



Université du Québec
à Rimouski

**Comparer la taille et la forme
des houppiers d'épinettes blanches et de sapins baumiers
dans les plantations du Bas-Saint-Laurent.**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **BÉRENGÈRE CURTIT**

Juillet 2019

Composition du jury :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Hugues Power, codirecteur de recherche, Ministère des Forêts, de la Faune et des
Parcs - Direction de la recherche forestière**

**Guillaume Giroud, examinateur externe, Ministère des Forêts, de la Faune et des
Parcs - Direction de la recherche forestière**

Dépôt initial le 11 septembre 2018

Dépôt final le 22 avril 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Aux amoureux des épinettes blanches.

REMERCIEMENTS

J'ai déjà entendu dire que rédiger un mémoire ressemble à une longue gestation. Toutes les personnes qui m'ont entourée et aidée durant ce travail de longue haleine ne sont pas citées nommément, mais je tiens à les remercier chaleureusement ! Vous avez été là durant tout ce temps, et c'est grâce à vous que j'ai réussi cette aventure humaine.

Ensuite, je tiens à remercier Robert Schneider, mon directeur de recherche. Merci de m'avoir accueillie dans ton équipe, d'avoir été présent tout au long de ces trois années, de m'avoir accompagnée et aidée à avancer. D'avoir été constamment présent, que tu sois dans ton bureau ou à Madrid. Merci d'avoir cru en moi quand je n'en étais pas moi-même capable. Merci d'avoir relu mon travail et de l'avoir amélioré chaque fois que cela était nécessaire. Grâce à toi, j'ai développé une capacité de raisonnement propre aux maîtres de la lumière du LiDAR. J'ai également appris la patience et l'humilité. Merci de m'avoir accordé ta confiance pour donner des laboratoires, une expérience précieuse, et de m'avoir permis d'aller sur le terrain faire connaissance avec les mouches noires. Merci pour ton accompagnement serein et de qualité sur le sprint final de la rédaction. Merci pour les dessins, les prêts de vélo et la boule à facettes. Et surtout, merci de ne pas m'avoir reniée même si je m'en vais sur une île où strictement rien ne rentre dans une pince de timberjack.

Je ne peux que continuer ces remerciements par mon codirecteur de recherche, Hugues Power. Hugues, merci pour tes commentaires affûtés sur mes textes que je croyais parfaits après les corrections de Robert. Merci d'avoir été là lorsque j'ai eu besoin d'un regard extérieur et pour tous tes conseils judicieux.

Merci également à Mathieu Fortin, qui m'a accueillie en stage, ces 4 mois ont été formateurs, peut-être plus que tu ne pourrais le penser. Cela m'a donné la parenthèse dont j'avais besoin pour mûrir et avancer. Un moment déterminant.

Merci à Alexandre Piboule, sans qui l'isolation de mes arbres et donc tout mon travail n'aurait pas été possible. Merci de m'avoir accordé une ligne directe, accueillie à l'ONF malgré toutes tes occupations, et d'avoir aplani les obstacles que Computree a pu poser entre moi et la fin de mes études.

Merci au CARTEL de Sherbrooke pour m'avoir accueillie chez vous et aidée à faire fonctionner mon projet. Merci à Richard Fournier, Joris Ravaglia, Bastien, Ulysse et toutes les personnes présentes lors de mon passage.

Merci au laboratoire Sylviculture et Aménagement et à toutes les personnes qui sont passées dans les couloirs de foresterie, pour l'émulation scientifique, le soutien, les discussions, les crèmes glacées aux Bienfaits et les blagues. Laurie, Lara, Tony, Vincent, Olivier, Alexa, Tasneem, Mathilde, Sébastien, Sophia, Marie-Ève, Feng, Nadège et Élise. Mention spéciale à Emmanuel Duchâteau, pour toute la patience que tu as dédiée, d'abord à l'aide à l'écriture de mes scripts et surtout à l'ajout des virgules traîtresse qui manquaient parfois (souvent) dans mes lignes de codes pour qu'elles marchent enfin. Aussi, Thibaut Ferraille, pour avoir isolé avec rigueur et persévérance une grande partie de mes arbres.

Merci à Ulysse Rémillard, David Grenier-Héon, Frédéric Samuel-Dwyer, Olivier Martin (encore toi !) pour m'avoir transmis votre expérience sur le terrain. Je conserve précieusement un sac de copeaux dans mes affaires.

Merci à mes parents et mes frères et sœurs, Marthe, Charles et Alban. Vous qui avez trouvé tout à fait normal que j'aie fait mes études au Québec, à 8000 km de Mathay, et que j'y reste 4 ans au lieu des 8 mois initialement prévu. Vous m'avez encouragée et soutenue pendant tout ce temps, vous avez cru en moi sans même savoir exactement ce que je faisais. Merci pour votre amour inconditionnel.

Merci à tous mes amis rimouskois, vous avez été ma seconde famille. Grâce à vous, je me suis sentie chez moi et aimée, je suis désormais semi-québécoise. Je vous aime en retour. Je reviendrai.

Merci à tous mes amis musiciens, les Matantes à Bouches, la Marée Montante, Kalafuba Batucada, les Harmonieux de Québec, les Harmonieux de Rimouski, l'Association de Chant Traditionnel de Québec et le réseau de la dignité humaine. Vos vibrations m'ont accompagnées pendant ce long travail, et je les entretiens pour la nouvelle aventure qui se profile.

Je tiens à remercier Diane du Service d'Aide aux Étudiants. Merci de m'avoir accompagnée dans mes passes difficiles et aidée à garder confiance.

Enfin, merci aux géophys Baptiste Camus et Thibaut Peton pour m'avoir accueillie dans votre bureau et sur votre bande passante wifi lors du sprint final à Kerguelen. Merci à tous mes amis VSC de Kerguelen pour le soutien logistique et moral lorsque je travaillais sur le mémoire entre deux manips !

Mon mémoire a été financé par le laboratoire sylviculture et aménagement, le Fonds de Recherche du Québec Nature et Technologies, Hydro-Québec et la Fondation de l'UQAR.

RÉSUMÉ

Les plantations d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench)) comptent souvent une portion non négligeable de régénération naturelle de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Mieux comprendre la dimension des houppiers des arbres dans de telles conditions permettra à terme de mieux évaluer leurs interactions. Le but de cette étude est d'utiliser le balayage laser terrestre (TLiDAR : Terrestrial Light Detection And Ranging) afin d'acquérir de l'information sur le houppier de ces deux espèces. Premièrement, des tests de t-pairés sur 36 sapins mesurés avant et après dégagement ont été employés pour évaluer quelles mesures étaient biaisées. Il a été montré que le ratio d'asymétrie et la surface projetée au sol sont les variables les moins influencées par l'occlusion parmi toutes celles testées. Elles sont proches de la base du houppier et donc moins sujettes à l'occlusion. Deuxièmement, une base de données regroupant 358 arbres de sapin baumier et d'épinette blanche dans 94 placettes au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie a été utilisée pour quantifier par des modèles linéaires mixtes la variation de la surface projetée au sol et le ratio d'asymétrie en fonction de l'espèce, de la taille de l'arbre et de la compétition. La compétition symétrique et la compétition asymétrique ont été prises en compte en testant plusieurs indices de compétition. Il a été trouvé que la surface projetée augmente avec la taille de l'arbre et diminue avec la compétition. La surface projetée au sol du houppier de l'épinette blanche tend à être légèrement plus petite que celle du sapin baumier. L'asymétrie des houppiers diminue avec la compétition, et l'asymétrie des deux espèces est similaire une fois que la compétition est prise en compte dans le modèle. Ainsi, le TLiDAR s'est avéré un outil intéressant pour obtenir des mesures de houppiers difficilement accessibles.

Mots clés : houppier, LiDAR terrestre, occlusion, modèle linéaire, plantations, épinette blanche, sapin baumier.

ABSTRACT

White spruce (*Picea glauca* (Moench)) plantations often present a lot of balsam fir natural regeneration (*Abies balsamea* (L.) Mill.). A better understanding of crown dimensions will eventually lead to a better knowledge of the interactions between both species. This study aims to use TLiDAR to quantify the crowns of both species. Firstly, we used paired t-tests on data measured on trees before and after competition clearing to identify which crown metrics were biased. It was found that asymmetry ratio and projected crown area are the least affected by occlusion. These characteristics are close to the crown base and less prone to occlusion. Secondly, a database of 358 balsam fir and white spruce trees in 94 plots located in the Bas-Saint-Laurent and Gaspésie regions was used to quantify crown variations with linear mixed models. Symmetric and asymmetric competition was also considered by testing several competition indices. We found that crown-projected area increases with tree size and decreases with competition. White spruce crown-projected area tends to be slightly smaller than for balsam fir. Crown asymmetry is inversely proportional to competition, and asymmetry of the two species is similar once competition is integrated in the model. According to our results, TLiDAR can be an interesting tool in order to obtain tree crown measures which are difficult to obtain.

Keywords: crown, TLiDAR, occlusion, linear model, white spruce, balsam fir.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT	xiv
TABLE DES MATIÈRES	xvi
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES FIGURES	xx
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	21
1.1 INTRODUCTION.....	23
1.1.1 Problématique.....	23
1.1.2 Revue de littérature.....	26
1.1.3 Objectifs et hypothèses.....	33
1.2 MATERIEL ET METHODES.....	34
1.2.1 Aire d'étude et sites	34
1.2.2 Acquisition TLiDAR des arbres-cibles	37
1.2.3 Calcul des variables du nuage de points.....	37
1.2.4 Quantification de la compétition	41
1.2.5 Analyses statistiques.....	44
1.3 RESULTATS.....	47
1.3.1 Effet de l'occlusion.....	47
1.3.2 Modélisation du houppier.....	50
1.3.2.1. Modélisation de la surface projetée au sol (SP)	50
1.3.2.2. Modélisation du ratio d'asymétrie (RA).....	53
1.4 DISCUSSION.....	55
1.4.1 Évaluer l'effet de l'occlusion sur les mesures de houppier.....	55
1.4.2 Modéliser des variables de TLiDAR non affectées par l'occlusion.....	57
CONCLUSION	61
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	62

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Statistiques descriptives des sites étudiés en fonction de l'essence. Moyennes (écart-type).....	36
Tableau 2: Définition mathématique des indices de compétition (<i>IC</i>) asymétrique.	43
Tableau 3: Paramètres (matrices de covariables) testés dans la sélection des modèles (pour les modèles dépendants et indépendants de la distance, les paramètres ont été testés un par un).....	46
Tableau 4: Estimation des paramètres (erreur-type, <i>pente normalisée</i>) de chaque variable retenue pour modéliser la surface projetée et le ratio d'asymétrie (* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$).....	52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: (a) Nuage de points brut d'un arbre-cible avant dégagement, (b) Nuage de points voxelisés (grille de 10 cm d'arête) avant dégagement et (c) Nuage de points brut après dégagement 38
- Figure 2: a) Arbre-cible en 3D et sa projection sur le plan xy. En rouge : enveloppe convexe calculée et position xy de la base du houppier. (b) En jaune : surface de la projection au sol du houppier. (c) En bleu : rayons minimal et maximal de la projection au sol du houppier. 40
- Figure 3: Comparaison des moyennes pour le volume du houppier, la surface du houppier, le ratio d'asymétrie et la surface du houppier projetée au sol (erreur-type indiquée avec les moustaches) (NP2 brut : nuage de point brut après dégagement, NP1 brut : nuage de point brut avant dégagement, NP1 voxel : nuage de points voxel avant dégagement) (données issues de BD1, n = 36 arbres cibles). Les barres avec les mêmes lettres ne peuvent être différenciées avec un seuil d'erreur de 5% suite à un test t de Student pour échantillons appariés. 48
- Figure 4: Aire du houppier (m²) en fonction de la profondeur du houppier (%) (NP2 brut : nuage de point brut après dégagement, NP1 brut : nuage de point brut avant dégagement, NP1 voxel : nuage de point voxel avant dégagement). Courbes tracées avec un lissage de données effectué avec une spline selon la méthode gam du package « *ggplot2* » (Wickham *et al.*, 2018). Les intervalles gris autour des courbes représentent la racine carrée de l'écart-type. 49

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AIC	Akaike Information Criteria : Critère d'Information d'Akaike
BAL	Basal Area of trees Larger : surface terrière des arbres plus grands que l'arbre-cible
BD1	Base de données numéro 1
BD2	Base de données numéro 2
BIC	Bayesian Information Criteria : Critère d'Information bayésien
CA	Compétition asymétrique
CS	Compétition symétrique
DHP	Diamètre à Hauteur de Poitrine
DHP.q.m	Diamètre à Hauteur de Poitrine quadratique moyen
DRS	Diameter Ratio Squared : ratio du diamètre au carré
Hegy1 1	Variante 1 de l'indice d'Hegy1
Hegy1 2	Variante 2 de l'indice d'Hegy1
IC	Indice de Compétition
LiDAR	Light Detection And Ranging : détection et localisation lumineuse
RA	Ratio d'Asymétrie
SH	Surface du Houppier

SP	Surface Projetée au sol
SSD	Standardized Stand Density : densité de peuplement standardisée
STA	Surface Terrière de l'Arbre
STP	Surface Terrière du Peuplement
TLiDAR	Terrestrial Light Detection And Ranging : balayage laser terrestre
MEI	Martin Ek Indice : indice de Martin Ek
MFFP	Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs
MinD	Distance au compétiteur le plus proche de l'arbre-cible
NP1 brut	Nuages de Points 1 brut, c'est-à-dire des arbres-cibles avant dégagement et sans traitement supplémentaire
NP1 voxel	Nuages de Points 1 voxel, c'est-à-dire des arbres-cibles avant dégagement sur lesquels a été appliquée une grille voxel
NP2 brut	Nuages de Points 2 brut, c'est-à-dire des arbres-cibles après dégagement et sans traitement supplémentaire
NP3 brut	Nuages de Points 3 brut, c'est-à-dire des arbres-cibles non dégagés et sans traitement supplémentaire
varD	variance de la Distance aux compétiteurs
VH	Volume du Houppier
3D	trois Dimensions

1.1 INTRODUCTION

1.1.1 Problématique

L'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench)) et le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) sont deux espèces ayant fait l'objet de peu d'études comparées. Pourtant, ces deux essences commerciales tiennent une place importante dans l'écologie de la forêt boréale et dans l'industrie forestière québécoise. Par exemple, le Bas-Saint-Laurent, dont 85,1% sont recouverts de forêt, compte 36 000 hectares de plantations d'épinette blanche, d'épinette noire et d'épinette de norvège (*Picea abies* (L.) H. Karst) prêtes pour une première éclaircie commerciale (Conférence régionale des élus Bas-Saint-Laurent, 2010; Gagné *et al.*, 2012). Ces forêts équiennes constituent environ 15% des forêts sur tenure publique du territoire (Conférence régionale des élus Bas-Saint-Laurent, 2010). Le sapin baumier est une espèce que l'on retrouve régulièrement en régénération naturelle au sein des plantations. C'est un compétiteur commun de l'épinette blanche en plantations, et pourtant très peu d'études portent sur la nature de leurs interactions. Mieux comprendre les différences de la taille des houppiers de l'épinette blanche et du sapin baumier constitue un premier pas dans la compréhension de la dynamique entre les deux espèces.

Dans une forêt, la canopée est considérée comme la couche supérieure de la végétation (Richards, 1952). De ce point de vue, la canopée est constituée de l'ensemble des houppiers des arbres. La structure de la canopée influence des processus aussi importants que la régulation du cycle hydrologique ou la répartition de populations animales (Peters *et al.*, 2006; St-Hilaire *et al.*, 2000). Le houppier est donc un élément structurel de la canopée qui doit tenir une place importante dans les études de modélisation.

Le houppier d'un arbre est la partie constituée de l'ensemble des branches supportant des feuilles vivantes (Cannell *et al.*, 1987). De par son rôle de centre photosynthétique de l'arbre, le houppier est responsable de l'assimilation de l'énergie lumineuse, l'absorption du dioxyde de carbone, la libération d'oxygène produite par la photosynthèse et la libération de

dioxyde de carbone via la respiration (Sinoquet *et al.*, 2001; Wang et Jarvis, 1990). Les caractéristiques d'un houppier influencent la quantité de lumière interceptée par l'arbre, et ultimement sa capacité photosynthétique (Cannell *et al.*, 1987). Aussi, le houppier est un excellent indicateur de la croissance d'un arbre et des propriétés anatomiques de son bois (Lenz *et al.*, 2012). Certains modèles de croissance intègrent donc la dimension du houppier (Coates *et al.*, 2003; Poulin *et al.*, 2008). Aussi, certains simulateurs de croissance utilisés à l'échelle d'un grand territoire en aménagement forestier, comme TASS en Colombie-Britannique ou bien SILVA en Allemagne, intègrent des relations allométriques de houppiers (Mitchell, 1975; Pretzsch *et al.*, 2002).

En inventaire forestier classique, les mesures communément récoltées dans une placette-échantillon sont : le diamètre à hauteur de poitrine de tous les arbres ou d'une partie des arbres, la hauteur totale de quelques arbres-études, l'âges, des caractéristiques d'état des arbres, etc. Dans un contexte expérimental peuvent s'ajouter des variables de houppiers telles que la hauteur de la base du houppier, le rayon ou le diamètre projeté au sol du houppier (Power *et al.*, 2012). La mesure de ces variables s'avère souvent plus coûteuse en efforts et en temps. Les techniques de mesure utilisées, outre les instruments tels que le galon gradué et l'hypsomètre, intègrent aujourd'hui la photographie hémisphérique, l'utilisation de drones ainsi que le LiDAR (Light Detection And Ranging) aérien et terrestre (TLiDAR). Ces nouvelles technologies permettent de collecter des informations de plus en plus précises sur la canopée et les houppiers individuels. Le TLiDAR permet notamment d'obtenir des mesures directes du houppier, sans devoir les estimer à l'aide de modèles statistiques. Cependant, cette méthode de mesure présente de nombreux défis, dont le principal est l'occlusion. On parle d'occlusion lorsqu'un obstacle obstrue la voie des faisceaux incidents, empêchant d'atteindre l'objet d'étude situé derrière (Othmani *et al.*, 2011). Actuellement, les données de TLiDAR restent peu utilisées par crainte de l'effet négatif de l'occlusion sur la qualité des données.

L'utilisation de variables issues de données de TLiDAR en modélisation nécessite de distinguer au préalable des variables non affectées par l'occlusion. L'identification de

variables non affectées permettrait de simplifier les mesures effectuées sur le terrain. Ces données de TLiDAR pourraient être utilisées pour développer des modèles, notamment de la canopée. Également, étalonner un modèle de houppier d'épinette blanche et de sapin baumier à partir de données de TLiDAR permettrait d'améliorer nos connaissances sur ces deux espèces commerciales importantes.

1.1.2 Revue de littérature

Les rôles remplis par le houppier et les contraintes auxquelles il est soumis régissent sa structure. Pearcy *et al.* (2005) ont investigué la structure fonctionnelle du houppier : lorsqu'une partie du houppier est à l'ombre, les feuilles vont être placées de façon à maximiser la capture lumineuse et la photosynthèse. À l'inverse, en milieu exposé, il est nécessaire de minimiser l'exposition à l'excès de radiations, afin d'éviter des brûlures ou une transpiration excessive. L'orientation, l'anatomie (feuilles d'ombre versus celles de lumière) et l'arrangement des feuilles permettent de s'adapter aux variations d'un environnement lumineux hétérogène, caractéristique qui affecte la capture lumineuse et le gain de carbone. La nature de l'environnement lumineux dans lequel se trouve l'arbre étudié influence ses fonctions de transpiration, circulation de l'eau et de photosynthèse (Wang et Jarvis, 1990). Les fonctions du houppier influencent aussi sa structure et son développement. Ainsi, le houppier capture la lumière du soleil, la photosynthèse qui s'y déroule permet d'assimiler le carbone. Également, l'ensemble des branches du houppier constitue un support biomécanique et un conducteur hydraulique entre les racines et les feuilles (Wang and Jarvis, 1990). Le coût énergétique investi dans la maintenance de ces fonctions se répercute négativement sur la quantité des ressources allouées à la production de la surface foliaire (Wang and Jarvis, 1990). Une moins grande surface foliaire a pour conséquence une moins grande capacité photosynthétique. Enfin, les branches supportent les structures reproductives de l'arbre. Tous ces rôles et contraintes sont en interaction, et déterminent la structure finale de l'arbre.

L'architecture du houppier désigne l'arrangement et la distribution des branches et du feuillage d'un arbre. Elle est l'expression d'un équilibre entre les contraintes exogènes du milieu et les processus de croissance endogènes (Barthelemy et Caraglio, 2007). La taille et la forme du houppier varient au sein d'une espèce en fonction du stade de développement, de l'environnement compétitif et du climat (Sattler et Comeau, 2015; Sattler et LeMay, 2011). La longueur du houppier est déterminée par la croissance en hauteur de l'arbre et par la récession du houppier, c'est-à-dire la perte du feuillage à sa base (Power *et al.*, 2012). La

récession dépend de la compétition et de l'auto-ombrage (Putz *et al.*, 1984; Sorrensen-Cothorn *et al.*, 1993), alors que la croissance en hauteur est reliée à la fertilité du site, l'âge de l'arbre et aux conditions climatiques (Rötzer *et al.*, 2012). Il en découle donc que la dynamique de la longueur du houppier est influencée par ces mêmes facteurs (Power *et al.*, 2012). La variabilité interspécifique, quant à elle, a été reliée à des traits fonctionnels tels que le degré de tolérance à l'ombre et le type de feuillage (Franceschini et Schneider, 2014). Ainsi, différents processus régissent la structure de développement de l'arbre.

Selon la plasticité de l'espèce considérée, les houppiers se développeront de façon plus ou moins asymétrique (Breidenbach *et al.*, 2008). Le principal mécanisme à l'origine d'un houppier asymétrique semble être une différence de la mortalité ou de la croissance des branches primaires d'un côté du houppier par rapport à l'autre (Umeki, 1995). Si les branches primaires ne sont pas autonomes en carbone (c'est-à-dire qu'elles produisent par photosynthèse au moins autant de carbone qu'elles n'en consomment par respiration), car situées dans un environnement pauvre en ressources lumineuses, elles sont destinées à mourir (Umeki, 1995). L'exposition lumineuse et la pente sont deux paramètres abiotiques influençant la structure des houppiers. Ainsi, l'orientation des feuilles change selon l'intensité lumineuse reçue (Percy *et al.*, 2005). Une partie de houppier ombragée verra plutôt un arrangement horizontal de ses feuilles ainsi qu'une superposition minimale (Percy *et al.*, 2005). La pente dans laquelle pousse un peuplement déséquilibre l'exposition lumineuse par rapport au tronc, c'est-à-dire que le côté le plus proche de la pente sera plus ombragé que l'autre, et la récession atteindra un niveau plus haut en comparaison au côté opposé. Ainsi, les facteurs abiotiques ont une influence sur la symétrie du houppier, il en va de même pour la compétition.

La forme du houppier est intrinsèque au mode de développement de l'espèce étudiée (Hallé *et al.*, 1978). Le degré de dominance apicale de l'espèce est un facteur qui influence beaucoup la réponse du houppier aux conditions environnementales. Ainsi, l'érable à sucre (*Acer saccharum* (Marsh.)) montre un degré de plasticité morphologique lui permettant d'étendre ses branches du côté d'une ouverture (Brisson, 2001). En forêt, la couronne des

érables est davantage développée du côté opposé à celui où la pression compétitive des voisins. Ce type de développement est une adaptation qui vise à maximiser l'acquisition de ressources dans un environnement hétérogène (Brisson, 2001). Umeki (1995) a comparé l'asymétrie des houppiers de l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) et du bouleau de Maximowicz (*Betula maximowicziana* (Regel.)). Il appert que l'asymétrie de la cime observée chez les deux espèces était semblable en fonction de l'environnement local. Cependant, le houppier du sapin était plus influencé par les arbres voisins que par la topographie, et inversement pour le bouleau. Également, la forme du houppier de l'épinette était surtout influencée par les arbres voisins plus gros tandis que celui du bouleau était aussi influencé par des arbres voisins relativement petits.

Le groupe des gymnospermes présente une variété de formes de houppier. Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* (L.)) présente ainsi une forme plutôt ronde, en comparaison à d'autres espèces, plus cylindriques, comme l'épinette blanche. Le pin sylvestre se caractérise aussi par des réactions plastiques plus fortes que l'épinette blanche par rapport à la compétition locale (Rouvinen et Kuuluvainen, 1997). Il existe toutefois des points communs entre des espèces avec des traits fonctionnels similaires, tel que la tolérance à l'ombre ou aux milieux pauvres. Par exemple, les houppiers du sapin baumier et du sapin subalpin (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) deviennent plus fins à mesure que la hauteur de la base des houppiers augmente (Claveau *et al.*, 2002). L'effet de la compétition sur la forme du houppier varie aussi entre les espèces. Ainsi, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Stern & Poggenb) et l'épinette blanche ont des houppiers paraboliques lorsque la densité est faible (Power *et al.*, 2012). Lorsque la compétition augmente, les houppiers d'épinette blanche deviennent coniques, alors que ceux de l'épinette noire ne changent pas (Power *et al.*, 2012).

Le sapin baumier et l'épinette blanche sont deux espèces ayant fait l'objet de peu d'études comparées directes, malgré leur importance commerciale au Québec. Leurs stratégies d'exploitation de la lumière sont légèrement différentes : l'épinette blanche est légèrement moins tolérante à l'ombre que le sapin baumier (Claveau *et al.*, 2002). Cependant, les deux espèces présentent une tige principale unique (monopodial) et verticale (orthotrope).

Les branches sont également monopodiales, mais poussent en direction horizontale (plagiotope) (Martin-Ducup, 2017). Ces essences cohabitent dans nombreux peuplements forestiers des forêts du nord-est de l'Amérique du Nord. Notamment, les sapins baumiers ont tendance à pousser en régénération naturelle au sein des plantations d'épinette blanche (Conférence régionale des élus du Bas Saint Laurent, 2010; Gagné et al., 2019). Ainsi, le sapin baumier est un compétiteur récurrent de l'épinette blanche.

La compétition est la diminution de la valeur adaptative d'un ou des individus qui utilisent des ressources limitées (Bérubé-Deschênes, 2016; Brand et Magnussen, 1988). Le niveau de compétition entre les arbres augmente avec la densité du peuplement, étant donné que l'espace entre les individus se réduit (Bérubé-Deschênes, 2016; Gagné et Lavoie, 2014). La compétition se manifeste entre autres par les interactions physiques entre les branches d'arbres voisins (Nelson *et al.*, 2014; Power *et al.*, 2012; Putz *et al.*, 1984). Elle influence aussi la quantité de lumière disponible pour le houppier et l'accès des arbres aux nutriments (Sorrensen-Cothorn *et al.*, 1993). Une forte compétition entraîne la mort des branches les plus basses et par conséquent influence positivement la récession à la base du houppier (Putz et al., 1984). Il en résulte alors un transfert de la biomasse vers la partie supérieure de l'arbre. Si la densité absolue de la forêt reste constante pendant que la hauteur du peuplement augmente, alors la proportion de cime vivante diminue (Power et al., 2012; Rijal et al., 2012). Il existe aussi une différence entre les classes sociales, où les arbres opprimés auront une proportion de cime vivante plus faible que les arbres dominants (Power et al., 2013a). Ainsi, le patron d'allocation des ressources change avec la compétition, où la croissance en hauteur sera privilégiée au détriment de l'élargissement du houppier lorsque la compétition est forte. La composition du peuplement influence aussi la taille du houppier, où le rayon projeté au sol augmente avec une diminution de la diversité des essences (Power et al., 2012). Ainsi, la compétition influence la structure de développement des arbres, et il est possible de le mesurer.

Lorsque les interactions sont uniformes ou proportionnelles à la taille des arbres, on parle de compétition symétrique. La compétition asymétrique est observée lorsque le lien

avec la taille des arbres n'est plus proportionnel (Berntson et Wayne, 2000; Weiner, 1990). Le type de compétition impliquée est fonction de la ressource considérée, ainsi la compétition pour la lumière est souvent considérée asymétrique (Stoll *et al.*, 2002) alors que celle pour l'acquisition des ressources dans le sol est généralement considérée symétrique (Berntson et Wayne, 2000). Distinguer ces types de compétition permet de mieux comprendre le phénomène de la compétition et son interaction avec les espèces étudiées et leurs caractéristiques de houppiers. Les indices de compétition asymétriques sont plus directement reliés à la compétition pour la lumière et l'espace au-dessus du sol, on peut donc s'attendre à ce qu'ils soient meilleurs que les indices symétriques. Cependant, lorsque le peuplement est particulièrement homogène, la compétition peut être considérée symétrique. La présence d'indices de compétition symétriques par rapport aux indices asymétriques peut aussi indiquer une imprécision des données utilisées, d'où l'importance de recourir à une comparaison entre les indices symétriques et asymétriques. D'une façon ou d'une autre, tous les types de compétition influencent la structure du houppier.

La mesure de la compétition est effectuée à l'aide d'indices à l'échelle de la placette ou à l'échelle de l'individu (Schneider *et al.*, 2016). À l'échelle du peuplement, les informations disponibles représentent la compétition qui s'exerce sur un arbre moyen, et la variation de la compétition due à la taille de l'arbre ou à la répartition spatiale des compétiteurs n'est pas prise en compte. Les indices individuels fournissent plus de précisions. Ils sont spatialement explicites ou non spatialement explicites. Un indice spatialement explicite utilise la localisation spatiale des arbres pour estimer l'intensité de la compétition, tandis qu'un indice spatialement non explicite est lié à la taille relative de l'arbre par rapport aux autres. Plusieurs indices de compétition sont utilisés de façon récurrente dans la littérature (Biging et Dobbertin, 1995; Daniels *et al.*, 1986). Ainsi, le ratio du diamètre au carré (Diameter Ratio Squared : DRS), la surface terrière des arbres plus grands que l'arbre-cible (Basal Area of trees Larger : BAL), l'indice d'Hegyi ainsi que l'indice de Martin Ek (Martin Ek Indice : MEI) ont été référencés comme les meilleurs à retenir dans les plantations d'épinette blanche par Bérubé-Deschênes *et al.* (2017) (Glover et Hool, 1979; Hegyi, 1974; Martin et Ek, 1984; Wykoff *et al.*, 1982). Les indices de Hegyi et Martin-Ek sont tous deux

des indices spatialement explicites. Dans la plupart des cas, les modèles de houppier incorporent des mesures de la taille de l'arbre, du peuplement et de la compétition (Ducey, 2009; Rijal *et al.*, 2012). D'une manière générale, l'utilisation d'indices de compétition spatialement explicite augmente la précision prédictive du modèle (Schneider *et al.*, 2016). Cependant, le choix du type d'indice est à évaluer selon le contexte. En effet, les efforts nécessaires à la prise de données pour calculer un indice spatialement explicite sont beaucoup plus élevés que celui d'un indice spatialement non explicite. Ainsi, plusieurs façons de mesurer la compétition existent, adaptables selon le contexte environnemental du peuplement à l'étude.

Il existe également diverses techniques de mesure de houppier, chacune présentant des contraintes et des avantages spécifiques. L'abattage des arbres permet de collecter des données sur toute la structure de l'arbre relativement inaccessible depuis le sol, mais présente l'inconvénient de ne pas permettre un suivi à long terme. Un moyen plus durable consiste à escalader les arbres, cependant la collecte des données pour un grand nombre d'arbres peut représenter un investissement important. Certains chercheurs ont déjà imaginé des structures dans la canopée, comme le radeau des cimes, une plate-forme légère posée sur la cime des arbres (Hallé *et al.*, 1978). Depuis une vingtaine d'années, les techniques de télédétection permettent d'observer la structure de la forêt sans contact. Cela constitue une révolution en matière d'acquisition des données, en permettant d'effectuer des mesures plus facilement et rapidement. De plus, il est possible d'entreposer les données et de reprendre les analyses plus tard. Le choix de la problématique d'étude, le budget et le temps disponibles sont les facteurs qui orienteront la décision du type de données à collecter sur le terrain.

Le LiDAR fait partie de ces nouvelles techniques de télédétection. Un LiDAR est un instrument émettant des rayons laser et mesurant les coordonnées xyz du point d'impact du rayon à l'aide du temps de retour et de l'angle d'envoi. Cela permet d'obtenir une représentation de l'environnement (ici un peuplement forestier), sous la forme d'un nuage de points en trois dimensions (3D). Ces données posent de nombreux défis de traitement et d'interprétation. Principalement, il faut identifier le sujet d'étude (par exemple un arbre) dans

le nuage de points, que l'on appelle une scène. Pour y arriver, un travail de développement d'algorithmes de calcul adaptés doit être effectué. Cela demande de grandes compétences en programmation, surtout si l'on aspire à la détection d'objets de façon automatisée. La dernière décennie a vu l'utilisation du TLiDAR se développer. Ainsi la structure des érables des forêts Bas-Laurentienne a été étudiée et décrite comme réagissant au phénomène de trouée en réorientant son feuillage (Martin-Ducup, 2017; Martin-Ducup *et al.*, 2018). Aussi, des méthodes de modélisation architecturale ont été développées, ceci afin d'alléger les limitations induites par l'occlusion et permettre d'obtenir une description détaillée et en 3D de la canopée (Côté *et al.*, 2009, 2011, 2012). Plusieurs autres travaux sont en cours afin d'élargir notre capacité d'exploitation des données de LiDAR terrestre, laquelle pose de nombreux défis.

Plusieurs phénomènes comme l'occlusion du signal et la présence de bruits dans les retours, influencent la qualité de l'image obtenue (Martin-Ducup, 2017). Le principal défi du traitement des données issues du TLiDAR est le phénomène d'occlusion. On parle d'occlusion lorsqu'un obstacle obstrue la voie des faisceaux incidents, empêchant d'atteindre l'objet d'étude situé derrière (Othmani *et al.*, 2011). Par le fait même, il y a plus de risques à avoir de l'occlusion dans le haut du houppier d'un arbre en raison de la présence des autres arbres (Van der Zande *et al.*, 2006). Une façon d'y remédier est de produire un nuage de points à partir de plusieurs scans d'une même placette. Cette pratique engendre toutefois le suréchantillonnage d'une partie de la scène (Fournier *et al.*, 2015). Ce phénomène, défini comme une augmentation artificielle du nombre de retours de rayon laser, est observé lorsque plusieurs balayages sont géoréférencés où par un simple effet d'écartement des faisceaux, les objets proches de l'émetteur auront plus de retours que des objets plus loin. L'application d'une grille voxel sur le nuage de points est une façon de réduire les problèmes d'échantillonnage. Un voxel est un pixel en 3D qui forme une matrice composée de cellules cubiques adjacentes de tailles et de coordonnées x, y et z spécifiques (Dassot *et al.*, 2011). Cette méthode permet l'estimation d'attributs structuraux tels que la densité de surface foliaire (LAD, Leaf Area Density) (Béland *et al.*, 2011) et des variables décrivant l'asymétrie du houppier, comme le ratio d'asymétrie du houppier (Seidel *et al.*, 2011).

1.1.3 Objectifs et hypothèses

L'objectif de cette étude est de comparer la taille des houppiers de l'épinette blanche et du sapin baumier dans des plantations du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie. Afin d'y parvenir, deux sous-objectifs ont été identifiés : (i) évaluer les variables de houppier les moins affectées par l'occlusion lors de mesures de TLiDAR et (ii) utiliser ces variables pour étudier les différences de dimension entre les houppiers du sapin baumier et de l'épinette blanche. Il en découle alors deux hypothèses : (i) les variables de projection au sol du houppier (p.ex. la surface du houppier projetée au sol) sont les moins affectées par les contraintes du TLiDAR car elles sont moins influencées par le phénomène d'occlusion et (ii) les caractéristiques de houppier du sapin et de l'épinette seront différentes, selon la taille de l'arbre et la compétition.

1.2 MATERIEL ET METHODES

1.2.1 Aire d'étude et sites

Deux sources de données provenant de sites forestiers naturels et reboisés de la région écologique des Collines des moyennes Appalaches, dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est (Blouin et Berger, 2012; Robitaille et Saucier, 1998), ont été utilisées pour atteindre les objectifs de ce mémoire. Les sites mésiques de ce sous-domaine sont occupés par des peuplements mixtes naturels de bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), de sapin baumier, d'épinette blanche, et de thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) (Grondin *et al.*, 1998). D'autres espèces telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall), de même que l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall) peuvent être présentes.

La première base de données (BD1) provient de trois sites d'approximativement 30 ans d'âge et de trois autres sites d'approximativement 55 ans d'âge (Martin-Ducup *et al.*, 2016). Chaque site fait au moins 8 hectares et est composé de deux peuplements adjacents, choisis à partir de la cartographie écoforestière du Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs (MFFP), soit un peuplement à dominance de sapin baumier et un peuplement mixte composé d'érables à sucre et de sapins baumiers. L'inventaire des peuplements a été réalisé au prisme. Aucune intervention sylvicole n'a été recensée au cours des 30 dernières années dans ces sites. Dans chaque peuplement, trois sapins baumiers dominants ou codominants (arbres-cibles) ont été sélectionnés aléatoirement pour un total de 36 arbres-cibles. Le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), défini comme le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur, a été mesuré au galon circonférentiel et la hauteur totale et celle la base du houppier avec un hypsomètre (Vertex). Chaque arbre-cible a ensuite été dégagé de tous ses compétiteurs. Ainsi, tous les arbres voisins dont une partie du houppier touchait l'arbre-cible ont été abattus à la scie à chaîne.

La seconde base de données (BD2) contient 94 placettes-échantillons au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie, réparties dans 46 plantations d'épinette blanche aptes à une première éclaircie commerciale, de 30 ans d'âge approximativement (Bérubé-Deschênes, 2016). La sélection a été faite selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié en employant les informations suivantes de la carte écoforestière : la végétation potentielle (érablière à bouleau jaune, sapinière à bouleau jaune, sapinière à bouleau blanc, sapinière à thuya), la densité du couvert (codes A : ≥ 80 %, B : $[60, 80[$ et C : $[40, 60[$) et la classe de hauteur (4 à 7 m, 7 à 12 m), soit une possibilité de 24 combinaisons. Deux plantations par combinaison ont été sélectionnées aléatoirement. Dans chaque plantation, deux placettes de 100 m² ont été établies pour un total de 96 placettes permanentes d'échantillonnage. Deux placettes ont été éliminées car aucune épinette blanche n'était présente. Certaines plantations ont eu une forte régénération naturelle en sapin baumier, bouleau à papier, peuplier faux-tremble et/ou érable rouge. Chaque placette-échantillon a aussi fait l'objet d'un inventaire forestier, où le DHP de tous les arbres de plus de 5 cm a été mesuré au galon circonférentiel et la hauteur des deux plus gros arbres par essence mesurée avec un Vertex. À l'aide des données d'inventaire, la densité (tiges.ha⁻¹), le diamètre quadratique moyen (DHP.q.m), la hauteur dominante et la surface terrière de l'arbre (STA) et du peuplement (STP) (m².ha-1) ont été calculés. L'indice de qualité de station (hauteur à 25 ans) a été estimé selon la méthode décrite dans Prigent *et al.* (2010). Finalement, un maximum de quatre sapins baumier et quatre épinettes blanches (arbres-cibles) a été sélectionné dans chaque placette-échantillon. La sélection a été effectuée selon une distribution diamétrale divisée en 3 groupes : 1 petit arbre (DHP dans le 1^{er} quartile de l'étendue des DHP de la placette), 2 arbres moyens (DHP inclus dans les 2^e et 3^e quartiles de l'étendue des DHP de la placette) et 1 grand arbre (DHP dans le dernier quartile de l'étendue des DHP de la placette). Au total, 257 épinettes blanches et 152 sapins baumiers (409 arbres-cibles), ont été tirés au sort. Le tableau 1 présente une synthèse des sites et des arbres-cibles.

Tableau 1: Statistiques descriptives des sites étudiés en fonction de l'essence. Moyennes (écart-type).

	Sapin baumier		Épinette blanche
	BD1	BD2	BD2
Nombre d'arbres	36	152	257
Nombre de placettes	NA*	54	82
Nombre de sites	6	35	46
Diamètre à hauteur de poitrine (cm)	192.8 (55.7)	145.5 (62.7)	142.7 (51.4)
Hauteur dominante (m)	NA	11.7 (3.1)	12.2 (2.9)
DHP quadratique moyen (mm)	NA	145.3 (28.2)	143 (27.6)
Surface terrière du peuplement (m ² .ha ⁻¹)	16.1 (4.6)	30.7 (8.7)	30.7 (9.6)
Densité du peuplement (tiges.ha ⁻¹)	NA	1970.2 (761.1)	2021.4 (733.1)
Indice de qualité de station (m/25 ans)	NA	8.38 (1.25)	8.58 (1.46)
Surface projetée au sol (m ²)	6.86 (6.9)	8.5 (6.2)	7.8 (4.5)
Ratio d'asymétrie	0.19 (0.11)	0.21 (0.13)	0.19 (0.11)
Surface du houppier (m ²)	29.5 (27)	30.5 (24)	26.4 (19.4)
Volume du houppier (m ³)	17.4 (20.4)	17.4 (15.6)	15.3 (13.3)

*Les arbres-cibles ont été choisis individuellement au sein de sites et non au sein de placettes échantillon.

1.2.2 Acquisition TLiDAR des arbres-cibles

Chaque arbre de la BD1 a été numérisé avec un LiDAR terrestre FARO® Focus 3D (Faro Technologies Inc., Lake Mary, FL, USA) avant et après dégagement. La prise de mesures avec le TLiDAR a été effectuée à 4 positions autour de l'arbre cible afin de réduire l'occlusion. Les positions étaient choisies au cas par cas afin de minimiser l'occlusion (Martin-Ducup *et al.*, 2016). Dans les placettes de la BD2, le Faro Focus 3D a été placé à 3 ou 4 positions différentes pour minimiser l'occlusion de l'ensemble des arbres de la placette-échantillon. Pour BD1 et BD2, le référencement géographique des données a été effectué en utilisant six cibles sphériques de 145 mm de diamètre placées autour de l'arbre-cible.

1.2.3 Calcul des variables du nuage de points.

Le référencement géographique des numérisations a été effectué avec le logiciel Faro Scene 5.0.1 (Faro Technologies Inc., Lake Mary, Florida, USA). Pour plus de détails, se référer à Martin-Ducup *et al.* (2016). Les arbres-cibles de la BD1 et de la BD2 ont été isolés manuellement des nuages de points avec le logiciel Computree (Office National des Forêts, 2010). Cette procédure a permis d'obtenir un nuage de points par arbre-cible. Également, cette procédure a été l'occasion d'écarter les arbres-cibles impropres à l'analyse statistique car munis de doubles-troncs ou en raison de l'occlusion. Aucun arbre de BD1 n'a été écarté, tandis que la BD2 compte 358 arbres-cibles contre 409 préalablement sélectionnés. Une grille voxel de 10 cm d'arête sur le nuage de points après dégagement a été appliquée avec la librairie « *voxR* » (Lecigne *et al.*, 2014) du logiciel R (R Core Team, 2017) sur les nuages de points de BD1. Cela donne trois groupes de nuages de points pour la BD1 : le nuage de points des arbres-cibles avant dégagement (NP1 brut), le nuage de points voxelisé des arbres-cibles avant dégagement (NP1 voxel) et le nuage de points des arbres-cibles après dégagement (NP2 brut) (Figure 1). Il y a un seul groupe de nuages de points pour la BD2 : le nuage de points brut des arbres-cibles non dégagés (NP3 brut). Finalement, la position de tous les arbres dans les placettes-échantillons de la BD2 a été obtenue à partir du nuage de points de la placette-échantillon (Bérubé-Deschênes *et al.*, 2017).

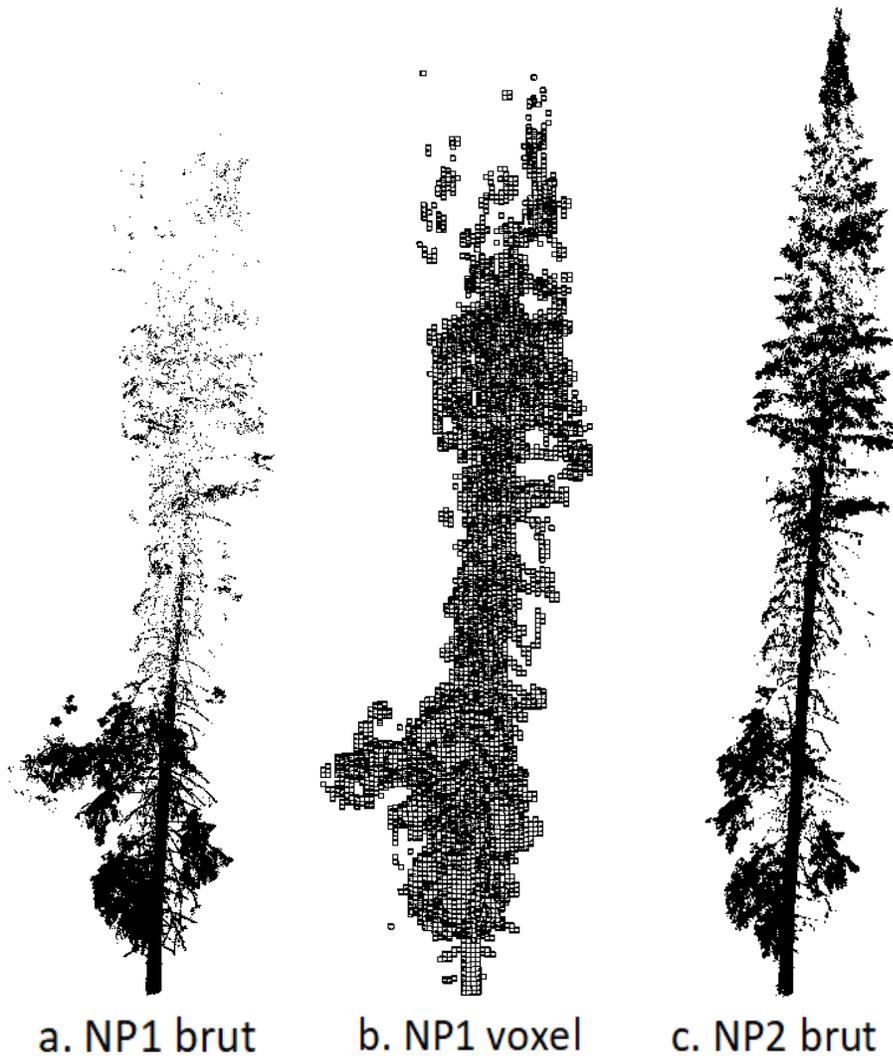


Figure 1: (a) Nuage de points brut d'un arbre-cible avant dégagement, (b) Nuage de points voxelisés (grille de 10 cm d'arête) avant dégagement et (c) Nuage de points brut après dégagement

Plusieurs étapes ont été réalisées avec les nuages de points des arbres cibles dans le but d'obtenir les cinq caractéristiques de houppier suivantes : le volume du houppier, la surface du houppier, la surface du houppier projetée au sol et le profil vertical du rayon du houppier. Tous les calculs ont été ajustés selon le degré d'inclinaison de chaque arbre. La surface (SH, m^2) et le volume (VH, m^3) du houppier sont obtenus à partir de l'enveloppe alpha (α) ajustée sur le nuage de points. Une enveloppe α est l'ensemble des lignes les plus courtes rejoignant un ensemble de points. L'ensemble de lignes délimite des polygones, lesquels sont munis de surfaces. En l'occurrence, le nuage de points est en 3D et est unique à chaque arbre. L'enveloppe α a été étalonnée à l'aide de la librairie « *alphashape3D* » disponible dans R (Lafarge et Pateiro-Lopez, 2017). Le houppier a aussi été divisé en tranches horizontales de 10 cm de hauteur. Les points de chaque tranche ont été projetés sur le plan XY, une enveloppe convexe ajustée aux points, et la surface du polygone mesurée. Le rayon de la tranche (rPH, m), correspondant au rayon d'un cercle avec la même aire que la surface projetée de la tranche, a ensuite été calculé. La projection de la surface de chaque polygone en fonction de la hauteur de la tranche dans le houppier permet de visualiser le profil du houppier, on parle alors de profondeur dans le houppier (Cette méthode ne pose aucune hypothèse sur la forme du houppier). Afin de pouvoir comparer des arbres de différentes hauteurs, la position dans le houppier a été convertie en pourcentage. Finalement, l'ensemble du houppier a été projeté sur le plan XY, et une enveloppe convexe ajustée à ce nuage de points (Figure 2a). La surface projetée au sol du houppier (SP, m^2) correspond à la surface de l'enveloppe (Figure 2b) et le ratio d'asymétrie (RA) correspond au rapport du rayon minimal sur le rayon maximal de l'enveloppe, où le centre correspond à la position XY de la base du houppier (Figure 2c). Plus le ratio est proche de 1, plus le houppier considéré est symétrique, plus le ratio est proche de 0, plus le houppier considéré est asymétrique. Les enveloppes convexes ont été étalonnées avec la librairie « *geometry* » de R (Habel *et al.*, 2015).

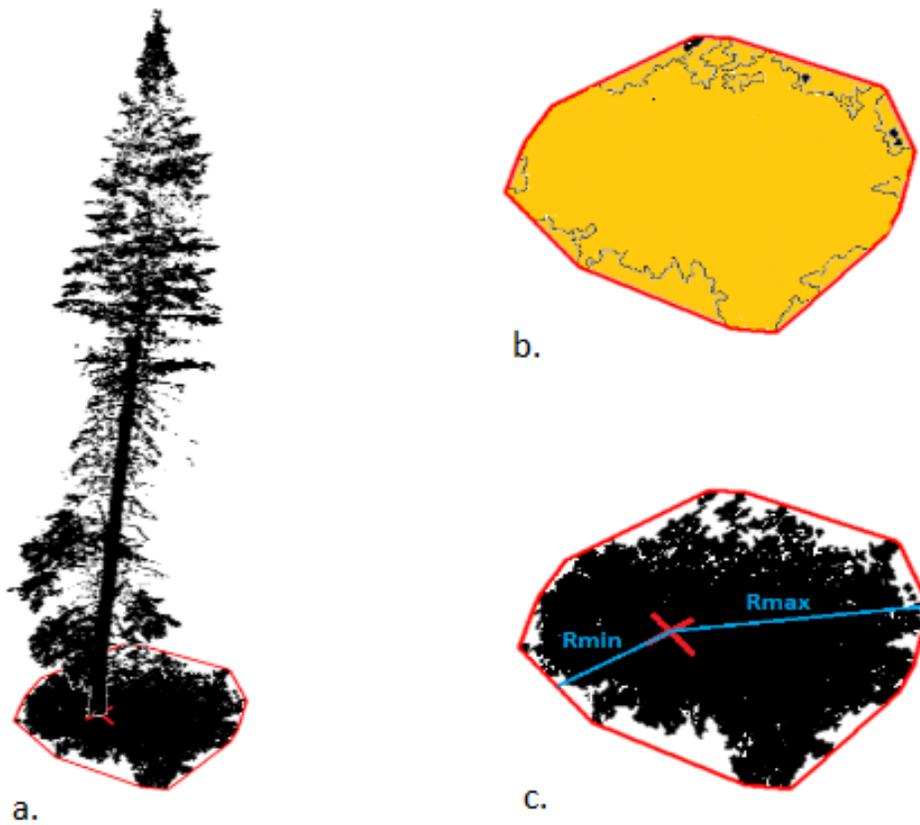


Figure 2: a) Arbre-cible en 3D et sa projection sur le plan xy. En rouge : enveloppe convexe calculée et position xy de la base du houppier. (b) En jaune : surface de la projection au sol du houppier. (c) En bleu : rayons minimal et maximal de la projection au sol du houppier.

1.2.4 Quantification de la compétition

La compétition symétrique qualifie la compétition moyenne à l'échelle des arbres du peuplement. Elle a été quantifiée par la surface terrière du peuplement, la densité du peuplement, le DHP quadratique moyen et la densité de peuplement standardisée (SSD) (Reineke, 1933) :

$$SSD = \frac{1}{500} \cdot N \cdot \left[\frac{\bar{D}}{10} \right]^{1.605}$$

Où \bar{D} est le DHP moyen des arbres de la placette en cm et N le nombre d'arbres par hectare.

La compétition asymétrique qualifie la compétition subie par un arbre individuel. Elle a été quantifiée à l'aide d'indices de compétition dépendants et indépendants de la distance. Un indice dépendant de la distance quantifie la compétition entre l'arbre-cible et chaque compétiteur, en fonction de leur éloignement respectif. Un indice indépendant de la distance ne fait pas de différence quant à la position des compétiteurs autour de l'arbre-cible. Les indices dépendants de la distance ont été calculés à partir des positions des arbres (Bérubé-Deschênes *et al.*, 2017). Étant donné la taille des placettes et l'espacement approximatif de 2 m entre les arbres, un arbre compétiteur a été défini comme un arbre présent dans un rayon de 3 m autour de l'arbre-cible (Pretzsch, 2009). L'effet de bordure (effet de la position d'un arbre à proximité du bord d'une placette, qui a pour conséquence une information manquante sur l'environnement compétitif de l'arbre-cible se situant à l'extérieur de la placette) a été pris en compte selon la méthode développée par Martin *et al.* (1977). Les deux indices indépendants de la distance calculés sont: (i) le ratio du diamètre au carré (Glover et Hool, 1979), où le DRS correspond au rapport élevé au carré du diamètre de l'arbre sur le DHP.q.m de la placette, et (ii) le BAL (Wykoff *et al.*, 1982). Cinq indices distance-dépendants ont été calculés: (i) l'indice d'Hegyi et une variante qui corrige le fait d'avoir deux arbres proches (dans la variante, 1 est ajoutée à la distance, ce qui évite d'obtenir un indice très élevé lorsque deux arbres sont très proches) (Hegyi, 1974), (ii) l'indice de Martin Ek (Martin et Ek, 1984), (iii) la variance de la distance aux compétiteurs (varD) et (iv) la distance au compétiteur le

plus proche (minD). Les trois premiers indices correspondent à des variations du rapport du diamètre de l'arbre cible par rapport à l'arbre compétiteur pondérées par la distance les séparant. Les deux derniers indices de compétition dépendants de la distance mesurent la variabilité de la position des compétiteurs par rapport à l'arbre cible. Les définitions mathématiques des indices sont données dans le tableau 2.

Tableau 2: Définition mathématique des indices de compétition (*IC*) asymétrique.

Indices de compétition asymétrique indépendants de la distance			
DRS	BAL		
(Glover et Hool, 1979)	(Wykoff <i>et al.</i> , 1982)		
$IC = \frac{D_i^2}{\bar{D}^2}$	$IC = \sum_j \left[\pi \cdot \left(\frac{D_j}{200} \right)^2 \right] \cdot \frac{10\,000}{\text{aire placette}}$		
	Pour $D_j \geq D_i$		
Indices de compétition asymétrique dépendants de la distance			
Hegy1	Hegy2	MEI	varD
(Hegy1, 1974)	(Hegy1, 1974)	(Martin et Ek, 1984)	
$IC = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i \cdot Dist_{ij}}$	$IC = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i \cdot (Dist_{ij} + 1)}$	$IC = \sum_{i \neq j} \left[\frac{D_j}{D_i} \cdot e^{\left(\frac{16 \cdot Dist_{ij}}{D_i D_j} \right)} \right]$	$IC = \sqrt{\frac{\sum (Dist_{ij} - \overline{Dist_{ij}})^2}{n_{ij}}}$

D_i est le DHP de l'arbre-cible i en cm, D_j le DHP de l'arbre compétiteur j en cm, \bar{D} le DHP moyen des arbres de la placette en cm, $Dist_{ij}$ la distance entre l'arbre i et le compétiteur j en mètres, $\overline{Dist_{ij}}$ la distance moyenne entre l'arbre i et le compétiteur j en mètres n_{ij} le nombre d'arbres compétiteurs j autour de l'arbre i . L'aire de la placette est en m².

1.2.5 Analyses statistiques

Des tests de t de Student pour échantillons appariés ont servi à évaluer s'il existe une différence entre la taille du houppier après dégagement et celle calculée suite aux différents traitements de données de TLiDAR avant dégagement (brut, voxelisation). Ces tests ont été réalisés à l'aide de la librairie « *stat* » (Rundel *et al.*, 2018). Pour ce faire, la surface projetée, le ratio d'asymétrie, la surface du houppier et son volume obtenus à partir des nuages de points bruts et voxelisés avant dégagement ont été comparés aux mêmes métriques mesurées à partir des nuages de points bruts après dégagement. La normalité de la distribution des données, l'indépendance et l'homogénéité des résidus ont été vérifiées visuellement.

Afin d'étudier les différences entre les houppiers d'épinette blanche et de sapin baumier, un modèle linéaire mixte a été développé avec la librairie « *nlme* » (Éq. 1) (Pinheiro *et al.*, 2014).

$$Y_{ijk} = \mathbf{X}\beta + u_k + u_{jk} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 1})$$

Où :

Y_{ijk} une des variables mesurant la taille du houppier (p.ex. SP ou RA) de l'arbre i de la placette j dans la plantation k mesurée sur le NP3

\mathbf{X} est la matrice de covariables (Tableau 3)

β le vecteur de paramètres fixes estimés par la régression

u_k, u_{jk} les effets aléatoires ($u_k \sim N(0, \sigma_k^2)$), ($u_{jk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2)$)

ε est l'erreur résiduelle ($\varepsilon \sim N(0, \sigma_{ijk}^2)$)

À propos des effets aléatoires, il était possible d'intégrer dans le modèle l'effet de la placette nichée dans la plantation, l'effet de la plantation seul ou aucun effet. Ce choix a été fait par comparaison de la valeur du critère d'information bayésien (BIC) des modèles nuls

(sans variable indépendante) intégrant tour à tour les différents effets aléatoires possibles. Le BIC a été choisi dans les analyses car c'est un critère de sélection de modèles plus conservateur que le critère d'information d'Akaike (AIC) (Lebarbier et Mary-Huard, 2004). Pour chaque variable dépendante possible, la structure d'effets aléatoires du modèle nul ayant la plus petite valeur de BIC a été sélectionnée et appliquée à la suite de l'exercice de modélisation.

Trois séries de modèles ont été étalonnées en utilisant le jeu de données BD2 regroupant les deux espèces : une série de modèles prenant en compte la compétition symétrique (CS) et deux autres séries intégrant la compétition asymétrique (CA). Les modèles CA intègrent des indices dépendants ou indépendants de la distance entre les arbres. Le tableau 3 présente les variables potentielles pour chaque modèle. Si l'on considère six variables, alors 64 combinaisons de modèles sont comparées : 1 modèle avec 6 variables, 6 avec 5 variables, 15 avec 4 variables, 20 avec 3 variables, 15 avec 2 variables, 6 avec 1 variable et 1 avec aucune variable. La relation entre les variables dépendantes en fonction de plusieurs transformations des indices de compétition (log, carré, inverse de la racine carrée) a été préalablement testée afin de prendre en compte une possible relation non linéaire entre la dimension du houppier et l'indice de compétition. La transformation log de tous les indices de compétition dépendants de la distance, l'inverse de la racine carrée de $Hegy1$ et le carré de $minD$ ont aussi été mis dans la liste de variables. Ensuite, l'effet de l'espèce a été ajouté avec une variable binaire pour chacun des trois modèles, en effet simple et en interaction avec chaque variable indépendante. Les variables non significatives ont été retirées selon la procédure de régression multiple descendante. La normalité et l'homogénéité des résidus ont été vérifiées visuellement.

Tableau 3: Paramètres (matrices de covariables) testés dans la sélection des modèles (pour les modèles dépendants et indépendants de la distance, les paramètres ont été testés un par un).

Modèle CS	Modèle CA indépendant de la distance	Modèle CA dépendant de la distance pour RA	Modèle CA dépendant de la distance pour SP
Indice de qualité de station	Variables du modèle CS +	Variables du modèle CS +	Variables du modèle CS +
STA	DRS	Hegy1	Hegy1
STP	BAL	$\log(\text{Hegy1} + 1)$	$\log(\text{Hegy1} + 1)$
Densité du peuplement		Hegy2	$1/\sqrt{(\text{Hegy1} + 0.5)}$
DHP.q.m		$\log(\text{Hegy2} + 1)$	Hegy2
SSD		MartinEk	$\log(\text{Hegy2} + 1)$
		varD	$1/\sqrt{(\text{Hegy2} + 0.5)}$
		$\log(\text{varD} + 1)$	MartinEk
		minD	$\log(\text{MartinEk} + 1)$
		minD ²	varD
			$\log(\text{varD} + 1)$
			minD
			minD ²

Nombre de modèles testés pour la surface projetée : 64 CS, 127 CA indépendants de la distance et 373 CA dépendants de la distance.

Nombre de modèles testés pour le ratio d'asymétrie : 64 CS, 63 CA indépendants de la distance et 280 CA dépendants de la distance.

1.3 RESULTATS

1.3.1 Effet de l'occlusion

Aucune différence statistiquement significative (c.-à-d. $p < 0.05$) pour la surface du houppier projetée au sol, le ratio d'asymétrie, la surface du houppier et le volume du houppier mesuré à partir des nuages de points avant et après dégagement n'est observée chez le sapin baumier (BD1, $n = 36$ arbres cibles) (Figure 3). La surface projetée au sol et le ratio d'asymétrie sont les deux variables dont les différences entre les différents nuages de points sont les plus faibles. En revanche, on observe des tendances pour la surface et le volume du houppier selon le type de traitement (Figure 3). La surface du houppier calculée sur le nuage de points voxelisé (NP1 voxel) est légèrement plus élevée que la surface du houppier calculée sur les deux autres nuages de points (NP1 et NP2 brut, Figure 3). Le volume du houppier calculé à partir du nuage de point après dégagement présente des valeurs plus élevées que celles calculées sur les nuages de points avant dégagement à cause de l'occlusion. Toutefois, il y a beaucoup de variations, illustrées par les erreurs types élevées.

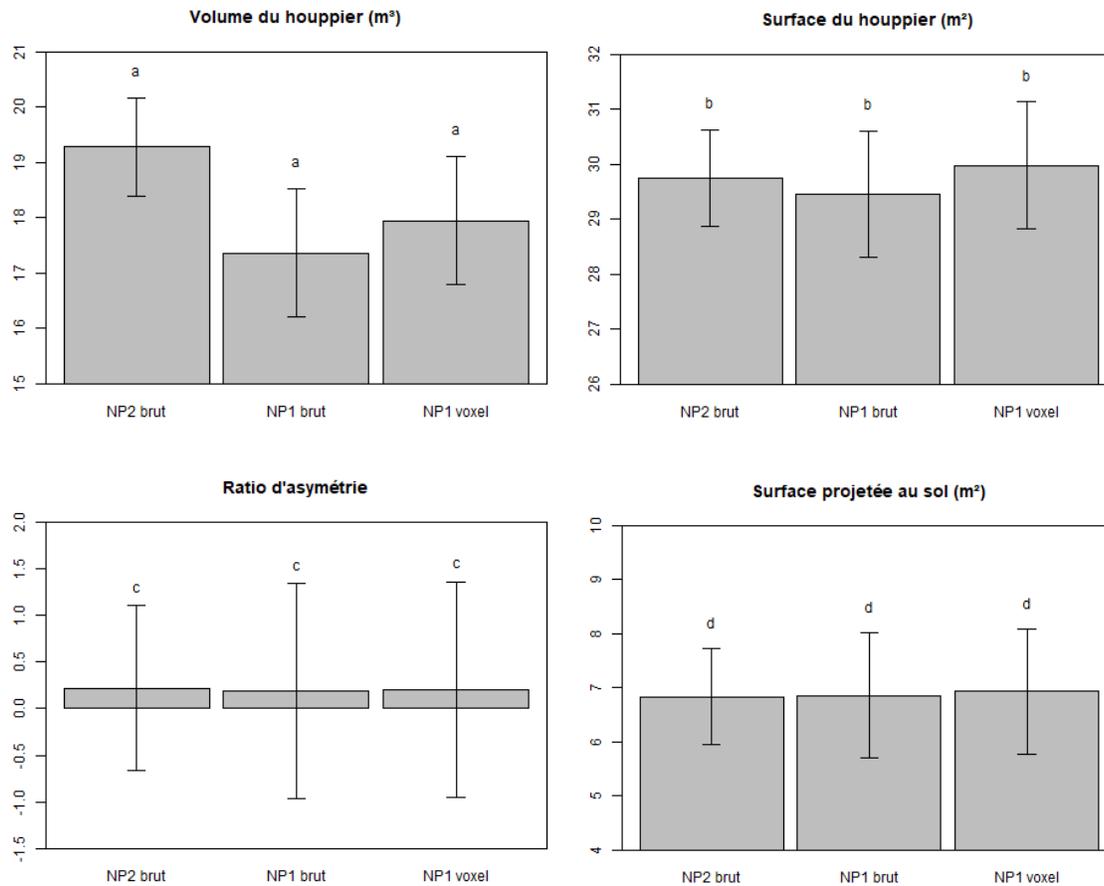


Figure 3: Comparaison des moyennes pour le volume du houppier, la surface du houppier, le ratio d'asymétrie et la surface du houppier projetée au sol (erreur-type indiquée avec les moustaches) (NP2 brut : nuage de point brut après dégagement, NP1 brut : nuage de point brut avant dégagement, NP1 voxel : nuage de points voxel avant dégagement) (données issues de BD1, n = 36 arbres cibles). Les barres avec les mêmes lettres ne peuvent être différenciées avec un seuil d'erreur de 5% suite à un test t de Student pour échantillons appariés.

Le profil vertical du rayon du houppier varie selon le traitement appliqué au nuage de points (Figure 4). NP1 voxel surestime l'aire du houppier à toutes les hauteurs lorsque comparée à celle de NP2 brut.

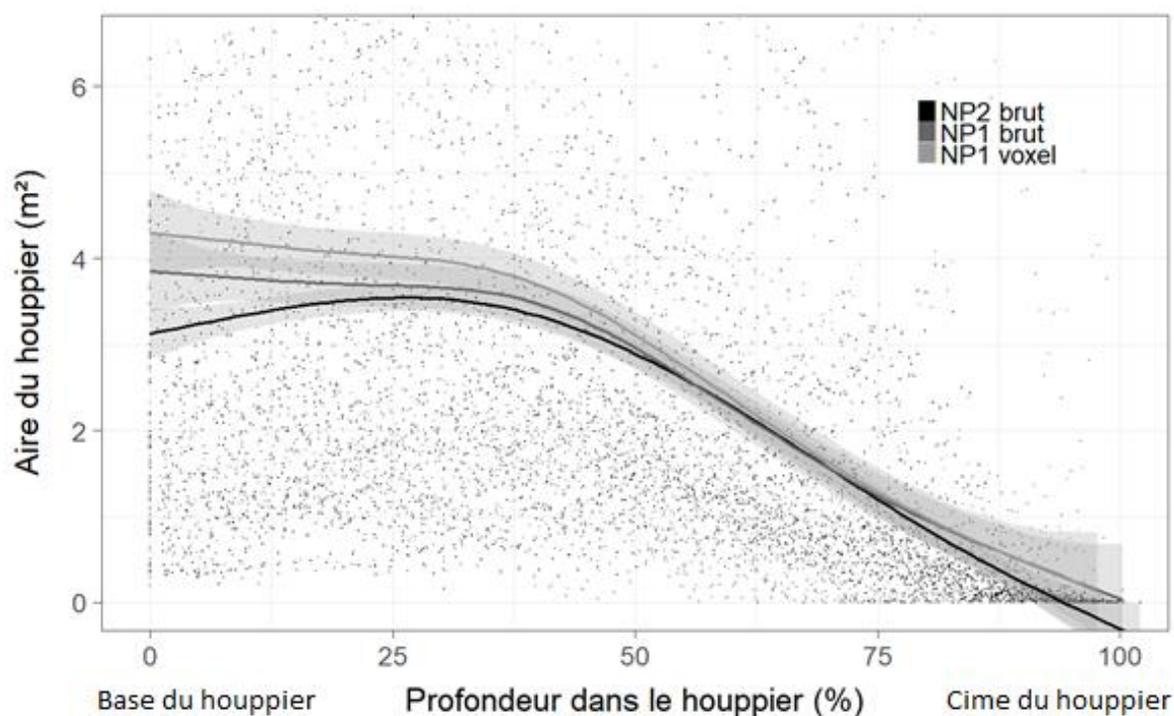


Figure 4: Aire du houppier (m²) en fonction de la profondeur du houppier (%) (NP2 brut : nuage de point brut après dégagement, NP1 brut : nuage de point brut avant dégagement, NP1 voxel : nuage de point voxel avant dégagement). Courbes tracées avec un lissage de données effectué avec une spline selon la méthode gam du package « *ggplot2* » (Wickham *et al.*, 2018). Les intervalles gris autour des courbes représentent la racine carrée de l'écart-type.

1.3.2 Modélisation du houppier

1.3.2.1. Modélisation de la surface projetée au sol (SP)

En premier lieu, la sélection des effets aléatoires a été faite par comparaison de trois modèles sans variables dépendantes : (i) un modèle sans effets aléatoires, puis un modèle avec l'effet de la plantation, et enfin un modèle avec l'effet de la placette nichée dans la plantation. Le modèle ayant la plus basse valeur de BIC, en l'occurrence celui intégrant l'effet de la plantation, a été retenu.

Au total, 64 modèles ont été étalonnés pour estimer la surface projetée du houppier avec des variables de compétition symétriques seules (modèle CS). Le modèle ayant la plus basse valeur de BIC prend en compte la surface terrière de l'arbre-cible, la surface terrière de la placette, et un ajustement pour le sapin baumier (Éq. 2). La surface projetée augmente avec la taille de l'arbre ($b_1 = 274.88$, Tableau 4) et cette variation est plus importante pour le sapin baumier que pour l'épinette blanche ($b_3 = 29.01$, Tableau 4). La surface projetée diminue avec la surface terrière du peuplement ($b_2 = -0.10$, Tableau 4). Dans ce modèle, les valeurs de pentes standardisées donnent le plus d'importance à STA, suivie de STP et enfin l'interaction.

Des 127 modèles reposant sur un indice de compétition asymétrique indépendant de la distance, le DRS s'ajoute aux variables de l'équation 2 dans le meilleur modèle (Éq. 3). Comme pour le modèle CS, la surface projetée augmente avec la taille de l'arbre ($b_1 = 310.71$, Tableau 4), et varie selon l'espèce ($b_3 = 27.45$, Tableau 4). La surface projetée diminue avec une augmentation de STP ($b_2 = -0.11$, Tableau 4) et de la compétition ($b_5 = -0.86$, Tableau 4). Les valeurs de pentes standardisées donnent le plus d'importance à STA, suivie de STP puis DRS et enfin l'interaction.

L'intégration des indices de compétition asymétriques dépendants de la distance a donné lieu à l'étalonnage de 373 modèles. En plus des variables de l'équation 2, le meilleur modèle inclus une variante de l'indice d'Hegyí (Éq. 4). Les valeurs de pentes standardisées

donnent le plus d'importance à STA, suivie de STP à égalité avec la variante de l'indice d'Hegyí et enfin l'interaction.

$$SP_{ijk} = b_0 + b_1 \cdot STA_{ijk} + b_2 \cdot STP_{jk} + b_3 \cdot STA:SAB_{ijk} + u_k + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 2})$$

$$SP_{ijk} = b_0 + b_1 \cdot STA_{ijk} + b_2 \cdot STP_{jk} + b_3 \cdot STA:SAB_{ijk} + b_5 \cdot DRS_{ijk} + u_k + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 3})$$

$$SP_{ijk} = b_0 + b_1 \cdot STA_{ijk} + b_2 \cdot STP_{jk} + b_3 \cdot STA:SAB_{ijk} + b_4 \cdot 1/\sqrt{\text{Hegyí1}_{ijk} + 0.5} + u_k + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 4})$$

Où b_0 à b_5 sont des paramètres à effet fixe estimés par la régression et SAB une variable binaire prenant la valeur de 1 pour le sapin baumier et la valeur de 0 pour l'épinette blanche.

Comme pour le modèle CS, la surface projetée augmente avec la taille de l'arbre ($b_1=244.72$, Tableau 4), varie selon l'espèce ($b_3=31.0$, Tableau 4) et diminue avec la surface terrière du peuplement ($b_2=-0.08$, Tableau 4). À cela s'ajoute l'effet de la compétition, où la surface projetée diminue avec une compétition plus importante ($b_4=2.88$, Tableau 4).

Les différences entre les trois modèles varient en fonction de la façon dont la compétition est intégrée. L'écart de BIC est faible, car inférieur à 4 points entre les modèles CS et CA indépendants de la distance (1791.46 contre 1793.1, Tableau 4). Par contre, l'écart de BIC est supérieur à 10 points entre le modèle de surface projetée CS et le modèle CA dépendant de la distance (1793.1 contre 1783.19, Tableau 4). Tous les modèles prennent en compte STA et STP et la surface projetée varie en fonction de l'espèce. La surface projetée du houpier augmente davantage avec la taille de l'arbre chez le sapin baumier que chez l'épinette blanche, quelle que soit la façon de prendre en compte la compétition.

Tableau 4: Estimation des paramètres (erreur-type, *pente normalisée*) de chaque variable retenue pour modéliser la surface projetée et le ratio d'asymétrie (* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$)

Surface projetée			
Variable	Modèle CS	Modèle CA indépendant de la distance	Modèle CA dépendant de la distance
b_0 (ordonnée)	5.88*** (0.61)	6.29*** (0.63)	3.80*** (0.81)
b_1 (STA)	274.88*** (12.33, 0.77)	310.71*** (20.59, 0.87)	244.72*** (14.50, 0.68)
b_2 (STP _{jk})	- 0.10*** (0.02, -0.17)	- 0.11*** (0.02, -0.19)	- 0.08*** (0.02, -0.14)
b_3 (STA: SAB _{ijk})	29.01* (12.98, 0.08)	27.45* (12.96, 0.07)	31.0* (12.75, 0.08)
b_4 $\left(1/\sqrt{\text{Hegy}1_{ijk} + 0.5}\right)$			2.88*** (0.76, 0.14)
b_5 (DRS _{ijk})		- 0.86* (0.41, -0.11)	
σ_i	0.76	0.66	0.75
σ^2	7.4	7.4	7.13
BIC	1791.46	1793.1	1783.19
Ratio d'asymétrie			
Variable	Modèle CS	Modèle CA dépendant de la distance	
b_0 (ordonnée)	0.1292*** (0.0220)	0.13*** (0.02)	
b_2 (STP _{jk})	0.0018** (0.0007, 0.1390)	0.0016* (0.00067, 0.1236)	
b_6 (SAB _{ijk})	0.0271* (0.0129, 0)		
b_7 (Hegy1 _{ijk})		0.0057** (0.0021, 0.1369)	
σ^2	0.0132	0.0131	
BIC	- 511.63	- 514.13	

1.3.2.2. Modélisation du ratio d'asymétrie (RA)

En premier lieu, la sélection des effets aléatoires a été faite par comparaison de trois modèles sans variables dépendantes : (i) un modèle sans effets aléatoires, un modèle avec l'effet de la plantation, et un modèle avec l'effet de la placette nichée dans la plantation. Le modèle ayant la plus basse valeur de BIC, en l'occurrence celui n'intégrant pas d'effet aléatoire.

Le meilleur des 64 modèles n'intégrant pas de variables de compétition asymétrique inclut uniquement la surface terrière du peuplement et la variable binaire identifiant le sapin baumier (Éq. 5).

$$RA_{ijk} = b_0 + b_2 \cdot STP_{jk} + b_6 \cdot SAB_{ijk} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 5})$$

Les arbres sont plus symétriques lorsque STP augmente ($b_2 = 0.0018$, Tableau 4), et les sapins ont des houppiers plus symétriques que ceux des épinettes ($b_6 = 0.0271$, Tableau 4). Dans ce modèle, les valeurs de pentes standardisées donnent le plus d'importance à STP par rapport à SAB.

L'effet de la compétition quantifié à l'aide d'indices de compétition indépendants de la distance n'est pas significatif. Et donc le meilleur des 63 modèles revient au modèle CS présenté à l'équation 5.

En comparant les 280 modèles intégrant les indices de compétition asymétriques dépendants de la distance, il appert que le meilleur modèle décrivant le ratio d'asymétrie prend en compte STP et l'indice de compétition Hegyi1.

$$RA_{ijk} = b_0 + b_2 \cdot STP_{jk} + b_7 \cdot \text{Hegy}1_{ijk} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq. 6})$$

Où b_7 est un paramètre à effet fixe estimé par la régression. Les arbres sont plus symétriques lorsque la compétition ($b_2 = 0.0018$, $b_7 = 0.0057$, Tableau 4) augmente. Aucune différence n'est observée entre le sapin et l'épinette lorsque la compétition mesurée selon la

position des arbres est incluse. Dans ce modèle, les valeurs de pentes standardisées donnent le plus d'importance à Hegyi1 par rapport à STP, mais de peu.

Les différences entre les deux modèles sont très faibles, car contenues dans un intervalle de 3 unités de BIC (Tableau 4). Le modèle avec le BIC le plus faible est le modèle CA dépendant de la distance (- 514.13, Tableau 4). Tous les modèles prennent en compte STP. Des différences entre le sapin et l'épinette sont observées lorsque la compétition asymétrique n'est pas incluse dans le modèle. Lorsque l'indice d'Hegyi est présent, les différences entre la symétrie du sapin et de l'épinette disparaissent.

1.4 DISCUSSION

1.4.1 Évaluer l'effet de l'occlusion sur les mesures de houppier.

Dans un premier temps, l'effet de la voxelisation du nuage de points et de l'occlusion sur différentes métriques de TLiDAR a été évalué. Cela a permis de déterminer quelles variables pouvaient ensuite être modélisées.

Selon la première hypothèse, il était attendu que les métriques portant sur l'ensemble du houppier soient les plus affectées par les contraintes du TLiDAR notamment par l'occlusion. Toutefois, les résultats des tests de t pour échantillon apparié n'ont pas permis de confirmer cette hypothèse. Cependant, il faudrait un échantillon plus grand pour évaluer avec certitude que l'occlusion n'est pas assez importante pour biaiser la mesure du volume et de la surface du houppier. De plus, le protocole d'acquisition a certainement influencé les résultats. En effet, pour les prises de mesures avant dégagement des compétiteurs, le TLiDAR a été placé autour de l'arbre-cible afin de minimiser l'occlusion (Martin-Ducup *et al.*, 2016). Ainsi, nous essayons de détecter une différence significative là où celle-ci a été minimisée au maximum durant l'acquisition des données. Avec une telle méthode, il n'est peut-être pas requis de dégager les arbres pour obtenir un nuage de points représentatif. Par comparaison, les protocoles placent généralement le TLiDAR à des positions prédéfinies dans les placettes (Blanchette *et al.*, 2015). Les analyses effectuées dans cette étude pourraient être répétées sur la base de protocoles à l'échelle de la placette. Ces considérations appuient la décision de ne conserver que les variables reposant sur la projection au sol pour la deuxième partie de l'étude, en attendant la confirmation de ce premier résultat. Bien qu'aucune influence de l'occlusion n'ait pu être détectée sur les variables de houppier dérivées du TLiDAR, une tendance pouvait être observée pour le volume et la surface du houppier bruts mesurés avant dégagement, lesquels étaient légèrement inférieurs après dégagement. Cette tendance était plus marquée pour le volume que pour la surface du houppier. Les variables dérivées de la projection au sol du houppier, elles, ne présentent aucune tendance (Figure 3). Considérant que le bas et le milieu du houppier sont les parties les plus fournies en feuillage des épinettes

et des sapins, et que le haut du houppier est la partie la plus touchée par l'occlusion, nous avons décidé de ne conserver que les variables de projection au sol pour la suite des analyses (Schneider et al., 2011; Weiskittel et al., 2009).

Il est également important de considérer le traitement appliqué aux nuages de points. Bien qu'aucune différence significative n'ait été observée, l'application d'une grille de voxels semble légèrement augmenter la taille du houppier chez le sapin baumier. Cette différence peut s'expliquer par le fait que la taille du houppier est calculée à partir des coordonnées du centre du voxel, et non le dernier point retourné par le TLiDAR. Si un voxel n'a que des retours proches de la face intérieure du voxel, le centre sera donc à l'extérieur de l'enveloppe du houppier. Les voxels réduisent toutefois la complexité du nuage de points tout en retenant un niveau de détail suffisant pour en retenir sa structure, ou évaluer des éléments internes au houppier comme sa densité (Fournier *et al.*, 2015). Dans cette étude, nous pouvons ajouter que l'utilisation des voxels est également adéquate ou pour évaluer la projection au sol du houppier ainsi que le ratio d'asymétrie, soit les deux variables qui ne sont pas surestimées par rapport au nuage de point après dégagement. Étant donné que les variables dérivées de la projection au sol ne sont pas différentes entre la réduction de la complexité du nuage de points par voxel et le nuage de point brut, ce dernier a été conservé pour limiter les manipulations.

1.4.2 Modéliser des variables de TLiDAR non affectées par l'occlusion.

Dans un deuxième temps, l'effet de la compétition et de l'essence sur la surface projetée au sol et l'asymétrie du houppier a été quantifié.

Les résultats présentés montrent que la surface projetée des houppiers augmente avec la taille des arbres considérés, ce qui est généralement admis dans la littérature (Grote, 2003; Lieffers *et al.*, 1996; Vezina, 1962). En effet, la taille du houppier conditionne la capacité photosynthétique de l'arbre, laquelle affecte la croissance de l'arbre. En retour, le tronc doit être en mesure de supporter le houppier. Les tissus conducteurs présents dans l'aubier assurent le transport de l'eau et des nutriments vers le feuillage (King, 1990; Reich *et al.*, 1995). Considérant ceci, pour des raisons fonctionnelles des plus grands houppiers seront supportés par de plus gros troncs.

La dimension du houppier est aussi influencée par la compétition avec les voisins pour la lumière. D'une façon générale, la surface projetée du houppier diminue avec l'augmentation de la compétition. Dans un peuplement forestier, chaque individu maximise sa capacité photosynthétique à travers la forme de son houppier, et la forme optimale dépend sur l'environnement lumineux des arbres (Canham *et al.*, 2006; Iwasa *et al.*, 1985; Pretzsch, 2014). Dans cette étude, la compétition symétrique est quantifiée par la surface terrière du peuplement. Ce type de mesure revient à quantifier le changement du houppier selon la densité du peuplement, combiné à la taille des individus qui le composent. Les peuplements avec une forte densité et des arbres de fortes dimensions, qui par conséquent sont soumis à une grande compétition, auront, toutes proportions gardées, des arbres avec un houppier moins développé. À l'inverse, la compétition asymétrique est observée lorsque les individus les plus grands sont avantagés par leur taille par rapport aux plus petits (Weiner, 1990). Les indices de compétition intégrés dans les modèles CA de notre étude, dépendants et indépendants de la distance, mesurent ce type de compétition. Dans le cas de la ressource lumineuse, les arbres plus petits sont dominés par les plus grands, qui accaparent une plus grande part de lumière disponible. Les grands individus font de l'ombre aux petits, et la

réciroque est de moindre importance. Les grands arbres captent donc une plus grande part de la lumière et les petits sont de plus en plus ombragés. Ce type de compétition a plus d'impact sur la finesse des analyses, car la différence de taille entre les individus est prise en compte (Weiner, 1990). Ce moins grand accès à la ressource des individus dominés impacte les caractéristiques de leur houppier.

Dans un contexte de plantation, où l'âge et la distance entre les individus sont homogènes, l'utilisation d'un indice de compétition asymétrique dépendant de la distance pourrait ne pas être nécessaire. Il ne semble pas nécessaire d'utiliser un indice dépendant de la distance pour expliquer le ratio d'asymétrie, considérant la faible différence de BIC entre les modèles CS et CA dépendant de la distance. La question se pose pour la surface projetée, où une différence considérable de BIC entre les modèles CS et CA dépendant de la distance est observée. L'utilisation d'un indice de compétition dépendant de la distance nécessite la géolocalisation des tiges. Avec un LiDAR terrestre, cette opération peut être automatisée sans trop de difficultés (Blanchette et al., 2015). Par contre, si les mesures sont prises manuellement sur le terrain, alors l'investissement nécessaire à la collecte des données sera plus important.

Il a été trouvé que le ratio d'asymétrie diminue avec l'augmentation de la compétition symétrique et asymétrique dépendante de la distance. La forme du houppier est intimement liée à ce qui entoure l'arbre, et est influencée par des paramètres biotiques et abiotiques. L'asymétrie du houppier est induite par la plasticité dont les arbres sont capables (Kuuluvainen, 1992). Elle est observée lorsque les arbres croissent dans des peuplements de structure hétérogène (irrégulière, inéquienne), afin de maximiser leur accès à la lumière (Sorrensen-Cothorn *et al.*, 1993). Les peuplements étudiés sont des plantations régulières équiennes, ainsi la structure homogène favorise certainement la symétrie du houppier. Aussi, l'effet d'un compétiteur individuel varie selon la distance à laquelle il se trouve de l'arbre-cible. La taille du houppier et sa forme sont fonction de la distance avec les voisins (Umeki, 1995). Enfin, la proximité physique avec les houppiers des compétiteurs limite l'expansion latérale des branches. Ceci explique certainement pourquoi la présence d'un indice dépendant

de la distance améliore significativement le modèle, alors que l'ajout d'un indice indépendant de la distance ne l'améliore pas.

Il a également été trouvé que lorsque la compétition symétrique est intégrée au modèle de ratio d'asymétrie, le sapin baumier a tendance à former des houppiers légèrement plus gros et plus symétriques que ceux de l'épinette blanche. Cependant, cette différence disparaît lorsque la compétition asymétrique dépendante de la distance est intégrée. Le modèle de projection au sol intègre une interaction entre l'essence et la surface terrière de l'arbre pour le sapin. Cela signifie que plus un sapin est gros, plus la différence de taille se creusera avec les épinettes blanches de la placette. Les sapins baumiers et les épinettes blanches sont deux espèces présentant une plasticité de couronne de niveau similaire (Claveau *et al.*, 2002). L'épinette blanche est légèrement moins tolérante à l'ombre que le sapin baumier (Claveau *et al.*, 2002). Les épinettes blanches mesurées par Power *et al.* (2014) montrent une moins grande surface foliaire que les sapins baumiers étudiés par Weiskittel *et al.* (2009). Vezina (1962) a étudié la relation entre le DHP et la largeur du houppier, et il appert que les épinettes ont un plus petit houppier que les sapins pour un même diamètre. Zeide et Pfeifer, (1991), ont avancé que les espèces tolérantes à l'ombre maintenaient une plus grande quantité de feuillage que des espèces moins tolérantes. Cependant, cette hypothèse doit être prise avec précautions, car un plus grand nombre d'espèces à travers une plus grande variété de tolérances à l'ombre seraient nécessaires pour généraliser une telle assertion (Weiskittel *et al.*, 2009). Ainsi, l'importance de la différence entre les épinettes blanches et les sapins baumiers est dépendante de la grosseur des arbres, mais cette étude reste limitée compte tenu de la taille de l'échantillon utilisé.

Les résultats de cette étude permettent des avancées scientifiques à partir de la modélisation de données de TLiDAR. Cependant, ses applications en sont encore limitées par le fait que cette étude porte sur des arbres en plantations. Ainsi, il n'est pas possible de généraliser les résultats aux forêts naturelles. Il serait nécessaire de reproduire l'expérimentation avec un plus grand nombre d'arbres, dans une plus grande diversité de situations, afin de pouvoir tirer des conclusions claires. Spécialement pour le premier

objectif, la taille de l'échantillon et le protocole a pu influencer l'absence de différence significative entre les variables mesurées avant et après dégagement. En ce qui concerne le jeu de données utilisé pour le deuxième objectif, les sites de BD2 sont relativement uniformes en matière de structure de composition et d'âge : ce sont toutes des plantations d'épinette blanche âgées autour de 30 ans. Les sites couvrent peu d'interactions entre différentes espèces et groupes d'âge. Cela limite l'étude à des applications concernant des plantations au Bas-Saint-Laurent dans la tranche d'âge de 30 ans. L'application de cette étude ne doit pas être extrapolée au-delà de ses limites d'application, sous peine d'erreurs d'interprétation.

CONCLUSION

Étalonner des modèles de houppier d'épinette blanche et de sapin baumier à l'aide de données de TLiDAR n'avait encore jamais été réalisé. Pour ce faire, il a d'abord été nécessaire d'étudier quelles variables de houppier sont peu influencées par le phénomène d'occlusion. Le ratio d'asymétrie et la surface projetée au sol sont deux variables mesurées proche de la base du houppier et donc possiblement moins sujettes à l'occlusion. Elles sont susceptibles d'être peu influencées par les contraintes du TLiDAR. Toutefois, nos résultats n'ont pas permis de valider cette hypothèse à cause d'un échantillon trop faible. Il est certain que le protocole d'acquisition des données pourrait être amélioré. Lors de la prise de mesures avant dégagement, l'effet de l'occlusion a été minimisé, ce qui n'est pas optimal pour détecter un effet significatif de l'occlusion sur une variable par rapport à une autre. L'examen des tendances nous a cependant amenés à sélectionner la surface projetée et le ratio d'asymétrie pour la suite de l'étude. Ceci a permis d'examiner les différences de taille et de forme entre les deux espèces. Aussi, on peut désormais affirmer que l'épinette blanche et le sapin baumier présentent une asymétrie de houppier similaire, une fois que la compétition est intégrée dans le modèle. La surface projetée augmente avec le DHP et diminue lorsque la compétition s'intensifie. L'épinette blanche tend à développer un houppier légèrement plus petit que celui du sapin baumier, mais tout autant symétrique. Cette étude porte sur des arbres élevés en plantation d'épinette blanche, il serait intéressant de vérifier si les résultats de cette étude s'observent dans des peuplements d'origine et d'âge différents. Ainsi, il serait possible de s'intéresser à des forêts issues de régénération naturelle, et de structure irrégulière et/ou inéquienne. De plus, il serait nécessaire de valider le modèle avant de tenter de l'extrapoler. Les modèles étalonnés dans cette étude pourront constituer une base permettant d'évaluer la compétition dans les peuplements à l'aide de variables TLiDAR, mais à partir de variables acquises avec d'autres instruments de mesure.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barber, C.B., Grasman, R., Gramacy, R.B., Mozharovskyi, P., and Sterratt, D.C. (2019). geometry: Mesh Generation and Surface Tessellation.
- Barthelemy, D., and Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99, 375–407.
- Béland, M., Widlowski, J.L., Fournier, R.A., Côté, J.F., and Verstraete, M.M. (2011). Estimating leaf area distribution in savanna trees from terrestrial LiDAR measurements. *Agric. For. Meteorol.* 151, 1252–1266.
- Berntson, G.M., and Wayne, P.M. (2000). Characterizing the size dependance of resource acquisition within crowded plant population. *Ecology* 81, 1072–1085.
- Bérubé Deschênes, A. (2016). Modélisation de la croissance et de la qualité du bois de l'épinette blanche (*Picea glauca*) à l'échelle individuelle en fonction de la compétition inter- et intra-spécifique. Mémoire M. sc. Université du Québec à Rimouski.
- Bérubé-Deschênes, A., Franceschini, T., and Schneider, R. (2017). Quantifying competition in white spruce (*Picea glauca*) plantations. *Ann. For. Sci.* 74, 1-15.
- Biging, G.S., and Dobbertin, M. (1995). Evaluation of Competition Indices in Individual Tree Growth Models. *For. Sci.* 41, 360–377.
- Blanchette, D., Fournier, R.A., Luther, J.E., and Côté, J.-F. (2015). Predicting wood fiber attributes using local-scale metrics from terrestrial LiDAR data: A case study of Newfoundland conifer species - ScienceDirect. *For. Ecol. Manag.* 347, 116–129.
- Blouin, J., and Berger, J.P. (2012). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f – Collines des moyennes Appalaches (ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.).
- Brand, D.G., and Magnussen, S. (1988). Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. *Rev. Can. Rech. For.* 18, 901–910.

- Breidenbach, J., Koch, B., Kändler, G., and Kleusberg, A. (2008). Quantifying the influence of slope, aspect, crown shape and stem density on the estimation of tree height at plot level using lidar and InSAR data. *Int. J. Remote Sens.* 29, 1511–1536.
- Brisson, J. (2001). Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Can. J. For. Res.* 31, 2151–2159.
- Canham, C.D., Papaik, M.J., Uriarte, M., McWilliams, W.H., Jenkins, J.C., and Twery, M.J. (2006). Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecol. Appl.* 16, 540–554.
- Cannell, M.G.R., Milne, R., Sheppard, L.J., and Unsworth, M.H. (1987). Radiation interception and productivity of willow. *J. Appl. Ecol.* 1, 261–278.
- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G., and 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.
- Coates, K.D., Canham, C.D., Beaudet, M., Sachs, D.L., and Messier, C. (2003). Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *For. Ecol. Manag.* 186, 297–310.
- Conférence régionale des élus Bas-Saint-Laurent (2010). Plan régional de Développement intégré des Ressources et du territoire (PRDIRT). 206p.
- Côté, J.F., Widlowski, J.L., Fournier, R.A., and Verstraete, M.M. (2009). The structural and radiative consistency of three-dimensional tree reconstructions from terrestrial lidar. *Remote Sens. Environ.* 113, 1067–1081.
- Côté, J.F., Fournier, R.A., and Egli, R. (2011). An architectural model of trees to estimate forest structural attributes using terrestrial LiDAR. *Environ. Model. Softw.* 26, 761–777.
- Côté, J.-F., Fournier, R.A., Frazer, G.W., and Olaf Niemann, K. (2012). A fine-scale architectural model of trees to enhance LiDAR-derived measurements of forest canopy structure. *Agric. For. Meteorol.* 166–167, 72–85.
- Daniels, R.F., Burkhart, H.E., and Clason, T.R. (1986). A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* 16, 1230–1237.
- Dassot, M., Constant, T., and Fournier, M. (2011). The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Ann. For. Sci.* 68, 959–974.

- Ducey, M.J. (2009). Predicting Crown Size and Shape from Simple Stand Variables. *J. Sustain. For.* 28, 5–21.
- Faro (2012). Faro scene 5.0.
- Fournier, R.A., Côté, J.-F., Bourge, F., Durrieu, S., Piboule, A., and Béland, M. (2015). A method addressing signal occlusion by scene objects to quantify the 3D distribution of forest components from terrestrial lidar. In *SilviLaser 2015*, (La Grande Motte, France), pp. 29–31.
- Franceschini, T., and Schneider, R. (2014). Influence of shade tolerance and development stage on the allometry of ten temperate tree species. *Oecologia* 176, 739–749.
- Gagné, L., and Lavoie, L. (2014). Rendement des jeunes forêts et potentiel d'éclaircie commerciale dans la forêt publique et la forêt privée du Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada: Conférence Régionale des Élus du Bas-Saint-Laurent (CRÉBSL)).
- Gagné, L., Lavoie, L., and Binot, J.-M. (2012). Croissance et propriétés mécaniques du bois après éclaircie commerciale dans une plantation d'épinette blanche (*Picea glauca*) âgée de 32 ans. *Can. J. For. Res.* 42, 291–302.
- Gagné, L., Sirois, L., and Lavoie, L. (2019). Seed Rain and Seedling Establishment of *Picea glauca* and *Abies balsamea* after Partial Cutting in Plantations and Natural Stands. *Forests* 10, 221.
- Glover, G.R., and Hool, J.N. (1979). A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality. *For. Sci.* 25, 275–282.
- Grondin, P., Blouin, J., and Racine, P. (1998). Rapport de classification écologique: sapinière à bouleau jaune de l'Est (Québec Canada: Direction des inventaires forestiers. Ministère des Ressources naturelles du Québec.).
- Grote, R. (2003). Estimation of crown radii and crown projection area from stem size and tree position. *Ann. For. Sci.* 60, 393–402.
- Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R. B., Stahel A. et Sterratt D.C. (2015). geometry: Mesh Generation and Surface tessellation. R package version 0.3-6. <https://CRAN.R-project.org/package=geometry>
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis.* (Springer-Verlag.).
- Hegyí, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands. *Growth Models Tree Stand Simul.* 74–90.

- Iwasa, Y., Cohen, D., and Leon, J.A. (1985). Tree height and crown shape, as results of competitive games. *J. Theor. Biol.* *112*, 279–297.
- King, D.A. (1990). The Adaptive Significance of Tree Height. *Am. Nat.* *135*, 809–828.
- Kuuluvainen, T. (1992). Tree Architectures Adapted to Efficient Light Utilization: Is There a Basis for Latitudinal Gradients? *Oikos* *65*, 275–284.
- Lafarge, T., and Pateiro-Lopez, B. (2017). alphashape3d: Implementation of the 3D Alpha-Shape for the Reconstruction of 3D Sets from a Point Cloud. R package version 1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=alphashape3d>
- Lebarbier, E., and Mary-Huard, T. (2004). Le critère BIC : fondements théoriques et interprétation. (INRIA).
- Lecigne, B., Delagrangé, S., and Messier, C. (2014). VoxR: Metrics extraction of trees from T-LiDAR data. R package version 0.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=VoxR>.
- Lenz, P., Bernier-Cardou, M., MacKay, J., and Beaulieu, J. (2012). Can wood properties be predicted from the morphological traits of a tree? A canonical correlation study of plantation-grown white spruce. *Can. J. For. Res.* *42*, 1518–1529.
- Lieffers, V.J., Stadt, K.J., and Navratil, S. (1996). Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Can. J. For. Res.* *26*, 1002–1007.
- Martin, G.L., and Ek, A.R. (1984). A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *For. Sci.* *30*, 731–743.
- Martin, G.L., Ek, A.R., and Monserud, R.A. (1977). Control of plot edge bias in forest stand growth simulation models. *Can. J. For. Res.* *7*, 100–105.
- Martin-Ducup, O. (2017). Étude de la structure et de la dynamique des houppiers à partir de données de LiDAR terrestre. Thèse Ph. D. Université du Québec à Rimouski.
- Martin-Ducup, O., Schneider, R., and Fournier, R.A. (2016). Response of sugar maple (*Acer saccharum*, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. *For. Ecol. Manag.* *374*, 20–32.
- Martin-Ducup, O., Schneider, R., and Fournier, R.A. (2018). Analyzing the Vertical Distribution of Crown Mater. *Forests* *9*, 1-23.
- Millet, J. (2012). L'architecture des arbres des régions tempérées (Québec, Canada: Multimondes).

- Mitchell, K.J. (1975). Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *For. Sci.* 21, a0001-z0001.
- Nelson, A.S., Weiskittel, A.R., and Wagner, R.G. (2014). Development of branch, crown, and vertical distribution leaf area models for contrasting hardwood species in Maine, USA. *Trees* 28, 17–30.
- Othmani, A., Piboule, A., Krebs, M., Stolz, C., and Voon, L.F.C.L.Y. (2011). Towards automated and operational forest inventories with T-Lidar. In *Actes Du Colloque*, (Hobart, Australia), p. 9.
- Pearcy, R.W., Muraoka, H., and 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.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., and Sarkar, D. (2014). R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. See [HttpCRAN R- Proj. Orgpackage Nlme](http://CRAN.R-Project.org/package=Nlme).
- Poulin, J., Papaik, M., Beaudet, M., and Coates, K.D. (2008). Rapport de paramétrisation du modèle de simulation de la dynamique forestière SORTIE-ND pour la forêt boréale et sub-boréale de l'ouest du Québec (Université du Québec à Montréal).
- Power, H., LeMay, V., Berninger, F., Sattler, D., and Kneeshaw, D. (2012). Differences in crown characteristics between black (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. For. Res.* 42, 1733–1743.
- Power, H., Schneider, R., and Berninger, F. (2013). Understanding changes in black (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*) foliage biomass and leaf area characteristics. *Trees* 28, 345–357.
- Prégent, G., Picher, G., and Auger, I. (2010). Tarif de cubage, tables de rendement et modèles de croissance pour les plantations d'épinette blanche au Québec.
- Pretzsch, H. (2009). *Forest dynamics, growth and yield* (Berlin Heidelberg).
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Ecol. Manag.* 327, 251 - 264.
- Pretzsch, H., Biber, P., and Ďurský, J. (2002). The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manag.* 162, 3–21.
- Putz, F.E., Parker, G.G., and Archibald, R.M. (1984). Mechanical Abrasion and Intercrown Spacing. *Am. Midl. Nat.* 112, 24–28.

- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. (Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing).
- Reich, P.B., Koike, T., Gower, S.T., and Schoettle, A.W. (1995). 8 - Causes and Consequences of Variation in Conifer Leaf Life-Span. W.K. Smith, and T.M. Hinckley, eds. *In Ecophysiology of Coniferous Forests*, (San Diego: Academic Press), pp. 225–254.
- Reineke, L.H. (1933). Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* *46*, 627–638.
- Rijal, B., Weiskittel, A.R., and Kershaw, J.A. (2012). Development of regional height to diameter equations for 15 tree species in the North American Acadian Region. *Forestry cps036*.
- Robitaille, A., and Saucier, J.P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. (Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, ministère des Ressources Naturelles du Québec).
- Rötzer, T., Seifert, T., Gayler, S., Priesack, E., and Pretzsch, H. (2012). Effects of Stress and Defence Allocation on Tree Growth: Simulation Results at the Individual and Stand Level. In *Growth and Defence in Plants: Resource Allocation at Multiple Scales*, R. Matyssek, H. Schnyder, W. Oßwald, D. Ernst, J.C. Munch, and H. Pretzsch, eds. (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), pp. 401–432.
- Rouvinen, S., and Kuuluvainen, T. (1997). Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Can. J. For. Res.* *27*, 890–902.
- Rundel, C., Cetinkaya-Rundel, M., Clyde <<https://orcid.org/-5469>>, M., and Banks, D. (2018). statsr: Companion Package for Statistics with R.
- Sattler, D.F., and Comeau, P.G. (2015). Crown allometry and application of the pipe model theory to white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and aspen (*Populus tremuloides* Michx.) in the western boreal forest of Canada. *Can. J. For. Res.* *46*, 262–273.
- Sattler, D.F., and LeMay, V. (2011). A system of nonlinear simultaneous equations for crown length and crown radius for the forest dynamics model SORTIE-ND. *Can. J. For. Res.* *41*, 1567–1576.
- Schneider, R., Franceschini, T., Fortin, M., Martin-Ducup, O., Gauthray-Guyénet, V., Larocque, G.R., Marshall, P.L., and Bérubé-Deschênes, A. (2016). Growth and yield models for predicting tree and stand productivity. *In Ecological Forest*

- Management Handbook, (Boca Raton, Florida, USA: Guy R. Larocque), pp. 141–178.
- Seidel, D., Leuschner, C., Müller, A., and Krause, B. (2011). Crown plasticity in mixed forests—Quantifying asymmetry as a measure of competition using terrestrial laser scanning. *For. Ecol. Manag.* *261*, 2123–2132.
- Sinoquet, H., Roux, X.L., Adam, B., Ameglio, T., and Daudet, F.A. (2001). RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell Environ.* *24*, 395–406.
- Sorrensen-Cothorn, K.A., Ford, E.D., and Sprugel, D.G. (1993). A Model of Competition Incorporating Plasticity through Modular Foliage and Crown Development. *Ecol. Monogr.* *63*, 277–304.
- Stoll, P., Weiner, J., Muller-Landau, H., Müller, E., and Hara, T. (2002). Size symmetry of competition alters biomass–density relationships. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *269*, 2191–2195.
- Umeki, K. (1995). A comparison of crown asymmetry between *Picea abies* and *Betula maximowicziana*. *Can. J. For. Res.* *25*, 1876–1880.
- Van der Zande, D., Hoet, W., Jonckheere, L., van Aardt, J., and Coppin, P. (2006). Influence of measurement set-up of ground-based LiDAR for derivation of tree structure. *Agric. For. Meteorol.* *141*, 147–160.
- Vezina, P.E. (1962). Crown width-DBH. relationships for open-grown Balsam fir and white spruce in Quebec. *For. Chron.* *38*, 463–473.
- Wang, Y.P., and Jarvis, P.G. (1990). Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiol.* *7*, 297–316.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* *5*, 360–364.
- Weiskittel, A.R., Kershaw Jr., J.A., Hofmeyer, P.V., and Seymour, R.S. (2009). Species differences in total and vertical distribution of branch- and tree-level leaf area for the five primary conifer species in Maine, USA. *For. Ecol. Manag.* *258*, 1695–1703.
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T.L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., and RStudio (2018). *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics*.

Wykoff, W.R., Crookston, N.L., Stage, A.R., Forest, I., and others (1982). User's guide to the stand prognosis model (United States: Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station).

Zeide, B., and Pfeifer, P. (1991). A Method for Estimation of Fractal Dimension of Tree Crowns. *For. Sci.* 37, 1253–1265.

