DENSITÉ DE PEUPLEMENT, CONCURRENCE ET COOPÉRATION CHEZ LE PIN MARITIME

I. — PREMIERS RÉSULTATS D'UNE PLANTATION A ESPACEMENT VARIABLE

G. ILLY et B. LEMOINE

avec la collaboration technique de L. GRANGE, J.-C. LAFORÊT et A. SARTOLOU

Station de Recherches forestières de Bordeaux, 33 - Cestas
Centre national de Recherches forestières
Institut national de la Recherche agronomique

RESUME

L'essai dont les résultats sont décrits ici fait partie d'un ensemble d'expérimentations déjà installées, ou à installer, visant à résoudre certains problèmes fondamentaux posés par l'amélioration génétique du Pin maritime et par son application, et à élaborer les bases biologiques de la sylviculture (distances à la plantation, éclaircies) de cette essence.

Les premiers résultats obtenus montrent que l'on peut appliquer au Pin maritime les lois découvertes pour d'autres végétaux dans le jeune âge. Les effets de la concurrence sont beaucoup plus marqués que ceux de la coopération.

Les apports propres à ce travail sont : 1° la distinction entre concurrence pure et concurrence génotypique ; 2° une définition de la coopération ; 3° la mise en évidence, au même âge, de deux intensités de concurrence correspondant probablement, aux faibles densités, à la concurrence dans le sol et aux fortes densités à l'effet supplémentaire de la concurrence pour la lumière.

Une forêt n'est pas une simple juxtaposition d'arbres indépendants : les arbres et tous les organismes vivants qui la constituent réagissent les uns sur les autres de manière très complexe. Nous nous bornerons à envisager ici les actions et interactions qui se produisent entre les arbres des peuplements de Pins maritimes, donc à l'intérieur d'une seule espèce.

Depuis l'origine de la Sylviculture, l'action du forestier a consisté par le jeu des éclaircies à faire varier la densité dont il avait reconnu le rôle primordial dans la dynamique des peuplements. La densité est une notion claire et objective pour les végétaux supérieurs : elle se mesure par le nombre d'individus se trouvant sur une surface donnée. L'action du sylviculteur sur la densité a pour résultat une modification des phéno-

mènes de concurrence et de coopération ; jusqu'à une date très récente, ces deux notions sont restées très intuitives.

La concurrence, au sens du LITTRÉ, est la « prétention de plusieurs personnes à un même objet ». Elle concerne des êtres humains. Le dictionnaire le petit ROBERT en étend la définition, assez voisine, à la « rivalité entre plusieurs personnes, plusieurs forces concourant au même but ». Pour les biologistes, elle concerne tous les êtres vivants. Une définition en a été donnée par un zoologiste (MILNE, 1961), après CLÉMENTS (1907), lors d'une intéressante confrontation entre les points de vue quelque peu divergents des physiologistes et agronomes, des généticiens et des écologistes (Symposium of the society of experimental biology, 1961). DONALD (1963), dans une importante mise au point, a repris et modifié cette définition, que nous ferons nôtre : « *Il y a concurrence entre deux ou plusieurs organismes lorsque chacun d'eux cherche à se procurer le montant nécessaire à ses besoins d'un facteur ou d'une chose qui sont fournis immédiatement en quantité inférieure aux exigences combinées de ces organismes.* » Cette situation implique donc qu'il résulte un effet négatif au moins sur un des deux organismes A par rapport au cas où l'autre B n'intervient pas, l'effet sur B étant nul ou négatif.

Mais, comme le souligne MATHER (1961), quand deux organismes constituent un facteur du milieu l'un pour l'autre, leur action réciproque peut n'être pas seulement concurrentielle ou neutre, il arrive qu'il y ait coopération entre eux.

Nous donnerons, de la coopération, la définition suivante, analogue à celle de la concurrence :

Il y a coopération entre deux organismes lorsque la présence de l'un tend à augmenter pour l'autre la quantité disponible d'un facteur ou d'une chose qui lui sont nécessaires. Comme la concurrence, la coopération peut se manifester dans un seul sens.

Il faut remarquer que les phénomènes de concurrence sont beaucoup plus souvent mis en évidence que ceux de coopération et c'est la raison pour laquelle les études sur ces sujets font seulement référence à la concurrence dans de nombreuses publications. Mais il est probable que la coopération existe d'une façon très générale (cf. : MATHER, 1961). En outre, dire qu'un effet est favorable ou défavorable sur un caractère est parfois difficile, car cela peut résulter d'un point de vue anthropocentrique sur la valeur de ce caractère.

Examinons le cas hypothétique le plus simple où deux individus A et B sont en présence dans un milieu homogène (Tableau I). L'action de B sur A peut être négative (signe —, concurrence), positive (signe +, coopération) ou nulle (0, indifférence). Il en est de même pour l'action de A sur B. Si l'on suppose, de plus, que A et B ont le même génotype (individus d'un même clone ou d'une même lignée pure) leurs actions réciproques ne peuvent être qu'identiques. Ils se trouvent alors dans les situations décrites dans les trois premières colonnes du tableau I qui représentent respectivement la concurrence, la coopération et l'indifférence.

Si, par contre, A et B sont génétiquement différents, appartenant ou non à la même espèce, à ces trois situations peuvent s'ajouter celles qui sont décrites dans les trois dernières colonnes. Pour DEMARLY, GUY et CHESNEAUX (1964) on se trouve alors en présence de parasitisme, de commensalisme ou d'antibiose. Mais on peut considérer que chacun de ces trois phénomènes caractérise nettement la situation

correspondante seulement dans des cas particuliers où A et B appartiennent à des espèces très différentes, de même que la symbiose n'est qu'un des aspects de la coopération.

On voit ainsi que l'effet global de la densité qui consiste à mettre en présence deux individus A et B, l'un devenant un des éléments du milieu ou environnement de l'autre, se manifeste de façon plus complexe quand A et B sont de génotypes différents : on peut dire que, dans ces conditions, *il y a une interaction, au sens mathématique du terme* (cf. : KEMPTHORNE, 1952, p. 82) entre A et B.

Au contraire, quand A et B sont identiques, il n'y a pas d'interaction possible, et l'action de B sur A (ou de A sur B) se traduit exactement comme si B n'avait contribué qu'à modifier le milieu physique environnant A.

TABLEAU 1

Actions réciproques de deux individus en présence A et B

	B : différent génétiquement de A					
	B : identique à A					
	1	2	3	4	5	6
Action de B sur A .	—	+	0	—	0	—
Action de A sur B ..	—	+	0	+	+	0

Nous considérerons encore qu'il y a concurrence ou coopération entre A et B quand ils ont le même génotype, conformément aux définitions générales données ci-dessus : mais tel n'est pas l'avis général. Le premier, SAKAI (1954, 1956, 1957, 1967) a réservé l'étude de la concurrence au seul cas où il y a interaction entre les génotypes. Il a été suivi dans cette voie en particulier par STERN (1965, 1966, 1968 a et b) et SINGH (1967) et CHALBI (1967 a et b). WILLIAMS (1962) se penche notamment sur l'analyse biométrique de la concurrence entre deux espèces.

Nous proposerons d'appeler *concurrence* ou *coopération génotypiques* ces phénomènes pour souligner qu'ils ne représentent qu'une partie des phénomènes plus généraux liés à la variation de densité du peuplement.

Des expériences ayant pour objet l'étude plus particulière de la concurrence génotypique ont été installées, il en sera rendu compte plus tard, en même temps que l'on examinera plus en détail la bibliographie à ce sujet.

Dans la présente étude, nous nous attacherons surtout à l'effet « pur » de la densité tel qu'on pourrait le voir sur des génotypes identiques sans mésestimer toutefois l'importance de la concurrence génotypique : plutôt que le point de vue du généticien, nous adopterons davantage ici celui suivant lequel les forestiers et agronomes abordent le problème. La structure du dispositif expérimental n'avait pas été prévue à l'origine pour étudier de près les interactions entre génotypes différents. Tout au plus, pourrions-nous mettre en évidence l'existence de telles interactions par le calcul de la corrélation

entre voisins. Comme le souligne STERN (1965) cette corrélation, qu'il considère comme toujours négative d'après certaines hypothèses simplificatrices de SAKAI, signale l'existence d'interaction entre génotypes.

Il faut, toutefois, rappeler comme l'a montré SMITH (1936) que la probabilité de ressemblance entre deux portions voisines de terrain peut amener à une corrélation positive entre plants voisins (cf. aussi RIVES, 1966 et 1969). Ce phénomène agit ainsi dans le même sens que la coopération et dans le sens inverse de la concurrence.

L'effet le plus visible et le plus connu d'une augmentation de la densité est de diminuer le rendement individuel par plant, le rendement étant pris dans un sens général et pouvant s'appliquer aussi bien à la totalité de la plante mesurée par son poids de matière sèche, qu'à certaines parties, par exemple, le tronc ou les graines. On a cherché à donner une expression simple du rendement individuel de la plante en fonction de la densité. Une bonne représentation de cette relation est donnée par KIRA et son équipe (KIRA, OGAWA et SAKAZAKI, 1953) qui montrent qu'il existe, en situation de concurrence, une relation linéaire positive entre le logarithme de l'inverse de la densité d (c'est-à-dire le logarithme de l'espace disponible s) et le logarithme du rendement par plant r :

$$\log r = k - a \log s = k' + a \log d$$

L'application de cette formule a été faite aux courbes de rendement par plante obtenues en fonction d'espacements variables, à différents âges, pour une plante agricole comme par exemple *Trifolium subterraneum* (HARPER, 1961) : à mesure que la date de la récolte recule, c'est-à-dire que l'âge augmente, la pente de la droite, c'est-à-dire la valeur du coefficient a , que KIRA appelle indice de concurrence-densité, augmente et tend vers 1 : KIRA propose de mesurer l'intensité relative de la concurrence par la valeur du coefficient a . La connaissance de a est intéressante, car il indique clairement, dans un milieu donné et pour un âge donné du génotype considéré, dans quelle mesure les plants individuels réagissent aux variations de densité.

Il est intéressant de noter que a ne varie pas quand on modifie un des facteurs du milieu : par exemple, dans un essai avec le Brome, HARPER (1961) obtient des droites parallèles pour le logarithme du rendement en fonction de celui de l'espacement, quand il utilise différents niveaux de teneur en azote dans le sol. L'intensité relative de la concurrence n'est pas modifiée ici, seule la taille moyenne est augmentée. Il faut toutefois remarquer que quel que soit le niveau d'Azote, la concurrence pour cet élément existe. Il n'y a donc ni apparition ni disparition d'un facteur de concurrence ; ce problème sera examiné plus loin.

Nous avons signalé que cette représentation suivant une droite plus ou moins inclinée n'est valable qu'en situation de concurrence : pour les espacements très forts, la concurrence n'existe pas, et le rendement par plant est indépendant de l'espacement. On observe donc un plateau en représentation graphique.

Pour tenir compte de ce plateau, SHINOZAKI et KIRA (1956, cités par DONALD, 1963) ont proposé une représentation hyperbolique du rendement par plant en fonction de la densité.

$$\frac{1}{r} = A d + B.$$

DELVAUX (1967) a comparé pour de jeunes boutures de peupliers cette représentation hyperbolique avec l'ajustement log/log. Il conclut que la première méthode représente mieux la réalité aux forts espacements, la deuxième étant meilleure aux faibles espacements.

Du point de vue du forestier et de l'agronome, le rendement r par plant présente en général moins d'intérêt que le rendement total R de la population par unité de surface. En l'absence de concurrence, R est proportionnel au nombre de plants, c'est-à-dire à la densité de population. Mais quand la concurrence existe, à l'effet géométrique positif de la densité se superpose un effet négatif de diminution du rendement individuel r . Pour la plupart des caractères de rendement, on observe finalement, en fonction des densités croissantes, un plafonnement du rendement par unité de surface. Dans ce cas, dans des limites assez grandes de variation, la densité n'a pas d'effet sur le rendement à l'unité de surface.

On peut arriver dans certains cas, au-delà de cet optimum de densité, à une diminution du rendement R avec les très fortes densités. C'est ce qui s'observe couramment pour le rendement en graines chez de nombreux végétaux : on se reportera en particulier à la revue faite par DONALD (1963). Pour les arbres forestiers, d'après ASSMANN (1955), il existerait aussi une densité optimale (mesurée par lui par la surface terrière à l'hectare), au-delà de laquelle se produirait une chute de production en volume par hectare des tiges. Pour le cas particulier du Pin maritime, ce phénomène n'a pu encore être mis en évidence : MAUGÉ (1968) constate toujours une augmentation de la production en volume quand on conserve davantage de tiges à l'hectare. Ceci est dû soit au tempérament de cette essence, soit au fait que la sylviculture courante pratiquée jusqu'ici conservait un nombre de tiges assez faible.

Si les effets de la concurrence sur la moyenne des plants ont été étudiés par de nombreux auteurs, ceux sur les distributions de fréquence sont beaucoup moins connus.

KOYAMA et KIRA (1956) donnent quelques exemples à ce sujet. Ils concluent que d'une manière générale :

- a) la distribution de fréquences du poids de la plante évolue en fonction de l'âge du type « symétrique » au type « dissymétrique » à gauche, où le mode est à gauche de la moyenne ;
- b) cette évolution se fait d'autant plus rapidement qu'est plus importante la densité de population ;
- c) une forte mortalité des plantes due à une « éclaircie naturelle » est associée à une apparition précoce de la dissymétrie à gauche ;
- d) la distribution de fréquences de la hauteur de la plante reste du type « normal » pendant une période considérablement longue.

Parmi les exemples qui leur ont servi à dégager ces lois générales, deux ont trait à une essence forestière (*Pinus densiflora* Thunb.) plantée à quatre espacements (de 0,50 m à 2,00 m).

DELVAUX (1966) considère qu'une forte dissymétrie à gauche est caractéristique d'une économie de disette et qu'elle se manifeste surtout pour les diamètres et très peu pour les hauteurs. Pour le Pin maritime, on a constaté qu'une fertilisation à base de

phosphore, dont sont particulièrement démunis les sols de lande, normalise une courbe à forte dissymétrie à gauche (GUINAUDEAU, ILLY, MAUGÉ et DUMAS, 1963).

Ces conclusions s'appliquent à des mélanges de génotypes entre lesquels se produisent des interactions aboutissant, comme l'a montré SAKAI, à augmenter la variance totale en ajoutant à la variance génétique et à celle due au milieu, une variance due à la concurrence. Pour un génotype pur, il n'y a pas de variance due à la concurrence et nous ne connaissons pas d'exemple où l'on ait étudié la symétrie de la courbe de distribution. Notons que certains auteurs utilisent le coefficient de variation au lieu de la variance. Quelle est la meilleure de ces deux caractéristiques comme mesure de la dispersion en matière biologique ? La question reste posée.

Influence de la disposition des plants

On a supposé implicitement dans la discussion qui précède que seul importait le nombre de plants à l'unité de surface. Mais l'influence de l'arrangement a été étudié par plusieurs auteurs : MEAD (1966) délimite, dans une population irrégulière, les polygones représentant les aires occupées par chaque plant et mesure leur excircularité et leur abcentricité. L'excircularité mesure la déformation par rapport à la forme circulaire, et l'abcentricité l'écart de la position du plant par rapport au centre. Le diamètre de la plante est fonction non seulement de l'aire du polygone mais aussi de ces deux caractéristiques. D'autres auteurs ont étudié l'effet de la rectangularité : WIGGANS (1939) observe que, pour le soja, le rendement maximal pour une densité donnée est obtenu par la disposition en carré. HODGSON et BLACKMAN (1955), pour *Vicia faba*, ne trouvent pas d'influence de la rectangularité ; DELVAUX (1967) n'observe non plus aucune différence, mais cela peut venir de ce qu'il s'adresse à des clones. En liaison avec l'effet de rectangularité, se manifeste une influence de l'orientation des lignes (DONALD, 1963).

Concurrence pour différents facteurs

Il est irréaliste de penser que les phénomènes de concurrence puissent se décomposer facilement en facteurs élémentaires ; en général, la concurrence joue à la fois pour de nombreux facteurs, dont les principaux sont la lumière, l'eau et les éléments nutritifs, et dont les effets, comme le souligne DONALD (1963), ne sont pas seulement additifs. KIRA, OGAWA et SAGAZAKI (1953) montrent que si, par des dispositifs expérimentaux appropriés, on introduit de nouveaux facteurs de concurrence pour une gamme de densités données, on observe nettement une augmentation de la sensibilité relative à l'effet de densité, c'est-à-dire que le coefficient a défini plus haut du modèle log/log augmente. BLACK (1961), étudiant la concurrence entre deux variétés de *Trifolium subterraneum*, arrive à la conclusion, après avoir effectué des mesures d'énergie lumineuse, que la dominance d'une variété sur l'autre est due au fait qu'elle la prive de lumière.

Principaux dispositifs expérimentaux utilisés

La façon la plus simple d'étudier l'influence de la densité est de la faire varier entre différentes parcelles dont chacune représente un niveau donné. Mais ces parcelles uniformes nécessitent des zones d'isolement importantes et la surface totale nécessaire est très grande, en particulier pour les plantes pérennes. On a imaginé plusieurs modèles

où l'on fait varier la densité de façon continue de manière à supprimer les zones d'isolement.

DELVAUX (1966) a utilisé celui de MARYNEN. Mais les plus connus sont ceux de NELDER (1962) où la position des plants est exprimée très simplement en coordonnées polaires ou cartésiennes et où on peut faire varier soit la surface disponible par plants, soit la rectangularité, soit ces deux facteurs à la fois. NAMKOONG (1966) envisage l'application, à l'étude des arbres forestiers, des dispositifs de NELDER. Pour le Pin maritime, MAUGÉ (1968), partant de bandes ou de lignes de semis existant sur le terrain, fait varier en progression arithmétique la surface de parcelles élémentaires contenant toutes le même nombre d'arbres.

1. — MATERIEL ET METHODES

L'essai décrit dans cet article a pour but d'étudier dans le jeune âge l'influence de la densité sur le comportement de Pins maritimes plantés à des espacements variés et laissés dans cet état sans éclaircies.

1.1. — Plants

On a utilisé des lots de plants différents génétiquement constitués par deux familles de vrais frères (1 et 3) résultant de croisements de mère et père connus et sept familles de demi-frères issues de graines récoltées directement en forêt sur des arbres plus. Le lot 8 comporte deux familles. Les parents avaient été sélectionnés phénotypiquement pour leur volume et pour leur forme, mais on peut considérer comme très faible le biais apporté par la sélection.

Les plants des familles 1 et 3 avaient été semés en pépinière, le 25 mai 1965, et repiqués en sachets plastiques en juillet 1965. Ceux des autres familles avaient été semés directement en juillet 1965 pour moitié dans des pots de fibre papetière et tourbe compressée (pots Fertil) de 10 cm $\times$ 18 cm, et pour moitié dans des sachets plastiques de 8 cm $\times$ 25 cm. Les différences de date de semis expliquent les fortes différences de hauteur initiales. La plantation a eu lieu du 21 au 23 avril 1966.

1.2. — Terrain

Le terrain choisi situé dans le domaine de Saint-Alban (33-Cestas) représente des conditions moyennes de la région landaise : podzol moyennement drainé, pluviosité annuelle 900 mm, température moyenne annuelle 12° 6, durée d'insolation 2.100 heures.

1.200 kg d'engrais à 4 % de N, 15 % de P_2O_5 et 8 % de K_2O ont été épandus sur la surface totale de la parcelle, soit 8.200 m². Un labour complet à la charrue à soc a eu lieu à l'automne 1965, suivi d'un passage de rotavator le 8 avril 1966. Les entretiens annuels ultérieurs ont consisté uniquement en un fauchage de l'herbe à la main, tout travail mécanique étant impossible dans une plantation de ce type.

1.3. — Dispositif

Le dispositif de base, inscrit dans un cercle, est dérivé du modèle I a de NELDER déjà décrit par FREEMAN (1964) où les parcelles unitaires ont une taille variable, mais une forme constante, un hexagone quasi-régulier, au lieu d'un quasi-rectangle (cf. figure 1).

L'arbre A_i est entouré de six concurrents. Deux en sont à la distance a_i , deux à la distance b_i , et deux à la distance c_i . On a imposé que a_i , b_i et c_i soient suffisamment voisins pour que les hexagones soient assez réguliers : $a_i = 0,9 b_i = 1,1 c_i$.

L'arbre A_i est situé sur le cercle de rayon R_i et à la distance a_i de ses voisins situés sur le même cercle.

On a $a_i = \varphi a_{i-1}$
 et $R_i = \varphi R_{i-1}$
 de même $a_{i+1} = \varphi a_i = \varphi^2 a_{i-1}$
 $R_{i+1} = \varphi R_i = \varphi^2 R_{i-1}$

La raison φ a été choisie égale à 1,255. Cette valeur est assez élevée, mais il fallait satisfaire à la fois aux conditions de régularité de l'hexagone (rapport de a_0 , b_0 , c_0), à celle de la limitation du nombre de plants disponibles par familles (moins de 200), enfin, au désir d'explorer une série d'espacements d'amplitude suffisante.

Les espacements a_i retenus sont ainsi :

n° du cercle : $i \dots$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
espacement : $a_i \dots\dots$	0,38	0,47	0,59	0,74	0,93	1,16	1,46	1,82	2,29	2,87	3,59	4,50

FIG. 1. — Elément du dispositif à maille hexagonale et à variation continue d'espacement retenu pour l'étude de l'effet de la densité sur le Pin maritime. On n'a représenté que 5 demi-cercles (donc 5 niveaux de densité) d'une parcelle circulaire

Les nombres de tiges à l'hectare varient de 101.000 pour le cercle 1 à 720 pour le cercle 12.

L'ensemble de l'essai comprend quatre parcelles circulaires, chacune contenant deux familles. Par exception, la huitième demi-parcelle comprend deux familles de demi-frères. Arbitrairement, on a groupé ces deux familles pour l'interprétation statistique.

Certains arbres ne font pas l'objet de l'interprétation :

— les regarnis : effectués au cours de la première année ; ils sont au nombre de 15 seulement sur un total de 1.056 ;

— les arbres de bordure : la zone d'isolement vers l'intérieur est constituée par un cercle sur lequel les arbres sont entre eux à la distance de $a_0 = 0,30$ m. A l'extérieur, le cercle 13 où $a_{13} = 5,64$ m sert de zone d'isolement pour les familles 1, 2, 3, 4, tandis qu'il n'y a pas d'isolement pour les autres familles ;

— les arbres de la zone d'isolement entre familles : ce sont ceux qui ont pour voisins plus d'un arbre de l'autre famille de la même parcelle.

1.4. — Mesures effectuées

Pour la croissance, on a mesuré la hauteur h_0 à la plantation au printemps 1966 ainsi que les hauteurs h_1 , h_2 et h_3 et diamètres à mi-hauteur d_1 , d_2 , d_3 à l'âge de un an (fin 1966), de deux ans (fin 1967) et de trois ans (fin 1968) sur tous les plants. Le diamètre à quatre ans, d_4 a été mesuré à la mi-octobre, c'est-à-dire deux à quatre semaines avant l'arrêt de la

végétation. Le volume de la tige V_1 , V_2 , V_3 est calculé pour les mêmes âges par la formule :

$$V = h \pi d^2/4$$

Le volume des branches a été mesuré à deux ans sur 24 arbres au total, soit trois par famille. Dans chaque famille, pour chacun des trois espacements 0,38 m, 2,29 m et 4,50 m on avait choisi un arbre de hauteur et de diamètre moyens. En effet, pour évaluer le volume de branches dans une population donnée, il est nécessaire de procéder à un échantillonnage tel que les relations d'allométrie soient suffisamment précisées. Or, il faudrait déterminer une relation d'allométrie pour différents types d'espacements et pour chaque famille testée, mais pour cela, nous n'avons pu disposer ni des moyens, ni du temps nécessaires. C'est pour ces raisons que nous nous sommes limités dans un premier stade, à évaluer la répartition du volume de bois dans la partie aérienne de l'arbre moyen. Chaque rameau a été cubé suivant la méthode adoptée pour la tige.

Le diamètre de la cime c_3 a été mesuré à trois ans perpendiculairement aux rayons du dispositif pour tous les arbres des cercles n° 1 et 6 à 12 : cette mesure concernait la distance horizontale entre l'extrémité des branches les plus longues. On a de même apprécié à quel cercle se fermait le couvert, le critère étant le chevauchement des aiguilles d'arbres du même cercle. En raison de la longueur des aiguilles chez le Pin maritime, l'appréciation n'est pas strictement identique à la précédente.

A l'automne 1968, on a noté l'intensité d'attaque et de dégâts sur la flèche par la rouille courbeuse *Melampsora pinitorqua* apparue au printemps. L'échelle de notation était : 0 = pas d'attaque ; 1 = attaque sans courbure ; 2 = attaque avec courbure ; 3 = flèche détruite.

Enfin, en ce qui concerne la floraison, en mai 1969, on a compté sur tous les plants le nombre de conelets femelles et mesuré en centimètres la longueur des portions de rameau portant des inflorescences mâles.

1.5. — Méthodes d'analyse biométrique

La quasi-totalité des données a été traitée par la station de Biométrie du C.N.R.F. à Nancy par des programmes d'analyse de variance, de régression multiple et de corrélation.

Pour l'analyse de variance, on disposait du programme UNFAK (cf. MILLIER, 1968) qui donne une analyse de variance et de co-variance à un facteur contrôlé pour plusieurs caractères. Comme il y a deux facteurs contrôlés, espacement et famille, l'analyse a été effectuée en fonction de l'espacement, soit par famille, soit toutes familles groupées ou encore tous espacements groupés en fonction de la famille. Dans le cas de la hauteur h_i et du diamètre d_i on a procédé à une analyse de variance à deux facteurs contrôlés (famille et espacement).

Utilisée concurremment, l'analyse de régression progressive multiple (cf. TOMASSONE, 1967) permet d'expliquer les grandeurs mesurées en fonction de l'espacement relatif x_i et des puissances entières x_i^2 et x_i^3 , x_i étant le rapport de l'espacement du cercle i à celui du cercle 1.

Enfin, on a cherché à mesurer l'intensité de l'interaction entre voisins en calculant la corrélation pour différents caractères entre les couples constitués par un arbre et la moyenne des six arbres de l'hexagone qui l'entoure.

2. — RESULTATS

Pour pouvoir apprécier l'action de la densité sur les individus, nous avons examiné s'il y a des effets sur la variabilité des caractères des individus, sur la grandeur de ces caractères, et enfin sur la corrélation entre voisins.

2.1. — La variabilité des caractères

Elle doit s'étudier par l'examen d'une part de la courbe de répartition des fréquences et d'autre part de la variance et du coefficient de variation.

2.11. — *Variance et coefficient de variation des caractères mesurés.*

Pour étudier si ces deux caractéristiques étaient influencées par l'espacement, nous avons cherché à calculer leur corrélation avec cette variable. En raison des faibles effectifs il fallait pouvoir regrouper les familles après s'être assuré par un test de Bartlett que les variances des familles pour un même niveau d'espacement n'étaient pas significativement différentes. Les variances utilisées étaient les variances résiduelles de la régression polynomiale représentative de l'effet de l'espacement sur la moyenne du caractère mesuré.

Les calculs d'homogénéité de la variance ont été effectués pour les diamètres et les hauteurs à 1, 2 et 3 ans : le regroupement des familles n'est pas licite pour le diamètre

FIG. 2. — *Effet de la densité sur la variance du diamètre (moyenne des variances des 8 familles)*

à 1 an, pour une cause inconnue, ainsi que pour la hauteur à 3 ans en raison probablement de la susceptibilité variable des familles à la rouille.

En ce qui concerne les coefficients de variation, nous ne connaissons pas de test d'homogénéité.

Pour la hauteur, la variance et le coefficient de variation ne sont pas influencés par l'espacement. On observe simplement, ce qui est bien connu, une diminution du coefficient de variation avec l'âge.

Pour le diamètre, au contraire, l'espacement agit très nettement. L'influence sur la variance est représentée dans la figure 2 pour les âges de 2 à 4 ans, et celle sur le coefficient de variation dans la figure 3. A 2 et 3 ans, la variance augmente avec l'espacement de façon quasi linéaire, mais le coefficient de variation reste constant. C'est probablement cette dernière grandeur qui exprime le mieux la dispersion, et on peut en conclure que la concurrence n'a pas encore contribué à augmenter la dispersion aux

fortes densités, comme on aurait pu le penser d'après les travaux de SAKAI et STERN. Par contre, à 4 ans, la variance reste constante des plus faibles espacements aux espacements médians et par voie de conséquence le coefficient de variation augmente très nettement avec les densités les plus fortes. Cet effet est probablement dû à la concurrence, mais il faut attendre la confirmation de mesures ultérieures. Il faut remarquer que la constance du coefficient de variation avec l'espacement à 2 et 3 ans peut venir

FIG. 3. — Effet de la densité sur le coefficient de variation du diamètre (moyenne des coefficients de variation des 8 familles)

d'un équilibre entre deux causes de variation agissant en sens opposé : d'une part, la concurrence accroît la dispersion aux fortes densités ; mais, d'autre part, à ces densités, le terrain occupé pour un même nombre de plants est de surface beaucoup plus faible, ce qui peut se traduire par une corrélation positive entre plants voisins, donc une diminution de la dispersion (SMITH, 1938). Or, le dispositif employé ne permet pas d'évaluer quelle est la grandeur de cette corrélation.

2.12. — Courbe de répartition des fréquences.

Les histogrammes des figures 4 et 5 représentent les distributions moyennes des fréquences. Nous avons vu plus haut que, dans certains cas, les variances des diverses familles ne constituaient pas un ensemble homogène. De plus, comme nous le verrons plus loin, les moyennes diffèrent notablement. Chaque histogramme des figures 3 et 4 est donc obtenu par sommation des distributions réduites centrées de toutes les familles.

On voit sur ces figures que l'espacement n'affecte pas plus la symétrie des distributions de fréquences du diamètre que celles des hauteurs. Ceci est vrai quel que soit

l'âge. Il est en particulier intéressant de comparer, en ce qui concerne les diamètres, qui doivent accuser avant les hauteurs les effets de la concurrence, la répartition de fréquences à 1 an pour le plus grand espacement (figure 4 D) avec la distribution à 3 ans pour le plus petit espacement (figure 4 I). Cela revient à comparer les populations au sein desquelles s'exercent la concurrence la plus faible et la concurrence la plus forte.

FIG. 4. — Effet de la densité sur la distribution de fréquences du diamètre de la tige (distribution moyenne des 8 familles). Sur chaque histogramme les classes d'écart réduits sont (de gauche à droite) : $-1,5 \sigma$ et en-deçà ; $-1,5 \sigma$ à $-0,5 \sigma$; $-0,5 \sigma$ à $+0,5 \sigma$; $+0,5 \sigma$ à $+1,5 \sigma$; $+1,5 \sigma$ et au-delà.

Or, ces deux distributions, du point de vue de la symétrie, ne diffèrent pas notablement l'une de l'autre. Elles ne diffèrent pas non plus de celle correspondant au plus faible espacement pour le diamètre à quatre ans. On peut donc dire que les conditions de concurrence qui règnent ici, bien qu'elles modifient profondément la valeur du diamètre par exemple, n'affectent pas la symétrie de la courbe de distribution de fréquences.

2.2. — La grandeur des caractères.

On peut s'attendre à ce que la concurrence ne se fasse sentir qu'un certain temps après l'installation. Encore fallait-il s'assurer que lors de la plantation la répartition

FIG. 5. — Effet de la densité sur la distribution de fréquences de la hauteur de la tige (distribution moyenne des 8 familles). Sur chaque histogramme les classes d'écartés réduits sont (de gauche à droite) : — $1,5\sigma$ et en-deçà ; — $1,5\sigma$ à $-0,5\sigma$; — $0,5\sigma$ à $+0,5\sigma$; — $0,5\sigma$ à $+1,5\sigma$; — $+1,5\sigma$ et au-delà.

dans les cercles et entre les cercles avait bien été faite au hasard. Nous disposions pour cela des mesures des hauteurs h_0 à la plantation.

2.21. — Analyse de la hauteur initiale h_0 .

Une analyse de variance à deux facteurs contrôlés (famille, espacement) sur la hauteur initiale a donné les résultats suivants (tableau 2) :

TABLEAU 2

Analyse de variance à deux facteurs contrôlés pour la hauteur initiale h_0

Origine de la variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Test F
Effet famille F	7	1.777,92	281,8 **
Effet espacement x	12	16,48	2,61 **
Interaction F. x	84	10,96	1,74 *
Erreur	1.040	6,31	

* Significatif au seuil de probabilité 0,05.

** Significatif au seuil de probabilité 0,01.

L'effet famille est très hautement significatif comme on pouvait le prévoir en raison des différences d'âge et des effets génétiques. Mais il est surprenant de constater un effet très significatif de l'espacement ainsi qu'un effet significatif de l'interaction entre les familles et l'espacement. L'examen de la figure 6 montre que la hauteur initiale est en moyenne plus grande pour les espacements les plus faibles ; ceci pourrait être dû soit

FIG. 6. — Effet de la densité sur la hauteur moyenne des tiges (toutes familles groupées). On a également représenté la hauteur à la plantation.

à ce que les planteurs aient choisi les plants les plus grands pour ces espacements qui ont été plantés en premier, soit encore à ce qu'ils les y aient enterrés moins profondément, soit enfin à ce que le piétinement y ait été plus fort.

2.22. — Hauteurs à 1, 2 et 3 ans.

L'analyse de variance par famille à un facteur contrôlé montre que l'espacement n'a un effet sur la hauteur que chez un nombre restreint de familles (2 sur 8) quel que soit l'âge.

La régression polynomiale en fonction de l'espacement relatif x , de x^2 et de x^3 fait apparaître que la hauteur à 3 ans peut être ajustée à une courbe du 1^{er} degré dans un cas, du 2^e degré dans deux cas et du 3^e degré dans un cas. Pour les quatre autres familles, la régression n'est pas significative. Pour l'ensemble des familles regroupées, la courbe de régression est une droite d'équation :

$$h_3 \text{ (cm)} = 218,8 - 0,98 x.$$

Il y aurait donc un faible effet négatif de l'espacement sur la hauteur de la tige, mais il est possible qu'il s'agisse d'une rémanence des différences de hauteurs à la plantation. Il est donc prématuré de conclure qu'une plus grande densité favorise la croissance en hauteur ; en tout cas, l'amplitude de la variation causée qui était de 10 % à la plantation et à un an n'est plus que de 4 % à 2 ans et 3 ans, elle est donc très faible, comme le montre par ailleurs l'examen de la figure 6 établie en coordonnées bilogarithmiques.

2.23. — Diamètres à mi-hauteur à 1, 2, 3 et 4 ans.

Par le seul examen sur le terrain, on se rend compte à l'heure actuelle de l'effet spectaculaire de l'espacement sur la grosseur des tiges. Cet effet s'est établi très tôt, dès la première année, puisqu'il était déjà significatif pour quatre familles prises séparément, et qu'il l'était aussi toutes familles regroupées : le tableau 3 montre le degré de signification statistique de l'effet espacement dans l'analyse de variance à un facteur par famille, suivant les années.

TABLEAU 3

Degrés de signification de l'effet espacement sur le diamètre suivant l'âge par famille

Famille Diamètres	1	2	3	4	5	6	7	8
d_1	NS	**	°	NS	°	°	NS	NS
d_2	*	***	NS	**	NS	°	**	°
d_3	***	***	***	***	***	***	***	***
d_4	***	***	***	***	***	***	***	***

NS Non significatif.

* Significatif au seuil de probabilité 0,05.

** Significatif au seuil de probabilité 0,01.

*** Significatif au seuil de probabilité 0,001.

Quand on étudie, par la méthode de régression polynomiale, la liaison entre le diamètre et l'espacement x , on constate que le meilleur ajustement est donné par une équation du 2^e degré en x , le terme du 3^e degré étant de faible importance et rarement significatif. Par exemple pour toutes les familles groupées, à l'âge de 3 ans, on obtient l'équation suivante :

$$d_3 = 16,88 + 1,95 x - 0,076 x^2.$$

Il est donc clair que cette liaison ne peut être représentée par une droite. Mais les paraboles obtenues ne font qu'exprimer le fait que le diamètre croît puis atteint un maximum en fonction des valeurs croissantes de l'espacement, la diminution au-delà du maximum étant faible. On pourrait aussi bien représenter ce phénomène par un segment de droite ascendante suivie d'un palier. C'est ce que suggère l'examen des courbes expérimentales présentées dans la figure 7, en coordonnées bilogarithmiques.

A un an, bien que le tracé soit assez irrégulier en raison probablement de l'hétérogénéité à la plantation et des erreurs statistiques, on observe déjà une action nette, qui se situe vers les cercles 3 et 4, aux distances de 0,59 m et de 0,74 m : pour les espacements plus faibles, la concurrence semble bien établie.

A deux ans, la concurrence apparaît déjà pour le cercle 9, soit la distance de 2,29 m. Au-delà, il semblerait qu'il se produise un effet dépressif dans les forts espacements ; mais on ne peut l'affirmer car cet effet ne se maintient pas par la suite.

A trois ans, l'allure générale est la même, la concurrence s'établissant au cercle n° 10 pour une distance de 2,87 m.

Enfin, à 4 ans, apparaît un phénomène nouveau : l'absence de concurrence se manifeste à partir du cercle 11 (espacement 3 m 59), ce qui prolonge la tendance antérieure, mais on distingue nettement maintenant pour les espacements plus faibles deux portions de courbe : la première à pente plus forte va jusqu'au cercle 6 (espacement 1,16 m), la deuxième au-delà, est à pente plus faible. A notre connaissance, ce phénomène n'a pas été décrit dans d'autres expériences sur la concurrence.

On peut formuler l'hypothèse suivante : au-delà du cercle 11 il n'y a pas de concurrence. Entre les cercles 6 et 11, il s'établit une concurrence pour un facteur donné qui pourrait être l'alimentation en eau et en éléments nutritifs. A partir du cercle 6 et en-deçà, vient s'ajouter la concurrence pour un autre facteur qui pourrait être la lumière (cf. § 227 sur le diamètre des cimes).

Une analyse de variance à deux facteurs contrôlés sur le diamètre à 4 ans a en outre montré (tableau 4) que l'effet des familles et celui de l'espacement sont très haute-

TABLEAU 4

Analyse de variance à deux facteurs contrôlés pour le diamètre à 4 ans

Origine de la variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Test F
Effet famille f	7	40,4558	14,7778 ***
Effet espacement x	11	275,1798	100,6258 ***
Interaction $f \cdot x$	77	3,4732	1,2887 "
Erreur	1,051	2,7376	

" Significatif au seuil de probabilité 0,10.

* Significatif au seuil de probabilité 0,05.

** Significatif au seuil de probabilité 0,01.

*** Significatif au seuil de probabilité 0,001.

FIG. 7. — Effet de la densité sur le diamètre moyen des tiges (toutes familles groupées).

ment significatifs. Mais l'interaction entre ces deux facteurs est à la limite de signification statistique. Il n'y aurait donc qu'une légère tendance pour que les familles aient des réactions différentes à l'espacement. Nous avons constaté graphiquement que si 8 des familles présentent un comportement très semblable, la famille n° 4 (issue du clone 1307)

se détache des autres aux faibles densités. Elle semble ne présenter qu'une seule intensité de concurrence et par conséquent une plus forte intensité que les autres familles aux forts espacements. Encore faut-il souligner qu'on ne peut pas écarter l'hypothèse d'une influence particulière du terrain pour cette famille dans cette zone.

Si dans d'autres milieux, à des âges plus avancés et pour un éventail de familles plus important, l'interaction restait aussi faible, les problèmes de sélection par tests de descendance seraient très simplifiés : un seul espacement permettrait un jugement satisfaisant.

2.24. — *Volume des tiges.*

L'effet de l'espacement sur la hauteur étant très faible, ses incidences sur le volume individuel des tiges se réduisent pratiquement à celles mises en évidence pour le diamètre.

2.25. — *Production en volume de tige par unité de surface.*

Rappelons que la production en volume par unité de surface est fonction de deux grandeurs : le nombre de tiges par unité de surface et le volume individuel des tiges. En l'absence de concurrence, la production est proportionnelle à la densité. En situation de concurrence, à cet effet géométrique s'ajoute un effet en sens inverse dû à l'action sur le volume individuel.

Dans l'expérience décrite ici, pour des âges très jeunes, il est vrai, l'éventail des espacements expérimentés est insuffisant du côté des fortes densités pour mettre en évidence un phénomène de compensation entre les effets géométriques et de concurrence et *a fortiori* un effet de concurrence plus important que l'effet géométrique : la production de tiges est constamment croissante depuis le plus fort espacement jusqu'au plus faible.

Sur la figure 8 sont portées aux différents âges les productions aux différents espacements en valeur relative par rapport à celle mesurée pour l'espacement le plus faible. Si seul l'effet géométrique de l'espacement avait lieu, on serait en présence d'une droite en coordonnées bilogarithmiques : tel n'est pas le cas, pour les âges supérieurs à un an. Les différences de production entre les espacements extrêmes, dans le rapport de 1 à 125 à l'âge d'un an, restent encore dans le rapport de 1 à 40 à 4 ans.

2.26. — *Effet sur la cime.*

La fermeture du couvert, appréciée par le contact des aiguilles entre cimes voisines, se manifeste de façon très tranchée : à 3 ans, au cercle 7, il n'y a pas contact, au cercle 5, il y a contact pour tous les arbres et au cercle 6, il y a contact pour certains arbres. Seule la famille de demi-frères (lot n° 7), issue du clone 5101, par ailleurs connue pour sa cime étroite, fait exception : ce phénomène se produit entre les cercles 4 et 6. On peut donc dire qu'en moyenne, à cet âge, il y a fermeture du couvert pour un espacement de 1,16 m. La hauteur moyenne étant de 2,16 m, le coefficient d'espacements s % de HART-BECKING est donc de l'ordre de 50 %, valeur très élevée (cf. PARDÉ, 1961 : s % est le rapport de l'espacement entre arbres à leur hauteur).

FIG. 8. — Effet de la densité sur la production en volume des tiges par unité de surface : pour chaque espacement la production moyenne des 8 familles est exprimée en % de la production obtenue pour le plus faible espacement.

Les méthodes d'analyse de variance à un facteur et de régression polynomiale conduisent aux mêmes conclusions générales, aussi bien en ce qui concerne l'effet de l'espacement sur la largeur de la cime c_3 , qu'en ce qui concerne celui observé pour le diamètre d_3 . La figure 9 montre que l'action de l'espacement se fait sentir du cercle 1 au cercle 9 pour une distance entre plants de 2,29 m alors que pour le diamètre elle se manifestait jusqu'à l'espacement immédiatement supérieur de 2,87 m. Au-delà (cercles 9 à 12) il n'y a pas concurrence. Pour les espacements inférieurs à celui auquel s'effectue la fermeture du couvert les cimes s'entrelacent.

FIG. 9. — Effet de la densité sur le diamètre de la cime à 3 ans (toutes familles groupées).

Notons que l'espacement pour lequel s'établit l'effet de la concurrence sur le diamètre des cimes (2,29 m) est très supérieur à celui pour lequel se ferme le couvert (1,16 m).

2.2.7. — Volume des branches.

L'analyse de variance à deux facteurs a porté sur le rapport $\frac{B}{V}$ du volume des branches à celui de la tige à l'âge de deux ans. Il n'y a pas de différences significatives entre les familles pour ce rapport.

Par contre, l'influence de l'espacement est très nette (probabilité de 0,001) :

Espacement	0,38 m	2,29 m	4,50 m
Rapport $\frac{B}{V}$	0,511	1,733	1,590

Les deux derniers rapports ne sont pas différents, et l'on remarquera qu'à l'âge de trois ans nous avons vu que la concurrence pour la cime cessait au-delà du cercle 9 (espacement de 2,29 m). Sous la réserve de la validité de notre définition de l'arbre

moyen (cf. § 1.4), la prise en compte de la production des branches diminue la supériorité de production aux fortes densités concernant les seules tiges déjà présentée dans la figure 8 :

Espacement	0,38 m	2,29 m	4,50 m
Volume tiges/surface	100 %	4,6 %	1,0 %
Volume tiges + branches/ Surface	100 %	8,3 %	1,7 %

FIG. 10. — Effet de la densité sur la floraison mâle et femelle : proportion d'arbres ayant fleuri (toutes familles groupées).

2.28. — Effets sur la floraison au printemps 1969.

Le Pin maritime a une floraison précoce : les résultats présentés ici concernent le troisième printemps après la plantation.

La proportion d'arbres ayant fleuri (figure 10) semble n'être notable qu'à partir du cercle n° 4 — soit à une distance de 0,74 m — aussi bien pour la floraison mâle que femelle, ce qui correspond à un coefficient d'espacement (distance entre arbres/hauteur) d'environ 30 %.

A plus grand espacement, la proportion d'arbres à fleurs femelles ne change pas alors que celle des mâles diminue : ceci provient probablement du fait que la vigueur des branches basses où se trouvent les fleurs mâles augmente avec l'espacement et que la floraison mâle est liée à une vigueur faible. On voit ainsi qu'à partir d'un certain écartement (1,82 m) les arbres portent les deux sexes dans la même proportion alors qu'il y a une prédominance du sexe mâle à forte densité.

Si l'on observe la *quantité de fleurs portées par arbre* (cf. : figure 11) on note le même effet de seuil aux environs de 0,74 m et 0,93 m, les quantités étant à peu près constantes aux plus grands espacements.

Enfin, rapportées à l'hectare, les quantités de pollen ou de graines produites — la quantité de graines étant prévue d'après le nombre de fleurs apparues (figure 12) — présentent un optimum pour les cercles n° 3 à 6, c'est-à-dire pour des distances entre arbres de 0,59 m à 1,16 m et des densités de 42 000 à 11 000 tiges par hectare. Si le coefficient d'espacement le plus favorable, qui est ici de l'ordre de 30 à 40 %, restait du même ordre de grandeur pour de plus grandes hauteurs, on voit que pour une hauteur de 10 m, par exemple, le nombre de tiges donnant le maximum de floraison par hectare serait de l'ordre de 1 900 tiges. Cette densité est très supérieure à ce que l'on admet couramment pour les vergers à graines.

Les conditions de la floraison variant d'une année sur l'autre l'interprétation pour une seule année ne peut que donner des indications. On a, d'autre part, étudié le phénomène de la floraison sur les familles groupées, certaines familles ayant à peine fleuri. Il faut donc être très prudent dans l'extrapolation des résultats.

2.29. — Effets sur les attaques de rouille.

Pour l'ensemble des familles, l'intensité moyenne d'attaque de la rouille courbeuse est légèrement liée à l'espacement, avec un coefficient de corrélation de 0,05. En fait, si l'on tient compte de la liaison de la rouille avec le diamètre, lui-même fortement lié à l'espacement, la corrélation partielle de la rouille avec l'espacement n'est plus significative. Nous avons vérifié, en outre, que la réaction du diamètre à l'espacement n'est pas influencée par la maladie. On peut donc en conclure que le risque d'attaque d'un plant par la rouille est indépendant de l'espacement. Sur le plan pratique, l'avantage est donc aux fortes densités auxquelles le nombre absolu de plants indemnes à l'hectare est plus élevé. Notons, par ailleurs, des sensibilités à la rouille très différentes entre familles, la note moyenne d'attaque variant de 0,95 à 1,91.

2.3. — La corrélation entre voisins

On considère souvent (STERN, 1966) que l'existence d'une corrélation négative entre le diamètre d'un arbre et son ou ses voisins les plus proches est une manifestation des phénomènes de concurrence. Plus généralement, une corrélation significative entre voisins est un signe d'interaction.

Dans notre essai, ces corrélations ont été calculées pour la hauteur et le diamètre, pour chaque espacement, par famille. Le regroupement des familles s'est fait par l'intermédiaire de la corrélation transformée $Z = \text{Arg th } r$. Les résultats sont présentés dans le tableau 5 et dans les figures 13 et 14.

En ce qui concerne la hauteur, une corrélation nette n'apparaît qu'aux faibles espacements et pour ce cas elle est positive de façon significative seulement à l'âge d'un an. On pourrait interpréter ces faits comme un phénomène de coopération, à rapprocher de la constatation faite plus haut de l'augmentation de la hauteur avec la densité. Toutefois, on notera que, ici aussi, les conditions initiales de plantation peuvent jouer un rôle.

FIG. 11. — Effet de la densité sur la floraison mâle et femelle : nombre moyen (toutes familles groupées) de fleurs portées par arbre.

FIG. 12. — Effet de la densité sur la floraison : quantités de pollen et de graines produites par unité de surface (toutes familles groupées).

FIG. 13. — *Effet de la densité sur la corrélation (moyenne des 8 familles) entre la hauteur d'un arbre et la hauteur moyenne de ses 6 voisins.*

FIG. 14. — *Effet de la densité sur la corrélation (moyenne des 8 familles) entre le diamètre d'un arbre et le diamètre moyen de ses 6 voisins.*

On peut penser aussi qu'aux faibles espacements les plants ont plus de chances de se trouver dans des conditions semblables d'où une corrélation positive due au terrain (SMITH, 1938) déjà évoquée plus haut.

Pour le diamètre, la figure 14 a une apparence plus désordonnée. Mais, si on excepte les corrélations positives aux faibles espacements à un an, à comparer à celles de la hauteur, on note que, par la suite, les corrélations sont négatives. Elles ne sont pas liées significativement à l'espacement, mais on remarque (tableau 5) que cette liaison, d'abord très négative, devient par la suite positive. Les mesures à des âges avancés permettront probablement de conclure de façon plus nette.

TABLEAU 5

Corrélation entre voisins : étude de la corrélation moyenne $\bar{z}$ (moyenne, par niveau d'espacement, des 8 valeurs de z afférentes aux 8 descendance) entre un caractère d'un arbre et la moyenne de ce caractère pour ses 6 plus proches voisins

Age	Carac- tère étudié	Liaison de z avec l'espacement = $\log x$		Comparaison de la valeur moyenne de z (tous espacements) avec 0	
		Valeur de R ($z, \log x$)	Probabilité du test t	Valeur moyenne de $\bar{z}$	Probabilité du test t
1 an ...	Hauteur	-0,860	P = 0,01	+ 0,185	0,05 > P > 0,02
	Diamètre	-0,659	P = 0,05	+ 0,105	P = 0,20
2 ans ..	Hauteur	-0,577	P = 0,10	+ 0,039	P = 0,50
	Diamètre	-0,368	P = 0,30	-0,108	0,01 > P > 0,001
3 ans ...	Hauteur	-0,364	P = 0,30	+ 0,092	P = 0,20
	Diamètre	+ 0,176	P = 0,70	-0,095	P = 0,10
4 ans ..	Diamètre	+ 0,314	P = 0,40	-0,113	0,05 > P > 0,02

CONCLUSIONS

Les dispositifs du type Ia de NELDER, comme celui utilisé ici, présentent des avantages indéniables sur le plan pratique, mais aussi des inconvénients. L'un d'eux souvent cité, est celui de l'absence d'une théorie statistique permettant d'analyser mathématiquement, de manière rigoureuse, les résultats (l'analyse de variance ou l'étude de la régression nécessitant une répartition aléatoire des traitements). Un autre inconvénient commun à tous les dispositifs qui utilisent un nombre constant de plants par niveau de densité est que la surface de terrain occupé est beaucoup plus faible aux fortes densités où existe une corrélation due au terrain positive entre plants voisins : par conséquent, la variance ou la covariance due à la concurrence sont ainsi sous-estimées.

La raison géométrique de 1,255 adoptée ici, bien qu'apparemment élevée, est satisfaisante. Pour élargir l'éventail des densités explorées, il vaut mieux, plutôt que d'augmenter la raison, créer plusieurs dispositifs avec chevauchement de leurs densités extrêmes.

Quand c'est possible, l'utilisation d'un seul génotype, clone ou lignée pure, apporte des informations très précieuses sur l'effet « pur » de la densité, et éliminant la variance génétique et la variance due à la concurrence, permet d'estimer la variance due au milieu ainsi que la covariance positive due à l'effet de voisinage.

Pour le Pin maritime, seul le bouturage sur une grande échelle, à l'étude à l'heure actuelle, rendrait possible des expérimentations sur un génotype.

Les résultats déjà acquis dans l'essai présenté ici sont conformes, en général, à ceux que l'on observe pour d'autres végétaux.

Sur le plan général, on a observé essentiellement des phénomènes de concurrence, c'est-à-dire un effet négatif sur les individus. La coopération est difficile à mettre en évidence. Mais on pourrait considérer comme un effet de coopération l'augmentation avec la densité de la proportion d'arbres ayant porté des fleurs mâles au printemps 1969. Au-delà d'une certaine densité, la concurrence vient masquer cet effet. Encore faut-il remarquer que s'il est indubitable que la densité a bien un effet positif sur la floraison mâle, on peut aussi dire que c'est le résultat d'une action négative sur la vigueur des branches, donc d'un phénomène de concurrence.

C'est, finalement, sur les relations entre densité de plantation et concurrence que nous avons recueilli le plus d'informations. L'effet de la densité sur la production du peuplement est naturellement un effet purement géométrique aux faibles densités, et nous savons qu'habituellement l'effet de la concurrence est suffisamment marqué pour compenser l'effet géométrique et aboutir à un plateau de production aux fortes densités. Cependant, dans cette expérimentation, et pour le volume de la tige, ce plateau n'est pas encore atteint : c'est le signe d'une intensité de concurrence encore relativement faible malgré les apparences. Le coefficient d'intensité défini par KIRA est, en effet, encore très faible même à quatre ans, de l'ordre de 0,35 pour les plus fortes densités et de 0,15 pour les plus faibles. Pour les plantes cultivées annuelles, il augmente avec l'âge et tend vers 1. On est donc encore loin ici de la concurrence maximale, qui toutes conditions du milieu égales par ailleurs, augmente avec l'âge. L'absence de distorsion dans les courbes de répartition des fréquences des caractères, la faible valeur de la corrélation négative entre voisins et la faible augmentation du coefficient de variation avec la densité sont d'autres indications du niveau encore bas de la concurrence.

Une observation intéressante faite dans cet essai est la variation en fonction de la densité de l'intensité de la concurrence : en effet, la courbe en coordonnées bilogarithmiques représentant la variation du diamètre en fonction de l'espacement se décompose en trois tronçons, l'un horizontal, dans les zones sans concurrence, les deux autres, en segments de droite à pente différente. On a donc deux intensités de concurrence, suivant la densité, que l'on peut interpréter comme une concurrence dans le sol aux densités moyennes, et une concurrence à la fois dans le sol et pour la lumière aux densités fortes. En général, le changement d'intensité de concurrence n'a été signalé que si l'on augmente ou diminue le nombre des facteurs (éléments minéraux, eau, lumière) objets de la concurrence. On pourrait donc en conclure que, dans les expériences faites où n'apparaît qu'une seule intensité de concurrence, l'entrée en jeu des différents facteurs de concurrence se faisait de façon quasi simultanée. Toutefois, on peut interpréter dans les expériences de DELVAUX sur les clones de peupliers la zone des faibles densités qu'il décrit sous le terme de « zone à croissance plus ou moins libre » comme une zone de concurrence, mais d'intensité faible.

Nous n'avons pas obtenu, dans le dispositif employé, de résultats sur la concurrence génotypique au sens de SAKAI ET STERN, en dehors d'une tendance à la corré-

lation négative et à l'augmentation du coefficient de variation aux faibles espacements à l'âge de quatre ans.

Les familles, qu'elles soient de frères ou de demi-frères, réagissent de la même façon à la concurrence, seule la famille n° 4 y est plus sensible aux forts espacements.

D'autres expériences déjà installées ou en projet auront pour but d'étudier plus particulièrement les phénomènes de concurrence et de coopération génotypiques liés à la densité.

Reçu pour publication en mai 1970.

SUMMARY

STAND DENSITY, COMPETITION AND COOPERATION AMONG SEA-PINES

1. — FIRST RESULTS OF AN IRREGULAR PLANTING

First, the authors recall the definition of competition and give that of cooperation. Then, they describe the way by which these two phenomena act. They introduce the concepts of *pure* and of *genotypic* competition.

The scope of the present paper is to show the effect of stand density on nine half sib families, planted in non mixed plots (intrafamily competition). The design they use is derived from a NELDER grid: each tree is at about the same distance from its six neighbours, located at the apices of a nearly regular hexagon. The space between plants varies from 0,38 m to 4,50 m according to a geometric progression, from inward to outward in each circular plot.

Interpretation of data at age 1, 2, 3 and 4 leads to the following conclusions:

1° The effect of density on the magnitude of observed characters depends on their nature: nil for tree height, obvious for flowering, very important for mid-height diameter, stem volume and crown diameter. There is no competition — at 4 years of age and for a mean height of 2,15 m — only for the 3,59 m and larger spaces. However, competition occurs under two different intensities, which probably is due to the fact that competition for light appears in addition to competition in the soil at higher densities.

2° Stem volume production per unit area is continually increasing from the lowest to the highest density.

3° Since populations used in this trial presents a certain amount of genetic variation, statistical parameters usually typical of genotypic competition were studied: as for frequency distribution graph, it is not affected here even by higher densities. Only at 4 years and for a very high density, the coefficient of variation clearly increases and, on the other hand, the correlation between neighbouring plants becomes significantly negative. But it is possible that the correlation for neighbourhood due to soil conditions should lead to underestimate both of these parameters.

This trial provided information chiefly about competition phenomenon. No clear cooperation between plants has been revealed. However, even though pure competition is obvious (point 1), it is not so important as to make the production reach a plateau for high densities (point 2), which is the general case for agricultural crops. It was not possible to assess the intensity of genotypic competition (point 3), but for this purpose, other specialised tests have already been established.

ZUSAMMENFASSUNG

DICHTSTAND, KONKURRENZ UND KOOPERATION BEI DER SEESTRANDKIEFER

Die Autoren geben vorerst eine kurze Definition der Konkurrenz und der Kooperation und beschreiben das Auftreten dieser beiden Phänomene. Die Begriffe « Reinkonkurrenz » (concurrence pure) und « genotypische Konkurrenz » (concurrence génotype) werden eingeführt.

Die vorliegende Arbeit betrifft die Untersuchung des Dichtstandeffektes auf neun Familien von bekannten Mutterbäumen, welche im Reinbestand gepflanzt wurden (Konkurrenz innerhalb der Familien).

Die gewählte Versuchsanordnung lehnt sich an das NELDER — Modell an: jede Pflanze ist im Zentrum eines nahezu regelmässigen Sechsecks und hat annähernd gleiche Abstände zu den sechs Nachbarn an der Hexagonecken. Die Abstände variieren in geometrischer Progression (0,38 m bis 4,50 m) von Mittelpunkt bis zum Rand der Kreisparzellen.

Die Auswertung der nach 1, 2, 3 und 4 Jahren durchgeführten Messungen, führt zu folgenden Beobachtungen:

1) Der Einfluss des Dichtstandes auf die verschiedenen Merkmalsgrössen ist sehr unterschiedlich und hängt von deren Art ab. Besonders stark beeinflusst werden der Durchmesser in halber Baumhöhe, das Stammvolumen und die Kronenbreite, deutlich wirkt der Dichtstand auch auf die Blüte, während die Baumhöhe unbeeinflusst bleibt. Das Fehlen einer Konkurrenzwirkung, nach vier Jahren und bei einer Baumhöhe von 2,15 m, konnte nur bei den Abständen 3,59 m und darüber festgestellt werden. Es konnten jedoch zwei verschiedene Konkurrenzintensitäten beobachtet werden, welche wahrscheinlich auf die Tatsache zurückzuführen sind, dass bei grösserem Dichtstand zur Konkurrenz im Boden noch die Lichtkonkurrenz dazukommt.

2) Das auf die Flächeneinheit bezogene Stammvolumen nimmt stetig mit steigenden Baumabständen zu.

3) Die verwendeten Populationen weisen eine gewisse genetische Variabilität auf. Es wurden daher statistische Merkmale untersucht, deren Grössen gewöhnlich das Vorliegen einer genotypischen Konkurrenz nachweisen lassen.

So ist in unserem Fall die Symmetrie der Häufigkeitsverteilungskurven noch nicht durch die grössten Dichtstandwerte beeinflusst. Erst nach vier Jahren und bei sehr grossem Dichtstand erfolgt eine deutliche Erhöhung der Variationskoeffizienten und auch die Korrelationen mit den Nachbarbäumen werden deutlich negativ, wobei es jedoch möglich erscheint, dass die durch den Boden verursachte Nachbarschaftskorrelation zu einer Unterschätzung dieser beiden Charakteristika führt.

In diesem Versuch wurden vor allem Konkurrenzphänomene deutlich, während eine Kooperation zwischen Pflanzen nicht eindeutig nachgewiesen werden konnte. Obwohl eine Reinkonkurrenzwirkung deutlich zum Ausdruck kommt (Punkt 1), führt dies nicht dazu, dass die Massenleistung bei grösseren Dichtständen (Punkt 2) einen bestimmten Wert nicht überschreitet, wie dies gewöhnlich bei erwachsenen landwirtschaftlichen Pflanzen der Fall ist. Die Intensität der genotypischen Konkurrenz konnte nicht quantitativ festgestellt werden; es wurden jedoch hiezu bereits spezielle Versuche angelegt.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASSMANN E., 1955. Die Bedeutung des «erweiterten Eichhorn'schen Gesetzes» für die Konstruktion von Fichten. Ertragstabelln. *Forstwissenschaftliches Zentralblatt.*, 321-330.
- BLACK J. N., 1961. Competition between two varieties of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) as related to the proportions of seed sown. *Aust. J. Agric. Res.*, **12**, 810-820.
- CHALBI N., 1967 a. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 67-82.
- CHALBI N., 1967 b. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 120-157.
- DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M. T., 1964. Analyse préliminaire de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 131-155.
- DELVAUX J., 1966. Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. II. — A propos de distribution de fréquence de diamètres et de hauteurs. III. — Essais préliminaires à l'étude du facteur compétition. IV. — La compétition au niveau des classes sociales. *Travaux Stat. Rech. Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique*, **32**, 7-48.
- DELVAUX J., 1967. Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. V. — Compétition inter-clones chez le peuplier. VI. — Action d'écrans multilatéraux translucides et opaques sur le peuplier. VII. — Compétition inter-individuelle chez le peuplier. VIII. — Effets de lisière dans les plantations de peuplier. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique*, **33**, 7-59.
- DONALD C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. in agronomy*, **15**, 1-118.

- FAIRFIELD SMITH H., 1938. An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops. *Journ. Agric. Sci.*, **28**, 1-23.
- FREEMAN G. H., 1964. The use of a systematic design for a spacing trial with a tropical tree crop. *Biometrics*, **20**, 200-203.
- GUINAUDEAU J., ILLY G., MAUGE J. P., DUMAS F., 1963. Essai de fertilisation minérale sur Pin maritime à Mimizan (Landes). *Ann. Ec. Nation. Eaux, Forêts*, **22**, 1-71.
- HARPER J. L., 1961. Approaches to the study of plant competition. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **15**, 1-38.
- HODGSON G. L., BLACKMAN G. E., 1955. An analysis of influence of plant density on the growth of *Vicia faba*. I The influence of density on the pattern of development. *Journ. of Experimental Botany*, **7**, 147-165.
- KEMPTHORNE O., 1952. The design and analysis of experiments. New York. John Wiley & Sons., Inc. 631 pp.
- KIRA T., OGAWA H., & SAKAZAKI N., 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition yield-density interrelationship in regularly dispersed populations. *J. Inst. Poly. Osaka City Univ.*, **4**, 1-16.
- KOYAMA H., & KIRA T., 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D.7.*, 73-94.
- MATHER K., 1961. Competition and co-operation. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, **15**, 264-280.
- MAUGÉ J. P., 1968. Expérience d'éclaircie dans un peuplement de Pin maritime de 20 ans à Andornos (Gironde). *Extrait du C.R. d'activité 1967 de l'Assoc. Forêt-cellulose*, 2-31.
- MEAD R., 1966. A relationship between individual plant-spacing and yield. *Annals of Botany*, N.S. **30**, 301-309.
- MILLIER C., 1968. Analyse de variance à un facteur contrôlé. *Programme FORTRAN 68.033. Stn Biométrie, I.N.R.A., Nancy*.
- MILNE A., 1961. Definition of competition among animals. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, **15**, 40-60.
- NAMKOONG G., 1966. Application of Nelder's designs in tree improvement research. *Proceedings, eight Southern conference on forest tree improvement*, 24-37.
- NELDER J. A., 1962. New kinds of systematic designs for spacing experiments. *Biometrics*, **18**, 283-307.
- PARDÉ J., 1961. Comment préciser l'intensité d'une éclaircie. *Rev. Forest. fr. Août-Sept.*, 551-557.
- RIVES M., 1966. Etude critique de dispositifs expérimentaux sur la vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 411-422.
- RIVES M., 1969. Description de l'hétérogénéité des champs d'expérience. *Biometrische Zeitschrift*, **11**, 113-122.
- SAKAI K., 1956. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor symp. on Quantitative biol.*, **20**, 137-157.
- SAKAI K., 1957. Studies on competition in plants VII. Effect on competition of a varying number of competing and non-competing individuals. *J. Genetics*, **55**, 227-234.
- SAKAI K. I., SUZUKI Y., 1954. Studies on competition in plants, III-Competition and spacing in one dimension. *Jap. J. Genet.*, **29**, 197-201.
- SAKAI K. I., MUKAIDE H., 1967. Estimation of genetic, environmental, and competition variances in standing forests. *Silvae genetica*, **16**, 149-152.
- STERN K., 1965. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica*, **14**, 87-91.
- STERN K., 1966. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. II. Phänotypische Korrelationen zwischen Bäumen in gleichaltrigen Kiefern — und Fichtenbeständen und den sie umgebenden Gruppen von Konkurrenten. *Silvae Genetica*, **15**, 6-11.
- SINGH K. D., 1967. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen III. Monte-Carlo Versuche über den Einfluss der Konkurrenz zwischen Genotypen auf die Voraussage des Ausleseerfolgs. *Z. Pflanzenzüchtg.*, **57**, 189-253.
- STERN K., 1968 a. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theoretical and Applied Genetics*, **38**, 66-73.
- STERN K., 1968 b. Überlegungen zur optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen mit Waldbäumen. *Silva Fennica*, **2**, 248-260.
- TOMASSONE R., 1967. Régression progressive multiple. *Programme FORTRAN 67.009. Stn Biométrie I.N.R.A., Nancy*.
- WIGGANS R. G., 1939. The influence of space and arrangement on the production of soybean plants. *J. amer. soc. Agron.*, **31**, 314-321.
- WILLIAMS E. J., 1962. The analysis of competition experiments. *Austral. J. Biol. Sci.*, **15**, 509-525.