UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON I

I.A.S.B.S.E.

Laboratoire de Biométrie,
Génétique et Biologie des Populations
URA CNRS 243

D.E.A.
"Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques"

Mémoire bibliographique

INDICES DE COMPETITION :

LES POSSIBILITES D'APPLICATION A LA GESTION EN FORET DENSE TROPICALE HUMIDE

Sylvie GOURLET-FLEURY
Chercheur au Centre Technique Forestier Tropical

Jury : A. PAVE (directeur de recherche)
F. HOULLIER
J.P. PASCAL

Janvier 1992

INDICES DE COMPETITION :

LES POSSIBILITES D'APPLICATION A LA GESTION EN FORET DENSE TROPICALE HUMIDE

CIDARC
I.S.T.
BIBLIOTHEQUE

TH00362

RESUME

Après un bref rappel sur la notion de compétition entre individus végétaux et l'intérêt de son étude, notamment pour la construction de modèles d'arbres, différentes familles d'indices de compétition sont passées en revue. Le mode de construction de ces différents indices, l'efficacité dans la prédiction de la croissance des arbres, les points faibles, sont ensuite discutés. On évoque enfin les problèmes particuliers que pose la forêt dense tropicale humide, sachant que la grande majorité des indices a été conçue pour des peuplements équiennes monospécifiques. Quelques propositions (voies de recherche) concluent ce mémoire.

PLAN DU RAPPORT

1 - **INTRODUCTION** 1

2 - **STATUT SOCIAL, RELATIONS SOCIALES ET COMPETITION : QUELQUES PRECISIONS** 2

3 - **LES INDICES DE COMPETITION** 4

3.1. **Description et typologie** 4

3.1.1. Les indices indépendants de la distance 5

3.1.1.1. Indices basés sur la dimension des couronnes 5

3.1.1.2. Indices utilisant la surface terrière (donc le diamètre) et la hauteur 8

3.1.2. Les indices dépendants de la distance 9

3.1.2.1. Indices de chevauchement ("Overlap indices") 9

3.1.2.2. Indices utilisant les ratios taille/distance ("Size ratio-distance indices") 11

3.1.2.3. Indices de polygônes ("Polygon indices") 11

3.1.2.4. Indices mixtes 14

3.1.2.5. Autres indices dépendants de la distance 16

3.1.3. Indices divers 17

3.1.3.1. L'estimateur de LATHAM 17

3.1.3.2. Les variogrammes 17

3.1.3.3. Indice utilisant la théorie des "champs écologiques" 17

3.1.4. Discussion 18

3.1.4.1. Quels sont les compétiteurs ? 18

3.1.4.2. Comment exprimer la compétition ? 19

3.2. **L'efficacité des indices de compétition** 21

CIDARC I.S.T. BIBLIOTHEQUE

4 - LA CROISSANCE DES ARBRES EN FORET DENSE TROPICALE HUMIDE 24

4.1. Quelques caractéristiques 24

4.1.1. Croissance et types d'espèces 25
4.1.2. Croissance et statut social 26
4.1.3. Croissance et stade architectural 27
4.1.4. Croissance et diamètre initial 27

4.2. Les variables sensibles 28

5 - QUELS INDICES POUR LA FORET DENSE ? 28

5.1. Indices existants 29

5.2. Propositions 30

5.3. Conclusion 30

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

1 - INTRODUCTION

L'étude des phénomènes de compétition en forêt dense tropicale humide s'insère dans un cadre plus large de recherche sur les mécanismes fondamentaux qui régissent le fonctionnement de cet écosystème complexe, et peut contribuer à une meilleure compréhension de certains aspects de ce fonctionnement. Mieux comprendre, c'est en particulier se donner les moyens de mieux gérer et cet aspect des choses nous intéresse ici plus particulièrement.

En effet, la gestion rationnelle des forêts tropicales par le biais d'un aménagement cohérent constitue aujourd'hui, pour de nombreuses raisons, une priorité absolue dont on commence à prendre largement conscience. Cet aménagement peut recouvrir différents aspects et répondre à différents besoins (trilogie classique protection, production, récréation), mais il en est un fondamental : la production, et plus particulièrement la production de bois.

SCHMIDT (1989) résume ainsi le problème : "To manage tropical forests for economic production is a key element in their conservation. (...) In the absence of economic productivity, the risk is that forests will be regarded as reserves of unutilized land, and restriction of activities and access will be the only way to protect them."

Dans ce type de forêt, comme en forêt tempérée, deux questions fondamentales (auxquelles le chercheur doit s'efforcer de répondre) préoccupent tout gestionnaire:

1) quelles règles d'intervention faut-il adopter ?
2) comment le peuplement évoluera-t-il si on lui fait subir tel ou tel type de traitement ?

EK et DUDEK (1980) et HOULLIER et al (1991) expliquent comment les forestiers tempérés, pour répondre à ces questions, se sont depuis longtemps déjà (dès le 19e siècle en Europe) tournés vers des outils tels que les tables de production, décrivant des sylvicultures simples pour des peuplements simples puis, devant la nécessité d'"analyser et simuler la réponse des peuplements soumis à des traitements différents dans des milieux variés" ont eu recours à des méthodes de modélisation (HOULLIER et al, 1991).

Il existe aujourd'hui un très grand nombre de modèles, que l'on peut classer (HOULLIER et al, op. cit., à la suite de MUNRO, 1974, HANN et RIITTERS, 1982, cités par les précédents) en :

- **modèles de peuplement** (tables de production, évolution de distributions par classes de diamètre...), basés sur des connaissances biologiques limitées et ne pouvant fournir aux gestionnaires que des informations globales sur l'évolution et la production des peuplements;

- **modèles d'arbre**, basés sur l'étude de la croissance des individus en fonction de leur environnement, et que l'on peut subdiviser en *modèles indépendants et en modèles dépendants de la distance*, selon que l'évaluation de l'effet de l'environnement nécessite ou non le recours à la localisation spatiale des arbres. Ils peuvent par ailleurs être *empiriques* (lorsque leur construction est basée sur des données issues d'inventaires ou de placettes de suivi) ou *fonctionnels* ("biologically constrained", EK et DUDEK, op. cit., lorsque la croissance est décrite à l'aide d'équations basées sur des mécanismes physiologiques réels).

De différents articles portant sur l'utilisation de ces modèles, il ressort que :

- les modèles d'arbre sont plus sensibles aux effets des traitements sylvicoles et mieux adaptés à leur simulation (EK et MONSERUD, 1979);

- les modèles d'arbre indépendants des distances sont simples, robustes et ont un large spectre d'application (peuplements plurispécifiques et/ou inéquiennes), mais "ils ne peuvent pas bien rendre compte de la réaction des arbres à des situations exceptionnelles : dans le cas d'une répartition très irrégulière des arbres dans l'espace, les modèles d'arbre dépendants des distances s'avèrent plus pertinents" (HOULLIER et al, op. cit.).

- les modèles empiriques, incluant un indice de compétition, prédisent mieux la croissance (que ce soit en diamètre ou en hauteur) que des modèles semi-empiriques ou fonctionnels (MARTIN et EK, 1984);

- les modèles fonctionnels sont cependant plus aptes à être utilisés dans des peuplements quelconques, une fois mis au point, et il est souhaitable pour cette raison d'introduire une certaine base physiologique dans les modèles empiriques (EK et DUDEK, op. cit.).

L'approche "modèle d'arbre dépendant de la distance" est celle qui nous paraît la plus prometteuse en forêt tropicale, dans le contexte que nous avons décrit plus haut (elle est mieux adaptée, en particulier, à la simulation des traitements sylvicoles), même si la plupart des chercheurs ont, dans ce domaine, opté pour des modèles de peuplement ou d'arbre indépendants des distances (ADLARD, 1988) :

- parce que la forêt dense humide tropicale constitue un système trop complexe,
- parce que des modèles plus précis nécessitent la collecte sur le terrain d'un très grand nombre de données,
- parce que leur mise en oeuvre nécessite d'importants moyens informatiques.

Nous nous contenterons pour l'instant, dans le cadre de ce travail, d'attaquer le problème par un "bout", et de nous intéresser à l'un des compartiments indispensables à l'édification d'un modèle d'arbre : celui qui concerne l'effet de l'environnement sur la croissance d'un individu.

Il s'agit pour nous de recenser les différentes méthodes qui ont été utilisées en forêt tempérée, et de voir dans quelle mesure nous pourrions adapter certaines d'entre elles au cas qui nous intéresse : celui de la forêt dense tropicale humide.

2 - STATUT SOCIAL, RELATIONS SOCIALES ET COMPETITION : QUELQUES PRECISIONS

On entend généralement par "statut social" d'un arbre la position de son houppier par rapport à celui de ses voisins. KRAFT (1888, cité par ASSMANN, 1970 et par DANIEL et al, 1979), dont la classification a servi de base à beaucoup d'autres, distingue ainsi en peuplement équienne monospécifique les arbres émergents, dominants, codominants, intermédiaires et dominés.

ASSMANN (op. cit.), se demandant pour quelle(s) raison(s) une telle différenciation s'établit entre les arbres, résume à l'aide du schéma n°1 (voir p.3) les différents facteurs pouvant influer sur le devenir d'un individu. Au sein d'un peuplement, les éléments importants à considérer vont être, outre le patrimoine génétique de l'arbre définissant ses potentialités intrinsèques, la nature du substrat sur lequel il se développe, et sa situation d'accès aux ressources, qu'il s'agisse de la lumière, de l'eau ou des nutriments (ASSMANN parle de "bonne ou mauvaise position"). Ces trois éléments nous sont plus ou moins accessibles :

- au travers de l'appartenance à une espèce, à une variété, voire à un clone, pour ce qui concerne le premier;

- au travers de sondages et d'analyses pédologiques, pour le second (cet aspect est inclus dans les modèles sous forme d'indice de fertilité, ou d'indice de site - ce dernier prenant également en compte la valeur génétique du peuplement -);

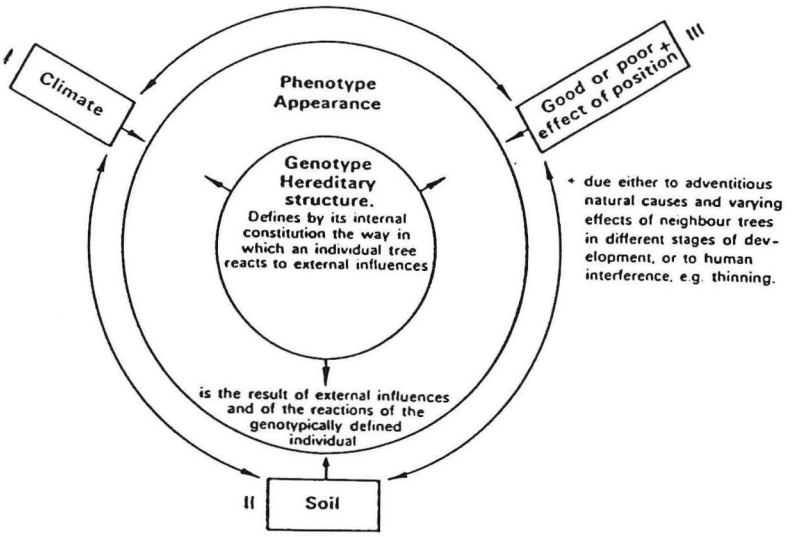


Schéma n°1 : Eléments influençant la croissance d'un arbre (ASSMANN, 1970).

- au travers de la qualification et, si possible, de la quantification des relations que l'individu entretient avec ses voisins pour le dernier.

Ces relations, qui conditionnent en bonne (?) partie le devenir de l'arbre, et notamment son "statut social", peuvent revêtir différents aspects que JACQUARD (1968) décrit ainsi (tableau n°1) :

NATURE DES RELATIONS SOCIALES	EFFET			
	d'hétéro-rencontre		*de séparation*	
	A	B	A	B
1) Neutralisme ou indépendance	0	0	0	0
2) Compétition	-	-	0	0
3) Mutualisme	+	+	-	-
4) Mutualisme partiel	+	+	0	-
5) Proto-coopération	+	+	0	0
6) Commensalisme	+	0	-	0
7) Proto-commensalisme	+	0	0	0
8) Amensalisme ou antibiose	0	-	0	0
9) Parasitisme strict	+	-	-	0
10) Antagonisme	+	-	0	0

Tableau n°1 - Les relations sociales chez les végétaux (JACQUARD, 1968). *A et B désignent 2 individus, appartenant à la même espèce ou à des espèces différentes; +, 0, - : effet, sur la croissance de chaque individu, de la proximité ou de l'éloignement de l'autre.*
(Remarque : mutualisme et mutualisme partiel peuvent être regroupés sous le terme de symbiose).

ILLY et LEMOINE (1970, cités par BACHACOU et DECOURT, 1976) utilisent le terme de "concurrence", repris par un certain nombre d'auteurs, pour qualifier la situation 2. JACQUARD, citant W.M. MALCOM (1966), précise que "un accord étendu semble pouvoir se faire sur une définition de la situation de compétition, dans sa nature, basé sur l'apparition d'effets déprimants entraînés par la mise en présence des organismes, relativement à ce qui se passe lorsqu'ils sont séparés" et propose donc de réunir sous ce terme de "compétition" les relations de type 2, 8, 9 et 10. C'est dans ce sens que nous l'entendrons par la suite.

A priori, au sein d'un peuplement, ce sont essentiellement des phénomènes de compétition qui contrôlent l'accès d'un individu aux ressources qui lui sont nécessaires, et prévoir l'évolution de cet individu, c'est avant tout être capable de quantifier ces phénomènes le mieux possible : d'où de nombreuses tentatives pour mettre au point des "**indices de compétition**", qui, dans une étape ultérieure, sont inclus dans les modèles pour moduler la croissance des arbres (cf. par exemple COURBAUD,1991, qui décrit 8 modèles, intégrant la compétition à un niveau de plus en plus fin) et prévoir la mortalité.

Il est cependant évident, du moins en peuplement naturel et en tout cas en forêt dense tropicale, que d'autres types de relation peuvent jouer un rôle important, notamment les relations de commensalisme (types 6 et 7) : nous y reviendrons au chapitre 4.

3 - LES INDICES DE COMPETITION

3.1. Description et typologie.

Ces indices représentent une tentative de quantification :

- soit de l'effet a priori négatif exercé par ses voisins sur un sujet dont on cherche à prédire la croissance : il s'agit alors d'indices de "stress", dont on s'attend à ce qu'ils soient corrélés négativement avec elle (cas de la majorité des indices, indices mesurant une densité locale ou indices sans dimension);

- soit de l'avantage compétitif qu'un sujet possède sur ses voisins : indices de "potentialité", corrélés positivement avec la croissance (indices mesurant des superficies, des degrés d'éclairement de houppiers, ou indices sans dimension).

Emboîtant le pas à des auteurs tels que JOHNSON (1973), OTTORINI (1978), DANIELS (1986), DREYFUS (1988), nous présentons, dans les paragraphes qui suivent, les principaux indices mis au point depuis les années 50. Nous apportons ensuite quelques éléments pouvant permettre de se faire une idée de leur efficacité, et tentons d'en dégager des enseignements.

Nous utiliserons, tout au long de ce rapport, les mêmes variables descriptives, décrites sur les schémas n° 2 à 4 p.6 et ci-dessous :

D : diamètre	**L** : distance entre 2 arbres
C : circonférence	**R** : rayon de la zone d'influence
ST : surface terrière	**A** : superficie de la zone d'influence
H : hauteur totale	**a** : superficie d'un chevauchement
h : longueur du houppier	**d** : largeur d'un chevauchement
CL : largeur du houppier	**N** : nombre total de tiges du peuplement
CR : rayon de la couronne	**n** : nombre total de tiges d'une placette
PC : projection de la couronne	**nc** : nombre de compétiteurs

NB. L'indice "i" est réservé au sujet, l'indice "j" au compétiteur.

Il existe deux grandes familles d'indices : les indices indépendants, et les indices dépendants de la distance.

3.1.1. Les indices indépendants de la distance.

Le calcul de ces indices ne nécessite aucune connaissance sur la position des arbres du peuplement étudié, ce qui présente en particulier l'avantage de permettre le travail avec des données issues d'inventaires classiques de terrain . Nous en avons réuni quelques exemples dans le tableau n°2, p.7 .

3.1.1.1. Indices basés sur la dimension des couronnes.

1) Le "Crown Competition Factor" (CCF) de KRAJICEK et al (1961).

Ayant constaté que :

- lorsque des arbres poussent en situation isolée (et ne subissent donc a priori aucune concurrence pour l'accès aux ressources), il existe une relation étroite entre leur diamètre à 1m30 et l'extension de leur couronne :

$$CL_{imax} = aD_i + b \qquad (1),$$

relation vérifiée par les auteurs pour trois espèces feuillues et une espèce résineuse (avec des coefficients de corrélation variant de 0,966 à 0,991), ainsi que par VEZINA (1963) pour une autre espèce résineuse (r=0,960);

- lorsque les arbres poussent en peuplement, cette extension est plus réduite, à site, âge et diamètre équivalents,

et ayant considéré que cette différence était essentiellement due aux effets de la compétition, ces auteurs ont proposé une mesure de la densité d'un peuplement qui s'exprime de la manière suivante :

$$CCF = \frac{100}{S} \sum_{i=1}^{N} MCA_i \quad , \quad \text{avec } MCA_i = \frac{\pi\,(CL_{imax})^2}{4}$$

et S (superficie du peuplement) exprimée dans la même unité que CL_{imax}. MCA signifie "Maximum Crown Area" et représente la surface maximum qu'un arbre occuperait en l'absence de toute compétition. Le CCF estime "the area available to the average tree in the stand in relation to the maximum area it could use, if it were open-grown" (KRAJICEK et al, op. cit.) et donne donc une indication sur la pression de compétition globale(indice de stress) qui règne au sein du peuplement.

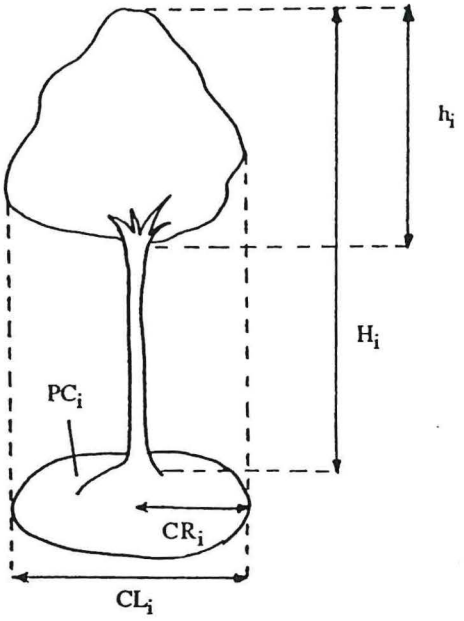


Schéma n°2 - Principales notations utilisées.

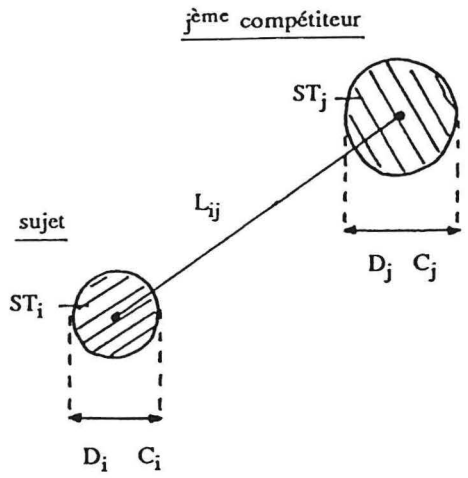


Schéma n°3 - Principales notations utilisées.

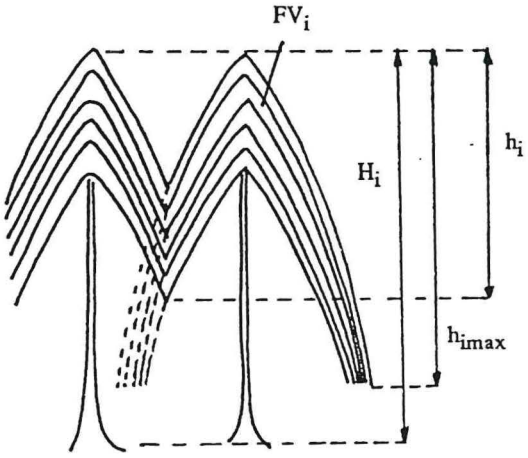


Schéma n°4 - Représentation du volume foliaire.
(d'après MITCHELL, 1975)

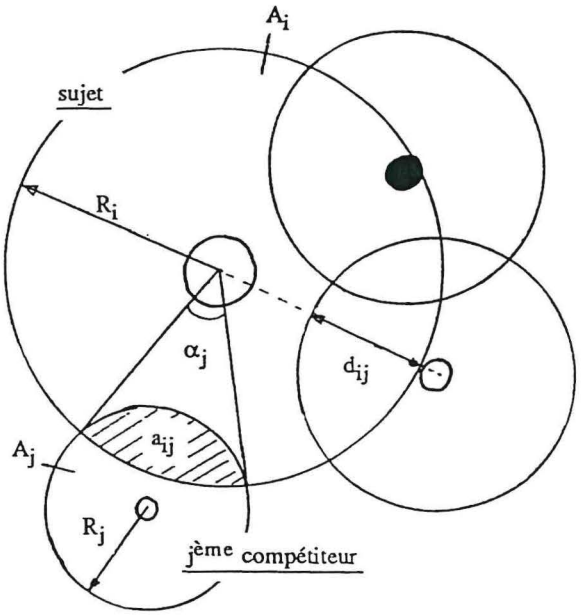


Schéma n°5 - Zones d'influence et chevauchements

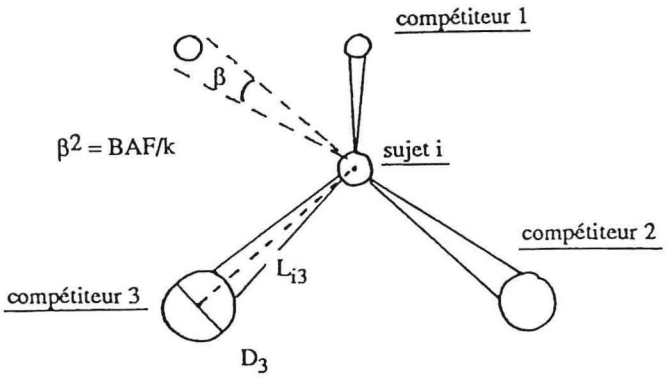
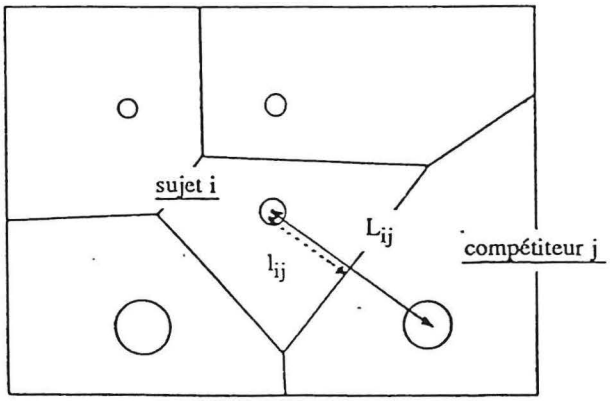


Schéma n°6 - Sélection des compétiteurs par la méthode du relascope de BITTERLICH.
(d'après DANIELS & al, 1986)



$l_{ij} = 1/2\ L_{ij}$

Schéma n°7 - Polygônes non pondérés.
(d'après DANIELS & al, 1986)

MESURE	AUTEUR(S)	EXPRESSION DE L'INDICE	DÉSIGNATION DES COMPÉTITEURS	VARIABLES PRISES EN COMPTE	DIMENSION ÉTUDIÉE	PEUPLEMENT(S) ÉTUDIÉ(S) PAR LES AUTEURS
DENSITÉ GLOBALE	KRAJICEK & al (1961)	"CROWN COMPETITION FACTOR" (CCF) $CCF = \frac{100}{S} \sum_{i=1}^{N} MCA_i$, estimation de la restriction moyenne de l'espace vital d'un arbre en peuplement.	Densité globale → mesure d'une pression globale sur l'ensemble du peuplement.	D_i	2	Équienne, monospécifique ou plurispécifique. Feuillus et résineux. Tous âges.
COMPÉTITION CUMULÉE	MITCHELL (1969)	$IC = \frac{CL_i}{CL_i \max.}$	Non définis	H_i	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : jusqu'à 50 ans.
	MITCHELL (1975)	$IC = \frac{FV_i}{FV_i \max.}$	Non définis	H_i	3	Inéquienne (naturel), monospécifique. Résineux. Age : 5 à 60 ans.
	DANIELS & BURKHART (1975)*	"CROWN RATIO" (cr) $cr = \frac{h_i}{H_i}$	Non définis	H_i, h_i	1	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : ≈ 20 ans.
COMPÉTITION INSTANTANNÉE	STENEKER & JARVIS (1963)	IC = (2), avec E = ST	Situés dans une placette circulaire de rayon fixé, en général centrée sur le sujet.	D_j	2	Inéquienne, plurispécifique. Feuillus et résineux. Age : 40 à 70 ans.
	GLOVER & HOOL (1979)	"BASAL AREA INDEX" (BAI) BAI = (3), avec E = D		D_i, D_j	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : ≈ 30 ans.
	DANIELS & al (1986)	IC = (3), avec E = ST		D_i, D_j	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Ages : ≤ 20 ans.
	DANIELS & al (1986)	IC = (3), avec E = H		H_i, H_j	1	
	HIX & LORIMER (1990)	IC = (3), avec E = H	Situés dans une placette circulaire de rayon fixé, seuls les dominants et codominants sont pris en compte.	H_i, H_j	1	Inéquienne, plurispécifique. Feuillus. Age : 4 à 42 ans.

Tableau n° 2 : INDICES INDÉPENDANTS DE LA DISTANCE.

* cités par DANIELS (1976).

Au cours de la vie de ce dernier, il évolue à peu près de la façon suivante :

- $0 < CCF < 100$: individus en croissance " libre", couronnes non jointives;
- $CCF = 100$: fermeture du couvert;
- $100 < CCF <= CCF_{max}$: la compétition intervient dans la croissance des individus ; la valeur du CCF_{max} variant avec les espèces.

Le CCF peut ainsi constituer un guide pour les interventions en éclaircie, mais surtout (ce qui est important pour notre propos) il fait pour la première fois usage d'une idée très séduisante, celle de rendre compte de la compétition s'exerçant sur un arbre par la différence observée entre ses comportements en situation isolée et en peuplement. Cette idée sera reprise par de nombreux auteurs, sous une forme ou sous une autre.

2) Les indices de MITCHELL (1969,1975).

Reprenant le raisonnement de KRAJICEK et al ("the width of the crown of an individual tree relative to the width of the crown of the same tree had it grown without appreciable competition is a satisfactory measure of suppression" (MITCHELL, 1969)), MITCHELL utilise deux ratios : CL_i/CL_{imax} (1969) et FV_i/FV_{imax} (1975), FV_i étant le volume foliaire de l'individu considéré (voir schéma n°4 p.6). CL_i et FV_i sont obtenus à l'aide d'équations reliant la longueur des branches à la distance entre le bourgeon terminal et les branches considérées, les valeurs maximum étant obtenues pour des distances base de la couronne (de largeur CL_i) / bourgeon terminal proches de la hauteur totale.

MITCHELL fait remarquer que ces indices mesurent davantage une "compétition cumulée" qu'une compétition instantanée : ils intègrent en effet la pression environnementale subie par les individus au cours de leur développement.

3) Le "Crown Ratio" (cr) de DANIELS et al (1975, cité par DANIELS, 1976).

Cet indice, utilisé dans des peuplements de résineux, traduit, comme les indices de MITCHELL, une compétition cumulée. Il s'agit du ratio:

$$cr = h_i/H_i \quad \text{(voir schéma n°4 p.6)}^* .$$

Cet indice diminue lorsque la base du houppier meurt, et "remonte", phénomène qui ne se produit pas lorsque l'individu pousse en situation isolée (l'ensemble du houppier est éclairé).

NB. Tous les indices présentés par la suite sont des indices établis pour rendre compte d'une compétition "instantanée" : ils font intervenir les voisins en tant qu'acteurs explicites de la compétition à un moment donné, et posent un problème fondamental, plus ou moins bien résolu selon les auteurs : celui du choix des voisins "compétiteurs".

3.1.1.2. Indices utilisant la surface terrière (donc le diamètre) et la hauteur.

D'une manière générale, ces indices sont de la forme :

$$IC = \sum_{j=1}^{nc} E_j \qquad (2) \qquad \text{ou } IC = \frac{E_i^b}{\left(\sum_{j=1}^{n} E_j^b\right) / n} \qquad (3),$$

* Un autre ratio du même type est utilisé en Allemagne, il s'agit du "facteur d'espacement" : $f = H_i/D_i$ (BOUCHON et PARDE, 1988).

E représentant la surface terrière, le diamètre ou la hauteur et b=1 ou 2. Voir tableau n°2, p.7.

Ici, les auteurs considèrent que la compétition s'exerce dans un cercle de rayon R_i (défini de manière variable), et que tous les voisins présents en-deçà des limites de ce cercle sont des compétiteurs. Cela prête évidemment à discussion, et de nombreux chercheurs ont essayé d'aborder le problème de manière moins "abrupte". Ce qui nous conduit à la deuxième grande classe d'indices :

3.1.2. Les indices dépendants de la distance.

Le calcul de ces indices fait intervenir la distance entre les arbres, il est donc indispensable de connaître leurs coordonnées dans un plan horizontal ce qui, bien entendu, alourdit considérablement le travail de terrain (collecte des données).

Nous avons distingué, dans les paragraphes qui suivent, 5 sous-familles d'indices dépendants de la distance. Les dénominations utilisées pour les 3 premières sont celles de DANIELS et al (1986).

3.1.2.1. Indices de chevauchement ("Overlap indices").

Le choix des compétiteurs et l'expression de la compétition reposent ici sur le concept de "cercle de compétition" ou de "zone d'influence" (concept issu des travaux de AALTHONEN, 1926 et ROGERS, 1935, cités par BESSE, 1984). "Chaque arbre est affecté d'une zone d'influence circulaire, qui est une abstraction censée représenter la surface maximum d'étendue horizontale qu'il pourrait utiliser (dans l'état actuel) pour sa croissance" (OTTORINI 1978).

Les compétiteurs sont alors les arbres dont les zones d'influence "chevauchent" celle du sujet, et l'importance de ces chevauchements est utilisée pour quantifier la compétition subie par ce dernier (voir schéma n°5 p.6). Pour cela, les indices prennent en compte :

- la plus grande largeur de chevauchement, d_{ij} (STAEBLER, 1951, cité par JOHNSON, 1978 et OTTORINI, 1984);
- l'angle sous-tendu par le chevauchement, α_j (NEWNHAM, 1964, cité par JOHNSON, op. cit.);
- la superficie du chevauchement, a_{ij} (ARNEY, 1973, cité par SMITH et BELL, 1983);
- la superficie pondérée du chevauchement, la formule générale étant alors de la forme :

$$IC = \frac{b_1}{A_i} \sum_{j=1}^{nc} a_{ij} \left(\frac{E_j}{E_i}\right)^{b2} \qquad (4),$$

avec E variable descriptive, b_1 et b_2 constantes. Voir tableau n° 3, p.10.

La difficulté principale consiste bien sûr à définir la zone d'influence... On retrouve chez NEWNHAM, ARNEY et BELLA (1971) et, de façon indirecte, chez EK et MONSERUD (1974), l'idée de KRAJICEK et al (voir § 3.1.1.1), les autres auteurs reliant l'extension de cette zone à différentes variables individuelles (D_i, H_i, CL_i) de manière plus ou moins arbitraire.

AUTEUR(S)	EXPRESSION DE L'INDICE	RAYON DE LA ZONE D'INFLUENCE	VARIABLES PRISES EN COMPTE	DIMENSION ÉTUDIÉE	PEUPLEMENT(S) ÉTUDIÉ(S) PAR LES AUTEURS
STAEBLER (1951)*	4 indices testés : $IC = \sum_{j=1}^{n_c} (d_{ij})^b$; $IC = \sum_{j=1}^{n_c} (d_{ij})^b D_j$, b prenant les valeurs 1 et 2.	$2R_i = a(D_i) + k$, • a, k coefficients arbitraires.	(d_{ij}), D_j	2	Inéquienne, monospécifique. Résineux.
NEWNHAM (1964)*	$IC = \frac{1}{2\pi} \sum_{j=1}^{n_c} \left[\alpha_j \frac{R_j}{R_i} \right]$ (α_j en radians). Voir schéma n° 5 p.	$2R_i = a(D_i)k + b$, avec : • a, b = coeff. de régression de l'équation (1), • k = fonction de l'âge et de l'espacement initial des arbres.	(α_j), D_i, D_j	2	Monospécifiques. Résineux.
ARNEY (1973)**	"COMPETITIVE STRESS INDEX" (CSI) $CSI = 100 \frac{\sum_{j=1}^{n_c} a_{ij} + A_i}{A_i}$	$2R_i = a(D_i) + b$, avec : • a, b : coeff. de régression de l'équation (1).	(a_{ij}), D_i	2	Équienne et inéquienne. Résineux.
FRITTS (1956)*	IC = (4), avec : • $b_1 = 100$ et • $b_2 = 0$	$R_i = D_i$, avec R_i en pieds et D_i en pouces.	(a_{ij}), D_i	2	Monospécifique. Feuillu.
GERRARD (1967)	"COMPETITION QUOTIENT" (CQ) CQ = (4), avec : • $b_1 = 100$ et • $b_2 = 0$	$R_i = bD_i$, avec : • R_i en pieds, D_i en pouces, • b = fonction de l'espèce considérée.			Inéquienne, plurispécifique. Feuillus. Age : 80 à 300 ans.
KEISTER (1971)*	IC = (4), avec : • $b_1 = 100$ et • $b_2 = 0$	$R_i = \frac{H_i CL_i}{H_i - h_i}$	(a_{ij}), H_i, h_i, CL_i	pseudo 3***	Monospécifique. Résineux.
BELLA (1971)	"COMPETITIVE INFLUENCE ZONE OVERLAP" (CIO) CIO = (4) avec : • $b_1 = 1$; • E = D ; • b_2 = variable, de 1,2 à 2 en fonction des espèces considérées.	$2R_i = \left[a(D_i)+b\right]k$, avec : • a, b = coeff. de régression de l'équation (1), • k = fonction de l'espèce, du site, et de l'âge des arbres.	(a_{ij}), D_i	2	Équiennes, monospécifiques. Résineux, feuillus. Age : 14 à 65 ans.
EK & MONSERUD (1974)	IC = (4) avec : • $b_1 = 1$; • E = (CR).H ; • $b_2 = 1$ Indice pondéré ensuite par un facteur de tolérance à l'ombrage.	R_i = fonction de la surface d'expansion maximum de la couronne d'un individu de même hauteur qui se serait développé en situation isolée.	(a_{ij}), CR_i, H_i, H_i max.	3	Équiennes et inéquiennes, mono et plurispécifiques. Feuillus et résineux.

Tableau n° 3 : INDICES DÉPENDANTS DE LA DISTANCE : indices de chevauchement.

* cités par JOHNSON (1978). ** cité par SMITH & BELL (1983). *** l'indice est un rapport de superficie, mais il exprime une compétition dans les 3 dimensions.

3.1.2.2. Indices utilisant les ratios taille/distance ("Size ratio-distance indices").

La formulation de ces indices repose sur le principe qu'un arbre de gros diamètre éloigné du sujet exerce en théorie une pression de compétition équivalente à celle d'un arbre de petit diamètre, proche du sujet.

On peut réunir ces indices sous une formule générale (voir tableau n°4 p.12) :

$$IC = b_1 \sum_{j=1}^{nc} \frac{D_j^{b2}}{D_i^{b3}} * \frac{E_j}{L_{ij}^{b4}} \quad (5),$$

E étant une variable descriptive et b_1, b_2, b_3 et b_4 des constantes. Le mode de désignation des compétiteurs sépare alors les auteurs en deux groupes:

- ceux qui utilisent des placettes circulaires de rayon fixé, centrées sur le sujet (voir § 3.1.1.2.);

- ceux qui utilisent la méthode du relascope de BITTERLICH ("angle-count").

Ces derniers ont mis à profit les travaux de BITTERLICH (1947, cité par SPURR, 1962 et JOHNSON, op. cit.), repris par la suite par GROSENBAUGH (1952, 1953, cité par LEMMON et SCHUMACHER, 1962 et JOHNSON, op. cit.). BITTERLICH estimait la densité locale d'un peuplement autour d'un point en comptant, à l'aide d'un relascope, les arbres dont le diamètre "apparent" à 1m30 (rapport D_j/L_{ij}) dépassait une valeur fixée a priori. Cette valeur dépendant du "BAF" (Basal Area Factor), surface terrière d'un arbre relative à la surface d'un cercle centré sur le point de comptage et passant par l'arbre en question (voir schéma n°6, p.6).

Dans le cadre des études sur la compétition, le point de comptage coïncide avec la position du sujet. Le BAF "critique" (valeur en-deçà de laquelle l'influence d'un arbre est jugée négligeable sur le sujet : LEMMON et SCHUMACHER (1962), après en avoir testé plusieurs, retiennent un BAF de 10 ft^2/acre dans des peuplements de Pinus ponderosa) étant fixé, tous les arbes ayant un BAF supérieur sont repérés et considérés comme des compétiteurs.

3.1.2.3. Indices de polygônes ("Polygon indices").

Le concept utilisé ici est proche de celui de la "zone d'influence", dans la mesure où l'on fait appel à une représentation de l'espace utilisé par un arbre pour se développer : BROWN (1965, cité par MOORE et al, 1972, et de nombreux autres) a ainsi défini l'"APA" (Area Potentially Available) tandis que BOUCHON (1969) parle d'"espace vital".

Pour tous les auteurs concernés, cet "espace vital" a la forme d'un polygône entourant le sujet, les côtés de ce polygône étant perpendiculaires aux segments joignant le sujet à ses voisins, et situés à une distance variable (l_{ij}) du dit sujet : voir schémas n°7 et 8, p.6 et p.13. Les compétiteurs sont automatiquement définis comme étant les voisins qui participent à la construction du polygône. La surface de ce dernier, ou son volume, sont alors considérés comme des indicateurs de la pression de compétition s'exerçant sur le sujet.

AUTEUR(S)	EXPRESSION DE L'INDICE	DÉSIGNATION DES COMPÉTITEURS	VARIABLES PRISES EN COMPTE	DIMENSION ÉTUDIÉE	PEUPLEMENT(S) ÉTUDIÉ(S) PAR LES AUTEURS
STENEKER & JARVIS (opp. cit.)	4 indices testés : IC = (5), avec : • $b_1 = b_2 = E_j = 1, b_3 = 0, b_4 = 2$; • $b_1 = E_j = 1, b_3 = 0, b_2 = b_4 = 2$; • $b_1 = b_2 = b_4 = E_j = 1, b_3 = 0$; • $b_1 = b_4 = E_j = 1, b_3 = 0, b_2 = 2$.	Situés dans une placette circulaire de rayon fixé, centrée sur le sujet.	D_j, L_{ij}	2	Inéquienne, plurispécifique. Feuillus et résineux. Age : 40 à 70 ans.
HAMILTON (1969)	IC = (5), avec : • $b_1 = 1000, b_2 = b_3 = E_j = 1, b_4 = 2$; • $b_1 = b_2 = b_3 = 1, b_4 = 2, E_j = CR_j$.		D_i, D_j, L_{ij}, CR_j	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : 23 ans.
HEGYI (1974)	IC = (5), avec : $b_1 = b_2 = b_3 = b_4 = E_j = 1$.		D_i, D_j, L_{ij}	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Tous âges.
LEMMON & SCHUMACHER (1962)	non explicite dans l'article, vraisemblablement identique à celle de l'indice de SPURR*.	Méthode du relascope de BITTERLICH, pour des valeurs du BAF *** variables.	D_i, D_j, L_{ij}	2	Équienne, monospécifique. Résineux.
SPURR (1962)	"POINT DENSITY" IC = (5), avec : $b_1 = 75{,}625$ (indice exprimé en pieds carrés/acre), $b_2 = b_4 = 2, b_3 = 0$, $E_j = \frac{j - \frac{1}{2}}{n_c}$ **.		D_j, L_{ij}, (D_i)	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : 35 ans.
DANIELS (1976)	IC = (5), avec : • $b_1 = b_2 = b_3 = b_4 = E_j = 1$; • $b_1 = b_4 = E_j = 1, b_2 = b_3 = 2$; • $b_1 = b_2 = b_3 = E_j = 1, b_4 = 2$.		D_i, D_j, L_{ij}	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : moins de 20 ans.

Tableau n° 4 : INDICES DÉPENDANTS DE LA DISTANCE : indices utilisant les ratios taille/distance.

* le sujet est pris en compte dans le calcul.

** le sujet peut ou non être pris en compte dans le calcul.

*** "BASAL AREA FACTOR". Voir texte.

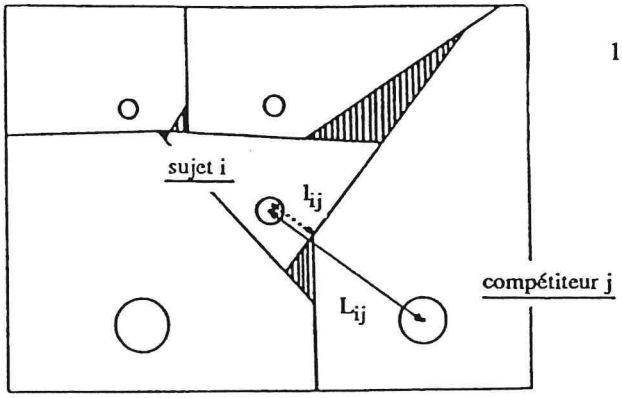


Schéma n°8 - Polygônes pondérés.
(d'après DANIELS & al, 1986)

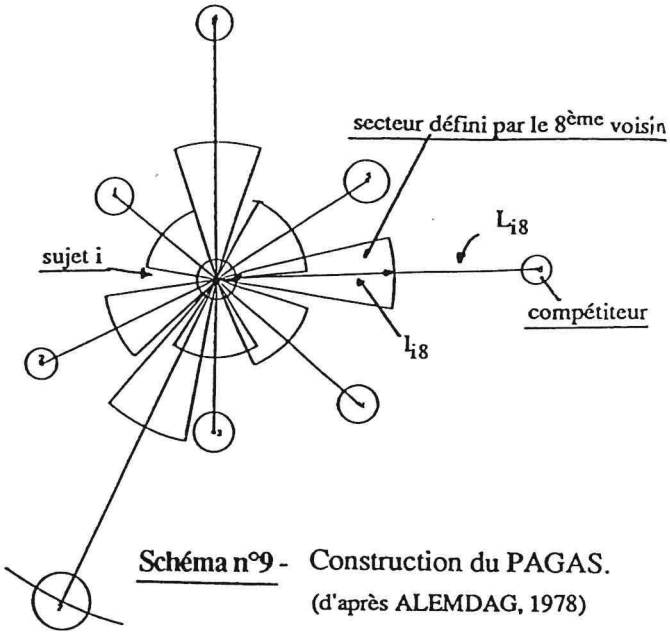


Schéma n°9 - Construction du PAGAS.
(d'après ALEMDAG, 1978)

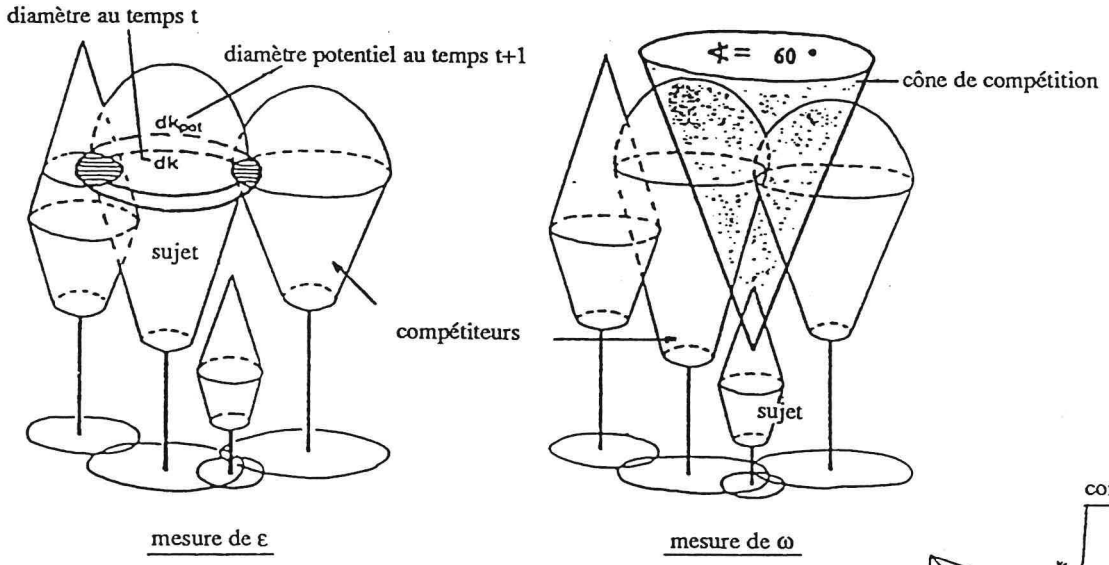


Schéma n°10 - Double indice de PRETZSCH (d'après PRETZSCH, 1990)

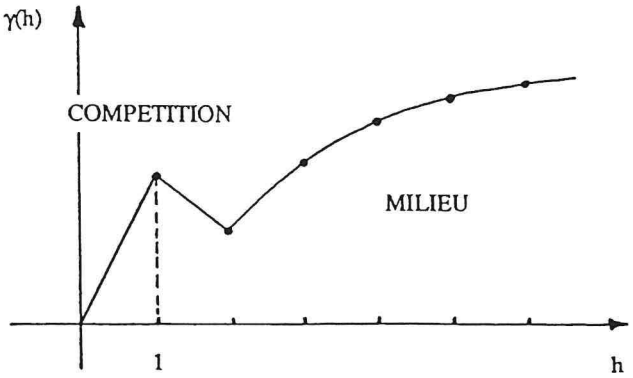


Schéma n°11 - Variogramme théorique
(d'après BACHACOU & DECOURT, 1976)

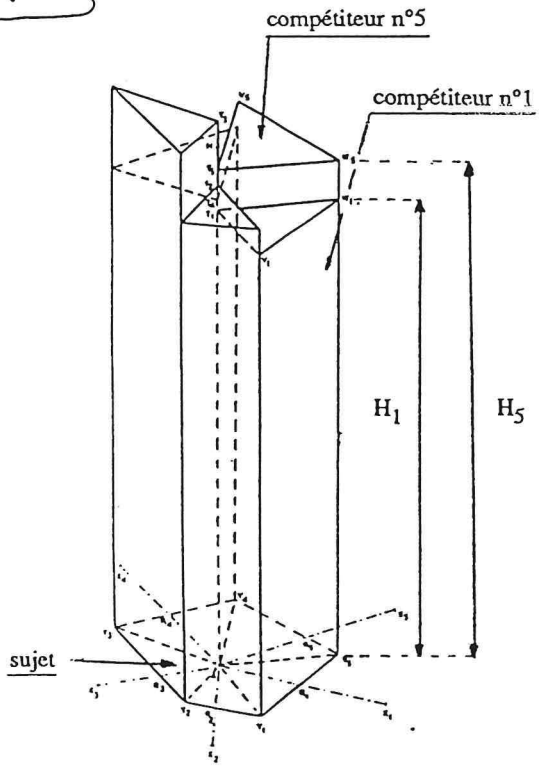


Schéma n°12 - Polygône 3 D
(d'après JACK, 1967)

Tout le problème consiste à construire judicieusement le polygône, c'est-à-dire à déterminer la longueur l_{ij}. La plupart des formules utilisées sont des variantes de l'expression générale suivante :

$$l_{ij} = \frac{E_i^b}{E_i^b + E_j^b} * L_{ij} \quad (6),$$

avec E variable descriptive et b constante (voir tableau n°5, p.15). On peut regrouper les auteurs en deux catégories, selon qu'ils estiment la compétition à l'aide de la superficie, ou du volume de ces polygônes.

Dans le cadre de cette sous-famille d'indices, il faut noter tout particulièrement le travail de NANCE et al (1987). Ces auteurs, ayant fait remarquer (comme MOORE et al, op. cit., dans la conclusion de leur article) qu'en construisant les polygônes à l'aide de relations du type (6) on obtenait, pour certains arbres, des espaces vitaux anormalement grands (problème des voisins de chablis par exemple) ont proposé d'introduire une "fonction de contrainte", dépendant du diamètre du sujet, du "crown ratio" (h_i/H_i, voir § 3.1.1.1.) moyen des arbres du peuplement, et du "crown ratio" moyen maximum potentiel de ces arbres, destinée, au-delà d'une certaine valeur de (6), à limiter l'extension de l'espace vital du sujet en tenant compte de ses potentialités. Le polygône est alors construit à partir de l'expression :

$$l_{ij} = \min((6), f(i)),$$

f(i) étant la valeur de la fonction de contrainte pour le sujet.

Remarque. ADLARD (1973) utilise des polygônes construits de façon complexe : les côtés sont positionnés perpendiculairement aux segments joignant sujet et voisins, puis déformés (brisés) le long de ces segments par une pondération de type (6), calculée à l'aide de la surface terrière. Ses polygônes ont ainsi deux fois plus de côtés que ceux des autres auteurs :

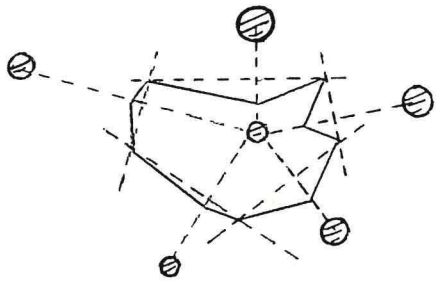


Schéma n°13. Polygônes de ADLARD.

3.1.2.4. Indices mixtes.

Il s'agit d'indices complexes, construits en combinant plusieurs méthodes :

* "Zone Count" de OPIE (1968).

L'indice est un indice de chevauchement : IC = (4), avec b_1 = BAF et b_2 = 0, mais la zone d'influence est déterminée à l'aide d'un relascope de BITTERLICH. Le rayon de la zone associée à chaque arbre correspond à la distance depuis laquelle cet arbre est vu avec un relascope sous un angle constant, fixé empiriquement à travers la valeur du BAF auquel il correspond.

AUTEUR(S)	EXPRESSION DE L'INDICE	CONSTRUCTION DU POLYGONE	VARIABLES PRISES EN COMPTE	DIMENSION ÉTUDIÉE	PEUPLEMENT(S) ÉTUDIÉ(S) PAR LES AUTEURS
BROWN (1965)*	"AREA POTENTIALLY AVAILABLE" (APA) $IC = \frac{1}{APA}$.	$l_{ij} = \frac{1}{2} L_{ij}$. Correspond à la tessellation de VORONOÏ (ou de DIRICHLET).	L_{ij}	2	Non précisé.
MOORE & al (1972)	IC = APA	l_{ij} = (6), avec E = D et b = 2.	D_i, D_j, L_{ij}	2	Inéquiennes, plurispécifiques. Feuillus.
ALEMDAG (1978)	"PROPORTIONALLY AVAILABLE GROWING SPACE AREA OF POLYGON" (PAGAP) $IC = \frac{n_c}{PAGAP}$	l_{ij} = (6), avec E = D et b = 1.	D_i, D_j, L_{ij}	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : ≈ 50 ans.
PELZ (1978)**	IC = APA	l_{ij} = (6), avec : - E = H - E = DH - E = D^2H et b : non précisé.	D_i, D_j, H_i, H_j, L_{ij}	pseudo 3***	Non précisé.
DANIELS & al (1986, opp. cit.)	IC = APA	l_{ij} = (6), avec : - E = CR_i max - E = PC_i max obtenus selon la méthode de KRAJICEK et al (cf. équation (1)).	D_i, D_j, L_{ij}	2	Équienne, monospécifique. Résineux. Age : ≤ 20 ans.
NANCE & al (1987)	IC = APA	l_{ij} = min ((6), f(i)), avec : E = D, b = (0,2 ; 0,4 ; ... ; 4), f(i) = valeur de la fonction de contrainte. Voir texte.	D_i, D_j, H_i, h_i, L_{ij}	pseudo 3***	Équiennes, monospécifiques. Résineux. Ages : 6 à 20 ans.
JACK (1967)	$IC = \frac{1}{H_i} \sum_{j=1}^{n_c} APA_j H_j$ APA_j = surface de la portion de polygône (triangle) représentant la contribution du compétiteur j. $\sum_{j=1}^{n_c} APA_j$ = APA. Voir schéma n° 12 p	$l_{ij} = \frac{1}{2} L_{ij}$	H_i, H_j, L_{ij}	3	Peuplements équiennes plurispécifiques. Résineux. Ages : 29/36 ans et 67 ans.
PELZ (1978)**	IC = (APA) H_i	l_{ij} de type (6), E et b non précisés.	D_i, D_j, H_i, L_{ij}	3	Non précisé.

Tableau n° 5 : INDICES DÉPENDANTS DE LA DISTANCE : indices de polygônes.

* cité par MOORE & al (1972), entre autres. BROWN est le premier à avoir utilisé la méthode des polygônes pour estimer la densité locale dans un peuplement.

** cité par DANIELS & al (1986).

*** l'indice est une superficie, mais il exprime une compétition dans les 3 dimensions.

* "PAGAS" (Proportionally Available Growing-space Area of Sectors) de ALEMDAG (1978).

Les compétiteurs sont repérés avec un relascope de BITTERLICH. Chaque compétiteur détermine un "secteur", dont le rayon est calculé selon la formule (6) des indices de polygônes (E=D et b=1). La superficie du secteur est proportionnelle au rapport des projections, à une distance fixée, du diamètre du compétiteur considéré sur l'ensemble des compétiteurs (voir schéma n°9, p.13). Le PAGAS est la somme des secteurs ainsi déterminés.

3.1.2.5. Autres indices dépendants de la distance.

Certains auteurs, assimilant les houppiers des arbres à des formes géométriques simples (cônes, sphères, paraboloïdes), les modélisent à l'aide d'équations de profil, qui leur permettent par ailleurs de calculer des indices en 3 dimensions pouvant rendre compte soit de la "compétitivité" des sujets, soit de la pression de compétition qu'ils subissent.

On peut ainsi citer :

- HAMILTON (1969), qui a utilisé le "CSA" (Crown Surface Area), surface latérale de houppiers d'Epicéas de Sitka (assimilés à des cônes);

- HATCH et al (1975) et leur indice "ECSA" (Exposed Crown Surface Area) :

$$ECSA_i = \sum_{j=1}^{n} \frac{CSA_{ij}}{H_i - h_i} * \frac{ST_i}{ST_j} ,$$

avec CSA_{ij} = surface latérale de la couronne du sujet (assimilée à un cône) directement exposée à la lumière, quand cette lumière est partiellement arrêtée par le jème compétiteur (les arbres étudiés sont des Pins);

- PRETZSCH (1990, cité par MORTIER, 1990 et COURBAUD, 1991) qui utilise, sur des peuplements mélangés (Epicéas, Sapins et Hêtres), un double indice de compétition (voir schéma n°10, p.13) pour rendre compte à la fois de la compétition pour l'espace ("facteur d'enserrement latéral du houppier", ε) et de la compétition pour la lumière ("facteur d'ombrage", ω). COURBAUD insiste, à ce sujet, sur la nécessité de s'intéresser à la direction du rayonnement incident et fait une proposition dans ce sens, en s'inspirant d'un indice fonctionnel complexe élaboré par SLOBODA et PFREUNDT (1989, cités par COURBAUD).

L'équation de profil peut également être obtenue expérimentalement : SMITH (1991a, 1991b) utilise une méthode semblable à celle de MITCHELL (op. cit., voir § 3.1.1.1.) pour établir une équation reliant la longueur des branches à leur distance au bourgeon terminal (peuplements de Pins). Son indice de compétition, l'"ESA" (Exposed Surface Area) représente la partie de la surface latérale du houppier du sujet non masquée par les couronnes des voisins.

3.1.3. Indices divers.

Nous avons réuni dans ce dernier paragraphe quelques indices originaux, difficiles à rattacher aux précédents.

3.1.3.1. L'estimateur de LATHAM (1972).

LATHAM a appliqué la méthode de l'"angle count" de BITTERLICH à la dimension verticale! Il se sert de couples stéréoscopiques de photographies aériennes prises à grande échelle, et de lunettes stéréoscopiques sur lesquelles sont fixées deux images mobiles capables de reconstituer un cône inversé de dimensions appropriées. La pointe du cône étant placée à la base d'un arbre, tous les voisins dont le feuillage pénètre dans le cône peuvent être considérés comme des compétiteurs (on n'est pas loin du "facteur d'ombrage" de PRETZSCH !).

3.1.3.2. Les variogrammes.

Dans le domaine forestier, les variogrammes ont surtout été utilisés pour mettre en évidence des structures dans les peuplements (BOUCHON, 1979, LOFFEIER, 1989, MORTIER, 1990). Partant du principe que la compétition devait se traduire par l'apparition de structures particulières, à une échelle peut-être différente de celles qu'induisent les effets de milieu, BACHACOU et DECOURT (1976) ont proposé d'étudier le phénomène par cette méthode dans des plantations d'espèces diverses. Ils ont ainsi défini un indice de compétition à partir de la première valeur des variogrammes obtenus (voir schéma n°11 p.13) :

$$IC = (\gamma(h)-s^2) / s^2) \text{ pour } h=1,$$

avec $\gamma(h) = \frac{1}{2N}\sum_{ij}(E_i-E_j+h)^2$, E étant une variable mesurée sur les arbres (croissance en diamètre, dans le cas de cette étude), N le nombre de couples d'arbres existant dans le peuplement, h la distance entre les membres du couple et s^2 la variance totale de la variable mesurée.

Il faut noter que SAKAI et al (1966) ont approché les problèmes de compétition dans une plantation de Cryptomeria japonica de manière très semblable, en étudiant les corrélations existant entre 2 ou 3 voisins d'une même rangée pour une variable donnée (diamètre et hauteur des arbres).

3.1.3.3. Indice utilisant la théorie des "champs écologiques" (WU et al, 1985, PUKKALA, 1986, cités par PUKKALA, 1990).

"According to this theory, a tree affects the availability of radiation, water and nutrient resources of the site through its roots, crowns and stems. Each part causes a field that can be describe mathematically (...). When combining the effects of all trees, a surface describing the spatial distribution of the availability of a resource is obtained" (PUKKALA, 1990).

Le calcul de l'indice de compétition affectant un sujet passe par la définition de fonctions décrivant en tout point (x,y) du plan la quantité de ressources disponibles et le prélèvement effectué en ce même point par les différents arbres du peuplement.

3.1.4. Discussion* .

Tous ces indices illustrent les multiples façons dont ont été abordés les deux problèmes fondamentaux que sont :

- le repérage des compétiteurs (quels sont les voisins "gênants" ?);
- l'expression appropriée de la pression de compétition subie par un individu (quelles variables faut-il prendre en compte ?).

3.1.4.1. Quels sont les compétiteurs ?

On pourrait reconstituer les étapes du raisonnement général, et situer ainsi les auteurs les uns par rapport aux autres.

Lorsqu'un arbre pousse en situation isolée, il développe racines et couronne dont les projections au sol peuvent être assimilées à des disques de rayon Rr_{max} (dont, sauf exception - cf. MITCHELL, op. cit., STIELL, 1970, entre autres, qui ont réalisé des excavations de systèmes racinaires - on ne sait pas grand chose, fonction en général du diamètre du tronc, de la hauteur de l'arbre ou du diamètre de la couronne) et Rc_{max} (fonction linéaire du diamètre comme l'ont montré les premiers KRAJICEK et al : voir § 3.1.1.1.).

En peuplement, la compétition modifie la physionomie de cet arbre (indices de compétition cumulée de MITCHELL et DANIELS, voir tableau n°2 p.7) d'une part, d'autres arbres développent leurs racines dans le même secteur que le sujet, d'autre part : ce sont tous des compétiteurs potentiels (STENEKER et JARVIS, GLOVER et HOOL, DANIELS : voir tableau n°2 p.7). On peut cependant considérer que, à diamètre égal, les tiges les plus éloignées sont les moins influentes (STENEKER et JARVIS, HAMILTON, HEGYI dans un premier temps, voir tableau n°4 p.12).

La distance "critique" au-delà de laquelle on ne trouve plus de compétiteurs est en général déterminée empiriquement (valeur maximisant la corrélation entre indice de compétition et croissance, technique d'ailleurs souvent utilisée pour ajuster différents paramètres intervenant soit dans les indices, soit dans la détermination des zones d'influence). On peut supposer qu'elle est fonction d'un Rr_{max} moyen.

Problème de cette méthode : elle ne permet pas de tenir compte de la taille du sujet dans la détermination de la zone de compétition. Cet inconvénient est levé par les méthodes basées sur le concept de "zone d'influence", dont l'extension est une fonction du diamètre et qui est liée, explicitement ou implicitement, à Rr_{max} et Rc_{max}. Seul un voisin dont la zone d'influence chevauche celle du sujet est considéré comme compétiteur (cf. auteurs réunis dans le tableau n°3, p.10). Ce système permet également de tenir compte d'une équivalence d'influence entre petits arbres proches et gros arbres éloignés du sujet.

Mais ces zones d'influence sont circulaires ! Or, lorsque des arbres poussent en peuplement, ils exploitent souvent l'espace aérien de façon disymétrique et il est fort probable qu'il en est de même pour l'espace souterrain (répartition non homogène des ressources et compétition). LEMMON et SCHUMACHER, SPURR, HEGYI dans un deuxième temps, DANIELS (voir tableau n°4, p.12) et ALEMDAG (voir § 3.1.2.4.) s'affranchissent alors de la définition de zones ou d'espaces d'influence et repèrent les compétiteurs en utilisant un relascope, tandis que MOORE et al, NANCE et al, PELZ, etc. (voir tableau n°5, p.15) construisent des polygônes pondérés. Les indices issus de ces deux dernières méthodes paraissent donc a priori être les plus achevés, avec cependant un avantage aux polygônes, qui peuvent intégrer de manière particulièrement efficace les informations venant d'une variable très importante : la hauteur.

CIDARC - I.S.T. - BIBLIOTHEQUE

* Sauf précision, les auteurs cités dans ce paragraphe l'ont déjà été plus haut.

D'une manière générale, l'aspect "statut social" (que l'on peut approcher par des mesures relatives de cette variable), pourtant si important dans l'explication de la croissance, a été peu souvent traité autrement qu'implicitement par le biais des rapports de diamètres. Quelques auteurs s'en sont cependant servi dans le repérage des compétiteurs :

-indirectement, en liant l'extension de la zone d'influence ou de l'espace vital d'un arbre à sa hauteur : EK et MONSERUD, KEISTER (voir tableau n°3, p.10), PELZ (voir tableau n°5, p.15), etc.;

- directement, en choisissant parmi les compétiteurs les dominants et les codominants du sujet (HIX et LORIMER, voir tableau n°2, p.7).

3.1.4.2. Comment exprimer la compétition ?

Depuis STENEKER et JARVIS ($IC = \sum_{j=1}^{nc} ST_j$) jusqu'à EK et MONSERUD ($IC = \sum_{j=1}^{nc} a_{ij} \frac{CR_i H_i}{CR_j H_j}$), on trouve dans les indices à peu près toutes les combinaisons possibles de variables plus ou moins liées entre elles.

On peut considérer que 5 variables sont fondamentales pour décrire deux arbres et essayer de quantifier les relations qu'ils entretiennent : D_i, D_j, H_i, H_j et L_{ij} auxquelles il faut peut-être ajouter h_i et h_j (?). Toutes les autres variables utilisées dans les divers indices que nous avons passé en revue sont liées à elles : CR_i, CR_j, CL_i, FV_i, ST_i, ST_j, α_j, d_{ij}, a_{ij}, l_{ij}, A_i, A_j, APA_i, et on pourrait ainsi classer les auteurs en fonction du nombre de variables fondamentales qu'ils prennent en compte (on peut se faire une idée rapide en consultant la colonne correspondante des tableaux n°2 à 5), en accordant a priori une préférence aux indices "complets", qu'ils intègrent directement ces variables dans leur formulation (EK et MONSERUD, PELZ, NANCE et al ...) ou qu'elles interviennent pour partie dans l'indice et pour partie dans le choix des compétiteurs (indice de KEISTER, indice de HIX et LORIMER); les exemples les plus nombreux se trouvent parmi les indices de chevauchement et les indices de polygônes.

<u>Problème des 3 dimensions.</u>

Il faut cependant introduire une nuance entre les indices qui prennent en compte la dimension verticale (H_i, H_j) pour quantifier l'extension horizontale de l'espace vital d'un arbre (ex : KEISTER ou PELZ) et ceux qui l'intègrent pour approcher réellement la compétition dans les 3 dimensions (ex : EK et MONSERUD, JACK, mais aussi LATHAM, HAMILTON, HATCH et al, PRETZSCH); ces derniers paraissent a priori plus satisfaisants car moins synthétiques que les précédents.

L'indice de JACK (1967, voir schéma n°12 p.13 et tableau n°5 p.15), en particulier, prend très bien en compte l'aspect "statut social" évoqué plus haut, et sa méthode nous paraît tout à fait prometteuse, à condition de modifier le calcul du polygône de base pour traduire l'effet diamètre (JACK utilise la même méthode que BROWN, op. cit., et obtient des polygônes non pondérés, de superficie indépendante de la taille du sujet ce qui, intuitivement, pose problème).

Il faut également citer le travail tout à fait original de TOME et BURKHART (1989), réalisé dans des plantations d'Eucalyptus : plutôt que d'intégrer l'aspect hauteur dans un indice, ils l'ont directement traduit en terme de statut social, et ont choisi de reprendre toute une série d'indices classiques, en les construisant de la manière suivante :

$$IC_i = IC_i \text{ (dominants)} - IC_i \text{ (dominés)} - IC_i \text{ (morts)},$$

attribuant ainsi un avantage au sujet situé dans une strate intermédiaire sur ses voisins dominés, et tenant compte de l'influence passée des voisins morts. Cette manière de procéder est séduisante, bien qu'elle introduise une certaine part de subjectivité dans le calcul (même problème d'ailleurs pour l'indice de HIX et LORIMER : NICHOLAS et al, 1991, soulignent le danger des études statistiques basées sur l'appréciation de la position des couronnes).

Problème du comportement des indices.

DOYLE (1990) a simulé, sur une plantation artificielle, le comportement d'indices dépendants de la distance appartenant aux 3 premières sous-familles (chevauchements, ratios taille/distance, polygônes), en fonction de la densité et du temps. Il a imposé une croissance identique à tous les arbres, de manière à s'affranchir du comportement dû aux pondérations par la taille et à pouvoir comparer les indices sur une base identique. Ses conclusions sont les suivantes :

1) Les indices basés sur des ratios taille/distance indiquent toujours une compétition, quelle que soit la distance à laquelle se situe le compétiteur (ce qui impose donc absolument le choix d'une limite). Prendre b_4>=1 dans l'équation (5) revient à amener la compétition à un niveau négligeable à une très courte distance du sujet (2,40 m si b_4=2, dans le cas étudié par DOYLE), ce qui semble irréaliste de même que le fait que la compétition tende vers l'infini entre 2 arbres très proches l'un de l'autre.

2) Les indices de chevauchement n'indiquent une compétition que lorsque les zones d'influence arrivent au contact les unes des autres : ils autorisent donc une croissance "libre" au début de la vie du peuplement, ce qui est logique. Ensuite, la valeur de ces indices augmente plus ou moins rapidement selon la manière dont ils sont formulés.

3) Les polygônes, par construction, n'autorisent pas les chevauchements entre "espaces vitaux". Des arbres de même taille poussant au même rythme verront ainsi leurs espaces vitaux inchangés au cours du temps, c'est-à-dire que l'expression de la compétition qui s'exerce sur eux ne changera pas, alors que manifestement ils se gêneront de plus en plus et que leur croissance a toutes les chances de s'en ressentir. DOYLE propose de remédier à cet inconvénient en pondérant la surface des polygônes par un ratio CL_i/CL_{imax} (CL_{imax} : largeur du houppier atteinte en situation de croissance libre).

Problème de la répartition spatiale.

Ce dernier point nous paraît important à évoquer : très peu d'auteurs se sont intéressés à la répartition spatiale des compétiteurs autour d'un sujet et à son effet éventuel sur ce dernier. On peut simplement citer : MEAD (1965, cité par DANIELS et al, 1986) qui a étudié la position des arbres par rapport au centre de polygônes construits autour d'eux, ERIKSSON (1976) qui a testé l'effet des "greatest free angles" (plus grands angles libres de compétition) sur la croissance de jeunes résineux, et enfin PUKKALA (op. cit.) dont le couple d'indices réunit finalement pratiquement toutes les composantes pouvant intervenir dans le processus de compétition :

- $IC_1 = \sum_{j=1}^{nc} \alpha_j (H_j/H_i)^b$ (voisins situés dans une placette de 6m de rayon, centrée sur le sujet), α_j est l'angle en radians sous lequel est vu le diamètre du compétiteur j depuis le sujet (même type d'indice que celui de NEWNHAM).

- IC_2 = distance entre le sujet et le barycentre de ses compétiteurs, affectés des poids $\alpha_j(H_j/H_i)$.

Cette dernière approche est particulièrement intéressante dans la mesure où IC_2, au-delà d'une mesure partielle de la compétition s'exerçant sur le sujet, pourrait constituer un indicateur précieux des risques de déformation ultérieure encourrus par ce dernier.

3.2. L'efficacité des indices de compétition.

Il ressort assez clairement de la lecture des différents articles consacrés à ces indices, que leur efficacité dépend de :

- leur formulation, bien sûr (problème en particulier de l'intégration ou non dans l'indice de variables plus ou moins liées à la variable expliquée, voire de la variable expliquée elle-même);

- la variable qu'ils sont censés expliquer (croissance en diamètre, en surface terrière, en hauteur, en volume, croissance annuelle ou croissance sur plusieurs années, etc.);

- le peuplement sur lequel ils sont testés (nature : équienne monospécifique, inéquienne plurispécifique, âge, densité, etc.);

- la manière dont les auteurs évaluent l'efficacité (forme de l'équation de régression, types de tests statistiques utilisés, etc.).

Exemple : le "Competition Quotient" de GERRARD.

TENNENT (1975) a ainsi utilisé l'indice de GERRARD (op. cit., voir tableau n°3 p.10) dans des peuplements de Pinus radiata. En testant la régression suivante :

$$AD = b_0+b_1D+b_2D^2+b_3IC+b_4IC^2+b_5IC*D,$$

(avec AD = croissance en diamètre sur 2 ans et IC = "Competition Quotient"), l'auteur conclut que les deux premiers termes expliquent 27,5% de la variabilité totale de la croissance, les trois derniers en prenant 53% en compte, ce qui montre l'intérêt de cet indice.

GERRARD, lui, a testé :

$$AG=b_0+b_1D+b_2D^2+b_3SI+b_4IC+b_5IC^2+b_6\rho+b_7\rho^2+b_8D*SI+b_9D*IC+b_{10}D*\rho+b_{11}SI*IC+b_{12}SI*\rho,$$

(avec AG = croissance en surface terrière sur 10 ans, IC comme précédemment, SI = indice de site, ρ = variation de l'IC sur 10 ans) dans des peuplements inéquiennes plurispécifiques de feuillus, et il constate que les deux premiers termes expliquent 34 à 53% de la variabilité totale en fonction des espèces, les dix derniers termes n'en prenant en compte que 4 à 10%; ce résultat le conduit à s'interroger sur l'intérêt des indices en général.

Il ne s'agit là que d'un exemple parmi d'autres : nous en avons ainsi rassemblé quelques-uns sous forme de tableaux, en annexe 1.

La plupart des auteurs s'accorde à reconnaître que le meilleur prédicteur de la croissance (en diamètre ou en surface terrière) est le diamètre initial, qui explique 30 à 80% de sa variabilité. L'adjonction d'un indice de compétition n'améliore pas énormément la précision du modèle : ce n'est guère étonnant car il est, la plupart du temps et de par sa construction, corrélé au diamètre initial du sujet. DOYLE (op. cit.) fait, à ce propos, la remarque suivante : "(...) this approach relies on the competitive effect rather than the causal condition of explicit spatial and temporal

characteristics of species response and stand development. As a result, there is a degree of circularity in using the product of the parameter one wants to predict in the modeling process".

Si l'on considère d'autre part que le diamètre initial d'un arbre intègre les effets de la compétition qu'il a subie au cours de son développement (indicateur de compétition cumulée) l'indice de compétition amène en partie des informations doublement redondantes. On pourrait représenter cela de la manière suivante :

$$IC = f(D) + X_1 + X_2,$$
$$D = f(X_1) + X_3.$$

L'intérêt de l'indice ne réside que dans l'information contenue dans X_2, qui peut cependant être non négligeable : la prise en compte de IC dans un modèle de croissance, en tant que variable "indépendante" supplémentaire est le plus souvent hautement significative.

Par ailleurs, certains indices sont nettement plus performants que les autres :

- ALEMDAG (1978), travaillant sur des plantations de Picea glauca (environ 50 ans), montre la supériorité des indices de BELLA (CIO), HEGYI (en repérant les compétiteurs à l'aide d'un relascope) ainsi que du PAGAS et, à un moindre degré, du PAGAP (ses deux indices) sur ceux de NEWNHAM, BROWN, ARNEY et STAEBLER dans la prédiction de la croissance en diamètre des tiges sur 5 ans. Cette supériorité est presque toujours vérifiée, pour différents indices de site, différents espacements initiaux des tiges et différentes intensités d'éclaircie subies par les peuplements. Les indices sont d'autant plus efficaces que les zones d'influence, ou le nombre de compétiteurs pris en compte sont plus grands.

Les indices de BROWN, ARNEY et STAEBLER sont en moyenne de moins bons prédicteurs de la croissance que le diamètre initial des arbres. Dans certains peuplements, l'utilisation conjointe des meilleurs indices et du diamètre permet d'expliquer jusqu'à 70% de la variabilité de la croissance (diamètre seul : 21%), mais dans la majorité des cas, l'efficacité constatée est nettement moindre (10% d'explication supplémentaire en moyenne, par rapport à la prise en compte du seul diamètre) : l'auteur se demande alors si les effets de la compétition ne se manifesteraient pas davantage dans des peuplements naturels que dans des plantations. Il met par ailleurs en doute l'intérêt d'indices dont le calcul nécessite un gros effort de collecte de données pour une valeur prédictive discutable et très variable en fonction des peuplements étudiés.

- JOHNSON a testé 24 indices de compétition sur des plantations de Pins (30 ans environ) : il s'agit des indices les plus connus, pris sous leur forme originale et, pour certains d'entre eux, sous une forme modifiée par l'auteur. Ses observations sont les suivantes :

1) aucun indice n'est très corrélé avec la croissance annuelle d'un sujet, que ce soit la croissance en diamètre ou la croissance en surface terrière : les corrélations ($|r|$) vont de 0 à 0,84 (indice de BELLA et croissance en surface terrière), la plupart se situant entre 0,3 et 0,6 (9% à 36% de variabilité expliquée);

2) les indices de chevauchement, indices de STAEBLER mis à part, paraissent un peu meilleurs que les autres, la "queue du peloton" étant tenue par les indices de STENEKER et JARVIS et l'indice de BROWN (mais il ne faut pas oublier que ces derniers ne prennent pas en compte la taille du sujet, ce qui peut expliquer leur moins bonne performance);

3) les corrélations croissance / indice varient avec la situation sociale des individus : elles ont tendance à être meilleures en situation intermédiaire (entre dominés et dominants), où les arbres réagissent nettement à une diminution de la pression de compétition, alors que dominants et codominants, ayant déjà atteint une position avantageuse, y sont moins sensibles;

4) une mesure de la densité globale sur la parcelle donne pratiquement d'aussi bons résultats que les indices les plus compliqués, du moins en ce qui concerne la prévision de la croissance des arbres dominants.

- DANIELS et al (1986) constatent pour leur part, sur de jeunes peuplements de Pins (une partie de leurs résultats figure en annexe 1) que :

1) les indices dépendants de la distance sont en général plus efficaces que les autres, l'indice de MOORE et al (polygône pondéré) étant de loin le plus performant pour la prédiction de la croissance annuelle en surface terrière (r=0,746);

2) les corrélations observées varient peu avec la densité du peuplement mais, sauf exception, augmentent avec l'âge;

3) en ce qui concerne les indices basés sur des ratios taille-distance, le fait d'utiliser pour les construire la surface terrière, le volume (D^2H) ou la hauteur relative n'a que peu d'importance, et il en va de même en ce qui concerne la pondération des polygônes.

Signalons également :

- que TOME et BURKHART (op. cit.), dans leur étude sur les plantations d'Eucalyptus, soulignent l'efficacité des indices de polygônes pondérés, et obtiennent d'autre part, avec les indices classiques, de meilleurs résultats lorsque le statut social est pris en compte;

- que PUKKALA (op. cit.) a observé un effet très significatif de la répartition spatiale des compétiteurs sur la croissance du sujet;

- que les indices basés sur les profils de couronne sont présentés par leurs différents auteurs comme particulièrement efficaces (cf. annexe 1), surtout lorsqu'ils prennent l'éclairement du houppier en compte : intuitivement cela n'a rien d'étonnant, la surface extérieure du houppier réalisant une bonne synthèse des variables D, H et h et l'importance de la surface éclairée étant un bon indicateur du statut social de l'arbre. Ils permettent par ailleurs de faire le lien avec les phénomènes physiologiques fondamentaux dont les houppiers sont le siège (photosynthèse en particulier); le problème majeur est qu'ils ne sont pas simples à calculer (simulations indispensables).

CONCLUSION.

De la lecture de ce paragraphe on peut tirer les quelques grandes lignes suivantes :

1) si l'on veut expliquer la croissance d'un individu à l'aide de plusieurs variables, incluant sa taille initiale et un indice de compétition, il vaut mieux éviter de construire cet indice en incluant la-dite variable taille; cette remarque n'est évidemment plus valable si l'on recherche un indice synthétique expliquant au mieux la croissance;

2) les indices généralement reconnus comme les plus efficaces appartiennent :

- à la sous-famille des indices de chevauchement : à condition qu'ils prennent en compte la *superficie* des chevauchements, et que celle-ci soit pondérée par une expression de la taille relative des individus en présence, la nature de la variable taille ayant peu d'importance;

- à la sous-famille des indices de polygônes : à condition que ces polygônes soient *pondérés* par une expression de la taille relative des individus, mais aussi :

  * que leur possibilité d'expansion soit limitée en fonction des potentialités réelles du sujet,

  * qu'un mécanisme intervienne pour rendre compte d'une augmentation possible de la pression de compétition lorsque la superficie du polygône reste constante;

3) l'aspect "statut social" ne peut être négligé. Une bonne solution paraît être de l'approcher à travers la variable H, à condition que ce soit dans la 3ème dimension (cette variable n'apporte aucune information supplémentaire intéressante par rapport à D ou CL si elle est utilisée pour approcher la compétition dans les deux dimensions);

4) la répartition spatiale des compétiteurs paraît être une information à prendre en compte, en particulier dans les peuplements irréguliers.

Il faut enfin attirer l'attention sur le fait que l'on ne sait pas exactement, en réalité, ce que l'on mesure avec des indices de "compétition" : on cherche par ce moyen à quantifier des relations entre arbres qui peuvent être complexes, et ne pas nécessairement se traduire par des effets négatifs sur les individus en présence. Cela peut expliquer les résultats parfois décevants obtenus par les uns et les autres.

4 - LA CROISSANCE DES ARBRES EN FORET DENSE TROPICALE HUMIDE

Avant de spéculer sur les méthodes d'évaluation de la compétition qu'il y aurait intérêt à tester en forêt dense tropicale humide, il convient de donner un bref aperçu du comportement des arbres dans ce type de milieu* . Nous nous limiterons ici à l'aspect "croissance".

4.1. Quelques caractéristiques.

D'une manière générale, ces forêts sont caractérisées par une très grande diversité floristique (de 50 à 250 espèces arborescentes à l'hectare : cf. SWAINE et al, 1987), une forte densité de tiges de plus de 10 cm de diamètre (de 300 à plus de 700 par hectare) et une structure complexe.

Sur le dispositif expérimental de PARACOU, en Guyane française (voir chap.5), on trouve sur les parcelles témoins un peu plus de 600 tiges à l'hectare de plus de 10 cm de diamètre. Leur répartition par classes de diamètre peut être approchée par une fonction du type exponentielle décroissante (BERGONZINI et al, 1990) ou une fonction de WEIBULL (WATTS, 1988); la classe 10-20 cm rassemble environ 60% de l'effectif total .

---

* NB : de nombreux traits de ce comportement ne sont pas propres aux forêts tropicales, et certains problèmes posés se retrouveront dans des forêts naturelles ou des plantations inéquiennes de pays tempérés, avec toutefois un degré de complexité moindre.

4.1.1. Croissance et types d'espèces.

Avant toute chose, les potentialités d'un individu, notamment en ce qui concerne la croissance, dépendent évidemment de l'espèce à laquelle il appartient et il existe en ce domaine des comportements très contrastés. On peut ainsi grossièrement opposer les espèces pionnières, colonisatrices, héliophiles, à croissance rapide et à bois tendre, à certaines espèces de forêt primaire mature, tolérantes à l'ombrage, à croissance très lente et généralement à bois dur : OLDEMAN (1989) parle respectivement de "hard gamblers" et de "hard strugglers", entre lesquels existent de nombreux intermédiaires. A ces différents types peuvent également souvent être associés des modes de dissémination, des morphologies de houppier et des modèles architecturaux particuliers.

En Guyane française, sur le dispositif de PARACOU, on enregistre ainsi des accroissements annuels allant jusqu'à 8 cm sur le diamètre pour une espèce telle que Cecropia peltata ("hard gambler"), alors que Bocoa prouacensis ("hard struggler") ne pousse guère que de 0,5 mm par an...

LIEBERMAN et al (1985, 1987), travaillant en forêt tropicale humide du Costa Rica ont mis en évidence 4 grands types de comportement chez les 45 espèces qu'ils étudient. Ces grands types se distinguent par le diamètre maximum potentiel, la durée de vie et le rythme de croissance des espèces qui les constituent, de la manière suivante (voir diagramme n°1 ci-dessous) :

- *espèces du sous-bois tolérantes à l'ombrage (groupe I)* : petits diamètres, durée de vie réduite, croissance lente;
- *espèces des strates intermédiaires, tolérantes à l'ombrage (groupe II)* : diamètres moyens, longue durée de vie, croissance lente;
- *espèces opportunistes des strates intermédiaires et supérieures (groupe III)* : moyens et gros diamètres, longue durée de vie, croissance relativement rapide;
- *espèces héliophiles des strates intermédiaires et supérieures (groupe IV)* : diamètres moyens, durée de vie courte, croissance très rapide.

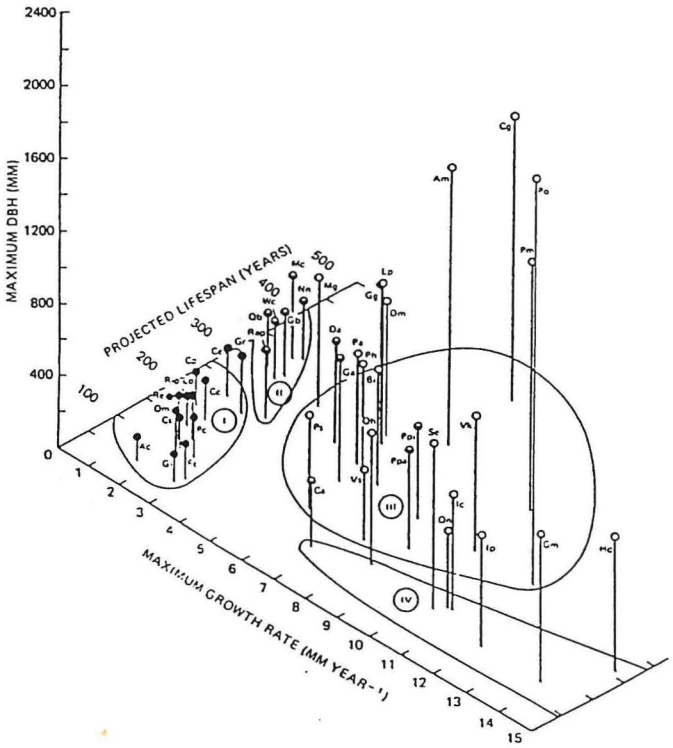


Diagramme n°1 Relations entre le taux de croissance maximum, la durée de vie et la taille maximum des tiges de 45 espèces du Costa Rica. • espèces du sous-bois; ⊖ espèces des strates intermédiaires; o espèces des strates supérieures (LIEBERMAN et al, op. cit.).

4.1.2. Croissance et statut social.

Le statut social (voir chap.2), qui intègre en partie l'effet de la compétition subie par un individu au cours de son existence est, à des degrés divers, lié :

- à la "vigueur" de l'individu,
- à la quantité de lumière reçue par le houppier,
- au comportement intrinsèque des espèces, dans les peuplements mélangés.

Dans les pays tempérés, de nombreuses classifications (voir DANIEL et al, op. cit.) basées sur le statut social, les dimensions ("crown ratio" surtout) et l'apparence du houppier (couleur du feuillage, densité du feuillage...) ont été développées pour guider les sylviculteurs dans leurs interventions et les aider à :

- repérer les sujets disposant d'un bon potentiel de réaction aux éclaircies pour travailler à leur profit,
- repérer les individus peu vigoureux susceptibles de faire l'objet d'attaques parasitaires, pour les éliminer du peuplement.

En milieu tropical, un consensus paraît se faire autour de la classification de DAWKINS (1958, cité par SYNNOTT, 1979) qui a été reprise dans différents pays d'Afrique et d'Asie : elle répartit les tiges en 5 catégories, en fonction de l'éclairement et de la position du houppier dans les différentes strates (voir annexe n°2).

Utilisant cette classification comme méthode d'estimation de la pression exercée sur un arbre par son environnement, DAWKINS (1966) a observé des corrélations allant de 0,40 à 0,47 entre l'accroissement en diamètre des individus de certaines espèces de forêt dense et leur classe. FAVRICHON (1991) obtient un résultat semblable (r=0,43) en forêt centrafricaine sur une population de Sapelli (Entandrophragma cylindricum). A PARACOU, nous avons obtenu un coefficient de corrélation de 0,41 entre croissance en diamètre sur 2 ans et classes de DAWKINS, sur une population de tiges d'avenir regroupant deux espèces de Gonfolo (Qualea rosea et Ruizteriana albiflora).

Ces corrélations paraissent relativement faibles, indiquant vraisemblablement à la fois :

- que le statut social n'est pas toujours un bon indicateur de l'accès d'un arbre aux ressources qui lui sont nécessaires,

- que la classification de DAWKINS ne décrit pas suffisamment bien le statut des arbres,

- et que l'identification des classes, sur le terrain, relève pour une trop grande part de l'appréciation subjective.

Le cas des jeunes arbres dominés poussant entre les contreforts de gros dominants ou émergents permet d'illustrer la première remarque : ces arbres peuvent en effet avoir une très bonne croissance (observé à PARACOU en Guyane française, mais également en forêt d'Attapadi en Inde - PASCAL, comm. pers. -), liée sans doute à l'existence de relations de commensalisme pour l'alimentation en eau et en éléments minéraux (pluviolessivats, provenant du ruissellement sur le tronc du dominant et, peut-être, "pompage" puissant par son système racinaire, profitant au dominé).

4.1.3. Croissance et stade architectural.

Selon la théorie développée par HALLE et OLDEMAN (1970, cités par OLDEMAN, 1974 et 1976), "chaque espèce pousse selon une séquence bien définie de différenciations morphogénétiques, la manifestation visible de cette séquence étant par définition un modèle architectural" (OLDEMAN, 1974).

Durant la première partie de sa vie, un arbre se développe plus ou moins conformément à son modèle (existence de variantes adaptatives ou "métamorphoses", EDELIN, 1984); plus tard, des méristèmes initialement inactifs peuvent être activés soit à la suite d'un traumatisme (étêtement par exemple), soit du fait d'une augmentation brutale des ressources disponibles (chute d'un voisin dominant), et ils se développent alors conformément au modèle initial : HALLE et OLDEMAN nomment ce phénomène "réitération".

Etudiant la forêt guyanaise sous cet angle, OLDEMAN met ainsi en évidence des ensembles structuraux, regroupant des arbres à des stades de développement différents, et caractérisés par des potentialités et des comportements différents :

- *ensemble du passé*, constitué des arbres morts, sénescents et dégénérés à la suite d'un traumatisme;

- *ensemble du présent*, constitué des arbres ayant atteint leur taille maximale à la suite de nombreuses réitérations; ces arbres constituent "l'ossature" de la forêt. Ils n'ont plus de capacité de réaction à une augmentation des ressources, et leur "vigueur" moyenne diminue lentement jusqu'à atteindre un niveau létal. PASCAL (1984) montre, en forêt dense humide des Ghâts occidentaux de l'Inde (Attapadi), que la croissance des arbres de cet ensemble dépend essentiellement de leur taille (c'est-à-dire de la situation de leur houppier dans la canopée);

- *ensemble d'avenir*, constitué des arbres n'ayant pas atteint leur taille maximale; d'une manière générale, ces arbres sont dominés par les précédents et leur croissance est faible à nulle, mais leur capacité de réaction à toute ouverture de la canopée, à travers la réitération, est importante.

4.1.4. Croissance et diamètre initial.

D'une manière générale, les arbres de petit diamètre ont tendance à stagner, les arbres de moyen et gros diamètre à bien pousser... Cela se conçoit facilement, au vu des paragraphes qui précèdent :

- les petites tiges ont en effet une probabilité importante soit d'appartenir à une espèce du type "groupe I" (croissance lente) de LIEBERMAN et al (op. cit., voir § 4.1.1.), soit d'appartenir à l'ensemble d'avenir et d'être "en attente", dans une situation de dominés,

- alors que les grosses tiges ont davantage de "chances" d'appartenir à des espèces de type "groupe III" ou "groupe IV" (croissance rapide à très rapide), de faire partie des ensembles structuraux supérieurs, et d'avoir un statut social élevé.

Le diamètre d'un arbre intégrant une partie de ces informations, peut donc en théorie permettre de prévoir sa croissance : or, ALDER (1983) signale, pour différentes espèces et groupes d'espèces de forêts tropicales humides des différents continents, que le diamètre "rend typiquement compte de 20 à 40% de la variance totale de la croissance" (cette variable est évidemment moins efficace en forêt naturelle qu'en plantation, que ce soit en zone tropicale ou en zone tempérée), ce qui est relativement peu, et donne tout son sens à la recherche de meilleurs prédicteurs dans ce type de forêt : il faudrait notamment pouvoir rendre compte du fait que certains gros arbres de l'ensemble du présent sont en phase de sénescence, que des tiges de petit diamètre sont en phase de croissance

maximale parce qu'elles disposent de ressources suffisantes, que des tiges moyennes souffrent de la concurrence parce qu'elles ont atteint une strate relativement plus dense, etc.

4.2. Les variables sensibles.

Deux études axées sur la recherche de prédicteurs de croissance en forêt dense peuvent permettre de se faire une idée.

1) DAWKINS (1966, op. cit.), travaillant sur différentes espèces de forêts denses d'Afrique, d'Amérique latine et d'Asie, a mis en evidence, en forêt naturelle (les résultats obtenus en plantation sont très différents) :

- l'effet très significatif du statut social (5 classes, voir § 4.1.2.), qui est la variable la plus efficace,
- la mauvaise performance de variables telles que diamètre initial, "profondeur" du houppier (h_i), densité globale, densité locale, importance des contacts avec les voisins,
- la performance moyenne de la hauteur totale et du diamètre de la couronne,

pour la prédiction de la croissance en diamètre.

Une étude précédente réalisée en Ouganda avait montré qu'un facteur "forme de la couronne" (5 classes) pouvait également jouer un rôle important.

2) WADSWORTH et al (1988), dont l'étude porte sur 15 espèces de forêt dense de Puerto Rico, soulignent quant à eux l'importance des variables "diamètre de la couronne", "ratio diamètre de la couronne / diamètre à 1m30", "diamètre à 1m30" et "surface terrière" de l'arbre, ainsi que leur supériorité par rapport à des variables mesurant la densité locale, pour prédire la croissance.

Ainsi, en forêt tropicale comme en forêt tempérée, l'attention est attirée par le rôle prépondérant joué par le houppier, et sa prise en compte par le biais de ses dimensions, ou de sa position relative par rapport à ses voisins, paraît incontournable.

5 - QUELS INDICES POUR LA FORET DENSE ?

Dans ce type de forêt, ce sont essentiellement des indices portant sur la dimension des sujets (ou la position de leur houppier, cf DAWKINS, op. cit.) qui ont été utilisés pour prédire leur croissance. Quelques tentatives d'utilisation d'indices de compétition "instantanée" ont été faites (BESSE, 1984, en Côte-d'Ivoire, BERGONZINI et al, 1989, en Guyane française), mais avec des indices indépendants de la distance, du type (2) avec E = ST.

Il n'y a notamment jamais eu, du moins à notre connaissance, de tests systématiques d'indices (comme ceux réalisés par ALEMDAG ou JOHNSON) sur des dispositifs installés en forêt dense tropicale humide. Le nombre important de données, et de types de données indispensables pour cela en est certainement en grande partie la cause.

Le dispositif expérimental de PARACOU, installé en Guyane française en 1982 par le CTFT (Centre Technique Forestier Tropical) en collaboration avec l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), pour suivre et évaluer à long terme en forêt dense tropicale les effets comparés de l'exploitation, complétée ou non par des traitements sylvicoles, constitue un champ

d'expérimentation idéal pour ce genre d'étude : 46 000 arbres, soit toutes les tiges de plus de 10 cm de diamètre présentes sur 75 hectares, y sont identifiés, localisés (on connaît donc leurs coordonnées) et suivis annuellement en croissance depuis 8 ans. Les traitements sylvicoles d'intensité croissante réalisés il y a 5 ans sur certaines des parcelles font que l'on dispose aujourd'hui de tiges appartenant à différentes espèces, de tailles différentes et caractérisées par des environnements (et des pressions de compétition) très variés, sur lesquelles il est possible, moyennant le prélèvement de quelques informations complémentaires, de tester l'efficacité d'un grand nombre d'indices.

Mais lesquels ?

5.1. Indices existants.

On peut envisager de tester à PARACOU la plupart de ceux que nous avons passé en revue, mais il faut cependant tenir compte de trois éléments :

1) certaines variables sont difficiles à mesurer en forêt dense (manque d'instruments adaptés) :

- parmi elles, se trouvent malheureusement celles ayant trait aux dimensions des houppiers : h_i (il est souvent difficile de définir la base de ces houppiers), CL_i (les méthodes utilisées en plantation sont inapplicables, ce problème est soulevé par DAWKINS, 1966, mais aussi par HIX et LORIMER, 1990, en forêt feuillue inéquienne tempérée), donc PC_i et, bien sûr, FV_i et la surface des houppiers;

- mesurer la hauteur totale n'est pas simple non plus, et le résultat manque nécessairement de précision (visibilité réduite). Un indice tel que le "crown ratio" risque ainsi d'être déterminé de manière très approximative...

2) certains indices reposent sur des hypothèses difficilement transposables à ce type de forêt : il s'agit surtout des indices basés sur des profils de couronnes, qu'il faut assimiler à des formes géométriques simples.

3) d'autres indices sont vraisemblablement mal adaptés au cas qui nous préoccupe : ainsi, les indices basés sur les ratios taille/distance, dans une forêt où il n'est pas rare de trouver des arbres poussant l'un contre l'autre, soit de même taille (alors souvent codominants), soit de taille très différente (petit dominé entre les contreforts d'un gros dominant) sans que leur croissance en paraisse affectée.

Ce sont donc surtout les indices de chevauchement et les indices de polygônes qui retiennent notre attention, mais il sera nécessaire de les adapter pour prendre en compte :

- le comportement des différentes espèces en présence,
- le statut social des arbres,
- la répartition spatiale des compétiteurs.

Par ailleurs, dans la mesure où l'on cherche à prévoir l'évolution d'un arbre en fonction de son environnement et des modifications que l'on peut effectuer sur ce dernier, il est important de considérer le stade architectural de cet arbre, mais aussi sa situation par rapport à d'éventuelles unités structurales (s'il existe un moyen de les discerner sur le terrain).

5.2. Propositions.

Il s'agira :

1) de mettre au point un indice de comportement des espèces, après avoir établi à PARACOU une classification du type de celle de LIEBERMAN et al (voir § 4.1.1.),

2) d'essayer d'améliorer la classification de DAWKINS, portant sur le statut social et le degré d'éclairement des houppiers (§ 4.2.2. et annexe 2), en s'aidant notamment de photographies aériennes prises à basse altitude pour vérifier la pertinence des appréciations au sol,

3) de compléter éventuellement cette classification par des appréciations portant sur l'aspect des houppiers (l'importance de la forme a été soulignée par DAWKINS, mais GRIMES (1987), travaillant dans des forêts naturelles d'Eucalyptus du Queensland met également en évidence l'importance d'éléments tels que la densité du feuillage - pour une espèce donnée - ou le nombre de branches mortes dans le houppier),

4) de se servir des observations effectuées par OLDEMAN en Guyane française (tout arbre qui se développe selon son modèle initial est caractérisé par la relation H = 100D) pour distinguer les arbres des ensembles du passé, du présent et de l'avenir,

5) de tester différentes modulations d'indices de compétition classiques à partir des observations précédentes (en s'inspirant notamment de la méthode adoptée par TOME et BURKHART pour ce qui est du statut social).

Une phase d'identification préalable des variables (y compris de celles dont la mesure ne pourra être qu'approximative) les plus sensibles sera bien entendu indispensable; il pourrait également être intéressant d'essayer d'utiliser la méthode des variogrammes pour évaluer l'importance des zones où la compétition se fait sentir autour de chaque arbre, et identifier d'éventuels effets "milieu".

5.3. - Conclusion.

Le test et la mise au point d'indices de "compétition" à PARACOU feront l'objet de la première partie d'une thèse ultérieure.

L'objectif est double :

- bâtir un modèle de croissance individuelle fonction de la pression exercée par l'environnement, de manière à disposer d'un outil de simulation de traitements sylvicoles et de prévision de la production à moyen terme,

- fournir, si possible, aux sylviculteurs une méthode simplifiée d'évaluation de cette pression sur le terrain et les guider ainsi dans leurs interventions en éclaircie.

Les premiers bénéficiaires d'avancées dans ces deux voies seraient bien sûr les gestionnaires du massif forestier guyanais, sans oublier qu'un dialogue existe et doit se renforcer avec les chercheurs et les gestionnaires de l'ensemble de la forêt amazonienne.

CIDARC I.S.T. BIBLIOTHEQUE

BIBLIOGRAPHIE

ADLARD P. (1988). Current thinking on modelling the tropical moist forest. *Growth and Yield in Tropical Mixed/Moist Forests* - Kuala Lumpur - MALAISIE - Juin 1988, 17 p.

ADLARD P.G. (1974). Development of a empirical competition model for individual trees within a stand, in FRIES J. : *Growth Models for Tree and Stand Simulation* - Congrès IUFRO, Groupe de travail S4. 01-4 - Royal College of Forestry - Stockholm - SWEDEN.

ALDER D. (1983). Growth and Yield of Mixed Tropical Forests. Consultancy report prepared for the FAO.

ALEMDAG I.S. (1978). Evaluation of some competition indexes for the prediction of diameter increment in planted White Spruce. Forest Management Institute - Information Report FMR-X-108, 38 p.

ARNEY J.D. (1974). An individual tree model for stand simulation in Douglas-fir, in FRIES J. : *Growth Models for Tree and Stand Simulation* - Congrès IUFRO, Groupe de travail S4. 01-4 - Royal College of Forestry - Stockholm - SWEDEN, 38-46.

BACHACOU J. & DECOURT N. (1976). Etude de la compétition dans des plantations régulières à l'aide de variogrammes. *Annales des Sciences Forestières,* 33, 177-198.

BELLA I.E. (1971). A new competition model for individual trees. *Forest Science,* 17, 364-372.

BESSE F. (1984). Contribution à l'étude de l'influence de l'environnement sur la croissance du Ba en forêt de Côte-d'Ivoire. DEA de Biologie et Physiologie Végétales - Université de NANCY I / CTFT, 48 p.

BERGONZINI J-C. (1989). SAS à PARACOU. Note interne, C.T.F.T., 16 p.

BOUCHON J. (1969). Sur "l'espace vital" des arbres forestiers. Document de la Station de Sylviculture et de Production du CNRF - INRA, 69-09, 12 p.

BOUCHON J. (1979). Structure des peuplements forestiers. *Annales des Sciences Forestières,* 36, 175-209.

COURBAUD B. (1991). Introduction à une modélisation de la croissance en forêt irrégulière de montagne. DEA de Biologie Forestière - Université de NANCY I, 141 p.

DANIEL T.W., HELMS J.A. & BAKER F.S. (1979). Principles of Silviculture. McGraw-Hill Book Company, 459 p.

DANIELS R.F. (1976). Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *Forest Science,* 22, 454-456.

DANIELS R.F., BURKHART H.E. & CLASON T.R. (1986). A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Canadian Journal of Forest Research,* 16, 1230-1237.

DAWKINS H.C. (1966). The productivity of tropical high-forest trees and their reaction to controllable environment. Balliol College, Nuffield Foundation research fellowship 1960-1963, Commonwealth Forestry Institute, Oxford, 111 p + tab.

DREYFUS P. (1988). Compétition et croissance dans de jeunes peuplements résineux. Aspects biologiques, écologiques et sylvicoles. Thèse d'écologie forestière - Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'AIX - MARSEILLE - Faculté des Sciences et Techniques de SAINT-JEROME.

DOYLE T.W. (1990). An evaluation of competition models for investigating tree and stand growth processes, in : DIXON R.K., MELDAHL R.S., RUARK G.A. & WARREN W.G. - *Process modeling of forest growth responses to environmental stress* - TIMBER PRESS, INC.- Portland - OREGON, 271-277.

EDELIN C. (1984). L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thèse de Doctorat d'Etat - Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Académie de Montpellier, 243 p.

EK A.R. & DUDEK A. (1980). Development of individual tree based stand growth simulators : progress and applications.. *Workshop on Forest Succession* - Mountain Lake - USA - June 8-14, 1980, 1-25.

EK A.R. & MONSERUD R.A. (1974). Trials with program FOREST : growth and reproduction simulation for mixed species even- or uneven-aged forest stands, in : FRIES J. - *Growth Models and Forest Stand Simulation* - Royal College of Forestry - STOCKHOLM - Res. Notes 30, 56-73.

EK A.R. & MONSERUD R.A. (1979). Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth. *Canadian Journal of Forest Research,* 9, 231-244.

ERIKSSON L. (1976). Competition models for individual trees after cleaning. Research Notes of the Royal College of Forestry - Department of Operational Efficiency - SWEDEN - Summary Leaflets, 99/1976, 2 p.

FAVRICHON V. (1991). Sur quelques relations entre la croissance des arbres et la structure du peuplement en forêt semi-décidue (République Centrafricaine). DEA Ecosystèmes Forestiers Tropicaux - Université de PARIS VI, 40 p.

GERRARD D.J. (1967). Competition quotient : an index of the competitive stress affecting individual forest trees. Michigan State University - Department of Forestry, 65 p.

GLOVER G.R. & HOOL J.N. (1979). A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality. *Forest Science,* 25, 275-282.

GRIMES R.F. (1987). Crown assessment of natural spotted gum-ironbark forest. Department of Forestry - QUEENSLAND. Technical Paper n°7, 16 p.

HAMILTON G.J. (1969). The dependence of volume increment of individual trees on dominance, crown dimensions, and competition. *Forestry,* 42, 133-144.

HATCH C.R., GERRARD D.J. & TAPPEINER J.C. (1975). Exposed crown surface area : a mathematical index of individual tree growth potential. *Canadian Journal of Forest Research,* 5, 224-228.

HEGYI F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands, in FRIES J. : *Growth Models for Tree and Stand Simulation* - Congrès IUFRO, Groupe de travail S4. 01-4 - Royal College of Forestry - Stockholm - SWEDEN, 74-87.

HIX D.M. & LORIMER C.G. (1990). Growth-competition relationships in young hardwood stands on two contrasting sites in Southwestern Wisconsin. *Forest Science,* 36, 1032-1049.

HOULLIER F., BOUCHON J. & BIROT Y. (1991). Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. *Revue Forestière Française,* 53, 87-105.

JACK W.H. (1967). Single tree sampling in even-aged plantations for survey and experimentation. Congrès IUFRO - Munich - GERMANY, 379-403.

JACQUARD P. (1968). Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Oecologia Plantarum,* 3, 137-168.

JOHNSON E.W. (1973). Relationship between point density measurements and subsequent growth of southern pines. *Bulletin of Auburn University* - Agricultural Experiment Station, 447, 45 p.

KRAJICEK J.E., BRINKMAN K.A. & GINGRICH S.F. (1961). Crown competition - A measure of density. *Forest Science,* 7, 35-42.

LATHAM R.P. (1972). Competition estimator for forest trees. *Photogrammetric engineering,* 38, 48-50.

LEMMON P.E. & SCHUMACHER (1962). Stocking density around Ponderosa Pine trees. *Forest Science,* 8, 397-402.

LIEBERMAN D. & LIEBERMAN M. (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology,* 3, 347-358.

LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., HARTSHORN G. & PERALTA R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology,* 1, 97-109.

LOFFEIER M.E. (1989). Sylviculture et sylvigenèse en forêt sempervirente du Coorg (Sud-Ouest de l'Inde). INSTITUT FRANCAIS DE PONDICHERY - Travaux de la Section Scientifique et Technique - vol 26, 211 p.

MARTIN G.L. & EK A.R. (1984). A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science,* 30, 731-743.

MITCHELL K.J. (1969). Simulation of the growth of even-aged stands of white-spruce. *Bulletin of Yale University School of Forestry*, 75, 48 p.

MITCHELL K.J. (1975). Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Science - Monograph*, 17, 38 p.

MOORE J.A., BUDELSKY C.A. & SCHLESINGER R.C. (1973). A new index representing individual tree competitive status. *Canadian Journal of Forest Research,* 3, 495-500.

MORTIER F. (1990). Sylvigenèse et structures spatiales en forêts tempérées. DEA de Biologie Végétale et Forestière - Université de NANCY I, 167 p. + ann.

NANCE W.L., GRISSOM J.E. & SMITH W.R. (1987). A new competition index based on weighted and constrained area potentially available. *Forest Growth Modeling and Prediction* - Minneapolis - USA - August 24-28, 1987, 134-142.

NEWNHAM R.M. (1966). Stand structure and diameter growth of individual trees in a young red pine stand. *Bimon. Res. Notes of the Canad. Dep. Forest Rural Develop.,* 22, 4-5.

NICHOLAS N.S., GREGOIRE T.G. & ZEDAKER S.M. (1990). The reliability of tree crown position classification. *Canadian Journal of Forest Research,* 21, 698-701.

OLDEMAN R.A.A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. O.R.S.T.O.M. - Mémoires ORSTOM - vol 73, 198 p + ann.

OLDEMAN R.A.A. (1979). Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecologia Plantarum,* 14, 289-312.

OLDEMAN R.A.A. & VAN DIJK J. (1989). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees, in : GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. - *Rain Forest Regeneration and Management* - UNESCO - Man and the Biosphere Series, vol 6, 21-63.

OPIE J.E. (1968). Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *Forest Science*, 14, 314-323.

OTTORINI J.M. (1978). Aspects de la notion de densité et croissance des arbres en peuplement. *Annales des Sciences Forestières,* 35, 299-320.

PARDE J. & BOUCHON J. (1988). Dendrométrie (2ème édition). ENGREF, 328 p.

PUKKALA T. (1989). Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian Journal of Forest Research,* 4, 187-202.

SAKAI K.I., MUKAIDE H. & TOMITA K. (1966). Intraspecific competition in forest trees. *Silvae Genetica,* 17, 1-5.

SCHMIDT R.C. (1989). Tropical rain forest management : a status report, in : GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. - *Rain Forest Regeneration and Management* - UNESCO - Man and the Biosphere Series, vol 6, 181-205.

SMITH S.H. & BELL J.F. (1983). Using competitive stress index to estimate diameter growth for thinned Douglas-fir stands. *Forest Science,* 29, 491-499.

SMITH W.R. (1990). The static geometric modeling of three-dimensional crown competition, in : DIXON R.K., MELDAHL R.S., RUARK G.A. & WARREN W.G. - *Process modeling of forest growth responses to environmental stress* - TIMBER PRESS, INC.- Portland - OREGON, 294-302.

SMITH W.R. (1992). An empirical evaluation of a three-dimensional crown model for predicting volume growth. *Forest Ecology and Management,* to be published.

SPURR S.H. (1962). A measure of point density. *Forest Science,* 8, 85-96.

STENEKER G.A. & JARVIS J.M. (1963). A preliminary study to assess competition in a white spruce - trembling aspen stand. *Forestry Chronicle,* 39, 334-336.

STIELL W.M. (1970). Some competitive relations in a red pine plantation. Department of Fisheries and Forestry - Canadian Forestry Service. Publication n°1275, 10 p.

SWAINE M.D., LIEBERMAN D. & PUTZ F.E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest : a review. *Journal of Tropical Ecology,* 3, 359-366.

SYNNOTT T.J. (1979). A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests. Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute , University of Oxford - Tropical Forestry Papers n°14, 67 p.

TENNENT R.B. (1975). Competition quotient in young Pinus radiata. *New Zealand Journal of Forestry Science,* 5, 230-234.

TOME M. & BURKHART H.E. (1989). Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science,* 35, 816-831.

VEZINA P.E. (1963). More about the Crown Competition Factor. *Forestry Chronicle,* 39, 313-317.

WADSWORTH F.H., PARRESOL B.R. & COLON J.C.F. (1988). Tree increment indicators in subtropical wet forest. *Growth and Yield in Tropical Mixed/Moist Forests* - KUALA LUMPUR - Juin 20-24, 1988, 15 p.

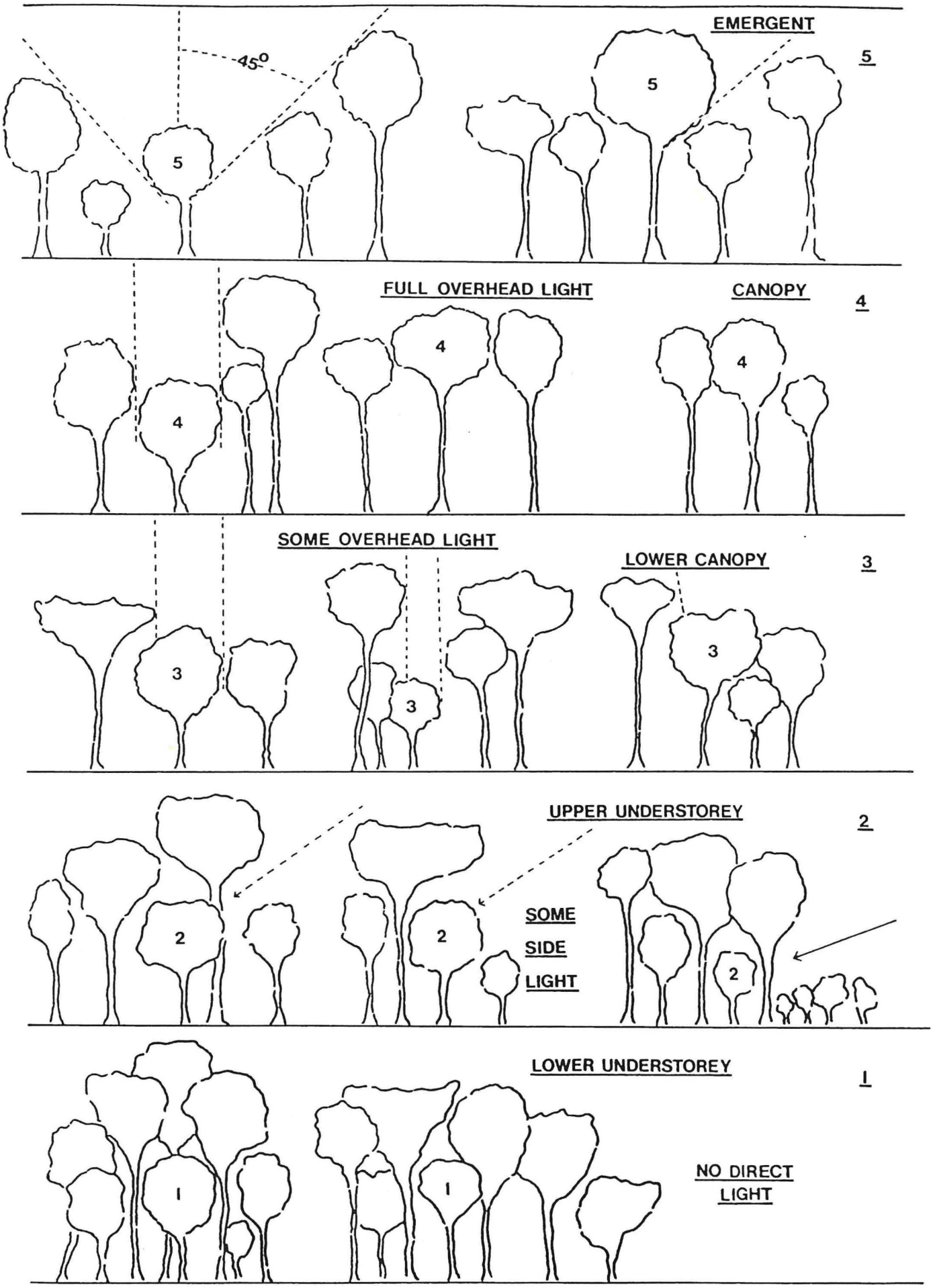
WATTS M. (1988). Proposed growth and yield model. *Forest Operations and Work Studies* - Second meeting, Technical working group - Chiengmaï - THAILAND - March 28-30, 1988, 14 p.

	AUTEUR(S)	VARIABLE EXPLIQUÉE	VARIABLE(S) EXPLICATIVE(S)	MODÈLE(S) UTILISÉ(S)	PART DE LA VARIANCE TOTALE EXPLIQUÉE (R^2), EN %
INDICES INDÉPENDANTS DE LA DISTANCE	STENEKER & JARVIS (1963)	Croissance **en diamètre** sur 10 ans.	Indice de type (2) avec E = ST.	Linéaire simple	24 à 76 %, fonction du rayon de la placette et de la taille des arbres (R^2 augmente avec la classe de diamètre).
	DANIELS & al (1986)	Croissance annuelle **en diamètre** (resp. **surface terrière**)	– cr ("Crown Ratio") – Indice de type (3) avec E = ST	Linéaire simple	– 59 % (23 %) – 5,5 % (19 %)
	HIX & LORIMER (1990)	Croissance **en hauteur** sur 5 ans.	– Indice de type (3) avec E = H. – Indice de type (2) avec E = ST. Relations sociales prises en compte dans les 2 indices.	Variable en fonction des espèces (linéaire du 1er degré, linéaire du 2e degré, non linéaire).	– 58 à 92 % en fonction des espèces. – 10 à 84 % en fonction des espèces. (moyenne : 40 %).
INDICES DE CHEVAUCHEMENT	GERRARD (1967)	Croissance **en surface terrière** sur 10 ans.	Diamètre (D), indice de site (SI), "Competition Quotient" (IC), variation du "Competition Quotient" (ρ).	$AG = b_1 + b_2D + b_3D^2 + b_4SI + b_5IC + b_6IC^2 + b_7\rho + b_8\rho^2 + b_9D.SI + b_{10}D.IC + b_{11}D\rho + b_{12}SI.IC + b_{13}SI.\rho + b_{14}IC.\rho$	En fonction des espèces : D explique 34 à 53 % de la variance totale, SI explique 0 à 5 % de la variance totale, IC explique 0,1 à 3 % de la variance totale, ρ explique 0,3 à 4 % de la variance totale. Les 10 derniers termes, d'une manière générale, prennent en compte 4 à 10 % de la variance totale.
	BELLA (1971)	Croissance **en diamètre** sur 5 ans.	– Diamètre (D) – CIO	– $AD = a + b_1D + b_2D^2$ – $AD = a + b_1CIO + b_2CIO^2 + b_3CIO^3$	– 45 à 82 %, fonction de l'espèce et de l'âge. – 50 à 83 %, fonction de l'espèce et de l'âge.
	SMITH & BELL (1983)	Croissance **en diamètre** sur 4 ans.	– 1/D – $1/D^2$ – ΔCSI, CSI^2 – ΔCSI, ΔCSI^2, CSI^2 CSI = indice de ARNEY (1973)	– $AD = a + b_1X_1$ – " – $AD = a + b_1X_1 + b_2X_2$ – " "	– 52,5 % – 66,6 % – 40 % – 55 % La prise en compte de l'ensemble des variables dans une seule équation permet d'obtenir R^2= 80 %.
	DANIELS & al (1986)	Croissance annuelle **en diamètre** (resp. **surface terrière**)	– Indice de ARNEY (1973) (CSI) – Indice de EK & MONSERUD (1974)	Linéaire simple	– 44 % (19 %). – 40 % (24 %).

Annexe 1 (fin page suivante) : EFFICACITÉ DES INDICES DE COMPÉTITION : quelques exemples.

	AUTEUR(S)	VARIABLE EXPLIQUÉE	VARIABLE(S) EXPLICATIVE(S)	MODÈLE(S) UTILISÉ(S)	PART DE LA VARIANCE TOTALE EXPLIQUÉE (R^2), EN %
INDICES BASÉS SUR DES RATIOS TAILLE/DISTANCE	SPURR (1962)	Croissance annuelle en surface terrière.	"Point Density", pour un BAF = 27,2 ft^2/acre, en excluant le sujet.	Linéaire simple.	46 %.
	DANIELS (1976)	Croissance annuelle en diamètre (resp. en hauteur).	– Indice de HEGYI (1974), compétiteurs sur 1 placette de rayon fixé – Indice de HEGYI et désignation des compétiteurs au relascope (BAF = 10 ft^2/acre)	Linéaire simple	– 5 % (8 %). – 17 % (21 %).
	ALEMDAG (1978)	Croissance en diamètre sur 5 ans.	– Diamètre (D) – Indice de HEGYI	– $AD = a + b_1D + b_2D^2$. – $AD = a + b_1IC + b_2IC^2 + b_3IC^3$.	– 28 %. – 54 %.
INDICES DE POLYGONES	MOORE & al (1972)	Croissance en surface terrière sur 10 ans.	– APA – CIO (indice de chevauchement, pour comparer) – Diamètre (D), hauteur totale (H), projection de la couronne (PC), âge (A)	– $AG = b_0 + b_1IC + b_2IC^2$. – $AG = b_0 + b_1IC + b_2IC^2 + b_3IC^3$. – $AG = b_0 + b_1D + b_2H + b_3PC + b_4A + b_5IC + b_6IC^2$.	– 61 à 71 % en fonction des espèces. – 40 à 68 % – En fonction des espèces : les 4 premiers termes expliquent 66 à 76 % de la variance totale, et les trois derniers (indices de compétition) entre 4 et 10 %.
	ALEMDAG (1978)	Croissance en diamètre sur 5 ans.	– Indice de BROWN (1965, APA non pondérée) – PAGAP	$AD = a + b_1IC + b_2IC^2 + b_3IC^3$	– 27 %. – 46 %.
	DANIELS & al (1986)	Croissance annuelle en diamètre (resp. en surface terrière).	– Indice de BROWN (1965). – Indice de MOORE & al (1972, APA pondérée).	Linéaire simple	– 11 % (40,5 %). – 15 % (56 %).
	NANCE & al (1987)	Croissance en surface terrière sur 2 ans.	– Indice type APA pondérée (pondération (6)). – Indice type APA pondérée et limitée par une fonction de contrainte.	Linéaire simple	– 16 à 58 % – 35 à 61 % En fonction de l'âge du peuplement.
INDICES MIXTES	OPIE (1968)	Croissance en surface terrière sur 4 ans.	– Diamètre (D) – "Zone Count"	– Linéaire simple – $AG = b_0 + b_1D + b_2D \times IC$	– 66 %. – 81 %.
	ALEMDAG (1978)	Croissance en diamètre sur 5 ans.	PAGAS	$AD = b_0 + b_1IC + b_2IC^2 + b_3IC^3$	49 %.
INDICES BASÉS SUR LES PROFILS DE COURONNE	HAMILTON (1969)	Croissance en volume sur 5 mois.	– Diamètre – CSA, le houppier étant assimilé à un cône.	Linéaire simple	– 79 % . – 88 % .
	HATCH & al (1975)	Croissance en diamètre sur 5 ans.	– Diamètre – CSA – ECSA	– $AD = b_0 + b_1D + b_2D^2 + b_3D^3$ – $AD = b_0 + b_1IC + b_2IC^2 + b_3IC^3$	– 58 à 73 % – 51 à 78 % – 61 à 74 % En fonction de la densité du peuplement
	SMITH (1991)	Croissance annuelle en volume (logarithme).	– Volume (V) – ESA	Linéaire simple	– 38 à 77 % – 45 à 73 % En fonction de l'âge du peuplement (l'efficacité a tendance à décroître avec l'âge).
DIVERS	PUKKALA (1989)	Croissance en surface sur 5 ans (logarithme).	– Diamètre (D), hauteur (H), indice de compétition issu de la théorie des champs écologiques (IC). – Diamètre (D), hauteur (H), indices IC_1 et IC_2 (voir texte)	– $Log\ (AG) = b_0 + b_1Log\ D + b_2Log\ H + b_3Log\ IC$ – $Log\ (AG) = b_0 + b_1Log\ D + b_2H + b_3IC_2 + b_4Log\ (IC_1 + 0,01)$	– 84 %. – 83 %.

Annexe 1 (fin) : EFFICACITÉ DES INDICES DE COMPÉTITION : quelques exemples.



Annexe 2 : "Crown position scores" (d'après DAWKINS, 1958, cité par SYNNNOTT, 1979).