

Développement de modèles hauteur-diamètre généralisés pour le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en Tunisie via une modélisation non-linéaire à effets mixtes

Tahar SGHAIER¹
Mostefa GOUBI²

¹ Université de Carthage
Institut National de Recherches en Génie Rural,
Eaux et Forêts (INRGREF)
Rue Hédi EL Karray, El Menzah IV, BP 10
2080 Ariana
Tunisie

² Université Abbès Laghrour Khenchela
Faculté des sciences de la nature et de la vie
Département d'Agronomie
Route de Batna, BP 1252
40004 Khenchela
Algérie

Auteur correspondant / Corresponding author:

Tahar SGHAIER –
sghaier.tahar@iresa.agrinet.tn

 **ORCID** : <https://orcid.org/0000-0002-4175-2351>

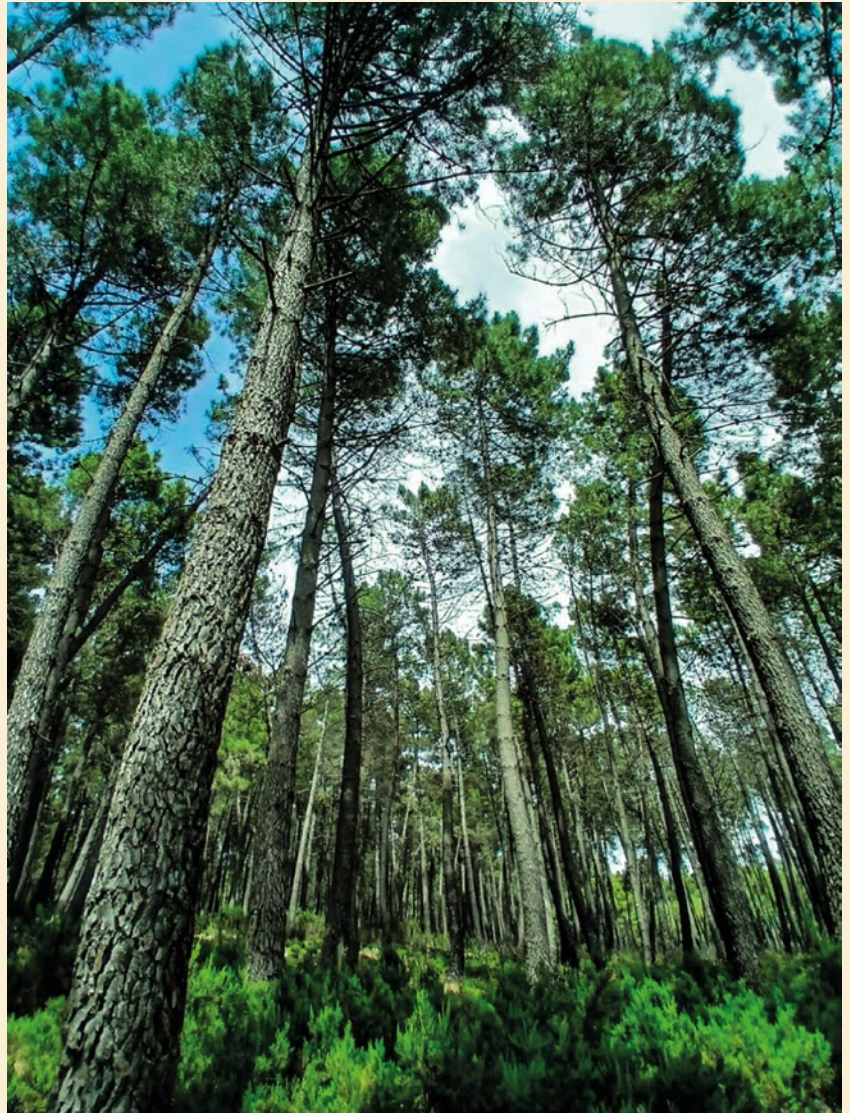


Photo 1.
Peuplement artificiel de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le nord-ouest de la Tunisie.
Artificial plantation of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in north-western Tunisia.
Photo : Ridha Krifi.

Doi : 10.19182/bft2025.362.a37503 – Droit d'auteur 2025, Bois et Forêts des Tropiques – Cirad – Date de soumission : 18 juillet 2024 ; date d'acceptation : 22 mars 2025 ; date de publication : 1^{er} avril 2025.



Licence Creative Commons :
Attribution-4.0 International (CC BY 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Sghaier T., Goubi M., 2025. Développement de modèles hauteur-diamètre généralisés pour le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en Tunisie via une modélisation non-linéaire à effets mixtes. Bois et Forêts des Tropiques, 362 : 1-19. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2025.362.a37503>

RÉSUMÉ

Développement de modèles hauteur-diamètre généralisés pour le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en Tunisie via une modélisation non-linéaire à effets mixtes

Deux modèles hauteur-diamètre généralisés, basés sur la technique de modélisation non-linéaire à effets mixtes, ont été développés pour le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en Tunisie. Ces modèles renferment des paramètres fixes qui expriment un comportement moyen identique à tous les arbres, des paramètres aléatoires propres à chaque environnement de croissance, estimés préalablement à l'aide des modèles non-linéaires à effets mixtes et mis en relation avec les caractéristiques dendrométriques des placettes. Les données utilisées proviennent des mesures de 594 arbres sélectionnés dans 50 placettes temporaires pour le thuya, et de 797 arbres sélectionnés dans 69 placettes temporaires pour le pin maritime, par échantillonnage systématique pour chaque espèce. Comparés aux mêmes modèles non-linéaires à effets fixes, les modèles hauteur-diamètre généralisés développés ont permis une réduction significative de la variance résiduelle (σ_e^2) de 53 % (passant de 1,09 à 0,51) et de 67 % (passant de 8,55 à 2,80). En parallèle, le coefficient de détermination ajusté (R_{aj}^2) est passé de 38 % à 71 % et de 49 % à 83 % pour le thuya et le pin maritime, respectivement. L'utilisation des modèles hauteur-diamètre généralisés développés dans cette étude ne nécessite que la mesure du diamètre des arbres et l'estimation des caractéristiques du peuplement (hauteur dominante de la placette, H_0 , surface terrière par hectare, G , et nombre de tiges par hectare, N). Grâce à un faible effort d'échantillonnage, ces modèles permettent de réduire les coûts et le temps généralement consacrés à la mesure de la hauteur des arbres forestiers, tout en maintenant un niveau de précision élevé.

Mots-clés : modèle hauteur-diamètre généralisé, modèles non-linéaires à effets mixtes, pin maritime, *Pinus pinaster*, thuya, *Tetraclinis articulata*, Tunisie.

ABSTRACT

Development of generalised height-diameter models for thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) and maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Tunisia using non-linear mixed-effects modelling

Two generalised height-diameter models, based on the non-linear mixed-effects modelling technique, were developed for thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) and maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Tunisia. These models incorporate both fixed parameters, reflecting the average growth patterns across all sampled trees, and random parameters which capture variability specific to each growth environment. The random effects were estimated in advance and are related to the dendrometric characteristics of each plot. The dataset comprised measurements from 594 thuya trees across 50 temporary plots and 797 maritime pine trees across 69 temporary plots, selected using systematic sampling for each species. Compared with the same non-linear fixed-effect models, the developed generalised height-diameter models significantly reduced the residual variance (σ_e^2) by 53% (from 1.09 to 0.51) for thuya and 67% (from 8.55 to 2.80) for maritime pine. The models also improved the adjusted coefficient of determination (R_{aj}^2) from 38% to 71% for thuya and from 49% to 83% for maritime pine. The application of these generalised height-diameter models requires only the measurement of tree diameter and the estimation of stand characteristics (dominant plot height, H_0 , basal area per hectare, G , and number of stems per hectare, N). With minimal sampling requirements, the models offer a cost-effective and time-efficient alternative to direct height measurement while ensuring a high level of accuracy.

Keywords: generalised height-diameter model, non-linear mixed-effects models, maritime pine, *Pinus pinaster*, thuya, *Tetraclinis articulata*, Tunisia.

RESUMEN

Elaboración de modelos generalizados altura-diámetro para el tuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) y el pino marítimo (*Pinus pinaster* Ait.) en Túnez mediante modelización no lineal de efectos mixtos

Se han desarrollado dos modelos generalizados altura-diámetro, basados en la técnica de modelización no lineal de efectos mixtos, para el tuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) y el pino marítimo (*Pinus pinaster* Ait.) en Túnez. Además de parámetros fijos que expresan un comportamiento medio idéntico al de todos los árboles, estos modelos incluyen parámetros aleatorios específicos de cada entorno de crecimiento, previamente estimados mediante modelos no lineales de efectos mixtos y relacionados con las características dendrométricas de las parcelas. Los datos utilizados proceden de mediciones de 594 árboles seleccionados en 50 parcelas temporales para el tuya, y 797 árboles también seleccionados en 69 parcelas temporales para el pino marítimo, mediante muestreo sistemático para cada especie. En comparación con los mismos modelos no lineales de efectos fijos, los modelos altura-diámetro generalizados desarrollados dieron lugar a una reducción significativa de la varianza residual (σ_e^2) del 53% (de 1,09 a 0,51) y del 67% (de 8,55 a 2,80), al tiempo que aumentaron el coeficiente de determinación ajustado (R_{aj}^2) del 38% al 71% y del 49% al 83% para el tuya y el pino marítimo, respectivamente. La utilización de los modelos altura-diámetro generalizados desarrollados en este estudio requiere únicamente la medición del diámetro de los árboles y la estimación de las características de la masa (altura dominante de la parcela, H_0 , área basimétrica por hectárea, G , y número de tallos por hectárea, N). Gracias a un bajo esfuerzo de muestreo, estos modelos reducen los costes y el tiempo que generalmente se dedica a medir la altura de los árboles forestales, manteniendo al mismo tiempo un alto nivel de precisión.

Palabras clave: modelo generalizado altura-diámetro, modelos no lineales de efectos mixtos, pino marítimo, *Pinus pinaster*, tuya, *Tetraclinis articulata*, Túnez.

Introduction

Le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) et la hauteur totale d'un arbre sont les deux variables fondamentales à connaître pour le développement des modèles de croissance et de production des peuplements forestiers (Calama et Montero, 2004 ; Adame et al, 2008 ; Gómez-García et al, 2014). En foresterie, la hauteur d'un arbre est considérée comme l'une des variables dendrométriques de base à partir de laquelle sont dérivées plusieurs autres variables indispensables pour la prise de décision en aménagement forestier, telles que le défilement et le volume des arbres, la hauteur dominante des peuplements et les indices de qualité des stations (Fortin et al, 2009). Toutefois et par comparaison à la mesure du dhp d'un arbre qui est simple, rapide et précise, la mesure de sa hauteur est plus délicate, moins précise et beaucoup plus coûteuse. La connaissance de la relation entre ces deux variables permet aux gestionnaires forestiers d'optimiser les ressources en évitant des investissements excessifs en temps et en budget pour mesurer la hauteur des arbres. C'est pourquoi, lors des inventaires forestiers, le dhp est généralement mesuré sur tous les arbres de la placette, tandis que la hauteur n'est mesurée que sur un sous-échantillon d'arbres. Une relation hauteur-diamètre est ensuite établie à partir des arbres mesurés dans les sous-échantillons, permettant ainsi de prédire les hauteurs des arbres de la population entière. Cela permet de réduire significativement le temps et le coût nécessaires à la collecte des données. Les travaux de modélisation de la hauteur des arbres en fonction de leur dhp sont nombreux et variés dans la littérature (Huang et al, 1992 ; Calama et Montero, 2004 ; Meng et Huang, 2009 ; Adamec et Drápela, 2016 ; Çatal, 2018 ; Karatepe et al, 2022).

Bien que de nombreuses études aient démontré l'efficacité des fonctions non-linéaires pour modéliser la relation hauteur-diamètre des arbres, certains chercheurs continuent d'utiliser des fonctions linéaires, comme l'illustre l'étude de Fortin et al (2009). Ces derniers reconnaissent cependant le caractère simpliste de leur modèle linéaire, développé pour vingt espèces forestières du Québec. Selon Pave (1994), les processus biologiques sont de nature non-linéaire.

La relation entre la hauteur et le diamètre des arbres n'est pas statique et varie souvent d'un peuplement à un autre et dépend fortement des conditions environnementales locales. Selon Curtis (1967), cette relation évolue également au fil du temps, même au sein d'un même peuplement. Ainsi, les courbes hauteur-diamètre obtenues pour de vastes étendues forestières ne sont pas nécessairement adaptées à toutes les conditions de développement pouvant exister dans un peuplement donné (Chourou, 2014). De plus, les modèles développés à une échelle réduite présentent une meilleure capacité prédictive de la hauteur que ceux élaborés pour un ensemble de régions (Peng et al, 2001ab). Ajuster une relation hauteur-diamètre généralisée, censée s'appliquer à toutes les conditions de développement d'une espèce forestière donnée, sans tenir

compte des caractéristiques spécifiques des zones de croissance de cette espèce comme variables exogènes, n'a pas de sens. Une fonction hauteur-diamètre généralisée permet d'estimer la relation spécifique entre la hauteur des arbres individuels et leur diamètre en utilisant des variables caractéristiques des peuplements, telles que la surface terrière par hectare (G) et le diamètre quadratique moyen (d_q). En Europe, ces fonctions hauteur-diamètre généralisées, appelées « Einheit Höhenkurven » en allemand, sont utilisées depuis 1930 (Temesgen et Gadow, 2004).

Pour élaborer des modèles de la relation hauteur-diamètre généralisée applicables à différentes régions géographiques, plusieurs approches ont été proposées par Calama et Montero (2004) :

(i) Ajustement en deux étapes (Ferguson et Leech, 1978) : la relation hauteur-diamètre est tout d'abord ajustée à l'échelle individuelle pour chaque unité d'échantillonnage (placette, peuplement). En deuxième étape, les paramètres estimés sont exprimés en fonction des variables caractéristiques des placettes/peuplements telles que la densité, la surface terrière, la hauteur dominante, l'âge et le diamètre dominant (Krumland et Wensel, 1988 ; Larsen et Hann, 1987 ; Parresol, 1992).

(ii) Développement d'un modèle individuel pour chaque région géographique ou écologique, ou inclusion des effets régionaux comme des variables de catégorie ou des variables d'attribut (Fulton, 1999 ; Huang et al, 2000).

(iii) Analyse de la tendance spatiale de la variabilité du rapport hauteur/diamètre et la modélisation géostatistique des paramètres (Nanos, 2001).

(iv) Utilisation des modèles à effets mixtes dont les paramètres renferment deux composantes : une composante fixe qui correspond à un comportement moyen identique à tous les arbres et une composante aléatoire propre à chaque unité d'échantillonnage (Höckä 1997 ; Lappi 1997).

L'inconvénient des modèles à effets mixtes réside dans leur application restreinte aux arbres situés dans des placettes déjà échantillonnées, pour lesquelles les composantes aléatoires ont été estimées. Dans ces modèles, l'effet fixe représente le comportement moyen de la relation hauteur-diamètre, applicable à l'ensemble de la population d'arbres, tandis que l'effet aléatoire intègre les variations spécifiques à chaque unité d'échantillonnage, telles que les placettes ou les peuplements, permettant ainsi de tenir compte des différences locales comme la densité, la surface terrière ou la hauteur dominante. Afin d'étendre leur domaine d'application et de généraliser leur utilisation à des arbres situés dans des zones non échantillonnées, ces modèles doivent être généralisés. Le passage d'un modèle à effets mixtes à un modèle généralisé s'effectue lorsque les effets aléatoires sont remplacés par d'autres caractéristiques dendrométriques des placettes mesurées préalablement. En effet, les modèles mixtes offrent des estimations efficaces et non biaisées des paramètres fixes, tout en améliorant leur capacité prédictive lorsqu'il est pos-

sible de prédire la valeur des paramètres aléatoires pour des sites non échantillonnés (Calama et Montero, 2004). Cette approche, qui permet de mieux représenter la diversité des conditions écologiques et géographiques tant au sein d'une même région qu'à travers plusieurs régions, s'avère particulièrement bénéfique pour le développement des modèles hauteur-diamètre généralisés. Elle offre une plus grande flexibilité et permet d'adapter les modèles à la variabilité des données écologiques, améliorant ainsi leur précision et leur applicabilité.

L'objectif de ce travail est d'ajuster des modèles hauteur-diamètre généralisés pour deux espèces résineuses en Tunisie, à savoir le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Ces modèles, qui visent à fournir des prédictions plus fiables et mieux adaptées aux besoins de la gestion forestière à grande échelle, sont développés en se basant sur la technique de modélisation hauteur-diamètre généralisée. Cette approche permet de mieux prendre en compte la variabilité individuelle des arbres ainsi que les caractéristiques dendrométriques des peuplements, offrant ainsi une meilleure représentation de la dynamique forestière.

Matériel et méthodes

Espèces étudiées, zones d'études et données collectées

Le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.), en Tunisie, se trouve essentiellement dans la zone littorale du nord et nord-ouest du pays et couvre environ 3 811 ha incluant des forêts naturelles et artificielles (DGF, 1995). Il occupe à l'état spontané une petite zone d'environ 1 185 ha située entre Tabarka et la frontière algérienne (Essoussi et Sghaier,

2024). Les surfaces actuellement couvertes de pin maritime, en dehors de son aire naturelle, sont localisées dans les gouvernorats de Bizerte (1 248 ha), de Béja (678 ha) et de Jendouba (700 ha). Il a été introduit depuis le début du vingtième siècle dans les zones côtières de Tabarka, puis à partir des années cinquante jusqu'aux années soixante-dix comme espèce pour la fixation des dunes littorales de Kroumirie et des Mogods (Shaïek *et al* 2010). Les données collectées pour cette étude proviennent de 69 placettes temporaires réparties sur l'ensemble des plantations de pin maritime en Tunisie (figure 1a).

Le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) se répartit géographiquement en Tunisie en se limitant aux zones forestières proches du Cap Bon, Boukornine et Zaghouan (Rejeb *et al*, 1996). La superficie totale du thuya en Tunisie est estimée à 33 000 ha avec plus de 22 000 ha de peuplements purs (DGF, 1995). Les données collectées proviennent de 50 placettes temporaires localisées dans la forêt de Jbel Lattrech qui couvre environ 4 000 ha de thuya (Sghaier *et al*, 2015) (figure 1b).

Le même protocole d'échantillonnage des arbres mesurés a été adopté pour les deux espèces étudiées (Sghaier *et al*, 2015). Les données collectées proviennent de 69 placettes temporaires pour le pin maritime et 50 placettes temporaires pour le thuya. Les placettes ont une forme circulaire de rayon variable comportant chacune 40 tiges avec un dhp de 5 cm et plus. Les arbres de chaque placette ont été numérotés de 1 (arbre du centre de la placette) à 40 (arbre le plus éloigné du centre de la placette). Le dhp des 40 arbres de chaque placette a été mesuré au dixième de centimètre. Dans chaque placette, la hauteur d'un échantillon d'arbres de taille variable, incluant les 4 plus gros arbres, a été mesurée au centimètre près pour calculer la hauteur dominante de la placette. Cet échantillon contient obligatoirement au moins 9 arbres choisis systématiquement (arbres numéros 1, 5, 10, 15, 20,

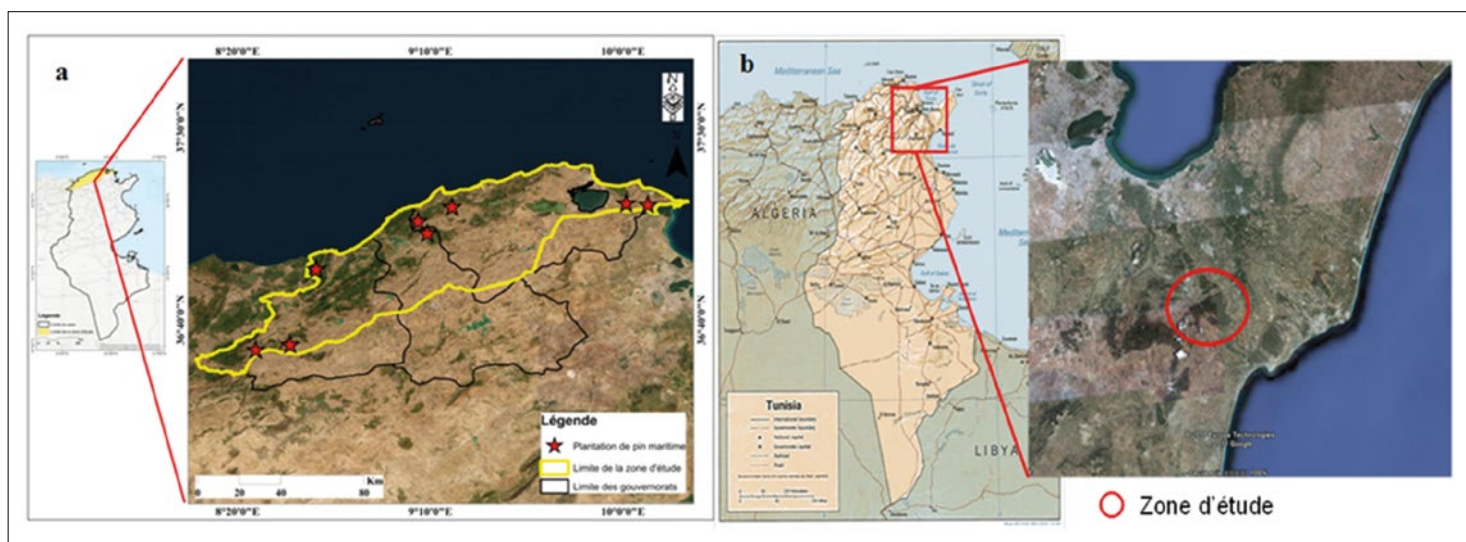


Figure 1. Répartition géographique des peuplements artificiels de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) contenant les placettes de mesures (figure 1a ; Source : Essoussi et Sghaier, 2024) et des forêts de thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) (figure 1b ; Source : Sghaier *et al.*, 2015).
Geographical distribution of artificial stands of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) containing the measurement plots (figure 1a; Source: Essoussi and Sghaier, 2024) and thuya forests (*Tetraclinis articulata* Vahl.) (figure 1b; Source: Sghaier *et al.*, 2015).

25, 30, 35 et 40). Pour couvrir toute la variabilité des dimensions des arbres disponibles, la hauteur de quelques arbres supplémentaires a été mesurée dans les placettes les plus hétérogènes. Le nombre total d'arbres dont la hauteur a été mesurée par placette a varié de 9 à 16 arbres pour le pin maritime et de 11 à 14 arbres pour le thuya.

Le tableau I présente les statistiques descriptives sommaires des données collectées pour chacune des deux espèces étudiées. Les statistiques descriptives relatives aux variables dhp (également noté d), d_g (diamètre quadratique moyen) et G (surface terrière par hectare) ont été calculées en considérant la totalité des 40 tiges mesurées dans chaque placette.

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes (MNL-EF)

Différentes fonctions permettant de décrire la relation entre la hauteur d'un arbre et son dhp sont disponibles dans la littérature (Curtis 1967 ; Huang *et al.*, 1992 ; Fang et Bailey 1998). Dans cette étude, sept fonctions non-linéaires avec deux ou trois paramètres à effets fixes (tableau II ; équations 1 à 7) ont été ajustées sur les données collectées des deux espèces étudiées selon la technique de régression non-linéaire ordinaire (ONLS : *ordinary nonlinear least squares*). Dans toutes ces équations, h_{ij} représente la hauteur totale (m) du $j^{\text{ème}}$ arbre de la $i^{\text{ème}}$ placette, d_{ij} représente son dhp (cm), et b_0 , b_1 et b_2 sont les paramètres fixes du modèle.

L'évaluation de la capacité d'ajustement et de prédiction des sept fonctions non-linéaires ajustées (tableau II), basée sur des analyses statistiques et graphiques des résidus a permis de retenir la fonction de Weibull (équation 6) pour le pin maritime et la fonction de Michaelis-Menten (équation 7) pour le thuya.

Il est à signaler que les valeurs des coefficients de régression ou paramètres des modèles à effets fixes retenus sont identiques pour tous les arbres d'une même espèce, ce qui se traduit par un même comportement de ces derniers quel que soit leur appartenance (placette/peuplement). Ces modèles supposent une certaine indépendance entre les observations, d'où leurs limites (Abouba, 2014).

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets mixtes (MNL-EM)

Des fonctions non-linéaires à effets mixtes hauteur-diamètre peuvent être ajustées quand on dispose des mesures réalisées dans des placettes localisées dans différents peuplements (Ercanli, 2015). Ainsi, les deux fonctions non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes (MNL-EF) retenues pour le pin maritime (équation 6) et le thuya (équation 7) peuvent être transformées en deux fonctions non-linéaires à effets mixtes (MNL-EM) (équation 8 : pin maritime ; équation 9 : thuya). Pour ce faire, on rajoute à chaque coefficient de régression ou paramètre du modèle, considéré comme fixe pour tous les arbres des différentes placettes, une composante aléatoire qui varie en fonction des placettes de mesures. Les composantes aléatoires dans un modèle à effets mixtes représentent les déviations autour des paramètres fixes du modèle. Ainsi, l'écriture des deux fonctions retenues sous une forme non-linéaires à effets mixtes est la suivante :

Tableau I.

Statistiques descriptives des données analysées – (d) : diamètre à hauteur de poitrine (1,3 m de hauteur) ; (h) : hauteur totale ; (H_0) : hauteur dominante de la placette ; (D_0) : diamètre dominant de la placette ; (N) : nombre de tiges par hectare ; (G) : surface terrière par hectare ; (d_m) : diamètre moyen de la placette ; (h_m) : hauteur moyenne de la placette ; (d_g) : diamètre quadratique moyen de la placette.

Descriptive statistics for the data analysed - (d): diameter at breast height (1.3 m high); (h): total height; (H_0): dominant plot height; (D_0): dominant plot diameter; (N): number of stems per hectare; (G): basal area per hectare; (d_m): mean plot diameter; (h_m): mean plot height; (d_g): mean square plot diameter.

Espèce	Effectif	Variable	Moyenne	Minimum	Maximum	Écart-type
Thuya (<i>Tetraclinis articulata</i> Vahl.) Données mesurées : 594 arbres dans 50 placettes	594	d (cm)	10,68	5	22	3,37
	594	h (m)	5,43	2,75	11	1,33
	50	H_0 (m)	6,77	4,21	11	1,33
	50	D_0 (cm)	15,44	9,1	22	3
	50	N (tiges/ha)	1843	479	4533	851
	50	G (m ² /ha)	17,76	3,01	45,03	9,52
	50	d_m (cm)	10,69	6,73	14,85	1,93
	50	h_m (cm)	5,46	3,61	9,17	1,09
	50	d_g (cm)	11,03	6,86	15,16	1,97
	50	d_g (cm)	11,03	6,86	15,16	1,97
Pin maritime (<i>Pinus pinaster</i> Ait.) Données mesurées : 797 arbres dans 69 placettes	797	d (cm)	26,94	5	56	9,08
	797	h (m)	13,46	3,55	28,3	4,07
	69	H_0 (m)	16,27	5,92	28,3	4,09
	69	D_0 (cm)	37,93	18	56	8,29
	69	N (tiges/ha)	553	204	1682	268
	69	G (m ² /ha)	32,3	6,76	72,73	13,21
	69	d_m (cm)	27,13	12,21	42,06	6,31
	69	h_m (cm)	13,66	5,04	25,39	3,7
	69	d_g (cm)	27,96	12,92	43,36	6,38
	69	d_g (cm)	27,96	12,92	43,36	6,38

- Pin maritime :

$$h_{ij}=1,3+(b_0+u_i)\times(1-e^{(b_1+v_i)\times d_{ij}^{(b_2+w_i)}})+\varepsilon_{ij} \quad (\text{équation 8})$$

- Thuya : $h_{ij}=1,3+\frac{(b_0+u_i)\times d_{ij}}{(b_1+v_i)+d_{ij}}+\varepsilon_{ij}$ (équation 9)

Dans ces deux dernières fonctions non-linéaires à effets mixtes, on trouve :

b_0 , b_1 et b_2 : paramètres fixes communs pour toutes les placettes.

u_i , v_i et w_i : paramètres aléatoires spécifiques pour chaque placette i .

h_{ij} et d_{ij} : hauteur totale et dhp du $j^{\text{ème}}$ arbre de la $i^{\text{ème}}$ placette.

La théorie des modèles mixtes est décrite par Littell *et al.* (2006) et Pinheiro et Bates (2000). Une synthèse de la théorie des modèles mixtes et l'estimation des effets aléatoires figure en annexe A1.

Tableau II.

Fonctions non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes testées pour le pin maritime (*Pinus pinaster*) et pour le thuya (*Tetraclinis articulata*) en Tunisie.

Non-linear height-diameter functions with fixed effects tested for maritime pine (Pinus pinaster) and thuya (Tetraclinis articulata) in Tunisia.

Code de la fonction	Nom de la fonction	Forme mathématique	Références
Équation 1	Gompertz	$h_{ij}=1,3+b_0e^{(-b_1e^{(-b_2d_{ij})})}+\varepsilon_{ij}$	Gompertz (1825), Huang <i>et al.</i> (1992)
Équation 2	Logistic	$h_{ij}=1,3+\frac{b_0}{1+b_1e^{-b_2d_{ij}}}+\varepsilon_{ij}$	Pearl and Reed (1920)
Équation 3	Prodan	$h_{ij}=1,3+\frac{d_{ij}^2}{b_0+b_1d_{ij}+b_2d_{ij}^2}+\varepsilon_{ij}$	Strand (1959)
Équation 4	Chapman- Richards	$h_{ij}=1,3+b_0(1-e^{-b_1d_{ij}})^{b_2}+\varepsilon_{ij}$	Richards (1959)
Équation 5	Korf	$h_{ij}=1,3+b_0e^{-b_1d_{ij}^{b_2}}+\varepsilon_{ij}$	Lundqvist (1957)
Équation 6	Weibull	$h_{ij}=1,3+b_0(1-e^{b_1d_{ij}^{b_2}})+\varepsilon_{ij}$	Yang <i>et al.</i> (1978)
Équation 7	Michaelis-Menten	$h_{ij}=1,3+\frac{b_0d_{ij}}{b_1+d_{ij}}+\varepsilon_{ij}$	Michaelis et Menten (1913) Canham <i>et al.</i> (1994) Ogana <i>et al.</i> (2020)

Pour choisir les effets aléatoires à considérer dans chacune des fonctions non-linéaires hauteur-diamètre à effets mixtes (équation 8 et équation 9), nous avons effectué des ajustements séparés en considérant toutes les combinaisons des effets aléatoires (u , v et w) pour le pin maritime et (u et v) pour le thuya. Le choix du nombre d'effets aléatoires à inclure dans chaque fonction et pour chaque espèce repose sur l'évaluation de la qualité de l'ajustement, de la capacité prédictive et de la précision des modèles retenus.

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre généralisés (MNL-G)

Les modèles hauteur-diamètre généralisés de cette étude relient les effets aléatoires ($\hat{b}_i$) (équation A2, annexe A1), estimés pour chaque placette i par les modèles non-linéaires à effets mixtes (MNL-EM), aux caractéristiques dendrométriques des placettes mesurées, telles que H_0 , D_0 , d_g , G et N . Pour sélectionner les variables explicatives à retenir pour chaque composante aléatoire et pour chaque espèce (équation 10), nous avons utilisé la méthode de sélection pas-à-pas (*Stepwise selection*), en fixant à 5 % la probabilité d'entrée et de sortie des variables exogènes dans l'équation de régression :

$$\hat{b}_i=f(H_{0i},D_{0i},d_{gi},G_i,N_i) \quad (\text{équation 10})$$

Une fois les relations entre les valeurs prédites des différents effets aléatoires considérés dans chaque modèle hauteur-diamètre (équation 8 et équation 9) et les caractéristiques dendrométriques des placettes de mesures identifiées, un nouvel ajustement d'un système d'équations simultanées est effectué. Ce système d'équations inclut, en plus des équations équation 8 et équation 9 (selon qu'il s'agisse du pin maritime ou du thuya), les effets aléatoires retenus, ainsi que les équations établissant la relation entre ces effets aléatoires et les caractéristiques dendrométriques des placettes. Les résultats obtenus montrent que, pour le pin maritime, seul le paramètre aléatoire (u), associé au paramètre fixe b_0 , a été retenu. En revanche, pour le thuya, les deux paramètres aléatoires (u et v), associés aux paramètres aléatoires b_0 et b_1 , ont été conservés. La forme non-linéaire mixte de la relation hauteur-diamètre pour le pin maritime est exprimée par l'équation suivante (équation 11) :

$$h_{ij}=1,3+(b_0+u_i)\times(1-e^{b_1d_{ij}^{b_2}})+\varepsilon_{ij} \quad (\text{équation 11})$$

Finalement, sur la base des résultats obtenus, les deux systèmes suivants ont été sélectionnés et ajustés afin de développer des modèles hauteur-diamètre généralisés pour le pin maritime (S1) et le thuya (S2). Cette approche de développement des modèles hauteur-diamètre généralisés, reposant sur la modélisation non-linéaire à effets mixtes, a été utilisée par plusieurs auteurs, dont Calama et Montero (2004) pour le pin pignon en Espagne, ainsi que Patrício *et al.* (2022) pour des jeunes peuplements de châtaignier au Portugal :

$$\begin{aligned}
 \bullet \text{ S1: } & \begin{cases} \hat{u}_i = a_0 + a_1 \times H_{0i} + a_2 \times G_i + \varepsilon_{u_i} & (\text{équation 12}) \\ h_{ij} = 1,3 + (b_0 + (a_0 + a_1 \times H_{0i} + a_2 \times G_i)) \times (1 - e^{b_1 d_{ij}^{b_2}}) + \varepsilon_{h_{ij}} & (\text{équation 13}) \end{cases} \\
 \bullet \text{ S2: } & \begin{cases} \hat{u}_i = a_0 + a_1 \times H_{0i} + a_2 \times N_i + \varepsilon_{u_i} & (\text{équation 14}) \\ \hat{v}_i = a_3 + a_4 \times H_{0i} + a_5 \times G_i + \varepsilon_{v_i} & (\text{équation 15}) \\ h_{ij} = 1,3 + \frac{(b_0 + (a_0 + a_1 \times H_{0i} + a_2 \times N_i)) d_{ij}}{[b_1 + (a_3 + a_4 \times H_{0i} + a_5 \times G_i)] + d_{ij}} + \varepsilon_{h_{ij}} & (\text{équation 16}) \end{cases}
 \end{aligned}$$

Le modèle hauteur-diamètre généralisé, tel que présenté dans les deux systèmes d'équations (S1 et S2), comporte des paramètres fixes ($\mathbf{b}_i$) ainsi que des paramètres associés aux caractéristiques dendrométriques des placettes ($\mathbf{a}_i$). Les variables ou caractéristiques dendrométriques des placettes utilisées pour expliquer les composantes aléatoires estimées au niveau des placettes par les MNL-EM sont identiques à celles employées dans le modèle généralisé. Le système d'équations permet d'ajuster simultanément, en fonction des caractéristiques des placettes, les composantes aléatoires (paramètres : $\mathbf{a}_i$) ainsi que le modèle hauteur-diamètre généralisé (paramètres : $\mathbf{a}_i$ et $\mathbf{b}_i$). L'avantage de ce système est que les paramètres $\mathbf{a}_i$ doivent être identiques dans toutes les équations du système.

Critères de comparaison et de validation des modèles étudiés

Pour la sélection des deux modèles non-linéaires à effets fixes (MNL-EF) à retenir pour la prédiction de la hauteur des arbres en fonction de leur dhp pour chacune des deux espèces étudiées (pin maritime et thuya), différents critères statistiques mesurant la capacité d'ajustement des modèles testés, basés sur des analyses numériques et graphiques des résidus ont été utilisés. Les analyses numériques ont concerné le biais (Biais : moyenne des résidus), la variance résiduelle (σ_e^2), le coefficient de détermination ajusté (R_{aj}^2), le test de Ryan-Joiner (Ryan et Joiner, 1976) relatif à la normalité de la distribution des résidus et les deux critères d'information AIC (*Akaike's Information Criterion*) et BIC (*Schwarz's Bayesian Information Criterion*). Les analyses graphiques ont concerné la présentation des quantiles normaux (*QQ-probability plots*) des résidus et la projection des résidus en fonction des valeurs prédites (homoscédasticité des erreurs d'estimations). Une validation croisée (*cross-validation*) a été effectuée afin de tester la capacité prédictive des modèles étudiés. Des résidus PRESS (*Prediction Sum of Squares*), ou erreurs de prédiction, ont été calculés. Ces résidus sont équivalents aux résidus obtenus en omettant chaque fois une observation de la liste des données, en ajustant les paramètres de l'équation avec les autres observations restantes, en estimant la réponse de l'observation omise et en comparant la valeur prédite avec celle estimée :

$$e_{ij} = h_{ij} - \hat{h}_{ij,-j}, \quad (i = 1, 2, \dots, k \text{ et } j = 1, 2, \dots, n_i)$$

où h_{ij} est la hauteur observée de l'arbre j dans la placette i , $\hat{h}_{ij,-j}$ est la hauteur estimée de l'arbre j (lorsque ce dernier est absent des données utilisées pour l'ajustement des paramètres de l'équation de régression), k est le nombre de placettes et n_i est le nombre d'arbres dans la placette i .

Chaque équation ou fonction possède dans ce cas $\sum_{i=1}^k n_i$ résidus PRESS et la quantité PRESS est définie comme suit (Sánchez-González et al., 2005 ; Sghaier et al., 2019, 2021) :

$$PRESS = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (h_{ij} - \hat{h}_{ij,-j})^2$$

Pour comparer la capacité prédictive des différentes fonctions à effets fixes hauteur-diamètre testées, les trois critères de prédiction suivants (Biais, σ_{ep}^2 et R_p^2) basés sur les résidus PRESS ont été calculés :

$$\begin{aligned}
 \bullet \text{ Biais}_p &= \frac{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (h_{ij} - \hat{h}_{ij,-j})}{\sum_{i=1}^k n_i} \\
 \bullet \sigma_{ep}^2 &= \frac{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (h_{ij} - \hat{h}_{ij,-j})^2}{\sum_{i=1}^k n_i - p} \\
 \bullet R_p^2 &= 1 - \frac{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (h_{ij} - \hat{h}_{ij,-j})^2}{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (h_{ij} - \bar{h}_{ij})^2}
 \end{aligned}$$

Pour les critères de comparaison utilisés (Biais, Biais_p, σ_e^2 , σ_{ep}^2 , AIC et BIC), plus les valeurs sont faibles, plus le modèle est meilleur. Pour les deux autres critères (R_{aj}^2 et R_p^2) qui déterminent la part de variabilité expliquée par le modèle ajusté (cas d'ajustement et de prédiction), plus les valeurs sont élevées, plus le modèle est meilleur.

Finalement, pour choisir la meilleure fonction non-linéaire à effets fixes hauteur-diamètre à retenir pour chacune des deux espèces étudiées, un classement des 7 fonctions ajustées (équations 1 à 7) de 1 à 7 (de la plus performante à la moins performante) selon les valeurs obtenues pour chacun des critères de comparaison considérés a été effectué. Après sommation des rangs obtenus par chaque fonction, celle qui présente la somme la plus faible a été retenue.

Méthodes et procédures d'ajustement des modèles étudiés

Les ajustements des différentes fonctions à effets fixes et des deux systèmes d'équation S1 et S2 ont été effectués à l'aide de la procédure PROC MODEL de SAS/ETS, en utilisant l'algorithme de Marquardt. Pour les modèles à effets mixtes, l'ajustement a été réalisé via la procédure NLMIXED du package SAS/ETS 9 (SAS Institute, 2004), avec la méthode du maximum de vraisemblance (ML) comme méthode d'estimation. Pour calculer l'intégrale sur les effets aléatoires, c'est la quadrature gaussienne adaptative telle que décrite par Pinheiro et Bates (2000) qui a été utilisée par la procédure NLMIXED.

Résultats

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes (MNL-EF)

L'ajustement et la comparaison des sept fonctions à effets fixes hauteur-diamètre (équations 1 à 7) du tableau II, menés séparément sur les données des deux espèces forestières étudiées (pin maritime et thuya), ont permis de sélectionner la fonction équation 6 (Weibull) pour le pin maritime et la fonction équation 7 (Michaelis-Menten) pour le thuya. Tous les paramètres des deux fonctions non-linéaires retenues pour prédire la hauteur d'un arbre en fonction de son dhp (équation 6 pour le pin maritime, et équation 7 pour le thuya) sont très hautement significatifs ($p < 0,001$) avec des variances résiduelles (σ_e^2) de 8,55 pour le pin maritime (équation 6) et 1,09 pour le thuya (équation 7). Toutefois, la part de variabilité expliquée par ces deux équations reste faible (49 % pour le pin maritime, et 38 % pour le thuya). Cette différence de précision d'environ 11 % de la relation hauteur-diamètre en faveur du pin maritime peut être expliquée par la forme des arbres de ces deux espèces forestières et la nature des peuplements (peuplements naturels pour le thuya et artificiels pour le pin maritime).

Les figures A1 présentent graphiquement, pour le pin maritime (figure A1a) et le thuya (figure A1b) respectivement, la projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et les *QQ-probability plots* des résidus issus des modèles non-linéaires à effets fixes, à savoir l'équation 6 pour le pin maritime et l'équation 7 pour le thuya. Cette figure montre que la normalité de la distribution des résidus issus des deux modèles peut être acceptée pour le pin maritime (figure A1a) et s'écarte légèrement de la normalité pour le thuya (figure A1b). L'homoscédasticité, ou la constance de la variance des erreurs, peut être considérée comme acceptée pour les deux fonctions non-linéaires à effets fixes hauteur-diamètre retenues.

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets mixtes (MNL-EM)

Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.)

Le tableau A1 (annexe A2) présente pour le pin maritime les statistiques d'ajustement de l'équation 6 (MNL-EF) sans aucun effet aléatoire, puis l'équation 8 (MNL-EM) en considérant un, deux ou trois paramètres aléatoires associés aux différentes combinaisons des paramètres fixes (b_0 ; b_1 ; b_2 ; b_0 et b_1 ; b_0 et b_2 ; b_1 et b_2 ou b_0 , b_1 et b_2). D'après les résultats de ce tableau, les valeurs les plus faibles pour la variance résiduelle σ_e^2 (2,2708), AIC (3185,0) et BIC (3196,2), avec la valeur la plus élevée pour R_{aj}^2 (0,8629) sont obtenues avec la fonction équation 8 (MNL-EM) en considérant un seul paramètre aléatoire (u) associé au paramètre fixe b_0 .

Par comparaison au même modèle non-linéaire à effets fixes (équation 6), le nouveau modèle non-linéaire à effets mixtes (équation 11) qui fait intervenir un seul para-

mètre aléatoire associé à l'asymptote horizontale (b_0), a permis de réduire la variance résiduelle (σ_e^2) de 73 %.

Le tableau III présente les estimations des valeurs des paramètres fixes et des composantes de variance, avec les erreurs-standards et les niveaux de probabilité pour l'effet mixte non-linéaire dans la fonction équation 11, faisant intervenir un seul paramètre aléatoire associé au paramètre fixe b_0 .

Tableau III.

Estimations des paramètres et des composantes de variance avec les statistiques d'ajustement pour la fonction non linéaire à effets mixtes (équation 11) hauteur-diamètre pour le pin maritime.

Parameter estimates and variance components with fit statistics for the non-linear mixed-effects function (equation 11) height-diameter for maritime pine.

Paramètres	Valeur estimée	Erreur-standards	Valeur de t	Pr > t
b_0	16,2528	1,4229	11,42	< 0,0001
b_1	-0,1172	0,0270	-4,35	< 0,0001
b_2	0,7669	0,1245	6,16	< 0,0001
σ_e^2	2,2708	0,1195	19,00	< 0,0001
σ_u^2	16,6343	4,3606	3,81	0,0003

La figure A2a (annexe A2) présente la projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et les *QQ-probability plots* des résidus issus du modèle non-linéaire à effets mixtes pour le pin maritime (équation 11) avec comme effet aléatoire u .

Thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.)

Comme pour le pin maritime, le tableau A2 (annexe A2) présente les valeurs de la variance résiduelle (σ_e^2), AIC, BIC et R_{aj}^2 issues des ajustements de la fonction équation 7 (MNL-EF) pour le thuya, en ne considérant aucun effet aléatoire, et celles de la fonction équation 9 (MNL-EM) en considérant un seul paramètre aléatoire associé au paramètre fixe (b_0 ou b_1) et deux paramètres aléatoires associés aux deux paramètres fixes (b_0 et b_1). D'après les résultats du tableau A2 pour les paramètres fixes ou aléatoires, les valeurs les plus faibles pour la variance résiduelle σ_e^2 (0,4538), AIC (1 376,6) et BIC (1 385,8), et la valeur la plus élevée pour R_{aj}^2 (0,7442) sont obtenues avec la fonction équation 9 (MNL-EM) en considérant les deux paramètres aléatoires (u , v) associés aux deux paramètres fixes b_0 et b_1 . Ce résultat montre que le meilleur modèle de prédiction hauteur-diamètre pour le thuya est le modèle non-linéaire à effets mixtes avec deux paramètres aléatoires (équation 9). Ce modèle non-linéaire à effets mixtes conte-

Tableau IV.

Estimations des paramètres et des composantes de variance avec les statistiques d'ajustement pour la fonction non linéaire à effets mixtes (équation 9) hauteur-diamètre pour le thuya.

Parameter estimates and variance components with fit statistics for the non-linear mixed-effects function (equation 9) height-diameter for thuya.

Paramètres	Valeur estimée	Erreur-standard	Valeur de t	Pr > t
b_0	7,2533	0,3916	18,52	< 0,0001
b_1	7,9357	1,0448	7,60	< 0,0001
σ_e^2	0,4538	0,0283	16,06	< 0,0001
σ_u^2	0,8848	1,0773	0,82	0,4155
σ_v^2	4,9676	5,8569	0,85	0,4006
σ_{uv}	-0,5083	2,2137	-0,23	0,8194

Pr : probabilité ; t : valeur du test t de comparaison de moyenne ; σ_e^2 : variance des erreurs.

nant les deux paramètres aléatoires associés aux deux paramètres fixes b_0 et b_1 réduit de 58 % la variance résiduelle (σ_e^2) par rapport à un modèle non-linéaire à effets fixes (MNL-EF) (équation 7).

Les estimations des valeurs des paramètres fixes et des composantes de variance, avec les erreurs-standards et les niveaux de probabilité pour les effets mixtes non-linéaires dans la fonction équation 9, associant des paramètres aléatoires (u , v) aux deux paramètres fixes b_0 et b_1 , sont données dans le tableau IV.

La figure A2b (annexe A2) présente la projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et QQ-probability plots des résidus issus du modèle non-linéaire à effets mixtes pour le thuya (équation 9) avec des effets aléatoires : u et v . En comparaison avec les deux graphiques de la figure A1b, la figure A2b montre que la transition d'un modèle non-linéaire à effets fixes hauteur-diamètre vers un modèle non-linéaire à effets mixtes a permis de réduire l'ordre de grandeur des erreurs, tout en améliorant à la fois leur constance (homoscédasticité) et leur normalité.

Modèles non-linéaires hauteur-diamètre généralisés (MNL-G)

Les modèles non-linéaires hauteur-diamètre généralisés (MNL-G) considérés dans cette étude consistent à transformer ou à calibrer les modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets mixtes (MNL-EM) ajustés pour le pin mari-

time (équation 11) et le thuya (équation 9) en exprimant la composante aléatoire estimée de chaque paramètre ($\hat{u}$, $\hat{v}$) au niveau des placettes en fonction des variables caractéristiques des mêmes placettes (H_0 , D_0 , d_g , G et N). Les différentes composantes aléatoires déterminées et estimées par l'équation 11 ($\hat{u}$) pour le pin maritime et l'équation 9 ($\hat{u}$ et $\hat{v}$) pour le thuya, ont été reliées par régression linéaire aux variables explicatives (H_0 , D_0 , d_g , G et N). Cela a permis d'obtenir l'équation 12 pour le pin maritime, et les équations 14 et 15 pour le thuya.

Deux systèmes d'équations simultanées ont ainsi été construits et réajustés. Le système S1, pour le pin maritime, regroupe les équations 12 et 13, tandis que le système S2, pour le thuya, fait intervenir les équations 14, 15, et 16. Les résultats de l'ajustement de ces deux systèmes d'équations S1 et S2, sont les suivants :

Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.)

Les résultats de l'ajustement des équations du système S1 pour le pin maritime sont présentés au tableau V.

L'équation finale du modèle non-linéaire hauteur-diamètre généralisé ajusté pour le pin maritime est désormais donnée par l'équation suivante (équation 17) :

$$h = 1,3 + (0,5884 + 0,7995 \times H_0 + 0,0441 \times G) \times (1 - e^{-0,1303 \times d^{0,7932}}) \quad (\text{équation 17})$$

Les figures A3a et A4a (annexe A2) montrent, d'une part, la projection des résidus en fonction des hauteurs estimées ainsi que les QQ-probability plots des résidus issus de l'équation 17, et d'autre part, la projection des hauteurs observées et estimées par cette même équation en fonction du dhp.

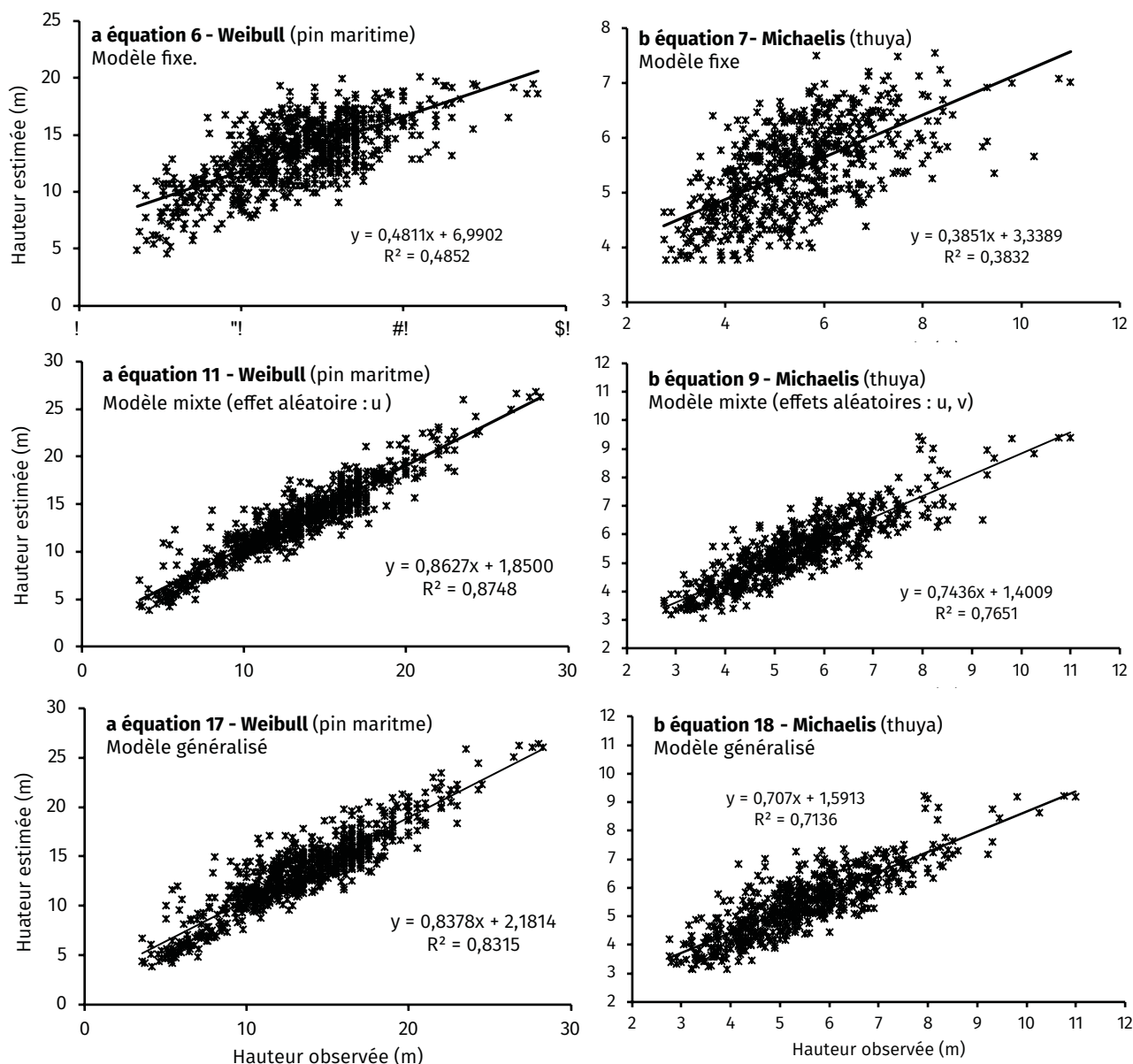
La figure 2a présente la projection des hauteurs estimées à l'aide des modèles non-linéaires à effets fixes (MNL-EF), mixtes (MNL-EM) et généralisés (MNL-G) « hauteur-diamètre » en fonction des hauteurs observées pour le pin maritime. Cette figure montre une amélioration notable du degré de linéarité entre les hauteurs observées et celles prédites par les modèles MNL-EM (équation 11) et MNL-G

Tableau V.

Estimation des paramètres avec les statistiques d'ajustement du système d'équations non-linéaires à effets mixtes S1 avec l'effet aléatoire u dépendant des caractéristiques des peuplements de pin maritime (H_0 et G).
Parameter estimation with fit statistics for the S1 system of non-linear mixed-effects equations with random effect u depending on the characteristics of the maritime pine stands (H_0 et G).

Variable	Équation	Paramètre	Valeur estimée	Erreur-standard	Valeur de t	Pr > t	σ_e^2	R_{aj}^2
Effet aléatoire u	12	a_0	-14,4692	0,1584	-91,33	< 0,0001	1,2117	0,9163
		a_1	0,7995	0,0128	62,61	< 0,0001		
		a_2	0,0441	0,0038	11,69	< 0,0001		
Hauteur totale h	13	b_0	15,0576	0,3717	40,51	< 0,0001	2,8049	0,8307
		b_1	-0,1303	0,0187	-6,96	< 0,0001		
		b_2	0,7932	0,0553	14,34	< 0,0001		

Pr : probabilité ; t : valeur du test t de comparaison de moyenne ; σ_e^2 : variance des erreurs observées ; R_{aj}^2 : coefficient de détermination ajusté.

**Figure 2.**

Projection des hauteurs estimées à l'aide des modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes, mixtes et généralisés en fonction des hauteurs observées pour le pin maritime (a) et le thuya (b).

Projection of heights estimated using non-linear fixed-effect, mixed-effect and generalised height-diameter models as a function of observed heights for maritime pine (a) and thuya (b).

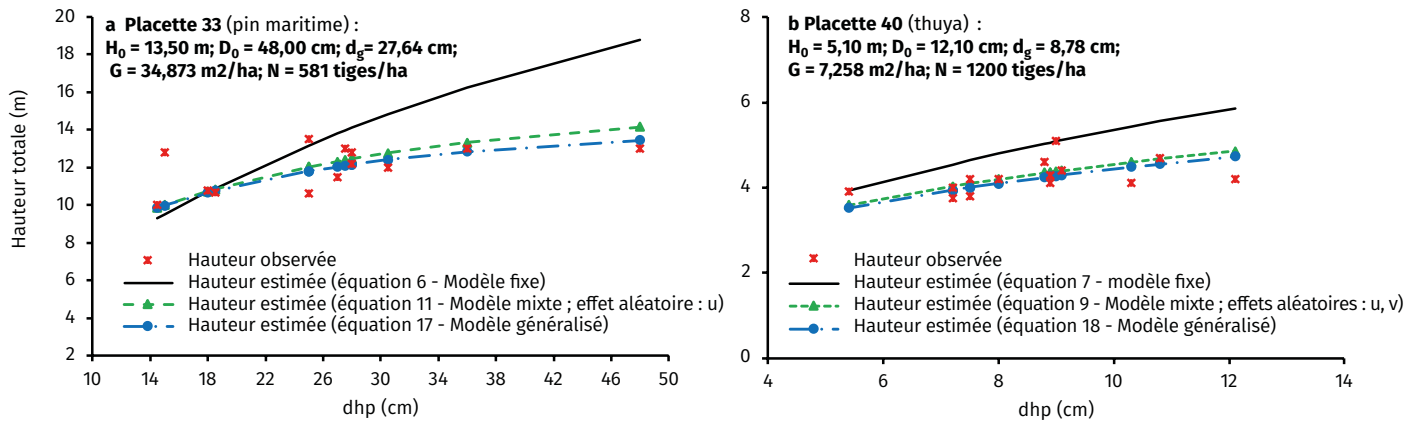
(équation 17) par rapport au modèle MNL-EF (équation 6). Quant à elle, la figure 3a présente sur le même graphique et en fonction du dhp, les hauteurs observées et celles estimées par les trois modèles non-linéaires (MNL-EF, MNL-EM et MNL-G) pour les arbres d'une placette choisie au hasard parmi celles mesurées pour le pin maritime. Cette figure met en évidence l'amélioration significative de l'ajustement et de la qualité de prédiction des modèles non-linéaires à effets mixtes (MNL-EM) et généralisés (MNL-G), par rapport au modèle non-linéaire à effets fixes (MNL-EF).

Thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.)

Le tableau VI présente les résultats de l'ajustement des équations du système S2.

L'équation finale du modèle non-linéaire hauteur-diamètre généralisé ajusté pour le thuya est désormais représentée par l'équation 18 suivante :

$$h = 1,3 + \frac{(3,3544 + 0,5058 \times H_0 + 0,000155 \times N) \times d}{(14,2858 - 0,8586 \times H_0 - 0,0567 \times G_i) + d} \quad (\text{équation 18})$$

**Figure 3.**

Projection en fonction du diamètre à hauteur de poitrine (dhp), des hauteurs observées et estimées à l'aide des modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes, mixtes et généralisés des arbres de deux placettes choisies au hasard parmi celles étudiées pour le pin maritime (a) et le thuya (b). H_0 et D_0 : hauteur et diamètre dominants de la placette ; d_g : diamètre quadratique moyen de la placette ; G : surface terrière par hectare ; N : nombre de tiges par hectare.

Projection, as a function of diameter at breast height (dbh), of heights observed and estimated using non-linear fixed-effect, mixed-effect and generalised height-diameter models of trees in two plots chosen at random from those studied for maritime pine (a) and thuya (b). H_0 and D_0 : dominant height and diameter of the plot; d_g : root mean square diameter of the plot; G : basal area per hectare; N : number of stems per hectare.

Tableau VI.

Estimation des paramètres avec les statistiques d'ajustement du système d'équations non-linéaires à effets mixtes S2 avec les effets aléatoires u et v dépendant des caractéristiques des peuplements de thuya (H_0 , N et G).

Parameter estimation with fit statistics for the S2 system of non-linear mixed-effects equations with random effects u and v depending on the characteristics of the thuya stands (H_0 , N and G).

Variable	Équation	Paramètre	Valeur estimée	Erreur-standard	Valeur de t	Pr > t	σ_e^2	R_{aj}^2
Effet aléatoire u	14	a_0	-3,7599	0,053	-70,95	< 0,0001	0,0611	0,889
		a_1	0,5058	7,74E-3	65,35	< 0,0001		
		a_2	1,55E-4	1,20E-5	12,83	< 0,0001		
Effet aléatoire v	15	a_3	6,7113	0,1612	41,64	< 0,0001	0,5537	0,8072
		a_4	-0,8586	0,0282	-30,5	< 0,0001		
		a_5	-0,0567	3,97E-3	-14,26	< 0,0001		
Hauteur totale h	16	b_0	7,1143	0,2268	31,37	< 0,0001	0,5111	0,7109
		b_1	7,5745	0,5576	13,58	< 0,0001		

Pr : probabilité ; t : valeur du test t de comparaison de moyenne ; σ_e^2 : variance des erreurs observées ; R_{aj}^2 : coefficient de détermination ajusté.

La figure A3b (annexe A2) présente la projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) ainsi que les *QQ-probability plots* des résidus issus de l'équation 18. La figure A4b (annexe A2) montre la projection des hauteurs observées et estimées par cette même équation en fonction du dhp.

Comme pour le pin maritime, la figure 2b illustre l'amélioration du degré de linéarité entre les hauteurs observées et celles prédites par les modèles MNL-EM (équation 9) et MNL-G (équation 18), par rapport au modèle MNL-EF (équation 7) pour le thuya. La figure 3b présente, en fonction du DBH, les hauteurs observées d'une placette de thuya ainsi que celles prédites par les trois mêmes modèles. Cette figure met en évidence la supériorité des modèles MNL-EM et MNL-G par rapport au modèle MNL-EF dans la prédiction de la hauteur des arbres en fonction de leur diamètre à hauteur de poitrine (dhp).

Discussion

Pour développer des modèles hauteur-diamètre généralisés pour le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et le thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) en Tunisie, sept fonctions non-linéaires à effets fixes (équation 1 à équation 7) ont été ajustées dans un premier temps. Parmi les sept fonctions non-linéaires à effets fixes testées, les deux présentant les meilleures caractéristiques d'ajustement (Biais, σ_e^2 , AIC, BIC, R_{aj}^2) et de prédiction (biais, Biais_p, σ_{ep}^2 , R_p^2) ont été retenues : l'équation 6 (Weibull) pour le pin maritime et l'équation 7 (Michaelis-Menten) pour le thuya, avec des coefficients de détermination ajustés de l'ordre de 49 % et 38 %, respectivement. Ledo *et al.* (2016) ont testé 12 équations hauteur-diamètre ajustées sous leur forme fixe sur des données collectées localement pour des arbres de différentes espèces dans trois forêts tropicales. Comme dans le cas de notre étude, ces derniers ont constaté que la fonction Weibull à trois paramètres, suivie de la fonction Michaelis-Menten, génèraient les plus faibles erreurs et biais dans l'estimation de la hauteur. Toutefois, plusieurs études ont montré que cette approche simple de modélisation risquerait de ne pas permettre une estimation précise de toutes les relations hauteur-diamètre au sein des différents types de peuplements. En effet, Corral-Rivas *et al.* (2019) ont comparé dix modèles hauteur-diamètre généralisés pour sept espèces de pins à Durango, au Mexique. Ils ont affirmé que la modélisation de la relation hauteur-diamètre en utilisant uniquement le diamètre pourrait ne pas être suffisamment flexible pour s'adapter aux diverses dynamiques de peuplement et aux conditions sylvicoles variées. D'un autre côté, pour développer des modèles hauteur-diamètre pour les pinèdes grises et les épinettes noires à l'échelle provinciale et éco-régionale du Québec et de l'Alberta, Chourou (2014) a testé 21 modèles linéaires et non-linéaires sous leur forme fixe. Les résultats obtenus ont montré que les modèles hauteur-diamètre conçus à l'échelle provinciale sont imprécis à l'échelle éco-régionale et dépendent fortement des variations environnementales.

Pour améliorer la qualité de prédiction des deux fonctions retenues, en tenant compte des conditions locales spécifiques à chaque placette, chacune des deux fonctions retenues a été transformée en un modèle non-linéaire à effets mixtes (équation 8 pour le pin maritime et équation 9 pour le thuya). Dans ces modèles, à chaque paramètre ou coefficient de régression fixe (identique pour tous les arbres des différentes placettes) a été ajoutée une composante aléatoire qui varie en fonction des placettes de mesure. Ces composantes aléatoires représentent les déviations autour des paramètres fixes du modèle. La technique de modélisation non-linéaire à effets mixtes est largement utilisée dans la modélisation hauteur-diamètre (Calama *et al.*, 2004 ; Dorado *et al.*, 2006 ; Crecente-Campo *et al.*, 2009 ; Paulo *et al.*, 2011 ; Ercanli *et al.*, 2015 ;

Bronisz *et al.*, 2020 ; Ogana *et al.*, 2020 ; Santiago-García *et al.*, 2020). L'ajustement des deux équations non-linéaires à effets mixtes (équation 8 et équation 9), en prenant en compte les différentes combinaisons des composantes aléatoires (u , v et w) associées aux composantes fixes (b_0 , b_1 et b_2), a permis de retenir les deux modèles non-linéaires à effets mixtes suivants : l'équation 11 avec une composante aléatoire (u) associée au paramètre fixe b_0 pour le pin maritime et l'équation 9 avec deux composantes aléatoires (u et v) associées aux paramètres fixes b_0 et b_1 pour le thuya. Par comparaison avec les modèles non-linéaires à effets fixes (équation 6 et équation 7), les modèles à effets mixtes (équation 11 et équation 9) ont permis de réduire la variance résiduelle de 73 % pour le pin maritime et de 58 % pour le thuya. De plus, ils ont amélioré le taux de variation expliquée, passant R_{aj}^2 de 49 % à 86 % pour le pin maritime et de 38 % à 74 % pour le thuya.

L'inconvénient des modèles à effets mixtes réside dans le fait qu'ils ne peuvent être appliqués qu'à des arbres situés dans des placettes pour lesquelles les composantes aléatoires ont déjà été estimées. Pour élargir leur domaine d'application et permettre leur utilisation sur des arbres présents dans des peuplements non échantillonnés, il est nécessaire de les calibrer ou de les généraliser. La prédiction des effets aléatoires qui nécessite la détermination préalable des caractéristiques dendrométriques de la parcelle en question permet une amélioration très significative de la précision dans les prédictions de la hauteur par rapport aux seuls composantes fixes (Hall *et al.*, 2004 ; Lappi *et al.*, 1988). À ce niveau, différentes caractéristiques du peuplement ont été calculées et testées pour la prédiction des composantes aléatoires dans un modèle à effets mixtes. Le diamètre quadratique moyen (d_g) à hauteur de poitrine et la hauteur moyenne (H_m) ont été pris en considération dans plusieurs modèles précédents hauteur-diamètre (Bruchwald *et al.*, 1994 ; Zasada, 2000). Les modèles hauteur-diamètre peuvent également inclure les conditions du site d'étude (Mensah *et al.*, 2018) ou une combinaison de différentes caractéristiques telles que la qualité du site (Site index) et la surface terrière (G) comme prédicteurs (Fu *et al.*, 2016). En ce qui concerne notre étude, les composantes aléatoires estimées ($\hat{u}$) dans l'équation 11 pour le pin maritime et ($\hat{u}$ et $\hat{v}$) dans l'équation 9 pour le thuya ont été mises en relation par régression linéaire en fonction des caractéristiques dendrométriques des placettes (H_0 , D_0 , d_g , H_m , d_m , N et G). Cette approche de calibration des modèles hauteur-diamètre généralisés, qui prend en compte les caractéristiques dendrométriques des placettes comme covariables, a été adoptée par plusieurs auteurs, notamment Calama *et al.* (2004). Les covariables identifiées comme les meilleurs prédicteurs des composantes aléatoires à l'échelle des placettes dans notre étude étaient la hauteur dominante (H_0), la densité (N) et la surface terrière (G). Bien que les deux variables explicatives, N et G, soient généralement corrélées, elles n'apparaissent ensemble dans aucune des trois équations (équation 12, équation 14 et équation 15) relatives à la prédiction des effets aléatoires. En conséquence, aucun problème de colinéarité n'a

été détecté lors de l'ajustement de ces équations. Dans ces équations, à l'exception de la hauteur dominante, qui est facile à mesurer, les deux autres variables (G et N) ne nécessitent aucune mesure supplémentaire, étant donné qu'elles peuvent être dérivées directement à partir des diamètres et du nombre d'arbres dans la placette. Ainsi, deux systèmes d'équations simultanées, S1 (pin maritime) et S2 (thuya), ont été élaborés et ajustés, aboutissant aux modèles hauteur-diamètre généralisés de l'équation 17 pour le pin maritime et de l'équation 18 pour le thuya. Comparés aux modèles hauteur-diamètre non-linéaires à effets fixes (équation 6 et équation 7), les modèles hauteur-diamètre généralisés (équation 17 et équation 18) ont permis de réduire la variance résiduelle de 67 % pour le pin maritime et de 53 % pour le thuya, tout en augmentant la proportion de variance expliquée, passant de 49 % à 83 % pour le pin maritime et de 38 % à 71 % pour le thuya.

Finalement, il est important de rappeler que l'utilisation de modèles à effets mixtes généralisés permet une prédiction flexible des paramètres modélisés. En effet, dans le cas où il y a un manque de mesures, seuls les effets fixes peuvent être utilisés, en réduisant bien évidemment le degré de précision des estimations.

Conclusion

Dans cette étude, différentes fonctions de croissance non-linéaires à effets fixes ont été ajustées et évaluées, permettant d'établir des relations hauteur-diamètre pour des arbres croissants dans des peuplements forestiers de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et de thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) en Tunisie. Parmi les fonctions étudiées, la fonction de Weibull (Yang *et al.*, 1978) et celle de Michaelis-Menten (Michaelis et Menten, 1913 ; dans Ogana *et al.*, 2020), qui expriment la hauteur totale d'un arbre en fonction de son dhp, ont présenté les meilleurs résultats prédictifs pour le pin maritime et le thuya, respectivement. De plus, une procédure de modélisation des effets mixtes non-linéaires des modèles retenus a été utilisée pour estimer simultanément les paramètres fixes et aléatoires. La procédure de modélisation à effets mixtes non-linéaires a amélioré considérablement les résultats prédictifs dans les relations hauteur-diamètre par rapport aux modèles non-linéaires à effets fixes. Par comparaison à la technique de modélisation à effets fixes, cette approche de modélisation à effets mixtes a permis de réduire la variance résiduelle des estimations de 73 % et 58 % pour le pin maritime et le thuya, respectivement. Des modèles hauteur-diamètre



Photo 2.

Peuplement naturel de thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) à Jbel Latrech (Cap-Bon) en Tunisie.

Natural stand of thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) at Jbel Latrech (Cap Bon) in Tunisia.

Photo : Tahar Sghaier.

généralisés ont été par la suite développés. Ces modèles généralisés, obtenus en mettant en relation les effets aléatoires estimés par les modèles non-linéaires à effets mixtes en fonction des caractéristiques dendrométriques calculées au niveau de la placette, ont permis de réduire la variance résiduelle des estimations de 67 % et 53 % pour le pin maritime et le thuya, respectivement, par comparaison aux modèles non-linéaires à effets fixes. Ces modèles généralisés, à la fois pratiques et directement applicables aux peuplements de pin maritime et de thuya en Tunisie, offriront aux gestionnaires forestiers et aux sylviculteurs un moyen d'obtenir des prédictions précises de la hauteur des arbres en se basant uniquement sur le diamètre des arbres, la hauteur dominante, la surface terrière et la densité du peuplement. Ils constitueront ainsi des outils précieux pour la gestion et l'aménagement des peuplements des deux espèces étudiées en Tunisie.

Remerciements

Les auteurs adressent leurs vifs remerciements aux techniciens de l'INRGREF – Hatem Trabelsi, Ridha Krifi et Kanâan Daassi – pour leur engagement et leur efficacité dans la collecte des données sur le terrain.

Financement

Les données utilisées pour l'étude du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) proviennent d'un projet financé par les ressources propres du Laboratoire d'Écologie Forestière (LEF) relevant de l'Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts (INRGREF) en Tunisie.

Quant aux données relatives au thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.), elles ont été recueillies dans le cadre d'un projet de coopération bilatérale entre la Tunisie (INRGREF) et l'Espagne (INIA – Madrid), enregistré sous le numéro A/017275/08. Ce projet a été financé conjointement par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique (MERST) de Tunisie et par l'Agence Espagnole de Coopération Internationale au Développement (AECID).

Accès aux données

Les données utilisées pour l'élaboration des modèles hauteur-diamètre généralisés du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et du thuya (*Tetraclinis articulata* Vahl.) en Tunisie sont librement accessibles et disponibles gratuitement via le lien suivant :

<https://doi.org/10.5281/zenodo.15470202>

Annexes

Annexe A1

Théorie des modèles mixtes et estimation des effets aléatoires.

Theory of mixed models and estimation of random effects.

L'écriture d'un modèle non-linéaire à effets mixtes sous forme matricielle est la suivante, où y_i est une fonction non-linéaire :

$$y_i = f(\beta, b_i, x_i) + \varepsilon_i \quad (\text{équation A1})$$

avec $y_i = [y_{i1}, y_{i2}, \dots, y_{in_i}]^T$: vecteur de taille $n_i \times 1$ contenant la variable dépendante (hauteur) de la placette i ; $x_i = [x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in_i}]^T$: vecteur de taille $n_i \times 1$ contenant

la variable indépendante (diamètre) de la placette i ; $\varepsilon_i = [\varepsilon_{i1}, \varepsilon_{i2}, \dots, \varepsilon_{in_i}]^T$: vecteur des termes d'erreur résiduelle et n_i est le nombre d'arbres mesurés dans la placette i ; β est un vecteur colonne de taille $p \times 1$ des paramètres fixes communs à toutes les placettes (p : nombre de paramètres fixes dans le modèle) ; b_i est un vecteur colonne de taille $q \times 1$ associé aux effets aléatoires propres à chaque placette (q : nombre de paramètres aléatoires dans le modèle).

L'approche de modélisation des effets mixtes non-linéaires repose sur certaines hypothèses de base, notamment la distribution normale multivariée des termes d'erreur résiduelle et des paramètres d'effets aléatoires (Calama et Montero, 2004) :

$$b_i \sim N(0, D)$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, R_i)$$

où R_i et D sont des matrices diagonales en supposant que b_i et ε_i sont indépendants ; D est la matrice de variance-covariance non-structurée définie positive de taille $q \times q$ pour les effets aléatoires, représentant la variabilité entre les placettes, supposée être commune pour toutes les placettes (Meng et Huang, 2009) ; R_i est la matrice de variance-covariance qui représente la variabilité intra-placettes.

Les structures de variances-covariances ont été définies par les matrices D et R_i pour modéliser la variabilité aléatoire existant à l'intérieur et entre les placettes (Calama et Montero, 2004). En considérant trois paramètres aléatoires, u , v et w , la structure de la matrice D de variance-covariance est la suivante (Castedo et al., 2006) :

$$D = \begin{bmatrix} \sigma_u^2 & \sigma_{uv} & \sigma_{uw} \\ \sigma_{uv} & \sigma_v^2 & \sigma_{vw} \\ \sigma_{uw} & \sigma_{vw} & \sigma_w^2 \end{bmatrix}$$

avec σ_u^2 , σ_v^2 et σ_w^2 : variances des effets aléatoires ; σ_{uv} , σ_{uw} ; σ_{vw} : covariances entre les effets aléatoires.

L'autre composante de la variance-covariance, la matrice R_i , décrit la variabilité observée à l'intérieur des k placettes de mesures. Castedo et al. (2006) et Paulo et al. (2011) ont utilisé des structures simplifiées pour la matrice de variance-covariance R_i des placettes de mesures, en supposant que la variance au sein des placettes est homogène et que les résidus ne sont pas corrélés.

Les paramètres aléatoires u , v , i et w , pour une placette donnée ont été prédits à l'aide de la méthode des meilleurs prédicteurs linéaires non-biaisés (BLUPs : Best Linear Unbiased Predictors) (Lappi, 1991 ; Mehtätalo, 2004).

$$\hat{b}_i = \hat{D}Z_i^T(\hat{R}_i + Z_i\hat{D}Z_i^T)^{-1}x[y_i - f(\hat{\beta}, \hat{b}_i, x_i) + Z_i\hat{b}_i] \quad (\text{équation A2})$$

où $f(\cdot)$ est une fonction non-linéaire ; $\hat{\beta}$ est le vecteur ($p \times 1$) des estimations des paramètres fixes ; $\hat{D}$ est l'estimation de la matrice ($q \times q$) de variance-covariance des effets aléatoires au niveau de la placette (commune à toutes les placettes) ; $\hat{R}_i$ est l'estimation de la matrice ($k \times k$) des erreurs ; Z_i est la matrice ($k \times q$) qui comprend les dérivées partielles de f par rapport à b_i ; $\hat{b}_i$ est le vecteur ($q \times 1$) des estimations des paramètres aléatoires associés à la placette i . Puisque $\hat{b}_i$ apparaît des deux côtés de l'équation (équation A2), le processus doit être résolu de manière itérative (Lindstrom et Bates, 1990).

Tableau A1.

Statistiques d'ajustement pour les différentes combinaisons des effets aléatoires de la fonction non-linéaire à effets mixtes (équation 8) hauteur-diamètre pour le pin maritime.
Fit statistics for the different combinations of random effects of the non-linear mixed-effects function (equation 8) height-diameter for maritime pine.

Paramètres aléatoires	σ_e^2	AIC	BIC	R_{aj}^2
Aucun	8,5496	3 977,1	3 995,8	0,4839
b0	2,2708	3 185,0	3 196,2	0,8629
b1	2,286	3 193,0	3 204,2	0,8620
b2	2,3388	3 214,7	3 225,9	0,8588
b0 et b1	2,3143	3 246,6	3 262,2	0,8603
b0 et b2	2,283	3 197,5	3 213,1	0,8622
b1 et b2	3,3218	3 429,2	3 442,6	0,7995
b0, b1 and b2	3,129	3 697,5	3 719,9	0,8111

σ_e^2 : variance des erreurs observées ;
AIC : Akaike's Information Criterion ;
BIC : Schwarz's Bayesian Information Criterion ;
 R_{aj}^2 : coefficient de détermination ajusté.

Annexe A2

Tableaux et Figures.

Tables and figures.

Tableau A2.

Statistiques d'ajustement pour les différentes combinaisons des effets aléatoires de la fonction non-linéaire à effets mixtes (équation 9) hauteur-diamètre pour le thuya.
Fit statistics for the different combinations of random effects of the non-linear mixed-effects function (equation 9) height-diameter for thuya.

Paramètres aléatoires	σ_e^2	AIC	BIC	R_{aj}^2
Aucun	1,091	1 743,4	1 756,5	0,3837
b0	0,4586	1 379,0	1 386,6	0,7410
b1	0,4639	1 378,8	1 386,5	0,7394
b0 et b1	0,4538	1 376,6	1 385,8	0,7442

σ_e^2 : variance des erreurs observées ;
AIC : Akaike's Information Criterion ;
BIC : Schwarz's Bayesian Information Criterion ;
 R_{aj}^2 : coefficient de détermination ajusté.

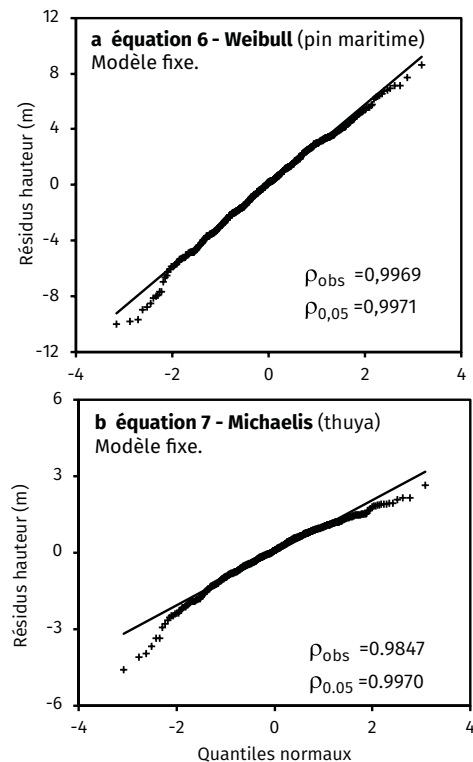
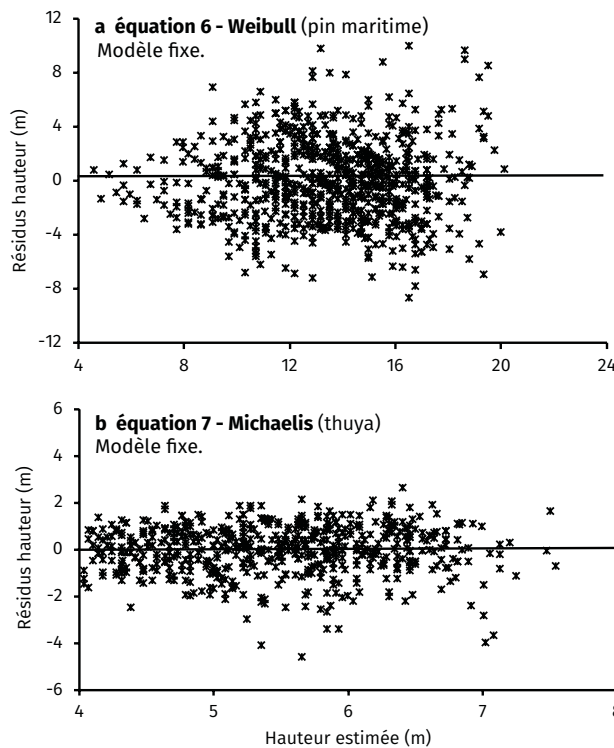
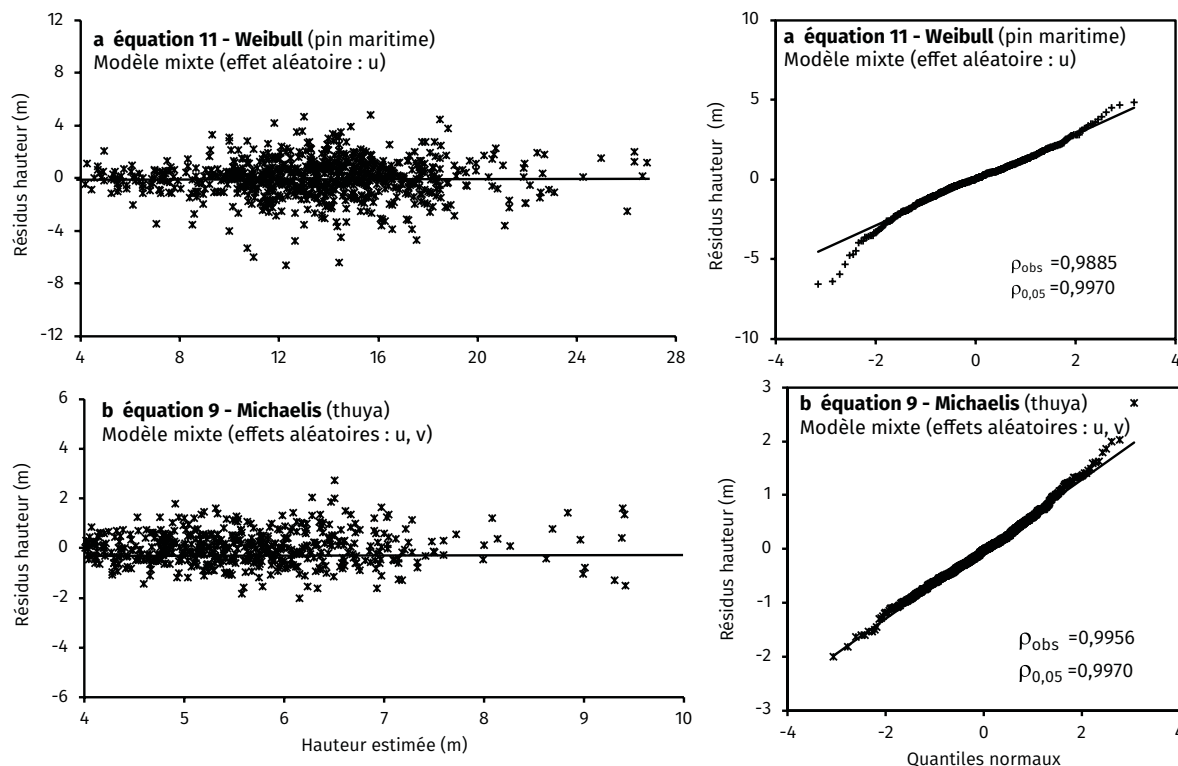


Figure A1.

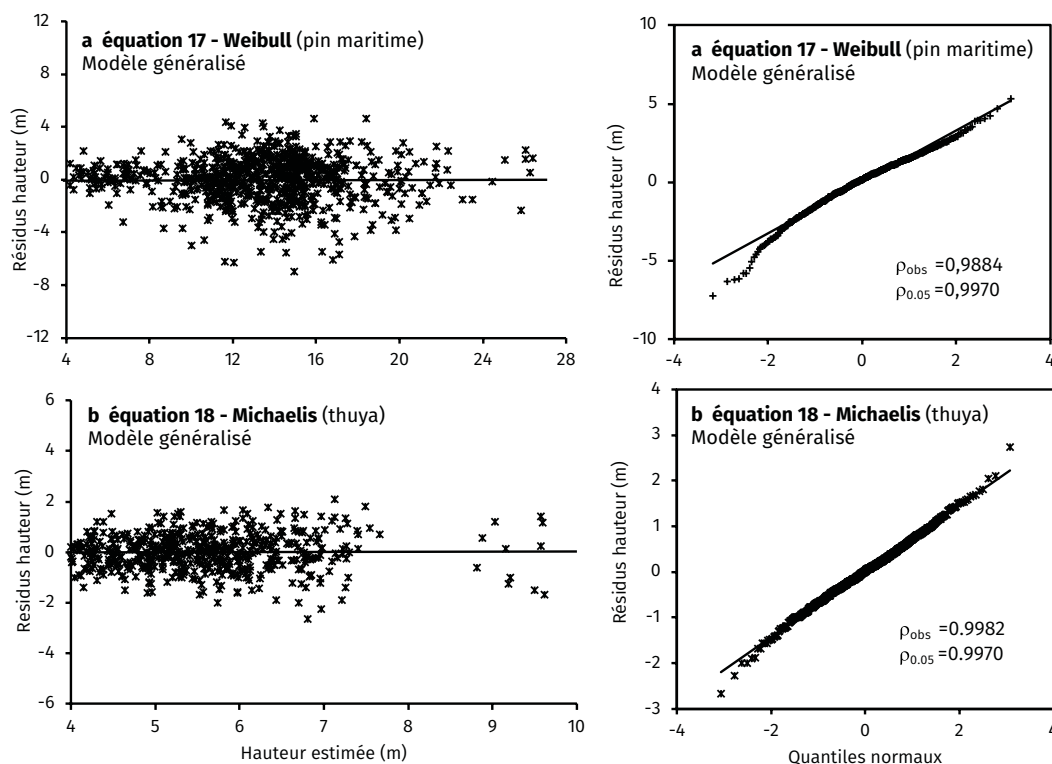
Projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et QQ-probability plots des résidus issus des modèles non-linéaires hauteur-diamètre à effets fixes pour le pin maritime (équation 6 ; figure A1a) et le thuya (équation 7 ; figure A1b).

Projection of residuals as a function of estimated heights (homoscedasticity) and QQ-probability plots of residuals from non-linear height-diameter fixed-effect models for maritime pine (equation 6; figure A1a) and thuya (equation 7; figure A1b).

**Figure A2.**

Projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et QQ-probability plots des résidus issus du modèle non-linéaire hauteur-diamètre à effets mixtes (effet aléatoire : u) pour le pin maritime (équation 11 ; figure A2a) et (effets aléatoires : u, v) pour le thuya (équation 9 ; figure A2b).

Projection of residuals as a function of estimated heights (homoscedasticity) and QQ-probability plots of residuals from the non-linear height-diameter mixed-effects model (random effect: u) for maritime pine (equation 11; figure A2a) and (random effects: u, v) for thuya (equation 9; figure A2b).

**Figure A3.**

Projection des résidus en fonction des hauteurs estimées (homoscédasticité) et QQ-probability plots des résidus issus du modèle non-linéaire hauteur-diamètre généralisé pour le pin maritime (équation 17 ; figure A3a) et le thuya (équation 18 ; figure A3b).

Projection of residuals as a function of estimated heights (homoscedasticity) and QQ-probability plots of residuals from the generalised non-linear height-diameter model for maritime pine (equation 17; figure A3a) and thuya (equation 18; figure A3b).

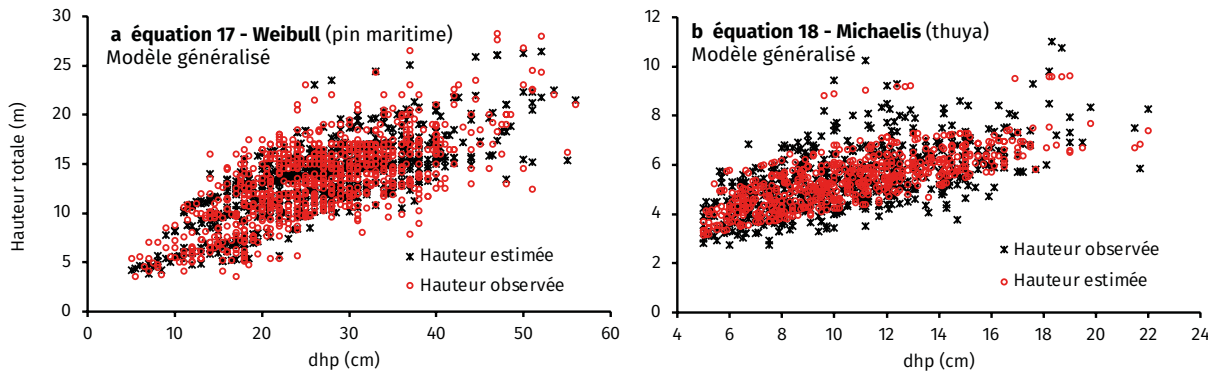


Figure A4.

Projection en fonction du dhp des hauteurs observées et celles estimées à l'aide du modèle non-linéaire hauteur-diamètre généralisé pour le pin maritime (équation 17 ; figure A4a) et le thuya (équation 18 ; figure A4b).
Projection as a function of dhp of the observed heights and those estimated using the generalised non-linear height-diameter model for maritime pine (equation 17; figure A4a) and thuja (equation 18; figure A4b).

Références

- Abouba, M. (2014). Modélisation de la croissance en diamètre des espèces de Pin du site de Haouaria en Tunisie. PFE de master en statistique, orientation Biostatistique. Gembloux Agro-Bio-Tec, Université de Liège, Belgique, 81 p.
- Adame, P., Del Río, M., Cañellas, I. (2008). A mixed nonlinear height-diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). *Forest Ecology And Management*, 256(12), 8898. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.006>
- Adamec, Z., Drápela, K. (2016). Comparison of parametric and nonparametric methods for modeling height-diameter relationships. *iForest - Biogeosciences And Forestry*, 10(1), 18. <https://doi.org/10.3832/ifer1928-009>
- Bronisz, K., Mehtätalo, L. (2020). Mixed-effects generalized height-diameter model for young silver birch stands on post-agricultural lands. *Forest Ecology And Management*, 460, 117901. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117901>
- Bruchwald, A., Wroblewski, L. (1994). Uniform height curves for norway spruce stands. *Folia Forestalia Polonica: Series A - Forestry*, 36, 4347. <http://yadda.icm.edu.pl/yadda/element/bwmeta1.element.agro-article-27ea494c-a2ac-4eb9-b389-e2c0271d0d2a>
- Calama, R., Montero, G. (2004). Interregional nonlinear height-diameter model with random coefficients for stone pine in Spain. *Canadian Journal Of Forest Research*, 34(1), 150163. <https://doi.org/10.1139/x03-199>
- Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W., Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal Of Forest Research*, 24(2), 337349. <https://doi.org/10.1139/x94-046>
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Barrio, M., Sánchez, M., von Gadow, K. (2006). A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northeastern Spain. *Forest Ecology And Management*, 229(1-3), 202-213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.028>

Çatal, Y. (2018). A Height-Diameter Model for Brutian Pine (*Pinus brutia* Ten.) Plantations in Southwestern Turkey. *Applied Ecology And Environmental Research*, 16(2), 14451459. https://doi.org/10.15666/aeer/1602_14451459

Chourou, W. (2014). Développement et évaluation des modèles hauteur-diamètre des pins gris et des épinettes noires à l'échelle provinciale et écorégionale de l'Alberta et du Québec. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal, 71 p. <https://archipel.uqam.ca/6143/1/M13330.pdf>

Corral-Rivas, S., Silva-Antuna, A. M., Quinonez-Barraza, G. (2019). A generalized nonlinear height-diameter model with mixed-effects for seven *Pinus* species in Durango, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 10(53), 86-117. https://www.researchgate.net/publication/334260205_A_generalized_non-linear_height-diameter_model_with_mixed-effects_for_seven_Pinus_species_in_Durango_Mexico

Crecente-Campo, F., Tomé, M., Soares, P., Diéguez-Aranda, U. (2009). A generalized nonlinear mixed-effects height-diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *Forest Ecology And Management*, 259(5), 943952. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.11.036>

Curtis, R. O. (1967). Height-Diameter and Height-Diameter-Age Equations for Second-Growth Douglas-Fir. *Forest Science*, 13(4), 365375. <https://doi.org/10.1093/forestscience/13.4.365>

DGF (1995). Résultats du premier inventaire forestier national en Tunisie. Ministère de l'Agriculture, 88 p.

Dorado, F. C., Diéguez-Aranda, U., Anta, M. B., Rodríguez, M. S., Von Gadow, K. (2006). A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain. *Forest Ecology And Management*, 229(13), 202213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.028>

Ercanli, I., Gunlu, A., Başkent, E. Z. (2015). Mixed effect models for predicting breast height diameter from stump diameter of Oriental beech in Göldağ. *Scientia Agricola*, 72(3), 245251. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2014-0225>

Ercanli, I. (2015). Nonlinear mixed effect models for predicting relationships between total height and diameter of oriental beech trees in Kestel, Turkey. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente (En Línea)/Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente*, 21(2), 185202. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.02.006>

- Essoussi, I., Sghaier, T. (2024). Développement des équations de volume total et des volumes à diamètre et longueur variables des grumes d'arbres individuels du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en Tunisie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 359, 525. <https://doi.org/10.19182/bft2024.359.a37165>
- Fang, Z., Bailey, R. (1998). Height-diameter models for tropical forests on Hainan Island in southern China. *Forest Ecology And Management*, 110(13), 315327. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(98\)00297-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(98)00297-7)
- Fortin, M., Sylvain, B., Saucier, J. P., Labbé, F. (2009). Une relation hauteur-diamètre tenant compte de l'influence de la station et du climat pour 20 espèces commerciales du Québec. Mémoire de recherche forestière n° 153. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de la Recherche Forestière. https://www.researchgate.net/publication/215919335_Une_relation_hauteur-diametre_tenant_compte_de_l'influence_de_la_station_et_du_climat_pour_20_especes_commerciales_du_Quebec
- Ferguson, I. S., Leech, J. W. (1978). Generalized Least Squares Estimation of Yield Functions. *Forest Science*, 24(1), 27–42. <https://doi.org/10.1093/forestscience/24.1.27>
- Fu, L., Zhang, H., Sharma, R. P., Pang, L., Wang, G. (2016). A generalized nonlinear mixed-effects height to crown base model for Mongolian oak in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 384, 3443. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.012>
- Fulton, M. R. (1999). Patterns in height-diameter relationships for selected tree species and sites in eastern Texas. *Canadian Journal Of Forest Research*, 29(9), 14451448. <https://doi.org/10.1139/x99-103>
- Gómez-García, E., Diéguez-Aranda, U., Castedo-Dorado, F., Crescente-Campo, F. (2014). A Comparison of Model Forms for the Development of Height-Diameter Relationships in Even-Aged Stands. *Forest Science*, 60(3), 560568. <https://doi.org/10.5849/forsci.12-099>
- Gompertz, B. (1825). XXIV. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. In a letter to Francis Baily, Esq. F. R. S. & c. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London*, 115, 513583. <https://doi.org/10.1098/rstl.1825.0026>
- Hall, D. B., Clutter, M. (2004). Multivariate Multilevel Nonlinear Mixed Effects Models for Timber Yield Predictions. *Biometrics*, 60(1), 1624. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341x.2004.00163.x>
- Hökkä, H. (1997). Height-diameter curves with random intercepts and slopes for trees growing on drained peatlands. *Forest Ecology And Management*, 97(1), 6372. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(97\)00063-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(97)00063-7)
- Huang, S., Titus, S. J., Wiens, D. P. (1992). Comparison of nonlinear height-diameter functions for major Alberta tree species. *Canadian Journal Of Forest Research*, 22(9), 12971304. <https://doi.org/10.1139/x92-172>
- Huang, S., Price, D., Titus, S. J. (2000). Development of ecoregion-based height-diameter models for white spruce in boreal forests. *Forest Ecology And Management*, 129(13), 125141. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(99\)00151-6](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(99)00151-6)
- Karatepe, Y., Diamantopoulou, M., Özçelik, R., Sürücü, Z. (2022). Total tree height predictions via parametric and artificial neural network modeling approaches. *iForest - Biogeosciences And Forestry*, 15(2), 95105. <https://doi.org/10.3832/ifor3990-015>
- Krumland, B. E., Wensel, L. C. (1988). A Generalized Height-Diameter Equation for Coastal California Species. *Western Journal Of Applied Forestry*, 3(4), 113115. <https://doi.org/10.1093/wjaf/3.4.113>
- Lappi, J., Bailey, R. L. (1988). A Height Prediction Model with Random Stand and Tree Parameters: An Alternative to Traditional Site Index Methods. *Forest Science*, 34(4), 907927. <https://doi.org/10.1093/forestscience/34.4.907>
- Lappi, J. (1997). A Longitudinal Analysis of Height/Diameter Curves. *Forest Science*, 43(4), 555570. <https://doi.org/10.1093/forestscience/43.4.555>
- Lappi, J. (1991). Calibration of Height and Volume Equations with Random Parameters. *Forest Science*, 37(3), 781801. <https://doi.org/10.1093/forestscience/37.3.781>
- Larsen, D., Hann, D. (1987). Height-diameter equations for seventeen tree species in southwest Oregon. Oregon State University, Forest Research Laboratory Research Paper 49. https://www.researchgate.net/publication/259399438_Height-diameter_equations_for_seventeen_tree_species_in_southwest_Oregon
- Ledo, A., Cornulier, T., Illian, J. B., Iida, Y., Kassim, A. R., et al. (2016). Re-evaluation of individual diameter: height allometric models to improve biomass estimation of tropical trees. *Ecological Applications*, 26(8), 2376–2382. <https://doi.org/10.1002/eap.1450>
- Lindstrom, M. J., Bates, D. M. (1990). Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. *Biometrics*, 46(3), 673–687. <https://doi.org/10.2307/2532087>
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., Schabenberger, O. (2006). SAS System for mixed models, Second Edition. SAS Institute Inc., Cary, 814 p. <https://ci.nii.ac.jp/ncid/BA63765039>
- Lundqvist, B. (1957). On the height growth in cultivated stands of pine and spruce in Northern Sweden. Medd, Frstatens Skogforsk, 133 p.
- Mehtätalo, L. (2004). A longitudinal height-diameter model for Norway spruce in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 131–140. <https://doi.org/10.1139/x03-207>
- Meng, S. X., Huang, S. (2009). Improved Calibration of Nonlinear Mixed-Effects Models Demonstrated on a Height Growth Function. *Forest Science*, 55. <https://doi.org/10.1093/forestscience/55.3.238>
- Mensah, S., Pienaar, O. L., Kunneke, A., Du Toit, B., Seydack, A., et al. (2017). Height – Diameter allometry in South Africa's indigenous high forests: Assessing generic models performance and function forms. *Forest Ecology And Management*, 410, 111. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.030>
- Michaelis, L., Menten, M. L. (1913). Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem Z*, 49, 333–369. https://www.chem.uwec.edu/Chem352_F18/pages/readings/media/Michaelis_8_Menton_1913.pdf
- Nanos, N. (2001). Variabilidad y modelización geoestadística de producción de resina y madera de *Pinus pinaster* Ait. en los montes de Segovia. Tesis doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid, Spain. <http://oa.upm.es/45367/>
- Ogana, F. N., Corral-Rivas, S., Gorgoso-Varela, J. J. (2020). NONLINEAR MIXED-EFFECT HEIGHT-DIAMETER MODEL FOR *Pinus pinaster* AIT. AND *Pinus radiata* D. DON. *CERNE*, 26(1), 150161. <https://doi.org/10.1590/01047760202026012695>
- Paulo, J. A., Tomé, J., Tomé, M. (2011). Nonlinear fixed and random generalized height-diameter models for Portuguese cork oak stands. *Annals Of Forest Science*, 68(2), 295309. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0041-y>
- Parresol, B. R. (1992). Baldcypress height-diameter equations and their prediction confidence intervals. *Canadian Journal Of Forest Research*, 22(9), 14291434. <https://doi.org/10.1139/x92-191>
- Patrício, M. S., Dias, C. R., Nunes, L. (2022). Mixed-effects generalized height-diameter model: A tool for forestry management of young sweet chestnut stands. *Forest Ecology And Management*, 514, 120209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120209>

- Paulo, J. A., Tomé, J., Tomé, M. (2011). Nonlinear fixed and random generalized height-diameter models for Portuguese cork oak stands. *Annals of Forest Science*, 68, 295-309. doi: <https://annforsci.biomedcentral.com/articles/10.1007/s13595-011-0041-y>
- Pave, A. (1994). *Modélisation en Biologie et en Ecologie*. Editions Aléas, 560 p.
- Pearl, R., Reed, L. J. (1920). On the Rate of Growth of the Population of the United States since 1790 and Its Mathematical Representation. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 6(6), 275288. <https://doi.org/10.1073/pnas.6.6.275>
- Peng, C., Zhang, L., Liu, J. (2001a). Developing and Validating Nonlinear Height-Diameter Models for Major Tree Species of Ontario's Boreal Forests. *Northern Journal Of Applied Forestry*, 18(3), 8794. <https://doi.org/10.1093/njaf/18.3.87>
- Peng, C., Zhang, L., Haung, S., Zhou, X., Parton, J., et al. (2001b). Developing Ecoregion-Based Height-Diameter Models for Jack Pine and Black Spruce in Ontario, 159 t. Ontario: Ontario Forest Research Institute, 10 p. https://www.researchgate.net/publication/235554461_Development_and_evaluation_of_ecoregion-based_jack_pine_height-diameter_models_for_Ontario
- Pinheiro, J. C., Bates, D. M. (2000). Nonlinear Mixed-Effects Models: Basic Concepts and Motivating Examples. In: *Mixed-Effects Models in Sand S-PLUS*. Statistics and Computing. Springer, 273-304. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0318-1_6
- Rejeb, M. N., Khaldi, A., Khouja, M. L., Garchi, S., Ben Mansoura, A., et al. (1996). Guide pour le choix des espèces de reboisement : Espèces forestières et pastorales. INGREF, 137 p.
- Richards, F. J. (1959). A Flexible Growth Function for Empirical Use. *Journal Of Experimental Botany*, 10(2), 290301. <https://doi.org/10.1093/jxb/10.2.290>
- Ryan, T. A., Joiner, B. L. (1976). Normal probability plots and tests for normality. Pennsylvania State University. 12 p. <https://www.additive-net.de/de/component/jdownloads/send/70-support/236-normal-probability-plots-and-tests-for-normality-thomas-a-ryan-jr-bryan-l-joiner>
- Sánchez-González, M., Tomé, M., Montero, G. (2005). Modelling height and diameter growth of dominant cork oak trees in Spain. *Annals Of Forest Science*, 62(7), 633643. <https://doi.org/10.1051/forest:2005065>
- Santiago-García, W., Jacinto-Salinas, A. H., Rodríguez-Ortiz, G., Nava-Nava, A., Santiago-García, E., et al. (2020). Generalized height-diameter models for five pine species at Southern Mexico. *Forest Science And Technology*, 16(2), 4955. <https://doi.org/10.1080/21580103.2020.1746696>
- SAS Institute Inc. (2004). SAS/ETS 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc, Cary, NC. https://support.sas.com/documentation/onlinedoc/91pdf/sasdoc_91/ets_ug_7314.pdf
- Sghaier, T., Garchi, S., Azizi, T. (2021). Modélisation de la croissance et la production du liège en Tunisie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 346, 320. <https://doi.org/10.19182/bft2020.346.a31805>
- Sghaier, T., Claustriaux, J. J., Ammari, Y., Othmani, H. (2019). Effect of the substrates used for forest seedlings production on the survival and growth of trees in a reforestation site in North-West of Tunisia. *Revue Internationale Geo-Eco-Trop*, 43(1), 145-160. http://www.geoecotrop.be/uploads/publications/pub_431_11.pdf
- Sghaier, T., Sánchez-González, M., Garchi, S., Ammari, Y., Cañellas, I., et al. (2015). Developing a stand-based growth and yield model for Thuya (Tetraclinis articulata (Vahl) Mast) in Tunisia. *iForest - Biogeosciences And Forestry*, 9(1), 7988. <https://doi.org/10.3832/ifor1389-008>

- Shaiek, O., Loustau, D., Garchi, S., Bachtobji, B., El Aouni, M.H. (2010). Estimation allométrique de la biomasse du Pin maritime en dune littorale : Cas de la forêt de Rimel (Tunisie). *Forêt Méditerranéenne*, 3, 231-242. https://www.foret-mediterranee.org/upload/biblio/FORET_MED_2010_3_231-242.pdf
- Strand, L. (1959). The accuracy of some methods for estimating volume and increment on sample plots. *Meddelelser fra det Norske Skogsforsoksvesen*, 15(4), 284-392. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19596604984>
- Temesgen, H., Gadow, K. V. (2004). Generalized height-diameter models—an application for major tree species in complex stands of interior British Columbia. *European Journal Of Forest Research*, 123(1), 4551. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0020-z>
- Yang, R. C., Kozak, A., Smith, J. H. G. (1978). The potential of Weibull-type functions as flexible growth curves. *Canadian Journal Of Forest Research*, 8(4), 424431. <https://doi.org/10.1139/x78-062>
- Zasada, M. (2000). Constant curves of height in birch (Stae krzywe wysokości dla brzozy). *Sylvan*, 144(6), 2731. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20013008998>

Sghaier et al. – Déclaration de contribution des auteurs au crédit

Rôle du contributeur	Noms des auteurs
Conceptualisation	T. Sghaier
Gestion des données	T. Sghaier
Analyse formelle	T. Sghaier
Acquisition du financement	INGREF, Coopération bilatérale Tunisie-Espagne
Enquête et investigation	T. Sghaier
Méthodologie	T. Sghaier, M. Goubi
Gestion de projet	T. Sghaier
Ressources	INGREF, Coopération bilatérale Tunisie-Espagne
Logiciels	T. Sghaier
Supervision	T. Sghaier
Validation	T. Sghaier, M. Goubi
Visualisation	T. Sghaier
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	T. Sghaier
Écriture – Révision et édition	T. Sghaier, M. Goubi

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet,
34398 Montpellier Cedex 5, France
Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X