

## CARACTÉRISER L'ENVIRONNEMENT COMPÉTITIF DES ARBRES : DÉPASSONS LA SURFACE TERRIÈRE !

THOMAS CORDONNIER<sup>a</sup>

En foresterie, la surface terrière fait l'objet d'une utilisation intensive pour guider les interventions en éclaircie et définir des objectifs en densité, que ce soit en futaie régulière ou en futaie irrégulière (Cordonnier *et al.*, 2007). En recherche forestière, elle est couramment employée pour caractériser la compétition entre les arbres à l'échelle du peuplement ou celle de l'arbre (surface terrière locale). La justification de son utilisation dans ce domaine repose en premier lieu sur sa facilité d'acquisition : une simple mesure de circonférence ou de diamètre permet son calcul. Elle est ensuite justifiée par un corpus théorique assez ancien qui permet de la lier, en première approximation, à certaines variables clés du fonctionnement des arbres et des écosystèmes, comme par exemple la surface foliaire (échelle de l'arbre) ou l'indice de surface foliaire (échelle du peuplement : mètre carré de surface de feuilles par mètre carré de sol). Cela fait qu'aujourd'hui de nombreux scientifiques utilisent la surface terrière des arbres de plus gros diamètres situés dans le voisinage des arbres (ex. Kohyama, 1993) comme indice de compétition. La surface terrière locale est également utilisée pour appréhender la compétition pour les ressources du sol (Coomes & Allen, 2007).

En réalité, à y regarder de plus près, il ne paraît guère pertinent aujourd'hui de s'en contenter. Certains développements théoriques des deux dernières décennies permettent en effet de conclure qu'il est aujourd'hui temps de dépasser l'utilisation de la surface terrière pour caractériser l'environnement compétitif des arbres, notamment vis-à-vis de la ressource lumière. La théorie nous indique même que la bonne performance, dans certains cas, de la surface terrière ne serait que fortuite et liée à des conditions bien spécifiques. C'est ce que nous allons montrer dans cette courte note.

### THÉORIE

Une des théories sans doute les plus emblématiques de ce début du XXI<sup>e</sup> siècle est la théorie de l'échelle métabolique, appelée également théorie WBE en lien avec les auteurs l'ayant définie (West *et al.*, 1999), qui prédit, dans le cas des arbres, que toute grandeur  $Y$  liée au fonctionnement métabolique de l'arbre est reliée à sa biomasse  $M$  (en kg) par une relation allométrique de la forme :

$$Y = aM^b.$$

Cette théorie (basée sur des hypothèses concernant l'occupation de l'espace par les houppiers, la conductivité hydraulique et la résistance mécanique) prédit par exemple une relation du type  $Y \propto M^{\frac{3}{4}}$  ( $\propto$  signifie « proportionnel à ») dans le cas où  $Y$  représente le taux métabolique (Enquist, 2002). Toujours à partir de cette théorie, il est possible de prédire une relation allométrique simple

a Université Grenoble Alpes, INRAE, UR LESSEM, F-38402 Saint-Martin-d'Hères

entre le diamètre du tronc  $d$  (supposé cylindrique, exprimé en m) et la surface foliaire  $LA$  d'un arbre (en supposant que toutes les feuilles/aiguilles de l'arbre ont une même surface car la théorie prédit un nombre total de feuilles et non une surface de feuilles ; West *et al.*, 1999 ; en  $m^2$ ) :

$$LA = \alpha d^2 = \frac{4\alpha}{\pi} g,$$

avec  $g$ , la surface terrière de l'arbre en  $m^2$ . À première vue, cette relation semble donc aller dans le sens opposé de notre propos : la surface terrière d'un arbre serait un bon indicateur de sa surface foliaire et de là, l'indice de surface foliaire  $LAI$  d'un peuplement ( $m^2/m^2$ ) serait bien approximé par la surface terrière  $G$  ( $m^2$ ) de ce peuplement ( $S$  : surface occupée par le peuplement en  $m^2$ ,  $N$  : nombre d'arbres du peuplement) :

$$LAI = \frac{4\alpha}{\pi S} \sum_{i=1}^N g_i = \frac{4\alpha}{\pi S} G.$$

La théorie WBE a fait l'objet de nombreuses critiques (ex. Bentley *et al.*, 2013). L'une d'entre elles est liée au fait que le diamètre «  $d$  » est celui d'un tronc supposé cylindrique, ce qui n'est bien sûr par le cas dans la réalité. Quel diamètre prendre (idem à quelle hauteur) ? Un des auteurs à l'origine de cette théorie propose que ce diamètre soit celui mesuré au niveau du sol (Enquist *et al.*, 2016). Mais des travaux d'autres auteurs, notamment en raison d'une absence de relation établie entre la longueur du tronc et les dimensions du houppier, soulignent qu'il serait beaucoup plus judicieux de retenir le diamètre de l'arbre à la base du houppier (Mäkelä & Valentine, 2006). Ce qui donnerait finalement (ici  $d$  désigne le diamètre à 130 cm de hauteur, grandeur classiquement mesurée par les forestiers ;  $dcb$  : diamètre à la base du houppier) :

$$LA = \alpha dcb^2 = \alpha \frac{dcb^2}{d^2} d^2 = \frac{4\alpha}{\pi} R^2 g^2.$$

Et dans ce cas :

$$LAI = \frac{4\alpha}{\pi S} \sum_{i=1}^N R_i^2 g_i^2,$$

avec  $R_i = dcb_i/d_i$ . On voit déjà que, dans cette équation, le  $LA$  et le  $LAI$  ne sont plus de simples fonctions de la surface terrière. Il n'est en effet guère justifié de supposer que le ratio  $R$  est identique pour tous les arbres d'un même peuplement. Notre propos pourrait donc s'arrêter ici. Mais que peut-on dire de  $R$  ?

## DÉVELOPPEMENT

La variable  $R$  dépend du développement du houppier de l'arbre d'une part (hauteur de base du houppier) et de la forme de la tige d'autre part (manière dont le diamètre varie le long du tronc). Pour prédire le diamètre à la base du houppier on peut utiliser une équation de défilement qui donne l'évolution du diamètre de l'arbre en fonction de la distance au diamètre à 130 cm de hauteur. Nous utilisons ici une forme simple d'équation de défilement (Sharma & Oderwald, 2001), ce qui donne ( $\beta$  est un paramètre) :

$$LA = \frac{4\alpha}{\pi} cr \left( \frac{hcb}{1,3} \right)^{2-\beta} g,$$

où  $hcb$  est la hauteur de base du houppier (en m) et  $cr$ , appelé proportion de houppier, est défini par ( $h$  : hauteur total de l'arbre en m) :

$$cr = \frac{h - hcb}{h - 1,3}.$$

On en déduit logiquement que :

$$LAI = \frac{4\alpha}{\pi S} \sum_{i=1}^N cr_i \left( \frac{hcb_i}{1,3} \right)^{2-\beta} g_i.$$

Cette équation est des plus intéressantes car elle permet, à partir d'hypothèses simples, de se faire une idée des conditions dans lesquelles l'utilisation de la surface terrière serait pertinente pour inférer le  $LAI$ , variable nécessaire (mais non suffisante) pour déduire un niveau de compétition pour la lumière.

En supposant que la forme de la tige est purement parabolique, on simplifie l'équation ( $\beta = 2$  ; Sharma & Oderwald, 2001) qui devient :

$$LAI = \frac{4\alpha}{\pi S} \sum_{i=1}^N cr_i g_i.$$

En supposant ensuite que tout arbre du peuplement subit la même dynamique d'égagement naturel au cours de son développement (par exemple Vieilledent *et al.*, 2010) et que cet élagage prend la forme ( $\lambda$  : taux d'égagement) :

$$\frac{d(hcb - 1,3)}{dt} = \lambda \frac{d(h - 1,3)}{dt}.$$

On obtient :

$$LAI = \frac{4\alpha}{\pi S} (1 - \lambda) G.$$

Il se trouve qu'à partir de West *et al.* (1999), il est possible de proposer une valeur pour  $\frac{4\alpha}{\pi}$  ( $3,82 \times 10^3$  ; valeur supposée ici indépendante de l'espèce). En prenant  $S = 10\,000 \text{ m}^2$ , on obtient au final :

$$LAI = 0,382(1 - \lambda) G_{ha}.$$

En guise d'exemple, en supposant un taux d'égagement constant de 0,7 et une surface terrière à l'équilibre de  $40 \text{ m}^2/\text{ha}$ , on obtient, selon cette dernière équation, un  $LAI$  de 4,6.

On peut également généraliser l'équation précédente au cas des peuplements mélangés ( $p$  espèces) :

$$LAI = 0,382 \sum_{j=1}^p (1 - \lambda_j) G_{ha_j}$$

## EN CONCLUSION

La conclusion de tout cela est que, selon une des théories majeures actuelles, les *LA* et *LAI* seraient bien reliés à la surface terrière dans le cas où le taux d'élagage est identique pour tous les arbres et constant au cours de leur développement. Ces hypothèses semblent irréalistes dans le cadre de la gestion où des phases de forte compression latérale (ex. futaie régulière) et verticale (ex. futaie irrégulière) caractérisent le développement des arbres. La théorie nous dit ainsi bien que, dans la plupart des cas, la surface terrière n'est pas *a priori* un bon indicateur de la surface foliaire d'un collectif d'arbres ou d'un peuplement : il faut *a minima* tenir compte de la taille des houppiers (dynamique d'élagage naturel) et de la forme des tiges des arbres. La surface terrière représente donc, sauf cas particulier, un indicateur peu efficace pour décrire la compétition pour la lumière. Il faut d'ailleurs noter que la surface foliaire elle-même n'est guère suffisante et qu'il faudrait tenir compte d'autres paramètres comme, par exemple, l'orientation générale des feuilles et leur agrégation au sein du houppier (Hirose, 2005).

En conséquence, nous proposons d'utiliser ou de tester des indices de compétition qui tiennent explicitement compte des dimensions des houppiers (Biging & Dobbertin, 1995), notamment la proportion de houppier, et ce, parce que la théorie nous dit qu'il s'agit d'un aspect important pour établir un lien avec la surface foliaire des arbres. Comme nous venons de le montrer, le fait que la surface terrière puisse donner de bons résultats, parfois meilleurs que des indices plus complexes dans certains cas, ne serait que fortuit et lié à des conditions bien spécifiques.

Bien sûr, cela implique de disposer de données fines sur les houppiers, données qui manquent actuellement cruellement. La définition du houppier reste également sujette à interprétation et conduit certainement à de forts effets observateurs. Il conviendrait donc de se mettre d'accord sur un mode opératoire qui puisse minimiser un tel inconvénient tout en étant aisément applicable sur le terrain. De notre point de vue, la hauteur de la première branche vivante (dont il convient de fixer les dimensions minimales pour ne pas tenir compte des branches épécormiques de faible développement) nous semble être une mesure assez simple et reproductible pour définir une base du houppier.

Une autre conséquence est qu'il est important, si l'on veut faire un pont entre dendrométrie et fonctionnement des écosystèmes, de développer des modèles qui simulent la remontée des houppiers en fonction de leur environnement compétitif. Le défi consiste alors à être capable de prédire les évolutions de houppier en fonction des espèces, des conditions de milieu et des histoires compétitives. Certains modèles le font d'ores et déjà (ex. PREBAS en Finlande ; Minunno *et al.*, 2016). L'élaboration de tels modèles ne sera possible qu'avec l'acquisition de nombreuses données, dans des contextes forestiers variés. Le développement de la technologie LIDAR (terrestre et aérien) devrait favoriser une telle acquisition dans les années à venir. Des dispositifs expérimentaux contrôlant la densité des peuplements sur le long terme, comme c'est le cas dans le GIS Coop (Seynave *et al.*, 2018), peuvent également apporter une source précieuse de données.

Pour terminer, nous souhaitons souligner que les équations précédentes, utilisées de manière pédagogique pour étayer notre propos, ne prétendent pas être « la solution » pour prédire le *LA* ou *LAI* dans les peuplements. Les nombreuses critiques de la théorie WBE sont justifiées et il faut donc prendre tout cela avec des pincettes. Cette théorie est venue enrichir la théorie du « pipe model » basée sur l'idée que la surface de feuilles est limitée en premier lieu par la quantité d'éléments conducteurs dans le tronc et les branches. Combinée à une hypothèse de conservation de la surface de ces éléments le long des ramifications, la théorie du « pipe model » établie une relation de proportionnalité entre la surface totale d'aubier à un niveau de ramification donné et la quantité de feuilles qu'il supporte (Lehnebach *et al.*, 2018). Cette surface conductrice, par ailleurs difficile à définir et mesurer, se révèle sensible aux facteurs environnementaux, y compris ceux induits par les pratiques de gestion comme par exemple une éclaircie. La dynamique de la surface

foliaire d'un arbre au cours de son développement est ainsi bien plus complexe que ne le laissent penser les équations mathématiques présentées plus haut. Il serait en tout cas réducteur de supposer que la seule connaissance de la dynamique d'élagage naturelle puisse être suffisante pour prédire de manière précise les évolutions de surfaces foliaires. Elle nous semble toutefois représenter une étape nécessaire pour améliorer la caractérisation de l'environnement compétitif des arbres.

Nous espérons en tout cas que de futurs développements (voir par exemple Savage *et al.*, 2010 ; Brummer *et al.*, 2017) viendront moduler et enrichir la théorie WBE qui reste l'une des rares à réaliser des prédictions quantitatives sur les allométries dans les peuplements forestiers avec un nombre réduit de paramètres libres.

Thomas CORDONNIER  
 Université Grenoble Alpes, INRAE, UR LESSEM  
 2 rue de la Papeterie  
 BP 76  
 F-38402 SAINT-MARTIN-D'HÈRES CEDEX  
 (thomas.cordonnier@inrae.fr)

## Remerciements

Je tiens à remercier mes collègues Georges Kunstler et Bjoern Reineking (INRAE, LESSEM) ainsi qu'Ingrid Seynave (INRAE, SILVA) et Christine Deleuze (ONF, RDI) pour les discussions ayant motivées cette note. Je remercie également un lecteur anonyme de la *Revue forestière française* pour ses commentaires pertinents. Ce travail a également été motivé par la stratégie du GIS Coop qui prévoit une réflexion sur le développement de modèles génériques de croissance et de compétition.

## RÉFÉRENCES

- Bentley, L.P., Stegen, J.C., Savage, V.M., Smith, D.D., von Allmen, E.I., Sperry, J.S., Reich, P.B., & Enquist, B.J. (2013). An empirical assessment of tree branching networks and implications for plant allometric scaling models. *Ecology Letters*, 16(8), 1069-1078. <https://doi.org/10.1111/ele.12127>
- Biging, G.S., & Dobbertin, M. (1995). Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, 41(2), 360-377. <https://doi.org/10.1093/forestscience/41.2.360>
- Brummer, A.B., Savage, V.M., & Enquist, B.J. (2017). A general model for allometric scaling in self-similar asymmetric networks. *Plos Computational Biology*, 13, e1005394. 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005394>
- Cordonnier, T., Tran-Ha, M., Piat, J., & François, D. (2007). La Surface terrière, méthodes de mesure et intérêts. *ONF Rendez-Vous Techniques*, 18, 9-16.
- Coomes, D.A., & Allen, R.B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95(5), 1084-1097. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01280.x>
- Enquist, B.J. (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22(15-16), 1045-1064. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1045>
- Enquist, B.J., Michaletz, S.T., & Kerkhoff, A.J. (2016). Toward a general scaling theory for linking traits, stoichiometry, and body size to ecosystem function. In: E.A. Johnson and Y.E. Martin (editors). *Ecosystems: A Biogeoscience Approach*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107110632.004>
- Hirose, T. (2005). Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure and function. *Annals of Botany*, 95(3), 483-494. <https://doi.org/10.1093/aob/mcio47>
- Kohyama, T. (1993). Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*, 81(1), 131-143.

- Mäkelä, A., & Valentine, H.T. (2006). Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology*, 87(12), 2967-2972. <https://www.jstor.org/stable/20069324>
- Minunno, F., Peltoniemi, M., Launiainen, S., Aurela, M., Lindroth A., Lohila, A., Mammarella I., Minkkinen, K., & Mäkelä, A. (2016). Calibration and validation of a semi-empirical flux ecosystem model for coniferous forests in the Boreal region. *Ecological Modelling*, 341, 37-52. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.020>
- Lehnebach, R., Beyer, R., Letort, V., & Heuret, P. (2018). The pipe model theory half a century on: a review. *Annals of Botany*, 121(5), 773-795. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx194>
- Savage, V.M., Bentley, L.P., Enquist, B.J., Sperry, J.S., Smith, D.D., Reich, P.B., & von Allmen, E.I. (2010). Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(52), 22722-22727. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012194108>
- Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., & Meredieu, C. (2018). GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. *Annals of Forest Science*, 75(2), 48. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z>
- Sharma, M., & Oderwald, R.G. (2001). Dimensionally compatible taper and volume equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 797-803. <https://doi.org/10.1139/x01-005>
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.F., & Clark, J.S. (2010). Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia*, 163(3), 759-773. <https://www.jstor.org/stable/40864597>
- West, G.B., Brown, J.H., & Enquist, B.J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400, 664-667.

---

#### **CARACTÉRISER L'ENVIRONNEMENT COMPÉTITIF DES ARBRES : DÉPASSONS LA SURFACE TERRIÈRE ! [Résumé]**

Dans le domaine forestier, la surface terrière est couramment utilisée pour caractériser la compétition entre les arbres d'un peuplement. Pourtant, les développements théoriques des deux dernières décennies permettent de conclure que cette approche est insuffisante, notamment vis-à-vis de la compétition pour la ressource lumière. La théorie nous indique même que la bonne performance, dans certains cas, de la surface terrière ne serait que fortuite et liée à des conditions bien spécifiques. C'est ce que nous présentons et discutons dans cette courte note. Nous appelons ainsi la communauté forestière française à développer et valoriser davantage les mesures des houppiers afin de mieux rendre compte de la compétition entre arbres au sein des peuplements forestiers.

#### **CHARACTERISING THE COMPETITIVE ENVIRONMENT OF TREES: LET'S GO BEYOND THEIR BASAL AREA! [Abstract]**

In forestry, the mean basal area of trees is commonly used to characterise their competitive interactions within a stand. Yet, the theoretical advances of the last two decades have shown that this approach is insufficient, especially as regards competition for light. Theory even shows that in some cases the good performance of basal area could only be coincidental and linked to highly specific conditions. This is what we present and discuss in this short note. We call for the French forestry community to further develop and valorise crown measurements in order to better reflect competition among trees in forest stands.

---

Citation de l'article :

Cordonnier, T. (2021). Caractériser l'environnement compétitif des arbres : dépassons la surface terrière !. *Revue forestière française*, 73(6), 643-648. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7202>



Licence Creative Commons

Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)