ÉTUDE DE LA COMPÉTITION DANS DES PLANTATIONS RÉGULIÈRES A L'AIDE DE VARIOGRAMMES

J. BACHACOU et N. DECOURT

*Station de Biométrie,
Centre national de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Champenoux, 54280 Seichamps*

*Station de Recherches sur la forêt et l'environnement,
Centre de Recherches forestières d'Orléans,
Ardon, 45160 Olivet*

RÉSUMÉ

On utilise une méthode mise au point par G. MATHERON pour l'étude des variables régionalisées, i.e. des variables $f(\vec{x})$ dont les valeurs dépendent des coordonnées $(\vec{x})$ des points qui les supportent. Le variogramme permet de décrire une structure spatiale en exprimant la relation entre deux points séparés par le vecteur h , par la quantité :

$$(f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x}))^2$$

On prend l'espérance mathématique de cette quantité. Si on suppose que la liaison ne dépend que de h , on obtient une fonction de h , qui est le demi-variogramme :

$$\gamma(\vec{h}) = \frac{1}{2} E(f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x}))^2$$

La compétition entre les arbres se traduit par l'apparition de structures spatiales qu'on caractérise par la forme que prennent les variogrammes correspondants, construits pour les valeurs des circonférences à 1,30 m.

On a comparé ces phénomènes dans des plantations d'espèces diverses, à des âges et des espacements variés.

On constate notamment que les clones et les populations composées de génotypes différents se comportent de façons très différentes. Dans un peuplement non clonal, l'influence apparente d'un arbre sur ses voisins passe par un maximum lorsqu'on considère des espacements de plus en plus faibles, alors qu'on peut supposer que son influence réelle augmente. Cet effet d'amortissement de la concurrence apparente a des conséquences pour la sélection génétique et pour les plans d'expérience.

I. — POSITION DU PROBLÈME ET DÉFINITIONS

I. 1. — *Effets de densité et effets d'interaction*

On distinguera deux types d'effets dans les populations d'arbres forestiers vivant sur une même surface :

— une série d'effets liée à un âge donné au nombre d'individus présents par unité de surface, qu'on appellera des *effets de densité*. Ces effets globaux peuvent par exemple se manifester par une diminution de la croissance moyenne des individus et éventuellement par une modification de la croissance totale de la population. On le constate très bien dans les expériences de densité ou d'espacement (spacing design) où on compare justement des populations d'arbres plantés à des espacements différents ;

— une série d'effets liée *aux interactions entre arbres voisins* et qui aboutit, les arbres étant caractérisés par leur immobilité et leur pérennité, à des modifications plastiques importantes avec apparition d'arbres dominants, codominants, dominés, etc. dont la répartition n'est pas aléatoire et donne donc au peuplement un caractère structuré.

Il n'est pas exclu bien sûr que les effets de densité ne soient que l'expression de la somme des effets d'interaction. Cependant, quitte à étudier les rapports existants entre ces effets, il n'est pas inutile de les distinguer. On peut notamment constater des effets de densité sans pouvoir mettre en évidence des effets d'interaction.

I. 2. — *Compétition — Concurrence et coopération*

On trouvera dans le travail d'ILLY G. et LEMOINE B. (1970), une réflexion approfondie sur ces termes. Reprenant les propositions de DONALD (1963), de MATHER (1961), de DEMARLY *et al.* (1964), ils aboutissent finalement à définir les situations suivantes (tabl. I) lorsque, le milieu étant homogène, on met en présence deux individus A et B agissant ou non l'un sur l'autre.

Dans l'article d'ILLY et LEMOINE, l'identité proposée entre A et B est de nature

TABLEAU I
Liste des peuplements étudiés

Situations	Concurrence	Coopération	Neutralité	Parasitisme	Commensalisme	Antibiose
Action de B sur A	—	+	0	—	0	—
Action de A sur B	—	+	0	+	+	0
Conditions	A et B sont <i>identiques</i> ou <i>différents</i> au départ			A et B sont nécessairement <i>différents</i> au départ		

Ce tableau s'interprète aisément.

seulement génétique, mais il est clair que toute différence favorisant ou défavorisant A ou B au départ peut conduire à des situations dissymétriques.

Les situations 1, 2, 3 définies comme situations de *concurrence* (1), *coopération* (2) ou *neutralité* (3) peuvent concerner des individus différents ou identiques. La dissymétrie des situations (4), (5), (6) implique une différence entre A et B. DEMARLY *et al.* (1964), ainsi du reste que JACQUARD (1969) parlent dans ces cas de *parasitisme* (4), de *commensalisme* (5) et d'*Antibiose* (6). On réserve le terme de *compétition* pour l'ensemble de ces situations.

En fait, ce tableau est évidemment incomplet. Les situations (1), (2) ⁽¹⁾ peuvent, uniquement dans le cas d'individus non identiques, être également dissymétriques. Dans la situation (1) par exemple, l'action négative de B sur A peut être beaucoup plus faible que l'action négative de A sur B. C'est même très probablement ce qui se passe dans les peuplements forestiers où un arbre ayant, pour des raisons complexes, pris une certaine avance sur son voisin, exerce sur lui une action de concurrence beaucoup plus forte que celle qu'il subit en retour.

En toute rigueur, il faut donc distinguer les situations de coopération ou de concurrence à effets égaux sur les deux partenaires A et B, du cas général de la coopération ou de la concurrence ne comportant pas ce caractère équilibré. Il faut donc ajouter les cas (1') et (2') qu'on pourra appeler situations de coopération ou de concurrence « *équilibrées* ».

Ces situations « équilibrées » donneraient des résultats identiques à ce que nous avons appelé effets de densité, bien qu'il ne soit pas exclu (nous en reparlerons) que dans l'ensemble d'un peuplement, des effets de densité apparents puissent être le résultat d'interactions complexes comportant des situations d'antagonisme non équilibrées par exemple.

On remarquera, bien entendu, que ces situations équilibrées devraient normalement être les seules possibles en cas d'identité des individus A et B et notamment lorsqu'il s'agit d'un même clone. On devrait donc, dans les populations clonales, n'observer que des effets de densité et pas d'interactions entre voisins.

Si toutefois, soit à la plantation, soit accidentellement, quelques individus acquièrent une supériorité ou une infériorité vis-à-vis de leurs voisins, un effet de concurrence au sens défini plus haut peut apparaître. Cependant, il est raisonnable de penser que ces phénomènes doivent s'installer plus lentement et avec moins de netteté dans ces populations faites d'un même clone.

Ces effets de densité peuvent bien sûr correspondre eux-mêmes à des situations de *coopération* si la croissance des individus est stimulée par une augmentation de la densité, ou à des situations de *concurrence* si cette croissance est ralentie par une augmentation de la densité. On observe, du reste, ces deux effets dans certaines expériences d'espacement conduites avec des individus issus d'un même clone de peuplier (DECOURT et LEMOINE, 1974).

En résumé, les situations possibles de compétition s'analyseraient ainsi :

— effets de densité	concurrence équilibrée
individus identiques	coopération équilibrée
au départ (identité	
génotypique notamment)	

(¹) La situation (4) est également concernée par cette remarque.

— effets d'interaction	neutralité
individus différents	concurrence
au départ	coopération
	commensalisme
	antibiose
	parasitisme

Dans un peuplement, les phénomènes peuvent être encore plus complexes. On peut supposer par exemple, lorsqu'on observe le regroupement d'arbres d'égale vigueur par deux ou par trois, notamment dans les hêtraies, que des phénomènes « équilibrés » peuvent se produire au niveau d'un groupe, alors que des effets d'interaction apparaissent entre les groupes eux-mêmes. Un premier essai d'étude de ces regroupements a été tenté récemment (BADIA et DECOURT, 1975), justement dans des futaies de hêtre régénérées naturellement.

Les problèmes sont, *a priori*, simplifiés si on étudie, comme on se propose de le faire ici, les phénomènes de compétition dans des plantations d'arbres de même espèce régulièrement espacés, de même âge et si possible d'origine génétique connue.

1. 3. — Effets du milieu

Il est très clair que si le milieu est plus ou moins riche et les arbres identiques entre eux (même clone par exemple), on obtiendra une croissance plus ou moins forte pour une même densité. En milieu parfaitement homogène, l'effet du milieu a donc le même caractère que l'effet densité et on ne peut les distinguer. Si le milieu présente des zones plus ou moins favorables (sol de fertilité variée, zones de lisière plus ou moins abritées du vent, etc.), ces taches vont apparaître, toujours dans le cas d'individus identiques, comme des phénomènes d'interaction entre individus voisins avec concurrence ou coopération. Seule l'existence de zones de dimensions variées et les différences d'échelle avec des interactions vraies entre individus pourront éventuellement permettre de distinguer l'effet du milieu d'un effet de compétition.

Dans des peuplements où les individus sont différents, notamment par leurs génotypes, les variations de milieu interfèrent également avec les phénomènes de compétition pour atténuer les effets visibles de la concurrence, pour accentuer les effets visibles de la coopération, voire même pour donner l'illusion de celle-ci. Là encore, la distinction ne peut sans doute se faire que par les différences d'échelles entre les phénomènes.

Ajoutons que les petites différences de milieu (à l'échelle de l'individu) peuvent elles-mêmes initier des situations de compétition. Par exemple, l'infériorité apparente d'un individu sera liée à la moindre fertilité du sol où il pousse et également à la pression de concurrence de ses voisins relativement plus vigoureux.

2. — MÉTHODE D'ÉTUDE - VARIOGRAMME

2. 1. — Variables régionalisées et variogramme

Nous allons considérer que la compétition s'exprime dans le peuplement sous la forme d'une structure aléatoire et l'étudier en tant que telle.

Nous entendons par structure d'un ensemble ou d'un phénomène le système des relations

existant entre les éléments ou parties constitutives de cet ensemble ou de ce phénomène. Le mot aléatoire signifie simplement qu'on décide ici de ne pas tenir compte des mécanismes sous-jacents, qu'on suppose, par exemple, mal connus, et qu'on décrira donc la structure par des techniques dérivées de la théorie des probabilités. Pour décrire une structure aléatoire, on exprimera donc en termes probabilistes les relations existant entre les éléments ou les parties constitutives du phénomène (par exemple, entre les valeurs d'un paramètre descriptif des arbres d'un peuplement forestier).

Il s'agit en l'occurrence de structures spatiales : les variables étudiées sont dites *régionalisées* en ce sens que leurs valeurs dépendent des coordonnées du point qui les supporte (par exemple, un arbre). Une telle variable sera désignée par $f(\vec{x})$, fonction du vecteur $\vec{x}$ de position (ici, position de l'arbre dans le plan).

Dans le cadre de la méthode suivie, nous considérerons cette variable régionalisée (observée et mesurable expérimentalement) comme la réalisation d'une fonction aléatoire : autrement dit, chaque arbre supporte une variable aléatoire dont l'expérience réalise une valeur particulière, la liaison statistique entre ces différentes variables aléatoires exprimant le caractère structuré du phénomène.

L'outil méthodologique construit pour décrire ces structures est le variogramme. Si nous exprimons la relation entre deux points (notion de structure) par la quantité $\{f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x})\}^2$, la transposition probabiliste (notion de structure aléatoire) se fera en prenant pour l'ensemble des points considérés l'espérance mathématique de cette quantité. Sous l'hypothèse que la liaison ne dépend que du vecteur h séparant 2 points, nous obtenons la fonction $\gamma(\vec{h})$ ou demi-variogramme :

$$\gamma(\vec{h}) = \frac{1}{2} E \{f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x})\}^2$$

En fait, on utilise $\gamma(h)$ en fonction de la distance h , soit qu'il y ait isotropie, soit que l'on donne à $\vec{h}$ une direction déterminée. C'est la courbe représentative de $\gamma(h)$ (à noter que $\gamma(h) \geq 0$, $\gamma(0) = 0$), particulièrement dans son comportement à l'origine, qui nous fournira divers éléments de description de la structure aléatoire. Par exemple :

Variogramme plat =
"pas de structure"

Structure très régulière

← Portée →
indépendance au-delà
de la portée

Discontinuité à l'origine =
structure très irrégulière
(du moins à l'échelle considérée)

Nous avons emprunté l'usage du variogramme à la théorie des variables régionalisées (G. MATHERON, 1965), mise au point alors pour l'estimation des gisements miniers, et dont l'application aux inventaires forestiers est en cours d'étude (MILLIER, POISSONNET, SERRA, 1970 ; BOUCHON, 1974, contrat D.G.R.S.T., 1975-1976) ⁽¹⁾. C'est à travers le variogramme que la structure y est prise en compte dans le calcul des variances d'estimation.

⁽¹⁾ Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau, C.N.R.F., C.T.F.T.

C'est au regard des hypothèses plus ou moins restrictives qu'il faut faire sur la fonction aléatoire que se justifie le choix du variogramme plutôt que de la covariance.

Dans l'hypothèse stationnaire d'ordre 2 (existence d'une espérance m et d'une covariance $K(h) = E\{f(x) \cdot f(x+h)\} - m^2$ indépendantes du point d'appui x), la relation $\gamma(h) = K(0) - K(h)$ montre l'équivalence de ces deux outils mathématiques :

FIG. 1. — La covariance

(l'indépendance statistique entre points séparés par une distance supérieure à la portée se traduit soit par la covariance nulle, soit par le palier à $K(0)$ du variogramme.

Or, cette hypothèse est assez fréquemment mise en défaut (en particulier on ne peut attribuer une variance $K(0)$ finie à certains phénomènes dont la variabilité croît indéfiniment à mesure que l'on élargit le champ d'échantillonnage). Il n'est pas rare que, même dans ce cas, les accroissements $f(x+h) - f(x)$ admettent une espérance $m(h)$ et une variance (qui est précisément le variogramme $\gamma(h)$) indépendantes de x . Ceci constitue l'hypothèse « intrinsèque », plus faible que l'hypothèse stationnaire d'ordre 2, et qui suffit à garantir l'existence et la validité d'utilisation du variogramme.

Le variogramme s'avère ainsi plus sûr, d'application plus large que la covariance.

2. 2. — Application aux effets d'interaction dus à la compétition

On se placera volontairement dans le cas simple d'une plantation pure, équiennne et régulière, où les individus ont été plantés à la distance constante les uns des autres. Nous nous bornerons à étudier la *croissance en diamètre*.

On suppose que la répartition spatiale de cette croissance n'est pas quelconque. Si les arbres voisins ont eu une croissance voisine (c'est-à-dire des dimensions voisines au moment de la mesure), c'est qu'il y a soit phénomène de coopération, soit homogénéité locale du milieu en l'absence de concurrence, soit prépondérance de cette homogénéité sur la concurrence. Si, au contraire, plus les individus sont voisins plus leurs diamètres sont différents, on supposera qu'il y a concurrence.

Quelle sera alors l'allure prévisible des premiers points des variogrammes correspondants ? La croissance en diamètre est une variable régionalisée particulière puisqu'elle n'est définie qu'à chaque arbre du peuplement, c'est-à-dire aux nœuds d'un réseau à maille régulière. Nous la désignerons par y_i , i étant le numéro du nœud dans sa ligne ou sa colonne.

Suivant chacune des deux directions perpendiculaires considérées (lignes/colonnes), le variogramme n'est donc défini que pour des valeurs discrètes de h , multiples de l'espacement e ⁽¹⁾.

En prenant cet espacement comme unité, nous l'écrirons :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2} E(y_i - y_{i+h})^2$$

⁽¹⁾ Sur les figures suivantes, le trait joignant pour raison graphique les points représentatifs de $\gamma(h)$ sera donc sans signification.

$\gamma(h)$ est estimé à partir des données expérimentales en faisant la moyenne des $(y_j - y_{j+h})^2$ observés sur les N couples que l'on a pu former dans le peuplement, en associant (soit ligne par ligne, soit colonne par colonne) les arbres espacés de h intervalles. D'où le variogramme expérimental :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N} \sum (y_j - y_{j+h})^2$$

— S'il y a *coopération*, le variogramme croîtra jusqu'à un palier (fig. 2 a), sachant qu'au-delà d'une certaine distance (la « portée ») l'effet de coopération n'est plus sensible d'un arbre à l'autre.

— L'effet du milieu se traduit couramment par un variogramme de même type, la portée pouvant alors refléter la dimension moyenne de zones d'égale fertilité (du moins dans la direction où le variogramme a été calculé).

FIG. 2

a) Variogramme en cas de coopération

— S'il y a *concurrence*, les voisins immédiats d'un arbre auront en moyenne une croissance réduite si cet arbre est vigoureux, et une croissance forte dans le cas contraire. Le premier point du variogramme est donc plus élevé que le deuxième et les suivants, produisant un pic caractéristique (fig. 2 b).

FIG. 2

b) et c) Variogrammes en cas de concurrence

En fait, le phénomène est vraisemblablement plus compliqué : lorsqu'un arbre vigoureux inhibe la croissance de ses voisins immédiats, cela favorise indirectement la croissance des arbres immédiatement au-delà de ses voisins. Dans ce cas, le variogramme présentera, au-delà du premier pic, des oscillations (fig. 2 c).

— En l'absence de tout effet de compétition ou de milieu, le variogramme sera évidemment plat.

FIG. 2

d) Variogramme en absence de tout effet

— *La coexistence des effets* de milieu et de compétition introduit une certaine difficulté. Toutefois, on peut espérer distinguer les deux phénomènes si leur échelle est différente, par exemple si la compétition ne se traduit que par une modification de croissance des arbres immédiatement voisins alors que le milieu hétérogène est composé de taches relativement homogènes englobant un nombre d'arbres plus grand :

FIG. 2

e) Effet conjoint du milieu et de la compétition

On peut imaginer dans certains cas une compensation entre les deux effets : l'effet du milieu peut très bien amoindrir, voire masquer, le pic caractéristique de la concurrence.

Dans ce qui suit, ayant conclu à l'existence d'une concurrence d'après des variogrammes de type 2 b ou 2 c, nous chercherons à exprimer l'intensité de la concurrence par l'importance relative du pic correspondant. S'agissant précisément là de variogrammes oscillant autour d'une valeur finie, nous choisirons comme indice I_1 de la concurrence l'écart relatif du premier point du variogramme à la variance s^2 calculée sur tout le peuplement.

$$\text{Soit } I_1 = \frac{\gamma(1) - s^2}{s^2}$$

FIG. 3. — Le « pic » de concurrence

(s^2 estime la valeur moyenne du variogramme $\gamma(x - y)$ obtenu en déplaçant les points x et y dans le champ étudié).

3. — PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS

Comme nous l'avons vu ci-dessus, nous n'utiliserons que des plantations d'arbres de même âge, plantés à espacements réguliers en tout sens, d'une même espèce. Les variogrammes seront calculés dans deux directions perpendiculaires, la variable choisie étant le diamètre ⁽¹⁾ à 1,30 m au moment de la mesure, résultat de la croissance en diamètre depuis l'origine. Dans ce premier travail, à caractère exploratoire et finalement très qualitatif, nous avons essayé de nous procurer des mesures concernant des peuplements très variés. Nous remercions ici les chercheurs des stations de recherches étrangères qui nous ont communiqué leurs données.

(¹) ou la circonférence.

On trouvera dans le tableau de l'*annexe 1* la liste des peuplements étudiés et quelques-unes de leurs caractéristiques. On dispose de peuplements résineux (Douglas, Pins) ou feuillus (Eucalyptus) composés d'individus généralement d'une même provenance, d'une descendance maternelle d'Eucalyptus et de divers clones de peupliers.

En cas de disparition d'un arbre par mortalité, il se crée évidemment un trou dans le peuplement. Si on compte la variable diamètre (ou circonférence) en ce point égale à zéro, la différence avec l'arbre immédiatement voisin est très forte même si cet arbre est petit. Ce décalage technique risque de modifier le variogramme beaucoup plus que les différences dues aux seuls effets de la compétition sur la croissance, même si ces points nuls sont peu nombreux, ce qui est le cas dans les peuplements que nous avons retenus. Pour éviter ce phénomène, on a convenu d'affecter aux arbres morts ou manquants (très peu nombreux), une circonférence égale à la plus petite circonférence rencontrée dans le peuplement étudié.

4. — RÉSULTATS OBTENUS DANS UNE EXPÉRIENCE D'ESPACEMENT SUR LE DOUGLAS

4. 1. — *Le dispositif*

Le dispositif utilisé est un carré latin installé en 1955 par P. AYRAL et J. PARDE en forêt d'Amance pour l'étude de l'influence de l'espacement, c'est-à-dire de la densité, sur la croissance du Douglas (*Pseudotsuga Menziesii* MIRB.). On a retenu les quatre espacements suivants : 1,5 m $\times$ 1,5 m ; 2,00 $\times$ 2,00 m ; 2,50 $\times$ 2,50 m ; 3,00 $\times$ 3,00 m. Les résultats des mesures effectuées à 11 ans, puis à 16 ans, figurent dans des publications auxquelles on pourra se reporter (BARTOLI M. et N. DECOURT, 1971 ; BARTOLI M., 1972). Des mesures plus récentes ont été faites à l'âge de 19 ans.

Ces mesures ont permis de calculer les variogrammes dans chaque placette élémentaire du dispositif et dans deux directions perpendiculaires x et y , celles des lignes et des colonnes de la plantation. L'intérêt de ce dispositif parmi les autres essais étudiés est de permettre d'observer l'effet de l'espacement sur les effets de l'interaction individuelle et cela à trois âges successifs.

4. 2. — *L'anisotropie*

L'effet d'interaction (coopération ou concurrence) sera chiffré, comme nous l'avons dit plus haut, par la position relative du premier point du variogramme :

$$I_1 = \frac{\gamma(1) - s^2}{s^2} \quad (1)$$

Le tableau 2 et la figure 4 résument les résultats obtenus pour les trois mesures successives.

On remarquera dès 11 ans l'apparition d'un effet de concurrence. Le carré 1 n'a pas été utilisé, la plantation ayant échoué sur une fraction importante de sa surface. L'effet de concurrence se manifeste pratiquement dans chaque carré, mais dans certains on obtient des résultats très différents selon la direction de calcul du variogramme : cet effet d'Anisotropie est important.

TABLEAU 2

*Carré latin d'Amance Douglas**Latin square at Amance Douglas Fir**Variance des circonférences**circumference's variance**Écart-type : s**standard deviation**Circonférence moyenne : C_g**mean circumference**Coefficient de variation : c p. 100**variation coefficient**Indice de concurrence : I₁ p. 100 (voir texte)**competition index (see text)*

Année		Espacement			
		1,50	2,00	2,50	3,00
1965 (11 ans)	s^2	60,87	66,60	65,55	64,38
	s	7,80	8,16	8,10	8,02
	C_g	25,03	29,45	30,29	32,64
	C	31,16	27,76	26,73	24,58
	I_1	8,91	19,16	3,91	4,32
1971 (15 ans)	s^2	148,16	170,72	171,31	168,19
	s	12,17	13,07	13,09	12,97
	C_g	34,75	42,75	47,75	54,75
	C	35,03	30,56	27,41	23,69
	I_1	45,55	18,67	17,00	13,94
1974 (18 ans)	s^2	179,61	208,54	209,43	213,71
	s	13,40	14,44	14,47	14,62
	C_g	38,20	47,20	53,90	62,30
	C	35,08	30,60	26,85	23,46
	I_1	17,54	19,42	21,97	17,44

L'effet d'Anisotropie est visualisé sur la figure 4 au centre du carré ; on construit un vecteur dont les deux composantes perpendiculaires sont les valeurs de I_1 dans les directions x et y (des lignes et des colonnes), plus l'effet de concurrence est important, plus le module du vecteur est important. L'anisotropie est caractérisée par la déviation du vecteur par rapport à la direction de la première bissectrice des axes des x et des y .

On constate sur les résultats de 1965 (mesures à 11 ans), mais également ultérieurement, que l'anisotropie est faible dans les placettes centrales du carré latin, loin des lisières. La déviation du vecteur « concurrence » est, semble-t-il, liée à la fois à l'orientation et à la proximité des lisières.

Au cours du temps, par exemple entre 1965 et 1971, on observe dans toutes les placettes :

- 1° une diminution de l'anisotropie, le vecteur concurrence tendant à se rapprocher de la direction de la première bissectrice ;
- 2° une augmentation des modules, c'est-à-dire de la concurrence.

En 1974, les effets remarqués ci-dessus se confirment. Les fortes anisotropies de 1965 et 1971 continuent à s'estomper nettement, alors que dans les placettes déjà presque isotropes, on constate une très faible fluctuation.

FIG. 4. — Effet d'anisotropie sur le carré latin de Douglas en forêt d'Amance

La concurrence s'accroît légèrement entre 1971 et 1974 (longueur plus grande des vecteurs).

Ces observations suggèrent que l'anisotropie n'est pas créée par la concurrence. Il s'agit peut-être d'un facteur du milieu dont l'effet s'estomperait avec l'âge. Le facteur serait susceptible de masquer l'effet concurrence sur le variogramme. Des études restent à entreprendre pour préciser ce phénomène assez remarquable.

FIG. 5 a

FIG. 5 a, 5 b, 5 c. — Carré latin d'Amance
Latin square at Amance

Variogrammes globaux aux différents espacements
Global variograms at different spacing

On notera du reste que dans le second dispositif étudié, celui d'Amplepuis, qui comporte plusieurs placettes différemment situées dans le peuplement et différemment orientées, on observe des phénomènes d'Anisotropie analogues qui ne sont pas directement liés à l'anisotropie des espacements ($2,50 \times 2,00$ m).

Pour étudier l'influence de l'espacement et de l'âge sur la concurrence, on considérera les variogrammes moyens calculés globalement pour les quatre répétitions et les deux directions (cf. fig. 5).

4. 3. — Concurrence, espacement, âge

La figure 6 fait ressortir deux faits :

1. La variance totale s^2 augmente avec l'âge mais reste indépendante de l'espacement. L'accroissement de la variance avec l'âge est tout à fait prévisible. Puisque la taille des individus augmente, il est plausible que leurs différences augmentent également. En fait, on remarquera que le coefficient de variation reste sensiblement constant. La variabilité relative reste donc constante.

Il nous semble très intéressant de noter que la concurrence n'accroît pas la variabilité relative. Dans un peuplement où aucun phénomène extérieur, de type accidentel par exemple, n'introduit de cause supplémentaire de variation, la variabilité reste sensiblement constante. Seule la répartition spatiale de cette variabilité change. Si le milieu est très homogène, cette variabilité initiale est constante et d'origine entièrement génétique (au sens de l'expression des différents génotypes dans un même milieu).

Cette remarque a sans doute un intérêt théorique pour l'étude de la variabilité génotypique des populations d'arbres forestiers.

2. La concurrence par contre dépend à la fois de l'âge et de l'espacement.

A 15 ans par exemple, on constate qu'elle croît lorsque l'espacement décroît de 3,00 à 2,00 m. Fait inattendu, elle passe par un maximum à 2,00 m et redevient plus faible à l'espacement 1,50 m.

Lorsque l'âge augmente, ce maximum se déplace vers les forts espacements.

Nous appellerons ce phénomène : *amortissement de la concurrence apparente* et nous l'expliquons ainsi. A 15 ans, entre 3 m et 2 m, un arbre ne concurrence effectivement que ses voisins immédiats, qu'on pourrait par exemple exprimer de la façon suivante : la croissance d'un arbre est proportionnelle (hypothèse d'école) à celle de ses voisins immédiats, à un facteur aléatoire près. Le coefficient de proportionnalité est bien sûr fonction de l'âge et de l'espacement. On peut supposer qu'il croît lorsque l'espacement décroît. Ce modèle sera dit modèle d'ordre 1.

Si l'espacement devient trop faible, un arbre va concurrencer non plus seulement ses voisins immédiats, mais également les suivants.

On aura ainsi des modèles d'ordre 2 ou d'ordre supérieur.

Si on admet du reste qu'on a un modèle d'ordre 1 à l'espacement de 3 m dans notre dispositif, on peut admettre que ce modèle devient d'ordre 2 à l'espacement 1,50 m. Dans ce cas, la corrélation entre voisins immédiats peut devenir plus faible selon les valeurs prises par les coefficients de proportionnalité.

Qualitativement, cela correspond au fait qu'un arbre vigoureux par exemple, concurrence fortement son voisin immédiat, ce qui favorise le suivant comme nous l'avions expliqué plus haut, mais que, s'il concurrence également le suivant, il favo-

rise indirectement son voisin immédiat. Ces effets cumulatifs, voire multiplicatifs, peuvent donc aboutir, alors que la *concurrence réelle* entre individus augmente, à une *concurrence apparente* nettement diminuée.

FIG. 6

I_1 croît avec l'âge I_1 increases with the age
 I_1 dépend de l'espacement I_1 depends on spacing
 Le maximum se déplace the maximum is changing
 S_2 croît avec l'âge indépendamment de l'espacement
 S_2 increases with the age independently of the spacing

4. 4. — Conséquences du phénomène d'amortissement pour l'expérimentation génétique

La supériorité apparente d'un individu sur ses voisins est une fonction de la densité qui passe par un maximum variant avec l'âge. En conséquence :

— dans un peuplement naturel, la sélection d'un arbre pour sa vigueur appréciée par rapport à celle de ses voisins est entachée d'erreurs. A forte densité, la supériorité génotypique peut être beaucoup plus forte que celle observée dans le peuplement.

De plus, si on compare des arbres sélectionnés à des densités variées, on peut être amené à retenir des arbres dont la supériorité apparente est liée à une densité optimale et à négliger des arbres d'égale valeur ou même de valeur supérieure, mais croissant dans des conditions de densité supérieure ou inférieure à la densité optimale pour l'expression des différences,

— dans un dispositif de comparaison de génotypes, surtout s'il s'agit d'un dispositif mono-arbre, les résultats constatés dépendent de l'*espacement* et également de l'âge. Savoir si les classements constatés sont modifiés nécessite une modélisation plus précise et plus complexe ;

— notons du reste que ces critiques restent valables pour tous les dispositifs mono-arbres, notamment ceux permettant d'étudier la fertilisation. Ces dispositifs, malgré l'élégance de la solution qu'ils apportent au problème de la dimension des champs expérimentaux, doivent être considérés avec beaucoup de prudence, non seulement pour les raisons exposées ci-dessus, mais également du reste pour bien d'autres.

5. — DIFFÉRENTS TYPES DE VARIOGRAMMES OBTENUS

On constate, à partir de l'ensemble des peuplements étudiés, qu'il existe deux grandes familles de variogrammes : ceux obtenus à partir de populations composées de génotypes différents et ceux obtenus à partir de clones de peupliers.

5. 1. — *Cas des populations à génotypes différents*

Dans la plupart des cas, on observe une configuration du variogramme analogue à celles obtenues dans le carré latin de Douglas d'Amance (fig. 7).

L'effet de concurrence entre voisins se manifeste par une valeur plus grande du premier point du variogramme. L'ensemble du variogramme est ensuite sensiblement horizontal, à quelques fluctuations près, ce que nous interprétons comme l'absence dans le champ d'expérience d'un effet du milieu. On n'observe un tel effet que dans un seul cas, celui des *Eucalyptus* de Douaghers (fig. 7 *a*). Les conditions exactes de croissance de ce peuplement ne nous sont pas assez connues pour qu'on puisse interpréter ce phénomène.

Toujours dans le cas d'*Eucalyptus*, notons (fig. 7 *c*) qu'un effet de concurrence entre voisins est visible sur le variogramme du peuplement de Loudima composé d'individus d'une même descendance maternelle d'*Eucalyptus tereticornis*. La concurrence évaluée par la position relative du premier point du variogramme est du même ordre de grandeur que pour l'autre peuplement d'*Eucalyptus tereticornis* de Loudima (fig. 7 *b*) composé d'individus sans parenté particulière et nettement plus âgés.

FIG. 7

- a) Doughters, *Eucalyptus camaldulensis*.
- b) Loudima PF₁, *Eucalyptus tereticornis* : 7 ans, 4 mois (7 years, 4 months).
- c) Loudima, *E. tereticornis* : descendance maternelle, 3 ans, 5 mois (Mother lineage, 3 years, 5 months)

5. 2. — *Cas des clones*

Toutes les populations clonales étudiées ont des variogrammes du type de ceux calculés pour les âges successifs du peuplement de Courouble que nous prendrons en exemple (fig. 2).

On constate chez les jeunes peupliers de cinq ans une montée ininterrompue qui exprime un « *phénomène de dérive* » [l'espérance des accroissements croît avec h ; on ne peut définir de variance *a priori* finie : la variance s^2 (ici très forte) ne cesse de croître à mesure que l'on élargit le champ]. Cela traduit une variation clinale du milieu à laquelle nos peupliers sont particulièrement sensibles. Dans le cas du peuple-

FIG. 8. — *Courouble-Obigies**Le variogramme**The variogram*

ment étudié ici, il s'agit manifestement du drainage du terrain. Ce terrain, grossièrement rectangulaire, est drainé sur deux de ses côtés adjacents par deux canaux : *le grand courant* au nord et le *canal d'évacuation de la Wateringue* à l'ouest. Cette disposition retentit nettement sur la croissance des peupliers qui sont de plus en plus vigoureux du sud vers le nord notamment, dans le sens de calcul des variogrammes de la figure 8.

Il est très remarquable de constater que toutes les populations de peupliers que nous avons étudiées présentent ce phénomène. C'est le cas, par exemple, du peuplement de peupliers *Serotina* de Bois Bonnet (fig. 9) sans qu'il soit possible, dans ce cas, en l'absence d'une information suffisante sur ces peuplements, d'avancer une hypothèse sur la cause de ce phénomène.

FIG. 9. — Bois Bonnet : *Peupliers « Serotina »*
« *Serotina* » *poplars*

Au contraire, comme nous l'avons dit, cette configuration est exceptionnelle dans le cas de populations composées d'individus de génotypes différents. Ces observations confirment la très grande sensibilité aux variations de milieu des populations à faible variabilité génotypique. Une certaine hétérogénéité génotypique, correspondant finalement à un mélange d'individus d'aptitudes diverses, doit permettre « d'encaisser » les petites variations de milieu.

On est également frappé par la régularité de cette montée du variogramme excluant tout phénomène d'interaction visible entre voisins, au moins dans le jeune âge. Avec l'âge semble apparaître progressivement (fig. 8 et 9) une certaine structuration du peuplement avec l'effet de concurrence. On peut penser que des différences très locales de station ou des attaques d'insectes, ou d'autres causes, introduisent au cours du temps une faiblesse relative de certains individus par rapport à leurs voisins et donc une variabilité qui manquait initialement du fait de l'uniformité génétique.

Sur la figure 8, on constate même que, simultanément, l'effet de milieu s'atténue. La pente du variogramme diminue. Dans ce cas particulier, nous supposons que la peupleraie est de plus en plus capable d'assainir elle-même son propre milieu par évapotranspiration, ce qui est susceptible d'atténuer les différences dues au drainage.

Finalement, ces deux grands types de comportement nous semblent confirmer que la concurrence au sens où nous l'avons définie ci-dessus (§ I), ne peut apparaître que s'il existe des différences d'aptitude à utiliser un même milieu (différences génétiques initiales ou différences acquises). Dans le cas contraire, les situations équilibrées qui résultent de l'identité des individus sont du type « effet de densité ».

Les résultats qualitatifs obtenus dans cette étude par des moyens très simples nous encouragent à affiner nos méthodes d'analyse des structures de concurrence. Pour être renseigné, non seulement sur l'existence, mais aussi sur la nature de la concurrence (un arbre n'agit-il directement que sur ses voisins immédiats ? ou sur des arbres plus éloignés, par exemple au niveau des systèmes racinaires ? dans ce cas, comment et jusqu'où ? etc.), il nous faut pousser l'interprétation au-delà du « pic » du début de variogramme. C'est pourquoi nous envisageons de rechercher, notamment par simulation, de quelle manière tel ou tel modèle théorique simple de concurrence peut s'exprimer et, en retour, dans quelle mesure telle ou telle disposition caractéristique des points suivants du variogramme peut recevoir une interprétation.

Reçu pour publication en avril 1976.

SUMMARY

STUDY ON THE COMPETITION IN REGULAR PLANTATIONS, USING VARIOGRAMS

The method is based on that perfected by G. MATHERON for mining prospection and evaluation of coal measures. It allows the study of $f(\vec{x})$ variables, the values of which depend on the coordinates $\vec{x}$ of the points which support them. The variogram enables one to describe a spatial structure expressing the relation between two points separated by the vector h with the quantity :

$$\{f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x})\}^2$$

One takes the mean of this quantity. If one supposes the connection is only dependent on h we have a function of h , which is the semi-variogram :

$$\gamma(\vec{h}) = \frac{1}{2} E \{f(\vec{x} + \vec{h}) - f(\vec{x})\}^2$$

The competition between trees brings about spatial structures which can be characterised by the shape of the corresponding variograms, made for the values of the circumferences at 1.30 m.

This phenomenon was compared for plantations of various species, of different age or spacing.

In particular, one can notice that clones and populations of different genotypes have very different behaviours. In a non-clonal population, the apparent influence of one tree upon his neighbours passes a maximum when the spacing grows smaller and smaller, whereas one can suppose that the real influence is increasing. This subdued effect of the apparent competition bears some consequences on genetic selection and for experimental designs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BADIA J., DECOURT N., 1976. Calcul d'indices de compétition entre arbres isolés et entre groupe d'arbres. *Ann. Sc. For.* (sous presse).
- BARTOLI M., DECOURT N., 1970. Densité de plantation. Étude bibliographique et premiers résultats d'une expérience sur le Douglas. *Ann. Sc. For.*, **28** (1), 59-81.
- BARTOLI M., 1972. Premiers résultats (à 11 et 15 ans) d'une expérience de densité sur le Douglas. *R. F. F.*, XXIII, **6**, 605-608.
- BOUCHON J., 1974. Utilisation des variables régionalisées dans les inventaires forestiers. *I.U.F.R.O. and S.A.F. Meeting*, Syracuse (U.S.A.), 20-26 June 1974.
- DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M. T., 1964. Analyse préliminaire de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 131-155.
- DONALD C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. in agronomy*, **15**, 1-118.
- ILLY G., LEMOINE B., 1970. Densité de peuplement, concurrence et coopération chez le Pin maritime. I. Premiers résultats d'une expérience à espacement variable. *Ann. Sc. For.*, **27** (2), 127-155.
- MATHER K., 1961. Competition and cooperation. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, **15**, 264-280.
- MATHERON G., 1965. Les variables régionalisées et leur estimation. Masson, Paris, 306 p.
- MILLIER C., POISSONNET M., SERRA J., 1970. Morphologie mathématique et sylviculture. *C. R. 3^e réunion de l'International adv. group of For. Stat.*, Jouy en Josas, sept. 1970.

ANNEXE I. — LISTE DES PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS

LIST OF THE STUDIED STANDS

Nom du dispositif	Localisation	Espèces	Génotypes	Espacements	Age	Observations
Amance, carré latin	Forêt d'Amance (France)	<i>Pseudotsuga Menziesii</i>	même provenance (yelm, wash.)	1,5 × 1,5 2,0 × 2,0 2,5 × 2,5 3,0 × 3,0	11	Hauteur : 6,7 m
Amance, carré latin	—	—	—	—	15	Hauteur : 11,7 m
Amance, carré latin	—	—	—	—	18	Hauteur : 16,1 m
Amplepuis	Forêt départementale du Rhône (France)	<i>Pseudotsuga Menziesii</i>	inconnu	2,5 × 2,0	19	Hauteur : 13 m
Chatba	Forêt de Chatba (Maroc)	<i>Pinus brutia</i>	inconnu	3,0 × 3,0	15	
Loudima 11 L/B	Loudima (Congo)	<i>Pinus Cariboea</i>	même provenance Morelet Honduras	2,5 × 2,5	6 ans 4 mois	Hauteur : 12-13 m
Loudima 11 L/A	Loudima (Congo)	<i>Pinus Oocarpa</i>	même provenance Schiede Honduras	2,5 × 2,5	6 ans 4 mois	Hauteur : 12-13 m
Loudima 1 J	Loudima (Congo)	<i>Eucalyptus tereticornis</i>	descendance maternelle	2,5 × 2,5	3 ans 1 mois	Hauteur : 12-13 m 4 mois pépinière
Douaghers PL 19	Maroc	<i>Eucalyptus Camaldulensis</i>	Inconnu	3,0 × 3,0	10	

ANNEXE I (suite)

Nom du dispositif	Localisation	Espèces	Génotypes	Espacements	Age	Observations
<i>Bois Bonnet VIII</i> 1 rangée sur deux : <i>Serotina Hartig</i> 1 rangée sur deux : <i>Robusta</i>	Belgique	Peuplier noir	même clone	6,0 × 6,0	6 10 15 17 17 7 12 14	Le variogramme est fait pour chaque clone le long des lignes supposées supportant une pression de compétition de l'autre clone régulièrement répartie.
<i>Bois Bonnet VII</i> 1 rangée sur deux : <i>Serotina Hartig</i> 1 rangée sur deux : <i>Robusta</i>	Belgique	Peuplier noir	même clone	6,0 × 6,0	6 10 15 18 7 12 15	Même remarque
La Chapelle	La Chapelle Saint-Luc Aube (France)	Peuplier noir <i>Robusta</i>	même clone	8,0 × 8,0	19	En quinconce, variogramme le long des lignes
Couroubles	Commune d'Obigies	Peupliers variété « noir »	même clone	8,0 × 9,0	5 10 15	Variogramme le long des lignes
Couroubles	Commune d'Obigies	Peupliers variété « noir »	même clone	Alignement à l'écartement 5,5 m en bordure du peuplement précédent	5 10 15	Variogramme le long de l'alignement