HAL open science

Compétition entre classes sociales chez le Chêne sessile et le Hêtre.

Jean-François Dhôte

To cite this version:

Jean-François Dhôte. Compétition entre classes sociales chez le Chêne sessile et le Hêtre.. Revue forestière française, 1999, 51 (2), pp.309-325. 10.4267/2042/5439 . hal-03443462

HAL Id: hal-03443462

https://hal.science/hal-03443462v1

Submitted on 23 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

COMPÉTITION ENTRE CLASSES SOCIALES CHEZ LE CHÊNE SESSILE ET LE HÊTRE

J.-F. DHÔTE

Le Hêtre et le Chêne sessile sont deux essences sociales. Généralement encouragées par le forestier, elles ont tendance à former la composante principale des peuplements, c'est-à-dire une structure générale dans laquelle on trouve des cortèges plus ou moins importants et diversifiés d'essences accompagnatrices. La question des hiérarchies sociales se pose pour toutes les communautés végétales, y compris les cultures de plantes annuelles (de Wit, 1960). Elle a été particulièrement étudiée dans le cas des forêts, notamment dans les travaux de Ford (1975), Delvaux (1981) et Pardé (1981). L'étude de Pardé sur les hêtraies de la forêt de Haye, traitées en éclaircies plutôt faibles, a montré que, pour l'essentiel, le rang social se conserve au-delà de 60 ans, les exceptions étant des régressions.

Si la notion de rang social ou de dominance paraît souvent "aller de soi" et si elle est pratiquée quotidiennement, par exemple lors des martelages, la question de l'évolution du rang social (acquisition, progression ou régression) garde de l'actualité, en lien avec des pratiques comme les dépressages, la désignation d'arbres d'avenir ou encore la culture en futaie irrégulière. S'agissant des arbres d'avenir, les désignations datant d'une quinzaine d'années ont privilégié fortement la qualité, conduisant à miser beaucoup sur des sujets codominants qui, ultérieurement, n'ont pas toujours "tenu leurs promesses". La méthode du détourage ou la gestion par pied d'arbre d'un peuplement à plusieurs strates repose sur l'idée qu'un arbre peut, à l'encontre de la tendance principale, voir son statut social progresser (Saucier, 1997) : profiter d'un détourage pour s'épanouir après une période d'élagage naturel, ou encore sortir de la phase d'attente en sous-étage à l'occasion de la récolte d'un gros arbre qui faisait écran.

Dans cet article, nous nous intéressons à l'effet du rang social sur la croissance individuelle en diamètre, dans des peuplements réguliers traités en éclaircies assez diffuses (pas de faveur excessive aux arbres d'avenir). Nous cherchons à décrire comment varie la vitesse de croissance en fonction du rang social, dans un peuplement ; à montrer comment cette relation rang social-croissance est modulée par l'intensité des éclaircies (densité du peuplement) ; enfin à discuter des ressemblances et différences entre les deux essences. Pour ce faire, nous reprendrons une série de travaux réalisés au cours des dernières années, en vue de construire des modèles de croissance. Pour les deux essences considérées, nous travaillons sur des placettes permanentes avec mesures répétées des mêmes arbres pendant 60 à 90 ans.

Si le Hêtre et le Chêne sessile supportent bien la compétition latérale, ces deux essences diffèrent par plusieurs aspects importants pour la croissance et la survie : tolérance à l'ombre,

fonctionnement hydraulique et construction du cerne, architecture. On considère habituellement que le Hêtre répond bien à l'éclaircie, en réoccupant très vite l'espace, alors que le Chêne est réputé moins plastique à la sylviculture. Nous montrerons que les deux essences réagissent très significativement à l'éclaircie, mais qu'elles présentent des comportements sensiblement distincts. Ainsi, la manière dont l'effet de stimulation de croissance produit par l'éclaircie se répartit entre les différentes classes sociales n'est pas identique chez le Hêtre et le Chêne.

MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL

L'analyse repose sur les réseaux de placettes permanentes Hêtre et Chêne, installés entre 1883 et 1935 par la Station de Recherches des Eaux et Forêts, actuellement suivis par l'INRA. Une partie de ces réseaux est constituée par des essais comparatifs d'éclaircies (2 à 5 régimes comparés sur un même site). Les caractéristiques, l'intérêt et les faiblesses de ces réseaux ont été discutés à de nombreuses reprises (voir Dhôte, 1997). Il existe, pour le Hêtre, 3 essais en forêt de Haye (Chavigny, Charlemagne, Épicéas !), 2 en forêt de Retz (Faîte et Chrétiennette), 1 en forêt d'Eawy (Camp Cusson) ; pour le Chêne, 3 en forêt de Bellême (Hallet, Hermousset, Chatelier), 3 en forêt de Blois (Sablonnières, Pauverts, Marchais des Cordeliers), 2 en forêt de Champenoux (Butte de Tir, Grande Bouzule), enfin 3 en forêt de Tronçais (Plantonnée, Trésor, Bois Brochet).

Dans ces placettes, dont la surface est comprise entre 20 ares et 1 ha, tous les arbres ont été numérotés dès que la densité a rendu l'opération praticable.

Le rang social n'a pas été noté systématiquement. Entre 1950 et 1970, les inventaires individuels (mesure de la circonférence) ont été complétés par le relevé d'un grand nombre de variables qualitatives, dont le rang social, et ce pour tous les arbres survivants. Ces données n'ont été que partiellement saisies.

Un second jeu de données a donc été utilisé dans cette étude : le dispositif dit de la Route de Frouard, mis en place en 1976 par J. Bouchon en forêt de Haye (Bouchon *et al.*, 1989). Dans cet essai, 320 placeaux d'un are ont été cartographiés intégralement, et le rang social relevé par les mêmes opérateurs sur plus de 6 000 arbres, dans 6 parcelles de hêtraie âgées de 35 à 70 ans. Nous utiliserons la notation de 1976, préliminaire à la réalisation de la première éclaircie. Le protocole de cet essai indiquait les définitions suivantes :

— dominant : bourgeon terminal nettement au-dessus de la surface chlorophyllienne supérieure,

— codominant : bourgeon terminal dans l'étage dominant,

— dominé : bourgeon terminal dans la partie inférieure des houppiers de l'étage dominant,

— sous-étage : bourgeon terminal nettement en-dessous du couvert dominant.

Dans l'article, nous utiliserons pour quantifier la densité des peuplements l'indice de densité relative appelé *Rdi*, construit sur le principe de la loi d'autoéclaircie. Il combine le nombre de tiges N et le diamètre quadratique moyen Dg (en cm) de la façon suivante :

$$Rdi = \frac{N \cdot D_g^{\alpha}}{\beta} \qquad \text{où } \alpha = 1{,}574 \text{ et } \beta = 145248 \text{ (Hêtre)}$$
$$\alpha = 1{,}701 \text{ et } \beta = 171582 \text{ (Chêne)}$$

Cet indice prend des valeurs comprises entre 0 et 1 dans presque tous les cas. Les peuplements les plus denses, en autoéclaircie, ont un nombre de tiges qui diminue et un diamètre moyen qui augmente ; leur indice *Rdi* oscille autour de la valeur 1.

LA GROSSEUR RELATIVE : UN BON ESTIMATEUR DU RANG SOCIAL

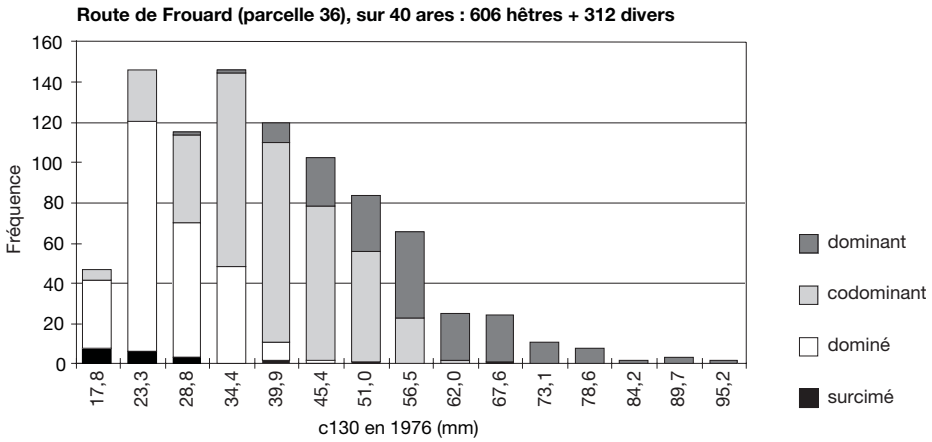
Le rang social est une donnée rarement relevée. De plus, c'est une donnée qualitative, possédant un petit nombre de niveaux : de 4 à 6 selon les auteurs (on trouve les qualificatifs de surcimés, dominés, intermédiaires, codominants, dominants, prédominants, émergents...). Enfin, même si l'on s'efforce de bien le définir, l'appréciation du rang social peut varier entre opérateurs.

Il était nécessaire de disposer d'un indicateur de rang social plus souple, pas trop subjectif et facilement disponible dans tous les cas. Nous avons considéré que la grosseur de l'arbre (diamètre ou circonférence), non pas dans l'absolu mais relativement au peuplement environnant, constitue un bon indice de rang social. Cette hypothèse est discutée maintenant, on y reviendra également avant de conclure.

L'histogramme par classes de grosseur peut être subdivisé selon le rang social (voir une des parcelles de la Route de Frouard à la figure 1, ci-dessous). On constate que les différentes classes sociales se chevauchent plus ou moins fortement par rapport à la circonférence ; ce résultat est classique (Delvaux, 1966). La raison de ces chevauchements est simple. La notion de rang social est locale, c'est-à-dire relative à la petite cellule sociale qui entoure l'arbre. Dans une telle cellule, la circonférence est un bon reflet du rang social : les dominants, "localement", sont en général les plus gros. Lorsque l'on passe du niveau de la cellule sociale au niveau d'une placette, on fait rentrer en jeu les variations dans l'espace, variations qui tiennent au passé lointain (structures en bouquets, retard ou avance à la régénération), aux conditions récentes de concurrence (zones plus ou moins serrées), enfin à la microstation et à la génétique. Il est donc parfaitement logique que la grosseur soit de moins en moins fortement liée au rang social, au fur et à mesure que nous considérons une surface plus grande, ou plus hétérogène.

Malgré ces réserves, qu'il est bon de garder en tête, nous avons considéré que la grosseur reste un bon indicateur de rang social, aux échelles qui nous intéressent (20 à 100 ares, soit 20 à 100 fois la taille d'un arbre mûr). De plus, c'est une variable continue et mesurable objectivement.

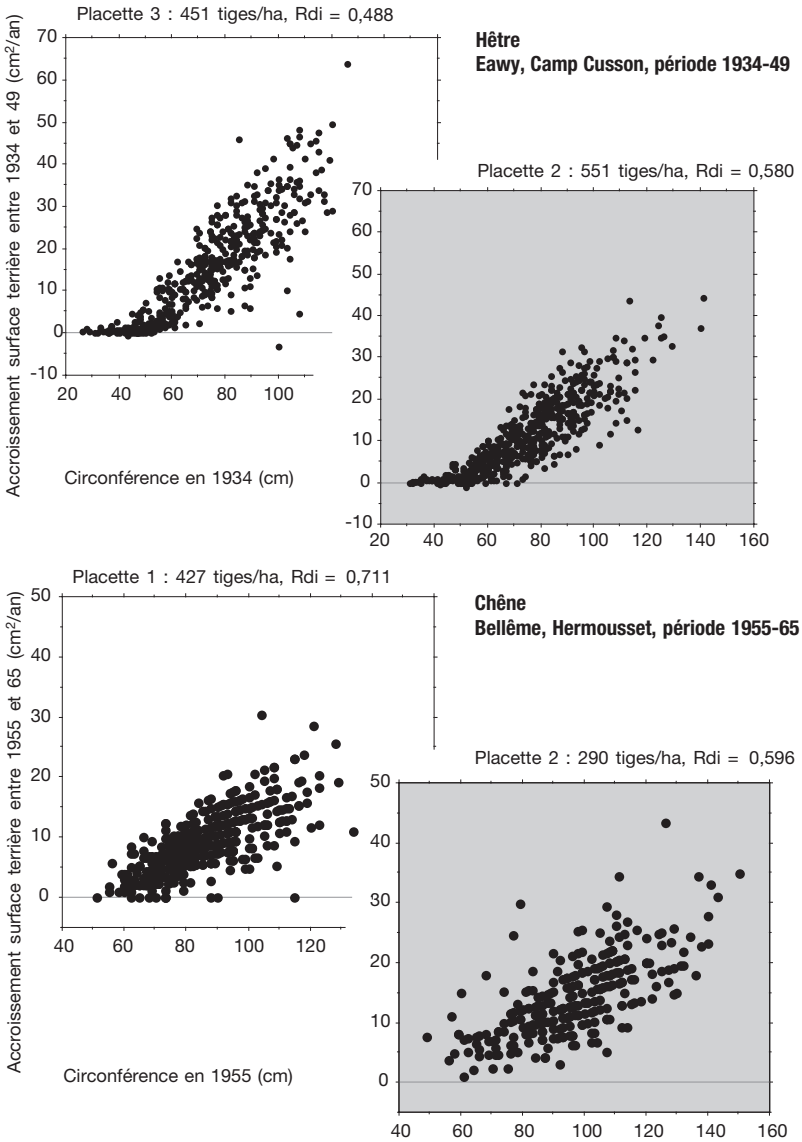
Figure 1 **RÉPARTITION PAR CLASSES DE CIRCONFÉRENCE ET PAR RANG SOCIAL D'UN PEUPLEMENT DE HÊTRE DE 48 ANS (EN 1976)**



TAILLE RELATIVE ET CROISSANCE EN SURFACE TERRIÈRE

Lorsque nous considérons la relation qui existe, dans un peuplement donné, entre la circonférence à l'instant t d'une part, l'accroissement annuel en surface terrière entre t et $t+\Delta t$ d'autre part, nous obtenons des nuages de points illustrés par la figure 2.

Figure 2 **4 EXEMPLES DE LA RELATION ENTRE LA CIRCONFÉRENCE ET L'ACCROISSEMENT EN SURFACE TERRIÈRE**
En haut : placettes 2 et 3 d'Eawy-Camp Cusson (Hêtre), éclaircies respectivement faibles et fortes tous les 10 ans, période de croissance 1934-49 (44-59 ans)
En bas : placettes 1 et 2 de Bellême-Hermousset (Chêne), éclaircies respectivement faibles et fortes, période de croissance 1955-65 (90-100 ans)



Plus l'arbre est gros, plus sa croissance est rapide. Comme on le voit bien dans le cas du Hêtre (Camp Cusson, 1934-49), l'augmentation de la vitesse avec la grosseur n'est pas régulière : les plus petits arbres ont des vitesses de croissance très faibles, peu différentes de 0, on ne "décolle" vraiment qu'au-dessus d'une certaine taille. Chez le Chêne (voir Hermousset, 1955-65), ces petits arbres à croissance quasi nulle disparaissent assez souvent, soit par mortalité, soit par l'éclaircie (mais il peut subsister en sous-étage des arbres plus petits d'autres essences, hêtres, charmes, etc.).

Autour d'un diamètre (ou d'une circonférence) donné, il existe tout de même des vitesses de croissance différentes entre arbres : c'est l'origine de "l'épaisseur" des nuages de points de la figure 2. Outre les erreurs de mesure et les aléas individuels (insectes, maladies, etc.), cette variation provient de plusieurs facteurs qui sont susceptibles de varier dans l'espace : la vigueur génétique de l'arbre, les conditions locales plus ou moins denses, les particularités microstationnelles favorables ou défavorables.

Dans la suite, nous oublierons ces phénomènes résiduels, pour nous concentrer sur la tendance moyenne, c'est-à-dire la valeur moyenne de l'accroissement en fonction de la grosseur, pour un peuplement donné. Nous comparerons cette tendance moyenne entre peuplements éclaircis fortement ou faiblement, dans des conditions par ailleurs semblables.

Nous pouvons déjà deviner, en comparant pour chaque essence les couples de peuplements traités en éclaircies fortes/faibles, que la relation moyenne entre grosseur et accroissement n'est pas la même selon la sylviculture. C'est ce que nous allons quantifier maintenant par un modèle très simple.

UN MODÈLE POUR LA RELATION GROSSEUR-ACCROISSEMENT

Pour simplifier et résumer les nuages de points que nous avons décrits grâce à la figure 2, nous considérons le modèle suivant : entre les instants t et $t+\Delta t$, l'accroissement annuel en surface terrière $\frac{\Delta g}{\Delta t}$ d'un arbre de circonférence c est

$$\frac{\Delta g}{\Delta t} = \gamma.(c - \sigma) \text{ si } c > \sigma, \quad 0 \text{ sinon} \qquad [1]$$

avec un paramètre σ appelé "seuil" et un paramètre γ appelé "efficacité maximale".

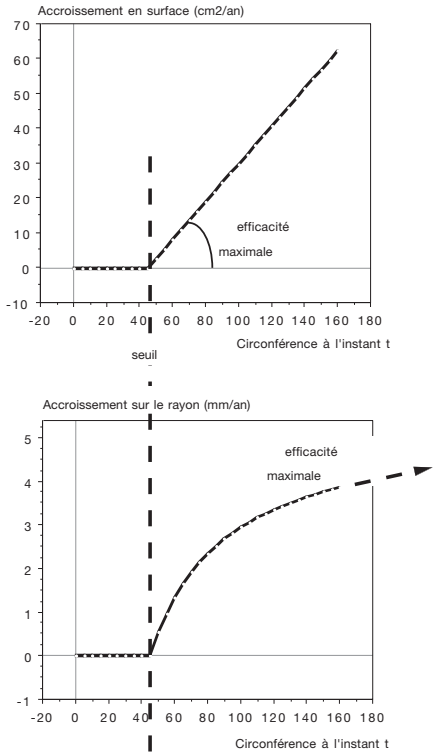


Figure 3
ASPECTS DU MODÈLE DE CROISSANCE INDIVIDUELLE
En fonction de la circonférence à l'instant t sont figurés : en haut, l'accroissement en surface terrière, en bas, l'accroissement sur le rayon

On peut représenter graphiquement ce modèle par la figure 3 (p. 313). La croissance en surface d'un arbre est nulle en-dessous d'une valeur seuil, puis augmente linéairement avec la circonférence au-delà. On peut en déduire une expression approchée de la largeur de cerne, en divisant par la circonférence (cette formule n'est strictement vraie que si le pas de temps est très petit). Au-dessus du seuil, la largeur de cerne augmente selon une courbe hyperbolique qui tend, à l'infini, vers une limite égale à γ. γ est donc une largeur de cerne maximale, très théorique dans la plupart des cas puisque, pour un peuplement suffisamment dense où les arbres ne dépassent pas une circonférence égale à 3σ, alors la largeur de cerne ne dépasse pas $2/3\gamma$.

Par la méthode des moindres carrés, nous avons ajusté ce modèle à l'ensemble des nuages de points disponibles, correspondant chacun à une période de croissance dans une placette donnée. Nous pouvons ainsi résumer les dizaines (voire centaines) de points d'un jeu de données par seulement deux paramètres, σ et γ, et étudier comment ces paramètres varient dans le temps, entre placettes traitées différemment, entre forêts, entre espèces, etc.

Dans la suite, nous insisterons plus particulièrement sur les variations du seuil σ, parce qu'elles sont les plus parlantes pour ce qui nous intéresse ici, la compétition entre classes sociales.

DES ARBRES PEUVENT-ILS VRAIMENT "NE PLUS POUSSER" ?

Un aspect du modèle considéré qui peut choquer est le fait que les plus petits arbres, "sous le seuil", ont une croissance nulle : est-ce bien raisonnable ? Chez le Hêtre, les analyses dendroécologiques faites par l'Équipe Phytoécologie, INRA-Champenoux, ont révélé que le phénomène d'absence de cerne à 1,30 m n'est pas anecdotique (communication personnelle par J.-F. Picard, J.-L. Dupouey). De plus nous savons que, chez les feuillus à pores diffus, la réactivation du cambium démarre à proximité des feuilles pour s'étendre progressivement vers la tige ; ce résultat semble bien admis, au moins chez les jeunes arbres (Lachaud, 1981). Lorsque les conditions de croissance sont défavorables (mauvaise année climatique ou régression sociale), on peut s'attendre à une extinction complète du cerne, l'arbre se contentant de renouveler ses organes essentiels, feuilles, racines fines, bourgeons (Deleuze, 1996 ; Lebaube, 1997).

Les Chênes, au contraire, sont contraints de renouveler les gros vaisseaux du bois "de printemps" avant même le débourrement, pour assurer l'approvisionnement en eau des jeunes feuilles (Bréda, 1994). Pour ces essences, on s'attend donc à ce que le cerne ne puisse pas vraiment s'annuler, mais soit large au minimum d'une rangée de gros vaisseaux (0,3 mm). L'analyse comparée des deux essences, conduite actuellement dans notre équipe par Stéphanie Pouderoux, devrait permettre d'y voir plus clair.

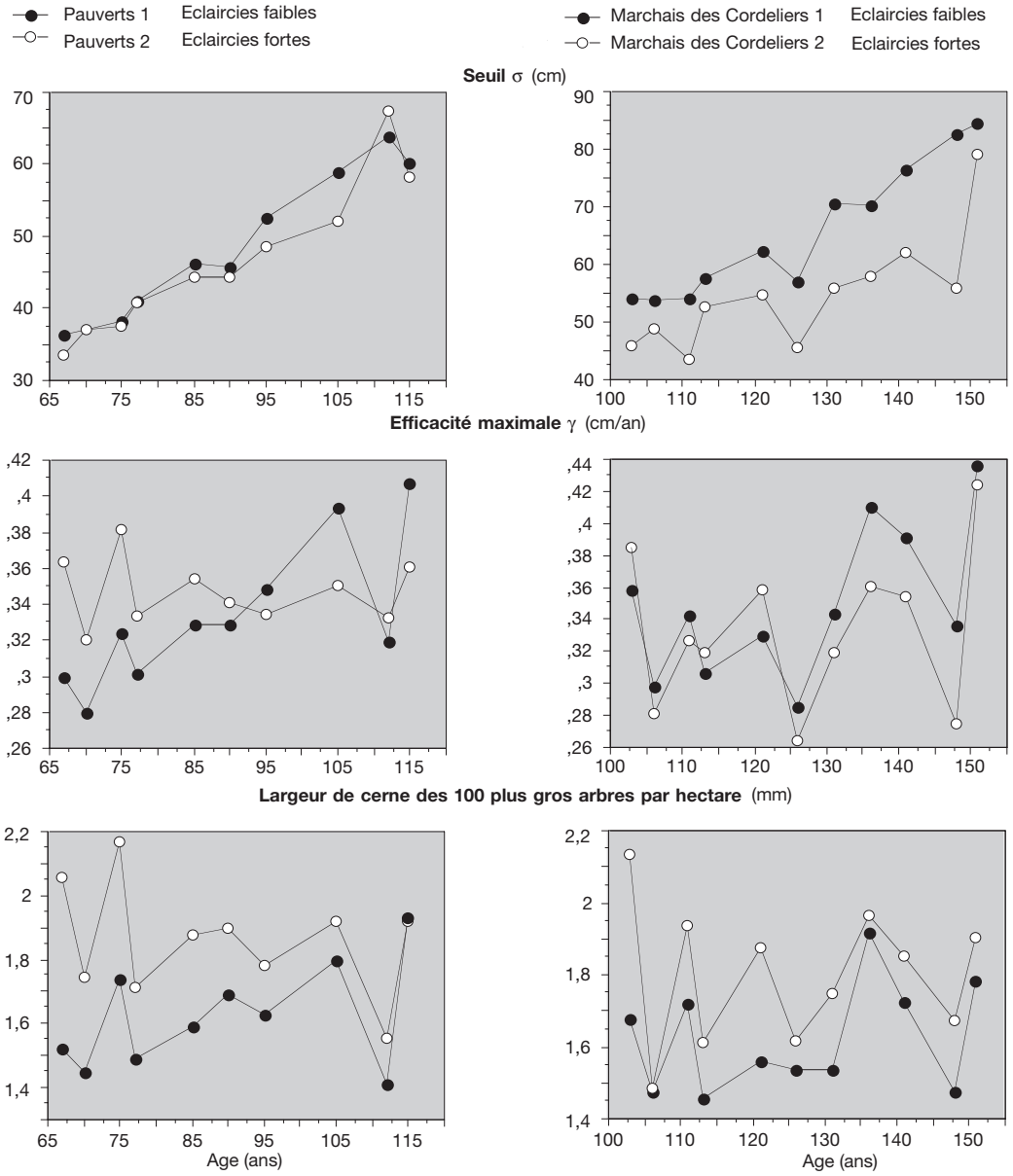
Pour finir sur cette question, il ne fait pas de doute que la croissance de la tige chez les sujets dominés ou surcimés devient très faible par rapport à la précision de la mesure (1 cm sur la circonférence) et peut donc devenir indétectable. Le modèle très simple que nous avons retenu est alors préférable.

VARIATIONS DU MODÈLE AVEC L'ÂGE ET LA SYLVICULTURE

Les figures 4 (p. 315) pour le Chêne, et 5 (p. 316) pour le Hêtre, récapitulent trois paramètres importants au cours du temps : le seuil σ, l'efficacité maximale γ et la largeur de cerne des 100 plus gros arbres par hectare. Et ce, à chaque fois, pour deux couples de placettes de mêmes âge et fertilité, mais traitées différemment.

Figure 4 **TROIS ASPECTS DE LA CROISSANCE DANS DEUX COUPLES DE PLACETTES DE CHÊNE (Forêt de Blois)**

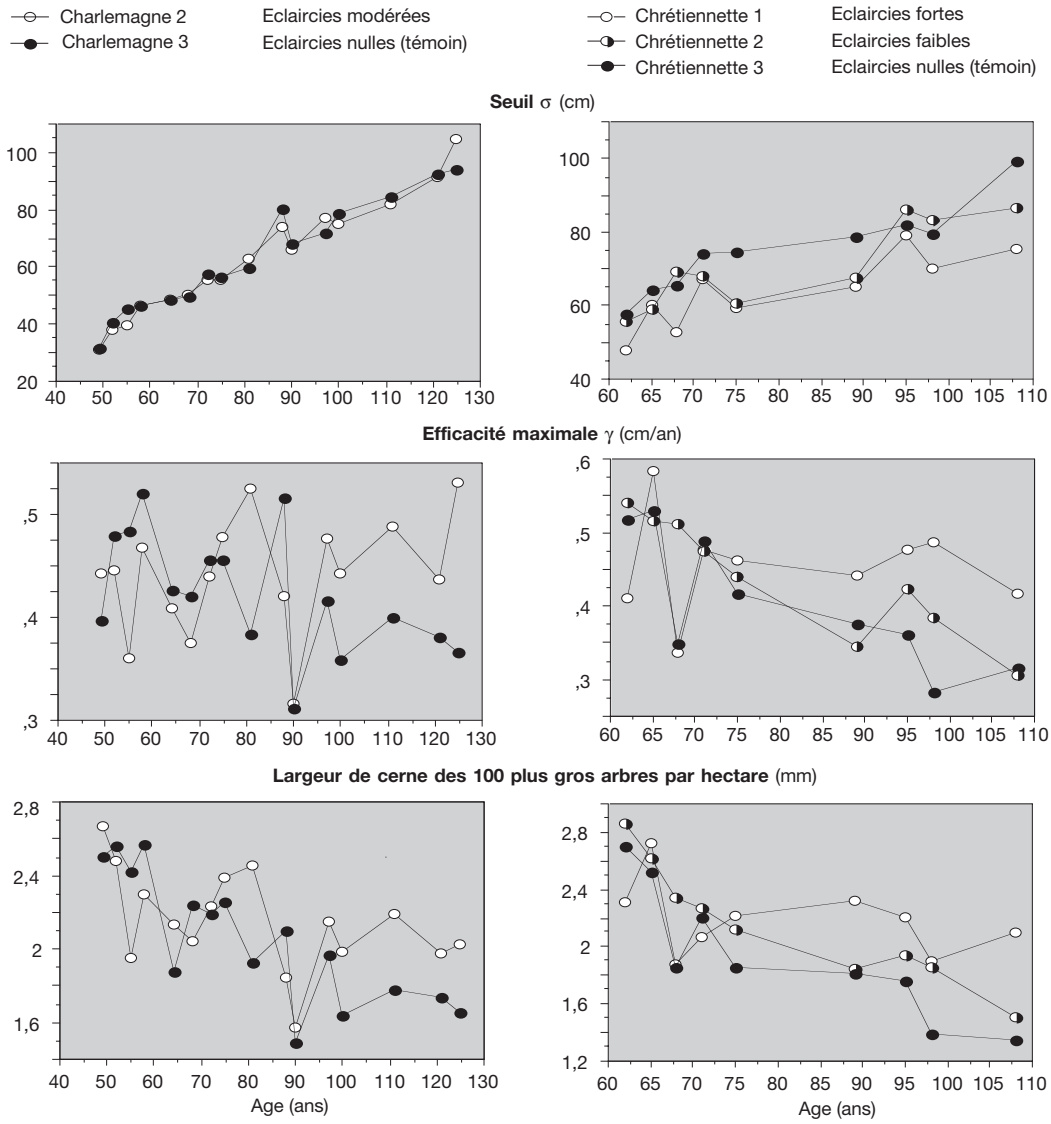
À gauche : dispositif Pauverts ; à droite, dispositif Marchais des Cordeliers



Dans les deux essais de Blois, Pauverts (67 à 129 ans) et Marchais des Cordeliers (100 à 164 ans), la placette 1 est traitée en éclaircies faibles et la placette 2 en éclaircies fortes. Les normes Oswald pratiquées actuellement sont respectivement la norme 140 et la norme 85. L'indice de densité *Rdi* prend les valeurs suivantes, en moyenne sur toute la durée d'observation : Pauverts, pl. 1, *Rdi* = 0,826, pl. 2, *Rdi* = 0,655 ; Marchais des Cordeliers, pl. 1, *Rdi* = 0,798, pl. 2, *Rdi* = 0,623.

Figure 5 **TROIS ASPECTS DE LA CROISSANCE DANS DEUX ESSAIS D'ÉCLAIRCIE DE HÊTRE**

À gauche : dispositif Charlemagne (Forêt de Haye) ; à droite, dispositif Chrétiennette (Forêt de Retz)



Tout d'abord, le seuil augmente avec l'âge. Une même valeur de circonférence, pour un arbre, n'a pas le même effet sur la croissance, selon la grosseur des autres arbres du peuplement. Ce qui compte, c'est la grosseur de l'arbre relativement au peuplement. Si l'on considère maintenant l'efficacité maximale γ, on ne perçoit pas de tendance avec l'âge (c'est vrai pour l'ensemble des placettes de Chêne), par contre γ fluctue dans une gamme très large et de façon parfaitement synchronisée pour les placettes d'une même forêt, vraisemblablement sous l'influence de facteurs climatiques ou biotiques. On peut montrer, non sans peine, que γ augmente avec la fertilité de la station.

Abordons maintenant l'effet de la sylviculture. Pour Marchais des Cordeliers, le seuil σ est constamment plus bas pour la placette 2, la plus claire, tandis que l'efficacité γ est sensiblement équivalente pour les deux traitements. À Pauverts, les choses sont moins claires : le seuil n'est plus élevé dans la placette dense que temporairement ; quand il ne se distingue pas entre les deux placettes, c'est l'efficacité γ qui les différencie, étant plus élevée dans la placette la plus claire. Dans les deux cas, on constate que la largeur de cerne des plus gros arbres est presque toujours plus forte de 0,2 à 0,3 mm dans la placette claire.

Dans l'ensemble des essais d'éclaircie de Chêne, c'est le cas Marchais des Cordeliers le plus typique. Chez le Chêne, l'effet des éclaircies porte surtout sur le seuil de croissance σ, qui est abaissé, alors que l'efficacité maximale γ reste inchangée.

Chez le Hêtre (figure 5), nous avons figuré deux placettes du dispositif dit "Route Charlemagne", souvent commenté (Pardé, 1981) et les trois du dispositif Chrétiennette (forêt de Retz). Les densités moyennes de ces placettes sont les suivantes : Charlemagne, pl. 2, éclaircies modérées par le haut, *Rdi* = 0,703, pl. 3, témoin (sans interventions), *Rdi* = 1 ; Chrétiennette, pl. 1, éclaircies fortes, *Rdi* = 0,539, pl. 2, éclaircies faibles, *Rdi* = 0,646, pl. 3, témoin, *Rdi* = 0,819.

Le seuil augmente toujours avec l'âge. Une tendance décroissante avec l'âge est perceptible pour l'efficacité maximale γ, très nettement à Chrétiennette et pour le témoin de Charlemagne. Nous retrouvons, pour ce paramètre, les amples fluctuations déjà notées chez le Chêne. On peut montrer que γ dépend également de la fertilité.

Concernant les effets sylvicoles, le comportement le plus fréquent chez le Hêtre correspond à celui de Charlemagne : aux densités relativement fortes habituellement pratiquées, le seuil ne réagit presque pas à la sylviculture, contrairement à l'efficacité maximale γ qui est stimulée par les éclaircies fortes. Plus finement, nous observons que le paramètre γ de l'éclaircie forte ne commence à être franchement supérieur à celui du témoin qu'après 70 ans (Charlemagne) ou 75 ans (Chrétiennette). Or, c'est précisément le moment où les éclaircies s'intensifient et produisent des peuplements bien différenciés en termes de densité : jusqu'à ces âges, les peuplements dits "éclaircis fortement" ont une surface terrière inférieure de 5 m^2/ha seulement au témoin ; puis une éclaircie intense porte brutalement cette différence à 12 m^2/ha (Charlemagne, 1927), voire 15 m^2/ha (Chrétiennette, 1934), différence qui va ensuite augmenter jusqu'à 20-25 m^2/ha.

À ce stade, on observe donc que le Chêne, aussi bien que le Hêtre, réagit à l'éclaircie. Mais il le fait selon un mode différent : en résumant le comportement par les paramètres seuil σ et efficacité maximale γ, on dira que, chez le Chêne, l'efficacité maximale est inchangée, alors que le seuil diminue suite à l'éclaircie ; chez le Hêtre, le seuil est insensible à l'éclaircie, alors que l'efficacité maximale est stimulée.

ANALYSE GÉNÉRALE DE LA POSITION DU SEUIL EN FONCTION DE LA SYLVICULTURE

Ce paragraphe assez ardu vise à généraliser l'analyse de cas précédente, en montrant que les deux essences se distinguent bien, sur des bases statistiquement sûres. Le lecteur peu attiré par les mathématiques pourra passer sans dommages au paragraphe suivant.

Pour isoler l'effet pur de la sylviculture sur la position du seuil σ, nous devons d'abord éliminer l'effet de l'âge. Pour cela, nous avons choisi de considérer non pas le seuil brut, mais sa position relative à l'intérieur de la distribution des diamètres du peuplement (est-ce que le seuil est haut ou bas par rapport à la grosseur moyenne des arbres ?).

Quant à la sylviculture, il vaut mieux ne pas reprendre aveuglément les qualificatifs usuels des traitements : nous avons vu que telle placette dite “éclaircie fortement” a pu connaître des épisodes contrastés, plus ou moins denses. Nous avons donc choisi d’analyser les données au niveau de chaque période de croissance, en quantifiant par un indice la densité de la placette pendant cette période.

Pour évaluer la position relative du seuil et la densité du peuplement, nous avons utilisé deux indices qui ne sont pas très familiers au forestier ; pour justifier ces indices, nous devrons donc exposer quelques considérations mathématiques élémentaires.

À partir du modèle de croissance [1], nous allons calculer l’expression de l’accroissement d’un hectare de peuplement $\Delta G/\Delta t$, en sommant sur tous les arbres indexés par i ($1 \leq i \leq N$).

$$\frac{\Delta G}{\Delta t} = \sum_{i=1}^{N} \frac{\Delta g_i}{\Delta t} = \sum_{i=1,\, c_i > \sigma}^{N} \gamma.(c_i - \sigma) = \gamma. \left(\sum_{i=1,\, c_i > \sigma}^{N} c_i - \sigma. \sum_{i=1,\, c_i > \sigma}^{N} 1 \right) = \gamma.(S_\sigma - \sigma.N_\sigma) \qquad [2]$$

où S_σ et N_σ sont respectivement la somme des circonférences et le nombre des arbres plus gros que le seuil σ.

Si nous notons $\bar{c}_\sigma$ la circonférence moyenne (arithmétique) des arbres plus gros que le seuil, alors nous pouvons écrire :

$$\frac{\Delta G}{\Delta t} = \gamma.S_\sigma \cdot \left(1 - \frac{\sigma}{\bar{c}_\sigma} \right) \qquad [3]$$

Les quantités apparaissant dans cette expression ne concernent que les arbres plus gros que le seuil, puisque les autres ont une croissance nulle. Nous verrons plus bas comment interpréter cette population d’arbres. La variable S_σ “fonctionne” comme un indice de densité : c’est la somme des circonférences des arbres plus gros que le seuil, elle est donc d’autant plus élevée qu’il y a plus de matériel sur pied. Ses valeurs maximales, pour des peuplements extrêmement denses, décroissent avec l’âge : 70 000 cm/ha à 40 ans, 30 000 cm/ha à 160 ans, et ce pour les deux espèces. La variable $\frac{\sigma}{\bar{c}_\sigma}$ est l’indice de position relative du seuil que nous recherchions : c’est le rapport entre le seuil et la moyenne des circonférences plus grosses que lui ; ce rapport fluctue dans l’intervalle [0,1 ; 0,7], pour les deux espèces, quel que soit l’âge.

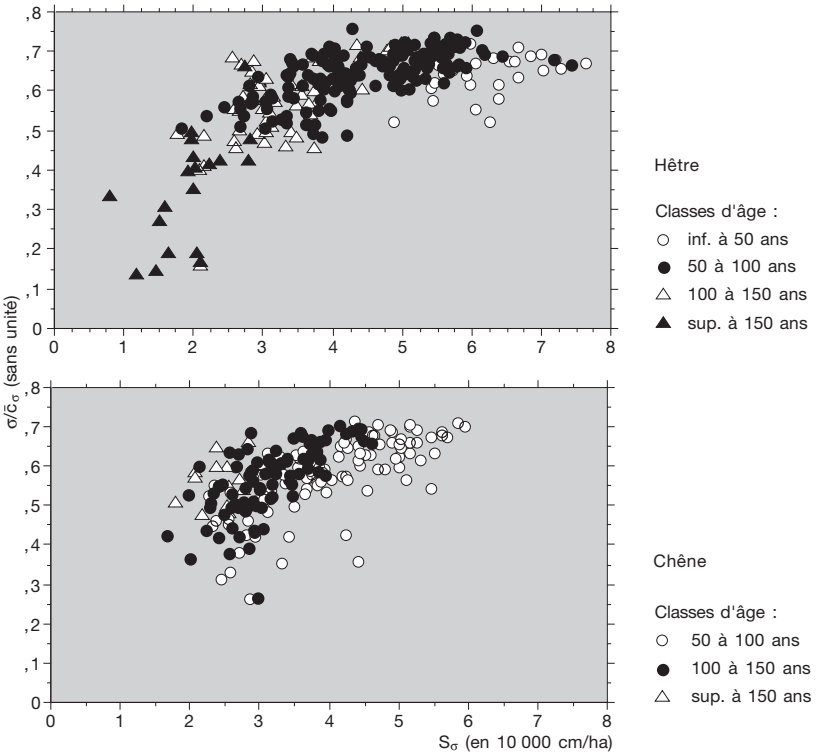
Nous nous sommes intéressés à ces deux quantités précisément parce qu’elles apparaissent dans le calcul de l’accroissement du peuplement : elles permettent ainsi de construire des modèles de croissance fournissant simultanément des prévisions robustes aux deux niveaux de l’arbre et du peuplement (Dhôte, 1991).

Examinons maintenant comment varie la position relative du seuil en fonction de la densité du peuplement (figure 6, p. 319). Pour le Hêtre, la position relative du seuil $\frac{\sigma}{\bar{c}_\sigma}$ reste constante, au voisinage de la valeur 0,65, dans une large gamme de densités (S_σ comprise entre 40 000 et 80 000 cm/ha). En dessous de 40 000 cm/ha, le seuil diminue et le seuil tend vers 0 avec la densité. Une valeur nulle du seuil signifie que l’accroissement en surface devient strictement proportionnel à la circonférence, et la largeur de cerne devient indépendante de la taille de l’arbre (de son rang social) et égale à γ. Cette remarque justifie l’appellation d’efficacité maximale donnée à γ : cette efficacité n’est en effet réalisée que pour des arbres en peuplements très clairs, c’est-à-dire en croissance libre.

Comme la figure est subdivisée par classes d’âge (l’âge du peuplement à la date considérée), on peut voir que les différentes classes d’âge se superposent et se prolongent exactement. Par conséquent, pour le Hêtre, il y a une relation univoque entre densité du peuplement et position relative du seuil, relation qui ne dépend pas de l’âge.

Figure 6 **RELATION ENTRE LA DENSITÉ DE PEUPLEMENT (indice Sσ) ET LA POSITION RELATIVE DU SEUIL (rapport seuil/circonférence moyenne des arbres plus gros)**

Un graphe par espèce. Chaque point représente une date de mesure dans une placette. L'âge correspondant est distingué, en grandes classes



Chez le Chêne, la situation est nettement différente : la relation entre densité et position du seuil est plus difficile à voir, parce qu'il se superpose un effet de l'âge. À un âge donné, le seuil est d'autant plus haut que le peuplement est plus dense, mais les nuages de points pour des âges différents sont décalés.

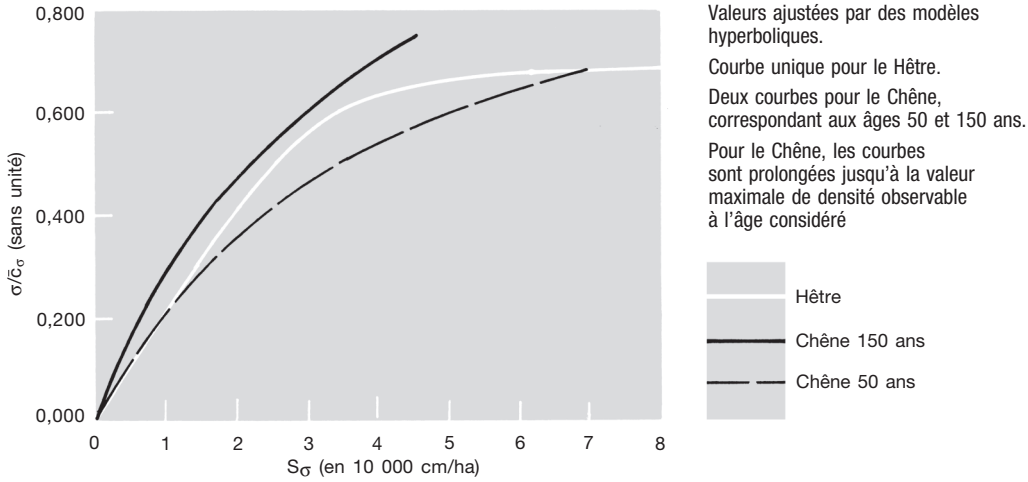
Pour résumer ces comportements différents du Hêtre et du Chêne, nous avons adopté deux modèles distincts. Nous épargnerons au lecteur les formules complexes, en disant simplement qu'il s'agit d'équations hyperboliques, avec des courbures plus ou moins prononcées. Dans le cas du Hêtre, on a retenu un modèle simple, à une seule variable (la densité), alors que, pour le Chêne, nous avons considéré le produit d'une fonction hyperbolique de la densité et d'une fonction linéaire de l'âge :

$$\text{Hêtre : } \frac{\sigma}{\bar{c}_\sigma} = F(S_\sigma) \quad — \quad \text{Chêne : } \frac{\sigma}{\bar{c}_\sigma} = F(S_\sigma).G(Age)$$

Ces équations, à trois paramètres, expliquent 65 % de la variance pour le Hêtre et 45 % pour le Chêne. Pour donner une idée de leur comportement, nous avons représenté à la figure 7 (p. 320) la courbe unique ajustée pour le Hêtre et les courbes prédites pour le Chêne aux âges 50 et 150 ans.

La courbe ajustée pour le Hêtre s'incurve rapidement au voisinage des densités 20 000 à 40 000 cm/ha ; en dessous, elle est à peu près linéaire, au-dessus elle plafonne. Pour le Chêne, les hyperboles ajustées ont une courbure moins forte et plus régulière sur toute la gamme des densités.

Figure 7 **RELATION ENTRE LA DENSITÉ DE PEUPLEMENT (indice Sσ) ET LA POSITION RELATIVE DU SEUIL (rapport seuil/circonférence moyenne des arbres plus gros)**



Que signifient ces courbes d'un point de vue forestier ? Pour des jeunes peuplements de Hêtre, la densité S_σ reste supérieure à 30 000 cm/ha, même pour des éclaircies très fortes (norme 4 d'Oswald). Dans ces conditions, le seuil reste à un même niveau quelle que soit la sylviculture et les petits arbres (dominés, surcimés) n'ont aucune chance de redémarrer significativement. Nous nous attendons par contre à observer ce redémarrage dans de vieux peuplements fortement éclaircis, ou bien si les éclaircies atteignent une intensité inhabituelle, comme dans l'expérience danoise de Totterup si souvent commentée (Bryndum, 1987).

Chez le Chêne, par contre, quel que soit l'âge, une réduction même minime de la densité se traduit par une diminution significative du seuil, c'est-à-dire par un redémarrage des arbres de faible diamètre. Cette étude statistique, prenant en compte l'ensemble des données, confirme donc bien les études de cas exposées précédemment.

BILAN COMPARÉ DES DEUX ESSENCES : UN COMPORTEMENT PLUS ÉGALITAIRE CHEZ LE CHÊNE, PLUS HIÉRARCHIQUE CHEZ LE HÊTRE

Nous pouvons schématiser les résultats grâce à la figure 8 (p. 321), où est figuré par des flèches le gain apporté par l'éclaircie. Les considérations qui suivent ne sont valides que pour des peuplements raisonnablement denses, c'est-à-dire entre 1/2 et 1 fois la densité maximale supportable par la station. Cette dernière condition ne restreint pas trop le champ des applications pour le Chêne ; par contre, la sylviculture de futaie claire préconisée aujourd'hui pour le Hêtre amènerait certainement les peuplements en dehors du domaine ci-dessus.

Considérons d'abord l'accroissement en surface terrière, bon substitut de la production-matière de l'arbre. Chez le Chêne, le seuil diminue tandis que la pente de la droite (efficacité maximale) reste inchangée ; par conséquent, le gain d'accroissement apporté par l'éclaircie est uniforme en surface, quel que soit le rang social de l'arbre. Par contraste, chez le Hêtre, le seuil est inchangé et la droite pivote autour de ce point ; le gain apporté par l'éclaircie est d'autant plus fort que l'arbre était déjà plus favorisé. Cette remarque renforce encore la notion de hiérarchie dans les hêtraies : dans ces peuplements, la dissymétrie petits-gros est encore exacerbée par l'éclaircie, qui favorise d'autant plus les arbres qu'ils étaient déjà plus vigoureux. On peut résumer ces comportements en disant que la réaction à l'éclaircie est plutôt égalitaire chez le Chêne, plutôt hiérarchique chez le Hêtre.

Si nous parlons maintenant de largeur de cerne, nous obtenons pour le Chêne un résultat étonnant. Éclaircie ou pas, les plus gros arbres poussent plus vite que les petits ; mais le gain apporté par l'éclaircie serait plus fort en valeur absolue chez les arbres de taille intermédiaire (proches du seuil) que chez les dominants. À rebours, le gain chez le Hêtre est d'autant plus fort que l'arbre était déjà plus gros.

Figure 8 **REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DE LA RÉACTION À L'ÉCLAIRCIE EN FONCTION DE LA TAILLE**

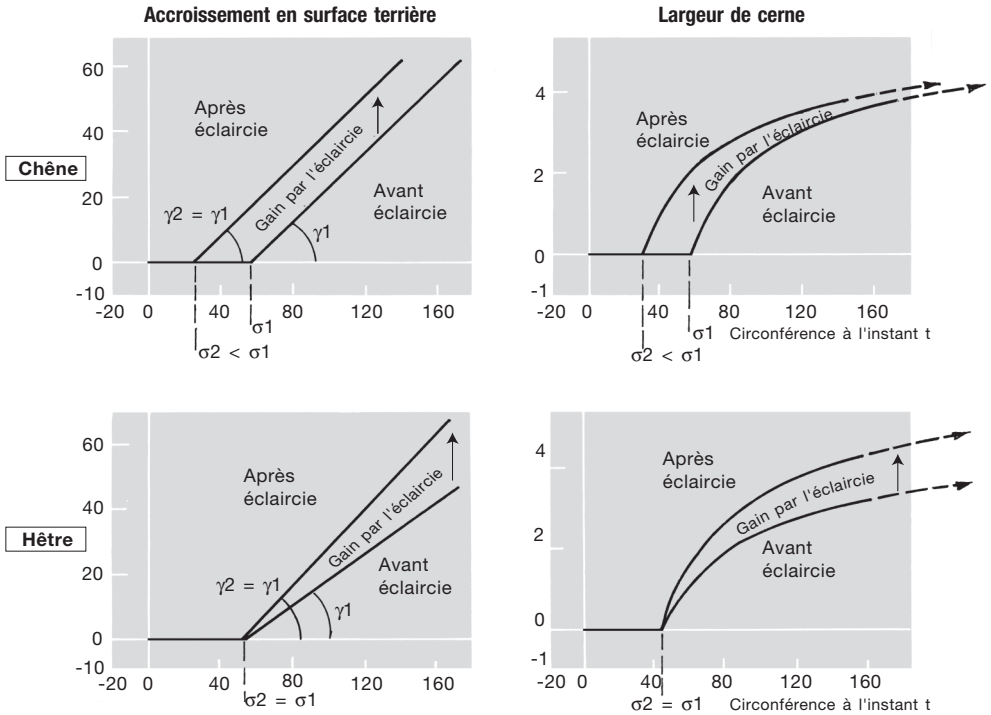


Tableau I **Estimation du seuil dans les 7 parcelles de la Route de Frouard, en 1976, et proportions des arbres de chaque classe sociale qui sont plus gros que le seuil**

Parcelle	Âge 1976	Diamètre dominant (cm)	Seuil en diamètre (cm)	Pourcentage des arbres du rang social suivant qui sont de diamètre supérieur au seuil (%)		
				Dominant	Codominant	Dominé
67	35	19,6	5,70	100	84	46
68	38	20,2	6,69	100	86	30
36	48	24,9	9,70	100	85	26
117	59	25,3	9,62	100	87	39
110	58	30,9	11,2	100	94	53
113-bas	70	33,5	15,0	99	81	23
113-haut	70	37,4	14,7	100	94	49
			Moyennes sur les parcelles :	100	87	38

RETOUR SUR L'OBSERVATION : QUEL SENS FORESTIER DONNER AU SEUIL ?

Toute l'analyse précédente est partie de l'idée que la grosseur d'un arbre à un instant donné, relativement au peuplement environnant, est un indicateur pertinent et précis de son rang social. Nous avons montré que les peuplements réguliers peuvent être scindés en deux sous-populations séparées par un seuil. La croissance des arbres plus petits que le seuil est nulle et, dans une large mesure, leur présence ou leur absence n'a aucun effet sur la croissance de la population principale (l'étage principal de végétation). Il faut maintenant revenir à des observations directes du rang social et les relier à notre seuil, qui est un concept purement dendrométrique.

Nous utilisons pour cela la seconde partie du matériel expérimental, à savoir les notations de rang social effectuées sur plus de 6 000 tiges dans le dispositif de la Route de Frouard. Dans chacune des sept parcelles, nous pouvons faire une estimation du seuil au moment de la notation, connaissant la fertilité et l'inventaire initial, en supposant qu'aucune sylviculture n'est faite. Nous nous sommes basés sur les principes exposés plus haut et sur le modèle qui en est dérivé (Dhôte, 1995). Connaissant le seuil, nous pouvons calculer la proportion d'arbres qui ont un diamètre supérieur, et ce pour chaque classe sociale (tableau I, p. 321).

Dans tous les cas, la totalité des dominants sont dans la population des arbres plus gros que le seuil, contre 80 à 95 % des codominants et 25 à 50 % des dominés. Il n'apparaît pas de tendance évidente lorsqu'on considère l'âge des peuplements.

On retiendra donc provisoirement la moyenne des pourcentages obtenus pour les sept parcelles. Dans le cas du Hêtre, la sous-population des arbres plus gros que le seuil comprend la quasi-totalité des dominants et codominants et une petite moitié des dominés. Il y a donc une équivalence assez grande entre cette sous-population et l'étage principal de végétation, en bon accord avec l'interprétation que nous avions formulée il y a quelques années (Dhôte, 1991).

Une étude analogue pourra être entreprise pour le Chêne, en s'appuyant sur les notations faites dans les placettes permanentes anciennes.

COMPARAISON HÊTRE - CHÊNE SESSILE

L'analyse de la croissance individuelle du Hêtre et du Chêne sessile, dans des futaies régulières éclaircies plus ou moins fortement, a fait ressortir des points communs, identiques pour les deux essences, et rend plus parlantes leurs différences.

Au chapitre des points communs :

— ces peuplements sont fortement hiérarchisés, c'est-à-dire que les arbres les plus gros à un moment donné ont en moyenne une croissance supérieure, ce qui en retour leur garantit de rester les plus gros à l'avenir. Pour reprendre les termes de Ford (1975), la hiérarchie constatée correspond à une "hiérarchie d'exploitation des ressources". C'est pourquoi le rang social et le diamètre tendent à devenir synonymes, si le peuplement et la sylviculture ne sont pas trop hétérogènes sur la surface.

— l'augmentation de la croissance radiale, lorsqu'on va des surcimés aux dominants, n'est pas régulière : en dessous d'un diamètre-seuil, la croissance reste nulle avec une faible variation entre arbres, tandis que l'accroissement augmente en moyenne au-delà du seuil et présente alors une forte variation entre arbres. Ce phénomène repose sur la différenciation de deux étages de végétation (sous-étage et étage principal de végétation).

— la réaction à l'éclaircie est réelle pour les deux essences et affecte, à des degrés divers, tous les statuts sociaux.

Au chapitre des différences :

— chez le Chêne, le gain de croissance en surface terrière après éclaircie est uniforme, quel que soit le diamètre de l'arbre, alors que ce gain est croissant avec le diamètre chez le Hêtre. Dans les deux cas, cela ne remet pas en cause l'existence d'une hiérarchie générale des accroissements ; on peut affirmer tout au plus que la hiérarchie entre arbres est tempérée par les éclaircies chez le Chêne, alors qu'elle est maintenue chez le Hêtre.

— un autre argument, non évoqué dans cet article, concerne la production du peuplement : la croissance globale en surface terrière des hêtraies reste insensible à la densité de peuplement, dans une gamme très large de densités ; au contraire, chez le Chêne, toute baisse de densité se traduit par une baisse de la production globale (la perte d'accroissement est chiffrée à 15 % lorsqu'on passe de 1 fois à 1/2 fois la densité maximale biologique).

QUELS MÉCANISMES DE CONCURRENCE SONT EN JEU ?

Si l'on s'intéresse aux ressources pour lesquelles les arbres se concurrencent (espace, lumière, eau, minéraux), on a coutume de dire que la compétition pour la lumière agit sur un mode purement hiérarchique (ou encore asymétrique, unilatéral) : les plus gros gènent les plus petits, alors que les plus petits sont sans effet sur les plus gros. Au contraire, la concurrence serait plus symétrique (ou bilatérale) pour les ressources du sol, celles-ci se partageant entre les individus proportionnellement à leur taille. Cette opposition est sans doute un peu caricaturale, notamment parce qu'elle néglige les phénomènes complexes de la consommation d'eau : différences éventuelles entre arbres pour la profondeur du système racinaire, différences entre pluies d'hiver rechargeant la réserve du sol et pluies d'été rapidement captées par les racines superficielles.

Les différences de comportement entre Hêtre et Chêne sessile que nous avons exposées permettent-elles de suggérer des mécanismes de compétition distincts ?

Le Hêtre a un feuillage très dense et filtrant. Sauf en situation de coupe très brutale, une fraction minime de la lumière arrive au sol (Aussenac et Ducrey, 1977 ; Lebaube, 1997). De plus, le Hêtre réoccupe très vite l'espace, par la formation de rameaux longs de type "exploration" (Thiébaut et Puech, 1984). Après une éclaircie, même d'intensité modérée, la lumière que peut intercepter un houppier de Hêtre dominé n'est pas fortement accrue et cette amélioration est de toute manière de courte durée. Ces considérations de lumière et d'espace s'accordent bien avec nos observations sur le caractère très hiérarchique de la compétition chez le Hêtre.

Chez le Chêne, l'interception de la lumière est moins forte, comme en témoigne le fait que le sous-étage des chênaies est en général plus fourni et surtout plus "poussant". Ainsi, on voit souvent le Hêtre percer au travers d'un couvert de Chêne, même très fourni (voir l'analyse de l'essai Réno-Valdieu par F. Ningre, 1990), alors que de telles ascensions sont très rares sous une hêtraie fermée. On peut montrer que, toutes choses égales par ailleurs, plus le coefficient d'interception de la lumière est élevé, plus forte est la hiérarchie des accroissements entre individus. Toutefois, si la lumière est le principal facteur limitant pour un arbre, on ne s'attend pas à ce que l'éclaircie favorise équitablement les dominés et les dominants : les dominés sont en effet plus courts et donc moins favorisés pour la lumière.

Par ailleurs, on connaît bien le phénomène des "coups d'accordéon" occasionnés par la coupe du taillis, lorsqu'on observe les cernes de Chênes de taillis-sous-futaie : c'est une bonne illustration de la compétition pour les ressources du sol. Le résultat de notre étude (stimulation uniforme de la croissance en surface terrière, quel que soit le diamètre) se rapproche plutôt de l'hypothèse de compétition souterraine : par exemple, le surplus d'eau disponible suite à l'éclaircie se distribuerait de façon équitable entre les arbres, quelle que soit leur taille.

Il est difficile d'être beaucoup plus affirmatif, à ce stade. Nos données ne se prêtent pas à une vérification expérimentale rigoureuse de l'alternative "compétition pour la lumière ou compétition pour l'eau". Cette question n'est pas uniquement académique. En effet, le fait de savoir si la compétition est plutôt aérienne ou souterraine est important, surtout si l'on mise beaucoup sur peu d'arbres (détourages) et si, de plus, le sol est hétérogène : nous imaginons par exemple que, sur sol calcaire fissuré, la réussite individuelle d'un arbre tienne plus à la poche d'argile qu'il exploite qu'à l'intensité des éclaircies faites autour de lui.

J.-F. DHÔTE
Équipe Dynamique des Systèmes forestiers
Unité associée ENGREF/INRA de Sciences forestières
14, rue Girardet
F-54042 NANCY CEDEX

BIBLIOGRAPHIE

AUSSENAC (G.), DUCREY (M.). — Étude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus silvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 54, n° 4, 1991, pp. 265-284.

BOUCHON (J.), DHÔTE (J.-F.), LANIER (L.). — Réaction individuelle de Hêtres (*Fagus silvatica* L.) d'âges divers à différentes intensités d'éclaircie. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 46, n° 3, 1989, pp. 251-259.

BRÉDA (N.). — Analyse du fonctionnement hydrique des Chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. — Nancy : Université de Nancy I, 1994. — 60 p. + annexes (Thèse de Doctorat).

BRYNDUM (H.). — Buchendurchforstungsversuche in Dänemark. — *Allgemeine Forst- und Jagdt-Zeitung*, vol. 158, n° 7/8, 1987, pp. 115-121.

DELEUZE (C.). — Pour une dendrométrie fonctionnelle : essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de la production ligneuse. — Université Lyon I, 1996. — 305 p. (Thèse).

DELVAUX (J.). — Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. IV- La compétition au niveau des classes sociales. — *Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Travaux-Série B*, 32, 1966, 48 p.

DELVAUX (J.). — Différenciation sociale. — *Journal forestier suisse*, vol. 132, n° 9, 1981, p. 733-749.

DE WIT (C.T.). — On competition, Versl. Landbouwk. — Onderz, Wageningen (Pays-Bas), 66, 8, 1960, 82 p.

DHÔTE (J.-F.). — Définition de scénarios d'éclaircie pour le Hêtre et le Chêne. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 106-110.

DHÔTE (J.-F.). — Effets des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de Hêtre ou de Chêne sessile. — *Revue forestière française*, vol. XLIX, n° 6, 1997, pp. 557-578.

DHÔTE (J.-F.). — Modélisation de la croissance des hêtraies : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 54, n° 4, 1991, pp. 389-416.

FORD (E.D.). — Competition and stand structure in some even-aged monocultures. — *J. Ecol*., 63, 1975, pp. 311-333.

LACHAUD (S.). — Xylogenèse chez les dicotylédones arborescentes. II - Évolution avec l'âge des modalités de la réactivation cambiale et de la xylogenèse chez le Hêtre et le Chêne. — *Canadian Journal of Botany*, 59, 1981, pp. 2692-2697.

LEBAUBE (S.). — Analyse de la croissance et du bilan de carbone du Hêtre (*Fagus silvatica* L.) en conditions naturelles en vue de la modélisation. — Nancy : Université Nancy I ; Champenoux : INRA - Écophysiologie, 1997. — 24 p. (DEA de Biologie forestière).

NINGRE (F.). — Comparaison de différentes modalités d'éclaircie du Chêne sessile. Premiers résultats d'un dispositif expérimental situé en forêt domaniale de Réno-Valdieu (Orne). — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 2, 1990, pp. 254-264.

PARDÉ (J.). — De 1882 à 1976/1980 : les places d'expérience de sylviculture du Hêtre en forêt domaniale de Haye (Meurthe-et-Moselle). — *Revue forestière française*, vol. XXXIII, n° spécial "Sylvicultures en futaies feuillues", 1981, pp. 41-64.

SAUCIER (J.-P.). — Modélisation de l'accroissement radial des 4 principales essences des peuplements mélangés de Bouleau jaune et de résineux soumis à des perturbations naturelles (Québec). — Nancy : ENGREF, 1997. — 191 p. (Thèse de Doctorat).

THIÉBAUT (B.), PUECH (S.). — Développement du Hêtre commun : morphologie et architecture de l'arbre. 2e partie : Le développement des arbres. — *Revue forestière française*, vol. XXXVI, n° 1, 1984, pp. 45-58.

COMPÉTITION ENTRE CLASSES SOCIALES CHEZ LE CHÊNE SESSILE ET LE HÊTRE (Résumé)

Les peuplements purs et équiennes à base de Hêtre ou de Chêne sessile sont fréquemment opposés, dès lors qu'on s'intéresse à la dynamique (vitesse de croissance), aux facteurs déterminant la qualité du bois (effet des régimes de croissance rapide/lente) et à l'impact des éclaircies (capacité des arbres restants à profiter des interventions). L'article aborde ce dernier point en analysant la compétition entre classes sociales : comment elle est modulée par les éclaircies, quel est l'effet de celles-ci sur la croissance différentielle des classes sociales. Les aspects plus locaux de la compétition (effet stimulant des éclaircies locales, ou détourages, au bénéfice d'arbres d'avenir) ne sont pas abordés.

L'analyse, menée sur les réseaux de placettes permanentes installés entre 1880 et 1935, fait ressortir des points communs entre ces deux essences appelées sociales à juste titre : elles forment des systèmes très structurés, où la croissance est d'autant plus rapide que le rang social est plus élevé.

Le détour par une modélisation simple permet de quantifier plus précisément la relation entre rang social et accroissement. On constate que les deux essences diffèrent très nettement : pour le Hêtre, le surplus de croissance apporté par l'éclaircie est d'autant plus fort que l'arbre était déjà en situation privilégiée ; pour le Chêne, l'effet bénéfique des éclaircies est uniforme, quel que soit le rang social, si l'on raisonne en termes d'accroissement en surface terrière.

Cette différence de comportement est discutée par référence à la compétition pour la lumière et pour les ressources du sol, principalement l'eau.

COMPETITION BASED ON SOCIAL RANK IN SESSILE OAK AND BEECH (Abstract)

Single species, even-aged stands of beech or sessile oak are frequently in conflict from the standpoint of dynamics (speed of growth), the factors that determine wood quality (effect of fast/slow growth regimens) and the impact of thinning (capability of remaining trees to benefit from interventions). The article deals with the last point by analyzing competition between social ranks : how thinning regulates competition, what its effect is on differential growth of social classes. More localized aspects of competition (stimulating effect of localized thinning, or trimming, for the benefit of final crop trees) are not considered.

The analysis was performed on networks of permanent plots established between 1880 and 1935. It shows up the common points between these species that are appropriately referred to as social : they form highly structured systems in which individuals which rank highest socially are those that grow the fastest.

A simplified model is used to more accurately quantify the relationship between social rank and growth. The two species are found to differ very significantly : for beech, surplus growth afforded by thinning is all the more pronounced the higher the tree's initial status. For oak, the benefits of thinning are uniform whatever the trees' social status, at least in terms of basal area.

These differences in behavior are discussed with reference to competition for light and for soil resources, particularly water.