



HAL
open science

Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites.

Bernard Prevosto

► **To cite this version:**

Bernard Prevosto. Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites..
Revue forestière française, 2005, 57 (5), pp.413-430. 10.4267/2042/5062 . hal-03449250

HAL Id: hal-03449250

<https://hal.science/hal-03449250>

Submitted on 25 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.

LES INDICES DE COMPÉTITION EN FORESTERIE : EXEMPLES D'UTILISATION, INTÉRÊTS ET LIMITES

BERNARD PRÉVOSTO

La croissance individuelle d'un arbre pour une espèce et un type de milieu donnés est sous la dépendance de nombreux facteurs : les effets climatiques, les perturbations naturelles ou anthropiques, les effets de l'âge et de la dimension de l'arbre, le micro-environnement, le facteur génétique individuel ainsi que de la compétition locale inter ou intra-spécifique que subit l'arbre. L'effet de la compétition est souvent mentionné dans la littérature comme un effet majeur de variation de la dimension et de la croissance (Harper, 1977 ; Pardé et Bouchon, 1988). La compétition entre deux arbres peut se définir comme une interaction négative par interférence directe ou indirectement par l'exploitation de ressources communes (Connell, 1990). La prise en compte de cette compétition est d'une grande importance en foresterie : la compétition intervient dans de très nombreux modèles de croissance et de dynamique forestière. L'objectif est très souvent pour le gestionnaire de réduire la compétition dans les peuplements gérés alors qu'en l'absence de sylviculture il s'agit d'une composante essentielle pour la structuration des peuplements via la mortalité. Cependant, la mesure directe de la compétition est problématique. La mesure de la compétition pour les ressources est longue et nécessite un appareillage spécialisé : mesures d'éclairage pour quantifier la compétition pour la lumière, mesures d'humidité du sol à intervalles réguliers pour approcher la disponibilité de la ressource en eau, analyses chimiques pour les nutriments, etc.

C'est pourquoi les indices de compétition par leur facilité de construction et la simplicité de leur mise en œuvre sont très largement utilisés. Ils quantifient la compétition subie par un arbre en utilisant des mesures de certaines dimensions aériennes de l'arbre sujet et des arbres voisins avec lesquels s'exerce une compétition. Les indices de compétition, développés pour des peuplements monospécifiques le plus souvent, sont cependant extrêmement variés de par leur nature et leur degré de sophistication. Nous présentons dans cet article, dans une première partie, un aperçu des principaux indices de compétition sans rechercher l'exhaustivité et, dans une seconde partie, nous proposons quelques illustrations sur l'utilisation de ces indices en foresterie en soulignant leurs intérêts mais aussi leurs limites.

LES DIFFÉRENTS TYPES D'INDICES DE COMPÉTITION

De nombreux travaux ont été consacrés aux indices de compétition dans des écosystèmes variés (par exemple Tomé et Burkhart, 1989 ; Gourlet-Fleury, 1998). Les indices de compétition sont rangés traditionnellement au sein de deux grandes classes :

— les indices indépendants de la distance. On regroupe dans cette catégorie l'ensemble des indices qui ne nécessitent pas une connaissance spatialisée des arbres : indices de vigueur,

indices utilisant les caractéristiques du peuplement dans son ensemble ou à un niveau local, indices basés sur des ratios de taille.

— les indices dépendants de la distance. On considère dans ce cas que la compétition est un phénomène localisé à l'entourage immédiat de l'arbre, elle décroît et finit par s'annuler avec la distance. La connaissance de la position des compétiteurs par rapport à l'arbre sujet est nécessaire.

Les indices indépendants de la distance

Ces indices peuvent se répartir entre des indices qui caractérisent la compétition d'un peuplement dans son ensemble, et à ce titre ce sont plus des descripteurs de peuplement que de véritables indices de compétition (densité, surface terrière, indice de Reineke...), et des indices mesurant la compétition subie par un arbre (indices utilisant les ratios, les caractéristiques de houppier par exemple).

• Les indices utilisant la surface terrière et la densité

Une mesure simple de la compétition est obtenue en calculant la surface terrière du peuplement dans lequel se trouve l'arbre sujet. La surface terrière peut être calculée pour tous les arbres compétiteurs ou pour une fraction d'entre eux. Par exemple, le calcul peut se restreindre à la population d'arbres dont le diamètre à 1,30 m est supérieur à celui du sujet. Ces derniers indices permettent une différenciation de la compétition selon les dimensions des arbres (exemple diamètre du tronc) ou de position sociale au sein du même peuplement et ont été utilisés en particulier pour l'analyse de peuplements hétérogènes (par exemple Schütz, 1993). Ces indices peuvent s'utiliser au niveau du peuplement tout entier (indices non spatialisés) ou après avoir défini une zone d'influence (cf. § "Les indices dépendants de la distance", p. 415, l'indice est spatialisé dans ce cas).

D'une façon équivalente, certains indices utilisent la densité des tiges ou une fonction de la densité [1], [2].

$$[1] \quad IC = N \left[\frac{\bar{D}}{25,4} \right]^{1,625} \quad \text{indice de Reineke (ou encore Stand Density Index)}$$

avec \bar{D} diamètre quadratique moyen du peuplement (cm), N densité (/ha) ; le coefficient numérique au dénominateur est dû, dans cette formulation, à la conversion des mesures américaines en acre et pouce.

Certains indices utilisent une combinaison entre la densité et les dimensions comme celui de Reineke (1933) ou encore celui proposé par Tomé et Burkhardt [2].

$$[2] \quad IC_i = \left(\frac{10000}{N} \right) \left(\frac{g_i}{g_m} \right) \quad (\text{Tomé et Burkhardt, 1989})$$

g_i , g_m respectivement surface terrière de l'arbre i et surface terrière moyenne du peuplement.

• Indices basés sur les ratios de taille

L'indice de compétition pour un arbre sujet est défini comme le rapport entre une dimension du sujet et la dimension moyenne du peuplement. Tomé et Burkhardt (1989) proposent ce type d'indices en utilisant des ratios basés sur les diamètres à 1,30 m [3] ou les surfaces terrières [4].

$$[3] \quad IC_i = \frac{d_i}{d_m}, \frac{d_i}{d_{\max}}, \frac{d_i}{d_{\text{dom}}}$$

d_i : diamètre à 1,30 m du sujet i , d_m : moyenne quadratique des diamètres, d_{dom} : diamètre dominant (moyenne quadratique des 100 plus gros arbres à l'hectare), d_{max} : diamètre maximum.

$$[4] \quad IC_i = \frac{g_i}{g_m}, \frac{g_i}{g_{max}}, \frac{g_i}{g_{dom}}$$

Mêmes paramètres que pour la relation précédente avec la surface terrière g .

- *Indices de vigueur et indices fondés sur les houppiers*

Les indices de vigueur cherchent à quantifier la vitalité d'un arbre, son statut social en utilisant, par exemple, certaines de ses dimensions aériennes. Les indices de houppier utilisent des informations sur les caractéristiques des couronnes des arbres (volume, surface, etc.). Quelques-uns de ces indices sont illustrés dans le cas des indices spatialisés (cf. § "Les indices utilisant les caractéristiques du houppier", p. 418).

Un indice très fréquemment utilisé et qui peut se ranger dans la présente rubrique est le ratio de longueur de houppier vivant [5].

$$[5] \quad CI_i = \frac{(H_i - HBH_i)}{H_i}$$

où H_i est la hauteur totale et HBH_i la hauteur à la base du houppier de l'arbre i .

Les indices dépendants de la distance

Ces indices nécessitent une connaissance spatialisée de l'emplacement des voisins. La compétition est définie à un niveau local et les compétiteurs sont donc contenus à l'intérieur d'une zone d'influence dont le rayon doit être précisé. Beaucoup d'auteurs utilisent un rayon de 5 m à 10 m autour du sujet : Pukkala et Kolström (1987) prennent un rayon de 5 m autour du sujet pour des pinèdes denses (1 200 à 3 800 tiges/ha et une hauteur moyenne de 8 à 15 m) ; Rouvinen et Kuuluvainen (1997) utilisent la même valeur seuil pour des pinèdes mûres (densité : 640 tiges/ha, hauteur moyenne : 22 m) ; Piutti et Cescatti (1997) utilisent 8 m pour des hêtraies âgées de 80 à 140 ans. D'autres auteurs utilisent des seuils déterminés à partir des dimensions du sujet et des compétiteurs ou de calcul d'angles (Biging et Dobbertin, 1992 ; Pretzsch, 1995 ; Ung *et al.*, 1997). Enfin, si on s'intéresse à la compétition subie par des semis dans un peuplement irrégulier, où l'effet limitant est la lumière, des rayons beaucoup plus grands peuvent être nécessaires (25-30 m ; Schütz et Röhnisch, 2003).

Nous avons distingué trois classes d'indices : les indices utilisant des ratios de taille pondérés par la distance, des indices géométriques construits à partir d'angles et des indices de houppier qui incorporent certaines caractéristiques des couronnes.

- *Les indices basés sur les ratios de taille pondérés par la distance*

Tomé et Burkhart (1989) proposent une écriture générale de ce type d'indice sous la forme suivante (bien qu'il existe des cas intermédiaires) :

$$[6] \quad IC_{sli} = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n R_{sji} F(L_{ij})$$

R_{sji} est le ratio de taille pour une dimension s du compétiteur j et du sujet i (diamètre, surface terrière, hauteur, etc.) ;

$F(L_{ij})$ est une fonction de la distance L_{ij} entre le sujet i et le compétiteur j ;

n est le nombre de compétiteurs dans le rayon de compétition choisi. Deux cas peuvent être distingués : soit tous les arbres sont pris en compte, soit seuls certains arbres sont considérés comme compétiteurs (par exemple les arbres dont le diamètre est supérieur à celui de l'arbre sujet).

Un indice largement utilisé et qui correspond à la formulation précédente est l'indice de Hegyi (1974) [7], alors que l'indice de Martin et Ek (1984) [8] illustre un cas où la fonction F comprend aussi des dimensions :

$$[7] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{d_j}{d_i L_{ij}} \quad (\text{Hegyi, 1974})$$

$$[8] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{d_j}{d_i} \times \exp\left(-\frac{16L_{ij}}{d_i + d_j}\right) \quad (\text{Martin et Ek, 1984})$$

d_i et d_j sont respectivement les diamètres du sujet i et du compétiteur j ;
 L_{ij} est la distance entre i et j .

- *Les indices de couvertures angulaires*

Ces indices utilisent des angles horizontaux ou verticaux dans leur construction. La construction de ces indices est présentée figure 1 (p. 417). On peut distinguer les indices utilisant des angles horizontaux des indices utilisant des angles verticaux.

Les couvertures angulaires horizontales (figure 1a, 1b, 1c, p. 417)

Les angles sont calculés à partir du sujet et interceptent la largeur du tronc des compétiteurs ou les dimensions du houppier.

Les formules correspondant à l'écriture de ces indices sont les suivantes (avec éventuellement des conditions sur les compétiteurs) :

$$[9] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \alpha_j \quad \text{somme des angles interceptant la projection des couronnes} \\ \text{(figure 1a, p. 417).}$$

Dans les figures 1a, 1b et 1c, ANG désigne l'angle maximum libre de tout compétiteur dans le cercle choisi pour délimiter la zone de compétition.

$$[10] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \beta_j \quad \text{l'indice mesure un degré d'occultation (crown closure) du houppier} \\ \text{du sujet (figure 1b, p. 417).}$$

$$[11] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \gamma_j \quad \text{on considère pour cet indice l'angle interceptant non plus la largeur} \\ \text{du houppier mais la largeur du tronc (figure 1c, p. 417).}$$

Il faut cependant remarquer qu'en raison de la forte corrélation entre le rayon du houppier et le diamètre du tronc, les indices précédents, utilisant la largeur de la tige ou celle de la couronne, sont généralement équivalents dans leur utilisation.

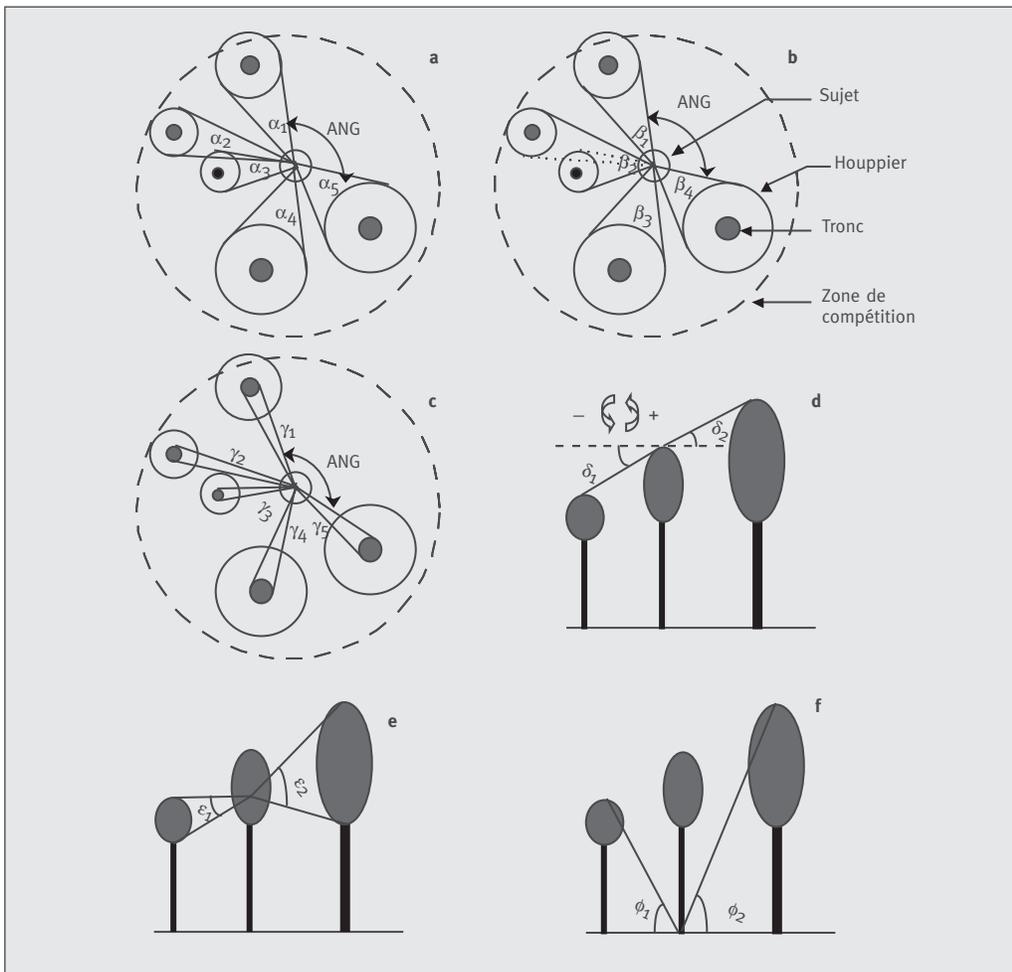
Les couvertures angulaires verticales (figure 1d, 1e, 1f, p. 417)

Les angles utilisés sont définis à un niveau donné de l'arbre sujet (son sommet, sa base ou à une hauteur particulière) et interceptent une dimension verticale du compétiteur.

FIGURE 1

**PRINCIPES POUR LE CALCUL
DES COUVERTURES ANGULAIRES HORIZONTALES (a, b, c) ET VERTICALES (d, e, f)**
d'après Pukkala et Kolström (1987, modifié)

- a) Angles horizontaux interceptant la projection des houppiers des compétiteurs
 b) Angles horizontaux représentant une occultation définie par la projection des houppiers des compétiteurs
 c) Angles horizontaux interceptant le diamètre des troncs des compétiteurs
 d) Angles verticaux définis entre le sommet du sujet et les sommets des compétiteurs et comptés positivement ou négativement
 e) Angles verticaux définis à une hauteur quelconque du sujet et interceptant les dimensions verticales des houppiers des compétiteurs
 f) Angles verticaux définis entre la base du sujet et les sommets des compétiteurs



Selon l'orientation de l'angle, l'indice peut prendre des valeurs positives ou négatives [12]. L'arbre est donc placé dans un état d'avantage compétitif quand le compétiteur est plus petit ou dans un état de désavantage quand celui-ci est plus grand. Le compétiteur de même dimension a une influence nulle. L'indice définit donc le statut compétitif de l'arbre comme la somme de ses gains ou de ses pertes en termes de compétition.

$$[12] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \delta_j \quad (\text{figure 1d, p. 417})$$

somme des angles comptés positivement ou négativement

L'angle peut être mesuré à partir d'une hauteur particulière de l'arbre sujet [13], les points visés du compétiteur sont son sommet et la base du houppier (ou éventuellement la base du tronc, schéma non représenté).

$$[13] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \varepsilon_j \quad (\text{figure 1e, p. 417})$$

somme des angles interceptant les dimensions verticales des houppiers

L'angle peut être enfin mesuré à partir de la base du tronc du sujet vers le sommet du compétiteur [14]. Dans ce cas particulier, l'indice est par construction indépendant de la dimension du sujet.

$$[14] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \phi_j \quad (\text{figure 1f, p. 417})$$

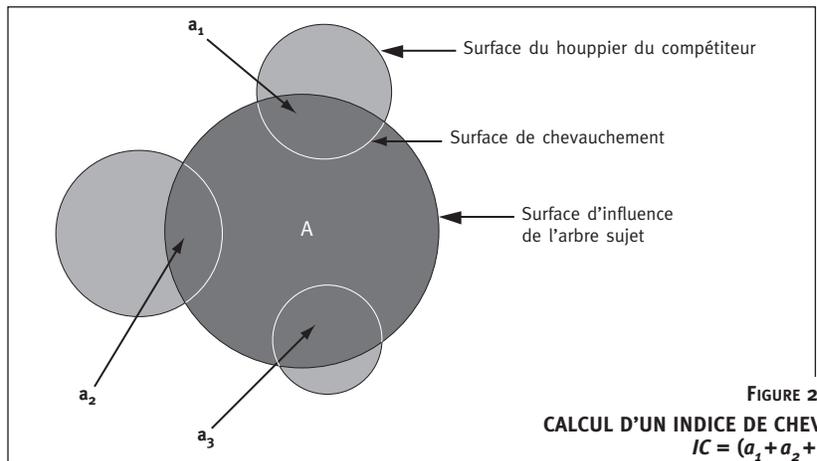
somme des angles calculés à la base du sujet

- *Les indices utilisant les caractéristiques du houppier*

Ces indices utilisent le fait que la surface foliaire d'un arbre est une des mesures les plus sensibles et les plus intégratives du degré de contrainte et notamment de la compétition qu'il subit (Nambiar et Sands, 1993). La surface foliaire étant corrélée aux dimensions du houppier ou à son volume, il était normal de développer des indices intégrant des paramètres du houppier pour caractériser la compétition.

Les indices de chevauchement d'aires

Ces indices font intervenir un rapport entre l'aire de chevauchement de la projection du houppier du sujet avec celui des compétiteurs et l'aire d'influence du sujet (figure 2, ci-dessous).



Le rayon de la surface d'influence se définit par exemple comme le produit du diamètre à 1,30 m par un facteur multiplicatif ou représente la surface qu'occuperait le houppier si celui-ci était en croissance libre. Tomé et Burkhardt (1989) proposent la formulation générale suivante :

$$[15] \quad IC_{mski} = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \left(\frac{a_{mij}}{A_{mi}} \right) (R_{sji})^k$$

a_{mij} représente la surface de chevauchement entre la surface d'influence du sujet i et la surface du houppier du compétiteur j pour une définition m du rayon de la surface d'influence ;

A_{mi} est la surface d'influence du sujet i ($= \pi m^2$) ;

R_{sji} est un ratio de taille entre une dimension s du compétiteur j et du sujet i ;

k est un exposant, $k = 0$ permet d'obtenir l'indice dit de Arney.

Autres indices

Biging et Dobbertin (1995) ont utilisé largement des indices de houppier : indice de compétition des houppiers (pourcentage de la surface occupée par la projection des houppiers des arbres en considérant ces derniers en croissance libre), indices de surface foliaire (cette dernière calculée), de volume et de projection du houppier. Parmi les indices de houppier dépendants des distances et à titre d'illustration, on peut citer l'indice de Biging et Dobbertin (1992) basé sur la somme des volumes des houppiers compétiteurs (figure 3a, ci-dessous) et l'indice de Pretzsch (1995) utilisant un angle d'occultation pondéré par un ratio de sections de couronnes (figure 3b).

FIGURE 3 CALCUL DE DEUX INDICES DE HOUPPIER

a) indice de Biging et Dobbertin (1992)

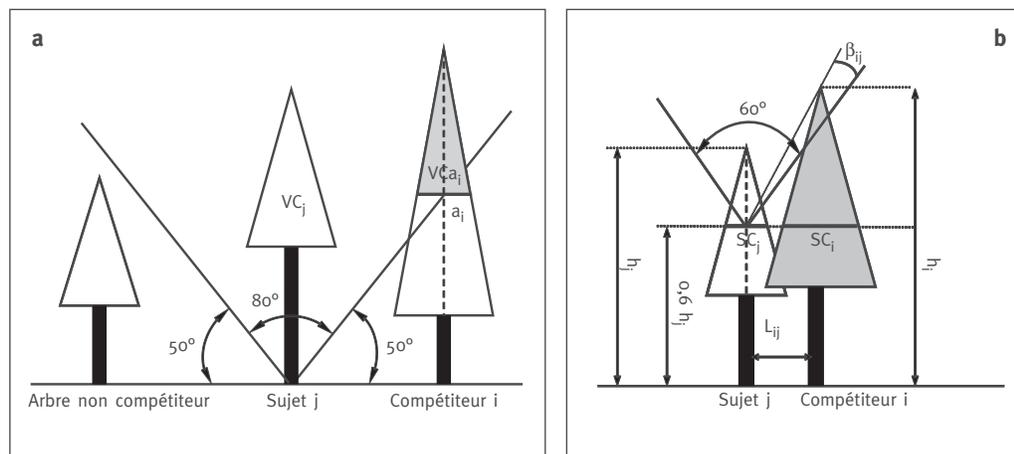
$$[16] \quad IC_j = \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^n \left(\frac{VCa_i}{VC_j} \right)$$

VCa_i volume de la couronne au-dessus de l'intersection a_i . Les arbres pénétrant dans le cône d'ouverture 80° et centré sur le sujet sont considérés comme des compétiteurs

b) indice de Pretzsch (1995)

$$[17] \quad IC_j = \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^n \beta_{ij} \left(\frac{SC_i}{SC_j} \right)$$

β angle d'occultation et SC section de la couronne. L'angle de 60° correspond à la position du soleil au cours du mois de juin, période où l'activité photosynthétique est considérée comme maximale (l'indice de Schütz utilise un angle de 55°)



Dans ce cas, les compétiteurs sont les arbres pénétrant dans un “cône de lumière” d’angle donné et centré sur l’arbre sujet, ce qui permet de pallier le problème de la détermination parfois arbitraire de la zone de compétition autour d’un sujet. Le degré de pénétration dans le cône définit l’intensité de la compétition. Les indices de houppier sont souvent calculés à partir d’une certaine hauteur de la couronne de l’arbre sujet (figure 3b, p. 419) car on considère que c’est la partie supérieure du houppier qui joue le rôle le plus actif dans la croissance.

Ces indices utilisant les caractéristiques du houppier se sont avérés de bons prédicteurs de la croissance dans des forêts de conifères mélangées même pour ceux indépendants de la distance (Biging et Dobbertin, 1995). Cependant leur coût de construction est élevé car la mesure des houppiers est souvent longue, délicate et parfois peu fiable pour des arbres en peuplement. C’est pourquoi, le recours à des relations allométriques pour évaluer les caractéristiques des houppiers à la place de mesures directes est fréquent.

L’indice de Schütz (1989) [18] est un indice comportant une composante verticale et une composante horizontale (figure 4, ci-dessous), il privilégie les phénomènes d’ombrage pour expliciter la compétition.

Par sa composante horizontale, l’indice permet d’estimer l’espace disponible pour l’expansion horizontale de l’arbre ; la composante verticale permet d’apprécier la position sociale de l’arbre relativement à ses voisins (Ung *et al.*, 1997).

$$[18] \quad IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n 0,65 \frac{H_j - H_i}{r_i + r_j} + \left[0,5 - \frac{E_{ij}}{r_i + r_j} \right] \quad \text{Indice de Schütz (1989)}$$

un voisin j est considéré comme compétiteur si $E_{ij} \leq 0,5(r_i + r_j) + 0,65(H_j - H_i)$

0,65 est le rapport entre les effets verticaux (terme après le coefficient 0,65) et les effets horizontaux (2^e terme de l’équation), il a été déterminé pour l’Épicéa commun (Schütz, 1989).

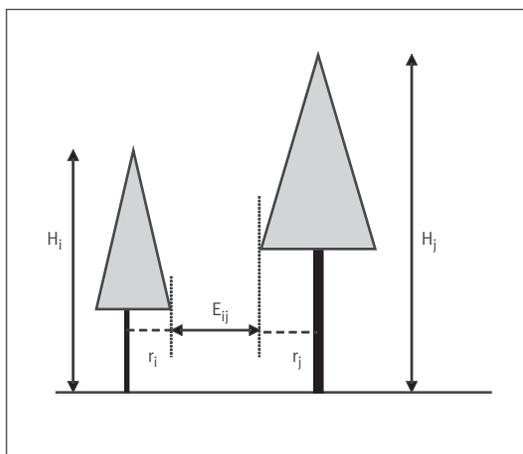
H_i , H_j sont respectivement les hauteurs des arbres i et j ,

r_i , r_j sont respectivement les rayons des houppiers des arbres i et j ,

E_{ij} est la distance de i à j prise entre les bords des houppiers.

FIGURE 4

PARAMÈTRES POUR CALCULER L’INDICE DE COMPÉTITION DE SCHÜTZ



UTILISATION, INTÉRÊTS ET LIMITES DES INDICES DE COMPÉTITION

Choix des indices de compétition et exemples d'utilisation

Biging et Dobbertin (1995) notent que les résultats obtenus sur la modélisation de la croissance individuelle des arbres utilisant des indices de compétition donnent des résultats partagés quant à la pertinence de l'utilisation d'indices spatialisés ou non. Ces auteurs mentionnent notamment certaines études où l'utilisation d'indices spatialisés n'améliore pas significativement les résultats obtenus par rapport à ceux faisant intervenir des indices indépendants de la distance (exemple : Martin et Ek, 1984 ; Daniels *et al.*, 1986). Pour Gourlet-Fleury (1998), l'adjonction d'un indice de compétition à un modèle de croissance (expliquant par exemple un accroissement en diamètre ou en surface terrière) n'est pas nécessairement très pertinente d'une part parce que le diamètre initial ou la surface terrière initiale sont d'abord les meilleurs prédicteurs de la croissance et d'autre part parce que, par construction, l'indice de compétition est souvent corrélé aux dimensions du sujet même s'il existe des indices qui ne contiennent pas les dimensions du sujet.

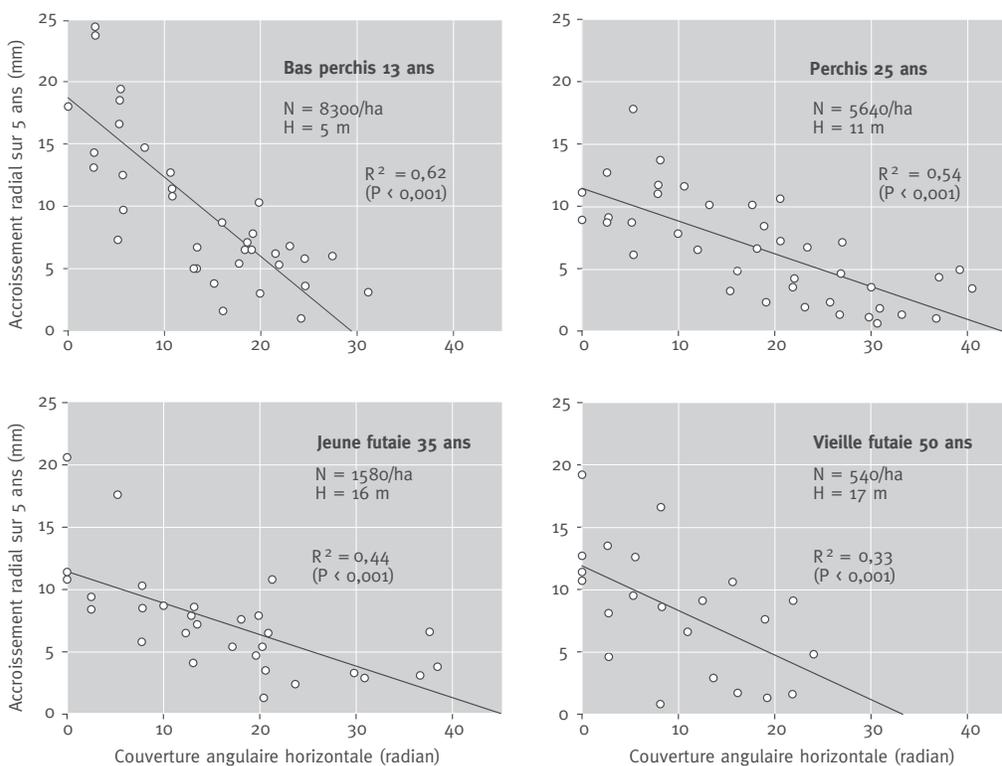
On peut cependant dire que, de façon globale, les indices de compétition non spatialisés sont mieux adaptés pour les peuplements homogènes et réguliers comme les plantations où localement la variabilité spatiale est faible. Dans ce cas, l'utilisation d'indices simples comme la densité ou l'espacement moyen donne de bons résultats (Dale *et al.*, 1985). Au contraire, pour des peuplements mélangés et hétérogènes, le recours aux indices dépendants de la distance semble plus judicieux. Il est important de souligner que cette règle n'est pas toujours vérifiée. Biging et Dobbertin (1995), étudiant des peuplements résineux mélangés et de structure hétérogène, obtiennent de meilleurs résultats dans leur modèle de croissance individuel avec des indices indépendants de la distance en particulier ceux faisant intervenir les caractéristiques du houppier (occultation du houppier, volume du houppier, surface foliaire) qu'avec le meilleur des indices dépendants de la distance testés. Schütz (1993) et Schütz et Röhnisch (2003) obtiennent aussi de bons résultats pour la détermination de l'accroissement de jeunes arbres en peuplement irrégulier avec un indice utilisant la surface terrière cumulée. Dans les peuplements irréguliers, le facteur limitant pour le développement des jeunes tiges est la disponibilité à la lumière (effet d'ombrage) et la définition de la surface d'influence de l'indice revêt une grande importance.

Cependant, les indices dépendants de la distance sont souvent plus efficaces. Ainsi, Pukkala et Kolström (1987), étudiant 3 jeunes peuplements spontanés de Pin sylvestre, observent que la prédiction de la croissance radiale est améliorée jusqu'à 20 % en utilisant des indices de compétition spatialisés. Les meilleurs indices (sur un total de 12) sont, pour les peuplements pris individuellement, la couverture angulaire verticale ainsi que la couverture angulaire des troncs des compétiteurs en ne retenant que les voisins dont le diamètre est supérieur à celui du sujet. Pour les trois peuplements pris simultanément, c'est ce dernier indice qui donne le meilleur résultat. Ces travaux montrent la sensibilité de l'indice de compétition à la structure locale du peuplement et une qualité prédictive de la croissance qui reste moyenne. Toujours en Finlande, Rouvinen et Kuuluvainen (1996) pour des pinèdes mûres notent également que les modèles de longueur et de largeur du houppier ne sont que légèrement améliorés par des indices de compétition spatialisés. La qualité prédictive parfois faible de l'indice de compétition observée dans ces études peut être liée au fait que les peuplements choisis sont âgés, peu denses et les arbres ne subissent qu'une faible compétition.

Ainsi, en France dans la Chaîne des Puys (Massif central), nous avons étudié, pour des peuplements spontanés de Pin sylvestre correspondant à des stades de développement successifs du bas perchis à la futaie mûre, la corrélation entre l'indice de couverture angulaire et la croissance (figure 5, p. 422). Cet indice est d'autant mieux corrélé à la croissance que le peuplement est jeune et dense, c'est-à-dire que la compétition est intense. La corrélation est par ailleurs forte

FIGURE 5 RELATION ENTRE L'ACCROISSEMENT RADIAL CUMULÉ DES 5 DERNIÈRES ANNÉES ET L'INDICE DE COMPÉTITION POUR 4 PEUPELEMENTS SPONTANÉS DE PIN SYLVESTRE D'ÂGE CROISSANT

L'indice de compétition retenu est l'indice de couverture angulaire des troncs (cf. figure 1c, p. 417, relation [11]) des arbres plus gros que l'arbre sujet : une valeur nulle correspond ainsi à un arbre ne subissant localement pas de compétition. Les rayons de compétition choisis sont respectivement 1,50 m, 3 m, 5 m et 6 m. On note que la liaison avec la croissance est d'autant plus forte (coefficient R^2 élevé) que le peuplement est jeune et dense.



dans les perchis même avec un rayon de compétition peu élevé montrant que les relations compétitives du sujet avec ses voisins sont très localisées à ce stade. Pour le peuplement le plus âgé, l'équilibre est presque atteint : il y a eu élimination des arbres les plus fortement dominés dans les stades précédents (processus d'auto-éclaircie). La compétition ne joue plus qu'un rôle très modéré et par conséquent la corrélation entre l'indice de compétition et la croissance est nettement plus faible. Pour obtenir une corrélation entre l'indice et l'accroissement radial, le rayon de compétition doit être choisi plus grand car les relations de compétition s'exercent sur un espace plus large autour de l'arbre sujet.

Les indices spatialisés utilisant les caractéristiques des houppiers peuvent s'avérer aussi très efficaces. L'indice de Schütz permet par exemple d'améliorer très sensiblement la prédiction de la croissance en surface terrière et en volume à la fois par sa composante horizontale et verticale (Ung *et al.*, 1997). C'est un indice fonctionnel privilégiant les phénomènes d'ombrage car sa construction est issue de la projection de l'ombre de l'arbre voisin sur le houppier du sujet. Il

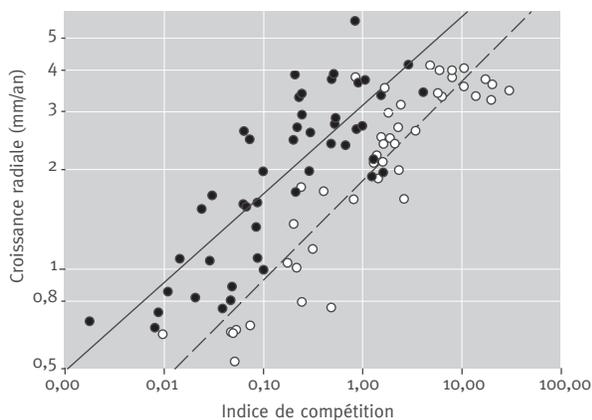
ne s'applique cependant, comme c'est souvent le cas pour de nombreux indices de compétition, que pour des peuplements monospécifiques.

Principales limites des indices de compétition

• Une mesure statique de la compétition

L'indice de compétition fournit une mesure statique de la compétition subie par un arbre dans un environnement donné. En effet, l'indice, qui est établi à un moment précis, ne tient pas compte de l'évolution possible au cours du temps des relations compétitives. Par exemple dans le cas de peuplements mélangés, un arbre sujet, subissant une compétition momentanément forte par les autres essences qui composent son voisinage, peut, au cours du temps et parce qu'il présente un taux de croissance supérieur, échapper progressivement aux contraintes compétitives de son entourage. Parce que la mesure de la compétition est réalisée à un instant donné, l'indice de compétition est généralement mis en corrélation avec des valeurs de croissance des dernières années (croissance radiale ou croissance en hauteur des 5 ou 10 dernières années par exemple). Cependant, pour les peuplements monospécifiques, on observe généralement que plus le nombre d'années de croissance incorporée est élevé et plus la corrélation entre la croissance et l'indice de compétition est forte. Cela s'explique d'une part parce que le statut social est acquis tôt et se modifie peu par la suite pour de nombreuses essences (notamment parmi les conifères) et d'autre part parce qu'un nombre d'années plus élevé permet de gommer les sources de variabilité annuelle comme le climat. La valeur de l'indice de compétition n'a de sens que dans un contexte donné : nature des essences en présence, conditions de sol et de climat, pression de gibier et attaques parasitaires. À titre d'illustration, nous avons étudié la croissance de jeunes Hêtres naturellement installés dans des peuplements spontanés de Bouleau ou de Pin et pour des stations similaires (figure 6, ci-dessous). Bien que les distributions des deux échantillons de Hêtre soient comparables en âge, une même valeur d'indice de compétition correspond à des valeurs d'accroissement différentes sous Pin et sous Bouleau. Cela illustre la nature distincte des interactions compétitives aériennes (par exemple degré de transparence des houppiers) et souterraines selon l'essence accompagnatrice. Il faut enfin souligner que les faibles corrélations parfois observées entre l'indice de compétition et la croissance s'expliquent quand la compétition est peu limitante en comparaison à d'autres facteurs (pression des herbivores, effet micro-stationnel, climat).

FIGURE 6 RELATION ENTRE LA CROISSANCE RADIALE MOYENNE DES 10 DERNIÈRES ANNÉES ET L'INDICE DE COMPÉTITION EN ÉCHELLE LOGARITHMIQUE



$$\text{Indice} = \sum_{j=1}^{N_c} \frac{g_s}{g_j}$$

g_s surface terrière du Hêtre sujet

g_j surface terrière du compétiteur j

N_c nombre de compétiteurs dans un rayon de 6 m

Les cercles noirs correspondent à des Hêtres dans des peuplements de Pin sylvestre.

Les cercles blancs correspondent à des Hêtres dans des peuplements de Bouleaux verruqueux.

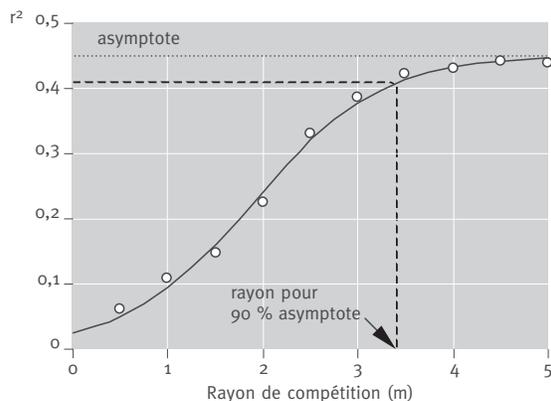
On observe que, pour une même valeur de l'indice de compétition, la croissance est différente selon le type de couvert.

- *Des relations compétitives variables*

Une question très présente dans l'établissement des indices de compétition spatialisés (dépendants de la distance) est la détermination de la zone de compétition, du choix des compétiteurs et de la prise en compte de leur influence.

Il n'existe pas de règle absolue pour fixer la zone de compétition pour un indice donné, elle dépend de la taille de l'arbre sujet et des dimensions des arbres de l'entourage. Elle est donc évolutive dans le temps. Généralement, la zone de compétition s'accroît avec les dimensions du sujet car les interactions compétitives (en particulier souterraines) se font alors sur des distances plus grandes. Pour des peuplements adultes, une valeur autour de 5 m est souvent employée dans la littérature. Une manière plus rigoureuse est de tester la valeur optimale de la zone de compétition en augmentant progressivement la zone d'influence et donc le nombre de compétiteurs. Le test porte généralement sur la qualité prédictive de l'indice de compétition pour la variable recherchée (accroissement en diamètre, en surface terrière, en hauteur...). On observe généralement que plus la zone d'influence est grande (c'est-à-dire plus le nombre de compétiteurs augmente) et plus la qualité de prédiction augmente mais qu'au-delà d'un certain seuil, les gains enregistrés sont faibles. Dans l'exemple ci-dessous (figure 7), nous avons testé l'indice de compétition basé sur les couvertures angulaires horizontales en fonction d'un rayon de compétition croissant. La fonction obtenue est modélisée par une fonction logistique qui possède une valeur asymptotique. On peut alors choisir le rayon de compétition qui représente, par exemple, 90 % de la valeur de l'asymptote. Certains travaux ont cependant montré que, sur des grandes distances (> 20 m), la corrélation entre l'indice de compétition et la croissance a tendance à diminuer (Goreaud, 2000), ce qui tendrait à montrer l'existence d'un maximum plutôt que d'une asymptote.

FIGURE 7 RELATION ENTRE LE CARRÉ DU COEFFICIENT DE CORRÉLATION r^2 (taux de croissance en diamètre/indice de compétition) ET LE RAYON DE COMPÉTITION



Le rayon de compétition correspondant à 90 % de l'asymptote de la fonction logistique est indiqué.

L'indice de compétition utilisé est l'indice de couverture angulaire verticale calculé pour des jeunes plants de Hêtre installés dans 5 peuplements de Pin sylvestre de différentes densités.

Une autre question porte sur la sélection des compétiteurs autour d'un arbre sujet. On peut considérer que tous les arbres présents dans le rayon de compétition exercent une influence. On peut également choisir de ne prendre en compte qu'une catégorie de compétiteurs, par exemple les arbres dont le diamètre est plus grand que le diamètre de l'arbre sujet. Dans ce dernier cas, on a tendance à privilégier une compétition asymétrique (cf. § "Indices de compétition et processus biologiques", p. 426) pour laquelle la compétition exercée par les arbres plus petits est négligeable.

Une fois le compétiteur sélectionné, l'influence qu'il exerce est variable selon sa distance à l'arbre sujet. Les indices de compétition, en utilisant des fonctions variées de la distance, modulent plus ou moins fortement l'influence d'un compétiteur selon sa position. En comparant par exemple l'indice de Hegyi à l'indice de Martin et Ek (cf. § "Les indices basés sur les ratios", pp. 415-416, et relations [7] et [8]), on observe (figure 8, ci-dessous) :

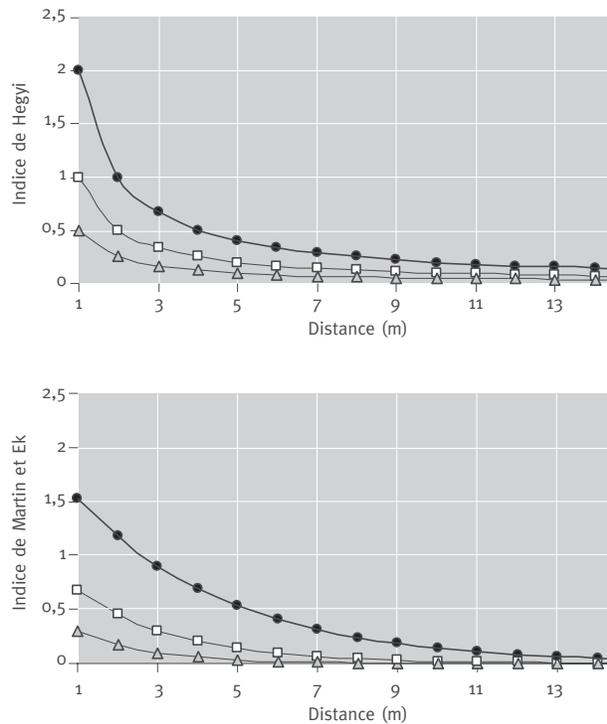
- que l'écart entre les compétiteurs dominants d'une part et codominants et dominés d'autre part est plus accentué pour l'indice de Martin et Ek ;
- que l'influence exercée par le compétiteur à courte distance s'estompe moins rapidement que pour l'indice de Hegyi.

FIGURE 8
VALEURS
DE L'INDICE DE COMPÉTITION
DE HEGYI (en haut)
OU MARTIN ET EK (en bas)
EN FONCTION DE LA DISTANCE

Trois cas sont présentés pour chaque indice :

- compétition par un arbre dominant (diamètre du compétiteur = 40 cm)
- compétition par un arbre codominant (diamètre du compétiteur = diamètre du sujet = 20 cm)
- compétition par un arbre dominé (diamètre du compétiteur = 10 cm)

- dominant
- codominant
- ▲ dominé



• Additivité des indices et disposition spatiale des compétiteurs

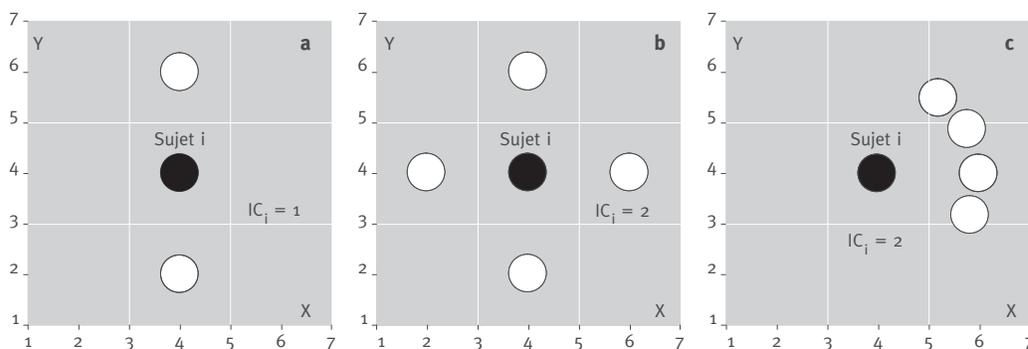
Les indices de compétition même spatialisés augmentent pour la plupart de façon additive : lorsque le nombre de compétiteurs double et que leurs dimensions et leur distance restent inchangées, la valeur de l'indice double également (figure 9a et 9b, p. 426), ce qui semble signifier que les ressources disponibles pour un arbre sujet sont réduites de moitié lorsque le nombre de compétiteurs est multiplié par deux. Il peut être cependant légitime de supposer que chaque nouveau compétiteur de même dimension et localisé à la même distance, abaisse la disponibilité des ressources (et donc augmente la valeur de la compétition) moins que le compétiteur précédent de même taille et situé à une même distance (effet de saturation). Une limitation encore plus évidente des indices de compétition réside dans le fait que des distributions spatiales très différentes peuvent pourtant aboutir à une même valeur de la compétition (figure 9b et 9c, p. 426).

Afin de pallier ces difficultés, des indices de compétition, basés sur une théorie dite des “champs écologiques” (Wu *et al.*, 1985) et tenant compte des influences successives des compétiteurs sur la baisse des ressources disponibles, ont été proposés (Miina et Pukkala, 2002). Cependant, ce type d’indice nécessite de déterminer au préalable les fonctions établissant les influences des compétiteurs sur les ressources et ces indices sont plus complexes à établir que les indices traditionnels.

FIGURE 9 **REPRÉSENTATIONS D’UN ARBRE SUJET *i* (cercle noir)**
ET DE SES COMPÉTITEURS SUPPOSÉS DE MÊMES DIMENSIONS (cercles blancs)
ET TOUS SITUÉS À LA MÊME DISTANCE DU SUJET
L’indice de compétition (IC_i) est l’indice de Hegyi (diamètres des arbres = 20 cm)

- a) en présence de 2 compétiteurs $IC_i = 1$
b) la valeur de l’indice de compétition double en présence de 4 compétiteurs
c) la valeur de l’indice de compétition est inchangée par rapport à b)
malgré une distribution différente des compétiteurs

D’après Miina et Pukkala (2002)



Indices de compétition et processus biologiques

Les indices de compétition sont très divers mais il n’existe pas de travaux qui cherchent à expliciter les processus biologiques qui les sous-tendent. En effet, de par leur construction fondée sur des attributs aériens du voisinage, l’indice de compétition est plutôt une boîte noire dont on teste le caractère opérationnel (est-ce ou non un bon prédicteur de la croissance ?). Cependant le fait que certains indices donnent de meilleurs résultats que d’autres en fonction des situations peut aussi s’expliquer parce que les processus biologiques intervenant dans la compétition sont mieux pris en compte dans ces indices. Schématiquement, on peut considérer qu’un arbre subit de la part de son entourage une compétition pour les ressources aériennes (la lumière : abondance et qualité) et souterraines (eau, nutriments) (figure 10, p. 427). Certains indices vont alors mieux transcrire l’une ou l’autre de ces compétitions.

La compétition pour la lumière est considérée comme asymétrique car seuls les arbres plus grands que l’arbre sujet (et situés plutôt vers le sud) ont une action déterminante en limitant la disponibilité en lumière. Par exemple, l’indice de couverture verticale angulaire (cf. figure 1d, p. 417) ne sélectionnant que les compétiteurs plus grands que le sujet permet une représentation satisfaisante de la disponibilité en lumière. Nous avons testé cet indice pour des plantations de Hêtres de 4 ans dans trois peuplements de Pin sylvestre représentant une gamme variée d’éclaircements. Les mesures de lumière ont été effectuées avec des solarimètres disposés à proximité des plants de Hêtre. La corrélation obtenue entre la mesure d’éclaircissement et l’indice de compétition est satisfaisante (figure 11a, p. 427) : la lumière étant une ressource plutôt verticalement distribuée, l’indice de couverture verticale fournit une bonne quantification de la disponibilité en lumière pour des peuplements de Pins monospécifiques. Cet indice est par

FIGURE 10

REPRÉSENTATIONS SCHÉMATIQUES DE LA COMPÉTITION ENTRE UN ARBRE CENTRAL ET SON VOISINAGE

- a) La compétition subie est forte et se fait essentiellement pour la lumière par les arbres les plus hauts (compétition asymétrique), la zone de compétition se restreint au voisinage immédiat de l'arbre
- b) La compétition est moindre et s'effectue pour les ressources souterraines (eau, nutriments) ; tous les arbres de l'entourage y participent proportionnellement à leur taille (compétition symétrique). La zone de compétition est plus étendue car la compétition souterraine s'opère sur une échelle plus grande

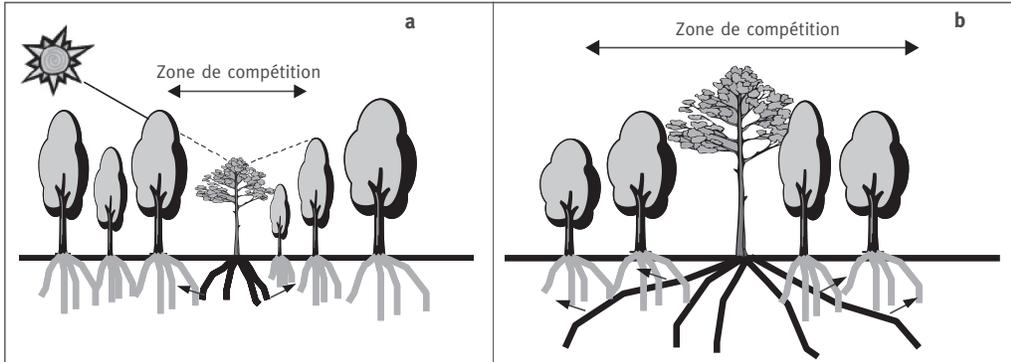
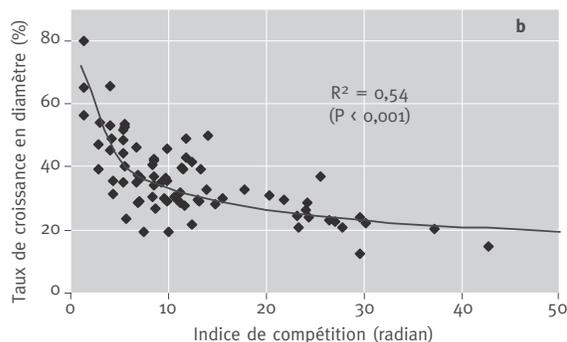
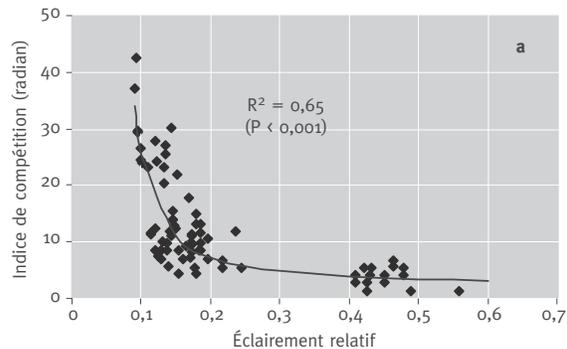


FIGURE 11

RELATION ENTRE CROISSANCE, INDICE DE COMPÉTITION (couverture angulaire verticale) ET ÉCLAIREMENT RELATIF POUR DE JEUNES PLANTS DE HÊTRE SOUS COUVERT DE PIN SYLVESTRE

- a) Indice de compétition en fonction de l'éclairage relatif
- b) taux de croissance en diamètre (accroissement en diamètre sur 3 ans / diamètre initial) en fonction de l'indice de compétition



ailleurs un bon descripteur de la croissance (figure 11b) car, dans un contexte général où l'alimentation en eau est peu limitante (comme c'est le cas dans cette expérimentation), c'est la lumière qui pilote alors la croissance.

La compétition pour les ressources souterraines est par contre généralement considérée comme symétrique : chaque arbre prélève ce type de ressource proportionnellement à ses dimensions. L'indice de couverture angulaire horizontale ou l'indice d'Hegyí sont par exemple des indices qui permettent une telle approche.

Il n'existe cependant pas de travaux qui permettent de montrer la corrélation entre ce type d'indice et l'alimentation pour les ressources souterraines.

Dans les exemples qui viennent d'être évoqués, l'indice ne permet jamais d'isoler complètement une compétition aérienne ou souterraine, les deux types de compétition sont toujours associés dans des proportions différentes mais non connues. Certains indices plus élaborés permettent de découpler au moins partiellement compétition aérienne et souterraine comme par exemple l'indice de Schütz qui sépare les effets verticaux des effets horizontaux. Ces derniers types d'indices, plus fonctionnels et biologiquement plus réalistes, permettront sans doute d'obtenir une plus grande portabilité au prix, il est vrai, d'un coût de construction (mesure des houppiers) plus élevé.

CONCLUSIONS

Nous avons cherché à mettre en relief l'utilité des indices de compétition dans la prédiction de la croissance individuelle des arbres mais aussi les limites dans l'utilisation de ces indices. On peut dégager schématiquement les points suivants :

- Les indices de compétition sont extrêmement variés, on peut les classer schématiquement entre des indices nécessitant une connaissance spatialisée des arbres (indices dépendants des distances) et ceux qui ne le nécessitent pas (indices indépendants des distances). On les utilise essentiellement pour affiner les modèles de croissance forestière, dans les modèles de dynamiques de végétation et plus généralement dans tous les travaux nécessitant une quantification de la compétition.
- Il n'existe pas un indice qui soit universellement meilleur que les autres et les indices de compétition donnent des résultats variables dans leur utilisation. Les indices indépendants de la distance semblent mieux adaptés aux peuplements présentant localement de faibles variations spatiales (plantations), alors que les indices dépendants de la distance sont plus appropriés dans le cas de peuplements plus hétérogènes (issus de régénération naturelle par exemple). Le degré de sophistication de l'indice de compétition n'est pas synonyme nécessairement d'une meilleure prédiction de la croissance. Le choix de l'indice est à raisonner en fonction de son coût de construction bien sûr mais surtout des objectifs qu'on se fixe : par exemple s'agit-il de décrire une compétition locale et sa réponse sur l'accroissement ou une compétition pour la lumière à l'intérieur d'un peuplement et sa conséquence sur le développement d'une régénération ?
- L'utilisation des indices de compétition est limitée : par leur manque de portabilité au-delà des conditions dans lesquelles ils ont été conçus, par le fait qu'ils n'incorporent pas certains facteurs qui peuvent peser de façon prépondérante dans la croissance et parce qu'ils présentent une vision statique de la compétition. Malgré ces faiblesses, ils restent des outils utiles et faciles à mettre en œuvre pour prendre en compte la compétition dans des modèles de croissance ou de dynamique forestière. Une piste de recherche intéressante pourrait consister non seulement à élaborer des indices plus fonctionnels mais aussi à évaluer comment et dans quelles conditions les indices traditionnels traduisent une compétition pour les ressources aériennes ou souterraines.

Bernard PRÉVOSTO
Unité Écosystèmes méditerranéens et Risques
CEMAGREF
3275 Route Cézanne, CS 40061
F-13182 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 5
(bernard.prevosto@cemagref.fr)

Remerciements

Philippe Balandier, François Goreaud et les relecteurs de la *Revue forestière française* sont particulièrement remerciés pour leurs remarques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGING (G.S.), DOBBERTIN (M.). — A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. — *Forest Science*, vol. 38, 1992, pp. 695-720.
- BIGING (G.S.), DOBBERTIN (M.). — Evaluation of competition indices in individual tree growth models. — *Forest Science*, vol. 41, 1995, pp. 360-377.
- CONNELL (J.H.). — Apparent versus “real” competition in plants. *In* : Perspective on plant competition / J.B. Grace, D. Tilman Eds. — San Diego (Californie) : Academic Press, 1990. — pp. 9-26.
- DALE (V.H.), DOYLE (T.W.), SHUGART (H.H.). — A comparison of tree growth models. — *Ecological Modelling*, vol. 29, 1985, pp. 145-169.
- DANIELS (R.F.), BURKHART (H.E.), CLASON (T.R.). — A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 16, 1986, pp. 1230-1237.
- GOREAUD (F.). — Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. — Nancy : École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 2000. — 524 p. (Thèse de Doctorat).
- GOURLET-FLEURY (S.). — Indice de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 55, 1998, pp. 623-654.
- HARPER (J.L.). — The effects of neighbours. *In* : Population biology of plants. — London : Academic Press, 1977. — pp. 151-347.
- HEGYI (F.). — A simulation model for managing jack-pine stands. *In* : Growth model for tree and stands simulation / J. Fries Ed. . — Royal College of Forestry, Stockholm, Research Note 30, 1974, pp. 74-90.
- MARTIN (G.L.), EK (A.R.). — A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. — *Forest Science*, vol. 30, 1984, pp. 731-743.
- MIINA (J.), PUKKALA (T.). — Application of ecological field theory in distance-dependent growth modelling. — *Forest Ecology and Management*, vol. 161, 2002, pp. 101-107.
- NAMBIAR (E.K.S.), SANDS (R.). — Competition for water and nutrients in forests. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, 1993, pp. 1955-1968.
- PARDÉ (J.), BOUCHON (J.). — Dendrométrie. — 2^e édition. — Nancy : École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 1988. — 328 p.
- PIUTTI (E.), CESCATTI (A.). — A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intra-specific competition in European beech. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 277-284.
- PRETZSCH (H.). — Zum Einfluß des Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. — *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 166, 1995, pp. 190-201.
- PUKKALA (T.), KOLSTRÖM (T.). — Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. — *Silva Fennica*, vol. 21, 1987, pp. 55-67.
- REINEKE (L.H.). — Perfecting a stand density index for even-aged forests. — *Journal of Agricultural Research*, vol. 46, 1933, pp. 627-638.
- ROUVINEN (S.), KUULUVAINEN (T.). — Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 890-902.
- SCHÜTZ (J.-P.). — Les problèmes et les limites des approches de recherche en production dans les peuplements mélangés et les peuplements irréguliers. *In* : Les modèles de croissance forestière et leurs utilisations / U. Chhun-Huor Éd. . — Colloque international, 18-19 novembre 1993, Québec, Canada, pp. 97-111.

- SCHÜTZ (J.-P.). — Zum Problem der Konkurrenz in Mischbeständen. — *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, vol. 140, 1989, pp. 1069-1083.
- SCHÜTZ (J.-P.), RÖHNISCH (F.). — Steuerung des Nachwuchses während der Überführung von gleichförmigen Fichten-Aufforstungsbeständen in Plenterwälder. In : Beiträge zur Jahrestagung / G. Kenk Éd. . — Deutscher Verband forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, Freiburg, Deutschland, 2003, pp. 184-194.
- TOMÉ (M.), BURKHART (H.E.). — Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. — *Forest Science*, vol. 35, 1989, pp. 816-831.
- UNG (C.H.), RAULIER (F.), OUELLET (D.), DHÔTE (J.-F.). — L'Indice de compétition interindividuelle de Schütz. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 521-526.
- WU (H.), SHARPE (P.J.H.), WALKER (J.), PENRIDGE (L.K.). — Ecological field theory : a spatial analysis of resource interference among plants. — *Ecological Modelling*, vol. 29, 1985, pp. 215-243.

LES INDICES DE COMPÉTITION EN FORESTERIE : EXEMPLES D'UTILISATION, INTÉRÊTS ET LIMITES [Résumé]

Les indices de compétition ont pour but de caractériser le degré de compétition subie par un arbre et sont élaborés en prenant en compte certaines de ses caractéristiques dendrométriques et celles des arbres de son entourage. Dans une première partie, les différents types d'indice de compétition sont succinctement présentés en distinguant les indices spatialisés ou dépendants de la distance des indices non spatialisés ou indépendants de la distance. Dans une seconde partie, quelques exemples d'utilisation sont indiqués et les intérêts mais aussi les limites dans l'utilisation de ces indices sont discutés.

COMPETITION INDICES IN FORESTRY – EXAMPLES OF USE, VALUE AND LIMITATIONS [Abstract]

The purpose of competition indices is to characterize the degree of competition a tree undergoes. They are produced by considering some of the dendrometric characteristics of the tree concerned and of neighbouring trees. Part I of the article briefly describes the different kinds of indices - distinguishing spatially explicit or distance-dependant indices from non-spatial or distance-independent indices. In Part II, some examples of the use of such indices, including benefits and limitations, are provided.
