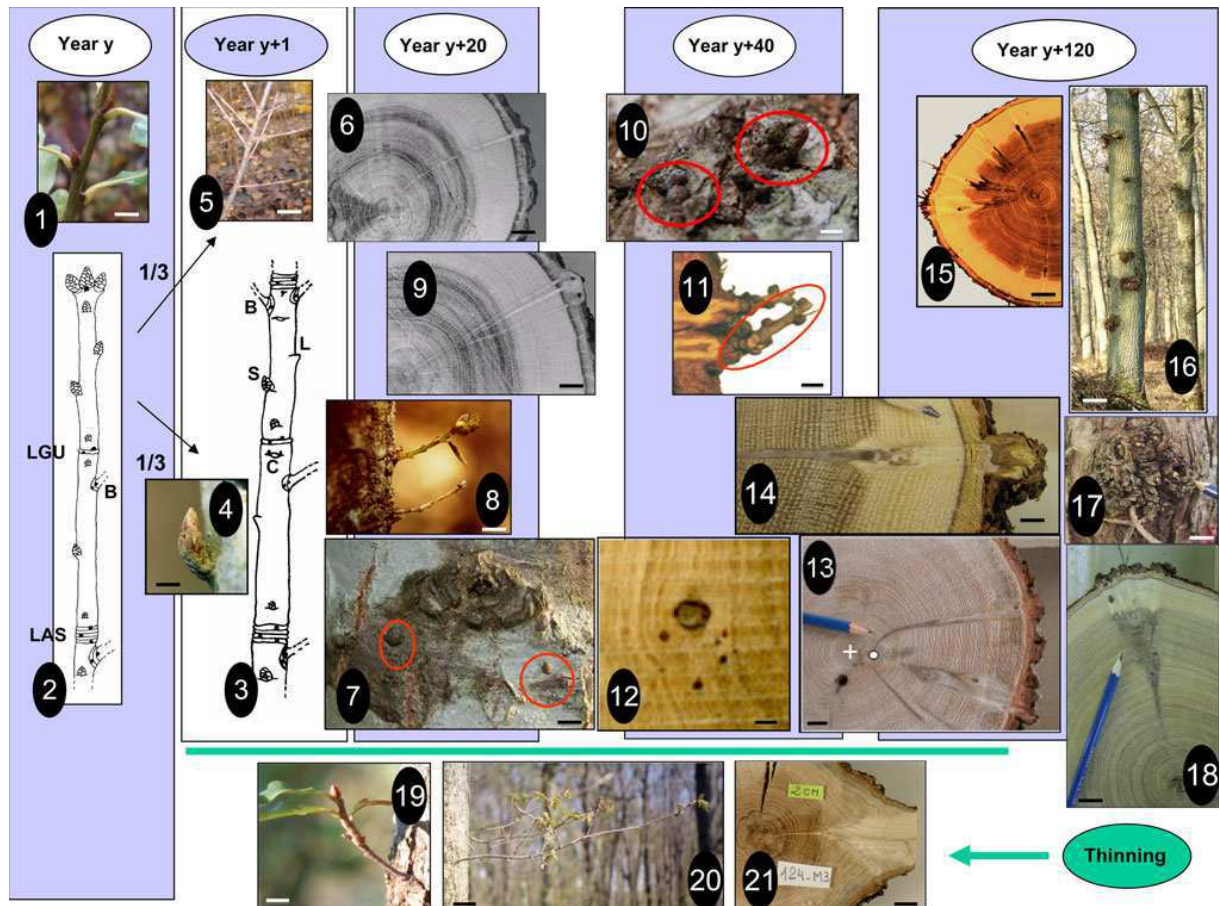


Fig. 1 Some insights into the dynamics of sessile oak branching. For detailed explanations, see the “Introduction” section in the text. Epicormics basically arise from axillary buds (1) (bar 8 mm). After leaf-fall and complete elongation (2), an annual shoot (AS) may be composed of two growth units, GU1 and GU2. Primary epicormic buds are present at the limits between GU (LGU) and AS (LAS), and laterally in between; secondary buds are present at the bases of sequential branches (B); these locations are the initial epicormic sites. 3 One year later, on the same AS, some axillary buds have evolved into suppressed buds (S), some have died, either completely (L) or while maintaining collateral buds (C), and some have developed into sequential branches (B). 4 Isolated primary epicormic bud (bar 2 mm). 5 Sequential branches (bar 22 mm). 6 Primary epicormic bud trace (bar 5 mm). 7 Secondary epicormic buds at branch base (bar 2 mm). 8 Short epicormic shoot (bar 3 mm). 9 Bud branching, giving rise to multiple bud traces (bar 7 mm). 10 Bud burls (bar 2 mm). 11 Picot (bar 3 mm). 12 Cat’s paw figure on a longitudinal–tangential plane (bar 3 mm). 13 Fate of secondary epicormic buds initiated at the branch base (white point) with stem pith (white ‘plus’) (bar 15 mm). 14 A thick picot and its traces (bar 3 mm). 15 Fate of primary epicormic buds inserted at LAS or LGU (bar 15 mm). 16 A tree bearing many burls (bar 200 mm). 17 One burl (bar 10 mm). 18 Transversal cut of a burl with its typical “V” shape (bar 20 mm). 19 Short epicormic shoot that emerged after thinning (bar 5 mm). 20 Epicormic branch (bar 10 mm). 21 Thick epicormic knot (bar 12 mm).

Most architectural studies in the past were based on external observations and, as a result, rameal traces were generally disregarded. However, rameal traces may provide useful information about branching dynamics. The best example of this phenomenon concerns crown recession. Several authors applied the destructive dissection method (Koehler 1936; Andrews and Gill 1939; Rapraeger 1939) to knots located under the base of the living crown in order to track its successive positions (Schöpf 1954; Dietrich 1973; Maguire and Hann 1987; Fujimori 1993; Spathelf 2003). Another example consisted in tracking the epicormic traces in the wood in order to determine their origin. This was done by manual dissections in the longitudinal–radial plane (Church and Godman 1966), in the transverse plane (Kormanik and Brown 1967; Kauppi et al. 1987; Spiecker 1991; Yokoi and Yamaguchi 1996; Creber and Collinson 2006) or in several successive transversal planes (Fontaine et al. 2004).

In addition to these studies that focused on ontogeny, other trunk dissections were made in order to assess the knottiness and, thus, the wood quality. Trunk dissections were mainly carried out in the radial–longitudinal plane (Grah 1961; Dietrich 1973; Vestol et al. 1999; Benjamin et al. 2009; Kershaw et al. 2009). Lemieux et al. (1997a, 1997b, 2001) adopted the methodology of peeling and automatic knot reconstruction. Several studies focused on the effect of pruning on wood quality. The main effects tested were knot occlusion (Petruccio et al. 1997; Hein and Spiecker 2007), knot healing, discoloration, resin pocket formation (Mayer-Wegelin 1936) and epicormic shoot development (Bernsten 1961).

The development of non-invasive approaches such as optical scanning and X-ray computer tomography opened the perspective of 3D visualisation and quantification of biological structure. In the context of wood quality assessment, the two main approaches used are

- visual examination of the external shape and irregularities of the timber to predict internal knottiness and density (Lundgren 2000; Longuetaud et al. 2005; Freyburger et al. 2009);
- direct examination of the internal structure by X-ray or gamma ray scanners or NMR and, thus, downstream image computing and automatic detection of knots (Funt and Bryant 1987; Oja 1997, 2000; Björklund and Petersson 1999; Pinto et al. 2003; Nordmark 2003; Andreu and Rinnhofer 2003).

To our knowledge, all of these studies focused on sequential knots.

This paper aims at providing new insight into the understanding of the branching dynamics of sessile oak (*Quercus petraea*) by using CT scanning and presents an original image processing procedure that makes it possible to extract information about rameal traces. Results obtained from two sampled oak logs illustrate their potential for making progress in rameal ontogeny, wood quality control, as well as in other biological fields where ramification is involved. Sessile oak was chosen since its rameal system includes sequential branches (Barthélémy and Caraglio 2007), fastigiated branches or ramicorn branches, epicormics (Fontaine et al. 1998, 1999) and the buds from which they originate.

B.2.4 Materials and methods

B.2.4.1 X-ray methodology

We used a 4-slice medical X-ray scanner (BrightSpeed Excel by GE Healthcare) designed for medical purposes and capable of processing 1.50 m-long pieces with a diameter of up to 50 cm and a maximal weight of 180 kg, in one pass. The sample is translated at approximately 2 cm/s across a ring (gantry) around which the X-ray tube and the detectors rotate. The system almost instantaneously delivers a volumetric reconstruction of the sample in the form of a stack of 512 × 512 pixel slices (i.e. *0.6 mmwide pixels for a 30 cm-diameter piece) with a slice thickness of 0.6–10 mm. In this experiment, the generator was set to 80 kV–60 mA, and the slice thickness to 1.25 mm.

The grey levels obtained in the images are related to the X-ray attenuation by the wood sample, which depends both on dry density (Freyburger et al. 2009) and moisture content. The regions with higher density, such as late wood, knots and bud traces, are coloured in white, whereas early wood is darker (Fig. 2). The method may be applied to fresh or wet wood, but better results are obtained for air-dried wood since water preferentially fills the porous zones, thus lowering the contrast between high and low-density regions.

The image stacks were processed using the “Gourmands” plugin for ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>). The plugin is based on the “Cell Counter” plugin (<http://rsb.info.nih.gov/ij/plugins/cell-counter.html>). It allows the user to manually plot markers along

the tracks in the 3D space, taking their ontogenic organisation into consideration. Different coloured markers were used for coding the following elementary components: primary bud trace (Bp), secondary bud trace (Bs), epicormic knot (Ek), sequential knot (Sk), and primary and secondary pith (Table 1; Fig. 2). Each marker (except the pith) has a single “parent” and, optionally, several children. A succession of elementary components that originate from the same point on the pith is referred to as a rameal sequence.

Several helper rules were defined to avoid encoding errors (e.g. a primary bud cannot originate from a secondary bud). Unexpected cases may always be encoded by using a special “connection” marker. Two other special markers were used, one for indicating “picots” and the other to indicate the inclusion depth of traces that do not reach the stem surface. In the case of epicormic knots (Ek) and sequential knots (Sk), the operator may use two lines of markers to indicate the shape in the transversal plane and to compute the knot area, assuming a circular section (Fig. 2).

Once the encoding step is achieved, the software reviews the list of markers to deliver the number of rameal traces. The elementary components of each rameal sequence (primary bud trace, secondary bud trace, epicormic and branch knot) are given, and the length, maximal diameter (for knots), azimuthal angle and ontogenetic position (i.e. parent and child identifiers) are computed for each component. Bud clusters, defined as a set of at least two buds whose extremities on the bark are less than 5 mm apart, are then identified. The list of markers may be saved to the disk for further processing. Measurements are delivered in the form of text files that may be imported into any spreadsheet software. The outputs are classified into four levels: elementary component, rameal sequence, log and bud cluster.

They are saved in 3D description files of the measurements, making it possible to visualise and verify the data with the Bil3d viewer (Fontaine et al. 2004).

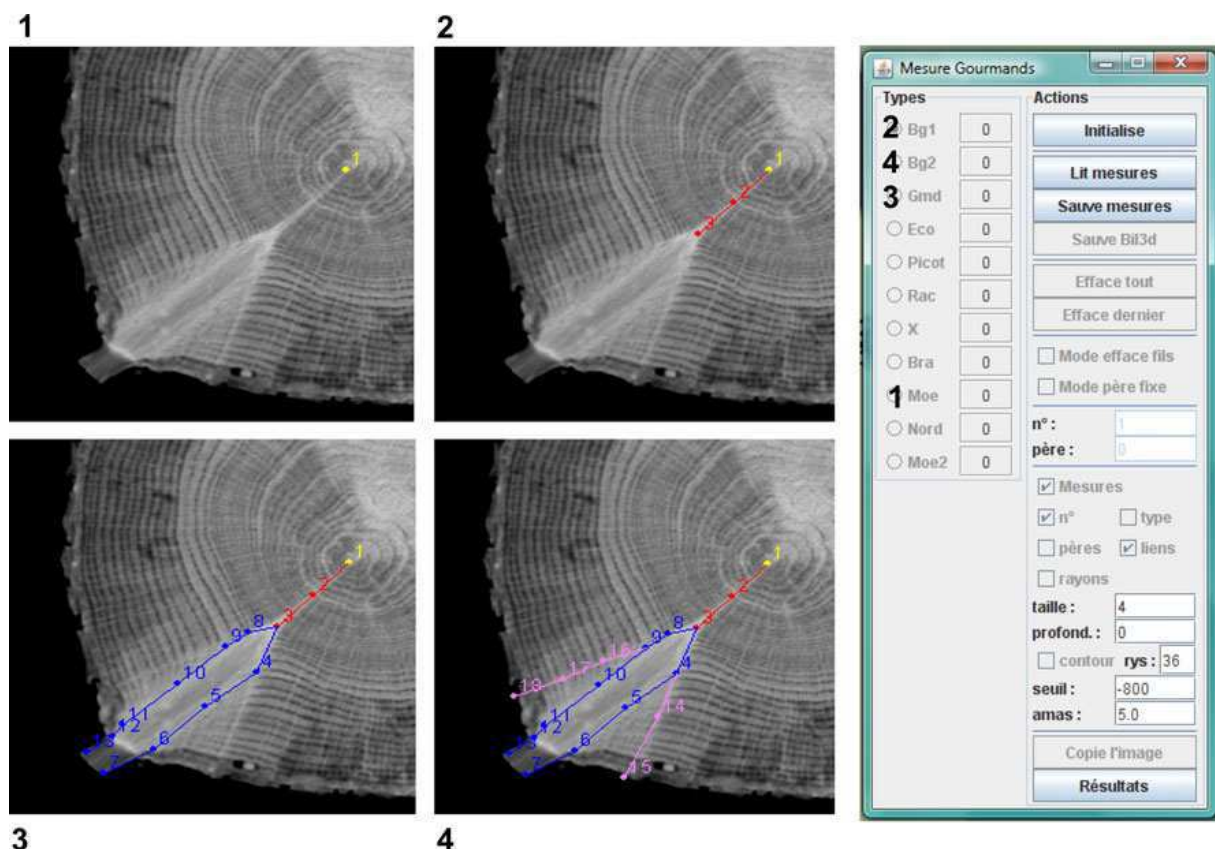


Fig. 2 A scanned image successively encoded (steps 1 to 4) and the menu of the “Gourmands” plugin on the right. First step (scan image 1) pith (pith) location in yellow; pith is referred to as “Moe” in the menu, Second step (scan image 2) a trace of a primary epicormic bud (Bp) is revealed in two steps (points 2 and 3) in red; Bp is referred to as “Bg1” in the menu, Third step (scan image 3): an epicormic knot is revealed in nine steps (points 4–13) in blue; epicormic knots are referred to as “Gmd” in the

menu, Fourth step (scan image 4) traces of two secondary epicormic buds (Bs) that emerged from an epicormic shoot are revealed in five steps (points 14–18) in pink; Bs is referred to as “Bg2” in the menu.

Marker	Code	Colours
Inside the trunk		
Bud trace of primary origin	Bp	Red
Bud trace of secondary origin	Bs	Magenta
Epicormic knot	Ek	Blue
Sequential knot	Sk	Green
Main stem pith	Pith	Yellow (black in 3D reconstructions)
Secondary pith due to pith bifurcation	Pith2	Orange (black in 3D reconstructions)
Special markers		
Irregular connection	Rac	Dark blue
Inclusion: radial projection on the bark of included tracks	Eco	Cyan
On the trunk surface		
Lateral axis reaching the trunk surface without being transformed into another type	Out	Same colour as for the lateral axis type
Picot ending a bud trace	OutPicot	Yellow cylinder
Bud cluster	OutClust	Green ring
Bud cluster with at least one picot	OuClustPicot	Green ring with yellow cylinder inside

Table 1. Markers considered in the “Gourmands” plugin.

B.2.4.2 Encoding the rameal sequences

A rameal sequence is a chain of elementary components that are traces of different types of lateral axes. As a consequence of the exclusively proventitious origin of the epicormics in oak, every rameal sequence starts at the stem pith and runs either to the stem surface or to a point where it died and the engulfment has taken place. Each element has a specific length on the scan images not yet related to a number of years, since the detection of annual rings has not yet taken place.

We applied the encoding system proposed by Godin and Caraglio (1998) and Godin et al. (1999) to encode the various arrangements of the rameal sequences.

The different objects were abbreviated according to the information in Table 1. We defined different relationships or connections between the objects, each with its own symbol:

- “a\b” means that object “a” precedes or is transformed into object “b”;
- “a } b” means that “a” emerges at the trunk surface as “b”, where “b” is a single bud (b = Out), a picot (OutPicot) or the part of a cluster (OutClust) that may comprise a picot (OutClustPicot);
- “a [? b]” means that “b” is a new sequence, bracketed for easier reading, branching from “a”.

Compared with the original encoding system proposed by Godin and Caraglio (1998), the new connector “}” was introduced when an object emerges outside. The single inheritance rule (coded: “\”), where any object has a single parent is, in fact, broken in the case of clusters (or for “outside”), which may be inherited from multiple previous objects.

With this encoding system:

- a trace of a primary bud that emerges outside the stem was coded “Bp } Out”;
- a primary bud that aborts and is engulfed was simply coded “Bp”;
- a primary bud that is transformed into an epicormic shoot that has been pruned and engulfed was coded “Bp\Ek”;
- a sequential knot that bears a secondary bud that gives two secondary buds that emerge outside was coded: Sk\Bs [? Bs } Out] [? Bs } Out];
- the same sequence where the secondary buds contribute to an outside cluster was coded: Sk\Bs [? Bs } OutClust] [? Bs } OutClust].

Brackets were used if the number of child traces of the same type was higher than one (1) or if there was only one child trace and the parent trace emerged outside. For example, “Bp [? Bs] } Out” means that the Bp has a unique child bud Bs and that the Bp trace emerged outside; “Bp\Bs } Out” means that the Bp is engulfed and its child bud went outside. Other examples of encoding of rameal sequences are provided in Fig. 3.

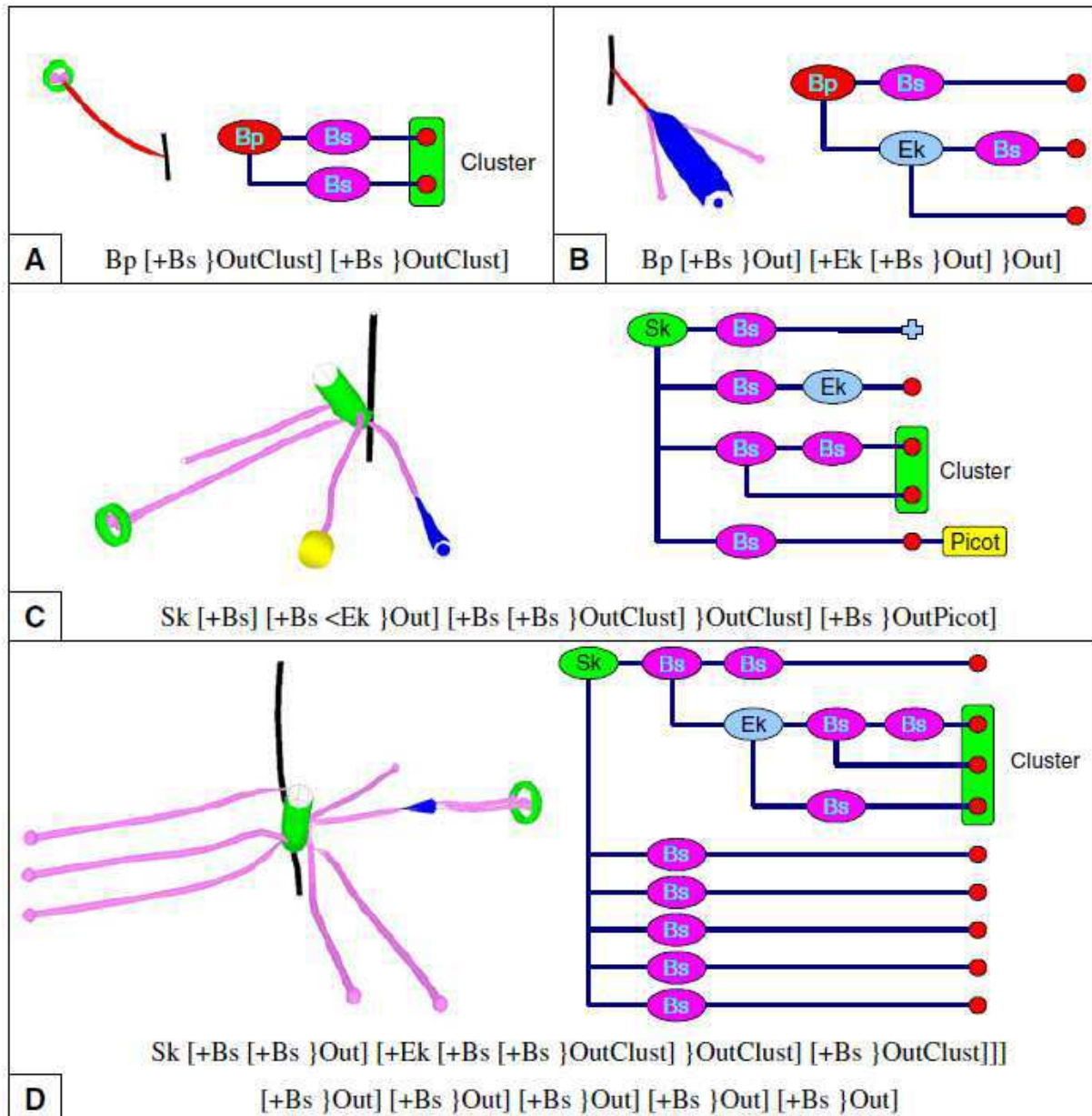


Fig. 3 Four examples of rameal sequences belonging to tree B, each represented by three views (top left 3D view; top right symbolic flow chart, bottom: code chain). See Table 2 for abbreviations and colours used. In the flow chart, red circles terminate the tracks that emerge from the bark surface, the blue cross indicates an engulfed bud, and green squares symbolise bud clusters.

B.2.4.3 Material

The “Grand Orient” site, located near Troyes (Aube Department, France), is part of the experimental network of the French National Forest Service (ONF). Four silvicultural treatments were carried out at this site in winter 1988–1989 in a naturally regenerated sessile oak stand (trees aged 22 years) with approximately 3,000 stems/ha at that time. Treatments consisted of thinnings carried out from above at 2 m height increments, that is, every 4–5

years, in winters 1988/1989, 1992/1993, 1996/1997, 2001/ 2002 and 2006/2007. The four treatments were as follows: (1) the “control”, implying the absence of silviculture; (2) N70 (an average of 70 stems/ha considered at a final dominant height of 27 m); (3) N49 (49 stems/ha); and (4) N91 (91 stems/ha). The soil was a leached brown soil with a depth of more than 60 cm on sandy Albian clays. Rainfall was approximately 650 mm/year and the average temperature was 10°C.

Our study was performed in 2007 (on 39-year-old trees) for treatments N49 and N70. In these treatments, the average diameter of the crop trees was 27.6 and 25.6 cm, respectively, which led to a ring width of between 4 and 4.4 mm, respectively. A target DBH of 75 cm was expected for a stand age of 120 years. The average height of the crop trees was 20 and 19.2 m, respectively, whereas the height of the lowest living branches was 8.4 and 8.7 m, respectively. Between the years 1988 and 2006, average annual production was approximately 0.8 m²/ha.

B.2.4.4 Tree and log sampling

We selected two trees from treatments N70 and N49 from among the trees felled for thinning before budburst in March 2007. They were referred to as A (tree #31 of treatment N70) and B (tree #53 of treatment N49). Two 50 cm-long logs were sampled and scanned: log 5 (meaning the 5th log from the ground, between 2 and 2.5 m high) for A, and log 6 (between 2.5 and 3 m high) for B.

The “epicormic” history of these trees was quite well known. In fact, after the previous thinnings, epicormic shoots (less than 75 cm in length) and epicormic branches (more than 75 cm in length) were regularly tallied every 2 m of trunk portion, from the ground to 8 m in height. On the basis of these tallies, tree A was recognised as being a “non-epicormic sprouter”, while tree B was recognised as being a particularly strong “epicormic sprouter”.

B.2.5 Results

For the purpose of clarity, only graphical views of the results are presented here. The 3D outputs allow us to present preliminary results to highlight all of the advantages and limits of the scanning procedure and to determine the major potential uses of the technology.

The internal networks of rameal sequences of the scanned logs are provided to the left of Figs. 4 (tree A) and 5 (tree B) with the colour conventions given in Table 1. The corresponding encoding sequences are provided to the right of Figs. 4 and 5.

Twenty-three (23) rameal sequences were tracked on tree A (Fig. 4). Several sequences (no. 8–11) were located very close to each other. The green circle at the end of sequence 8 shows a cluster of two buds, whereas yellow cylinders show picots at the end of sequences 3 and 12. No epicormic shoot was detected.

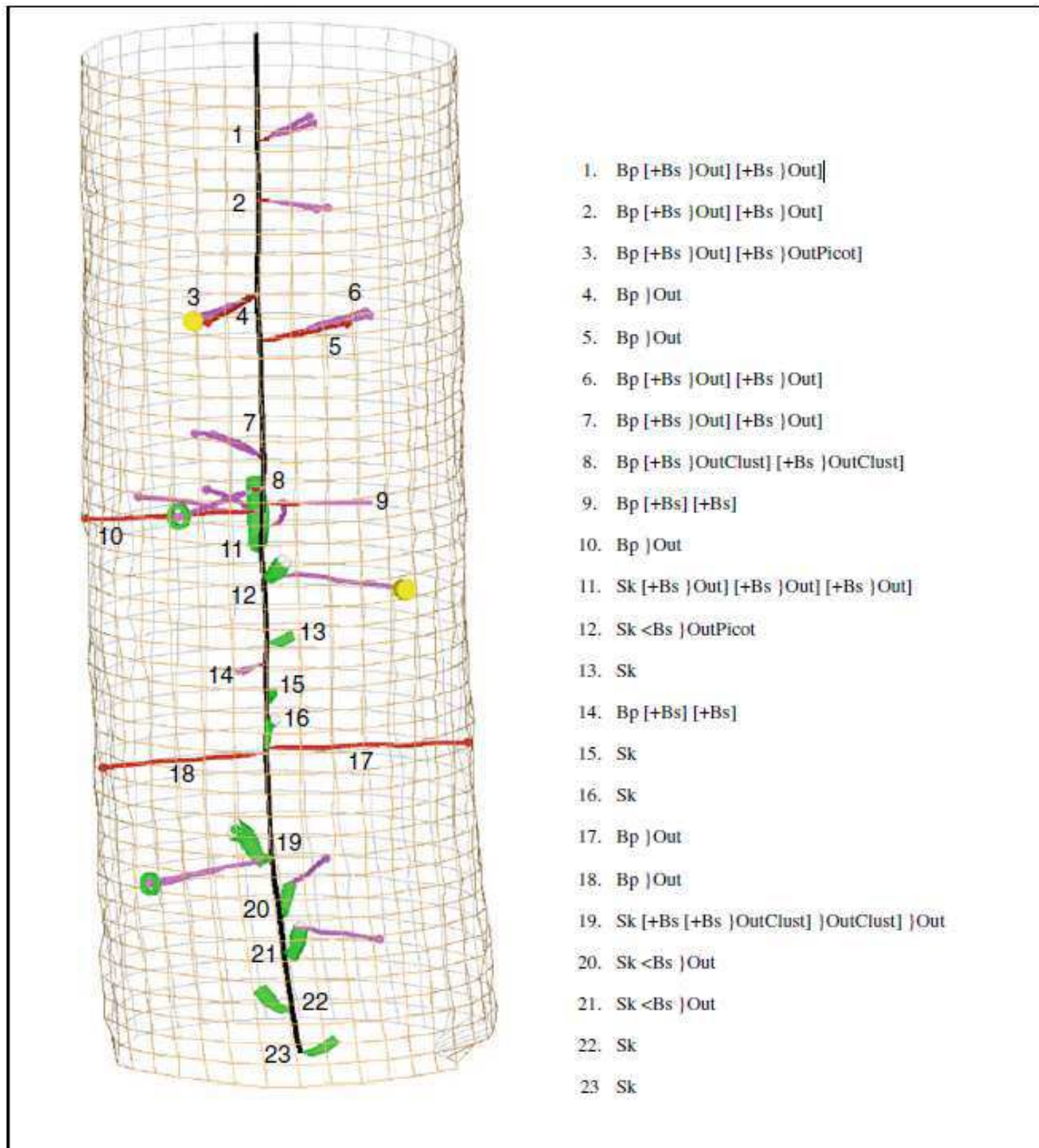


Fig. 4 3D view of the rameal network of tree A (tree #31 of scenario N70) on the left and encoding sequences on the right. Sequences are numbered and their corresponding coding sequence provided on the right (see abbreviations in Table 2). The 3D view clearly shows the short trace of the primary bud (in red) leading to two traces of secondary epicormic buds (in pink) in the sequences numbered 1, 2, 3 and 6. Several sequences (no. 8–11, not numbered on the 3D view) are located very close together. The colours of the different traces are those provided in Table 1. The green rings at the end of sequences 8 and 19 show bud clusters of two buds, whereas yellow cylinders show picots at the end of sequences 3 and 12. No epicormic shoot was detected (see abbreviations in Table 1)

Although the rameal system seemed more complex on tree B (Fig. 5) than on tree A, the frequency of rameal sequences was similar (22). In the upper part of the log, several sequences (no. 6–13, not numbered in Fig. 5) were located very close to each other. Seventeen epicormic knots (Sk) were detected, as well as six bud clusters, three isolated picots and one picot within a bud cluster. It should be recalled that secondary epicormic buds may emerge from the base of sequential or epicormic knots, as well as from their end point

and points in between. The emergence of secondary epicormic buds from epicormic knots led to the formation of bud clusters in sequences 20 and 21.

The stem pith (in black) was almost straight in the log from tree A, whereas it showed deviations in the log from tree B. These deviations were accompanied by several branches inserted close together, probably near a growth unit's limit. We can also observe that a rather fastigiated branch, perhaps belonging to a fork, was inserted at the same height.

The rameal sequences (RS) had two origins in the pith and two different directions in the transversal section as follows:

- either an epicormic bud of primary origin (Bp in red), which immediately took a horizontal direction; this type of rameal sequence was referred to as "Bp-RS". The trace of the primary bud may be very short (e.g. in sequences 1, 2, 3 and 6 of tree B);
- or a knot of a sequential branch (Sk in green), emerging in an oblique direction, bearing epicormic buds of secondary origin (Bs in magenta), and taking a strict horizontal direction as well; this type of sequence was referred to as "Sk-RS".

It can clearly be observed in Figs. 4 and 5 that both types of knots took different general directions: knots of epicormic shoots (Ek in blue) were horizontal, whereas sequential knots (Sk in green) were oblique.

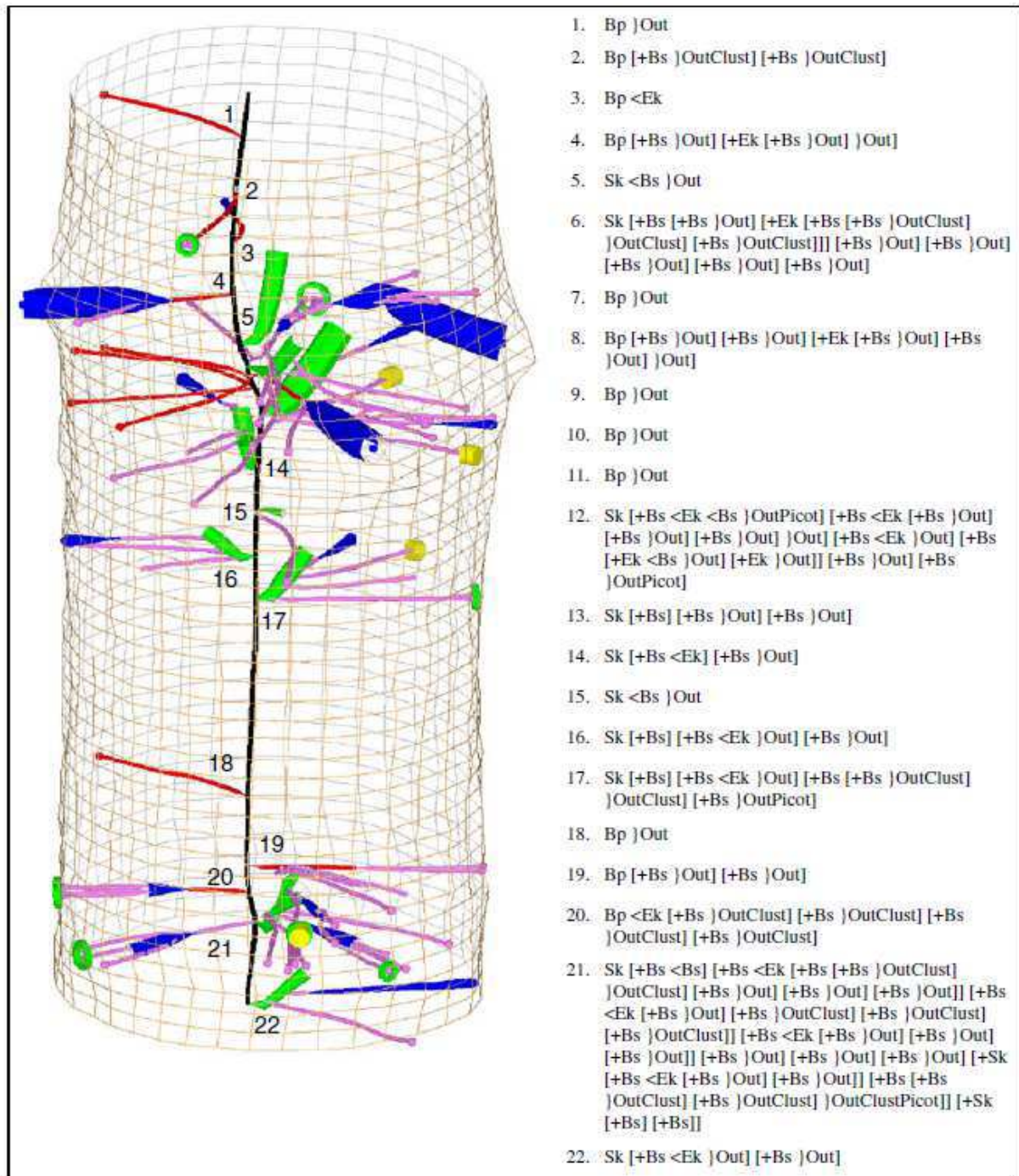


Fig. 5 3D view of the rameal network of tree B (tree #53 of scenario N49) on the left and encoding sequences on the right (see abbreviations in Table 2). Several sequences (no. 6–13, not numbered on the 3D view) are located very close together. Seventeen epicormic shoots were detected, as well as six bud clusters and four picots. It can be observed that secondary epicormic buds may emerge from sequential or epicormic knots at their base as well as at their end or in between (sequences 16, 17 and 21). Emergence of secondary epicormic buds from epicormic knots leads to the formation of bud clusters in sequences 20 and 21 (see abbreviations in Table 1)

Table 2 provides a preliminary quantitative description of the rameal sequences and a qualitative comparison between the two trees. From the different rows in Table 2, the following information can be observed:

- row 1: frequencies of Bp-RS and Sk-RS were very close for both trees; the total Bp-RS ? Sk-RS was close as well;

- row 2: on tree B, every sequential knot produced secondary epicormic buds, while tree A possessed five knots without secondary buds;
- row 3: since logs were recovered in pruned parts of the trunk, all sequential branches were engulfed;
- row 4: tree B had twice as many Sk-RS with secondary epicormic buds;
- row 5: for both trees, all Bp remaining as such emerged outside;
- row 6: tree A had twice as many Bp-RS with secondary epicormic buds;
- row 7: no epicormic shoot appeared on tree A either from Bp-RS or from Sk-RS, while many appeared on tree B;
- rows 8 and 9: bud clusters (OutClust) were more frequent on tree B, especially because they mainly appeared after epicormic shoot development.

Row	Rameal sequences	A (out of 23)	B (out of 22)	Total (out of 45)	Differences
1	“ Bra... ”	10	10	20	0
	“ Bp... ”	13	12	25	0
2	“ Bra ”	5	0	5	b
3	“ Bra < Out... ”	0	0	0	-
4	“ Bra < Bs ”	5	10	15	b
	“ Bra < Bs < Out... ”				
	“ Bra [+ Bs... ”				
	“ Bra [+ Bra [+ Bs... ”				
5	“ Bp ”	0	0	0	-
	“ Bp < Out... ”	5	6	11	0
6	“ Bp < Bs ”	8	4	12	a
	“ Bp < Bs < Out... ”				
	“ Bp [+ Bs... ”				
7	“ Sk...Ek... ”	0	7	7	c
	“ Bp...Ek... ”	0	4	4	b
8	“ Sk...OutClust... ”	1	3	4	a
	“ Bp...OutClust... ”	1	2	3	a
9	“ Sk...Ek...OutClust... ”	0	3	3	b
	“ Bp...Ek...OutClust... ”	0	1	1	0

Table 2. A preliminary quantification based on the frequencies of encoding sequences for trees B and A. Rough results of the comparison: 0 no difference; a low difference, b moderate difference, c high difference, – indicates not relevant. In the sequences between quotes, the sequence “...” means “something or nothing else” (see abbreviations in Table 1)

Figure 6 gives a preliminary overview of the possibilities of quantification. Two examples are provided, one related to knot or bud angle and the other to maximum diameter. The angle is the average angle between the general trunk pith direction and the general direction of either the knot or the bud. The maximum diameter is the diameter measured at the knot end in a horizontal plane.

Plots of the insertion angle distinctly show that
– sequential knot angles range between 40_ and 80_;
epicormic knots and buds are inserted with an angle of 70_–100_, in other words, horizontally.

Differences between the two trees are due to the presence of two steep-angled sequential knots on tree B (range 20°–40°) and more numerous secondary epicormic buds on tree B as well.

Plots of knot diameters show that

- sequential knots may reach diameters of between 10 and 30 mm;
- epicormic knot angles can be divided into two groups: the most numerous between 5 and 20 mm, and three epicormic knots between 25 and 40 mm.

These latter epicormics were still living.

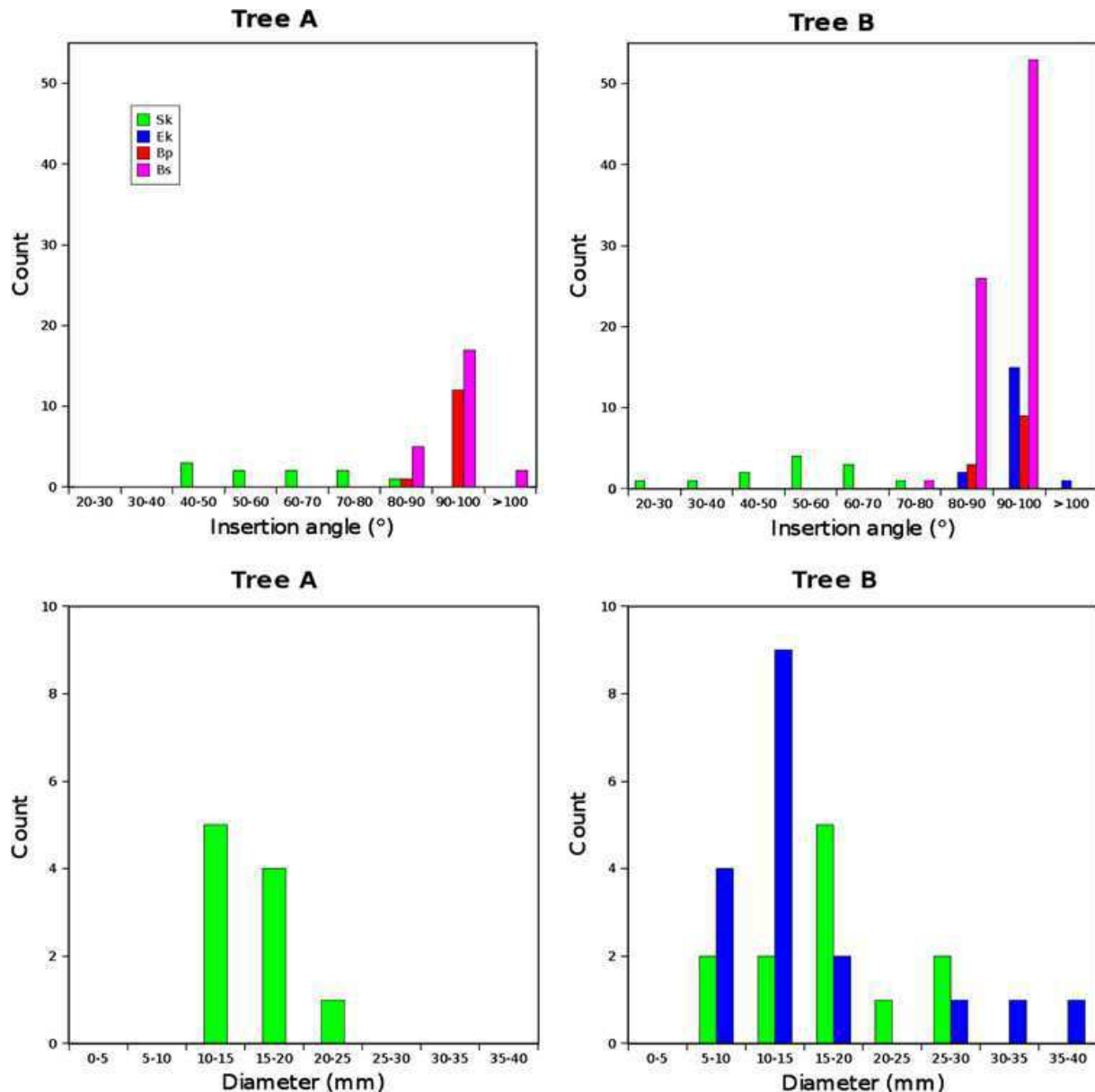


Fig. 6 Angles of insertion of sequential knots (Sk), epicormic knots (Ek), primary buds (Bp) and secondary buds (Bs) and maximal diameter of sequential and epicormic knots, measured on both trees.

B.2.6 Discussion

The results presented above clearly demonstrate the potential of this new methodology. During this pioneer work, we were able to identify four main limits and constraints linked to the X-ray CT scanner as follows:

1. The scanner resolution does not allow identification of rameal traces with diameters of less than 1 mm.

2. To enhance the image contrast, it is better to scan logs when they are dry. Nevertheless, satisfactory results were obtained on fresh wood with trees felled in January, before sap ascent. The images obtained from trees felled after sap ascent were usually not contrasted enough to be analysed.

3. The scanner size capacity is limited to a log diameter of 50 cm and a length of 1.5 m. Beyond this size, the logs have to be cut into several parts to be scanned separately. A specific procedure will be developed to merge the data.

4. Ring limits are not easily detected, particularly at less than 1 mm in width. Knowledge of ring age is important for the retrospective analysis. It would make it possible to establish the dynamics of the development of the rameal traces in relation to environmental factors and silvicultural treatments.

However, the results of this study were a valuable confirmation of previous results obtained (Fontaine et al. 2001; Colin et al. 2010b), thanks to external observations. More important, by providing a consistent framework for measuring and encoding rameal traces, they pave the way for an exhaustive retrospective analysis of the rameal traces found in oak stems.

It is known that rameal sequences have two origins: either primary epicormic buds (Bp-SR sequences) or sequential branches (Sk-SR), according to the “50–50% rule”.

A total frequency of approximately 45 rameal sequences per meter was found on both logs. Under the assumption that one-third of the axillary buds died, this frequency corresponds to the initiation of approximately 67 axillary buds per meter. This is consistent with the estimation of

Fontaine et al. (2001) of 50–70 buds per meter. This estimation, which seems to be quite general for sessile oak, must be carefully verified for contrasted environmental situations of juvenile growth.

The results obtained in this study were related to the initiation of secondary epicormic buds. Figures 4 and 5 reveal that secondary epicormic buds may arise

- as a result of direct branching of primary epicormic buds. This is the case for rameal sequences 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9 and 14 on tree A (Figs. 3a, 4). It must be further verified whether this represents the case when a big lateral axillary bud dies and forks into two child buds;

- from sequential knots. It is now obvious that they may emerge not only from a branch base [e.g. rameal sequences no. 19 on tree A (Fig. 4), and no. 15, 16 and 17 on tree B (Figs. 3c, d, 5)], but also at the knot end [e.g. rameal sequences no. 20 and 21 on tree A (Fig. 4)] and in-between [e.g. rameal sequence no. 12 on tree A (Fig. 4), 5, 14, 16 and 17 on tree B (Figs. 3c, d, 5)]. Since sequential knots are obliquely oriented, the emitted buds may create new epicormic sites in addition to those already known: AS or GU limits, bases of sequential branches, and lateral sites between the two previous ones. The emergence of secondary buds all along the sequential branches could explain the vertical proliferation of bud clusters and burls for certain oak trees bearing many epicormics. This observation must be verified for old trees;

- from epicormic knots, near the base (e.g. rameal sequences no. 4 and 5 on tree B), at the end (e.g. rameal sequences 20, 21 on tree B) and in between. Since an epicormic knot is horizontal, these buds are at a high risk of forming a bud cluster if the angles with the buds are small (see rameal sequences 20 and 21 on tree B). This has tremendous silvicultural implications: epicormic shoot development must be avoided at all costs. If the divergence angle is high enough to avoid the formation of a cluster [see rameal sequence no. 4 on tree B (Figs. 3b, 5)], the initiation of secondary epicormic buds leads to the formation of new epicormic sites in addition to those already listed above.

The clear distinction between horizontal epicormic shoots and oblique sequential shoots has been quantified thanks to the procedures created to recover quantitative data. Maximal diameters can be assessed as well.

The two logs come from two different trees grown under two different silvicultural treatments. On the basis of Table 2, it appears that two features distinguish the trees: emergence of secondary epicormic buds and emergence of epicormic shoots. We hypothesise that

- the difference in the emergence of secondary epicormic buds probably results from a genetic tree effect; tree B is prone to produce secondary epicormic buds at the branch

base, while tree A is prone to produce epicormic buds from primary buds. If we consider that the latter situation is related to big axillary buds with co-lateral buds, it implies that tree A had big lateral axillary buds;

- the difference in emergence of epicormic shoots probably results from a silvicultural effect; the most intense thinning regime in treatment N49 led to more sprouting than in the more “classical” thinning regime N70.

Several questions arise from these first observations and quantifications of rameal ontogeny. Proportions of rameal sequences that originate either from primary buds or sequential branches may considerably vary between trees. Two assumptions have to be tested: the less Bp-RS a tree bears: (1) the lower the risk of sprouting is (after thinning, for example); and (2) the fewer secondary epicormic buds its sequential or epicormic shoots bear at their base. If these assumptions are confirmed, one of the possible origins of between-tree variability would be explained.

We therefore need to address several important issues in our future work related to rameal sequence dynamics:

1. Do trees with less rameal sequences and especially less Sk-RS have lower vigour and social status than trees with numerous sequences?

2. Concerning the loss of epicormic buds or other epicormics engulfed in the wood, does this loss depend on secondary growth? Does high secondary growth lead to greater loss? Does it support the common hypothesis that vigorous trees bear less epicormics?

Local high density of thick sequential knots associated with the high frequency of primary epicormic buds may constitute clues to the limits between growth units. The main challenge will be to distinguish growth unit (GU) limits within annual shoots (AS) from limits between AS (Heuret et al. 2000, 2003), as was successfully done on spruce logs by identifying local pith enlargement between GUs (Longuetaud and Caraglio 2009).

The rameal sequences range from very simple to quite complex structures. The complexity is probably greater for trees older than those we sampled. Thanks to the encoding system, this complexity can be described and summarised in order to provide a sound support for the future modelling of rameal dynamics.

In this paper, the knot notion was extended to the more general concept of rameal traces. This concept encompasses bud traces, knots and any dark area resulting from epicormic shoot death and its consequences. For quality assessment, dark areas and knots have a major impact because they downgrade solid wood end products (BS EN975-1:2009).

The scanning system will also make it possible to predict wood quality through the accurate description of the shape, volume, longitudinal and radial distribution of knots. Figures 4 and 5 clearly show the “classical” knotty core composed of knots of sequential branches and ramicornes (in green). Figure 5 shows the extension of this “sequential knotty core” by “epicormic” knots. This is the first time that a 3D image like this has ever been displayed. Pith sinuosity is clearly linked to the emission of sequential and fastigiated lateral axes. The resulting sinuosity of the trunk may be linked to this “initial” sinuosity and most likely to secondary growth and biomechanical motion that probably contribute to lowering the final sinuosity. This assumption must be tested.

It is well known that forest species have different trunk sprouting reactions (in this case, sprouting refers to the development of an epicormic shoot from an epicormic bud). Some species do not sprout, whereas others sprout easily (Rey-Lescure 1982). Basically, these behaviours may reflect three phenomena:

- differences in the epicormic potential: non-sprouter species would be those that maintained a low or null epicormic potential. In turn, the epicormic potential may be low due to:

- a low frequency of axillary buds per meter of trunk, depending on the phyllotaxy;
- a high disappearance rate and rapid engulfment of the primary epicormic buds;

- differences in the sensitivity of this epicormic potential; although present, epicormic buds would not react. In turn this sensitivity variability may be the result of:
 - a deep encasement within or below the bark (Fink 1980, for a classification of epicormic buds);
 - various intensities of endo- or paradormancy (refer to definitions in Lang 1987; Wignall et al. 1987).

Our new methodology, combined with limited external observations, seems to be well designed for testing these different hypotheses.

In addition to trunk sprouting, forest species have contrasted abilities to sprout from the collar, crown or roots (Del Tredici 2001). These sprouts and all the related epicormics (including adventitious buds) have no impact on the wood quality but have real consequences in many other areas such as arboriculture, senescence, regeneration, resistance to drought, herbivory, ability to coppice, etc. for which the proposed X-ray CT scanning methodology may be of valuable assistance.

B.2.7 Conclusion

The X-ray CT scanning technique is well adapted for the assessment of rameal ontogeny and the resulting wood quality. Based on previously obtained ontogenic knowledge, we were able to interpret the scan images and supply different files of quantitative data. This was made possible due to a software suite that displayed a 3D view of the internal network of rameal traces. We introduced (1) the concept of rameal trace, which extends the knot notion and (2) the notion of rameal sequence that comprises all rameal traces ultimately originating from the same point on the trunk pith, either through a primary bud or a sequential branch. An encoding method was proposed for summing up the composition of a rameal sequence. We then highlighted some new aspects of rameal ontogeny: consequences of the emergence of secondary buds at epicormic shoot bases; new epicormic locations linked to the emergence of secondary epicormic buds at knot ends; between-tree variability of the frequency of rameal sequences; and the effect of silviculture on epicormic shoot emergence. These aspects have important practical consequences. Besides improving our ontogenic knowledge, they open the way to promising perspectives on wood quality assessment, especially by taking the epicormic contribution to knottiness into account. The CT scanning method may be extended to other species, other tree parts and other biological fields.

B.2.8 References

- Andreu JP, Rinnohofer A (2003) Modeling knot geometry in Norway spruce from industrial CT images. Conference information. In: 13th Scandinavian Conference on Image Analysis (SCIA 2003), Jun 29–Jul 02, Halmstad, Sweden. Image Analysis, Proceedings (2749) 786–791
- Andrews SR, Gill LS (1939) Determining the time branches on living trees have been dead. *J For* 37:930–935
- 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, Sabatier S, Pascal O (1997) Le développement architectural du Noyer noir *Juglans nigra* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise* 115:40–47
- Benjamin JG, Kershaw JA, Weiskittel AR, Chui YH, Zhang SY (2009) External knot size and frequency in black spruce trees from an initial spacing trial in Thunder Bay, Ontario. *For Chron* 85:618–624
- Colin, Mothe, Freyburger, Morisset, Leban, Fontaine (2010) Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees* 24-5 (953-967)

- Bernsten CM (1961) Pruning and epicormic branching in red alder. *J For* 59:675–676
- Björklund L, Petersson H (1999) Predicting knot diameter of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scand J For Res* 14:376–384 BS EN 975-1:2009 Sawn timber. Appearance grading of hardwoods. Oak and beech, 30 April 2009
- Caraglio Y, Edelin Y (1990) Architecture et dynamique de la croissance du platane, *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) {syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.}. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 137:279–291
- Church TW, Godman RM (1966) The formation and development of dormant buds in sugar maple. *For Sci* 12:301–306
- Colin F, Robert N, Druelle JL, Fontaine F (2008) Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Ann For Sci* 65:508–517
- Colin F, Ducouso A, Fontaine F (2010a) Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Ann For Sci* 67:312–323
- Colin F, Mechergui R, Dhôte JF, Fontaine F (2010b) Epicormic ontogeny on sessile oak trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Ann For Sci* (in press)
- Courraud R (1987) Les gourmands sur les chênes “rouvre” et “pédonculé”. *Forêt Entreprise* 45:20–33
- Creber GT, Collinson ME (2006) Epicormic shoot traces in the secondary xylem of the Triassic and Permian fossil conifer species *Woodworthia arizonica*. *IAWA J* 27:237–241
- Del Tredici P (2001) Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Bot Rev* 67:121–140
- Dietrich G (1973) Untersuchungen über die Astbildung und natürliche Astreinigung der Weisstanne. *Forstwissenschaftliche Forschungen* 34:1–95
- Fink S (1980) Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub und NadelBäumen. *Allg Forst-u J-Ztg*, 151, Jg. 9, 160–182
- Fink S (1999) Pathological and regenerative plant anatomy. *Encyclopedia of plant anatomy* Bd. 14, Teil 6. Borntraeger Berlin Stuttgart
- Fontaine F, Druelle JL, Clément C, Burrus M, Audran JC (1998) Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. I. In the five years following initiation. *Tree Struct Funct* 13:54–62
- Fontaine F, Kiefer E, Clément C, Burrus M, Druelle JL (1999) Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree’s life. *Tree Struct Funct* 14:83–90
- Fontaine F, Colin F, Jarret P, Druelle JL (2001) Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees: first results. *Ann For Sci* 58:583–592
- Fontaine F, Mothe F, Colin F, Duplat P (2004) Structural relationships between the epicormic formations on trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Tree Struct Funct* 18:295–306
- Freyburger C, Longuetaud F, Mothe F, Constant T, Leban JM (2009) Measuring wood density by means of X-rays computer tomography. *Ann For Sci* 66:804–813
- Fujimori T (1993) Dynamics of crown structure and stem growth based on knot analysis of a Hinocki Cypress. *For Ecol Manag* 56:57–68
- Funt BV, Bryant EC (1987) Detection of internal log defects by automatic interpretation of computer-tomography images. *For Prod J* 37:56–62

- Godin C, Caraglio Y (1998) A multiscale model of plant topological structures. *J Theoret Biol* 191:1–46
- Godin C, Costes E, Sinoquet H (1999) A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann Bot* 84:343–357
- Grah RF (1961) Relationship between tree spacing, knot size, and log quality in young douglas-fir stands. *J For* 59:270–272
- Hallé F, Oldemann R (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson & Cie Ed, 178 pp
- Hartig T (1878) *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen*. Berlin
- Hein S, Spiecker H (2007) Comparative analysis of occluded branch characteristics for *Fraxinus excelsior* and *Acer pseudoplatanus* with natural and artificial pruning. *Can J For Res* 37:1414–1426
- 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 silviculture. *Can J Bot* 78:361–373
- Heuret P, Guédon Y, Guérard N, Barthélémy D (2003) Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Ann Bot* 91:479–492
- Kauppi A, Rinne P, Ferm A (1987) Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora* 179:55–83
- Kershaw JA, Benjamin JG, Weiskittel AR (2009) Approaches for modelling vertical distribution of maximum knot size in black spruce: a comparison of fixed- and mixed-effects nonlinear models. *For Sci* 55:230–237
- Koehler A (1936) A method of studying knot formation. *J For* 34:1062–1063
- Kormanik PP, Brown CL (1967) Origin and development of epicormic branches in sweetgum. USDA Forest Service, Research Paper SE-54:1–17
- Lang GA (1987) Dormancy: a new universal terminology. *Hort- Science* 22:817–820
- Lemieux H, Samson M, Usenius A (1997a) Shape and distribution of knots in a sample of *Picea abies* logs. *Scand J For Res* 12:50–56
- Lemieux H, Samson M, Usenius A (1997b) Shape and distribution of knots in a sample of *Picea abies* logs. *Scand J For Res* 12:50–56
- Lemieux H, Beaudoin M, Zhang SY (2001) Characterization and modeling of knots in black spruce (*Picea mariana*) logs. *Wood Fiber Sci* 33:465–475
- Longuetaud F, Caraglio Y (2009) Pith: a marker of primary growth in *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Struct Funct* 23:325–334
- Longuetaud F, Saint-Andre L, Leban JM (2005) Automatic detection of annual growth units on *Picea abies* logs using optical and X-ray techniques. *J Nondestr Eval* 24:29–43
- Lundgren C (2000) Predicting log type and knot size category using external log shape data from a 3D log scanner. *Scand J For Res* 15:119–126
- Maguire DA, Hann DW (1987) A stem dissection technique for dating branch mortality and reconstructing past crown recession. *For Sci* 33:858–871
- Mayer-Wegelin H (1936) *Ästung*, Schaper-Verlag, Hannover
- Colin, Mothe, Freyburger, Morisset, Leban, Fontaine (2010) Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees* 24-5 (953-967)

Nicolini E, Caraglio Y (1994) Influence of various architectural characteristics on the development of forked axis in *Fagus sylvatica* as function of canopy presence. *Can J Bot* 72:1723–1734

Ningre F, Colin F (2007) Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann For Sci* 64:79–86

Nordmark U (2003) Models of knots and log geometry of young *Pinus sylvestris* sawlogs extracted from computed tomographic images. *Scand J For Res* 18:168–175

Oja J (1997) A comparison between three different methods of measuring knot parameters in *Picea abies*. *Scand J For Res* 12:311–315

Oja J (2000) Evaluation of knot parameters measured automatically in CT-images of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 58:375–379

Petruncio M, Briggs D, Barbour RJ (1997) Predicting pruned branch stub occlusion in young, coastal Douglas-fr. *Can J For Res* 27:1074–1082

Pinto I, Pereira H, Usenius A (2003) Analysis of log shape and internal knots in twenty maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems based on visual scanning and computer aided reconstruction. *Ann For Sci* 60:137–144

Rapraeger EF (1939) Development of branches and knots in Western White Pine. *J For* 37:239–245

Rey-Lescure E (1982) The distribution of epicormic branches on the bole of 25 species bordering clearcut stripes. *Can J For Res* 12:687–698

Romberger JA (1963) Meristems, growth, and development in woody plants. An analytical review of anatomical, physiological, and morphogenic aspects. US Dept. Agriculture Technical Bulletin No. 1293:1–214

Schöpf J (1954) Untersuchungen über Astbildung und Astreinigung der Selber Kiefer. *Forsrwissenschaftliches Centralbau* 73:275–289

Spathelf P (2003) Reconstruction of crown length of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and Silver fir (*Abies alba* Mill.)— technique, establishment of sample methods and application in forest growth analysis. *Ann For Sci* 60:833–842

Spiecker H (1991) Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben- und Stieleichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.). *Schriftenreihe der Landesforstverwaltung, Band 72*, 150 p

Vestol G, Colin F, Loubère M (1999) Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies*. *Scand J For Res* 14:470–480

Wignall TA, Browning G, Mackenzie KAD (1987) The physiology of epicormic emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.): responses to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry* 60:45–56

Yokoi S, Yamaguchi K (1996) Origin of epicormic branches and effect of thinning on their development in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *J Jpn For Soc* 78:169–174

B.3 Les évolutions / perspectives

Depuis la publication de cet article concernant les bases méthodologiques pour l'étude des traces raméales du chêne par tomographie RX, de nombreuses études faisant appel à cette méthode ont été entreprises au sein du LERFoB. Elles ont principalement pour but d'étendre cette méthodologie à d'autres essences forestières ou de détailler de façon plus précise la ramification du chêne sessile et sont donc en interaction avec la présente étude.

B.3.1 Les évolutions pour l'étude du chêne sessile

B.3.1.1 Le marquage des broussins

Concernant le chêne sessile, la description des traces raméales a pu s'affiner lors de l'analyse de billons de chêne matures sur lesquels nous avons observé des broussins (ensemble de formations épïcormiques diverses) aux dimensions très importantes et composés de très nombreuses traces raméales juxtaposées et se confondant parfois. Nous avons alors décidé de nous donner la possibilité de ne pas marquer individuellement chacune des traces raméales mais de marquer globalement l'ensemble du broussin en dessinant son enveloppe, son contour, sur le même principe que les nœuds de branches séquentielles ou de gourmands. La figure 8A illustre le marquage sur les clichés tomographiques d'un broussin, la figure 8B est une représentation 3D (sous Bil3D) du défaut observé en 8A.

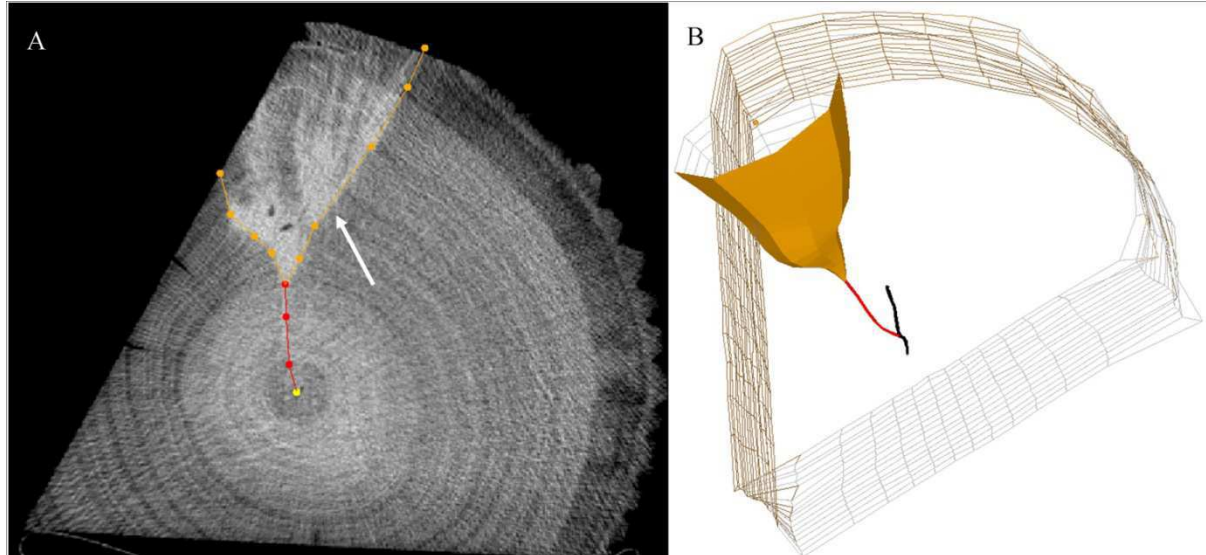


Figure 8 : Trace (A) laissée dans le bois par un bourgeon épïcormique primaire se développant en un broussin. Représentation (B) en 3D du défaut observé dans la figure Xa. Le trait noir représente la moelle, le trait rouge la trace d'un bourgeon épïcormique primaire, et le cône orange la trace du broussin.

B.3.1.2 La « datation » des épïcormiques

Pour dater l'apparition, la disparition, ou tout autre événement intervenant au cours de l'ontogénèse d'un épïcormique, on peut se baser sur l'observation des cernes de croissance. Ainsi, pour certaines essences comme le chêne rouge on peut facilement compter sur les images scanner les cernes de croissance et déterminer l'âge de l'arbre lors de l'émission d'un gourmand par exemple. (Cf. Fig. 9A). Mais pour d'autres essences, comme le chêne sessile, les cernes de croissance ne sont pas facilement observables sur les images scanner et on ne peut donc pas appliquer cette méthodologie pour une datation précise (Fig. 9B).

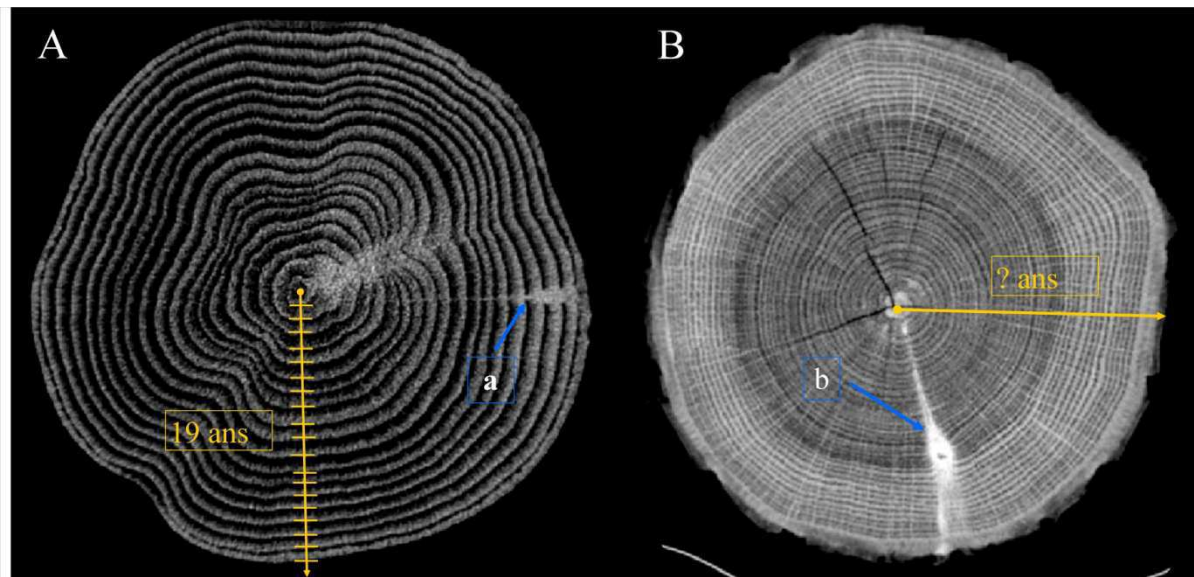


Figure 9 : Datation des gourmands par observation des cernes A/ chez le chêne rouge (*Quercus rubra*) où il est possible d'observer les cernes et de déterminer que le gourmand (a) s'est développé quand l'arbre était âgé de 15 ans. B/ chez le chêne sessile (*Quercus petraea*) où l'observation des cernes est très délicate sur les images scanner et ne permet pas de dater précisément le développement du gourmand (b).

Dans le but d'étudier l'impact d'une opération sylvicole comme la suppression du sous-étage sur les émissions de gourmands (Morisset *et al.*, 2012a), nous avons élaboré une méthodologie qui permet de déterminer avec une assez bonne précision si l'émission d'un gourmand est antérieure ou postérieure à l'intervention sylvicole. Cette méthodologie s'appuie sur trois étapes importantes. (1) Relever les profils de cernes⁷ sur 8 rayons (déterminés en fonction de l'azimut) aux deux extrémités du billon étudié ; (2) déterminer grâce au plugin gourmand la distance séparant la moelle du billon au début de la formation de chaque gourmand, ainsi que son azimut ; et enfin (3) replacer sur le graphique présentant la distance à la moelle en fonction de l'azimut, les courbes (haut et bas du billon) du cerne de croissance de l'année étudiée et les points représentant le début de la formation des gourmands. En fonction de la position (au dessus ou en dessous) d'un point par rapport à la courbe du cerne, on détermine si le gourmand a été émis respectivement après ou avant l'année étudiée.

Cette méthodologie ne permet pas de dater très précisément un événement, les différentes phases de la méthodologie pouvant présenter de légères imprécisions, mais présente le gros avantage de pouvoir s'appliquer à des essences sur lesquelles les cernes de croissance ne sont pas discernables sur les images scanner.

⁷ Le profil de cerne donne pour chaque cerne d'un billon sa distance à la moelle et sa largeur.

B.3.2 Vers d'autres essences forestières

Dans le cadre du projet européen Interreg COFORKO⁸, la méthodologie d'étude des traces raméales a été appliquée à un ensemble de 16 essences forestières autres que le chêne sessile. Une première étude (Lamiche, 2010) s'est intéressée au hêtre, au tilleul, au charme, au chêne rouge, à l'aulne, au peuplier, au bouleau et à l'alisier. La seconde étude (Fund, 2011) portait sur le robinier, l'orme, les érables (champêtre, plane et sycomore), le merisier, le sapin et l'épicéa. Ces études, que j'ai co-encadrées, nous ont incités à faire évoluer le plugin « gourmands » pour prendre en compte notamment les bourgeons adventifs. La figure 10A présente la trace raméale laissée par un bourgeon épïcormique d'origine adventive chez le bouleau. La figure 10B présente, toujours chez le bouleau, un bourgeon adventif observé par tomographie RX et le marquage de ce bourgeon grâce au plugin « Gourmands ». Ces bourgeons adventifs se mettent en place notamment sur des tissus cicatriciels, le marquage des blessures a également été ajouté au plugin.

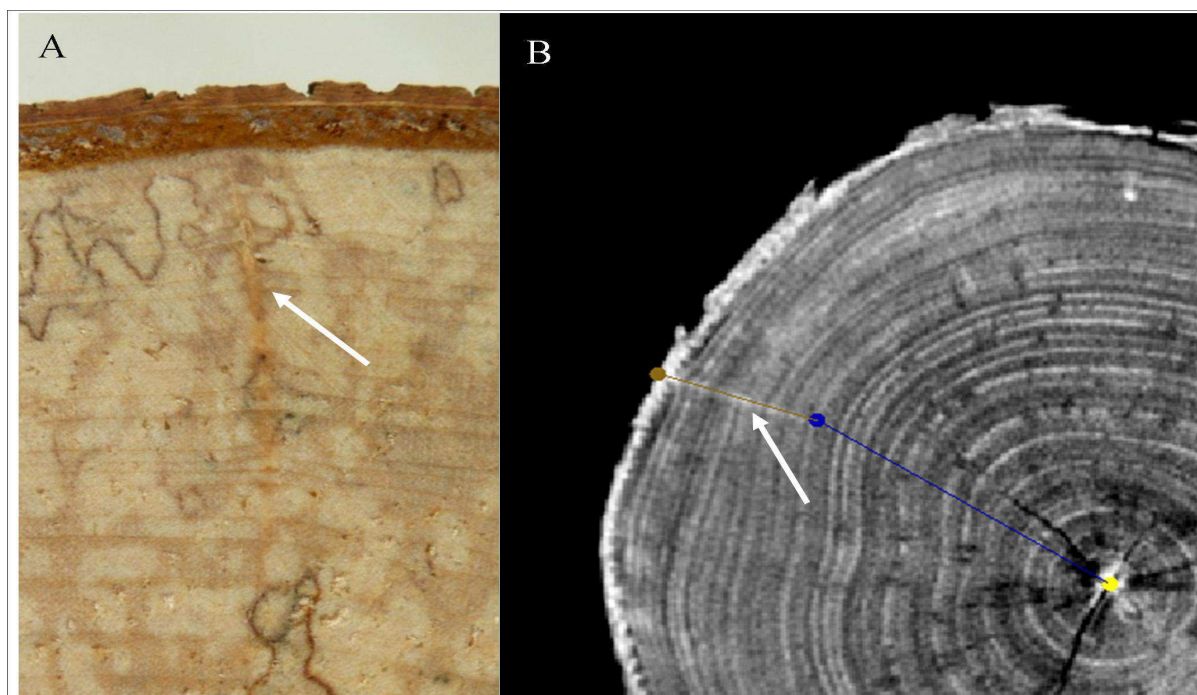


Figure 10: Bourgeons adventifs chez le bouleau (*Betula pendula*) et repérage par tomographie RX. A) Coupe transversale d'un billon en suivant la trace raméale d'un bourgeon d'origine adventive. B) Coupe tomographique transversale d'un billon, on observe (flèche) la trace d'un bourgeon adventif repéré en marron lors de l'utilisation du plugin « Gourmands ».

Parmi les différentes essences forestières étudiées, on trouve des résineux et notamment le sapin pectiné (*Abies alba*) et l'épicéa (*Picea abies*). Pour ces essences la tomographie RX a permis de repérer et de marquer les traces des aiguilles persistantes grâce à leur densité légèrement plus forte que le bois (Figure 11).

⁸ COFORKO pour **Co**opération **For**estière - **For**stliche **Ko**operation est un projet européen qui vise à développer, au sein de la Grande Région (Lorraine, Wallonie, Grand-duché du Luxembourg, Rhénanie-Palatinat), des compétences en matière de sylvicultures d'arbre en favorisant l'échange de connaissances et d'expériences entre les partenaires (Forêt wallonne, département nature et Forêt du Service public de Wallonie, Landeforsten Rheinland-Pfalz, Administration de la nature et des forêt du Luxembourg, INRA, ONF, Université Catholique de Louvain).

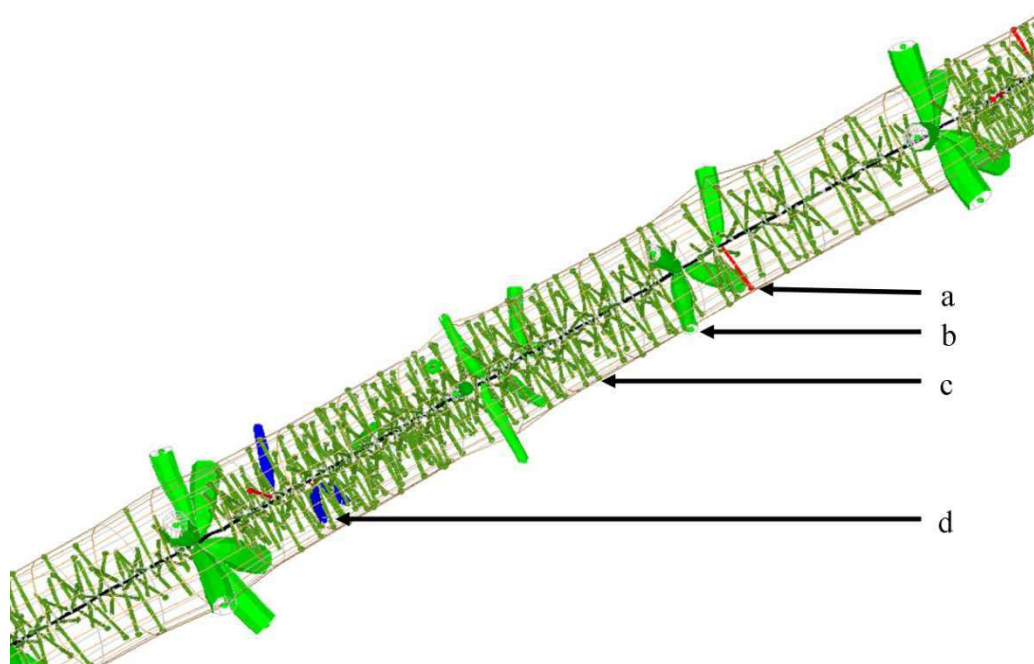


Figure 11 : Représentation en 3D d'un billon de sapin pectiné (*Picea abies*) avec en rouge (a) la trace d'un bourgeon primaire, en vert clair (b) la trace d'une branche séquentielle, en vert foncé (c) la trace d'une aiguille persistante et en bleu (d) la trace d'un gourmand.

Enfin, pour l'ensemble des essences forestières listées ci-dessus, les deux études ont permis d'analyser la phyllotaxie grâce aux observations de l'agencement des rameaux autour de la moelle, permises par la tomographie RX. Ces différentes observations ont également fait l'objet de deux publications en français dans la revue *Forêt Wallonne* (Morisset *et al.*, 2011; Colin *et al.*, 2011), d'une présentation lors d'une conférence internationale sur la modélisation de la biologie des plantes (Mothe *et al.*, 2011a) ainsi que la présentation d'un poster (Morisset *et al.*, 2012d) et une présentation orale (Krähenbühl *et al.*, 2012) dans une conférence internationale organisée par la division «Forest Products» de l'IUFRO⁹ en juillet 2012.

A.1.1 La détection automatique

Que cela soit pour le chêne sessile ou pour les autres essences, la méthodologie d'étude de la ramification par la tomographie RX passe par un repérage visuel et un marquage manuel des différentes traces raméales en utilisant le plugin « Gourmands ». Cependant un autre axe d'étude important consiste à développer le repérage automatique (1) de la moelle, de sa trajectoire, de ses variations de densité (Longuetaud et Caraglio 2009, Boukadida *et al.*, 2012) ce qui permet de récolter des informations sur la croissance des arbres et notamment les limites de pousses annuelles; (2) de la limite entre aubier et duramen (Longuetaud *et al.*, 2007), ou encore (3) des nœuds dans le bois (Longuetaud *et al.*, 2012). Cependant ces travaux sont moins avancés que la détection manuelle et ne portent pour le moment que sur des essences résineuses. Une collaboration entre le LERFoB et le LORIA¹⁰ sous la forme d'une thèse a d'ailleurs vu le jour en 2012 afin d'étendre la détection automatique des nœuds à d'autres essences telles que le chêne.

⁹ IUFRO : International Union of Forest Research Organizations.

¹⁰ LORIA : Laboratoire Lorrain de Recherche en Informatique et ses Applications (UMR 7503)

Ces études et travaux menés au LERFoB et faisant intervenir la tomographie à rayon X ont pu être présentés sous la forme de présentations orales (Mothe *et al.*, 2011a, 2011b, Krähenbühl *et al.*, 2012) et d'un poster (Morisset *et al.*, 2012d) au cours de différentes conférences internationales.

C Résultats

Cette partie constitue le cœur du document de thèse. Elle se compose de 3 articles publiés dans des revues référencées ISI et dont je suis le rédacteur principal. Elles sont reproduites ci-dessous, précédées d'un résumé en français et suivies d'une conclusion faisant le lien entre ces articles. Ces publications sont les suivantes :

- Morisset, J.B., Mothe, F., Bock, J., Bréda, N., Colin, F., 2012a. Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Annals of Botany* 109:365-377.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Chopard, B., François, D., Fontaine, F., Colin, F., 2012b. Does past emergence of epicormic shoots control current composition of epicormic types? *Annals of Forest Science* 69:139-152.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Colin, F., 2012c. Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith to bark correlations: Silvicultural and ecological implications. *Forest Ecology and Management* 278: 127-137.

A la suite de ces publications, les principaux résultats et conclusions seront synthétisés et les différentes perspectives et ouvertures qu'ils apportent seront présentées.

C.1 L'impact de la végétation d'accompagnement, de la disponibilité en eau et des réserves glucidiques

Avant de le présenter dans sa version originale en anglais, nous proposons ici une traduction en français du résumé de l'article. Ce résumé sera par moment étoffé afin de bien mettre en évidence la démarche d'étude ou les principales conclusions.

Contexte et objectifs : Le fait que le développement des bourgeons latents en gourmands, et donc l'émergence des gourmands, soit contrôlé par la disponibilité en eau et en glucides est une évidence de plus en plus forte pour toutes les parties de l'arbre (Gordon *et al.*, 2006). Cette relation directe n'a cependant pas été mise en évidence chez le chêne. D'un autre côté, des études récentes, concentrées sur le chêne sessile (*Quercus petraea*), ont confirmé que les émissions de gourmands sont contraintes par l'ontogénèse épïcormique et notamment par la propre capacité qu'ont les arbres à mettre en place et maintenir des bourgeons épïcormiques secondaires.

L'objectif principal de cet article est de fournir la confirmation que les émissions de gourmands sont contraintes d'une part par les disponibilités en eau et en glucides de l'arbre et du bourgeon et d'autre part par l'ontogénèse. Pour cela nous rapprocherons de nos résultats originaux sur les épïcormiques et l'effet de la végétation d'accompagnement un ensemble de résultats déjà publiés dans des études distinctes sur l'eau et la distribution des glucides obtenus dans le même peuplement.

Méthodologie : Cet article étudie les résultats apportés par un dispositif expérimental de chêne sessile dont une partie a été débarrassée d'une végétation d'accompagnement dense. Ce site expérimental portait initialement sur l'étude de la distribution de l'eau dans le peuplement (Bréda *et al.*, 1993) et plus récemment sur la

distribution des glucides chez les arbres dominants (Barbaroux et Bréda 2002 ; Barbaroux *et al.*, 2003). Les observations externes du cortège épïcormique et internes grâce à la tomographie à rayons X (Colin *et al.*, 2010b) ont été réalisées sur respectivement 60 et 6 arbres. La tomographie RX a permis d'estimer si les émissions de gourmands ont eu lieu avant ou après la suppression de la végétation d'accompagnement.

Principaux résultats : Les émissions de gourmands ont été plus importantes dans la partie du peuplement où la végétation d'accompagnement a été supprimée et dans les parties hautes des troncs. L'effet de la suppression de la végétation d'accompagnement se fait aussi ressentir sur le développement des gourmands, ces derniers ont des dimensions plus importantes dans la partie du dispositif où la végétation d'accompagnement a été retirée. Un net effet de l'ontogénèse épïcormique a été montré : plus une portion de tronc porte de formations épïcormiques, plus elle a de chance de mettre en place des gourmands.

Conclusions : Ces résultats concluent indirectement à un contrôle par l'eau et les glucides ; la suppression du sous-étage permet une meilleure alimentation ce qui favorise les émissions de gourmands. Les parties les plus hautes du tronc sont plus sujettes à ces émissions de gourmands du fait, souvent évoqué, d'un meilleur accès à la lumière, de la présence d'une écorce plus fine et d'une meilleure connexion vasculaire. Ce phénomène peut être expliqué également par des réserves glucidiques plus importantes. La proportion plus importante de gourmands dans les parties hautes du tronc est en effet en accord avec les résultats de Babaroux *et al.* (2003) qui montrent une augmentation constante des réserves glucidiques du tronc entre 1.3 mètre et 15 mètres de hauteur. Ces résultats (analyses externes et internes) concluent également à un rôle direct important de l'ontogénèse épïcormique sur les émissions de gourmands ; plus une portion de tronc porte de formations épïcormiques, plus elle risque de développer des gourmands.

Ces résultats ont des conséquences importantes quand à la quantification de toutes les fonctions accomplies par les structures épïcormiques dans toutes les parties de l'arbre (tronc, houppier, ...), et notamment l'adaptation à différentes situations exceptionnelles telles que le changement de disponibilité des ressources, l'herbivorie, le feu...

Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates

Jean-Baptiste Morisset, Frédéric Mothe,
Jérôme Bock, Nathalie Bréda et Francis Colin.

JB. Morisset, F. Mothe et F. Colin

Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, INRA-Nancy,
UMR 1092 INRA-AgroParisTech, 54280 Champenoux, France

N. Bréda

Laboratoire d'écologie et d'écophysiologie forestière, INRA-Nancy,
UMR 1137 INRA-UHP, 54280 Champenoux, France

J. Bock

R&D ONF, DT Lorraine Direction forêt, bat 802 les merises,
54840 Velaine en Haye, France

Received: 15 July 2011 / Accepted: 5 October 2011 / Published online: 5 December 2011

C.1.1 Abstract

- **Background and Aims** There is increasing evidence that suppressed bud burst and thus epicormic shoot emergence (sprouting) are controlled by water–carbohydrate supplies to entire trees and buds. This direct evidence is still lacking for oak. In other respects, recent studies focused on sessile oak, *Quercus petraea*, have confirmed the important constraints of sprouting by epicormic ontogeny. The main objective of this paper was thus to provide provisional confirmation of the water–carbohydrate control and direct evidence of the ontogenic constraints by bringing together results already published in separate studies on water status and distribution of carbohydrates, and on accompanying vegetation and epicormics, which also quantify epicormic ontogeny.

- **Methods** This paper analyses results gained from a sessile oak experiment in which part of the site was free from fairly tall, dense accompanying vegetation. This experiment was initially focused on stand water status and more recently on the carbohydrate distribution of dominant trees. External observations of the epicormic composition and internal observations with X-ray computer tomography were undertaken on 60 and six trees, respectively.

- **Key Results** Sprouting was more intense in the part of the stand free from accompanying vegetation and on upper trunk segments. A clear effect of epicormic ontogeny was demonstrated as well: the more epicormics a trunk segment bears, the more chances it had to bear sprouts.

- **Conclusions** These results indirectly infer water–carbohydrate control and show direct evidence of constraints by epicormic ontogeny. These results have far-reaching consequences related to the quantification of all functions fulfilled by any type of epicormic structure in any part of the tree.

Key words: Sessile oak, *Quercus petraea*, trunk sprouting, X-ray tomography, bud physiology.

C.1.2 Introduction

Branching is the emergence of new axes (Bugnon, 1980) originating mainly from axillary meristems. For oak, as for numerous angiosperms, these meristems quickly develop into buds. During the year following their emergence, buds may remain as suppressed buds of primary origin, develop into a branch (named a sequential branch) or die (Fontaine et al., 2001), depending on their position within the annual shoot (Heuret et al., 2003). In addition, suppressed buds of secondary origin may emerge at bud and branch bases. All suppressed buds, of either primary or secondary origin, may develop into shoots named epicormic shoots or trunk sprouts and/or give birth to other epicormic types detailed in Fig. 1. The total frequency of all the epicormic types and their proportions on a portion of stem quantify the epicormic composition, as defined by Colin et al. (2010a). Within the trunk, branching leaves rameal traces (rameal coming from the Latin *ramus* meaning branch) comprising knots, which are the best known, and also traces of suppressed buds (Colin et al., 2010b).

In addition to hormonal control (Wignall et al., 1987), evidence has accumulated of a water–light carbohydrate controlled bud burst (Cottignies, 1986; Rinne et al., 1994; Ricaud et al., 1995; de Faÿ et al., 2000; Maurel et al., 2004), which in turn may result in epicormic shoot emergence, as has been demonstrated well in *Prunus* crowns by Gordon et al. (2006). Such direct evidence is still lacking specifically for oak trunks.

However, from the results on water status gained in the present experimental stand, it has been shown that at the plot level, thinning induced an immediate reduction in leaf area index and thus rainfall interception, and contributed to a sharp increase in soil water availability. In turn, this avoided or shortened periods with soil water deficits (Bréda et al.,

1993a, 1995), which resulted in better assimilation and general growth (Aussenac, 2000). Removal of the accompanying vegetation had effects on the water balance, which were probably close to those due to thinning with the essential difference that the understorey probably had superficial rooting (Hinckley et al., 1981 and Abrams, 1990 in Dreyer et al., 1992). Its removal released available superficial water especially during the period between spring and the beginning of July (Bréda et al., 1993b) corresponding to leaf expansion and weak (endo-) dormancy of suppressed buds (Mauget, 1984; Wignall et al., 1987; Ricaud et al., 1994).



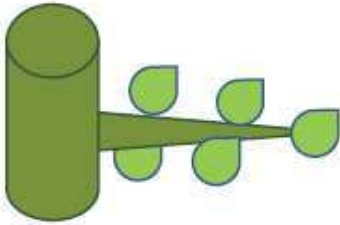

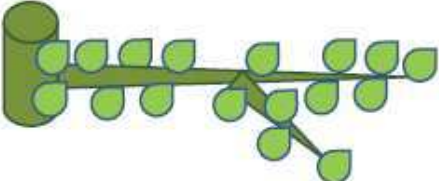

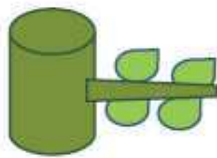

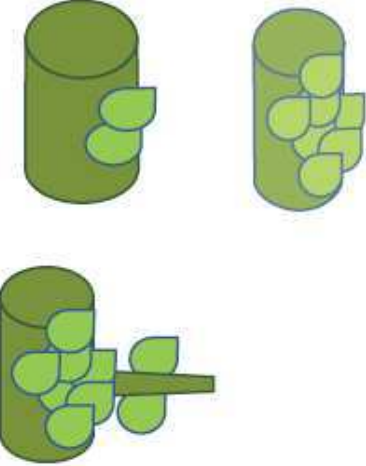

Epicormic structure, definition (abbreviation)	Schematic representation	Photographic examples
Suppressed bud in isolation (b)		
Short epicormic shoot or sprout (s) : with diameter ≤ 2 mm, not branched, 1 to 2 years old		
Long epicormic shoot (sb) : with diameter > 2 mm, possibly branched, more than 2 years old, with buds at its base		
Picot (p): short axis with superimposed buds and originating from a shoot that has lost its proximal end		
Complex epicormic (c): cluster of two to more suppressed buds, possibly with short epicormic shoots, picots or even remnants of branch		

Fig.1 Different epicormic types observed externally.

In the same experiment, Barbaroux and Bréda (2002) showed that reserve carbohydrates were restricted to the 8–10 most recent rings, i.e. sapwood close to suppressed bud insertion (Fink, 1983; Fontaine, 1999), and that all sapwood rings contributed to the seasonal dynamics of xylem TNC (total non-structural carbohydrate: starch + soluble sugars). Barbaroux et al. (2003) showed a constant increase of TNC from 1.3 to 15 m in trunk wood and significantly higher TNC at the collar and at the base of the living crown.

In other respects, a crucial factor that has not been considered in its totality in epicormic studies although sometimes evoked through frequency of suppressed buds (Wignall and Browning, 1988; Sennerby-Forsse and Zsuffa, 1995; Gordon et al., 2006) is the ontogenesis of the responsive plant parts. Ontogenesis interacts through the frequency and types of epicormic present quantifying the epicormic composition. Indeed the frequency may decrease or increase for a given trunk portion with time and trunk thickening, and generally increases from stump to crown base (Colin et al., 2010a). Recently emerged epicormics are composed of mostly suppressed buds in isolation and some short epicormic shoots (Fontaine et al., 2001; Colin et al., 2010a; Fig. 1), older ones are composed of mainly epicormic shoots, bud clusters and some picots (Colin et al., 2008, 2010a; Fig. 1) and mature epicormics consist of picots and other complex epicormics (Colin et al., 2010a; Fig. 1). Recent compositions appeared more responsive to favourable environmental conditions.

The overall objectives of this paper were to provide confirmation of water–carbohydrate control of epicormic shoot emergence and direct evidence of ontogenic constraint of this control by bringing together data collected from the same experimental site, on water status and distribution of carbohydrates (already published), and accompanying vegetation and presence of epicormics. Specific objectives were to test and quantify the following trends for sessile oak.

Trend T1: trees in situations without accompanying vegetation bear more and longer epicormic shoots than trees with accompanying vegetation; this complies with the idea that higher sprouting corresponds with more abundant water supplies.

Trend T2: upper stem segments under the living crown bear more and longer epicormic shoots than lower stem segments; this complies with the notion that higher carbohydrate concentrations in the wood induce more sprouting.

Trend T3: the previous trends are constrained by ontogenesis; ontogenesis is considered through observation of the current epicormic composition on the trunk surface, and is assessed by internal descriptions of bud traces and knots (both referred to hereafter as rameal traces) by X-ray computed tomography (CT) (Colin et al., 2010b).

C.1.3 Materials and methods

Our study on epicormics took place in an experimental design already installed in the State Forest of Champenoux, located 15 km to the east of Nancy (48 844'N, 6 814'E), at an elevation of 250 m. Average annual rainfall at the site was 744 mm and average annual temperature was 9.6 8C. Frosts occurred until the middle of May. The experiment was installed on a highly fertile site, characterized by a luvisoil developed in deep silt with a high extractable water content (Bréda et al., 1995).

The stand was a naturally regenerated mixed oak from 45 to 58 years with a dominant height of 20 m in 2008. The upperstorey (or dominant storey) was essentially composed of sessile oak, *Quercus petraea*, which is well adapted to the site. Sessile and pedunculate oaks were individually identified using leaf morphology criteria (Aas, 1993; Dupouey and Badeau, 1993). Until 1989, the whole stand followed a classical silvicultural

scenario. Six clearing operations were carried out to obtain a pure dense stand, followed by thinning coupled to the opening of silvicultural rides.

In 1989, a 6400-m² experimental site was installed by the EEF laboratory of INRA (UMR 1137 INRA/UHP EEF Ecologie et Ecophysiologie Forestière) and the accompanying vegetation, mainly composed of hornbeam (*Carpinus betulus*) and lime (*Tilia cordata*), was felled in a central area of 3100 m². During the following years, stump sprouts as well as new ligneous vegetation were systematically eliminated where the ecophysiological processes of water flux regulation in sessile and pedunculate oak were compared (Bréda et al., 1993a) and the water balance of the oak stand without accompanying vegetation was studied (Bréda et al., 1993a). Unfortunately, the surrounding part of the site, where the accompanying vegetation was maintained, did not benefit from this water balance monitoring. To quantify the thinning effect on the water balance and oak ecophysiology (growth and transpiration), a heavy thinning in February 1992 decreased the basal area by 35% in half of the central area without accompanying vegetation, and in half of the surrounding part with accompanying vegetation (Bréda et al., 1995). The results obtained have been summarized in the Introduction.

In 1992 the design consisted of four plots: a plot with accompanying vegetation (AV) and no thinning (in half of the surrounding part), a plot with accompanying vegetation and thinning carried out in 1992 (in the second half of the surrounding part and abbreviated WIAV), a plot without accompanying vegetation and no thinning (in half of the central area), and a plot without accompanying vegetation and thinning carried out in 1992 (in the second half of the central area and abbreviated NOAV).

In 2002 an epicormic study on the vertical distribution of epicormic formations recorded by external observations was superimposed on the study of the effect of the accompanying vegetation. Observations were made on 30 trees in each of the plots where thinning was carried out in 1992 in treatments NOAV and WIAV. The trees were selected in such a way that they represented the various d.b.h. (diameter at breast height) classes. Figure 2 shows the six 1-m-long logs (Log 1 to Log 6) studied from each of the selected trees and Table 1 gives the average dimensions of these trees. Epicormics were observed between 0.5 and 6.5 m with a climbing ladder for a stem portion of 20% of the girth, with a randomly chosen mean azimuth. Comparison between the treatments may elicit the impact of accompanying vegetation on epicormic composition and epicormic sprouting. Several types of epicormic structures were distinguished: suppressed buds (b), short epicormic shoots (s), longer epicormic shoots with buds at their base (sb), picots pooled with complex epicormic structures (c) (Fig. 1). Corresponding frequencies were recorded on each log and also insertion diameter on the trunk (in mm) and 'living' or 'dead' status. The two latter variables were analysed for s and sb types only, which were pooled together. Note that the term 'epicormic' is used hereafter as an adjective used before the nouns: branch, sprout, bud, etc., or a noun referring to any epicormic structure or suppressed bud inclusively. Synthetic variables resulting from external observations are provided in Table 2.

The experiment was also used to assess carbohydrate distribution in the different compartments of some dominant trees (Barbaroux and Bréda, 2002; Barbaroux et al., 2003). The main results have been reported in the Introduction.

The accompanying vegetation was assessed using two different methods. First, in 2002, all of the trees (except sessile oaks) were measured in six circular, 2-m-radius experimental sub-plots. These measurements included total height (H_{tot}), diameter at breast height (d.b.h.) and species identification. Secondly, in 2008, the d.b.h. and the tree species of all the stems, except oaks, were measured for the whole of the WIAV treatment.

In winter 2007–2008, a second thinning operation was carried out. It was possible to recover three trees for each treatment for tomographic observations, unfortunately not all described in 2002. For each sample tree (Table 1), five 1-m-long logs were scanned: three logs (L2, L4, L6) with fixed heights on the trunk (between 1.5 and 2.5, 3.5 and 4.5, 5.5 and

6.5 m, respectively), and two logs with tree-dependent heights, of which one log (LU) was taken just under the crown base (CB), and one log (LC) was taken at the base of the upper half of the crown (Table 1, Fig. 2). In our study, the tree height of the accompanying vegetation indicated that it might have had an impact on logs L2, L4, L6 and LU but not on log LC. The CT methodology, based on botanical standards (Barthélémy and Caraglio, 2007), was described by Colin et al. (2010b). It was used to describe and quantify the network of traces of buds and shoots inside pieces of wood using ImageJ software (<http://rsb.info.nih.gov/ij>) and homemade plug-in named 'Gourmands' (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>). Various files of quantitative data were created, and this paper provides only simple quantitative results obtained from these files. Conversely, it focuses on three-dimensional views, obtained by a home-made viewer named BIL3D (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>), using a specific data file displaying the following traces: vertical stem pith; oblique knots of sequential branches directly attached to the pith; transversal–horizontal traces of suppressed buds that are persistent axillary buds also directly attached to the pith; transversal–horizontal traces of suppressed buds of secondary origin, originating from the base of either a suppressed bud of primary origin, a sequential branch or an epicormic shoot; and transversal–horizontal knots laid down by epicormic shoots. Complex epicormic structures such as picots and clusters of suppressed buds were identified on the stem surface. A series of traces, all originating either from a sequential branch or from a primary suppressed bud, were referred to a rameal sequence. Quantitative variables are detailed in Table 2.

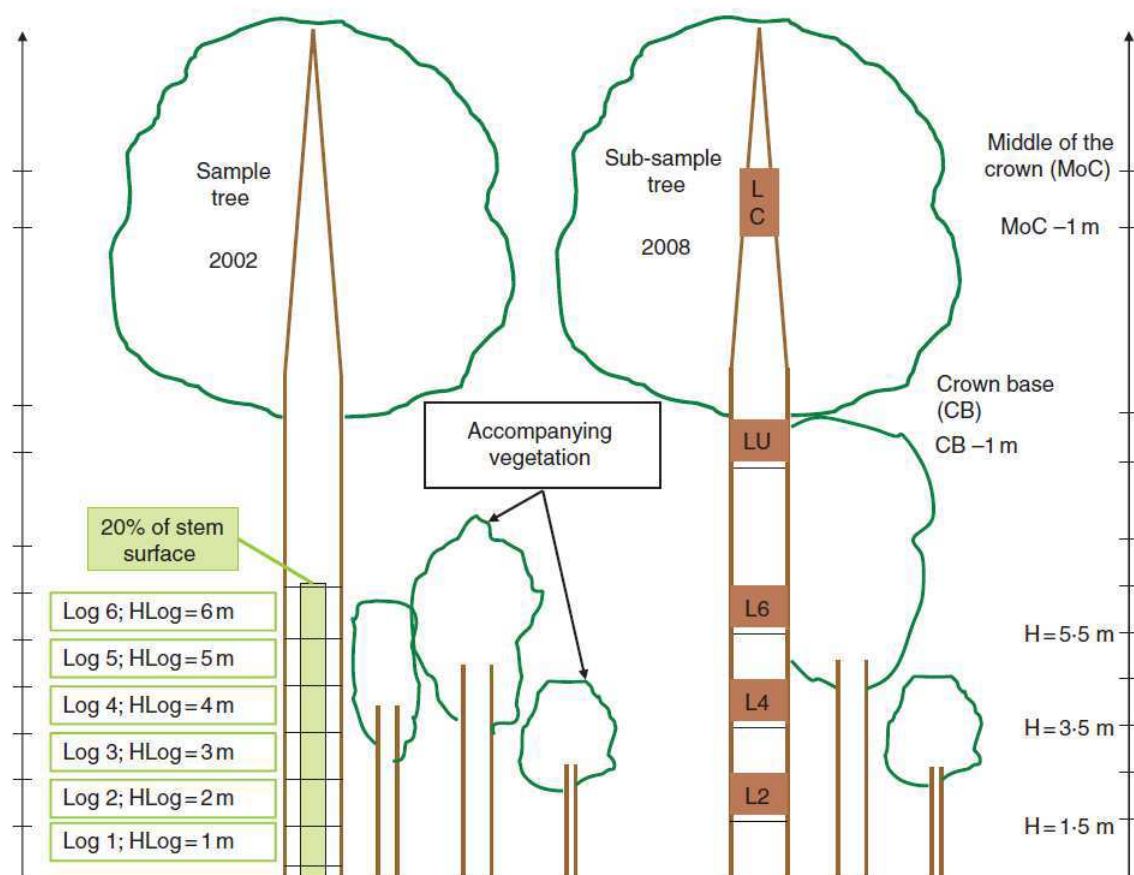


Fig.2 Log sampling for external and X-ray observations. For each sample tree described in 2002 (left of the figure), the epicormic composition of six 1-m-long logs was described (Log 1 to Log 6) on 20% of the stem surface. For each sub-sample tree scanned in 2008 (right of the figure), five 1-m-long logs were taken. L2 is situated between 1.5 and 2.5 m, L4 between 3.5 and 4.5 m, L6 between 5.5 and 6.5 m, LU under the crown base, and LC above the middle of the crown. In this figure, some stems of the accompanying vegetation present in the WIAV treatment are also represented.

Year	Sample/ sub-sample	Treatment	<i>n</i>	C130 (cm)	Height (m)	CB (m)
2002	External observations	WIAV	30	55.5	17.3	10.6
		NOAV	30	55.3	17.8	10.1
2008	Internal observations	WIAV	3	59.3	20.2	12.3
		NOAV	3	59.3	19.9	11.2

TABLE 1 Average dimensions of sample and sub-sample trees.

C130, tree girth at height 1.30 m; Height, total height of the tree; CB, height of the crown base (corresponding to the lowest living branch).

In contrast to the external observations made in 2002, which could not distinguish epicormic shoots that had emerged before or after the removal of the accompanying vegetation in winter 1988–1989, the CT method made it possible to distinguish the two categories and thus refine the comparison of the two treatments based only on epicormic shoots that had emerged after the removal of the accompanying vegetation.

Due to the lack of accurate wood ring identification by CT, a three-stage method was performed. The first stage consisted of locating and marking the wood growth rings on discs cut at both ends of each log. By means of a mobile tray (Lintab, <http://www.dendrotec.it/public/>), a binocular magnifying glass (MZ6 Leica, <http://www.leica-microsystems.com/products/>) and Windendro software (<http://www.regent.qc.ca/products/>), the number and distance between pith and rings were obtained for eight radii on the disc. This first stage made it possible to draw curves representing the distance between the pith and ring 1989 (corresponding to the year of accompanying vegetation removal) according to the azimuth of the eight radii. These curves were drawn for the top and bottom of all logs (Fig. 3A). The second stage consisted of adding the emergence point of each epicormic shoot in terms of azimuth and radial distance from the pith to the previous graph. This information was supplied by the plug-in 'Gourmands'. In the third stage, the following rule was adopted: if the point of epicormic shoot emergence read on the lower and upper discs was below the curves representing the date of accompanying vegetation removal, this shoot was assumed to have emerged before. Conversely, if it was situated above, its emergence was assumed to be more recent (Fig. 3). Suppressed buds of either primary or secondary origin present after 1989 were tallied as well.

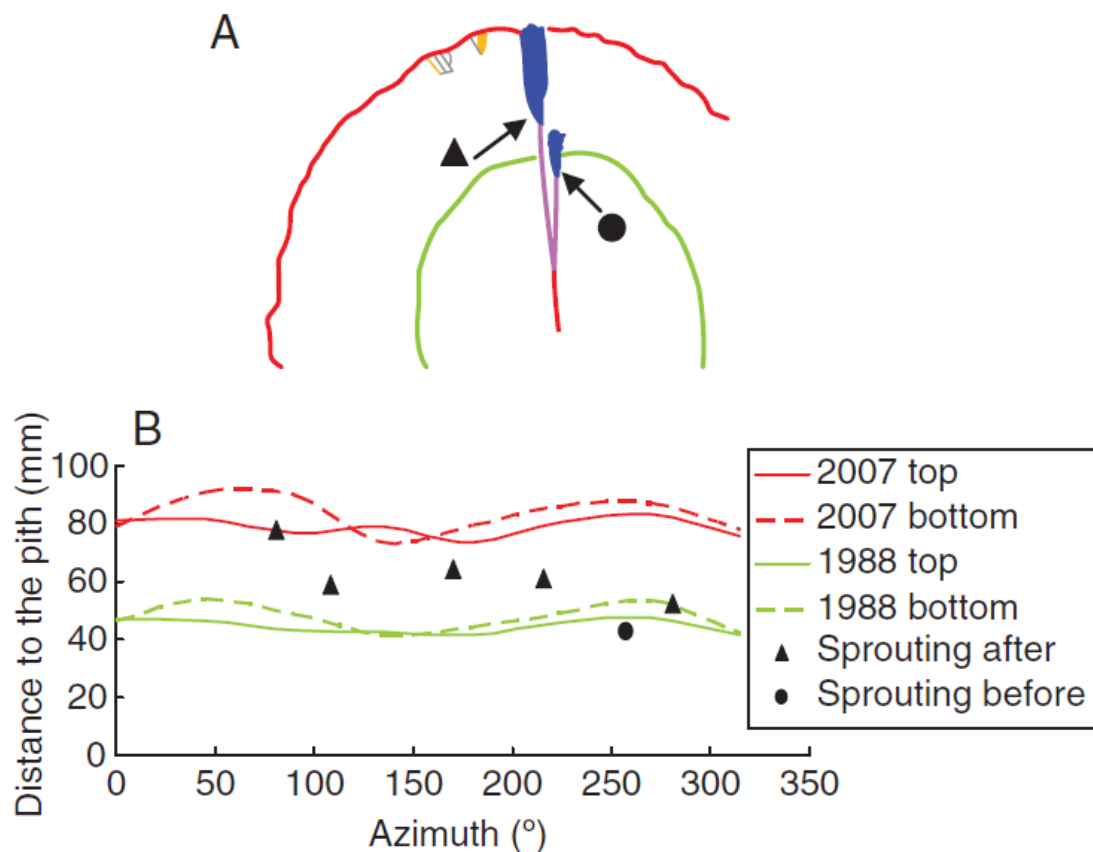


Fig. 3 Sprouting dating methodology. In the graph (B), red curves represent the last growth wood ring developed in 2007, and green curves represent the last growth wood ring formed before accompanying vegetation removal in 1988, as illustrated in (A). Continuous lines are for the top of the log, and dotted lines for the bottom of the log. Dots and triangles represent the outset of epicormic shoots emitted before and after, respectively, accompanying vegetation removal. The illustration in (A) represents a rameal sequence with epicormic buds and shoots. In this particular case, one shoot was developed before the silvicultural operation, the other one after.

Table 2 presents the variables created from the CT method as well as from ring width measurements. By averaging ring widths obtained from eight radii on each disc and for the two discs per log, we obtained a mean value per log. This averaging when carried out for rings from pith to bark gave the AVRW variable while this averaging procedure for rings from 1989 inclusively to the bark gave the AVRW89 variable.

External	Log	Log1 to Log6, 1-m-long
	Hlog	Median height of each log (m)
	Tot	Total frequency of epicormics on 20 % of the circumference of each log
	Sprouts	Frequency of trunk sprouts on 20 % of the circumference of each log
	Buds	Frequency of suppressed buds on 20 % of the circumference of each log
	MEANB	Mean diameter of trunk sprout averaged on each log (mm)
	MAXB	Maximum diameter of trunk sprout found on each log (mm)
	SUMB	Sum of diameters of trunk sprouts calculated on each log (mm)
Internal	Log	L2, L4, L6, LU, LC, 1-m-long
	Hlog	Median height of each log (m)
	TotSeq	Total frequency of rameal sequences present in 1989
	Seq1S	Frequency of rameal sequences with at least one epicormic knot emitted after 1989
	AVRW	Mean ring width averaged from data collected on eight radii on two discs per log and from pith to bark (mm)
	AVRW89	Mean ring width averaged from data collected on eight radii on two discs per log and from year 1989 to bark inclusively (mm)
	MEANK	Mean diameter of epicormic knot emitted from the bark and averaged per log (mm)
	SUMK	Sum of epicormic knot diameter calculated for each log (mm)

TABLE 2. Main variables analysed based on either external or internal observations

Statistical analyses were undertaken with SAS version 9.2: procedures PROC MIXED for adjusting mixed linear models on continuous variables and PROC GLIMMIX for adjusting mixed generalized models of counts (Poisson model) or proportions (Logistic model) with an estimation method based on adaptive squaring. Models were mixed to take account of the fact that: (1) observations were not independent, but conversely were correlated within a given tree, within and between logs; and (2) the tree effect must be considered as random as our selected trees consisted of a small random sample of the sessile oak resource. For clarity, the figures display plots of predicted values related to fixed effects only and sometimes observed values. When two fixed effects were significant, plotting predictions according to one of these two variables provided several predicted values for a given value of the fixed effect put on the x-axis. To show the general trend of the predictions, we applied smoothed lines through the predicted values. For the proportion of

epicormic types, we preferred to fit two separate mixed logistic models on proportions of epicormic shoots (s and sb), and of either suppressed buds (b) or complex structures (c) permitting random effects to be introduced, as opposed to multinomial mixed models which do not permit this.

Quantifying the random effects was not addressed in this study. Consequently, we do not provide related information such as covariance of random effects. We provide only P-values of the fixed effects.

Comparisons of treatments at given values of the independent variables were made with 'LSMEANS', which computes the least-square means of fixed effects (see The Glimmix procedure, June 2006, <http://support.sas.com/rnd/app/papers/glimmix.pdf>), and the Dunnett test.

Variable	Model	<i>P</i> -values of effects	
Tot	Mixed Poisson	Treatment: 0.6 NS Log: <0.0001	
Sprouts	Mixed Poisson	Total freq: <0.0001 Treatment: 0.02 HLOG: 0.0009 HLOG ² : 0.014	
Buds	Mixed logistic	Treatment: 0.03 Log: 0.004	
SUMB	Linear mixed	Living shoots Treatment: 0.03 Log: 0.76 NS	All shoots Treatment: 0.004 Log: <0.0001
MEANB	Linear mixed	Treatment: 0.18 NS Log: 0.59 NS	Treatment: 0.003 Log: <0.0001
MAXB	Linear mixed	Treatment: 0.08 NS Log: 0.68 NS	Treatment: 0.005 Log: 0.0002
Status of epicormic shoots: proportion of alive shoots	Mixed logistic	Treatment: 0.002 Log: 0.73 NS	

TABLE 3. The main results of the statistical analyses conducted on the various variables computed from external observations

NS, not significant. SUM, sum of the epicormic shoot diameters on one log; MEAN, average epicormic shoot diameter on one log; MAX, largest epicormic shoot diameter on one log.

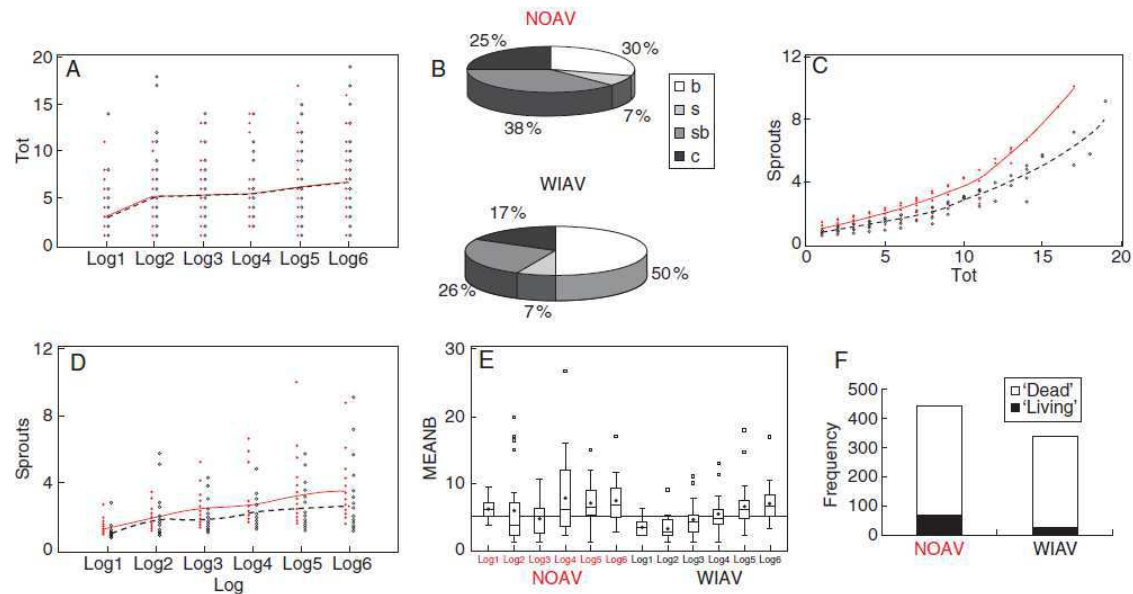


Fig. 4 External observations. (A) Observed and predicted (from fixed effects only) variable Tot (see Table 2). (B) Epicormic composition in each treatment. b, suppressed buds in isolation; s, short epicormic shoots; sb, long epicormic shoots with buds at its base; c, picots pooled with complex epicormic structures. (C) Predicted variable Sprouts with model including Tot, Log and Treatment versus Tot. Lines are smoothed lines giving the general trend of variation of all these predicted points. Red solid line and dots: NOAV treatment. Black dashed line and circles: WIAV treatment. (D) Predicted variable Sprouts with the same model as previously versus Log. Same symbols as in (C). (E) MEANB versus Log (Log1 to Log6) and treatment (NOAV or WIAV). (F) Frequencies of 'living' and 'dead' trunk sprouts, as indicated.

C.1.4 Results

Measurements of the accompanying vegetation completed in 2002 made it possible to establish a strong relationship between Htot and d.b.h. for the accompanying trees: $d.b.h. = 4.66 * Htot + 1.86$, $R^2 = 0.79$. Knowing the crown base (CB) of the sample trees (Table 1), dominant accompanying trees with heights greater than CB (dominant, co-dominant or dominated trees) and trees below the CB making up the existing understorey were distinguished. Of the $7.5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ of total basal area of the accompanying vegetation, about 52% constituted the understorey, while other accompanying trees were dominant or co-dominant. The species composition of the accompanying vegetation was as follows: the understorey mainly comprised *Carpinus betulus* L. (86%), *Tilia cordata* Mill. (9%) and suppressed *Quercus petraea* Liebl. (3 %) while the overstorey consisted of dominant *Quercus petraea* Liebl. (37 %), *Tilia cordata* Mill. (34 %) and *Carpinus betulus* L. (29%). Other species present were *Corylus avellana* L. and *Crataegus monogyna* Jacq.

For epicormics, the first results concerned the external measurements performed in 2002. These records were made on 20% of the circumference at every height. Analysis of total frequencies of epicormics in 2002 showed no significant effect of treatment while the log effect was highly significant (Table 3). The trend was towards slightly more epicormics with increasing log number. The magnitude of this effect was from 1 to 3 between L1 and L6 logs, with a mean of approximately 5 epicormics m^{-1} on 20% of the circumference, and thus 25 epicormics m^{-1} on 100% of the circumference (Fig. 4A). The overall proportions of the different epicormic types in WIAV and NOAV treatments in 2002 are provided in Fig. 4B. From the mixed logistic model fitted on bud proportions (Table 3) there were significantly and relatively fewer buds in NOAV, as more buds had been transformed into other epicormic types. The frequency of epicormic shoots recorded in 2002 depended significantly on total frequency of epicormics, treatment and log (Fig. 4C, D). The higher the frequency of

epicormics, the higher the frequency of epicormic shoots; accompanying vegetation reduced epicormic shoot emergence; and in addition, with increasing log height, emerged epicormic shoots became slightly more numerous.

Analysis of the diameter of the living epicormic shoots recorded in 2002 showed that the number of data was too low and so it was impossible to adequately quantify within- and between-tree variability simultaneously. As a random factor, we introduced only the within-tree variability, i.e. the correlations between observations of every tree. The outputs showed no significant differences between treatments except for variable SUMB (see Table 2). Log effect was not significant. For the diameter of all epicormic shoots, whether dead or still living, the same type of model as used previously showed both treatment and log as significant explanatory factors (Table 3, Fig. 4E). Table 4 provides Ls means of SUMB, MEANB and MAXB. For all these variables, diameters are clearly larger in treatment NOAV.

The proportion of the 'living' status of epicormic shoots was significantly different between treatments, with twice the proportion in NOAV (Table 4).

Variable of epicormic diameter	WIAV treatment	NOAV treatment
MEANB	5.02	6.33
MAXB	7.14	9.31
SUMB	13.77	18.45

TABLE 4. Lsmeans of MEANB, MAXB and SUMB of all the epicormic shoots (living) according to treatment

From internal CT observations, it was possible to construct the virtual internal network of rameal traces. Figure 5 displays the three-dimensional internal structure of two logs, L2 and L6, recovered from one tree representative of treatment NOAV and the other from treatment WIAV while the main quantitative attributes of the four logs presented and the corresponding rameal sequences are provided in Table 5. Some of these sequences included epicormic knots, a limited number of which were growing out of the trunk. Among the latter, a limited number had emerged after 1988. Epicormic sprouts in turn may produce suppressed buds of secondary origin which may gather to form complex epicormic structures. Epicormic sprouts, and especially thin ones, may be partially shed and be transformed into picots (Fig. 1, Table 5).

Quantitative data files created when interpreting scan images gave access to synthesized variables provided in Table 6, adjusted with mixed models (Table 7) and illustrated in Fig. 6. The logs bore between 32 and 56 rameal sequences, of which between 15 and 25 originated from suppressed buds of primary origin and the others from sequential branches. Log LC bore the most frequent sequences. There was no difference between treatments (Table 7, Fig. 6A). Between one and eight sequences bore at least one epicormic knot and between zero and five bore an epicormic knot resulting from an epicormic shoot emitted after 1988. Logs L2 and LC bore the lowest frequencies of rameal sequences of the two latter types.

Averaged by log and treatment (Table 6), MAXK values ranged between 5.2 and 21.7 mm, MEANK values between 4.8 and 13.4 mm, and SUMK values between 7.8 and 119.7 mm. Treatment effect was significant as well as the median position of the log (HLog) (Table 7). Clearly, the accompanying vegetation resulted in smaller diameters on average. In addition, the smallest values were in logs L2 and LC and the largest in L6 (Fig. 6B).

The frequencies of rameal sequences with epicormic knots (Seq1S) were significantly different according to treatment and log and depended on total frequency of sequences (TotSeq) present in 1989 (Table 7, Fig. 6C, D). The largest differences occurred between 6 m and the CB, for TotSeq between 40 and 60, and the lowest within the crown, where TotSeq was the highest. The latter observation suggests that the numerous epicormics present within the crown are weakly responsive.

Treat	Log	Freq. of seq. from seq. branches	Seq. from primary suppressed buds	Total epic. knot freq.	Seq. with epic. knots	Seq. with epic. knots going outside	Seq. with sprouts emitted and emerged in 1989 or after	Freq. of secondary suppressed buds from epic. knots	Freq. of complex epic.	Epic. knot diameters (in mm) in increasing order
NOAV	Log2	19	28	6	6	5	5	0	1	8 8 10 11 13 13
	Log6	16	33	24	19	11	11	13	3	5 6 6 7 8 8 8 8 9 9 9 10 11 12 13 13 13 14 17 18 21 21 25 26
WIAV	Log2	21	16	2	2	1	0	1	2	8 9
	Log6	11	23	12	12	7	7	2	1	6 6 6 7 7 8 9 9 9 11 15 15

Freq., frequency; seq., sequence; epic., epicormic(s).

Based on frequencies of rameal sequences having led to persisting suppressed buds of primary origin, or to secondary buds or to sprouts after 1988, provided the results shown in Fig. 6E, where the latter were the most frequent in treatment NOAV again.

TABLE 5. Main quantitative attributes of the four logs displayed in Fig. 9

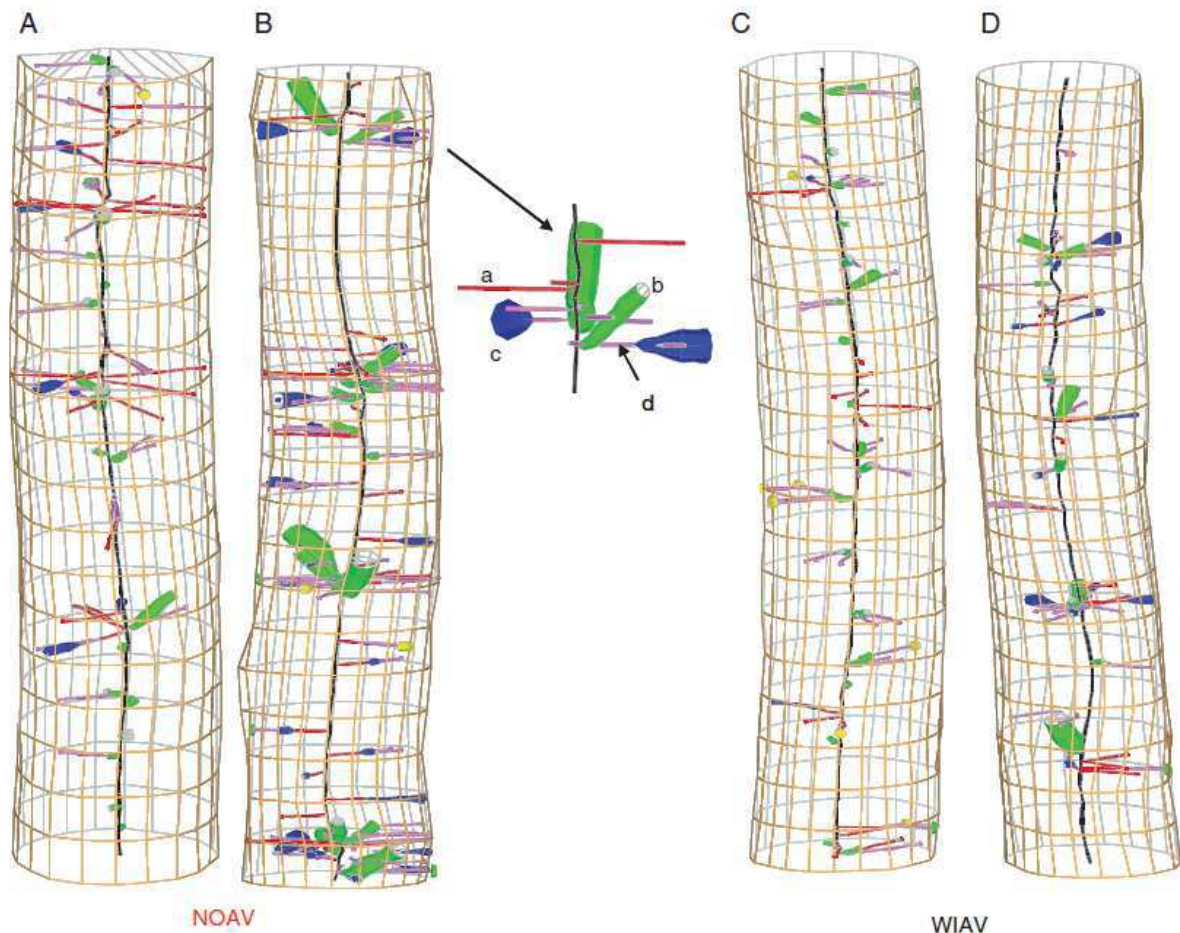


Fig. 5 Three-dimensional representation of logs Log2 and Log6 of a NOAV tree (A and B, respectively) and of a WIIV tree (C and D, respectively). Symbols: trunk pith in black; sequential knots in green; traces of primary buds in red; traces of secondary buds in pink; yellow cylinders on stem surface: picot; green circles on stem surface: complex epicormic structure. Five rameal sequences are shown in detail in the middle of the four logs: three traces of primary buds as in a, two rameal sequences originating from a sequential knot (as in b) and having produced trunk sprouts (as in c) and secondary suppressed buds (as in d).

To explore the relationships between radial growth and sprouting, we analysed AVRW and AVRW89 according to treatment and log, Seq1S as well as MEANK according to AVRW, AVRW89, log and treatment (Table 7, Fig. 7). Neither AVRW nor AVRW89 was significantly different according to treatment, although most values of AVRW89 in the NOAV treatment were larger than those in the WIIV treatment. A slightly significant log effect was highlighted, resulting in larger ring width just below the crown. Ring widths averaged slightly less than 2 mm. Seq1S and MEANK were explained differently by AVRW and AVRW89: AVRW was highly significant while AVRW89 was not. The effect of AVRW resulted in the following trend: the larger the AVRW, the most numerous and thicker the sprouts. Treatment effect was only significant for the relationship between MEANK and AVRW89, with larger MEANK values in the NOAV treatment.

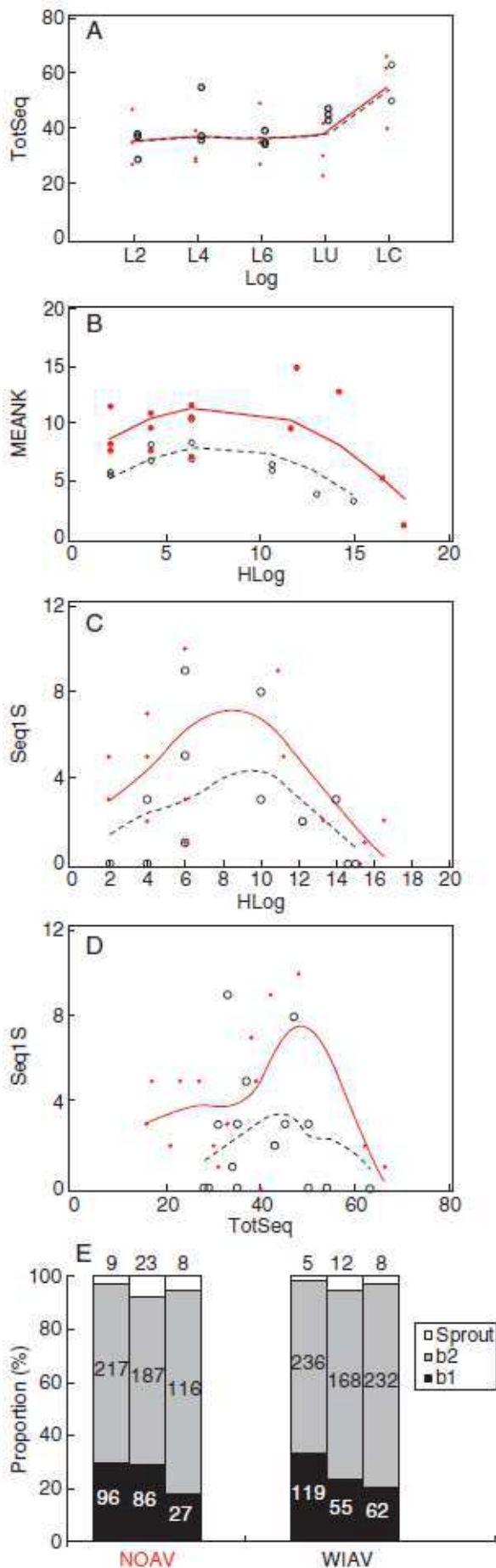


Fig. 6 Internal observations from CT. Symbols: black circles slightly shifted to the right: observations in WIAV; black dashed line: predictions in WIAV. Red dots slightly shifted to the left: observations in NOAV; red solid line: predictions in NOAV. (A) TotSeq according to Log and treatment. (B) MEANK according to Hlog and treatment. (C) Seq1S according to Hlog and treatment. (D) Seq1S according to TotSeq and treatment. Same model as previously. (E) Proportions and frequencies (numbers on or above bars) in 1989 after removal of the accompanying vegetation for each of the three trees sampled in each treatment. b2, suppressed buds of secondary origin; b1, suppressed buds of primary origin.

C.1.5 Discussion

An unexpected result of the present study was that coherent results were obtained from external observations on two sets of 30 trees and by CT observations on only two sets of three trees. That such a small number of scanned trees revealed significant differences suggests either that the methodology is particularly powerful or that the treatment effect is extremely high. Both inferences are plausible. However, based on this encouraging result, an extension of the sampling would be very useful to confirm our results and to test methodological assumptions as well.

The presence of accompanying vegetation influenced sprouting via the reduction of both sprout emission and sprout development. Our results confirmed the few studies in which the beneficial effect on sprouting was analysed in a simpler manner than here, using clear bole length (Strong and Erdmann, 2000), number of stem portions with or without epicormic shoots (Koss and Fricke, 1982), class of epicormic shoot frequency (Courraud, 1987), frequency of all epicormic shoots per stem portions (Henriksen and Sanojca, 1983), or frequency of various classes of epicormic shoots (Spiecker, 1991; Kulbokas and Kuliesis, 2000).

The quantitative results obtained in this study are unfortunately limited and thus cannot be extrapolated easily, not only because they concerned a limited tree sample but also because they concerned an individual case of a forest stand where the accompanying vegetation was extremely abundant (basal area = 7.5 m² ha⁻¹). Indeed, 48% of the trees of the accompanying vegetation were higher than the CB of the

sampled oaks. Consequently, upper logs LU responded to the treatment as well as the lower ones. Additional investigation is now required in different situations of accompanying vegetation.

Treatment	Log	Average freq. of sequences	CV%	Average freq. of sequences from primary bud	Average freq. of sequences with epic. knot	Average freq. of sequences with epic. knot since 1989	Average MAXK	Average MEANK	Average SUMK
WIAV	L2	34.7	14.2	19.7	1	0	7.4	7.1	10.6
	L4	42.7	25.1	23.7	4.7	2	11.8	8.9	45.5
	L6	36	7.3	25	6.7	5	13.7	9.8	59.9
	LU	45	4.4	21.7	4.7	4.3	9.2	6.9	33.5
	LC	54.3	13.8	20	1	1	5.2	4.9	14.8
NOAV	L2	36.3	27.7	21	5.7	4.3	13.7	10.3	57.7
	L4	32	19	15	5.7	4.7	14.6	10.6	66.6
	L6	37	30.1	18.3	8.3	4.7	21.7	10.9	119.7
	LU	31.7	30.3	17	6.7	5.3	19.9	13.4	95.8
	LC	56	25	19.7	1	1	5.2	4.8	7.8

TABLE 6. Main univariate statistics of the internal observations

Treat., treatment; freq., frequency; CV%, coefficient of variation; epic, epicormic.

Relationships	Model	P-values of retained effects
TotSeq = f(Log, treat)	Mixed Poisson	Log: <0.0001
Seq1S = f(HLog, treat)	Mixed Poisson	Treat: 0.021 HLog*TotSeq: 0.0004 HLog ³ *TotSeq: <0.0001
MAXK = f(HLog, treat)	Mixed linear	HLog: <0.0001 HLog ² : <0.0001 HLog*treat: 0.0002
MEANK = f(HLog, treat)	Mixed linear	treat: 0.0007 HLog*: 0.0041 HLog ² : 0.0011
SUMK = f(HLog, treat)	Mixed linear	HLog*: <0.0001 HLog ² : <0.0001 HLog*treat: 0.062
AVRW = f(Log, treat)	Mixed linear	Log: <0.0001
AVRW89 = f(Log, treat)	Mixed linear	Log: <0.0001
Seq1S = f(TotSeq, AVRW)	Mixed Poisson	TotSeq: 0.0123 TotSeq*AVRW: 0.0149
Seq1S = f(TotSeq, AVRW)	Mixed Poisson	NS
MEANK = (treat, AVRW)	Mixed Poisson	AVRW: <0.0001
MEANK = (treat, AVRW89)	Mixed Poisson	Treat: <0.0001

TABLE 7. Significance of retained effects (in terms of P-value) in the relationships tested on internal observations. Treat, treatment; NS, not significant. For definition of the variables see Table 2.

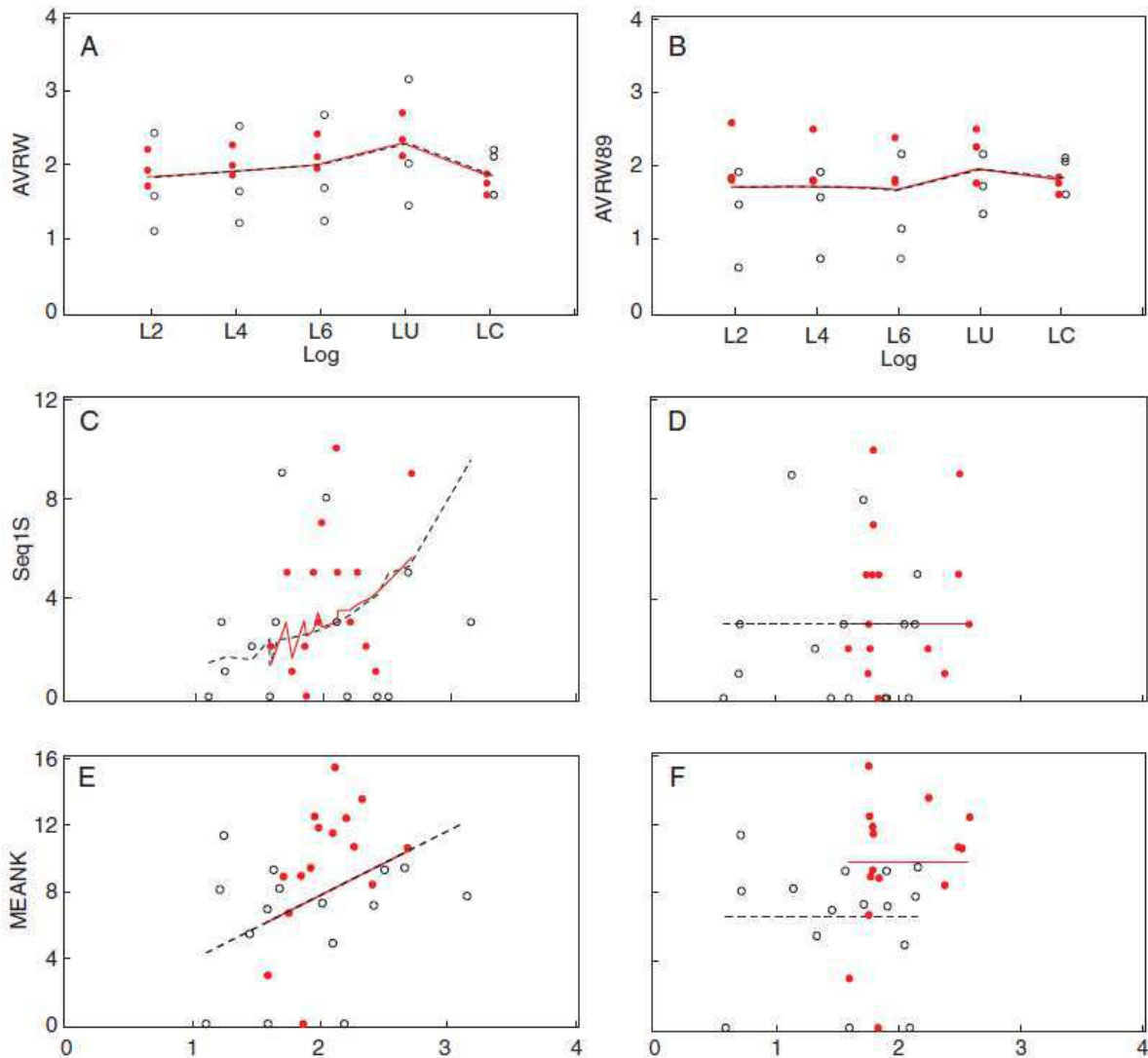


Fig. 7 Trunk sprouting and radial growth. Symbols: black circles slightly shifted to the right: observations in WIAV; black dashed line: predictions in WIAV. Red dots slightly shifted to the left: observations in NOAV; red solid line: predictions in NOAV. (A) AVRW (in mm) according to Log. (B) AVRW89 (in mm) according to Log. (C) Seq1S according to AVRW. (D) Seq1S according to AVRW89. (E) MEANK (in mm) according to AVRW. (F) MEANK (in mm) according to AVRW89.

Trend T1 has been confirmed and quantified. Trees without accompanying vegetation bore more and longer epicormic shoots. This agrees with a positive effect of high water availability and probably to light availability, which unfortunately was not shown. Indeed, at the level of an individual suppressed bud, it has been well demonstrated that water strongly controls bud dormancy (Rinne et al., 1994; Parmentier et al., 1998; de Fayé et al., 2000; Kalcsits et al., 2009). Although water already present within the bud in a bound status may convert into free water, water transport for adjacent tissues is a crucial mechanism allowed by protoxylem differentiation and early functioning thanks to the probable previous canalization of auxin export from the bud (Parmentier et al., 1998; de Fayé et al., 2000; Kalcsits et al., 2009; Sachs, 1968 in Leyser, 2009). In addition, sensitivity to summer water stress was found to be high for lateral buds in the genus *Quercus*, as bud opening was reduced by water stress in *Q. coccifera* and *Q. faginea* in particular (Sanz-Pérez and Castro-Díez, 2010). This point was not observed in the present study.

Cochard et al. (2005) highlighted that for beech at least, increased trunk ring widths may facilitate organogenesis and primary growth of buds, thanks to high xylem conductance and concomitant turgor pressure in the cells of the bud meristem. This mechanism was only suggested in the present study, as AVRW but not AVRW89 was statistically related to sprout

emergence. It was shown, however that, by removing the accompanying vegetation, radial growth has been improved for the dominant trees sampled, but not significantly. In parallel, sprouting has obviously been favoured. In addition the trend towards higher sprouting with higher radial growth contrasts with observations made by Nicolini et al. (2001) on beech that stem portions with missing rings had more sprouts than stem portions without. In our case, radial growth could not be considered as a triggering effect but probably merely as a facilitating effect.

Trend T2 has been confirmed and quantified as well. First, that the frequency and dimensions of epicormic shoots increased with height is a fairly universal observation (Jemison and Schumacher, 1948; Wahlenberg, 1950; Bruner, 1964; Smith, 1965; Ward, 1966; Godman and Books, 1971; Auchmoody, 1972; Trimble and Seegrist, 1973; Henriksen and Sanojca, 1983; Spiecker, 1991; Colin et al., 2010a). This height effect has been attributed to better conditions for sprouting on upper stem portions, due to slightly higher irradiance, thinner bark, suppressed buds being less trapped within bark and better vascular connections (Fink, 1983; Spiecker, 1991; Vesik, 2006). We also propose, in accordance with Barbaroux and Bréda, (2002) and Barbaroux et al. (2003), that the increase of epicormic sprouting according to height paralleled the increase in the storage capacities of reserve carbohydrates. Note that this increasing storage capacity does not necessarily mean an equivalent parallel increase of TNC supplies: on the one hand, respiring living cells of sapwood consume carbohydrates, but on the other hand, carbohydrates in transit from the crown may supply buds more easily in upper stem segments than buds in lower ones. However this structural correlation suggests strongly that sprouting may at least be facilitated by sugar availability, in accordance with the causal effect of carbohydrate concentrations on sprouting firmly stated by Gordon et al. (2006). Moreover, it is now well known that suppressed buds, as photosynthetically inactive sinks, require soluble sugars partly originating from reserve carbohydrates (Catesson, 1964; Cottignies, 1986; Ricaud et al., 1994, 1995; Rinne et al., 1994; Lacoite, 2000; Maurel et al., 2004; Gordon et al., 2006; Morin et al., 2007; Decourteix et al., 2008; Giraud et al., 2010).

Trend T3 has been confirmed and a preliminary quantification of the relationship between sprouting and total frequency of epicormics has been provided. From the epicormic composition recorded externally in 2002 as well as from internal 2008 observations using CT, it was shown clearly that the more epicormics or rameal sequences and consequently the more buds a trunk segment bears, the more epicormic shoots may sprout. Other evidence from our statistical analyses showed that when trying to obtain a statistical model explaining Seq1S (Table 1) from all available independent variables it was impossible to retain AVRW or AVRW89 when incorporating TotSeq, HLog and treatment as well; we found the model with only TotSeq, Hlog and Treat (Table 7). Our results are in agreement with Wignall and Browning (1988) and Gordon et al. (2006) who demonstrated the primordial effect of the buds present, probably only in isolation in these studies. However, our results expand this effect of buds in isolation to an effect of all epicormic types and finally of epicormic ontogeny. In fact, buds are available in isolation first if axillary buds persist as suppressed buds and secondarily if the ontogenic stage reached still offers epicormic structures containing buds. Ontogeny was also illustrated in terms of variation according to height: the higher the trunk segment, the more numerous and responsive are the epicormics it bears. This aspect can be entered into the general ontogenic shift as well, as upper logs have been recognized as bearing younger epicormic compositions (Colin et al., 2010a) with younger, more numerous and responsive types (suppressed buds in isolation or bud clusters).

Although they still need to be fully validated, our preliminary results have far-reaching consequences. Indeed, sprouting may occur not only on trunks but also on crowns (Gordon et al., 2006) and stumps (Sennerby-Forsse and Zuffa, 1995; Del Tredici, 2001) from a large variety of preventitious structures such as suppressed buds originating basically from ordinary or accessory axillary buds (Kauppi et al., 1987; Burrows, 2000; Burrows et al., 2008), epicormic strands or strips (Burrows, 2000, 2002, 2008), detached meristems (Fink, 1984) and lignotubers (Del Tredici, 2001). Epicormic shoots fulfil various biological functions at the individual scale, such as programmed developmental functions (Ishii et al., 2007),

adjustment to different exceptional situations, such as progressive or abrupt changes in resource availabilities, repair or regenerative functions after damage by mammalian herbivores, defoliating insects, wind, fire, and human activities such as pruning, coppicing and pollarding (Utkina and Rubtsov, 1994; Fink, 1999; Bond and Midgley, 2001; Burrows, 2002; Vesk and Westoby, 2003; Moreira et al., 2008; Clarke et al., 2010), and even individual survival functions (Ishii et al., 2007). In turn, these biological functions result in several ecological functions: promotion of diversity especially through seedling recruitment in early gap regeneration (Dietze and Clark, 2008), more general vegetative regeneration favoured in situations where disturbance regimes are frequent and severe in comparison with re-growth rates, lifehistory trade-offs between successive generations and finally evolution, at least in situations with frequent disturbances (Bellingham and Sparrow, 2000; Bond and Midgley, 2003). This supports the necessity of quantifying, as far as possible, not only the bud bank (Wilson and Kelty, 1994; Fontaine et al., 2001; Klimesova and Klimes, 2007) but even the bank of lateral meristems and all types of epicormic structures. We stress that our CT methodology is complementary to the external observation of the epicormic composition and may be a valuable means of collecting information rapidly on trunk, stump and even in main limbs, or for screening the sprouting ability of tree species.

In conclusion, the confirmation and quantification of the two trends T1 and T2 strongly suggest that sessile oak sprouting is controlled by water, carbohydrates and probably irradiance as in several other plants. Epicormic ontogeny as a whole and not just suppressed bud frequency controls trunk sprouting. Irradiance merits further investigation at least to obtain vertical profiles of photosynthetically active radiation for oak, to confirm the hypothesis that higher irradiance conditions promote sprouting and sprout development under its crown base (Spiecker, 1991). We stress that it is essential to quantify epicormic composition when undertaking studies on biological and ecological functions involving epicormics using methodologies such as those used here.

C.1.6 Acknowledgments

We thank René Canta, Sébastien Daviller, Charline Freyburger and François Gérémia, technicians at the INRA, Champenoux, for their work on the wood material, together with Gabriel Meurin for his preliminary statistical work. This study was supported by successive projects contracted with ONF. J.B.M. received a PhD student grant from INRA.

C.1.7 Literature cited

- Aas G. 1993. Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Quercus petraea*: a contribution to the hybrid controversy. *Annals of Forest Science* 50: 107–113.
- Auchmoody L. 1972. Epicormic branching : seasonal change, influence of fertilization, and frequency of occurrence in uncut stands. *US Forest Service Research Paper NE-228*: 1–8.
- Aussenac G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287–301.
- Barbaroux C, Bréda N. 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* 22: 1201–1210.
- Barbaroux C, Bréda N, Dufrene E. 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 157: 605–615.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375–407.
- Morisset, Mothe, Bock, Bréda, Colin (2012). Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormics sprouting by water and carbohydrates. *Annals of Botany* 109-2 (365-377)

- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409–416.
- Bond WJ, Midgley J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45–51.
- Bond WJ, Midgley J. 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Science* 164: 103–114.
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A. 1993a. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1136–1143.
- Bréda N, Granier A, Dreyer E, Cochard H. 1993b. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science* 50: 571–582.
- Bréda N, Granier A, Aussenac G. 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15: 295–306.
- Bruner MH. 1964. Epicormic sprouting on released Yellow-Poplar. *Journal of Forestry* 62: 754–755.
- Bugnon F. 1980. Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène. *Actualité Botanique* 127: 5–14.
- Burrows GE. 2000. An anatomical study of epicormic bud strand structure in *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 48: 233–245.
- Burrows GE. 2002. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) – implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* 153: 111–131.
- Burrows GE. 2008. *Syncarpia* and *Tristaniopsis* (Myrtaceae) possess specialised fire-resistant epicormic structures. *Australian Journal of Botany* 56: 254–264.
- Burrows GE, Hornby SK, Waters DA, Bellairs SM, Prior LD, Bowman DMJS. 2008. Leaf axil anatomy and bud reserves in 21 Myrtaceae species from Northern Austria. *International Journal of Plant Science* 169: 1174–1186.
- Catesson AM. 1964. Modifications cytochimiques saisonnières des points végétatifs dans les bourgeons de l'*Acer pseudoplatanus* L. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences, Paris* 258: 5709–5712.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ. 2010. Resprouting as a key functional trait in woody plants – challenges to developing new organizing principles. *New Phytologist* 188: 651–654.
- 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 Physiology* 25: 1545–1552.
- Colin F, Robert N, Druelle JL, Fontaine F. 2008. Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Annals of Forest Science* 65: 508–517.
- Colin F, Mecherghi R, Dhoûte JF, Fontaine F. 2010a. Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Annals of Forest Science* 67: 813–822.
- Colin F, Mothe F, Freyburger C, Morisset JB, Leban JM, Fontaine F. 2010b. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases preliminary results and perspectives. *Trees: Structure and Function* 24: 953–967.

- Cottignies A. 1986. The hydrolysis of starch as related to the interruption of dormancy in the ash bud. *Journal of Plant Physiology* 123: 381–388. Courraud R. 1987. Les gourmands sur les chênes rouvres et pédonculés. *Forêt-Entreprise* 45: 20–33.
- Del Tredici P. 2001. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *The Botanical Review* 67: 121–140.
- Decourteix M, Alves G, Bonhomme M, et al. 2008. Sucrose (JrSUT1) and hexose (JrHT1 and JrHT2) transporters in walnut xylem parenchyma cells: their potential role in early events of growth resumption. *Tree Physiology* 28: 215–224.
- Dietze MC, Clark JS. 2008. Changing the gap dynamics paradigm: vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs* 78: 331–347.
- Dreyer E, Granier A, Bréda N, Cochard H, Epron D, Aussenac G. 1992. Oak trees under drought constraints: ecophysiological aspects. International Congress: Recent Advances in Studies on Oak Decline. Selva di Fasano (Brindisi), Italy, 13–18 September, 293–321.
- Dupouey JL, Badeau V. 1993. Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L, *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Willd) in Northeastern France: preliminary results. *Annals of Forest Science* 50: 35–40.
- de Fay E, Vacher V, Humbert F. 2000. Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* L. (Karst.) until bud-burst: a biological, histological and NMR study. *Annals of Botany* 86: 1097–1107.
- Fink S. 1983. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *American Journal of Botany* 70: 532–542.
- Fink S. 1984. Some cases of delayed or induced development of axillary buds from persisting detached meristems in conifers. *American Journal of Botany* 71: 44–51.
- Fink S. 1999. Pathological and regenerative plant anatomy. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin: Borntraeger.
- Fontaine F. 1999. Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile (*Quercus petraea*): établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique. Thèse de doctorat. Université de Reims Champagne-Ardenne, Volume I, & Volume II.
- Fontaine F, Colin F, Jarret P, Druelle JL. 2001. Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees: first results. *Annals of Forest Science* 58: 583–592.
- Giraud T, Abidi F, Sigogne M, et al. 2010. Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp. *Plant, Cell and Environment* 33: 1339–1350.
- Godman R, Books D. 1971. Influence of stand density on stem quality in pole-size Northern Hardwoods. USDA Forest Service Research paper NC54.
- Gordon D, Rosati A, Damiano C, Dejong TM. 2006. Seasonal effects of light exposure, temperature, trunk growth and plant carbohydrate status on the initiation and growth of epicormic shoots in *Prunus persica*. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 81: 421–428.
- Henriksen HA, Sanojca K. 1983. Influence of an understorey of beech on the development of epicormic branches of *Quercus robur*. *Forstlige Forsogsvaesen i Danmark* 39: 94–119.
- Heuret P, Guédon Y, Guérard N, Barthélémy D. 2003. Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* 91: 479–492.

Ishii HT, Ford ED, Kennedy MC. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* 27: 455–462.

Jemison GM, Schumacher FX. 1948. Epicormic branching in old-growth Appalachian hardwoods. *Journal of Forestry* 46: 252–255.

Kalcsits L, Kendall E, Silim S, Tanino K. 2009. Magnetic resonance microimaging indicates water diffusion correlates with dormancy induction in cultured hybrid poplar. *Tree Physiology* 29: 1269–1277.

Kauppi A, Rinne P, Ferm A. 1987. Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora* 179: 55–83.

Klimesova J, Klimes L. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 115–129.

Koss H, Fricke O. 1982. Die Entwicklung von Linden als Unterbau in Stieleichenbeständen [Development of *Tilia cordata* understorey in oak stands.] *Forstarchiv* 53: 60–66.

Kulbokas G, Kuliesis A. 2000. Survival and development of epicormic shoots in oak stands of various structures. *Miskininkyste* 47: 5–17.

Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basis processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* 57: 521–533.

Leyser O. 2009. The control of shoot branching: an example of plant information processing. *Plant, Cell and Environment* 32: 694–703.

Mauget J. 1984. Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. « Franquette »). Conséquences sur la morphogénèse de l'arbre. *Agronomie* 4: 507–515.

Maurel K, Leite GB, Bonhomme M, et al. 2004. Trophic control of bud break in peach (*Prunus persica*) trees: a possible role of hexose. *Tree Physiology* 24: 579–588.

Moreira F, Catry F, Duarte I, Acacio V, Silva JS. 2008. A conceptual model of sprouting responses in relation to fire damage: an example with cork oak (*Quercus suber* L.) trees in Southern Portugal. *Plant Ecology* 201: 77–85.

Morin X, Améglio T, Ahas R, et al. 2007. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology* 27: 817–825.

Nicolini E, Chanson B, Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87: 737–750.

Parmentier CM, Rowland LJ, Line MJ. 1998. Water status in relation to maintenance and release from dormancy in blueberry flower buds. *Journal of American Society for Horticultural Science* 123: 762–769.

Ricaud S, Alaoui Sossé B, Dizengremel P, Barnola P. 1994. Carbohydrate status and invertase activities in relation to survival and weak dormancy of the latent buds in *Platanus acerifolia* Willd. *Plant Physiology and Biochemistry* 32: 277–283.

Ricaud S, Alaoui Sossé B, Crabbe J, Barnola P. 1995. Dormancy and growth of buds from the hybrid plane tree *Platanus acerifolia* in an urban environment. *Canadian Journal of Botany* 73: 130–140.

Rinne P, Tuominen H, Junttila O. 1994. Seasonal changes in bud dormancy in relation to bud morphology, water and starch content, and abscisic acid concentration in adult trees of *Betula pubescens*. *Tree Physiology* 14: 549–561.

- Sanz-Pérez V, Castro-Diez P. 2010. Summer water stress and shade alter bud size and budburst date in three Mediterranean *Quercus* species. *Trees. Structure and Function* 24: 89–97.
- Sennerby-Forsse L, Zsuffa L. 1995. Bud structure and resprouting in coppiced stools of *Salix viminalis* L., *S. eriocephala* Michx., and *S. amygdaloides* Anders. *Trees. Structure and Function* 9: 224–234.
- Smith HC. 1965. Effects of clear cut openings on quality of hardwood border trees. *Journal of Forestry* 63: 933–937.
- Spiecker H. 1991. Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astereinigung von Trauben und Stieleichen (*Quercus petraea* L. und *Quercus robur* L.). *Schriftenreihe des Landesforstverwaltung Bd 150*: 72.
- Strong TF, Erdmann GG. 2000. Effects of residual stand density on growth and volume production in even-aged red maple stands. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 372–378.
- Trimble GR, Seegrift D. 1973. Epicormic branching on hardwood trees bordering forest openings. USDA Forest Service Research paper NE-261. Utkina IA, Rubtsov VV. 1994. Refoliation of common oak after damage by insects. *Lesovedenie* 3: 23–31.
- Vesk PA. 2006. Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology* 94: 1027–1034.
- Vesk PA, Westoby M. 2003. Drought damage and recovery – a conceptual model. *New Phytologist* 160: 1–19.
- Wahlenberg WG. 1950. Epicormic branching of young yellow-poplar. *Journal of Forestry* 48: 417–419.
- Ward WW. 1966. Epicormic branching of black and white oaks. *Forest Science* 12: 290–296.
- Wignall TA, Browning G. 1988. The effects of stand thinning and artificial shading on epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forestry* 61: 45–59.
- Wignall TA, Browning G, Mackenzie K. 1987. The physiology of epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Responses to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry* 60: 45–56.
- Wilson BF, Kelty MJ. 1994. Shoot growth from the bud bank in black oak. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 149–154.

C.1.8 Conclusions sur l'impact de la végétation d'accompagnement.

Cette étude a permis de montrer que la végétation d'accompagnement joue un rôle dans les émissions et le développement des gourmands. En effet, suite à la suppression de la végétation d'accompagnement, les chênes ont émis plus de gourmands proportionnellement à leur potentiel épïcormique, et ces gourmands ont un diamètre plus important. Le maintien d'un sous-étage favorise donc la production de bois d'œuvre de qualité, il faut cependant bien choisir le sous-étage et le gérer pour qu'il joue son rôle de gainage des troncs du peuplement principal sans inhiber la croissance de ce dernier par une trop forte compétition.

Notre association avec le laboratoire d'écophysiologie forestière (EEF¹¹) pour cette étude nous a également permis d'élaborer des hypothèses fortes concernant le rôle de l'approvisionnement en eau et des glucides dans les différentes parties de l'arbre sur les émissions de gourmands.

Cependant, le potentiel épïcormique de l'arbre semble déterminer en grande partie sa capacité à développer des gourmands, davantage même que les perturbations environnementales infligées au peuplement.

Nous pouvons alors nous demander quel est l'impact de la mise en place d'un gourmand sur le potentiel épïcormique de l'arbre quelques années plus tard. Les émissions de gourmands passées permettent-elles à un arbre « d'épuiser » son potentiel épïcormique et ainsi de rendre impossibles de nouvelles émissions ? Ou au contraire, les émissions de gourmands passées permettent-elles la mise en place d'un nouveau stock de bourgeons épïcormiques et/ou d'autres types de formations épïcormiques ? D'une façon plus générale, quel est l'impact des explosions de gourmands passées sur le cortège épïcormique actuel ?

C.2 L'effet des explosions de gourmands passées

L'effet des explosions de gourmands a fait l'objet d'une publication dans la revue « *Annals of Forest Science* » (Morisset *et al.*, 2012b) qui constitue cette sous-partie des résultats. Nous y avons cependant ajouté en préambule le résumé de l'article, en français et un peu enrichi.

C.2.1 Résumé

Contexte : Alors que les études passées sur les épïcormiques du chêne se sont concentrées sur l'effet des éclaircies sur les émissions de gourmands, les conséquences de ces émissions sur l'ontogénèse épïcormique et sur la qualité future du bois d'œuvre ont rarement été étudiées. Ainsi, on peut se demander si les émissions de gourmands permettent d'épuiser le potentiel épïcormique de l'arbre, ou au contraire l'alimentent en permettant la mise en place de nouvelles formations épïcormiques.

Objectifs : Cet article a pour objectif de quantifier la relation entre les émissions de gourmands passées et le cortège épïcormique actuel.

Méthodologie : Trois dispositifs expérimentaux présentant diverses modalités d'éclaircie en chêne sessile ou pédonculé ont été étudiés. Les gourmands ont régulièrement été repérés sur les premiers mètres du tronc des arbres et le cortège épïcormique a été

¹¹ EEF : Ecologie et Ecophysiologie Forestière, UMR 1137 INRA/UHP

récemment relevé sur ces mêmes arbres. Après abattage de quelques arbres échantillons, des billons ont été scannés en utilisant la tomographie RX.

Résultats : Le nombre de gourmands mis en place dans le passé est principalement et positivement relié au nombre actuel d'amas et de broussins. Cela s'explique d'abord par la production de bourgeons par les gourmands pour certains arbres seulement. En effet l'orientation et le positionnement des bourgeons secondaires mis en place par les gourmands sont fortement susceptibles de donner des amas pouvant évoluer en broussins. Cela a été mis en évidence par la tomographie RX. Cela s'explique surtout par la forte corrélation entre les gourmands, amas et broussins actuels, et le potentiel épïcormique de l'arbre, c'est-à-dire la capacité qu'il a à mettre en place et à maintenir des bourgeons épïcormiques, c'est ce que nous nommons « l'effet arbre ».

Conclusion : L'effet arbre important sur les deux essences de chênes suggère que la sylviculture du chêne peut être optimisée par une sélection précoce des arbres d'avenir avec peu d'épïcormiques et/ou éventuellement une première éclaircie forte aidant au repérage des individus restants, enclins au développement d'épïcormiques multiples.

Does past emergence of epicormic shoots control current composition of epicormic types?

Jean-Baptiste Morisset & Frédéric Mothe &
Bruno Chopard & Didier François & Florence Fontaine &
Francis Colin

Handling Editor: Barry Alan Gardiner

Contribution of the co-authors Francis Colin, Didier François: field measurements. Jean-Baptiste Morisset, Frédéric Mothe: interpretation of scan images. Jean-Baptiste Morisset, Francis Colin: running the data analysis. Jean-Baptiste Morisset, Francis Colin, Frédéric Mothe: writing the paper. Francis Colin, Bruno Chopard: supervision of the work and coordinating the project.

J.-B. Morisset, F. Mothe, F. Colin
LERFoB (Forest and Wood Resource) UMR 1092 INRA/
AgroParisTech-ENGREF, Centre INRA de Nancy,
54280 Champenoux, France

B. Chopard
ONF Département R&D 10,
Rue Pasteur,
51470 Saint Memmie, France

D. François
ONF-Département R&D,
21 Rue du Muguet,
39100 Dole, France

F. Fontaine
UFR Sciences, Laboratoire SDRP, Université de Reims
Champagne-Ardenne,
Moulin de la Housse, B.P. 1039, 51 687 Reims Cedex 2, France

Received: 14 July 2011 / Accepted: 2 October 2011 / Published online: 10 November 2011

C.2.2 Abstract

Context While past studies on epicormics in oak (*Quercus sp.*) have focused on the effect of thinning on epicormic shoots emergence, the consequences of this emergence on the epicormic ontogeny and future wood quality have rarely been asked. Aims This paper aims to quantifying the relationship between past emergence and current composition of epicormics.

Methods Three thinning experiments with *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. or *Quercus robur* L. were investigated. Epicormic shoots were regularly tallied and epicormic composition recorded recently. Some logs were scanned using X-ray computed tomography (CT).

Results Past tallies on both species were mainly and positively related to the current frequency of bud clusters and burls. This was due to the production of buds by epicormic shoots for only certain trees, as evidenced by CT, and mainly to correlated numbers of current epicormic shoots, bud clusters and burls, all originating from a past common set of buds and bud clusters.

Conclusion The important tree effect on both species suggests that oak silviculture can be optimized by the early selection of crop trees with few epicormics and/or eventually a first and heavy thinning that helps in spotting remaining individuals being prone to the development of multiple epicormics.

Keywords: Sprouts, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, Secondary buds, Bud clusters

C.2.3 Introduction

The term epicormic refers to branching where a suppressed bud gives birth to a branch with a pith not directly connected to the pith of the bearing axis but indirectly through the trace of the suppressed bud. In addition to branches, bud clusters, burls and picots may also originate from suppressed buds (Colin et al. 2010a). All of these are named epicormic structures, including suppressed buds, epicormic being in this case an adjective. By extension, the noun epicormic designates any epicormic structure. Ontogeny of epicormic shoots and other types of epicormics on sessile oak trunks has been an important topic during the past decade (Fontaine et al. 1998, 1999, 2001, 2004; Colin et al. 2010a; Morisset et al. 2011). This recent impetus was motivated by the essential practical and economical need to improve the cultivation of oak and produce larger proportions of high-quality timber than in the past, in addition to a general market situation of decreasing wood prices (Jarret 2004; Sardin 2008). Crown recession, driven by the progressive shedding of sequential branches, has been modelled in several studies, enabling the prediction of the length of the trunk and its sequential knotty core (Spiecker 1991; Hasenauer and Monserud 1996; Nutto 1999; Dhôte et al. 2000). Once formed, oak trunks respond to silvicultural operations by eventually producing epicormic shoots. This production depends decisively on the suppressed buds present either in isolation or in different epicormic types: bud clusters, epicormic shoots, picots and burls (Colin et al. 2010a, c). Indeed, while isolated buds are the most frequent epicormic types present on recently elongated annual shoots and are quantified by the epicormic potential (Fontaine et al. 2001; Colin et al. 2010b), later they become a minority and are replaced by the other epicormic types which are better quantified by the epicormic composition (Colin et al. 2010a). Most studies on epicormics have focused on emergence of epicormic shoots on trunks (Spiecker 1991; Colin et al. 2008), as epicormic shoots were thought to induce the most serious epicormic defects in the trunk wood, namely the epicormic knots. We have examined epicormic ontogeny ourselves as a prerequisite for studying epicormic shoot emergence resulting from thinning (Colin et al. 2010a) or the removal of accompanying vegetation (Morisset et al. 2011). However, the consequences of

epicormic shoot emergence itself on epicormic production and epicormic ontogeny have never been considered precisely; it has been rather under-estimated and even ignored. Nevertheless, it has been known for decades (Hahne 1926; Fontaine 1999), that every epicormic shoot, like any foliated shoot, bears axillary buds (Bell 1991; Barthélémy and Caraglio 1997) of which a certain proportion becomes suppressed, especially those at its base. The risk thus exists that epicormics develop from these suppressed buds of secondary origin (Fontaine 1999). Consequently, we assume that emergence of epicormic shoots may promote new epicormics from secondary suppressed buds which adjusts the epicormic ontogeny. Epicormics originating from epicormic shoots could persist after shedding of the shoots and knot engulfment.

This paper aims firstly to test the following hypotheses:

- Hypothesis 1: emergence of epicormic shoots on the trunk gives rise to the production of secondary buds in a similar way to sequential branching; these buds may in turn develop into various epicormics.
- Hypothesis 2: trees on which epicormic shoots have emerged the most in the past, are those which currently bear the most numerous epicormics.

Secondly, this paper aims to complete oak epicormic ontogeny (Fontaine et al. 1998, 1999, 2001, 2004; Colin et al. 2010a, c) by including the eventual emergence of new epicormics as a consequence of past emergence of epicormic shoots.

To test the different assumptions, we took advantage of the opportunity that epicormic shoots were regularly tallied by the French Forest Service (ONF) in some of its silvicultural experiments. It must be made clear that what is basically analysed in this paper is not the thinning effect on the emergence of epicormic shoots but rather the effect of the emergence of epicormic shoots on the subsequent epicormic composition.

C.2.4 Material and methods

The three ONF stands selected for the present study belong to two state forests in Larivour (LA) and Longchamp (LO) and one private forest in Grand Orient (GO) (Table 1). These three experimental stands were sampled because of the equivalent treatments that had been applied and their very good site indices. The oak species are sessile oak in GO and LO and pedunculate oak in LA. The LO and GO experiments are located respectively on the Eastern and Western sides of the lake of “Forêt d’Orient”. The water level of the lake is at its highest between April and the end of June and the lowest in November and December (DREAL Champagne-Ardenne 2010). This water regime provides a good water supply and large annual fluctuations of the water table. The LO experiment is located on a drier site.

Experiment (oak species)	Grand Orient	Larivour	Longchamp
Oak species	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus petraea</i>
Geographic coordinates	751567, 2368199	745643, 2373733	824589, 2255911
Ownership	Private	State	State
Regeneration (main acorn mast year)	Natural (1966)	Natural (1960)	Natural (1949 and 1960)
Compartments	37	3	55
Elevation (m)	110	110	200
Soil	60-cm-deep leached brown soil on sandy clay	35-cm-deep leached soil with iron spots due to fluctuating water on Brienne clay	>60-cm-deep silty brown soil weakly leached with water table at depth 50 cm
Climate	R = 650; T = 10	R = 650; T = 10	R = 800 = T; 9
Treatments, abbreviation (no. of crop trees)	Control, GOCO (18) N91, GO91 (18) ^a N70, GO70 (18) N49, GO49 (18)	Control, LACO (17) N91, LA91 (18) N70, LA70 (17) N49, LA49 (18)	Control, LOCO (14) N98, LO98 (15) N70, LO70 (14) N42, LO42 (14)
Installation in winter	1988/1989	1988/1989	1987/1988
Age at installation (years)	23	29	27 and 38
Thinning in winters	1988/1989, 1992/1993, 1996/1997, 2001/2002, 2006/2007	1988/1989, 1992/1993, 1996/1997, 2001/2002, 2006/2007 or 2007/08 (last thinning made during 2 winters)	1987/1988, 1992/1993, 1997/1998, 2002/2003, 2007/2008
in italic are mentioned the common campaigns	<i>1992, 1994, 1996, 1997, 2001, 2002, 2004, 2006</i>	<i>1992, 1994, 1996, 1997, 2001, 2002, 2004, 2006</i>	<i>1992, 1994, 1996, 1997, 1998, 2002, 2003, 2005, 2007</i>
Epicormic composition measured in	July 2007	July 2007	July 2008

Table 1 Main features of the forests, treatments and trees sampled in the present study.

Geographic coordinates are Lambert II coordinates R annual rainfall in mm, T average annual temperature (°C). N70 for instance, means 70 crop trees expected at commercial maturity (according to Pardé 1978).

^a The epicormic composition was not described in this treatment in 2007.

Four treatments were applied to each stand (Table 1): the control treatment abbreviated by CO (without any thinning) and three treatments with different thinning intensities quantified by the number of expected crop trees per hectare: 42, 49, 70, 91 or 98 trees/ha. Treatments were designated by forest abbreviation (GO, LA or LO) and treatment (e.g. LA49).

Epicormic shoots were tallied regularly between 1992 and 2008 at different dates before or after thinning (Table 1), according to a specific ONF protocol consisted of counting from the soil level short (<75 cm) and long (≥75 cm) living epicormic shoots in 2-m-long trunk segments up to 4 m. When several shoots belonged to the same burl, they were counted separately. Figure 1 displays the successive tallies made in the three experiments, all treatments included. It is obvious that the 2002–2003 campaigns gave the lowest values; the LO tallies had the smallest values; and the LA tallies had the largest values.

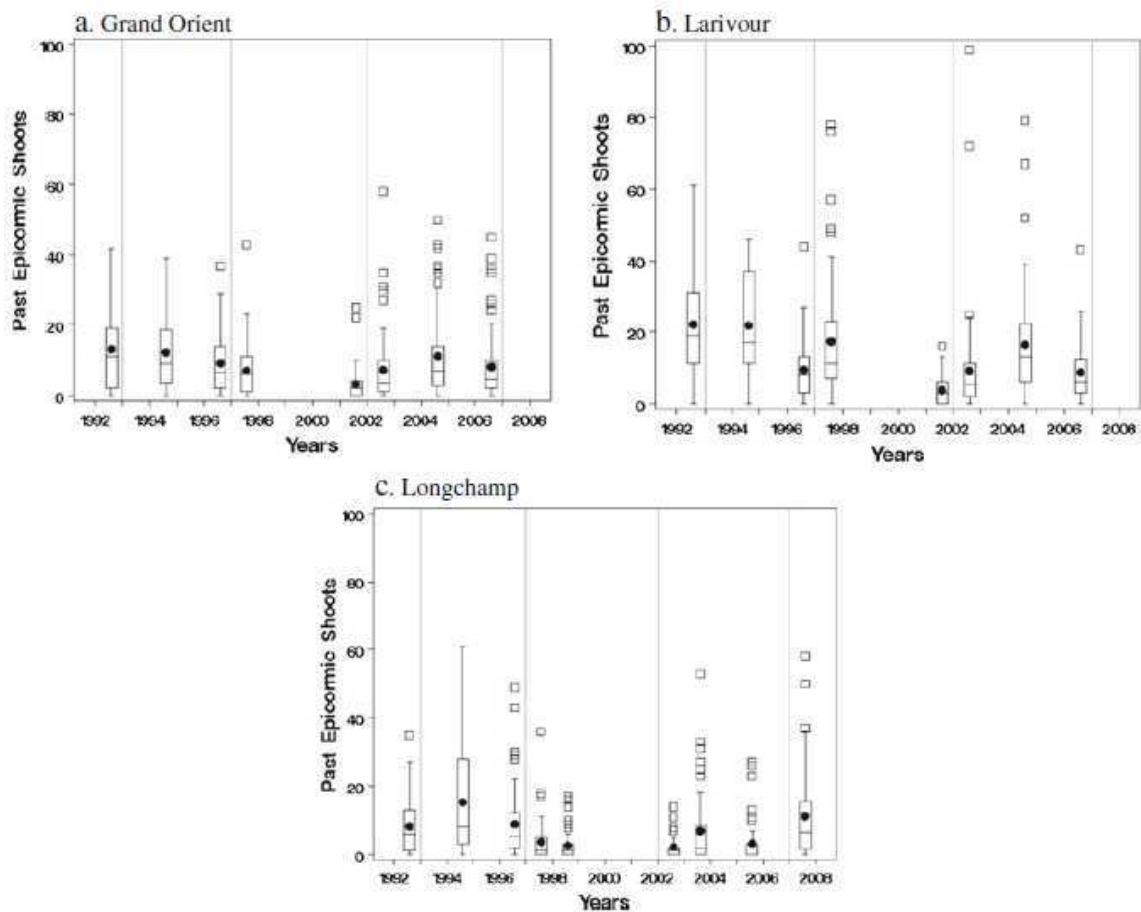


Fig.1 Boxplot of past epicormic shoot emergence per tree and measurement campaign in Grand Orient (a), Larivour (b) and Longchamp (c) experiments

These tallies were not used directly but were synthesized into several variables. We retained the variable $S4m$ which was the total frequency of epicormic shoots recorded at the two trunk segments 0–2 and 2–4 m during the eight to nine campaigns, and averaged by dividing by the relevant number of campaigns. Figure 2 shows the $S4m$ distribution according to treatments. Treatments were compared with a Poisson model which is a generalized linear model relevant for adjusting counting data and with the contrast methodology (McCullagh and Nelder 1989). Treatments GO49, LA49, LACO, LO42, LO70, LO98 and LOCO appeared not different. Treatments GO70, LA70 and LA91 had significantly larger $S4m$ values but were not different to each other. It must be remembered that treatments LA70 and LA91 were applied on the oak species *Quercus robur*. Treatments GO91 and GOCO had significantly smaller $S4m$ values but were not different to each other. Control treatments had amongst the smallest $S4m$ values. In the LA experiment (with *Q. robur*) with the exception of the control treatment LACO, we observed that the more severe the thinning, the weaker the emergence of epicormic shoots: LA49 < LA70 < LA91. In the GO experiment, the same trend occurred for only two treatments: GO49 < GO70. This trend was not discernible in the LO experiment. The effect of the treatments on the emergence of epicormic shoots will not be analysed any further since this analysis is not the objective of this paper. But the past emergence of epicormic shoots as presented above represents the effect that we aim to test on the current epicormic composition.

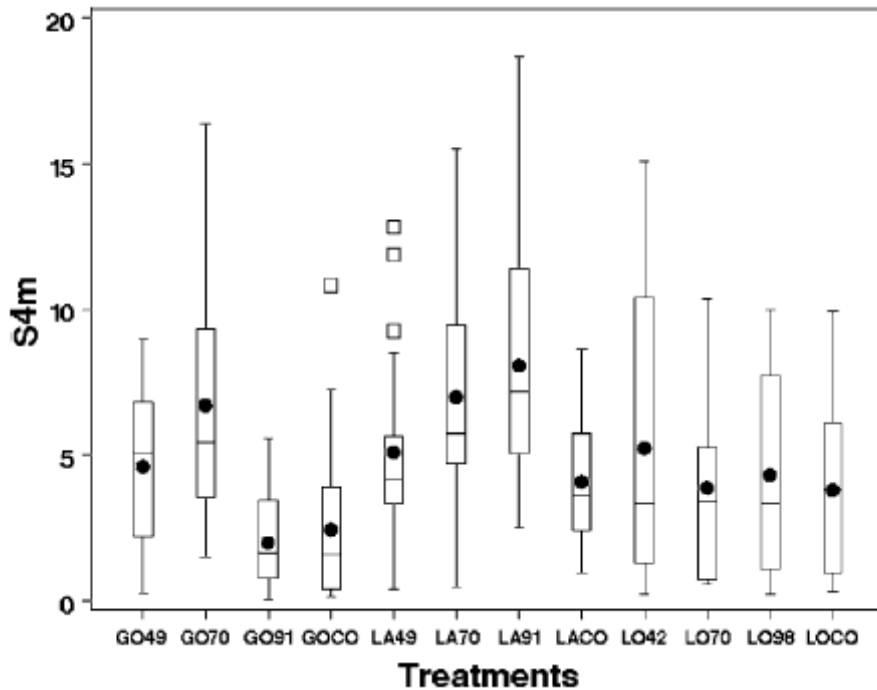


Fig. 2 Box plot of past epicormic shoot emergence averaged per treatment by summing the measurements of all campaigns and dividing the sum by the number of campaigns; eight or nine

In 2007 or 2008, the crop trees were described in all treatments (except GO91, see Table 1). The main characteristics of the measured crop trees are summarized in Table 2. We quantified the epicormic composition from 0 to 4 m after Colin et al. (2010a) by counting the following five epicormic types: buds, bud clusters, epicormic shoots (alive or dead), picots and burls (see Fig. 3). Numbers of the five classes from 0 to 4 m were summed to form the total from 0 to 4 m (*Total*) and the total per metre when divided by 4 (*Total/m*). The numbers corresponding to the five types were complemented by the numbers of three epicormic classes. Buds and bud clusters which had only bud traces without any impairing effect on the wood quality were pooled to compose the “suppressed epicormics” class; their number was the variable *Suppressed*. All the other epicormics, which were the most detrimental to the wood quality were classified as “developed epicormics”; their number was the variable *Developed*. An additional class was made: “Bud clusters and burls” pooling both of these epicormic classes together. Their number was the variable *Bud clusters+burls*.

Experiment	Treatment	HBC (m)		Girth (cm)		H (m)	
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Grand Orient	GOCO	10.4	1.4	67.4	7.1	19.5	0.9
	GO70	8.7	1.75	80.5	8.1	19.2	1.0
	GO49	8.4	1.3	86.8	9.0	20.0	1.0
Larivour	LACO	11.8	1.4	74.7	8.3	21.1	0.9
	LA91	9.5	1.0	79.4	5.3	20.1	1.2
	LA70	10.2	1.2	84.4	8.9	21.3	0.7
	LA49	8.6	0.8	95.1	8.3	20.3	0.9
Longchamp	LOCO	13.4	1.8	72.7	11.3	22.8	1.3
	LO98	11.7	1.3	84.8	25.9	22.1	0.9
	LO70	11.3	0.9	94.3	8.3	22.3	1.0
	LO42	9.4	1.2	101.2	13.1	22.2	1.2

Table 2 Usual tree measurements of the crop trees at the end of 2006 (in Grand Orient and Larivour) or 2007 (in Longchamp) with height to the lowest living branch (HBC) and standard deviation (SD)



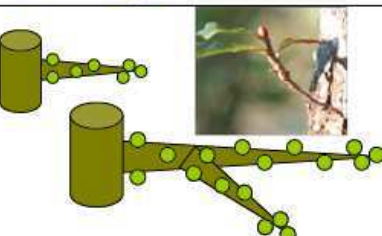
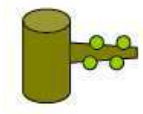
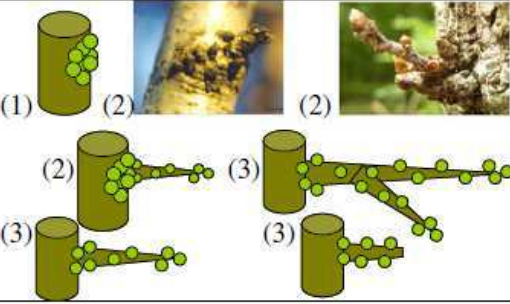

Type	Definition	Drawings and photos	Class
Isolated bud	Suppressed bud		Suppressed epicormics
Bud cluster	Two to 5 buds gathered with less than 3mm of distance between closest ones		
Epicormic shoot	Living shoot with leaves or not issuing from a suppressed bud without bud at its insertion		Developed epicormics
Picot	Short axis with superimposed buds and originating from a thin shoot which has lost its proximal end		
Burl	(1) cluster of more than 5 suppressed buds, (2) with eventual short epicormic shoots or picots or even remnants of branch or (3) epic. shoot or picot with buds at its insertion		
Epicormic shoots according to the ONF protocol	Foliated green epicormic shoot with no particular information on eventual buds at insertion (some leaves only are drawn)		

Fig. 3 Epicormic classes distinguished in 2007 and 2008 in the INRA protocol and sprout classes distinguished in the ONF protocol (*last row*). Buds are represented in *light green*

C.2.4.1 X-ray computed tomography

A four-slice medical X-ray scanner (BrightSpeed Excel by GE Healthcare) provided images with grey levels related to X-ray attenuation of trunk logs, depending both on internal dry density and moisture content. Based on botanical standards (Barthélémy and Caraglio 1997), a homemade plug-in “gourmand” was added to the free ImageJ software (Rasband 1997–2009) and allows to manually describe and quantify the network of traces of buds and shoots (Colin et al. 2010c). Various files of quantitative data were created. A 3D viewer of the scanned log interior named Bil3D displays the following traces: vertical stem pith; oblique knots of sequential branches directly attached to the pith; transversal-horizontal traces of suppressed buds that are persistent axillary buds also directly attached to the pith; transversal-horizontal traces of suppressed buds of secondary origin, originating from the base of either a suppressed bud of primary origin, a sequential branch or an epicormic shoot; and transversal-horizontal knots laid down by epicormic shoots. Complex epicormic structures such as picots and clusters of suppressed buds were identified on the stem

surface. A series of traces, all originating either from a sequential branch or from a primary suppressed bud, was referred to a rameal sequence. Quantitative variables are provided in Table 2.

Only trees from the LO experiment were available for scanning. These trees did not belong to the crop tree class (with three exceptions) but to the class of other dominant trees in which trees were regularly selected to be felled during successive thinnings. The nine trees belonging to the three non-control treatments had various levels of external quality as detailed in Table 3. This external quality was estimated approximately using a rapid count of visible “developed” epicormics. For every tree, five 1-m-long logs were then recovered, of which only two were considered to be closely related to our 4-m-long lower log: L2 between 1.5 and 2.5 m and L4 between 3.5 and 4.5 m.

Treatment	Tree no.	Girth ₂₀₀₇ (cm)	H ₂₀₀₇ (m)	Quality
N98	09	73	21.5	Low
	15	99	21.3	Medium
	16	76.2	22.8	High
N70	18	96	21.5	High
	28	86.4	21.4	Medium
	42	105.4	23.0	Low
N42	19	97.2	20.9	High
	43	90.5	19.8	Low
	55	87.8	22.8	Medium

Table 3 Main attributes of Longchamp trees sampled for scanning

The files of quantitative data made it possible to provide general features of the epicormic ontogeny within the 18 L2 and L4 logs and particularly the relationships between the number of epicormics present at 2 cm around the trunk pith (*epic_pith*), which means a few years after the bearing annual shoots have elongated, and the epicormics present at the trunk surface (*epic_bark*). Epicormics counted at the pith were buds only (of primary or secondary origin) while epicormics counted at the bark were epicormic shoots and suppressed buds, either in isolation, in bud clusters or burls. No picots were detected.

C.2.4.2 Statistical analysis

Statistical analysis was performed with SAS software version 9.2. Frequencies of epicormic classes were adjusted on S4m with a linear model using the procedures PROC GLM. We did that for epicormic classes or types for which the numbers of epicormics were more than 30. If the numbers would have been less than 30, Poisson models would have been more relevant (McCullagh and Nelder 1989). Independent variables and factors tested were: S4m, S4m² (=S4m*S4m), experiment, S4m*experiment and S4m²*experiment, with S4m*experiment for instance being the interaction between S4m and experiment. Nonsignificant effects were removed with a manual backward procedure.

The relationship between *epic_pith* and *epic_bark* was fitted with a linear mixed model accounting for the dependence of the observations made on the two logs L2 and L4 of each tree, with the help of the PROC MIXED procedure.

C.2.5 Results

C.2.5.1 External observations

Figure 4 shows that total frequency of epicormics tallied in 2007 or 2008, standardized per tree and per metre, was not very different from one experiment to another and fluctuated around ten epicormics per metre. Treatments LA49, LACO and LO70 had the smallest values and treatment LO42 had the largest between-tree variability. Figure 5 illustrates the epicormic composition assessed at the treatment level. Percentages of the different epicormic classes are provided in Table 4. Treatments in LO are characterized by small percentages of buds, bud clusters (less than 38.5%) and thus suppressed (buds+bud clusters less than 53%) as opposed to treatments in GO and LA where the proportions are larger: over 38.2% for bud clusters and over 64% for suppressed. Percentages of epicormic shoots are variable and below 20%. Picots are the most numerous in LO and especially in treatment LO98.

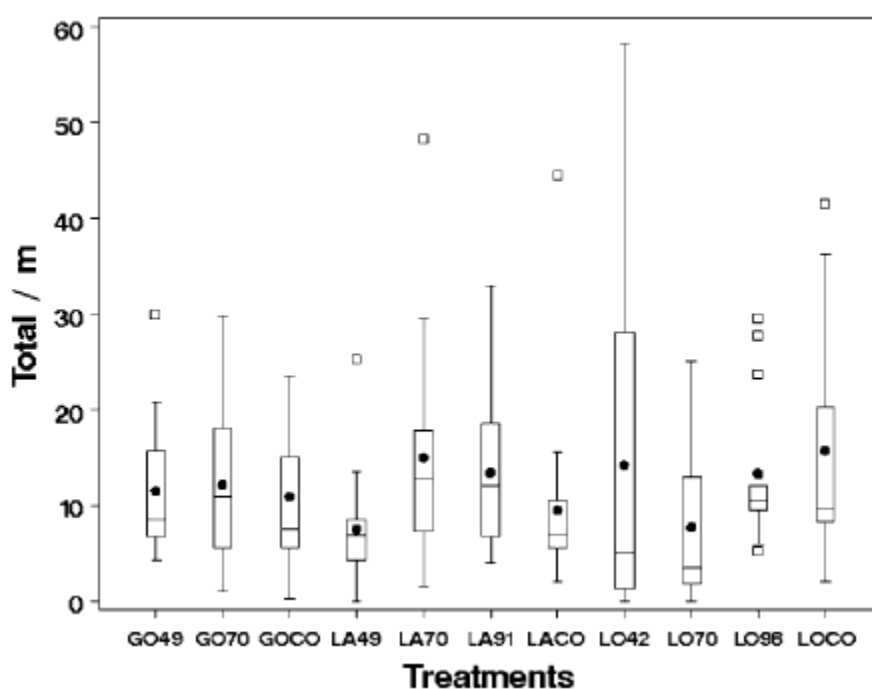


Fig. 4 Box plot of total frequency of epicormics per metre per individual tree as observed in 2007 or 2008 on the lowest 4-m-long trunk section

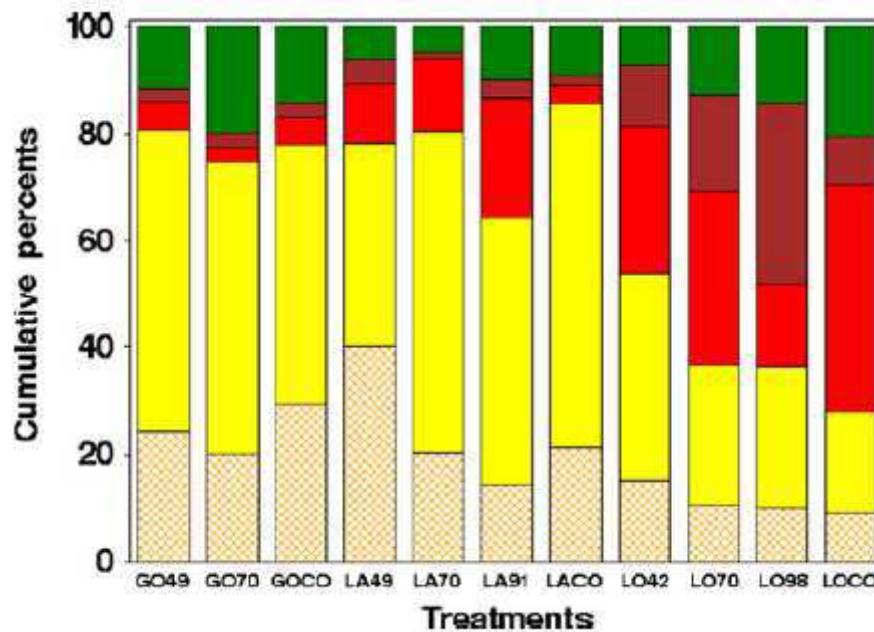


Fig. 5 Chart of percentages of each of the five epicormic types as recorded on 4 m of all trees of each treatment. From the *bottom* to the *top* of the chart: suppressed buds (*cream*), bud clusters (*yellow*), burls (*red*), picots (*purple*) and sprouts (*green*)

Experiment	Treatment	Developed (picots+epicormic shoot+burls)	Suppressed (buds+bud clusters)	Bud clusters+burls	Bud clusters
GO	G049	19.25	80.75	61.62	56.54
	G070	25.46	74.54	57.31	54.34
	GOCO	22.04	78.03	53.63	48.41
LA	LA49	21.71	78.29	49.35	38.22
	LA70	19.51	80.49	73.73	60.10
	LA91	35.55	64.45	72.14	49.90
	LACO	14.44	85.56	67.86	64.29
LO	LO42	46.29	53.71	66.29	38.49
	LO70	63.34	36.66	58.35	25.81
	LO98	63.64	36.36	41.71	26.34
	LOCO	72.05	27.95	61.10	18.64

Table 4 Percentage of different epicormic classes calculated on all trees of each treatment

The statistical relationships between frequencies of various epicormic classes as dependent variables related to the experiment factor are provided in Table 5. We obtained the following general ranking of the different epicormic types and classes with a decreasing determination coefficient (R^2): Developed>burls>bud clusters+burls>Total> bud clusters>Suppressed>epicormic shoots>buds.

Frequencies of:	R^2	Variables and factor retained
Total 4 m	0.52	S4m, S4m*experiment
Suppressed	0.38	S4m
Developed	0.64	S4m, S4m*experiment, S4m ² *experiment
Bud clusters + burls	0.55	S4m, S4m*experiment
Bud clusters	0.46	S4m
Burls	0.57	S4m, S4m*experiment
Buds	0.09	experiment
Epicormic shoots	0.31	S4m, S4m ² , S4m*experiment, s4m ² *experiment

Table 5 Determination coefficient R^2 and variables and factor retained in the general linear models fitted on the different epicormic classes

Developed=sprouts+burls+ picots. Suppressed=buds+bud clusters

Figure 6 provides the plot of the frequencies of epicormic types and classes that are the most numerous versus $S4m$. The relationships depend on the experiment factor except for bud clusters and “suppressed” epicormics. For most relationships, observations of LO trees are above the other observations while observations of the experiment GO are slightly above observations of the experiment LA. This is not the case for buds and epicormic shoots; the former exhibiting no relationship with $S4m$ and the latter only a weak relationship. This latter relationship demonstrates that current epicormic shoots are not especially related to past emergence of epicormic shoots, demonstrating the turnover and instability of epicormic shoots already shown by Colin et al. (2008).

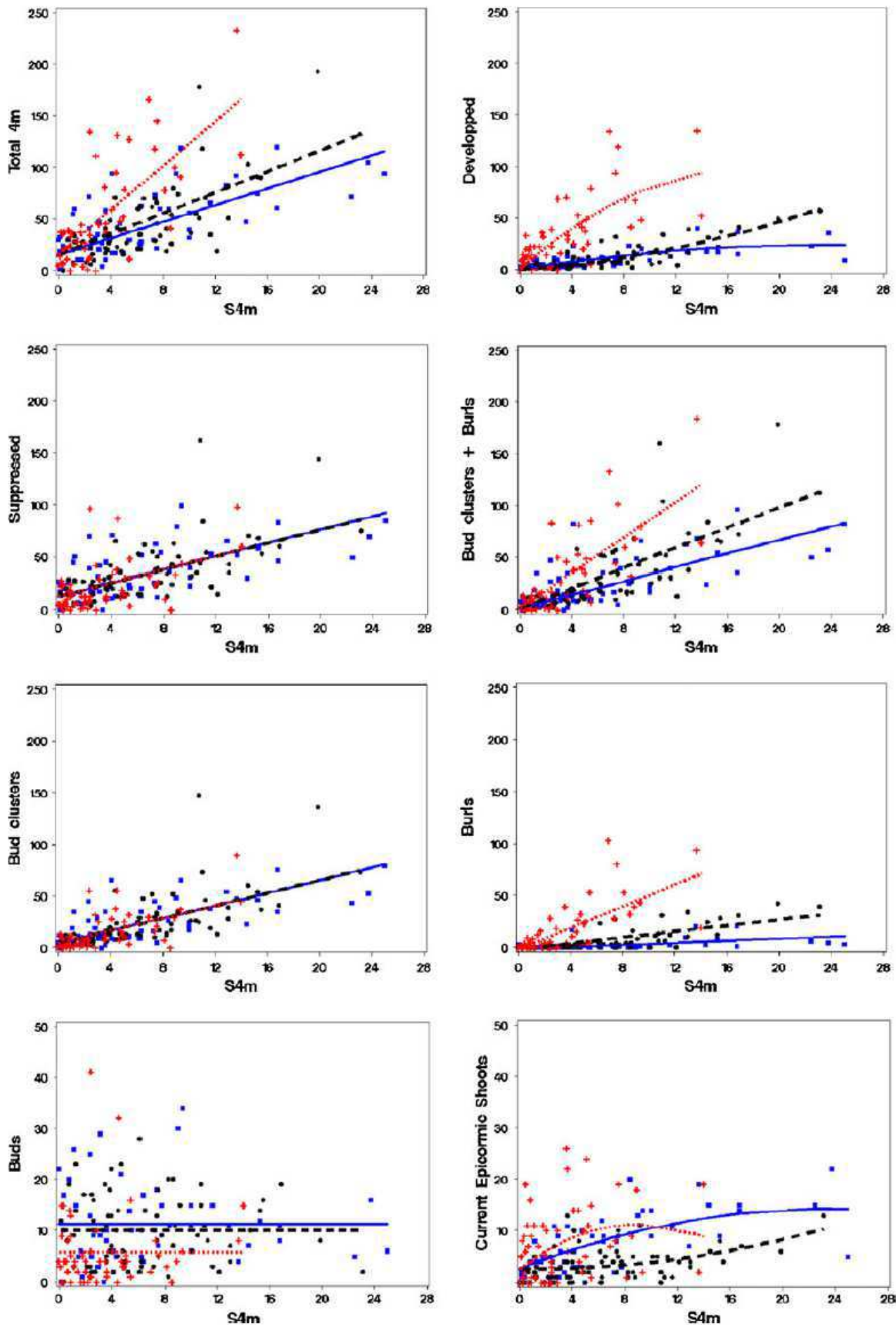


Fig. 6 Statistical relationships between developed epicormics, burls and bud cluster frequencies depending on experiment in (a), (b) and (c), respectively. Symbols are the following: *blue* GO experiment (*line* for predicted values), *black* LA experiment and *red* LO experiment

Figure 7 provides an illustration of the highly significant linear model ($R^2=0.40$) adjusting the number of epicormic shoots to the retained variables and factors: *Total*, *Total²*, *Total*experiment*, *Total²*experiment*.

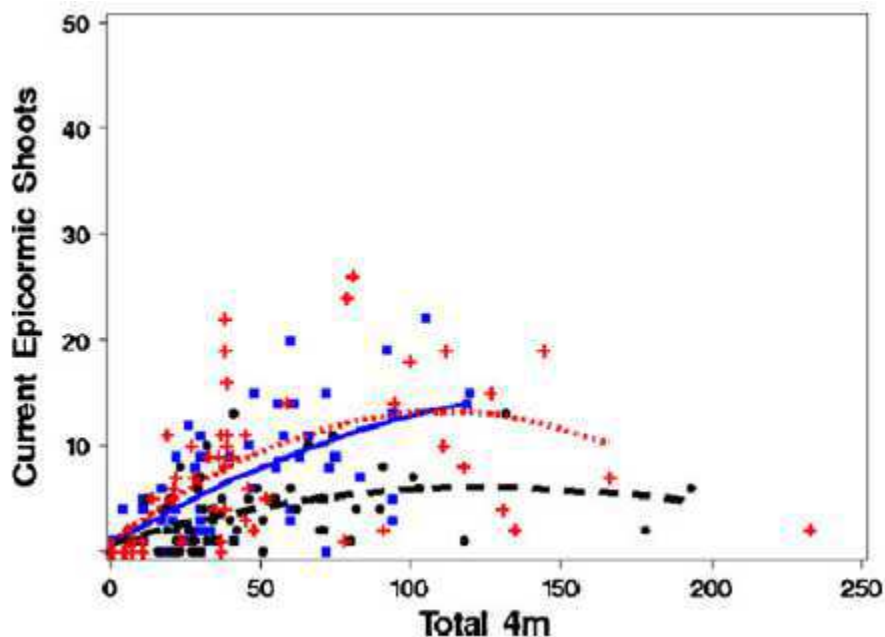


Fig. 7 Relationship between number of current epicormic shoots and total number, depending on the experiment: *blue* GO experiment (*line* for predicted values), *black* LA experiment and *red* LO experiment

C.2.5.2 X-ray computed tomography

Figure 8 provides virtual 3D views of the interior of four L2 logs as interpreted from computed tomography (CT) images. From these views, it can be clearly observed that trees 09 and 18 bear more rameal sequences than trees 19 and 55. Trees 09 and 55 only bear epicormic knots. This depicts the two tree level effects: (1) on the number of rameal sequences and (2) on the responsiveness of the buds occurring in the rameal sequences present. More precisely, the displayed logs have the following features.

- The log from tree 09 which was of low external quality bears 57 rameal sequences, 17 epicormic knots and one bud cluster originating from an epicormic shoot among three bud clusters.
- The log from tree 19 had high external quality due to the low frequency of rameal sequences and buds had neither gathered to form bud clusters nor developed into epicormic shoots; the log bears 21 rameal sequences, 0 epicormic knot and 0 bud cluster.
- The log of tree 18 bears 57 rameal sequences, 0 epicormic knot and 0 bud cluster. In this case, the high external quality was not due to a small number of rameal sequences, but to the fact that this tree had produced neither bud clusters nor epicormic shoots up to now.
- Lastly, tree 55 was of medium quality, due to the emergence of epicormic shoots mainly from a medium frequency of rameal sequences; the log bears 32 rameal sequences, 12 epicormic knots and zero bud cluster.

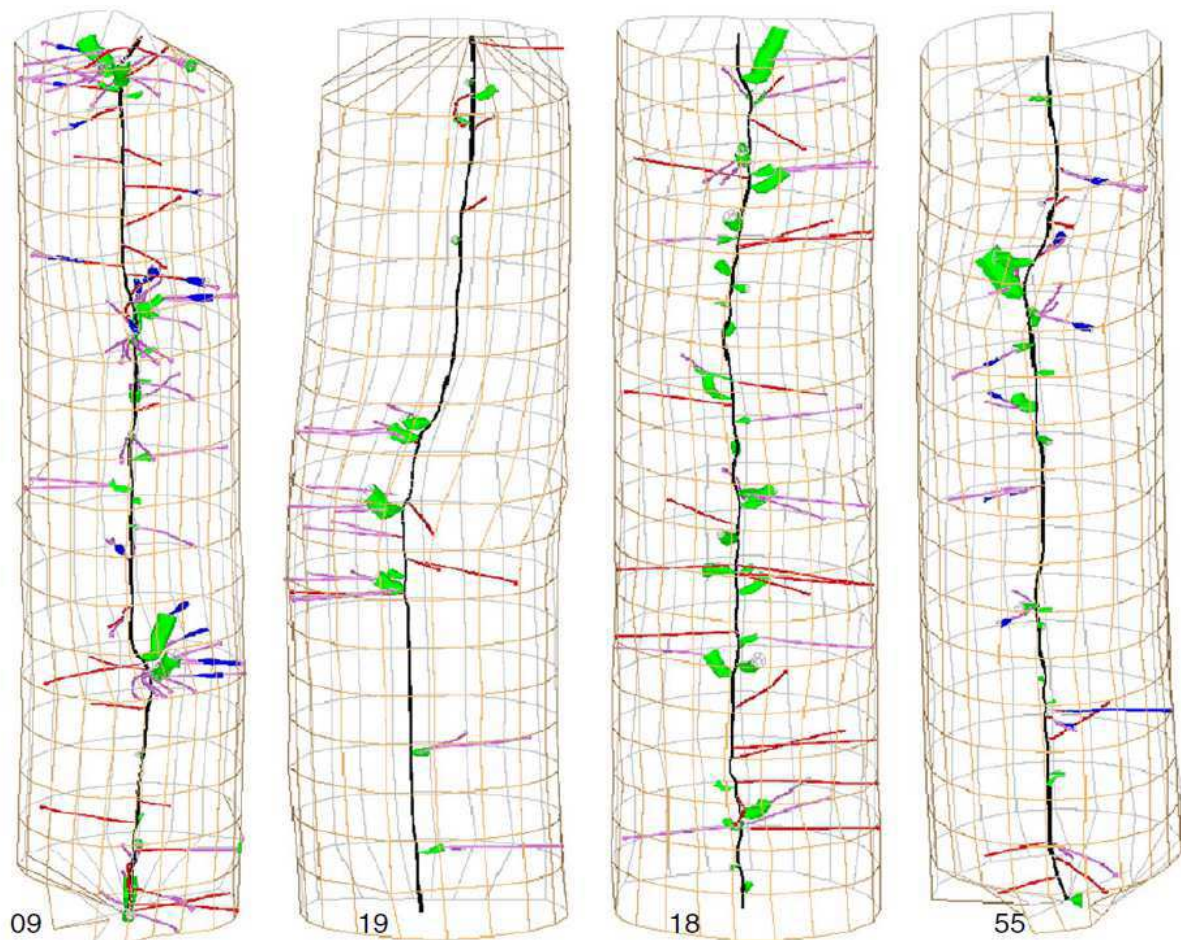


Fig. 8 Rameal sequences of four representative L2 logs (see Table 3 for quantitative data). Symbols are the following. Vertical stem pith (*black*); oblique sequential knots laid down by sequential branches (*green*); transversal-horizontal traces of suppressed buds that are persistent axillary buds (*red*); transversal-horizontal traces of suppressed buds of secondary origin (*pink*), located at the base of either a suppressed bud of primary origin, a sequential branch or an epicormic shoot; transversal-horizontal knots laid down by epicormic shoots (*blue*); clusters of suppressed buds (less than 6) are identified on the stem surface by green circles, while picots are identified on the stem surface by yellow discs. Tree numbers are provided below the virtual logs

Figure 9 provides a detailed image of the origin of most epicormic classes. All suppressed buds either of primary origin (Fig. 9a) or of secondary origins are oriented according to a clear radial-transversal direction. The latter buds may originate from primary buds that have branched (Fig. 9b), from sequential branches (Fig. 9c) or from sprouts (Fig. 9d). Bud clusters at the trunk surface are symbolized by green circles (Fig. 9e, f). Rameal sequences originate either from a primary suppressed bud (Fig. 9a, b, d, e and h) or from a sequential branch (Fig. 9c, f, g (except for cases 9L2), i and j).

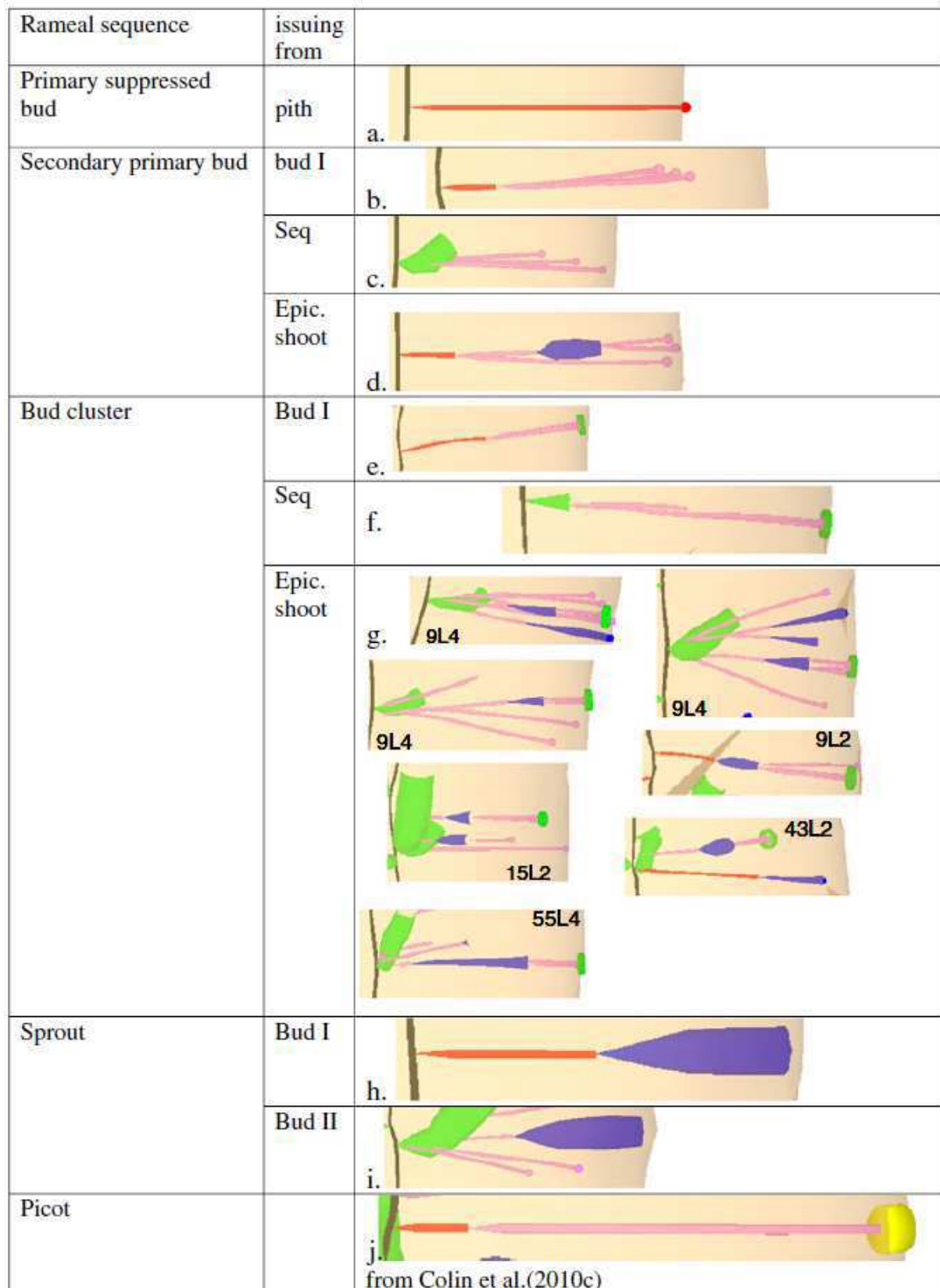


Fig. 9 Radial spread of different rameal sequences as interpreted from CT procedures. Notice that all seven epicormic shoot-originating clusters of the 13 bud clusters found in the scanned logs are displayed in this figure). 9L4 log4 of tree 09, L2 log 2, L4 log 4. Colours are the same as in Fig. 8

Table 6 provides variables computed from data recorded in logs L2 and L4 (2 m of trunk) assumed to be representative of the first 4 m of the trunk. No picots produced by epicormic shoot were detected. It can be deduced that:

- Number of rameal sequences per metre was fairly variable from 45 to 114;
- Number of clusters and sprout-originating clusters was larger for lower-external-quality trees, but clusters were too few to confirm this assumption statistically;
- The emergence of epicormic shoots has led to the production of 40 buds (21 on tree 09), seven bud clusters (four on tree 09), one epicormic shoot (on tree 55), no picot and it was impossible to detect burls;
- Of 13 bud clusters, seven originated from epicormic shoots; all of these cases are illustrated in Fig. 9;
- The majority of epicormic shoots did not give birth to secondary suppressed buds, and epicormic shoots giving birth to more than one bud were the least frequent. They were present on trees 09, 15, 43 and 55.

Tree	Frequency of rameal sequences	Frequency of rameal sequences with epicormic shoot	Frequency of epicormic shoots	Frequency of bud clusters	Frequency of buds from epicormic shoot	Frequency of bud clusters from epicormic shoot	Frequency of epicormic shoots from epicormic shoots	% epicormic shoot giving no bud	% epicormic shoot giving 1 bud	% epicormic shoot giving >1 bud
09	114	37	51	7	21	4	0	63	21	16
15	70	14	20	1	2	1	0	90	5	5
16	62	2	2	2	0	0	0	100	0	0
18	89	2	3	0	0	0	0	100	0	0
19	45	0	0	0	0	0	0			
28	47	7	7	0	1	0	0	86	14	0
42	59	6	6	1	0	0	0	100	0	0
43	60	21	26	1	10	1	0	61	27	12
55	61	16	20	1	6	1	1	70	15	15

Table 6 Main quantitative variables obtained from scan images Data of logs L2 and L4 were pooled

Figure 10 emphasizes the strong statistical relationships between initial epicormics present in the first 2 cm around the pith (*epic_pith*) and current epicormics present near the bark (*epic_bark*). The model attributes are the following: model P value < 0.0001; slope estimate, 1.1444; no intercept. It can be seen that around the general trend, which is slightly above the 1:1 line (meaning that they were as many sequences at the pith as at the bark) trees 28, 43 and 55 have few rameal sequences at the pith and even fewer at the bark for one or two of their scanned logs while trees 09, 15 and 16 have numerous sequences at the pith and many more at the bark. Other trees have a few sequences at the pith and more at the bark.

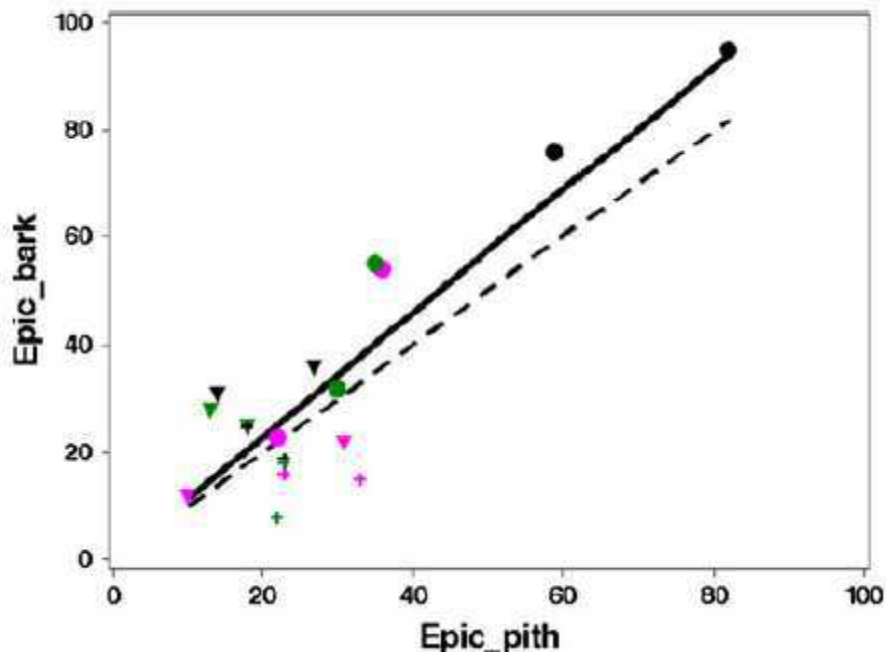


Fig. 10 Relationships between epicormics present in the first 2 cm around the pith (*epic_pith*) and epicormics present near the bark (*epic_bark*), for logs L2 and L4 of all of the nine scanned trees. *Solid line*, fit of the data; *dashed line*, 1:1. Observed values are symbolized as follows: treatment LO98—tree 09 (*black dots*), tree 15 (*magenta dots*) and tree 16 (*green dots*); treatment LO70—tree 18 (*black triangles*), tree 28 (*magenta triangles*) and tree 42 (*green triangles*); and treatment LO42—tree 19 (*black plus*), tree 43 (*magenta plus*) and tree 55 (*green plus*)

C.2.6 Discussion

Methodologies XT procedures helped to interpret the statistical results by providing virtual internal views of rameal traces. At the current stage of progress, bud clusters can only be identified at the trunk surface with a threshold distance between the closest buds of 5 mm, which allows the relationship between epicormic shoots and resulting bud clusters to be illustrated (see Fig. 8). Since bud clusters have not been identified within the trunk up to now, the quantification and illustration of the reverse relationships between bud clusters present at any time in the past, and the resulting epicormic shoots, are not yet available.

Only very preliminary elements can be put forward about the comparison between sessile and pedunculate oaks concerning the effect of the past emergence of epicormic shoots on the current epicormic composition. From data shown in Table 5 and Fig. 6, linking current frequencies of different epicormic types and classes and past epicormic shoot emergence quantified by *S4m*, it was demonstrated that the difference between the GO and LA experiments (respectively with sessile and pedunculate oak) was smaller than the difference between these experiments and the LO experiment (sessile oak). Therefore, the two species do not appear to behave differently. This would mean that once epicormic shoots have emerged, the consequences on the future epicormic composition are equivalent. This result obtained on a limited sample of pedunculate oak requires further confirmation. In general, such investigation on an expanded sampled would contribute to increasing the limited knowledge about epicormics on pedunculate oak (Courraud 1987; Spiecker 1991; Lemaire 1992; Fournier et al. 2003).

Hypothesis 1 Once epicormic shoots have emerged, it is essential to know what the ontogenic consequences are. From CT results, it has been demonstrated that some epicormic shoots may produce buds, especially for certain trees (no. 09, 55, 43 and to a

lesser extent 15), but these epicormic shoots were generally in the minority. Epicormic shoots may also produce bud clusters. This is structurally relatively straightforward since secondary suppressed buds are all emitted in a transversal-radial direction, increasing the chance of forming clusters of buds in the generated plane. But this occurred for only a small proportion of epicormic shoots and again for trees 09, 43 and 55. Burls or picots originating from epicormic shoots were not detected. Because of the small number of bud clusters originating from epicormic shoots we can assume that burls might be less frequent, or even missing. Hypothesis 1 is thus confirmed: the emergence of epicormic shoots may promote production of buds and bud clusters, but this promotion does not seem to be of great quantitative importance. If most epicormic shoots result in null bud production, the idea that the emergence of epicormic shoots might exhaust epicormic potential cannot be rejected. Indeed, once an epicormic shoot has emerged from a bud and is later shed, it means that this bud has disappeared and there is one bud less which might subsequently transform into a bud cluster, a sprout with basal buds, or burls. Moreover, the promotion of bud and bud cluster production was obviously specific to a few trees, in our sample, trees 09, 55, 43 and 15. This specificity was not necessarily related to large frequency of epicormics; we observed tree 09 bore 57 rameal sequences per metre while trees 43 and 55 had about half of that number.

Epicormic ontogeny Epicormic ontogeny can be now updated to include the above results and previous ones (Colin et al. 2010a, b, c). For oak, all epicormics originate from axillary buds laid down during annual shoot elongation. Some of these buds fail, some develop into sequential branches and others become suppressed buds of primary origin (Fontaine et al. 2001). This gives birth to the two types of rameal sequences as shown in the 3D views of the interior of the trunk (Fig. 8); sequences originating from suppressed buds or originating from sequential knots. After shoot elongation, for instance approximately 3 to 5 years later, the epicormic composition includes a great majority of buds and a few thin epicormic shoots developed from some of these buds. Trunks with transient shoots are characteristic of young dense stands. Approximately 10 years later, bud clusters emerge either from branched buds or from thin epicormic shoots which have died. These eventually formed thin epicormic shoots again, which died in their turn and are shed, finally leaving residual basal buds. At approximately 20–30 years, bud clusters may represent the majority of epicormic types as shown in Tronçais by Colin et al. (2010a) and in the present study in GO and LO. A few thin epicormic shoots may form once again from buds, but also from buds composing bud clusters. A few thin epicormic shoots may be partially shed to become picots. Burls may have appeared as well. In the case of heavy thinning at this stage, more epicormic shoots may emerge from buds, either in isolation, in bud clusters or even on picots. In the present study, we showed that a few epicormic shoots, belonging to a few trees, may produce buds of secondary origin and even bud clusters. It is evident that depending on the initial frequency of epicormics, the frequency of the different epicormic types may have different values, and transitions from one type to another can be of different magnitudes. The total frequency might even progressively increase as for trees 09, 15 and 16.

Relationships between epicormic at the trunk and epicormics at the pith *Epic_bark* and *epic_pith* observed on 18 1-m long logs were strongly related: overall, the more epicormics that annual shoots bear initially, the more epicormics they bear decades later. From this observation, which merits further validation, it can be assumed that the current total frequency can be considered to be a good reflection of the total frequency of epicormics present when sprouting occurred. This relationship illustrates two aspects of the between-tree variability of epicormic composition. The general trend reflects a mainly positive influence of the initial frequency of epicormics. The residuals reflect the variable aptitude of trees to let epicormic shoots emerge; from their initial epicormics, some trees tend to develop or maintain many epicormics (for instance, tree 09) while others do not develop or maintain any epicormics (for instance, trees 18 and 19).

One result, which has been demonstrated statistically, is that the frequencies of all epicormic types or classes (except bud type) are significantly and positively related to past emergence of epicormic shoots. The more epicormic shoots a tree produced in the past, the more epicormics it bears decades afterwards. More specifically, the more epicormic shoots a tree produced in the past, the more bud clusters and burls it bears decades afterwards. Therefore, hypothesis 2 has been fully confirmed. However, this statistical relationship is far from being a direct causal relationship. Based on the structural relationships observed from the CT data, the production of bud clusters from epicormic shoots may occur but only to a limited extent, lacking a strong statistical support for the evolution of epicormic shoots→bud clusters. The other reason for a quite strong relationship is that, the higher the total number of epicormic buds and bud clusters in the past, the greater the number of epicormic shoots which could have emerged (Fig. 7). According to the updated epicormic ontogeny, buds that do not transform into epicormic shoots are “available” to form bud clusters, which in turn may extend by adding new buds or transform into burls. Consequently, the more numerous the epicormics in the past the more numerous the epicormic shoots which could have been produced, and the more numerous the bud clusters and burls produced in parallel.

Lastly, we found considerable differences between experimental sites, especially between the LO experiment and the other experiments. Specific behaviour of the LO experiment consisting in more “developed” epicormics in general may be due to specific stand conditions including specific under-storey, soil (drier than in the other experiments), genetics. This interpretation is only hypothetic and suggests further in-deep investigation. More likely this behaviour can be due to the greater age of some trees (acorn mass in 1949, see Table 1) that bear older epicormic composition with more bud clusters, picots and burls. About the LA experiment we saw that the fact that *Quercus robur* was the dominant species did not induce a difference with the GO experiment in the relationship between past epicormic shoots emergence and current epicormic composition.

Silvicultural outcomes From the results of this study, we cannot reject the empirical observation that emergence of epicormic shoots exhausts epicormic composition. Indeed, for medium or low “sprouter” trees (i.e. with a low aptitude to let epicormic shoots emerge), when emergence occurs it exhausts the epicormic potential to some extent because a bud has been used and the epicormic shoot will then die very quickly, especially if the under-storey is relatively dense. For strong “sprouter” trees on the other hand, sprouting is an accompanying phenomenon which, amongst others, participates to some extent in the maintenance of a large epicormic composition. The emergence of epicormic shoots does not greatly increase the epicormic composition since it is still very high in this case. Apart from the idea that epicormic shoot emergence must exhaust epicormic potential, some foresters assume that it could be useful to induce epicormic shoot emergence by heavy thinning of 12- to 15-m-tall trees to distinguish trees with future low or high quality; we cannot reject this assumption either. Indeed, past epicormic shoot emergence was obviously related to large current epicormic composition and especially to large proportions of bud clusters and burls pooled together. Consequently, past epicormic shoot emergence has “helped” in identifying strong “sprouters”. In conclusion, all this information makes it possible to orient silvicultural practises towards better and earlier selection of “low sprouter” crop trees such as trees 43, 55 and 28 and the removal of “strong sprouters” such as trees 09, 15 and 16. This is possibly true for both sessile and pedunculate oaks.

This must be made probably more carefully on pedunculate oak, which is empirically known to bear more epicormics (Courraud 1987), probably because it reacts more strongly to stand manipulation. Indeed, from ONF tallies we observed that the heavier the thinning, the lower the emergence of epicormic shoots. This corroborates observations by Courraud (1987) that long-crowned pedunculate oaks have less epicormic shoots than shortcrowned ones and the observations by Lemaire (1992) that external quality (unfortunately combining the presence of epicormics and straightness) was improved with

heavy thinning. This supports the recommendation of heavier thinning in pedunculate oak stands than in sessile oak stands as already prescribed in silvicultural guides (Jarret 2004; Sardin 2008). However, our result concerns a limited sample. In addition, surprisingly very few epicormics were observed in the control treatment. Consequently, further investigation on the comparative aptitude for epicormic shoot emergence of sessile and pedunculate oak is required.

C.2.7 Acknowledgements and Funding

Acknowledgements We wish to give our warm thanks to Frédérique Vautier who was responsible for the management of the LO experiment; Yves Bresson and François Conrard who managed and measured the three ONF experiments regularly; and Jean-Louis Druelle, professor at Reims University, who helped to describe the epicormic composition in 2007 and 2008.

Funding The French National Forest Service (ONF) supported this study financially through the ModelFor contract together with INRA who provided JB Morisset's Ph.D. grant.

C.2.8 References

- Barthélémy D, Caraglio Y (1997) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot* 99:375–407
- Bell AD (1991) Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press, Oxford, p 341
- DREAL Champagne-Ardenne (2010) Bulletin de situation hydrologique. Région Champagne-Ardenne. Bilan dumoisi de décembre 2010. p22
- Colin F, Robert N, Druelle JL, Fontaine F (2008) Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Ann For Sci* 65:508–517
- Colin F, Mechergui R, Dhôte JF, Fontaine F (2010a) Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Ann For Sci* 67:813
- Colin F, Ducouso A, Fontaine F (2010b) Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Ann For Sci* 67:312–323
- Colin F, Mothe F, Freyburger C, Morisset JB, Leban JM, Fontaine F (2010c) Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases preliminary results and perspectives. *Trees. Struct Funct* 24:953–967
- Courraud R (1987) Les gourmands sur les chênes “rouvre” et “pédonculé”. *Forêt-Entrep* 45:20–49
- Dhôte JF, Hatsch E, Rittié D (2000) Forme de la tige, tarifs de cubage et ventilation de la production en volume chez le Chêne sessile. *Ann For Sci* 57:121–142
- Fontaine F. (1999) Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile (*Quercus petraea*): établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique. Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne, volume I, 101 p, volume II, 94 p
- Fontaine F, Druelle JL, Clément C, Burrus M, Audran JC (1998) Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. I. In the 5 years following initiation. *Tree Struct Funct* 13:54–62
- Fontaine F, Kiefer E, Clément C, Burrus M, Druelle JL (1999) Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Tree Struct Funct* 14:83–90

- Fontaine F, Colin F, Jarret P, Druelle JL (2001) Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees: first results. *Ann For Sci* 58:583–592
- Fontaine F, Mothe F, Colin F, Duplat P (2004) Structural relationships between the epicormic formations on trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Tree Struct Funct* 18:295–306
- Fournier M, Churin JL, Fontaine F, Colin F, Fontaine F (2003) Bilan croissance-qualité d'un essai de mycorhization contrôlée sur chêne pédonculé, 16 ans après plantation. *Rev For Fr LV* 1:25–33
- Hahne B (1926) The origin of secondary dormant buds in deciduous fruit trees. *Univ Calif Publ Bot* 13:125–126
- Hasenauer H, Monserud RA (1996) A crown ratio model for Austrian forests. *Forest Ecol Manag* 84:49–60
- Jarret P (2004) *Chênaie atlantique: guide des sylvicultures*. ONF (ed). Lavoisier, Paris, 335p
- Lemaire J (1992) Sylviculture du chêne pédonculé de qualité: intensités d'éclaircie en futaie régulière. *Forêt-Entrepr* 146:53–59
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models*, 2nd edn. Chapman & Hall, London
- Morisset JB, Mothe F, Bock J, Bréda N, Colin F (2011) Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* Liebl. constraints the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Ann Bot* (in press)
- Nutto L (1999) Neue Perspektiven für die Begründung und Pflege von jungen Eichenbeständen. Ergebnisse einer Untersuchung zur Kronenentwicklung, Astreinigung und Dickenwachstum junger Stiel- und Traubeneichen in Europa (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung; Bd. 5. Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität Freiburg und Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. 190 S
- Pardé (1978) Normes de sylviculture pour les forêts de chêne rouvre. *Revue Forestière Française* 30:11–17
- Rasband, W.S. (1997–2009) ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Available at <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- Sardin T (2008) *Chênaies continentales: guide des sylvicultures*. Office National des forêts. 455p
- Spiecker H (1991) Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben- und Stieleichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.). Schriftenreihe der Landesforstverwaltung, Band 72, p. 150

C.2.9 Conclusions sur les explosions de gourmands passées

Nous avons vu au travers de cette publication que d'une part, les explosions de gourmands passées jouent un rôle important dans la composition du cortège épïcormique actuel et d'autre part, que l'ontogénèse épïcormique présente un fort effet arbre. Ainsi, plus un arbre développe de gourmands, plus il y a de chances qu'il en développe à nouveau au cours des saisons de végétation suivantes. Il existe donc un lien entre le nombre de formations épïcormiques observables sur l'écorce d'un arbre et le nombre de formations épïcormiques près de la moelle de ce même arbre. Cette relation a cependant été établie sur un faible nombre d'arbres. L'étendre à un échantillon d'arbres plus important et plus varié en termes de sylvicultures et/ou de situations géographiques, environnementales, pourrait confirmer ou infirmer cette relation et apporter des recommandations sylvicoles quant à la sélection des arbres objectifs.

C.3 Les corrélations moelle / écorce

L'étude des corrélations entre cortège épïcormique près de la moelle et cortège épïcormique au niveau de l'écorce a fait l'objet d'une publication dans la revue *Forest Ecology and Management* (Morisset *et al.*, 2012c) que nous présentons ici. A l'article original en anglais, nous avons, comme pour les articles précédents, ajouté un résumé en français.

C.3.1 Résumé

Contexte et objectifs : Nos connaissances sur les épïcormiques ont considérablement augmenté ces dernières années, particulièrement grâce aux relevés externes de tous les types d'épïcormiques (bourgeons latents, amas, gourmands, picots et broussins) d'une part, et aux observations internes utilisant la tomographie à rayons X assistée par ordinateur (méthodologie scanner) d'autre part. Plusieurs étapes de l'ontogénèse épïcormique ont été identifiées. Les objectifs de cette étude furent 1/ de quantifier l'ontogénèse épïcormique du chêne et notamment l'origine et le devenir de tous les types de formations épïcormiques ; et 2/ d'identifier les relations entre le cortège épïcormique d'un arbre dans son jeune âge (près de la moelle du tronc) et son cortège épïcormique quelques années plus tard (à la surface de l'écorce), en se basant sur des données issues de la méthodologie scanner.

Méthodologie : Entre un et trois billons de 1m de long ont été prélevés sur des chênes issus de 5 dispositifs expérimentaux répartis dans 4 massifs forestiers du nord de la France. L'interprétation manuelle des images obtenues par la méthodologie scanner permet d'identifier l'origine et le devenir de chaque trace raméale (nœud de branche, gourmands ou bourgeons latents), mais aussi de quantifier et de qualifier le cortège épïcormique des arbres à différentes périodes de son développement.

Résultats : L'évolution des branches ainsi que l'origine et l'évolution des bourgeons latents et des gourmands ont été quantifiées. Une forte relation entre le nombre d'épïcormiques à la surface de l'écorce et le nombre d'épïcormiques près de la moelle a été mise en lumière. Un arbre « sale » du point de vue des formations épïcormiques dans son jeune âge restera « sale » quelques années plus tard. La tendance est à une très légère augmentation du nombre de formations épïcormiques par mètre, mais avec une forte évolution dans la composition du cortège épïcormique (davantage de gourmands et de bourgeons secondaires et moins de bourgeons primaires).

Conclusions : Ces résultats peuvent aboutir à d'importantes recommandations sylvicoles concernant la nécessité de réaliser une sélection précoce des arbres d'avenir avec

le plus faible nombre d'épicormiques possible, particulièrement les bourgeons latents. D'un point de vue écologique, cette étude ouvre la voie à une meilleure compréhension de la variabilité de la mise en place des gourmands induite par des perturbations, variabilité qui est supposée s'affirmer de façon précoce au cours de la vie de l'arbre.

Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith-to-bark correlations: Silvicultural and ecological implications.

Jean-Baptiste Morisset, Frédéric Mothe, Francis Colin

J.-B. Morisset, F. Mothe, F. Colin
LERFoB (Forest and Wood Resource) UMR 1092 INRA/
AgroParisTech-ENGREF, Centre INRA de Nancy,
54280 Champenoux, France

Received: 2 March 2012 / Accepted: 12 May 2012 / Published online: 8 June 2012

C.3.2 Abstract

Our knowledge about oak epicormics has considerably increased in recent years, particularly thanks to the external recording of all epicormic types (suppressed buds, bud clusters, sprouts, picots and burls) and to internal observations made using X-ray computed tomography (CT). Several stages of epicormic ontogeny have been identified. The aims of this study were to provide the quantification of oak epicormic ontogeny and to identify the relationships between epicormics present near the trunk pith and epicormics present at the surface of the bark, based on data recovered from X-ray CT scanning. One to three 1-m-long logs per tree were recovered from crop trees felled in five experimental stands located in four forests in northern France. The manual interpretation of the images provided by X-ray CT makes it possible to identify the origin and fate of every rameal trace, i.e., branch knot, epicormic shoot or trace of suppressed buds. The fate of branches and the origin and the fate of suppressed buds and sprouts were quantified. A strong relationship between the number of epicormics at the surface of the bark and the number of epicormics near the pith was highlighted. This could result in important silvicultural recommendations in terms of the necessary early selection of crop trees with the lowest number of epicormics possible, especially suppressed buds. From a broader ecological point of view, this paves the way to a better understanding of the variability of the sprouting response induced by disturbances, which is assumed to develop at an early stage in the tree life.

Keywords. Sessile oak; Epicormic ontogeny; Suppressed buds; Knots; Sprouts; Crop tree selection

C.3.3 Introduction

Our understanding of oak epicormics has considerably increased over the past 20 years, primarily due to external observations (Wignall and Browning, 1988; Spiecker, 1991; Fontaine et al., 1998, 1999, 2001). A standardized typology has been proposed that distinguishes suppressed buds, bud clusters, epicormic shoots and sprouts, picots and burls (Colin et al., 2010a, 2010b). Two epicormic indicators have been defined. While the epicormic potential accounts for the number of suppressed buds available for development into shoots or direct branching into clusters (Fontaine et al., 2001), the epicormic composition accounts for the number of all epicormic types and the relative proportion of each type (Colin et al., 2010a).

Our current knowledge about epicormic dynamics can be summarized as follows. Branching starts with the initiation of axillary buds during stem elongation, which is referred to as proventitious branching (Wignall et al., 1987; Fink, 1999; Fontaine et al., 2002). In contrast, adventitious branching, which has not been encountered in sessile oak, originates from non-axillary buds or meristems (Fink, 1999). The year following their setting, one-third of the axillary buds become suppressed buds of primary origin (meaning that bud traces are directly linked to stem pith), one-third become branches and one-third die (Fontaine et al., 2002). Branches leave sequential knots in the wood with their pith connected to the trunk pith and, very often, traces of suppressed buds of secondary origin (i.e., their bud trace is not directly linked to the stem pith) produced mainly at their base. Suppressed buds of secondary origin may directly emerge at the bud base as well. Approximately three to five years after the elongation of the trunk segment, the epicormic composition includes a large majority of suppressed buds and a few thin epicormic shoots (Colin et al., 2010c). Approximately ten years later, several bud clusters may have emerged either from branched buds or from thin epicormic shoots that have died. These bud clusters eventually expand when buds branch or form thin epicormic shoots once again, subsequently die and are then shed. Approximately 10–20 years later, bud clusters may represent the majority of epicormic types. A few thin epicormic shoots may have formed from all available buds in isolation or in

clusters. Picots may have accumulated by partial shedding of the distal end of these short epicormic shoots. Burls may have appeared as well. In the case of heavy thinning at this stage, more epicormic shoots may emerge from buds, either in isolation, in bud clusters or even on picots, and may reach considerable size. A few epicormic shoots from some of the trees may have produced buds of secondary origin and even bud clusters. Epicormic shoots of some trees can produce several suppressed buds of secondary origin that may gather into clusters or burls (Morisset et al., 2012a).

Up until now, the main issues about epicormics have focused on after-fire regeneration (Burrows, 2002, 2008; Moreira et al., 2008) and on the effects of silvicultural operations. For the latter, it finally appears that for different plantation spacing or thicket stage stockings and within a large range of thinning scenarios, epicormic dynamics over time, or “epicormic ontogeny”, is not greatly affected (Wignall and Browning, 1988; Spiecker, 1991; Fontaine et al., 2001; Colin et al., 2008, 2010a). Conversely, it has been shown that accompanying vegetation obviously influences both the emergence and development of epicormic shoots (Spiecker, 1991; Morisset et al., 2012a). It must be emphasized that silvicultural effects were primarily quantified on between-plot or between-stand variability.

However, a tree effect has been progressively suggested by considering, for example, the number of suppressed buds present on each tree before thinning (Wignall and Browning, 1988). The effect of the suppressed buds present has been considered in Gordon et al.'s (2006) studies on *Prunus* and well demonstrated on sessile oak (Morisset et al., 2012a) and European beech (Colin et al., 2012). The general trend observed is that the more suppressed buds a trunk portion bears, the greater the chances that some suppressed buds burst and produce epicormic shoots. This large tree variability is probably the main reason why a thinning effect was not demonstrated in several studies (Wignall and Browning, 1988; Fontaine et al., 2001).

More ontogenic information on this tree effect could be provided by carrying out longitudinal observations. Long-term longitudinal surveys on epicormics do not exist, with the notable exception of an experiment carried out almost 18 years ago (Fontaine et al., 2001). Retrospective external observations have been made by examining the different annual growth units, from the uppermost to the oldest ones, by Fontaine et al. (1998, 1999) on only five trees. Both experiments provided preliminary information on the first stages of epicormic ontogeny. Observations of different plots of increasing age within the same forest (the Tronçais Forest, in central France) gave insight into the subsequent stages of epicormic ontogeny (Colin et al., 2010a).

Retrospective analysis of epicormic ontogeny was also approached by manual dissection of trunk portions and internal observations of defects related to sprouts, picots or burls detected externally (Fontaine et al., 2004). During their ontogeny, these epicormics leave marks in the wood in the form of either epicormic knots or suppressed bud traces, both generally referred to as “rameal traces”. They may seriously impair wood quality. Since the methodology used can be applied to a limited number of defects, it cannot in any case statistically quantify the structural relationship and, even less, epicormic ontogeny. In addition, since only epicormics still present outside can be monitored internally, epicormics that have disappeared cannot be accounted for.

Colin et al. (2010a) presented a methodology of retrospective analysis of the rameal traces by manually interpreting images generated by X-ray computed tomography (CT). This methodology made it possible to observe all rameal traces, both knots and bud traces, in the wood in stem portions of up to 1.5 m in length and less than 45 cm in thickness, even if these traces and knots have not persisted and the defects are no longer visible externally. This methodology is a complement to methodologies for the automatic detection of branch knots applied overall on coniferous species based on X-ray or gamma ray scanners or NMR (Funt and Bryant, 1987; Oja 2000; Björklund and Petersson, 1999; Möberg, 2003; Nordmark, 2003; Andreu and Rinnhöfer, 2003; Bhandarkar et al., 1999, 2008; Longuetaud et al., 2012).

Morisset et al. (2012a) applied this new methodology for investigating the effect of accompanying vegetation on sprouting, but with a very limited quantification of epicormics. However, for the first time, the authors highlighted a relatively close relationship between the

epicormics present close to the pith and the epicormics present at the surface of the bark. It was thus strongly suggested that young oak trees with a large quantity of epicormics would still bear many epicormics and several related wood defects several years later. This interesting relationship was unfortunately established for just one experimental stand and only six oak trees.

In view of improving our understanding of epicormic ontogeny, the aims of this study were: (1) to quantify the between-tree and between-stand variability of epicormics by CT on a broader sample; and (2) to link the types of epicormics near the trunk pith corresponding to the early stage, to the types of epicormics at the surface of the bark several years later.

The existence of a strong relationship could (1) lead to important silvicultural recommendations, particularly concerning the selection of crop trees the least likely to develop epicormics and, consequently, the most likely to produce quality wood in the future, and (2) shed light on the ecological determinisms of disturbance-induced sprouting.

C.3.4 Material and Methods

C.3.4.1 Plant material

Five experimental sessile oak stands were selected in the French national forests of Tronçais (two stands), Champenoux, Montrichard and Longchamp (Table. 1). Epicormics in these experimental stands, initially dedicated to testing silvicultural scenarios, were observed between 2008 and 2010, and several of the findings have already been published (Fontaine et al., 2001; Colin et al., 2010a; Morisset et al., 2012a; Morisset et al., 2012b). The two experimental stands in the Tronçais Forest are located in central France in a very good sessile oak site. In 1997, several experimental plots were selected in order to test the effect of different thinning levels at different ages on the epicormic composition (Colin et al., 2010a). Data recorded in two plots belonging to the sapling stage (Tronçais_G) and two plots belonging to the pole stage (Tronçais_M) were used in this study. The Relative Density Index (RDI, Reineke, 1933, in Dhôte, 1997) was used to characterize the thinning treatments (Table 1). RDI values range from 0 to 1, where 0 represents no trees, and 1 represents the maximal biological stocking. For each plot, three trees belonging to the dominant status were selected by considering their external quality: a "high quality" tree, a "low quality" tree and an "intermediate quality" tree. The quality was roughly estimated by a rapid count of the visible epicormics.

Stand	Treatment	Installation	Age	RDI	Nb of trees	Scanned material (m)	Latitude	Longitude
Montrichard	RDI0	1997	28	0	4	6	512583	2264543
	RDI5			0.5	7	10.5		
Tronçais_M	M-50	1996	44	0.5	3	6	635633	2184463
	M-25			0.25	2	4		
Longchamp	N49	1987	48	Unknown*	3	9	825649	2254914
	N70				3	9		
	N91				3	9		
Champenoux	ASE	1989	52		3	9	895440	2420490
	SSE				3	9		
Tronçais_G	G-50	1996	52		0.5	2	4	629602
	G-1			1	2	4		

Table 1. Experimental stand and treatment description. “Installation” is the date of installation of the silvicultural treatment, “Age” is the mean age of the oak stand when trees were sampled, “RDI” is the Relative Density Index, “Nb of trees” is the number of sample trees, and “Scanned material” is the number of meters of trunk scanned by X-ray computed tomography, “Latitude” and “Longitude” are the geographic coordinates of plots, expressed with the Lambert conformal conic projection.

The Longchamp experiment was initiated during winter 1987-1988 in order to compare four silvicultural treatments that differed in terms of the final number of crop trees per hectare: 98 trees/ha, 70 trees/ha, 42 trees/ha and a control plot without intervention (Morisset et al., 2012b).

The experimental stand of Champenoux (northeastern France) was initially used for studying the impact of thinning on water functioning at stand level. The accompanying vegetation was removed in a section of the stand. The impact of this accompanying vegetation on the emergence and development of epicormic shoots was assessed in 2001. Three trees grown with accompanying vegetation and three trees without accompanying vegetation were felled in 2008 (Morisset et al., 2012a).

The Montrichard experimental stand was described by Fontaine et al. (2001). Two of the three plots described were selected for the present study with thinning conducted in such a way that the RDI remained constant around 0 (free growth) and 0.5 (Table 1). Epicormics have been monitored since 1997 on the 1994 annual trunk shoot.

For each sample tree of the Champenoux and Longchamp stands, three one-meter-long logs, L2, L4 and L6, were sampled at a median height of 1.5, 3.5 and 5.5 m, respectively. For the sample trees at the Tronçais site, only the L2 and L6 logs were sampled. In Montrichard, only one 1.5-m-long log was recovered on each tree, including the 1994 annual shoot at a median height ranging from 1.8 to 4.3 m, depending on the tree.

C.3.4.2 X-ray computed tomography

X-ray computed tomography (CT) was applied to all of the logs mentioned above. The CT methodology was described by Colin et al. (2010b). It should be recalled that images (CT slices) were provided by a medical X-ray scanner (BrightSpeed Excel by GE Healthcare). The gray levels of the CT slices are related to the X-ray attenuation that

depends both on wood dry density and moisture content. The CT slices were manually interpreted using free ImageJ software (Abramoff et al., 2004) and the “Gourmand” plug-in, designed in-house (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>).

3D internal reconstruction was displayed using the in-house designed viewer, “BiI3D”. The following traces were recorded: (1) stem pith; (2) knots of branches directly attached to the pith; (3) traces of suppressed buds that are persistent axillary buds also directly attached to the pith; (4) traces of suppressed buds of secondary origin originating from the base of either a suppressed bud of primary origin, a sequential branch or an epicormic shoot; and (5) knots created by epicormic shoots.

From the pith to the bark, rameal traces are linked to each other in rameal sequences with two possible origins on the trunk pith: either a suppressed bud of primary origin or a branch. The quantitative data files generated during CT slice measurements provide details about the origin and descendant of each rameal trace (pith or other rameal traces). It is thus possible to analyze the origin and fate of each branch and epicormic (primary suppressed bud, secondary suppressed bud or epicormic sprout). In this paper, quantifying epicormic ontogeny means quantifying the fate of branches and the fate and origin of epicormics.

It was possible to compute the following variables for each log using the quantitative data files (all variables are expressed per meter of trunk):

- the number of suppressed buds of primary origin (epic_pith),
- the number of branches (branches),
- the number of epicormics having reached a distance of 2 cm from the pith (epic_IC2),
- the number of epicormics having reached the trunk surface (epic bark) at felling time.

The variables epic_pith and epic_IC2 were assumed to describe the epicormic composition of the tree at a juvenile stage, while epic_bark describes the final stage before tree sampling and felling. By summing epic_pith and branches, we obtained the number of rameal sequences per meter.

The log diameters were estimated on the CT slices using Image J software. The cross-section area of the logs was measured at both ends, and the diameters, calculated assuming circular shapes, were averaged for each log. In addition, for the logs of the Champenoux and Longchamp stands, the exact age was determined by counting the number of annual growth rings on both sides of the log. We thus calculated the mean ring width for each of these logs by averaging the two ratios, “radius/(number of rings)”, computed at both ends.

C.3.4.3 Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the free R 2.13.1 software (R Development Core Team, 2010). The relationships between the epicormic composition at different stages (epic_pith, epic_IC2, epic_bark) were fitted using a linear mixed model, taking the dependence, first, of the observations made on the different logs of a given tree and, second, of the observations made on different trees of a given experimental plot and stand, into account. We then used the “lme” function of the “nlme” package of R (Pinheiro et al., 2011). Candidate explanatory variables included in the model were therefore the frequency of epicormic and/or branches close to the pith and at 2 cm from the pith, as well as the dimensions, age or diameter of the tree, and diameter and average ring width of the log, when available.

C.3.5 Results

On the 3D internal reconstruction of two logs using X-ray computed tomography (Fig. 1), we can observe that there were more rameal traces in the wood of the “low” external quality log (189 compared to 60) and, in particular, more rameal sequences (57 compared to

27). Nevertheless, the proportions of rameal sequences originating from a suppressed bud of primary origin are very similar (46% for the low quality log compared to 48% for the high quality one). Arrows on the figure show some rameal sequences, from the simplest to a more complex form, a single suppressed bud of primary origin (1), a branch origin with a suppressed bud of secondary origin (2), and a branch with several suppressed buds and epicormic sprouts (3). Concerning the epicormic sprouts, the difference is very large between the two logs (35 compared to 2).

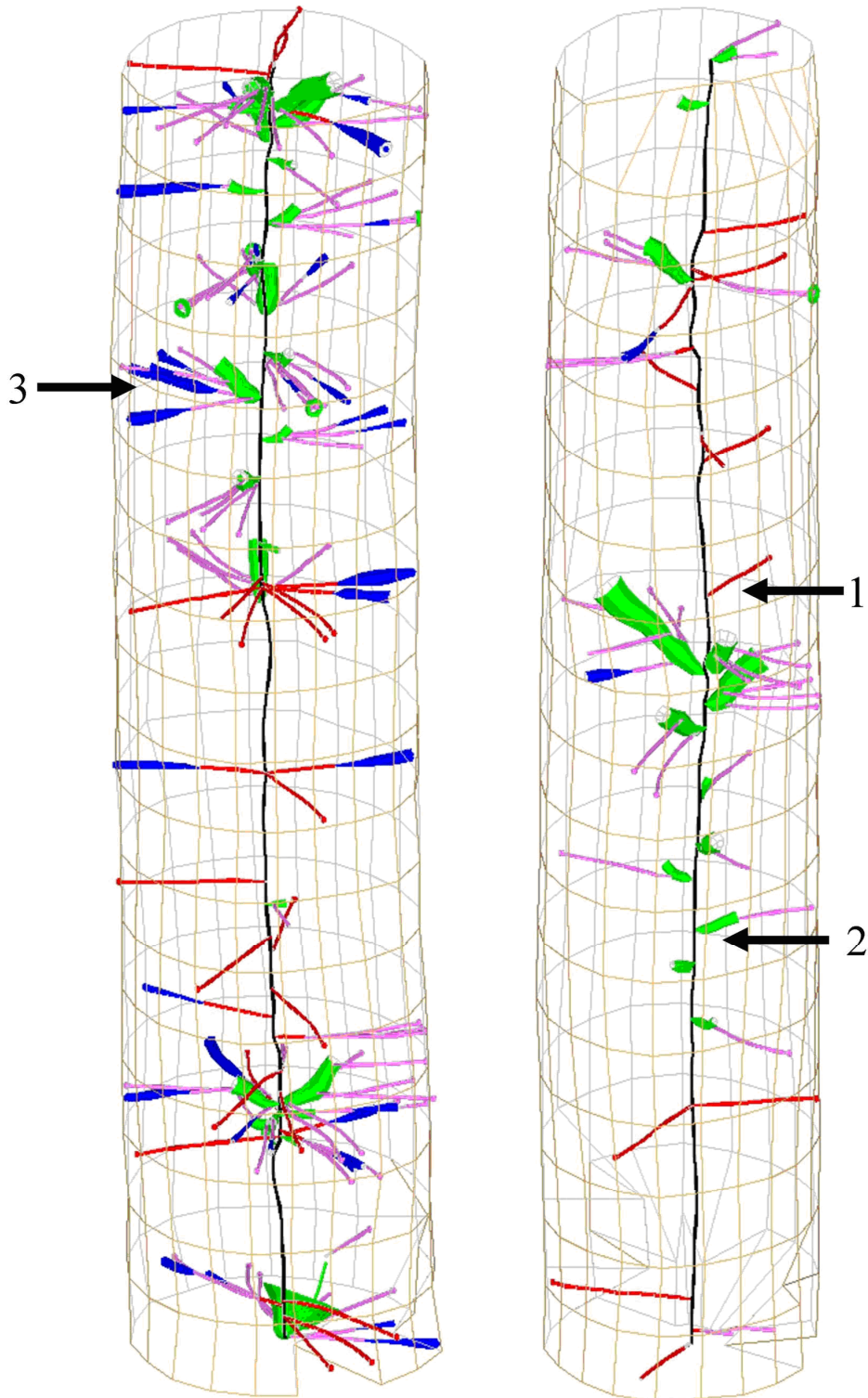


Fig. 1 3D reconstruction of two logs of the Longchamp experiment (same treatment, same height, but two different trees). A: a log from a low quality tree; B: a log from a higher quality tree. The codification is as follows: pith in black, sequential branches in green, suppressed buds of primary origin in red, suppressed buds of secondary origin in pink and epicormic shoot knots in blue. Green circles on the stem surface represent bud clusters. Arrows indicate: (1) a rameal sequence composed of a single suppressed bud of primary origin; (2) a rameal sequence composed of a branch with a suppressed bud of secondary origin; and (3) a rameal sequence composed of a branch with several suppressed buds and epicormic sprouts.

We first present the frequency of each type of rameal sequence below (originating either from the branch or from suppressed buds of primary origin), followed by the fate of branches and the origin and fate of all epicormic types.

C.3.5.1 Total number of rameal sequences

The frequency of branches according to the different treatments applied to the different experimental stands was quite homogeneous (Table 2) with an average frequency of 19.6 per tree and per meter, a standard deviation of 4.0, a minimal value of 7 and a maximal value of 35. The variations were slightly higher for suppressed buds of primary origin (average frequency of 18.1 per tree and per meter, a standard deviation of 8.1, a minimal value of 2 and a maximal value of 57). For epicormic sprouts, the frequencies were very close in the treatments of the same experimental plot, but large differences were observed between stands. Indeed, the standard deviation of the number of epicormic shoots per tree and per meter (9.6) was higher than the mean value (9). For epicormic sprouts, the minimal value was 0 and the maximal was 69. Finally, for suppressed buds of secondary origin, the average frequency was 39.4 per tree and per meter, the standard deviation was 18.6, the minimal value was 4 and the maximal value was 96.

Stand	Treatment	Primary bud	Branch	Secondary bud	Epicormic shoot
Montrichard	RDI0	17	16.8	31.3	4.1
	RDI5	18.8	20.7	31.4	4.4
Tronçais_M	M-50	24.7	23.2	37	23.8
	M-25	34.3	23.3	55	27
Longchamp	N49	7.7	20	32.4	8.7
	N70	10.8	22	28.8	4.6
	N91	19.6	22	57.4	13.2
Champenoux	ASE	22.8	15.2	52.4	4.3
	SSE	18.1	17	42.9	7.3
Tronçais_G	G-50	25.5	23.3	68.5	29.8
	G-1	20.3	21	39.8	29.3
Mean		18.1	19.6	39.4	9
standard deviation		8.1	4	18.6	9.6

Table 2. Frequency per meter of the two different rameal sequences (primary bud origin or branch origin) and frequency per meter of the other epicormic types, according to the treatment. Mean value and standard deviation were calculated for all trees.

C.3.5.2 Branch fate

There are different possible fates for branches: naturally pruned or not, with or without emission of secondary suppressed buds (Fig. 2). While there were very few unpruned branches in the Longchamp, Champenoux and Tronçais experiments, a higher proportion of unpruned branches was observed in the two Montrichard plots, particularly in

the RD10 treatment. The proportion of branches pruned or not but with secondary suppressed buds ranged from 0.2 to 0.5.

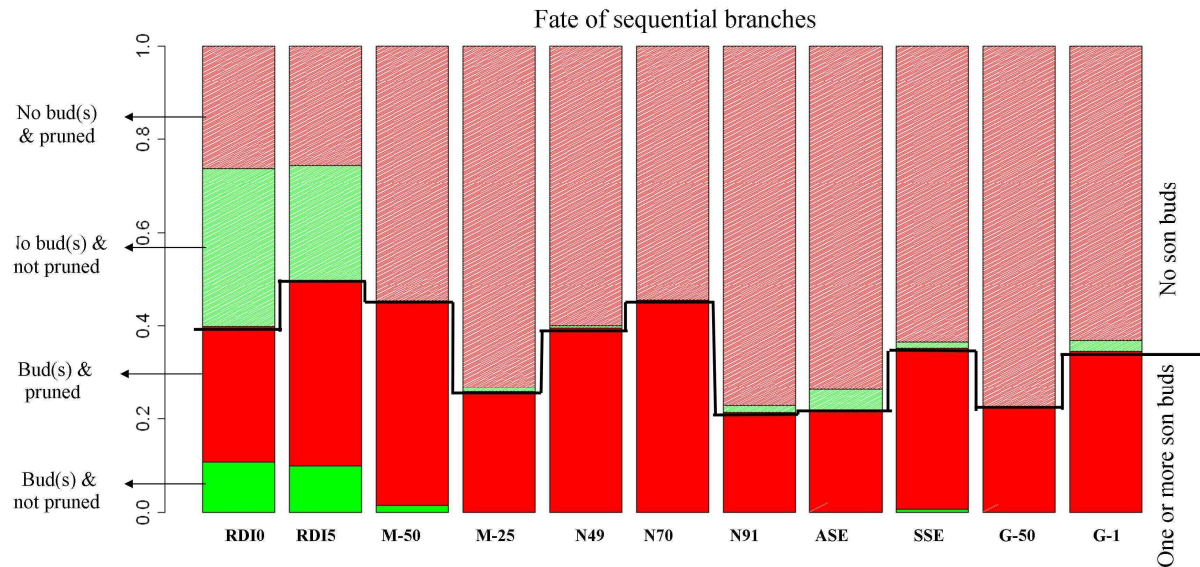


Fig. 2 Fate of sequential branches. Red areas represent pruned branches and green ones the persistent branches. For these two categories, the darkest colors indicate the part of the branches with one or several secondary epicormic buds. Branches with buds are therefore below the black broken line.

C.3.5.3 Ontogeny of suppressed buds of primary origin

The proportion of rameal sequences originating from suppressed buds of primary origin varied between 8 and 76%, with an average value of 46% and a median of 47% (Fig. 3). The remaining half of the rameal sequences originated from a branch. Figure 4a presents the possible fates of the suppressed buds of primary origin. The bar plot shows a large proportion of suppressed buds of primary origin that died without emission of buds or shoots, regardless of the treatment. Around 15% of suppressed buds of primary origin remained as buds (one single suppressed bud of primary origin or several suppressed buds of secondary origin). Approximately 25% developed into an epicormic sprout and approximately 60% died and were pruned.

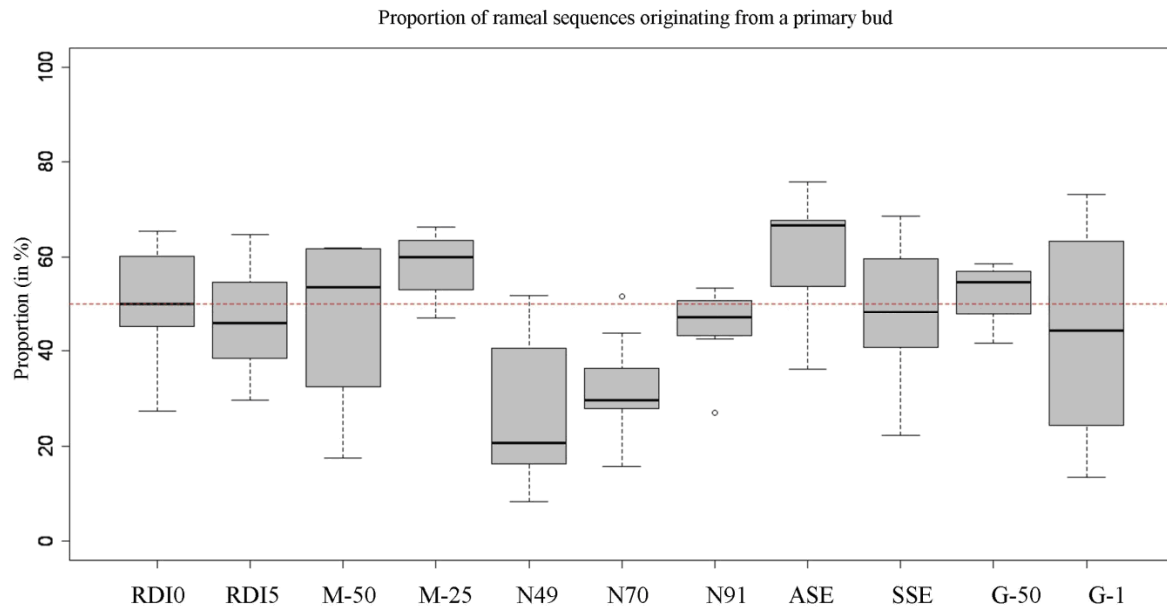


Fig. 3 Box plot of the proportion (in percentage) of rameal sequences originating from a suppressed bud of primary origin according to the treatment. The red horizontal dotted line indicates a reference proportion of 50%. Experimental stands are classified from left to right according to their increasing age (see Table 1).

C.3.5.4 Ontogeny of suppressed buds of secondary origin

As was previously shown, both primary suppressed buds and branches can give rise to suppressed buds of secondary origin. Indeed, we can observe on Fig. 4b that the large majority of secondary buds arose from these two categories. In addition, some secondary buds originated either from epicormic sprouts or directly from secondary suppressed buds. The proportion of these two latter categories increased with age.

Figure 4c shows that the fates of the suppressed buds of secondary origin were relatively homogeneous within each stand in terms of the proportion of dead buds, those that remained or those that developed (into several suppressed buds or into a shoot). For example, in the two sample plots of the Champenoux stand, very few secondary buds died without the emission of a bud or the development of a sprout (proportion close to 0.0%), while the average value for all stands was close to 13%. Moreover, we observed that the larger proportion (close to 85%) of secondary suppressed buds remained as such in the two samples. Additionally, we observed a higher epicormic shoot emission for this stand from secondary buds in the treatment without understory where the accompanying vegetation was removed, compared to the treatment with understory. This difference between the two treatments has already been reported by Morisset et al. (2012a).

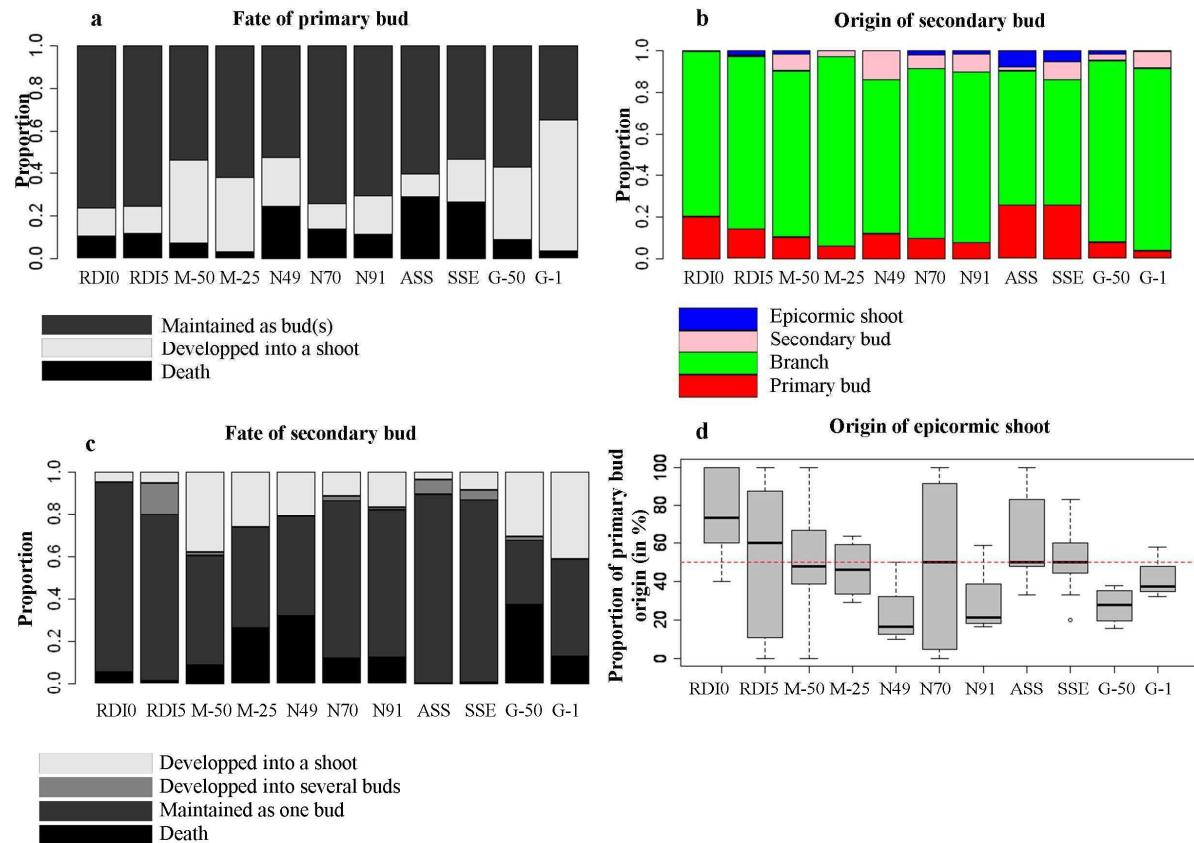


Fig. 4 Origin and fate of epicormics according to the treatment.

a/ Bar plot of fate of primary buds. From the darkest to the lightest shade of gray: the proportion of suppressed buds of primary origin that died without bud division or development into a sprout, the proportion of suppressed buds of primary origin maintained as a bud (or branched into several buds) and, finally, the proportion of primary buds developed into at least one epicormic shoot.

b/ Bar plot of the origin of secondary buds. Colors correspond to those used in the plugin “gourmands” and in Fig. 1: in red, primary bud origin; in green, branch origin; in pink, secondary bud origin; and in blue, epicormic shoot origin.

c/ Barplot of fate of secondary buds. From the darkest to the lightest shade of gray: in black, buds that died; those that remained without developing; those that branched into several secondary buds; and in the lightest gray, those that gave rise to a sprout.

d/ Box plot of the origin of epicormic shoots in percentage of shoots originating from suppressed buds of primary origin. The red horizontal dotted line indicates a reference proportion of 50% of primary bud origin.

C.3.5.5 Ontogeny of epicormic sprouts

The same analysis was undertaken for the epicormic sprouts. Figure 4d presents the possible sprout origins and Fig. 5 provides sprout fates. It should be recalled that there are only two possible origins for epicormic sprouts: a suppressed bud from either primary or secondary origin. The proportion of epicormic sprouts produced by suppressed buds of primary origin seems to decrease with age. However, this general trend is modulated by a stand effect. For example, the lowest proportion of epicormic sprouts originating from a primary bud observed in the Longchamp experiments (N49, N70 and N91) was related to the low proportion of rameal sequences initiated by a primary bud in these experiments (Fig. 3).

The epicormic shoots, either pruned or not, bearing suppressed buds or not, are illustrated on Fig. 5. Very few unpruned epicormic shoots bearing suppressed buds were observed, whereas numerous unpruned epicormic shoots were observed.

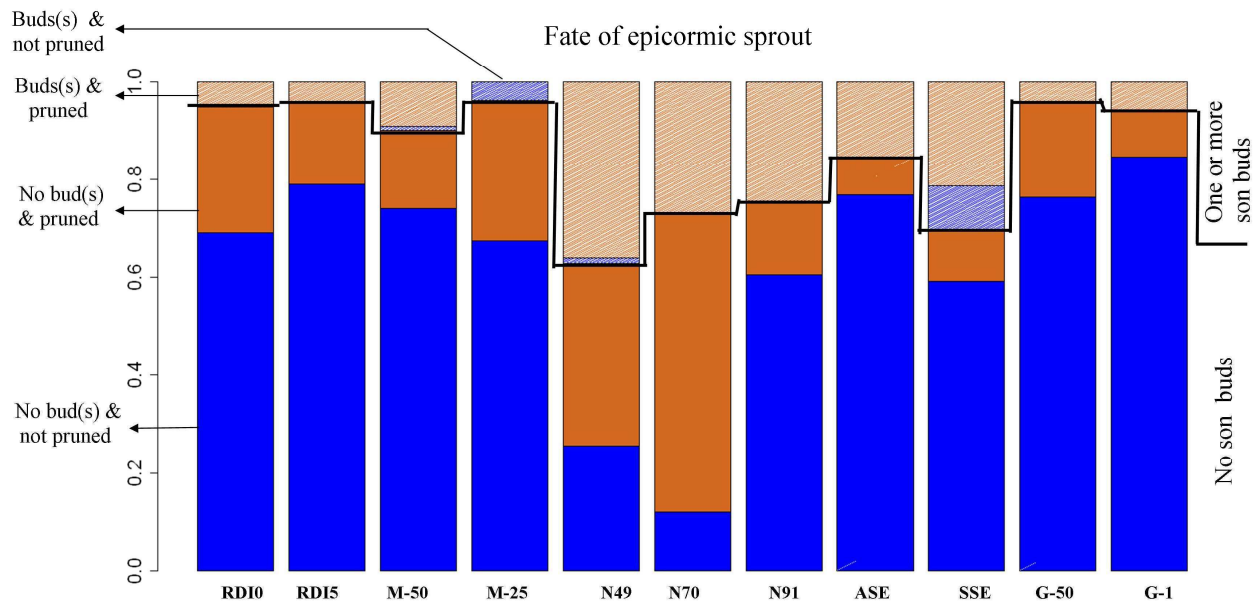


Fig. 5 Fate of epicormic shoots according to the treatment. Brown-orange areas represent pruned epicormic sprouts and blue ones sprouts not yet pruned. For these two categories, the darkest colors indicate the part of the branches that have not produced suppressed buds of secondary origin. Epicormic shoots without buds are therefore under the black broken line.

C.3.5.6 General dynamics of the epicormic composition

There is a strong relationship between the epicormic composition of a tree at the early stage (epic_IC2) and at sampling and felling time (epic_bark). The attributes of model-1 that quantify this relationship (Fig. 6) are provided in Table 3. We observed that the more numerous the epicormics were at 2 cm from the pith, the more numerous the epicormics were at the surface of the bark. The frequency of epicormics per meter ranged between 7 and 108 on the bark and between 7 and 109 at 2 cm from the pith. However, the average frequency of epicormics for all sample trees was greater at the bark surface: 46 compared to 39 near the pith. In parallel, the epicormic composition did change (pie charts on Fig. 6): at the bark surface, less suppressed buds of primary origin (19% versus 40% close to the pith), more suppressed buds of secondary origin (65% versus 58%) and more epicormic sprouts (16% versus 2%) were observed.

Model	Equation	Fixed effects	Value	p-value	Random effects	StdDev	rme	rmse
model-1	epic_bark~ a * epic_IC2	epic_IC2	1.10	0.00	Tree Treatment	0.00 0.24	-2.9	16
model-2	epic_bark~ a * rameal sequences	rameal sequences	1.20	0.00	Tree Treatment	0.31 0.21	0.19	19
model-3	epic_bark~ a + b * epic_pith	Intercept epic_pith	15.90 1.60	0.00 0.00	Tree Treatment	10.00 5.70	- 0.48	17

Table 3: Model attributes. “model” is the equation, “fixed effect” is the fixed effect(s) of the model, “value” is the coefficient of the fixed effect, “p-value” is the error of the first kind, “random effect” is the random effect used in the model, “StdDev” is the standard deviation of the random effect, “rme” is the marginal root mean error, and “rmse” is the marginal root mean squared error. “rme” and “rmse” are thus calculated with only the fixed effects.

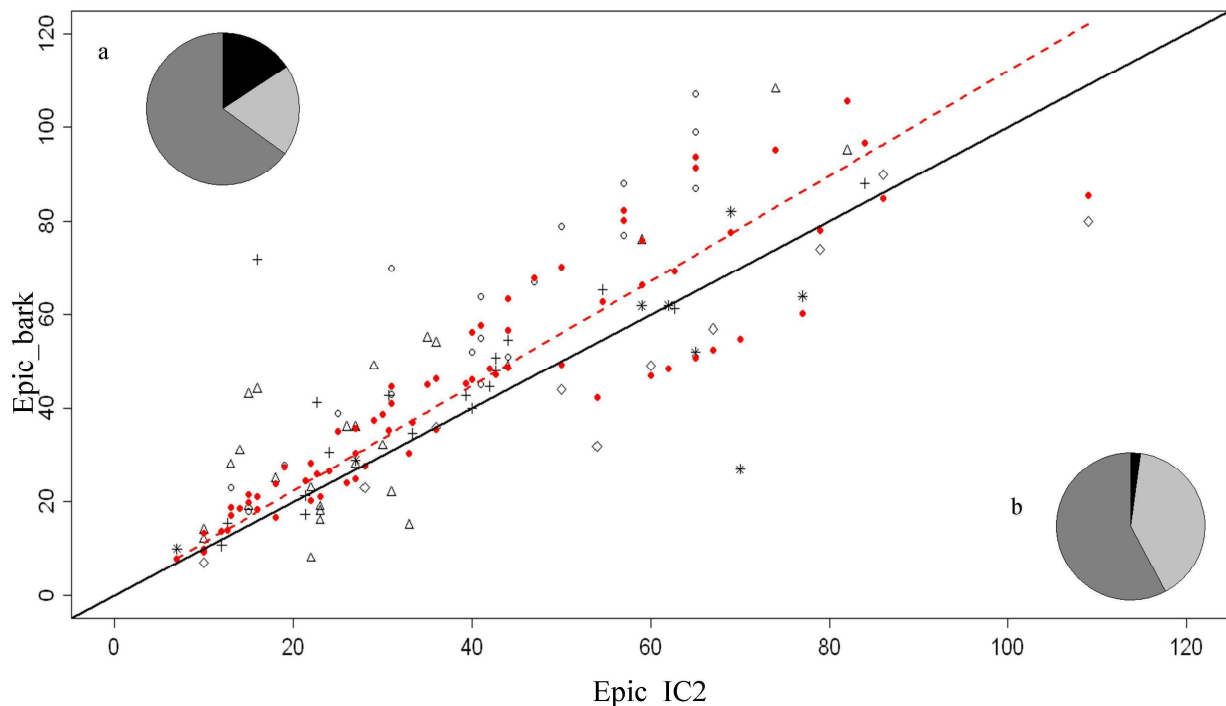


Fig.6 Relationship between the epicormic compositions at 2 cm from the pith and those close to the bark. Black symbols represent the observed values (circle for Champenoux, triangle for Longchamp, cross for Montrichard, rhomb for Tronçais_m, and star for Tronçais_g). Red points represent the predictions of the model, taking the random effect of the stand and the tree into account, and the red dotted lines represent the smoothing of the fitted values without the random effects. The black line represents the first bisector (1:1 line). Pie charts represent the epicormic composition at IC2 (b) and at

the surface of the bark (a) with the following codes: in gray, suppressed buds of primary origin; in dark gray, suppressed buds of secondary origin; and in black, epicormic sprout knots.

The correlation between the number of epicormics observable at the bark surface and the number of primary buds and branches inserted at the trunk pith was also computed (Fig. 7). The fitted model (model-2) is documented in Table 3. The relationship is strong with a root mean squared error equal to 0.4% of the mean of observed values. It can be seen on Fig. 7 that the predictions were above the 1:1 line. The trend therefore represents a general increase of the frequency of epicormics per meter from the pith to the bark.

A third model (model-3) establishes the relationship between the frequency per meter of epicormics at the surface of the bark and the frequency per meter of suppressed buds of primary origin (Table 3). This model shows a strong increase of the frequency of epicormics from the pith to the bark and a significant intercept term. In the two previous models, model-1 and model-2, the intercept term was not significant. The relationship is still strong in model-3 with a root mean squared error equal to 1% of the mean of the observed values.

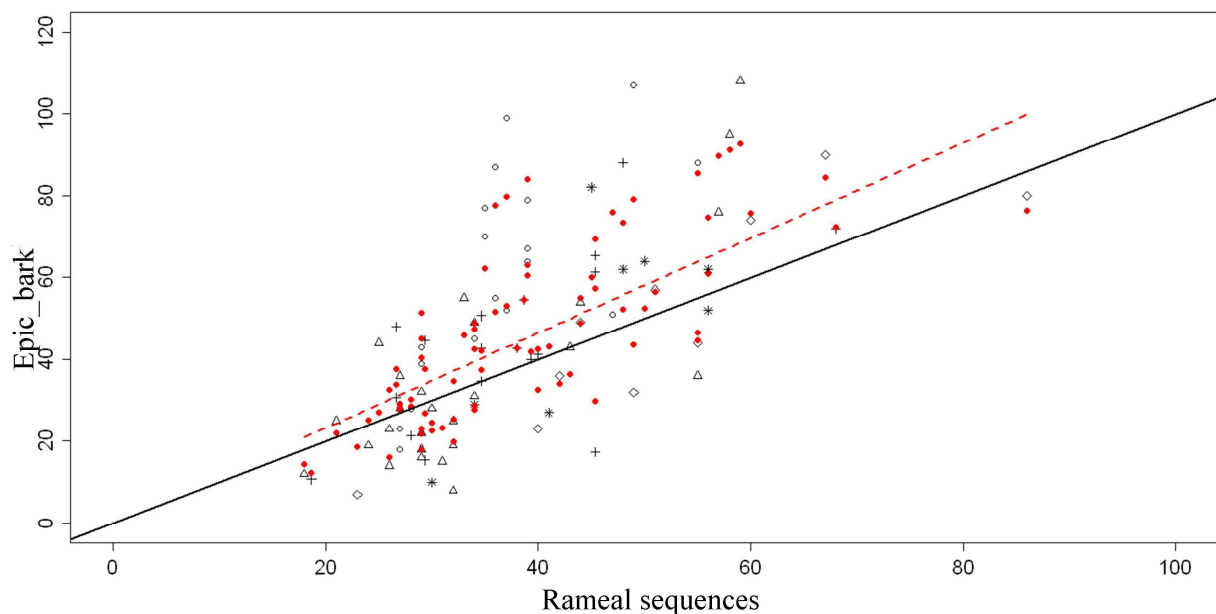


Fig.7 Correlation between the epicormics at the surface of the bark and the frequency of rameal sequences. Black symbols represent observed values (circle for Champenoux, triangle for Longchamp, cross for Montrichard, rhomb for Tronçais_M, and star for Tronçais_G). Red points represent the predictions of the model (model-2), taking the random effect of the stand and the tree into account, and the red dotted lines represent the smoothing of the fitted values without the random effects. Finally, the black line represents the first bisector (1:1 line).

C.3.6 Discussion and perspectives

C.3.6.1 Origin of rameal sequences: branches or suppressed buds of primary origin

The first important result of this study concerns sequential branches. There was a high homogeneity in terms of their frequency per meter of stem (around 20), regardless of the treatment. We also observed that the proportion of pruned branches was not the same in every stand and treatment. This proportion was lower in the Montrichard treatments. This can be explained by the younger age of the Montrichard stand and by the very heavy thinning in the RD10 experiment, resulting in longer branches. These branches that had not yet been pruned still had the capacity to produce secondary buds, even if it was only recently

demonstrated (Morisset et al., 2012b) that the majority of buds are set at their base. The population of “No buds & not pruned” especially contributes to increasing the population of “No buds & pruned” and, to a lesser extent, the “Buds & pruned” population.

Concerning the other origin of rameal sequences, i.e., suppressed buds of primary origin, it should be recalled that Fontaine et al. (2001) showed that: (1) suppressed buds and branches originate from axillary buds; (2) there are approximately 75 axillary buds per meter for sessile oak; and (3) a third of them die, a third remain on the stem as suppressed buds and a third develop into a branch. These results were obtained by the observation in 1997 of the 1994 annual shoot of sessile oaks belonging to the Montrichard experimental stand. Our tomographic analysis provided very coherent results for the two Montrichard plots: approximately 40 suppressed buds of primary origin and branches per meter (equivalent to the sequential sequences), compared to approximately 54 rameal sequences in the previous study. Moreover, we once again found that around 50% of the remaining axillary buds resulted in a primary epicormic bud and the other 50% in a sequential branch.

We found quite similar results in the Tronçais plots but not in the Longchamp experiment where the frequency per meter of suppressed buds of primary origin was clearly lower for two of the three treatments. These differences cannot be attributed to silvicultural operations since the annual trunk shoots studied were already formed when the silvicultural treatments were begun. Moreover, the very different treatments applied in the same stand (as in the two Montrichard stands) did not show large differences. The differences observed could instead be explained by a more or less larger proportion of axillary buds that died and did not transform into suppressed buds. The reason for that is unknown. As a conclusion, the trends shown by Fontaine et al. (2001) are therefore roughly the same as the ones that we found. We must, however, call attention to the wide variability between trees and stands.

C.3.6.2 Ontogeny of suppressed buds

Suppressed buds of primary origin are often pruned without the emission of epicormic sprouts or buds. Nevertheless, the trajectory of buds in a strictly transversal plane increases the risk of formation of bud clusters and, therefore, of large defects in the wood. Moreover, the frequency of suppressed buds of primary origin is more variable than the frequency of branches. Tree quality may thus be influenced by the frequency per meter of suppressed buds of primary origin.

Suppressed buds of secondary origin were mainly produced by branches. The small proportion of the other production origin seemed to evolve with age. On the one hand, while the proportion of suppressed buds of primary origin decreases, the proportion of suppressed buds of secondary origin and of epicormic shoots increases with age. This can be explained by the inevitable decrease in the number of primary buds still alive on a stem portion with increasing age and their transformation into other epicormic types. The Longchamp stands seem to behave somewhat according to this trend. This is probably because although 1960 is the accepted full-mast year of tree origin, it is suspected that 1949 was another full-mast year (Morisset et al., 2012b). Thus, the trees originating from the earlier full-mast could be the oldest trees in our sample. Knowing the origin of secondary buds is crucial when predicting their fates. Indeed, it was shown (Morisset et al., 2012b) that the insertion of suppressed buds of secondary origin is not the same for branches as for epicormic shoots. In the first case, insertion of secondary buds does not occur on a strictly transversal plane; conversely, the buds are produced all along the branch knot, up to their proximal end. In the second case, buds are emitted with close azimuthal angle directions on a strictly transversal plane. As a result, they are more likely to gather into complex epicormics such as burls, detrimental to wood quality. Nevertheless, the fate of secondary buds is not induced by their origin alone. The effects of the stand (age, environment, etc.) and of the treatment were also demonstrated. As in the Champenoux experiment (Morisset et al., 2012a), we also found the greatest development of secondary buds into sprouts on shoots in the “without accompanying vegetation” treatment.

C.3.6.3 Epicormic sprout ontogeny

The origin of epicormic shoots was partly explained by tree age: the older the tree was, the lower the number of suppressed buds of primary origin maintained as such, the lower the frequency of epicormic shoots originating from these buds, and the higher the frequency of epicormic shoots originating from secondary buds. As for secondary bud origin, and perhaps for the same reasons, the Longchamp experiments behaved somewhat according to this trend.

The production of epicormic shoots is mainly explained by a tree effect. It was shown by Morisset et al. (2012b) that trees have specific capacities to sprout, depending on the frequency of available buds and of bud reactivity to burst. We observed a strong stand effect in our study. For comparable ages and silvicultures, the average number of epicormic shoots for a stand can be very different. In addition, the authors showed that suppressed buds of secondary origin are produced by epicormic shoots near their pruned end (we observed the very low proportion of unpruned sprouts bearing suppressed buds of secondary origin) and on a strictly transversal plane (with the risks of emergence of complex defects in the wood as previously mentioned).

C.3.6.4 General dynamics of the epicormic composition

X-ray computed tomography allowed us to quantify the correlations between the epicormic compositions at two different stages of tree life.

First, we tested the correlation between the bark and an early stage when the log diameter was 4 cm. We highlighted a strong relationship between the frequencies of epicormics at both stages. The linear model fitted was close to the 1:1 relationship. This implies that the frequency of epicormics per meter remains stable during tree growth. However, while the frequency per meter remains unchanged, the composition of the different types of epicormics was not the same. The older the trees were, the more numerous the epicormic shoots and secondary buds were, implying that there were less primary buds in the epicormic composition. This is in accordance with the results of Colin et al. (2010a). This modification of the proportions in the epicormic composition was particularly due to the fact that some trees developed numerous epicormic shoots, which has already been demonstrated by Morisset et al. (2012a). Moreover, we tested several explanatory variables in order to improve the correlation, including log diameter, log height, age and radial increment. None of these variables were significant in the model. The effect of the epicormic composition at an early stage is therefore particularly significant.

We further established the relationship between the frequency of rameal sequences (branch knots and/or traces of suppressed buds of primary origin) at the pith and the frequency of epicormics at the bark surface. The correlations established were high, regardless of the number of branches added or not to the epicormic frequencies. However, in the model, which did not include the number of branches, the intercept was significant. In fact, the value of the intercept was close to the average frequency of branches per meter for all of the trees in the study. This can be explained by the strong homogeneity of the frequency of branches per meter between experiments and plots.

C.3.6.5 About the sampling and the methodology

The log sampling suffered slightly from a lack of consistency. The number of logs sampled in each experimental stand was different. In addition, log sampling was different in the Montrichard stand than in the other stands. Moreover, the RDI values of the forest stands of Champenoux and Longchamp were unknown at felling time. Plus, sample trees were unfortunately not felled at harvest stage. The quantification of the epicormic ontogeny at this latter stage would have been more interesting. For that, due to the tomography restriction on

trunk diameters of less than 45 cm, it would be necessary to saw thicker trunks before subjecting the sample to tomographic analysis. However, despite all these limitations, very innovative results were obtained.

C.3.6.6 Silvicultural outcomes

Since several variables such as log diameter, log height, age and radial increment were not significant in the above-mentioned models, the epicormic composition at early stages (when the trunk diameter was around 4-cm thick) seems to strongly determine the future quality of the wood, at least up until the time when the trees were sampled and felled in our study. The more numerous the buds are at the early stage, the more epicormics that will be present in subsequent years on the trunk surface. This result has tremendous consequences in terms of the silvicultural selection of crop trees. These trees must be selected early, with the fewest possible number of epicormics and, especially, of suppressed buds. The best time to select these trees could be when the stand is thinned for the first time, i.e., when the trees are 12-14 m high (Jarret, 2004; Sardin, 2008). The bark would then not yet be too thick and would have no cracks that could eventually conceal suppressed buds. Additional subsequent observations of the epicormics on the trunks may help to refine the first selection of crop trees.

We were also concerned with the relationship between the number of epicormics close to the bark and the number of rameal sequences (or only suppressed buds of primary origin) at the pith. These relationships were both very good and we concluded that the current epicormic composition is strongly influenced by the number of suppressed buds. This number of suppressed buds per meter is itself influenced by the total number of axillary buds that develop during height growth in the early stages: the shorter the successive annual shoots are, the higher the number per meter of limits between successive annual shoots and of branches, both sites where axillary buds are formed and where related suppressed buds remain (Colin et al., 2010c). The effect of height growth undoubtedly interacts with a genetic effect. In terms of silvicultural recommendations, this means that dynamic height growth must be promoted while avoiding: (1) too much competition with grasses and other plants in the early growth stages, (2) herbivory, and (3) frosts that regularly limit height growth and provoke forking. Stand stocking must later be optimized to encourage the rapid natural shedding of branches.

C.3.6.7 Ecological outcomes

The results of this paper have far-reaching ecological consequences. First, it should be recalled that sprouting may occur not only on trunks but also within crowns (Gordon et al., 2006) and on stumps (Del Tredici, 2001) from a large variety of generally proventitious structures such as suppressed buds in isolation or in more or less complex epicormics (bud clusters, picots, burls, etc.), originating from ordinary or accessory axillary buds (Kauppi et al., 1987; Burrows et al., 2008), epicormic strands or strips (Burrows, 2002), detached meristems (Fink, 1984) and lignotubers (Del Tredici, 2001). Second, epicormic shoots fulfill various biological functions such as programmed developmental functions (Ishii et al., 2001), adjustments to different out-of-the-ordinary situations such as progressive or abrupt changes in resource availability, individual survival functions (Ishii et al., 2007) and repair and regenerative functions. Ecological functions mainly originate from these regenerative functions. By expanding on the observations of Clarke et al. (2010), it can be hypothesized that trees and stands are shaped by manifold disturbances in addition to fire especially in Mediterranean regions, such as mammalian and insect herbivory, strong winds, especially in temperate regions, droughts, and human activities such as pruning, coppicing and pollarding. Understanding plant resprouting is a crucial challenge to better assess the ecology of disturbance-induced plant and biome responses (Clarke et al., 2010). This paper proposes botanical methodologies to quantify the available epicormics, i.e., to quantify the ontogenic

stage at which disturbances may occur. Moreover, this paper suggests that the frequency of the epicormics present depends on what was present very early in the tree life, which in turn depends on early stem elongation in combination with genetics. This means that the disturbance-induced response would be developed very early in the tree life and would have a strong inter-tree/within-species variability. The suggestion of such a within-species tree effect is far from the assumption of a binary response of sprouter/non-sprouter for each species. In addition, this paper highlights the tremendous contribution of secondary buds originating from primary buds, sequential or epicormic branches, a contribution that has rarely been mentioned in studies on disturbance-induced sprouting.

It is obvious that what has been reported for sessile oak in relation to epicormics with the potential to sprout cannot be extrapolated to others species. However, the methodologies presented here may be used for this validation. As highlighted by Clarke et al. (2010), species should also be compared on the basis of bud protection by bark (Fink, 1983) and carbohydrate supply possibilities, although it is highly probable that both of these factors depend on the tree part that is expected to sprout (Morisset et al., 2012a).

C.3.7 Conclusion

This study is the first quantification of sessile oak epicormic ontogeny from data recorded by CT on a relatively large sample of logs. New information about this ontogeny was obtained. Moreover, we confirmed that the epicormic composition at early growth stages has a considerable impact on the epicormic composition in subsequent years. This result is crucial and has tremendous implications in silviculture and ecology. Trees with low epicormic composition or epicormic potential when young, in combination with large annual height growth increments, must be selected to constitute the crop tree population and to characterize those individuals that cannot easily sprout after a disturbance has occurred. All of these conclusions must now be validated on commercial-size trees in view of establishing relevant correlations between juvenile and adult trees and on species that are dominant forest components in disturbed environments.

C.3.8 Acknowledgements

We wish to warmly thank Nathalie Bréda (INRA), responsible for the Champenoux experiment, Didier François and Bruno Chopard (ONF), responsible for the Longchamp experiment, Danier Rittié (INRA), responsible for the Tronçais experiment, the technicians, Frédéric Bordat and Bruno Garnier (INRA), who felled the sample, and Charline Freyburger, in charge of X-ray tomography. This work was financially supported by ONF and INRA (PhD grant of J.-B. Morisset).

C.3.9 Bibliography

Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J., 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*. 11, 36-42.

Andreu, J. P., Rinnhofer, A., 2003. Modeling knot geometry in Norway spruce from industrial CT images. In: Bigün, J. and Gustavsson, T. (Editors), *Proceedings of Image Analysis, 13th Scandinavian Conference (SCIA)*, Halmstad, Sweden. Springer-Verlag Berlin. 2749, 786–791.

Bhandarkar, S. M., Faust, T. D., Tang, M., 1999. Catalog: a system for detection and rendering of internal log defects using computer tomography. *Mach Vis Appl*. 11, 171–190.

Bhandarkar, S. M., Luo, X. Z., Daniels, R. F., Tollner, E. W., 2008. Automated planning and optimization of lumber production using machine vision and computed tomography. *IEEE Trans Autom Sci Eng*. 5, 677–695.

Morisset, Mothe, Colin (2012). Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith-to-bark correlations: Silvicultural and ecological implications. *Forest Ecology and Management* 278: 127-137.

- Björklund, L., Petersson, H., 1999. Predicting knot diameter of *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scand J For Res.* 14, 376–384.
- Burrows, G.E., 2002. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) – implications for fire resistance and recovery. *New Phytol.* 153, 111–131.
- Burrows, G.E., 2008. Syncarpia and *Tristaniaopsis* (Myrtaceae) possess specialised fire-resistant epicormic structures. *Aust. J. Bot.* 56, 254–264.
- Clark, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., 2010. Resprouting as a key functional trait in woody plants - challenges to developing new organizing principles. *New Phytol.* 188, 651-654.
- Colin, F., Robert, N., Druelle, J.L., Fontaine, F., 2008. Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Ann. For. Sci.* 65, 508-518
- Colin, F., Mechergui, R., Dhôte, J.F., Fontaine, F., 2010a. Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Ann. For. Sci.* 67, 813-822.
- Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010b. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases preliminary results and perspectives. *Trees-Struct Funct.* 24, 953-967.
- Colin, F., Ducouso, A., Fontaine, F., 2010c. Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Ann. For. Sci.* 67, 312-323.
- Colin, F., Sanjines, A., Fortin, M., Bontemps, J.D., Nicolini, E., 2012. Epicormics on *Fagus sylvatica* in relation to primary and secondary growth. *Ann of Bot* (submitted)
- Del Tredici, P., 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *Bot. Rev.* 67, 121-140.
- Dhôte, J.F., 1997. Effets des éclaircies sur le diamètre dominant dans les futaies régulières de Hêtres ou de Chêne sessile. *Rev. For. Fr.* XLIX, 557–578.
- Fink, S., 1983. The occurrence of adventitious and proventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *Am. J. Bot.* 70, 532-542.
- Fink, S., 1984. Some cases of delayed or induced development of axillary buds from persisting detached meristems in conifers. *Am. J. Bot.* 71, 44-51.
- Fink, S., 1999. Pathological and Regenerative Plant Anatomy. *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Borntraeger, Berlin Stuttgart.
- Fontaine, F., Druelle, J.L., Clément, C., Burrus, M., Audran, J.C., 1998. Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. I. In the 5 years following initiation. *Trees-Struct Funct.* 13, 54-62.
- Fontaine, F., Kiefer, E., Clément, C., Burrus, M., Druelle, J.L., 1999. Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Trees-Struct Funct.* 14, 83-90.
- Fontaine, F., Colin, F., Jarret, P., Druelle, J.L., 2001. Fate of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees: first results. *Ann For Sci.* 58, 583-592.
- Fontaine, F., Jarret, P., Druelle, J.L., 2002. Study and monitoring of epicormic buds that produce shoots in sessile oak. *Rev. For. Fra.* 54, 337-356.
- Fontaine, F., Mothe, F., Colin, F., Duplat, P., 2004. Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees-Struct Funct.* 18, 295-306.

- Funt, B.V., Bryant, E.C., 1987. Detection of internal log defects by automatic interpretation of computer-tomography images. For Prod J. 37, 56–62.
- Gordon, D., Rosati, A., Damiano, C., Dejong, T.M., 2006. Seasonal effects of light exposure, temperature, trunk growth and plant carbohydrate status on the initiation and growth of epicormic shoots in *Prunus persica*. J. Hortic. Sci. Biotechnol. 81, 421-428.
- Ishii, H., Ford, E.D., 2001. The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. Can. J. Bot. 79, 251-264.
- Ishii, H., Ford, E.D., Kennedy, M.C., 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. Tree Physiol. 3, 455-462.
- Jarret, P., 2004. Chênaie Atlantique. Guide des sylvicultures, ONF, Editions Lavoisier, Paris.
- Kauppi, A., Rinne, P., Ferm, A., 1987. Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula-pubescens*. Flora. 179, 55-83. .
- Longuetaud, F., Mothe, F., Kerautret, B., Krähenbühl, A., Hory, L., Leban, J.M., Debled-Renesson, I., 2012. Validation of automatic knot detection and measurements from 3D X-ray CT-images of softwood beams. Comput Electron Agr. (submitted)
- Möberg, L., 2003. Models of internal knot properties for *Picea abies*. Forest Ecol Manag. 147, 123-138.
- Moreira, F., Catry, F., Duarte, I., Acacio, V., Silva, J.S., 2008. A conceptual model of sprouting responses in relation to fire damage: an example with cork oak (*Quercus suber* L.) trees in Southern Portugal. Plant Ecol. 201,77–85.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Bock, J., Bréda, N., Colin, F., 2012a. Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* Liebl. Constraints the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. Ann. Bot. 109, 365-377.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Chopard, B., François, D., Fontaine, F., Colin, F., 2012b. Does past emergence of epicormic shoots control current composition of epicormic types? Ann. For. Sci. 69, 139-152.
- Nordmark, U., 2003. Models of knots and log geometry of young *Pinus sylvestris* sawlogs extracted from computed tomographic images. Scand J For Res. 18,168–175.
- Oja, J., 2000. Evaluation of knot parameters measured automatically in CT-images of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Holz als Roh- und Werkstoff. 58,375–379.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Development Core Team 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102.
- R Development Core Team., 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J Agric Res. 46, 627-638.
- Sardin, T., 2008. Chênaies continentales. Guide des sylvicultures, ONF. Edition Lavoisier, Paris.
- Spiecker, H., 1991. Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astereinigung von Trauben und Stieleichen (*Quercus petraea* L. und *Quercus robur* L.). Schriftenreihe des landesforstverwaltung Bd. 150, 72

Wignall, T.A., Browning, G., 1988. The effects of stand thinning and artificial shading on epicormic bud emergence in pedonculate oak (*Quercus robur* L.). *Forestry*. 61, 45-59.

Wignall, T.A., Browning, G., Mackenzie, K., 1987. The physiology of epicormic bud emergence in pedonculate oak (*Quercus robur* L.). Responses to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry*. 60, 45-56

D Conclusions

D.1 Acquisition de connaissances sur l'ontogénèse épïcormique

L'un des objectifs de cette étude était l'acquisition de connaissances sur l'ontogénèse des épïcormiques du chêne sessile. La tomographie RX et les logiciels d'analyses développés en parallèle nous ont permis de l'atteindre et de pouvoir résumer l'ontogénèse épïcormique du chêne et ses grandes caractéristiques. Au travers des différentes publications scientifiques, nous avons donc pu mettre en évidence les points suivants.

- Chez le chêne sessile, l'origine de la ramification est le bourgeon proventif (bourgeon axillaire) qui évolue soit en bourgeons proventifs primaires, soit en branche séquentielle. Il n'y a donc pas de bourgeons adventifs (Morisset *et al.*, 2012a,b et c).
- D'un individu à l'autre, quelle que soit la sylviculture, le nombre de branches séquentielles mises en place par mètre est relativement stable et se situe aux alentours de 20 branches/mètre. En revanche, le nombre de bourgeons proventifs primaires qui se maintient est lui assez variable, environ 18 par mètre avec un écart type de 8 (Morisset *et al.*, 2012c).
- Les branches et les bourgeons proventifs primaires peuvent donner naissance à des formations épïcormiques secondaires. La capacité qu'ont les arbres à mettre en place ces formations leur est propre. On parle « d'effet arbre » (Morisset *et al.*, 2012a,b et c).
- La mise en place de gourmands est favorisée par l'absence de végétation d'accompagnement. Cela peut s'expliquer par un accès plus facile à l'eau, la lumière et les réserves en carbohydrates (Morisset *et al.*, 2012a).
- L'émission de gourmands favorise la mise en place d'amas de bourgeons, de gourmands et de broussins quelques années plus tard. Les branches séquentielles favorisent plus la mise en place de bourgeons proventifs secondaires isolés (Morisset *et al.*, 2012b).
- Le cortège épïcormique d'un arbre près de l'écorce est fortement lié à son cortège épïcormique près de la moelle (coefficient de détermination supérieur à 0.8). Par extrapolation on peut en déduire que le cortège épïcormique d'un arbre jeune nous renseigne sur son cortège épïcormique futur (Morisset *et al.*, 2012c).

D.2 Conséquences pour la sylviculture

Les connaissances ainsi acquises sur l'ontogénèse des épïcormiques du chêne nous permettent de tirer des conclusions quant à la sylviculture de ce dernier dans le but de favoriser la production de bois d'œuvre de qualité.

La première recommandation sylvicole pouvant être énoncée est la sélection précoce des arbres d'avenir en prenant en compte non seulement les caractéristiques dendrométriques des tiges (forme de la tige, vigueur...), mais aussi leur potentiel et cortège épïcormique. Un arbre présentant pas ou peu de formations épïcormiques sur sa tige dans ses stades juvéniles n'en présentera pas davantage arrivé à maturité commerciale.

Une seconde recommandation concerne l'accompagnement des chênes de l'étage principal par un sous étage. Le maintien d'une végétation d'accompagnement dense permet de modérer la mise en place et le développement des formations épïcormiques les plus préjudiciables à la qualité du bois d'œuvre telles que les gourmands. En présence d'un sous

étage et toutes choses égales par ailleurs, les chênes présentent moins de gourmands, et les gourmands tout de même présents sont moins vigoureux.

Enfin, il a été montré que, en restant dans une gamme classique, la sylviculture ne jouait qu'un faible rôle sur la mise en place et le développement des formations épïcormiques. Par contre des éclaircies de très forte intensité entraînent une augmentation significative du nombre de gourmands émis ce qui est préjudiciable à la qualité des bois d'œuvre.

E Perspectives et ouvertures

E.1 Perspectives d'application à des chênes matures

Les études menées sur l'ontogénèse des épïcormiques ont été réalisées sur des chênes n'ayant pas encore atteint la maturité commerciale ; leur diamètre à 1m30 est en effet inférieur à 45 cm. Ceci ne permet pas de classer les meilleurs grumes dans la qualité A (45 cm est le diamètre minimum pour les grumes de qualité A). Une étude, portée notamment par un stage de M2 que j'ai encadré a donc été réalisée (Sangay, 2012) avec pour objectif d'échantillonner des chênes en âge de récolte et d'observer grâce au scanner l'ontogénèse de leurs épïcormiques. Les résultats de cette étude, en cours, ne sont cependant pas encore disponibles. Néanmoins, le protocole expérimental comprenant la description des parcelles d'étude et des mesures réalisées *in-situ* et *ex-situ* sont disponibles dans l'annexe 1. Nous pouvons également présenter ici l'avancement des travaux, ainsi que les premiers résultats obtenus.

E.1.1 L'avancement des travaux

L'ensemble des mesures de terrain a pu être réalisé. Il en est de même pour la lecture de l'âge des arbres en comptant le nombre de cernes de croissance sur les rondelles prélevées au niveau de la souche. Les billons découpés en scierie ont également été scannés. Le marquage des traces raméales est en cours.

E.1.2 Les premiers résultats

Les premiers résultats de cette étude portent sur l'ontogénèse des broussins. En effet nous avons pu pour la première fois observer des broussins grâce à la tomographie RX. Ainsi nous avons pu remarquer que les broussins sont affiliés aux bourgeons épïcormiques primaires et secondaires parfois via un gourmand ou un amas. Nous avons également remarqué que les broussins peuvent, au même titre que les autres formations épïcormiques, se maintenir, se développer, ou même s'élaguer, ce qu'*a priori* nous ne pensions pas possible. Les broussins qui s'élaguent laissent parfois en place des bourgeons épïcormiques secondaires. Toujours concernant les broussins, nous avons également remarqué que leurs traces laissées dans les bois n'étaient pas toujours horizontales, à la différence des autres formations épïcormiques. Ces traces peuvent en effet présenter un angle d'insertion inférieur à 90° (elles remontent dans la grume) ; cela est surtout le cas des broussins organisés autour d'une branche gourmande comme l'illustre la figure 12. Ces résultats prometteurs feront l'objet d'une publication scientifique.

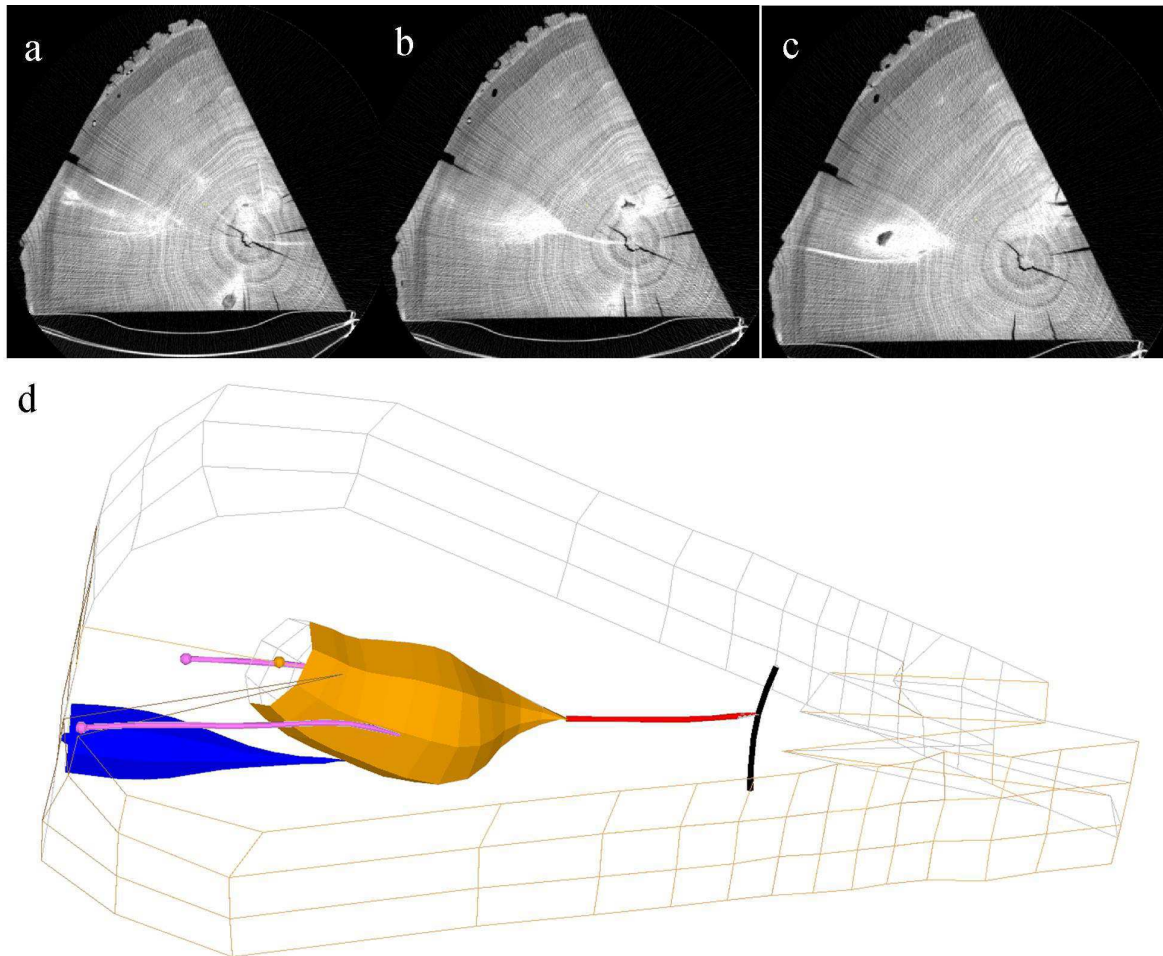


Figure 12 : Trace d'un broussin de chêne sessile observée par tomographie RX à différentes hauteurs dans le billon (a, b, et c) et sa représentation en 3D (d). On remarque que le broussin, issu d'un bourgeon épïcormique primaire, meurt et s'élague en laissant en place des bourgeons épïcormiques secondaires dont un se transforme en gourmand. On remarque également que la trace du broussin n'est pas horizontale et remonte légèrement, ce qui n'est jamais le cas pour les traces de bourgeons, primaires et secondaires, ou le nœud d'un gourmand.

E.2 Perspectives d'application sur l'émondage artificiel

Afin d'améliorer la qualité des grumes de chêne en réduisant l'impact des formations épïcormiques, pratiquer un émondage des gourmands a été imaginé. Si Kerr et Harmer (2001) ont montré qu'un simple émondage des gourmands n'a aucun effet sur la qualité des grumes, Gibaud (2009) et Reisser (2011) ont montré qu'un émondage minutieux des gourmands ainsi que des autres formations épïcormiques (bourgeons, picots, poils...) permettait d'améliorer significativement la qualité des grumes de chêne. Lors de son étude, Reiser (2011), stagiaire INFOMA¹² que j'ai co-encadrée, a observé par tomographie RX la qualité interne de billons émondés plus de 20 ans auparavant ; les résultats indiquent que l'émondage a été réalisé de manière satisfaisante dans la grande majorité des cas ; les bourgeons ont disparu et il n'y a absolument plus de possibilité que des bourgeons réapparaissent ou que d'autres types d'épïcormiques se forment. Par contre, si l'émondage n'est pas réalisé de façon précise, avec les outils appropriés, des bourgeons secondaires peuvent être à nouveau mis en place à partir du méristème encore présent de l'épïcormique

¹² INFOMA : Institut National de Formation des Personnels du Ministère de l'Agriculture

émondé. Les premières simulations de la rentabilité économique d'une telle opération (gain de qualité en fonction du temps et des coûts d'intervention) ont montré que pratiquer l'émondage permet d'accroître les bénéfices essentiellement car les arbres élagués renferment tous au moins de la qualité B. Cette rentabilité reste à confirmer en mesurant précisément le temps nécessaire pour émonder minutieusement chaque tige d'avenir. C'est l'objectif du stage de Roland Martin, stage de l'INFOMA¹³ réalisé au LERFoB en juin-août 2012.

E.3 Perspectives d'application sur la sélection génétique

Les résultats obtenus au cours des différentes études que nous avons réalisées sur l'ontogénèse épïcormique des chênes sessile ont pu ouvrir quelques perspectives de recherche et notamment en ce qui concerne l'amélioration et la sélection génétique des plants de chêne. C'est la notion « d'effet arbre » développée précédemment qui a permis d'imaginer les études ci-dessous.

La réflexion concernant les études génétiques à mener, en tenant compte de nos résultats, fera l'objet d'une intervention « Sessile oak X-ray scanning evidences strong correlations between close-to-pith and close-to-bark epicormics. Consequences for oak genetics. » par Francis Colin, Alexis Ducouso et Antoine Kremer au colloque IUFRO « Genetics of Fagaceae and Nothofagus » à Talence près de Bordeaux les 9 et 10 octobre 2012.

Deux points sont donc à distinguer. Dans un premier temps des études seront menées dans le but d'étudier l'héritabilité du caractère « peu ou pas de formations épïcormiques ». En effet, si ce caractère est fortement héritable, le choix des semenciers (à laisser en forêt lors des coupes d'ensemencement, ou aux pieds desquels les glands doivent être récoltés) sera très important et permettra de favoriser des arbres portant pas ou peu de formations épïcormiques.

Une seconde étude s'appuiera sur la comparaison de clones dans le but de repérer les zones du génome (QTL) qui codent pour la ramification séquentielle d'une part et épïcormique d'autre part.

E.4 Ouverture sur l'écologie : la plasticité épïcormique

La plasticité est la capacité pour un même génotype de présenter différents phénotypes en réponse à des modifications de son environnement (Bradshaw 1965, Coste 2008). La plasticité des épïcormiques n'a jamais été étudiée en raison d'un manque d'indices de plasticité fiables. Cela étant, les chênes sessiles (et pédonculés) sont connus pour avoir une forte capacité à mettre en place des pousses épïcormiques, notamment en réponse aux éclaircies. Ainsi, nous avons tenté d'étudier cette plasticité en créant un indice fiable sur la plasticité épïcormique des chênes sessiles et pédonculés. Les résultats de cette étude sont disponibles sous forme d'un article, soumis dans la revue « Forest Ecology and Management » et présenté dans l'annexe 2 de ce document. Le résumé, traduit en français, est proposé ci-dessous :

La plasticité des épïcormiques n'a jamais été quantifiée en raison d'un manque d'indices de plasticité. Cet article a donc pour but de quantifier cette plasticité en se basant sur un nouvel indice lié aux nombres et proportions d'épïcormiques. Les éclaircies sont les perturbations forestières les plus à même d'induire de la plasticité épïcormique. Chez les

¹³ INFOMA : Institut National de Formation des Personnels du Ministère de l'Agriculture

chênes sessiles et pédonculés, qui sont connus pour mettre en place de nombreux gourmands, la plasticité épïcormique est réputée importante et cela d'autant plus dans les parties hautes du tronc.

Cet indice est basé premièrement sur les fortes relations entre les gourmands ou les épïcormiques développés (gourmands + broussins + picots) et le nombre total d'épïcormiques relevés dans 6 peuplements expérimentaux de l'ONF ou de l'INRA. Cette relation s'appuie sur des observations internes de quelques billons obtenues par tomographie à rayons X assistée par ordinateur. Cet indice est quantifié par les rapports de cotes (odds-ratios) des effets des éclaircies ou de la portion de tronc, issus d'un modèle logistique ajustant la proportion de gourmands (ou épïcormiques développés) sur le nombre total d'épïcormiques.

Il a été montré que la plasticité avait été évaluée avec succès mais n'était pas très élevée. Comme attendu, les parties hautes du tronc sont plus plastiques que les parties basses. L'influence de la végétation d'accompagnement après l'éclaircie a été évoquée comme un facteur sérieux ayant amené à sous-estimer la plasticité. L'influence de l'ontogénèse et de la variabilité inter-arbre a également été montrée.

Le nouvel indice peut être utilisé sur diverses espèces et sur d'autres parties de l'arbre que le tronc comme la couronne ou la souche ou pour quantifier la plasticité face à d'autres perturbations forestières.

E.5 Ouverture à la mécanique du bois

Si les formations épïcormiques déprécient fortement les qualités esthétiques du bois d'œuvre de chêne, l'impact qu'elles ont sur les propriétés mécaniques des bois n'a que très peu été étudié. En s'appuyant sur la campagne d'échantillonnage de chênes matures présentée dans le premier paragraphe de cette partie 'Perspectives et Ouvertures », et en collaboration avec l'ENSAM¹⁴ une étude que j'ai co-encadrée (De Bonnechose, 2012) a été réalisée dans le but de tester les relations entre les propriétés mécaniques du bois (module d'élasticité et module à la rupture) et la présence des traces des différents types de formations épïcormiques et en particulier les bourgeons. Dans cette étude, les traces de broussins et de gourmands n'ont pas été différenciées des nœuds de branches séquentielles.

Les résultats de cette étude montrent que l'effet sur les propriétés mécaniques des traces raméales pourrait être mineur compte-tenu des effets importants et connus de l'angle des microfibrilles, de la différence bois de printemps bois d'été, du bois de réaction, du bois juvénile. Ainsi, il a été difficile d'établir un lien entre le volume d'épïcormiques présents sur un échantillon de bois et les modules d'élasticité ou de rupture. Cela étant, la présence d'épïcormiques n'empêche pas de déprécier le bois de chêne pour les usages nobles (pour des raisons esthétiques), pour la construction on doit néanmoins pouvoir utiliser tout le bois en dehors du noyau branchu séquentiel.

¹⁴ ENSAM : Ecole Nationale Supérieure des Arts et Métiers (ParisTech Cluny)

E.6 Vers la modélisation de l'extension du noyau branchu séquentiel par les épïcormiques

E.6.1 Principe

In fine, l'objectif des différentes études menées sur l'ontogénèse des épïcormiques du chêne devrait permettre d'alimenter le volet « qualité des bois » du simulateur de croissance Fagacées en apportant des précisions sur la nodosité séquentielle et épïcormique des chênes afin de prédire des assortiments de qualité des sciages plus réalistes. Le volet « qualité des bois » de Fagacées présente en effet, en fin de simulation, un module de billonnage qui permet d'évaluer le volume et la qualité du bois produit ainsi que les produits de première transformation que l'on peut tirer de chacun des arbres (Bucket *et al.*, 2005). Cependant, à l'heure actuelle, pour estimer la qualité du bois des billons, le simulateur ne se base que sur les caractéristiques dendrométriques de l'arbre et la nodosité est réduite au noyau branchu séquentiel adhérent ; les nœuds non adhérents des branches séquentielles mortes ainsi que les traces raméales des épïcormiques ne sont pas pris en compte.

Pour répondre à cet objectif d'amélioration de la prédiction de la qualité des bois d'œuvre produits, une stratégie d'assemblage de différentes études réalisées, en cours ou à venir, peut-être imaginée. Cette stratégie peut être succinctement présentée en 4 étapes (Figure 13) :

A/ l'étude de la variabilité inter et intra-peuplement nous permet d'attribuer, pour chaque arbre d'un jeune peuplement de chêne simulé, une probabilité d'avoir un certain potentiel épïcormique.

B/ Les hauteurs de première branche morte et verte sont modélisées, et à l'aide du simulateur de croissance Fagacées le noyau branchu séquentiel adhérent et non-adhérent est estimé.

C/ Parallèlement, au cours de la croissance des arbres dans Fagacées, les corrélations juvéniles / adultes permettent d'estimer le cortège épïcormique de chaque arbre en fonction de son âge et du potentiel épïcormique qui lui a été attribué.

D/ Enfin, l'étude des relations entre le cortège épïcormique d'un chêne observé au niveau de l'écorce et le volume de bois affecté par des nœuds épïcormiques nous permet pour chaque arbre du peuplement simulé de lui attribuer un volume de défauts épïcormique dans la grume et ainsi d'être plus juste lors de la désignation des produits de première transformation que l'on peut extraire de cette grume.

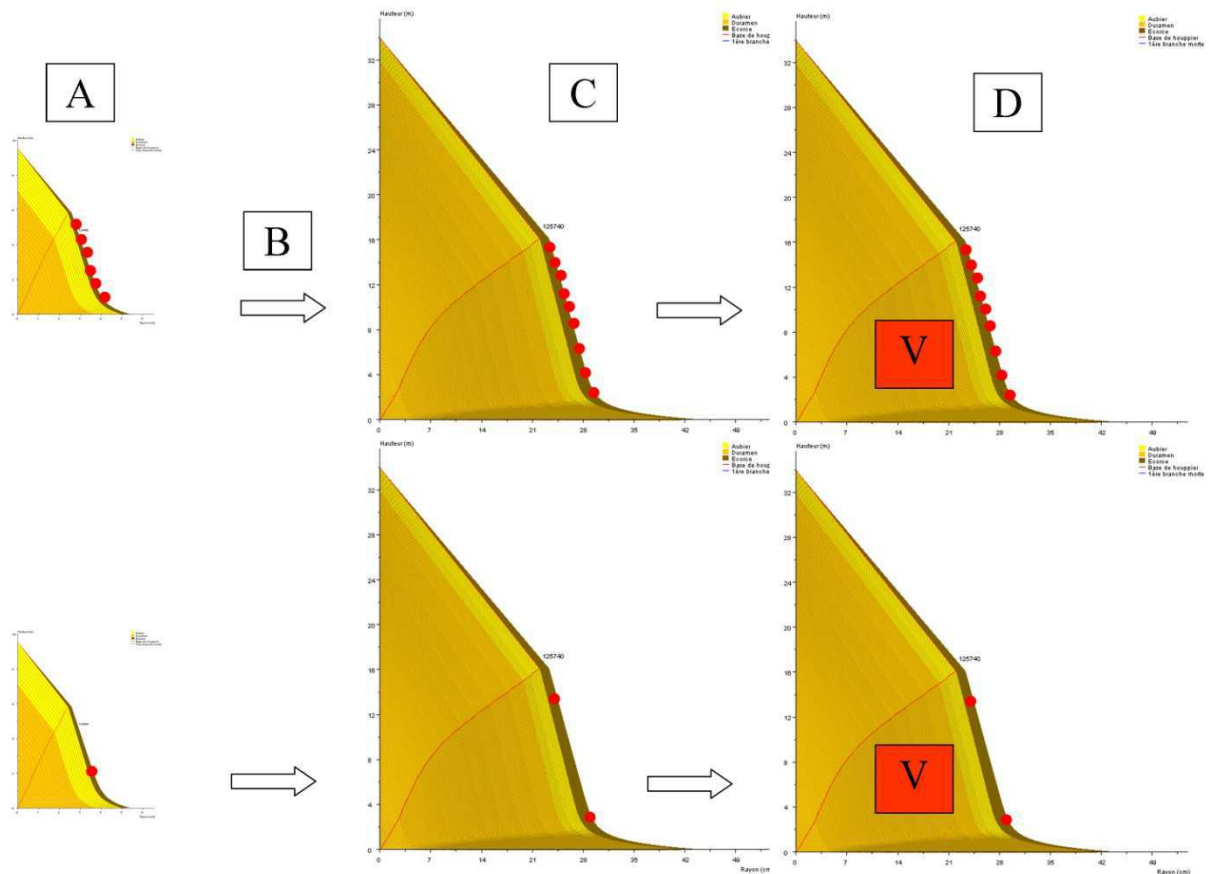


Figure 13 : Stratégie d'assemblage des différentes études. A/ Dans Fagacées, simulation d'un peuplement juvénile de chêne et attribution d'un potentiel épïcormique à chaque arbre en fonction de la variabilité intra-peuplement (les formations épïcormiques sont représentées par des points rouges). En haut cas d'un arbre présentant de nombreux épïcormiques, en bas cas d'un arbre en présentant peu. B/ Croissance du peuplement dans Fagacées et modélisation de l'enveloppe du cœur branchu adhérent et non adhérent (ligne rouge). C/ Evolution du cortège épïcormique en fonction du potentiel épïcormique attribué au stade juvénile. D/ Relation entre le cortège épïcormique au stade adulte observable au niveau de l'écorce et le volume (V) de défaut associé à l'intérieur de la grume.

E.6.2 Les études nécessaires

Quatre étapes majeures ont donc été proposées dans la stratégie de modélisation de l'extension du noyau branchu séquentiel par les épïcormiques. Nous allons les reprendre ici séparément afin de faire le point sur leur avancement.

E.6.2.1 Variabilité intra/inter peuplements

Au cours des nombreuses études sur les épïcormiques menées dans différents peuplements de jeunes chênes sessiles, nous avons pu remarquer que la variabilité inter-arbre était très importante concernant le nombre de formations épïcormiques par mètre sur les troncs ; c'est ce que nous avons nommé « l'effet arbre ». Mais au même titre que cette variabilité intra-peuplement, existe-il une forte variabilité inter-peuplement ; et peut-on quantifier ces deux variabilités ? Pour répondre à cette question une étude, que j'ai co-encadrée, a été menée (Duboscq, 2010) au cours de laquelle les histogrammes de répartition du nombre d'épïcormiques par mètre (sur le billon compris entre 1.5m et 2.5m) de 8 peuplements de chênes sessiles ont été comparés. Ces dispositifs sont situés en

Bourgogne, Franche-Comté et Lorraine et tendent à comparer différents scénarios sylvicoles tels qu'une sylviculture plus ou moins dynamique, ou encore des éclaircies ciblées (détourage) *versus* des éclaircies en plein. Le résultat principal de cette étude est que la variabilité inter-peuplement est bien moindre que la variabilité intra-peuplement. Ainsi, dans tous les dispositifs, le nombre total d'épicormiques par mètre est, pour plus de la moitié des arbres, compris entre 0 et 5. En retirant au cortège épicormique les amas et/ou les bourgeons isolés, c'est alors plus de 80% des arbres qui présentent moins de 5 formations épicormiques par mètre et cela est vrai quel que soit le dispositif d'étude ou la modalité (sylviculture appliquée). Le tableau 4 présente le pourcentage d'arbres au sein de chaque classe de nombre d'épicormiques, toutes modalités et tous dispositifs confondus.

Nombre d'épicormiques par mètre		0	1-5	6-15	16 et +
tous épicormiques	pourcentage	13%	57%	23%	7%
	pourcentage cumulées	13%	70%	93%	100%
hors bourgeons isolés	pourcentage	34%	49%	15%	3%
	pourcentage cumulées	34%	82%	97%	100%
hors bourgeons isolés et amas	pourcentage	50%	41%	8%	2%
	pourcentage cumulées	50%	91%	98%	100%

Tableau 4 : Proportion d'arbres en fonction du nombre de formations épicormiques, par mètre sur le billon 1.5-2.5 m tous dispositifs et toutes modalités confondus (Duboscq, 2010)

Cette étude s'appuie sur des peuplements âgés de 15 à 50 ans environ. Or à 50 ans l'effet de la sylviculture sur la variabilité intra-peuplement est déjà présent, les arbres présentant le plus de formations épicormiques ont été éliminés ; de plus, les simulations sous Fagacées débutant pour des arbres âgés de 15 ans, il faudrait pouvoir confirmer ces résultats sur des peuplements plus jeunes. Enfin les dispositifs sont tous situés dans des régions proches les unes des autres et ne couvrent pas l'aire de répartition naturelle du chêne sessile en France. Une campagne d'échantillonnage couvrant au mieux l'aire de répartition du chêne sessile dans des peuplements âgés d'une quinzaine d'année serait donc intéressante afin de confirmer et d'affiner ces résultats.

De plus, au cours de cette étude, la relation entre les mesures réalisées sur le billon de 1 mètre précédemment cité et le reste de la grume a été étudiée (Figure 14). Il en ressort que les effectifs d'épicormiques sur le billon situé entre 1.5 et 2.5m sont très fortement liés aux effectifs d'épicormiques sur les 4 premiers mètres de la grume (relation linéaire avec $R^2 = 0.85$). Les comptages menés sur ce billon de 1 mètre sont donc représentatifs des arbres, et donc des peuplements.

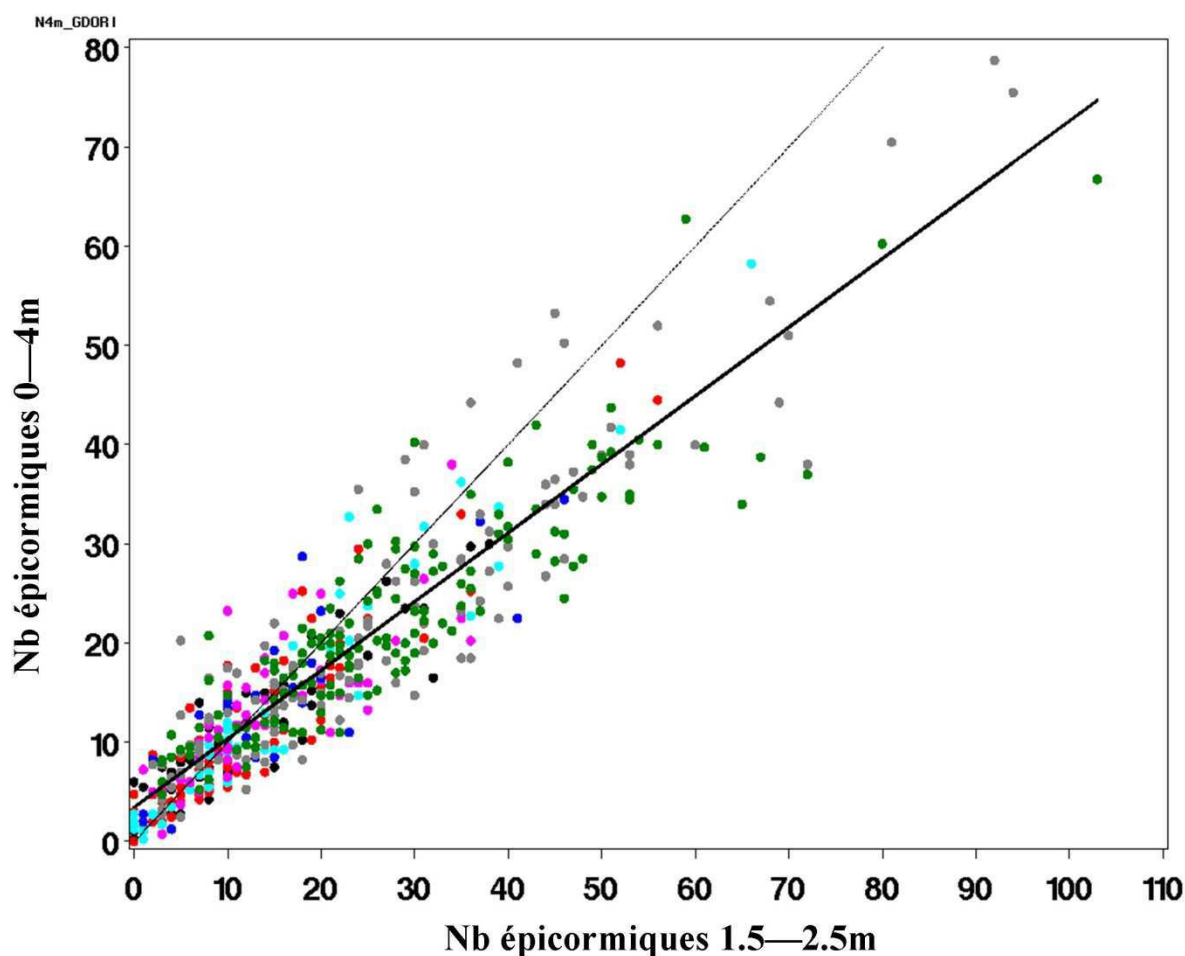


Figure 14 : relation entre le nombre d'épicormiques sur les 4 premiers mètres de grume et le nombre d'épicormiques sur le billon 1.5 – 2.5 mètres. La droite grise représente la première bissectrice et la droite noire le modèle linéaire ($\text{Nb épïcormiques } 0-4\text{m} = 3.594 + 0.713 * \text{Nb épïcormiques } 1.5 - 2.5\text{m}$; $R^2 = 0.84$).

E.6.2.2 Modélisation de la base du houppier

Les traces raméales dues aux épïcormiques ne déprécient la qualité du bois d'œuvre que si elles se trouvent au-delà du noyau branchu séquentiel. Comme nous avons pu le dire dans la première partie de cette étude, si la modélisation du noyau branchu séquentiel adhérent présente des lacunes, la modélisation du noyau branchu séquentiel non adhérent n'a presque jamais été réalisée pour le chêne sessile.

Une nouvelle modélisation du noyau branchu séquentiel adhérent du chêne sessile a été réalisée (Morisset et al. 2012d). Cet article, en français a été écrit dans le cadre du séminaire 2012 de l'école doctorale RP2E¹⁵ et est présenté dans sa version intégrale dans l'annexe 3.

Sur le même principe, la modélisation du noyau branchu séquentiel non adhérent a été réalisée, mais la qualité de l'ajustement n'était pas satisfaisante. De plus la réalisation de deux modèles distincts aurait été biologiquement assez incohérente, les deux données étant

¹⁵ RP2E : Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie (ED 410) Ressources Procédés Produits Environnement

fortement liées. Pour résoudre ce problème, un important travail statistique a été engagé sur la prédiction simultanée des hauteurs de première branche vivante et de première branche morte par la méthode du maximum de vraisemblance. Ce travail est réalisé au LERFoB en collaboration avec Mathieu Fortin et Francis Colin et fera l'objet d'un article scientifique dans les prochains mois.

E.6.2.3 Corrélations juvéniles / adultes

Nous avons montré (Morisset *et al.*, 2012b, 2012c) que le cortège épïcormique d'un arbre près de l'écorce est fortement lié à son cortège épïcormique près de la moelle. Cependant, ce résultat a été obtenu sur des arbres relativement jeunes dont le diamètre à 1.30 mètres ne dépassait pas 40 centimètres. Comme nous l'avons présenté dans le premier paragraphe de cette partie « Perspectives ou Ouvertures », une étude est en cours sur des chênes matures. Cette étude devrait permettre de déterminer si les relations établies pour les premières phases du développement des chênes sont identiques tout au long de la vie de l'arbre. Les premières observations (Sangay, 2012) semblent néanmoins montrer une forte diminution du nombre de formations épïcormiques par mètre pour ces chênes matures, mais cette étude montre aussi des biais dans la méthodologie appliquée ce qui empêche, pour le moment, de confirmer ces premières observations.

E.6.2.4 Relations interne / externe

Les relations entre les formations épïcormiques observées au niveau de l'écorce et le volume de défauts observés à l'intérieur de la grume constituent la dernière étape de notre stratégie de modélisation de l'extension du noyau branchu séquentiel par les formations épïcormiques. Comme pour les corrélations juvéniles / adultes sur les arbres matures, nous pouvons nous appuyer pour cette étude sur le dispositif de la Forêt Domaniale de Saint-Jean (Cf. annexe 1). En effet lors des mesures réalisées *in situ*, les formations épïcormiques présentes sur chacune des grumes ont été minutieusement mesurées et localisées sur deux tronçons de grume de 1m qui ont par la suite été scannés. L'interprétation des clichés scanner est en cours et le lien entre observations externes et défauts internes n'a pas encore pu être établi. Cependant, dans son étude préliminaire, Sangay (2012) a montré que le volume de défauts internes dû aux formations épïcormiques était plus important pour les arbres classés en qualités C et D que pour les arbres classés en qualité B, et que le volume de défauts en qualité B était plus important que celui des arbres en qualité A, ce qui est bien conforme à ce à quoi on s'attendait.

Les travaux pour atteindre l'objectif d'amélioration du volet « qualité des bois » du simulateur de croissance Fagacées sont donc encore conséquents, mais les études ont pour la plus part été engagées et les premiers résultats probants ne sauraient donc tarder.

E.7 Vulgarisation des travaux

Certains des résultats obtenus au cours de ce travail de thèse ont débouché sur des recommandations sylvicoles appliquées pouvant intéresser directement les sylviculteurs. Nous avons donc à plusieurs reprises publié nos résultats dans des revues de vulgarisation de la recherche sylvicole (Morisset *et al.*, 2011 ; Colin *et al.*, 2011 ; Colin *et al.*, 2012a). Deux de ces publications (Morisset *et al.*, 2011 et Colin *et al.*, 2012a) sont proposées respectivement dans l'annexe 4 et dans l'annexe 5.

Cette vulgarisation a également pris d'autres formes de communication comme la présentation des travaux lors de la foire agricole et forestière de Libramont¹⁶ en 2009 et 2011 ou encore sous forme d'interview réalisée par France 3 Lorraine et diffusée dans le cadre des émissions régionales ou interrégionales « C à savoir » et « Au fil du bois ».

¹⁶ Foire agricole et forestière de Libramont ; <http://foiredelibramont.be/>

F Bibliographie générale et index

F.1 Références bibliographiques

Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J., 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11, 36–42.

AFNOR., 1997 : Bois ronds feuillus. Classement qualitatif. Partie 1 : Chêne. Rapport technique, NF EN 1316-1.

Andreu, J.P., Rinnhofer, A., 2003. Modeling knot geometry in Norway spruce from industrial CT images. Conference information. In: 13th Scandinavian Conference on Image Analysis (SCIA 2003), Jun 29–Jul 02, Halmstad, Sweden. *Image Analysis, Proceedings (2749)* 786–791.

Andrews, S.R., Gill, L.S., 1939. Determining the time branches on living trees have been dead. *Journal of Forestry* 37: 930–935.

Barbaroux, C., Bréda, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* 22: 1201–1210.

Barbaroux, C., Bréda N., Dufrene, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 157: 605–615.

Barthélémy, D., Caraglio, Y., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture des arbres. *Forêt Entreprise*, 73 : 28-39.

Barthélémy, D., Caraglio, Y., 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375–407.

Barthélémy, D., Caraglio, Y., Sabatié, S., 2009. Crown architecture of valuable broadleaved. In: Spiecker, H., Hein, S., Makkonen-Spiecker, K., Thies, M. (Eds.) *Valuable Broadleaved Forests in Europe*. European Forest Institute Research Report 22.

Bary-Lenger, A., Dumont, S., Kimus, J., Malaisse, F., 1990. Le classement et l'estimation des grumes de chêne sur pied. *La Forêt Privée*, 193: 55–79.

Bary-Lenger, A., Nebout, J.P., 1993. Le chêne. Du Perron (eds), Allier-Liège. 604 p

Becker, M., Levy, G., 1983. Le dépérissement du chêne, les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. *Revue Forestière Française* 35(5) : 341-356.

Benjamin, J.G., Kershaw, J.A., Weiskittel, A.R., Chui, Y.H., Zhang, S.Y., 2009. External knot size and frequency in black spruce trees from an initial spacing trial in Thunder Bay, Ontario. *Forestry Chronicle* 85: 618–624.

Bernsten, C.M., 1961. Pruning and epicormic branching in red alder. *Journal of Forestry* 59: 675–676.

- Bloch, O., Von Wartburg, W., 1960. Dictionnaire étymologique de la langue française, PUF éd.
- Boukadida, H., Longuetaud, F., Colin, F., Freyburger, C., Constant, T., Leban, J.M., Mothe, F., 2012. PithExtract: a robust algorithm for pith detection in computer tomography images of wood - Application to 125 logs from 17 tree species. *Computers and Electronics in Agriculture* 85: 90-98.
- Bourcet, J., 2000. Le cœur du chêne. *Revue Forestière Française*, LII (3): 239–248.
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* 13: 115-155.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A., 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1136–1143.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 56(2) :109-131.
- Bucket, E., Le Moguédec, G., Mothe, F., Nepveu, G., 2005. Une modélisation des bilans « environnemen et « produits » de sylviculture contrastées : cas du chêne sessile. *Revue forestière française*. 57(3) : 311-330.
- Bugnon, F., 1980. Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène. *Actualité Botanique*. 127 pages
- Caraglio, Y., Barthélémy, D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*.11- 87
- Cavaignac, S., 2007. Identification et classement des critères déterminant la qualité des grumes de chêne à partir de l'étude de leur prix de vente et de l'estimation de la préférence des utilisateurs. Thèse de l'AgroParisTech-Engref .288 p
- Champagnat, P., Payan, E., Champagnat, M., Barnola, P., Lavarenne, S., bertholon, C., 1986. La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. Colloque international sur l'arbre, Montpellier 9 au 14 septembre 1985. *Naturalia monspeliensia*, pages 303 à 337.
- Chaar, H., Colin, F., Collet, C., 1997a. Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. A methodological approach. *Forest Ecology and Management* 97 : 119–131.
- Chaar, H., Colin, F., Leborgne, G., 1997b. Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on subsequent growth. *Canadian Journal of Forest Research* 27 : 1614–1621.
- Chaar, H., Colin, F., 1999. Impact of late frost on height growth in young sessile oak regenerations. *Annals of Forest Science* 56: 417–429.
- Church, T.W.Jr., Godman, R.M., 1966. The formation and development of dormant buds in sugar maple. *Forest science* 12: 301-306.

- Colin, F., Robert, N., Druelle, J.L., Fontaine, F., 2008. Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in 20-year-old sessile oak plantation. *Annals of Forest Science* 65: 508.
- Colin, F., Mechergui, R., Dhôte, F.F., Fontaine, F., 2010a. Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Annals of Forest Science* 67: 813.
- Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010b. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees structure and function* 24(5): 953-967.
- Colin, F., Ducouso, A., Fontaine, F., 2010c. Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea* : small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Annals of Forest Science* 67: 312.
- Colin, F., Fontaine, F., verger, S., François, D., 2010d. Gourmands et autres épïcormiques du chêne sessile. Mise en place sur les troncs, dynamique et contrôle sylvicole. *RDV Technique ONF. Hors-série 5*: 45-55.
- Colin, F., Mothe, F., Morisset, J.B., Freyburger, C., Lamiche, F., Fund, C., Debret, L., Garnier, B., Bordat, F., Canta, R., 2011. Branches, gourmands et épïcormiques. Petit atlas de vues en 3D obtenues par tomographie à rayons X. *Forêt Wallonne* 115 : 44-53.
- Colin, F., Fontaine, F., Morisset, J.B., Mothe, F., Freyburger, C., Garnier, B., 2012a. Gourmands et bourgeons latents dans le bois. Conséquences pour la sylviculture. *Forêts de France* 550: 39-41.
- Colin, F., Ningre, F., Fortin, M., Huet, S., 2012b. Quantification of *Quercus petraea* Liebl. Forking based on a 23-year-long longitudinal survey. *Forest ecology and management* 282: 133-141.
- Collet, C., Frochot, H., 1996. Effect of Interspecific competition on periodic shoot elongation in oak seedlings. *Canadian Journal of Forestry research*. 26: 1934-1942.
- Courraud, R., 1987. Les gourmands sur les chênes rouvre et pédonculé. *Forêt Entreprise* 45: 20-33.
- Coste, S., 2008. Diversité et plasticité des traits foliaires en forêt tropicale humide. Thèse de l'AgroParistech- ENGREF. 324 pages.
- Creber, G.T., Collinson, M.E., 2006. Epicormic shoot traces in the secondary xylem of the Triassic and Permian fossil conifer species *Woodworthia arizonica*. *International Association of Wood Anatomists Journal* 27: 237-241.
- Cremer, K.W., 1972. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. *Australian Journal of Botany* 20: 175-195.
- Cruchant, L., 1996. La Qualité. Presses Universitaires de France, collection Que sais-je?
- De Bonnechose, G., 2012. Epicormiques et propriétés mécaniques du chêne pour un emploi dans la construction. *Projet d'étude des Arts et Métiers ParisTech Cluny*. 42 pages.

De Montgascon, A., 1996. Utiliser les normes pour mieux vendre les bois. Forêt Entreprise, 111: 26.

Détienne, P., 1988. Cours illustré d'anatomie des bois. CTFT, Quae editions.

Dhôte, J.F., 1991. Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. Annales des Sciences forestières 48(4):389-416.

Dhôte, J.F., de Hercé, E., 1994. Un modèle hyperbolique pour l'ajustement de faisceaux de courbes hauteur-diamètre. Canadian Journal of Forest research 24(9) :1782-1790.

Dhôte, J.F., Hatsch, E., Rittié, D., 2000. Forme de la tige, tarifs de cubage et ventilation de la production en volume chez le chêne sessile. Annals of Forest Science. 57 :121-142.

Dhôte, J.F., Le Moguédec, G., 2002. Présentation du modèle Fagacées. Rapport interne (non publié), 31p.

Dhôte, J.F., Le Moguédec, G., 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvaticas* L.). Annals of Forest Science 69 :257-269.

Dietrich, G., 1973. Untersuchungen über die Astbildung und natürliche Astreinigung der Weisstanne. Forstwissenschaftliche Forschungen 34:1–95.

Drénou C. Bouvier M. et Lemaire J., 2012. Rôle des gourmands dans la résilience des chênes pédonculés dépérissants. Forêt wallonne 116, 42-55.

Duboscq, F., 2010. Quantification de la variabilité intra-peuplement du cortège épïcormique et des corrélations juvénile-abulte chez le chêne. Rapport de stage de l'INFOMA réalisé au LERfoB. Non publié

Duplat, P., 1993. Notation de l'élagage et des gourmands. ONF document interne. 3 pages.

Edelin, C., 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Centrale. Thesis Doct. Etat Université Montpellier 2.

Evans, J., 1982. Silviculture of oak and beech in northern France: observations and current trends. Quarterly journal of forestry 76:75–82.

Evans, J., 1983. Le contrôle des gourmands: Etat actuel des recherches en Grande-Bretagne. Revue Forestière Française 35:369–375.

Feuillat, F., Keller, R., Huber, F., 1998a. "Grain" et qualité du chêne de tonnellerie (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.) : Mythe ou réalité (première partie). Revue des Œnologues, 87:11–15.

Feuillat, F., Keller, R., Huber, F., 1998b. "Grain" et qualité du chêne de tonnellerie (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.) : Mythe ou réalité (deuxième partie). Revue des Œnologues, 88:30–32.

Fink, S., 1980. Anatomische untersuchungen über das vorkommen von sproß- und wurzelanlagen im stammereich von laub- und nadelbäumen. I. preventive anlagen. Allgemein Forst und jagdzeitung. 151: 160-180.

- Fink, S., 1999. Pathological and regenerative plant anatomy. Encyclopedia of plant anatomy. 1095 pages.
- Flot, J.L., 1988. La couleur du chêne de tranchage français. Mémoire de D.E.A., ENITEF, 89p.
- Fontaine, F., Druelle, J.L., Clément, C., Burrus, M., Audran, J.C., 1998. Ontogeny of proventitious epicomic buds in *Quercus petraea*. I. In the 5 years following initiation. *Trees* 13 :54-62.
- Fontaine, F., Kiefer, E., Clément, C., Burrus, M., Druelle, J.L., 1999. Ontogeny of proventitious epicomic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Trees* 13 :54-62.
- Fontaine, F., 1999. Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile : établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique. Thèse de l'université de Reims Champagne-Ardenne. 101 pages
- Fontaine, F., Colin, F., Jarret, P., Druelle, J.L., 2001. Evolution of the epicormic potential on 17-years-old *Quercus petraea* trees: First results. *Annals of Forest Science* 58:583-592.
- Fontaine, F., Mothe, F., Colin, F., Duplat, P., 2004. Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees* 18:295–306.
- Fujimori, T., 1993. Dynamics of crown structure and stem growth based on knot analysis of a Hinocki Cypress. *Forest Ecology and Management* 56:57–68.
- Fund, C., 2011. Architecture de différentes essences forestières, analysée par tomographie à rayons X. Master 1 FAGE, Université de Lorraine, 12 pages.
- Funt, B.V., Bryant, E.C., 1987. Detection of internal log defects by automatic interpretation of computer-tomography images. *For Prod J* 37:56–62
- Gibaud, G., 2009. Élagage de gourmands dans une jeune futaie de chêne sessile. Comptendu final des mesures 1988-2008. Rapport interne ONF
- Gorenflot, R., et De Foucault, B., 2005. Biologie Végétale, les Cormophytes. DUNOD Ed. 594p
- Grah, R.F., 1961. Relationship between tree spacing, knot size, and log quality in young douglas-fir stands. *Journal of Forestry* 59:270–272.
- Gruber, F., 1991. Dynamik und Regeneration der Gehölze Baumarchitektur auf ökologisch-dynamischer Grundlage und zur Bioindikation am Beispiel der Europäischen Fichte (*Picea abies* L. Karst.), Weisstanne (*Abies alba* Mill.), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* Franco) und Europäischen Lärche (*Larix decidua* Mill.). *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A*, 86, 420 pages.
- Hallé, F., Martin, R., 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.). *Adansonia*, Ser. 2, 8(4):475–503.
- Hallé, F., Oldemann, R.A.A., Tomlinson, P.B., 1978. Tropical trees and forest: An architectural analysis. Springer, Berlin, 441 pages.

- Hallé, F., Ng, F.S.P., 1981. Crown construction in mature dipterocarp trees. *Malaysian forester* 44(2/3): 222-233.
- Harmer, R., 1989. Some aspects of bud activity and branch formation in young oak. *Annals of forest science* 46:217-219.
- Harmer, R., 1991. the effect of bud position on branch growth and bud abscission in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Annals of Botany* 67:463-468.
- Harmer, R., 1992. The incidence of recurrent flushing and its effect on branch production in *Quercus petraea* (Matt) Liebl growing in southern England. *Annals of forest science* 49:589–597.
- Harmer, R., 1995. natural regeneration of broadleaved trees in Britain: III germination and establishment. *Forestry* 68:1-9.
- Hartig, T., 1851. *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands*, Berlin A. Förstner. 508 pages
- Hartig, T., 1878. *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen*. Julius Springer Verlag, berlin. 412 pages
- Hasenauer, H., Monserud, R.A., 1996. A Crown ratio model for Austrian forests. *Forest Ecology and Management* 84 :49-60.
- Hein, S., Spiecker, H., 2007. Comparative analysis of occluded branch characteristics for *Fraxinus excelsior* and *Acer pseudoplatanus* with natural and artificial pruning. *Canadian Journal of Forest Research* 37:1414–1426.
- Heuret, P., Barthélémy, D., Nicolini, E., Atger, C., 2000. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian journal of botany* 78 :361-373.
- Heuret, P., Guédon, Y., Guérard, N., Barthélémy, D., 2003. Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* 91:479–492.
- IFN., 2010. Inventaire Forestier national. <http://www.ifn.fr/spip/>
- Il'Yyushenko, A.F., Romanovskij, M.G., 2000. Formation of a secondary crown on pedunculate oak and its role on forest stand dynamics, *Lesovedenie* 3: 65–72.
- Ishii, H., Ford, E.D., 2001. The role of epicormic shoot production in maintaining foliage in old *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *Canadian Journal of Botany* 79(3):251-264.
- Janin, G., Klumpers, J., Ducci, F., Veracini, A., Sevrin, E., 1990a. La couleur des bois feuillus précieux : Chênes, noyers, alisiers. In *Actes du Colloque "Lignasilva"*, 22 et 23 Octobre 1990, pages 111–117.
- Janin, G., Mazet, J.F., Flot J.L., Hofmann, P., 1990b. Couleur et qualité du bois de chêne de tranchage : Chêne sessile, chêne pédonculé et chêne rouge. *Revue Forestière Française*, XLII (2):134–139.
- Janin, G., Ningre, F., Imhoff, A., Houssement, C., Gérardot, B., 1992. Les aspects des débits de chêne guidant le choix des professionnels du bois : résultats d'enquête. In

Communication à la Troisième Journée Professionnelle Filière Bois sur "L'aspect du bois de Chêne et le classement". Une rencontre recherche/industrie., pages 1–22.

Jarret, P., 2004. *Chênaie atlantique*. Coll. « Guide des sylvicultures » ONF (eds), Paris. 335 p

Kauppi, A., Rinne, P., Ferm, A., 1987. Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora*. 179:55-83.

Kerr, G., Harmer, R., 2001. Production of epicormic shoot on oak (*Quercus robur* L.): effects of frequency and time of pruning. *Forestry* 74(5):467-478.

Kershaw, J.A., Benjamin, J.G., Weiskittel, A.R., 2009. Approaches for modelling vertical distribution of maximum knot size in black spruce: a comparison of fixed- and mixed-effects nonlinear models. *Forest Science* 55:230–237.

Koehler, A., 1936. A method of studying knot formation. *Journal of Forestry* 34:1062–1063.

Kormanik, P.P., Brown, C.L., 1967. Adventitious buds on mature trees. USDA Forest Service Research Note. SE-82.

Krähenbühl, A., Longuetaud, F., Morisset, J.B., Colin, F., Debled-Rennesson, I., Kerautret, B., Mothe, F., 2012. Knot shape assessment on various species through X-ray CT scanning. 2012 IUFRO All Division 5 Conference, 8-13 July 2012, Estoril, Portugal.

Krahl-Urban J., 1955. Forstgenetik in der Eichen- und Buchenwirtschaft. *Forstarchiv* 26(6):121–131.

Lambert, P.Y., 1994. *La langue gauloise*, édition errance.

Lamiche, F., 2010. Comparaison des traces raméales de différentes essences forestières observées au moyen du scanner à rayons X. Master 1 FAGE de l'université de Lorraine. 15 pages.

Lavarenne, S., 1965. Recherche sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Faculté de Clermont-Ferrand, Clermont-Ferrand, France.

Lemieux, H., Usenius, A., Samson, M., 1997a. A method for the characterization of knots in logs. *Forest products journal* 47(2):57–62.

Lemieux, H., Samson, M., Usenius, A., 1997b. Shape and distribution of knots in a sample of *Picea abies* logs. *Scandinavian Journal of Forest Research* 12:50–56.

Lemieux, H., Beaudoin, M., Zhang, S.Y., 2001. Characterization and modeling of knots in black spruce (*Picea mariana*) logs. *Wood & Fiber Science* 33:465–475.

Longuetaud, F., Mothe, F., leban, J.M., 2007. Automatic detection of the heartwood/sapwood boundary within Norway spruce (*Picea abies* (L.) karst.) logs by means of CT images. *Computers and electronics in agriculture* 58(2):100-111.

Longuetaud, F., Caraglio, Y., 2009. Pith: a marker of primary growth in *Picea abies* (L.) karst. *Trees structure and function* 23(2):325-334.

- Longuetaud, F., Mothe, F., Kerautret, B., Krähenbühl, A., Hory, L., Leban, J.M., Debled-Rennesson, I., 2012. Automatic knot detection and measurements from X-ray CT images of wood: A review and validation of an improved algorithm on softwood samples. *Computers and Electronics in Agriculture* 85:77-89.
- Lüttge, U., Kluge, M., Bauer, G., 2002. *Botanique*. TEC&DOC Ed. 604p
- Maguire, D.A., Hann D.W. 1987. A stem dissection technique for dating branch mortality and reconstructing past crown recession. *Forest Science* 33:858–871.
- Mayer-Wegelin, H., 1936) Ä stung, Schaper-Verlag, Hannover
- Meier, A.R., Saunders, M.R., Michler, C.H., 2012. Epicormics buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology* 32, 565-584.
- Métro, A., 1975. *Dictionnaire forestier multilingue*. Conseil international de la langue française.
- Miller, G.W., 1996. Epicormic branching on central Appalachian hardwoods 10 years after deferment cutting. USDA Forest Service Research Note 702. USDA, Washington, pp 1–9.
- Morisset, J.B., Colin, F., Mothe, F., Lamiche, F., 2011. Gourmands et autres épïcormiques du chêne et du hêtre. Partie II : une nouvelle méthodologie d'étude : la tomographie à rayons X. *Forêt wallonne* 113 :3-14.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Bock, J., Bréda, N., Colin, F., 2012a. Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Annals of Botany* 109:365-377.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Chopard, B., François, D., Fontaine, F., Colin, F., 2012b. Does past emergence of epicormic shoots control current composition of epicormic types? *Annals of forest science* 69:139-152.
- Morisset, J.B., Mothe, F., Colin, F., 2012c. Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith to bark correlations: Silvicultural and ecological implications. *Forest ecology and management* 278: 127-137.
- Morisset, J.B., Colin, F., Mothe, F., Longuetaud, F., 2012d. Trunk structure, CT scanning and tree architecture. 2012 IUFRO All Division 5 Conference, 8-13 July 2012, Estoril, Portugal.
- Mothe, F., Colin, F., Longuetaud, F., Lamiche, F., Morisset, J.B., 2011a. Architecture and rameal sequences analysed with X-rays CT scanning. 2011 Seminar on Modelling in Plant Biology 17-18 March 2011. Montpellier (France).
- Mothe, F., Longuetaud, F., Freyburger, C., Colin, F., Morisset, J.B., Borianne, P., Debled-Rennesson, I., Kerautret, B., Achim, A., Duchateau, E., 2011b. Développement d'outils de traitement d'images tomographiques en vue de la modélisation des noeuds et branches. CAQ 14, 4-6 avril 2011. Avignon (France).
- Nepveu, G., Le Moguédec, G., Dhôte, J.F., Guilley, E., Constant, T., Mothe, F., 2004. Optimizing the chain from the plant to the plank in sessile oak (*Quercus petraea* liebl.) taking into account considerations related to sustainable management. In *Connection between Forest Resources and Wood Quality : Modelling Approaches and Simulation Software*, Harrison Hot Springs, British Columbia, Canada, volume 4. IUFRO WP 5.01.04.

- Nicoloni, E., Caraglio, Y., 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Canadian Journal of Botany* 72 :1723-1734.
- Nicolini, E., Barthélémy, D., heuret, P., 2000. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Canadian journal of botany* 78:1531-1544.
- Nicolini, E., Chanson, B., Bonne, F., 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.) *Annals of Botany* 87:1-15.
- Ningre, F., 1997. Une définition raisonnée de la fourche du jeune hêtre. *Revue Forestière Française* 1 :32-40.
- Ningre, F., Colin, F., 2007. Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 64(1):79-86.
- Nordmark, U., 2003. Models of knots and log geometry of young *Pinus sylvestris* sawlogs extracted from computed tomographic images. *Scand J For Res* 18:168–175
- Nutto, L., 1998. Neue Perspektiven für die Begründung und Pflege von jungen Eichenbeständen. Ergebnisse einer Untersuchung zur Kronenentwicklung, Astreinigung und Dickenwachstum junger Stiel- und Traubeneichen in Europa (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung; Bd. 5. Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität Freiburg und Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. 190 S
- O'Hara, K.L., Valappil, N.I., 2000. Epicormic sprouting of pruned western larch. *Canadian Journal of Forest Research* 30:324–328.
- Oja, J., 2000. Evaluation of knot parameters measured automatically in CT-images of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 58:375–379.
- Oldemann, R.A.A., 1974. L'architecture de la Forêt Guyanaise. Mémoires ORSTOM n°73. ORTOM Paris, 204 pages.
- Payan, E., 1986. Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes chênes pédonculés (*Quercus pedunculata* Ehrh). Dans C.R. Colloque international « l'arbre », 9 au 14 septembre 1985, Montpellier. *Naturalia Monspeliensa*, pages 303-337.
- Petruncio, M., Briggs, D., Barbour, R.J., 1997. Predicting pruned branch stub occlusion in young, coastal Douglas-fr. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1074–1082.
- Pinto, I., Pereira, H., Usenius, A., 2003. Analysis of log shape and internal knots in twenty maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems based on visual scanning and computer aided reconstruction. *Ann For Sci* 60:137–144.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., 1989. Flore forestière française - guide écologique illustré - Tome 1 Plaines et collines ; IDF, 1785 p.
- Rapraeger, E.F., 1939. Development of branches and knots in Western White Pine. *Journal of Forestry* 37:239–245.
- Reich, P.B., Teskey, R.O., Johnson, P.S., Hinckley, T.M., 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *Forest science* 26:590-598.

- Reisser, A., 2011. Evaluation économique d'un émondage réalisé il y a 22 ans dans un peuplement de chênes sessiles. Rapport de stage de l'INFOMA réalisé au LERfoB. Non publié
- Robert, N., 2008. Evaluation du stock de carbone dans les produits bois sous Capsis. Non publié.
- Romberger, J.A., 1963. Meristems, growth and development in woody plants. Forest service. 214 pages.
- Sangay, S., 2012. Tomographie à rayons X et ontogénèse épïcormique de chênes sessile parvenus à maturité commerciale. Conséquences sylvicoles. Rapport de M2 de l'Université de Lorraine. 26 pages.
- Sardin, T., 2008. Chênaie continentale. Coll. « Guide des sylvicultures ». ONF (eds), Paris. 455 p
- Schöpf, J., 1954. Untersuchungen über Astbildung und Astreinigung der Selber Kiefer. Forstwissenschaftliches Centralblatt 73:275–289.
- Sevrin, E., 1997. Les chênes sessile et pédonculés. IDF, Paris. 96 pages.
- Smith, H.C., 1966. Epicormic branching on eight species of Appalachian hardwoods. USDA Forest Service research note 53. USDA, Washington, pp 1-4.
- Spathelf, P., 2003. Reconstruction of crown length of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and Silver fir (*Abies alba* Mill.) — Technique, establishment of sample methods and application in forest growth analysis. Annals of Forest Science 60:833–842.
- Spellmann, H., 1995. Holzqualität als Beurteilungskriterium im langfristigen Versuchswesen. Forst Holz 23:743–747.
- Spiecker, H., 1991. Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben- und Stieleichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.), Schriftenreihe der Landesforstverwaltung, Band 72, 150 pages.
- Trimble, G.R., Smith, H.C., 1970. Sprouting of dormant buds on border trees. USDA Forest Service Research Paper NE-179: 1–7.
- Tuomi, J., Nilsson, P., Astrom, M., 1994. Plant compensatory responses - bud dormancy as an adaptation to herbivory. Ecology 75(5):1429-1436.
- Venet, J., Keller, R., 1986. Identification et classement des bois français. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts.
- Vestol, G., Colin, F., Loubère, M., 1999. Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies*. Scandanivian Journal of Forest Research 14:470–480.
- Wahlenberg, W.G., 1950. Epicormic branching of young yellow-poplar. Journal of forestry. 417–419.
- Ward, W.W., 1964. Bud distribution and branching in red oak. Botanical gazette 125:217-220.

Waters, D.A., Burrows, G.E., Harper, J.D.I., 2010. *Eucalyptus regnans* (Myrtaceae): A fire-sensitive eucalypt with a resprouter epicormic structure. *American journal of Botany* 97(4):545-556.

Wignall, T.A., Browning, G., Mackenzie, K.A.D., 1987. The physiology of epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Response to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry* 60(1):45-56.

Wignall, T.A., Browning, G., 1988. The effects of stand thinning and artificial shading on epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forestry* 61(1):46-59.

Yokoi, S., Yamaguchi, K., 1996. Origin of epicormic branches and effect of thinning on their development in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Journal of the Japanese Forest Society* 78:169–174.

Zimmermann, M.H., Brown, C.L., 1971. *Trees, structure and function*, Springer-Verlag, Berlin, 336 pages.

F.2 Index des figures

Figure 1 : Devenir des bourgeons axillaires l'année suivant leur mise en place.....	5
Figure 2 : Critères de détermination d'une fourche	6
Figure 3 : Les différentes formations épicorniques en photo et leur évolution possibles	8
Figure 4 : Coupes transversales d'un billon de chêne	9
Figure 5 : Extension du cœur branchu.....	10
Figure 6 : Marque laissée dans le bois par de la mitraille	14
Figure 7 : De la hauteur de première branche verte au noyau branchu séquentiel.	17
Figure 8 : Trace (A) laissée dans le bois par un bourgeon épicornique primaire se développant en un broussin.....	42
Figure 9 : Datation des gourmands par observation des cernes	43
Figure 10: Bourgeons adventifs chez le bouleau	44
Figure 11 : Représentation en 3D d'un billon de sapin pectiné	45
Figure 12 : Trace d'un broussin de chêne sessile observée par tomographie RX.....	123
Figure 13 : Stratégie d'assemblage des différentes études	127


F.3 Index des tableaux

Tableau 1 : Classement dimensionnel des grumes selon la norme EN 1316-1.	15
Tableau 2 : Classement des défauts d'une grume de chêne par ordre croissant d'importance selon la norme EN 1316-1,.....	15
Tableau 3 : Cours du chêne sur pied, d'après (Rérat, 2006) mis à jour en novembre 2011 (Rérat, 2011).	16
Tableau 4 : Proportion d'arbres en fonction du nombre de formations épicorniques,.....	128

Annexes

- 1/ Protocole expérimental FD St Jeanpage 1
- 2/ Colin, F. and Morisset, J.B. (2012) Epicormic plasticity of *Quercus petraea* crop trees: Quantification inferred from X-ray CT observations and made from external observations in thinning experiments.....page 18
- 3/ Morisset. JB., Colin. F., Mothe. F., 2012. Un modèle de remonté du houppier du chêne sessile (*Quercus petraea*) en futaie pure régulière.....page 43
- 4/ Morisset. JB., Colin. F., Mothe. F., Lamiche, F., 2011. Gourmands et autres épïcormiques du chêne et du hêtre. Partie II : Une nouvelle methodology d'étude : La tomographie à rayons X.....page51
- 5/ Colin. F., Fontaine, F., Morisset, J.B., Mothe. F., Freyburger, C., Garnier, B., 2012. Gourmands et bourgeons latents dans le bois. Conséquences pour la sylviculture.....page 63

Annexe 1

 Lecteurs	Protocole Expérimental	LERFOB	Équipe CPQB
		Dern. modif.	27/06/12
		Date doc.	07/11/11
		Auteur	
		JB Morisset avec F Bordat, F Colin, T Constant, B Garnier, F Mothe, D Rittié	

Formation, évolution et repérage des épïcormiques du
chêne sessile du jeune âge à la maturité commerciale.
Parcelles 128 et 140 de la FD de Saint jean

I. Contexte et Objectifs de l'étude

Les formations épicorniques peuvent déprécier fortement la qualité des bois d'œuvre de chêne par la mise en place de nœuds (épicorniques) et autres traces raméales à l'extérieur du cœur branchu (zone près de la moelle ou sont circonscrits les nœuds séquentiels ; il s'oppose à la zone net de défauts). La connaissance de leur ontogénèse est donc essentielle afin de favoriser le choix, dès le plus jeune âge, des tiges d'avenir pour lesquelles le risque de mise en place de défauts dus aux épicorniques est le plus faible.

Dans le cadre de la thèse de Jean-Baptiste Morisset au LERFoB (sous la direction de Francis Colin et Frédéric Mothe) un dispositif expérimental est mis en place dans le but de répondre à cette problématique. Pour cela, cinq objectifs majeurs ont été affichés :

- modéliser l'extension du cœur branchu par les nœuds et autres traces épicorniques.
- mettre en relation du cortège épicornique actuel et du cortège épicornique passé (corrélations « juvéniles-adultes »).
- mettre en relation des mesures externes et des mesures internes des épicorniques.
- Tester les possibilités de détection des formations épicorniques grâce au LIDAR-terrestre.
- Tester l'adéquation entre la répartition des épicorniques sur 1 billon et la répartition sur l'ensemble de la grume.

II. Présentation du dispositif

Le dispositif d'étude mis en place est réparti sur deux parcelles de la forêt domaniale de Saint Jean (57). Ces deux parcelles (128 et 140) sont deux futaies de chênes (sessiles et pédonculés) dans lesquelles, respectivement, la coupe d'ensemencement et la coupe définitive seront réalisées au cours du mois de février 2011. La figure 1 présente une carte de la FD de Saint Jean et la localisation des parcelles.

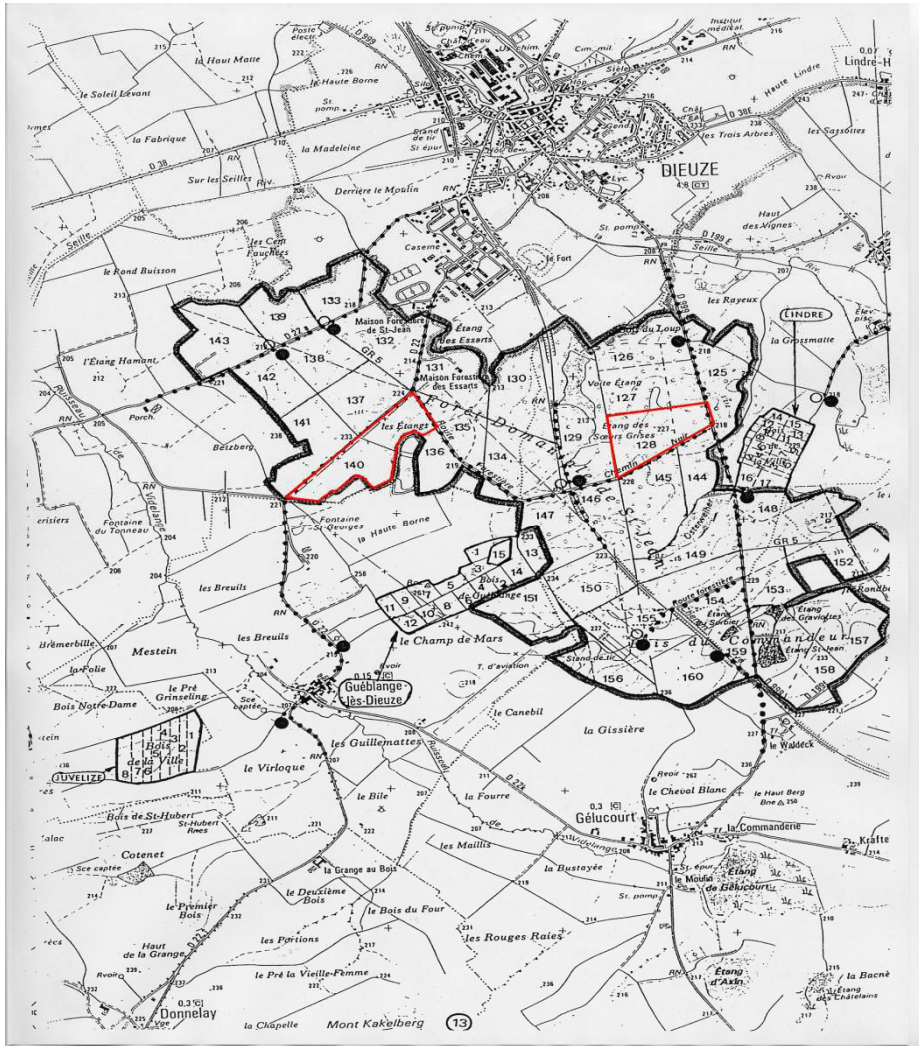


Figure 1 : Plan de la FD de St Jean avec localisation (polygones rouges) des parcelles 128 et 140.

III. Les mesures de terrain

III.1. Prospection

La première étape de cette étude est la prospection dans les parcelles 128 et 140 de la FD de Saint Jean afin de repérer 50 chênes sessiles (20 de classe de qualité A, 20 de classe B et 10 de classe C et D) à maturité commerciale (dont le diamètre est supérieur à 50 cm). On évitera cependant de repérer des arbres trop imposants (diamètre supérieur à 75 cm).

Le plan de répartition des arbres échantillon sur les deux parcelles est présenté en annexe. 58 chênes ont finalement été retenus pour l'étude ; leurs caractéristiques (parcelle, classe de qualité estimée, diamètre à 1m30 et indication sur le marquage) sont présentées en annexe.

III.2. Relevé externe des épïcormiques par grimpage

Cette étape du protocole consiste d'une part à observer sur les 6 premiers mètres de la grume les formations épiscopormiques présentes, et d'autre part à « préparer l'arbre » pour les scans terrestres. L'utilisation d'échelles de grimpage permet l'observation de la grume sur ses 6 premiers mètres.

III.2.1 Hauteur, circonférence et orientation

Cette étape correspond aux premières manipulations réalisées sur les arbres de notre échantillon. En premier lieu, le fût est divisé en 6 billons de 1m (Cf. table 1) et des repères (griffe et / ou peinture blanche) sont mis en place comme suit :

- coup griffe horizontal + peinture blanche à 1.30 ; 3 ; 4 ; 5 et 6 mètres de haut
- coup de griffe horizontal à 1 et 2 mètres
- coup de griffe vertical + peinture blanche orienté au Nord à 1.30 ; 3 ; 4 ; 5 et 6 mètres de haut
- taches de peinture blanche à 3 ; 4 ; 5 et 6 mètre, légèrement décalées vers le haut ou le bas afin d'être contenu dans les billons 4 et 6 (Cf. figure 2)

La circonférence du tronc est relevée au ruban aux 7 hauteurs citées précédemment.

Hauteur sur la grume	Nom du billon
0-1 m	1
1-2 m	2
2-3 m	3
3-4 m	4
4-5 m	5
5-6 m	6

Table 1 : Numérotation des billons.

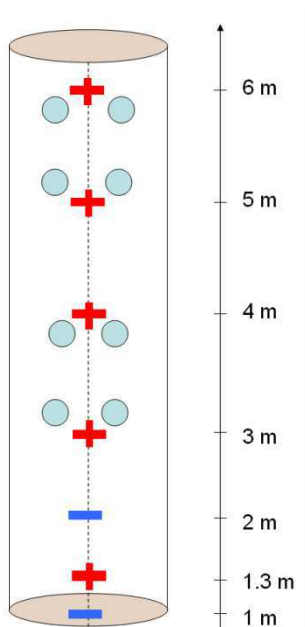


Figure 2 : Repérage et marquage des billons






- Les traits horizontaux bleus représentent des coups de griffe simples.
- Les traits horizontaux rouges représentent des coups de griffe plus de la peinture blanche
- Les traits verticaux rouges représentent des coups de griffe plus de la peinture blanche et orientés au Nord
- Les cercles bleus représentent les taches de peinture blanche

III.2.2. Relevés épiscopormiques

Le relevé des formations épiscopormiques se fait sur une section de grume de 140 cm centrée sur le Nord. Cela permet d'une part de diminuer le temps nécessaire aux mesures,

de faciliter l'observation des épïcormiques avec seulement deux échelles installées le long du tronc (Cf. photo X) et, enfin, de se limiter aux seules formations dont l'observation au scanner sera possible, en effet les billons seront par la suite calibrés pour être scannés (Cf. 4.1 « préparation des échantillons »).

Différents type d'épïcormiques sont alors repérés (Cf. table 2)

(a) Type	Code	Illustration
Bourgeon	1	
Gourmand (pousse épïcormique)	4	
Amas (ensemble de moins de 6 bourgeons séparés de moins de 5mm)	5	
Picot (amoncèlement de bourgeon sur un axe court)	6	
Broussin (ensemble de formations épïcormiques diverses)	7	

Aux mesures sur les épïcormiques s'ajoute le relevé (type et diamètres) des roses (traces de séquentielles) et de branches séquentielles non encore élaguées.



(b) Type	Code	Illustration
Branche séquentielle	2	
rose	3	

Table 2 (a & b) : les différents types de formations raméales (épécormiques, roses, branches séquentielles) mesurées

III.2.3. Localisation des formations

Sur les deux billons dont le passage au tomographe RX est programmé (les billons 4 et 6), les épécormiques, les branches séquentielles et les roses observées sont localisées par deux mesures ; une mesure verticale de distance par rapport au bas du billon (Y) et une mesure horizontale de distance par rapport au Nord (X). (Cf. figure 3)

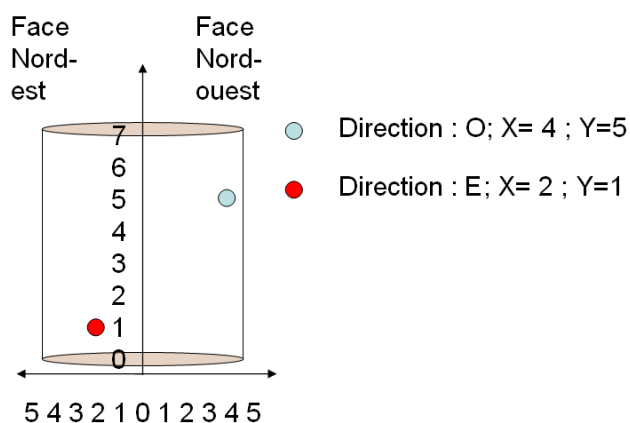


Figure 2 : Localisation des formations raméales

Les cercles bleus et rouge représentent respectivement deux formations raméales sur les faces Nord-Ouest et Nord-Est.

Seule les formations situées à moins de 70 cm (en circonférence) dans les deux directions (est et ouest) sont relevées.

III.2.4. Matériel nécessaire et récupération des données

Pour cette phase de mesures de terrain, le matériel suivant est nécessaire :

Matériel de grimpage (échelles, baudrier, casques...)
Peinture blanche en bombe

Psion

Mètre / Ruban (x 2)

Pied à coulisse (x2)

Griffe

Petite tronçonneuse (pour faciliter l'installation des échelles quand le sous-étage est très dense au pied de l'arbre)

Boussole

Perche d'une longueur minimale de 6m.

Les données récoltées sont intégrées dans un tableau (Cf. table 3)

Parcelle	Arbre	Billon	Type	Dia1	Dia2	X	Y	Hauteur	Circonf.	Remarques
----------	-------	--------	------	------	------	---	---	---------	----------	-----------

Table 3 : Tableau de mesures issues du relevé externe par grimpage

Avec :

Parcelle → n° de la parcelle

Arbre → numéro de l'arbre (de 1 à 58)

Billon → numéro du billon (de 1 à 6)

Type → type de formation raméale (de 1 à 7)

Dia1 → diamètre de la formation (en mm)

Dia2 → diamètre de la formation (mesure perpendiculaire à Dia1) (en mm)

X → distance du centre de la formation au Nord (en mm et précédé de « E » si la formation est sur la face Est ou de « O » si la formation est sur la face Ouest

Y → distance de la formation au bas du billon (en mm)

Hauteur → hauteur de mesure de la circonférence (100 ; 130 ; 200 ; 300 ; 400 ; 500 et 600 cm)

Circonf. → circonférence mesurée au ruban en cm

Remarques → remarques et commentaires sur la formation observée

III.3. Relevé externe des épïcormiques au LIDAR

Sous la direction de Thiéry Constant (LERFoB, équipe CPQB)

Les mesures relevées au LIDAR terrestre ont pour but :

- de tester la possibilité de repérage des formations épïcormiques par cet appareil,
- de prendre les mesures de hauteur (totale et première branche verte) des arbres.

La réalisation des scans se fait comme suit :

Disposition de 4 sphères en périphérie du tronc en vue de fusionner les nuages de données issus des 4 positions du Lidar, en plaçant le scanner en limite de la projection de houppier. Sauf cas particulier les 4 sphères dessinent un carré au sol autour de l'arbre dont les sommets sont situés au Nord. (Sphère sur 1 jalon avec 1 bouée), à l'Est (Sphère sur 2 jalons) au Sud (Sphère sur un jalon), à l'Ouest (Sphère sur 2 jalons avec une bouée). Le scanner est positionné approximativement sur la médiatrice d'un côté du carré en limite de houppier. Le début du scan est décalé de 45 ° par rapport à l'axe visant la grume. (Remarque: Tous les positionnements sont faits au jugé). Réalisation de 4 scans par grume avec plage angulaire de 90° en résolution ¼ avec un X-control 4x (résolution spatiale 3mm à 5 m 6 à 10 m), en tournant autour de l'arbre dans le sens des aiguilles d'une montre, et en commençant par le côté NO le plus souvent.

Les scans bruts sont stockés sur le répertoire du NAS T_LIDAR\Securisé\2011\StJean sous forme de fichier fils (Faro Laser Scanning) sous le nom

StJeanXXYYYY.fls, où XX correspond au numéro de l'arbre et YYY au numéro du scan. La liste des scans est présentée en annexe 4.

III.34. Réalisation des mesures d'ICC

Après les scans LIDAR, des mesures ICC (Indicateurs des Contraintes de Croissance) ont été effectuées par la méthode CIRAD dite du trou unique sur 8 points répartis à la périphérie du tronc sur un sous ensemble d'individus en évitant les arbres de qualité supérieure ; 28 arbres ont été mesurés. La 1ère mesure est faite sous l'inclinaison locale, son azimut est mesuré en visant l'arbre en grade. Ensuite les numéros de 2 à 8 sont incrémentés en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre. Pour chaque point une mesure est faite avant et après avoir retiré la mèche de perçage ; elles expriment un écartement des pointes en microns. L'annexe 5 présente ces mesures.

IV. Les mesures tomographiques

IV.1. Préparation des échantillons

IV.1.1. Abatage / Débardage/ Transport

L'abatage des arbres sélectionnés est à la charge de l'ONF, sous la direction du technicien opérationnel de la forêt de Saint Jean (Alain Welter). Le chantier d'abatage commencera vers le 07 février 2011.

- Une fois les arbres abattus, une nouvelle phase de terrain est à prévoir afin de :
- réaliser la découpe de la grume de 3 à 6 mètres.
 - prélever une rondelle à la souche (pour mesurer l'âge) (Cf. Figure 3)

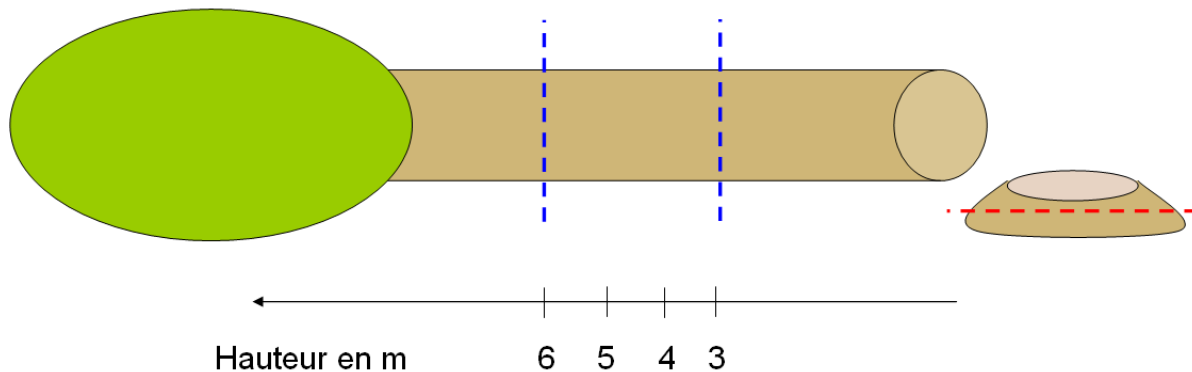




Figure 3 : découpes et prélèvements sur les arbres abattus. Le trait rouge représente la rondelle à prélever, les traits bleus indiquent les découpes à effectuer (à 3 et 6 mètres).

Les billons de 3 mètres (tronçon 03m-06m) peuvent alors être débardés à l'aide d'un porteur (pas de câblage) afin de minimiser les détériorations des formations épicromiques observées à l'extérieur. Ces billons seront alors transportés à la scierie.

IV.1.2. Découpe

Sur le site de la scierie (menuiserie Bourcy à Lanevelotte, 54280), les billons 3-6m sont découpés afin qu'ils puissent être passés dans le scanner. Pour cela ils doivent avoir un diamètre maximum de 45 cm. Deux dosses sont donc découpées de façon à ne garder qu'un quartier de grume centré sur le Nord, contenant la moelle et au diamètre inférieur à 45 cm. Un gabarit a donc été créé pour repérer facilement les coupes à réaliser et répondant aux critères de dimension et d'orientation exigés. (Cf. figure 4).

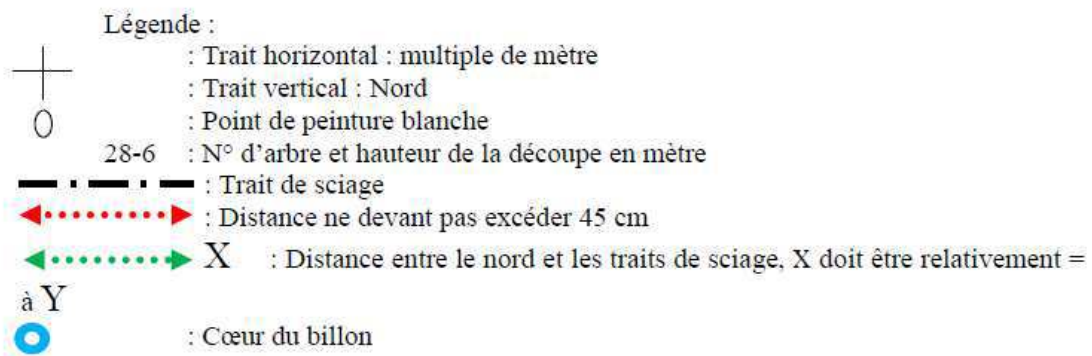
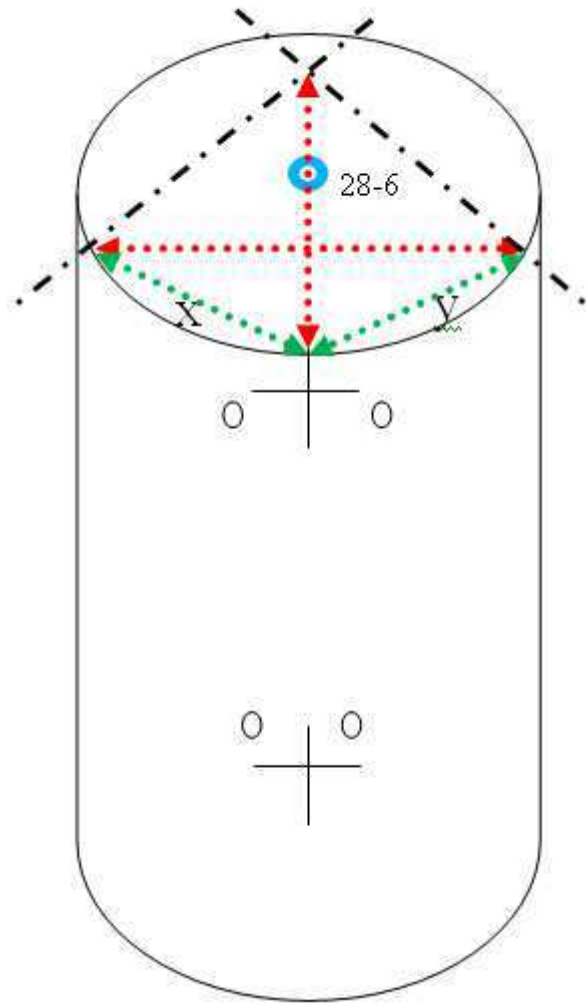


Figure 4 : découpes des billons en scierie avant passage au scanner.

En résumé, il faut impérativement en scierie :

- Scier les billons si un diamètre est supérieur à 45 cm (le billon doit être contenu dans un cylindre de 45 cm de diamètre).
- Garder impérativement le nord et le centre
- Garder impérativement les points de peinture blanche
- garder impérativement le n° d'arbre et la hauteur
- Garder impérativement le cœur du billon sur toute la longueur.



Figure 5 : découpe des grumes.

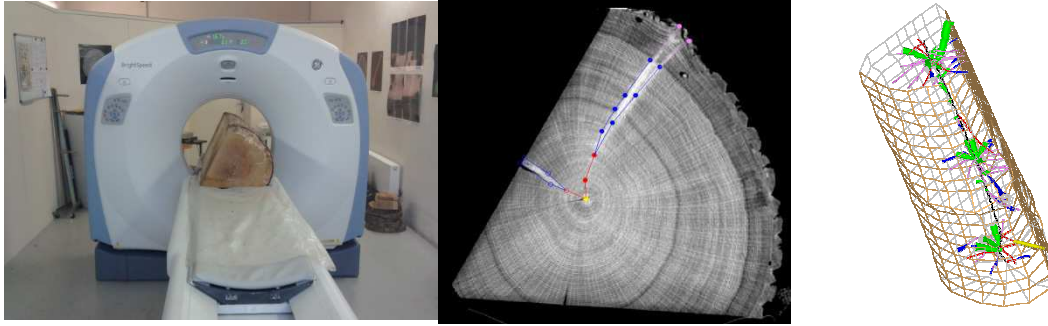
A/ Marquage des coupes à réaliser grâce à un gabarit.

B/ Découpe de la première dosse.

C/ Découpe de la seconde dosse (la partie à analyser au scanner est la face Nord où l'on repère les marques de peinture blanche).

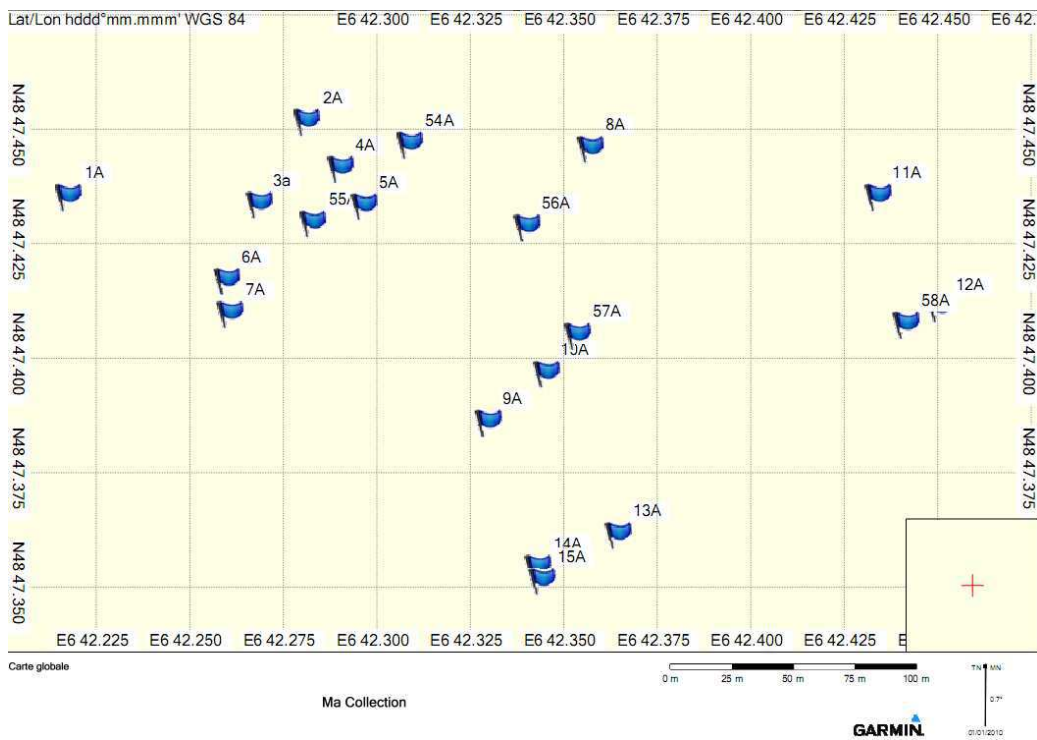
IV.2. Passage au scanner et interprétation

Les pièces de bois d'une longueur de 1 mètre ainsi découpées sont analysées par tomographie RX. Les nœuds de séquentielles ainsi que les traces et nœuds des bourgeons, des gourmands et des picots observés sont marqués dans le but d'une reconstruction en 3D du billon et de sa nodosité, afin d'étudier les relations internes / externe et l'ontogénèse des épicorniques. (Cf. figure 6)

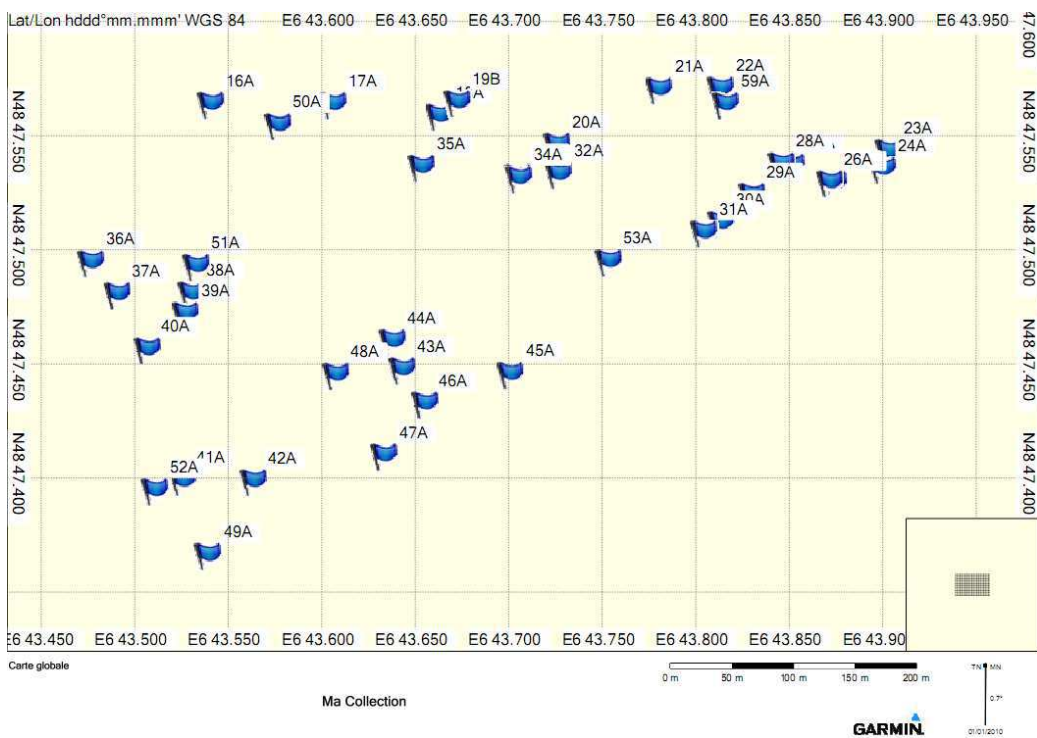


*Figure 6 : Méthodologie d'utilisation du scanner.
1/ passage au scanner ; 2/ marquage et suivi des traces raméales ; 3/ reconstruction en 3D du billon
et de ses traces raméales.*

V. Annexes



Annexe 1 : Plan de répartition des arbres échantillon de la parcelle 140



Annexe 2 : Plan de répartition des arbres échantillon de la parcelle 128

arbre	parcelle	marqué	cf moyen en m entre 3 et 6 mètres	vol en m3	age à la souche	decoupe scierie
1	140	o	2,02	0,977		OK
2	140	o	1,50	0,539		OK
3	140	o	1,49	0,530		OK
4	140	o	1,59	0,605		OK
5	140	o	1,37	0,446		OK
6	140	o	1,81	0,782		OK
7	140	o	1,72	0,702		OK
8	140	o	1,90	0,857		OK
9	140	o	1,41	0,471		OK
10	140	o	1,87	0,837		OK
11	140	o	1,78	0,754		OK
12	140	o	1,64	0,638		OK
13	140	o	2,14	1,088		OK
14	140	o	1,93	0,885		OK
15	140	o	1,97	0,922		OK
16	128	n	1,47	0,516		OK
17	128	n	1,54	0,566		OK
18	128	n	1,55	0,574		OK
19	128	n	1,52	0,552		OK
20	128	n	1,57	0,585		OK
21	128	n	1,65	0,650		OK
22	128	n	1,45	0,500		OK
23	128	n	1,90	0,864		OK
24	128	n	1,57	0,590		OK
25	128	n	1,79	0,767		OK
26	128	o	1,33	0,419		OK
27	128	n	1,51	0,544		OK
28	128	n	1,89	0,851		OK
29	128	n	1,37	0,448		OK
30	128	o	2,01	0,967		OK
31	128	n	1,67	0,668		OK
32	128	n	1,20	0,341		Non découpée, Diamètre inférieur à 45
33	128	n	1,29	0,397		OK
34	128	n	1,55	0,575		OK
35	128	n	1,56	0,579		Non decoupée, fendue face Nord
36	128	o	1,92	0,878		OK
37	128	n	1,59	0,605		OK
38	128	o	1,81	0,782		OK
39	128	o	1,72	0,702		OK
40	128	n	1,55	0,575		OK
41	128	n	1,37	0,448		OK
42	128	n	1,62	0,623		OK
43	128	n	1,50	0,537		OK
44	128	n	1,83	0,795		OK
45	128	o	1,78	0,756		OK
46	128	n	1,48	0,523		OK

48	128	n	1,77	0,748		OK
49	128	n	1,40	0,468		OK
50	128	o	1,68	0,674		OK
51	128	o	1,58	0,594		OK
52	128	o	1,42	0,480		OK
53	128	n	1,44	0,493		OK
54	140	o	1,53	0,559		OK
55	140	o	1,75	0,727		OK
56	140	o	1,81	0,782		OK
57	140	o	1,77	0,744		OK
58	140	o	1,89	0,853		OK
59	128	n	1,43	0,486		OK

Annexe 3 : caractéristiques des arbres échantillon. Les diamètres sont en mm et relevés au compas forestier à 1m30 ; la classe de qualité est estimée sur les 4 premiers mètres de la grume ; les arbres marqués « o » avait déjà été marqué pour la coupe par l'ONF.

Nb Scans	N° Scan						Total
	Arbre	1	2	3	4	5	
1	1	1	1	1			4
2	1	1	1	1			4
3	1	1	1	1			4
4	1	1	1	1			4
5	1	1	1	1			4
6	1	1	1	1			4
7	1	1	1	1			4
8	1	1	1	1			4
9	1	1	1	1			4
10	1	1	1	1			4
11	1	1	1	1			4
12	1	1	1	1			4
13	1	1	1	1			4
14	1	1	1	1			4
15	1	1	1	1			4
16	1	1	1	1			4
17	1	1	1	1			4
18	1	1	1	1			4
19	1	1	1	1			4
20	1	1	1	1			4
21	1	1	1	1			4
22	1	1	1	1			4
23	1	1	1	1			4
24	1	1	1	1			4
25	1	1	1	1			4
26	1	1	1	1			4
27	1	1	1	1			4
28	1	1	1	1			4
29	1	1	1	1			4

30	1	1	1	1			4
31	1	1	1	1			4
32	1	1	1	1			4
33 et 34	1	1	1	1	1	1	6
35	1	1	1	1			4
36	1	1	1	1			4
37	1	1	1	1			4
38	1	1	1	1			4
39	1	1	1	1			4
40	1	1	1	1			4
41	1	1	1	1			4
42	1	1	1	1			4
43	1	1	1	1			4
44	1	1	1	1			4
45	1	1	1	1			4
46	1	1	1	1			4
48	1	1	1	1			4
49	1	1	1	1			4
50	1	1	1	1			4
51	1	1	1	1			4
52	1	1	1	1			4
53	1	1	1	1			4
54	1	1	1	1			4
55	1	1	1	1			4
56	1	1	1	1			4
57	1	1	1	1			4
58	1	1	1	1			4
59	1	1	1	1			4
Total	57	57	57	57	1	1	230

Annexe 4 : récapitulatif des scans Lidar effectués.

N ar b	azi m 1	contrainte 1		contrainte 2		contrainte 3		contrainte 4		contrainte 5		contrainte 6		contrainte 7		contrainte 8		cir130c m
		28	29	30	31	26	27	33	35	53	56	38	43	47	49	31	31	
58	57	28	29	30	31	26	27	33	35	53	56	38	43	47	49	31	31	203
56	365	19	19	41	41	31	32	47	48	82	85	67	69	31	34	23	25	198
57	110	38	40	64	65	31	31	69	71	105	107	97	99	39	40	45	47	197
54	125	28	28	35	37	42	42	21	22	45	47	67	69	35	36	29	30	165
55	205	51	53	59	59	92	94	84	86	96	100	131	132	67	68	69	70	191
5	180	51	52	51	52	131	135	121	123	138	140	69	70	36	37	29	31	153
53	175	36	37	27	27	25	25	43	45	40	42	41	42	54	55	34	35	180
59	363	33	36	27	27	33	36	46	50	62	64	64	66	30	32	44	44	149
50	24	20	22	18	19	26	29	48	49	36	39	24	24	19	21	23	24	189
51	130	20	21	15	18	24	25	42	42	32	34	56	57	29	31	21	22	173
52	285	31	37	27	29	50	51	61	63	71	74	36	36	38	38	39	39	151

17	61	58	58	40	41	40	42	41	41	71	72	83	87	72	73	89	90	170
16	57	30	30	32	32	35	37	58	58	97	98	118	119	45	45	31	32	159
38	240	28	28	26	24	27	28	29	31	55	56	45	46	49	51	26	27	198
18	62	37	38	80	82	40	42	72	73	43	44	35	36	30	32	37	37	178
19	175	24	24	25	26	29	31	39	40	33	33	41	43	18	19	22	24	166
20	10	34	34	55	55	79	80	83	85	136	137	65	67	45	45	35	36	180
21	365	16	16	26	26	36	37	66	67	31	31	38	39	14	15	22	22	180
22	230	38	39	34	35	39	40	64	66	56	58	69	71	49	51	36	37	162
30	265	14	14	27	28	17	18	128	130	54	55	89	89	80	82	20	21	225
26	236	30	31	38	38	41	42	74	75	119	121	46	48	35	37	45	46	148
24	355	33	34	59	62	51	55	104	105	107	109	55	58	33	33	23	24	180
28	39	38	38	50	50	38	39	33	34	35	37	40	41	50	50	32	33	216
8	51	32	33	47	47	109	111	111	113	174	178	101	104	71	72	45	45	207
10	170	35	35	68	70	48	50	88	91	80	81	54	55	61	63	39	41	210
11	386	33	36	42	42	38	39	87	88	100	101	61	64	38	38	24	24	193
12	181	38	39	39	40	39	40	49	50	124	127	111	112	114	116	52	54	178
14	174	19	20	50	50	38	40	62	65	128	130	68	72	29	30	34	37	220

Annexe 5 : mesures d'ICC.

Annexe 2

Epicormic plasticity of *Quercus petraea* crop trees: Quantification inferred from X-ray CT observations and made from external observations in thinning experiments

Francis Colin^{1*}, Jean-Baptiste Morisset¹,

¹ LERFoB (Forest and Wood Resource) UMR 1092 INRA / AgroParisTech Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux FRANCE. morisset@nancy.inra.fr tel: +33 3 83 39 40 41

* corresponding author colin@nancy.inra.fr tel: +33 3 83 39 40 42

Abstract (259 words)

Background and Aims. Plasticity of epicormics has never been quantified due to the lack of a plasticity index. This paper aimed to quantify this plasticity based on a new index dedicated to counts and proportions. Thinning was the forest disturbance expected to induce epicormic plasticity. For sessile and pedunculate oak, which are known as strong sprouters, epicormic plasticity was assumed to be high and even higher for upper trunk segments. **Methods.** This index was based firstly on the strong relationship between epicormic shoots or developed epicormics (epicormic shoots + picots + burls) and total frequency recorded in 6 ONF and INRA silvicultural experiments. This relationship was supported by virtual internal views of some logs obtained after X-ray Computer Tomography. The index was quantified by the odds ratio of the effects of either thinning or trunk segment derived from a logistic model fitting proportions of either sprouts or developed epicormics on total frequency of epicormics recorded externally. **Key results.** It was shown that the plasticity has been successfully evaluated but was not very high. As expected, upper trunk segments respond more obviously than lower ones as an expression of plasticity modularity. The influence of the dynamics of the accompanying vegetation after thinning was evoked as a serious candidate for having led to the underestimation of induced plasticity. Influences of ontogeny and between-tree variability on plasticity have been shown. **Conclusion.** It is claimed that the new index can be used for various species, other tree parts such as crown or stump and finally for quantifying plasticity induced by other forest disturbances.

Running title: Oak epicormic plasticity

Key-words: *Quercus petraea*, *Quercus robur*, ontogenic plasticity, modular plasticity, population plasticity

Introduction

Phenotypic plasticity is the capacity of a single genotype to produce different phenotypes in response to varying environmental conditions (Debat and David, 2001; Bradshaw, 2006; Valladares et al., 2006). It concerns a given trait, either physiological or morphological, and a more or less complex environmental factor expected to induce plasticity (Valladares et al., 2007).

Among morphological traits, those describing tree branching are known to respond to stand environment in particular. Tree branching results in the production of either sylleptic (“immediate”) or proleptic (“delayed”) branches (Barthélémy and Caraglio, 2007) according to their emergence time. Sylleptic branching has been studied on *Populus* by Wu and Settler (1998) and Marron et al. (2006) showing high plasticity probably induced by variable nitrogen supplies (Cline and Dong-II, 2002). The plasticity of the proleptic branches that developed after an up-to-one-year rest period from axillary buds (named sequential branch) has been quantified in several studies mainly comparing the effect of low or high irradiance (Klinka et al., 1992; Beaudet et al., 1998; Messier et al., 1999; Messier and Nikinmaa, 2000; Duchesneau et al., 2001; Claveau et al., 2002; Percy et al., 2005; Stancioiu and O’Hara, 2006; Paquette et al., 2007). To our knowledge plasticity of epicormics, meaning the emergence of lateral structures produced from suppressed buds (sprouts, bud clusters, burls, picots... Colin et al., 2010a, 2010b, Meier et al., 2012) has never been quantified or evoked except in Borges (2009) who addressed it in terms of a means of extending plant longevity.

Evaluating epicormic plasticity poses the problem of selecting a relevant plasticity index, a methodology to quantify it and of addressing an inducing factor.

Valladares *et al.* (2006) reviewed the main indices used in the literature and added one more, the « relative distance plasticity index” (RDPI). It turned out that all these indices measured plasticity of continuous traits and none measured indices for discreet variables such as counting and proportions of counting, ranging between 0 and 1. Finally, Chambel et al. (2005) emphasized that most plasticity indices have no estimator of dispersion, avoiding valuable statistical comparisons.

After a large number of plasticity studies, several authors reviewing the methodologies and outcomes support the notion that plasticity studies must account for ontogeny (Wright and McConnaughay, 2002), plant modularity (de Kroon et al., 2005) and between-plant variability (Valladares et al., 2006).

Epicormics on oak have reached such a level of knowledge (Wignall and Browning, 1988; Spiecker, 1991; Fontaine, 1999; Fontaine et al., 2004; Colin et al., 2010a, Morisset et al., 2012a) that it is assumed that plasticity can be assessed by following most of the previous recommendations about a relevant plasticity index, a methodology to quantify it and addressing an influencing inducing factor. As oaks are “strong sprouter” species (Meadows, 1995), they may take the role of an “upper” biological reference for other species which are not such “strong sprouters”.

Recent progress in understanding epicormic ontogeny on oak has been made possible thanks to X-ray Computed Tomography or CT (Colin et al., 2010b). It was demonstrated, firstly in only one experimental stand (Morisset et al., 2012b) and then in several (Morisset et al., 2012c), that the epicormics present near the stem surface at any time were controlled by the epicormics already present in youth. Morisset et al. (2012a) showed that the removal of accompanying vegetation increases the emergence and development of epicormic shoots or sprouts on sessile oak especially in upper trunk segments. In addition, the authors observed that the more numerous the epicormics in a trunk segment, the more chances epicormic shoots had to be produced. An equivalent result was recently obtained for beech (Colin et al., 2012).

These results strongly suggest the possibility of being able to separate the between-tree variability of the number of all epicormic types which contain suppressed buds that are available and the sprouting response (plasticity), assumed to depend both on these suppressed buds and on the stand or tree disturbance.

In forest ecology and management, one of the most influential factors is stand opening by wind throw (Quine et al., 2004) or by thinning. Thinning, especially thinning made in experimental

Colin, F. and Morisset, J.B. (2012) Epicormic plasticity of *Quercus petraea* crop trees: Quantification inferred from X-ray CT observations and made from external observations in thinning experiments. For. Ecol. Man.

(submitted)

stands, can be considered as a relatively controlled disturbance leading to a multi-factorial modification of the growth conditions involving increased light, water and mineral supplies to the residual trees (Aussenac, 2000). Thinning is probably the forest disturbance that is the best quantified in terms of basal area changes, stocking changes, changes of various density indices such as Rdi (Reineke 1933 in Dhôte 1997).

Consequences of thinning in terms of epicormic shoots emergence are still a matter of debate; several results confirm that sprouting is triggered (Ashton et al., 1990; Yokoi and Yamaguchi, 1996; Howell and Nix, 2002) at least when thinning is heavy (Colin et al., 2010a) while others refute this assumption (Wignall and Browning, 1988). However this is an important issue since epicormics notably have a strong influence the wood quality of oak. Some results have been collected together (Colin et al., 2010c) but not sufficient to provide a complete overview of the effect of thinning throughout the production period. Consequently, the quantification of plasticity is expected to help in interpreting to what extent thinning may influence not only epicormic shoot emergence, but more generally the dynamics of all epicormic types and wood quality. Moreover, what will be revealed from thinning-induced plasticity could probably be useful for understanding epicormic plasticity induced by any other type of stand opening and more generally by stand disturbance and tree injuries.

In this general context, this paper aimed to undertake a first evaluation of thinning-induced epicormic plasticity on oak. For that, we defined epicormic plasticity first, by taking advantage of the CT observations and secondly created a plasticity index inspired from these internal observations. Thinning induced plasticity was finally quantified from the external composition defined as the total and proportions of the different types of epicormics present (Colin et al., 2010a). Thinning was considered to be representative of stand opening and was especially chosen because it is often quite well quantified and may have tremendous impacts on the quality of the wood harvested.

Since *Quercus petraea* and *Q. robur* are known to be “strong sprouter” species, they were assumed to have high epicormic plasticity and the plasticity values obtained will be thus considered as upper reference values of epicormic plasticity for temperate forest trees.

Materials and methods

Experiments

Six experiments were selected in such a way that they compare very different silvicultural scenarios, certain of which test very heavy thinning. They are managed either by the National Forest Service (ONF) in Grand-Orient (abbreviation GRO), Longchamp (LON) and Larivour (LAR) or by INRA in the state forest of Tronçais (Table 1).

In Tronçais three stand stages were considered in 1996 to start the comparisons of silvicultural scenarios: (1) was a stage corresponding to a dominant height (H_0) of 7m in experiment TROS, (2) corresponded to 12m in TROM and (3) corresponded to 17m in TROT. These stages can be qualified as “Large saplings” “Young small poles” and “Old small poles” respectively, after the classification of Daniel et al. (1979). Additional details on these experiments can be found in Colin et al., (2010a) and Morisset et al., (2012b; 2012c).

There are silvicultural experiments comparing different thinning scenarios. In GRO, LON and LAR they were quantified by number of crop trees expected at final harvest. This number was about 92-98, 70 and 42-49 trees per ha respectively (Table 1). A control treatment was maintained in each experiment where no silvicultural operation had been carried out since the regeneration. In Tronçais thinning scenarios were named using the relative density index Rdi (Dhôte, 1997) obtained after the first thinning made in 1996 (in the controls no thinning occurred, leading to the same RDi as that before thinning time) (Colin et al., 2010b). These Rdis were close to 1 in the control plots: S.81 for TROS, M.93 for TROM and T.94 for TROT (Table 1). In order to compare all the scenarios properly, Figure 1 provides the variations of basal area (G) versus the dominant

height, recorded since the installation of the treatments. From this information, four comments can be made:

- 1) control treatments in experiments GRO, LON, LAR, TROT and TROM had basal area dynamics according to dominant height mainly in the plane portion $G > 20 \text{ m}^3/\text{ha}$ and $H_o > 12 \text{ m}$;
- 2) control and other treatments in TROS were obviously the only ones that are placed in the plane portion $G < 20 \text{ m}^3/\text{ha}$ and $H_o < 12 \text{ m}$;
- 3) treatments other than controls were the most different in experiments LON and TROM;
- 4) at the last measurement in 2006 in GRO, 2007 in LON and LAR and 2002 in Tronçais, the basal area was clearly larger in the control than in the other treatments; the difference was the highest in GRO ($18 \text{ m}^3/\text{ha}$) and the lowest in TROT ($8 \text{ m}^3/\text{ha}$).

In addition to this BA- H_o information it must be mentioned that the under-storey was absent in treatments M.23 and S.21 and sparse in M.41.

These experiments were completed with external observations by sampling the 1m-long-logs from trees belonging to LON, TROM and TROT, which were recovered/collected for CT scanning (Table 1).

Experiment	Reference	Age (at year of epicormic observation)	Stem portions observed	Thinning treatments (abbreviations used)	Number of trees described externally	Number of trees scanned
Longchamp (LON)	Morisset et al., 2011a	48 to 59 (2008)	0-3m	Control (LOCO)	14	
				Classic (LO98)	14	3
				Dynamic (LO70)	15	3
				Hyper dynamic (LO42)	14	3
Larivour (LAR)	Morisset et al., 2012	47 (2007)	0-3m	Control (LACO)	17	
				Classic (LA91)	18	
				Dynamic (LA70)	17	
				Hyper dynamic (LA49)	18	
Grand-Orient (GRO)		41 (2007)	0-3m	Control = no thinning (GOCO)	18	
				Dynamic (GO70)	18	
				Hyper dynamic (GO49)	18	
Tronçais (TROS)	Colin et al. 2010a	28 (2002)	0-3m	S.81 (Control)	20	
S.60				20		
S.37				20		
S.21				19		
Tronçais (TROM)	Morisset et al., 2012	37 (2002)	0-3m and 3-6m	M.93 (Control)	20	
M.41				20	3	
M.23				20	2	
Tronçais (TROT)		46 (2002)	0-3m and 3-6m	T.94 (Control)	20	2
T.54				20	2	

Table 1. Materials used in the present study. Identification of the Tronçais treatments refers to the value of relative density index R_{di} (Dhôte, 1997) calculated after thinning in 1996 and characterising the silvicultural scenarios, with letters T for “tall” (for treatment installations in 1996 the dominant height was about 17m), M for “median” (the dominant height was about 12m) and S for “small” (the dominant height was 7m). Identification of the treatments of the other experiments refers to the objective number of crop trees at final harvest or to the control (CO) with preceding letters as an abbreviation of the experiment name: GO for Grand-Orient, LA for Larivour and LO for Longchamp.

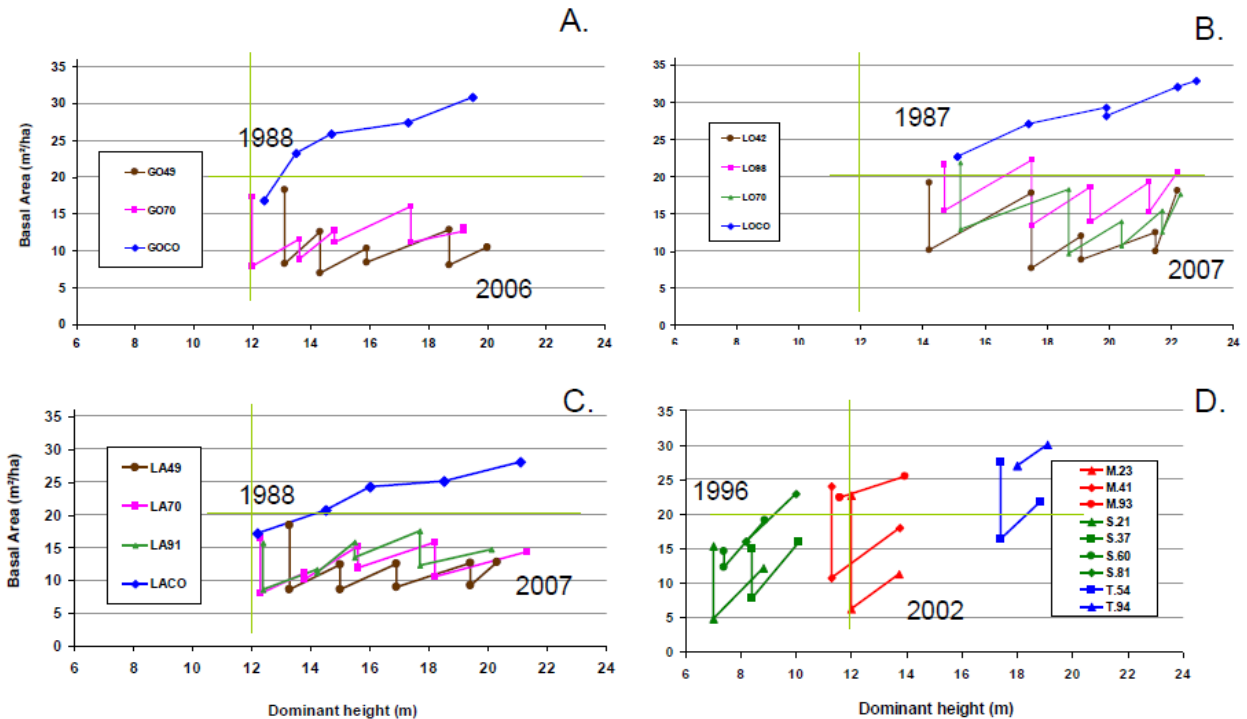


Figure 1. Basal area related to increasing dominant height of the plots where the thinning treatments were applied. A. Grand-Orient. B. Longchamp. C. Larivour. D. Tronçais. Light green lines: reference lines with basal area=20m³/ha and Dominant height=12m. Upper year: first year of tree measurement. Lower year: last year.

Materials

The materials used for this study were composed of two parts: (1) 1m-long-logs collected from several experiments and processed with X-ray computed tomography and (2) trees that have been described externally and were maintained alive within their experimental stands. External description of the epicormics was made on the population of crop trees in 2008 in LON, 2007 in LAR and GRO and 2002 in Tronçais. The number of observed trees is given in Table 1. We separated the epicormic variation into components and ontogenic causes thanks to the scanning methodology applied on logs collected from LO, TROT and TROM experiments (Colin et al., 2010b). In LON, three trees were selected in each of the treatments LO49, LO70 and LO91. From each of the nine (9) sample trees, three 1m-long-logs were recovered/sampled: L2 between 1.5 and 2.5m, L4 between 3.5 and 4.5m and L6 between 5.5 and 6.5m (Table 1).

External observations of the epicormic composition

The epicormic composition was quantified after Colin et al. (2010a) on a portion of trunk from 0 to 3m in LON, LAR, GRO and TROS and in addition on a portion of trunk from 3 to 6m in TROM and TROT, by tallying the following 5 epicormic types: buds in isolation, bud clusters, epicormic shoots (alive or dead), picots and burls (for schemas and photos of these types please refer to Colin et al. (2010c) and Morisset et al. (2011a)). Frequencies of the five classes on the lower 3m or upper 3m trunk segments were summed to form the Total0-3m or Total3-6m respectively (named EXT_TOT). We also considered the frequencies corresponding to the epicormic shoots (EXT_SPROUTS) and the epicormic class “developed epicormics” (EXT_DEV) which is a class pooling epicormic shoots, picots and burls which are, conversely to buds in isolation and bud clusters, complex epicormic structures that can impair the wood quality (Fontaine et al., 2004; Meier et al., 2012).

X-ray Computed tomography

Colin et al. (2010c) presented the methodology of CT applied to tracking all rameal traces, either knots (of sequential branches or epicormic shoots) or suppressed bud traces. This methodology allowed the observation of the network of all rameal traces in portions of trunk which are less than 1.5m long and less than 45 cm thick, also named logs. The 1.65mm thick CT slices (800 slices for a 1m long log) were interpreted manually using free ImageJ software (Abramoff et al. 2004) and home-made plug-in “Gourmand” (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>). An internal reconstruction in 3D was made possible using the home-made viewer “BIL3D” (<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plateforme/equipements/scanner.htm>). This displays the following traces: vertical stem pith; oblique knots of branches directly attached to the pith; transversal-horizontal traces of suppressed buds of primary origin that are persistent axillary buds also directly attached to the pith; transversal-horizontal traces of suppressed buds of secondary origin (originating from the base of either a suppressed bud of primary origin, a sequential branch or an epicormic shoot) and transversal-horizontal knots laid down by epicormic shoots. From pith to bark, rameal traces are linked to each other in rameal sequences having two possible origins on the trunk pith: either a suppressed bud of primary origin or a sequential branch (Figure 2). From quantitative files the following descriptors were computed: INT_TOT (total number of rameal traces), INT_RSS (number of rameal sequences with epicormic knots), INT_BARK (number of bud traces and epicormic knots having reached the bark), INT_2CM (number of bud traces and epicormic knots in a radius of 2cm from the pith).

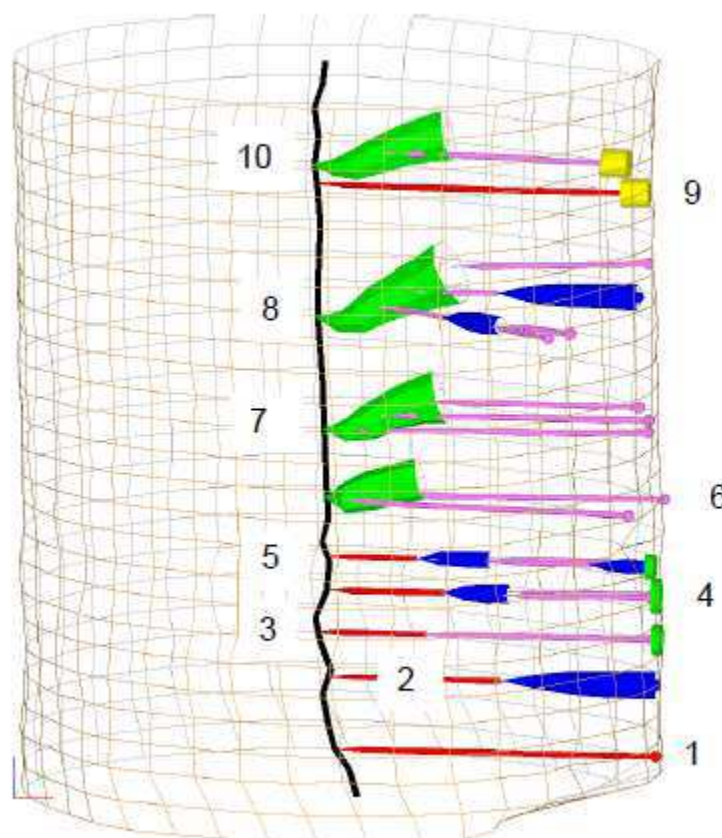


Figure 2. Correspondence between internal rameal traces, rameal sequences (10 sequences are drawn) and external observations. Rameal sequences are numbered upwards. 1. Trace of a suppressed bud directly related to the stem pith (bud of primary origin), observed externally as a suppressed bud in isolation. 2. Rameal sequence composed of a trace of a suppressed bud of primary origin followed by an epicormic knot of a sprout observed externally as a sprout. 3. Trace of a suppressed bud of primary origin followed by two traces of suppressed buds of secondary origin that gathered to form a bud cluster (symbolized by a

green circle), observed also as bud cluster externally. 4. Trace of a suppressed bud of primary origin followed by an epicormic knot that pruned naturally and produced two traces of suppressed buds of secondary origin that gathered in turn to form a bud cluster, observed as bud cluster from the outside. 5. Trace of a suppressed bud of primary origin followed by an epicormic knot that pruned naturally and produced two traces of suppressed buds of secondary origin, one followed by an epicormic knot and the other remaining as a bud; this bud and the epicormic shoot gathered to form a burl observed as a burl externally. 6 and 7. Branches represented by their knot produced two or three buds of secondary origin that are observed as buds in isolation externally. 8. A branch produced three buds of secondary origin, the uppermost remained as such, the lowest transformed into a sprout that pruned but produced two suppressed buds of secondary origin, the third transformed into a sprout which is still alive. Three buds in isolation and one sprout are observed externally. 9. A suppressed bud of primary origin developed recently into a thin epicormic shoot; the apical end of this which shed giving birth to a picot (symbolized by a yellow cylinder) observable as a picot externally. 10. A branch produced a suppressed bud of secondary origin that gave birth to a picot observable as a picot from the outside.

Correspondence between observations made by using CT and external observations

It must be mentioned here that unfortunately no trunk segments were simultaneously observed internally and externally. In addition, when passing from internal observations by using CT to visual external observations of epicormic composition, the descriptive variables considered were not exactly the same. In particular, internal observations provided the number of suppressed bud traces and epicormic knots only, while external observations provided the epicormic composition which was quantified by the total number of epicormics and the proportion of each type (Colin et al., 2010a). From external observations, neither the origin of each rameal sequence nor the relationship with a given rameal sequence of each epicormic observed externally could be inferred. A correspondence of what could be observed in the trunk and what could be observed from the outside is illustrated on Figure 2.

Statistics

All statistical adjustments were completed with SAS release 9.2. Internal epicormic descriptors INT_TOT, INT_RSS, INT_BARK and INT_2CM were statistically linked with mixed linear models (procedure PROC MIXED) accounting for the following random factors tested on the model intercept: experiment *exp*, treatment nested in experiment *treat(exp)* and tree nested in treatment and experiment *tree(treat*exp)*. Statistical links between external counts EXT_SPROUT, EXT_DEV and EXT_TOT were also fitted with mixed linear models, incorporating the effect of the trunk portion, with the same random effects tested for internal descriptors.

The plasticity index applied to proportions of counts was the odds ratio calculated in every treatment T_j in comparison with the control within each experiment. The odds ratios were recovered from logistic models including the treatment effects as fixed effect (B_{treat}) and random tree effect nested within each treatment (random effects $A'_{tree(treat)}$ and $B'_{tree(treat)}$).

$$\text{logit}(\text{proportions}) = (A + A'_{tree(treat)}) + [B_{treat} + B'_{tree(treat)}] \cdot \text{EXT_TOT}$$

The SAS procedure used was PROC GLIMMIX.

The calculation of the value of this odds ratio was based on a reference treatment or portion of trunk, respectively (1) the control treatment with the highest stocking when comparing treatments or (2) the lower 0-3m trunk segment when comparing trunk segments. Each of these effects was “adjusted” to the eventual presence of other variables and factors incorporated into the model. The model residuals quantified the tree effect, which was not completely taken into account by the denominator “EXT_TOT”.

The additional effect of the trunk portion (POR) was tested by the model:

$$\text{logit}(\text{proportions}) = (A + A'_{tree(treat)}) + [B_{treat} + B'_{tree(treat)}] \cdot \text{EXT_TOT} + C_{POR} \cdot \text{EXT_TOT}$$

with the same random effects as incorporated in the previous model. The data originated from TROM and TROT experiments only.

By forming the ratios EXT_SPROUT/EXT_TOT and EXT_DEV/EXT_TOT some impossible divisions by zero due to null values of EXT_TOT diverted several data. We thus decided to fix zero total frequencies to 1 in order to avoid losing interesting data. This finally resulted in fitting the following ratios:

$$\begin{aligned} \text{Propsprout} &= EXT_SPROUT/[EXT_TOT+1] \\ \text{propdev} &= EXT_DEV/[EXT_TOT +1]. \end{aligned}$$

It must be mentioned that odds ratios can take any real value between 0 and infinity. Values significantly greater than 1 indicate that the treatment T_j has trees with proportions greater than that of the control. Inversely, values significantly lower than 1 indicate that the proportion in treatment T_j is lower than in the control. Although the association between the treatment and the proportion is only statistical, one may expect a causal association for values greater than 10 (Bouyet et al., 2001) and inversely for values lower than 0.1. Confidence intervals based on the log-transformation of the estimation of the odds ratio, which follows a normal distribution (Collett, 1991) can be constructed around the odds ratio estimates. Then it can be tested whether the odds ratio value of 1 is included in this confidence interval, denoting a null plasticity, or whether it is different from 1, denoting significant plasticity.

Results

Construction of a plasticity index from internal CT observations

The first step was to highlight what epicormic plasticity is using the scanned logs. Figure 3 provides three examples of the internal rameal system as displayed by the Bil3D software. In (A) the logs had very few rameal sequences (18) of which only one had a knot of an epicormic shoot. It meant that the corresponding trunk segment had few chances of having sprouts after thinning had occurred. There were finally 10 epicormics at 2cm from the pith and 12 at the bark. Conversely, in (B) and (C) the logs contained numerous rameal sequences (33 and 59 respectively); in (B) a few rameal sequences bore epicormic knots while in (C) many more rameal sequences bore epicormic knots. This resulted in 35 epicormics near the pith and 55 at the bark in B and 74 near the pith and 108 at the bark in C.

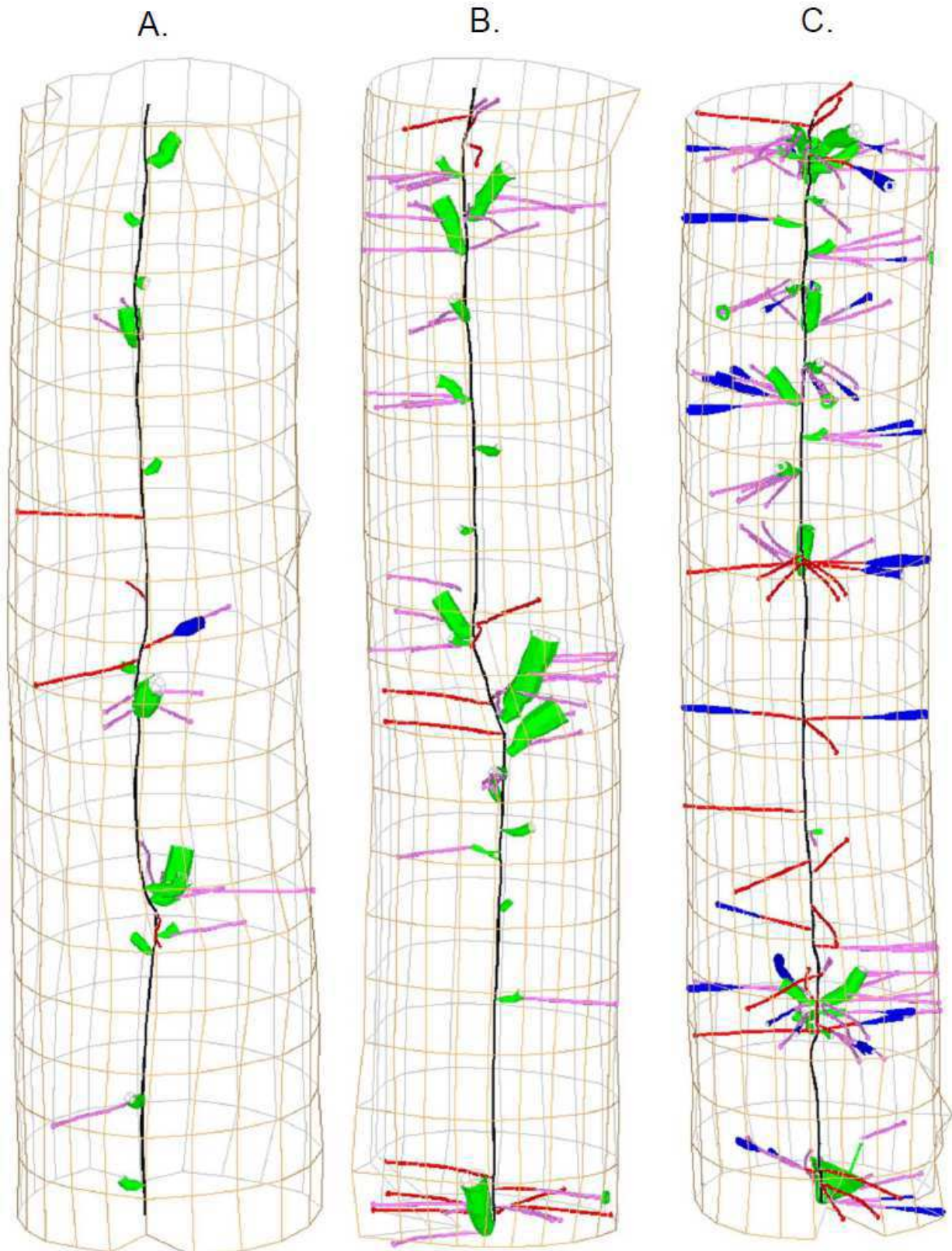


Figure 3. Three logs from Longchamp experiment reconstructed thanks to Bil3D (see Colin et al., 2010b and Morisset et al., 2011b). From left to right: log L2 of tree 28 of treatment LO70; log L2 of tree 16 of treatment LO98 and log L6 of tree 09 of treatment LO98.

Symbols: in black: the trunk pith; in green: branch knots; in blue: epicormic knots; in red: trace of a suppressed bud of primary origin; in pink: a suppressed bud of secondary origin. Green circles on the stem surface depict bud clusters. For the quantification of the rameal sequences see the text.

Then we found the relationship between the total number of rameal sequences, *INT_TOT*, and the number of rameal sequences containing epicormic knots, *INT_RSS*, for all scanned logs (Figure 4A). The positive relationship confirmed the idea that the more epicormic buds borne by a trunk segment (in isolation or in clusters, burls, on picots, etc.) the more chances it had to bear epicormic shoots. The model attributes are given in Table 2.

We then found the relationship between the number of epicormic rameal traces (suppressed bud traces and epicormic knots) at the bark, *INT_BARK*, and those at 2 cm from the pith, *INT_2CM* (Figure 4B). The close relationship confirmed that the current epicormic composition was controlled by the epicormics already present in their youth. The main attributes of the model are provided in Table 2.

Both of the preceding relationships confirm that epicormic sprouting quantified by *INT_RSS* depends on the epicormic composition set up very soon in the life of the tree and quantified here by *INT_2CM* (Figure 4C).

Variable to be explained	Explanatory variable, (P-value) and related parameter estimate	Covariance parameters			
		<i>Exp</i>	<i>Treat(exp)</i>	<i>Tree(treat*exp)</i>	Residual
<i>INT_RSS</i>	<i>INT_TOT</i> : (0.0008) 0.33	9.1	0	66.6	16.6
<i>INT_BARK</i>	<i>INT_2CM</i> : (<0.0001) 0.30	0	0	39.5	14.9
<i>INT_RSS</i>	<i>INT_2CM</i> : (<0.0001) 0.94	18.5	83.3	42.3	82.5

Table 2. Mains features of the linear mixed models adjusting internal descriptors of epicormics. Intercepts were set to 0 according to the expectation that when the explanatory variable is null the variable to be explained is mandatorily null. The incorporated random factors, experiment *exp*, treatment nested in experiment *treat(exp)* and tree nested in treatment and experiment *tree(treat*exp)* were tested and quantified on the intercept. Square-transformed explanatory variables were tested but did not appear to be significant.

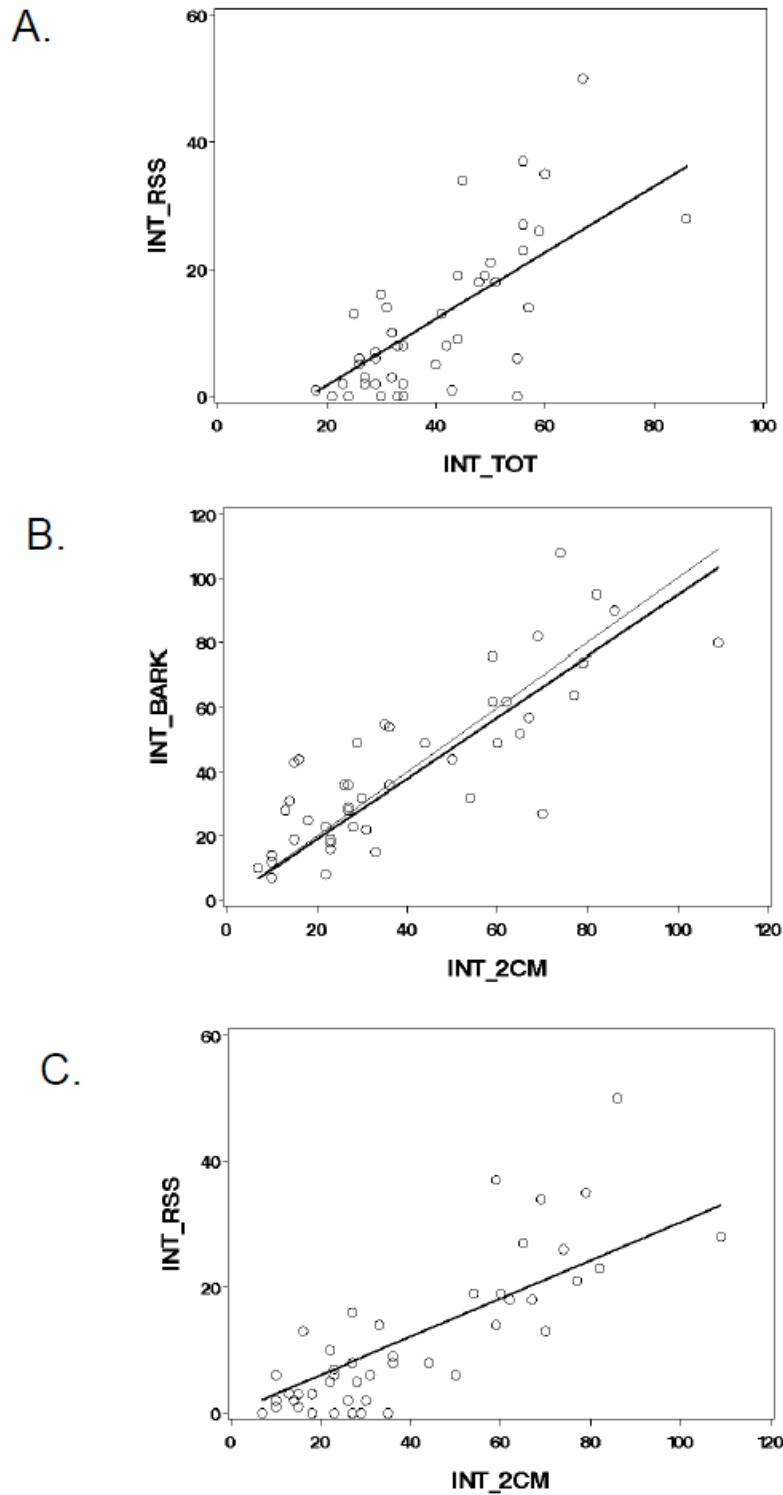


Figure 4. Relationships between internal descriptors of rameal sequences in 1m-long-logs. Circles represent the observed values and bold lines represent the fixed effect predictions. A. Relationship between the number of rameal sequences containing at least one epicormic knot of sprout (INT_RSS) and the total number of rameal sequences (INT_TOT). B. Relationship between the number of rameal traces, either suppressed buds or epicormic knots, at bark (INT_BARK) and at 2 cm from the pith (INT_2CM), with the 1:1 line as a thin line. C. Relationship between the number of rameal sequences with sprouts (INT_RSS) and the number of epicormics at 2cm from the pith (INT_2CM).

Plasticity index quantified from external observations

Based on the correspondence between internal and external observations (Figure 2), it was then possible to consider the relationship between the number of epicormics (EXT_TOT) and the number of epicormic shoots (EXT_SPROUT) on the samples of trunk segments observed externally. This relationship was equivalent to the internal relationship between the number of rameal sequences and the number of those bearing epicormic shoots. Two classes of epicormics could be distinguished externally: “developed” (EXT_DEV) and other epicormics. Based on all the external data coming from all experiments, we built Figure 5 giving EXT_SPROUT and EXT_DEV versus EXT_TOT (Total0-3m or Total3-6m depending on the trunk segment). The expected trend was confirmed: the more epicormics of all types a trunk segment bore, the more sprouts or developed epicormics could have emerged. These relationships depended on the trunk portion, with the upper trunk portion having more sprouts or “developed” epicormics for a given total number of epicormics. The difference between upper and lower trunk segments was smaller for the “developed” epicormics but significant in both cases (Table 3). Thus, we confirmed that the number of epicormic shoots was controlled by the number of epicormics present and we expanded this result to the “developed” epicormics.

We then fitted the two ratios propsprout and propdev onto the factors treatment and trunk segment. They directly quantified the response of the epicormic structures present depending on the strength of the inducing factor, which in this case was thinning. It was expected that with heavier thinning, the epicormic shoots or “developed” epicormics would be more numerous.

Variable to be explained	Explanatory variables, (P-value) and related parameter estimate	Covariance parameters			
		<i>Exp</i>	<i>Treat(exp)</i>	<i>Tree(treat*exp)</i>	Res.
<i>EXT_SPROUT</i>	EX_TOT: (<0.0001) 0.43 EX_TOT*log: (<0.0001) For lower log: -0.23 For upper log: 0	24.6	5.1	27.8	25.8
<i>EXT_DEV</i>	EX_TOT: (<0.0001) 0.54 EX_TOT*log: (<0.0001) For lower log: -0.12 For upper log: 0	20.4	5.1	33.4	32.6

Table 3. Main features of the linear mixed models fitting external descriptors of epicormics. Intercepts were set to 0 according to the expectation that when the explicative variable is null the variable to be explained is mandatorily null. The incorporated random factors, experiment *exp*, treatment nested in experiment *treat(exp)* and tree nested in treatment and experiment *tree(treat*exp)* were tested and quantified on the intercept. Square-transformed explanatory variables were tested but did not appear to be significant. Res.=Residual

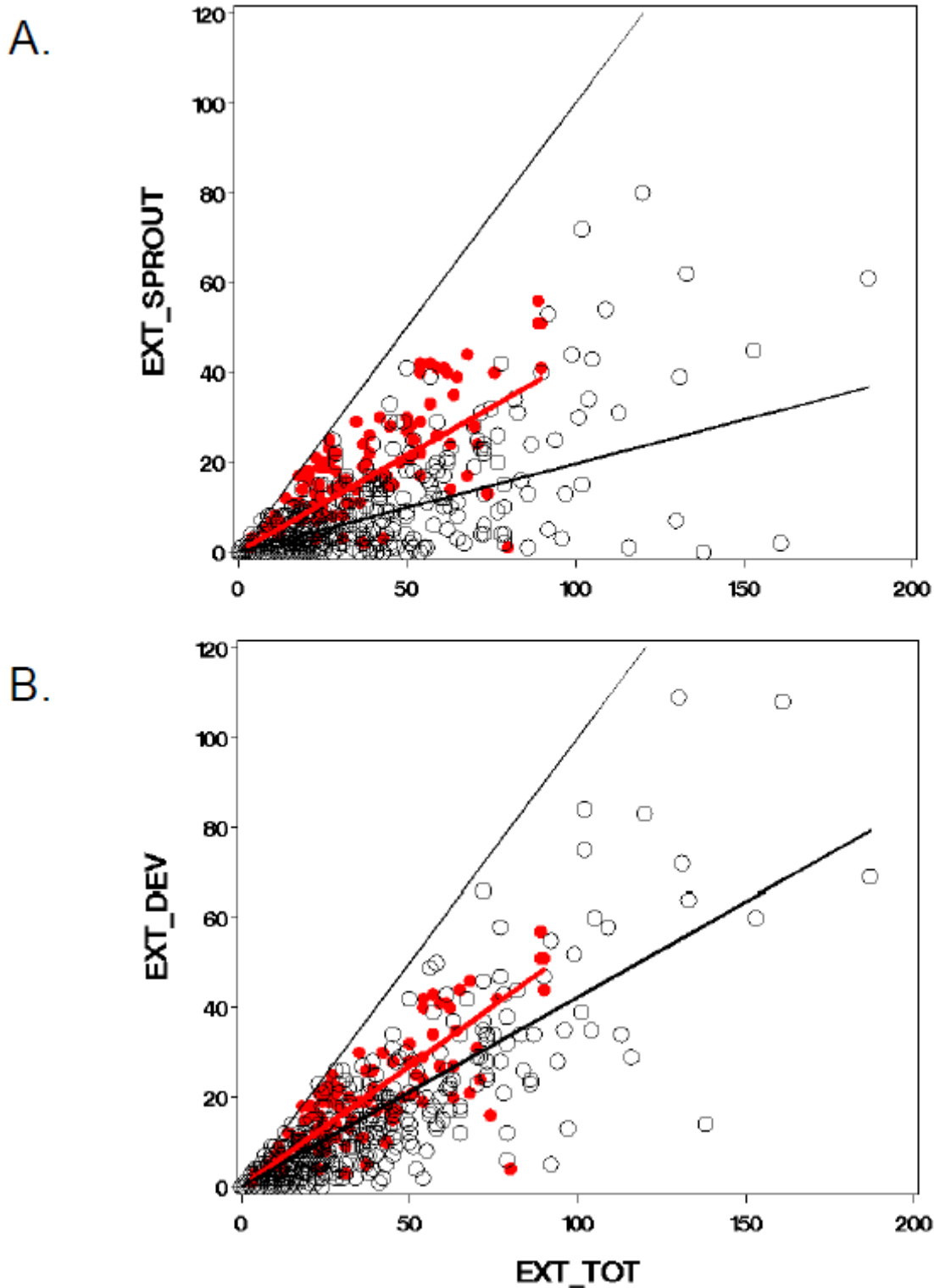


Figure 5. External observations and predictions of fixed effects with a linear mixed model. Black circles and bold line: observations and predictions on the 0-3m trunk portion. Red dots and bold line: observations and predictions on the 3-6m trunk portion. Thin upper line: 1:1 line. A. number of sprouts EXT_SPROUT versus total number of epicormics EXT_TOT. B number of developed epicormics EXT_DEV versus total number of epicormics.

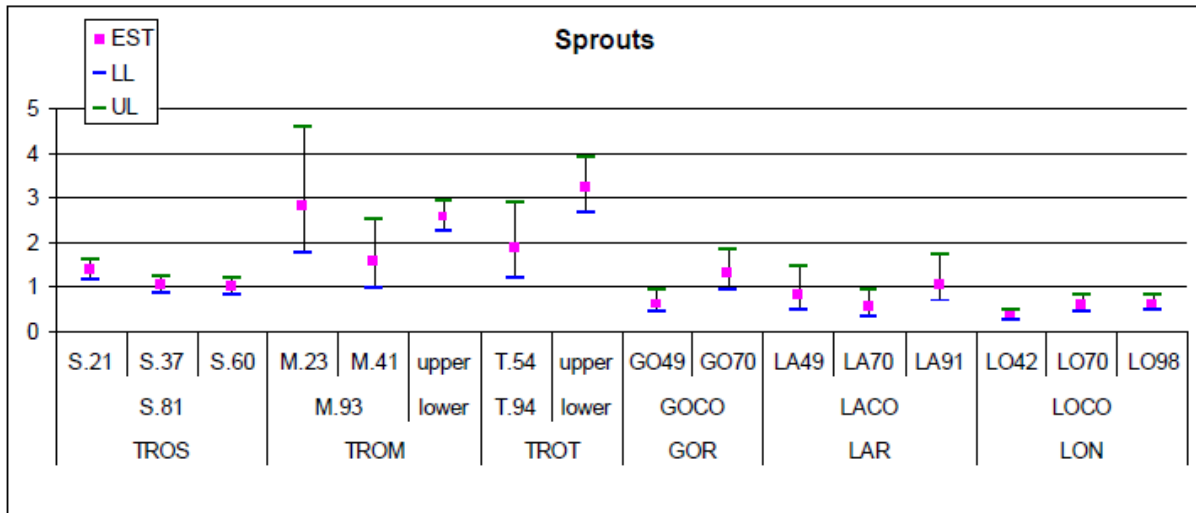
The plasticity for sprouts and for developed epicormics was not exactly the same as shown in Tables 4 and 5. For developed epicormics, the plasticity index was significantly different from 1 for most treatments except TROS treatments, T.54 and GO70. For sprouts, the plasticity

Colin, F. and Morisset, J.B. (2012) Epicormic plasticity of *Quercus petraea* crop trees: Quantification inferred from X-ray CT observations and made from external observations in thinning experiments. For. Ecol. Man.

(submitted)

index was significantly different from 1 for less treatments: S.21, M.23, upper trunk segment in TROM, TROT treatments, GO49, LA70, and LON treatments. Plasticity indices were thus higher for developed epicormics than for sprouts especially in the Larivour experiment. It is also possible that the upper trunk segment was significantly more plastic than the lower one.

A.



B.

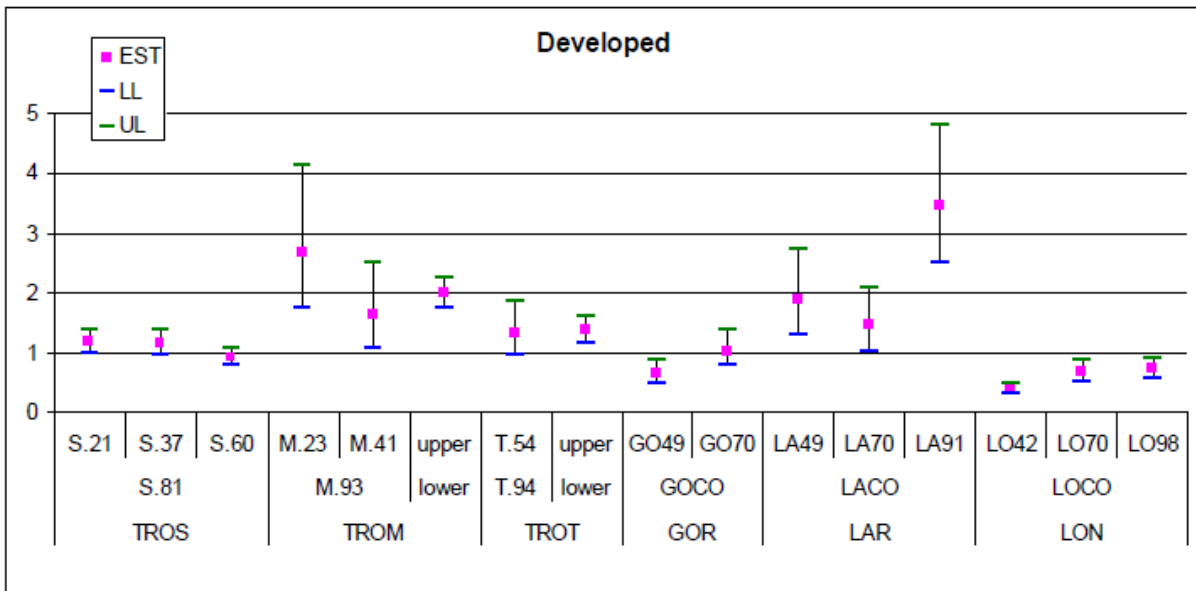


Figure 6. Estimates (dots in pink) and 95% confidence limits (upper in green, lower in blue) of the odds ratios calculated in the six experiments TROM, TROS, TROT, GRO, LAR and LON. The reference thinning treatments were S.81 in TROS, M.93 in TROM, T.94 in TROT, GOCO in GRO, LACO in LAR and LOCO in LON. The reference trunk segment is [0-3m]. The last line of the X axis indicates the experiment, the line above indicates the reference thinning treatment or reference trunk portion for the odds ratios calculation and the vertically written treatments and trunk portion are those for which odds ratios were calculated. A. Odds ratios calculation based on the proportion of sprouts (propsprout). B. Odds ratios calculation based on the proportion of epicormics developed (propdev).

Expe.	P(treat)	P(log)	CovEst		Ref	Treat. or trunk portion	Odds-ratios		
			Est.	Strd			OR est.	LL	UL
TROS	0.0073	-	-	-	S.81	S.21	1.18	1.00	1.38
						S.37	1.15	0.97	1.36
						S.60	0.90	0.76	1.08
TROM	0.0002	<0.0001	0.38	0.09	M.93	M.23	2.66	1.72	4.11
						M.41	1.63	1.06	2.50
						lower upper	1.97	1.73	2.24
TROT	0.09	0.0004	0.19	0.06	T.94	T.54	1.32	0.95	1.83
						lower upper	1.36	1.16	1.60
GOR	0.008	-	-	-	GOCO	GO49	0.64	0.46	0.89
						GO70	1.02	0.77	1.36
LAR	<0.0001	-	-	-	LACO	LA49	1.87	1.28	2.72
						LA70	1.46	1.02	2.07
						LA91	3.47	2.51	4.81
LON	<0.0001	-	-	-	LOCO	LO42	0.37	0.29	0.47
						LO70	0.67	0.50	0.89
						LO98	0.71	0.55	0.92

Table 4. Main attributes of the logistic models fitted on the ratio Dev/[Ntot=1]. P=Factor P value; CovEst=Estimation of the covariance of the random effect tree nested in treatment; Est.=covariance estimate; Strd.=standard deviation of the covariance; Ref=reference treatment or reference trunk segment for odds ratio computing; OR est.=odds ratio estimate; LL=95% interval lower limit; UL=95% interval upper limit. Expe. = experiment. Treat. = treatment. P() = p-value.

Experiment	P(treat)	P(log)	CovEst		Ref	Treat/log	Odds-ratios		
			Est.	Strd			OR est.	LL	UL
TROS	<0.0001	-	-	-	S.81	S.21	1.37	1.16	1.61
						S.37	1.04	0.87	1.23
						S.60	0.99	0.83	1.20
TROM	0.0003	<0.0001	0.48	0.11	M.93	M.23	2.83	1.75	4.58
						M.41	1.55	0.96	2.49
						lower upper	0.39	0.34	0.45
TROT	0.008	<0.0001	0.38	0.11	T.94	T.54	1.85	1.19	2.88
						lower upper	3.22	2.67	3.89
GOR	0.0007	-	-	-	GOCO	GO49	0.60	0.40	0.91
						GO70	1.29	0.92	1.81
LAR	0.05	-	-	-	LACO	LA49	0.81	0.46	1.43
						LA70	0.52	0.30	0.91
						LA91	1.05	0.65	1.69
LON	<0.0001	-	-	-	LOCO	LO42	0.31	0.21	0.44
						LO70	0.57	0.39	0.83
						LO98	0.60	0.44	0.82

Table 5. Main attributes of the logistic models fitted on the ratio Sprouts/[Ntot=1]. P=Factor P value; CovEst=Estimation of the covariance of the random effect on the intercept of tree nested in treatment; Est.=covariance estimate; Strd.=standard deviation of the covariance; Ref=treatment or trunk segment reference for odds ratio computing; OR est.=odds ratio estimate; LL=95% interval lower limit; UL=95% interval upper limit. P() = p-value.

Discussion

What kind of plasticity did we assess?

Out of the different plasticities of tree branching, epicormic plasticity has never been assessed to our knowledge. However, epicormics are important components of the branching system of trees. They contribute to the adjustment of the architecture to changing resource supplies and to its repair after abiotic (wind for instance) or biotic injuries (by herbivores or human manipulation), especially in fruit and ornamental horticulture and forestry.

Concerning branching, but also many other traits, plasticity has been rarely studied in clones and progenies. Clones and progenies were studied only on fast growing species such as *Eucalyptus* (Bouvet et al., 2006), *Populus* (Wu and Settler, 1998; Marron et al., 2006) and on *Ulmus* (Santini et al., 2010). All other studies of plasticity were carried out on populations that were mixtures of unknown genotypes. This resulted in genetic variability that blurred the true plasticity to some extent, but provided better insight into the capacity of a whole population to respond to environmental changes. Therefore, in those cases it has been recommended that population phenotypic plasticity is referred to preferentially (Einhorn, 2005). Our study quantified population plasticity. The true plasticity was thus assessed quite badly since evaluations of the genetic variability in an oak forest were particularly high (Le Corre et al., 1998; Kremer et al., 2002).

Valladares et al. (2006) remembered that adequate sampling of the population is required for an un-biased estimation of the mean overall population plasticity. This was not the case in our study since the epicormics of only the crop trees were described externally in the experimental stands sampled. This means that only the dominant, fairly evenly spaced trees, with acceptable external quality have been investigated.

In conclusion, the present study made a preliminary evaluation of the epicormic plasticity of several crop tree populations of the two species sessile and pedunculate oaks.

Dissection of epicormic plasticity

We used CT methodology to dissect the epicormic plasticity. We found and quantified the significant relationships: (1) between the number of rameal sequences and the number of those bearing epicormic shoots, (2) between the number of epicormics close to the bark and the number of epicormics close to the pith, and finally (3) between the number of rameal sequences with epicormic shoots and the number of epicormics close to the pith. This means that sprouting at any time is strongly controlled by what was present on the trunk segment when this was a recent event. This result is very important and illustrates an important part of the tree effect.

It has been shown that the epicormics present early are controlled by the proportion of axillary buds that persist as suppressed buds or developed into branches (Fontaine et al., 2001). Suppressed buds persist in the leaf axils, mainly present at branch bases, in the scale axils at limits between annual shoots secondarily and also between previous locations (Colin et al., 2010c). Due to the close relationships between the annual height growth increments and the number of axillary buds per metre of trunk, of limits between annual shoots and of branches (Collet et al., 1997, Heuret et al., 2000; Colin et al., 2010c) it can be suggested that the number of epicormics present precociously is strongly dependant on the height growth rate. In turn the latter is controlled by the environmental growth conditions probably in interaction with the genotype.

Once epicormics that contain suppressed buds are available for direct branching or sprouting, another part of the tree effect is involved: the responsiveness of the axillary or suppressed buds. The reasons for that are unknown at present. Possible causes can be evoked, such as the protection of the bud by the scales (number, structure, etc.) with the following trend "the larger the number of scales, the more effective the protection", the completion of the vascular connection of buds with the close trunk cambium, the availability of soluble sugar coming from starch reserves (Morisset et al., 2012) and hormonal balance (Meier et al., 2012). This other part of the tree effect is probably an interaction between the genotype and the external and internal environments.

In conclusion, the CT methodology gave us a detailed overview of which phenomena are determinant for the variability of plasticity. Two aspects of the tree effect have been recognized: one related to the height growth increments and one to the responsiveness of the available axillary and suppressed buds.

Our index of epicormic plasticity

Our index is the odds ratio calculated from the proportion of epicormics that are epicormic shoots or developed epicormics. This supports the idea that studies on epicormics require the observation of the epicormic composition; this means the observation of all five types of epicormics and not only epicormic shoots as in most studies. However, one drawback of our methodology, which entails the careful inspection of every tree trunk, is that large numbers of tree samples are required. Consequently, reduced sampling limits the power of the statistical tests and the index quantification. One solution, which is being tested currently, is to describe a limited portion of the tree trunk (between 1.5 and 2.5m is envisaged) allowing larger tree sampling regimes.

Our index has been calculated on each population in which a given thinning treatment is applied in comparison with a control population, or a trunk portion in comparison with another. This index is based on counts or proportions of counts and not on a continuous variable as in most studies of plasticity (Valladares et al., 2006). The logistic model producing these odds ratios can incorporate random effects to account for repeated observations within individuals and for random tree, plot/treatment and experiment effects. One part of the tree effect was accounted for by putting the total number of epicormics EXT_TOT in the denominator, a variable that is the external equivalent of the total number of rameal sequences INT_TOT, assessed internally. Another part of the tree effect is included in the model residual, and the random tree effect on the intercept. A confidence interval of each odds ratio can be computed, thus allowing statistical comparisons between a given silvicultural treatment and a control.

The comparisons have been designed to be undertaken within every experiment where several silvicultural treatments have been applied and not between treatments of different experiments. This within-experiment comparison avoids the comparison of very different genotypes and widely differing stand conditions. It is probable that odds ratios above 10 or below 0.1 reflect a causal relationship between the inducing factor and the trait under consideration. Such a causal relationship cannot be suspected from the present study since the odds ratios had values between 0.1 and 4.7.

Two plasticity indices either based on sprouts or on developed epicormics were created. They behave quite similarly in most cases and behave differently only for upper logs compared to lower trunk portions in TROT where the index with EXT_SPROUT was higher than the index with EXT_DEV, and in Larivour with *Quercus robur* where the plasticity index calculated with EXT_DEV has a higher estimated value than that using EXT_SPROUT. This may be due to the great age of some trees as mentioned by Morisset et al. (2011b). In fact a year of partial acorn production may have occurred in 1949 in anticipation of that occurring in 1960.

In conclusion, both of our plasticity indices allow the statistical comparison of thinning treatments within each experiment; it takes most parts of the tree effect into account.

Plasticity estimations obtained

Ranking of the treatments within each experiment. With higher plot density and closer proximity of the treatment to the control, and in turn a lighter thinning scenario, it was expected that less numerous epicormic shoots and developed epicormics might have emerged. This would have led to odds ratios which were much higher than 1 in the less dense treatments. This occurred in TROS and TROM but not in the other experiments. In TROT the only two treatments tested did not show any trend. In GOR, LAR and LON the trend was closer to: as treatment density became less dense, the odds ratio fell further below 1. This meant that denser plots had more epicormic shoots and developed epicormics than the other treatments.

Effect of the oak species. Two oak species were studied in this study: *Quercus petraea* and *Quercus robur* in Larivour. Even though our study was focused on population plasticity, we expected to gain secondary information on species plasticity, as in numerous studies (Stancioiu and O'Hara, 2006). From the results obtained, nothing demonstrated a difference in behaviour between the species, except maybe with the index based on EXT_DEV. With this index, treatment LA91 showed the highest odds ratios obtained in this study. With this one-off result it is impossible draw a general conclusion about a difference in behaviour between the two species.

Effect of age. Our plots, especially those in Tronçais, belonged to three development stages. TROM and TROT showed higher odds ratios than TROS especially for sprouts. This suggests that trees of certain development stages may be more responsive than trees of other stages. This might be linked with the concept of 'sensitive periods' as cited by Sultan (2004). Unfortunately, the existence of these eventual plasticity "windows" cannot be well distinguished from the effect of thinning intensities combined with the maintenance or not of an under-storey. In fact, the under-storey was absent in Tronçais in the scenarios M.23, S.21, sparse in M.41 and present but of unknown importance in all other treatments.

Effect of the trunk portion. Our results demonstrated that upper stem portions are more responsive than lower ones. This must be linked with the notion of "plasticity modularity" (de Kroon et al., 2005) which is an important feature of plasticity. A well-known trend affecting epicormics is that upper trunk segments, particularly those just below the living crown base, bear more sprouts than lower segments (Spiecker, 1991). This has been attributed to thinner bark, higher irradiance (Spiecker, 1991) and also to higher internal carbohydrate contents (Barbaroux et al., 2003; Morisset et al., 2011a). Overall, it has been observed that this is due to younger epicormic compositions in the upper trunk parts especially just below the crown base. "Trunk portions with younger compositions" means trunk segments bearing larger epicormic frequencies and epicormic types of young ontogenic stages such as suppressed buds, bud clusters and thin epicormic shoots (Colin et al., 2010a; Morisset et al., 2011a). Within the crown the epicormic composition is even younger (Colin et al., 2010c) but strong internal correlations (as defined by Champagnat, 1974) due to high source-sink competition with active branches (Lacointe, 2000) and specific hormonal balances (Wignall et al., 1987) are expected to avoid the burst of suppressed buds. De Kroon et al. (2005) distinguished two origins of the modularity: internal and external origins. In our case, thinner bark, higher internal carbohydrate contents and younger epicormic compositions have to be classified as having internal origins, while higher irradiance, which is more or less influenced by accompanying vegetation, has to be classified as having an external origin.

About the inducing factor tested: thinning

Successive thinnings are usually best quantified and in the most standardized manner by the dynamics of basal area versus dominant height (Figure 1). This standardized quantification highlights differences and similarities between the treatments. Unfortunately, this thinning quantification is a general quantification at the plot scale. In any case, it can express local differences in the environmental changes around one residual tree, or the effect of thinning around another. These local differences incorporate a tree effect feeding the residual of the models. In addition, thinning quantification is a quantification of the dominant storey of the stand composed mainly of the dominant or crop species. Very often, and this is the case in our study, an understorey can occur that provides additional basal area of the stand which is not taken into account in the basal area presented. In addition, this understorey avoids/limits the burst of the suppressed buds. Both effects of the under-storey bring additional within- and between-plot variability that avoids/limits the estimation of the true epicormic plasticity. Lastly, it has been demonstrated that epicormics shoots develop from suppressed buds, not only in response to thinning but also regularly, in small numbers in response to unknown factors (Morisset et al., 2011a). In particular, it is not entirely impossible that a few epicormic shoots present before the installation of the silvicultural treatments may have persisted after thinning and have been considered to be the consequence of thinning.

However, the experimental stands have been selected in such a way that they represent very different silvicultural treatments in which some thinning treatments were particularly heavy.

Colin, F. and Morisset, J.B. (2012) Epicormic plasticity of *Quercus petraea* crop trees: Quantification inferred from X-ray CT observations and made from external observations in thinning experiments. For. Ecol. Man.

(submitted)

This ensured a plastic response, to some extent at least, which provided a valuable plasticity estimation.

In conclusion, it can be stated that the inducing factor was quantified at the plot scale by the data of basal area versus dominant height. This quantification did not account for either the under-storey or the local thinning-induced environmental changes. However the heavy thinnings tested may have ensured valuable estimates of epicormic plasticity.

Silvicultural outcomes

With all the limitations mentioned above, one can assume that the epicormic plasticity of oak crop trees does not seem to be very high. The presence of an accompanying or under-storey vegetation seems to have a crucial impact. This is well illustrated by the strong sprouting of the trees in plots S.21 and M. 23 in Tronçais where we know that the reduction of the basal area was accompanied by a strong reduction of the basal area of the under-storey. This confirmed the results of Morisset et al. (2011a).

The low or even not-significant effect of the thinning by itself had already been suggested by Wignall and Browning (1988). These authors did not observe a thinning effect while taking account of the suppressed buds present before post-thinning sprouting. This agrees with the plasticity values we found in our study, based on proportions with the denominator being EXT_TOT+1.

Therefore, it can be stated that except in situations where very heavy thinning had been carried out with nearly no understorey, resulting in obvious increased sprouting, sprouting is mostly a matter of crop tree variability and selection. Only those trees with few epicormics must be selected as crop trees. We claim that this selection can and must be carried out at least when stands are thinned for the first time. This usually occurs when stands are about 12-14m high. The selection must be made regularly as long as the bark maintains smooth without cracks. In fact such bark permits a thorough detection of the suppressed buds.

Perspectives

Better assessments of thinning-induced epicormic plasticity must be made in experiments where the under-storey is missing or at least well quantified. The target population must be carefully specified. Treatments that address crop tree trends must be preferred especially if the local environmental changes are well documented.

In order to accumulate quantitative estimates of epicormic plasticity the use of the same index as presented in the present paper is proposed. This would be very useful for comparing other thinning scenarios, other silvicultural operations such as coppicing, pollarding, pruning or even natural disturbances and other species. Indeed these species may vary in the different numbers of epicormics available for sprouting or bud branching. Due to the fact that oak species are known as "strong sprouters" it is assumed that other species may have lower values of the plasticity index.

Genetic studies should adopt the same epicormic index as well; in this way the part of the tree effect involved in the bud responsiveness would be quantified by the term of interaction genotype * environment.

Conclusion

The index of plasticity that we propose following CT observations, provides the first estimation of thinning-induced epicormic plasticity ever made on oak or other forest species. However, this study highlighted the fact that epicormic plasticity has proved to be complex, with many internal (ontogeny and position on the trunk) and external factors (under-storey or accompanying vegetation, exact local changes of stand conditions) affecting it. The plasticity estimations presented must be considered as preliminary. They provide a valuable "upper"

reference of the plasticity of forest tree species, assuming that oak species are among the strongest « sprouter » temperate species.

Acknowledgements

We wish to thank Jean-François Dhôte, Daniel Rittié and Rania Mechergui, who respectively created, managed and measured the INRA Tronçais experiment, Didier François, Bruno Chopard, Florence Fontaine and Jean-Louis Druelle, who installed, managed and measured the other ONF (National Forest Service) experiments and Mathieu Fortin for valuable statistical advice. This study was financially supported by ONF. Jean-Baptiste Morisset obtained a PhD grant from INRA.

Literature

Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J., 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11, 36-42

Ashton P.M.S., Lowe J.S., and Larson B.C., 1991. Some evidence for the cause of epicormic sprouting in blue mahoe (*Hibiscus elatus* SW.) in the moist limestone region of Puerto Rico. *J. Trop. For. Sci.* 3, 123–130.

Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287-301

Barbaroux, C., Bréda, N., Dufrêne, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytol.* 157, 605-615

Barthélémy, D., Caraglio, Y., 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99, 375–407

Beaudet, M., Messier, C., 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Can. J. For. Res.* 28, 1007–10015

Borges, R., 2009. Phenotypic plasticity and longevity in plants and animals: cause and effect? *J. Biosci.* 34, 605-611

Bouvet, J-M., Vigneron, P., Saya, A., 2005. Phenotypic plasticity of growth trajectory and ontogenic allometry in response to density of Eucalyptus hybrid clones and families. *Ann. Bot.* 96, 811-821.

Bouyer, J., Hémon, D., Cordier, S., Derriennic, F., Stücker, I., Stengel, B., Clavel J., 2001. *Epidemiologie. Principes et méthodes quantitatives.* INSERM 498p.

Bradshaw, A.D., 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytol.* 170, 644-648.

Chambel, M.R., Climent, J., Alia, R., Valladares F., 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agar: Sist Recur For.* 14, 334-344.

Champagnat, P., 1974. Introduction à l'étude des complexes de corrélations. *Rev. Cyt. et Biol. Vég.* 37, 175-208.

- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G., Coates, K.D., 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Can. J. For. Res.* 32, 458–468
- Cline, M.G., Dong, Il., 2002. A preliminary Investigation of the Role of Auxin and Cytokinin in Syllaptic Branching of Three Hybrid Poplar Clones Exhibiting Contrasting Degrees of Syllaptic Branching. *Ann. Bot.* 90, 417-421
- Colin, F., Mechergui, R., Dhôte, J.F., Fontaine, F., 2010a. Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Ann. For. Sci.* 67, DOI: 10.1051/forest/2010049
- Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010b. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases preliminary results and perspectives. *Trees-Struct. Funct.* 24, 953-967
- Colin, F., Ducouso, A., Fontaine, F., 2010c. Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: low effect of provenance and high influence of branches and growth unit limits. *Ann. For. Sci.* 67, 312-322
- Colin, F., Sanjines, A., Fortin, M., Fontaine, F., Nicolini E., 2012. *Fagus sylvatica* trunk epicormics in relation to their primary and secondary growth. *Ann. Bot.* (in press)
- Collet, C., Colin, F., Bernier, F., 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability. *Ann. Sci. For.* 54, 65–81.
- Collett, D. 1991 Modelling binary data. Chapman&Hall 369p
- Daniel, T.W., Helms, J.A., Baker, F.S., 1979. Principles of Silviculture. 2nd Edition, McGraw-Hill Series in Forest Resources, 500 p.
- Debat, V., David, P., 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 555-561
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F., van Gronendael, J.M., 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.* 166, 73-82
- Dhôte, J.F., 1997. Effets des éclaircies sur le diamètre dominant dans les futaies régulières de Hêtres ou de Chêne sessile. *Rev. For. Fr.* XLIX, 557–578.
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C., Morin, H., 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *For. Ecol. Manage.* 140, 215–225
- Einhorn, K.S., 2005. Growth and physiology of ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in response to a light gradient following natural gap formation. *Ecological Bulletins* 52, 1-13
- Fontaine, F., 1999. Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile : établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique. PhD thesis Université de Reims Champagne-Ardenne. 101 p

- Fontaine, F., Kiefer, E., Clément, C., Burrus, M., Druelle, J.L., 1999. Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Trees-Struct. Funct.* 14, 83–90
- Fontaine, F., Mothe, F., Colin, F., Duplat, P., 2004. Structural relationships between the epicormic formations on trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees- Struct. Funct.* 18, 295–306
- 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 silviculture. *Can. J. Bot.* 78, 361–373.
- Howell, M.M., Nix, L.E., 2002. Early thinning in bottomland hardwoods. Proceedings of the Eleventh Biennial Southern Silvicultural Research Conference, Knoxville, Tennessee, 20-22 March 2001. General Technical Report - Southern Research Station, USDA Forest Service SRS-48, 196-200
- Klinka, K., Wang, Q., Kayahara, K., 1992. Light-growth response relationships in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Can. J. Bot.* 70, 1919–1930
- Kremer, A., Petit, R. J., Ducouso, A., 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Rev. For. Fr.* 54, 111-130
- Lacointe, A., 2000. Carbon allocation among tree organs: A review of basis processes and representation in functional-structural tree models. *Ann. For. Sci.* 57, 521-533
- Le Corre, V., Roussel, G., Zanetto, A., Kremer, A., 1998. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. III. Patterns of variation identified by geostatistical . *Heredity* 80, 464-473
- Meadows, J.S., 1995. Epicormic branches and lumber grade of bottomland oak. In: Proceedings of the 23rd annual hardwood symposium Conference Advances in Hardwood Utilisation: Following Profitability from the Woods through Rough Dimension, Cashiers, NC, Memphis, TN: National Hardwood Lumber Association. Lowery G., Meyer D. (Eds.) 19–25.
- Meier, AR., Saunders MR., Michler CH., 2012. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiol.* 32: 365-384
- Messier, C., Nikinmaa, E., 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Ecoscience* 7, 345–356
- Morisset, J.B., Mothe, F., Bock, J., Bréda, N., Colin F., 2012a. Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Ann. Bot.* 109: 365-377
- Morisset JB., Mothe, F., Chopard, B., François, D., Fontaine, F., Colin, F., 2011b. Does past emergence of epicormic shoots control current composition of epicormic types? *Ann. For. Sci.* 69: 139-152
- Morisset, J.B., Mothe, F., Colin, F., 2012c. Observation of oak epicormics with X-ray CT reveals strong pith-to-bark correlations; Silvicultural implications. *For. Ecol. Manage.* (in press)

- Marron, N., Bastien, C., Sabatti, M., Taylor, G., Ceulemans, G., 2006. Plasticity of growth and sylleptic branchiness in two poplar families grown at three sites across Europe. *Tree Physiol.* 26, 935-946.
- Paquette, A., Bouchard, A., Cogliastro, A., 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *For. Ecol. Manage* 241, 278-287
- Pearcy, R.W., Muraoka, H., Valladares, F., 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytol.* 166, 791-800
- Quine, C.P., 2004. Development of epicormic sprouts on Sitka spruce stems in response to windthrown gap formation. *Forestry* 77, 225-233
- Santini, A., Pecori, F., Pepori, A.L., Ferrini, F., Ghelardini, L., 2010. Genotype x environment interaction and growth stability of several elm clones resistant to Dutch elm disease. *For. Ecol. Manage.* 260, 1017-1025
- Spiecker, H., 1991. Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben und Stieleichen (*Quercus petraea* L. und *Quercus robur* L.). Schriftenreihe des Landesforstverwaltung Bd. 150 72 p
- Stancioiu, P.T., O'Hara, K.L., 2006. Morphological plasticity of regeneration subject to different level of canopy cover in mixed-species, multiaged forests of the Romanian Carpathians. *Trees-Struct. Funct.* 20, 196-209
- Sultan, S.E., 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/4, 227-233
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116.
- Valladares, F., Gianoli, E., Gomez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* 176, 749-763
- Wignall, T. A., Browning, G., 1988. The effects of stand thinning and artificial shading on epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forestry* 61, 46-59.
- Wignall, T. A., Browning, G., Mackenzie, K.A.D., 1987. The physiology of epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Response to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry* 60, 45-56.
- Wright, S.D., McConaughay, K.D.M., 2002. Interpreting phenotypic plasticity: importance of ontogeny. *Plant species biology* 17, 119-131.
- Wu, R., Stettler, R.F., 1998 Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. *Heredity* 81, 299-310
- Yokoi, S., Yamaguchi, K., 1996 Origin of epicormic branches and effect of thinning on their development in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Journal of the Japanese Forestry Society* 78, 169-174.

Annexe 3

UN MODELE DE REMONTEE DU HOUPPIER DU CHENE SESSILE (*QUERCUS PETRAEA*) EN FUTAIE PURE REGULIERE.

J.B. Morisset¹, F. Colin¹, F. Mothe¹

¹ LERFoB, UMR 1092, INRA / AgroParisTech-ENGREF

Résumé. La base du houppier d'un arbre détermine la longueur de sa grume. C'est dans la grume que l'on trouve le bois destiné aux utilisations les plus nobles. Sa valeur marchande est donc importante. Nous proposons un modèle permettant de prédire cette longueur de grume à partir de mesures dendrométriques simples (hauteur totale et diamètre à 1m30). Ce modèle a été intégré au simulateur de croissance des peuplements de chênes Fagacées-Capsis.

INTRODUCTION

Le chêne sessile (*Quercus petraea*) représente 1.7 millions d'hectares, soit environ 11 % de la surface forestière française [1]. C'est l'essence la plus importante de la sylviculture française dédiée à la production de bois d'œuvre [2]. La France se place ainsi en leader européen pour la production de bois de chêne [3].

Lors de sa croissance, le chêne se ramifie. La ramification est « ...le fait qu'une unité morphologique du corps [du végétal] donne naissance à une ou plusieurs unités nouvelles » [4]. La ramification latérale résulte de la différenciation de zones méristématiques situées à l'aisselle des ébauches foliaires [5]. Chez le chêne, ces zones méristématiques produisent les bourgeons axillaires [2]. L'année suivant leur mise en place environ 1/3 de ces bourgeons meurt, 1/3 reste en place sous la forme d'un bourgeon (il sera alors nommé bourgeon latent ou bourgeon épïcormique primaire) et un tiers se développe en branche [6]. Chaque branche est reliée directement à la moelle de la tige par une trace que l'on nomme un nœud.

Au cours du développement de l'arbre, les branches les plus basses meurent puis s'élaguent pour former le tronc. Par le phénomène de croissance radiale de l'arbre, les nœuds laissés par les branches avant de mourir forment autour de la moelle du tronc une enveloppe conique nommée noyau branchu séquentiel adhérent (Figure 1). Par la suite ces branches mortes s'élaguent plus ou moins rapidement et forment le noyau branchu séquentiel non-adhérent. Les termes adhérents et non-adhérents se réfèrent aux caractéristiques physiques des nœuds qui sont respectivement « soudés » ou non au bois qui les entoure.

Les nœuds déprécient fortement la qualité du bois d'œuvre [7 ; 8 ; 9], il est donc important de connaître la proportion de bois net de nœuds dans un tronc. Cette proportion est liée à la croissance en hauteur et en diamètre de l'arbre, ces deux facteurs étant eux-mêmes influencés d'une part par la fertilité de la station et d'autre part par la sylviculture [8 ; 9 ; 10].

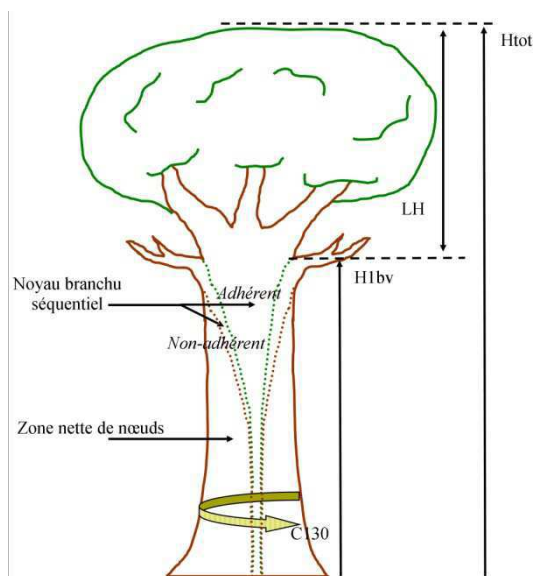


Figure 1. Les différentes parties de la grume (gauche de la figure) : Noyau branchu séquentiel adhérent (ligne pointillée verte), non adhérent (ligne pointillée marron) et zone nette de nœuds. Les mesures réalisées sur les arbres (sur la droite de la figure)

Dans le passé, différents modèles ont été ajustés (Tableau 1) afin de prédire la hauteur de base du houppier du chêne [10 ; 11 ; 12 ; 13]. Ils présentent cependant tous des lacunes soit en termes de qualité, soit en termes de gamme de validité (les modèles ne couvrent pas la vie entière de l'arbre) soit encore par un nombre important de paramètres.

Tableau 1. Caractéristiques des modèles existants. BR (Bole Ratio) est le rapport entre la longueur de la grume et la hauteur totale de l'arbre ; CR (Crown Ratio) est le rapport entre la longueur du houppier et la hauteur totale de l'arbre ; H1bv est la hauteur de première branche verte ; Htot est la hauteur totale de l'arbre ; D130 est le diamètre à 1m30 et Age est l'âge de l'arbre lors de la mesure.

Modèle	Année	Gamme âge	Variable expliquée	Variables explicatives
Spiecker	1991	40-160	BR	D130; Age
Hasenauer	1996	inconnue	CR	D130; Htot
Nutto	1998	12--47	H1BV	D130; Htot; Age
Dhôte	2000	130-220	CR	D130; Age

Le simulateur de croissance Fagacées [13 ; 14 ; 15 ; 16 ; 17] intègre des modèles statistiques permettant de prédire à différents âges (au pas de temps de trois ans) les caractéristiques dendrométriques (hauteur totale, diamètre à 1m30, hauteur de base du houppier...) des arbres d'un peuplement de chêne en fonction de la fertilité de la station et de la sylviculture menée. Le modèle de hauteur de base du houppier utilisé actuellement est imparfait ; des travaux récents ont montré qu'il surestime à chaque pas de temps la hauteur de la base du houppier [18].

L'ensemble des hauteurs de base du houppier calculées à chaque pas de temps permettent de reconstruire l'enveloppe du noyau branchu séquentiel.

La présente étude se propose de modéliser la base du houppier vert du chêne sessile en futaie régulière en tentant de répondre aux lacunes des précédents modèles énoncées auparavant.

MATERIEL ET METHODES

1. Les dispositifs

Le Tableau 2 décrit l'ensemble des dispositifs expérimentaux utilisés dans cette étude. Ces dispositifs ont pour la plupart été mesurés au cours d'études passées, parfois en plusieurs campagnes de mesures; la ou les dates des campagnes de mesures sont également renseignés dans le tableau. Seuls les peuplements conduits en futaie régulière ont été retenus.

Tableau 2. Description des dispositifs de recherche.

Dénomination des dispositifs	âge (min~max)	Nombre et années des campagnes de mesures	Nombre des arbres
Coop Chêne	9~47	4 mesures entre 1995 et 2010	1843
Thèse E. Hatsch [19]	65~228	1 mesure en 1982	82
Dispositif INRA de Lyons [20]	23~26	2 mesures en 2003 et 2006	359
Etude Bouchon / Pardé	52~320	1 mesure en 1970	1285
Etude Pays-de-Loire	14~21	1 mesure en 2008	1077
Dispositif INRA de Tronçais [21]	18~53	4 mesures entre 1996 et 2008	368

Précisons que 1) le dispositif « Coop chêne » correspond aux données recueillies dans les placettes expérimentales du réseau constitué par le Groupement d'intérêt scientifique « Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers », 2) l'étude « Bouchon/Pardé » a servi à l'élaboration des normes sylvicoles de Pardé [22] et 3) que l'étude « Pays-de-Loire » correspond à des données recueillies sur des jeunes peuplements de chênes plantés en reboisement de terres agricoles. Ces dispositifs de recherche sont répartis le long d'un gradient allant du Nord-ouest au Nord-est de la France (de la Vendée à l'Alsace).

2. Les données disponibles

Les données disponibles sont :

la hauteur totale de l'arbre (Htot),

la hauteur d'insertion de la première branche verte (H1bv), considérée comme la hauteur de base du houppier,

la circonférence (C130), ou le diamètre (D130) du tronc à 1m30.

A partir de ces variables, on peut définir la longueur du houppier (LH) comme étant la différence entre Htot et H1bv.

$$LH = Htot - H1bv$$

Lorsqu'elles étaient disponibles, d'autres variables ont également été retenues : l'âge du peuplement forestier, la localisation exacte (coordonnées GPS) et l'itinéraire sylvicole appliqué. Cependant, l'objectif *in fine* de la construction de ce modèle étant son intégration dans le simulateur de croissance Fagacées, nous nous sommes efforcés de ne

retenir comme variables explicatives que des variables disponibles dans le simulateur à chaque pas de temps. Les variables explicatives testées sont donc Htot, D130, l'âge et les différentes combinaisons entre ces variables.

3. La modélisation statistique

Le travail de modélisation a été réalisé à l'aide du logiciel libre R 2.13.1 [23] et de la fonction nlme (Linear and Nonlinear Mixed Effect Models) du package du même nom [24]. Cette fonction permet de construire des modèles non linéaires avec ou sans effets aléatoires.

Afin de réduire d'éventuels problèmes d'hétéroscédasticité, nous avons appliqué une pondération aux variables explicatives dans les modèles ajustés.

Le choix du meilleur modèle a été réalisé en se basant sur l'AIC et le BIC. L'AIC (Akaike Information Criterion) comme le BIC (Sawa's Bayesian Information Criterion) sont des indicateurs de la qualité d'un modèle qui se basent sur le nombre de paramètres, la taille de l'échantillon et la vraisemblance du modèle. Meilleur est un modèle, plus petites sont les valeurs de ces critères.

La qualité du modèle retenu est estimée par l'observation (1) de la RME qui est l'écart moyen des résidus du modèle calculés avec les effets fixes uniquement et (2) de la RMSE qui est le carré de l'écart moyen résiduel (calculé avec les effets fixes uniquement).

4. Le simulateur de croissance Fagacées

Fagacées [13 ; 14 ; 15 ; 16 ; 17] est un simulateur de croissance des peuplements purs de chêne et de hêtre. Le modèle utilisé est de type « arbre indépendant des distance », il n'est donc pas spatialisé. Son fonctionnement est hybride entre un modèle de type peuplement et un modèle de type arbre, puisque les arbres sont individualisés, mais ce sont des variables « peuplement » qui régissent la croissance [25].

RESULTATS

1. La modélisation

Le modèle retenu est présenté dans le tableau 3. Il met en relation la longueur du houppier (LH) d'un arbre en fonction de sa hauteur totale (Htot) et de son diamètre à 1m30 (D130).

$$LH = a + b * D130^p * Htot^q$$

La hauteur de première branche verte (H1bv) ou base du houppier est donnée par la hauteur totale de l'arbre moins sa longueur de houppier ; l'équation devient donc :

$$H1bv = 1 * Htot - a - b * D130^p * Htot^q$$

La figure 3 illustre ce modèle. Les prédictions du modèle sont bonnes, le nuage de points des prédictions épouse la forme du nuage de points des valeurs prédites, et les critères RME et RMSE traduisant la qualité du modèle sont jugés satisfaisants.

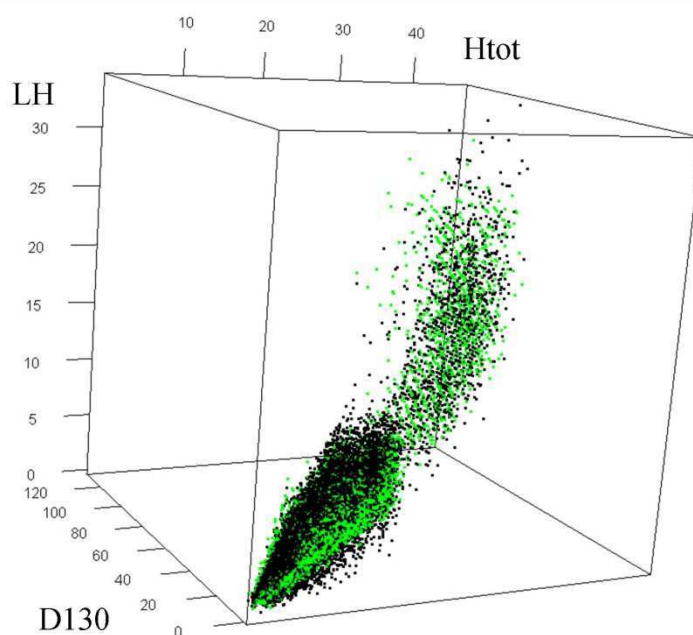


Figure 3. Représentation graphique en 3D du modèle. En X la hauteur totale en mètres, Y le diamètre à 1m30 (en cm) et Z la longueur du houppier (en m). Les points gris représentent les valeurs observées ; les points verts les valeur prédites.

Tableau 3. Caractéristiques du modèle. Valeur numérique des paramètres et p.value associée ; erreur résiduelle (RSE), erreur quadratique moyenne (RMSE) et valeurs des critères traduisant la qualité du modèle (AIC et BIC).

paramètre	value	p.value	RME	RMSE	AIC	BIC
a	-1.1691962	0.0013				
b	0.9800805	0.0000				
p	0.3978910	0.0000	0.002398354	1.457376	35997.84	36056.77
q	0.3894438	0.0000				

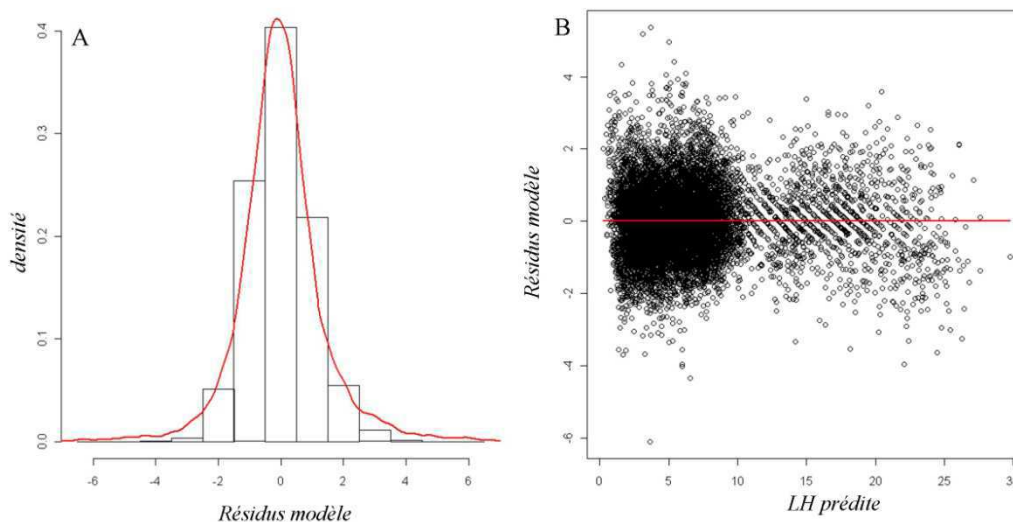


Figure 4. Résidus du modèle. A/ histogramme de répartition des résidus. B/ répartition des résidus (en ordonnée) en fonction des valeurs prédites de LH (en abscisse)

La figure 4A présente un histogramme des résidus du modèle après pondération en fonction de la variable Htot. Leur distribution est satisfaisante (ils suivent une loi normale et sont homoscédastiques). La normalité apparente est confirmée par un test de Kolmogorov-Smirnov fortement significatif ($p.value = 22.10^{-16}$). La figure 4B présente la dispersion des résidus après pondération par la hauteur totale (Htot).

2. L'intégration dans Fagacée

Le modèle ainsi ajusté peut être intégré dans le simulateur de croissance Fagacées afin de prédire à chaque pas de temps la hauteur de base du houppier et ainsi de reconstituer l'enveloppe du noyau branchu séquentiel lors de la création du profil de tige. La figure 5 présente le profil de tige d'un chêne et son noyau branchu (a) simulé dans la version initiale de Fagacées, (b) simulé dans Fagacées grâce au nouveau modèle établi. Dans les deux cas, le profil de tige présenté est issu de la simulation du même peuplement suivant la même sylviculture (récolte à 180 ans ; sylviculture dynamique avec une éclaircie tout les 5 ans). On remarque que la base du houppier prédite avec le nouveau modèle est légèrement plus basse (environ 60 cm entre deux arbres pour des dimensions par ailleurs identiques).

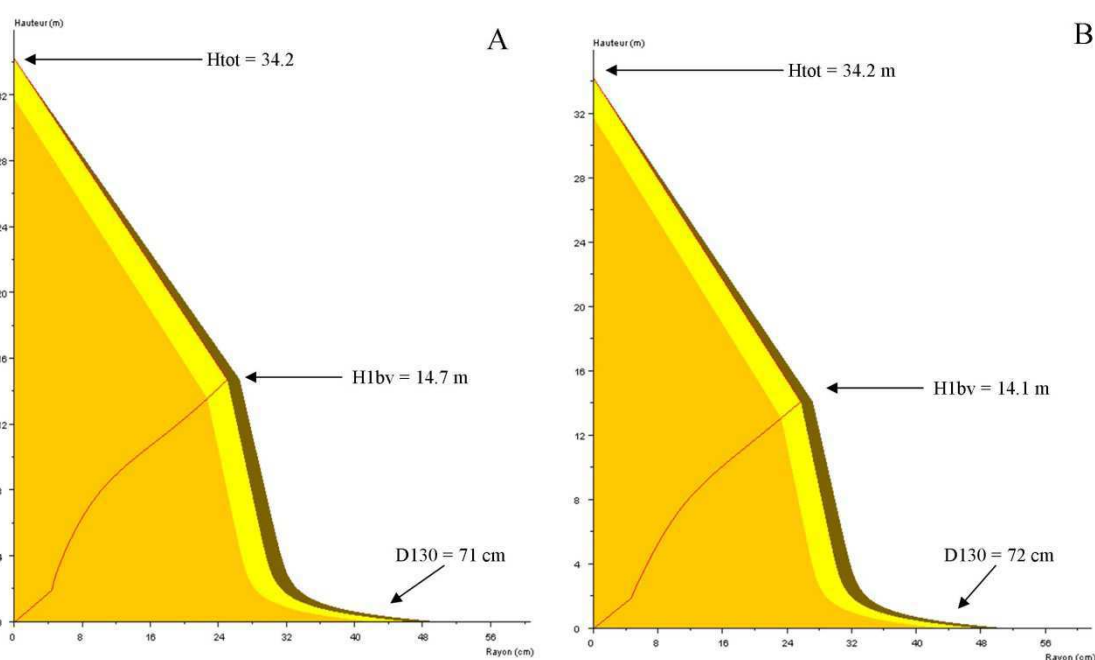


Figure 5. Profil de tige d'un chêne simulé (A) avec le modèle original de Fagacées ; (B) avec le modèle établi dans cette étude. En abscisse, le rayon des arbres ; en ordonnée, la hauteur de l'arbre. La limite inférieure du noyau branchu séquentiel adhérent est représenté par le trait rouge ; en brun, l'écorce de l'arbre ; en jaune, l'aubier et en orange, le duramen.

DISCUSSION / PERSPECTIVES

1. Echantillonnage et méthodologie d'étude.

L'échantillonnage réalisé pour cette étude couvre une large gamme d'âges et de diamètres ainsi qu'une zone géographique importante. Cependant, les mesures de diverses origines ainsi rassemblées présentent certains inconvénients. Ainsi la définition

de la hauteur de première branche verte n'a pas toujours été identique dans les protocoles. Il n'a donc pas toujours été possible de déterminer si la mesure de hauteur a été réalisée juste au-dessus de l'insertion de la branche, juste au-dessous, ou au milieu de l'insertion de la branche sur le tronc. Sur les arbres les plus grands, la différence entre ces mesures pourrait atteindre plusieurs dizaines de centimètres.

De plus, afin d'avoir une gamme d'âge la plus large possible, nous avons intégré à notre échantillon des arbres pour lesquels nous ne disposions pas d'éléments plus précis sur la situation géographique que le département d'origine (pas de localisation GPS), ou sur le peuplement forestier auquel il appartient (itinéraire sylvicole) ; cela nous a limité dans le choix des variables explicatives et nous a contraint à n'utiliser que des variables dendrométriques usuelles.

2. Modélisation

Le modèle ainsi établi estime bien la hauteur de la base du houppier. Les effets fixes du modèle sont très significatifs, et les effets aléatoires permettent d'expliquer une grande part de la variabilité restante (56%). Cependant, nous n'avons pas pu intégrer aux modèles des variables peuplement traduisant la sylviculture ou la fertilité de la station. Ceci sera réalisé pour un sous-ensemble des données pour lesquels ces variables sont disponibles.

3. Perspectives

La modélisation de la hauteur de première branche verte permet d'estimer le noyau branchu séquentiel adhérent. Cependant la répartition de cette enveloppe autour de la moelle dépend aussi de la vitesse d'élagage des branches (période comprise entre la mort de la branche et sa chute). Or cette mesure est rarement disponible pour les arbres des peuplements âgés. Dans le but de réaliser une simulation couplée pour les arbres de la hauteur des premières branches verte et morte (et donc du noyau séquentiel adhérent et non-adhérent), nous avons lancé une campagne de mesure sur certains peuplements de chêne. Les données ainsi récoltées de façon très homogène permettront d'affiner encore la modélisation du noyau branchu séquentiel.

CONCLUSION

Nous avons proposé ici un modèle dendrométrique de la base du houppier vert du chêne sessile. Des améliorations peuvent être apportées à ce modèle en tenant compte de la sylviculture et de l'environnement des arbres (fertilité de la station). Nos perspectives d'étude tendent aussi vers la modélisation couplée des hauteurs de base du houppier vert et de base du houppier mort du chêne. A terme, nous pourrions simuler l'enveloppe du noyau branchu séquentiel adhérent et non-adhérent. La simulation de cette enveloppe nous permettra de connaître la quantité de bois nette de défauts, et par conséquent la valeur marchande de la grume et ses possibles transformations industrielles.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Inventaire Forestier national (2010).
- [2] Fontaine F. *Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile : établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique*. Thèse de l'université de Reims Champagne-Ardenne (1999).
- [3] Bary-Lenger A. et Nebout J.P. *Le chêne*. Du Perron (eds), Allier-Liège. (1993).
- [4] Bugnon F. *Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène*. Actualité Botanique, (1980), 127 p.
- [5] Caraglio Y. et Barthélémy D. *Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires*. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Bouchon, De Reffrey et Barthélémy / INRA, Paris (1997), 11- 87.
- [6] Fontaine, F., Colin, F., Jarret, P., Druelle, J.L. *Fate of the epicormic potential on 17-year-old Quercus petraea trees: first results*. Ann For Sci. 58, (2001), 583-592.
- [7] Cavaignac S. *Identification et classement des critères déterminant la qualité des grumes de chêne à partir de l'étude de leur prix de vente et de l'estimation de la préférence des utilisateurs*. Thèse de l'AgroParisTech-ENGREF (2007).
- [8] Jarret P. *Guide des sylvicultures—Chênaies atlantiques*. ONF/Lavoisier, Paris (2004).
- [9] Sardin T. *Guide des sylvicultures—Chênaies continentales*. ONF/Lavoisier, Paris (2008).
- [10] Spiecker H. *Ziir Steuerung des Dickenwachstums und der Astereinigung von Trauben und Stieleichen (Quercus petraea L. und Quercus robur L.)*. Schriftenreihe des landesforstverwaltung Bd. 150 (1991).
- [11] Nutto, L., 1998. Neue Perspektiven für die Begründung und Pflege von jungen Eichenbeständen. Ergebnisse einer Untersuchung zur Kronenentwicklung, Astreinigung und Dickenwachstum junger Stiel- und Traubeneichen in Europa (*Quercus robur L.* und *Quercus petraea (Matt.) Liebl.*). Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung; Bd. 5. Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität Freiburg und Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. 190 S
- [12] Hasenauer H. et Monserud R.A. *A Crown ratio model for Austrian forests*. Forest Ecology and Management 84 (1996), 49-60.
- [13] Dhôte J-F., Hatsch E., Rittié D. *Forme de la tige, tarifs de cubage et ventilation de la production en volume chez le chêne sessile*. Ann. For Sci. 57 (2000), 121-142.
- [14] Dhôte J-F. *Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production*. Annales des Sciences forestières 48-4 (1991), 389-416.
- [15] Dhôte J-F, de Hercé E. *Un modèle hyperbolique pour l'ajustement de faisceaux de courbes hauteur-diamètre*. Canadian Journal of Forest research 24-9 (1994), 1782-1790.
- [16] Dhôte J-F., Le Moguédec G. *Présentation du modèle Fagacées*. Rapport interne (non publié). (2002), 31p.
- [17] Dhôte J-F., Le Moguédec G. *Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (Quercus petraea L.) and common beech (Fagus sylvaticas L.)*. Ann. For. Sci. Online, (2011).
- [18] Robert N. *Evaluation du stock de carbone dans les produits bois sous Capsis*. Non publié. (2008)
- [19] Hatsch E. *Répartition de l'aubier et acquisition de la forme de la tige chez le chêne sessile (Quercus petraea (Matt) Liebl) : analyse, modélisation et relation avec le développement du houppier*. Thèse de l'AgroParisTech-ENGREF (1997), 183p.
- [20] Colin F., Ningre F., Fortin M., Huet S. *Quantification of Quercus petraea Liebl. Forking based on a 23-year-long following*. Forest Ecology and management. (accepted); (2012).
- [21] Colin F., Mechergui R., Dhôte J-F., Fontaine F. *Epicormic ontogeny on Quercus petraea trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition*. Ann. For. Sci. 67-813 (2010).
- [22] Pardé J. *Normes de sylvicultures pour les forêts de chênes rouvre*. Revue forestière Française 1 (1978), 11p.
- [23] R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. (2010).
- [24] Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Development Core Team. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-102. (2001).
- [25] Vallet P. *Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle*. Thèse de l'AgroParisTech-ENGREF (2005), 208p.

Annexe 4



F. Duboscq

GOURMANDS ET AUTRES ÉPICORMIQUES
DU CHÊNE ET DU HÊTRE.
PARTIE II : UNE NOUVELLE MÉTHODOLOGIE D'ÉTUDE :
LA TOMOGRAPHIE À RAYONS X

JEAN-BAPTISTE MORISSET – FRANCIS COLIN
FRÉDÉRIC MOTHE – FLAVIEN LAMICHE

Dans la suite de l'article paru dans « Forêt Wallonne » n° 87 de 2007¹, et après avoir complété le vocabulaire déjà introduit, nous présentons ici la tomographie à rayons X comme un moyen d'analyser l'impact de la sylviculture sur les épïcormiques et plus généralement sur les traces raméales à l'intérieur des grumes. Cette méthodologie est appliquée à deux exemples d'applications sylvicoles.

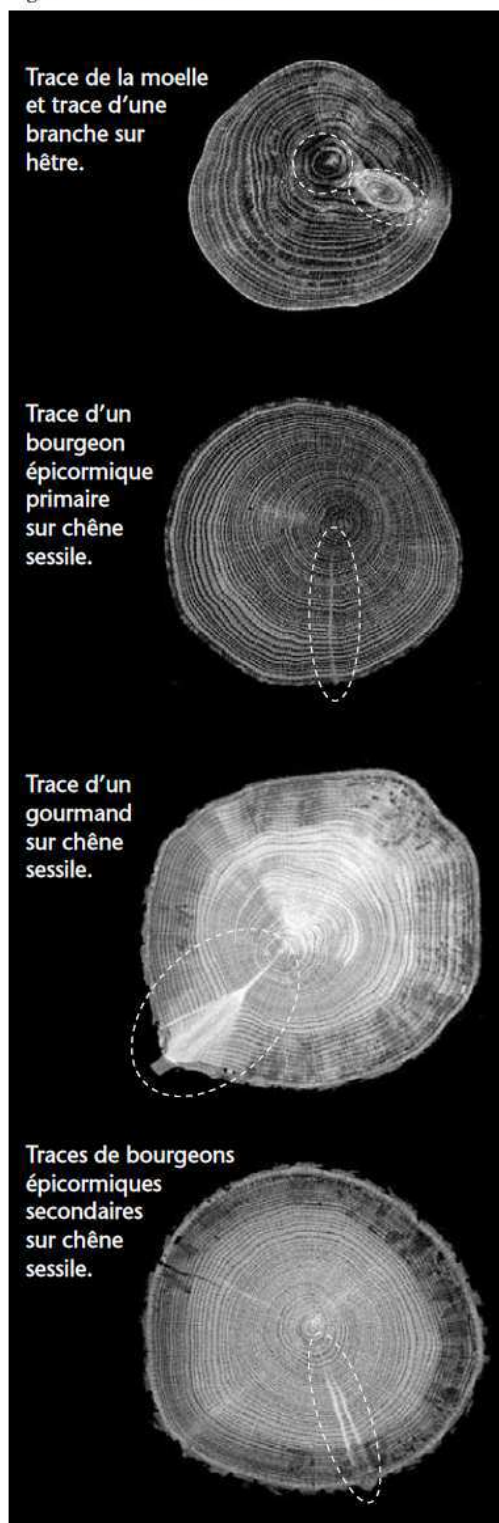
L'un des aspects majeurs du développement des arbres est la ramification de leur axe principal, le tronc. La ramification est le mécanisme par lequel un axe donne naissance à des axes latéraux (les rameaux). Dans cet article nous les avons classés en trois grands types.

Les *bourgeons*, tout d'abord, sont des rameaux miniaturisés protégés par des

écailles. On distingue les bourgeons axillaires et les bourgeons latents ou épïcormiques, primaires ou secondaires¹. La trace dans le bois des bourgeons épïcormiques est constituée de parenchyme et de vestiges ligneux ; elle ne comporte pas de moelle.

Les *rameaux feuillés séquentiels*, ensuite, représentés par les branches et les brins de fourche, laissent dans le bois des nœuds,

Figure 1 – Traces raméales des axes latéraux.



directement insérés, avec leur moelle centrale, sur la moelle du tronc. Ces nœuds seront qualifiés de nœuds séquentiels.

Les *gourmands*, enfin, présentent des nœuds avec une moelle centrale, qui ne sont pas directement insérés sur la moelle du tronc. Entre celle-ci et le nœud du gourmand se trouve la trace du bourgeon latent qui lui a donné naissance. C'est ce que traduit le terme *épïcormique*¹. Le gourmand est donc un rameau feuillé épïcormique dont le nœud sera qualifié de *nœud épïcormique*.

On qualifiera de *trace raméale*, la trace dans le bois de tout rameau, qu'il soit bourgeon branche ou gourmand. La figure 1 présente différentes traces raméales. La succession de traces raméales ayant comme origine un même bourgeon primaire ou une même branche séquentielle est appelée *séquence raméale*.

La qualité d'une grume est influencée par les nœuds séquentiels ou épïcormiques, mais également par tous les points et taches noirs apparaissant à la suite du dessèchement des pousses épïcormiques constituant les broussins. Les traces laissées par les bourgeons n'ont pas d'impact sur la qualité du bois.

Au niveau de la grume, les nœuds séquentiels sont circonscrits à une zone centrée autour de la moelle appelée *noyau branchu*, plus ou moins étendue en fonction de la vitesse d'élagage des branches. Le bois formé au-delà de cette enveloppe est classiquement dit net de nœuds et est réservé aux utilisations les plus nobles. Cependant, par la capacité qu'ils conservent de se développer en gourmands, les bourgeons latents peuvent déposer des nœuds à l'extérieur de

ce noyau branchu et réduire la zone nette de nœuds. Comprendre les phénomènes de mise en place et de développement des rameaux épïcormiques, afin de limiter au maximum leur importance, est donc un objectif primordial de la sylviculture des essences cultivées pour leur bois d'œuvre.

Jusqu'à très récemment les méthodes d'étude de la ramification consistaient à décrire :

- les rameaux présents extérieurement, en termes de diamètre et angle d'insertion, longueur, état vivant ou mort, effectif par pousse annuelle... ;
- les nœuds dans le bois, essentiellement séquentiels, par dissection manuelle.

La dissection manuelle est une méthode coûteuse en temps et délicate car il est difficile d'obtenir une coupe longitudinale radiale passant à la fois par la moelle du tronc et par celle de la branche étudiée. Elle présente néanmoins l'avantage de bien caractériser les phases de croissance de la branche (phase de croissance active, phase de déclin, phase de branche morte) et la zone d'élagage avec ses éventuelles colorations foncées. En revanche, elle ne permet pas de quantifier sur toute une grume les caractéristiques des nœuds et leur relation structurale avec les branches visibles extérieurement. La dissection devient encore plus délicate dans le cas des rameaux épïcormiques, quoique la trajectoire dans un plan strictement transversal de leurs traces de bourgeons facilite l'obtention de coupes bien interprétables⁴.

Ainsi apparaît aujourd'hui la nécessité de disposer d'une méthode rétrospective permettant de quantifier la géométrie et le développement passé de nombreux défauts à la fois, et pas nécessairement

encore visibles extérieurement. Cette méthode pourrait répondre à de nombreuses questions des forestiers comme par exemple : depuis combien de temps une grume de chêne actuellement de bonne qualité extérieure présente-elle cet aspect ? Si la grume ne présente pas d'épïcormiques actuellement, peut-on en déduire que l'arbre n'en n'avait que très peu dans son jeune âge ? Pouvait-on repérer à coup sûr une telle grume ? Les bourgeons présents actuellement étaient-ils là depuis la mise en place de la tige ou bien sont-ils apparus plus tardivement, à la base des branches notamment ?

La tomographie à rayons X permet d'obtenir de façon rapide et non destructive des séries de coupes sur un billon. Les premières analyses effectuées avec le scanner de type médical acquis en 2007 par l'INRA de Nancy ont montré que les images obtenues permettent de bien repérer tous les types de traces raméales.

Il est à noter que d'autres types de scanner existent notamment dans des contextes et pour des objectifs souvent plus industriels. Ils ont permis des avancées importantes en ce qui concerne la quantification de l'aubier et des nœuds, d'essences résineuses surtout, et essentiellement de manière automatique. Ils ont été très rarement mis à profit pour caractériser l'effet de sylvicultures.

LA TOMOGRAPHIE À RAYONS X^{3,5}

La tomographie à rayons X appliquée à l'étude des traces raméales comporte cinq étapes⁵ (figure 2) :

1. Les billons que l'on souhaite analyser sont prélevés en forêt. Les caractéris-

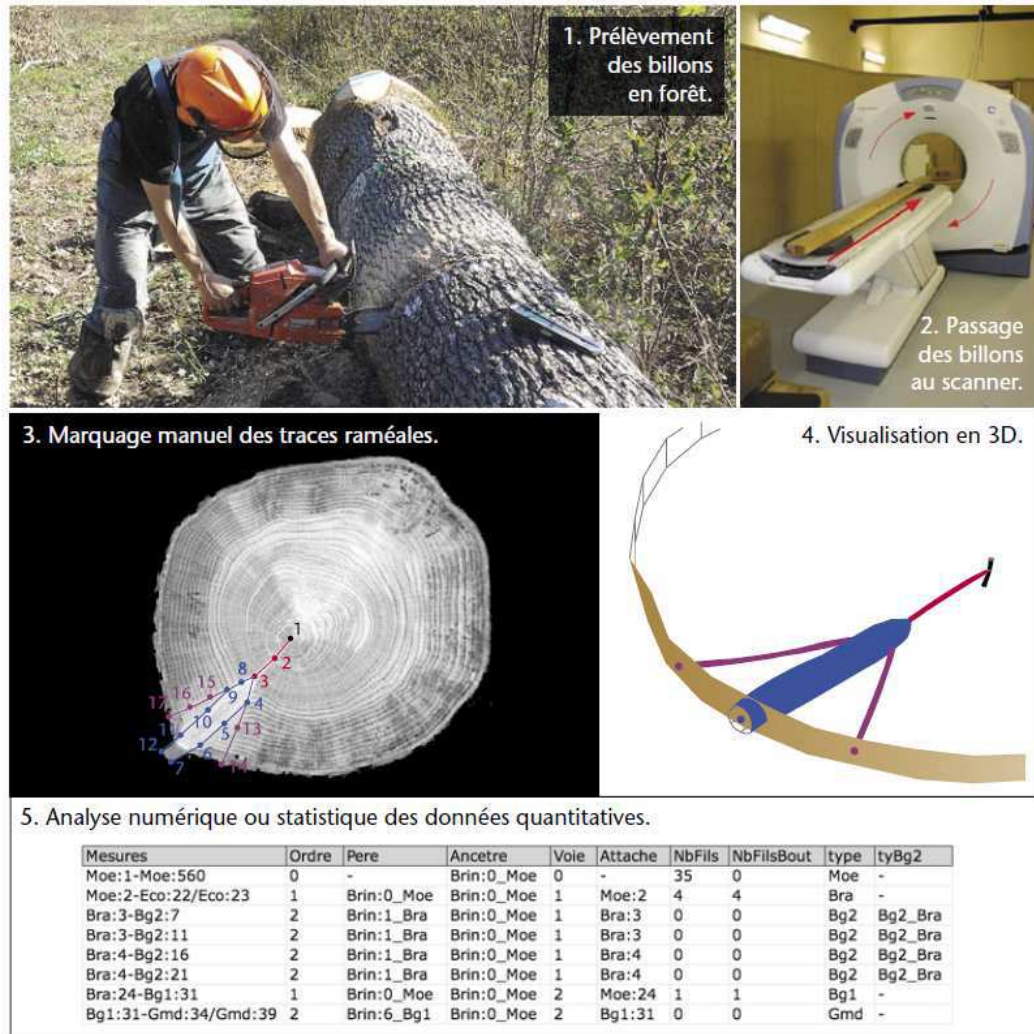


Figure 2 – Les cinq premières étapes de l'étude tomographique des traces raméales.

tiques techniques du scanner limitent leur diamètre, longueur et poids à 45 cm, 1,5 mètre et 200 kg respectivement.

2. Les billons sont passés au scanner, la « coupe » c'est-à-dire l'épaisseur de bois dans laquelle vont être envoyés les rayons X peut être réglée entre 0,6 et 1,5 mm. Une épaisseur de 1,25 mm a été

jugé suffisante pour observer les traces raméales dans le bois, tout en nécessitant un temps d'acquisition des données relativement faible (environ 5 minutes par billon de 1 mètre).

3. L'étape la plus importante de cette méthodologie est le repérage et le marquage manuel des différentes traces raméales observées sur les images

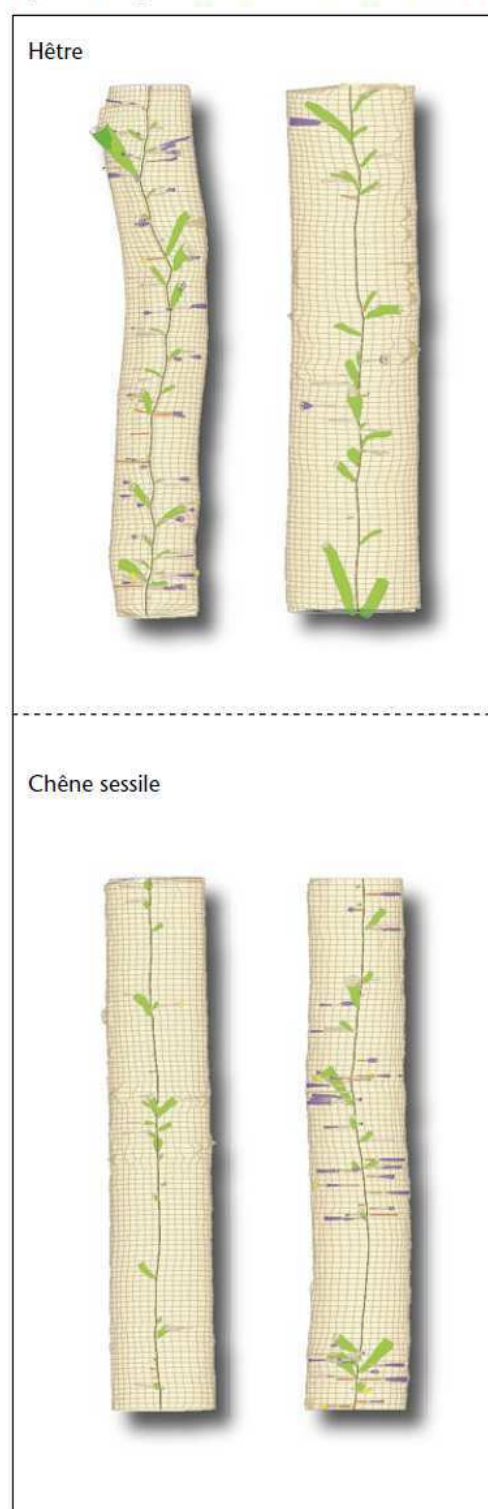
scanner. Un plugin du logiciel libre *ImageJ*, nommé « gourmand » a été créé et permet de notifier l'ensemble des rameaux existants (nœud de branche, trace de bourgeon, nœud de gourmand...) ainsi que la moelle. Le plugin « gourmand » permet aussi de convertir ce repérage tridimensionnel des traces raméales en de nombreuses données quantitatives et qualitatives (type de trace, longueur, angle d'insertion, filiation, diamètre...).

4. La visualisation en 3D du billon et de son intérieur peut être effectuée avec le logiciel libre *Bil3D* à partir de l'un des fichiers de données enregistré à l'étape précédente.
5. L'étape finale est l'analyse numérique ou statistique des données quantitatives telles que : effectif de séquences raméales par mètre de tronc, proportion de séquences avec nœud épïcormique, angle des différentes traces par rapport à l'horizontale, diamètre maximal atteint par les nœuds séquentiels ou épïcormiques...

La figure 3 présente la reconstruction en 3D de quelques billons scannés de chêne et de hêtre de diverses qualités. On y retrouve les différentes traces raméales observables. Par convention, la moelle apparaît en noir, les nœuds des branches séquentielles en vert, les traces des bourgeons épïcormiques primaires en rouge, les traces des bourgeons épïcormiques secondaires en rose, les traces des éventuels bourgeons adventifs en brun, les nœuds des gourmands en bleu.

La tomographie à rayons X permet donc de recenser toutes les traces raméales, les organiser en séquences raméales et mettre en évidence les relations structurales entre

Figure 3 – Représentations 3D de billons scannés.



types raméaux. La méthodologie nécessite un temps d'acquisition relativement faible, environ 1 heure par billon de 1 mètre, (passage au scanner et marquage manuel des traces raméales).

APPLICATION À L'ÉTUDE
DE L'EFFET D'UNE VÉGÉTATION
D'ACCOMPAGNEMENT
SUR LES ÉMISSIONS DE GOURMANDS⁸

L'objectif de cette étude était de quantifier l'impact d'une végétation d'accompagnement sur les gourmands du chêne sessile. Dans un peuplement pur et équienne de chêne sessile situé en forêt domaniale de Champenoux près de Nancy, deux placettes ont été délimitées, une première dans laquelle la végétation d'accompagnement a été maintenue (AVA) et une autre dans laquelle elle a été retirée (SVA) durant l'hiver 1988-1989. Près de 20 ans plus tard, nous avons prélevé cinq billons de 1 mètre à différentes hauteurs dans trois arbres de la modalité AVA et trois arbres de la modalité SVA (tableau 1).

L'utilisation de la tomographie à rayons X nous a permis, d'une part, de comptabiliser l'ensemble des gourmands présents dans un billon (gourmands non élagués, élagués ou englobés) et, d'autre part, de savoir si le gourmand avait été mis en place avant ou après la suppression de la végétation d'accompagnement. La méthodologie scanner ne nous permet pas encore de repérer les cernes d'accroissement radial. Pour évaluer l'effet de l'enlèvement de la végétation d'accompagnement, nous avons mesuré, à l'aide d'un dispositif optique, la distance entre la moelle et le cerne formé en 1989. La mesure a été effectuée sur huit rayons à chaque extrémité du billon. L'analyse scanner nous permettant de connaître pour chaque gourmand la distance entre le début de son nœud et la moelle, sa hauteur dans le billon et sa direction, il a été alors possible de déterminer si l'apparition du gourmand était antérieure ou postérieure à la suppression de la végétation d'accompagnement.

La figure 4A présente la proportion de séquences raméales comprenant au moins

Tableau 1 – Caractéristiques des arbres et billons du dispositif de Champenoux.

Modalité	Arbre	Hauteur totale (m)*	Base du houppier (m)*	C130 (cm)*	Hauteur du milieu du billon (m)				
					Billon B2	Billon B4	Billon B6	Billon B5**	Billon BH***
AVA	C10	20,2	12,3	59,3	2	4	6	10,0	14,6
	C16	20,2	12,3	59,3	2	4	6	10,0	14,0
	C25	20,2	12,3	59,3	2	4	6	12,2	15,0
SVA	34	19,9	11,2	59,3	2	4	6	10,9	15,5
	70	19,9	11,2	59,3	2	4	6	13,3	16,5
	194	19,9	11,2	59,3	2	4	6	11,2	15,2

* Valeur moyenne des arbres de la modalité. ** Billon situé juste en dessous du houppier. *** Billon situé au milieu du houppier.

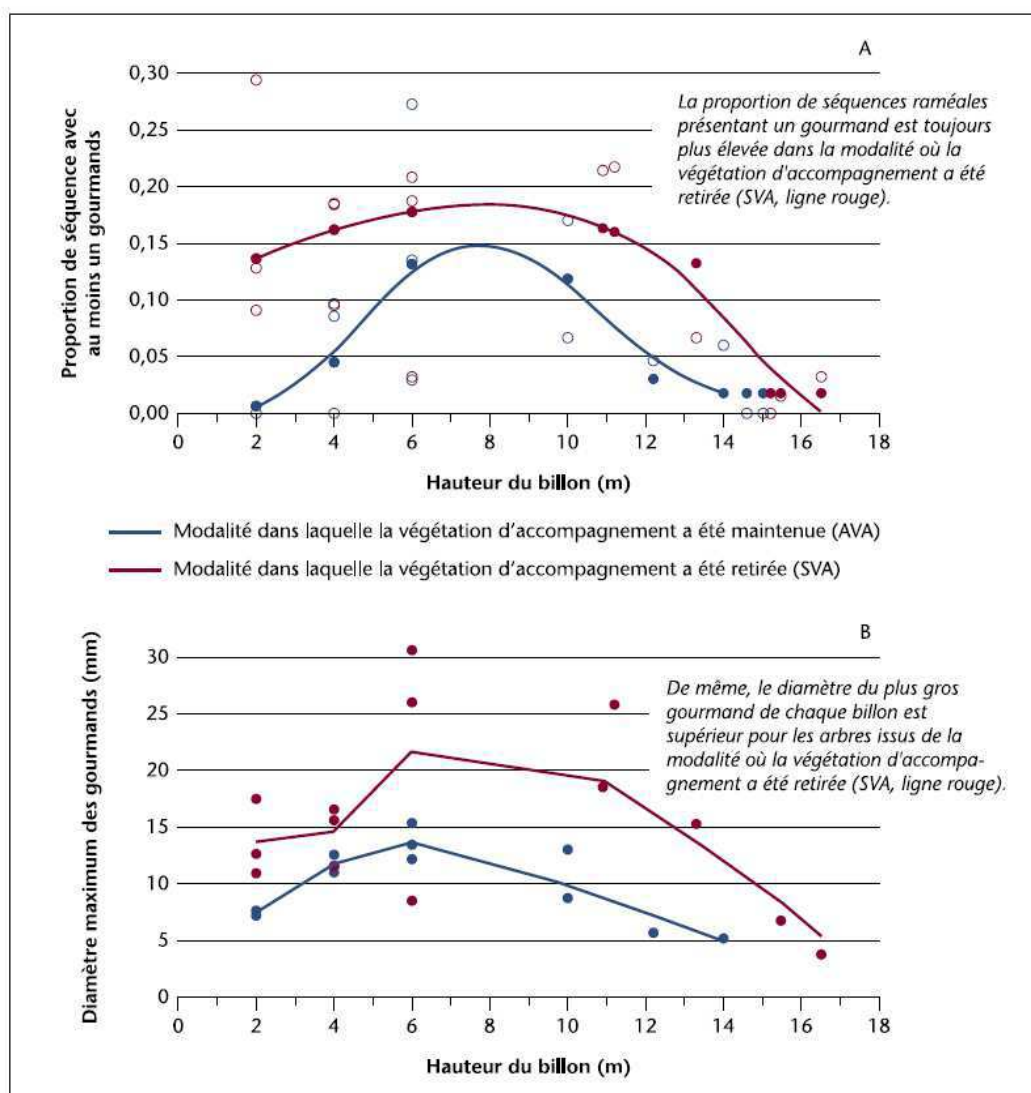


Figure 4 – Effet du sous étage sur les émissions de gourmands : (A) prédiction du nombre de gourmands en fonction du nombre de séquences raméales (le modèle ajusté est un modèle de Poisson mixte avec trois effets fixes : le nombre de séquences raméales, la hauteur du billon et la modalité) ; (B) diamètre prédit du plus gros gourmand du billon en fonction de la hauteur du billon (le modèle ajusté est un modèle linéaire mixte avec deux effets fixes : la hauteur du billon et la modalité).

un gourmand mis en place après la suppression de la végétation d'accompagnement, en fonction de la hauteur du billon dans l'arbre. On observe que la proportion de séquences raméales présentant un gourmand est plus forte, quelle que soit la hauteur du billon, dans la modalité SVA.

La figure 4B montre que le diamètre du plus gros gourmand de chaque billon est supérieur pour les arbres issus de la modalité SVA. Cette relation est vraie quelle que soit la hauteur dans l'arbre. Néanmoins, la hauteur dans l'arbre joue aussi un rôle sur la dimension des gourmands : les gourmands

sont de plus en plus gros lorsqu'on remonte sur la grume ; une fois la base du houppier atteinte, la tendance est inversée.

La suppression de la végétation d'accompagnement a donc favorisé d'une part l'émission des gourmands et d'autre part leur développement. Cela étant, on remarque dans le même temps que le nombre de gourmands mis en place est fortement lié au nombre de séquences raméales. Ainsi, il est clair que la capacité qu'ont les arbres à mettre en place des gourmands leur est propre et dépend du potentiel épïcormique (nombre de bourgeons épïcormiques primaires et secondaires sur une portion de tige à un instant donné). La suppression de la végétation d'accompagnement a permis

au potentiel épïcormique des arbres de s'exprimer en faisant passer une partie de leurs bourgeons latents en gourmands.

APPLICATION À L'ÉTUDE
DE L'EFFET DES EXPLOSIONS
DE GOURMANDS PASSÉES
SUR LES ÉPICORMIQUES ACTUELS⁹

Après avoir mis en évidence l'un des facteurs contrôlant la mise en place des gourmands, nous avons formulé les hypothèses suivantes. (1) Les gourmands apparus peuvent mettre en place des bourgeons épïcormiques secondaires comme le font les branches séquentielles. (2) Les explosions de gourmands passées influent sur le cortège épïcormique actuel. Ces hypo-

Tableau 2 – Caractéristiques des arbres et de quelques billons de Longchamp.

Modalité	N98			N70			N42		
Arbre	16	15	9	18	28	42	19	55	43
C130 (cm)	76,2	99	73	96	86,4	105,4	97,2	87,8	90,5
Hauteur (m)	22,8	21,3	21,5	21,5	21,4	23,0	20,9	22,8	19,8
Qualité externe	haute	moy.	faible	haute	moy.	faible	haute	moy.	faible
Billon	B4	B4	B4	B4	B4	B4	B4	B4	B4
Nombre de séquences raméales	29	44	57	34	29	27	24	29	29
Nombre de sections avec gourmand	2	9	23	2	6	3	0	6	7
Nombre de gourmands	2	14	34	3	6	3	0	8	10
Nombre d'amas	1	0	4	0	0	1	0	1	0
Nombre de bourgeons issus de gourmand	0	0	6	0	0	0	0	3	8
Nombre d'amas issus de gourmand	0	0	3	0	0	0	0	1	0
Nombre de gourmands issus de gourmand	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Proportion de gourmand donnant zéro, un ou plusieurs bourgeons	100,0 0,0 0,0	100,0 0,0 0,0	76,5 14,7 8,8	100,0 0,0 0,0	100,0 0,0 0,0	100,0 0,0 0,0	-	62,5 0,0 37,5	50,0 30,0 20,0

thèses ont été testées dans une futaie de chêne sessile de la forêt domaniale de Longchamp (près de Dijon). Le dispositif est composé de quatre placettes aux scénarios sylvicoles très différents :

- *Témoin* : absence d'interventions ;
- *N70* : sylviculture dynamique (objectif de 70 tiges à l'hectare au moment de l'exploitation selon la norme N70 de PARDÉ (1978)) ;
- *N42* : sylviculture hyper-dynamique (norme N70 minorée de 30 %) ;
- *N98* : sylviculture classique (norme N70 majorée de 30 %).

Comme sur le dispositif de Champenoux, nous avons prélevé cinq billons de 1 mètre de long sur trois arbres de chacune des modalités N70, N42 et N98, selon : un arbre d'aspect extérieur propre du point de vue des épïcormiques, un arbre d'aspect extérieur sale et un arbre d'aspect intermédiaire.

Le tableau 2 reprend les caractéristiques des arbres et quelques résultats sur les gourmands des différents billons scannés.

Afin de répondre à la première hypothèse il nous a suffi d'observer précisément la proportion de gourmands donnant naissance à zéro, un ou plusieurs bourgeons. Il est alors évident que les gourmands ont la capacité de mettre en place des bourgeons épïcormiques secondaires. La figure 5 présente quelques représentations 3D de séquences raméales comportant un gourmand.

On remarque, de plus, que la production de bourgeons isolés ou d'amas (ensembles d'au plus cinq bourgeons) par les gourmands est très variable d'un arbre à l'autre (tableau 2 et figure 5). Ainsi, certains arbres (et notamment ceux qui ont été repé-

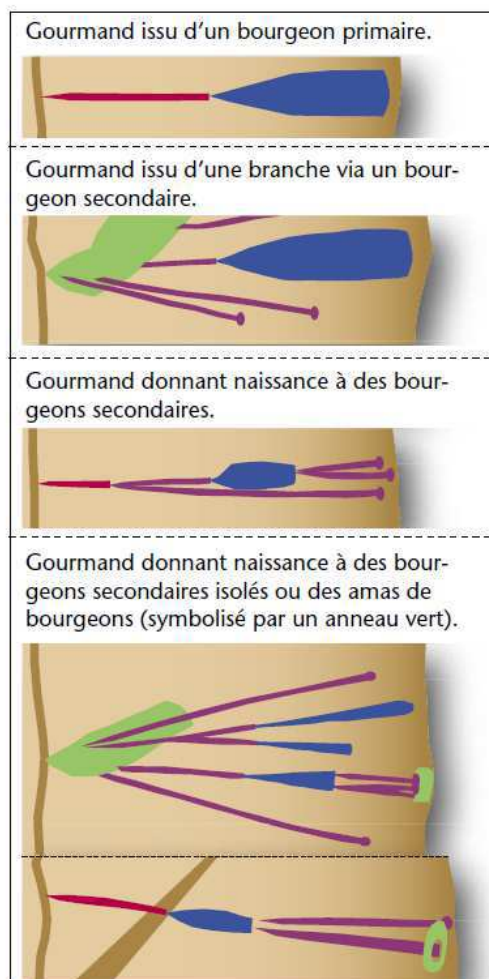


Figure 5 – Différentes séquences raméales comprenant un gourmand.

rés comme sales du point de vue des formations épïcormiques actuelles) mettent en place davantage de bourgeons (et par conséquent davantage d'amas en périphérie du tronc) voire d'autres formations épïcormiques (broussins, picots...) que les autres arbres. On est donc en mesure de valider la deuxième hypothèse qui stipulait que les explosions de gourmands passées affectent le cortège épïcormique actuel. Mais nous modulons cette assertion en précisant que cela est le fait de certains arbres seulement.

Ainsi, la tomographie à rayons X a permis de montrer que les gourmands mis en place peuvent laisser des bourgeons épïcormiques secondaires. Ces derniers peuvent eux même évoluer vers d'autres formations épïcormiques plus préjudiciables à la qualité. Cependant, nous avons remarqué que cette réaction est plus ou moins intense selon les arbres, certains ayant une forte capacité à mettre en place des bourgeons secondaires (arbres 9, 43 et 55) d'autres ne l'ayant pas (arbres 19, 18...).

Lors de cette étude, si nous avons mis en avant un fort effet de l'individu (de l'arbre), nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la sylviculture sur les émissions de gourmands. Il semblerait que les émissions de gourmands ne soient influencées par la sylviculture que quand celle-ci induit des diminutions très fortes de densités d'arbres². Des dispositifs présentant des sylvicultures « extrêmes » devraient confirmer ou infirmer cette hypothèse lors de prochaines études.

PERSPECTIVES

La méthodologie scanner que nous avons mise au point est adaptée non seulement à l'étude des épïcormiques mais plus généralement à toutes les formes de ramification. Ces dernières peuvent être abordées simultanément et permettre de révéler les relations structurales entre elles, comme par exemple entre branches séquentielles, bourgeons latents secondaires et épïcormiques affiliés.

L'analyse scanner de quelques billons de chêne sessile nous a d'ores et déjà permis de bien caractériser les filiations entre rameaux, la variabilité entre arbres et certai-

nes composantes de la plasticité raméale vis-à-vis des opérations sylvicoles. Ceci ouvre des perspectives importantes en termes d'amélioration sylvicole (repérage et élimination précoces des arbres à forte propension épïcormique, application de sylvicultures comprises dans des gammes ayant très peu d'effet sur l'ontogénèse épïcormique) et d'amélioration génétique (sélection et mise à disposition de génotypes à faible potentiel épïcormique).

Des améliorations doivent encore être apportées à la méthode de mesure sur les images tomographiques, notamment en ce qui concerne l'automatisation de la prise de données, telles que la moelle ou la limite aubier/duramen, pour lesquelles des algorithmes sont déjà disponibles⁷. La prise en compte d'autres caractéristiques comme les limites de cernes ou de pousses annuelles, qui donneront accès aux courbes de croissance radiale et en hauteur, nécessiteront des développements complémentaires.

Le chêne sessile, essence majeure de la foresterie européenne, a pour l'instant été privilégié, notamment car il est réputé être à forte propension épïcormique. Dans le cadre du projet européen Interreg CoForKO d'autres essences ont été abordées⁶. La méthodologie scanner a la capacité de bien différencier les essences sur des bases botaniques rigoureuses : arrangement des bourgeons axillaires, maintien des bourgeons épïcormiques, ramification séquentielle... Elle permet également d'expliquer le déterminisme de la plasticité épïcormique vis-à-vis des opérations sylvicoles. La figure 6 présente des représentations 3D de tremble, de bouleau et d'aulne. On y retrouve en effet l'arrangement des bourgeons axillaires, ou phyllotaxie. On peut observer la présence éventuelle de

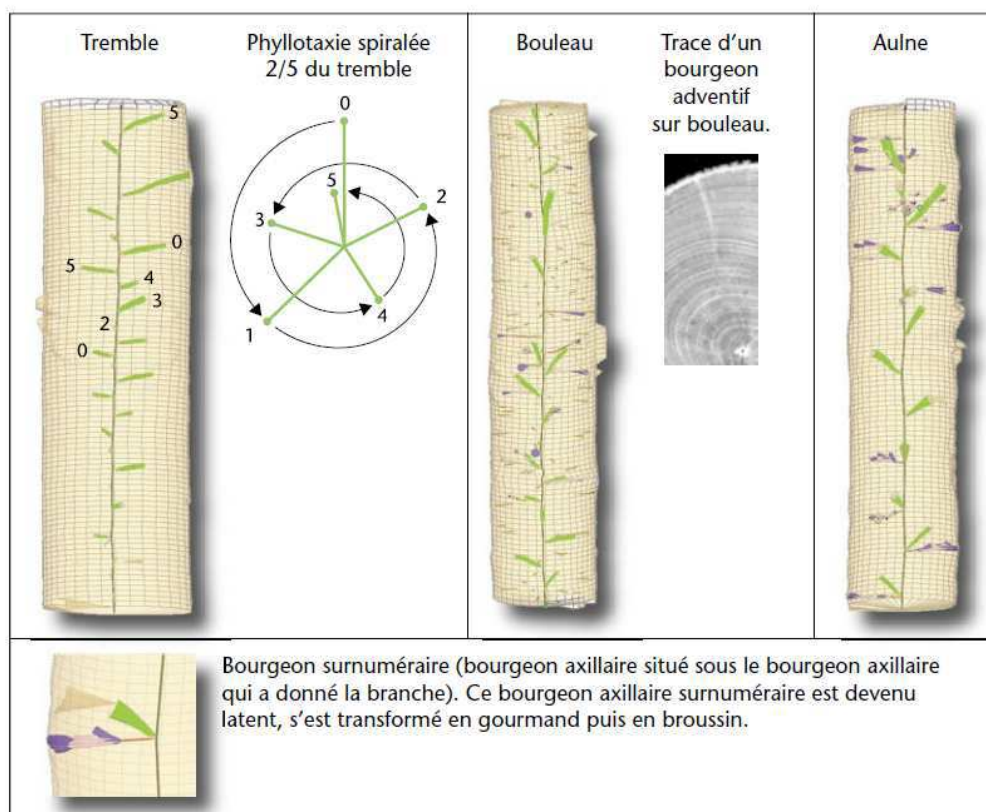


Figure 6 – Représentations 3D de billons.

bourgeons axillaires surnuméraires devenus latents, mis en place en dessous du bourgeon axillaire développé en branche séquentielle, et également de bourgeons adventifs, qui sont des bourgeons dont la trace n'est pas reliée à la moelle du tronc.

CONCLUSION

Le tomographe à rayons X est un outil particulièrement prometteur pour l'étude rétrospective de la ramification des arbres. Il permet un accès relativement rapide à de nombreuses informations qualitatives et quantitatives sur les rameaux et leur évolution.

L'utilisation de cette méthodologie a des retombées pratiques immédiates. Nous l'avons montré en quantifiant l'effet du sous-étage sur le contrôle des gourmands et l'effet des émissions de gourmands sur le cortège épïcormique ultérieur. Des retombées cognitives importantes sont également envisageables à moyen terme en ce qui concerne notamment la quantification des différentes formes de ramification, leurs relations structurales et la comparaison des essences.

Il n'en reste pas moins vrai que cette méthodologie simple mais relativement coûteuse doit être mise en œuvre en complément des autres méthodes d'étude de la

ramification : soit description extérieure, soit dissection manuelle. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ COLIN F., FONTAINE E., NINGRE E. [2007]. Gourmands et autres épïcormiques du chêne et du hêtre. Partie I : Un renouvellement des concepts pour une réactivation des recherches. *Forêt Wallonne* 87: 36-48.
- ² COLIN F., FONTAINE E., VERGER S., FRANÇOIS D. [2010]. Gourmands et autres épïcormiques du chêne sessile. Mise en place sur les troncs, dynamique et contrôle sylvicole. *RDV techniques ONF*, hors-série 5 : 45-55.
- ³ COLIN F., MOTHE F., FREYBURGER C., MORISSET J.-B., LEBAN J.-M., FONTAINE E. [2010]. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography : biological bases preliminary results and perspectives. *Trees Structure and Function* 24: 953-967.
- ⁴ FONTAINE E., MOTHE F., COLIN F., DUPLAT P. [2004]. Structural relationship between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees* 18 : 294-306.
- ⁵ <https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/plate-forme/equipements/scanner.html#resultats>
- ⁶ LAMICHE F. [2010]. *Comparaisons des traces raméales de différentes essences forestières observées au moyen du scanner à rayons X*. Rapport de Master 1 de l'Université Henri Poincaré de Nancy. 16 pages.
- ⁷ LONGUETAUD E., MOTHE F., LEBAN J.-M. [2007]. Automatic detection of the heartwood/sapwood boundary within Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) logs by means of CT images. *Computers and Electronics in Agriculture* 58 : 100-111.
- ⁸ MORISSET J.-B., MOTHE F., BOCK J., BRÉDA N., COLIN F. [2011]. Ontogenic constraints on epicormic sprouting. (*Annals of Botany*, submitted).
- ⁹ MORISSET J.-B., MOTHE F., CHOPARD B., FRANÇOIS D., FONTAINE E., COLIN F. [2011]. Does trunk sprouting result in reducing or increasing epicormic composition ? Oak epicormic ontogeny continued, including the impact of sprouting. (*Annals of Forest Science*, submitted).

Nous tenons à remercier Charline Freyburger et Bruno Garnier, techniciens de recherche à l'INRA, Florence Fontaine et Jean-Louis Druelle enseignants à l'Université de Reims, Bruno Chopard et Didier François gestionnaires du dispositif de Longchamp à l'ONF, Nathalie Bréda, gestionnaire du dispositif de Champenoux à l'INRA. Les études présentées ont été financées par l'ONF et par l'Europe dans le cadre du projet interreg CoForKo. Jean-Baptiste Morisset a bénéficié d'un financement de thèse INRA.

Projet cofinancé par le Fonds européen de développement régional dans le cadre du programme INTERREG IV-A Grande Région. « L'Union européenne investit dans votre avenir. »



JEAN-BAPTISTE MORISSET

morisset@nancy.inra.fr

FRANCIS COLIN

colin@nancy.inra.fr

FRÉDÉRIC MOTHE

mothe@nancy.inra.fr

FLAVIEN LAMICHE

Laboratoire d'étude des ressources

forêt-bois (LERFoB),

UMR 1092 INRA/AgroParisTech

INRA Centre de Nancy

F-54280 Champenoux

Bibliographie

- Colin (F.), Fontaine (F.), Ningre (F.), 2007a. « Gourmands et autres épïcormiques du chêne et du hêtre. Partie I : Un renouvellement des concepts pour une réactivation des recherches ». *Forêt Wallonne* 87, p. 36-48.
- Colin (F.), Fontaine (F.), Garnier (B.), Daviller (S.), 2007b. « Gourmands et épïcormiques du chêne sessile ». In dossier « La valorisation du chêne ». *Forêt-entreprise* 173, p. 28-32.
- Colin (F.), Fontaine (F.), Verger (S.), François (D.), 2010. « Gourmands et autres épïcormiques du chêne sessile. Mise en place sur les troncs, dynamique et contrôle sylvicole ». *Rendez-vous techniques ONF, hors-série* 5, p. 45-55.
- Courraud (R.), 1987. Les gourmands sur les chênes rouvre et pédonculé. *Forêt-entreprise* 45, p. 20-33.

Gourmands et bourgeons latents dans le bois

Conséquences pour la sylviculture

Les connaissances accumulées sur le chêne sessile, depuis quinze ans, à l'Inra de Nancy, l'université de Reims Champagne-Ardenne et l'ONF, ont été récemment enrichies grâce à l'utilisation d'un tomographe à rayons X. Ces connaissances permettent aujourd'hui de préciser quelles actions sylvicoles ont le plus de chances de résoudre le problème des gourmands.

LES GOURMANDS ET LES BOURGEONS LATENTS

Les gourmands (figure 1A) et les « poils » (figure 1B) se développent à partir de bourgeons dormants ou latents (figure 1C). Les chênes en portent plus ou moins (figure 1D). À ces gourmands et bourgeons latents sont apparentées d'autres structures. Les picots sont des axes courts portant des bourgeons superposés, issus de poils dont l'extrémité s'est élargie (figure 1E). Les amas sont des regroupements de deux à quelques bourgeons latents (figure 1F) tandis que les broussins sont des accumulations de restes de branches, bourgeons et gourmands (figure 1G).

LES TRACES DANS LE BOIS

Alors que les dissections de portions de tronc avec des outils de coupe permettent d'analyser avec précision un nombre réduit de traces raméales (l'adjectif raméal vient de rameau, ramification) (figure 2), la tomographie à rayons X (figure 3) permet d'avoir une vision plus intégrée de l'ensemble des traces raméales dans un billon de 1 à 1,5 m de long. Les données enregistrées lors de l'interprétation des images obtenues (figure 4) permettent de reconstituer l'inté-

rieur du billon en 3D (figure 5). On retrouve la moelle de la tige en noir, de laquelle partent les nœuds des branches en vert, dont les plus gros se retrouvent en haut des pousses annuelles, et les traces des bourgeons latents en rouge. Nœuds et traces de bourgeons proviennent des bourgeons dits axillaires mis en place à chaque saison de végétation à l'aisselle des nouvelles feuilles (figure 1H). Certains bourgeons latents primaires se développent en gourmands selon une direction radiale strictement transversale (nœuds figurés en bleu). Des bourgeons latents dits secondaires, figurés en rose, peuvent être produits soit directement par les bourgeons primaires, soit par les branches, soit par les gourmands, soit enfin par la division d'un bourgeon secondaire déjà mis en place. Le terme « épïcormique » est de plus en plus souvent utilisé comme adjectif ou nom pour spécifier toutes les structures issues des bourgeons latents, y compris ces derniers.

La tomographie a révélé cinq phénomènes peu connus. Le premier est que plus un tronc porte d'épïcormiques, plus il y a de chances que certains d'entre eux se développent et produisent des gourmands (figures 5A et 5B). Autour de cette tendance géné-

rale, certains individus « réactifs » présentent une aptitude plus grande que d'autres à développer des gourmands. Le second est que plus l'arbre présente d'épïcormiques près de la moelle c'est-à-dire dans les jeunes stades de développement, plus il en portera ensuite, présents près de l'écorce (figure 6). Troisièmement, puisque les épïcormiques se concentrent au niveau des branches et des limites entre les pousses annuelles, moins un arbre aura poussé en hauteur, plus ses effectifs d'épïcormiques, rapportés au mètre linéaire, seront élevés (figure 7). Il est donc suggéré que les effectifs élevés dans les jeunes stades sont dus à la fois à la génétique et aux conditions de croissance. Le quatrième phénomène est que l'émission, par les gourmands, des bourgeons latents secondaires se fait dans un plan strictement transversal (figure 5C). Ceci facilite leur regroupement éventuel en amas et broussins à l'origine de défauts graves. Le cinquième enfin est la prolifération verticale des bourgeons latents secondaires sur les branches qui vivent longtemps et forment donc des nœuds obliques de taille importante (figure 5D). Ainsi une partie des nombreux broussins des arbres « brogneux » pourraient résulter de ce phénomène.



Dossier **Connaissez-vous les chênes ?**

Bibliographie (suite)

- Fontaine (F.), 1999. « Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) : établissement des bases en vue d'une évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique ». Université Reims Champagne-Ardenne. Thèse, 2 volumes.
- Fontaine (F.), Jarret (P.), Druelle (J.-L.), 2002. « Étude et suivi des bourgeons épïcormiques à l'origine des gourmands sur le chêne sessile ». *Revue Forestière Française* 54, p. 337-356.
- Freyburger (C.), Mothe (F.), Colin (F.), Fontaine (F.), 2007. « Exploitation d'images tomographiques RX pour l'analyse des épïcormiques chêne. Procédure d'utilisation du plugin « Gourmands » (Imagel) et du logiciel Bil3D ». Document interne, 23 p. Site : <https://www2.nancy.inra.fr/unites/>

CONSÉQUENCES POUR LA SYLVICULTURE

Pour limiter le nombre d'épïcormiques par mètre, il faut assurer une bonne croissance en hauteur initiale en réduisant au minimum la compétition avec la végétation concurrente et en évitant les endommagements dus à l'abroustissement et aux gelées tardives ou précoces.

Puisque la persistance des branches constitue un risque de prolifération des bourgeons, un élagage naturel rapide sera favorisé par le maintien d'une densité de peuplement assez forte durant la phase de compression.

Il apparaît de plus en plus clairement que ce n'est que lors d'éclaircies (expérimentales) très fortes et en l'absence de sous-étage que les gourmands apparaissent fortement. En revanche, dans la gamme des sylvicultures recommandées [Jarret (P.), 2004; Sardin (T.), 2008; Lemaire (J.), 2010], le problème des gourmands serait essentiellement un problème de sélection des arbres objectifs.

Ainsi les arbres à effectifs importants devront être repérés précocement et éliminés. Nous proposons d'identifier ces arbres par la description d'une fenêtre d'observation située entre 1,5 et 2,5 m (au milieu de la future grume); les observations seront assez faciles tant que l'écorce ne sera pas encore trop crevassée, par exemple en sortie de phase de compression. Dans cette fenêtre, devront être comptabilisés les pousses feuillées mais également les picots, amas, broussins et bourgeons latents isolés qui peuvent se multiplier et produire des gourmands.

Les arbres réactifs pourront être éliminés en pratiquant une première éclaircie forte en sortie de phase de compression; ils seront repérés par leur relativement forte apparition de gourmands. L'examen minutieux des arbres au niveau de la fenêtre d'observation sera une aide pour affiner au cours du temps la désignation des arbres objectifs.

Ceux-ci devront porter des houppiers amples, équilibrés et bien fournis. Nous avons pu confirmer cette recommandation lors du suivi d'arbres détourés, soigneusement sélectionnés au préalable. Le développement de nouveaux gourmands n'a pas été constaté.

En complément, un émondage/ébourgeonnement soigneux d'un nombre limité d'arbres jusqu'à 4 m au moins, à pratiquer tant que l'écorce n'est pas encore crevassée, pourrait permettre d'accroître significativement la proportion de la classe de qualité B (voire de qualité A) dans le volume récolté. Un sous-étage à phénologie foliaire précoce devra être maintenu et entretenu, pour apporter un ombrage aux troncs, ce qui accélère l'élagage des branches et empêche, particulièrement en début de printemps, les bourgeons latents de se multiplier ou de se développer en gourmands. Ce sous-étage « amortira » les brusques augmentations des apports de lumière, d'eau et d'éléments minéraux dues aux éclaircies et limitera ainsi les éventuelles émissions de gourmands.

PERSPECTIVES

Nous avons privilégié le chêne sessile dans nos études mais nous devons également apporter des informations sur le chêne pédonculé, même si, dans un contexte de réchauffement climatique, il devrait être moins favorisé que le chêne sessile. Les relations importantes, du type présenté en figure 6, devront être étendues à des arbres de dimensions commerciales; une étude en partenariat avec l'ONF est en cours. Le déterminisme génétique devrait être prochainement quantifié. Les opérations d'émondage et d'ébourgeonnement seront précisées notamment en termes d'outillage et de mise en œuvre. Enfin l'effet de sous-étages de différentes surfaces terrières et compositions devra être comparé.

FRANCIS COLIN¹, FLORENCE FONTAINE², JEAN-BAPTISTE MORISSET¹, FRÉDÉRIC MOTHE¹, CHARLINE FREYBURGER¹, BRUNO GARNIER¹

¹ LERFoB (Laboratoire d'étude des ressources forêt-bois) UMR 1092 Inra/ AgroParisTech-ENGREF. Centre Inra de Nancy, 54280 Champenoux. Mail : colin@nancy.inra.fr.

² Université de Reims Champagne-Ardenne, UFR sciences, laboratoire SDRP, Moulin de la Housse, BP 1039, 51687 Reims Cedex 2.

Remerciements : les résultats présentés ont été soutenus financièrement par l'ONF, l'Inra et la Communauté européenne.



Figure 1. Gourmands et bourgeons latents visus de l'extérieur.

- A. Tronc de chêne au stade gaulis portant des étages de gourmands liés aux limites supérieures des pousses annuelles.
- B. Poils = gourmands de faibles dimensions, non ramifiés.
- C. Bourgeon latent.
- D. Arbres au stade de la coupe secondaire, l'un ne présente apparemment aucun épïcormique sur son tronc, l'autre présente un véritable fourreau de gourmands.
- E. Picot = axe court portant des bourgeons latents superposés.
- F. Amas de bourgeons latents.
- G. Broussin formé d'un regroupement de bourgeons et de gourmands.
- H. Les bourgeons axillaires déposés à la base des feuilles, à l'origine des bourgeons latents. Barres d'échelle : A : 10 cm ; B : 2 cm ; C : 0,2 cm ; D : 4 m ; E : 0,35 cm ; F : 1 cm ; G : 1 cm.

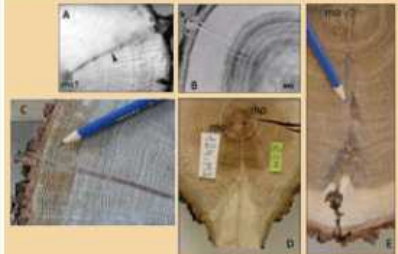


Figure 2. Gourmands et bourgeons latents visus de l'intérieur du bois.

- A. Trace de bourgeon latent (bg) provenant de la moelle de la tige (moT).
- B. Trace de bourgeon latent qui s'est développée depuis la moelle de la tige (moT) et s'est ramifiée pour donner un amas de bourgeons latents (bg).
- C. Trace de picot peu développé.
- D. Trace de gourmand développé à partir d'un bourgeon latent apparu à la base d'une branche (moB est la moelle de cette branche).
- E. Traces multiples et de différents types (trace de bourgeon latent, trace de gourmands) se succédant pour former en périphérie un broussin de faibles dimensions. L'ensemble des traces qui se succèdent est appelé une séquence raméale. Barres d'échelle : A : 0,3 cm ; B : 0,5 cm ; C : 1 cm ; D : 1,2 cm ; E : 1 cm.

lerfob/plateforme/pdf/analyse-images-scanner.pdf.

■ Jarret (P.), 2004. *Chênaie atlantique. Guide des sylvicultures*. ONF, 335 p.

■ Lemaire (J.), 2010. *Le chêne autrement. Produire du chêne de qualité en moins de 100 ans en futaie régulière*. Guide technique, IDF-CNPF, 176 p.

■ Morisset (J.-B.), Colin (F.), Mothe (F.), Lamiche (F.), 2011a. « Gourmands et autres épïcormiques du chêne et du hêtre. Partie II : une nouvelle méthodologie d'étude : la tomographie à rayons X ». *Forêt Wallonne* 113, p. 3-14.

■ Reisser (A.), 2011. Évaluation économique d'un émondage réalisé il y a 22 ans dans un peuplement de chênes sessiles. *Stage Infoma-Inra*, 31 p.

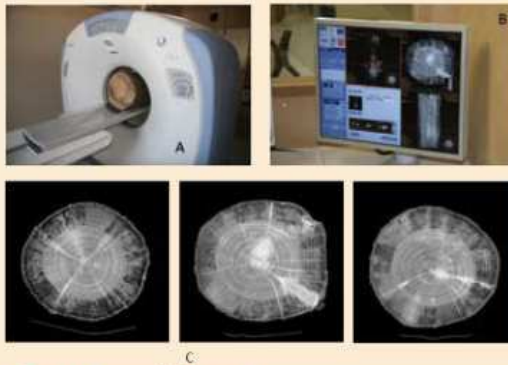


Figure 3. La tomographie à rayons X.

A. Tomographe.

B. Écran de contrôle et d'affichage des images en 3D ou 2D proposées par les logiciels du tomographe.

C. Trois images scanner présentant les traces des bourgeons et de gourmands repérables par leur couleur gris clair due à leur densité plus forte que celle du bois autour. Barres d'échelle C1, C2, C3 : 5 cm.

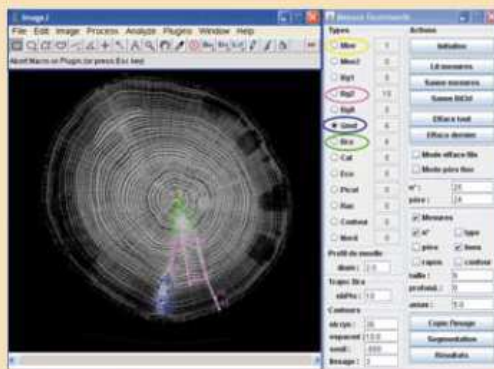


Figure 4. Interprétation manuelle des images scanner au moyen du logiciel libre ImageJ et du plug-in « Gourmand » créé par le LERFoB. Les traces pointées successivement sont : la moelle de la tige en jaune ; les limites extérieures d'un nœud de branche en vert ; les traces de bourgeons latents secondaires en rose ; les limites extérieures d'un nœud de gourmand en bleu. Chaque numéro correspond à un clic de souris. Ce clic de souris permet d'enregistrer les coordonnées spatiales et le type de trace.

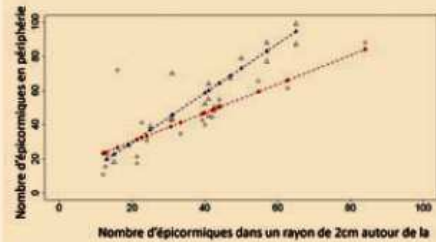
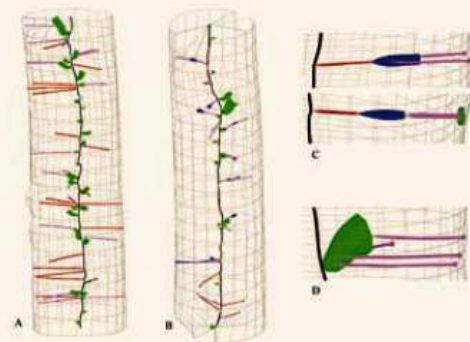


Figure 6. Relation entre le nombre d'épicormiques par mètre présents dans un rayon de 2 cm autour de la moelle et le nombre d'épicormiques par mètre présents à la périphérie du tronc dans deux expérimentations sylvicoles. Triangles et droite pointillée bleu : site de Champenoux ; cercles et droite pointillée rouge : site de Montrichard. Il apparaît nettement que plus il y a d'épicormiques présents dans le jeune âge, plus il y a d'épicormiques sur le tronc.

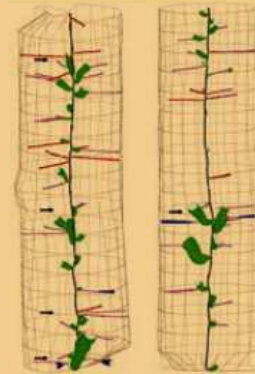


Figure 7. Reconstitution en 3D du réseau de traces raméales de deux billons de 1 m de long prélevés sur deux arbres ayant subi des croissances en hauteur différentes.

A. Billon présentant 4 unités de croissance vérifiées par comptage des cernes aux deux extrémités. Les limites entre ces unités sont identifiées par des flèches.

B. Billon présentant deux unités de croissance séparées par la zone indiquée par la flèche. L'arbre représenté en A a moins poussé que celui représenté en B. Le nombre de séquences raméales du billon A est plus important (34) que le nombre de séquences du billon B (27).

Figure 5. Reconstitution en 3D du réseau de traces raméales présentes dans les billons scannés de 1 m de long. On retrouve le code des couleurs de la figure 4 à l'exception de la moelle codée ici en noir pour plus de lisibilité.

A. Billon présentant 55 séquences raméales dont aucune ne comprend une trace de gourmand.

B. Billon présentant 32 séquences dont 10 avec nœud de gourmand. L'arbre représenté en B est un arbre plus réactif que l'arbre présenté en A.

C. Bourgeons latents secondaires apparus à la base (vue du haut) ou à l'extrémité élaguée (vue du bas). Les traces positionnées dans un plan strictement horizontal peuvent facilement se rassembler pour former un amas de bourgeons latents (repéré par le cercle vert).

D. Bourgeons latents secondaires émis en base et à l'extrémité élaguée d'un nœud de branche. Les traces s'étagent verticalement, participant à la prolifération des sites où des bourgeons sont présents.