

Densité de peuplement, concurrence et coopération chez le pin maritime

II. — Résultats à 5 et 10 ans d'une plantation à espacement variable

B. LEMOINE

avec la collaboration technique d'A. SARTOLOU

Laboratoire de sylviculture et d'écologie de la pinède landaise, I.N.R.A.,
Domaine de l'Hermitage, Pierroton, 33610 Cestas

Résumé

On examine ici les résultats d'un dispositif de Nelder âgé de 10 ans et qui teste les effets de onze densités de plantation — de 876 à 78 163 tiges/ha — sur différents paramètres de dimension et de croissance du pin maritime.

a) *La mortalité*

On distingue très nettement :

- d'une part le domaine des densités — fortes — dans lequel la mortalité est principalement due à la concurrence ; à l'intérieur de ce domaine dit d'éclaircies naturelles, la mortalité croît avec la densité ;

- d'autre part le domaine des densités — moyennes et faibles — dans lequel la mortalité, de l'ordre de 5 à 10 p. 100 seulement, est due à d'autres causes que la concurrence.

La croissance en volume d'un arbre avant sa mort est plus faible dans le premier cas que dans le second. Toujours dans ce premier cas de mortalité due à la concurrence, la croissance de l'arbre « mourant » est indépendante de la densité initiale.

b) *Les paramètres de dimension*

L'effet négatif de la densité est beaucoup plus faible sur la hauteur que sur les autres paramètres ; il ne se manifeste qu'aux densités fortes.

L'effet de la densité sur l'amplitude de la cime — diamètre et longueur — reste donc important aux espacements forts où le couvert est ouvert ; ce phénomène est vraisemblablement dû à la concurrence dans le sol.

L'effet de la densité sur la circonférence de la tige présente la particularité d'être plus fort lorsque le couvert est fermé — aux densités moyennes et fortes — que lorsqu'il est ouvert — aux densités faibles — ; ce phénomène est vraisemblablement dû à la concurrence aérienne et souterraine dans le premier cas et à la concurrence uniquement souterraine dans le deuxième cas ; l'indice de concurrence-densité de Kira présente dans le premier cas une valeur double de celle rencontrée dans le deuxième.

c) *Productivité des différentes densités*

Pour les populations à couvert ouvert (et tout juste fermé) la production courante est proportionnelle au taux de couvert qui lui-même résulte des actions du potentiel des arbres, de la concurrence et de la densité.

Pour les populations à éclaircies naturelles le volume moyen des individus vivants est inversement proportionnel à leur densité. Il semble cependant que ce résultat doit être considéré comme une modalité, particulière au pin maritime (peut-être à 10 ans seulement), du phénomène de régulation biomasse-mortalité présent dans toutes les communautés végétales.

d) Croissances individuelles (densités moyennes et faibles)

L'influence de la densité sur la corrélation entre les deux accroissements quinquennaux en hauteur successifs est inexistante.

Par contre la densité a un effet important sur les coefficients de croissance relative volume-hauteur. Mais de plus, et ceci quelle que soit la densité, l'accroissement en volume de 5 à 10 ans est tout aussi bien corrélé à l'accroissement en hauteur de 0 à 5 ans, antérieur, qu'à l'accroissement en hauteur de 5 à 10 ans, contemporain. Ces phénomènes suggèrent des développements, d'une part explicatifs au niveau de la structure dynamique des peuplements, d'autre part descriptif au niveau de sa production.

On conclut ce travail en définissant trois types principaux de peuplements à l'intérieur desquels une même variation de densité a, et ceci sur chacun des paramètres en particulier, la même intensité d'effet quelle que soit la densité.

1. — Introduction

Les résultats décrits ici ont trait à l'action de la densité de plantation sur les caractéristiques dendrométriques des arbres et du peuplement au cours de la phase d'entrée en production de celui-ci. Dans une sylviculture moderne à nombre d'interventions réduit cette phase précède la première éclaircie à laquelle on demande d'avoir d'une part une certaine rentabilité immédiate, d'autre part un effet sélectif. La connaissance des quantités de croissance et de production accumulées pendant cette phase est donc nécessaire.

Le dispositif mis en œuvre présente l'intérêt d'utiliser des façons culturales et une structure des populations génétiques qui rendent les peuplements mis en place assez représentatifs du futur sylvicole dans les Landes de Gascogne.

Par ailleurs la très large fourchette des densités utilisées permet de rechercher le maximum de lois ayant trait à la croissance d'une communauté végétale. Aux âges considérés tous les types de peuplements possibles sont en effet représentés.

2. — Matériel et méthodes

2.1. — Plantes

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 Fertel) de 10 cm × 18 cm, et pour moitié dans des sachets plastiques de

8 cm × 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.

2.2. — Terrain

Le terrain choisi situé dans le domaine de Saint-Alban (33610 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 h.

1 200 kg d'engrais à 4 p. 100 de N, 15 p. 100 de P₂O₅ et 8 p. 100 de K₂O 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. Tout travail mécanique étant impossible dans une plantation de ce type, on s'est contenté dans les premières années d'un fauchage à la main et de laisser le sous-bois en l'état par la suite.

2.3. — Dispositif

Le dispositif de base, inscrit dans un cercle, est dérivé du modèle la 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. fig. 1).

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

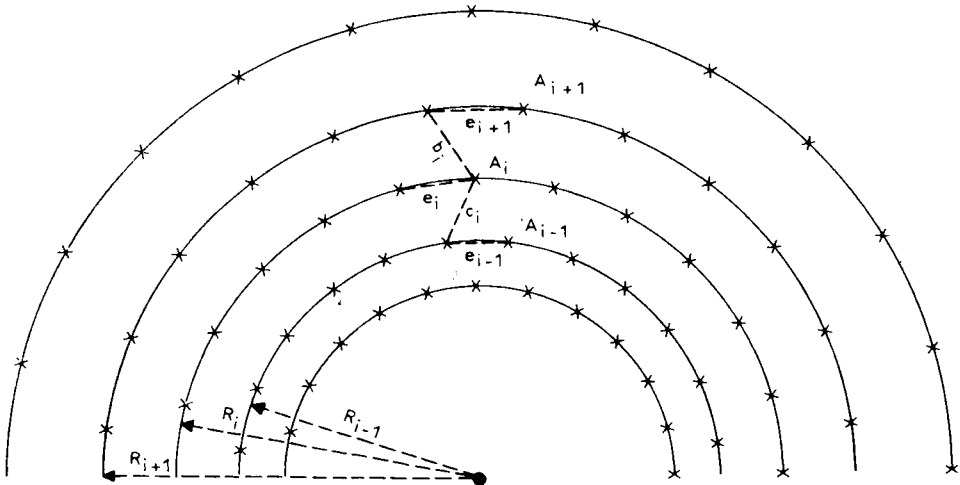


FIG. 1. — Élément du dispositif à maille hexagonale et à variation continue d'espacement retenu pour l'étude de la densité sur le Pin maritime. On n'a représenté que cinq demi-cercles (donc cinq niveaux de densité) d'une parcelle circulaire.

Part of the experiment with hexagonal grid and irregular spacing.

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

On a $e_i = \rho e_{i-1}$
 et $R_i = \rho R_{i-1}$

de même

$$e_{i+1} = \rho e_i = \rho^2 e_{i-1}$$

$$R_{i+1} = \rho R_i = \rho^2 R_{i-1} .$$

Les nombres de tiges à l'hectare varient de 78 163 pour le cercle 1 à 876 pour le cercle 11. Les cercles 0 et 12 remplissent le rôle de zones d'isolement.

Comme le montre la photographie aérienne prise à 4 ans à basse altitude, 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). L'expérience comprend ainsi huit blocs dont la variabilité est composée d'un effet mixte génétique et de terrain, non analysable.

Les espacements — distances entre deux plants voisins sur un cercle — et les densités — que l'on calcule à partir de ces espacements (répartition en quinconce) — sont ainsi :

N° du cercle	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Espacement en m . . .	0,38	0,47	0,59	0,74	0,93	1,16	1,46	1,82	2,29	2,87	3,59
Densité	78 163	51 094	32 424	20 611	13 050	8 388	5 295	3 407	2 152	1 370	876

2.4. — Dendrométrie

Les paramètres mesurés sont les suivants :

- hauteur des tiges (h) ;
- circonférence à mi-hauteur (c) ;
- volume $v = c^2 h/4 \pi$; cette méthode de cubage n'est pas absolument rigoureuse, puisque l'on sait que la densité a une action sur la forme de la tige ; les volumes réels moyens sont en effet bien appréciés aux faibles densités et surestimés aux densités moyennes et fortes, mais cependant pas de telle façon, comme nous l'avons vérifié à 12 ans sur ces arbres, qu'il faille modifier les lois trouvées au § 3.2 ;
- diamètre (d) et longueur (l) des cimes (branches vivantes) ;
- mortalités.

Les instruments de mesure utilisés sont :

- le ruban gradué au mm pour les circonférences de tiges ;
- la perche graduée au dm pour les hauteurs de tiges, les longueurs et les diamètres de cimes (projection verticale des branches vivantes).

Toutes les mesures ont été faites pendant la période de repos de la végétation. Les âges sont référencés à partir de l'année de plantation.

3. — Résultats

Nous examinons les effets de la densité successivement sur :

— d'une part les paramètres de mortalité, de dimension et de productivité dans les populations ; les moyennes arithmétiques présentées sont calculées sur l'ensemble

des individus (vivants au moment de la mesure) d'un traitement, tous blocs confondus ; ces moyennes générales diffèrent peu des moyennes obtenues dans chaque bloc ; le seul effet bloc hautement significatif que nous ayons relevé en étudiant les hauteurs et circonférences de tiges à 5 et 10 ans concerne la hauteur à 5 ans, mais il n'interfère pas avec le facteur densité étudié ; on a adopté dans les graphiques la représentation bilogarithmique du paramètre en fonction de la densité (ou de l'espacement) ;

— d'autre part sur la croissance des individus.

3.1. — *Effet moyen de la densité sur les paramètres de dimension et la mortalité*

3.11. *La mortalité (cf. fig. 2).*

Elle évolue très progressivement de 2 à 10 ans ; à 10 ans la population à la densité la plus forte a perdu la moitié de ses individus et l'effet de densité se poursuit jusqu'à la densité 20 611/ha incluse ; pour les densités plus faibles les populations concernées perdent 7 à 8 p. 100 de leurs individus sous d'autres actions, sans qu'on puisse préciser lesquelles, que celle de la concurrence.

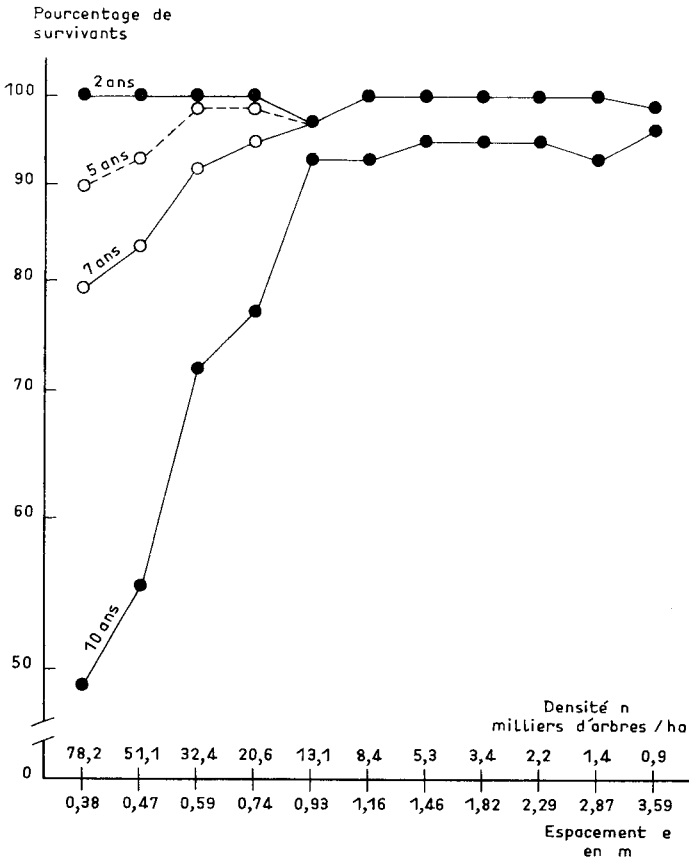


FIG. 2. — *Effet de la densité de plantation sur la mortalité depuis l'installation jusqu'à 10 ans.*
Effect of plantation density upon the mortality from installation up to 10 years.

3.12. La hauteur moyenne (cf. fig. 3).

On décèle à 10 ans un effet négatif de la densité sur la hauteur des arbres vivants. Il est assez sensible puisqu'il se chiffre par une perte de croissance cumulée en hauteur de l'ordre de 1 m, soit l'équivalent de l'accroissement d'une année.

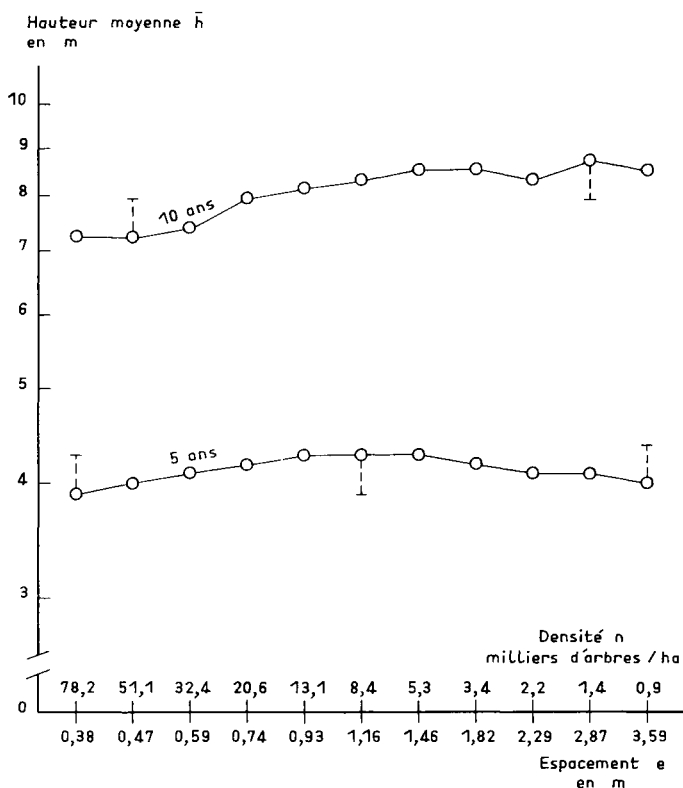


FIG. 3. — Effet de la densité de plantation sur la hauteur moyenne de la tige à 5 et 10 ans.

Effect of plantation density upon the mean stem height at 5 and 10 years.

T PPDS entre traitements au seuil de 5 p. 100.

I LSD between treatments at the 5 p. 100 level.

Cet effet, de même que l'effet sur la mortalité, ne se produit qu'à la faveur de densités que l'on peut qualifier d'excessives au plan sylvicole, c'est-à-dire plus fortes que 20 611/ha pour laquelle on relève un facteur de Hart Becking (Pardé, 1961), de l'ordre de 10 p. 100. Au-delà de ce traitement on peut considérer l'effet de densité sur la hauteur à 10 ans comme inexistant.

Mais l'effet enregistré à 10 ans est la résultante d'effets contraires qui se sont succédés. A 3 ans (Illy et Lemoine, 1970) nous avons décelé un effet positif que nous avons attribué totalement, peut-être à tort, à un léger biais expérimental. A 5 ans, bien que l'analyse de variance ne soit pas significative, on repère, d'une part l'effet positif de la densité 876/ha à la densité 8 388/ha, d'autre part l'effet négatif de la densité 8 388/ha à la densité 78 163/ha. Cet effet négatif est plus net sur l'accroissement en hauteur de 5

à 10 ans. Cette succession d'effets a été bien mise en évidence sur *Populus trichocarpa* dans un dispositif semblable au nôtre (Decourt et Lemoine M., 1974).

3.13. Le diamètre moyen de la cime (cf. fig. 4).

Les observations sont sensiblement les mêmes à 5 ans et 10 ans. Les deux diamètres des deux densités extrêmes sont dans la proportion de 1 à 4. L'effet négatif de la densité est donc d'un tout autre ordre de grandeur que celui qui se manifeste pour la hauteur ; de plus il est présent aussi bien aux densités moyennes et faibles qu'aux densités fortes.

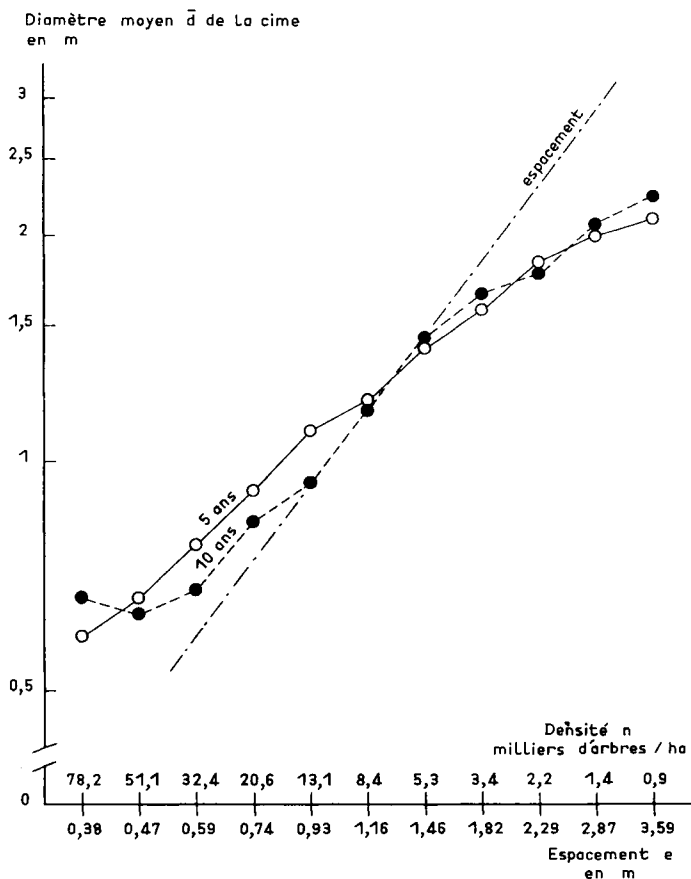


FIG. 4. — Effet de la densité de plantation sur le diamètre moyen de la cime à 5 et 10 ans.
Effect of plantation density upon the mean crown diameter at 5 and 10 years.

La variation du couvert en fonction de la densité donne lieu aux remarques suivantes :

- ce couvert est tout juste fermé aux densités 8 388/ha et 5 295/ha ;
- aux densités plus fortes les cimes s'entrelacent ;
- aux densités plus faibles, et bien que le couvert soit ouvert, la densité a une influence importante sur le diamètre de la cime.

3.14. La longueur moyenne de la cime (cf. fig. 5).

L'effet négatif de la densité est du même ordre de grandeur que sur le diamètre de la cime ; il semble donc qu'il faille attribuer la plus grande part des variations de ce dernier paramètre à la mort des branches inférieures sous l'action de la densité.

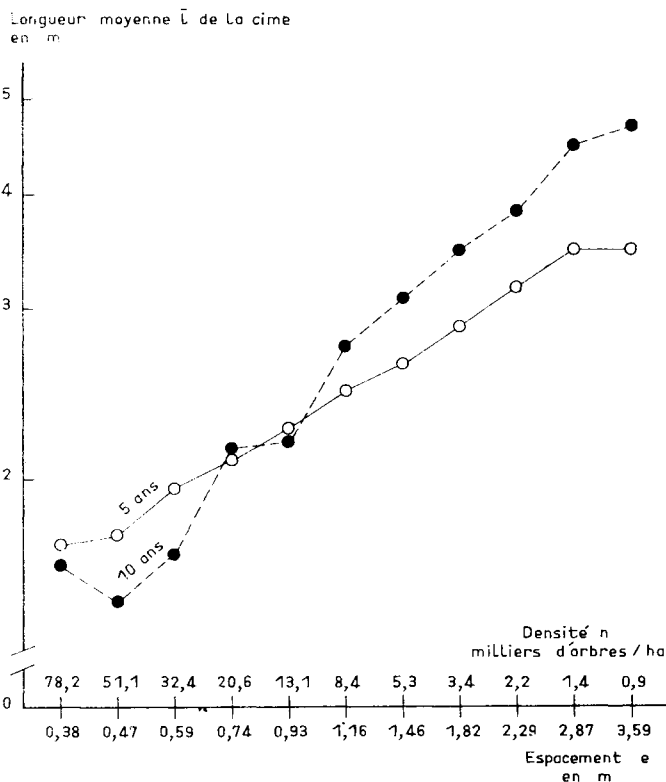


FIG. 5. — Effet de la densité de plantation sur la longueur moyenne de la cime à 5 et 10 ans.
Effect of plantation density upon the mean crown length at 5 and 10 years.

3.15. La circonférence moyenne de la tige (cf. fig. 6).

L'augmentation de l'effet négatif de la densité se poursuit de la même façon que les années précédentes (Illy et Lemoine, 1970) ; alors qu'à 5 ans les arbres des densités 1 370/ha à 876/ha et peut-être aussi (cf. PPDS) les arbres des densités 2 152/ha et 3 407/ha sont encore en croissance libre, à 10 ans cette dernière n'est plus repérable dans le dispositif. A 10 ans les deux circonférences des deux densités extrêmes sont dans la proportion de 1 à 3,5. L'effet négatif de la densité sur la circonférence de la tige est donc du même ordre de grandeur que celui qui se manifeste sur le diamètre de la cime, mais d'un tout autre ordre de grandeur que celui enregistré sur la hauteur de la tige ; ce dernier point est un résultat tout à fait classique. On notera également que la circonférence moyenne observée à 10 ans pour la plus forte densité de plantation (78 163/ha) n'est pas plus faible que celle observée pour la densité immédiatement infé-

rieure : on pense qu'il s'agit d'un effet de lisière car cette densité la plus forte n'est isolée de l'extérieur que par un seul cercle de plantation.

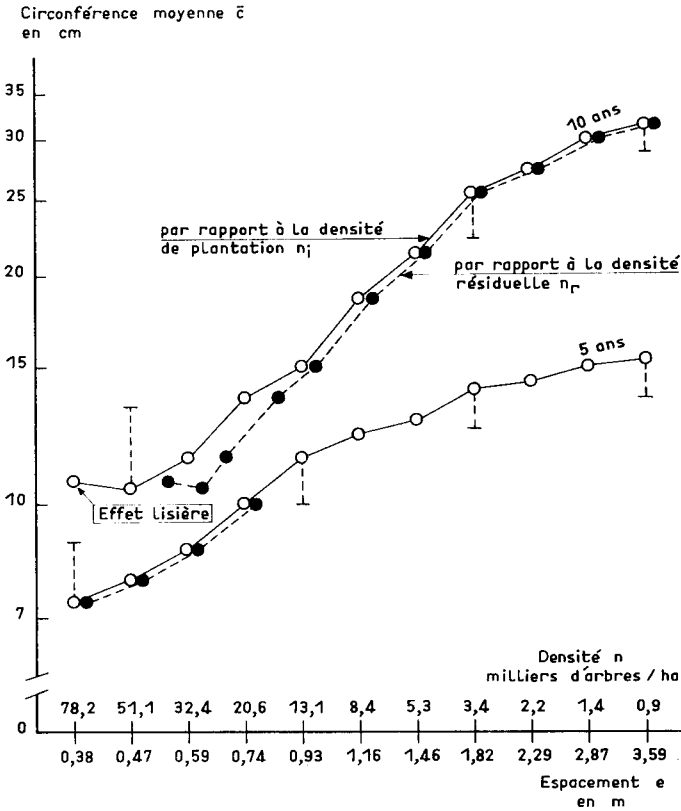


FIG. 6. — Effet des densités de plantation et résiduelle sur la circonférence moyenne de la tige à 5 et 10 ans.
 Effect of initial and residual densities upon the mean stem girth at 5 and 10 years.
 T PPDS entre traitements au seuil de 5 p. 100.
 I LSD between treatments at the 5 p. 100 level.

La figure 6 en coordonnées bilogarithmiques montre qu'à 10 ans la « courbe » $\bar{c} = f(n)$ acquiert une forme encore plus nette qu'auparavant ; cette forme se clarifie encore si on remplace aux fortes densités, plus grandes que 13 050/ha, la densité de plantation n_i (nombre d'arbres à l'hectare à la plantation) par la densité actuelle ou résiduelle n_r (nombre d'arbres vivants au moment de la mesure), c'est-à-dire tenant compte des effets de mortalité dus à la concurrence. La courbe $\bar{c} = f(n_r)$ apparaît alors comme la juxtaposition, en coordonnées bilogarithmiques, de deux segments de droites auxquels on peut appliquer deux équations du type

$$\log \bar{c} = b + a \cdot \log n_r \quad (1)$$

où le nombre a « CD index » ou indice de concurrence densité (Kira *et al.*, 1953) chiffre l'action de la densité. Les deux valeurs du « CD index » a sont — 0,33 pour les densités moyennes et fortes et — 0,16 pour les densités faibles. Le changement brutal de pente

de la courbe se situe à la densité 3 407/ha où le couvert est tout juste ouvert. Notre interprétation — concurrence dans le sol aux densités faibles, concurrence aérienne et dans le sol aux densités moyennes et fortes — ne diffère pas de celle que nous avons proposée il y a 8 ans. Nous ajouterons que l'eau et l'énergie sont des facteurs très concernés par ces deux types de concurrence (Lemoine, 1975).

3.2. — Productivité des différentes densités

3.21. Les populations (cf. fig. 7).

On considère l'accroissement courant moyen annuel en volume tige, par unité de surface disponible, de 5 à 10 ans, des arbres restés vivants à la fin de cette période.

Le dispositif a beaucoup évolué par rapport à ces premières années (Illy et Lemoine, 1970) ; la production passe maintenant par un maximum pour la densité 8 388/ha ; la courbe décrivant les variations de l'accroissement courant en fonction de la densité est ainsi une courbe d'Assmann (Assmann, 1955) : la production diminue, à gauche du maximum, par excès de concurrence, à sa droite par manque de matériel générateur. On notera cependant que la production courante est sous-estimée de façon sensible aux densités fortes, puisque l'on ne tient pas compte de la production des nombreux arbres morts (jusqu'à 30 p. 100) entre 5 et 10 ans.

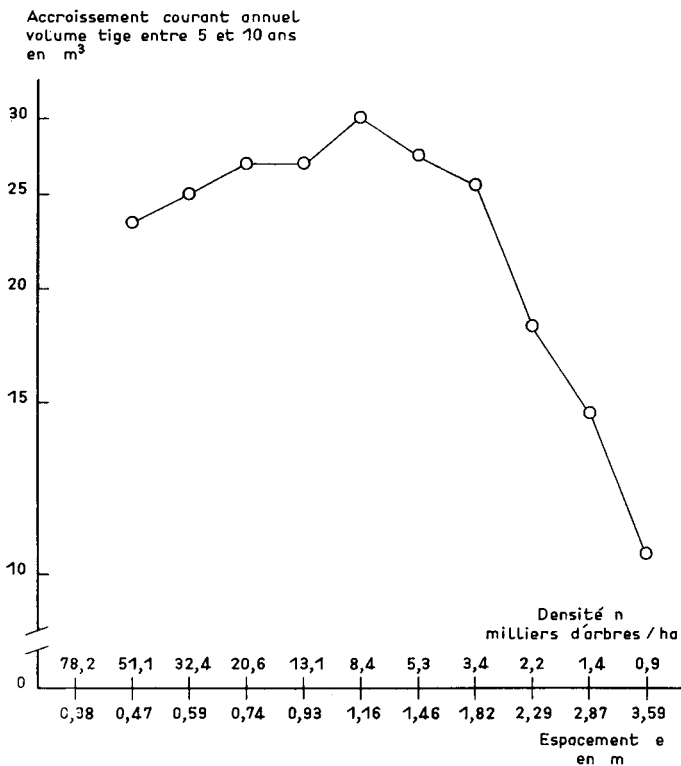


FIG. 7. — Effet de la densité de plantation sur la production (volume tige) moyenne annuelle de 5 à 10 ans.
Effect of plantation density upon the mean yearly production (stem volume) from 5 to 10 years.

Si l'on fait retour à la figure 4 on constate la coïncidence suivante : la densité 8 388/ha est non seulement celle de la production la plus forte, mais aussi celle où le couvert est tout juste fermé. On se demande alors de quelle façon, avec des densités décroissantes n , la production relative par rapport à la production maximale, soit $\frac{P_n}{P_{8388/ha}}$ diminue en fonction du pourcentage de couvert $\frac{\bar{d}_n^2}{e^2}$ (\bar{d} = diamètre moyen des cimes) ; la figure 8 montre que :

$$\frac{P_n}{P_{8388/ha}} = \frac{\bar{d}_n^2}{e^2} \quad (2)$$

La production est donc proportionnelle au pourcentage de couvert.

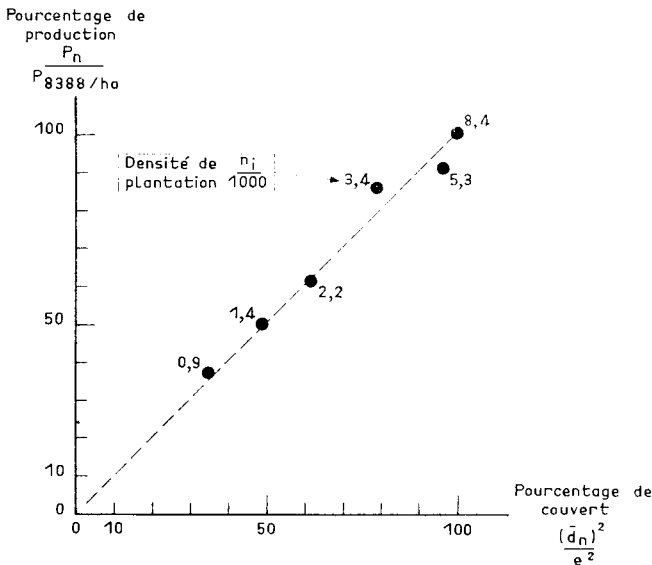


FIG. 8. — Relation entre la production (volume tige) moyenne annuelle de 5 à 10 ans et le pourcentage de couvert selon la densité de plantation (couvert ouvert et tout juste fermé).

Relationship between the mean yearly production (stem volume) from 5 to 10 years and the percentage of canopy (open and just closed canopy).

3.22. L'individu moyen (cf. fig. 9).

Nous considérons le volume moyen arithmétique \bar{v} à 5 ans et 10 ans.

Nous faisons référence, comme pour la circonférence (cf. § 3.15) à la relation du « CD index » de Kira :

$$\log \bar{v} = b' + a' \cdot \log n \quad (3)$$

Nous distinguerons ici encore (cf. § 3.15) densité initiale n_i (nombre d'arbres à l'hectare à la plantation) et densité réelle ou résiduelle n_r (nombre d'arbres vivants à l'hectare au moment de la mesure). La figure 9 montre l'ajustement du volume moyen à chacune de ces deux densités. On retrouve l'effet de lisière signalé pour la circonférence à la densité la plus forte. Nous nous intéressons plus particulièrement aux densités initiales fortes à 5 ans et fortes et moyennes à 10 ans. Dans ces secteurs la courbe $\log \bar{v} = f(\log n_r)$, qui peut s'assimiler à un segment de droite, voit sa pente a' ou CD

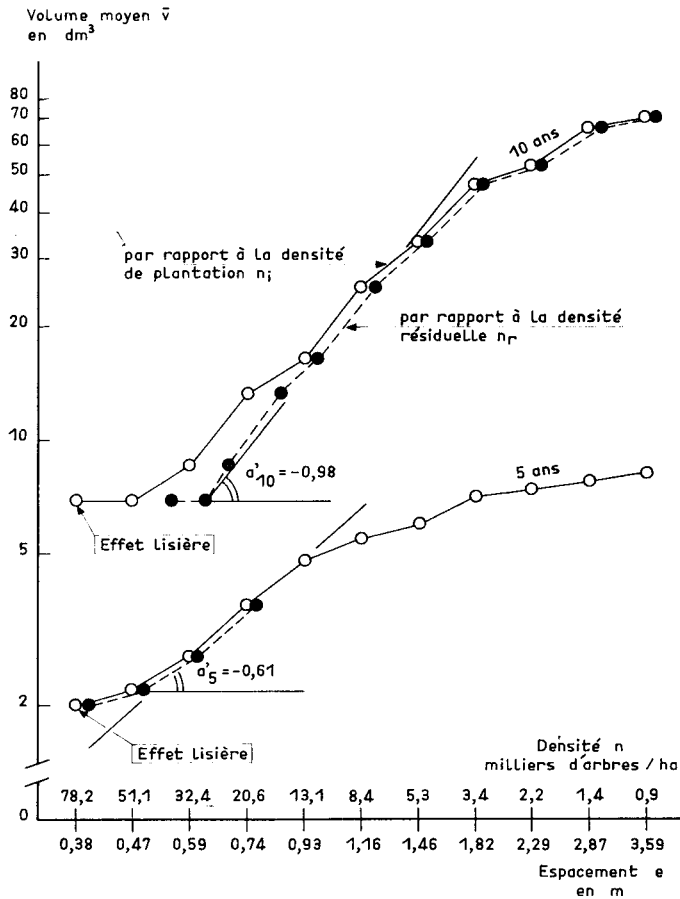


FIG. 9. — Relation entre le volume moyen des tiges et les densités initiales et résiduelle.
 Relationship between the mean stem volume and the initial and residual densities.

index, passer de $-0,61$ à 5 ans à $-0,98$ $\neq -1,0$ à 10 ans. Dans des populations entrant en production et soumises à des éclaircies naturelles, le volume moyen des individus vivants est inversement proportionnel à leur densité. La production vivante sur pied de ces populations est donc indépendante de leur densité en individus vivants.

3.3. — Effet de la densité sur les croissances individuelles

On n'observe ici que les arbres qui ne sont pas morts à 10 ans. La statistique porte strictement sur la variabilité individuelle (intra) donc après élimination de la variabilité entre blocs (inter).

3.31. Analyse de la croissance en hauteur.

Nous considérons l'accroissement $(\Delta h)_1$ entre 0 et 5 ans et $(\Delta h)_2$ entre 5 et 10 ans uniquement pour les densités de plantation moyennes et faibles pour lesquelles il n'y a pas de mortalité due à la concurrence (cf. fig. 2).

TABLEAU 1

Coefficients de corrélation entre différents accroissements observés sur les arbres à l'intérieur de chaque traitement (Nos 5 à 11)
 Correlation coefficients between different increments observed on the trees inside each treatment (Nos 5 to 11)

Densités n/ha variables	13 050		8 388		5 295		3 407		2 152		1 370		876	
	totale	part. mult.	totale	part. mult.	totale	part. mult.	totale	part. mult.	totale	part. mult.	totale	part. mult.	totale	part. mult.
$(\Delta h)_1 \leftrightarrow (\Delta h)_2$	0,154		-0,008		0,071		-0,012		-0,016		0,070		-0,101	
$(\Delta v)_2 \leftrightarrow (\Delta h)_2$	0,674	0,683	0,582	0,717	0,377	0,484	0,318	0,473	0,393	0,540	0,533	0,638	0,392	0,598
$(\Delta v)_2 \leftrightarrow (\Delta h)_1$	0,440	0,461	0,575	0,713	0,740	0,772	0,723	0,767	0,664	0,729	0,641	0,715	0,641	0,744
$(\Delta v)_2 \leftrightarrow (\Delta h)_1, (\Delta h)_2$		0,755		0,822		0,808		0,794		0,777		0,806		0,789

Nota : seuils de signification des coefficients de corrélation pour quatre-vingts observations (ordre de grandeur du nombre d'arbres vivants dans chaque traitement).
 5 p. 100 * 0,316.
 1 p. 100 ** 0,282.
 1 p. 1 000 *** 0,363.

La corrélation entre ces deux accroissements est nulle et ceci quelle que soit la densité (cf. tabl. 1).

Elle est tout aussi nulle pour les densités les plus faibles observées ici, 13 050/ha et 8 388/ha, alors que se crée dans la population initiale une sous-population possédant des accroissements $(\Delta h)_2$ faibles mais des accroissements initiaux $(\Delta h)_1$ pas plus faibles en moyenne que ceux des autres individus. Cette sous-population n'est pas repérable à l'avance, tout au moins avec les paramètres étudiés.

3.32. *Croissance relative volume-hauteur* (cf. tabl. 1).

Nous examinons ici à l'intérieur de chaque densité la liaison statistique entre l'accroissement individuel en volume $(\Delta v)_2$ de 5 à 10 ans et :

- d'une part l'accroissement individuel en hauteur $(\Delta h)_2$, également de 5 à 10 ans (croissance relative au sens strict) ;
- d'autre part l'accroissement individuel en hauteur $(\Delta h)_1$ de 0 à 5 ans qui est aussi la hauteur à 5 ans, ceci dans le but d'expliquer une partie de la variabilité résiduelle en faisant appel à la notion de prévision.

Nous rappelons que les variables explicatrices $(\Delta h)_2$ et $(\Delta h)_1$ ne sont pas liées entre elles.

Le tableau 1 montre que $(\Delta v)_2$ est tout aussi bien lié à $(\Delta h)_1$ antérieur qu'à $(\Delta h)_2$, contemporain. Les calculs de corrélations révèlent dans la plupart des cas une liaison plus forte de $(\Delta v)_2$ avec $(\Delta h)_1$ qu'avec $(\Delta h)_2$. Le coefficient de corrélation multiple est, quelle que soit la densité, $\neq 0,80$; on explique donc ici les deux tiers de la variabilité de l'accroissement individuel en volume.

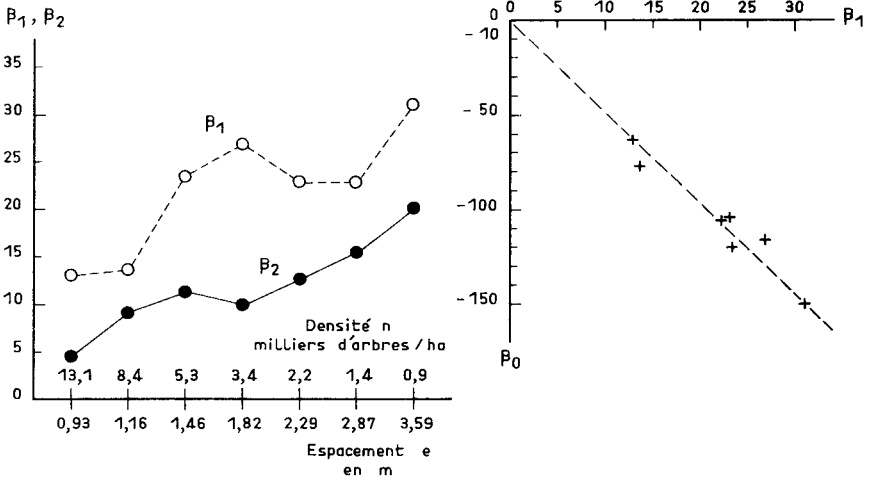


FIG. 10. — *Effet de la densité de plantation sur les coefficients de la régression double de croissance relative*

$$(\Delta v)_2 = \beta_0 + \beta_1 \cdot (\Delta h)_1 + \beta_2 \cdot (\Delta h)_2.$$

dm^3 m m

Effect of plantation density upon the coefficients of the double regression of relative growth.

L'examen des états de l'équation

$$(\Delta v)_2 = \beta_0(n) + \beta_1(n) \cdot (\Delta h)_1 + \beta_2(n) \cdot (\Delta h)_2 \quad (4)$$

montre que les 3 coefficients β_0 , β_1 , β_2 , varient avec la densité n (cf. fig. 10). Mais nous remarquons que β_1 et β_0 sont nettement proportionnels, de sorte que la relation (4) peut être simplifiée de la façon suivante :

$$(\Delta v)_2 = \beta_1(n)[\lambda + (\Delta h)_1] + \beta_2(n) \cdot (\Delta h)_2 \quad (5)$$

λ prenant ici une valeur $\neq -5$.

3.33. Croissance des arbres avant leur mort.

Nous considérons l'accroissement en volume de 6 à 7 ans des arbres morts aux fortes densités entre 7 et 10 ans, d'une part pour les densités 78 163/ha à 20 611/ha incluses où l'essentiel de la mortalité est dû à la concurrence, d'autre part pour la densité 13 050/ha où la mortalité est due à d'autres causes que la concurrence.

Nous constatons les résultats suivants :

Densité de plantation n/ha	78 163	51 094	32 424	20 611	13 050
Taux de mortalité entre 7 et 10 ans.	0,30	0,28	0,20	0,18	0,06
Accroissements courants (dm ³) de 6 à 7 ans des arbres avant leur mort..	0,15	0,15	0,33	0,21	1,65

L'accroissement préalable à la mort de l'arbre est donc très différent selon que la mortalité est due à la concurrence (densités 78 163/ha à 20 611/ha incluses) ou seulement à d'autres causes (densité 13 050/ha) ; dans le premier cas il semble être indépendant de la densité initiale, réserve faite que vraisemblablement l'accroissement entre 6 et 7 ans est intervenu plus près de la mort pour les arbres de la densité 78 163/ha que pour ceux de la densité 20 611/ha.

4. — Discussion et conclusion

Les résultats les plus intéressants concernant le Pin maritime à 10 ans ont trait aux points suivants :

4.1. — La productivité des différentes densités

4.11. Peuplements à couvert ouvert ou tout juste fermé.

Nous pouvons formuler les deux propositions suivantes :

« La densité agit négativement sur la cime même lorsque le couvert est ouvert. »

« La production courante de la population est proportionnelle au taux de couvert. »

Des résultats analogues ou semblables aux nôtres ont été trouvés pour l'Epicéa commun au stade des éclaircies en Ecosse (Kramer, 1966) : d'une part les différentes éclaircies expérimentées ont eu un effet considérable sur la surface de cime des indi-

vidus ; d'autre part la production courante varie d'une éclaircie à l'autre presque proportionnellement à la surface des cimes, c'est-à-dire croyons-nous proportionnellement aux taux de couvert.

On ne peut donc dissocier les deux propositions ci-dessus. Pour mieux résumer le fonctionnement de ces peuplements nous dirons que :

« La production courante est proportionnelle au taux de couvert qui lui-même résulte des actions du potentiel des arbres, de la concurrence et de la densité. »

La concurrence qui restreint l'amplitude de la cime peut être aérienne et souterraine aux densités moyennes. Aux densités plus faibles l'effet d'une concurrence exclusivement souterraine est concevable. On sait par exemple que pour *Pinus resinosa* Ait. (Stiell, 1970) « les systèmes racinaires se recouvrent beaucoup, s'étendent fort loin, et se développent sur une superficie plusieurs fois plus grande que le terrain occupé exclusivement par chaque cime ». On n'exclura pas cependant l'éventualité d'un effet dû à la structure particulière du dispositif : pour les blocs orientés au Nord les arbres des densités fortes pourraient apporter un certain ombrage oblique aux arbres des densités faibles.

4.12. Peuplements à couvert fermé et à éclaircie naturelle.

Nous avons déjà formulé la proposition suivante (cf. § 3.22) : « dans des populations entrant en production et soumises à des éclaircies naturelles, le volume moyen des individus vivants est inversement proportionnel à leur densité ».

Bien entendu cette loi concerne des populations à couvert fermé, elle se vérifie bien à 10 ans ; elle n'était pas vraie à 5 ans, vraisemblablement parce que le processus de mortalité dû à la concurrence n'était pas suffisamment engagé ; elle ne sera peut-être plus vérifiée à 15 ans : si oui elle décrit bien un équilibre, sinon elle n'est qu'un terme de passage vers un équilibre, si celui-ci existe.

Notre proposition peut se formuler ainsi :

$$\bar{v} = C \cdot n_r^{-1} . \quad (6)$$

Yoda (in Ford, 1975) suggère que pour des communautés végétales où se produisent des éclaircies naturelles il existe une relation, « loi de la puissance 3/2 » entre la densité des plants survivants n_r et le poids moyen en matière sèche w ,

$$w = C' \cdot n_r^{-3/2} . \quad (7)$$

Bien évidemment le caractère mesuré, volume de la tige d'une part, poids de la plante d'autre part, diffère d'un cas à l'autre. Mais Ford souligne que la « loi de puissance 3/2 » n'est pas susceptible d'une application universelle et que la loi entre la densité des plants survivants et leur poids moyen dépend de la relation entre la morphologie du couvert et la dynamique du peuplement. Plus généralement nous considérons donc la relation :

$$y = C'' \cdot n_r^{-b} \quad (8)$$

où y est le caractère examiné et b un paramètre fonction du type de végétation (forêt ou plantes annuelles), de l'espèce, du milieu et peut-être aussi du type de caractère. Chaque état de la relation (8) caractérise donc ainsi la régulation, au point de vue de l'équilibre biomasse-mortalité, d'une population particulière.

4.2. — *Croissances individuelles*

4.21. *Croissance en hauteur.*

L'influence de la densité sur la corrélation entre le premier accroissement (0-5 ans) et le deuxième (5-10 ans) est inexistante. Cette corrélation est nulle mais ceci n'est sans doute pas une loi générale.

4.22. *Croissances relatives en volume et en hauteur.*

Nous expliquons pour chaque densité les deux tiers de la variation statistique de l'accroissement individuel en volume de 5 à 10 ans par les deux variables indépendantes, et non liées entre elles, suivantes :

- l'accroissement en hauteur de 5 à 10 ans, contemporain ;
- l'accroissement en hauteur de 0 à 5 ans, qui est aussi la hauteur, antérieur.

La liaison avec la première variable ne réclame pas d'interprétation : il s'agit de la croissance relative au sens strict.

Il en est tout autrement de la liaison avec la deuxième variable (qui semble d'ailleurs peser sensiblement plus) : exprime-t-elle l'action du même facteur que la liaison avec la première variable, ou l'action d'un autre facteur ; s'agit-il de l'action d'un facteur vigueur (lié par exemple à l'enracinement) ou de celle d'un facteur mis en œuvre par la hiérarchie sociale ? Ce phénomène reste à expliquer.

4.3. — *Essai de typologie des peuplements observés*

L'action de la densité sur les divers paramètres individuels et de peuplements peut varier selon :

- d'une part la densité : une même variation de densité n'a pas toujours la même action sur un paramètre selon que cette densité est forte, moyenne ou faible ;
- d'autre part le paramètre étudié : par exemple l'action de la densité est plus forte sur la circonférence de la tige et la cime que sur la hauteur de la tige.

L'interprétation biométrique en continu, depuis la plus forte densité jusqu'à la plus faible, d'un tel dispositif est donc impossible. La discontinuité des phénomènes observés nous détermine donc à définir des types à l'intérieur de chacun desquels cette interprétation devient possible : on définira chaque type de telle façon qu'en son sein une même variation de la densité ait le même effet, et ceci sur chacun des paramètres pris séparément, quelle que soit cette densité.

On constate, grâce à la figure 11, que les peuplements observés appartiennent à 3 types que l'on peut définir comme : I serré, II fermé et III ouvert.

En ce qui concerne plus particulièrement les croissances en volume, on constate qu'elles ont été étudiées différemment selon les types :

- pour le type I serré, directement en considérant l'équation (8) de régulation biomasse-mortalité ;
- pour les types II fermé et III ouvert non seulement directement mais aussi indirectement en analysant successivement les effets de concurrence sur la croissance en hauteur, puis sur la croissance relative du volume par rapport à la hauteur.

A Traitement (Treatment)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Espacement à la plantation (n) (Spacing)	0,38	0,47	0,59	0,74	0,93	1,16	1,46	1,82	2,29	2,87	3,59
Densité correspondante (milliers d'arbres/ha) (Density)	78,2	51,1	32,4	20,6	13,1	8,4	5,3	3,4	2,2	1,4	0,9

B Effet à 10 ans ou entre 5 et 10 ans, de la densité sur (Effects of density on) :

- mortalité (mortality)
- le diamètre moyen de la cime (crown diameter)
- la longueur moyenne de la cime (crown length)
- la hauteur moyenne (height)
- la circonférence (girth)
- le couvert (canopy)
- l'accroissement courant en volume de la population vivante (current increment of the living stand)
- la production vivante sur pied (densité résiduelle) (living and standing production)

C Types de peuplement (Patterns of stand)

« serré » (« overcrowded ») II « fermé » (« closed ») III « ouvert » (« open »)

FIG. 11. — Types des peuplements. Patterns of stands.

Cette dernière approche permet de réaliser au niveau individuel ce que l'on réalise directement au niveau peuplement lorsque l'on construit une Table de Production. Pour construire des modèles de production évolués il est souhaitable d'intégrer au niveau du peuplement les phénomènes qui se produisent au niveau des individus qui le constituent. Les résultats dont nous disposons ici permettent d'envisager un modèle de production à densité variable concernant les peuplements sans éclaircies naturelles ni sylvicoles : l'équation (5) calculée au niveau individuel devient en effet au niveau peuplement :

$$\sum(\Delta v)_2 = n \cdot \beta_1(n) \cdot [\lambda + (\overline{\Delta h})_1] + n \cdot \beta_2(n) \cdot (\overline{\Delta h})_2 \tag{9}$$

ou, en posant $\alpha_k = n \cdot \beta_k$,

$$\sum(\Delta v)_2 = \alpha_1(n) \cdot [\lambda + (\overline{\Delta h})_1] + \alpha_2(n) \cdot (\overline{\Delta h})_2 \tag{9'}$$

Cette équation comprend 2 types de paramètres :

- des paramètres d'action de la densité, soit α_k ;
- des paramètres de croissance en hauteur du peuplement, $(\Delta h)_j$.

Dans une certaine fourchette de densités — 5 295/ha à 876/ha incluses — soit pour les couverts tout juste ouverts et ouverts on est sûr, ici, que les paramètres de croissance en hauteur sont peu affectés par l'action de la densité (cette action positive sur $(\Delta h)_1$, négative sur $(\Delta h)_2$, ne dépasse pas 5 p. 100). En revanche la fermeture du couvert occasionne pour $(\Delta h)_2$ une perte de quantité de croissance de 10 p. 100 (densité 8 388/ha), puis de 16 p. 100 (densité 13 050/ha)...

A condition de limiter soigneusement son champ d'application à certain(s) type(s) de peuplements, l'équation (9') peut donc être considérée comme une ébauche de modèle de production à densité de plantation variable dont les paramètres de vigueur — c'est-à-dire de croissance en hauteur — ne sont pas influencés par la concurrence.

Reçu pour publication en octobre 1979.

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement, N. Decourt et P. Duplat qui ont accepté de faire la critique de ce travail ; M^{me} Guillem, secrétaire du Laboratoire, et tous ceux qui ont collaboré avec nous.

Summary

Stand density, competition and cooperation among cluster-pines II. — Results at 5 and 10 years of a plantation with variable spacing

The present paper discusses the results of a 10 years old Nelder experiment which tests the effects of eleven different planting densities — from 876 to 78 163 stems/ha — on various size and growth parameters for Maritime Pine.

a) Mortality

Two groups are clearly distinguished :

— a high density range in which mortality is chiefly the result of competition. Within this range, called self-thinning range, mortality increases with density ;

— low and medium densities, in which mortality, 5 to 10 p. 100 only, results from other causes than competition.

The volume growth of an individual tree before its death is lower in the first case than in the second. In the first case where mortality is due to competition, growth of the « dying » tree does not depend on initial density.

b) Size parameters

The negative effect of density is far lesser on height than on the other parameters ; it appears at high densities only.

The effect of density on crown size — diameter and length — is important for widely spaced stands with an open canopy ; this phenomenon probably results from subterranean competition.

The effect of density on stem girth shows the particularity of being greater for a closed canopy, at medium and high densities, than for an open canopy, at low densities ; this is probably due, in the first case, to aerial and subterranean competition, and, in the second case, to the solely subterranean competition. In the first case, the value of the Kira C. D. Index is twice that found in the second.

c) Productivity at various stand densities

In the case of stands with an open (and just closed) canopy, current production is proportional to canopy ratio which itself results from the effects of tree potential, competition and density.

For self-thinning stands, the mean volume of live trees is inversely proportional to their density. It seems however that this result should be considered as an expression, particular to Maritime Pine, perhaps at 10 years only, of biomass-mortality regulation which is common to all plant communities.

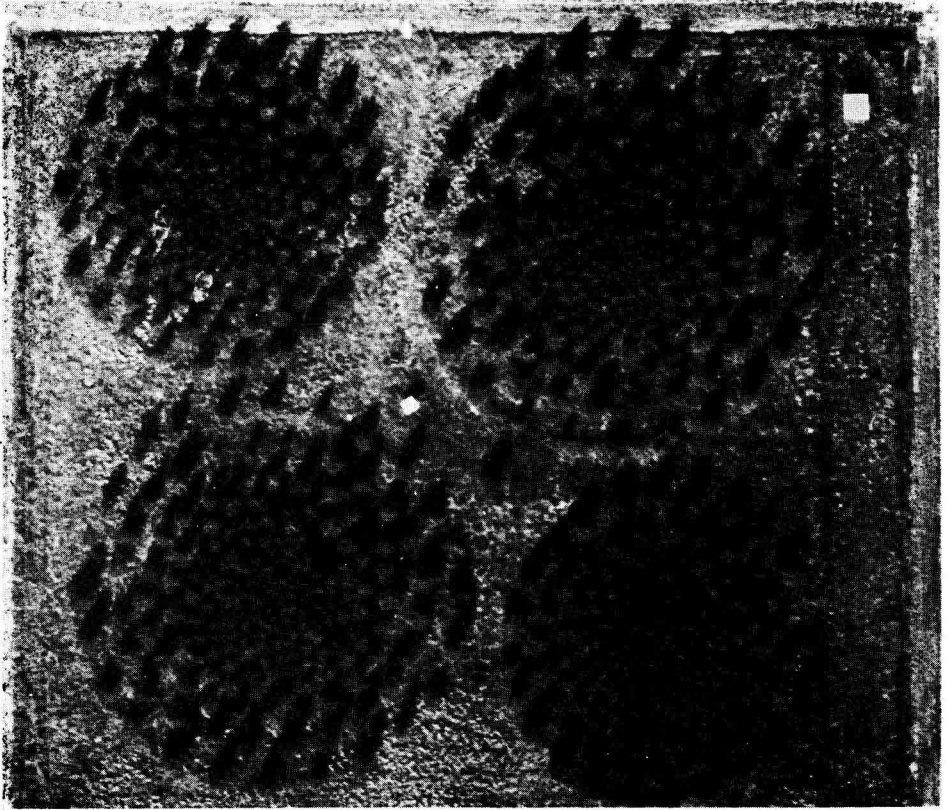


PHOTO 1. — *Vue aérienne du dispositif.*
Experiment aerial view.

(Cliché Debacq).

d) *Individual growth (medium and low densities)*

Density has no effect on the correlation between two successive 5 years height increments.

However, density has a major effect on the coefficients of relative volume-height growth. Also, whatever the density, volume increment from 5 to 10 years is equally correlated with the previous height increment (0 to 5 years) as with simultaneous height increment (5 to 10 years). This suggests two further research directions, the first concerning the functioning of the stand, the second a description of its production.

The paper ends with a definition of three main stand patterns : within each of these, an equal variation in density has the same intensity of effect, for every single parameter considered, and whatever the density may be.

Références bibliographiques

- ASSMANN E., 1955. Die Bedeutung des « erweiterten Eichhorn, schen Gesetzes » für die Konstruktion von Fichten. Ertragstabeln. *Forstwissenschaftliches Centralblatt.*, 321-330.
- DECOURT N., LEMOINE B., 1974. Premiers résultats d'une expérience clinique d'espacement avec *Populus Trichocarpa*. *Ann. Sci. Forest.*, 31 (3), 171-179.
- FREEMAN G. H., 1964. The use of a systematic design for a spacing trial with a tropical tree crop. *Biometrics*, 20, 200-203.

- FORD E. D., 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *J. Ecol.*, **63**, 311-333.
- 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. Sci. Forest.*, **27** (2), 127-155.
- KIRA T., OGAWA H. et 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.
- KRAMER H., 1966. Crown Development in Conifer Stands in Scotland as influenced by Initial Spacing and Subsequent Thinning Treatment. *Forestry*, **39** (1), 40-58.
- LEMOINE B., 1975. Essai de synthèse biomathématique des aspects concurrentiels, écologiques, morphologiques et cycliques de la croissance du Pin maritime dans la Pinède des Landes de Gascogne. *Oecol. Plant.*, **10** (2), 141-167.
- PARDE J., 1961. Comment préciser l'intensité d'une éclaircie. *Rev. Forest. franç.*, août-sept., 551-557.
- STIELL W. M., 1970. Some competitive relations in a red pine plantation. *Dep. of Fisheries and Forestry, Can. Forest., Serv., Pub.*, n° 1275.
-