

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 35 (1980)
Heft: 1

Artikel: Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres : la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien
Autor: Cusset, Gérard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880091>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien

GÉRARD CUSSET

RÉSUMÉ

CUSSET, G. (1980). Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe primaire. *Candollea* 35: 231-255. En français, résumé anglais.

L'étude d'une population de parasoliers et la comparaison des résultats avec ceux rapportés par d'autres auteurs amènent à proposer, pour les Dicotylédones ligneuses, que la hauteur des arbres croissant sans concurrence est une fonction puissance du diamètre du tronc. Pour les arbres de forêt, cette relation est variable dans le temps et peut être représentée par une suite de quatre segments de courbes, liés à des événements physiologiques, dont la droite d'Oldeman figure un lissage assez satisfaisant.

ABSTRACT

CUSSET, G. (1980). On parameters influencing the growth of trees. The height-diameter relationship in primary aerial shoots. *Candollea* 35: 231-255. In French, English abstract.

Quantitative studies of a *Musanga cecropioides* population are enhanced by a comparative account of the growth characteristics reported in the literature. They suggest stem diameter-height relationships for dicotyledonous trees as power-law functions if the trees grow without competitors. These parameters are altered by competition in forests; in this case, a relationship curve is proposed as a sequence of four segments, related to physiological factors and fairly fitted by the Oldeman's empirical line.

De façon un peu étonnante, les botanistes ne connaissent encore que très imparfaitement, certains paramètres quantitatifs de la croissance des arbres. Bien entendu, les forestiers ont dressé depuis longtemps des barèmes de cubage en rendant compte de manière pratique, mais ces formules approchées ont été établies pour un accroissement en bois utile, et ne traduisent pas entièrement les phénomènes de croissance. C'est ainsi que le forestier limite le fût d'un feuillu là où commence le houppier, et n'envisage pas — ce qui serait économiquement absurde — comme tronc la totalité de l'axe primaire aérien jusqu'au bourgeon terminal; pour reprendre la définition d'un récent ouvrage de foresterie "le tronc est la partie de la tige que l'on peut affecter à des emplois nobles" (BARY-LENGER & al., 1974). Au contraire, le botaniste s'intéressera à la totalité de la tige primaire, comme nous le ferons dans la suite de cet article, en l'appelant un peu abusivement "tronc".

LE CAS DU MUSANGA CECROPIOIDES R. BR.

En décembre 1978, nous avons étudié une population de parasoliers (= *Musanga cecropioides* R. Br.) dans la région de Dimonika, au Mayombe congolais.

Protocole

Il s'agit d'un vallon en cul-de-sac, à environ 700 m d'altitude, drainé par un ruisseau peu important, sur un sol argileux un peu acide (pH autour de 5), épais, résultant de la décomposition de schistes calcaires de la série de Mvouti-Mossouva (Précambrien moyen). La pente des versants est de l'ordre de 50°, celle du thalweg avoisine 30°. Les arbres étudiés étaient entre le tiers inférieur et la moitié du versant ouest, donc en zone bien drainée et bien éclairée. Comme de coutume, les parasoliers s'y étaient installés dans les éclaircies résultant de défrichements culturels; ils étaient donc tous soumis à un éclaircissement identique, n'étant pas surcimés, et en pleine lumière.

Nous ne disposons d'aucune donnée microclimatique pour Dimonika même, mais elles doivent être très comparables à celles de Belize (au Cabinda), en position topographique semblable, et 50 km plus au sud. Les températures moyennes mensuelles y oscillent entre 22° et 27°, la moyenne des minima étant toujours supérieure à 21° et celle des maxima inférieure à 32°. L'humidité relative moyenne mensuelle est toujours supérieure à 95% avec un ciel presque constamment couvert et d'abondants brouillards; une précipitation supérieure à 0.1 mm est enregistrée un jour sur deux, pour un total annuel d'environ 1850 mm.

La morphologie en pays coupé du Mayombe congolais accentue l'isolement du vallon de Dimonika qui n'est en aucune façon une voie de passage, et il nous semble certain que les parasoliers étudiés appartiennent à une seule population. Par ailleurs, sol, éclaircissement, hygrométrie sont identiques pour tous ces arbres, et nous estimons donc que les mesures effectuées sur ces arbres représentent bien les paramètres quantitatifs du parasolier, dans les conditions indiquées.

Ces mesures, avec l'aide technique de MM. Makita-Madzou et Milandou, ont été faites pour les hauteurs avec un dendromètre "Blume-Leiss", et pour les circonférences avec un mètre à ruban métallique. Ultérieurement, les circonférences nous ont donné, par calcul, les diamètres. Nous ne pensons pas, étant données les précautions prises, notamment la répétition des mesures, que les erreurs puissent atteindre 5%.

Signalons enfin que notre échantillonnage a été effectué en ne tenant compte que des arbres "that they found standing reasonably alone" (McMAHON & KRONAUER, 1976), éliminant par là un effet possible de compétition entre individus ou entre espèces.

Le matériel biologique

Le parasolier, bien connu, se caractérise par une architecture très simple. Comme l'ont écrit HALLÉ & OLDEMAN (1970), "l'axe épicotyle, pérennant, monocaule jusqu'à une hauteur de 3-5 m, s'élève ensuite jusqu'à une vingtaine de mètres de hauteur, en donnant périodiquement naissance à des pseudo-verticilles diffus de 5 à 7 branches latérales... un arbre pleinement développé ne présente que 3 à 5 pseudo-verticilles... les axes latéraux sont identiques au tronc... toutefois ils se ramifient uniquement sur leur face abaxiale". Nous souscrivons tout à fait à ce qui précède.

Par contre, un problème se pose concernant la croissance de ce monopode: est-elle rythmique?

HALLÉ & OLDEMAN (1970), puis HALLÉ & al. (1978) l'affirment, et placent le parasolier dans leur modèle de Rauh. Par contre, LEBRUN & GILBERT (1954), qui donnent une courbe de croissance en hauteur du parasolier au Zaïre, n'indiquent aucun rythme de croissance. De même, COOMBE & HADFIELD (1962) opposent une élongation de l'axe primaire "unrestricted" à "its restricted branching pattern". CLIFFORD EVANS (1972) prend même le parasolier comme exemple d'espèce ligneuse à croissance continue: "here, the growth is indeed one continuous process" en l'opposant aux plantes "growing in flushes".

Il y a donc là une antinomie indiscutable; nos observations, sur une durée trop courte, ne nous permettent pas de prendre partie. Peut-être, néanmoins, y aurait-il lieu de considérer que le méristème caulinaire puisse émettre, de façon rythmique, des branches latérales tout en induisant une croissance continue, ces deux phénomènes étant alors relativement indépendants? Dans

ce cas, seules des mesures pendant un laps de temps suffisant, sur des individus précis, permettraient d'affirmer une élongation par flushes que la seule disposition en pseudo-verticille des branches n'autoriserait plus à indiquer. Ce problème, qui ne concerne pas que le parasolier, aurait avantage à être repris.

Observations

Nous avons mesuré circonférence du tronc (à 1.30 m) et hauteur de l'axe primaire pour 74 arbres, de taille variable, couvrant toute l'échelle des tailles de la population de façon assez homogène. Tous les arbres mesurés ont été choisis conformes au modèle initial au sens d'OLDEMAN (1972). Les résultats de ces mesures sont donnés par le graphique (fig. 1), en coordonnées cartésiennes; il montre immédiatement que les points représentatifs ne sont pas répartis autour d'une droite, mais autour d'une courbe. La même

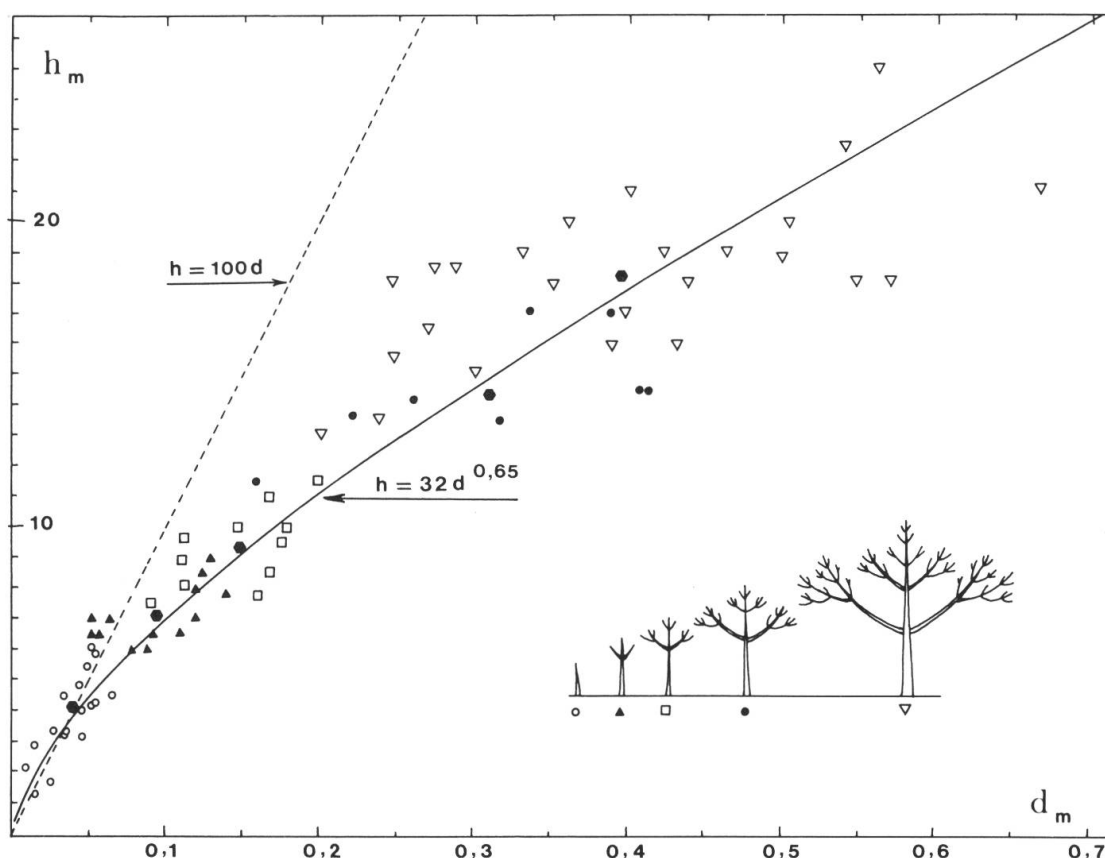


Fig. 1. — Relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien du parasolier, en coordonnées cartésiennes. Les différents symboles correspondent aux stades morphologiques schématisés par les silhouettes; les octogones noirs représentent les arbres moyens de chaque stade.

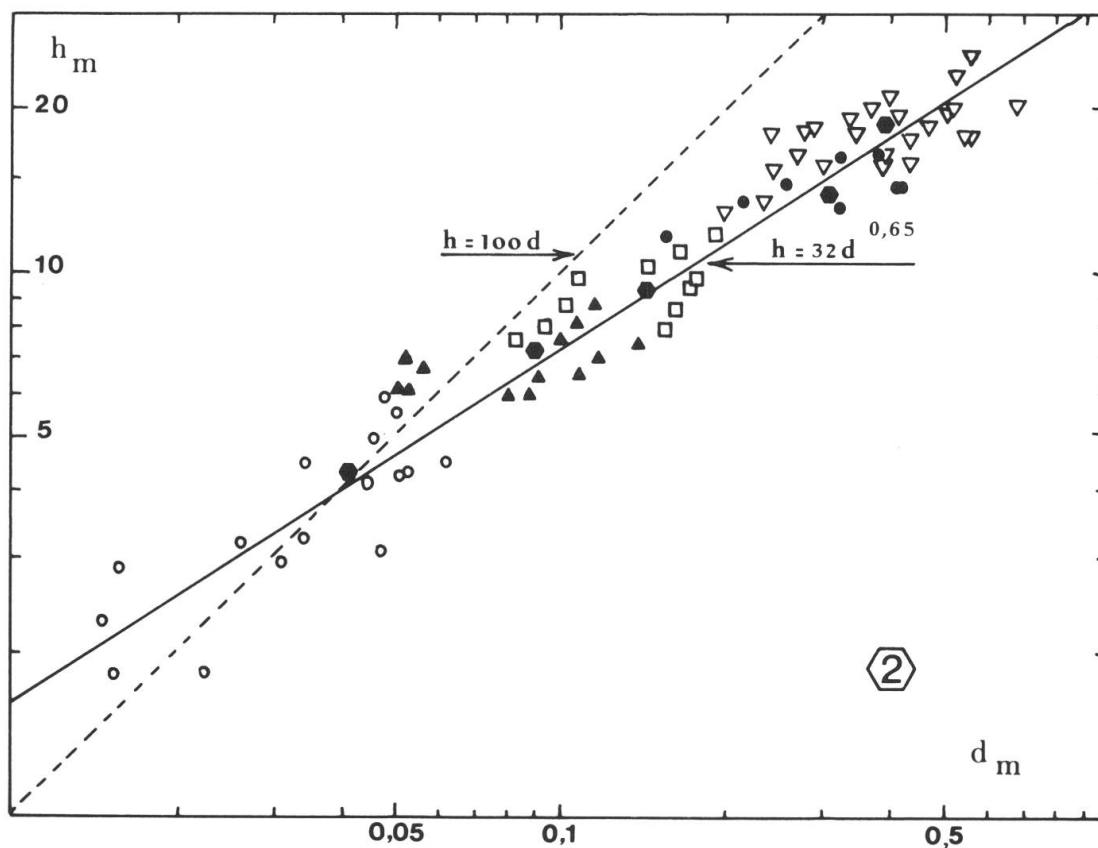


Fig. 2. — Relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien du parasolier, en coordonnées bilogarithmiques. Mêmes symboles que pour la figure 1.

représentation, en coordonnées bilogarithmiques, indique que cette courbe devient une droite (fig. 2), et donc qu'il convient de procéder à un lissage au moyen d'une fonction puissance.

On peut, dans un premier temps, supposer qu'il n'existe aucune liaison entre les variables, c'est-à-dire que la croissance de chaque arbre est totalement indépendante de celle des autres (nous verrons plus loin — paragraphe "Croissance et concurrence vitale" — ce qui se passe quand on n'admet pas cette hypothèse). L'ajustement, conduit au moyen d'un micro-computer, amène, par la méthode des moindres carrés, à une expression:

$$h_1 = 32.73 d_1^{0.653} \quad (r = 0.962) \quad (1)$$

qui est très voisine de:

$$h_2 = 33 d_2^{2/3} \quad (2)$$

Les valeurs de h , en fonction de d , ont été calculées suivant (1) et (2), donnant le tableau 1. Comme on le voit, les erreurs relatives faites en prenant (2) à la place de (1) sont inférieures à 3%, et donc aux erreurs de mesure elles-mêmes (les courbes représentatives sont pratiquement confondues).

d	h_1	h_2	$ h_1 - h_2 $	$\left \frac{h_1 - h_2}{h_1} \right $
0.05	4.63	4.48	0.17	0.03
0.10	7.27	7.11	0.16	0.02
0.20	11.44	11.29	0.15	0.01
0.30	14.91	14.79	0.12	0.01
0.40	17.99	17.89	0.10	0.01
0.50	20.81	20.88	0.07	0.01
1.00	32.73	33.00	0.27	0.01

Tableau 1. — *Musanga cecropioides* R. Br.

Nous considérerons que (2) représente, de façon satisfaisante, la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire dans notre population de parasoliers. La simplicité de (2) est évidemment remarquable. La suite de cet article est consacrée à des comparaisons avec d'autres données, et à un examen théorique des résultats.

COMPARAISONS AVEC D'AUTRES CAS

La courbe du libre développement

Nos mesures ont été faites sur des arbres croissant suffisamment isolés pour qu'il n'y ait pratiquement pas à envisager de concurrence vitale entre individus de la même espèce ou d'autres espèces. Cette question a été bien étudiée par les forestiers, notamment pour la détermination de la distance optimale entre individus dans des plantations, par la méthode des "correlated curves trend plots", ou CCTP.

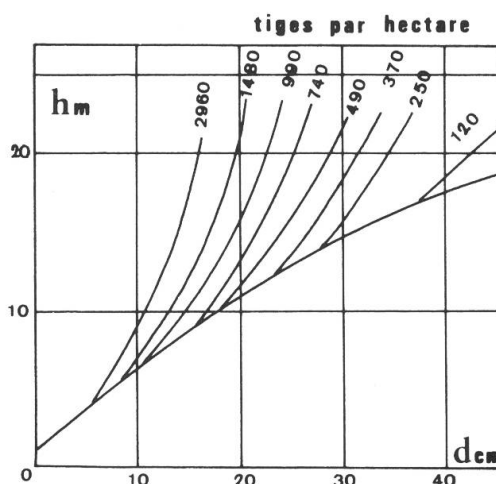
Prenons, par exemple, les courbes données par CRAIS (1939) pour *Pinus patula* Schlecht. & Cham., du Mexique (fig. 3).

La courbe de base est celle du libre développement des arbres, donc celle comparable à notre courbe de lissage de la figure 1. Nous en voyons immédiatement la ressemblance, si forte que le lissage de la courbe de Crais conduit à

$$h_3 = 32.32 d_3^{0.649} \quad (r = 0.976) \quad (3)$$

Si on compare (tabl. 2) les valeurs données par l'application de (3) à celles obtenues à partir de (2), il est remarquable de constater que leurs différences,

Fig. 3. — Courbes de la relation hauteur/diamètre dans des plantations artificielles de *Pinus patula* Schlecht. & Cham., d'après CRAIS (1939).
Explication dans le texte.



en valeurs relatives, ne dépassent pas 7%, et que (2) peut également rendre compte correctement de la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire du *Pinus patula*, quand celui-ci croît sans compétition vitale marquée. Notons également qu'il ne s'agit pas d'arbres de taille exceptionnelle ou de diamètre considérable.

Comparons, à présent, les résultats précédents, pour des espèces tropicales, aux valeurs relevables sur des arbres croissant en France. Nous prendrons les chiffres indiqués par ROL (1962-1968) comme "normaux" pour des arbres adultes, car ils correspondent à des moyennes établies d'après une longue expérience forestière, et sont admis par tous (quand Rol indique une fourchette de valeurs, nous en avons pris la moyenne). Si on place les points représentatifs de ces données sur un graphique bilogarithmique (fig. 4), on constate aisément qu'ils se placent autour d'une droite, dont le calcul par la méthode des moindres carrés nous fournit l'expression:

$$h_4 = 26.13 d_4^{0.687} \quad (r = 0.867) \quad (4)$$

d	h_3	h_2	$ h_3 - h_2 $	$\left \frac{h_3 - h_2}{h_1} \right $
0.05	4.20	4.48	0.28	0.06
0.10	6.60	7.11	0.51	0.07
0.20	11.50	11.29	0.21	0.02
0.30	15.00	14.79	0.21	0.01
0.40	18.00	17.89	0.11	0.01

Tableau 2. — *Pinus patula* (les valeurs de h_3 sont arrondies, d'après la figure 3, les données initiales ne nous étant pas accessibles).

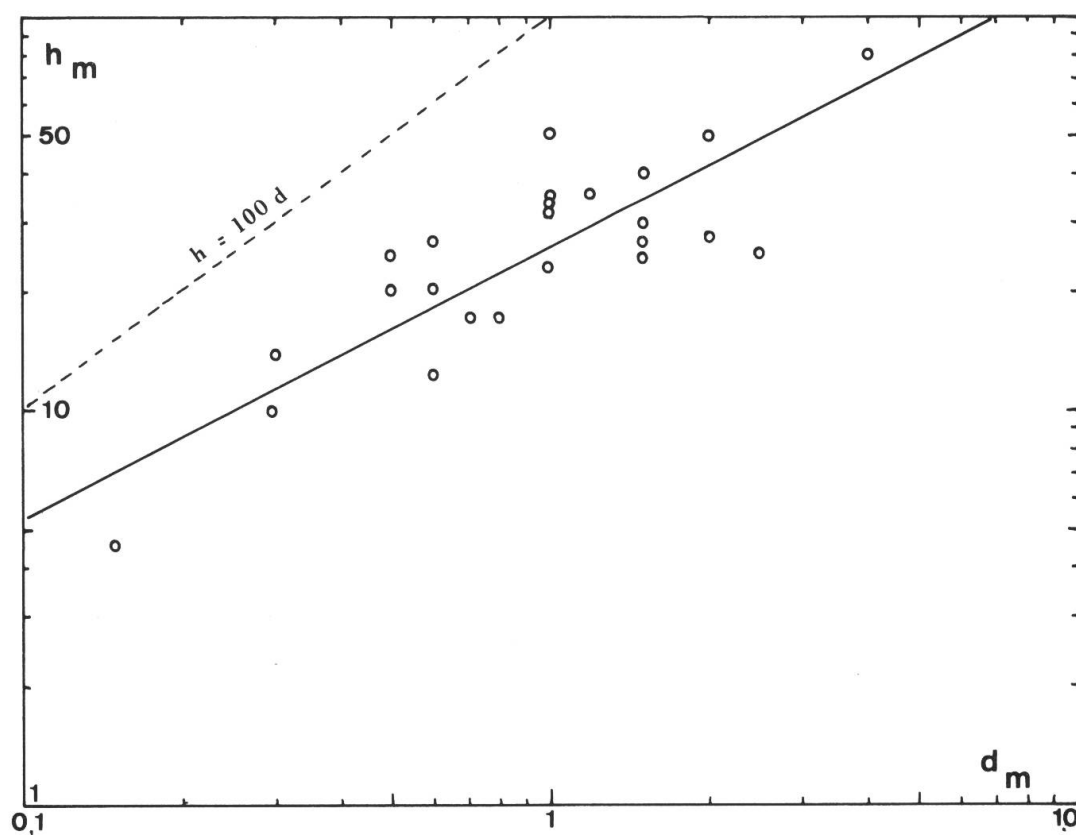


Fig. 4. — Relation hauteur/diamètre d'arbres adultes français d'espèces différentes, d'après ROL (1962-1968). Chaque point représente une espèce.

d	h_4	h_5	$ h_4 - h_5 $	$\left \frac{h_3 - h_5}{h_3} \right $
0.10	5.34	5.47	0.13	0.02
0.20	8.60	8.64	0.04	0.01
0.30	11.36	11.29	0.07	0.01
0.40	13.85	13.65	0.20	0.01
0.50	16.14	15.82	0.32	0.02
0.60	18.30	17.84	0.46	0.02
0.70	20.35	19.75	0.60	0.03
0.80	22.30	21.54	0.76	0.03
0.90	24.18	23.31	0.87	0.04
1.00	26.13	25.00	1.13	0.04
2.00	41.81	43.97	2.16	0.05

Tableau 3. — Arbres de France.

Si on compare les valeurs lissées avec celles obtenues à partir de:

$$h_5 = 25 d_5^{2/3} \quad (5)$$

on obtient le tableau 3.

L'erreur relative, commise en prenant (5), ne dépasse pas 5% et est certainement inférieure aux arrondis faits par Rol. Là encore, mais cette fois pour un ensemble d'arbres de différentes espèces (une espèce par point représentatif) croissant dans un climat relativement uniforme, la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire est de la forme $h_i = k_i \cdot d_i^{2/3}$, au moins en première approximation. Notons qu'il s'agit d'arbres ayant poussé dans les meilleures conditions, par échantillonnage, mais il ne s'agit pas de "records" comme dans l'exemple suivant.

Dans leur très classique "Textbook of Dendrology", HARLOW & HARRAR (1958), indiquent espèce par espèce, pour les essences nord-américaines, les dimensions maximales relevées. Nous les avons reportées sur la figure 5 où les ronds noirs représentent les conifères, et les ronds blancs les feuillus.

Une fois faites les conversions des unités anglo-saxonnes en unités métriques, le lissage, par la méthode des moindres carrés, nous conduit pour les conifères à l'équation:

$$h_6 = 33.29 d_6^{0.59} \quad (6)$$

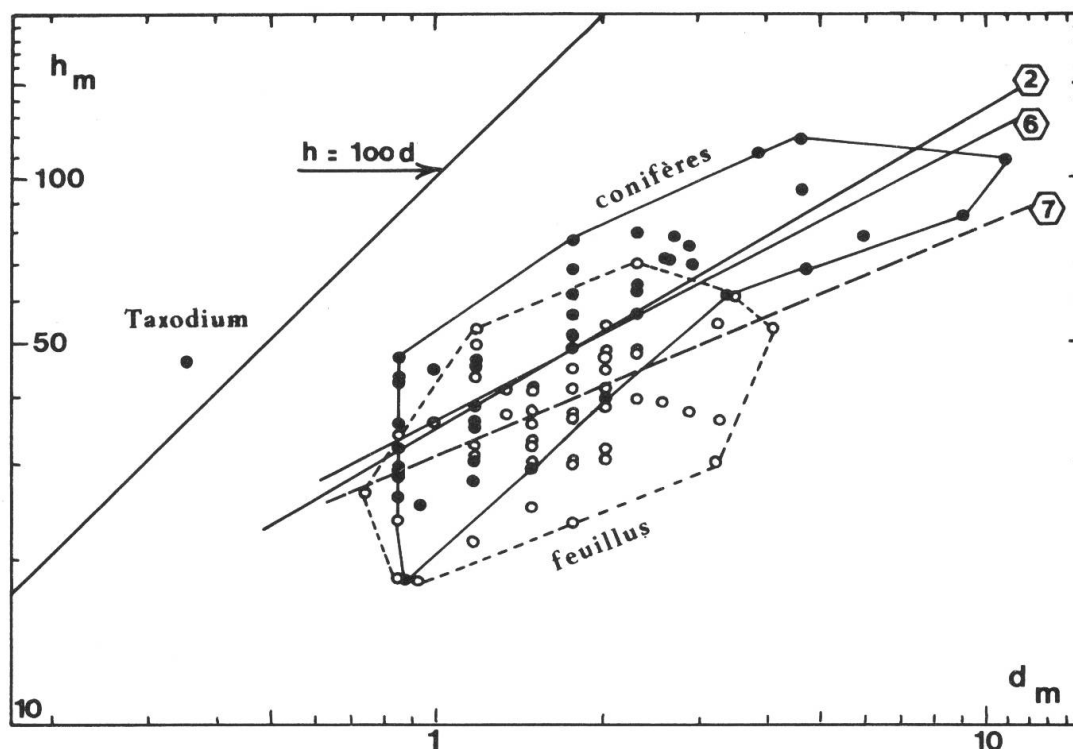


Fig. 5. — Relation hauteur/diamètre pour les records d'essences américaines, d'après les chiffres d'HARLOW & HARRAR (1958). Les points noirs représentent les conifères, les ronds blancs, les feuillus. Les courbes 2, 6 et 7 sont différents lissages, commentés dans le texte.

et pour les feuillus à:

$$h_7 = 30.12 d_7^{0.40} \quad (7)$$

On voit que pour les conifères, avec une erreur relative toujours inférieure à 9%, et inférieure à 4% pour les arbres de moins de 2 m de diamètre (tabl. 4), on peut accepter à la rigueur que (2) représente la relation hauteur/diamètre, mais il n'en est pas de même pour les feuillus (tabl. 5). Prendre (2) conduirait, pour un diamètre supérieur à 1.5 m, à de fortes et inacceptables erreurs (40% pour un diamètre de 5 m); les arbres sont moins hauts que leur équivalent théorique donné par (2). D'autre part, à diamètre égal, les feuillus sont moins hauts que les conifères, et cette différence s'accroît comme le diamètre (comparer les droites de régression 6 et 7 sur la figure 5).

Il convient de souligner les particularités de cet exemple: nous nous intéressons ici à des dimensions maximales, et donc à des arbres de grand âge. Plusieurs remarques sont à faire:

d	h_6	h_2	$ h_6 - h_2 $	$\left \frac{h_6 - h_2}{h_2} \right $
0.8	29.8	28.4	1.4	0.05
1.0	33.3	33.0	0.3	0.01
1.5	42.3	43.2	0.9	0.02
2.0	50.1	52.3	2.2	0.04
3.0	63.7	68.4	4.7	0.06
4.0	75.4	82.3	6.9	0.08
5.0	86.1	95.4	9.3	0.09

Tableau 4. — Conifères nord-américains.

d	h_7	h_2	$ h_7 - h_2 $	$\left \frac{h_7 - h_2}{h_2} \right $
0.8	27.5	28.4	0.9	0.03
1.0	30.0	33.0	3.0	0.09
1.5	35.3	43.2	7.9	0.18
2.0	39.5	52.3	12.8	0.24
3.0	46.4	68.4	22.0	0.32
4.0	52.1	82.3	30.2	0.36
5.0	56.9	95.4	38.5	0.40

Tableau 5. — Feuillus nord-américains.

- les conifères, qui s'éloignent peu de (2), conservent longtemps une bonne conformité au modèle initial de morphogenèse, tandis que les feuillus s'en écartent fortement à l'âge adulte;
- on sait depuis longtemps que les vieux feuillus présentent une "descente de cime" très visible, par exemple sur les semenciers laissés dans les peuplements exploités, correspondant au dessèchement de la cime, dont les branches distales meurent, et à l'apparition de nombreux petits rameaux sur le tronc, issus du développement de bourgeons auparavant maintenus en latence par l'action de la partie distale (par ex. JENIK, 1979). Il faut donc faire attention à l'acception des termes "hauteur de l'arbre". Pour les vieux feuillus, cette expression ne coïncide plus avec la longueur de l'axe primaire, mais traduit le niveau atteint par les plus hautes branches latérales survivantes. La courbe (7) n'a pas la même signification que les courbes précédentes;
- indiquons enfin le point représentatif des *Taxodium* et sa position aberrante; nous reviendrons, sur ce point, dans un prochain article.

Croissance et concurrence vitale

Jusqu'à présent, nous avons choisi d'examiner des arbres croissant dans des conditions mésologiques optimales, c'est-à-dire sans limitations dues au milieu. Qu'en est-il quand ces conditions ne sont pas réalisées?

Le cas des peuplements équiennes

Ce cas, très important pour les forestiers, a bien été étudié. Ainsi que l'écrit J. PARDE (1961), la relation hauteur/diamètre, pour un âge donné de la population, se traduit "en coordonnées bilogarithmiques, à de rares exceptions près, par une droite. Le procédé est d'un emploi courant à la Station de recherches forestières de Nancy". Autrement dit, la relation est du type $h_i = k_i \cdot d_i^n$. Et "les courbes des hauteurs des peuplements équiennes jeunes sur sol fertile montent avec un fort coefficient angulaire. Au contraire, à un peuplement âgé en station médiocre correspondra une courbe peu accentuée, se rapprochant davantage de l'horizontale".

Il convient donc de ne pas confondre la courbe hauteur/diamètre d'une population équienne à un moment donné, où la non-identité des arbres dépend de facteurs individuels, et la courbe hauteur/diamètre traduisant, pour des temps différents, la relation moyenne hauteur/diamètre du peuplement. Celle-ci est traduite par l'arbre moyen du peuplement, et son évolution en fonction du temps, c'est-à-dire par un arbre théorique, dont la hauteur à un moment donné est la hauteur moyenne des arbres du peuplement à ce moment (et de même pour le diamètre). Elle est seule à traduire effectivement une croissance (fig. 6).

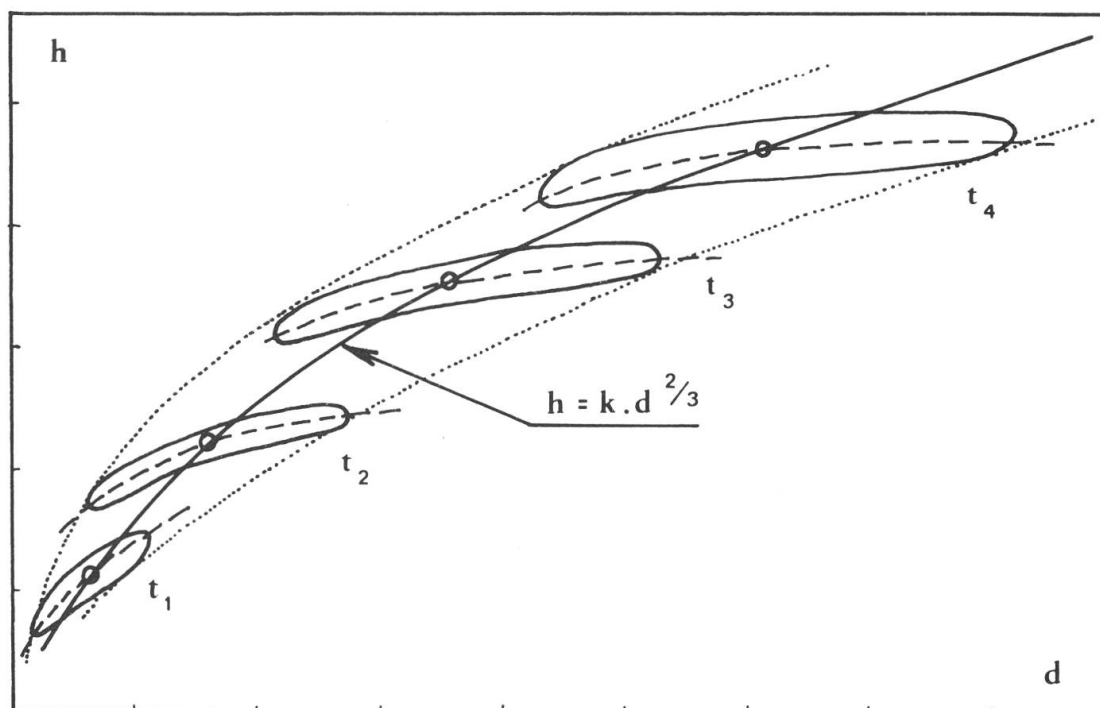


Fig. 6. — Comparaison entre les relations hauteur/diamètre à un instant donné (courbes en tiretés) et la relation hauteur/diamètre en fonction du temps (courbe en trait plein) pour une population équienne, en coordonnées cartésiennes.

Des mesures sur le terrain, à un moment donné, dans une population équienne, risquent donc de ne donner qu'une image très médiocre de la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire, en fonction du temps, de cette espèce. C'est ainsi que les courbes hauteur/diamètre d'une plantation de tecks (SARLIN, 1966) ne correspondent qu'à la situation à un instant donné, et ne peuvent caractériser la croissance de cette essence.

Par contre, les valeurs données par J. PARDE (1961) permettent de connaître la croissance de l'arbre moyen d'un peuplement de pins laricio de Calabre, cultivés à l'Arboretum des Barres depuis 1830. Le calcul d'ajustement, par la méthode des moindres carrés, donne:

$$h_8 = 51.2 d_8^{0.684} \quad (r = 0.971) \quad (8)$$

c'est-à-dire une relation peu différente de

$$h_9 = 52 d_9^{2/3} \quad (9)$$

Soulignons ici que "de tous les pins élevés aux Barres, le pin laricio de Calabre est celui qui a donné les meilleurs résultats, qui présente le taux d'accroissement le plus considérable" (L. PARDE, 1906), et que ces plantations ont été très fortement éclaircies par l'ouragan du 14 février 1900. La concurrence entre les individus n'a donc pas été très forte.

Ce qui précède nous amène à nous interroger sur la validité du lissage que nous avons fait au début de cet article, pour les parasoliers de Dimonika. En effet, un tel lissage suppose que les arbres sont indépendants, au sens statistique, ce qui n'est pas le cas. Si les précautions d'échantillonnage prises permettent d'éliminer presque complètement les effets édaphiques, les conditions climatiques durant la germination sont un peu variables chaque année, et affectent également chaque génération annuelle, différemment des autres générations. Il en est de même pendant la formation et la maturation des diaspores. Nous devons envisager, par conséquent, que les arbres de chaque génération sont "liés" entre eux, et donc effectuer ce lissage à partir des arbres moyens de chaque génération (notons que ceci n'est facile que grâce à l'architecture très simple du parasolier, qui permet d'en reconnaître immédiatement l'âge). Les arbres moyens ont les dimensions suivantes:

Type	h_{10}	d_{10}
1	4.1	0.04
2	7.1	0.10
3	9.3	0.15
4	14.4	0.31
5	18.2	0.40

d'où:

$$h_{10} = 31.38 d_{10}^{0.638} \quad (r = 0.997) \quad (10)$$

que nous pouvons comparer avec (1). Nous voyons que les différences sont insignifiantes par rapport aux erreurs de mesure, et à la variabilité interindividuelle (tabl. 6). Il en est certainement ainsi parce que le climat subéquatorial de Dimonika est très peu varié et ce résultat ne nous semble pas extrapolable sans précaution à des contrées où la variabilité du climat serait notoire. Sous cette réserve, nous pensons pouvoir négliger, dans les conditions naturelles de reproduction, d'éventuels biaisages de l'échantillonnage, ce qui n'est pas le cas pour les forêts équiennes.

Revenons maintenant à la figure 3, relative à des plantations artificielles équiennes et monospécifiques. Elle nous permet d'avoir une idée quantitative

d	h_9	h_1	$ h_9 - h_1 $	$\left \frac{h_9 - h_1}{h_1} \right $
0.05	4.65	4.63	0.02	0.004
0.10	7.23	7.27	0.04	0.005
0.20	11.25	11.44	0.19	0.01
0.30	14.57	14.91	0.34	0.02
0.40	17.50	17.99	0.49	0.03
0.50	20.17	20.81	0.64	0.03

Tableau 6. — Comparaison des lissages pour les parasoliers.

de l'importance de la concurrence interindividuelle sur la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire, dans des conditions homogènes de milieu. Pour une densité de 120 pieds/ha (équidistance moyenne de 9 m), la concurrence se manifeste quand les arbres ont environ 18 m et infléchit vers le haut la courbe représentative. Ces phénomènes sont plus précoces (hauteur = 5 m) et plus marqués, comme il est normal, pour une densité plus forte (1500 pieds/ha = 2.60 m d'équidistance).

En somme, après une phase de libre développement où les arbres sont trop petits pour se gêner — ce qui suppose une plantation en sol nu — intervient un effet compétitif qui se manifeste, tant qu'un autre phénomène, supprimant ou limitant la concurrence, ne crée pas un effet de libération.

Il faut bien noter que les courbes précédentes ont été tracées en lissant des mesures effectuées, à des moments différents, pendant une quarantaine d'années; autrement dit, elles ne sont pas soumises aux restrictions que nous avons faites précédemment.

Les peuplements non équiennes

Dans des populations non équiennes, ce qui est très généralement le cas des forêts naturelles, ou des peuplements jardinés, le problème précédent n'a qu'une faible acuité, les arbres, même d'une espèce donnée, étant d'âges variables et ce dernier facteur ne faussant généralement plus l'échantillonnage. Remarquons, cependant, qu'il est possible qu'un événement catastrophique dans la vie d'une forêt, tel qu'ouragan entraînant des chablis très

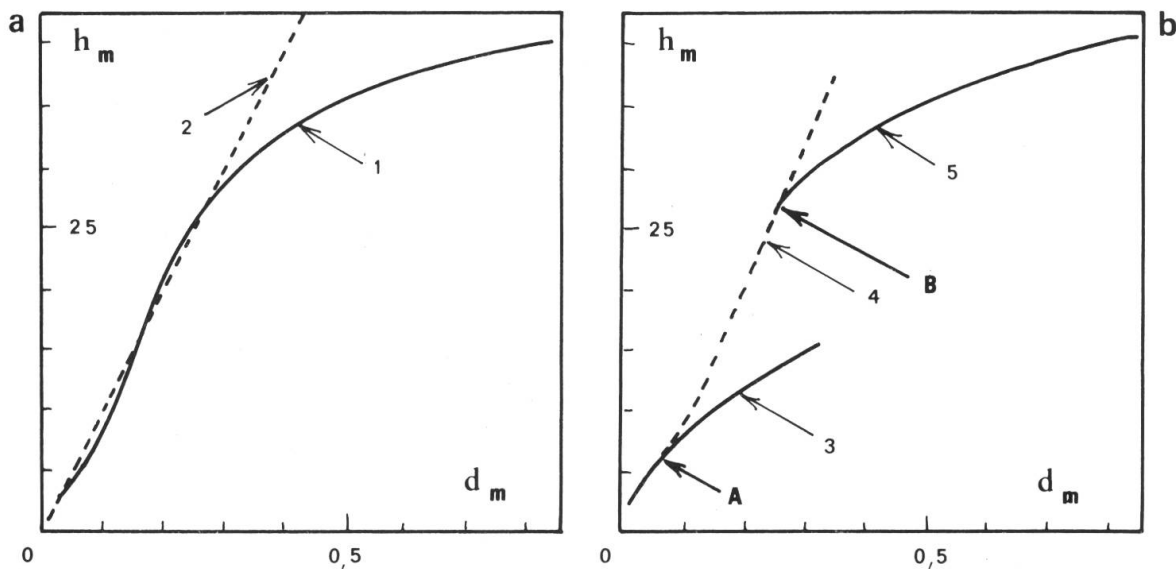


Fig. 7. — a) courbe de la relation hauteur/diamètre donnée par PRODAN (1951) pour une forêt européenne en équilibre; b) interprétation que nous proposons de cette courbe. 1 = courbe de Prodan; 2 = courbe d'Oldeman; 3 = courbe de libre développement; 4 = courbe pendant la compétition vitale; 5 = courbe des arbres dominants; les points A et B indiquent les raccords des courbes.

importants, puisse biaiser considérablement les mesures, et qu'il est pour le moins prudent de s'adresser, pour ce genre de mesures, à des forêts en équilibre.

Dans ce cas, comme le savent depuis longtemps les forestiers, la courbe hauteur/diamètre reste identique à elle-même pour des relevés faits à des années d'écart dans le même peuplement. PRODAN (1951) en donne la preuve pour une forêt étudiée de 1882 à 1942. Comment faut-il interpréter cette courbe?

La figure 7 représente notre opinion à cet égard. La figure 7A est la courbe de Prodan, reproduite aussi exactement que possible, la figure 7B notre interprétation. Après une période initiale de libre croissance, que l'on peut rapprocher de ce que montrait expérimentalement la figure 3, apparaît un mode de développement favorisant la croissance en hauteur, aux dépens de la croissance en diamètre. Il est évident que nous sommes là dans la période où s'exerce la concurrence interindividuelle, jusqu'au moment correspondant au point B. On peut se demander quelle est la durée réelle de la première phase (avant A) de libre développement, les végétaux apparaissant dans un milieu déjà occupé par d'autres espèces, et non sur un sol dénudé comme pour une plantation. Ce point dépend certainement de l'histoire passée de la forêt considérée (coupe claire, incendie,...).

Mais au-delà du point B, apparaît un fait nouveau, la courbe s'infléchit à nouveau vers le bas. Etant donné l'âge des arbres, traduit par leurs dimensions encore modestes, qui présentent ce fait, une explication par la descente de cime n'est probablement pas exacte. Il nous faut admettre que, parvenus à la lumière, les arbres dominants (ceux dont les caractéristiques sont utilisées pour construire la partie droite de la courbe hauteur/diamètre) surciment leurs concurrents, de moindre vitalité ou dans des conditions locales moins favorables. A ce moment, les arbres dominants échappent en grande partie à la compétition vitale, ont une photosynthèse redevenant optimale, et leur croissance peut, à nouveau ou pour la première fois de leur existence, être selon la courbe du libre développement, ou, au moins, une courbe voisine.

Si cette hypothèse est exacte, elle doit se refléter dans les courbes de la relation hauteur/diamètre établies pour d'autres types de forêts, le point B devant avoir une ordonnée variable, liée à la hauteur des arbres surcimés.

Considérons deux types de forêts bien différents de celle étudiée par Prodan: la première est la forêt de haute terre (non inondable) décrite par TAKEUCHI (1961) en Amazonie brésilienne; la seconde, celle étudiée par ASHTON (1964) du type forêt à Dipterocarpacees, dans l'île de Bornéo (fig. 8, 9). Dans la forêt amazonienne, le point B se situe vers 22 m, ce qui correspond à la hauteur de l'ensemble des arbres dominés. Dans la forêt de Bornéo, le point B se trouve vers $h = 35$ m, ce qui est aussi la hauteur moyenne des arbres dominés.

Autrement dit, dans des exemples disparates (forêts européenne, amazonienne et pacifique), on rencontre une concordance entre le moment de l'effet de libération (le point B) et la hauteur moyenne des arbres dominés.

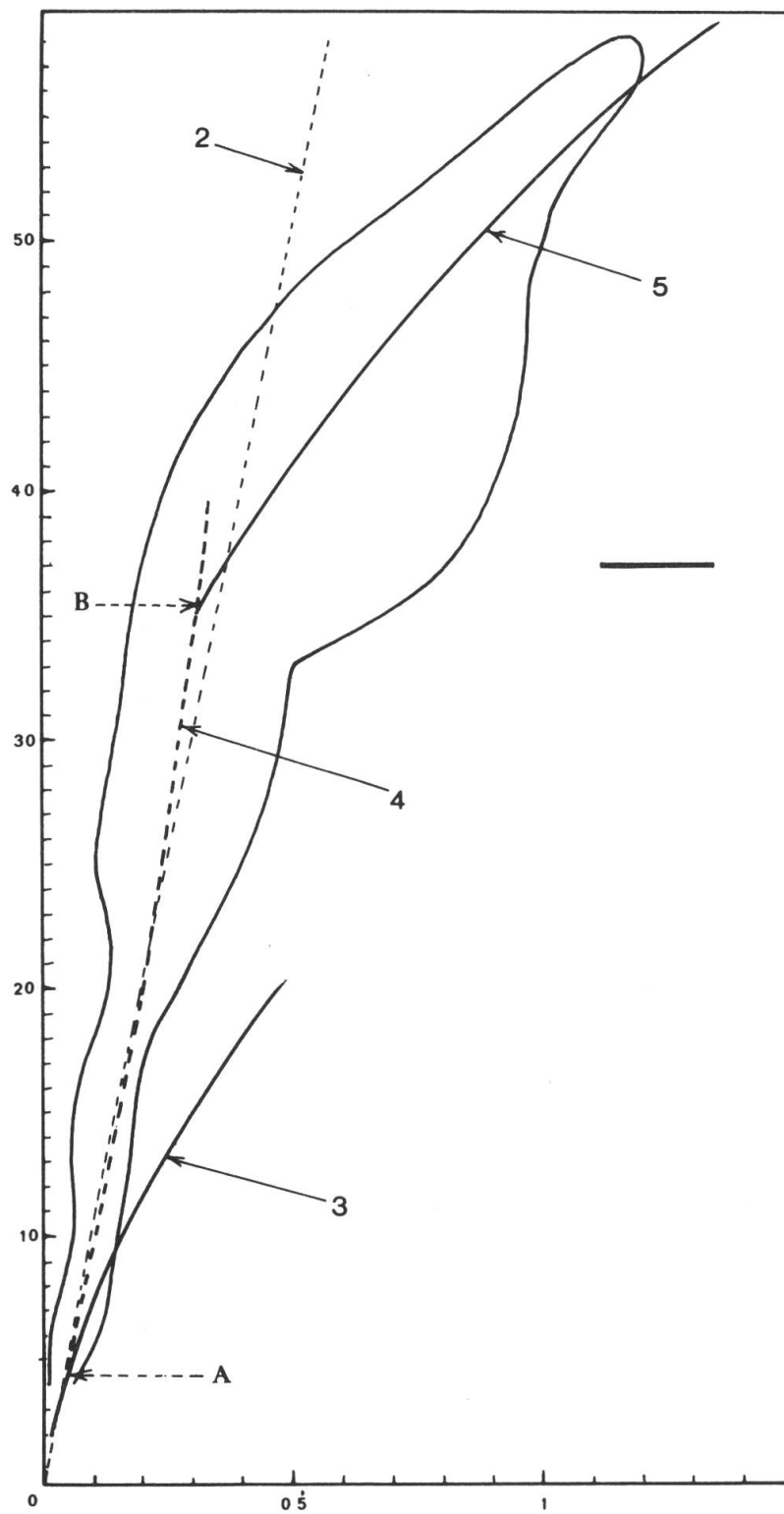


Fig. 9. — Relation hauteur/diamètre des arbres d'une forêt à Dipterocarpaceae dans l'île de Bornéo, d'après ASHTON (1964). Mêmes abréviations que pour la figure 7.

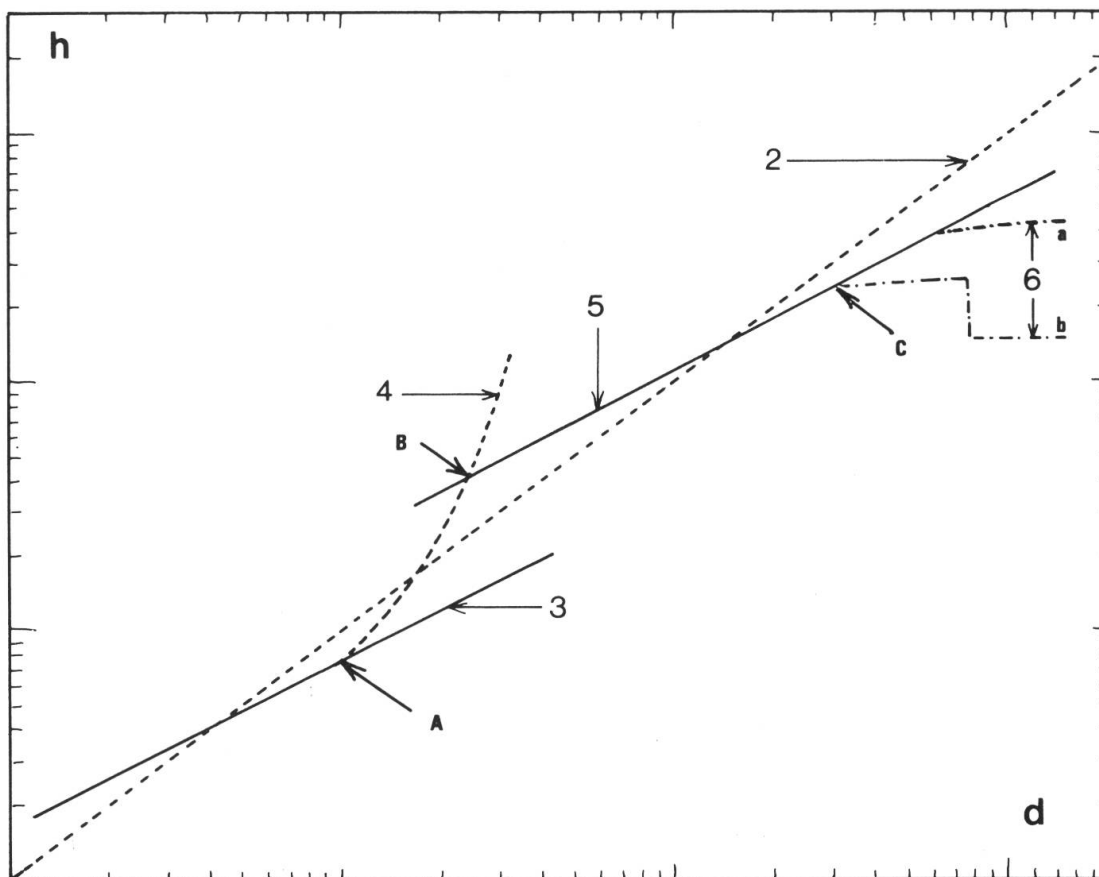


Fig. 10. — Relations hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien d'un arbre dicotylédone, telles que nous les proposons. 2 = courbe d'Oldeman; 3 = courbe (facultative) de libre développement; 4 = courbe pendant la compétition vitale; 5 = courbe des arbres dominants; 6a = courbe de descente de cime, sans bris; 6b = courbe de descente de cime, avec bris; A, B et C indiquent les points de raccord des courbes.

segment de sigmoïde; si la concurrence est pratiquement nulle, ce sera un segment de la courbe de libre développement. Dans le territoire délimité par ces deux courbes, la position de la courbe réelle observée traduit l'importance de la compétition interindividuelle;

- de B à C, après l'effet de libération, certains arbres, les plus vigoureux, reprennent une courbe analogue à une courbe de libre développement;
- au delà de C, un segment de courbe, pouvant être irrégulier (bris de cime), traduit la descente de cime (fig. 10).

INTERPRÉTATIONS

Les résultats précédents nous amènent à envisager successivement deux cas où les relations hauteur/diamètre sont différentes.

La courbe de libre développement

Reprenons les équations de lissage que nous avons obtenues dans les exemples étudiés:

$$- \textit{Musanga cecropioides} \dots\dots\dots h_1 = 32.73 d_1^{0.653} \quad (1)$$

$$\text{et } h_{10} = 31.38 d_{10}^{0.638} \quad (10)$$

$$- \textit{Pinus patula} \dots\dots\dots h_3 = 32.32 d_3^{0.649} \quad (3)$$

$$- \text{arbres de France, bien venus} \dots\dots\dots h_4 = 26.13 d_4^{0.687} \quad (4)$$

$$- \textit{Pinus laricio var. calabrica} \dots\dots\dots h_8 = 51.2 d_8^{0.684} \quad (8)$$

Il est remarquable de constater que ces équations sont très sensiblement de la forme:

$$h_i = k_i \cdot d_i^{2/3} \quad (11)$$

Deux questions se posent: pourquoi la hauteur est-elle liée au diamètre par une relation du type fonction puissance? Et pourquoi cette puissance est-elle pratiquement $2/3$?

Comme on l'admet de façon générale, l'accroissement en diamètre, comme la croissance en hauteur, d'une plante quelconque répond à une équation de Gompertz, plus générale que l'équation logistique, et figurable par une courbe sigmoïde; on a ainsi:

$$\begin{cases} d = k_1 \cdot e^{-e^{a_1 - b_1 t}} \\ h = k_2 \cdot e^{-e^{a_2 - b_2 t}} \end{cases}$$

on peut écrire, par des calculs simples:

$$\log d = \log k_1 - e^{a_1} \cdot e^{-b_1 \cdot t}$$

$$e^{-b_1 \cdot t} = \frac{\log k_1 - \log d}{e^{a_1}}$$

de même:

$$e^{-b_2 \cdot t} = \frac{\log k_2 - \log h}{e^{a_2}}$$

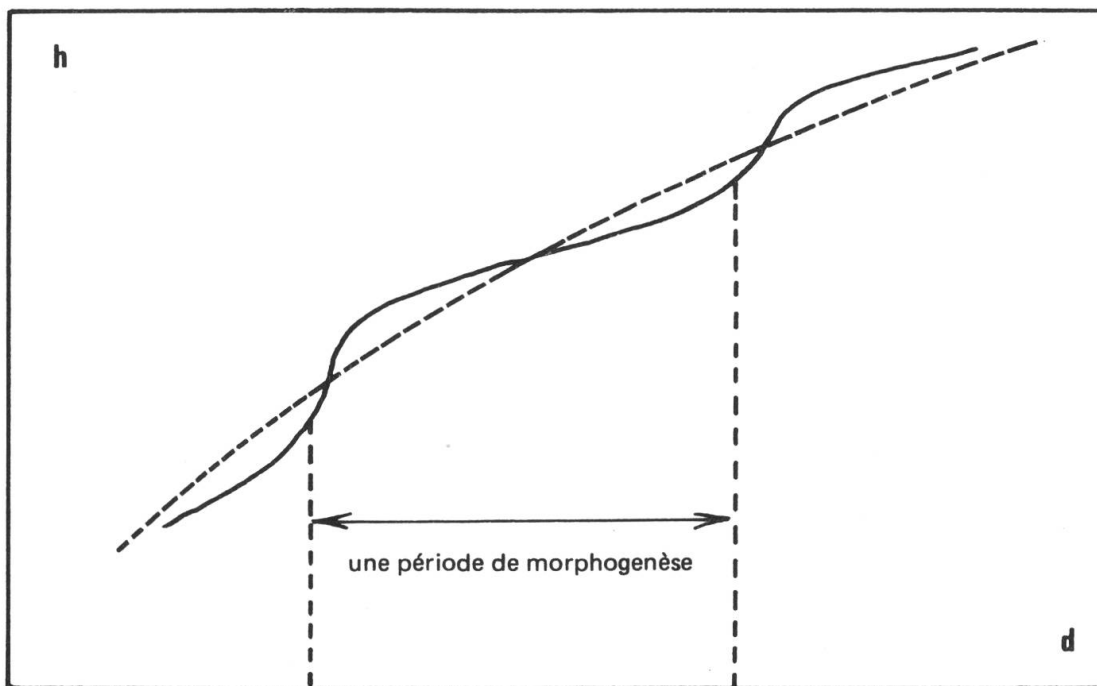


Fig. 11. — Schéma de la comparaison entre la courbe de croissance réelle (en trait continu) et la courbe lissée, qui est une courbe de tendance (en trait tireté).

d'où:

$$e^{-b_2 \cdot t} = \frac{\log k_1 - \log d}{e^{a_1}} \cdot \frac{e^{-b_2 \cdot t}}{e^{-b_1 \cdot t}}$$

$$e^{-b_2 \cdot t} = e^{(b_1 - b_2)t} \cdot \frac{\log k_1 - \log d}{e^{a_1}}$$

mais on a aussi:

$$\log h = \log k_2 - e^{a_2} \cdot e^{-b_2 \cdot t}$$

d'où:

$$\log h = \log k_2 - e^{a_2} \cdot e^{(b_1 - b_2)t} \cdot \frac{\log k_1 - \log d}{e^{a_1}}$$

et, en définitive:

$$\log h = \log k_2 - (e^{(a_2 - a_1)} \cdot e^{(b_1 - b_2)t}) \log k_1 + (e^{(a_2 - a_1)} \cdot e^{(b_1 - b_2)t}) \log d \quad (12)$$

En admettant, en première approximation, que l'origine et l'échelle des temps sont les mêmes pour h et pour d (PRATT, 1941), on doit avoir:

$$e^{(b_1 - b_2) \cdot t} = 1$$

d'où, dans ce cas:

$$\log h = [\log k_2 - e^{(a_2 - a_1)} \cdot \log k_1] + e^{(a_2 - a_1)} \cdot \log d \quad (13)$$

Il y a allométrie entre h et d , et leur relation est une fonction puissance. On ne saurait d'ailleurs en être étonné; en effet, ce sont deux mesures d'un même organe, l'axe aérien primaire.

Si, par contre, on se rapporte aux équations de lissage (6) et (7), pour des arbres âgés, on constate qu'elles ont aussi cette forme de fonction puissance, alors que, comme nous l'avons indiqué, elles ne concernent pas un seul organe, mais, d'une part le diamètre du tronc et d'autre part, la hauteur atteinte par les plus hautes branches.

Mais par ailleurs, les observations nous permettent d'écrire, d'après (11):

$$\log h = \log K + \frac{2}{3} \log d \quad (14)$$

et la comparaison avec (13) implique:

$$\begin{aligned} \text{a)} \quad & \frac{2}{3} = e^{a_2 - a_1} \\ & a_1 = k_3 \cdot a_2 \quad (k_3 = 1.585) \end{aligned} \quad (15)$$

$$\begin{aligned} \text{b)} \quad & \log k_2 - e^{(a_2 - a_1)} \cdot \log k_1 = \log K \\ & k_2 = K \cdot k_1 (e^{-0.585 a_2}) \end{aligned} \quad (16)$$

Donc, non seulement h et d sont-ils reliés par une équation allométrique, mais les paramètres d'équation de Gompertz, décrivant les croissances de la hauteur et du diamètre de l'axe primaire aérien, sont liés par les relations simples (15) et (16).

Tout ce qui précède n'est rigoureusement exact que si:

$$e^{(b_1 - b_2)} \cdot t = 1$$

Or, nous savons:

- que l'accroissement en diamètre résulte de deux phénomènes successifs, l'un primaire, et l'autre prépondérant pour un arbre dicotylédone, dû au fonctionnement du cambium, qui est secondaire et commence alors que la hauteur du tronc n'est pas tout à fait négligeable;
- que l'activité cambiale "s'installe au premier printemps dans les parties hautes des rameaux vers leur extrémité apicale, et se propage lentement vers la racine jusqu'en juillet. De même, si l'activité cambiale cesse à la fin de l'été dans les parties jeunes des tiges, elle se maintient plus longtemps dans l'appareil radiculaire" (NOUGARÈDE, 1968). Cette observation, bien établie pour les arbres des régions tempérées, est sûrement transposable aux arbres tropicaux, la saison sèche remplaçant l'hiver.

La courbe de libre développement que nous avons proposée, et qui résulte d'ailleurs de lissages, n'est donc qu'une courbe de tendance générale, ne prenant pas en compte les variations périodiques (et donc valable pour les

arbres à flushes) mais décrivant les phénomènes conjoncturels (CALOT, 1965) pour les arbres dicotylédones à cambium. Si l'on disposait de mesures suffisamment nombreuses et suffisamment précises, bien datées par rapport aux rythmes physiologiques, on pourrait prendre en compte ces variations, en distinguant le "trend", courbe de tendance, les mouvements périodiques et les mouvements accidentels par la méthode de Buys-Ballot.

La seconde question concerne la valeur du paramètre ($2/3$). McMAHON (1973), puis McMAHON & KRONAUER (1976), ont repris l'ancienne idée de GREENHILL (1881), selon laquelle la relation hauteur/diamètre serait étroitement liée aux phénomènes de flambage dans un solide de révolution. Le calcul de résistance des matériaux montre qu'il ne peut exister de tels solides au-dessus d'une courbe de la forme :

$$h = k \cdot \left(\frac{E}{W} \right)^{1/3} \cdot d^{2/3}$$

E étant le module d'Young et W la densité.

Pour une essence déterminée,

$$h_i = K_i \cdot d^{2/3} \quad (17)$$

Il est évidemment tentant de comparer (17) à (11)!

Les hypothèses implicites de Greenhill et de McMahon posent de nombreux problèmes et leur examen nous conduit à modifier très sensiblement les valeurs de K_i calculées par ces auteurs. Néanmoins, l'exposant reste bien égal à $2/3$. S'agit-il d'une coïncidence ou d'une explication réelle? Nous exposerons notre opinion à cet égard dans un prochain article.

Le développement en concurrence

La figure 10 schématise ce que nous pouvons penser de la relation hauteur/diamètre pour des arbres poussant dans une forêt naturelle (courbes en trait plein). Les données de ROLLET (1974, 1979) correspondent entièrement à ce que nous proposons. Comme il l'écrit: "la grande majorité des arbres de petit diamètre (< 20 cm) ont des rapports H/d supérieurs à 100; les arbres de taille moyenne (20 à 40 cm) ont des valeurs voisines de 100 ou inférieures à 100 et tous les arbres > 40 cm ont, à quelques exceptions près, des valeurs inférieures ou très inférieures à 100".

La droite d'Oldeman

Depuis 1972, à plusieurs reprises, Oldeman a affirmé "les arbres conformes au modèle initial montrent une relation entre le diamètre... (d) et la

hauteur totale (H) qui peut s'écrire $H = 100 d \dots$ la constance du rapport H/d dans le modèle continue à constituer une énigme" (OLDEMAN, 1979).

Nos mesures sur les parasoliers, dont nous nous sommes assuré qu'ils étaient tous conformes au modèle initial, comme les chiffres donnés par différents auteurs pour la courbe de libre développement, nous conduisent à ne pas accepter cette opinion (voir fig. 1, 2, 3, 4 et 5); la droite $h = 100 d$ passe toujours en dehors de l'axe du nuage de points représentatifs, voire en dehors du nuage lui-même, et ne saurait en constituer un lissage acceptable.

Un arbre conforme au modèle initial, se développant librement, aura une relation hauteur/diamètre du type $h_i = K_i \cdot d^{2/3}$. Ses points représentatifs seront donc en dessous de la droite d'Oldeman dès que d sera égal ou supérieur à $K_i^3/10^6$; par exemple, pour $K_i = 25$, pour $d \geq 1.6$ cm, et pour $K_i = 30$, pour $d \geq 2.7$ cm. On voit que ces valeurs sont très faibles et correspondent à des arbres généralement non mesurés par les forestiers.

Il n'en est pas de même dans une forêt naturelle où l'effet de la compétition interindividuelle conduit à redresser considérablement la courbe hauteur/diamètre dès que la concurrence intervient; puis l'effet de libération amène à nouveau la courbe hauteur/diamètre à diminuer sa pente. Dans tout cela, il n'y a aucune obligation de changement qualitatif de l'architecture de l'arbre en cause, bien que sa physionomie puisse changer, par élagage naturel par exemple. OLDEMAN (1972), après LEEUWENBERG (1961), indique d'ailleurs que le modèle initial se prolonge jusqu'à une hauteur d'autant plus importante que le biotope est plus forestier.

Les arbres de terrain découvert (et donc à faible concurrence) n'ayant pas eu dans leur croissance la phase A-B (fig. 10) sont, à âge égal et à vigueur égale, de taille moindre que ceux de forêt. Si donc la réitération spontanée se manifeste au même âge dans les deux stations, les arbres non forestiers seront réitérés pour une hauteur moindre que celle des arbres forestiers. Ceci est conforme à toutes les observations depuis longtemps (port forestier des arbres).

La zone de réitération spontanée ne nous semble pas alors avoir de relation directe avec la droite d'Oldeman; elle concerne simplement les arbres les plus âgés, et par conséquent, les plus gros. Elle annonce et précède la descente de cime, phénomène double, de l'extrême sénescence, puis de la mort des rameaux apicaux et d'une très importante réitération (les "gourmands" du tronc). Dans cette optique, la réitération spontanée serait une traduction de l'"ageing", probablement provoquée par des modifications des corrélations entre méristèmes, et peut-être des modifications des méristèmes eux-mêmes (WEBER, 1919; MOLISCH, 1938).

La réitération due à des ablations, donc provoquée, est un phénomène dont la manifestation morphologique est analogue à celle de la réitération spontanée, mais dans un tout autre domaine. Les arbres qui subissent ces mutilations, même s'ils gardaient leur vigueur, deviennent dominés par leurs semblables intacts. Leur croissance suit alors les modalités traduites par le segment A-B de la figure 10 et est relativement rapide en hauteur. Les points représentatifs des arbres se régénérant se placeront alors, vers l'origine des

coordonnées, au-dessus des courbes "normales", aussi bien $h = 100 d$ que $h = k \cdot d^{2/3}$.

En somme, la droite d'Oldeman, inadaptée à la description d'arbres croissant librement, même conformément au modèle initial, représente un pratique (mais médiocre) lissage d'une courbe beaucoup plus complexe, retraçant la relation hauteur/diamètre dans une forêt naturelle. Elle ne peut certainement pas servir de ligne de référence pour l'étude de stades morphologiques ou de phénomènes physiologiques.

Note ajoutée en cours de publication

Nous venons de prendre connaissance de:

BERNHARDT-REVERSAT, F., C. HUTTEL & G. LEMÉE (1978). La forêt sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire. In: M. LAMOTTE & F. BOURLIÈRE, *Problèmes d'Ecologie terrestre*, 1 vol., Masson.

Ces auteurs proposent, avec un $r = 0.994$, pour les arbres de cette forêt, l'équation: $\log \text{haut.} = 0.634 \log \text{circ.} + 0.080$ (haut. en m et circ. en cm). Elle est évidemment égale à: $h_m = 46.06 d_m^{0.634}$, expression très voisine de celles que nous avons citées (voir page 249).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASHTON, P. S. (1964). *Ecological studies in the mixed Dipterocarp forest of Brunei State*. 1 vol., 75 pp. Clarendon Press.
- BARY-LENGER, EVRARD & GATHY (1974). *La forêt. Ecologie, gestion, économie, conservation*. 1 vol., 588 pp. Vaillant-Carmanne.
- CALOT, G. (1965). *Cours de statistique descriptive*. 1 vol., 519 pp. Dunod.
- CLIFFORD EVANS, G. (1972). *The quantitative analysis of plant growth*. 1 vol., 734 pp. Blackwell.
- COOMBE, D. E. & W. HADFIELD (1962). An analysis of the growth of *Musanga cecropioides*. *J. Ecol.* 50(1): 221-233.
- [CRAIS, (?) (1939). Cité d'après *Techniques rurales en Afrique — Mémento du Forestier*. (Chapitre III "Sylviculture tropicale", Annexe 3 "Correlated curves trends ploats") [sans date]. Ministère de la Coopération.]
- GREENHILL, G. (1881). Determination of the greatest height consistent with stability that a vertical pole or mast can be made, and of the greatest height to which a tree of given proportions can grow. *Proc. Cambridge Philos. Soc.* 4(2): 65-73.
- HALLÉ, F. & R. A. A. OLDEMAN (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. 1 vol., 178 pp. Masson.
- R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical trees and forests*. 1 vol., 441 pp. Springer-Verlag.
- HARLOW, W. M. & E. S. HARRAR (1958). *Textbook of Dendrology*. Ed. 4, 1 vol., 561 pp. McGraw-Hill.
- JENIK, J. (1979). *Encyclopédie illustrée de la forêt*. 1 vol., 496 pp. Gründ.

- LEBRUN, J. & G. GILBERT (1954). *Une classification écologique des forêts du Congo*. 1 vol., 89 pp. INEAC.
- LEEUWENBERG, A. J. M. (1961). The Loganiaceae of Africa. I. Anthocleista. *Acta Bot. Neerl.* 10: 1-53.
- MCMAHON, T. (1973). Size and shape in biology. *Science (Washington)* 179(4079): 1201-1204.
- & R. E. KRONAUER (1976). Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *J. Theor. Biol.* 59: 443-466.
- MOLISCH, H. (1938). *The longevity of Plants*. Trad. angl. par E. H. FULLING de "Die Lebensdauer der Pflanze". 1 vol., New York.
- NOUGARÈDE, A. (1968). Méristèmes. *Encyclopaedia Universalis* 10: 808-818.
- OLDEMAN, R. A. A. (1972). *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse, 1 fasc., 248 pp. ronéo. Réf. CNRS A.O. 7787. Montpellier.
- (1979). Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecol. Pl.* 14(3): 289-312.
- PARDE, J. (1961). *Dendrométrie*. 1 vol., 350 pp. Ecole Nationale des Eaux et Forêts.
- PARDE, L. (1906). *Arboretum national des Barres*. 2 vols., 367 pp. + atlas de 22 plans et 94 pl. Klingksieck.
- PRATT, R. (1941). Validity of equations for relative growth constants when applied to sigmoid growth curves. *Bull. Torrey Bot. Club* 68(5): 295-304.
- PRODAN, M. (1951). *Messung der Waldbestände*. 1 vol., 259 pp. Sauerländer's Verlag.
- ROL, R. (1962-1968). *Flore des arbres, arbustes et arbrisseaux*. 4 fasc., 95 + 79 + 96 + 96 pp. + 1 index (8 pp.). La Maison rustique.
- ROLLET, B. (1969). *Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de la Guyane vénézuélienne*. Thèse, 1 fasc., 404 pp. + 1 fasc. Annexes, ronéo. Réf. CNRS A.O. 2969. Toulouse.
- (1974). *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. 1 vol., 298 pp. Centre technique forestier tropical.
- (1979). Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Oecol. Pl.* 14(3): 319-344.
- SARLIN, P. (1966). La première éclaircie dans les plantations de teck. *Bois Forêts Trop.* 108: 5-20.
- TAKEUCHI, M. (1961). The structure of the amazonian vegetation. V. Tropical rain forest near Uaupés. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot.* 8: 289-296.
- WEBER, F. (1919). Der natürliche Tod der Pflanzen. *Naturwiss. Wochen-Schrift*: 447-457 et 465-471.

