

Influence de la densité des peuplements sur la croissance en hauteur et radiale de *Pinus sylvestris* L. en région méditerranéenne française

par Bruno VILA *, Antoine NICAULT * et Michel VENNETIER *

Introduction

Un des principaux objectifs de la présente étude est de mettre en évidence et de quantifier l'influence de la densité des peuplements sur la croissance en hauteur et radiale du pin sylvestre afin de pour pouvoir ensuite dissocier ce phénomène des autres causes de modification de la croissance (changements climatiques). Cette étude s'insère dans un des projets du programme ECOFOR intitulé "Forêts et changements climatiques".

Dans les forêts spontanées irrégulières issues de la déprise agricole, majoritaires en région méditerranéenne, la densification progressive des peuplements à partir d'arbres iso-

lés est une des causes de l'accélération de la croissance en hauteur observée dans les études précédentes (IPCC, 1996). Dans la région PACA, le pin sylvestre occupe 250 000 ha (en accroissement de 4 à 5000 ha/an), où il est de loin l'espèce dominante en surface, en volume sur pied et en production. Cependant c'est l'une des espèces les moins étudiées et les moins connues au plan régional : on ne dispose à ce jour ni d'étude écologique, ni de relations stations-production, ni de modèle de croissance, ni de tables de production. Ce défaut de connaissances de base est très préjudiciable aux tentatives de valorisation des peuplements, aucun référentiel ne permettant de prédire de façon fiable leur avenir. Les essais de techniques sylvicoles et les référentiels de conduite de peuplements ne peuvent non plus s'appuyer sur aucune base solide. Sur le plan scientifique, les travaux sur les conséquences des modifications climatiques et d'environnement global se heurtent également à l'absence de réfé-

rences, qui permettraient de comparer des peuplements installés dans des conditions très différentes (classes de fertilité) ou de mettre en évidence les variations de croissance en hauteur par rapport à un modèle.

Du point de vue méthodologique, nous cherchons dans cette étude à coupler la croissance en hauteur et la croissance en diamètre afin de déterminer les apports mutuels d'information. La croissance en diamètre est appréhendée par le paramètre épaisseur du cerne et la croissance en hauteur est appréhendée selon la méthode classique d'analyse de tige avec une résolution au pas de temps annuel, chaque fois que possible.

L'étude est basée sur un peuplement soumis à des conditions stationnelles homogènes, constitué de plusieurs générations d'arbres et dans lequel la densité varie. Elle vise à pouvoir intégrer l'effet de la concurrence sur la réponse des arbres vis-à-vis de paramètres dendrométriques synthétiques,

* CEMAGREF
Le Tholonet
BP 31
13612 AIX EN PROVENCE
vila@servaix1.aix.cemagref.fr

de la croissance radiale et de la croissance en hauteur. Elle a aussi pour but de mesurer de façon précise les variations de la croissance avec le temps par comparaison d'arbres d'âges différents sur le même site. Les résultats attendus sur le plan décisionnel sont la prise en compte de la densité du peuplement pour permettre d'estimer la variation à venir de production ligneuse pour des degrés de compétition variés et d'aider le gestionnaire dans la conduite future des peuplements. Les résultats attendus sur le plan scientifique sont l'amélioration de l'efficacité des modèles prédictifs de la croissance des arbres et l'amélioration de la connaissance du fonctionnement des formations forestières à l'échelle des peuplements.

Pour cela, nous comparons l'effet de la compétition sur des paramètres dendrométriques tel qu'un paramètre de croissance, un paramètre de qualité du bois et des paramètres de forme. Ensuite nous étudions les caractéristiques de croissance en hauteur et radiale des arbres en fonction de la concurrence et de leur âge avant de présenter les résultats préliminaires concernant le couplage de la croissance hauteur-diamètre.

Matériel et méthodes

Le site retenu présente des conditions stationnelles homogènes et se situe dans l'arrière pays varois, sur la commune de Trigance. Situé à 1030 mètres d'altitude, et en exposition nord-ouest, ce site reste sous influence méditerranéenne (supraméditerranéen). Le peuplement de pin sylvestre est monospécifique et s'étend sur environ 5 ha.

L'objectif de l'étude étant de préciser les relations existantes entre la densité des peuplements, la croissance en hauteur et la croissance radiale, la stratégie d'échantillonnage repose sur l'étude de plusieurs générations d'arbres dans lesquels la densité varie. Afin de répondre au mieux aux objectifs fixés, un peuplement présentant des individus jeunes, d'âge intermédiaire et âgés en fonction de 3 classes

de densité (Dense, Lâche, Isolé) a été sélectionné. Au total, 45 arbres (5 arbres par modalité en moyenne, modalités qui correspondent au croisement classes d'âge et de densité) ont été abattus pour effectuer les analyses de croissance en hauteur et radiale (Cf. Tab. I).

Pour chacun des arbres, différentes caractéristiques dendrométriques ont été mesurées. Des relevés de terrain ont permis de caractériser la densité du peuplement, le degré de compétition des arbres, la topographie et le sol. La circonférence à 1.30 m, la hauteur totale de l'arbre, la hauteur de la première branche vivante et le rayon du houppier ont été mesurés. L'âge des arbres a été déterminé au laboratoire à partir des rondelles de base. A partir de ces paramètres ont été calculés le diamètre et le facteur d'élancement.

Le nombre de tiges par unité de surface, considéré comme bon estimateur de la compétition en peuplements réguliers, est bien moins efficace au sein de peuplements hétérogènes. D'autres paramètres comme la surface terrière et les indices de compétition sont susceptibles de représenter le degré de concurrence subi par chacun des arbres. Nous avons donc choisi un indice de compétition simple prenant en compte le diamètre et la distance des arbres les plus proches (WEINER, 1984 ; STOLL *et al.*, 1994). Une de ses limites est qu'il ne prend pas en compte les phénomènes de compétition au niveau des houppiers.

$$C_x = \sum (DBH_{a_i}) / D[a_i - a_x]$$

Avec C_x : indice de compétition calculé pour l'arbre x,
 DBH_{a_i} : diamètre de l'arbre i,
 $D[a_i - a_x]$: distance entre arbre i et a

Afin de définir l'influence de la densité, nous avons regardé les corrélations existant avec trois types de paramètres dendrométriques que sont les paramètres de croissance (épaisseur moyenne de cerne, accroissement moyen en hauteur), les paramètres de formes (facteur d'élancement, hauteur de la première branche vivante) et les paramètres approchant la qualité du bois (densité moyenne de cerne, proportion de bois final), les individus étant considérés séparément.

L'analyse classique de la croissance en hauteur a été menée sur la base des couples hauteur-âge (Cemagref, 1989 ; PARDE et BOUCHON, 1988 ; DUPLAT et TRAN-HA, 1986). Une fois l'âge actuel connu, nous considérons que l'arbre a atteint la hauteur de chaque découpe ou inter-verticille observé à un âge égal à la différence (âge actuel – nombre de cernes de la coupe). Nous disposons, ainsi pour chaque arbre, des points partant de (0,0) l'origine pour arriver à (âge actuel, hauteur actuelle). La courbe joignant ces points reconstitue la croissance en hauteur de l'arbre.

L'analyse de la croissance radiale est réalisée à partir de prélèvements de rondelles effectués à 1.30 m sur les arbres ayant fait l'objet d'une analyse de tige. La mesure de l'épaisseur des cernes est effectuée selon les méthodes classiques de la dendrochronologie (STOKES et SMILEY, 1968 ; SCHWEINGRUBER, 1988). Pour chaque arbre, une chronologie correspondant à la croissance radiale est obtenue.

Comme nous nous proposons aussi de coupler la croissance en hauteur et la croissance en diamètre, la longueur de chaque inter-verticille a été mesurée sur tous les arbres abattus. Lorsque qu'il y avait des ambiguïtés (bris de cime, verticilles plus ou moins

Modalités - Individus	Denses	Lâches	Isolés
Vieux	VD1 - VD2 - VD3	0	VI
Intermédiaire	ID1 - ID2	IL	II
Jeunes	JD	0	JI

Tab. I : Nombre d'arbres prélevés par modalités et codes attribués. VD1, VD2 et VD3 sont les sous-modalités de la modalité VD. ID1 et ID2 sont les sous-modalités de la modalité ID.

visibles), des rondelles ont été prélevées. Des vérifications ont été entreprises en comptant le nombre de cerne sur les rondelles de base et sur les rondelles prélevées à différentes hauteurs afin de s'assurer que nous n'oublions pas d'inter-verticilles. Pour chaque arbre, une chronologie d'accroissement annuel de hauteur est obtenue. Finalement, nous confrontons une à une les séries de cernes. Lorsque aucun problème n'est rencontré, les séries de cernes sont moyennées. La même démarche est menée sur les séries d'accroissements annuels de hauteur. Petit à petit, une chronologie moyenne d'épaisseur de cernes et une chronologie moyenne d'accroissements annuels de hauteur sont construites en parallèle.

Influence de la densité sur les paramètres dendrométriques synthétiques

Paramètres de croissance

Le coefficient de corrélation ($r = 0.26$) indique qu'aucune relation entre l'indice de concurrence et l'accroissement moyen en hauteur n'apparaît. En revanche, une forte influence de la concurrence semble s'exercer sur l'épaisseur moyenne du cerne de l'arbre, c'est-à-dire sur la croissance radiale. La relation est d'autant plus forte qu'elle concerne les valeurs extrêmes et elle est inverse ($r = -0.58$; $p < 0.05$) : plus la

concurrence est élevée plus le cerne est petit. L'effet de la compétition se fait ressentir sur les arbres isolés ($C_X3 < 0.2$) et sur les arbres ayant un fort indice de compétition ($C_X3 > 0.6$). Les arbres ayant un indice de compétition moyen ($0.2 < C_X3 < 0.6$) ne semblent pas affectés par les phénomènes de concurrence, en tout cas l'effet de la compétition n'est pas mis en évidence.

Paramètres de forme

L'influence de la compétition sur les deux paramètres de forme (facteur d'élancement, hauteur des premières branches vivantes) est bien marquée. On observe en effet une relation directe de la concurrence sur le facteur d'élancement ($r = 0.64$; $p < 0.05$). La relation est encore plus forte en ce qui concerne l'influence de la concurrence sur la hauteur de la première branche vivante ($r = 0.71$; $p < 0.05$) qui reflète l'élagage naturel lié à la densité du peuplement.

Paramètres de qualité du bois

La prise en compte combinée de l'épaisseur du cerne, de sa densité et de la proportion de bois final permet d'approcher la qualité du bois. L'influence de la compétition sur la proportion de bois final est significative : plus la concurrence est forte plus la proportion de bois final est élevée. Mais cette relation reste faible ($r = 0.46$; $p < 0.05$). Deux groupes d'individus semblent se différencier, avec là encore une bonne discrimination des valeurs extrêmes. La relation est plus forte en ce qui concerne la densité moyenne du cerne ($r = 0.6$; $p < 0.05$) mais cette relation après examen du nuage de points discrimine les individus avec un $C_X3 < 0.2$ des autres. En fait, au-dessus de ce seuil aucune relation n'est observable entre la compétition et la densité moyenne du cerne.

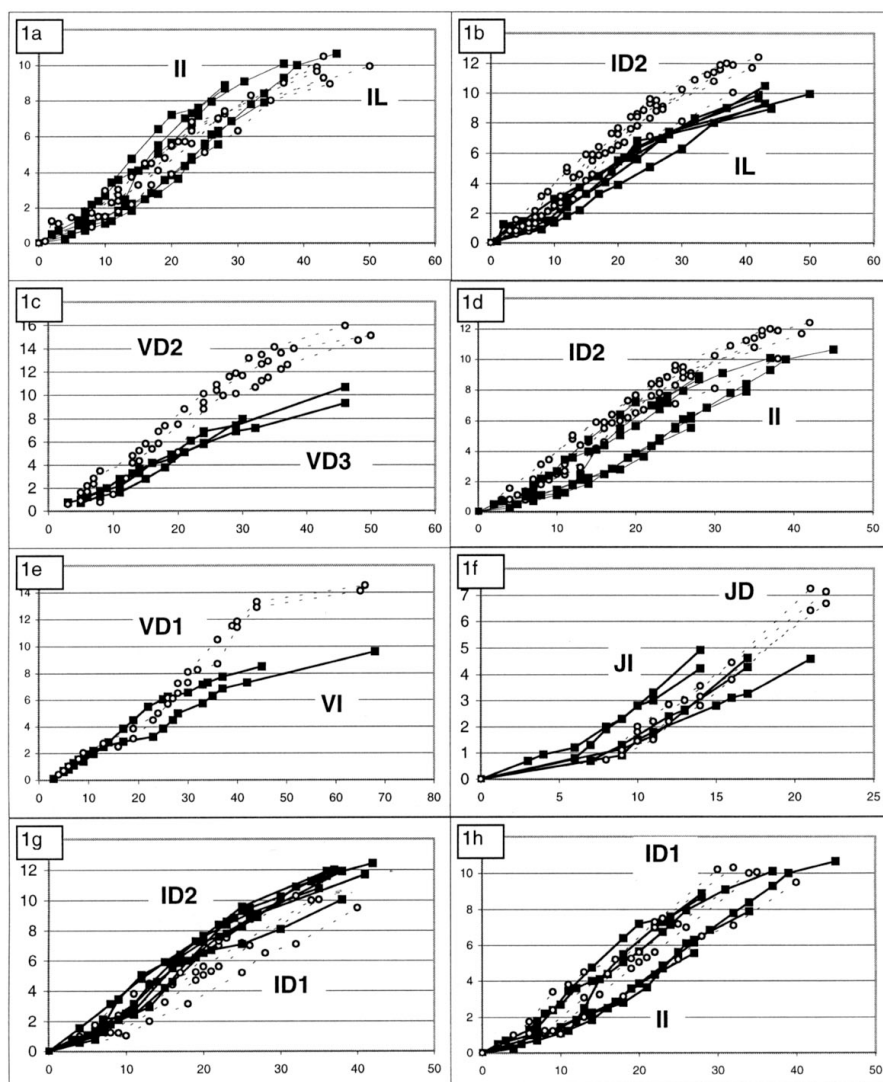


Fig. 1 : Croissance en hauteur (m) des arbres de différentes modalités comparées 2 à 2 en fonction de leur âge (année).

Influence de la densité sur la croissance en hauteur

L'analyse des faisceaux de courbes par modalité et la comparaison des modalités entre elles deux à deux font ressortir l'influence de la densité et des paramètres édaphiques de manière plus ou moins évidente en fonction de l'âge (Fig. 1).

Effet de la densité

La concurrence, mieux exprimée par l'indice de compétition, favorise la croissance en hauteur. Plus les peuplements sont denses, plus la croissance en hauteur est importante. Cependant l'étude met en évidence l'existence de seuils de densité. Il existe un seuil de densité minimale puisque nous n'observons pas ou peu de différences de croissance entre les modalités lâches (IL) et isolés (II) (Fig. 1a) alors qu'il existe une différence de croissance importante entre ces deux modalités réunies (IL et II) et la modalité dense (ID2) (Fig. 1b). De même, il existe un seuil de densité maximale au-delà duquel la croissance en hauteur reste faible (Fig. 1c) : c'est ce que nous observons pour la sous-modalité VD3, composée d'individus co-dominés poussant en très forte densité. La densité a une influence visible sur la croissance en hauteur des modalités d'âge intermédiaire (Fig. 1b et 1d) et devient très nette sur les modalités d'arbres âgés (Fig. 1e). Chez les individus jeunes, cela semble uniquement se traduire par une réponse plus homogène des individus se développant en forte densité (Fig. 1f).

Le facteur édaphique, facteur de compensation

Toutefois cette croissance en hauteur est plus ou moins fortement dépendante du facteur édaphique. Ainsi pour des conditions de densité et d'âge similaires, la croissance en hauteur de 2 sous-modalités (ID1 et ID2) est très différente selon les conditions édaphiques. Les arbres

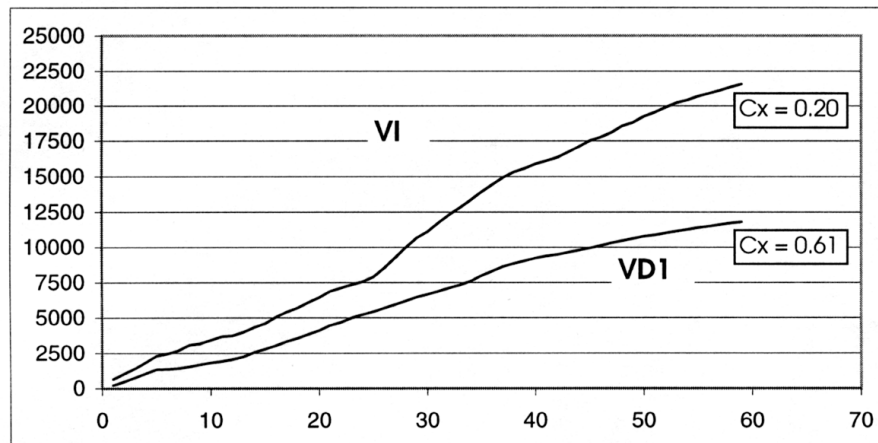
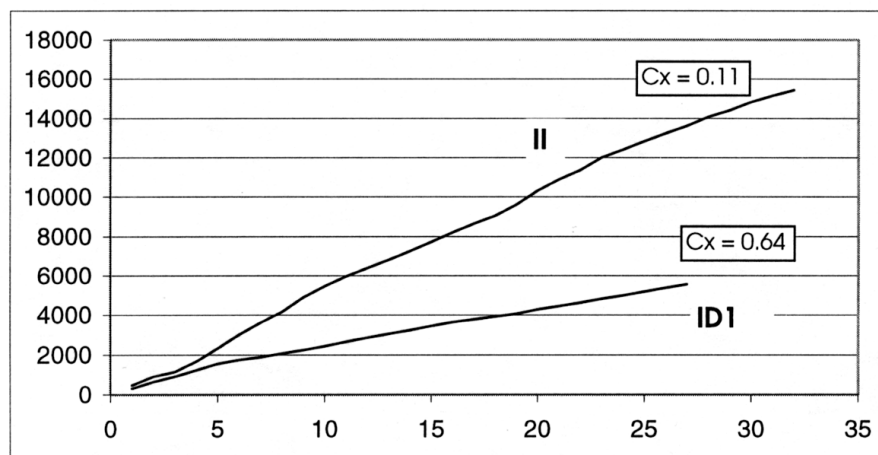
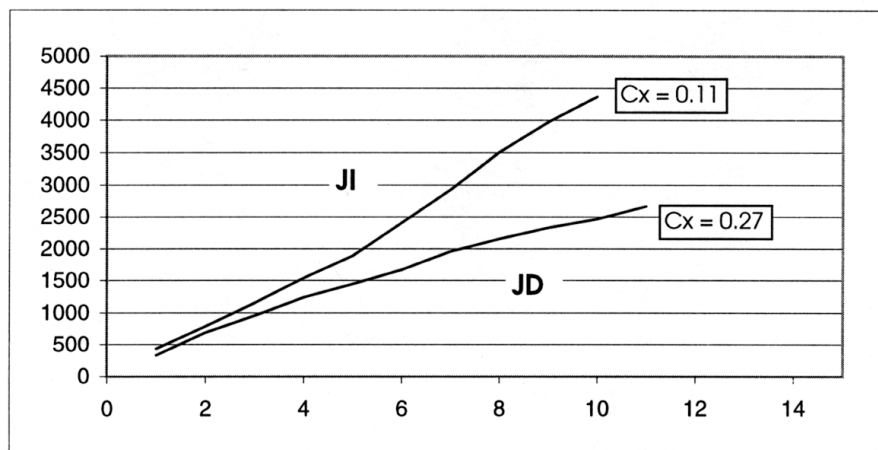


Fig. 2 : Comparaison de la croissance radiale (1/100 mm) cumulée moyenne accompagnée de l'indice de compétition moyen par modalités chez les individus jeunes, d'âge intermédiaire et vieux en fonction de l'âge (année).

poussant sur une altérité de nature calcaire d'environ 40 cm de profondeur (ID1) poussent moins haut que les arbres se développant dans un sol marneux profond de 100 cm (ID2) d'origine colluviale (Fig. 1g). Cette influence du sol se retrouve aussi pour des individus d'âge intermédiaire et isolés sur sol profond marneux d'origine colluviale (II) qui possèdent une croissance en hauteur similaire à des

individus d'âge intermédiaire denses poussant sur altérité calcaire (ID1). L'effet de la densité est compensé par le facteur édaphique (Fig 1h) : les arbres sur sol profond de nature colluviale marneuse poussent aussi bien que les arbres se développant sur l'altérité de nature calcaire malgré la différence de classe de densité favorisant la croissance en hauteur des arbres poussant sur le calcaire.

Influence de la densité sur la croissance radiale

Après avoir mesuré l'épaisseur des séries de cernes, nous calculons la croissance radiale cumulée pour chaque arbre et une croissance radiale cumulée par modalités.

De manière générale, on constate que la superposition des courbes s'effectue en fonction de l'indice de compétition individuel des arbres. Les courbes de croissance radiale cumulée d'arbres à faible indice de compétition se trouvent au-dessus des courbes d'arbres à indice de compétition plus élevé. Ceci est encore plus évident avec la croissance radiale cumulée par modalités auxquelles on affecte l'indice moyen de compétition (Fig. 2).

En observant les confrontations effectuées deux à deux entre les modalités de même classe d'âge mais de densité différente, on constate que les arbres Isolés ont une croissance radiale beaucoup plus importante que les arbres poussant en peuplements denses. Ceci est vérifié pour les individus jeunes, les individus d'âge intermédiaire et les individus âgés. Le phénomène est d'autant plus marqué que la densité est importante. En effet si nous considérons les modalités d'âge Intermédiaire et que parmi celles-ci nous prenons la modalité Isolée (II) comme référence de croissance radiale, nous constatons que :

- la modalité Lâche (IL) est caractérisée par une croissance plus faible d'environ 40 %,
- la modalité Dense (ID1) est caractérisée par une croissance plus faible d'environ 60 % (Fig. 3a).

Si maintenant nous considérons les modalités d'arbres Vieux et que parmi celles-ci nous prenons la modalité Isolée (VI) comme référence de croissance radiale, nous constatons que :

- la sous-modalité Dense (VD1) est caractérisée par une croissance plus faible d'environ 40 %,
- la sous-modalité avec individus très Dense (VD3) est caractérisée par une croissance plus faible d'environ 70 % (Fig. 3b).

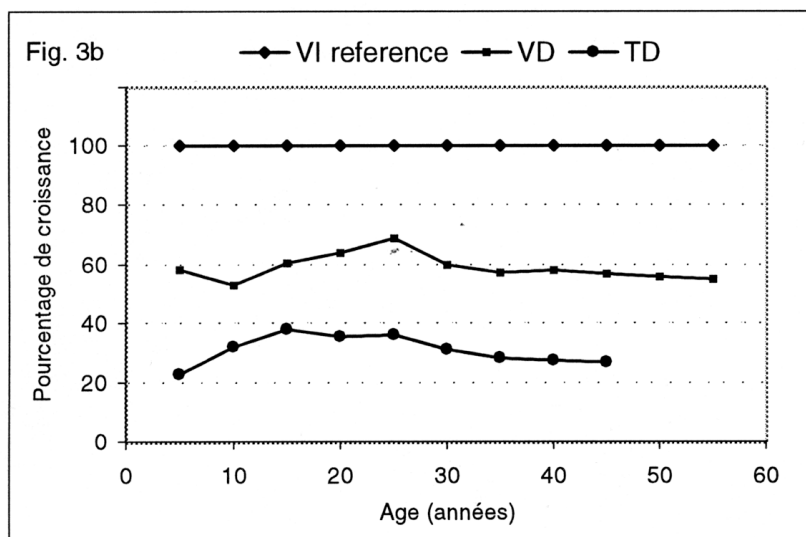
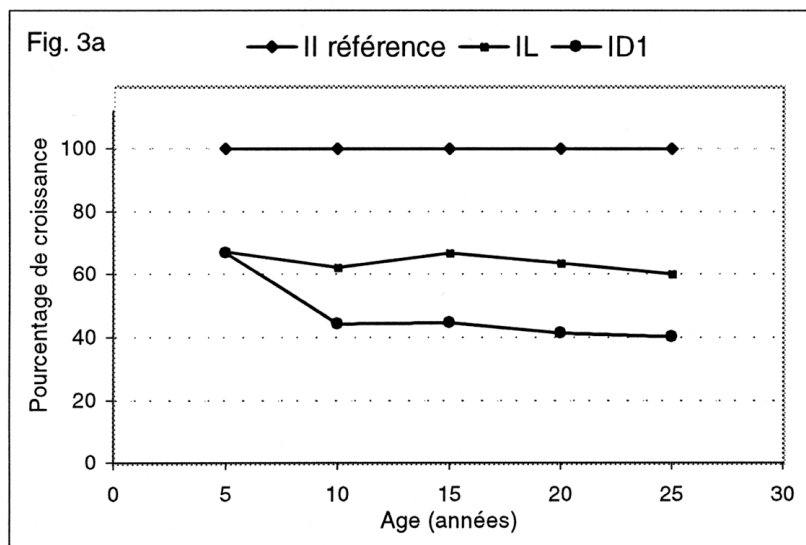


Fig. 3 : Pourcentage de croissance radiale de différentes modalités par rapport à la modalité Isolée de référence. (3a) Cas des modalités d'âge Intermédiaire. (3b) Cas des modalités d'arbres Vieux.

Modification de la croissance au cours du siècle

La croissance en hauteur

En comparant la croissance des modalités Jeunes Isolés, Jeunes Denses, Vieux Isolés et Vieux Denses (Fig. 4a) entre elles sur les vingt premières années (âge cambial identique), on constate que :

- les individus Jeunes présentent une croissance en hauteur supérieure à

celle des individus Vieux dans les 2 catégories (Isolés et Denses),

- la croissance en hauteur des individus poussant denses est plus importante que celle des individus poussant de manière lâche.

La croissance radiale

Comme pour la croissance en hauteur, la croissance radiale des individus Jeunes qu'ils soient Denses ou Isolés (Fig. 4b) est supérieure à la croissance radiale des individus Vieux Denses ou Isolés même si dans un premier temps, les individus Vieux Isolés ont mieux poussé que les Jeunes Isolés.

Discussion

L'étude que nous avons réalisée porte sur des peuplements naturels irréguliers qui ne nous placent pas dans des conditions expérimentales simples mais qui permettent d'étudier concrètement les effets de la densité et de la compétition sur les individus dans des situations qui se présentent au forestier.

Les résultats montrent un effet bien marqué de la concurrence sur les paramètres dendrométriques synthétiques de croissance, en particulier sur le paramètre de croissance radiale et sur les paramètres de forme. Ainsi BECKER (1992) et OPIO *et al.* (2000) utilisent des paramètres de forme comme indicateurs de compétition. Cependant l'effet de concurrence qui s'exerce sur la croissance radiale ne semble pas s'exercer sur le paramètre de croissance en hauteur, les individus étant considérés séparément. Ceci est peut être lié au mode de calcul qui intègre des individus de toutes les modalités qui ne sont pas forcément aussi sensibles les unes que les autres.

De manière générale, nous observons que la densité conditionne une croissance en hauteur plus importante au sein des modalités et, inversement, les faibles densités favorisent la croissance en diamètre. Ceci apparaît particulièrement clair lorsqu'on confronte les modalités denses et lâches. Ces résultats sont en accord avec les travaux de BOUCHON (1977), DECOURT et LEMOINE (1974), ILLY et LEMOINE (1970) et LEMOINE et SARTOLOU (1976) portant sur les effets de la concurrence sur la croissance en hauteur et en diamètre en fonction de la densité des peuplements sur d'autres espèces. Ces travaux portent soit sur des dispositifs d'éclaircies soit sur des plantations expérimentales mais, dans les 2 cas, ils rendent compte des effets de la densité. Les résultats de BOUCHON (1977) soulignent que les arbres dominés ne concurrencent pas les arbres dominants et que la concurrence des voisins immédiats est plus forte que celle des arbres éloignés. Ceci confirme notre choix portant sur l'indice de compétition plutôt que sur la densité. Dans un dispositif expérimental (NELDER, 1962) lors d'une étude sur la concurrence chez le pin

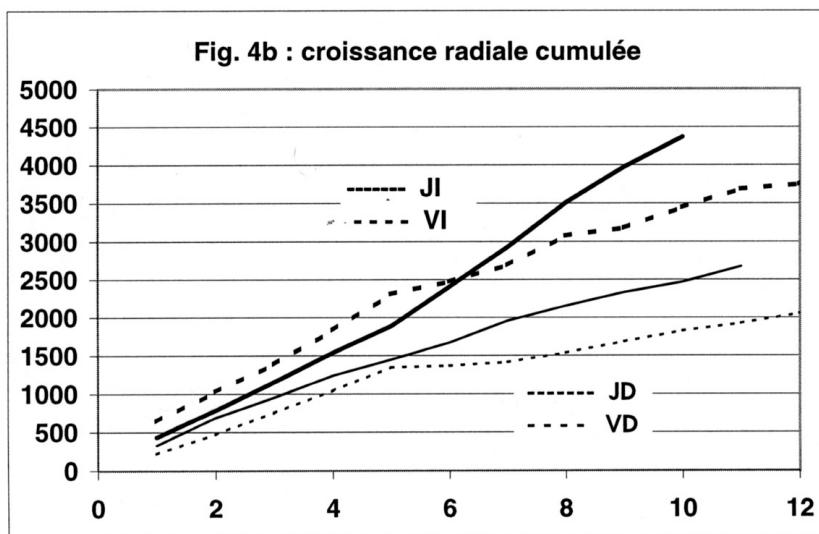
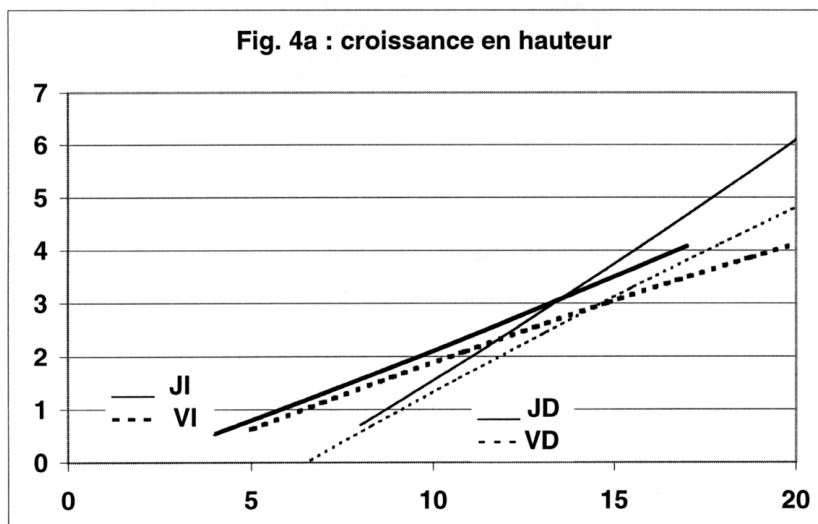


Fig. 4 : (4a) Croissance en hauteur (m) et (4b) croissance radiale cumulée (1/100 mm) à âge cambial identique (année) des modalités JI – JD – VI – VD.

maritime, ILLY et LEMOINE (1970) concluent qu'il y aurait un faible effet négatif de l'espacement sur la hauteur de la tige alors que celui-ci est positif sur la grosseur de la tige. C'est ce que nos résultats mettent clairement en évidence. Pour les auteurs, la variation de croissance en fonction de l'espacement est liée à 2 intensités de concurrence qu'ils interprètent comme une concurrence dans le sol aux densités moyennes et une concurrence à la fois dans le sol et pour la lumière aux densités fortes. Dans le cas de notre étude, les courbes âge-hauteur des différentes catégories d'arbres se superposent en fonction des critères de compétition sous-tendus par la densité. Deux seuils de densité existent au-delà desquels la croissance en hauteur diminue et entre lesquels la croissance en hauteur est favorisée. Un seuil minimal de densité se situe entre les modalités "Lâches et

Denses" car aucune différence de croissance en hauteur n'est mise en évidence entre les modalités "Isolés et Lâches". Ceci est probablement à mettre en relation avec l'absence de concurrence à la fois dans le sol et pour la lumière. C'est aussi lié au fait que la concurrence dans la modalité lâche n'est apparue que très récemment. Dans la zone de densité où la croissance en hauteur est favorisée, seule la concurrence pour la lumière pourrait intervenir. Ensuite un seuil maximal de densité se situe entre les modalités "Denses et Très Denses" car une forte diminution de la croissance en hauteur est notée pour les Très Denses. Elle serait alors à mettre en relation avec une concurrence à la fois dans le sol et pour la lumière (ILLY et LEMOINE, 1970).

De manière inverse à la croissance en hauteur, plus la compétition est

faible et plus la croissance radiale augmente. Toutefois, contrairement à la croissance en hauteur, aucun seuil n'est mis en évidence et la croissance radiale augmente de manière continue lorsque la densité diminue. On note aussi qu'à cause de la densité, la croissance radiale de certaines modalités peut être 4 fois plus importante.

Seul un échantillonnage beaucoup plus large ou des expérimentations permettraient de préciser d'avantage les valeurs de seuil critique de la densité pour lesquelles les changements de croissance radiale sont les plus importants. Ceci ne manquerait pas de susciter l'intérêt des forestiers, étant donné que l'effet de l'espacement sur la hauteur est faible, ses incidences sur le volume individuel des tiges se réduisent pratiquement à celles mises en évidence pour le diamètre (ILLY et LEMOINE, 1970).



Photo 1 : Colonisation des terrains de parcours par des semis naturels de pin sylvestre (Commune de Trigance, Var). Les arbres qui poussent isolés auront une croissance en hauteur lente tandis qu'au sein des bouquets plus denses, la compétition poussera les arbres à grandir plus vite à la conquête de la lumière.

Photo B.V.

Par contre nos résultats ne mettent pas en évidence une meilleure croissance en hauteur pour les individus jeunes denses chez lesquels la densité semble seulement provoquer une réaction plus homogène. Celle-ci est sans doute à mettre en relation avec l'effet abri évoqué par DELVAUX (1967). Il convient aussi de nuancer les effets de la densité qui peuvent facilement être contrecarrés par le facteur édaphique. Parfois même, il est difficile d'expliquer les différences de croissance. D'autres facteurs doivent intervenir (recouvrement, pente...).

Comparaison de la croissance radiale et de la croissance en hauteur

Nous avons construit une chronologie moyenne d'accroissements annuels longue de 30 ans avec 12 arbres. La croissance radiale et la croissance annuelle en hauteur montrent des variations inter-annuelles de croissance similaires. Cependant il existe un décalage d'une année entre la croissance radiale et la croissance en hauteur. La croissance en hauteur présente une année de retard par rapport à la croissance radiale et ainsi l'incrément de croissance en hauteur d'une année est fortement corrélé à l'incrément de la croissance radiale de l'année précédente (Fig. 5).

Ces résultats sont en accord avec les travaux de MAKINEN (1998) portant sur des pins sylvestres du Sud de la Finlande. Croissance radiale et croissance en hauteur se synchronisent avec un décalage d'un an.

Ce décalage peut s'expliquer par le mécanisme morphogénétique décrit par GUYON (1986) chez *Pinus nigra* en milieu méditerranéen. Ses travaux sont en accord avec ceux menés par DEBAZAC (1966) sur les modalités de la croissance en longueur chez les pins. GUYON (1986) met en évidence que l'élaboration d'une pousse de l'année n est essentiellement conditionnée par la phase d'initiation des entre-nœuds de l'année $n-1$. Les paramètres explicatifs de la croissance annuelle en hauteur sont alors :

- les précipitations cumulées d'été de l'année $n-1$ qui expliquent au mieux le nombre d'entre-nœuds initiés cette année $n-1$ et d'autre part l'accroissement total en hauteur de l'année suivante n ,
- les températures minimales du printemps de l'année n dont dépend l'importance de l'allongement moyen de ces entre-nœuds.

Ce mécanisme morphogénétique, qui correspond à la mise en place du bourgeon l'année $n-1$ et au développement de la pousse l'année n , permet d'expliquer pourquoi la chronologie de croissance en hauteur est corrélée et décalée d'une année en arrière avec la chronologie de croissance radiale (Cf. Fig. 6). Elle permet aussi d'expliquer pourquoi

cette corrélation n'est pas parfaite en faisant intervenir le climat de 2 années influant sur 2 processus qui se combinent pour aboutir à la formation de la pousse la seconde année (GUYON, 1986).

Conclusion

Afin d'étudier l'effet de la densité des peuplements sur la croissance en hauteur et sur la croissance radiale du pin sylvestre nous avons analysé l'effet de la concurrence sur des pins prélevés dans différentes classes de densité et différentes classes d'âge. Les résultats montrent un effet bien marqué de la concurrence sur la croissance radiale. Cet effet est observé aussi bien au niveau de l'analyse effectuée arbre par arbre sur des paramètres synthétiques de croissance qu'au niveau de l'analyse des courbes de croissance par groupe d'arbres représentant différentes modalités. En revanche la densité des peuplements ne montre pas d'influence sur la croissance en hauteur lorsque l'analyse est effectuée arbre par arbre sur un paramètre synthétique. Par contre, lorsqu'elle est effectuée sur des groupes d'arbres prédéfinis, une influence nette de la densité des peuplements est mise en évidence. Elle est modulée en fonction de l'âge, son effet ne s'exerçant nettement que sur les arbres de plus de trente ans. On observe une différence de croissance en hauteur due à la densité essentiellement au niveau des peuplements extrêmes (arbres isolés et arbres denses). Les résultats montrent également qu'une densité trop élevée a un effet inverse sur la croissance en hauteur des arbres qui se retrouvent en position de "co-dominés". Pour la croissance radiale, on observe une différence de croissance, parfois très importante, due à la densité au niveau de toutes les modalités.

Lorsqu'on compare la croissance des premières années des vieux individus à la croissance des jeunes individus, on observe une croissance plus rapide chez les jeunes individus. Les arbres poussent donc plus vite aujourd'hui qu'il y a

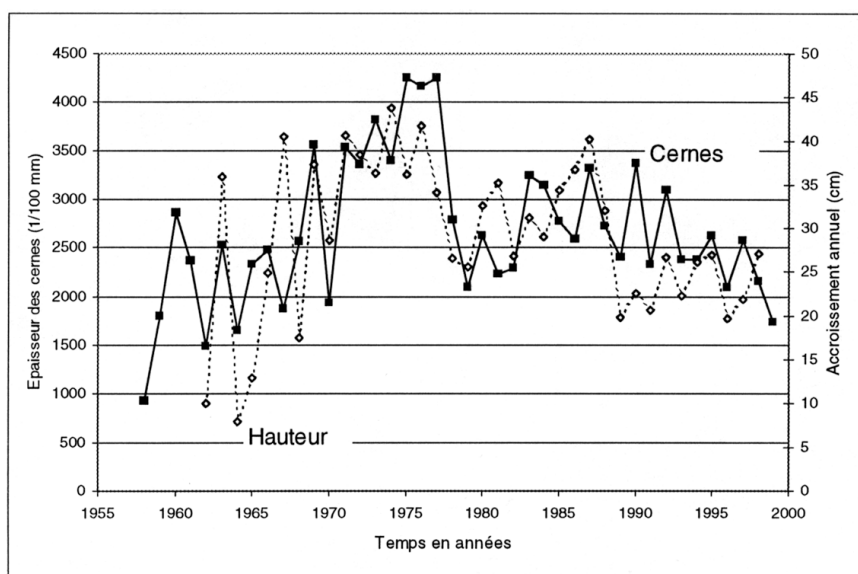


Fig. 5 : Interdatation de la croissance en hauteur de l'année $n-1$ avec la croissance radiale de l'année n .

50 ans, ceci indépendamment des phénomènes de densité, les observations ayant été réalisées sur des individus isolés et sur des individus en peuplements denses. Cette observation confirme l'accélération de la vitesse de croissance et l'existence d'autres facteurs que la densité responsables de l'accélération observée. Cependant, elle ne permet pas d'accorder aux changements globaux (changements climatiques et augmentation du CO₂) l'exclusivité quant à l'origine de cette accélération même si l'amélioration progressive des sols ne semble pas intervenir car les modalités comparées regroupent des arbres qui se sont installés sur des accrus. D'autres facteurs doivent être pris en compte. La densification des peuplements n'est donc pas seule responsable de l'accélération de la croissance en hauteur observée au cours de la deuxième moitié du vingtième siècle. En revanche, l'effet inverse de la densification des peuplements sur la croissance radiale serait susceptible de masquer l'augmentation de croissance déjà mentionnée par de nombreux auteurs en région méditerranéenne (BELINGARD et al., 1996 ; RATHGEBER et al., 1999).

L'analyse de tige au pas de temps annuel a permis de mettre en évidence les relations existant entre la croissance radiale et la croissance en hauteur. L'observation des chronologies montre que la croissance en hauteur et la croissance radiale sont synchrones avec un décalage d'une année. Les variations inter-annuelles de la croissance en hauteur sont attribuables aux variations climatiques de la somme de deux années consécutives tandis que celles de la croissance radiale sont en grande partie liées aux variations climatiques de l'année en cours.

L'analyse du comportement de la croissance vis-à-vis des variations inter-annuelles du climat à partir de ces données permettra de préciser la sensibilité de cette essence aux facteurs climatiques (températures et précipitations) et de voir si l'analyse de la croissance en hauteur au pas de temps annuel est capable d'apporter des informations complémentaires à l'analyse classique cerne-climat.

B.V., A.N., M.V.

Remerciements

Cette étude a fait l'objet d'un financement par le GIP ECOFOR et le Cemagref. Elle a été menée conjointement par l'Unité AFM du Cemagref d'Aix-en-Provence et l'équipe de dendrochronologie de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (CNRS UMR 6116).

Bibliographie

- BECKER M., 1992. Deux indices de compétition pour la comparaison de la croissance en hauteur et en diamètre des arbres aux passés sylvicoles variés et inconnus. *Ann. Sci. For.* 49 : 25-37.
- BELINGARD C, TESSIER L, EDOUARD J-L, 1998. Reboisement et dynamique naturelle dans les forêts subalpines (Haut-Verdon, Alpes du Sud, France). *Géographie physique et Quaternaire*, 52, 227-236.
- BOUCHON J. 1977. Réflexions sur les premiers résultats d'un dispositif d'éclaircies de pins sylvestres en forêt de Lamotte-Beuvron. *Ann. Sci. Forest.* 34 (4) : 323-329.
- CEMAGREF, Groupement de Nogent-sur-Vernisson. 1989. Station forestière, production et qualité des bois : éléments méthodologiques. Groupe de travail sur la typologie des stations forestières. Ouvrage réalisé avec le concours du ministère de l'Agriculture et de la Forêt.
- DEBAZAC E.F., 1966. Les modalités de la croissance en longueur chez les pins. Colloque sur la physiologie de l'arbre. Mémoires publiées par la Soc. Bot. Fr. : 1-14.
- DECOURT N. & LEMOINE M. 1974. Premiers résultats d'une expérience clinique d'espacement avec *Populus trichocarpa*. *Ann. Sci. For.* 31 (3) : 171-179.
- DELVAUX J. 1967. Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. Station de Recherche des Eaux et Forêts, Groendaal, Travaux, Série B, n° 33, 59.
- DUPLAT P. & TRAN-HA M. 1986. Modèle de croissance en hauteur dominante pour le hêtre, le sapin pectiné et le pin sylvestre dans le Massif de l'Aigoual. Section Technique, Office National des Forêts, n° 86.1.
- GUYON J.P., 1986. Influence du climat sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur chez le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans*). *Ann. Sci. For.*, 43 (2) : 207-226.

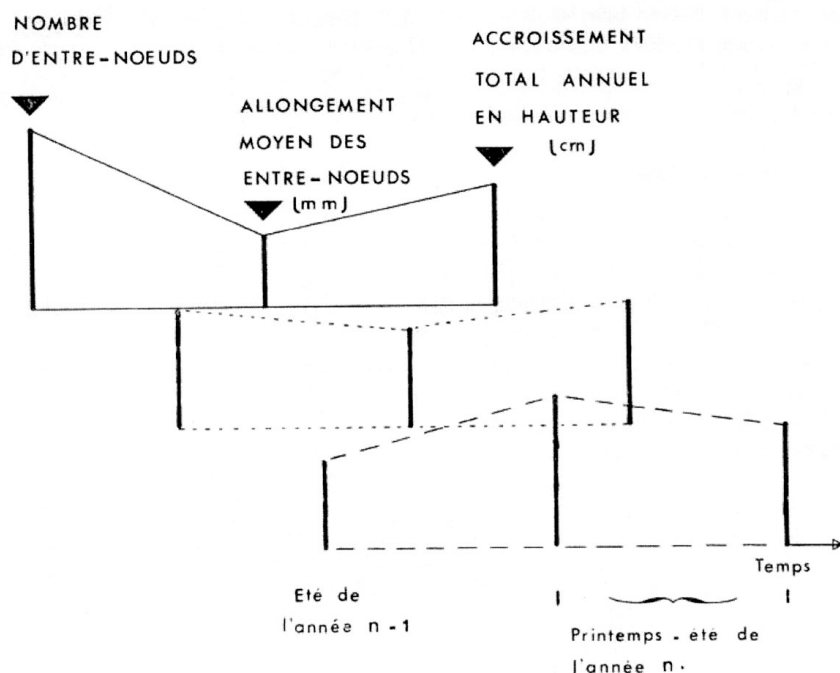


Fig. 6 : Exemple de trois types de croissance donnant le même accroissement en hauteur : nombre d'entre-nœuds initiés l'année n-1, allongement moyen de ces entre-nœuds au printemps et en été de l'année n, aboutissant à l'accroissement annuel en hauteur. D'après GUYON, 1986.

- ILLY G. & LEMOINE B. 1970. Densité de peuplement, concurrence et coopération chez le pin maritime. 1. Premiers résultats d'une plantation à espacement variable. *Ann. Sci. For.* 27 (2) : 127-155.
- IPCC, 1996. Climate change 1995. The science of Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 572 pp.
- IPCC, 1996. Climate Change 1995. Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change : Scientific-Technical Analyses. Cambridge University Press, Cambridge, 878 pp.
- LEMOINE B. & SARTOLOU A. 1976. Les éclaircies dans les peuplements de pin maritime d'âge moyen. Résultats et interprétation d'une expérience. *Rev. For. Fr.* XXVIII, (6) : 447-457.
- MAKINEN H. 1998. The suitability of height and radial increment variation in *Pinus sylvestris* L. for expressing environmental signals. *Forest Ecology and Management* 112 : 191-197.
- NELDER J.A. 1962. New kind of systematic designs for spacing experiments. *Biometrics* 18 (3) 283-307.
- OPIO C., JACOB N., COOPERSMITH D., 2000. Height to diameter ratio as a competition index for young conifer plantations in northern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 137 : 245-252.
- PARDE J. & BOUCHON J. 1988. *Dendrométrie*, 2^e édition. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts.
- RATHGEBER C, GUIOT J, ROCHE P, TESSIER L (1999) Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. *Ann. Sci. For.*, 56, 211-219.
- SCHWEINGRUBER, F.H. 1988. Tree rings. Basic and application of dendrochronology. D. Reidel publishing company, Dordrecht, Holland. 276p.
- STOKES, M.A., & SMILEY, T.L. 1968. An introduction to tree-ring dating. The University of Chicago Press, Chicago. 73p.
- STOLES P., WEINER J. SCHIMD B. 1994. Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. *Ecology*, 75 (3), 660-670
- WEINER J., 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of ecology*, 72, 183-195.

Résumé

La concurrence, mieux exprimée par un indice de compétition que par la densité ou la surface terrière dans les peuplements naturels irréguliers de pins sylvestres montre une influence bien marquée sur les paramètres dendrométriques synthétiques de croissance. Au niveau des différentes modalités échantillonnées, la compétition favorise la croissance en hauteur. Un seuil de densité maximale et un seuil de densité minimale sont mis en évidence au-delà desquels cette croissance en hauteur diminue. De manière inverse, la croissance radiale augmente quand la compétition diminue. La comparaison de la croissance radiale et en hauteur à âge cambial égal, chez des individus des catégories Jeunes et Vieux, montre que les arbres poussent plus vite aujourd'hui qu'il y a 50 ans. La densification des peuplements n'est donc pas seule responsable de l'augmentation de la croissance en hauteur observée. En ce qui concerne le couplage de la croissance en hauteur et de la croissance radiale, les deux types de croissance se synchronisent mais la croissance en hauteur présente une année de retard par rapport à la croissance radiale. Ce décalage s'explique par les mécanismes morphogénétiques.

Summary

Influence of the density on growth in height and diameter in stands of *Pinus sylvestris* L. in the French Mediterranean region

In naturally occurring irregular stands of Scots pine, competition, better expressed as an index of competitiveness rather than in terms of density or surface area, has a definite influence on the overall dendrometric growth parameters. Of the various factors monitored, competition favours growth in height. A threshold for both maximum and minimum densities has been evidenced, beyond which height growth falls. On the other hand, growth in diameter increases as competition drops. A comparison of growth in height and diameter of trees classified as 'young' and 'old', with the same cambium age, shows that trees grow faster today compared with fifty years ago. Thus, increased density in the stands is not alone responsible for the observed increase in height growth. Considering the parameters of growth in height and diameter in tandem, the two types of growth are synchronic but the height growth lags behind diameter growth by one year. This gap is attributable to morphogenetic factors.

Riassunto

Influenza della densità dei popolamenti sulla crescita in altezza e radiale di *Pinus sylvestris* L. in regione mediterranea francese

La concorrenza, meglio espressa da un indice di competizione che dalla densità o dalla superficie di terreno nei popolamenti naturali irregolari di pini silvestri mostra un'influenza bene segnata sui parametri dendrometrici sintetici di crescita. Al livello delle differenti modalità campionate, la competizione favorisce la crescita in altezza. Una soglia di densità massima e una soglia di densità minima sono evidenziati al di là dei quali questa crescita in altezza sminuisce. In modo contrario, la crescita radiale aumenta quando la competizione sminuisce. Il confronto della crescita radiale e in altezza a età cambiale uguale, per individui delle categorie Giovani e Vecchi, mostra che gli alberi crescono più rapidamente oggi che 50 anni fa. La densificazione dei popolamenti non è dunque l'unica responsabile dell'aumento della crescita in altezza osservata. Per ciò che riguarda l'accoppiamento della crescita in altezza e della crescita radiale, due tipi di crescita si sincronizzano ma la crescita in altezza presenta un anno di ritardo riguardo alla crescita radiale. Questo spostamento si spiega dai meccanismi morfogenetici.